

Ein mechanistisches Stomatamodell für ökologische Fragestellungen

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung des Doktorgrades
an den Naturwissenschaften
(Fachrichtung Physik)
der Justus-Liebig-Universität Gießen

vorgelegt von

Johannes Hoffstadt

Oktober 2000

D26:

Dekan: Prof. Dr. Albrecht Beutelspacher

1. Berichtserstatter: Prof. Dr. Jürgen Kiefer

2. Berichtserstatter: Prof. Dr. Gerd Esser

Tag der mündlichen Prüfung: 6.12.2000

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	11
1.1	Die Schlüsselrolle der Stomata	11
1.2	Die steigende CO ₂ -Konzentration in der Atmosphäre wirkt sich auf die Pflanzen aus	12
1.3	Ein Stomatamodell wird gebraucht	14
1.4	Die Fragestellung meiner Arbeit	15
2	Der Stand der Wissenschaft	16
2.1	Begriffe und Definitionen	16
2.1.1	Konzentration und Stoffmengenanteil	16
2.1.2	Diffusion, Flüsse, Konzentrationen, Leitfähigkeit	16
2.1.3	Transpiration	19
2.1.4	Assimilation	20
2.1.5	Das Wasserpotential	21
2.1.6	Wassertransport	23
2.1.7	Ionentransport durch Membranen	23
2.2	Funktionsweise der Stomata	24
2.2.1	Morphologie	24
2.2.2	Druckverhältnisse im Stomatakomplex	26
2.2.3	Ionenbewegungen beim Öffnen und Schließen	27
2.2.4	Transportersysteme in den Membranen	28
2.3	Reaktion auf Umweltfaktoren	29
2.3.1	Unkontrollierte Umgebungseinflüsse	29
2.3.2	Zeitabhängige Reaktionen	30
2.3.3	Der Tagesgang	30
2.3.4	CO ₂	30
2.3.5	Licht	31
2.3.6	Luftfeuchte und Blattemperatur	32
2.3.7	Bodenwasser	34
2.4	Modelle der Stomataleitfähigkeit	34
2.4.1	Empirische Modelle	35
2.4.2	Zielorientierte Modelle	36
2.4.3	Prozessorientierte Modelle	36
2.4.4	Dynamische und statische Modelle	37

3	Systemanalyse und Modellbildung	38
3.1	Analyse des Systems „Stomataregelung“	38
3.1.1	Das Teilsystem Wasserhaushalt	38
3.1.2	Das Teilsystem Ionenhaushalt	39
3.1.3	Das Teilsystem Energiehaushalt	41
3.1.4	Die Kopplung zwischen den Teilsystemen	41
3.1.5	Die Schnittstelle zum Kohlenstoffhaushalt	42
3.1.6	Äußere Einflüsse auf die Teilsysteme	42
3.1.7	Zeitabhängige Aspekte des Stomataverhaltens	44
3.1.8	Schnittstellen zu angrenzenden Systemen	44
3.2	Modellbildung	45
3.2.1	Bestimmung der Leitfähigkeit aus Volumen und Druck	45
3.2.2	Druck-Volumen-Kurven	49
3.2.3	Dynamische Formulierung	51
3.2.4	Strategie zur Bestimmung der Modellparameter	54
3.3	Mathematische Eigenschaften des Modells	55
3.3.1	Steady-State-Gleichungen für den Ionenhaushalt	56
3.3.2	Die Koeffizienten k_o und k_c als Funktionen der Umweltparameter	57
3.3.3	Steady-State-Gleichungen für den Energiehaushalt	58
3.3.4	Steady-State-Gleichungen für den Wasserhaushalt	60
3.3.5	Näherungen für die simultane Lösung der Gleichungen	61
3.3.6	Fallunterscheidungen für die gewichtete Druckdifferenz	61
3.3.7	Simultane Lösung zur Berechnung der Stomataleitfähigkeit	62
3.4	Konstruktion eines funktionierenden Systems	65
3.4.1	Geometrische und mechanische Parameter	65
3.4.2	Zusammenspiel von Wasser- und Ionenhaushalt	66
3.4.3	Luftfeuchtereaktion und mechanischer Vorteil	67
3.4.4	Grund-Parameterisierung	69
3.4.5	Sensitivitätsanalyse	73
3.4.6	Vergleich zwischen dem dynamischen und dem Steady-State-Modell	75
4	Material und Methoden zur Bestimmung der Modellparameter	79
4.1	Anforderungen an Experimente	79
4.1.1	Mathematische Verfahren zur Bestimmung der Parameter	80
4.1.2	Wechselwirkung zwischen Umweltfaktoren	81
4.2	Vorhandenes Datenmaterial aus unseren Meßkampagnen	81
4.2.1	Zur Brauchbarkeit für die Parameterisierung des Modells	82
4.2.2	Verwendete Arten und Standorte	82
4.2.3	Apparatur	83
4.2.4	Durchführung der Messungen	83
4.2.5	Datenerfassung	85
4.2.6	Auswertung	87
4.2.7	Aufbau der Meßreihen	87
4.2.8	Ergänzungen im Meßablauf ab 1996	87
4.2.9	Ergänzungen im Meßablauf ab 1998	88
4.2.10	Ursachen für Auswertungsprobleme und Abhilfe	88
4.2.11	Vergleich von langfristig und kurzfristig eingespannten Blättern	89

4.3	Methode der Parameterisierung	91
4.3.1	Voraussetzungen	91
4.3.2	Plausibilitätsprüfung	91
4.3.3	Korrekturmaßnahmen	91
4.3.4	Maximale Leitfähigkeit g_{max}	92
4.3.5	Aufspaltung der Meßreihen in Referenz- und Vergleichsdaten	92
4.3.6	Erster Schätzwert für das Wasserpotential ψ_r	92
4.3.7	Einstellung der Umweltreaktionen	92
4.3.8	Neuer Schätzwert für das Wasserpotential	92
4.4	Bestimmen des Wasserpotentialverlaufs mit inverser Modellierung	93
4.4.1	Ursache des Tagesganges im Modell	93
4.4.2	Inverse Modellierung	93
4.4.3	Beurteilung des Wasserpotentialverlaufes	94
4.4.4	Sensitivitätsanalyse für $g_w(\psi_r)$	94
4.5	Die Meßreihen im einzelnen	94
4.5.1	Verwendete Meßreihen an <i>Q. ilex</i>	94
4.5.2	<i>Betula tortuosa</i> und <i>Betula nana</i>	95
4.5.3	<i>Quercus myrsinifolia</i>	95
4.5.4	<i>Quercus robur</i> und <i>Fagus sylvatica</i>	96
4.5.5	<i>Luehea divaricata</i> und <i>Nectandra megapotemica</i>	96
4.5.6	Baum der Campos Cerrados	96
4.5.7	<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	96
5	Ergebnisse	102
5.1	Ergebnisse für <i>Quercus ilex</i>	102
5.1.1	Korrekturen an Meßreihen	102
5.1.2	Referenz-Parameterisierung	102
5.1.3	Bestimmung des Wasserpotentialverlaufs	105
5.1.4	Anwendung auf andere Meßreihen	108
5.2	Ergebnisse für <i>Quercus myrsinifolia</i>	111
5.3	Ergebnisse für <i>Betula tortuosa</i> und <i>Betula nana</i>	114
5.4	Ergebnisse für <i>Quercus robur</i>	117
5.5	Ergebnisse für <i>Fagus sylvatica</i>	120
5.6	Ergebnisse für <i>Luehea divaricata</i>	124
5.7	Ergebnisse für <i>Nectandra megapotemica</i>	126
5.8	Ergebnisse für einen Baum der Campos Cerrados	126
5.9	Ergebnisse für <i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	129
5.10	Tabellarische Übersicht über die Ergebnisse	131
6	Diskussion	133
6.1	Die Vorhersagequalität des Modells	133
6.1.1	Modellierung einzelner Meßreihen	133
6.1.2	Schwankungen innerhalb der Art	137
6.1.3	Reaktion auf Umweltfaktoren	139
6.1.4	Unterschiede zwischen den Arten	141
6.1.5	Zusammenfassung	141
6.2	Bestimmung des Wasserpotentials ψ_r	142

6.2.1	Verbesserungen	142
6.2.2	Zusammenfassung	142
6.3	Aufbau der Experimente	143
6.3.1	Bisherige Messungen	143
6.3.2	Wünsche	144
6.4	Modellieransatz, -annahmen	146
6.4.1	Reaktionen	146
6.4.2	Grenzen der Gültigkeit	149
6.4.3	Mathematische Betrachtungen	149
6.4.4	Verbesserungen	151
6.5	Anwendung als Modul in größeren Modellen	152
6.5.1	Schnittstellen	152
6.5.2	Globale Parameterisierung	152
6.5.3	Rechenzeit	153
6.5.4	Vergleich mit den üblichen empirischen Modellen	154
7	Zusammenfassung und Ausblick	155
A	Symbole und Konventionen	157
A.1	Größen und Einheiten	157
A.2	Tabellarische Aufstellung der Modellparameter	160
B	Ein Diffusionsmodell	166
B.1	Diskretisierung der Diffusionsgleichungen	166
B.2	Lösung der Diffusionsgleichungen	166
B.3	Klassifizierung der Gitterelemente	167
B.4	Physikalische Konstanten	167
B.5	Test des Modells	168
C	Das Widerstandsnetzwerk im Blatt	169
C.1	Qualitative Betrachtung	169
C.2	Berechnung der Wasserpotentiale über die Ströme	170
C.3	Bestimmung der Widerstandswerte	172
C.4	Vereinfachte Gleichungen für das Stomatamodell: Ergebnis und Diskussion . . .	174
D	Spezielle Funktionen für empirische Modelle	176
D.1	Die rechtwinklige Hyperbel	176
D.2	Die schiefwinklige Hyperbel	177
E	Lösung der kubischen Gleichung	178
F	Zur Messung des Gaswechsels	179
F.1	Das Mekprinzip bei Messungen des Gaswechsels	179
F.1.1	IR-Gasanalytoren	179
F.1.2	Geschlossene und offene Gaswechsel-Meksysteme	180
F.2	Komponenten der Gaswechselmekanlage	180
F.2.1	Der Gasmischer	180
F.2.2	Die Regelung der Eingangsfeuchte	181

F.2.3	Das Kompakt-Miniküvetten-system	182
F.2.4	Messung des Differenz-Nullpunkts und Wahl der Flußraten	183
F.2.5	Die Blattküvette	184
F.3	Arbeitsanweisung: Gaswechselfmessungen mit dem Miniküvetten-system	184
F.3.1	Einschaltvorgang	184
F.3.2	Vermeidung von Kondensation	189
F.3.3	Abstellen der Anlage	190
F.4	Kalibrieren	190
F.4.1	Volumenstromregler am Gasmischer	190
F.4.2	Lichtsensor in Küvette	190
F.4.3	Binös-Eichung	191
G	Berechnung der Gaswechselfdaten	194
G.1	Hilfsfunktionen	194
G.1.1	Sättigungsdampfdruck von Wasser	194
G.1.2	Gerätekorrekturfaktoren	194
G.2	Eingangsdaten und angenommene Unsicherheiten	195
G.3	Berechnung der Flüsse	195
G.3.1	Wasseraustausch (aus dem Blatt heraus)	195
G.3.2	CO ₂ -Austausch (in das Blatt hinein)	195
G.3.3	Transpiration E	196
G.3.4	Assimilation A	197
G.4	Leitfähigkeiten und C_i	197
G.4.1	Leitfähigkeit	197
G.4.2	Interzelluläre CO ₂ -Konzentration	198
G.5	Praktische Durchführung der Auswertung	198
	Literaturverzeichnis	200

Abbildungsverzeichnis

2.1	Linien konstanter Luftfeuchte bei einer einzelnen Pore (oben) und bei dicht beieinander liegenden Poren (unten)	18
2.2	Formänderungen von öffnenden Schließzellen in der Aufsicht	25
2.3	Grundlegende Komponenten der Schließzellenbewegung im Querschnitt	25
2.4	Schematische Darstellung der Stomatareaktion auf Umweltfaktoren	31
2.5	Drei Phasen der Stomatareaktion auf Luftfeuchte	33
3.1	Modellvorstellung zum Wassertransport im Blattgewebe	40
3.2	Strukturdiagramme der Teilsysteme der Stomataregelung	40
3.3	Kopplung von Stomatamodell und CO ₂ -Teilsystem des Kohlenstoffhaushalts	43
3.4	Schnittstellen des Stomatamodells zu angrenzenden Systemen	46
3.5	Zusammenhang zwischen den Drücken in Schließ- und Nebenzelle und der Öffnungsweite	48
3.6	Druck-Volumen-Beziehungen von Schließ- und Nebenzellen	50
3.7	Steady-State-Verhalten des Teilsystems Ionenhaushalt	57
3.8	Simultane Lösung der mechanischen und hydraulischen Beziehungen zwischen Druckdifferenz und Leitfähigkeit	63
3.9	Auswahl der richtigen Lösung	63
3.10	Reduktion der Transpiration bei trockener Luft bei <i>Q. ilex</i>	68
3.11	Übersicht über das Modellverhalten mit dem Grund-Parametersatz (1)	70
3.12	Übersicht über das Modellverhalten mit dem Grund-Parametersatz (2)	71
3.13	Übersicht über das Modellverhalten mit dem Grund-Parametersatz (3)	72
3.14	Modellverhalten nach Halbierung der Pumprate k_p^0 bzw. Verdoppelung von g_p	74
3.15	Modellverhalten nach Halbierung der K_m -Werte für Licht bzw. C_i	76
3.16	Vergleich zwischen dynamischem und Steady-State-Modell	78
4.1	Die X11-Anwendung <i>viewer</i> zur Meßdatenanalyse	86
4.2	Licht- und Temperaturverteilung in der Küvette	90
4.3	Tagesverlauf der Leitfähigkeit bei einem Blatt und bei mehreren Blättern	90
4.4	Einfluß des wurzelnahen Bodenwasserpotentials	95
5.1	Korrektur der Meßreihen p124a und p137	103
5.2	Referenz-Parameterisierung für <i>Quercus ilex</i> (p136, p137, p420b)	104
5.3	Angleich des Modells an die Meßdaten durch ψ_r	105
5.4	Berechneter Tagesverlauf von ψ_r in den Meßreihen p136a und p136b	106
5.5	Berechneter Tagesverlauf von ψ_r in den Meßreihen p137 und p420b	107
5.6	Vergleichsdaten für <i>Quercus ilex</i> (p400, p406, p419, p420)	109

5.7	Vergleichsdaten für <i>Quercus ilex</i> (p041, p124)	110
5.8	Referenzdaten für <i>Quercus myrsinifolia</i> (p122, p123)	112
5.9	Vergleichsdaten für <i>Quercus myrsinifolia</i> (p100, p101)	113
5.10	Referenz- und Vergleichsdaten für <i>Betula tortuosa</i> (p106–p109)	115
5.11	Referenzdaten für <i>Betula nana</i> (p110, p111)	116
5.12	Referenzdaten für <i>Quercus robur</i> (p114, p115)	118
5.13	Vergleichsdaten für <i>Quercus robur</i> (p404/405, p431/432)	119
5.14	Referenzdaten für <i>Fagus sylvatica</i> (p117, p119, p121)	121
5.15	Vergleichsdaten für <i>Fagus sylvatica</i> (p402, p403)	122
5.16	Vergleichsdaten für <i>Fagus sylvatica</i> (p413, p418, p429, p430)	123
5.17	Referenz- und Vergleichsdaten für <i>Luehea divaricata</i> (p053, p064, p065, p067b)	125
5.18	Referenz- und Vergleichsdaten für <i>Nectandra megapotemica</i> (p062b, p068, p069)	127
5.19	Referenzdaten für einen Baum der Campos Cerrados (p074–p076)	128
5.20	Meßdaten für <i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> (p050, p084)	130
6.1	Mögliche Ursachen für eine intraspezifische Variation	138
6.2	Auswirkung eines Fehlers der Leitfähigkeit auf C_i	139
6.3	Zur Diskussion der mathematischen Eigenschaften der Luftfeuchteabhängigkeit	151
C.1	Das Widerstands-Netzwerk vom Xylem durch den Apoplasten und Symplasten zu Nebenzellen, Schließzellen und peristomatärem Ort der Verdunstung	170
C.2	Script zur Berechnung der Ströme im Widerstands-Netzwerk mit Mathematica	172
C.3	Ersatzschaltbild des Widerstands-Netzwerks	175
D.1	Anwendung der schiefwinkligen Hyperbel als Sättigungsfunktion	177
F.1	Blockschaltbild des Gasmischers und der Eingangsfeuchterege- lung	181
F.2	Blockschaltbild des Kompakt-Miniküvetten- systems	182
G.1	Beispiele für die Dateien allsets.dat, p132.in und p132.ber	199
	Ausklappbare Legende zu den Abbildungen im Ergebnisteil	213

Tabellenverzeichnis

1.1	Aktuelle Zahlen zum globalen Kohlenstoffhaushalt für die Veränderungen im Zeitraum 1860–1995	13
1.2	Veränderungen des Kohlenstoffgehaltes in der Biosphäre im Zeitraum 1860–1995	13
2.1	Konzentrationen von K^+ und Cl^- in Vakuole und Apoplast von Schließzellen und ihrer näheren Umgebung bei <i>Commelina communis</i>	27
4.1	Meßorte, Vegetationstypen, Zeitraum und untersuchte Arten	84
4.2	Liste der verwendeten Messungen an <i>Quercus ilex</i>	97
4.3	Liste der verwendeten Messungen an <i>Betula tortuosa</i> und <i>Betula nana</i>	98
4.4	Liste der verwendeten Messungen an <i>Quercus myrsinifolia</i> und <i>Q. robur</i>	99
4.5	Liste der verwendeten Messungen an <i>Fagus sylvatica</i>	100
4.6	Liste der verwendeten Messungen in Paraguay	101
5.1	Referenz-Parametersätze für alle untersuchten Arten	131
5.2	Optimierte Werte des wurzelnahen Bodenwasserpotentials für alle Meßreihen. .	132
A.1	Größen und Einheiten	157
A.1	Größen und Einheiten	158
A.1	Größen und Einheiten	159
A.1	Größen und Einheiten	160
A.2	Modellparameter: Mechanische Parameter und Skalierung	161
A.3	Modellparameter: Wasserhaushalt und Energiehaushalt	162
A.4	Modellparameter: Ionenhaushalt	163
A.5	Treibende Kräfte für das Stomatamodell	164
A.6	Externe Parameter des Stomatamodells: Schnittstellen	165

Kapitel 1

Einleitung

1.1 Die Schlüsselrolle der Stomata

Die Stomata sind die regulierbaren Spaltöffnungen der Pflanzen, die das Blattinnere mit der Außenluft verbinden. Dabei handelt es sich um spezialisierte Zellanordnungen in der Epidermis des Blattes. Die Epidermis mit ihrer wachsartigen Cutinauflage ist ansonsten fast undurchlässig für Wasser- und Gasaustausch.

Durch die Stomata gelangt tagsüber Kohlendioxid, CO_2 , ins Blattinnere, indem es einem Konzentrationsgefälle folgt, das durch den CO_2 -Verbrauch der Photosynthese aufgebaut wird. Nachts überwiegt die Respiration und erzeugt beträchtliche Konzentrationen an CO_2 im Blattinneren, das durch die Spalten entweicht. Die Luft in den interzellulären Zwischenräumen im Blattinneren ist fast immer feuchter als die Außenluft, so daß auch der Wasserdampf nach außen diffundiert, sobald die Stomata geöffnet sind.

Dieser Wasserverlust durch Transpiration ist der Posten im Wasserhaushalt der Pflanze, der über das Überleben der Blätter und der gesamten Pflanze entscheidet. Der Transpirationsstrom kann wesentlich mehr Bodenwasser in die Atmosphäre befördern als die direkte Verdunstung der Bodenoberfläche. Wenn nicht mehr genug Bodenwasser verfügbar ist, bedroht der Wasserverlust die Existenz der Pflanze. Generell besteht daher die Tendenz, jedem Wasserverlust durch Schließen der Spaltöffnungen zu begegnen.

Ständig geschlossene Stomata würden aber den Nachschub von CO_2 für die Photosynthese stoppen und damit die Assimilation und jegliches Wachstum unterbinden; ganz abgesehen von der Notwendigkeit des Transpirationsstroms für den Transport von Wasser und Bodenmineralien in die oberen Pflanzenteile und für die Kühlung der Blätter – etwa im Kronendach des Regenwaldes – auf erträgliche Temperaturen. Drastisch formuliert hat die Pflanze also die Wahl zwischen „Verhungern und Verdursten“ (Raschke, 1976).

Eine ökonomisch sinnvolle Strategie ist daher, die Stomata unter günstigen Bedingungen für die Assimilation zu öffnen und ansonsten geschlossen zu halten. So verhalten sich die Stomata in der Tat, und der Umstand, daß die Spalten nicht nur offen oder geschlossen sein können, sondern stufenlos in der Öffnungsweite reguliert werden, demonstriert die Bedeutung dieses empfindlichen Regelsystems für die Pflanze und betont die Schlüsselrolle der Stomata für den Wasser- und Kohlenstoffhaushalt.

1.2 Die steigende CO₂-Konzentration in der Atmosphäre wirkt sich auf die Pflanzen aus

Je mehr Licht und je höher die Temperatur (bis zu einem breiten optimalen Plateau), desto günstiger sind die Bedingungen für die Assimilation. Dann wird die Rate der CO₂-Fixierung bei gegebener enzymatischer Ausstattung nur noch durch das Substratangebot begrenzt. Eine niedrige CO₂-Konzentration in den Interzellularen, C_i , erzeugt einen zusätzlichen Öffnungsdrang der Stomata, der den Diffusionswiderstand für das hineindiffundierende CO₂ weiter senkt und den Nachschub steigert. Hohe Werte von C_i wirken umgekehrt.

Was aber geschieht bei dem gegenwärtig rasch ansteigenden CO₂-Gehalt der Atmosphäre?

Aus dem bisher Gesagten ist klar, daß eine erhöhte Konzentration der Außenluft über die Diffusion auch die innere Konzentration C_i erhöht. Damit steht der Photosynthese mehr Substrat zur Verfügung, und ihr Verbrauch wird sich entsprechend erhöhen. Zusätzlich wird der Anstieg der interzellulären CO₂-Konzentration die Stomata etwas schließen, damit den Nachstrom etwas behindern und C_i leicht senken. Im Gleichgewicht wird sich gegenüber dem jetzigen Zustand ein etwas höherer Wert von C_i einstellen, bei dem die Photosynthese etwas mehr CO₂ bindet und die Stomata etwas weiter geschlossen sind.

Die Abnahme der stomatären Leitfähigkeit aber bedeutet gleichzeitig, daß weniger Wasser durch Transpiration verlorengeht.

Mittelfristig sind die Folgen des CO₂-Anstieges auf die Vegetation nicht so leicht zu überblicken. Der Gewinn aus einer gesteigerten Assimilatproduktion wird in Wurzel und Sproß investiert, wobei ein Zuwachs von Blattmasse und -fläche die CO₂-Aufnahme weiter steigern kann – wenigstens transient bis zum geschlossenen, optimal lichtabsorbierenden Bestand. Ein Zinseszins-Effekt also, düngt das erhöhte CO₂ die Vegetation?

Hier sind die Nährstoffe entscheidend, die an Boden und Pflanze gebunden sind und diesem System nur begrenzt zugeführt werden können; im Fall des Stickstoffs z. B. durch Symbiosen von Leguminosen mit Knöllchenbakterien oder durch atmosphärische Deposition anthropogen erzeugter Stickoxide. Wenn die Nährstoffaufnahme nicht mit dem Assimilatgewinn Schritt hält, wird die Pflanze ihr Wurzelsystem ausbauen und nicht so sehr in weitere Blattfläche investieren und die spezifische Photosyntheserate verringern – kein Zinseszins-Effekt mehr.

Andererseits würde der Wasserspareffekt dann nicht durch eine größere Oberfläche zunichte gemacht. Es kann zu einer Verlängerung der Vegetationsperiode kommen, wenn das Bodenwasser länger als bisher ausreicht. Denn der lebensnotwendige Zwang, bei Trockenheit durch Stomataschluß – oder gar durch Abwerfen der Blätter – Wasser zu sparen, wird gemildert. Immerhin ist derzeit nach dem Miami-Modell (Lieth, 1975) die Produktivität der Vegetation auf knapp 70 % der Landoberfläche durch den Niederschlag begrenzt (unter Verwendung der Klimadaten von Cramer und Leemans 1996).

Also beeinflussen sowohl die verfügbaren Nährstoffe als auch das verfügbare Bodenwasser, wie weit sich das Potential des CO₂-Düngeeffektes entfalten kann. Ausmaß und geographische Verteilung werden weltweit intensiv erforscht; der Düngeeffekt ist die größte Unsicherheit in der globalen Kohlenstoffbilanz (Tabelle 1.1).

Ein zusätzlicher Aspekt des CO₂-Anstieges sind klimatische Veränderungen durch die Wirkung von CO₂ als Treibhausgas. Die vegetationsbedeckte Landoberfläche ist doppelt beteiligt: erstens durch die CO₂-Aufnahme während eines gesteigerten Pflanzenwachstums, so daß ein Teil des verbrannten Kohlenstoffs aus fossilen Quellen von der Vegetation aufgefangen wird; zweitens durch den veränderten Energiehaushalt der Vegetation, da die reduzierte Transpira-

Tabelle 1.1: Aktuelle Zahlen zum globalen Kohlenstoffhaushalt für die Veränderungen im Zeitraum 1860–1995. Angaben in Gigatonnen C. Werte für die Biosphäre aus Tab. 1.2. Nach einer Studie für das BMBF (Heimann et al., 1997).

Kohlenstoffbilanz der Atmosphäre für 1860–1995:	
+255 Gt	aus Verbrennung fossiler Brennstoffe
+100 Gt	Freisetzung aus der Biosphäre (Tab. 1.2)
–120 Gt	CO ₂ -Aufnahme in die Ozeane
–150 Gt	CO ₂ -Verbleib in der Atmosphäre
85 Gt	unbekannter Verbleib („missing sink“)

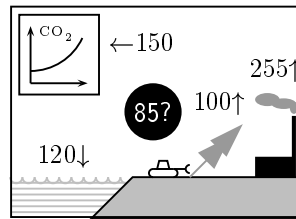


Tabelle 1.2: Veränderungen des Kohlenstoffgehaltes in der Biosphäre im Zeitraum 1860–1995. Die Einflüsse von Landnutzungsänderungen (z. B. Rodungen), Klimaänderungen und CO₂-Düngereffekt sind separat dargestellt. Nach Ergebnissen des High-Resolution Biosphere Model (HRBM; Esser et al., 1994a) unserer Arbeitsgruppe mit Klimadaten von Cramer und Leemans (1996), Jones et al. (1986) und Hulme (1995) sowie Landwirtschaftsmustern nach Olson (1992). Der CO₂-Düngereffekt beruht hier auf einer empirischen Funktion der atmosphärischen CO₂-Konzentration und der Bodenfruchtbarkeit. Er enthält keine Wechselwirkung mit dem Klima.

Landnutzungs- änderungen	Klima- änderungen	CO ₂ - Düngereffekt	
–125 Gt	–5 Gt	+53 Gt	Phytomasse
–7 Gt	+1 Gt	+5 Gt	Bestandesabfall
–106 Gt	+45 Gt	+39 Gt	organischer Bodenkohlenstoff
–238 Gt	+41 Gt	+97 Gt	insgesamt: 100 Gt Freisetzung

tion weniger latente Wärme (Verdampfungswärme) in die Atmosphäre transportiert.

Von den zwei Effekten kann die CO_2 -Senke nur vorübergehend wirksam sein, bis der Überschuß an gebundenem Kohlenstoff nach der Verweildauer (von einigen Jahrzehnten) in der Phytomasse durch die Destruenten aus dem Bestandesabfall freigesetzt wird und sich Produktion und Abbau wieder ausgleichen. Aber der Energiehaushalt ist langfristig verändert und ist mit dem Klimageschehen eng gekoppelt.

1.3 Ein Stomatamodell wird gebraucht

Alle genannten Auswirkungen des CO_2 -Anstiegs sind über weniger enge Rückkopplungen mit den biogeochemischen Kreisläufen in der Natur verbunden. Die qualitativen Aussagen des letzten Abschnitts lassen sich aber nur mit Hilfe von Modellen genauer fassen und in ihrer relativen Bedeutung untersuchen. Die Schlüsselrolle der Stomata bedingt eine Schlüsselrolle desjenigen Modells, welches die Stomatareaktion auf die Umweltbedingungen (Wasser, Licht, Temperatur, CO_2) beschreibt.

Es existieren bereits etliche Stomatamodelle. Keines davon eignet sich gut zur Untersuchung der Folgen des CO_2 -Anstiegs, weil keines der Modelle die zugrundeliegenden Mechanismen der Stomatareaktion beschreibt. Vielmehr sind die Modelle von empirischer Natur und beruhen auf Messungen unter gegenwärtigen CO_2 -Bedingungen, wie die Leitfähigkeit mit einzelnen Umweltfaktoren korreliert. Dahinter steht die Hoffnung, man könne die Reaktion der Stomata auf Licht, die Reaktion auf Luftfeuchte, die Reaktion auf Bodenwasser usw. schon auf der Ebene der sich einstellenden Stomata-Leitfähigkeit trennen. Eine solche Trennung wirft sofort die Frage auf, wie man die Einzelreaktionen denn zusammensetzen hat, da, überspitzt gesagt, jede Reaktion für sich ja bereits einen Wert der Leitfähigkeit liefert. In den existierenden Modellen wurde für die Einzelreaktionen der einfachste Ansatz, nämlich ein Produktansatz, gewählt. Die beiden populärsten Modelle von Jarvis (1976) bzw. Ball (1988) berücksichtigen außerdem nicht alle wichtigen Faktoren. Bei Jarvis und Derivativen wie von Stewart (1988) und Dolman et al. (1991) beschrieben wird die CO_2 -Reaktion vernachlässigt. Bei Ball und Derivativen wie die Modelle von Lloyd (1991) und Leuning et al. (1995) fehlt der Einfluß des Bodenwassers. (Mehr zu diesen empirischen Modellen in Abschnitt 2.4.1.)

Der Produktansatz bedeutet, daß die Teilreaktionen jeweils nur von einem Umweltfaktor abhängen: die Umweltfaktoren dürften sich dann in ihrer Wirkung auf die Leitfähigkeit gegenseitig nicht beeinflussen. Experimente zeigen aber, daß eine Wechselwirkung zwischen den Umweltfaktoren existiert. In diesem Sinne schrieb Morison in einem Buchartikel über Stomata und CO_2 , „wegen der anderen beteiligten Faktoren [...] könne es sich als unmöglich erweisen, die Empfindlichkeit der Stomata auf CO_2 zu definieren“ (Morison, 1987). In den Modellen vom Jarvis-Typ wurden immerhin rudimentäre Wechselwirkungen eingeführt (Baldochi et al., 1991, S. 200), indem man auch Funktionen von zwei Umweltfaktoren verwendete (z. B. Luftfeuchte und Bodenwasser, Grünhage und Haenel, 1997).

Die Vorgänge beim Öffnen und Schließen der Stomata sind schon weitgehend verstanden. Die Analyse ergibt ein vielschichtiges Bild, bei dem die Leitfähigkeit der Spaltöffnungen durch deren Länge, Breite und Tiefe bestimmt wird; die Öffnung entsteht durch ein Anschwellen der Schließzellen, die sich gegeneinander abstützen und ihre Nachbarzellen wegdrängen; die Wasserbewegungen folgen Druckverhältnissen, die osmotische und hydraulische Ursachen haben; der Transport der osmotisch wirksamen Substanzen wird von Pumpen angetrieben und erfolgt durch regelbare Kanäle in der Zellmembran, die auf Botenstoffe reagieren können; der

hydraulische Wassertransport kommt durch die Transpiration der Blätter durch die Spalten und die einfallende Strahlung zustande.

Die verschiedenen Umweltfaktoren haben spezifische Angriffspunkte in diesem System. Ein Modell, das sich an den Wirkungsmechanismen orientiert, muß die erforderlichen Ebenen abbilden und zu einem Ganzen synthetisieren. Der Einsatzbereich des Modells liegt aber nicht in der Nachbildung weiterer physiologischer Details, sondern in der Anwendung auf ökologische Fragestellungen, also solche, die den Haushalt der Pflanzen betreffen. Das wesentliche Ziel muß sein, bei der Vorhersage der Leitfähigkeit die Wechselwirkung zwischen den Umweltfaktoren gut zu treffen, und nicht ein detailgetreues Abbild eines Zellenkomplexes im Computer entstehen zu lassen. Mit diesem Ziel vor Augen entstand meine Arbeit.

1.4 Die Fragestellung meiner Arbeit

Ein Modell ist kein Selbstzweck, sondern ein wichtiges Instrument der Forschung, mit dem Hypothesen über Abläufe und funktionale Zusammenhänge quantitativ überprüft werden können. Darum endet diese Arbeit nicht nach der Entwicklung des Modells, sondern zeigt auch eine Anwendung. Von vielen denkbaren Fragestellungen haben wir uns eine spezielle Frage vorgenommen, die aus unserer experimentellen Arbeit stammt.

Im Rahmen der Forschungsaktivitäten unserer Arbeitsgruppe zum Kohlenstoffkreislauf haben wir Meßkampagnen in verschiedenen Klimaregionen der Erde durchgeführt. In diesen Exkursionen durchmusterten wir die Vegetation nach funktionalen Typen in bezug auf ihre CO_2 -Reaktion. Dazu haben wir Meßdaten an Bäumen zur Reaktion der Stomata und der Photosynthese auf unterschiedliche CO_2 -Konzentrationen erhoben.

Wir konnten viele Arten untersuchen, indem wir uns auf eine Meßsequenz mit verschiedenen CO_2 -Konzentrationen unter ansonsten optimalen Bedingungen (viel Licht und hohe Luftfeuchte) beschränkten. Wenn die Zeit es erlaubte, kamen Meßreihen mit anderen Licht- und Feuchtebedingungen hinzu. Dieses Datenmaterial benutze ich, um das Stomatamodell für einige Arten aus verschiedenen Klimazonen zu parameterisieren. Damit weise ich nach, daß das Modell die CO_2 -Reaktion der Stomata und ihre Modulierung durch andere Umwelteinflüsse beschreiben kann.

Kapitel 2

Der Stand der Wissenschaft

Dieses Kapitel bietet eine kurze Übersicht über den Stand der Stomataforschung, angefangen bei allgemeinen Definitionen über Morphologie und Physiologie bis zur Theorie der Gaswechselfmessungen und Stomatamodellen. Auf diesem Fundament bauen die folgenden Kapitel auf.

2.1 Begriffe und Definitionen

Es gibt mittlerweile hervorragende Lehrbücher, die sich mit dem Gebiet zwischen Pflanzenphysiologie und Ökologie beschäftigen. Mein Favorit ist „Physicochemical and Environmental Plant Physiology“ von Nobel (1991). Nobel behandelt die Thermodynamik der Diffusion, des Wassers und wässriger Lösungen; Strahlung, Photosynthese und bioenergetische Aspekte; Gasaustausch auf der Ebene von Blatt und Bestand. Ich richte mich, wenn möglich, nach seiner Nomenklatur, die dem allgemeinen Gebrauch in der Literatur entspricht. Eine Übersicht der verwendeten Größen und Einheiten findet sich in Anhang A.

2.1.1 Konzentration und Stoffmengenanteil

In der Ökophysiologie werden oft Stoffmengen statt Massen verwendet. Beispielsweise werden Konzentrationen in mol m^{-3} gemessen. Ende der 70er Jahre begann sich die Erkenntnis durchzusetzen, daß es bei Flüssen gasförmiger Substanzen günstiger ist, die antreibende Konzentrationsdifferenz als Stoffmengenanteil (mol mol^{-1}) auszudrücken.¹⁾ Die Einheiten wurden ausgetauscht, aber die Bezeichnung Konzentration blieb haften. Um die gebräuchlichen Symbole und Bezeichnungen verwenden zu können, schließe ich mich diesem unpräzisen Gebrauch an. Zum Beispiel steht C_i für die interzelluläre CO_2 -„Konzentration“ in $\text{ppm(v)} = \mu\text{l l}^{-1} = \mu\text{mol mol}^{-1}$. Wo echte Konzentrationen auftreten, habe ich sie durch das Symbol c kenntlich gemacht. In jedem Fall findet man die zugehörige Einheit im Anhang A. Die Umrechnung zwischen Konzentration c und Stoffmengenanteil χ geschieht mit dem Molvolumen V_M ($0.0224 \text{ m}^3 \text{ mol}^{-1}$ bei 1013 hPa und 0°C).

2.1.2 Diffusion, Flüsse, Konzentrationen, Leitfähigkeit

Der Wasserdampf- und CO_2 -Austausch der Blätter beruht auf Diffusion, die bestrebt ist, herrschende Konzentrationsunterschiede auszugleichen. Die Konzentration c (hier in mol m^{-3})

¹⁾Ein Grund dafür ist, daß die Leitfähigkeit bezogen auf Stoffmengenanteile praktisch druckunabhängig und wenig temperaturabhängig ist, was Vergleiche unter verschiedenen Bedingungen erleichtert.

ist daher orts- und zeitabhängig. Die Diffusion wird beschrieben durch das erste Ficksche Gesetz. Der Flußvektor \mathbf{j} ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; eine Stromdichte) hängt vom Diffusionskoeffizienten D ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$) der Substanz im Medium und dem Gradienten²⁾ der Konzentration ab,

$$\mathbf{j}(\mathbf{x}) = -D \cdot \mathbf{grad} c(\mathbf{x}) \quad (2.1)$$

Die Erhaltung der Masse wird durch die Kontinuitätsgleichung ausgedrückt. Konzentrationsänderungen an einem Ort treten dann auf, wenn Zuflüsse und Abflüsse sich dort nicht kompensieren, d. h. wenn der Fluß dort Quellen oder Senken hat:

$$\frac{\partial}{\partial t} c(\mathbf{x}) = -\text{div} \mathbf{j}(\mathbf{x}) \quad (2.2)$$

Beim Gaswechsel der Blätter haben wir es mit zwei Kompartimenten zu tun, die miteinander verbunden sind. Die Außenluft ist gut durchmischt, und aufgrund ihres großen Volumens werden die Konzentrationen von Wasserdampf und CO_2 nur unwesentlich vom Gaswechsel beeinflusst. Im kleinen Interzellularvolumen stellen sich die Konzentrationen rasch entsprechend Zu- und Abfluß ein. Es herrscht dann ein Fließgleichgewicht mit unterschiedlichen Konzentrationen in den beiden Kompartimenten und einem stationären Konzentrationsgradienten entlang der Verbindungsstrecke. An jedem Ort \mathbf{x} ist $\partial c/\partial t = 0$ und $\text{div} \mathbf{j} = 0$ wegen (2.2). Mit Gleichung (2.1) erhält man für die Konzentrationsverteilung $c(\mathbf{x})$ die Laplace-Gleichung $\text{div} \mathbf{grad} c = 0$.

Wie man in Abbildung 2.1 erkennen kann, ist die Konzentrationsverteilung innerhalb einer Pore mit konstantem Querschnitt eindimensional. Die Laplace-Gleichung lautet für eine Dimension $d^2c/dx^2 = 0$. Folglich muß der Konzentrationsgradient dc/dx konstant sein und kann durch den Quotienten aus Konzentrationsdifferenz Δc zwischen den Kompartimenten und der effektiven Porenlänge δ ersetzt werden. Diese effektive Länge enthält eine Randkorrektur von üblicherweise dem einfachen Porenradius pro Porende (Abb. 2.1). Für den Fluß durch die Pore gilt im Gleichgewicht

$$j_{st} = -D \cdot \Delta c/\delta \quad (2.3)$$

Der Fluß j_{st} bezieht sich auf den Porenquerschnitt a_{st} . Durch jede Pore fließen $a_{st} j_{st}$ Mol pro Sekunde. Kennt man die Anzahl Poren n_{st} pro m^2 Blatt, kann man den Fluß auf die Blattfläche beziehen:

$$j = n_{st} a_{st} j_{st} = -D n_{st} a_{st} \Delta c/\delta \quad (2.4)$$

oder mit Stoffmengenanteil statt Konzentration

$$= -\frac{D n_{st} a_{st}}{V_M \delta} \Delta \chi = -g \Delta \chi \quad (2.5)$$

Der Proportionalitätsfaktor g wird als *Leitfähigkeit* oder *Konduktanz* bezeichnet. Die Leitfähigkeit hat die gleiche Einheit wie der Fluß ($\text{mol} (\text{m}^2 \text{ Blatt})^{-1} \text{s}^{-1}$).³⁾ Ihr Kehrwert ist der *Widerstand* r .

²⁾Gradient und Divergenz sind Differentialoperatoren der Vektoranalysis. Der Gradient eines Skalarfeldes $c(\mathbf{x})$ ist definiert als Vektor, dessen Komponenten die Ableitungen nach den einzelnen Ortskoordinaten sind: $\text{grad} c(\mathbf{x}) = (\partial c/\partial x, \partial c/\partial y, \partial c/\partial z)$. Die Divergenz eines Vektorfeldes $\mathbf{j}(\mathbf{x})$ ist definiert als Summe der Ableitungen der Vektorkomponenten nach der jeweiligen Ortskoordinate: $\text{div} \mathbf{j}(\mathbf{x}) = \partial j_x/\partial x + \partial j_y/\partial y + \partial j_z/\partial z$.

³⁾Um ein Gefühl für Größenordnungen zu geben: Typischerweise findet man 100 Stomata pro mm^2 mit einer mittleren Öffnung von $20 \mu\text{m}^2$. Der Diffusionskoeffizient für Wasserdampf in Luft beträgt $2.1 \cdot 10^{-5} \text{m}^2 \text{s}^{-1}$. Die Spaltöffnung ist rund $10 \mu\text{m}$ tief. Daraus ergibt sich eine Stomataleitfähigkeit von $0.2 \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Für einige unserer Meßpflanzen sind diese Daten gemessen worden.

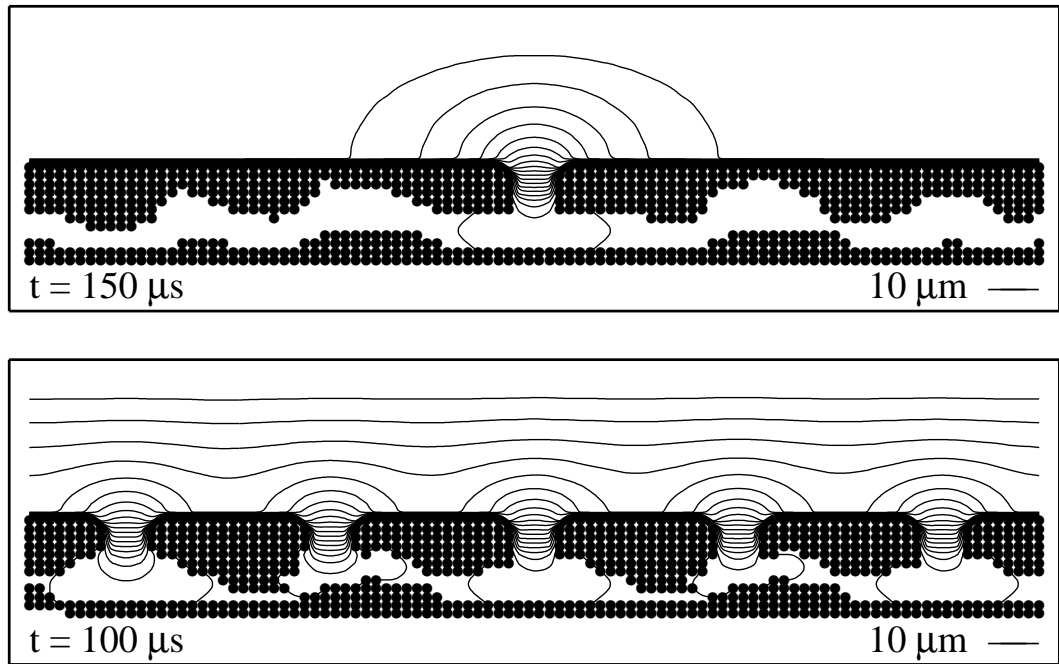


Abbildung 2.1: Linien konstanter Luftfeuchte bei einer einzelnen Pore (oben) und bei dicht beieinander liegenden Poren (unten). Ergebnisse aus meinem zweidimensionalen Diffusionsmodell (Anhang B) als Gleichgewichtswerte, die sich nach 100–150 μs eingestellt haben. Zellmaterial ist durch \bullet dargestellt und wurde willkürlich vorgegeben. Die Poren sind $8 \mu\text{m}$ weit geöffnet. Die Außenluft (oberer Rand) hat eine relative Feuchte von 50%. Der Linienabstand entspricht 2.5%. An der äußeren Porenöffnung liegt die Feuchte etwa bei 70%, an der inneren Öffnung bei etwa 95%. Die effektive Porenlänge ist größer als die eigentliche Länge. Man setzt oft eine Randkorrektur von je einem Porenradius an jedem Porenende an, was der Ausbeulung der Linien konstanter Feuchte Rechnung trägt. Die innerste Linie in den Interzellularen entspricht 100% Feuchte. Die Interzellularen sind also in guter Näherung zu 100% mit Wasserdampf gesättigt. Man erkennt die Bildung einer Grenzschicht durch Verschmelzen der Feuchtelinien benachbarter Poren mit einem Abstand von $40 \mu\text{m}$. Diese Feuchteverteilung gilt für ruhende Außenluft.

2.1.3 Transpiration

Der Fluß von Wasserdampf aus dem Blatt wird als Transpiration E ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) bezeichnet. Der Wasserdampf bewegt sich aus dem Kompartiment Interzellularvolumen in das Kompartiment Außenluft. Die Wasserdampf-Konzentrationen werden entsprechend mit W_i und W_a (mol mol^{-1}) bezeichnet. Die Diffusionsgleichung lautet

$$E = g_w (W_i - W_a) , \quad (2.6)$$

wobei g_w die Leitfähigkeit des Blattes für Wasserdampf ist.

Der Transpirationsfluß E besteht aus zwei Komponenten, der stomatären und der cuticulären Transpiration, wobei der Weg durch die Stomata weit überwiegt. Er beginnt an den feuchten Zelloberflächen, die an die Interzellularräume grenzen und Wasser dort hinein verdunsten. Innerhalb der Interzellularen ist die Diffusion unbehindert: der Konzentrationsgradient ist klein, und die Luft ist nahezu gesättigt mit Wasserdampf.⁴⁾ Die interzelluläre Wasserdampfkonzentration W_i berechnet man daher aus Sättigungsdampfdruck e_s und Luftdruck p_{air} ,

$$W_i = e_s(T_i) / p_{air} , \quad (2.7)$$

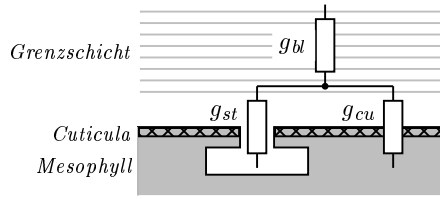
denn bei idealen Gasen sind Stoffmenge und Partialdruck zueinander proportional. Der Sättigungsdampfdruck ist temperaturabhängig; hier wird die Blattemperatur T_i zugrundegelegt. Die Außenkonzentration W_a ist durch den herrschenden Partialdruck e des Wasserdampfs gegeben. Man bezeichnet die Konzentrationsdifferenz auch mit D und schreibt

$$E = D g_w \quad \text{mit} \quad D = (e_s(T_i) - e) / p_{air} \quad (2.8)$$

Anders als die Interzellularen stellen die Spaltöffnungen einen erheblichen Widerstand dar, selbst wenn sie weit geöffnet sind. Entsprechend erstreckt sich ein steiler Konzentrationsgradient über den Spalt. An der Blattaußenseite verlaufen die Äquipotentialflächen einer Pore etwa konzentrisch über der Öffnung. Die Spaltöffnungen sind so dicht beieinander, daß die Äquipotentialflächen verschmelzen und parallel zum Blatt verlaufen (Abb. 2.1). Diese Diffusion wird aber überlagert durch Luftbewegungen entlang der Blattoberfläche. Dicht am Blatt bildet sich eine laminare Grenzschicht („boundary layer“) aus, die allmählich in die turbulente Außenluft übergeht. Die Dicke der Grenzschicht ist abhängig von Windgeschwindigkeit, Breite der Blattspreite in Windrichtung und Behaarung des Blattes. Sie kann bei ruhiger Luft etliche Millimeter betragen. Die Grenzschicht ist damit ein weiterer Widerstand auf dem Weg zur Außenluft.

Der cuticuläre Transpirationsweg beginnt in der Epidermis und führt durch die Cuticula in die Grenzschicht. Die cuticuläre Leitfähigkeit für Wasserdampf hängt vom Quellungsgrad ab, ist aber allgemein sehr gering (Boyer et al., 1997). Bezogen auf die Blattfläche ist die Leitfähigkeit der Stomata im geöffneten Zustand bis zu 200-fach größer, im geschlossenen Zustand immer noch 1- bis 10-fach (Körner, 1995).

⁴⁾In einem abgeschlossenen System würde sich über reinem Wasser eine relative Feuchte von 100 % einstellen. Ein typischer Wert für das Wasserpotential (s. u.) von Blättern ist -1.4 MPa, entsprechend 99 % Luftfeuchte. Die niedrigsten Blattwasserpotentiale von bis zu -5.5 MPa wurden in manchen Wüstenpflanzen gemessen. Das entspricht immer noch 96 % Luftfeuchte (Nobel, 1991). Die Interzellularen sind ein offenes System, so daß ein Gradient der Luftfeuchte zu den Stomata hin existiert. Die angegebenen Feuchten gelten daher streng nur am Ort der Transpiration. Egorov und Karpushkin (1988) geben Werte für W_i bis hinab zu 83 % an, wobei der genaue Bezugspunkt unklar ist.



Die Blattleitfähigkeit für Wasserdampf g_w setzt sich zusammen aus der Parallelschaltung der Stomatalleitfähigkeit g_{st} und der cuticulären Leitfähigkeit g_{cu} , gefolgt von der Leitfähigkeit der Grenzschicht, g_{bl} :

$$g_w^{-1} = (g_{st} + g_{cu})^{-1} + g_{bl}^{-1} \quad (2.9)$$

Im folgenden vernachlässige ich die cuticuläre Leitfähigkeit und schreibe statt g_{bl} den Widerstand r_{bl} aus Gründen der Lesbarkeit. Damit wird

$$g_w = g_{st} / (1 + g_{st} r_{bl}) \quad (2.10)$$

Bei verschwindender Grenzschicht geht deren Widerstand auf Null, nur der stomatare Anteil bleibt übrig.

2.1.4 Assimilation

Der Fluß von CO_2 in das Blatt wird Assimilation A ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) genannt. Die CO_2 -Konzentrationen heißen C_i und C_a ($\mu\text{mol mol}^{-1}$), und die Diffusionsgleichung lautet

$$A = g_c (C_a - C_i) \quad (2.11)$$

Die umgedrehte Reihenfolge der Konzentrationen entspricht der Vorzeichenkonvention. Mit g_c wird die Leitfähigkeit des Blattes für CO_2 (in der Gasphase) bezeichnet. Man kann g_c auf die leichter meßbare Leitfähigkeit für Wasserdampf g_w zurückführen. Die Diffusion von CO_2 in Luft ist um den Faktor 1.6 langsamer als die von Wasserdampf. Das entspricht dem Verhältnis der Diffusionskoeffizienten (vgl. Anhang B). Für Transport durch erzwungene Konvektion in laminaren Schichten schrumpft der Faktor auf 1.37. Solche Bedingungen herrschen in der Grenzschicht an der Blattoberfläche. Mit steigender Geschwindigkeit und turbulenter Konvektion nimmt der Unterschied weiter ab.

Der Weg des CO_2 ins Blatt beginnt bei der Außenluft. Zuerst muß die Grenzschicht überwunden werden. Die Cuticula ist für CO_2 um 1–2 Größenordnungen weniger permeabel als für Wasserdampf (Kerstiens et al., 1992) und braucht nicht beachtet zu werden. Durch die Stomata gelangt CO_2 in die Interzellularen und geht dann in der Zellwand in Lösung. Das Henry-Daltonsche Gesetz gibt an, welche Konzentration in Lösung dem Partialdruck in der Gasphase entspricht. Der anschließende diffusive Transport in der flüssigen Phase ist um vier Größenordnungen langsamer als in der Gasphase (Evans und von Caemmerer, 1996). Er führt durch das Cytosol über die Chloroplastenmembran in das Stroma der Chloroplasten zu den carboxylierenden Enzymen.

Für die Leitfähigkeit g_c auf dem Weganteil in der Gasphase gilt die Beziehung

$$g_c = g_{st} / (1.6 + 1.37 g_{st} r_{bl}) , \quad (2.12)$$

wobei man den Weg durch Grenzschicht und Stomata bis zum Ort der Verdunstung zugrunde legt. Mit diesem g_c hat C_i also die Bedeutung der Konzentration am Ort der Verdunstung, nicht an dem Ort, wo das CO_2 in die flüssige Phase übertritt. Das ist die übliche Definition für C_i .⁵⁾

⁵⁾ Dieses C_i ist nicht unbedingt die mittlere Konzentration in den Interzellularen. Das CO_2 muß schon in der

Man verwendet dieses C_i sogar als Maß für das Substratangebot bei der Carboxylierung und benutzt $A(C_i)$ -Kurven zur Charakterisierung der Photosynthese. Das liegt daran, daß mit heutigen Gaswechsellinimenten C_i gut meßbar ist und näherungsweise ein linearer Zusammenhang mit der CO_2 -Konzentration an den Bindungsstellen der Ribulose-1,5-bisphosphat-Carboxylase/Oxygenase besteht. Allerdings wird dabei der Einfluß des Luftdrucks verschleiert. Im Gebirge herrscht zwar die gleiche CO_2 -Konzentration, aber der niedrigere Partialdruck ist maßgeblich für die Lösung von CO_2 im Mesophyll. Damit sinkt die Photosynthese und im gleichen Verhältnis die Photorespiration.

In Gleichung (2.11) wird der Gegenstrom von Wasserdampf vernachlässigt, der die Diffusion des CO_2 in das Blatt behindert. Eine genauere Formulierung wird von Ball (1987) angegeben: man nutzt den Umstand, daß der Diffusionskoeffizient von CO_2 in Wasserdampf vergleichbar mit dem in Luft ist, und subtrahiert den CO_2 -Transport mit der mittleren Konzentration $(C_a + C_i)/2$ im Transpirationsfluß,

$$A = g_c (C_a - C_i) - E (C_a + C_i)/2 \quad (2.13)$$

Diese Korrektur kann etwa 10 % ausmachen⁶⁾ und sollte berücksichtigt werden, wenn man aus Messungen von A auf den Wert von C_i schließen will. Umgekehrt darf man den viel kleineren Strom von CO_2 ins Blatt bei der Berechnung der Transpiration vernachlässigen.

Bei sehr kleinen Spaltöffnungen ist die Öffnung wesentlich schmaler als die mittlere freie Weglänge der Gasmoleküle. Die Gasmoleküle stoßen häufiger an die Porenwand als gegeneinander. In diesem Fall gelten die Gleichungen für Diffusion in einer Kapillare (Knudsen-Diffusion). Die Korrektur für C_i ist auch bei fast geschlossenen Poren noch kleiner als 1 % (Leuning, 1983, Fig. 2, Durchmesser 0.3 μm) und bleibt hier unberücksichtigt.

2.1.5 Das Wasserpotential

In der Thermodynamik können Systeme durch verschiedene Sätze von unabhängigen Zustandsvariablen beschreiben werden. Für biochemische Prozesse läßt sich der Zustand eines Systems am besten durch Temperatur T , Druck P und Stoffmengen n_j der beteiligten Stoffe beschreiben. Die dazu passende Energiefunktion ist die Freie Enthalpie $G(T, P, n_j)$ (im Englischen auch mit „Gibb’s free energy“ bezeichnet). Viele Abläufe finden bei konstanter Temperatur und konstantem Druck statt. Verändert man unter diesen Bedingungen die Stoffmenge einer Substanz, so wird sich die Freie Enthalpie des Kompartiments ändern. Diese Änderung bezeichnet man als das chemische Potential μ_j dieser Substanz,

$$\mu_j = (\partial G / \partial n_j)_{T,P} \quad [\text{J mol}^{-1}] \quad (2.14)$$

Jedes System versucht, seine Freie Enthalpie zu minimieren. Wenn für das Wasser in einem Kompartiment gilt, daß sein chemisches Potential μ_w negativ ist, heißt das, eine Erhöhung Gasphase erheblich weiter durch die Interzellularen diffundieren, denn die Verdunstung geschieht zum großen Teil schon nahe der Spaltöffnung (Tyree und Yianoulis, 1980, vgl. auch Abb. 2.1), während die Photosynthese vor allem in den Zellen des Palisadenparenchyms stattfindet. Die Form dieser Zellen bietet allerdings eine große Oberfläche für die CO_2 -Aufnahme. Im Verhältnis zur Blattfläche kann leicht die 20-fache Fläche erreicht werden (Nobel, 1991).

⁶⁾Zur Abschätzung: für C_3 -Pflanzen ist das mittlere Verhältnis von $C_i/C_a = 0.7$ (Ball und Berry, 1982). Unkorrigiert gilt $A = 0.3 g_c C_a$, mit der Korrektur ist $A = 0.3 g_c C_a - 0.85 C_a E \approx 0.3 g_c C_a (1 - 3 E/g_c)$. Die Transpiration E ist $E = 0.02 g_w = 0.032 g_c$ bei einer Konzentrationsdifferenz von $W_i - W_a = 0.02 \text{ mol mol}^{-1}$ (65 % relative Feuchte bei 25 °C). Die Korrektur $3 E/g_c$ beträgt also rund 0.1 und vermindert A um 10 %. Für C_4 -Pflanzen mit C_i/C_a von durchschnittlich 0.4 beträgt die Korrektur nur etwa 3 %.

der Stoffmenge Wasser n_w würde die Freie Enthalpie vermindern. Sind zwei Kompartimente mit unterschiedlichen Werten für μ_w miteinander verbunden, strömt das Wasser zum negativeren chemischen Potential. Damit sinkt dort die Freie Enthalpie mehr als sie im anderen Kompartiment durch den Substanzverlust steigt, und folglich sinkt die Freie Enthalpie des Gesamtsystems.

Pflanzenwissenschaftler bevorzugen eine volumenbezogene Energie und haben das Wasserpotential ψ definiert als

$$\psi = \mu_w / \bar{V}_w , \quad (2.15)$$

wobei \bar{V}_w das partielle Molvolumen des Wassers ist ($\bar{V}_w \approx 18 \cdot 10^{-6} \text{ m}^3 \text{ mol}^{-1}$ für verdünnte Lösungen). Das Wasserpotential kann in Druckeinheiten (meist MPa) angegeben werden und läßt sich so leicht mit Turgor und potentiell osmotischen Druck in Beziehung bringen.

Das Wasserpotential setzt sich zusammen aus dem hydrostatischem Druck p einer Lösung bzw. einem Matrixpotential τ bei Wasser in einem quellbaren oder porösen Medium, dem potentiell osmotischen Druck π sowie dem Gravitationspotential $\rho g h$,

$$\psi = p - \pi - \tau + \rho g h \quad (2.16)$$

Der Turgor genannte hydrostatische Druck kann in Pflanzenzellen beträchtliche Werte erreichen (MPa; 2 MPa entsprechen immerhin dem 20-fachen atmosphärischen Druck). Die Zellmembran würde reißen und die Zellen platzen, wenn die Wände diesen Druck nicht auffangen würden.

Während der Druck eine volumengebundene Erscheinung ist, beschreibt das Matrixpotential Wechselwirkungen des Wassers mit anderen Oberflächen. Der hydrostatische Druck wird daher verwendet, wenn es sich um verdünnte Lösungen mit Wasser als Hauptmedium handelt; Oberflächen spielen dann eine untergeordnete Rolle. Nicht so, wenn das Volumen mit porösen Materialien mit großen Oberflächen ausgefüllt ist: so stehen etwa die Zellwände und der Apoplast unter Atmosphärendruck, der hydrostatische Druck ist damit unbedeutend, wenn man nicht gerade Überdruck von außen anlegt. Das Wandmaterial ist aber quellbar und wirkt wie ein Docht. Es hat ein Matrixpotential, das umso größer ist, je weniger Wasser gebunden ist.

Ein potentieller osmotischer Druck entsteht schon durch die Gegenwart von osmotisch aktiven Substanzen. Für verdünnte Lösungen gilt das Van't Hoffsche Gesetz,

$$\pi = R T c , \quad (2.17)$$

dabei ist R die universelle Gaskonstante ($8.3144 \cdot 10^{-6} \text{ MJ K}^{-1} \text{ mol}^{-1}$), T die absolute Temperatur (K) und c die Konzentration der osmotischen Substanzen in Lösung (mol m^{-3}). Mit diesen Einheiten kommt π in MPa heraus. – Bei konzentrierten Lösungen nimmt die Aktivität der Substanzen ab, weil ihre Wechselwirkung nicht mehr allein auf das Wasser beschränkt ist. Dann wird der potentielle osmotische Druck in (2.17) überschätzt.

Unterschiede im Gravitationspotential spielen beim Wassertransport zwischen benachbarten Zellen ($\Delta h = 0$) keine Rolle, wohl aber beim Transport von den Wurzeln in die Krone eines Baumes.

Allgemein sind in Pflanzenzellen hydrostatischer und osmotischer Druck bestimmend, im Apoplasten Matrixpotential und osmotischer Druck.

$$\psi = p - \pi \quad \text{in Pflanzenzellen} \quad (2.18)$$

$$\psi = -\tau - \pi \quad \text{im Apoplasten} \quad (2.19)$$

2.1.6 Wassertransport

Der potentielle osmotische Druck ist eine Eigenschaft der Lösung. Auswirken kann er sich aber nur, wenn Kompartimente durch semipermeable Membranen voneinander getrennt sind. Der Wassertransport zwischen Kompartimenten hängt darum nicht unbedingt vom Gradienten des gesamten Wasserpotentials, aber doch von den Gradienten seiner Komponenten ab. Die irreversible Thermodynamik liefert Gleichungen für Transportvorgänge mit gekoppelten Flüssen von Wasser und gelösten Substanzen. Der Volumenfluß j_V (als Volumenstromdichte der Gesamtlösung; $\text{m}^3 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ist

$$j_V = L_p(\Delta p - \sum_k \sigma_k \Delta \pi_k) \quad (2.20)$$

Dabei ist L_p ($\text{m s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) die hydraulische Permeabilität, die die Druckunterschiede in Abwesenheit osmotischer Gradienten mit dem Volumenfluß verknüpft. σ_k heißt Reflexionskoeffizient und bestimmt, wie stark die osmotisch wirksame Substanz k von der Membran zurückgehalten wird. $\sigma = 0$ bedeutet, daß die Substanz frei passieren kann und den Volumenfluß folglich nicht antreiben kann, $\sigma = 1$ entspricht einer semipermeablen Membran, die für die Substanz impermeabel ist; folglich kann der potentielle osmotische Druck aufgrund dieser Substanz den Volumenfluß antreiben. Gilt $\sigma = 1$ für alle relevanten Substanzen, so ist der Volumenfluß proportional zum Wasserpotentialgradienten, $j_V = L_p \Delta \psi$, und besteht nur aus Wasser, da der Rest der Lösung nicht diffundieren kann.

Am Plasmalemma werden gelöste Substanzen nicht mit dem Wasser gekoppelt transportiert, sondern unabhängig davon durch spezielle Transporter. Der Reflexionskoeffizient ist daher im wesentlichen gleich 1 für Ionen und hydrophile organische Substanzen (aber nicht für lipophile Substanzen, etwa Alkohole, oder solche, die die Membraneigenschaften verändern). Für den Wassertransport im Boden, Xylem und Phloem wird aber ein rein druckgetriebener Transport diskutiert (Nobel, 1991).

Als Kehrwert der hydraulischen Permeabilität erhält man den (flächenbezogenen) hydraulischen Widerstand R' der Membran. In (Kramer und Boyer, 1995) finden sich folgende Angaben für hydraulische Widerstände:

in der Epidermis	$1 \dots 50 \cdot 10^6 \text{ MPa s m}^{-1}$
in den Nebenzellen	$3 \dots 50 \cdot 10^6 \text{ MPa s m}^{-1}$
in Mesophyllzellen	$17 \dots 25 \cdot 10^6 \text{ MPa s m}^{-1}$

Diese Werte beruhen auf Messungen des Zellvolumens, ihrer Oberfläche und der Relaxationszeit nach einem Druckpuls aus einer Mikrosonde.

Wir verwenden meist die konkreten Ströme ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$) und Widerstände (MPa s m^{-1}), die zwischen Zellen fließen. Die Umrechnung geschieht über die durchströmte Fläche A , so daß der Strom $J = j A$ ist und der Widerstand $R = R'/A$.

2.1.7 Ionentransport durch Membranen

Eine Membran trenne zwei Kompartimente, ein „inneres“ und ein „äußeres“. Ionen können diese Membran nur an speziellen Stellen passieren: einfache Poren, die dann meist steuerbar sind und als Kanäle bezeichnet werden; Cotransporter, bei denen den Transport zweier Substanzen so gekoppelt ist, daß die eine Substanz gegen einen Gradienten transportiert werden kann, weil der Transport der anderen Substanz Freie Energie im Überschuß liefert; und schließlich

Pumpen, bei denen Stoffwechselenergie für den Transport aufgewendet werden muß. Die Poren bieten den schnellsten Transport.

Die Doppellipidschicht der Membran wirkt wie ein Kondensator. Es kann sich eine Spannung aufbauen, die als Potentialdifferenz zwischen innen und außen angegeben wird und auch als „Membranpotential“ bezeichnet wird. Das elektrische Potential in den beiden Kompartimenten beeinflusst das chemische Potential der Ionen sehr stark. Demgegenüber sind Druckunterschiede oder Gravitationspotential bedeutungslos. Der Ionentransport heißt darum auch Elektrodifusion. Die Schließzellen mancher Arten sind besonders leicht isolierbar und sind dankbare Objekte für elektrophysiologische Studien. Darum weiß man relativ viel über die Mechanismen des Ionentransportes an der Schließzellenmembran und die Rolle von aktivierenden und deaktivierenden Stoffen. Diese interagieren jedoch stark (Blatt, 1999) und lassen von dieser niedrigen Ebene aus kein völlig konsistentes Bild der gesamten Funktionsweise der Stomata gewinnen. Die Modellierung der mikroskopischen Vorgänge bei der Ionendynamik ist noch am Anfang (Gradmann und Hoffstadt, 1998).

2.2 Funktionsweise der Stomata

2.2.1 Morphologie

Pro mm^2 Blattfläche finden sich typischerweise 100–300 Stomata. Die Abmessungen der Pore liegen in der Größenordnung von 10 μm : Länge und Öffnungsweite liegen im Bereich 6–20 μm , die Tiefe der Pore ist etwas geringer.

Etwa die Hälfte aller Pflanzenarten sind amphistomatär, d. h. sie besitzen Stomata auf beiden Seiten des Blattes. Oft findet man auf der Blattunterseite erheblich mehr und größere Stomata. Vor allem Bäume und Sträucher sind hypostomatär, d. h. sie weisen keine oder sehr wenige Stomata auf der Blattoberseite auf.

Drei Bauformen der Stomata sind besonders wichtig. Am häufigsten bei Angiospermen ist der *Helleborus*-Typ mit in der Aufsicht nierenförmigen Schließzellen; bei Gräsern sind die Schließzellen hantelförmig (der *Gramineen*-Typ). Bei Gymnospermen gibt es den *Coniferen*-Typ. Für unsere Zwecke unterscheiden sich die drei Typen nicht wesentlich. Die meisten Untersuchungen sind am *Helleborus*-Typ durchgeführt worden, und ich gehe im folgenden von dieser Bauform aus.

Die Spaltöffnung ist der Zwischenraum zwischen zwei Schließzellen, die miteinander nur an den Polen verwachsen sind. Im geschlossenen Zustand sind die Schließzellen schlaff. Die ventralen Wände der Schließzellen berühren sich, so daß der Spalt nur ein enger Schlitz ist, der durch ineinandergreifende Vorsprünge innen und außen zusätzlich abgedichtet wird. Die hinter den Schließzellen liegende „Atemhöhle“ ist von der Außenluft abgeriegelt, und damit auch der interzelluläre Luftraum.

Nimmt das Volumen der Schließzellen und damit der hydrostatische Druck zu, vergrößert sich die Öffnung beim *Helleborus*-Typ von einem länglichen Schlitz bis zur Kreisform, beim *Gramineen*-Typ zu einer eher rechteckigen Form. In beiden Fällen werden die unmittelbaren Nachbarzellen deformiert (Abb. 2.2) und weichen in die Atemhöhle aus. Bei Mißbildungen mit fehlender Atemhöhle, wo stattdessen Zellen des Schwammparenchyms gebildet wurden, sind die Stomata mangels Bewegungsfreiheit funktionsunfähig (Ziegler, 1987). Die unmittelbaren Nachbarzellen werden wegen ihrer mechanischen Beteiligung und der mehr oder weniger ausgeprägten Spezialisierung als Nebenzellen bezeichnet und zum Stomataapparat dazugerechnet.

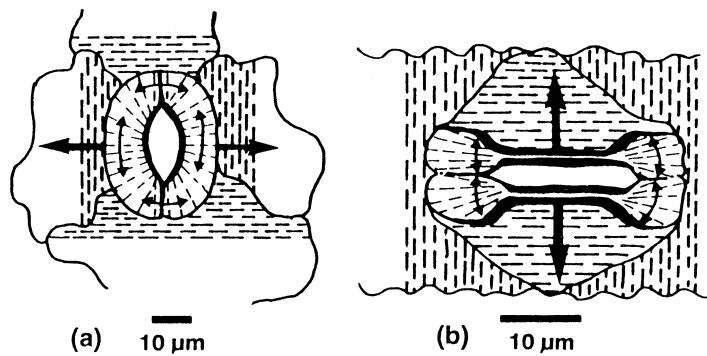


Abbildung 2.2: Formänderungen von öffnenden Schließzellen in der Aufsicht. Die Orientierung der Mikrobrillen (gestrichelt) und die Wandverdickungen beeinflussen die Formänderung. Die dünnen Pfeile deuten die Aufblähung der Schließzellen an, die dicken Pfeile die Bewegung ihrer Zellwände. Dabei sind die Mikrobrillen in den Nachbarzellen so orientiert, daß sie die Ausdehnung der Schließzellen in die Breite, aber nicht in die Länge zulassen. (a) Bei elliptischen Schließzellen (*Helleborus*-Typ) koppeln die Mikrobrillen die Ausdehnung der dorsalen und ventralen Wände aneinander, wobei die verdickten ventralen Wände eine Zunahme des Porenumfangs erschweren. Das führt zu einer immer runder werdenden Öffnung. (b) Beim doppelantelförmigen *Gramineen*-Typ sind die aufgeblähten Zellenden über Wandporen gut miteinander verbunden. Sie schieben die starren ventralen Wände auseinander, so daß sich ein Schlitz bildet, der selten breiter als 6 µm wird. Man beachte die unterschiedlichen Maßstäbe. Nach Weyers und Meidner (1990, Fig. 2.3).

Es gibt drei grundlegende Bewegungen, die mit unterschiedlichen Anteilen zur Stomataöffnung zusammenwirken: eine *Lumendeformation*, einen *Zugbrücken-Effekt* und einen *Schiebetür-Effekt*. Abbildung 2.3 zeigt diese Bewegungen idealisiert als separate Vorgänge im Porenquerschnitt. Das Lumen der Schließzellen hat im geschlossenen Zustand einen dreieckigen bis schlitzartigen, horizontal gestreckten Querschnitt und bläht sich beim Öffnen bis zur Kreisform auf. Die horizontale Ausdehnung nimmt ab, die Porenweite zu (a). Eine asymmetrische Expansion vor allem nach außen bewegt die äußeren Vorsprünge auseinander wie eine Zugbrücke. Wie ein Scharnier verhält sich die äußere Verbindung zwischen Schließ- und Nebenzellen, die historisch als Hautgelenk bezeichnet wird (b). Die Schließzellen drücken außerdem mit ihren dorsalen Wänden die größeren Nebenzellen ein (c).

Auf dem Weg aus der Atemhöhle an die Außenluft können, je nach Öffnungsstadium, entweder der äußere Vorsprung oder die zentrale Engstelle den effektiven Öffnungsquerschnitt

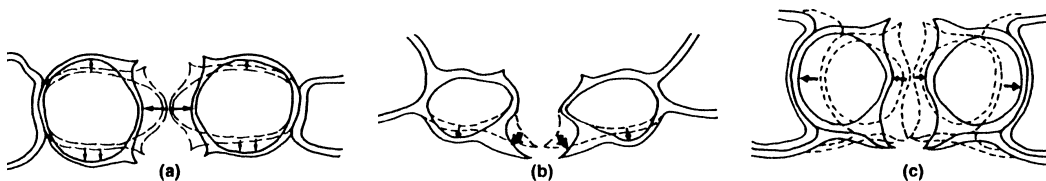


Abbildung 2.3: Grundlegende Komponenten der Schließzellenbewegung im Querschnitt durch die Pore an der weitesten Stelle. Die Außenluft ist unten, die Interzellularen oben. Die eigentliche öffnende Bewegung kommt zustande durch das Zusammenwirken von Deformation des Lumens (a), Zugbrücken-Effekt (b) und Schiebetür-Effekt (c). Nach Weyers und Meidner (1990, Fig. 2.4).

begrenzen. Der innere Vorsprung ist dafür meist zu schwach ausgeprägt. Die zentrale Engstelle liegt dort, wo die bauchigen ventralen Wände der Schließzellen einander am nächsten sind. Man geht davon aus, daß der Wachsüberzug der Cuticula etwa bis zur zentralen Engstelle hineinreicht, so daß diejenigen Wandpartien der Schließzellen ungehindert transpirieren können, die auf der Seite der Atemhöhle liegen (Sack, 1987).

2.2.2 Druckverhältnisse im Stomatakomplex

Der Druck in den Schließzellen bestimmt die Öffnungsweite maßgeblich. Der Druck in den Nebenzellen schiebt die Schließzellen aufeinander zu und ist ein Widerstand gegen die Öffnung. Fehlt dieser Widerstand, wie es bei Experimenten mit isolierten Epidermisstreifen der Fall ist, fällt die Öffnung bei gleichem Schließzellendruck größer aus. Die Zellwände der Schließzellen sind so elastisch, daß sich das Zellvolumen beim Öffnen mehr als verdoppeln kann (z. B. Franks et al., 1995). Die Wände der Nebenzellen sind dagegen wenig dehnbar und lassen wie bei den meisten ausgewachsenen Pflanzenzellen nur Volumenänderungen von 10–20% zu.

Die Stomata öffnen sich erst, wenn der Druck in den Schließzellen größer als der Druck in den Nebenzellen wird. Für die öffnende Wirkung der Druckverhältnisse gibt es mehrere Ansätze. Manche schreiben den Nebenzellen einen sogenannten *mechanischen Vorteil* durch ihre Größe und Form zu (vgl. Sharpe et al., 1987), andere ziehen besondere Druck-Volumen-Beziehungen in Betracht, die die *Spannungsphase* vor dem Öffnen und die folgende *Motorphase* wiedergeben (Cowan, 1995). Die Zusammenhänge werden bei der Modellbildung in Abschnitt 3.2.1 diskutiert.

Die Hauptbeiträge zum hydrostatischen Druck in den Zellen sind Wasserpotential und osmotischer Druck. Wasserbewegungen folgen fallendem Wasserpotential, so daß im Gleichgewicht (bei verschwindendem Wasseraustausch) Schließ- und Nebenzellen das gleiche Wasserpotential haben wie der umgebende Apoplast. Da ein Großteil der Transpiration aus den Zellwänden der Schließ- und Nebenzellen in die Atemhöhle erfolgt (Tyree und Yianoulis, 1980), fällt das Wasserpotential vom Xylem über mehrere Zellen zum Apoplast an der Atemhöhle kontinuierlich ab. Also richtet sich das Wasserpotential in Schließ- und Nebenzellen passiv nach dem Wasserpotential am Ort der Transpiration und damit nach der Transpiration (Cowan, 1977).

Ein kleiner Teil der Transpiration stammt vom Außenrand der Spaltöffnung und wird als peristomatäre Transpiration bezeichnet (Maier-Maercker, 1983). Die peristomatäre Transpiration führt in erster Linie zu einem Wasserverlust der Schließzellen gegenüber der umgebenden Epidermis und könnte daher einen Sensor für den Wasserdampfgradienten zur Außenluft darstellen. Allerdings müßten die Schließzellen durch beträchtliche Widerstände vom Restgewebe abgekoppelt sein (siehe dazu die Diskussion in Anhang C).

Aktives Öffnen und Schließen der Stomata geschieht durch Import und Export osmotisch wirksamer Substanzen in die Schließzellen oder ihrer Synthese am Ort: Saccharose, die aus Stärkeabbau stammt, sowie K^+ -Ionen mit den Gegenionen Cl^- und Malat $^{2-}$. Die Stärke-Zucker-Hypothese bestimmte lange die Vorstellungen über die Funktion der Schließzellen, war damals aber experimentell schlecht überprüfbar. In den sechziger Jahren wurde die Hypothese von K^+ -Ionen als Hauptosmotikum von Fujino und von Fischer aufgestellt (zitiert in MacRobbie, 1987). Die Ionentheorie fand schnell große Beachtung, weil die hohen K^+ -Konzentrationen in den Schließzellen von geöffneten Stomata gut nachweisbar waren. Mit der Patch-Clamp-Technik war es sogar möglich, ein Transportersystem zu identifizieren, das konsistent mit den Beobachtungen die Ionenkonzentrationen regeln könnte. Dazu später mehr.

Tabelle 2.1: Beispielhafte Werte für Konzentrationen von K^+ und Cl^- in Vakuole und Apoplast von Schließzellen und ihrer näheren Umgebung bei *Commelina communis*. Angaben in $mol\ m^{-3}$. Nach Willmer und Fricker (1996, Abb. 8.2). K^+ ist das dominante Ion. Cl^- folgt im wesentlichen parallel, kompensiert aber bei hohen Konzentrationen nur rund 1/4 des K^+ . Im offenen Zustand finden sich die Ionen vor allem in der Vakuole der Schließzelle und ihrer direkten Nachbarzelle, im geschlossenen Zustand vor allem im Apoplast und den entfernteren Zellen.

Ort	offen				geschlossen			
	Vakuole		Apoplast		Vakuole		Apoplast	
	K^+	Cl^-	K^+	Cl^-	K^+	Cl^-	K^+	Cl^-
Schließzelle	448	121	3	5	95	33	101	33
Nachbar 1	293	62	11	7	156	36	53	28
Nachbar 2	98	47	12	16	199	55	4	6
Nachbar 3	73	86	24	18	448	117	3	6

Darüber geriet die Stärke-Zucker-Hypothese ins Abseits. Trotzdem blieb das Problem, daß die beobachteten Ionenkonzentrationen zu niedrig für die erforderlichen Drücke waren (MacRobbie, 1987). Erst mit modernen HPLC-Analysemethoden konnte vor kurzem gezeigt werden, daß beträchtliche Saccharosekonzentrationen an geöffneten Stomata beteiligt sind. Interessant ist, daß K^+ -Ionen vor allem vormittags den größten osmotischen Beitrag liefern und nachmittags weitgehend durch Saccharose ersetzt werden (Talbot und Zeiger, 1998).

Festzuhalten bleibt, daß sowohl Ionen als auch Saccharose wesentlich für die Funktion der Schließzellen sind. Über den Ionenmechanismus ist viel bekannt. Die Regelung der Saccharose wird sicher ein zentrales Thema in der Stomataforschung der nächsten Jahre werden.

2.2.3 Ionenbewegungen beim Öffnen und Schließen

Beim Öffnen wird hydrostatischer Druck in den Schließzellen aufgebaut. Der Ionenmechanismus importiert dazu K^+ -Ionen. Ausgewachsene Schließzellen haben keine Plasmodesmata und damit keine symplasmatische Verbindung zu den Nachbarzellen mehr. Jeder Transport muß über den Apoplast durch die Zellmembran erfolgen. Die K^+ -Ionen stammen aus den Zellwänden in der Nachbarschaft, wo sie durch Komplexbildung festgehalten wurden, und aus den Vakuolen der Nachbarzellen (Tab. 2.1).

Die Ionen können aber nicht frei im Cytosol bleiben, da die beträchtlichen Konzentrationen toxisch wären. Sie werden durch den Tonoplast zur Speicherung in die Vakuole befördert. Eine andere Substanz muß die anfallenden Druckunterschiede über dem Tonoplast ausgleichen, damit er nicht zerreißt. In Frage kommt dafür am ehesten Saccharose, die im Cytosol in ausreichender Geschwindigkeit aus Stärke gebildet werden kann.

Als Gegenion zu K^+ wird Cl^- importiert und Malat²⁻ synthetisiert.

Das Schließen ist nicht das Spiegelbild des Öffnungsvorgangs. Es wird eingeleitet durch den Export von Anionen aus der Vakuole (Kearns und Assmann, 1993) und über die Plasmamembran nach außen in den Apoplast. Die K^+ -Ionen folgen. Malat wird sowohl exportiert (es wurde nach dem Schließen im Apoplast gefunden) als auch über den Malat-Shuttle in den Mitochondrien verarbeitet (radioaktiv markiertes CO_2 führte zu markierten Carbonsäuren des Zitratzyklus). Als dritte Möglichkeit könnte es zum Wiederaufbau von Stärke genutzt werden,

was aber langsam ist und Energie benötigt, daher sind die beiden ersten Wege wahrscheinlicher (Willmer und Fricker, 1996).

Die Transportersysteme in Plasmalemma und Tonoplast müssen den öffnenden und schließenden Reizen entsprechend die Ionenkonzentrationen regulieren und dabei so aufeinander abgestimmt sein, daß es zu keiner toxischen Akkumulation von Ionen im Zellplasma kommt.

2.2.4 Transportersysteme in den Membranen

Im Plasmalemma besteht das Transportersystem aus einer ATP-getriebenen Protonenpumpe; zwei gleichrichtenden, sehr selektiven K^+ -Kanälen, von denen einer einwärts und einer auswärts gerichtet ist; einem Cl^- -Kanal und vermutlich einem $(2 H^+ : Cl^-)^+$ Symporter. Bis auf den Symporter wurden alle Transporter im Plasmalemma der Schließzellen nachgewiesen. Der Symporter wurde in anderen Pflanzenzellen gefunden und wird für den Anioneneinlaß in die Zelle postuliert (MacRobbie, 1987; Gradmann et al., 1993).

Ist die elektrogene Pumpe aktiviert, wird die Zellmembran hyperpolarisiert (innen um mehr als 100 mV negativer als außen). Damit wird thermodynamisch der Einstrom von K^+ und der Ausstrom von Cl^- begünstigt.

Die spannungs- und konzentrationsabhängigen Ionenströme können oft mit der Goldman-Hodgkin-Katz-Gleichung beschrieben werden (Hille, 1992; Ferreira und Marshall, 1985).

Über den Symporter kann auch Cl^- verkappt als positive Ladung ins Zellinnere gelangen. Da die Membrantransporter aber keine unregulierten Poren sind, sondern geregelte Kanäle, wird der aufgebaute Gradient im chemischen Potential nur wirksam, wenn die Kanäle aktiviert, d. h. leitend sind.

Die K^+ -Kanäle und der Symporter lassen sich vereinfacht mit einem aktiven und einem inaktiven Zustand beschreiben. Die Besetzungswahrscheinlichkeiten hängen vom Membranpotential und verschiedenen anderen Faktoren ab. Hier können Umwelteinflüsse direkt oder über „Second Messenger“ wie Ca^{2+} ansetzen. Ein weiterer wichtiger Faktor ist das Phytohormon Abscisinsäure (ABA), das mehrere Kanaltypen und auch die elektrogene Pumpe beeinflusst. Hartung et al. (1983) und Anderson et al. (1994) konnten im Plasmalemma der Schließzellen einen Rezeptor für extrazelluläre ABA nachweisen. ABA wirkt auf vielfache Weise schließend (Blatt, 1993; Allan et al., 1994; Trejo et al., 1995): z. B. werden die Protonenpumpen herunterreguliert, die einwärts gerichteten K^+ -Kanäle deaktiviert und die auswärts gerichteten K^+ -Kanäle aktiviert.

Der Cl^- -Kanal hat (mindestens) einen aktiven Zustand zwischen inaktiven Zuständen und ist – im Gegensatz zu den K^+ -Kanälen – nur transient offen, d. h. er zeigt nach Aktivierung zeitabhängige Ströme, die wieder auf Null gehen.

Bei hyperpolarisierter Membran ist das Gatingverhalten der K^+ -Kanäle so, daß der einwärts gerichtete Kanal aktiviert und der auswärts gerichtete Kanal deaktiviert wird. Der Cl^- -Kanal ist nur transient aktiv, der Symporter dauerhaft. In diesem Zustand nimmt die Zelle Ionen auf.

Ist die Pumpe deaktiviert, wird die Zellmembran depolarisiert (innen nur schwach negativ oder positiv). Das begünstigt den Ausstrom von K^+ , aber den Einstrom von Cl^- . Der einwärts gerichtete K^+ -Kanal wird deaktiviert und der auswärts gerichtete aktiviert. Der Cl^- -Kanal ist wieder nur transient aktiv, der Symporter ist deaktiviert. Dadurch kann Cl^- nicht dauernd einströmen. In diesem Zustand gibt die Zelle Ionen ab.

Die Summe der Ladungsströme durch die Membran laden die Membrankapazität um und beeinflussen das Potential. Es kommt zu Oszillationen des Potentials, die zu wechselnder Io-

enaufnahme und -abgabe führen. Über die Nettoaufnahme ändern sich die K^+ - und Cl^- -Konzentrationen. In einem Modell mit konzentrationsabhängigen Goldman-Hodgkin-Katz-Strömen konvergieren die Konzentrationen zu stabilen Werten, um die das System leicht oszilliert (Gradmann und Hoffstadt, 1998).

Im Tonoplast gibt es auch eine H^+ -ATPase, allerdings mit anderer Stöchiometrie, K^+ -Kanäle und verschiedene Typen von Anionenkanälen. Die Anionenkanäle sind wenig spezifisch und unterscheiden sich vor allem durch ihr Gating: Der R-Typ wird schnell, aber nur transient aktiv. Der S-Typ wechselt seine Zustände nur langsam, deaktiviert sich aber nicht. Cosgrove und Hedrich (1991) berichtet außerdem von dehnungsaktivierten Kationen- und Anionenkanälen. Allerdings ist nicht ganz auszuschließen, daß es sich schlicht um Risse beim Ansaugen der Membran an die Pipette handelt, da die Strom-Spannungs-Charakteristik der Kanäle nahe bei den Umkehrpotentialen (Nernst-Potentialen) der jeweiligen Ionen liegt (Blatt, pers. Mitteilung).

2.3 Reaktion auf Umweltfaktoren

Stomata reagieren vornehmlich auf CO_2 , Licht, Luftfeuchte, Bodenwasser und Blatttemperatur. Der Einfluß dieser Hauptfaktoren ist aus unzähligen Meßdaten qualitativ bekannt: alle Faktoren bis auf CO_2 begünstigen das Öffnen der Stomata. Eindeutige quantitative Beziehungen lassen sich aber bis heute nur für eine mittlere Reaktion formulieren, die im Einzelfall beträchtlich moduliert werden kann.

2.3.1 Unkontrollierte Umgebungseinflüsse

Die Abweichungen können häufig nicht auf konkrete Ursachen zurückgeführt werden. Experimente zur Untersuchung der Stomatareaktion finden fast immer nur an einem Blatt der Pflanze statt, dessen Zustand möglichst gut kontrolliert wird. Andere unkontrollierte Teile der Pflanze können das Blatt aber erheblich beeinflussen. So werden über den Tag hinweg die Bodenwasservorräte in der direkten Umgebung der Wurzeln ausgebeutet, aber es gibt keine Methoden zur Messung der effektiven Wasserverfügbarkeit im Wurzelraum.⁷⁾

Aus eigener Erfahrung wissen wir auch, daß Änderungen der Transpiration eines Baumes unter wechselnden Freilandbedingungen (Wind; Durchzug von Wolken vor der Sonne) sich schnell, vermutlich hydraulisch, auf den Gaswechsel des Meßblattes auswirken. Es ist nicht überraschend, daß unsere Experimente an krautigen Pflanzen in dieser Hinsicht beträchtlich konsistentere Ergebnisse liefern als an Bäumen.

Stomata reagieren außerdem auf abrupte Änderungen ihrer Umgebung oft mit Überschwüngen. Bei enger Kopplung des Blattes an sein Mikroklima (wie es in einer Meßküvette meist der Fall ist) können durch Zeitverzögerungen leicht Schwingungen entstehen. Wenn Umweltschwankungen zur richtigen Zeit anstoßend wirken, beobachtet man manchmal einen regelrechten Pumpeffekt, bei dem die Stomata stufenweise immer weiter öffnen oder schließen.

⁷⁾ Man verwendet daher üblicherweise für das unbekannte wirksame Bodenwasserpotential an den Wurzeln ψ_r einen Proxy-Wert, das sogenannte *pre-dawn water potential* ψ_{pa} (Slatyer, 1967, S. 276 u. 278): Da ein Baum während der Nacht fast nicht transpiriert, füllt sich der Wurzelraum und nachfolgend auch der Baum langsam wieder mit Wasser aus der Umgebung auf. Unter der Annahme, daß die Dauer der Nacht ausreicht, um einen Gleichgewichtszustand zu erreichen, kann man das Blattwasserpotential am frühen Morgen vor der Dämmerung näherungsweise mit dem Bodenwasserpotential an den Wurzeln gleichsetzen (abzüglich des Gravitationspotentials für die Baumhöhe).

2.3.2 Zeitabhängige Reaktionen

Die Vorgeschichte kann ebenfalls eine Rolle spielen. Es finden sich Berichte über eine Hysterese in der Stomatareaktion, die wohl auf relativ langsame Aktivierungs- und Deaktivierungsprozesse zurückgeht. Insbesondere führt sehr trockene Luft zu einem kurzfristig irreversiblen Schließen der Stomata (siehe dazu Abschnitt 2.3.6). Dieser Gedächtniseffekt kann die Interpretation nachfolgender Messungen erschweren. Langfristig wirkt sich das Altern des Blattes auf die Funktionsfähigkeit des Stomataapparates aus.

2.3.3 Der Tagesgang

Allgemein scheint im Laufe des Tages die Bereitschaft zum Öffnen abzunehmen, wobei unter konstanten Bedingungen für das Blatt die größten Öffnungsweiten mal morgens, mal erst mittags erreicht werden: dafür will ich die Bezeichnung „Tagesgang“ der Leitfähigkeit vergeben.

In der Literatur gibt es kaum Untersuchungen zu diesem Phänomen. Meistens wird eher der Tagesverlauf der Leitfähigkeit unter Feldbedingungen beschrieben, wenn auch Licht und Luftfeuchte dem täglichen Zyklus unterworfen sind. In diesem Zusammenhang fällt oft das Stichwort „Mittagsdepression“, das eine vorübergehende Abnahme der Leitfähigkeit beschreibt.

Immerhin unterteilt Körner (1995) den Tag in drei Phasen, in denen nacheinander das verfügbare Licht, die trocken werdendere Luft und eine „ungeklärte zeitabhängige Nachmittagsreaktion“ die Leitfähigkeit begrenzen. In seinem Schema setzt das Bodenwasserpotential ψ_{soil} die maximale potentielle Leitfähigkeit für den Tag fest. Er stellt aber keinen Zusammenhang zwischen dem nur langsam veränderlichen ψ_{soil} und dem nachmittäglichen Leitfähigkeitsabfall her. Peñuelas et al. (1998) zeigt zwar den großen Einfluß der Tageszeit auf die Leitfähigkeit, versucht aber nicht, das zu erklären. Das WassermodeLL von Johnson et al. (1991) zeigt eine fallende Leitfähigkeit aufgrund des kleiner werdenden Bodenwasservorrats an den Wurzeln.

Lehrbücher enthalten zu dem Thema nur den Hinweis auf circadiane Rhythmen, die eine periodisch zu- und abnehmende Bereitschaft zum Öffnen der Stomata darstellen. Weyers und Meidner (1990) bemerken zutreffend, daß diese Modulation im Stomataverhalten ein Problem für länger dauernde Experimente darstellen könnte. Nachts ist die Bereitschaft zum Öffnen besonders gering; hier existieren starke endogene Rhythmen von ungefähr Tageslänge (Willmer und Fricker, 1996), die sich selbst bei Stomata auf isolierten Epidermisabzügen in schwächerer Form nachweisen lassen (Gorton et al., 1989; Meidner und Willmer, 1993). Der Verlauf der rein endogen gesteuerten Öffnungsweite zeigt einen schnellen morgenlichen Anstieg auf ein Plateau bis in den frühen Nachmittag und einem langsamen Absinken bis zum Abend. Die nachmittägliche Abnahmetendenz der Leitfähigkeit könnte darauf zurückzuführen sein, aber auch auf die oben erwähnten Effekte der Ausbeutung des Bodenwassers im Wurzelraum und der Umstellung von K^+ -Ionen auf Saccharose als Hauptosmotikum.

Zu den Wirkungsmechanismen der Hauptumweltfaktoren gibt es mehr oder weniger allgemein akzeptierte Hypothesen, auf die im folgenden eingegangen wird.

2.3.4 CO_2

Über einen CO_2 -Einfluß wurde schon Anfang des 20. Jahrhunderts spekuliert (Scarth, 1932), wobei man damit versuchte, das Öffnen der Stomata im Licht zu erklären. Freudenberger (1940) beobachtete, daß sich die Stomata bei niedrigen Konzentrationen öffneten und bei hohen schlossen. Stomata können bei Abwesenheit von CO_2 im Dunkeln beträchtlich geöffnet

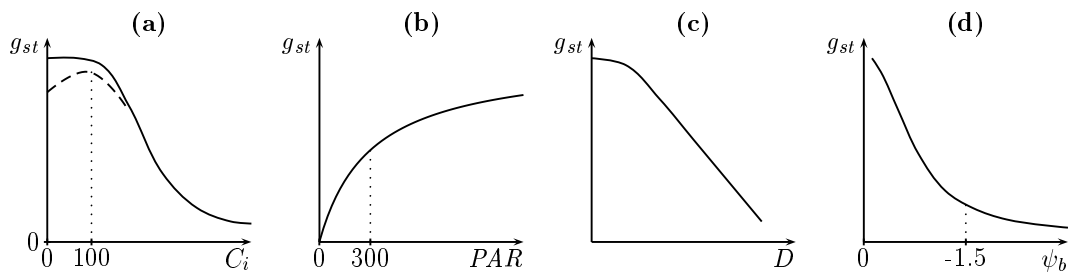


Abbildung 2.4: Schematische Darstellung der Stomatareaktion auf Umweltfaktoren. Von links nach rechts: Reaktion auf interzelluläre CO_2 -Konzentration (a), Licht (b), Luftfeuchte (als Konzentrationsdifferenz D) (c) und Bodenwasserpotential ψ_b (d). Details siehe Abschnitte 2.3.4 bis 2.3.7.

sein (Heath und Russell, 1954; Gaastra, 1959). Sind sie aber in CO_2 -haltiger Luft im Dunkeln geschlossen, führt CO_2 -freie Luft nicht zum Öffnen. Man nahm daher an, daß die Stomata auf die interzelluläre CO_2 -Konzentration reagieren, nicht auf die der Außenluft; eine Ansicht, die schließlich durch Experimente von Mott (1988) bestätigt wurde.

Hohe Aktivitäten der Phosphoenolpyruvat (PEP)-Carboxylase in den Schließzellen lassen vermuten, daß HCO_3^- zu Malat umgesetzt wird. Allerdings wird Malat als Osmotikum beim Öffnen gebraucht, und hohe CO_2 -Konzentrationen würden über diesen Mechanismus öffnend, nicht schließend, wirken. Mansfield et al. (1990) spekulierte daher, es müsse einen zweiten konkurrierenden Mechanismus geben, der stärker als die Malatbildung ist. In jüngster Zeit gelang der Nachweis, daß die auswärts gerichteten K^+ -Kanäle im Plasmalemma der Schließzellen ihre Gating-Eigenschaften abhängig vom gelösten CO_2 oder HCO_3^- dahingehend verändern, daß der Efflux von K^+ -Ionen mit steigender CO_2 -Konzentration begünstigt wird (Brearley et al., 1997). Damit wirkt CO_2 schließend. Es gibt noch weitere potentielle Mechanismen der CO_2 -Reaktion. Ihr jeweiliger Beitrag zur Gesamtreaktion ist noch ungeklärt (Assmann, 1999).

Betrachtet man die Leitfähigkeit als Funktion der interzellulären CO_2 -Konzentration, kann die Form der CO_2 -Reaktion in mehrere Phasen eingeteilt werden (vgl. Abb. 2.4a): bei mittleren Konzentrationen, wie sie tagsüber in den Blättern herrschen, nimmt die Leitfähigkeit stets mit der Konzentration ab. Bei hohen Konzentrationen kann asymptotisch ein Mindestwert erreicht werden; die Stomata können dabei sehr wohl noch offen sein. Bei niedrigen Konzentrationen kann die Leitfähigkeit immer weiter zunehmen oder in eine Sättigung geraten. In selteneren Fällen durchläuft die Leitfähigkeit ein Maximum und sinkt bei Abwesenheit von CO_2 wieder ab (Morison, 1987, Abb. 2.4a, gestrichelt;).⁸⁾

2.3.5 Licht

Licht wirkt öffnend, wie Francis Darwin schon vor hundert Jahren beobachtete. Zum Öffnen dienen die Protonenpumpen im Plasmalemma, die ATP benötigen. Als Quellen für ATP kommen die Photophosphorylierung in den Chloroplasten und die oxidative Phosphorylierung in den Mitochondrien in Frage. Durch gezieltes Ausschalten mit DCMU bzw. KCN wurde gezeigt,

⁸⁾Wir haben gelegentlich dieses Absinken der Leitfähigkeit beobachtet, wenn wir die CO_2 -Konzentration in Schritten von etwa 100 ppm bis auf nahe Null absenkten. Die Stomata erreichten dann bei C_i -Werten um 100 ppm ihre maximale Öffnung und schlossen bei niedrigeren Konzentrationen um etwa 20–25%. Nach dem bisher Gesagten wäre es denkbar, daß dieses Absinken der Leitfähigkeit mit einer abnehmenden Malatbildung zusammenhängt. Dann müßte man aber auch postulieren, daß eine kontinuierliche Malatsynthese erforderlich ist, um den geöffneten Zustand zu halten; es müßte also ständig einen merklichen Abbau von Malat – dann wahrscheinlich in den Mitochondrien – geben.

daß beide Prozesse auch einzeln in der Lage sind, die Energie für die Pumpen zu liefern. Man kann getrennte Reaktionen auf rotes und blaues Licht unterscheiden. Blaues Licht wirkt schon in sehr niedriger Intensität. Diese Reaktion wird von KCN unterdrückt, so daß die Energie hier offenbar von der Respiration geliefert wird. Rotes Licht wirkt erst in höherer Intensität und liefert die Energie selber. Daher könnte die Funktion des blauen Lichtes sein, die Pumpen zu aktivieren (Zeiger, 1983). Bereits kurze Pulse können schnelle Leitfähigkeitsänderungen bewirken. Ein Zusammenhang mit der dynamischen Reaktion auf Lichtflecken (Kirschbaum et al., 1988) und mit dem Öffnen bei Sonnenaufgang wird vermutet. Obwohl gerade dann der relative Blauanteil im Sonnenlicht gering ist, reicht die Intensität immer noch, um die Reaktion zu sättigen (s. dazu und zur gesamten Lichtreaktion die Zusammenfassung in Willmer und Fricker, 1996, p. 131ff).

Außer der direkten Reaktion auf Licht findet auch eine indirekte Reaktion statt, die von der Photosynthese vermittelt wird. Mehr Licht steigert in der Regel die Photosyntheserate und senkt C_i . Niedriges C_i öffnet wiederum die Stomata.

Die Zunahme der Leitfähigkeit mit dem Licht (bei festgehaltenem C_i) gerät bei relativ niedrigen Lichtstärken schon in die Sättigung (K_m -Werte von grob $300 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$; das ist etwa $1/6$ der photosynthetisch aktiven Sonneneinstrahlung an einem Sommermittag in mittleren Breiten; vgl. Abb. 2.4b). Sie ist abhängig von der spektralen Zusammensetzung. Die Sättigung der Photophosphorylierung tritt bei Schließzellen später ein als bei Mesophyllzellen.

2.3.6 Luftfeuchte und Blattemperatur

Die Luftfeuchte bestimmt den Dampfdruckgradienten für Wasserdampf. Im Blattinneren ist die Luft in guter Näherung völlig mit Wasserdampf gesättigt (z. B. Nobel, 1991). Dieser Sättigungsdampfdruck e_s hängt nur von der Blattemperatur ab. Je trockener die Außenluft ist, desto größer wird die Konzentrationsdifferenz D und damit der Antrieb für die Transpiration. Die Stomata reagieren ab einer gewissen Schwelle mit Schließen (Abb. 2.4c). Nach einer langen Kontroverse, auf welche Größe die Stomata eigentlich reagieren, relative Luftfeuchte e/e_s oder „Sättigungsdefizit“ $e_s - e$ (Aphalo und Jarvis, 1991), konnten Mott und Parkhurst (1991) durch Manipulation des Diffusionskoeffizienten von Wasserdampf belegen, daß die bestimmende Größe keines von beiden, sondern die Transpirationsrate ist. Dazu paßt auch die alte Vorstellung, daß die Transpiration zu einem Wasserverlust im Gewebe führt, womit das Wasserpotential sinkt und die Zellen anschwellen. Werden Blätter extrem trockener Luft ausgesetzt, kommt es auch bei guter Wasserversorgung durch die starke Absenkung des Blattwasserpotentials zum temporären Welken.

Die Leitfähigkeit durchläuft bei trockener werdender Luft drei Phasen (Abb. 2.5). Zuerst reagiert sie kaum; möglicherweise sind die Stomata maximal geöffnet, oder es limitiert hier der Grenzschichtwiderstand. Nach Überschreiten einer Schwelle beginnen die Stomata zu schließen. Die Verengung der Spalten kann zunächst nicht verhindern, daß die Transpiration weiter steigt. Der Zusammenhang zwischen Leitfähigkeit (sinkend) und Transpiration (steigend) ist in diesem Bereich linear (Monteith, 1995) und läßt sich durch die Beziehung

$$g/g_m = 1 - E/E_m \quad (2.21)$$

beschreiben. Die Transpiration, die sich aufgrund der Leitfähigkeit einstellt, wirkt hydraulisch auf die Stomata zurück (von Raschke als *feed-back response* bezeichnet). Erst bei sehr trockener Luft schließen die Stomata so stark, daß die Transpiration wirklich zurückgeht (von Cowan und Farquhar als *feed-forward response* bezeichnet).

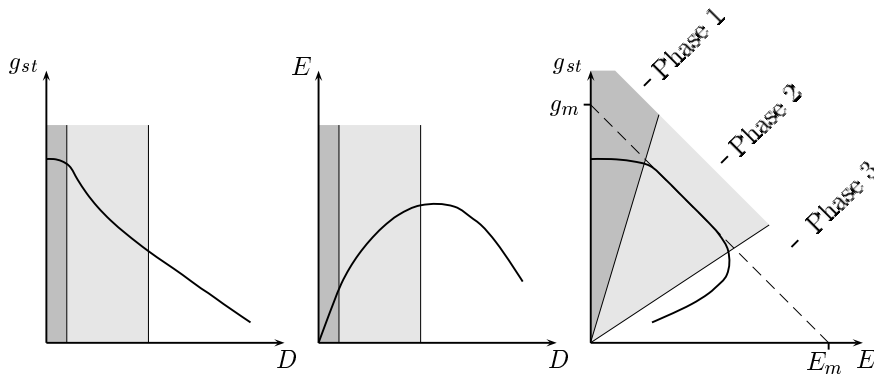


Abbildung 2.5: Drei Phasen der Stomatareaktion auf Luftfeuchte. Links: Leitfähigkeit g_{st} als Funktion der Konzentrationsdifferenz D . Mitte: resultierende Transpirationsrate $E = D g_w$ als Funktion der Konzentrationsdifferenz D . Rechts: Phasendiagramm von Leitfähigkeit gegen Transpirationsrate. Die Steigung einer Geraden durch den Ursprung entspricht D^{-1} . Nach Monteith (1995), verändert. – Die drei Phasen sind am besten im Phasendiagramm (rechtes Bild) zu erkennen. In sehr feuchter Luft (Phase 1, D klein) reagieren die Stomata nicht nennenswert. Wird die Luft trockener (Phase 2), sinkt die Leitfähigkeit und die Transpirationsrate steigt. Im Phasendiagramm ist dieser Zusammenhang linear (gestrichelt; mit extrapolierten Achsenabschnitten g_m und E_m in der Gleichung $g/g_m = 1 - E/E_m$). Bei sehr trockener Luft (Phase 3) wird die Leitfähigkeit so niedrig, daß die Transpirationsrate wieder zurückgeht. Vgl. dazu unsere Meßdaten in Abb. 3.10.

Diese letzte Phase kann nicht mehr durch einen allgemeinen Wasserverlust erklärt werden, denn mit einem Rückgang der Transpiration würde sich der Wasserzustand des Gewebes wieder erholen, und die Leitfähigkeit müßte steigen. Es gibt aber verschiedene andere Erklärungsansätze: die Stomata könnten sich auf ganzen Blattabschnitten völlig schließen (*patchiness*, Beyschlag et al., 1992) und damit größere Teile des Blattes vom Gasaustausch abschneiden – das wäre allerdings bei vorgegebenem C_i mit einem Rückgang der Photosynthese verbunden (Buckley et al., 1997), den wir in unseren Messungen nicht gefunden haben; oder die Schließzellen könnten über peristomatäre Transpiration direkt nach außen Wasser abgeben, so daß sie immer noch eine Druckabsenkung durch Wasserverlust erfahren würden, wenn die Transpiration durch den schließenden Spalt schon wieder zurückgeht.

In neueren Experimenten fanden Franks et al. (1997), daß diese dritte Phase kurzfristig irreversibel ist, d. h. daß die Transpiration auch bei wieder feuchter werdender Luft weiter abnimmt, wenn sehr trockene Luft zuerst zu einem Rückgang der Transpiration geführt hat. Sie schließen aus ihren Daten, daß die Luftfeuchtereaktion kurzfristig über hydraulische Effekte erklärt werden kann, daß aber im Laufe des Tages vermutlich zusätzliche Faktoren die Feuchtereaktion steigern, wodurch eine scheinbare Feed-Forward-Reaktion zustande kommt.

In einem Blatt unter Wasserstreß wird ABA gebildet (Raschke, 1987). Außerdem konnten Daeter und Hartung (1995) zeigen, daß der Abbau von ABA im Mesophyll um den Faktor 3, in der Epidermis um den Faktor 10 verlangsamt wird. Der Zutritt von ABA zu den Schließzellen würde damit erleichtert (Wilkinson und Davies, 1997), und der langsame Abbau, der 6 bis 24 Stunden dauern kann, könnte diesen „Gedächtniseffekt“ erklären.

Die aktuelle Forschung konzentriert sich wieder auf dynamische Vorgänge bei der Feuchtereaktion (Jarvis et al., 1999), um von dieser Seite bessere Einblicke in das Regelsystem zu bekommen.

Die Blattemperatur hat einen großen Einfluß auf den Gradienten für Wasserdampf. Schwankungen um wenige Grad beeinflussen die Leitfähigkeit über die Luftfeuchtereaktion deutlich. Weitere indirekte Effekte durch die Temperaturabhängigkeit der Photosynthese und Respiration werden über C_i vermittelt. Es gibt einige ältere Untersuchungen zur direkten Temperatur-

abhängigkeit der Leitfähigkeit (vgl. Abb. 6.14 auf S. 150 in Willmer und Fricker, 1996). Dabei wurde das Dampfdruckdefizit D konstant gehalten, um die wichtigste indirekte Reaktion auszuschließen. (Der oben genannte Zusammenhang zwischen Leitfähigkeit und Transpirationsrate E war zu dem Zeitpunkt noch nicht nachgewiesen. Mir ist aber seitdem keine Untersuchung bekannt, die Temperaturreihen bei konstantem E zeigen würde.) Während Stomata in Epidermisstreifen ein Temperaturoptimum zeigten, ergaben Messungen an intakten Blättern nur einen flachen, meist leicht exponentiell wachsenden Anstieg. Eine Temperaturerhöhung um 10 K führte bei drei Arten zu einer Zunahme der Leitfähigkeit um 10 bis 100%. In zwei der drei Arbeiten (Hall und Kaufmann, 1975; Schulze et al., 1974) wurden je zwei verschiedenen Werte von D vorgegeben. Die Temperaturreaktion war in beiden Fällen in der feuchten Luft stärker als in der trockeneren. Eine andere Untersuchung zeigte, daß nicht nur die Leitfähigkeit, sondern auch die Dynamik des Öffnens temperaturabhängig ist (Pepin und Livingston, 1997). Die Halbwertszeit beim Öffnen nach Einschalten der Beleuchtung von $1000 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ nahm annähernd linear mit der Temperatur ab. Zwischen 5 °C und 25 °C Lufttemperatur beschleunigte sich das Öffnen um den Faktor 2 bis 4.

2.3.7 Bodenwasser

Die Stomataleitfähigkeit korreliert besser mit dem Bodenwasserpotential ψ_b als mit dem Blattwasserpotential (Schulze, 1986; Turner, 1986). Das bedeutet, daß die Information über das verfügbare Bodenwasser nicht hydraulisch, sondern hormonell an die Blätter übermittelt wird (Crocker et al., 1998). Als Botenstoff dient vor allem ABA (vgl. Abschnitt 2.2.4). Je trockener der Boden wird, desto mehr ABA wird von den Wurzeln synthetisiert und gelangt mit dem Transpirationsstrom durch das Xylem in die Blätter. Die ABA-Konzentration scheint linear mit dem Bodenwasserpotential zusammenzuhängen (Tardieu et al., 1996).

Allerdings hat ABA auch eine Vielzahl anderer Funktionen (z. B. Genexpression; Giraudat et al., 1994), und der ABA-Stoffwechsel in den Blättern ist entsprechend komplex (Wang und Jia, 1995): die Blätter können ABA sowohl synthetisieren als auch abbauen (s. o.) oder in Kompartimenten verstecken, so daß unklar bleibt, wieviel ABA an die Schließzellen gelangt. Heckenberger et al. (1996) haben ABA ins Xylem von Blättern eingespeist und konnten zeigen, daß die Leitfähigkeit nur für die Dauer der Einspeisung vermindert wird und sich danach schnell wieder normalisiert. Eine Pufferung in Depots findet offenbar nicht statt. Ungeachtet dieser Details beobachtet man stets den makroskopischen Effekt, daß die Stomata mit trockener werdendem Boden immer mehr zum Schließen neigen. Die Leitfähigkeit sinkt dabei näherungsweise exponentiell (Abb. 2.4d). Tenhunen et al. (1987, bei *Quercus coccifera* und *Quercus suber*) und Tardieu et al. (1996, bei *Helianthus annuus*) fanden bei einem Bodenwasserpotential von -1.5 MPa (gemessen als pre-dawn water potential) grob eine Reduktion der Leitfähigkeit auf 20% gegenüber wassergesättigtem Boden.

2.4 Modelle der Stomataleitfähigkeit

Biologische Systeme zeichnen sich durch eine starke Durchstrukturierung aus. Sie lassen sich auf vielen hierarchischen Ebenen betrachten. Modelliert man einen Aspekt des Systems wie die Leitfähigkeit eines Blattes für Wasserdampf, so steht diese Ebene zwischen den mikroskopischen, physiologischen Aspekten wie Zellen, Membranen und Stofftransport und den makroskopischen, ökologischen Aspekten wie Einzelpflanze, Bestand und Vegetation. Modelle

lassen sich einteilen nach empirischen, zielorientierten (teleologischen) und prozessorientierten Modellen (Thornley und Johnson, 1990).

2.4.1 Empirische Modelle

Empirische Modelle sind deskriptiv. Ihr Ziel ist die „Fixierung vorhandener Informationen und Daten in knapper, präziser Form“ (Wissel, 1989), ohne erklären zu wollen. In der Regel werden Korrelationen zwischen dem Ergebnis und den Eingangsgrößen auf der gleichen Strukturebene hergestellt. Vorhersagen geschehen durch Extrapolieren. Diese Modellkategorie ist anwendungsorientiert und sehr häufig.

Empirische Stomatamodelle liefern die stomatare Leitfähigkeit g_{st} als Funktionen einiger Umweltparameter, wobei empirische Korrelationen zwischen g_{st} und dem Licht, g_{st} und der Feuchte usw. in unabhängige angepasste Funktionen übertragen wurden. Die Kopplung der einzelnen Funktionen geschieht durch Multiplikation, das heißt, jeder Umweltparameter wirkt unabhängig von den anderen.

Dergestalt ist beispielsweise das Modell von Jarvis (1976), bei dem der erreichbare Maximalwert g_{max} vorgegeben und anschließend um die einzelnen Einflüsse vermindert wird:

$$g_{st} = g_{max} \cdot f(\text{PAR}) \cdot f(\psi_{\text{Boden}}) \cdot f(\text{D}) \cdots \quad (2.22)$$

Je nach Anwendung wurden verschiedene Modifikationen vorgenommen. Gelegentlich wurden auch Funktionen von mehr als einer Variablen verwendet, z. B. beim PLATIN-Modell (Grünhage und Haenel, 1997). Der Wertebereich der Funktionen ist jeweils $[0 \dots 1]$. Wenn etwa die Lichtfunktion den Wert Null liefert, also verlangt, daß die Stomata geschlossen sind, kann keine andere Umweltgröße das verhindern. Wenn die Luftfeuchte vorgibt, daß die Stomata maximal halb offen sein können (der Funktionswert also 0.5 ist), ist auch das ein absolutes Limit.⁹⁾ Die Funktionen werden durch die Hüllkurven von Punktwolken aus vielen Messungen definiert.

Ein weiteres vielfach verwendetes Modell von Ball et al. (1987) (das sog. Ball-Berry-Modell) macht sich die beobachtete Korrelation zwischen Leitfähigkeit und Photosynthese zunutze. Hier ist g_{st} grundsätzlich proportional zur CO_2 -Aufnahmerate A , korrigiert um einen (kleinen) Offset:

$$g_{st} = a \cdot \frac{A \cdot h}{C_s} + g_0 \quad (2.23)$$

(C_s ist die CO_2 -Konzentration an der Blattoberfläche, nicht außerhalb der Grenzschicht). Dieses Modell bietet komplexer verwobene Umweltreaktionen, die in dem benötigten Photosynthesemodell verborgen sind. Es ist schwerer zu durchschauen, da der Austausch A und die CO_2 -Konzentration an der Blattoberfläche wieder von g_{st} abhängt. Eine Reaktion auf das Bodenwasser fehlt. Für spezielle Anwendungen wurde das Modell modifiziert, um die CO_2 -Abhängigkeit oder die Reaktion auf Wasserstreß zu verbessern. Doch vor allem bei globalen Fragestellungen wird es fast unverändert eingesetzt (z. B. Warnant et al., 1994; Woodward und Smith, 1994).

Allgemein haben empirische Modelle den Vorteil, mit einer sehr geringen Zahl von Parametern auszukommen. Da jeder Parameter mit einem statistischen Fehler behaftet ist, ist

⁹⁾Man kann erahnen, daß es schwierig werden kann, die einzelnen Funktionen gegeneinander auszubalancieren, da allzu schnell zwei ungünstige Einflüsse jegliche Regelung eines dritten, günstigen Einflusses unterdrücken.

der gesamte statistische Fehler dieser Modelle eher klein. Andererseits ist der systematische Fehler umso höher, je weniger von dem tatsächlichen Systemverhalten berücksichtigt ist: ein Ball-Berry-Modell ohne Parameter für die Bodenfeuchte liegt mindestens in einem Fall kräftig daneben, wenn es gleichzeitig auf nasse und trockene Böden angewendet wird.

2.4.2 Zielorientierte Modelle

Zielorientierte Modelle stellen ein höheres Interesse – oft ökonomische Aspekte – in den Vordergrund und verzichten dafür auf das Verständnis der zugrundeliegenden Vorgänge. Sie beschreiben das Ergebnis durch Größen einer übergeordneten Ebene (zum Beispiel des Haushaltes). Um das unterstellte Ziel zu erreichen, werden Optimierungsverfahren benutzt.

Der klassische Vertreter bei Stomatamodellen ist der Ansatz von Cowan (1977). Cowan formulierte das Ziel, das Verhältnis von Gesamtassimilation zur Gesamttranspiration eines Tages zu optimieren, also

$$\frac{\int A(t) dt}{\int E(t) dt} = \max \quad (2.24)$$

– eine klassische Aufgabe der Variationsrechnung. Als Ergebnis erhält er die Hypothese, daß die Stomata versuchen sollten, die Grenzkosten $\partial E/\partial A$ bei schwankendem D konstant zu halten. Auf dieser Arbeit fußen auch aktuelle Arbeiten von Thomas et al. (1999a,b). Ähnliche Ideen verfolgte Vasiliev (1995) in einer Reihe von Artikeln.

Givnish (1986) untersucht das optimale Stomataverhalten auf eine Reihe von Umweltfaktoren. Dabei erhält er unter anderem das Ergebnis, daß bei erhöhtem CO_2 die optimale Leitfähigkeit steigt. Er kommentiert diese offensichtliche Abweichung vom realen Stomataverhalten damit, daß die Anpassung der heutigen Pflanzen an hohe CO_2 -Konzentrationen fehlt und diese (aus verschiedenen Gründen) im wesentlichen C_i konstant halten – wozu bei hoher Außenkonzentration nunmal die Stomata geschlossen werden müssen.

2.4.3 Prozeßorientierte Modelle

Prozeßorientierte Modelle werden auch mechanistische Modelle genannt, weil sie das Modellergebnis durch Vorgänge auf einer tieferen Ebene beschreiben. Sie versuchen, die wesentlichen Mechanismen zu erfassen. Die vielen verflochtenen Beziehungen in biologischen Systemen verleiten zu komplexen Simulationen mit einer Unzahl von Parametern und entsprechend hohem statistischen und geringem systematischen Fehler.

Für die Forschung eignen sich konzeptionelle Modelle (Wissel, 1989) viel besser. Sie konzentrieren sich auf die wesentlichen Prozesse. Dazu sind sie an einer Fragestellung orientiert und lassen zunächst alles nebensächliche weg. Ganz zutreffend werden solche Modelle „Karikaturen der Natur“ genannt.

Brauchbare prozeßorientierte Stomatamodelle gibt es noch nicht. Der in einer chinesischen Zeitschrift veröffentlichte Artikel von Fu und Wang (1994) fand international keine Beachtung. Ihr Modell versucht, die einzelnen Komponenten der Stomatareaktion zu einem Gesamtbild zu integrieren, bleibt aber bei einer uneinheitlichen Aufzählung verschiedener Hypothesen stehen. Die mathematische Behandlung ist verworren, und der Artikel strotzt vor Fehlern und Auslassungen. Die CO_2 -Reaktion wird durch die Bildung von Malat beschrieben, dessen osmotischer Beitrag aber gerade zu einem Öffnen der Stomata bei hohem C_i führt. Dennoch – oder gerade wegen der offensichtlichen Schwächen – hat sich dieser Ansatz als fruchtbarer Boden für meine vorliegende Arbeit erwiesen.

2.4.4 Dynamische und statische Modelle

Die bisher genannten Modelle sind *statische*, oder *Steady-State*-Modelle: sie liefern nur die Leitfähigkeit, die sich nach einem Einstellungsvorgang stabilisiert. Die Reaktionszeit der Stomata, die eine Stunde und mehr betragen kann, wird ignoriert. In stark fluktuierenden Umgebungsbedingungen (das betrifft vor allem die Lichtverhältnisse) lassen sich solche Modelle nicht vernünftig einsetzen. Als Kompromiß kann man aber zwischen zwei Steady-State-Zuständen mit einfachen Zeitkonstanten gedämpft umschalten. Das Modell der dynamischen Stomatareaktion auf wandernde Lichtflecken am Waldboden von Kirschbaum et al. (1988) läßt sich im weiteren Sinne hier einordnen.

Außerdem lassen statische Modelle prinzipiell nur begrenzt Rückschlüsse auf die ablaufenden Prozesse der Regelung zu. *Dynamische* Modelle werden benötigt, will man das Regelsystem auf der physiologischen Ebene besser verstehen. Dynamische Modelle der Physiologie sind andererseits aufgrund ihrer charakteristischen Zeitskala von Sekunden (oder kleiner) für größere zeitliche und räumliche Skalen, wie globale Untersuchungen über Jahrzehnte hinweg, ungeeignet.

Im folgenden Kapitel wird ein dynamisches Modell der Stomatafunktion entwickelt. Es wird sich zeigen, daß gerade die dynamische Formulierung mit Differentialgleichungen zu einer einfachen mathematischen Beschreibung führt. Mein Modell ist ein konzeptionelles Modell in dem Sinne, daß physiologische Tatsachen sehr vereinfacht abgebildet werden. Dennoch enthält es eine grundlegende Wechselwirkung der Umweltfaktoren, die auf unterschiedlichen Ebenen an verschiedenen Stellen angreifen. Es ist zwar durchaus eine grobe Karikatur der Realität, aber trotzdem zur Vorhersage geeignet.

Kapitel 3

Systemanalyse und Modellbildung

In diesem Kapitel untersuche ich das System „Stomataregelung“ unter dem Gesichtspunkt seiner ökologischen Bedeutung, das heißt, der Bedeutung für den Wasser- und Kohlenstoffhaushalt der Pflanze. Dieser funktionale Aspekt bestimmt die Wahl der Systemkomponenten und ihre Wechselwirkung untereinander. Das Systemdiagramm wird in ein generisches, dynamisches Modell übersetzt.

3.1 Analyse des Systems „Stomataregelung“

Wir begeben uns jetzt auf die Ebene eines Spaltapparates. Das System Stomataregelung besteht aus drei eng gekoppelten Teilsystemen, nämlich dem Wasserhaushalt, Ionenhaushalt und Energiehaushalt des Blattes. Die Teilsysteme werden von den Umweltparametern C_i , Licht, Luftfeuchte und Bodenwasser beeinflusst. C_i nimmt eine Sonderstellung ein, da es von den Stomata verändert werden kann. Später wird dargelegt, wie diese Kopplung mit dem System Kohlenstoffhaushalt im Modell realisiert wird. Aber zunächst betrachten wir die Umweltparameter als vorgegeben.

3.1.1 Das Teilsystem Wasserhaushalt

Der Stomataapparat reguliert den Gasaustausch durch die Pore. Ihr Öffnungszustand – von völlig geschlossen bis völlig geöffnet – korrespondiert auf Blattebene mit der *Leitfähigkeit der Gesamtheit der Stomata* für Wasserdampf, die wir auf die Blattoberfläche beziehen und mit g_{st} bezeichnen. Diese Stomataleitfähigkeit ist eindeutig mit der Öffnungsweite der Pore verknüpft, da der Gasaustausch ein Diffusionsvorgang ist. Die Öffnungsweite resultiert aus dem Volumen der Schließzelle und wird durch die Druckverhältnisse in Schließ- und Nachbarzellen modifiziert.

Statt allen hier herrschenden nichtlinearen Beziehungen detailliert Rechnung zu tragen, setze ich die Leitfähigkeit direkt als Funktion der hydrostatischen Drücke p_g und p_s in Schließ- und Nachbarzellen an. Ich rechne also implizit von den Druckverhältnissen auf Porenebene hoch auf die Leitfähigkeit auf Blattebene.¹⁾ Da der Gegendruck der Nachbarzellen zunächst überwunden werden muß, würde sich die Differenz $p_g - p_s$ anbieten. Die Verhältnisse sind jedoch etwas komplizierter und werden in Abschnitt 3.2.1 gesondert diskutiert. Es sei hier

¹⁾Dieser Schritt von der einzelnen Pore zum gesamten Blatt ist ein erstes „Scaling up“ und setzt voraus, daß sich alle Stomata auf dieser Fläche gleich verhalten.

vorweggenommen, daß die kontrollierende Größe eine gewichtete Druckdifferenz Δp von der Form

$$\Delta p = p_g - \alpha p_s \quad (3.1)$$

mit einer Konstanten α sein soll. Die Leitfähigkeit g_{st} ist dann eine Sättigungsfunktion (siehe dazu Anhang D) von Δp . Die Sättigung beruht darauf, daß eine Steigerung des Schließzellendrucks das Volumen (und damit die Öffnung) nicht beliebig zu erhöhen vermag, da die Wanddehnung zunehmenden Widerstand leistet und die Öffnung nur kreisförmig werden kann.

Die hydrostatischen Drücke (Turgor) in diesen Zellen sind eine Folge des Wasserzustands der Zellen. Damit haben wir die *Zustandsgrößen* gefunden, die die Leitfähigkeit bestimmen: die extensiven Größen („Pools“) *Wasservolumen* der Schließzelle (genauer: des Zellenpaares) V_g und der Nachbarzelle(n) V_s und die intensiven Größen *Wasserpotential* der Schließzelle ψ_g und der Nachbarzelle(n) ψ_s .

Für die Pools V_g und V_s muß ein Strukturdiagramm mit Zu- und Abflüssen erstellt werden. Dazu stellen wir uns den Wassertransport folgendermaßen vor (Abb. 3.1): Der Wassertransport von den Wurzeln über das Xylem in den Apoplasten wird angetrieben durch die Transpiration J_e , die aus dem Apoplasten über die Zellwand in die interzellulären Lufträume erfolgt. Die Zellen stehen in Verbindung mit dem Apoplasten. Dabei stellen ihre Zellmembranen einen Widerstand für den Wassertransport dar. Ist das Wasser ins Zellplasma gelangt, besteht über die Plasmodesmata eine symplasmatische Verbindung mit niedrigem Widerstand zu den anderen Zellen.

Der Großteil der Wasserversorgung geschieht über den Symplasten. Während sich die Nebenzellen mit ihrem Wasserpotential ψ_s näherungsweise im Gleichgewicht mit den umgebenden Zellen befinden, sind die Schließzellen isoliert, da sie keine Plasmodesmata haben. Sie beziehen ihr Wasser aus dem Teil des Apoplasten, der sie umgibt. Ein Teil ihrer Zellwand ist auch außerhalb der Pore nicht cutinisiert, so daß hier Wasser nach außen verdunsten kann, selbst wenn die Spaltöffnung geschlossen ist. Dieser kleine „peristomatäre“ Transpirationsstrom J_p dient uns als Sensor für die Außenfeuchte. Er nimmt linear mit trockener werdender Luft zu und senkt das Wasserpotential ψ_g ab.

Zur Bestimmung der relevanten Wasserpotentiale ψ_s und ψ_g muß das zugehörige Netzwerk aus Flüssen und Widerständen berechnet werden (Anhang C). Dort wird gezeigt, wie dieses Teilsystem zu dem Strukturdiagramm in Abb. 3.2a vereinfacht werden kann. Die kapazitiven Eigenschaften von Apoplast und Xylem (gestrichelt) werden im Modell nicht berücksichtigt. Die Bezeichnung der hydraulischen Ersatzwiderstände mag auf den ersten Blick etwas seltsam anmuten, führt aber im weiteren zu übersichtlichen Formeln. So sind hinterher R_s und R_g für die Absenkung von ψ_s und ψ_g aufgrund des Haupttranspirationsstromes J_e zuständig, während R_p die Absenkung durch peristomatäre Transpiration beschreibt.

3.1.2 Das Teilsystem Ionenhaushalt

Die Wasserpotentiale ψ_g und ψ_s treiben den Wassertransport an und setzen sich aus den Anteilen hydrostatischer Druck p und potentieller osmotischer Druck π zusammen. Der hydrostatische Druck steht in Beziehung zu dem Zellvolumen, wobei die Druck-Volumen-Kurven für Schließ- und Nachbarzellen sehr verschiedene Charakteristiken haben. Wegen des starken Austauschs im Symplast muß V_s als das effektive Volumen von Nebenzellen und deren näheren Nachbarn angesehen werden. Die osmotischen Drücke hängen von den Ionenkonzentrationen

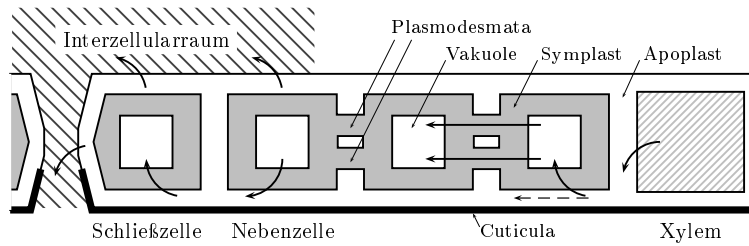


Abbildung 3.1: Modellvorstellung zum Wassertransport im Blattgewebe. Nach Molz (1976), verändert. Der Transpirationsstrom gelangt vom Xylem in den Apoplasten. Ein Großteil fließt durch den Symplasten von Vakuole zu Vakuole und tritt erst am Ort der Transpiration (bei den Nebenzellen und Schließzellen) wieder aus. Ein kleinerer Teil nimmt den Weg direkt durch den Apoplasten. Aus einem Teil der Zellwand der Schließzellen kann Wasser auch außerhalb der Engstelle verdunsten (Pfeil ganz links).

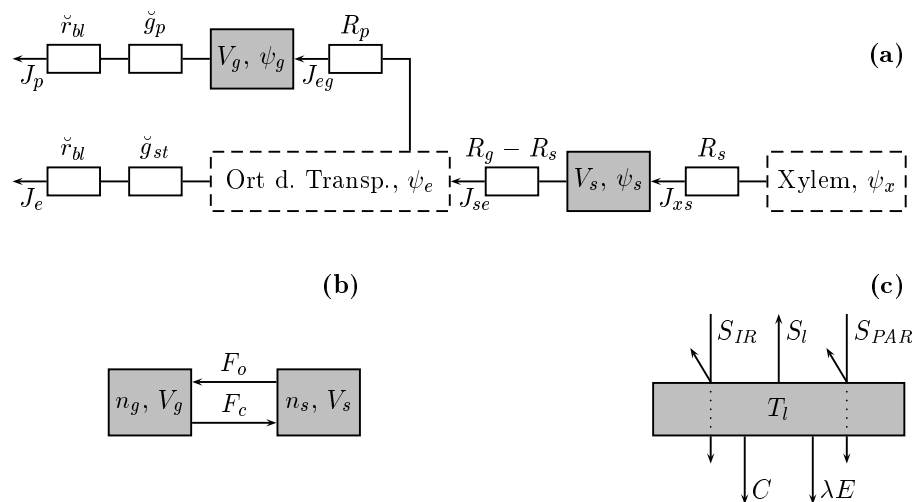


Abbildung 3.2: Strukturdiagramme der Teilsysteme der Stomataregulation auf Porenebene. Pools sind grau hinterlegt. (a) Der Wasserhaushalt mit den Zustandsgrößen V_g und V_s und den Wasserpotentialen ψ , die die Flüsse J antreiben. Vereinfachtes Ersatzschaltbild (s. Anhang C), alle Größen sind bezogen auf die Pore. \check{r}_{bl} Grenzschichtwiderstand; $\check{g}_p, \check{g}_{st}$ Leitfähigkeiten der peristomatären bzw. stomatären Transpiration; $R_p, R_g - R_s, R_s$ hydraulische Widerstände. Die Kapazität der gestrichelten Kompartimente wird nicht berücksichtigt. (b) Der Ionenhaushalt mit den Zustandsgrößen n_g und n_s , ebenfalls pro Pore. F_o, F_c öffnender und schließender Ionenfluß. (c) Der Energiehaushalt mit der Zustandsgröße T_l . Der Anteil Strahlungsbilanz besteht aus reflektierter, absorbiert und transmittierter infraroter Strahlung S_{IR} und sichtbarer Strahlung S_{PAR} und emittierter Strahlung S_l des Blattes. Weitere Teile der Energiebilanz sind die Flüsse fühlbarer (C) und latenter (λE) Wärme. Alle Größen pro m^2 .

c_g und c_s ab, die auch volumenabhängig sind. Folglich brauchen wir als weitere Zustandsgrößen die Ionenmengen n_g und n_s in Schließzelle und Nachbarzelle(n).

Für die Pools n_g und n_s muß ebenfalls ein Strukturdiagramm erstellt werden. Wir gehen davon aus, daß die Gesamtmenge der Ionen kurzfristig konstant ist und langfristig eine konservierte Größe der Pflanze ist. Ein Einfluß der Mineralstoffverfügbarkeit (vor allem K^+) wäre denkbar, führt aber für unsere Zwecke zu weit.

Die maßgeblichen Ionen für die Stomataregelung sind K^+ und Cl^- sowie in geringerem Maße Malat. Die Ionen werden über Transporter in die Schließzelle hinein und heraus bewegt, wobei das komplexe Zusammenspiel von Pumpen und Kanäle durch die Umweltfaktoren beeinflusst wird. Der Nettoeffekt ist ein Hineinpumpen von Ionen beim Öffnen gegen den wachsenden Konzentrationsgradienten sowie ein Ausströmen von Ionen beim Schließen, das nicht unbedingt aktiver Mechanismen bedarf. Die ausströmenden Ionen werden zum großen Teil in den Nebenzellen und ihrer Nachbarschaft aufgenommen, ein kleinerer Teil verbleibt im Apoplasten. Die Konzentration im Apoplasten steht jeweils lokal im Gleichgewicht mit den Zellen, außer bei der Schließzelle, die das verhindert.

Wir nehmen vereinfachend an, daß es nur einen gepumpten Ionenfluß aus den umgebenden Zellen in die Schließzellen gibt, und daß als Antagonist ein passiver Leckfluß mit regulierbarer Konduktanz existiert, der bestrebt ist, den Konzentrationsgradienten auszugleichen. Ionenkonzentrationen im Apoplasten werden vernachlässigt.

Dieses einfache System ist in Abb. 3.2b dargestellt.

3.1.3 Das Teilsystem Energiehaushalt

Das letzte Element in dem System Stomataregelung ist die intensive Größe Blatttemperatur T_l , die sich als Folge der Energiebilanz einstellt. Hier betrachten wir das ganze Blatt und beziehen die Flüsse auf den m^2 Blattfläche (einfach, nicht Ober- plus Unterseite). Für ein Blatt spielen dabei folgende Energieflüsse eine Rolle: Strahlungsabsorption und -emission im langwelligen Bereich, Absorption im kurzwelligen Bereich, Verlust an latenter Wärme durch die Transpiration, Wärmetransport durch freie Konvektion. Die Wärmeleitung durch den Blattstiel und Beiträge von metabolischer Energie werden vernachlässigt. Die resultierende Temperaturänderung des Blattes hängt vom betroffenen Volumen und seiner Wärmekapazität ab, wobei die spezifische Blattfläche in die Umrechnung auf den Flächenbezug eingeht.

Damit stellt sich der Energiehaushalt dar wie in Abb. 3.2c gezeigt.

3.1.4 Die Kopplung zwischen den Teilsystemen

Der Wassertransport folgt dem Gradienten des Wasserpotentials und wird maßgeblich von den herrschenden Ionenkonzentrationen bestimmt. Im Gegenzug führen Volumenänderungen aufgrund von Wassereinstrom oder Ausstrom zu veränderten Ionenkonzentrationen.

Die aufgrund des Zellvolumens herrschenden hydrostatischen Drücke bestimmen die Leitfähigkeit der Stomata. Zusätzlich beeinflusst die Blatttemperatur den Dampfdruck in den Interzellularen und damit den Gradienten zur Außenluft, der die Transpiration antreibt. Die Transpiration wird von Leitfähigkeit und Gradient bestimmt, aber wirkt gleichzeitig zurück auf den Wasserhaushalt und über den Verlust an latenter Wärme auf den Energiehaushalt.

Der Einfluß der Blatttemperatur auf die Ionenkonzentrationen (entsprechend dem Van't Hoff'schen Gesetz) und auf temperaturabhängige enzymatische Vorgänge (Ionenpumpen) ist

gering. Für diese Terme wird näherungsweise die Lufttemperatur eingesetzt, und die Rückwirkung der kleinen Abweichung der Blattemperatur von der Lufttemperatur wird vernachlässigt.

3.1.5 Die Schnittstelle zum Kohlenstoffhaushalt

Wie eingangs erwähnt soll der Kohlenstoffhaushalt getrennt von der Stomataregelung bleiben. Das Bindeglied zwischen beiden Systemen ist nur die Konzentration von CO_2 in den interzellulären Lufträumen, C_i . Diese stellt sich rasch ein als Gleichgewicht zwischen dem Verbrauch durch Photosynthese, der Freisetzung durch Respiration und Photorespiration und der Nachlieferung durch Diffusion von Außenluft ins Blattinnere. Die Stomata regulieren einerseits die Diffusion, andererseits reagieren sie auf C_i . C_i ist damit die entscheidende Zustandsgröße dieses CO_2 -Teilsystems.

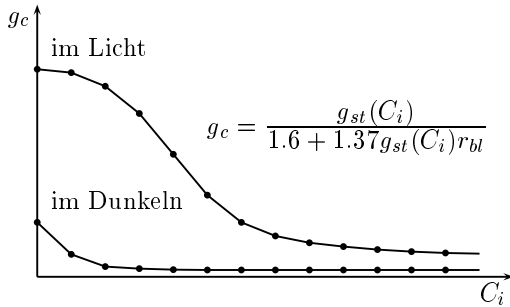
Ein günstiger Umstand ermöglicht die Trennung der Stomataregelung von C_i : die Stomata reagieren um Größenordnungen langsamer auf C_i als die zuführenden und verbrauchenden Prozesse. Damit kann man annehmen, daß sich der Kohlenstoffhaushalt und C_i quasi instantan mit einer vorgegebenen Stomataleitfähigkeit ins Gleichgewicht setzt. Man kann also sowohl die Zufuhr durch eine Steady-State-Diffusionsgleichung in Abhängigkeit von der Leitfähigkeit (als Funktion von C_i) und dem CO_2 -Gradienten beschreiben, als auch den CO_2 -Verbrauch als Steady-State-Aufnahmefunktion in Abhängigkeit von C_i . Dann muß man nur noch den Wert für C_i finden, bei dem Zufuhr und Verbrauch gleich groß sind. Hierzu reichen zwei Tabellen aus, die die Leitfähigkeit sowie die CO_2 -Aufnahme für mehrere C_i -Werte tabellieren. Das Prinzip ist graphisch in Abb. 3.3 veranschaulicht.

Für das Stomatamodell können wir also davon ausgehen, daß ein Wert für C_i vorliegt, ohne Rücksicht darauf, wie er zustandekommt.

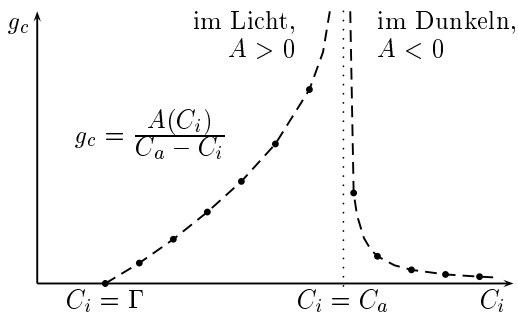
3.1.6 Äußere Einflüsse auf die Teilsysteme

Die Umweltparameter, die die Stomataregelung beeinflussen, sind das absorbierte Licht, der CO_2 -Gehalt in den Interzellularen, der Bodenwasserstatus, die Luftfeuchte der Außenluft, die Lufttemperatur und die Dicke der laminaren Grenzschicht auf der Blattoberfläche. Diese Parameter greifen in den Strukturdiagrammen an den Flüssen an. Folgende Annahmen werden getroffen:

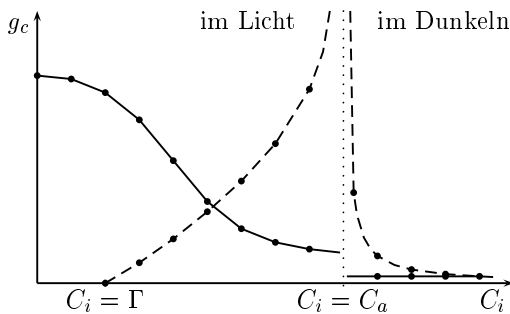
1. Das absorbierte Licht aktiviert die Ionenpumpen und steigert damit den Pumpfluß. Mit steigender Lichtabsorption werden mehr Ionen in die Schließzelle gepumpt, und die Stomata werden geöffnet. Das Licht wird als photosynthetisch aktive Strahlung (photosynthetically active radiation, *PAR*) in $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ gemessen.
2. Der CO_2 -Gehalt der Interzellularen wirkt mittelbar auf die Konduktanz des Leckflusses für Ionen. Je größer C_i , desto höher wird die Leckrate, so daß der osmotische Druckunterschied ausgeglichener wird – die Stomata schließen.
3. Der Bodenwasserstatus wird durch eine neue Größe, das wurzelnahe Bodenwasserpotential ψ_r , beschrieben. Er wird über ein Abscisinsäure-Signal an die Schließzellen übermittelt und blockiert die Pumpen. Austrocknender Boden verhindert somit das Öffnen der Stomata.
4. Die Luftfeuchte bestimmt den Gradienten für die Transpiration und hat keinen direkten Einfluß.



Das Stomatamodell liefert die Leitfähigkeit g_{st} tabelliert nach C_i . Sie läßt sich mit Gl. (2.12) umrechnen in die Blattleitfähigkeit g_c für CO_2 . Die Leitfähigkeit nimmt mit steigendem C_i ab.



Ein Modell für die Netto-Photosynthese liefert den CO_2 -Austausch A tabelliert nach C_i . Bei geschlossenen Stomata ist der Austausch $A = 0$ und C_i gleich dem Kompensationspunkt Γ . Steigendes C_i bedeutet mehr Photosyntheseumsatz und damit höheren Austausch A . Nach Gl. (2.11) gilt für die CO_2 -Diffusion $g_c = A/(C_a - C_i)$. Für $A > 0$ steigt die Kurve (links) und nähert sich asymptotisch an $C_i = C_a$ an. Im Dunkeln überwiegt die Respiration, A ist negativ und unabhängig von C_i , und C_i ist größer als C_a (rechts). Es gilt jeweils nur einer der beiden Äste.



Der Schnittpunkt beider Kurven im g_c - C_i -Diagramm entspricht derjenigen Kombination aus Leitfähigkeit und C_i , die beide Gleichungen löst. Diese Lösung existiert immer und ist eindeutig, denn die Diffusionskurve deckt stets den Bereich von $g_c = 0$ bis ∞ ab und muß die fallende Leitfähigkeitskurve in einem Punkt schneiden. Die Lösung kann durch Interpolation der Tabellenwerte bestimmt werden.

Abbildung 3.3: Kopplung von Stomatamodell und CO_2 -Teilsystem des Kohlenstoffhaushalts.

5. Die Lufttemperatur dient als Näherung für die Blattemperatur, die erst im nachhinein bestimmt werden kann, und steigert die Pumprate. Höhere Temperaturen haben darum höhere Leitfähigkeiten zur Folge.
6. Der Diffusionswiderstand der Blattgrenzschicht ist ein zusätzlicher Widerstand im Transpirationsweg und beeinflusst die Transpiration.

Das *wurzelnah*e *Bodenwasserpotential* ψ_r wird hier definiert als das mittlere effektive Wasserpotential, das von den Wurzeln wahrgenommen wird und die ABA-Produktion der Wurzeln bestimmt. Wenn die Wurzeln Wasser aus dem Wurzelraum aufnehmen, ist ψ_r negativer als das mittlere Wasserpotential eines größeren Bodenvolumens ψ_b . Die Potentialdifferenz hängt von den Nachleitwiderständen in der Bodentextur ab.

3.1.7 Zeitabhängige Aspekte des Stomataverhaltens

In Gaswechselfmessungen beobachtet man oft veränderliche Leitfähigkeiten, auch wenn man die kontrollierbaren äußeren Einflußfaktoren konstant hält oder reproduziert. Es handelt sich um zeitabhängige Phänomene: einen Gedächtniseffekt (Abschnitt 2.3.2) und den sogenannten Tagesgang.²⁾ Wie lassen sich diese Beobachtungen mit dem Modellsystem vereinbaren?

Es wurden mehrere nachgewiesene Mechanismen genannt, die in Frage kommen. Zum Beispiel könnten endogene Rhythmen die Pumpenaktivität abhängig von der Tageszeit modulieren. Aber das würde den Erklärungsbedarf nur verschieben und eine recht willkürliche Komponente in das System bringen.

Das „Gedächtnis“ des Blattes für Streß aufgrund trockener Luft könnte von einem Abscisinsäure-Signal aus dem Blatt ABA_l verursacht werden. Die Zeitverzögerung durch einen ABA-Pool würde zu einer Hysterese der Leitfähigkeit führen, wenn die Luft wieder feuchter wird. Doch der komplexe und bisher wenig verstandene ABA-Haushalt sprengt ebenfalls den Rahmen dieser Arbeit.

Die einfachste Hypothese verwendet den einzigen bislang nicht erfaßbaren Einflußfaktor auf die Stomataregelung, nämlich das wurzelnahe *Bodenwasserpotential* ψ_r . Es ist naheliegend, daß das Wasser im Wurzelraum je nach Entnahme an den Wurzeln und Nachleitung aus der Umgebung über den Tag hinweg immer weiter abnehmen kann. Das an den Wurzeln immer negativer werdende Wasserpotential führt zu steigender ABA-Konzentration im Xylemsaft. Mit der Zeit schließen die Stomata immer mehr.

Es wäre sogar denkbar, daß je nach Pflanzengröße und Wurzelapparat die oben genannte Hysterese wenigstens zum Teil durch die Ausbeutung des Bodenwasservorrats zustandekommen könnte.

3.1.8 Schnittstellen zu angrenzenden Systemen

Mein Stomatamodell ist kein Modell des Kontinuums Boden-Pflanze-Atmosphäre, sondern nur ein modularer Bestandteil auf Blattebene. Das bedeutet, daß der Wasserhaushalt des Bodens und der Pflanze sowie die atmosphärischen Bedingungen und C_i von außen vorgegeben werden müssen. Mein Konzept dazu stellt sich wie folgt dar.

²⁾ Mißt man zu verschiedenen Tageszeiten die Stomataleitfähigkeit unter den gleichen Bedingungen für das Blatt, nimmt sie fast immer im Laufe des Tages ab. Dieser Tagesgang ist daher von besonderer Bedeutung für die Brauchbarkeit von Stomatamodellen. Siehe auch Abschnitt 2.3.3.

Die enge Kopplung über C_i an ein Photosynthese-Modell habe ich in Abschnitt 3.1.5 geschildert. Dabei war es von Vorteil, daß die Diffusion ein dynamisches Gleichgewicht für Verbrauch und Nachlieferung von C_i wesentlich schneller einstellt, als die Stomata darauf reagieren können. Im Wasserhaushalt des Bodens ist es dagegen hilfreich, daß die Prozesse dort auf einer größeren Zeitskala als die Stomataregulation ablaufen und damit abgekoppelt werden können.

Ein geeignetes Modell des Wasserhaushalts müßte differenzieren zwischen dem Bodenwasservorrat, der aus dem Niederschlag gespeist wird und u. a. durch Evaporation abnimmt, und dem Bodenwasser in Wurzelnähe, das sich aus dem großen Vorrat per Diffusion auffüllt und durch die Transpiration der Pflanze geleert wird. Die Schnittstelle zum Stomatamodell ist das Wasserpotential ψ_r des wurzelnahen Bodenwasserpools, das abhängig von der Textur mit Potentialkurven aus dem Wassergehalt berechnet werden könnte.

Den Wasserverbrauch kann ein Bodenwassermodell nicht allein mit der vom Stomatamodell gelieferten Transpiration E bestimmen. Es benötigt zusätzlich Skalierungsinformationen, nämlich über welche Blattfläche sich dieser Fluß summiert. Dazu könnte ein Modell des Kohlenstoffhaushalts den Blattflächenindex LAI liefern. Kohlenstoff- und Stickstoffhaushalt wären wiederum mit dem Photosynthesemodell verknüpft.

Wenn es in Zukunft notwendig sein sollte, ein Teilsystem „lokaler ABA-Haushalt im Blatt“ zu formulieren, würde dieses etwa bei trockener Luft mehr Synthese und/oder weniger Abbau von ABA betreiben. Es könnte dazu das vom Stomatamodell berechnete Blattwasserpotential übernehmen und daraus das zusätzliche ABA-Signal formen und zurückreichen. Diese Kopplung über ψ_l und ABA_l läßt sich direkt vornehmen.

Die Abbildung 3.4 stellt die Einbindung des Stomatamodells in einen größeren Kontext schematisch dar. Die anderen Komponenten sind nicht zwangsläufig erforderlich, damit das Stomatamodell arbeiten kann; es ist selbstverständlich möglich, sie einzeln durch vorgeschriebene Werte der Eingangsgrößen zu ersetzen.

3.2 Modellbildung

Als Ergebnis der Systemanalyse fanden wir, daß der Zustand des Stomatasystems durch die Werte von V_g , V_s , n_g , n_s und T_l gegeben ist. Wir müssen zuerst den Zusammenhang zwischen den Zustandsvariablen und der uns interessierenden Zielgröße Stomataleitfähigkeit quantitativ herstellen. Dann werden die oben entwickelten Strukturdiagramme übersetzt in Differentialgleichungen, die die Dynamik der Zustandsgrößen beschreiben. Darin werden die auftretenden Flüsse ersetzt durch Annahmen über die Zustandsgrößen. Im nächsten Schritt werden die Koeffizienten als Funktionen der Umweltparameter ausgedrückt. Das so erhaltene Modell beschreibt die Dynamik der Reaktion. Für viele Fragestellungen reicht ein statisches Modell aus, das im Anschluß entwickelt wird.

3.2.1 Bestimmung der Leitfähigkeit aus Volumen und Druck

In diesem Abschnitt geht es um den Zusammenhang zwischen Leitfähigkeit und Anschwellungszustand der Schließzellen. Die Ursache für die Öffnung des Spaltes ist die Volumenzunahme in den Schließzellen. Sie führt die Formänderung herbei, die von der Struktur der Zellwände vorgegeben ist. Könnte man das Volumen der Schließzellen als Maß für die Leitfähigkeit nehmen? Immerhin haben Raschke und Dickerson 1973 (zitiert in Sharpe et al., 1987)

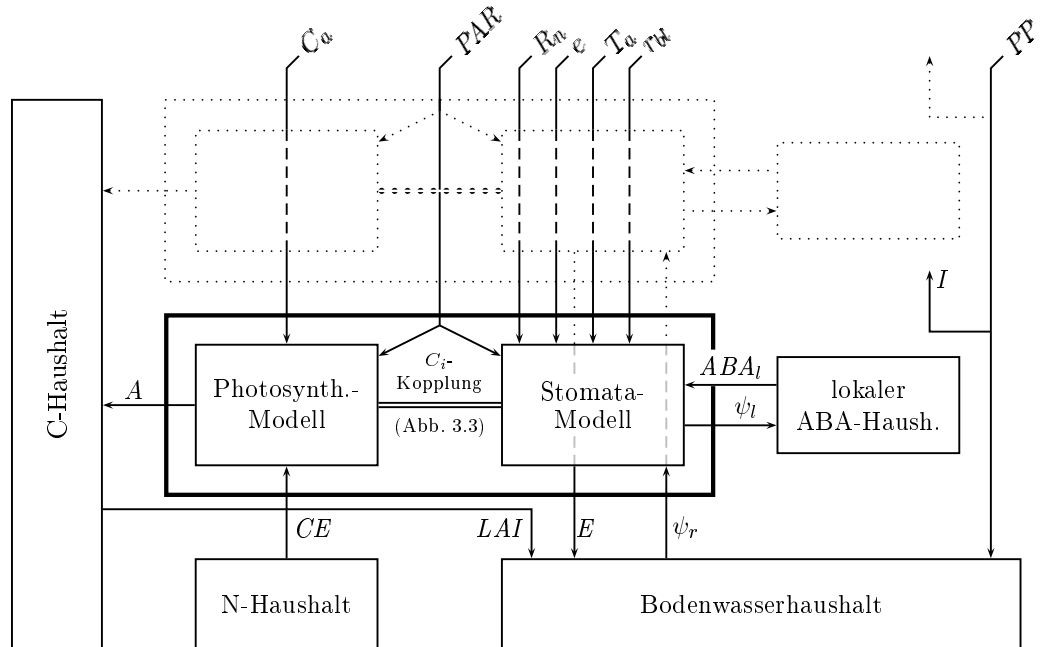


Abbildung 3.4: Schnittstellen des Stomatamodells zu angrenzenden Systemen. Die Pfeile stellen dar, wie der Datenaustausch zwischen den Teilmodellen stattfindet und welche Daten von außen vorgegeben werden. – Eingangsgrößen: interzelluläre CO₂-Konzentration C_i , Licht PAR , Strahlungsbilanz R_n , Wasserdampfdruck e , Lufttemperatur T_a , Grenzschichtwiderstand r_{bl} , Bodenwasserpotential im Wurzelraum ψ_r , ABA-Signal aus dem Blatt ABA_l . Die Eingangsgröße C_i kann in Kopplung mit einem Photosynthesemodell bestimmt werden (dicker Rahmen; Abb. 3.3) oder vorgegeben werden. Eingangsgrößen ψ_r und ABA_l können ebenfalls durch Kopplung mit anderen Modellen berechnet oder vorgegeben werden. – Ausgangsgrößen neben der Leitfähigkeit g_{st} : Transpiration E , Blattwasserpotential ψ_l . – Zusätzliche Größen: Niederschlag PP , Interzeption I , Nettophotosyntheserate A , Carboxylierungseffizienz CE (abhängig vom Rubisco-Gehalt und damit von Blattstickstoff; kann aus einem Stickstoffmodell berechnet oder vorgegeben werden), Blattflächenindex LAI zur Skalierung der Transpiration. – Bei der Anwendung auf Bäume und Bestände kann das Modell in Schichten aufgeteilt werden (gepunktet angedeutet). Dann müssen z. B. die Lichtabsorption mit zunehmender Tiefe, die Strahlungsbilanz, die Windverhältnisse im Bestand (für die Grenzschichtdicke) und der Einfluß der Höhe auf das Blattwasserpotential berücksichtigt werden.

eine lineare Beziehung zwischen Öffnungsweite b und Volumen V_s gefunden. Von der Öffnungsweite zum wirksamen Querschnitt für die Diffusion (und damit zur Leitfähigkeit g_{st}) wäre es nur noch ein kleiner, linearer Schritt;³⁾ insgesamt wären Volumen und Leitfähigkeit also linear verknüpft!

Der mechanische Vorteil. Das Volumen ist aber nicht allein ausschlaggebend. Der Druck des umliegenden Gewebes hemmt die Öffnung. Über das mechanische Zusammenspiel wurden in den siebziger und frühen achtziger Jahren einige Arbeiten veröffentlicht. Es bildete sich die Vorstellung heraus, daß die Nebenzellen einen „mechanischen Vorteil“ α gegenüber den Schließzellen besitzen, der schließlich als das Verhältnis der beiden Druckwirkungen auf die Öffnungsweite b definiert wurde:

$$\alpha = -\frac{\partial b / \partial p_s}{\partial b / \partial p_g} \quad (3.2)$$

Im einfachsten Fall ist α eine Konstante (man vergleiche dazu die geometrische Betrachtung von Wu et al. (1985) in der Reihe (Sharpe und Wu, 1978; Wu und Sharpe, 1979; Sharpe et al., 1987)). Dann kann man die Öffnungsweite schreiben als (Cooke et al., 1976)

$$b = \max(0, b_0 + \text{const} \cdot (p_g - \alpha p_s)) \quad (3.3)$$

Die gewichtete Druckdifferenz. Den kontrollierenden Term will ich als gewichtete Druckdifferenz bezeichnen und mit dem Symbol Δp versehen, es ist also

$$\Delta p = p_g - \alpha p_s \quad (3.4)$$

Der Wert von α wurde generell größer als 1, meist zu 1.5 bis 3 angegeben. Allerdings wurden die entsprechenden Untersuchungen meist mit osmotischen Badelösungen für isolierte Stomatakompexe ohne Gegendruck durchgeführt. Bei Experimenten mit Drucksonden an Epidermisstreifen stellten Franks et al. (1995) fest, daß die Stomata nach Überschreiten eines Schwellendrucks von 0.41 MPa öffneten, der – *perhaps fortitiously*, wie sich die Autoren ausdrücken – dem Druck der umgebenden Zellen genau entsprach. Das spräche für $\alpha = 1$ und $b_0 = 0$. Aus neuesten Untersuchungen von Franks et al. (1998) ergeben sich aber Werte von 1.5 bis 3.5 (vgl. Abb. 3.5) mit einem leicht positiven Wert für b_0 .

Die in Anhang C berechneten Widerstände im Ersatzschaltbild des Wasserhaushaltes (Abb. 3.2a) sind verträglich mit $\alpha \leq 1.82$, dem Verhältnis der Widerstände R_g (vom Xylem bis zum Ort der Verdunstung) und R_s (vom Xylem bis zu den Nebenzellen). Die Hintergründe werden im Abschnitt 3.4.3 erläutert. Vorab genüge die Feststellung, daß sich das Konzept der gewichteten Druckdifferenz als kontrollierende Größe für die Stomataleitfähigkeit eignet.

³⁾Die Länge a der Spaltöffnung ist näherungsweise konstant. Die Fläche hängt sowohl bei einer rechteckigen Öffnung (ab , *Gramineen*-Typ) als auch bei einer Ellipse (πab , *Helleborus*-Typ) linear von b ab. Bei einem gleichförmigen Querschnitt entlang der Tiefe der Pore würde folglich die Leitfähigkeit linear mit der Öffnungsweite b zusammenhängen. – Das ist nicht ganz korrekt, weil der Querschnitt eben nicht gleichförmig ist; b wird an der engsten Stelle gemessen, und der Querschnitt in anderen Tiefen verschiebt sich etwa uniform mit der Engstelle, d. h. dort gilt b nicht als Faktor, sondern nur als Offset. Die effektive Querschnittsfläche über die ganze Tiefe steigt daher langsamer als linear mit b . Andererseits könnte man argumentieren, daß für die effektive Tiefe der Pore nur die engen Bereiche wirklich relevant sind. Je weiter die Pore geöffnet ist, desto geringer wird der Anteil enger Bereiche, die effektive Tiefe nimmt also ab und kompensiert den langsameren Anstieg der Fläche in Gl. 2.5.

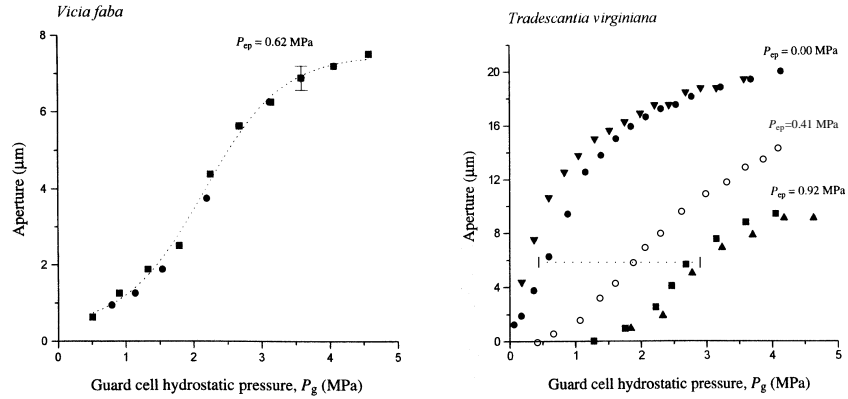


Abbildung 3.5: Zusammenhang zwischen den Drücken in Schließ- und Nebenzelle und der Öffnungsweite bei *Vicia faba* und *Tradescantia virginiana*. Mit einer Mikrodrucksonde wurde der Druck in den Schließzellen auf- und wieder abgebaut, links mit Gegendruck, rechts mit und ohne Gegendruck in der Epidermis (als P_{ep} bezeichnet). Eine kleine Hysterese ist zu erkennen. Die Öffnungsweite nähert sich bei hohem Druck einem Maximalwert, die Kurvenform ist geringfügig sigmoid. Aus (Franks et al., 1998), mit eingefügten Daten aus (Franks et al., 1995) (offene Kreise). – Diese Messungen geben außerdem Aufschluß über den mechanischen Vorteil: bei *Vicia faba* führt der Gegendruck von 0.62 MPa gerade zum Schließen der Stomata bei $P_g = 0$. Bei *Tradescantia virginiana* schließen die Stomata ohne Gegendruck nicht völlig. Im Vergleich zwischen keinem und vollem Gegendruck (0.92 MPa) muß zu Beginn der Öffnung ein zusätzlicher Schließzellendruck von 1.3 MPa, später fast 3 MPa aufgebracht werden, um die gleiche Öffnungsweite zu erzielen (das entspräche $\alpha = 1.5$ bis 3). Zieht man die älteren Daten (offene Kreise) hinzu, zeigt sich, daß der mechanische Vorteil mit steigendem Gegendruck abnimmt. Bei einer Apertur von 6 μm (gepunktete Linie) beträgt der zusätzliche Schließzellendruck 1.45 MPa, um 0.41 MPa zu überwinden; aber dann nur 1 MPa, um weitere 0.51 MPa zu überwinden. Das entspricht $\alpha = 3.5$ bzw. 2. Nach diesen Daten würde α mit der Apertur steigen und mit P_{ep} sinken. – Für diesen Vergleich ist wesentlich, daß die untersuchten Schließzellenpaare in beiden Studien in etwa gleich groß sind. In der neueren Untersuchung wird eine Länge von 70 μm im schlaffen Zustand angegeben, aus Fig. 2 in der älteren Veröffentlichung kann man eine Länge von ca. 65 μm ableiten.

In Gleichung (3.3) fehlt die mechanische Grenze, die bei hohen Drücken in der Schließzelle erreicht wird. Es ist dann praktisch keine Volumensteigerung mehr möglich, die Wände sind maximal gedehnt. Daher muß bei hohem Drucküberschuß Δp eine Sättigung für die Öffnungsweite erreicht werden.

Für den endgültigen Zusammenhang zwischen Leitfähigkeit und Druck habe ich im Modell drei Formulierungen vorgesehen. Zu den Funktionen vgl. Anhang D. Bei allen Formulierungen wurde b_0 Null gesetzt.

- (a) eine lineare, nicht limitierte Funktion (entsprechend Gl. 3.3)

$$(a) \quad g_{st} = f \Delta p \quad (3.5)$$

- (b) eine Sättigung 1. Ordnung

$$(b) \quad g_{st} = g_{max} \frac{\Delta p}{\Delta p + K_{m,p}} \quad \text{mit } K_{m,p} = g_{max}/f \quad (3.6)$$

(c) eine schiefwinklge Hyperbel mit mehr Kontrolle über den Übergang in die Sättigung

$$(c) \quad g_{st} = \min'(f\Delta p, g_{max}) \\ = \frac{f\Delta p + g_{max} - \sqrt{(f\Delta p + g_{max})^2 - 4\theta f\Delta p g_{max}}}{2} \quad (3.7)$$

als Lösung der Gleichung

$$g_{st}^2 - g_{st}(f\Delta p + g_{max}) + \theta f\Delta p g_{max} = 0 \quad (3.8)$$

Als Parameter dienen dabei die Steigung f im linearen Bereich, darüber hinaus die maximale Leitfähigkeit g_{max} und der Krümmungsparameter θ .

Um die Steigung f zu bestimmen, schätzt man zunächst den maximal auftretenden Druck p_{max} ab, der dann herrscht, wenn alle Ionen in die Schließzelle gepumpt worden sind (dann ist auch die Druckdifferenz Δp maximal). Die Stomata erreichen ihre maximale Leitfähigkeit g_{max} aber nicht erst bei p_{max} , sondern schon früher bei p_o (Sättigungsbereich in Abb. 3.5 bei $P_{ep} = 0$). Wir fassen p_o als einen Bruchteil f_p von p_{max} auf, $p_o = p_{max}/f_p$, und bestimmen damit f wie folgt:

$$g_{max} = f p_o = f p_{max}/f_p \quad \text{so daß} \quad f = f_p g_{max}/p_{max} \quad (3.9)$$

Somit kann f_p dazu genutzt werden, den mechanischen Arbeitspunkt des Modells zu justieren.

Zusammengefaßt verwenden wir also nicht die Volumina, sondern die gewichtete Druckdifferenz Δp als bestimmende Größe für die Stomataleitfähigkeit. Die Drücke p_g und p_s hängen dabei über Druck-Volumen-Kurven mit den Zustandsvariablen V_g und V_s zusammen, die ich als nächstes kurz besprechen will.

3.2.2 Druck-Volumen-Kurven

Druck-Volumen-Beziehungen von Zellen werden meistens mit dem (volumetrischen) Elastizitätsmodul ϵ charakterisiert. Der Elastizitätsmodul stellt den Proportionalitätsfaktor zwischen einer relativen Volumenänderung und der dafür erforderlichen Druckänderung dar,

$$dp = \epsilon dV/V \quad (3.10)$$

Oft wird ein Zahlenwert für Zellen angegeben, aber ϵ ist nicht wirklich eine Konstante – sonst würde es immer leichter, die Zelle weiter aufzublähen. Das sieht man durch Integration der Gleichung 3.10 für p von 0 bis p und für V von V_0 bis V . Man erhält $p(V) = \epsilon \log V/V_0$. Der Druck würde also nur logarithmisch mit dem Volumen steigen.

Stattdessen steigt ϵ mit dem Druck an. Das kann man so verstehen, daß die Celluloseketten in der Zellwand durch ihre unterschiedliche Orientierung und Vernetzung zuerst nur teilweise gespannt werden. Bei fortschreitender Dehnung tragen immer mehr Ketten die Last, bis irgendwann die Grenze der Reißfestigkeit für die ersten Ketten erreicht ist; wenn diese reißen, nimmt die Belastbarkeit schnell weiter ab, und die Wand reißt ganz auf. Die Zahlenwerte beziehen sich daher meistens auf die Anfangselastizität nahe dem Stadium der Plasmolyse und liegen zwischen 1 und 50 MPa.

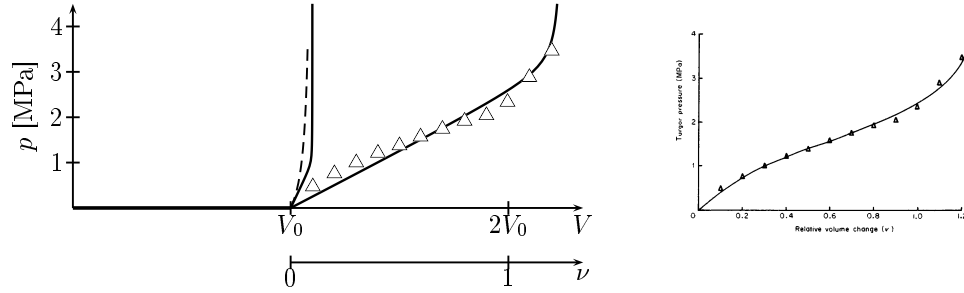


Abbildung 3.6: Druck-Volumen-Beziehungen von Schließ- und Nebenzellen an Beispieldaten von *Vicia faba*. Links: Im dynamischen Modell verwendete Gleichungen. Für $V < V_0$ ist der Druck Null; die Zellmembran zieht sich von der Wand zurück (Plasmolyse). Mit dem Druck steigt das Volumen. \triangle Daten von Raschke, Dickinson und Pierce (1973) an Schließzellen von *Vicia faba*. Die maximale relative Volumenänderung beträgt $\nu_{max} = 1.25$. Durchgezogen: die tatsächlich verwendete vereinfachte Funktion (3.12) mit einem Elastizitätsmodul ϵ_g von 2 MPa. Die Nebenzellen (gestrichelt) sind steifer als die Schließzellen (hier: $\epsilon_s = 10$ MPa) und lassen sich weniger ausdehnen ($\nu_{max} = 0.1$). – Rechts: Modell von Wu et al. (1985) (dünne Linie) mit den gleichen Daten. Dieses Modell enthält die Beschreibung eines Phasenübergangs zwischen isotroper und anisotroper Expansion eines Polymers. Die dort angegebene empirische Funktion ist aus zwei Stücken zusammengesetzt und damit sehr unhandlich für analytische Umformungen. Unser einfaches empirisches Modell enthält den Phasenübergang nicht. – Man beachte die Ähnlichkeit der Druck-Volumen-Kurve und der Druck-Apertur-Kurve (Abb. 3.5) von *Vicia faba*, so daß sich eine näherungsweise lineare Beziehung zwischen Volumen und Öffnungsweite finden läßt.

Die Plasmolyse bezeichnet den Zustand $p = 0$ in der Zelle, bei dem die Plasmamembran nicht wie im turgeszenten Zustand an die Zellwand gepreßt wird, sondern teilweise davon abgelöst ist und das noch verfügbare Wasservolumen einschließt. An der Schwelle der Plasmolyse hat die Zelle gerade das Volumen V_0 erreicht, das durch die entspannte Zellwand vorgegeben wird. Mit steigendem Druck wächst das Volumen anfangs annähernd linear an. Die Volumenänderung relativ zu V_0 wird mit $\nu = V/V_0 - 1$ bezeichnet.

Der lineare Anstieg der Druck-Volumen-Kurve hat die Steigung ϵ/V_0 , so daß gilt

$$p = \epsilon/V_0 \cdot (V - V_0) = \epsilon \nu . \quad (3.11)$$

Mit steigendem Druck geht das Volumen asymptotisch an ein maximales Volumen heran. Für die maximale relative Volumenzunahme ν_{max} finden sich in der Literatur Werte für Schließzellen von 100 bis 150 %. Nebenzellen sind eher im Bereich gewöhnlicher Zellen und lassen nur kleine Volumenänderungen zu.

Von Wu et al. (1985) wurde eine empirische Funktion für die Druck-Volumen-Kurve von *Vicia faba* angegeben, die aber aus mehreren Stücken besteht (Abb. 3.6, rechts). Einfacher ist eine Sättigungsfunktion, wobei eine Sättigung erster Ordnung zu stark gekrümmt ist; eine schiefwinklige Hyperbel mit einem eng begrenzten Übergang zwischen der linearen Beziehung (3.11) und der Grenze $\nu_{max} = V_{max}/V_0 - 1$ paßt hier besser,

$$\nu = \min'(p/\epsilon, \nu_{max}) \quad (3.12)$$

Abschließend sei festgestellt, daß die Wahl der Druck-Volumen-Kurve und der Beziehung zwischen Leitfähigkeit und Druckdifferenz nicht wirklich unabhängig voneinander sind. Da sowohl Volumen als auch Leitfähigkeit linear mit der Öffnungsweite korreliert sind, sollte der gleiche Funktionstyp für beide Beziehungen verwendet werden. Damit fällt die Wahl auf Gl. 3.7, also Typ (c) im vorigen Abschnitt. – Die Typen (a) und (b) sind für Testzwecke

hilfreich, da mit ihnen die Richtigkeit der mathematisch-numerischen Behandlung der schiefwinkligen Hyperbel gut überprüft werden kann.

3.2.3 Dynamische Formulierung

Nachdem die Berechnung der Stomataleitfähigkeit aus den Zustandsvariablen geklärt ist, können wir uns der Dynamik des Systems zuwenden. Zum besseren Verständnis stelle man sich vor, die fünf Zustandsvariablen V_g , V_s , n_g , n_s und T_l seien als Anfangsbedingungen vorgegeben. Man fragt nun nach den zeitlichen Änderungen der Zustandsvariablen. Als Ergebnis werden wir fünf Differentialgleichungen erhalten, die auf der rechten Seite letztlich von dem Istwert der Zustandsvariablen abhängen. Die konkrete Struktur der Gleichungen hat mathematische Implikationen für die in Frage kommenden Funktionen der Umweltfaktoren. Hier sind genauere Betrachtungen notwendig, deshalb wird für die Details auf die nachfolgenden Abschnitte verwiesen.

Teilsystem Wasserhaushalt. Die Volumina im Teilsystem Wasserhaushalt verändern sich gemäß ihrer Zu- und Abflüsse,

$$dV_g/dt = J_{eg} - J_p \quad \text{und} \quad dV_s/dt = J_{xs} - J_{se} \quad (3.13)$$

wobei wir Volumenströme ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$), nicht Stromdichten verwenden. – Man beachte, daß hier der Basishaushalt der Zellen als starre Grundlage vorausgesetzt wird. Wir betrachten nur noch die aufgesetzten Änderungen aufgrund des Transpirationsstroms.

In der flüssigen Phase bestimmt der Gradient des Wasserpotentials die Volumenströme. Als Proportionalitätsfaktor dient der hydraulische Widerstand R (MPa s m^{-3}). Es ist

$$J_{eg} = (\psi_e - \psi_g)/R_p \quad , \quad J_{se} = (\psi_s - \psi_e)/(R_g - R_s) \quad \text{und} \quad J_{xs} = (\psi_x - \psi_s)/R_s \quad (3.14)$$

Hier werden die Wasserpotentiale in Xylem, Schließ- und Nebenzellen sowie im Apoplasten benötigt. Wir denken uns ψ_x im Moment als vorgegeben (später mehr dazu). Es dient als Bezugspunkt für die anderen Wasserpotentiale. Für ψ_e müßten wir genauso wie für ψ_g und ψ_s (unten) die Wasserpotentialgleichung des Kompartiments hinschreiben. Aber da uns die Dynamik im Apoplasten nicht interessiert, setzen wir seine Kapazität auf Null, d. h. es muß zu jeder Zeit gleich viel Wasser hinein wie hinaus fließen. Aus $J_{se} = J_e + J_{eg}$ erhält man

$$\psi_e = \frac{R_p \psi_s + (R_g - R_s) \psi_g - R_p (R_g - R_s) J_e}{R_p + (R_g - R_s)} \quad (3.15)$$

so daß ψ_e linear mit J_e sinkt. Die Wasserpotentiale ψ_g und ψ_s setzen sich aus hydrostatischem und osmotischem Anteil zusammen,

$$\psi_g = p_g(V_g) - \pi_g^{ges} \quad \text{und} \quad \psi_s = p_s(V_s) - \pi_s^{ges} \quad (3.16)$$

wobei die hydrostatischen Drücke mit den dynamischen Zellvolumina zusammenhängen, und die gesamten potentiellen osmotischen Drücke sich aufteilen in immobile Beiträge π^i und die Beiträge aus dem Teilsystem Ionenhaushalt (s. u.) gemäß Gl. (2.17):

$$\pi_g^{ges} = \pi_g^i + R T c_g \quad \text{und} \quad \pi_s^{ges} = \pi_s^i + R T c_s \quad (3.17)$$

Die Konzentrationen der immobilen Substanzen (und damit ihre osmotischen Beiträge) sind von Volumenänderungen betroffen. Wir wählen als Bezugspunkt das Plasmolysevolumen V_0 und den dann geltenden potentiellen osmotischen Druck $\pi^{i,0}$:

$$\pi_g^i V_g = \pi_g^{i,0} V_g^0 \quad \text{und} \quad \pi_s^i V_s = \pi_s^{i,0} V_s^0 \quad (3.18)$$

Für die Dynamik in der flüssigen Phase fehlen uns damit nur noch die Ströme J_e und J_p . Sie müssen wegen der Massenerhaltung den molaren Flüssen E und E_p in der Gasphase entsprechen. Dort wirkt der Konzentrationsgradient als treibende Kraft. Die Leitfähigkeit für den Transpirationsfluß setzt sich aus Stomataleitfähigkeit g_{st} und Grenzschichtwiderstand r_{bl} zusammen (Gl. 2.10). Analoges gilt für die peristomatäre Transpiration, die die Leitfähigkeit für den peristomatären Weg g_p enthält. Die molaren Flüsse werden über das Molvolumen von Wasser in Volumenflüsse umgerechnet. Die Volumenflüsse gelten pro Quadratmeter und werden mit Hilfe der Stomatadichte n_{st} in den Strom pro Pore umgerechnet,

$$J_e = V_m E / n_{st} = V_m D g_w / n_{st} \quad \text{und} \quad J_p = V_m E_p / n_{st} = V_m D g_{wp} / n_{st} \quad (3.19)$$

mit

$$D = \frac{e_s(T_l) - e}{p_{air}} \quad , \quad g_w = \frac{g_{st}}{1 + g_{st} r_{bl}} \quad \text{und} \quad g_{wp} = \frac{g_p}{1 + g_p r_{bl}} \quad (3.20)$$

Der Sättigungsdampfdruck bei Blattemperatur T_l verweist auf das Teilsystem Energiehaushalt. Der Wasserdampf-Partialdruck e in der Außenluft sowie der Luftdruck p_{air} und den Grenzschichtwiderstand r_{bl} sind vorgegeben. Die aktuelle Stomataleitfähigkeit g_{st} ist eine Funktion der gewichteten Druckdifferenz Δp und damit der Drücke p_g und p_s . Bis auf die Verbindungen zu den anderen Teilsystemen ist die Dynamik des Wasserhaushalts vollständig festgelegt.

Teilsystem Ionenhaushalt. Das Teilsystem Ionenhaushalt ist ein geschlossenes System. Jede Zunahme der Ionenmenge n_g bedingt eine Abnahme von n_s und umgekehrt. Die Gesamtmenge der Ionen ist $n_t = n_g + n_s$. Öffnende und schließende Reize beeinflussen den Ionenstrom zwischen den beiden Kompartimenten. Der öffnende Ionenfluß F_o transportiert Ionen aktiv aus den Nebenzellen in die Schließzellen, der schließende Ionenfluß F_c transportiert Ionen zurück.

$$dn_g/dt = F_o - F_c \quad \text{und} \quad dn_s/dt = F_c - F_o \quad (3.21)$$

Während die Bilanzen für die Pools n_g und n_s geführt werden müssen, sind die wirksamen Größen nicht die Stoffmengen, sondern die Konzentrationen (genauer: Stoffmengenanteile, vgl. 2.1.1),

$$c_g = n_g / V_g \quad \text{und} \quad c_s = n_s / V_s \quad (3.22)$$

Die Flüsse F_o und F_c werden nun empirisch durch Annahmen über die Konzentrationen beschrieben: der öffnende Fluß F_o sei eine Sättigungsfunktion der Vorratskonzentration c_s , die so schnell in die Sättigung geht, daß der Fluß unabhängig vom Vorrat bleibt, es sei denn, der Vorrat wird sehr klein. Die Konzentration $K_{m,o}$ in den Nachbarzellen, bei der der Fluß halbmaximal wird, muß dazu sehr niedrig gewählt werden.

$$F_o = k_o \frac{c_s}{c_s + K_{m,o}} \quad (3.23)$$

Der sich aufbauende Konzentrationsgradient treibt einen passiven Rückfluß F_c mit schließender Wirkung, der proportional zum Konzentrationsgradienten ist und dessen Konduktanz geregelt wird.

$$F_c = k_c (c_g - c_s) \quad (3.24)$$

Die Koeffizienten k_o und k_c sind ihrerseits Funktionen der Umweltfaktoren und machen damit das Herzstück der Ionenregulation aus. Sie hängen aber nicht von den Zustandsvariablen ab. Ihre konkrete Formulierung wird in Abschnitt 3.3.1 entwickelt.

Teilsystem Energiehaushalt. Die Energiebilanz des Blattes verändert die innere Energie des Blattes, die über seine Wärmekapazität (angenähert durch die von Wasser bei konstantem Druck, $c_{p,w} = 4.17 \text{ J g}^{-1} \text{ K}^{-1}$) in Temperaturänderungen umgesetzt wird. Die hier berücksichtigten Beiträge zur Energiebilanz sind Strahlungsbilanz R_n , Abtransport latenter Wärme λE und Abtransport durch freie Konvektion C .

$$dT_l/dt = (R_n - \lambda E - C)/(c_{p,w} \varrho_w) \quad (3.25)$$

Hier erscheint nur die Transpiration E , die viel kleinere peristomatäre Transpiration E_p kann für den Abtransport latenter Wärme vernachlässigt werden. Wie E sind alle Terme auf die einfache Blattfläche bezogen, nicht auf Oberseite plus Unterseite. ϱ_w gibt die flächenbezogene Wassermasse im Blatt an (typischerweise 100 bis 250 g m^{-2}).

Die Strahlungsbilanz wird beschrieben durch

$$R_n = 2 a_{IR} S_{IR} - 2 e_{IR} \sigma T_l^4 + a_{PAR} S_{PAR} \quad (3.26)$$

$2 a_{IR} S_{IR}$ ist der absorbierte Anteil der IR-Strahlung aus der Umgebung, $2 e_{IR} \sigma T_l^4$ ist die Abstrahlung des Blattes nach dem Stefan-Boltzmann-Gesetz. (Der Faktor 2 steht hier, weil die langwellige Ein- und Abstrahlung Ober- und Unterseite betrifft.) Absorptivität a_{IR} und Emissivität e_{IR} des Blattes sind zwar von der spektralen Zusammensetzung der Strahlung abhängig, aber die Strahlung aus der Umgebung (Bestand und Himmel) und die des Blattes sind in der Hinsicht vergleichbar. Ein typischer Wert ist $a_{IR} = e_{IR} = 0.96$.

$a_{PAR} S_{PAR}$ ist der absorbierte Anteil der photosynthetisch aktiven Strahlung PAR . Die Absorptivität ist im sichtbaren Bereich besonders wellenlängenabhängig. Für PAR liegt sie zwischen 0.75 bis 0.90, der verbleibende Rest wird etwa in gleichen Teilen reflektiert und durchgelassen (Nobel, 1991).

Die konkrete Strahlungsbilanz hängt stark von der Umgebung des Blattes ab. Innerhalb eines dichten uniformen Bestandes hätte die einfallende IR-Strahlung die gleiche effektive Temperatur wie die Abstrahlung, so daß nur der geringe kurzwellige Anteil übrigbliebe. Ein exponiertes Blatt würde von oben Himmelsstrahlung (mit einer effektiven Temperatur bis hinab zu $-20 \text{ }^\circ\text{C}$ bei klarem Himmel) und von unten Bodenstrahlung (grob auf Lufttemperatur) empfangen. Die kurzwellige Einstrahlung würde sich aus einem diffusen Anteil S_d (bis ca. 200 W m^{-2}) und einem direkten Anteil (bis 800 W m^{-2} in Mitteleuropa, in den Tropen über 1000) zusammensetzen, je nach Bewölkung kann noch ein beträchtlicher Beitrag durch

Vorwärtsstreuung an den Wolkenrändern hinzukommen. Besonders wichtig ist der Einfallswinkel des direkten Anteils.

Ich verwende als Maß für die kurzwellige Einstrahlung keinen Energiefluß, sondern die photosynthetisch aktive Strahlung, die als treibende Kraft für die Lichtreaktion von Stomata und Photosynthese im Modell verwendet wird. Sie muß daher in einen Energiefluß (in W m^{-2}) umgerechnet werden. Es gilt näherungsweise

$$PAR = S_{PAR} \cdot 6.0 \mu\text{E J}^{-1} \quad (3.27)$$

(entsprechend einer effektiven Wellenlänge von 650 nm).

Der Beitrag freier Konvektion C hängt von der Temperaturdifferenz zwischen Blatt und Außenluft ab. Der entsprechende Widerstand r_H ist auch ein Grenzschichtwiderstand, aber für Wärme, nicht für Wasserdampf, und mit r_{bl} über $r_{bl}/r_H = 0.93$ verknüpft (Monteith, 1990). Hier geht die spezifische Wärmekapazität $c_{p,a}$ eines Mols Luft ein:

$$C = c_{p,a} (T_l - T_a) / r_H \quad (3.28)$$

3.2.4 Strategie zur Bestimmung der Modellparameter

In den vorangegangenen Abschnitten habe ich ein dynamisches Modell der Regelvorgänge in einer Spaltöffnung aufgebaut. Dieses Modell hat aufgrund seiner Vielschichtigkeit eine Unzahl von Parametern (die zum Teil noch gar nicht sichtbar geworden sind; vgl. Abschnitt 3.3.1). Manche sind entscheidend für die Regelantwort des Systems, andere mußten eher aus mathematischen Gründen eingeführt werden, um „pathologische“ Situationen abzufangen. Es bestehen Abhängigkeiten zwischen den Koeffizienten, so daß die Änderung eines Wertes gleichzeitig erfordert, daß auch ein anderer Wert verändert wird, damit das System regelfähig bleibt.

Allen Parametern ist gemein, daß man sie mit mehr oder weniger großem Aufwand experimentell erfassen könnte, da das Modell auf realen, in Pflanzen beobachteten physikalischen und (bio-)chemischen Prozessen basiert. Entsprechend werden viele oder gar alle Parameter von Art zu Art, womöglich von Pflanze zu Pflanze oder gar von Blatt zu Blatt verschieden sein. Ist dieses Modell noch beherrschbar? Kann man damit überhaupt noch etwas lernen?

Meine Antwort lautet „ja“. Kehren wir zu einer typischen Fragestellung für den Einsatz des Modells zurück: dem Einfluß einen veränderten Stomataregelung unter erhöhtem CO_2 auf Wasser- und Kohlenstoffhaushalt. In der Einleitung dieser Arbeit habe ich geschildert, daß die Wechselwirkung der verschiedenen Umweltparameter in seiner Gesamtheit das Stomataverhalten prägt. Die Stomatareaktion kann eben nicht von einer isolierten Größe abhängig gemacht werden. Folglich müssen alle Regelprozesse erfaßt werden. Die tieferliegende Maschinerie aber funktioniert mit vielen verschiedenen Parametersätzen. Zum Beispiel kann der Ionenhaushalt mit kleinen oder größeren Ionenmengen operieren, wenn gleichzeitig der Durchsatz des Ionen-transportes und die Mechanik der Umsetzung von Volumenänderungen in Öffnungsweiten angepaßt wird. Ebenso ist es zweitrangig, ob das Modell den Gasaustausch mit vielen kleinen oder weniger großen Spaltöffnungen bewältigt (was in der Tat bei verschiedenen Arten eines Lebensraumes so verwirklicht ist, wie wir aus unseren mikroskopischen Messungen wissen).

Ich schlage darum folgenden Weg ein, um mit den Parametern möglichst sinnvoll umzugehen. Sie werden in drei Kategorien aufgeteilt:

1. Am wichtigsten sind die Schlüsselparameter für die Reaktion auf Umweltfaktoren. Sie werden aus gemessenen Stomatareaktionen abgeleitet und artspezifisch bestimmt.

2. Die Parameter, die die Funktion des Systems an sich gewährleisten, werden aus Literaturdaten zu einem untereinander kompatiblen Satz zusammengefügt. Diese Werte werden zwar ungefähr die richtige Größenordnung haben, werden aber nicht genauer untersucht.
3. Aus mathematischen Gründen erforderliche Parameter werden möglichst nah an die Grenzfälle geschoben, die sie absichern sollen (etwa $K_{m,o}$, der das Leerlaufen der Nebenzellen durch den öffnenden Fluß verhindert), so daß sie einerseits das Systemverhalten im allgemeinen wenig beeinflussen und andererseits das dynamische System gerade noch numerisch stabil bleibt.

Die für die Umweltfaktoren zuständigen Parameter aus Kategorie 1 setzen auf einem funktionierenden System auf. Die Parameter aus Kategorie 2 lassen sich leichter in eine funktionierende Balance bringen, wenn die mathematischen Modelleigenschaften grundlegend verstanden sind. Und die Grenzfälle der Parameter aus Kategorie 3 richten sich nach den Werten aus Kategorie 2.

Sinnvollerweise beginne ich also im nächsten Abschnitt mit einigen mathematischen Betrachtungen, baue darauf das Grundsystem auf und komme abschließend zu den Experimenten zur Umweltreaktion, die mit der Methode der „inversen Modellierung“ ausgewertet werden. Diesem Teil ist ein eigenes Kapitel, Kap. 4, gewidmet. In Anhang A.2 sind alle Parameter tabellarisch nach Teilsystemen aufgeführt. Dort findet sich auch ihre Werte im Modell mit einer kurzen Begründung oder einem Verweis auf die Textstelle, in der genauer darauf eingegangen wird.

3.3 Mathematische Eigenschaften des Modells

Ich habe das Modell aus der Vorstellung über die regelnden Prozesse dynamisch konstruiert. Das entstandene System von Differentialgleichungen läßt sich aber nur schwer zur Beurteilung des Modellverhaltens heranziehen. Mit einigen Näherungen können wir eine Lösung der Gleichungen für das dynamische Gleichgewicht berechnen. Im Gleichgewicht sind die zeitlichen Änderungen der Zustandsgrößen Null. Dem allgemeinen Gebrauch folgend bezeichne ich diesen Zustand abkürzend mit „Steady-State“.

Mit der Steady-State-Version des Modells ist es erheblich leichter, das Modellverhalten zu diskutieren und ein funktionierendes Grundsystem zu konstruieren. Im Anschluß läßt sich auch die Parameterisierung der Umweltreaktion mit dem Steady-State-Modell viel schneller als mit dem dynamischen Modell erledigen. Denn die Parameter müssen ausgehend von halbwegs vernünftigen Schätzwerten durch Versuch und Irrtum gesetzt werden, damit die Steady-State-Meßdaten aus unseren Experimenten von dem Modell nachgebildet werden. Zum Schluß werde ich mit einem Monte-Carlo-Experiment demonstrieren, daß das Steady-State-Modell trotz seiner Näherungen als Ersatz des dynamischen Modells benutzt werden kann, wobei es beträchtliche Rechenzeitvorteile bringt.

Zuerst wird für das Teilsystem Ionenhaushalt die Steady-State-Lösung erarbeitet. Wir werden die Konzentrationen c_g und c_s als Funktion von k_o/k_c und dem Volumenverhältnis τ erhalten. Im Teilsystem Energiehaushalt tritt die unbekannte Blattemperatur nichtlinear als T_l^4 und $e_s(T_l)$ auf. Um die Gleichungen lösen zu können, werden wir den Einfluß der Blattemperatur jeweils linearisieren und können die Blattemperatur durch die Lufttemperatur

ersetzen. Diese Näherungen sind vor allem in der Meteorologie gebräuchlich und finden z. B. für die wichtige Penman-Monteith-Gleichung (z. B. Monteith und Unsworth, 1990) Verwendung.

Es bleibt das Teilsystem Wasserhaushalt. Aus den Differentialgleichungen erhalten wir den Zusammenhang zwischen den Wasserpotentialen und den Transpirationsströmen. Würden wir die Drücke P_g und P_s kennen, so ließe sich die Leitfähigkeit berechnen. Aber P_g und P_s hängen über die Wasserpotentiale mit J_e zusammen, und die Transpiration kennen wir erst, wenn wir die Leitfähigkeit schon haben. Wir müssen daher mehrere Gleichungen gleichzeitig lösen, um schließlich die Leitfähigkeit zu erhalten, die alle Bedingungen erfüllt.

3.3.1 Steady-State-Gleichungen für den Ionenhaushalt

Welchen Einfluß haben k_o und k_c auf das Ergebnis der Ionenregulation? Dazu betrachten wir im folgenden nicht die Dynamik des Ionentransports, sondern nur den Gleichgewichtszustand, der sich einstellt. Wichtige Näherung: *Volumenänderungen werden vernachlässigt.*

Im Steady-State gilt $F_o = F_c$. Die zugehörigen Ionenkonzentrationen c_s und c_g lassen sich berechnen, wenn man die Erhaltung der Ionenzahl n_t ausnutzt, um c_g durch c_s auszudrücken. Es ist

$$n_t = n_g + n_s \quad \text{bzw.} \quad c_g = c_{max} - c_s \cdot V_s/V_g = c_{max} - \tau c_s \quad (3.29)$$

wobei c_{max} die maximale Konzentration in den Schließzellen sei (n_t/V_g). Das Volumenverhältnis V_s/V_g bezeichnen wir mit τ .

Mit Gleichung (3.29) erhält man aus der Steady-State-Bedingung

$$k_o \frac{c_s}{c_s + K_{m,o}} = k_c (c_{max} - \tau c_s - c_s) \quad (3.30)$$

eine quadratische Gleichung für c_s ,

$$(1 + \tau)c_s^2 + [k_o/k_c - c_{max} + K_{m,o}(1 + \tau)]c_s - K_{m,o}c_{max} = 0 \quad (3.31)$$

Entscheidend für das Steady-State-Ergebnis ist also allein das Verhältnis k_o/k_c . Die absoluten Werte bestimmen lediglich die Geschwindigkeit der Ionendynamik und müssen so gewählt werden, daß typische Reaktionszeiten von 30–60 min erreicht werden.

Von den beiden Lösungen kommt nur die größere in Frage, die kleinere liegt im negativen Bereich der Hyperbel (Abb. 3.7, links).

$$c_s = \frac{-[k_o/k_c - c_{max} + K_{m,o}(1 + \tau)] + \sqrt{[\cdot\cdot]^2 + 4(1 + \tau)K_{m,o}c_{max}}}{2(1 + \tau)} \quad (3.32)$$

Die Lösung stellt eine schiefwinklige Hyperbel dar (Abb. 3.7, rechts), die zunächst linear mit dem Verhältnis k_o/k_c abnimmt und sich dann asymptotisch an die Abszisse anschmiegt. c_g verläuft spiegelbildlich zu c_s , aber um den Faktor τ skaliert.

Der Arbeitspunkt des Regelfaktors k_o/k_c muß folglich im linearen fallenden bis leicht gekrümmten Bereich von c_s liegen, um wirksame Konzentrationsänderungen zu erreichen. Wie kann man das genauer fassen? Im Grenzfall $K_{m,o} \rightarrow 0$ geht Gleichung (3.32) in einen linearen Ausdruck in k_o/k_c über (gepunktete Linie in Abb. 3.7, rechts):

$$\lim_{K_{m,o} \rightarrow 0} c_s = \begin{cases} (c_{max} - k_o/k_c)/(1 + \tau) & \text{falls } c_{max} > k_o/k_c \\ 0 & \text{sonst} \end{cases} \quad (3.33)$$

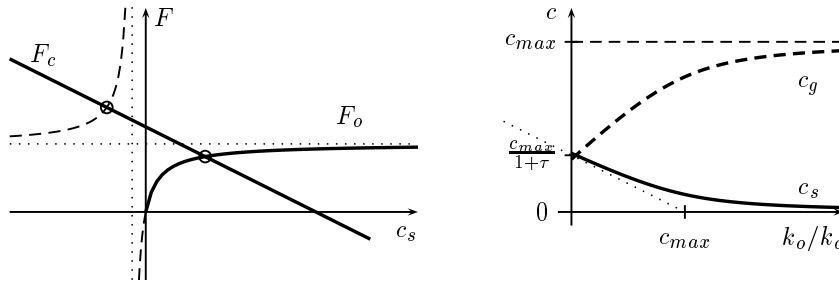


Abbildung 3.7: Steady-State-Verhalten des Teilsystems Ionenhaushalt abhängig von den Koeffizienten k_o und k_c . Links: die Flüsse F_c (fallende Gerade) und F_o (Hyperbel) in Abhängigkeit von c_s . Es gibt prinzipiell zwei Schnittpunkte; hier wird deutlich, daß nur die Lösung $c_s > 0$ interessiert. – Rechts: Die Konzentrationen c_g und c_s als Funktion des Verhältnisses k_o/k_c . Der Grenzfall $K_{m,o} \rightarrow 0$ ist als gepunktete Strecke eingezeichnet. Diskussion dazu siehe Text. τ ist zur Verdeutlichung übertrieben klein gewählt ($\tau = 2$), für höheres τ treffen sich c_g und c_s bei niedrigeren Konzentrationen.

Der Regelfaktor k_o/k_c hat die Dimension einer Konzentration und den größten Einfluß im Wertebereich von 0 bis c_{max} . Bei konstantem Schließreiz k_c reagieren die Konzentrationen linear auf den öffnenden Reiz k_o , bei konstantem k_o wirkt k_c hyperbolisch.

Was geschieht, wenn man jetzt Volumenänderungen zuläßt? Angenommen, k_o/k_c würde steigen, dann würde mit dem Anstieg der Ionenkonzentration das Wasserpotential negativer werden und sofort ein Nachströmen von Wasser bewirken; diese Volumenzunahme verdünnt die Ionen und reduziert den Konzentrationsanstieg. Der Verdünnungseffekt würde vor allem bei Volumina nahe V_0 ins Gewicht fallen. Anders ausgedrückt: man würde größere Werte von k_o/k_c brauchen, um auf osmotische Weise die gewünschte Öffnungsweite zu bekommen. Das entspricht in Abb. 3.7 einer leicht verzerrten x -Achse.

3.3.2 Die Koeffizienten k_o und k_c als Funktionen der Umweltparameter

Bestimmung von k_o . k_o beschreibt die Abhängigkeit des aktiven Pumpens von Licht, Temperatur und Bodenwassersignal. Die maximale Pumprate beruht auf der temperaturabhängigen Energielieferung aus der Respiration. Wir nehmen einen Q_{10} -Wert von 2.0 und einen Basiswert $k_{o,0}$ bei der Referenztemperatur T_0 an. Die Pumpen haben eine Mindestaktivität f_0 von 4%, die auch ohne Licht erreicht wird (sonst könnten Stomata im Dunkeln nicht öffnen), und werden über eine lichtabhängige Aktivierungsfunktion f_{PAR} (0 bis 1) hochgeregelt. Da k_o linear wirkt, aber die Lichtreaktion unter allen Umständen einen Sättigungscharakter haben soll (vgl. Abb. 2.4), muß die Aktivierungsfunktion eine Sättigungsfunktion sein. Die Lichtstärke $K_{m,PAR}$ mit halbmaximaler Aktivierungswirkung sollte im Bereich 100–300 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ sein.

Das Bodenwasser, dargestellt als Wasserpotential ψ_r im Wurzelbereich, hemmt über Abscisinsäure (ABA) die Pumpen. Das ABA-Signal hängt linear mit dem Wasserpotential zusammen, der Faktor k_ψ bestimmt die Stärke der ABA-Synthese. Zusätzliche ABA aus dem Blatt (ABA_l [$\mu\text{mol m}^{-3}$]) wird zu dem Signal addiert. Ein weiterer Faktor k_{ABA} bestimmt die Reaktion der Pumpen auf ABA, die exponentiell angesetzt wird. Dadurch entsteht ein

Begrenzungsfaktor f_{ABA} (≤ 1). Insgesamt ist

$$k_o = k_{o,0} \cdot 2^{(T_l - T_0)/10} \cdot \frac{f_{PAR} + f_0}{1 + f_0} \cdot f_{ABA} \quad (3.34)$$

mit der Lichtaktivierung

$$f_{PAR} = PAR / (PAR + K_{m,PAR}) \quad (3.35)$$

und dem Begrenzungsfaktor

$$f_{ABA} = \exp(-k_{ABA} (-k_\psi \psi_r + ABA_l)) \quad (3.36)$$

Man beachte, daß das Wurzelwasserpotential ψ_r stets negativ ist. k_{ABA} wird als artunabhängige Konstante behandelt, da wir annehmen, daß die H^+ -ATPasen verschiedener Arten gleich auf ABA reagieren. Dagegen können die Dichte der Pumpen und der Leckstellen in der Membran können durchaus artspezifisch sein. Aus (Tardieu et al., 1996) läßt sich k_ψ für *Helianthus annuus* zu $-200 \mu\text{mol m}^{-3} \text{MPa}^{-1}$ bestimmen, und k_{ABA} wird mit $0.0063 \text{ m}^3 \mu\text{mol}^{-1}$ angegeben (Bildunterschrift von Fig. 2). Dieser Wert paßt zu Daten von tropischen Arten, *Acacia confusa* und *Litsea glutinosa* (Liang et al., 1996, Fig. 11), die zwischen 0.005 und 0.01 liegen.

Bestimmung von k_c . k_c stellt eine Leck-Konduktanz dar. Ich gehe davon aus, die Wirkung von ABA zunächst ausreichend durch die Hemmung der Pumpen beschrieben zu haben, und lasse weitere Effekte auf den Ionenefflux weg. Dann beruht der einzige direkte Schließmechanismus auf C_i . Hohes C_i muß aber nicht zum kompletten Schließen führen (Abb. 2.4). Also darf k_c nicht beliebig groß werden. Wir wählen wieder eine Sättigungsfunktion mit der Anfangssteigung k_c^{max} . Sie ist aber auch nicht beliebig klein; ihr Mindestwert ist k_c^0 .

$$k_c = k_c^0 + k_c^{max} \frac{C_i}{C_i/K_{m,C_i} + 1} \quad (3.37)$$

Der Vorfaktor k_c^{max} bestimmt die Reaktionsintensität auf C_i . Der K_{m,C_i} -Wert begrenzt den Reaktionsbereich nach unten.

3.3.3 Steady-State-Gleichungen für den Energiehaushalt

Im Steady-State verschwindet die Temperaturänderung in Gl. (3.25). Die Energiebilanz lautet $\lambda E + C = R_n$. Wir teilen die Strahlungsbilanz R_n laut Gl. (3.26) in den absorbierten Anteil R_{in} und die Emission auf, $R_n = R_{in} - 2 e_{IR} \sigma T_l^4$, wobei

$$R_{in} = 2 a_{IR} S_{IR} + a_{PAR} S_{PAR} \quad (3.38)$$

Wir setzen C aus Gl. (3.28) ein und erhalten

$$c_p(T_l - T_a)/r_H + 2 e_{IR} \sigma T_l^4 = R_{in} - \lambda E \quad (3.39)$$

Um die Blatterperatur zu bestimmen, gehen wir davon aus, daß sie nicht allzu verschieden von der Lufttemperatur sei, und wenden eine lineare Näherung für den Sättigungsdampfdruck und die Abstrahlung des Blattes an:

$$e_s(T_l) \approx e_s(T_a) + \left. \frac{\partial e_s}{\partial T} \right|_{T_a} (T_l - T_a) \quad (3.40)$$

und

$$\sigma T_l^4 \approx \sigma T_a^4 + 4 \sigma T_a^3 (T_l - T_a) \quad (3.41)$$

Damit läßt sich die Übertemperatur $T_l - T_a$ aus der Energiebilanz (3.39) bestimmen zu

$$T_l - T_a = \frac{R_{in}^* - \lambda E}{8 e_{IR} \sigma T_a^3 + c_p / r_H} \quad (3.42)$$

mit der Abkürzung

$$R_{in}^* = R_{in} - 2 a_{IR} \sigma T_a^4 \quad (3.43)$$

für die Einstrahlung relativ zur Abstrahlung bei Lufttemperatur. Das Dampfdruckdefizit D wird mit dieser Näherung für die Übertemperatur zu

$$\begin{aligned} D &= \frac{e_s(T_l) - e}{p_{air}} = \frac{e_s(T_a) - e + e'_s(T_a) \cdot (T_l - T_a)}{p_{air}} \\ &= \frac{e_s(T_a) - e}{p_{air}} + \frac{e'_s(T_a)}{p_{air}} \cdot \frac{R_{in}^* - \lambda E}{8 e_{IR} \sigma T_a^3 + c_p / r_H} \end{aligned}$$

das wir in von E abhängige und unabhängige Ausdrücke aufteilen:

$$\begin{aligned} &= \frac{e_s(T_a) - e}{p_{air}} + \frac{e'_s(T_a)}{p_{air}} \cdot \frac{R_{in}^*}{8 e_{IR} \sigma T_a^3 + c_p / r_H} - \frac{e'_s(T_a)}{p_{air}} \cdot \frac{\lambda E}{8 e_{IR} \sigma T_a^3 + c_p / r_H} \\ &= D^* - \lambda^* E \end{aligned} \quad (3.44)$$

Die Abkürzungen D^* und λ^* sind dabei definiert als

$$D^* = \frac{e_s(T_a) - e}{p_{air}} + \frac{e'_s(T_a)}{p_{air}} \cdot \frac{R_{in}^*}{8 e_{IR} \sigma T_a^3 + c_p / r_H} \quad (3.45)$$

und

$$\lambda^* = \frac{e'_s(T_a)}{p_{air}} \cdot \frac{\lambda}{8 e_{IR} \sigma T_a^3 + c_p / r_H} \quad (3.46)$$

Mit diesen Abkürzungen erhält man für die Transpiration $E = g_w D$ die Gleichung

$$E = g_w D^* / (1 + \lambda^* g_w) \quad (3.47)$$

Diese Gleichung beschreibt den Zusammenhang von g_w und E unter Berücksichtigung der Blatterperatur. Wir fassen D^* als effektives Dampfdruckdefizit auf, das linear von der absorbierten Strahlung relativ zur Umgebungstemperatur, R_{in}^* , abhängt. λ ist nur von Lufttemperatur und Grenzschichtwiderstand abhängig. Seine Bedeutung wird klar, wenn man die Leitfähigkeit g_w in ihre Anteile g_{st} und g_{bl} aufschlüsselt:

$$\begin{aligned} E &= D^* \frac{g_w}{1 + \lambda^* g_w} = D^* \frac{g_{st} / (1 + r_{bl} g_{st})}{1 + \lambda^* g_{st} / (1 + r_{bl} g_{st})} \\ &= D^* \frac{g_{st}}{1 + (r_{bl} + \lambda^*) g_{st}} = D^* \frac{g_{st}}{1 + r_{bl}^* g_{st}} \\ &= D^* g_w^* \end{aligned} \quad (3.48)$$

Man erhält formal eine effektive Blattleitfähigkeit g_w^* aus der Stomataleitfähigkeit g_{st} und einem effektiven Grenzschichtwiderstand $r_{bl}^* = r_{bl} + \lambda^*$,

$$g_w^* = \frac{g_{st}}{1 + r_{bl}^* g_{st}} \quad (3.49)$$

Wie verhält sich g_w^* bei $r_{bl} \rightarrow 0$? Wegen $r_{bl} = 0.93r_H$ verschwindet der Zusatzterm λ^* ebenfalls, es bleibt richtigerweise nur g_{st} übrig.

Die Blattemperatur bestimmt auch den Sensor-Transpirationsstrom E_p . Wir vernachlässigen aber die Rückwirkung dieses kleinen zusätzlichen Abtransports latenter Wärme auf die Blattemperatur. Dann ist

$$\begin{aligned} E_p &= Dg_{pw} = (D^* - \lambda^* E)g_{pw} = (D^* - \lambda^* g_w^* D^*)g_{pw} \\ &= (1 - \lambda^* g_w^*) D^* g_{pw} \end{aligned} \quad (3.50)$$

also durch die Transpirationskühlung näherungsweise linear mit g_w^* fallend.

Zusammenfassend: der Zusammenhang zwischen Transpiration E und Blattleitfähigkeit g_w wird durch die Berücksichtigung der Energiebilanz zwar verändert, bleibt aber formal gleich. An die Stelle des Dampfdruckdefizits D tritt der Term D^* , die Leitfähigkeit wird ersetzt durch die effektive Leitfähigkeit g_w^* , so daß gilt:

mit Energiebilanz:

ohne Energiebilanz ($T_l = T_a$):

$$E = D^* g_w^* = D^* \frac{g_{st}}{1 + r_{bl}^* g_{st}} \quad E = Dg_w = D \frac{g_{st}}{1 + r_{bl} g_{st}} \quad (3.51)$$

3.3.4 Steady-State-Gleichungen für den Wasserhaushalt

Statt umständlich die Differentialgleichungen für V_g und V_s Null zu setzen und umzuformen, lassen sich die einfachen Beziehungen zwischen Wasserpotentialen, Widerständen und Strömen auch an Abb. 3.2 ablesen. Es gilt im Steady-State

$$\psi_s = \psi_x - R_s(J_e + J_p) \quad (3.52)$$

$$\psi_e = \psi_x - R_g(J_e + J_p) \quad (3.53)$$

$$\psi_g = \psi_e - R_p J_p \quad (3.54)$$

Wir ersetzen die Ströme durch die Transpirationsflüsse nach (3.19) und führen Abkürzungen für die auftretenden Vorfaktoren ein. Dann ist

$$\psi_s = \psi_x - V_m R_s (E + E_p) / n_{st} = \psi_x - K_s E - K_s E_p \quad (3.55)$$

$$\psi_g = \psi_x - V_m R_g (E + E_p) / n_{st} - V_m R_p E_p / n_{st} = \psi_x - K_g E - K_p E_p \quad (3.56)$$

mit den Vorfaktoren $K_s = V_m R_s / n_{st}$, $K_g = V_m R_g / n_{st}$ und $K_p = V_m (R_g + R_p) / n_{st}$.

Um zur Leitfähigkeit zu gelangen, müssen wir die Drücke bestimmen. Das geschieht mit der Wasserpotentialgleichung (3.16) und den Gleichungen für die osmotischen Drücke (3.17). Wir erhalten

$$\begin{aligned} p_s &= \pi_s + \pi_s^i + \psi_s = RTc_s + \pi_s^i + \psi_x - K_s E - K_s E_p \\ &= RTc_s + \pi_s^i + \psi_x - K_s D^* g_w^* - K_s D^* g_{pw} (1 - \lambda^* g_w^*) \\ &= \underbrace{RTc_s + \pi_s^i + \psi_x - K_s D^* g_{pw}}_{p_s^{abs}} - \underbrace{K_s D^* (1 - g_{pw} \lambda^*)}_{p_s^{in}} \cdot g_w^* \end{aligned} \quad (3.57)$$

sowie

$$\begin{aligned}
p_g &= \pi_g + \pi_g^i + \psi_g = RTc_g + \pi_g^i + \psi_x - K_g E - K_p E_p \\
&= RTc_g + \pi_g^i + \psi_x - K_g D^* g_w^* - K_p D^* g_{pw} (1 - \lambda^* g_w^*) \\
&= \underbrace{RTc_g + \pi_g^i + \psi_x - K_p D^* g_{pw}}_{p_g^{abs}} - \underbrace{(K_g - K_p g_{pw} \lambda^*) D^*}_{p_g^{lin}} \cdot g_w^* \quad (3.58)
\end{aligned}$$

Die rechten Seiten dieser Gleichungen zerfallen in je einen linearen Term in g_w^* und einen absoluten Term, die durch die Klammerung markiert sind.

3.3.5 Näherungen für die simultane Lösung der Gleichungen

Die einfache Form der Gleichungen (3.57) und (3.58) täuscht darüber hinweg, daß auch auf der rechten Seite p_g und p_s in den absoluten Termen versteckt sind. Das kommt durch die Beziehung zwischen Druck und Volumen zustande, denn c_g , c_s , π_g^i und π_s^i hängen vom Kehrwert des Volumens ab (3.22), (3.18).

Die Gleichungen (3.57) und (3.58), in denen die Drücke abhängig von der Leitfähigkeit sind, müssen simultan mit Gl. (3.7) gelöst werden, die die Leitfähigkeit als Funktion der Druckdifferenz beschreibt. Die Volumenabhängigkeit verhindert die analytische Lösung.

Nachdem ich mit verschiedenen anderen Näherungen nicht weitergekommen bin, führe ich an dieser Stelle die Näherung ein, daß sowohl V_s als auch V_g in den Gleichungen (3.57) und (3.58) ersetzt werden durch V_s^0 und V_g^0 .

Mit anderen Worten: ich vernachlässige (a) den Verdünnungseffekt bei den immobilen osmotischen Substanzen und (b) den Verdünnungseffekt bei den Ionen im Teilsystem Ionenhaushalt, welches normalerweise auf eine Konzentrationsänderung bei Volumenzunahme reagieren würde.⁴⁾

Die Gründe dieser Näherung erläutere ich genauer in der Diskussion (Abschnitt 6.4.3). Ihre Auswirkungen zeigen sich im direkten Vergleich zwischen dem Steady-State-Näherungsmodell und dem dynamischen Modell, der den Abschluß dieses Kapitels bildet (Abschnitt 3.4.6).

Abschließend möchte ich aber festhalten: *Die simultane analytische Lösung der Gleichungen für die Leitfähigkeit ist nur mit dieser Näherung möglich.*

3.3.6 Fallunterscheidungen für die gewichtete Druckdifferenz

Aufgrund der gerade besprochenen Näherung werden wir die Gleichungen (3.57) und (3.58) mit von p_g und p_s unabhängigen Werten c_g , c_s , π_g^i und π_s^i verwenden. Sie beschreiben, daß beide Drücke linear mit beiden Transpirationsströmen abnehmen, allerdings mit unterschiedlicher Stärke (K_s , K_g , K_p). Wesentlich ist die Separation in Anteile, die von der Leitfähigkeit g_w^* unabhängig bzw. linear abhängig sind. Man muß beachten, daß die hydrostatischen Drücke nicht negativ werden können, daher schreiben wir genauer

$$p_g = \max(0, p_g^{abs} - p_g^{lin} \cdot g_w^*) \quad \text{und} \quad p_s = \max(0, p_s^{abs} - p_s^{lin} \cdot g_w^*) \quad (3.59)$$

⁴⁾Konkret würde ein öffnender Reiz zuerst c_g erhöhen, worauf Wasser nachströmen würde und mit steigendem V_g den Konzentrationsanstieg dämpfen würde. Es wäre ein stärkerer Reiz nötig, und den zuerst anvisierten Wert von c_g zu erhalten. Diese Näherung führt also dazu, daß die Reizwirkung nichtlinear verzerrt wird, und zwar wird das System empfindlicher, je größer der öffnende Reiz ist.

Für die gewichtete Differenz ist also eine Fallunterscheidung erforderlich,

$$\Delta p = p_g - \alpha p_s = \begin{cases} p_g^{abs} - \alpha p_s^{abs} - (p_g^{lin} - \alpha p_s^{lin}) \cdot g_w^* & \text{falls } p_g > 0 \text{ und } p_s > 0, \\ p_g^{abs} - p_g^{lin} \cdot g_w^* & \text{falls } p_g > 0 \text{ und } p_s = 0, \\ -\alpha p_s^{abs} + \alpha p_s^{lin} \cdot g_w^* & \text{falls } p_g = 0 \text{ und } p_s > 0, \\ 0 & \text{falls } p_g = 0 \text{ und } p_s = 0. \end{cases} \quad (3.60)$$

Doch wie sollen wir entscheiden, welcher Fall in Frage kommt, wenn wir die Leitfähigkeit g_w^* noch nicht kennen, und die vier Komponenten p_g^{abs} , p_s^{abs} , p_g^{lin} und p_s^{lin} zunächst in beliebigen Vorzeichenkombinationen auftauchen können? Zum Beispiel ist p_g^{abs} sicher gewöhnlich positiv, könnte aber durch die peristomatäre Transpiration negativ werden, wenn c_g niedrig ist. Die Komponente p_g^{lin} sollte ebenfalls positiv sein, denn wir erwarten, daß der Druck p_g bei gegebenem effektiven Gradienten D^* mit steigender Leitfähigkeit (und damit Transpiration) immer weiter abnimmt. Sie könnte aber rein rechnerisch auch negativ werden. Die Ursache wäre eine große peristomatäre Leitfähigkeit.

Diesen Fall müssen wir aber ohnehin ausschließen. Die peristomatäre Leitfähigkeit kann nie größer als die gemessene Leitfähigkeit bei geschlossenen Stomata sein. Wenn also p_g^{lin} und p_s^{lin} als positiv gelten dürfen, ist es leicht, den richtigen Fall zu treffen. Die Leitfähigkeit ist jedenfalls dann Null, wenn $p_g^{abs} \leq 0$. Ist p_g^{abs} positiv, so wird die Leitfähigkeit sicher Null, wenn $p_g^{abs} - \alpha p_s^{abs} \leq 0$ und gleichzeitig $p_g^{lin} - \alpha p_s^{lin} \leq -1/f$ ist. Weitere Ausschlußkriterien betreffen die Diskriminanten der noch zu berechnenden quadratischen Gleichungen für die simultane Lösung (s. u.), die nicht negativ werden dürfen. In unsicheren Fällen findet man die richtige Lösung, indem man die ersten beiden Fälle der obigen Fallunterscheidung berechnet und das Minimum nimmt.

In jedem Fall können wir auch die gewichtete Differenz in absolute und lineare Anteile aufteilen. An dieser Stelle schreiben wir explizit die Stomataleitfähigkeit g_{st} hin, die wir im Anschluß berechnen wollen:

$$\Delta p = \Delta p^{abs} - \Delta p^{lin} g_w^* = \Delta p^{abs} - \Delta p^{lin} \frac{g_{st}}{1 + r_{bl}^* g_{st}} \quad (3.61)$$

mit von Fall zu Fall verschiedenen Komponenten Δp^{abs} und Δp^{lin} . Wir werden – vor allem zu Kontrollzwecken – den Einfluß der Grenzschicht wahlweise vernachlässigen, wodurch Gleichung (3.61) linear wird.

3.3.7 Simultane Lösung zur Berechnung der Stomataleitfähigkeit

Im vorigen Abschnitt haben wir mit Gleichung (3.61) den hydraulischen Einfluß der Stomataleitfähigkeit g_{st} auf die gewichtete Druckdifferenz gefunden. Der mechanische Einfluß der Druckdifferenz auf die Leitfähigkeit wurde in den drei Varianten (3.7a–c) beschrieben. Nun suchen wir die Leitfähigkeit g_{st} , die beide Gleichungen befriedigt. Graphisch gesehen handelt es sich darum, den Schnittpunkt der beiden Kurven zu finden (Abb. 3.8).

Ich hatte schon dargelegt, daß Variante (c) am flexibelsten ist. Dennoch werde ich Lösungen für alle Varianten mit und ohne Berücksichtigung der Blattgrenzschicht angegeben. Damit haben wir die Möglichkeit, die Ergebnisse miteinander zu vergleichen und mit Hilfe der relativ einfachen, gut nachvollziehbaren Lösungen die komplizierteren Berechnungen auf Richtigkeit zu prüfen. Wir werden uns vom einfachsten Fall (a, ohne Grenzschicht) zu den aufwendigen Fällen hinarbeiten. Die Auswahl der jeweils richtigen Lösung wird in Abb. 3.9 begründet.

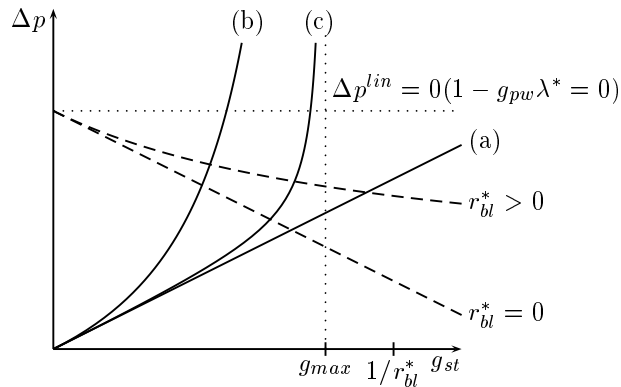


Abbildung 3.8: Simultane Lösung der mechanischen und hydraulischen Beziehungen zwischen Druckdifferenz und Leitfähigkeit. Für die drei Varianten der mechanischen Beziehung (durchgezogene Linie), nämlich linear (a), einfache Sättigung (b), weiches Minimum (c) wurde jeweils die gleiche Anfangssteigung verwendet; (b) und (c) benutzen den gleichen Maximalwert. Die hydraulische Beziehung wird mit und ohne Berücksichtigung des Grenzschichtwiderstandes gezeigt (gestrichelt). Die Schnittpunkte entsprechen den Lösungen. Der Grenzfall $\Delta p^{lin} = 0$ (gepunktet; horizontal) bedeutet, daß aufgrund der Größe von g_{pw} gerade keine hydraulische Reaktion auf die Gesamttranspiration mehr erfolgt. Noch größere peristomatäre Leitfähigkeit würde eine umgekehrte hydraulische Reaktion auslösen.

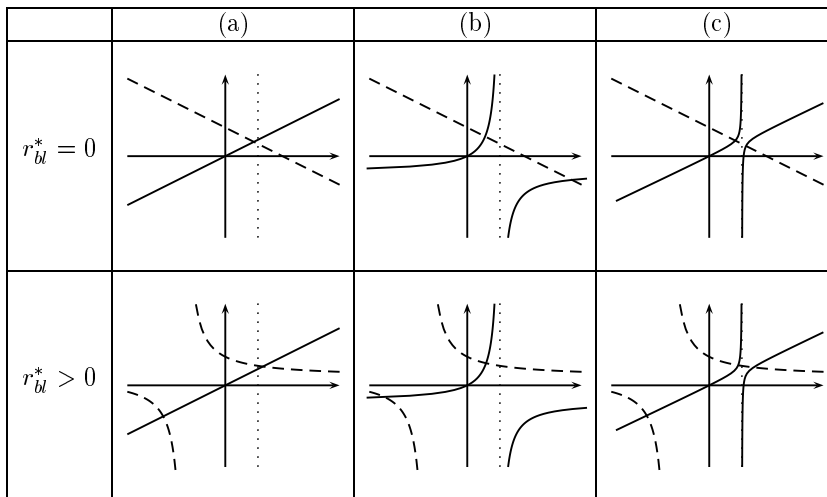


Abbildung 3.9: Auswahl der richtigen Lösung für die mechanischen und hydraulischen Beziehungen zwischen Druckdifferenz und Leitfähigkeit. Hier ist $\Delta p^{lin} > 0$ vorausgesetzt (aber das ist nicht zwingend so, vgl. Abschnitt 6.4.3).

Ohne Berücksichtigung des Grenzschichtwiderstandes (obere Reihe) erhält man für (a) einen eindeutigen Schnittpunkt, für (b) und (c) jeweils eine quadratische Gleichung, bei der immer die kleinere Lösung für g_{st} zählt, da der andere Hyperbel-Ast oberhalb (rechts) von g_{max} liegt. Berücksichtigt man die Grenzschicht (untere Reihe), führen die Varianten (a) und (b) zu quadratischen Gleichungen, bei der die Lösung mit der höheren Leitfähigkeit (bzw. mit positiver Druckdifferenz) gilt. Variante (c) führt zu einer kubischen Gleichung mit normalerweise drei Lösungen, von denen die Lösung mit der kleineren Leitfähigkeit bei positiver Druckdifferenz die richtige ist.

Wird die Grenzschicht berücksichtigt, verwende ich Gl. (3.61), wird sie vernachlässigt, setze ich darin $r_{bl}^* = 0$ und erhalte

$$\Delta p = \Delta p^{abs} - \Delta p^{lin} g_{st} \quad (3.62)$$

Quadratische Gleichungen gebe ich in der allgemeinen Form $a x^2 + b x + c = 0$ an und nenne das passende Vorzeichen der Wurzel in der Lösungsformel $x = (-b \pm \sqrt{b^2 - 4ac}) / (2a)$.

Variante (a): lineare Druck-Konduktanz-Beziehung

Ohne Grenzschicht. Ausgehend von (3.7a) erhält man

$$\begin{aligned} g_{st} &= f \Delta p = f \cdot (\Delta p^{abs} - \Delta p^{lin} g_{st}) \\ &= f \Delta p^{abs} / (1 + f \Delta p^{lin}) \end{aligned} \quad (3.63)$$

Mit Grenzschicht. Wir setzen zunächst Δp aus (3.61) in (3.7a) ein:

$$g_{st} = f \left(\Delta p^{abs} - \Delta p^{lin} g_{st} / (1 + r_{bl}^* g_{st}) \right) \quad (3.64)$$

Nach Ausklammern, Multiplizieren mit dem Nenner und Sortieren der Terme erhalten wir g_{st} als positive Wurzel der quadratischen Gleichung

$$r_{bl}^* g_{st}^2 + \left(1 + f \Delta p^{lin} - r_{bl}^* f \Delta p^{abs} \right) g_{st} - f \Delta p^{abs} = 0 \quad (3.65)$$

Variante (b): einfache Sättigung

Um die Brüche loszuwerden, formen wir (3.7b) um zu

$$g_{st}(K_{m,p} + \Delta p) - g_{max} \Delta p = 0 \quad (3.66)$$

Nun setzt man entweder (3.62) oder (3.61) ein. Ich gebe nur die resultierende quadratische Gleichung an.

Ohne Grenzschicht. Die richtige Lösung erhält man mit der negativen Wurzel von

$$\Delta p^{lin} g_{st}^2 - (K_{m,p} + \Delta p^{abs} + g_{max} \Delta p^{lin}) g_{st} + g_{max} \Delta p^{abs} = 0 \quad (3.67)$$

Mit Grenzschicht. Die richtige Lösung erhält man mit der positiven Wurzel von

$$[(K_{m,p} + \Delta p^{abs}) r_{bl}^* - \Delta p^{lin}] g_{st}^2 + [(K_{m,p} + \Delta p^{abs}) - (\Delta p^{abs} r_{bl}^* - \Delta p^{lin}) g_{max}] g_{st} - \Delta p^{abs} g_{max} = 0 \quad (3.68)$$

Variante (c): weiches Minimum

Es ist günstig, Gl. (3.7c) in der quadratischen Form zu verwenden,

$$g_{st}^2 - g_{st}(f \cdot \Delta p + g_{max}) + \theta f \cdot \Delta p g_{max} = 0 \quad (3.69)$$

Ohne Grenzschrift. Ohne Grenzschrift erhält man wieder eine quadratische Gleichung, bei der die negative Wurzel zur richtigen Lösung führt:

$$(1 + f\Delta p^{lin})g_{st}^2 - g_{st}(f\Delta p^{abs} + g_{max} + \theta f\Delta p^{lin}g_{max}) + \theta f\Delta p^{abs}g_{max} = 0 \quad (3.70)$$

Mit Grenzschrift. Wir setzen (3.61) in (3.69) ein

$$g_{st}^2 - g_{st}(f \cdot (\Delta p^{abs} + g_{max} - \Delta p^{lin}g_{st}/(1 + r_{bl}^*g_{st}))) + \theta f \cdot (\Delta p^{abs} - \Delta p^{lin}g_{st}/(1 + r_{bl}^*g_{st}))g_{max} = 0 \quad (3.71)$$

und erhalten die kubische Gleichung (Anhang E)

$$r_{bl}^*g_{st}^3 + g_{st}^2[1 + f\Delta p^{lin} - f(\Delta p^{abs} + g_{max})r_{bl}^*] + g_{st}[\theta f\Delta p^{abs}r_{bl}^*g_{max} - f(\Delta p^{abs} + g_{max}) - \theta f\Delta p^{lin}g_{max}] + \theta f\Delta p^{abs}g_{max} = 0 \quad (3.72)$$

3.4 Konstruktion eines funktionierenden Systems

Mit der erarbeiteten Steady-State-Lösung wird nun das Grundsystem schrittweise parametrisiert. Ich will die Werte der einzelnen Parameter nicht kommentarlos auflisten, sondern möchte die Schritte nachvollziehbar beschreiben. Die folgenden Abschnitte enthalten daher die mir erforderlich scheinenden Erklärungen als Vorgriff auf das Kapitel 6.

3.4.1 Geometrische und mechanische Parameter

Wir legen zuerst die Größe des betrachteten Systems fest. Als typisches Schließzellenvolumen setzen wir $V_g^0 = 10^3 \mu\text{m}^3$. Es soll sich um 100% vergrößern lassen, d. h. $\nu_{max}^g = 1$. Der anfängliche Widerstand gegen die Expansion sei $\epsilon_g = 2 \text{ MPa}$ – ein relativ geringer Wert im Vergleich zu gewöhnlichen Pflanzenzellen, damit sich die Schließzellen leicht vergrößern lassen.

Für die Nebenzellen muß das am Ionenaustausch beteiligte effektive Volumen zugrundegelegt werden. Wir rechnen Nachbarn zweiter bis dritter Ordnung hinzu. Als effektives Volumen zur Ionenspeicherung nehmen wir das neunfache Schließzellenvolumen an, $\tau = V_s^0/V_g^0 = 9$ (was Überschlagsrechnungen mit dem Term $1 + \tau$ vereinfacht). Hier lassen wir keine große Expansion zu ($\nu_{max}^s = 0.1$) und setzen gleichzeitig den Widerstand hoch ($\epsilon_s = 10 \text{ MPa}$).

Der mechanische Vorteil der Nebenzellen wird erst in Abschnitt 3.4.3 definiert, da dazu Eigenschaften der Wasserhaushaltes bekannt sein müssen.

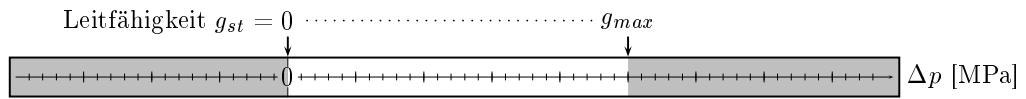
Damit sind unter anderem die Grundlagen für das zeitliche Verhalten des Systems gelegt. Zum Beispiel sind die hydraulischen Widerstände von Zelloberflächen relativ gut bekannt (Anhang C), so daß sich die Relaxationszeiten des Wasserhaushalts mit den Volumina und Elastizitätsmoduln bereits bestimmen lassen. Das System stellt sich auf vom Xylem ausgehende hydraulische Störungen innerhalb von Sekunden ein.⁵⁾

⁵⁾Diese einigermaßen realistische Zeitspanne ist leider für die numerische Integration der dynamischen Gleichungen nicht allzu glücklich, da der Zeitschritt entsprechend kurz gewählt werden muß. Man kann sich aber dadurch behelfen, daß diese Zeitskala viel kürzer ist als die des Ionenhaushaltes, und entsprechende Näherungen finden.

3.4.2 Zusammenspiel von Wasser- und Ionenhaushalt

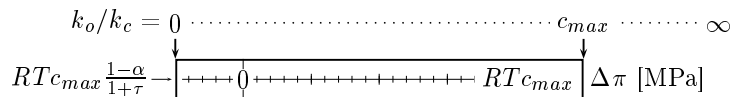
Wasser- und Ionenhaushalt sind die wesentlichen Komponenten für die Reaktion auf die Umweltparameter. Der Energiehaushalt hat nur einen leicht modulierenden Charakter; das erkennt man auch daran, daß die Berücksichtigung der Energiebilanz die Gleichung (2.6) formal unverändert läßt (3.5.1) und nur den effektiven Gradienten bei einem Überschuß eingestrahelter Energie steigert.

Ionenhaushalt und Wasserhaushalt müssen nun in ein gutes Kräfteverhältnis gebracht werden. Die beiden Beiträge gehen additiv in die gewichtete Druckdifferenz Δp ein, die die Stomataleitfähigkeit eindeutig bestimmt. Der Zusammenhang ist für kleinere Leitfähigkeiten annähernd linear und geht erst spät und relativ abrupt in die Sättigung bei maximaler Leitfähigkeit über. Wir stellen das anhand einer Skala dar:



Der weiße Bereich in Δp entspricht dem wirksamen Regelbereich für die Leitfähigkeit. Ist Δp niedriger, bleiben die Stomata geschlossen; ist Δp höher, sind die Stomata maximal geöffnet. In dieser Darstellung ist $b_0 = 0$ (d. h. die Stomata sind nicht schon leicht geöffnet, wenn kein Druck anliegt) und $\theta = 1$ (in Variante (c) der Beziehung zwischen Leitfähigkeit und Druckdifferenz (3.7); die Sättigung g_{max} wird also abrupt erreicht).

Als nächstes stellen wir das Regelpotential des Ionenhaushaltes anhand einer Skala der gewichteten Differenz der osmotischen Drücke $\Delta \pi = \pi_g - \alpha \pi_s$ dar. Der Ionentransport kann im Extremfall entweder einen vollständigen Ausgleich schaffen (bei $k_o/k_c = 0$), dann ist $c_g = c_s$ und $\Delta \pi_{min} = RT c_{max}(1-\alpha)/(1+\tau)$ (negativ wegen $\alpha > 1$), oder alle Ionen in die Schließzellen befördern (bei $k_o/k_c \gg c_{max}$), dann ist $\Delta \pi_{max} = RT c_{max}$.



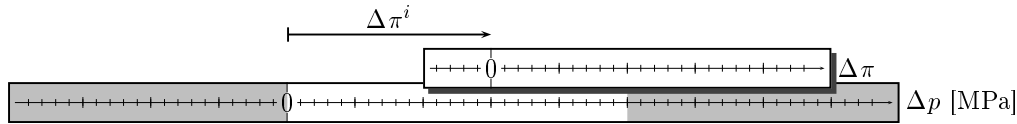
Die Länge des Streifens, d. h. die erzielbare osmotische Druckdifferenz, wird vor allem von c_{max} bestimmt,

$$\Delta \pi_{max} - \Delta \pi_{min} = RT c_{max} \frac{\alpha + \tau}{1 + \tau}. \quad (3.73)$$

Man hat maximale K^+ -Konzentrationen von 800 bis 1000 mM gemessen (entsprechend 2 bis 2.5 MPa). Hinzu kommt der Beitrag der Anionen und in noch unbekanntem Maße Zucker (wie ich in Kap. 2 berichtet habe). Darum wähle ich als maximale Konzentration 2000 mM (entsprechend 5 MPa) und setze gleichzeitig den zum Öffnen ausreichenden Druck auf 2 MPa (vgl. Abb. 3.5). – Das entspricht einem Wert für den Parameter f_p von 2.5, und der Wert von f kann aus g_{max} und dem maximalen osmotischen Druck berechnet werden. – Auf diese Weise hat der Ionenhaushalt eine recht starke Regelwirkung und kann den oberen und unteren Anschlag gut erreichen.

Die osmotische Wirkung der immobilien Substanzen liefert einen weiteren Beitrag von $\Delta \pi^i = \pi_g^i - \alpha \pi_s^i$. Dadurch wird die Druckdifferenz verschoben. $\Delta \pi^i$ darf nicht zu groß sein,

sonst kann der Ionenregelmechanismus die Stomata nicht mehr völlig schließen, wenn die hydraulischen, transpirationsabhängigen Mechanismen über $\Delta\psi$ nicht unterstützend wirken. Hier ein Beispiel, wie die Verhältnisse *nicht* sein sollten (der Regelbereich ist als verschiebbarer Streifen dargestellt; die Verschiebung $\Delta\pi^i$ gilt zwischen den Nullpunkten):

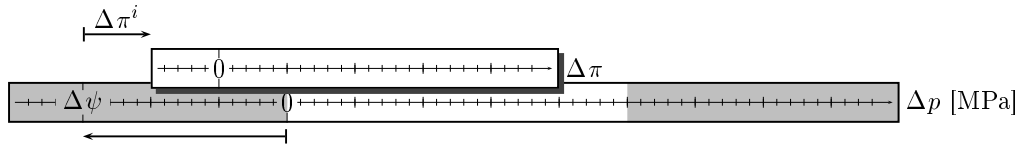


Selbst wenn im Ionenhaushalt alle Zeichen auf Schließen stehen ($k_o/k_c \approx 0$, z. B. wegen eines starken ABA-Signals vom trockenen Boden, das die Pumpen abschaltet), kann die Leitfähigkeit in diesem Beispiel nicht unter 40 % von g_{max} gesenkt werden. Der permanente Druckunterschied $\Delta\pi^i$ muß unbedingt niedriger gewählt werden, damit das Kräftegleichgewicht wieder stimmt. Die obere Grenze liefert das Kriterium

$$\pi_g^i - \alpha\pi_s^i \leq |\Delta\pi_{min}| = RTc_{max} \frac{\alpha - 1}{1 + \tau} \quad (3.74)$$

Zusätzlich gelten Kriterien für die Einzelbeiträge π_g^i und π_s^i , auf die weiter unten eingegangen wird.

Nun zu der hydraulischen Komponente: die Transpiration senkt die Wasserpotentiale ab. Deren gewichtete Differenz $\Delta\psi$ stellt den passiven Mechanismus zum Schließen der Stomata dar, indem sie die gesamte Druckdifferenz gemäß $\Delta p = \Delta\pi + \Delta\psi$ beeinflusst. Für eine Schließwirkung muß $\Delta\psi$ natürlich negativ sein. Im Diagramm bedeutet das eine Verschiebung nach links. Wir stellen den Fall einer Absenkung dar, die die Leitfähigkeit selbst unter optimalen Bedingungen im Ionenhaushalt auf 80 % von g_{max} beschränkt. Dabei ist für $\Delta\pi^i$ der gerade noch zulässige Grenzwert nach (3.74) gewählt.



In diesem Abschnitt sind wir davon ausgegangen, stets die Beziehung $\Delta p = \Delta\pi + \Delta\psi$ benutzen zu können. Das ist nicht immer richtig, weil weder p_g noch p_s negativ werden dürfen. Eine Absenkung des Wasserpotentials kann sich nur so lange auswirken, wie der Druck in der Zelle noch positiv ist. Die Nebenzellen haben schon bei leicht geöffneten Stomata einen deutlich niedrigeren Druck als die Schließzellen und sind bei einer Absenkung eher bei $p = 0$ gelangt. Unter normalen physiologischen Bedingungen (einer Absenkung im Bereich von 1 MPa) bleiben sie aber noch turgeszent. Daraus ergibt sich dieser Wert als Mindestwert für π_s^i ; ich setze im Modell $\pi_s^i = 1.25$ MPa. Nach (3.74) folgt mit $\alpha \approx 2$ und $\tau = 9$, daß π_g^i nicht größer als 3 MPa sein darf. Ich setze $\pi_g^i = 2.5$ MPa, was dem Ionenhaushalt gerade ausreichend Kraft zum völligen Schließen verleiht und die Schließzellen möglichst lange turgeszent läßt.

3.4.3 Luftfeuchtereaktion und mechanischer Vorteil

Die jetzige Modellformulierung enthält zwei getrennte passive Mechanismen für die Reaktion auf die Luftfeuchte, nämlich die unterschiedliche Absenkung von ψ_g und ψ_s aufgrund der

Gesamttranspiration E und die zusätzliche Absenkung von ψ_g durch peristomatäre Transpiration. Genügt nicht vielleicht einer der beiden Mechanismen?

In unseren Experimenten haben wir mehrfach eine deutliche Reduktion der Transpiration bei niedriger Luftfeuchte beobachtet (ein Beispiel ist in Abb. 3.10 gezeigt). In Abschnitt 2.3.6 hatte ich bereits geschildert, daß diese Reduktion nicht durch eine passive Rückkopplung über die Transpiration erklärt werden kann. Darum mußte der in der Fachwelt kontrovers diskutierte Mechanismus der peristomatären Transpiration für das Modell postuliert werden.

Die Gesamttranspiration wirkt nach (3.57) und (3.58) proportional zur Differenz $K_g - \alpha K_s$ bzw. $R_g - \alpha R_s$, wenn wir voraussetzen, daß Schließ- und Nebenzellen turgeszent sind (3.60, Fall 1). Damit die Stomata durch die Transpiration schließen können, muß das Potential der Schließzellen stärker sinken als das um ihren mechanischen Vorteil α verstärkte wirksame Potential der Nebenzellen: $|\Delta\psi_g| > \alpha|\Delta\psi_s|$.

Betrachtet man das Ersatzschaltbild in Abb. 3.2a, ist zwar klar, daß ψ_g in der Tat stärker sinkt als ψ_s , denn ψ_g liegt weiter stromabwärts und erfährt einen entsprechend größeren Spannungsabfall. Die konkrete Berechnung von R_g und R_s in Anhang C liefert aber $R_g/R_s \approx 1.82$, also ein Wert, der etwa die gleiche Größe hat wie Literaturwerte für α .

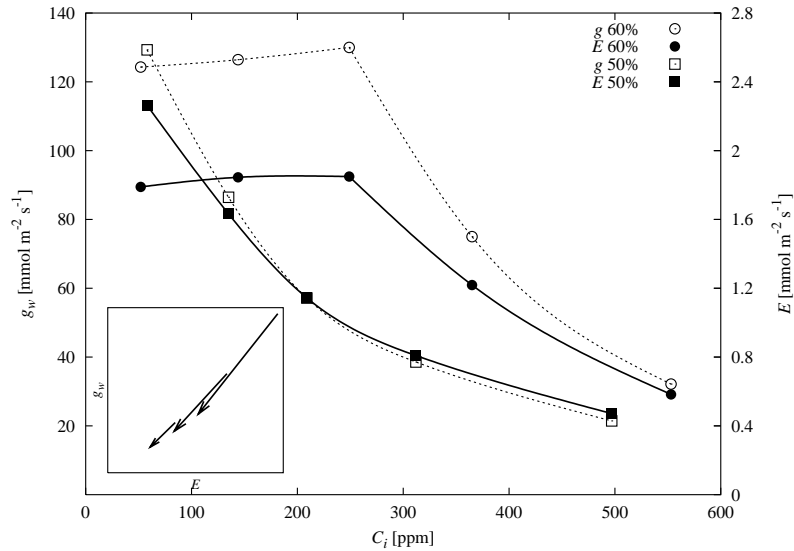


Abbildung 3.10: Reduktion der Transpiration bei trockener Luft. Messungen für Leitfähigkeit g (offene Symbole) und Transpiration E (gefüllte Symbole) an einem Blatt von *Q. ilex* (Meßreihe p136).

Meßbedingungen: Küvettentemperatur 20°C , $T_l = 23^\circ\text{C}$, $PAR = 1500 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Kreise: mittags, um 60% r. F. Quadrate: nachmittags, bis 50% r. F. Meßfolge: steigende C_i -Werte (Punkte durch Splines verbunden). Die Stomata sind in der feuchteren Luft für $C_i < 250$ ppm noch maximal geöffnet (\odot) und schließen bei höherem C_i . In der trockeneren Luft wird die maximale Leitfähigkeit nur bei sehr niedrigem C_i erreicht (\square) und führt hier (aufgrund des größeren Gradienten für Wasserdampf) zu höherer Transpiration als in der feuchteren Luft. Mit steigendem C_i schließen die Stomata so sehr, daß die Transpiration in trockener Luft (\blacksquare) trotz größerem Gradienten kleiner als in feuchter Luft ist (\bullet).

Diese Reduktion ist in dem kleinen Phasendiagramm durch Pfeile dargestellt. Die Achseneinteilung entspricht den jeweiligen Ordinaten des großen Diagramms. Für drei C_i -Werte sind dort die Veränderungen von E und g von der feuchten zur trockenen Luft hin gezeigt. Die Richtung der Änderung auf den Nullpunkt zu entspricht Phase 3 der schematischen Darstellung der Feuchtereaktion in Abb. 2.5.

Nun darf α im Modell nicht größer als R_g/R_s gewählt werden. Sonst würde mit zunehmender Transpiration folgendes passieren: die Drücke p_g und p_s fallen. Aber solange sie größer als Null sind, steigt Δp und damit die Leitfähigkeit, weil $R_g - \alpha R_s$ negativ ist. Erreicht p_s die Nullmarke (früher als p_g , weil die Schließzellen einen höheren potentiellen osmotischen Druck haben), so besteht Δp nur noch aus p_g und fällt jetzt mit der Transpiration ab.

Mit steigender Transpiration (aufgrund trockener werdender Außenluft) müßten wir also zwei Reaktionsphasen erwarten: eine erste, in der die Leitfähigkeit steigt, und eine zweite, bei der die Leitfähigkeit sinkt. Auf diesen Umstand hat bereits Cowan (1977) hingewiesen. Man beobachtet aber keine Steigphase. Aber man findet oft eine Plateauphase, also eine Schwelle, unterhalb der die Leitfähigkeit nicht merklich auf die Transpiration reagiert. Das würde dem Fall $\alpha = R_g/R_s$ entsprechen.

Es erscheint mir am sinnvollsten, die Wahl $\alpha = R_g/R_s \approx 1.82$ zu treffen und damit die Absenkung durch die Gesamttranspiration vom Stomataverhalten zu entkoppeln. Unter normalen Bedingungen bleibt die peristomatäre Transpiration als einziger wirksamer Mechanismus übrig. Nur unter extremer Transpiration würde die Absenkung soweit gehen, daß $p_s = 0$ wird und eine starke Schließreaktion einsetzt.

3.4.4 Grund-Parameterisierung

Um das funktionierende Grundsystem fertigzustellen, will ich einen kommentierten Satz generischer Parameter angeben, die von der Größenordnung her vernünftig sind und einen Ausgangspunkt für die konkrete artabhängige Parameterisierung aus Meßdaten darstellen. Die Einheit amol (atto-mol) bezeichnet 10^{-18} mol. $1 \text{ amol } \mu\text{m}^{-3} = 1 \text{ mol m}^{-3}$.

Maximale Leitfähigkeit _____ $g_{max} = 0.218$ _____ $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
 Globaler Mittelwert für Bäume (Körner, 1995) (ungeachtet einer klimazonalen Abhängigkeit).

Maximale Pumprate _____ $k_o^0 = 3000$ _____ amol s^{-1}
 Anstieg der Leckkonduktanz _____ $k_c^{max} = 10^{-2}$ _____ $\text{amol } \mu\text{m}^{-3} \text{ ppm}^{-1}$

Die Regelung des Ionenhaushaltes ist für $k_o/k_c = c_{max}$ gut justiert. Für gute Bedingungen ($T_0, C_i = 200$ ppm, viel Licht) sollten die Stomata ganz offen sein. Also: maximale Pumprate $k_o^0 = 3c_{max}k_c$. Mit $c_{max} = 2000 \text{ amol } \mu\text{m}^{-3}$ und einem typischen Leckstrom $k_c = k_c^{max}C_i$ erhalten wir $k_o^0 = 600000 k_c^{max}$. Ein Lauf des dynamischen Modells zeigt, daß die Einstellzeiten des Ionenhaushaltes in der richtigen Spanne von ca. 20 min liegen, wenn man $k_o^0 = 3000 \text{ amol s}^{-1}$ wählt. Damit ist auch k_c^{max} festgelegt.

Bodenwasserempfindlichkeit _____ $k_\psi = 170$ _____ $\mu\text{mol m}^{-3} \text{ MPa}$
 Für *Quercus suber* wurde eine mittlere Reduktion der Leitfähigkeit auf 20 % bei einem Bodenwasserpotential von -1.5 MPa gefunden. Zusammen mit dem schon festgelegten ABA-Produktionskoeffizienten $k_{ABA} = 0.0063 \text{ m}^3 \mu\text{mol}^{-1}$ wird $k_\psi = \ln 0.2 / (-1.5k_{ABA})$.

Anpassungstemperatur _____ $T_0 = 20$ _____ $^\circ\text{C}$
 Eine typische Temperatur für unsere Breiten.

Peristomatäre Leitfähigkeit _____ $g_p = 0.003$ _____ $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
 Die peristomatäre Leitfähigkeit g_p muß groß genug für die gesamte Luftfeuchteaktion sein. Sie darf aber nicht größer als die minimalen gemessenen Blattleitfähigkeiten sein: typischerweise 5–10 $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; 2 bei *Eucalyptus* sp., 0.5 bei Kaktéen (Körner, 1995).

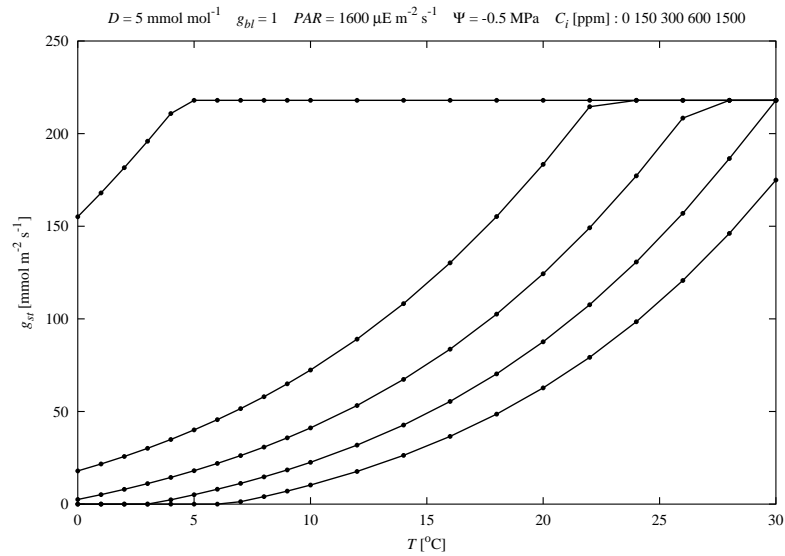


Abbildung 3.11: Übersicht über das Modellverhalten mit dem Grund-Parametersatz. Gezeigt ist die Leitfähigkeit g_{st} als Funktion von T_a . Die Kurven entsprechen verschiedenen C_i -Werten. Wenn ein Parameter nicht variiert wird, beträgt sein Wert: $PAR = 1600 \text{ } \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; $D = 5 \text{ mmol mol}^{-1}$; $\psi_r = -0.5 \text{ MPa}$; $T = 25 \text{ }^\circ\text{C}$; $g_{bl} = 1 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Die Leitfähigkeit steigt im Modell mit der Temperatur an, vor allem weil die Ionenpumpen immer stärker arbeiten. Das sonst mit der Temperatur zunehmende Dampfdruckdefizit ist hier konstant gehalten und kann die Leitfähigkeit nicht reduzieren.

CO₂-Empfindlichkeit _____ $K_{m,C_i} = 300$ _____ ppm
Die CO₂-Reaktion ist auf heutige Bedingungen abgestimmt.

Lichtempfindlichkeit _____ $K_{m,PAR} = 300$ _____ $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
Lichtblätter können hohe Lichtstärken noch gut nutzen.

Stomatadichte _____ $n_{st} = 100$ _____ mm^{-2}
Ein eher niedriger Wert (wird in der Sensitivitätsanalyse auf S. 75 begründet).

Restliche Leckkonduktanz _____ $k_c^0 = 0.4$ _____ $\text{amol } \mu\text{m}^{-3}$
Wird passend zur CO₂-Empfindlichkeit gewählt. Sie liefert bei $C_i = 300 \text{ ppm}$ einen Beitrag von etwa 20% zur gesamten Leckkonduktanz. Wäre sie wesentlich kleiner, würde das Verhalten bei sehr niedrigem C_i extremes Öffnen bedeuten.

Alle hier genannten Parameter bis auf die restliche Leckkonduktanz werden bei der art-spezifischen Parameterisierung variiert. – Mit diesen Parametern verhält sich das Modell qualitativ schon befriedigend (vgl. Abb. 3.11 bis 3.13).

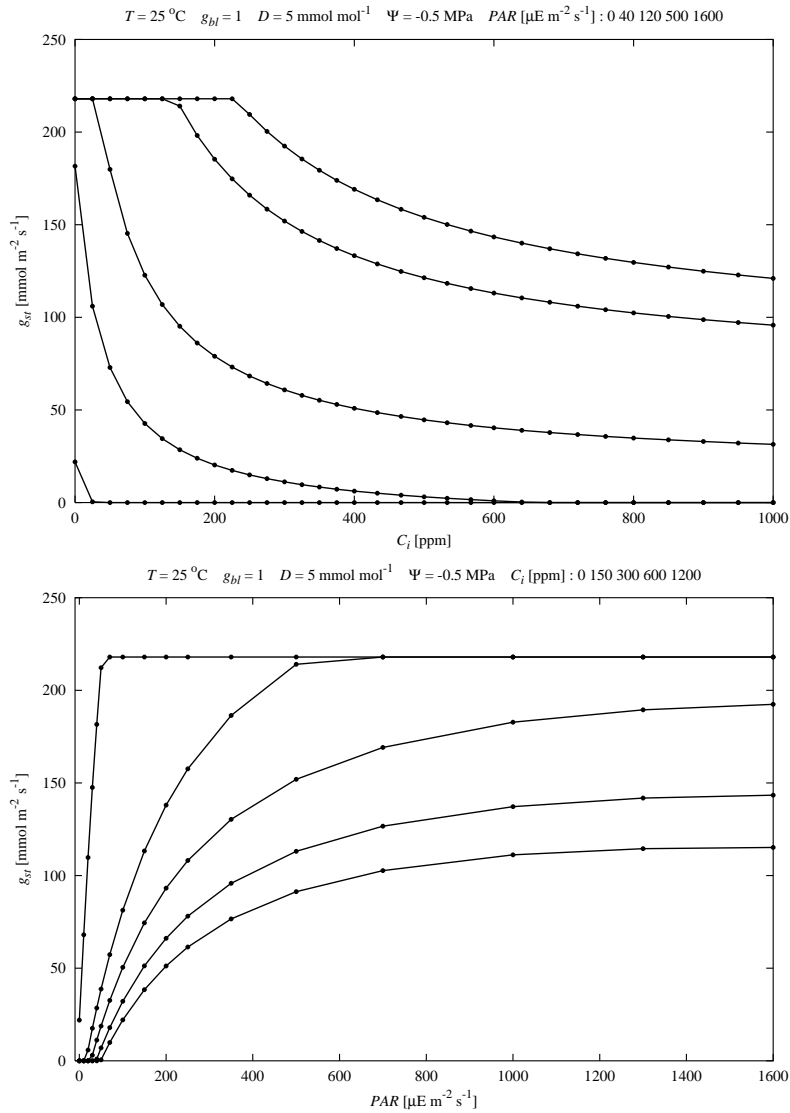


Abbildung 3.12: Übersicht über das Modellverhalten mit dem Grund-Parametersatz. Gezeigt ist die Leitfähigkeit g_{st} als Funktion von C_i (oben) und PAR (unten). Die Kurven entsprechen verschiedenen Lichtstärken (oben) bzw. C_i -Werten (unten). Die nicht variierten Parameter sind: $D = 5 \text{ mmol mol}^{-1}$; $\psi_r = -0.5 \text{ MPa}$; $T = 25^\circ\text{C}$, $g_{bl} = 1 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Die Reaktion auf C_i ist stark lichtabhängig. Die maximale Leitfähigkeit wird erreicht, wenn genug Licht und nicht zuviel C_i angeboten wird. Im Dunkeln sind die Stomata (außer bei C_i nahe 0) geschlossen.

Die Lichtreaktion ist die bekannte Sättigungsfunktion. Bei hohen C_i -Werten wird aber nur ein Bruchteil der maximalen Leitfähigkeit erreicht. Bei C_i nahe 0 führt der kleine Leckstrom zu raschem Öffnen.

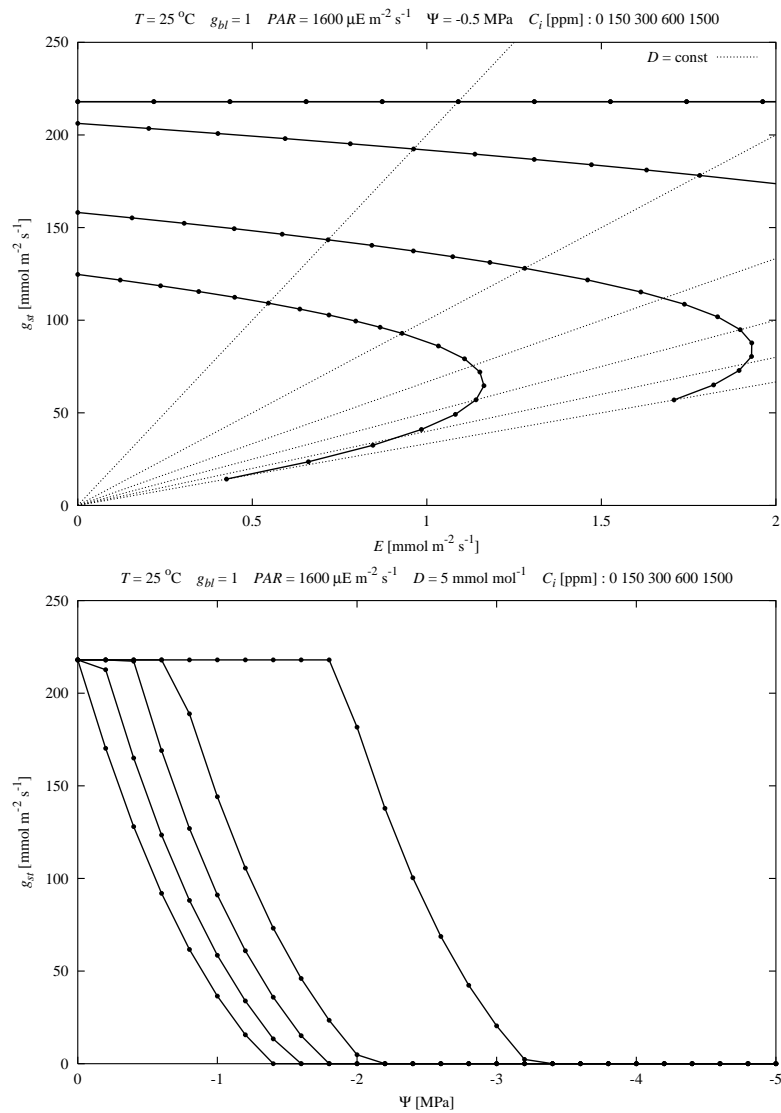


Abbildung 3.13: Übersicht über das Modellverhalten mit dem Grund-Parametersatz. Gezeigt ist die Leitfähigkeit g_{st} als Funktion von D (oben, als Phasendiagramm $g_{st}-E$ mit gepunkteten Linien für $D = 5, 10, 15, 20, 25, 30$ mmol mol⁻¹) und ψ_r (unten). Die Kurven entsprechen verschiedenen C_i -Werten. Wenn ein Parameter nicht variiert wird, beträgt sein Wert: $PAR = 1600 \mu E m^{-2} s^{-1}$; $D = 5$ mmol mol⁻¹; $\psi_r = -0.5$ MPa; $T = 25$ °C, $g_{bl} = 1$ mol m⁻² s⁻¹.

Die Reaktion auf trockenere Luft bei vollem Licht ist in dieser Parameterisierung stark genug, um bei höheren C_i -Werten die Transpiration zu drosseln (unterer zurückgebogener Kurventeil).

Bodenwassermangel lässt die Stomata auch unter ansonsten sehr guten Bedingungen rasch schließen. Die Schwelle liegt für $C_i = 300$ ppm bei etwa -1.8 MPa. Bei trockenerem Boden bleiben die Stomata zu.

3.4.5 Sensitivitätsanalyse

Der Grund-Parametersatz dient als Ausgangsbasis für die artabhängige Parameterisierung, die im nächsten Kapitel durchgeführt wird. Die dort eingesetzte Methode der „inversen Modellierung“ bedeutet im wesentlichen, daß gezielte Änderungen an jeweils einem Parameter vorgenommen werden, um mit Versuch und Irrtum die Intensität der einzelnen Umweltreaktionen optimal einzustellen. Die einzelnen Schritte sind in Abschnitt 4.3 genauer beschrieben.

Weil aber beträchtliche Wechselwirkungen zwischen den Parametern auftreten, die das gezielte Verstärken oder Abschwächen der Reaktion auf einzelne Umweltfaktoren erschweren, ist es hilfreich, die Empfindlichkeit des Modells auf die einzelnen Parameter vorab zu analysieren. Im folgenden wird jeder der Parameter entweder halbiert oder verdoppelt und die Reaktion des Modells dargestellt.

Maximale Leitfähigkeit g_{max} : Eine Halbierung skaliert das gesamte Ergebnis, bringt aber ansonsten keine wesentliche Reaktionsänderung. g_{max} ist unabhängig wählbar.

Maximale Pumprate k_o^0 : Eine Halbierung verschiebt das Gleichgewicht der Ionenregelung zu wesentlich niedrigeren Konzentrationsdifferenzen (d. h. nach links in Abb. 3.7, rechter Teil). Die Leitfähigkeit sinkt daher. Die C_i -Reaktion der Stomata bei konstantem D und verschiedenen Lichtstärken wird steiler, da sie jetzt im steileren Teil der Ionenregelung operiert, die D -Reaktion bei konstantem Licht und verschiedenen C_i -Werten wird flacher, weil bei der reduzierten Leitfähigkeit weniger transpiriert wird (Abb. 3.14, oben).

Anstieg der Leckkonduktanz k_c^{max} : Eine Verdopplung wirkt erwartungsgemäß ähnlich wie die Halbierung von k_o^0 , denn es kommt für den Steady-State im Ionenhaushalt nur auf das Verhältnis k_o/k_c an. Allerdings macht sich hier der minimale Leckstrom k_c^0 als Offset bemerkbar, so daß die Verdopplung von k_c^{max} nicht ganz in einer Verdopplung von k_c resultiert. Während also im Steady-State wenig Unterschied beider Varianten besteht, zeigt das dynamische Modell eine halbierte Relaxationszeit aufgrund des schnelleren Ionentransports.

Bodenwasserempfindlichkeit k_ψ : Eine Verdopplung wirkt qualitativ ähnlich wie die Halbierung von k_o^0 . Das war auch wieder zu erwarten, weil der Faktor f_{ABA} in Gl. (3.34) genauso multiplikativ wirkt wie k_o^0 selber. Durch die Exponentialfunktion entsteht natürlich nicht der Faktor 2 auf die Pumprate.

Basistemperatur T_0 : Es gilt das für k_ψ gesagte. Diese Referenztemperatur wirkt über den Q_{10} -Wert auf die Pumprate. Sie wird allerdings auch in der Kopplung mit einem Photosynthese- und Respirationmodell verwendet. Darum behalte ich den (ansonsten überflüssig erscheinenden) Parameter bei.

Peristomatäre Leitfähigkeit g_p : Eine Verdopplung verstärkt die Luftfeuchtereaktion massiv. Die Stomata schließen jetzt selbst bei ansonsten guten Bedingungen, wenn die Luft nur trocken genug ist (Abb. 3.14, unten). Der Wert von $g_p = 0.006 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ist gerade noch niedrig genug für eine minimale Restleitfähigkeit bei geschlossenen Stomata.

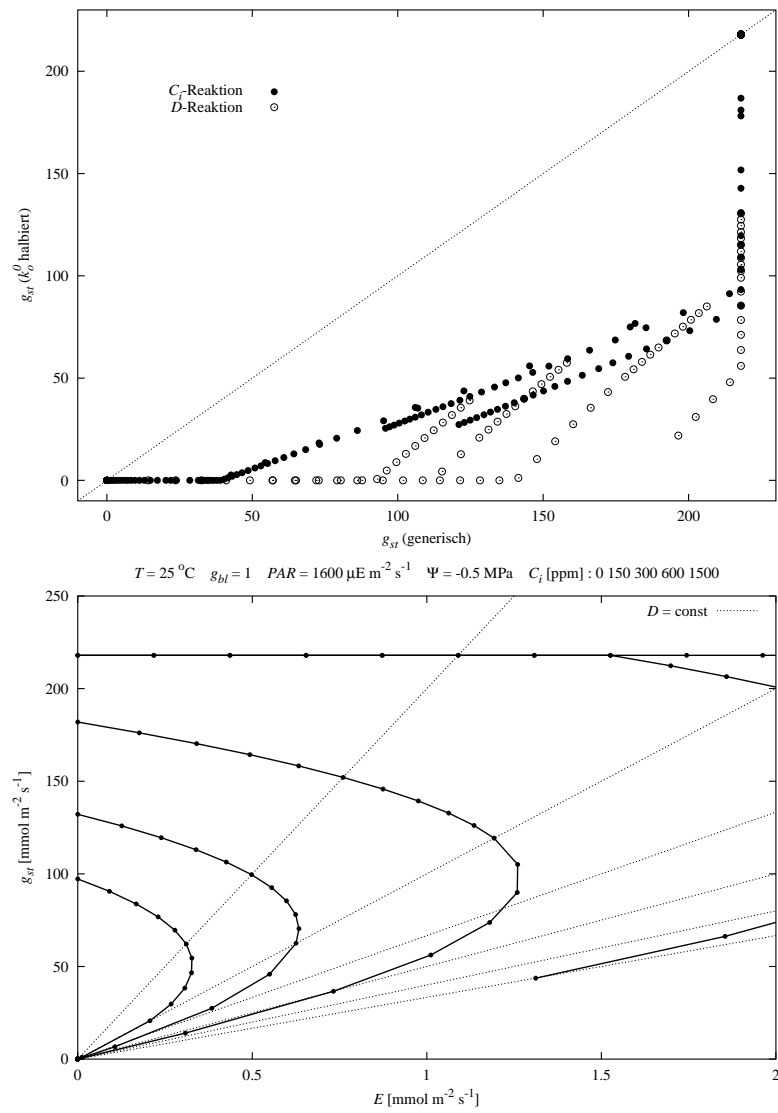


Abbildung 3.14: Oben: Modellverhalten nach Halbierung der Pumprate k_o^0 im Vergleich zum Grund-Parametersatz. Die Leitfähigkeit g_{st} nimmt stark ab. Die Reaktion auf C_i wird steiler (d. h. die gleichen C_i -Reihen ändern g_{st} nur noch um 75 Einheiten, wo zuvor eine Spanne von 50–220 überstrichen wurde), die Luftfeuchtereaktion wird flacher.

Unten: Modellverhalten nach Verdoppelung der peristomatären Leitfähigkeit g_p . Die Luftfeuchtereaktion wird erheblich stärker (im Vergleich zu Abb. 3.13 oben auf S. 72) und kann die Stomata auch unter sonst guten Bedingungen jetzt schließen (Im Phasendiagramm wird der Ursprung $g_{st} = 0, E = 0$ erreicht). Nur sehr niedriges C_i hält die Stomata nach wie vor offen.

Lichtempfindlichkeit $K_{m,PAR}$: Ein Halbierung wirkt sich auf die Lichtreaktion der Stomata aus und ermöglicht annähernd die gleiche Öffnung bei der halben Lichtstärke. Allerdings spielt die Energiebilanz da auch noch eine gewisse Rolle. Will man die Stomata nur lichtempfindlicher machen, indem dieser Parameter kleiner gewählt wird, steigt die Leitfähigkeit insgesamt (Abb. 3.15, oben). Diesen Anstieg wird man mit einer niedrigeren Pumprate kompensieren.

CO₂-Empfindlichkeit K_{m,C_i} : Ein Halbierung bedeutet, daß die Leckkonduktanz k_c bei niedrigeren Werten in die Sättigung geht. Die anfängliche Steigung k_c^{max} bleibt aber unverändert. Sobald k_c hinter den ursprünglichen Werten zurückbleibt, ist die Leitfähigkeit entsprechend erhöht. $g(C_i)$ -Kurven werden im Bereich großer C_i -Werte viel flacher. Die anfängliche Reaktion ist aber genauso steil (Abb. 3.15, unten). Will man die Stomata empfindlicher für hohe C_i -Werte machen, sinkt die Leitfähigkeit insgesamt, und man wird die Pumprate erhöhen müssen. Ein indifferentes Verhalten gegenüber C_i ist dagegen nur zu erreichen, indem der variable Anteil des Leckstroms gegenüber der Restkonduktanz k_c^0 verkleinert wird. Man muß also k_c^{max} deutlich verringern und im gleichen Verhältnis die Pumprate zurücknehmen. Das dynamische Modell wird dadurch viel langsamer reagieren, was aber durchaus zu den beobachteten Einstellungszeiten bei solchen CO₂-unempfindlichen Arten (z. B. bis zu mehreren Stunden bei *Betula tortuosa*) paßt.

Stomatadichte n_{st} : Dieser Parameter taucht im Steady-State-Modell nur an einer Stelle auf, nämlich bei der Skalierung der hydraulischen Widerstände von einem Stomatakomplex auf das Blatt (3.19) bzw. (3.55, 3.56). Da die Hydraulik so eingestellt ist, daß E keine Auswirkung hat (Abschnitt 3.4.3), bleibt nur der Einfluß auf die peristomatäre Transpiration. Eine Verdopplung von n_{st} halbiert scheinbar die Intensität der Luftfeuchtereaktion, weil sich der Volumenstrom auf doppelt so viele Zellen verteilt und damit der Abfall des Potentials pro Zelle nur noch halb so groß ist. Genauer betrachtet gilt dies aber nur bei unveränderter Größe der Stomata. Meist sind die Stomata aber kleiner, je größer ihre Dichte ist. Damit steigt auch der Widerstand (R_s, R_g, R_p) an. Das die Luftfeuchtereaktion bestimmende Verhältnis R/n_{st} ändert sich dann kaum.

Ich habe n_{st} für den Grund-Parametersatz deshalb eher niedrig gewählt. Die meistens beobachteten größeren Dichten würden eine zu große peristomatäre Leitfähigkeit erfordern. In der Tat liegen die größten Probleme dieses Modells in dem Mechanismus der Luftfeuchtereaktion, der so nicht ganz richtig sein kann. Mangels besserer Erkenntnisse in der Stomataforschung muß ich diesen Mechanismus lassen wie er ist und als einen – immerhin funktionierenden – Platzhalter für die wahren Prozesse ansehen.

3.4.6 Vergleich zwischen dem dynamischen und dem Steady-State-Modell

Bisher habe ich hauptsächlich mit dem Steady-State-Modell gearbeitet, um die Grund-Parameterisierung zu erhalten. Wie ist nach all den Näherungen denn die Übereinstimmung zwischen dem Steady-State-Modell und dem dynamischen Modell? Wie wirken sich die konstanten Volumina im Steady-State-Modell aus?

Dazu habe ich eine Vergleichsrechnung durchgeführt. Das dynamische Modell wird mit dem Runge-Kutta-Verfahren 4. Ordnung integriert. Der Zeitschritt beträgt $\Delta t = 0.1$ sec. Nach 500 bis 10000 sec erreicht das System das dynamische Gleichgewicht.

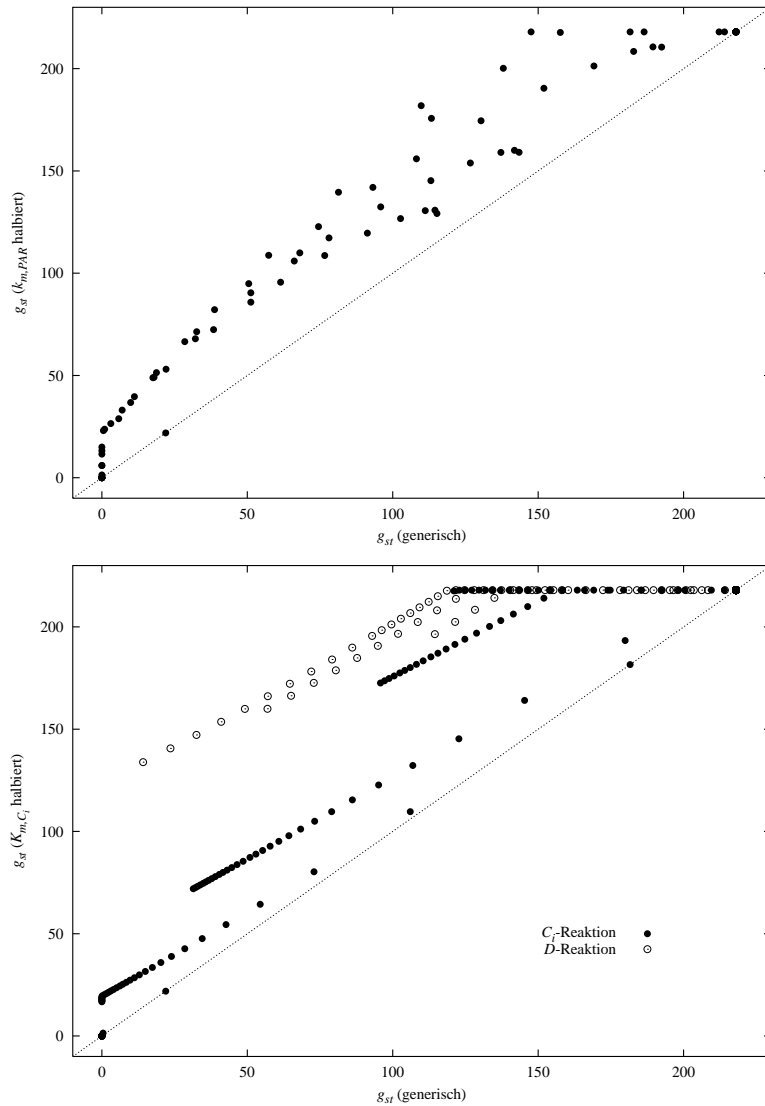


Abbildung 3.15: Oben: Modellverhalten nach Halbierung von $K_{m,PAR}$ im Vergleich zum Grund-Parametersatz. Die Leitfähigkeit g_{st} steigt insgesamt, da die gleiche Lichtmenge zu einer größeren Öffnung führt. Im Bereich hoher Lichtstärken bleiben die Leitfähigkeiten unverändert hoch. Im mittleren Lichtbereich steigt die Leitfähigkeit auf hohe Werte und verändert die Energiebilanz durch die latente Wärme. Diese beiden Aspekte sorgen für die Streuung bei hohen Leitfähigkeiten.

Unten: Modellverhalten nach Halbierung von K_{m,C_i} . Die Leitfähigkeit steigt insgesamt an. Während die Luftfeuchtereaktion gleich stark bleibt, wird die C_i -Reaktion wie beabsichtigt schwächer, allerdings nur bei höheren C_i -Werten (niedrigeren Leitfähigkeiten).

Die Initialisierung des dynamischen Systems ist nicht ganz trivial. Aus den drei Gleichungen $n_t = n_g + n_s$, $n_g = c_g V_g$ und $n_s = c_s V_s$ sieht man, daß von den sechs Unbekannten offenbar drei beliebig vorgegeben werden müssen. Man kann z. B. vorgeben:

- Konzentrationen und ein Volumen: c_g ; c_s ; V_g oder V_s
- Teilchenzahlen und ein Volumen: n_g ; n_s ; V_g oder V_s
- Volumina und eine Teilchenzahl oder Konzentration: V_g ; V_s ; c_g oder c_s oder n_g oder n_s

Ist das Ionensystem dann schon nahe am Gleichgewicht (d. h. innerhalb eines Kompartiments passen Konzentrationen und Volumina zueinander), so kommt es nicht zu extremen Wasserflüssen.

Nach einigen Versuchen habe ich die Anfangsbedingungen so gewählt, daß alle Ionen in den Schließzellen sind, weil ich dann wenigstens eine Vorstellung über die Volumina habe. Das Schließzellenvolumen ist entsprechend hoch, darf aber nicht maximal sein (sonst ist $p_g = \infty$). Das damit festgelegte Gesamtvolumen an Wasser ist willkürlich, spielt aber keine allzu große Rolle. Es ist $V_g = (V_g^0 + V_g^{max})/2$, $V_s = V_s^0$, $n_g = n_t^{eq}$, $n_s = 0$, $T_l = T_a$.

Dabei ist die äquivalente Gesamtmenge Ionen n_t^{eq} nicht der Wert des Steady-State-Modells n_t , denn dort sind die Volumina starr. Vielmehr berechne ich aus den Drücken der Steady-State-Lösung die entsprechenden Volumina laut Druck-Volumen-Kurven und setze dann $n_t^{eq} = c_g V_g + c_s V_s$.

Das Steady-State-Modell liefert erheblich höhere Leitfähigkeiten als die dynamische Version (Abb. 3.16, oben), weil die Zellen nicht nachgeben können und darum die Ionenkonzentrationen nicht verdünnen. Vor allem bei den Schließzellen ist der Verdünnungseffekt entscheidend. Man kann leicht überprüfen, daß hier der wesentliche Unterschied liegt, wenn man das dynamische Modell einmal mit $\nu_g^{max} = 1.1$ statt 2 laufen läßt.

Da sich die beiden Varianten aber nur um eine konstante Verschiebung unterscheiden, ist es möglich, sie aneinander anzugleichen. Die Verschiebung wird durch niedrigere Werte von π_s^0 , des immobilen osmotischen Drucks der Nebenzellen, kompensiert. Für den Grund-Parametersatz genügt eine Änderung um 0.5 MPa von 1.25 auf 0.75 MPa (Abb. 3.16, unten).

Wir erhalten also das erfreuliche (und zeitsparende!) Ergebnis, daß mit dieser kleinen Änderung ein mit dem Steady-State-Modell ermittelter Parametersatz auch für das dynamische Modell benutzt werden kann.

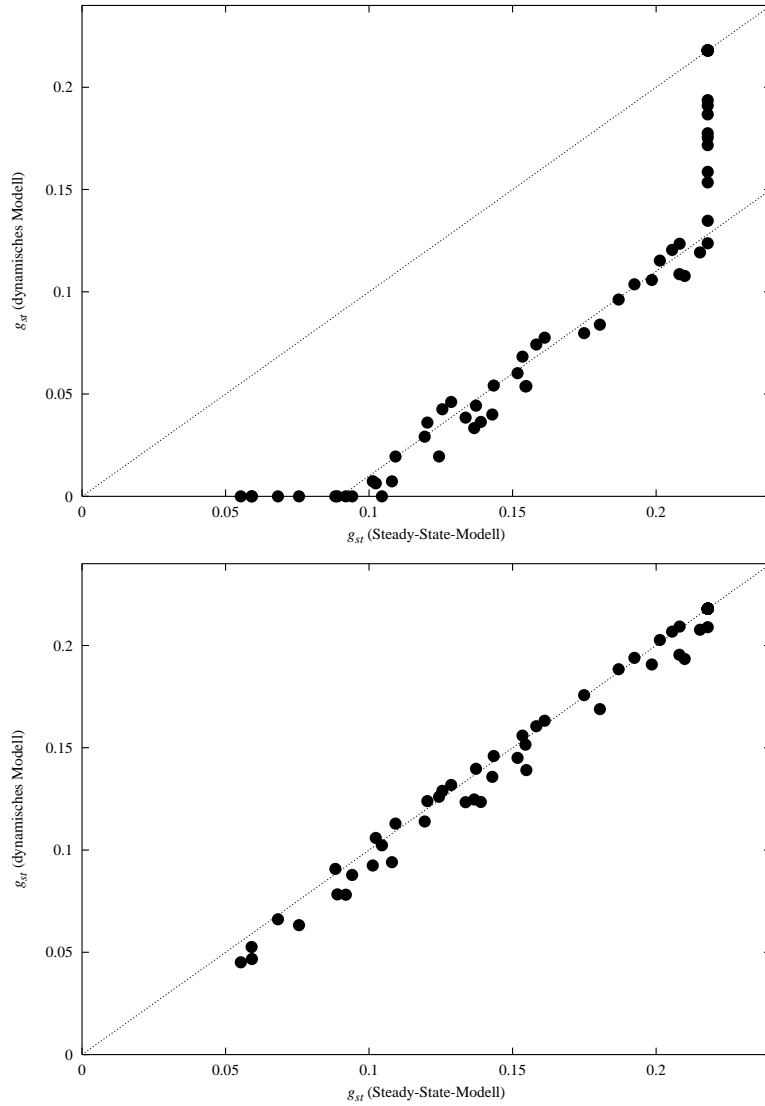


Abbildung 3.16: Vergleich zwischen dem dynamischen und dem Steady-State-Modell anhand einer Monte-Carlo-Simulation. Die Leitfähigkeit, die sich im dynamischen Modell einstellt, ist um nahezu konstant $90 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ niedriger (oben). Diese Verschiebung kann über eine andere immobile Ionenkonzentration ausgeglichen werden. In der unteren Abbildung wurde π_s^0 um 0.5 MPa verkleinert.

Kapitel 4

Material und Methoden zur Bestimmung der Modellparameter

Die Modellierung der drei Teilsysteme und ihre Synthese zum Gesamtmodell hat zu einer Unzahl von Parametern geführt, die zwar im Prinzip alle meßbar sind – da sie konkreten Strukturen oder Vorgängen im Blatt entsprechen –, aber nur mit enormem experimentellen Aufwand vollständig erfaßt werden können. Glücklicherweise reagiert das Modell unterschiedlich sensitiv auf die einzelnen Größen, und auch aufgrund der Fragestellung der Arbeit lassen sich die Parameter in wichtige und weniger wichtige aufteilen. Unter ökologischen Gesichtspunkten kommt es weniger auf eine exakt nachgebildete physiologische Maschinerie an als auf den resultierenden Stoffaustausch. So ist es weniger wichtig, ob nun viele kleine oder wenige große Stomata den Gasaustausch regeln, und ob die Öffnung schon durch niedrige Drücke und Ionenkonzentrationen oder durch höhere bewirkt wird. Hier genügt es, plausible Werte einzusetzen, die das allgemeine Funktionieren des Modells gewährleisten. In meiner Arbeit stehen die Regelfunktionen des Ionenhaushaltes abhängig von Licht, CO₂ und Bodenwasser und die hydraulische Luftfeuchtereaktion im Vordergrund, die zusammen entscheidend für den Gasaustausch sind.

Daher konnte im letzten Kapitel ein funktionierendes Grundsystem unter Verwendung von Literaturdaten und Schätzwerten aufgebaut werden. Das artabhängige Regelverhalten kommt in dem zu bestimmenden Parametersatz zum Ausdruck. Seine Werte müssen wir aus speziellen Experimenten ableiten, in denen Stomata kontrollierten Umweltbedingungen ausgesetzt werden. In diesem Kapitel beschreibe ich unsere Messungen des Gaswechsels von Blättern, und wie sie ausgewertet wurden, um die artabhängigen Modellparameter zu bestimmen.

4.1 Anforderungen an Experimente

Die Aufgabe besteht darin, die neun Parameter g_{max} , k_o^0 , k_c^{max} , k_ψ , T_0 , g_p , $K_{m,PAR}$, K_{m,C_i} und n_{st} artabhängig so festzulegen, daß das Gaswechselverhalten der Art für ökologische Belange ausreichend beschrieben wird. Diese Parameter können folgendermaßen aufgeteilt werden:

- g_{max} skaliert die Leitfähigkeit und kann aus dem Gaswechsel eines Blattes unter öffnenden Bedingungen abgelesen werden (wenig CO₂, viel Licht, Luft- und Bodenfeuchte).
- K_{m,C_i} , $K_{m,PAR}$ und g_p sind für Reaktionen auf die Umwelt des Blattes zuständig. Zur Bestimmung müssen die Faktoren CO₂, Licht und Luftfeuchte variiert werden. Die Ein-

zelprozesse sind *in vivo* nicht zugänglich, daher muß die Stomatareaktion als Ganzes aus Gaswechseldaten ermittelt werden.

- k_ψ bestimmt die Reaktion auf die Bodenfeuchte. Zur genauen Parameterisierung sind Meßdaten des wurzelnahen Bodenwasserpotentials ψ_r nötig.
- k_o^0 , k_c^{max} und T_0 sind Hilfsparameter, um die Ionendynamik auf die Umweltreize abzustimmen und um das Stomataverhalten in Bezug zu der Umgebungstemperatur zu setzen.
- n_{st} kann mikroskopisch gemessen werden.

Es gibt noch keine Methode, um das Wasserpotential ψ_r in Wurzelnähe – zudem repräsentativ für die Gesamtpflanze – zu messen. k_ψ bleibt mit Hilfe von Literaturdaten artunabhängig festgelegt (geschehen in der Grund-Parameterisierung).

Die Stomatadichte n_{st} beeinflusst rechnerisch nur die Luftfeuchtereaktion. Aufgrund des oft beobachteten Zusammenhangs mit der Größe der Stomata ist n_{st} in erster Näherung unwirksam (vgl. Abschnitt 3.4.5). Ich verzichte darum auf die experimentelle Bestimmung von n_{st} . Die anderen Parameter können damit vollständig aus Gaswechseldaten abgeleitet werden.

Der Parameter k_c^{max} muß nur dann separat angepaßt werden, wenn die Dynamik, also die Reaktionszeiten stimmen müssen. Das kann nachträglich geschehen, denn für Steady-State-Werte ist nur das Verhältnis zu k_o^0 entscheidend. Im Rahmen dieser Arbeit verzichte ich auf dynamische Aspekte. Der Wert der Grund-Parameterisierung wird für k_c^{max} beibehalten.

Für die verbleibende Parameterisierung werden nur Steady-State-Werte aus Gaswechsellmessungen benötigt.

4.1.1 Mathematische Verfahren zur Bestimmung der Parameter

Die Bestimmung der Parameter eines Modells hängt stark von der Beschaffenheit der Gleichungen ab. Im Idealfall lassen sich Bedingungen schaffen, so daß die Gleichungen nach einzelnen Koeffizienten aufgelöst und diese berechnet werden können. Das ist bei diesem Modell für die meisten Koeffizienten nicht aussichtsreich, vor allem wegen der Rückkopplung der Transpiration auf die Leitfähigkeit und wegen der mehrstufigen Verrechnung der Koeffizienten der einzelnen mikroskopischen Prozesse zu den makroskopisch beobachteten Gasaustauschwerten.

In solchen Fällen werden üblicherweise mehrdimensionale Fit-Algorithmen wie der Levenberg-Marquardt-Algorithmus eingesetzt, mit denen Modellergebnisse an experimentelle Daten angeglichen werden. Dabei nehmen die Erfolgsaussichten des Verfahrens schnell ab, je mehr Koeffizienten gleichzeitig angepaßt werden müssen. Je unabhängiger sich die Koeffizienten auswirken, desto besser lassen sie sich bestimmen. Die Sensitivitätsanalyse (Abschnitt 3.4.5) hat aber gezeigt, daß beträchtliche Wechselwirkungen zwischen den Koeffizienten bestehen. Dadurch ist das automatische Anpassen der Koeffizienten nicht mehr geeignet, artspezifische Unterschiede aufzudecken, da eine gewisse Mehrdeutigkeit entsteht.

Der Ausweg besteht in der obigen Aufteilung der Parameter. Zuerst wird der unabhängige Parameter g_{max} ermittelt. Dann sind die Umweltreaktionen anhand von ausgewählten „Referenzdaten“ einzustellen, die möglichst isolierte Prozesse zeigen: im Idealfall liegen CO₂-, Licht- und Luftfeuchtereihen unter jeweils konstanten restlichen Bedingungen vor, die nicht von einem Tagesgang der Leitfähigkeit überlagert sind. Bei den Hilfsparametern genügt es, wenn T_0 ein vernünftiger Schätzwert bleibt. Also bleibt nur die maximale Pumprate k_o^0 übrig, um das Leitfähigkeitsniveau insgesamt zu justieren.

4.1.2 Wechselwirkung zwischen Umweltfaktoren

Will man die Übereinstimmung zwischen Modell und Messung untersuchen, ist der erste Schritt – die schwächste Forderung –, daß die Reaktion auf einzelne Umweltfaktoren für ein einzelnes Blatt richtig wiedergegeben wird. Das ist erfüllt, denn im Kapitel Modellbildung wurde gezeigt, daß das Modell (zumindest für C_3 -Pflanzen) qualitativ richtig auf einzelne Umweltfaktoren reagiert, und da für jeden Umweltfaktor mindestens ein justierbarer Parameter zuständig ist, läßt sich das Modell leicht an eine solche Meßreihe angleichen.

Im nächsten Schritt wird die Wechselwirkung zwischen mehreren Umweltfaktoren betrachtet. Das Modell soll wiederum Meßdaten korrekt wiedergeben. Die Schwierigkeit liegt darin, konsistente Meßwerte zu bekommen, weil die Anzahl der erforderlichen Messungen erheblich zunimmt. Mit wachsender Meßdauer wird das Ergebnis überlagert durch langsame Änderungen von nicht erfaßten inneren und äußeren Einflüssen. Diese Drift, der *Tagesgang*, kann nur erkannt werden, indem man regelmäßig zu Referenzbedingungen zurückkehrt. Der Zeitaufwand für einen Meßwert hängt von der Relaxationszeit bis zum Erreichen eines Steady-State der Austauschwerte ab. So reicht nach unseren Erfahrungen ein Meßtag zwar gerade aus, um Kombinationen zweier Umweltfaktoren in je drei Stufen aufzunehmen, aber dann bleibt keine Zeit mehr für die Referenzpunkte.

Ideal wären parallele Messungen an mehreren Blättern, die über gemeinsame Referenzbedingungen vergleichbar gemacht werden. Die Kosten einer solchen Apparatur wären freilich um ein Vielfaches höher. Daher muß mit der vorhandenen Gaswechselfeßanlage (s. u.) sequentiell gemessen werden. Für eine ausreichende Datenmenge sind mehrere Meßtage nötig. Dabei gewinnt nicht nur das Wettergeschehen an Einfluß, sondern die Variabilität zwischen verschiedenen Blättern kommt hinzu, da nach jedem Meßtag das Blatt für Analysezwecke geerntet werden muß, um den Bezug auf Blattfläche und Blattgewicht herzustellen.

Trotz alledem liegt dieser Arbeit die Annahme zugrunde, daß ein Parametersatz ausreicht, um das Verhalten von Blättern einer Art sinnvoll zu beschreiben. Unter dieser Voraussetzung fassen wir Messungen nicht nur an einem Individuum, sondern an verschiedenen Individuen einer Art an mehreren Standorten zu einem Ganzen zusammen. Also müssen wir insgesamt mit folgenden Komplikationen im Datenbestand rechnen:

- Driften des Blattverhaltens aufgrund nicht erfaßter Umwelteinflüsse,
- Variationen zwischen verschiedenen Blättern eines Individuums,
- Variationen zwischen verschiedenen Individuen einer Art.

Diese Punkte schränken die Genauigkeit ein, mit der die Wechselwirkung von Umweltfaktoren im Modell beurteilt werden kann. Zum Schluß muß diskutiert werden, ob die genannten Variationen klein genug sind, um die artspezifische Parameterisierung zu rechtfertigen.

4.2 Vorhandenes Datenmaterial aus unseren Meßkampagnen

Seit 1994 haben wir in unserer Arbeitsgruppe Meßkampagnen in verschiedenen Teilen der Erde durchgeführt. Die zentrale Frage war: ist die Stomatareaktion auf CO_2 (und die CO_2 -Abhängigkeit der Photosynthese) artspezifisch, eventuell sogar spezifisch für Vegetationstypen oder Klimazonen? Dazu mußten wir Arten aus möglichst verschiedenen Klimazonen untersuchen. Da jede Meßreihe einen ganzen Tag dauerte, konnte in der Regel nur eine CO_2 -Reihe pro Art

aufgenommen werden. Wenn es aber die Zeit erlaubte, haben wir zusätzliche Messungen bei reduzierten Lichtverhältnissen vorgenommen sowie Meßorte zu einer anderen Jahreszeit (mit veränderten Feuchtebedingungen) erneut besucht.

4.2.1 Zur Brauchbarkeit für die Parameterisierung des Modells

Mit den Meßkampagnen steht Datenmaterial in Form von CO₂-Reihen zur Verfügung. Mein Entwurf des Stomatamodells wurde stark durch die Erfahrungen aus den Meßkampagnen beeinflusst. So entstand 1997 die erste Umsetzung des Modells in ein Computerprogramm zu einem Zeitpunkt, als der Großteil der Experimente schon abgeschlossen war.

In meiner Arbeit steht das Stomataverhalten unter Berücksichtigung vieler Umweltfaktoren – nicht nur des CO₂ – im Vordergrund. Für die Parameterisierung des Stomatamodells sind darum Experimente erforderlich, die nicht nur die CO₂-Konzentration, sondern Kombinationen von Umweltfaktoren durchvariieren, um deren Zusammenwirkung auf die Leitfähigkeit eines Blattes systematisch abzutasten. Darum haben wir in den Meßkampagnen ab 1996 außer der regulären CO₂-Meßreihe regelmäßig Varianten bei veränderter Luftfeuchte und reduziertem Licht hinzugefügt. Wir begannen außerdem mit begleitenden Messungen des Wasserpotentials von Blatt- und Bodenproben, aber diese Methode war damals bei uns noch im Erprobungsstadium, so daß diese Daten hier nicht eingehen können.

Aus dem Fundus der erhobenen Daten steht mir daher eine Auswahl von Arten zur Verfügung, für die mehr als eine CO₂-Reihe vorliegt. Ich betrachte unsere Messungen also unter dem Aspekt, wie die CO₂-Reaktion durch Wechselwirkung mit den Reaktionen auf Licht, Luftfeuchte oder Bodenwasser beeinflusst wird. In der Diskussion werde ich darauf eingehen, welche dedizierten Messungen einen direkteren Zugang zu einzelnen Modellprozessen bieten würden, und mit welchen Experimenten manche Modellannahmen überprüfbar wären – Messungen also, die aus Zeitgründen nicht mehr realisiert werden konnten. Doch zunächst zum vorhandenen Datenmaterial.

4.2.2 Verwendete Arten und Standorte

Die Tabelle 4.1 gibt eine allgemeine Übersicht über die von unserer Arbeitsgruppe untersuchten Arten und die Meßstandorte. Für die Paraguay-Exkursion habe ich nur das Meßprogramm mit festgelegt. An den anderen Messungen bis 1998 war ich direkt beteiligt.

Fettgedruckt sind die Arten, die sich für die Parameterisierung des Modells eignen (aufgrund einiger in Abschnitt 4.3 genannten Kriterien). Ich stelle diese Arten nun kurz vor. Eine detaillierte Aufstellung der zugehörigen Meßreihen findet sich am Ende des Kapitels in Abschnitt 4.5 und speziell in den Tabellen 4.2 bis 4.6 auf S. 97–101.

Quercus ilex, die Steineiche, ist ein immergrünes Hartlaubgewächs der mediterranen Region. Sie stellt einen Bestandteil der potentiell natürlichen Vegetation des engeren mediterranen Bereiches dar und bildete vor der Rodung durch den Menschen mehr oder weniger dichte Bestände. Wir haben Messungen an ihrem nördlichsten natürlichen Vorkommen, dem Hang am Westufer des Gardasees, in der Toskana bei geothermischen CO₂-Quellen und an gepflanzten Individuen im Freiland des Palmengartens in Frankfurt sowie im eigenen Garten nahe bei Gießen durchgeführt.

Q. myrsinifolia, ebenfalls immergrün, kommt in den warmtemperierten Lorbeerwäldern im Süden Chinas und Japans vor. Diese Gebiete sind vom ostasiatischen Monsun beeinflusst, das Regenmaximum fällt im Sommer. Die immergrünen Eichen besetzen zwar die weniger feuchten

Standorte, aber Sommertrockenheit kommt hier nicht vor. Im Freiland des Palmengartens untersuchten wir ein Exemplar, das dort neben der Steineiche steht.

Q. robur, die Stieleiche, und *Fagus sylvatica*, die Rotbuche, sind die bekannten Hauptvertreter der temperierten Laubwälder Mitteleuropas. Für die Stomatareaktion könnte interessant sein, daß die Buche andere Lichtansprüche als die Eiche hat. Sie kann im Gegensatz zur Eiche auch unter einem Kronendach erfolgreich heranwachsen, während die Eiche auf Lücken im Bestand angewiesen ist, die sie dann ausfüllen kann. Für die Messungen haben wir Eichen und Buchen in der Umgebung von Gießen verwendet.

Betula tortuosa, die Polarbirke, ist bestandesbildend in den subpolaren Birkenwäldern Nordskandinaviens und Kareliens, auf Island und Südgrönland. Diese Bestände stellen dort die polare Baumgrenze dar. Wir haben Birken des Hochstauden-Birkenwaldes auf relativ nährstoffreicher Braunerde und des Zwergstrauch-Birkenwaldes auf nährstoffarmem Podsol bei Abisko, Schweden untersucht. An die Birkenwälder schließt sich die Zwergstrauchtundra an, deren Weidengestrüppe mit *B. nana*, der Zwergbirke, das Bild bestimmen.

Luehea divaricata (Tiliaceae) ist eine der vielen Arten der Kronenschicht im halbimmergrünen subtropischen Sekundärregenwald Paraguays. *Nectandra megapotemica* (Lauraceae) gehört zur unteren Baumschicht dieses Waldes. Wir untersuchten diese Arten in Ost-Paraguay.

Ein noch unbestimmter *Baum* (Herbar-Nr. 73) war Gegenstand unserer Messungen auf den Campos Cerrados in Nordost-Paraguay. Die Vegetation dort ist savannenartig, und die meisten Bäume erreichen mit 3 bis 4 m nur die Größe höherer Sträucher.

Aspidosperma quebracho-blanco (Apocynaceae), der immergrüne Quebracho blanco, kommt auf den weniger salzigen Böden in den Trockenwäldern des Chaco Boreal vor. Wir haben ein Exemplar gegen Ende der Trockenzeit im September und nochmals im November untersucht.

4.2.3 Apparatur

Zur Messung des Gaswechsels diente das Kompakt-Miniküvetten-System CMS-400 und Zubehör der Firma Walz (Heinz Walz GmbH, Eichenring 6, 91090 Effeltrich). Das CMS-400 ist ein offenes System mit einem Zweikanal-Differenz-Analysator BINOS 100/4P (vgl. Anhang F.1). Zur Herstellung der Meßluft wurden der Gasmischer GMA-3 und die Kältefalle KF-1 benutzt, mit denen CO₂- und Feuchtegehalt der Luft eingestellt werden können. Als Meßkammer verwendeten wir die Blattküvette mit angeflanschem Klimaaggregat GK-1 und einem Halogen-Lichtaufsatz mit Neutralgrau-Filtern zur Kontrolle der Lichtintensität. Die Gasaustauschdaten und Umgebungsparameter wurden während der Messung mit einem mobilen PC über eine serielle Schnittstelle aufgezeichnet.

Die Komponenten der Anlage sind detailliert in Anhang F.2 beschrieben.

4.2.4 Durchführung der Messungen

Fast alle Messungen wurden im Freiland durchgeführt. Gasmischer, Miniküvetten-System, Eingangsfuchteregele und CO₂-Gasflasche wurden dazu entweder fest in einem Transportfahrzeug oder auf einen Wagen mit Luftreifen montiert, der auf einigermaßen ebenem Gelände leicht in die Nähe der zu messenden Pflanzen gebracht werden kann. Die Küvette wurde über 5 m lange Teflonschläuche und Kabel angeschlossen und auf einem stabilen Stativ mit Schwenkopf befestigt. Da vor allem an Bäumen gemessen wurde, diente eine ausziehbare Klappleiter zum einen dazu, die Äste besser zu erreichen, zum anderen, um die Äste gegen Windbewe-

Tabelle 4.1: Meßorte, Vegetationstypen, Zeitraum und untersuchte Arten. Zur Parameterisierung eignen sich nur die fett hervorgehobenen Arten, weil dort mehrere Meßreihen mit unterschiedlichen Umweltbedingungen (Licht, Luftfeuchte oder Bodenwasser) vorliegen. Die Auswahlkriterien sind in Abschnitt 4.3 beschrieben.

Abisko, Lappland; Zwergstrauch-Tundra und Zwergstrauch- bzw. Hochstauden-Birkenwald. 08/96		
<i>Betula nana</i>	<i>Betula tortuosa</i>	
Gießen; temperierter laubwerfender Wald und immergrüner Nadelwald. 09/97 u. 07–08/98		
<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Quercus robur</i>	
<i>Picea abies</i>	<i>Pinus sylvestris</i>	
Dolomiten, Seiser Alm und Val di Tires; Alpine Nadelgehölze und Hopfenbuchenwald. 07/94		
<i>Picea abies</i>	<i>Pinus cembra</i>	<i>Ostrya carpinifolia</i>
Muslone, NW-Ufer des Gardasees; mediterrane Kulturpflanzen und Hartlaubvegetation. 08/94 u. 05/95		
<i>Olea europaea</i>	<i>Laurus nobilis</i>	<i>Quercus ilex</i>
Orciatico, Toskana; Steineichenwald bei einer geothermischen CO ₂ -Quelle. 09/96		
<i>Quercus ilex</i>		
Palmengarten, Frankfurt; Hartlaubvegetation im Freiland aus versch. Winterregengebieten der Erde. 07/96 u. 09/96		
<i>Quercus ilex</i>	<i>Umbellularia californica</i>	(Mittelmeer/Kalif.)
<i>Quercus acuta</i>	<i>Quercus myrsinifolia</i>	China und Japan
Colonia Independencia, Paraguay (150 km östl. von Asunción); degradiertes halbbimmergrüner subtropischer Regenwald. 09–10/94		
<i>Helietta apiculata</i>	<i>Luehea divaricata</i>	Kronenschicht
<i>Parapiptadenia rigida</i>	<i>Tabebuia ipe</i>	
<i>Nectandra megapotamica</i>		untere Baumschicht
<i>Peltophorum dubium</i>	<i>Terminalia triflora</i>	Sukzessionspflanzen
Campos Cerrados, etwa 30 km nordöstlich von Santa Rosa in Nordost-Paraguay. 10/94		
<i>Mandevillea velutina</i>	<i>Myricaria</i> spec.	strauchartig
<i>Bauhinia</i> (?) spec.	unbestimmter Baum 1	bzw. kleine Bäume
<i>Moquinia</i> (?) spec.	unbestimmter Baum 2	
Filadelfia im Chaco Boreal; tropischer Trockenwald. 07/94 (Ende der Trockenzeit) und 09/94 (Beginn der Regenzeit)		
<i>Chorisia insignis</i>	<i>Schinopsis balansae</i>	laubwerfend
<i>Schinopsis lorentzii</i>		
<i>Capparis speciosa</i>	<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	immergrün

gungen abspannen und stabilisieren zu können. Ein Partyzelt und ein Tarp schützten den Meßgerätewagen und die Küvette vor Witterungseinflüssen. Als Stromversorgung setzten wir benzinbetriebene Stromgeneratoren (Honda EX1000) ein.

Zu Beginn einer Meßreihe wurden ein oder mehrere gesunde, ausgewachsene Blätter in die Blattküvette eingespannt, wobei wir nach Möglichkeit versuchten, ein Signal von mindestens 10 ppm CO₂ und 1000 ppm Wasserdampf zu erreichen. Leider war es gelegentlich wegen Blattstellung und -abstand kaum möglich, mehrere Blätter gleichzeitig einzuspannen (z. B. bei *Olea europaea*).

Eine Meßreihe bestand aus einer Serie von Umgebungsbedingungen für das Blatt, bei denen wir normalerweise die Stomatareaktion bis zum Einstellen eines stabilen Gleichgewichtszustands abgewartet und anschließend den Differenz-Nullpunkt bestimmt haben. Von der Inbetriebnahme bis zum ersten Meßwert vergingen ein bis zwei Stunden. Wegen der niedrigen morgendlichen Lufttemperatur bestand oft Kondensationsgefahr. Wir konnten daher nicht beliebig früh beginnen. Mit durchschnittlichen Reaktionszeiten von 45 min und einer Spülzeit von 15 min bei der Nullpunktmessung kamen wir auf etwa 8 Meßschritte pro Tag. Mit einem Kontrollexperiment (Abschnitt 4.2.11) haben wir exemplarisch für *Quercus ilex* demonstriert, daß sich ein über 11 Stunden hinweg eingespanntes Blatt ohne Schäden oder Ermüdungserscheinungen wie kurzfristig eingespannte Blätter verhält.

Nach der Messung wurden Blattfläche und Frischgewicht bestimmt. Das Blatt wurde je nach Möglichkeiten in Ethanol oder flüssigem Stickstoff konserviert, um später Trockengewicht, Kohlenhydratgehalte und C:N-Verhältnisse zu bestimmen (die in dieser Arbeit nicht verwendet wurden). Von anderen Blättern des gleichen Individuums wurden Abzüge mit Nagellack genommen, um später Stomatadichten im Meßokular auszuzählen. Außerdem wurden Blatteile in Glutaraldehyd konserviert, um daraus horizontale Schnitte und Querschnitte zu präparieren.

Eine Arbeitsanweisung für den Aufbau, die Inbetriebnahme und Kalibrierung der Geräte gebe ich in Anhang F.3 an.

4.2.5 Datenerfassung

Ein Datensatz der Meßapparatur besteht aus:

CO_2abs	[ppm]	CO ₂ -Konzentration C_a im Gasgemisch
dCO_2, dH_2O	[ppm]	Differenzen zwischen Meß- und Referenzgas
$Flow$	[ml/min]	Flußrate des Meßgases
T_{dp}	[°C]	Taupunkttemperatur der Kältefalle
T_{leaf}	[°C]	Blattemperatur T_l
$relH$	[%]	relative Feuchte in der Küvette
T_{cuv}	[°C]	Temperatur in der Küvette T_a
L_{cuv}	[$\mu E m^{-2} s^{-1}$]	Licht in der Küvette
Q_{ext}	[$\mu E m^{-2} s^{-1}$]	Licht im Freien
T_{ext}	[°C]	Außentemperatur
T_{min}	[°C]	Temperatur an den Kühlrippen in der Küvette

Die letzten zwei Werte dienen der Überwachung von Kondensationsbedingungen in den Schläuchen im Freien bzw. im Küvetteninneren. Die Meßdaten wurden auf einem portablen PC online graphisch dargestellt, um das Erreichen des Steady-States beurteilen zu können.

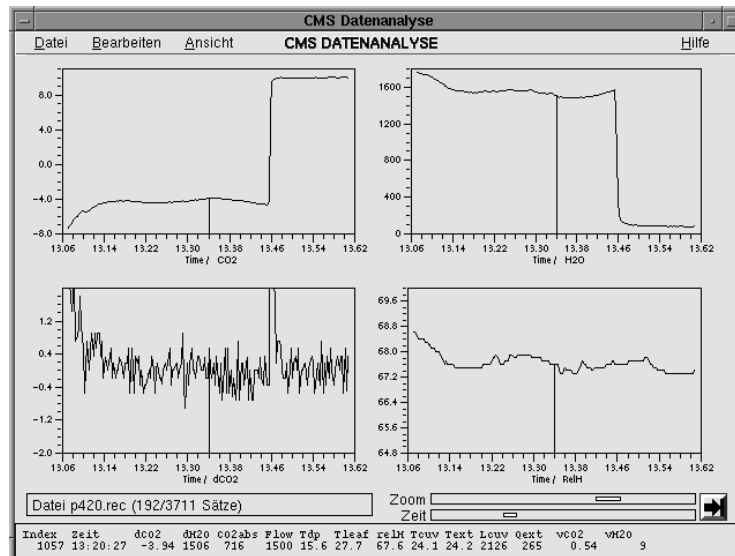


Abbildung 4.1: Die X11-Anwendung **viewer** zur Meßdatenanalyse.

Die von Walz mitgelieferte MS-DOS Software blockiert den PC und ist empfindlich gegen Übertragungsfehler auf der seriellen Schnittstelle. Es werden nur die aktuellen Meßdaten mit einer kurzen Vorgeschichte angezeigt. Die Skalierung der Achsen muß vorab festgelegt werden und kann danach nicht mehr verändert werden, ohne die Erfassung abubrechen. Ein Anhängen von Meßdaten an eine bestehende Messung ist nicht möglich. Eine begleitende rechnergestützte Auswertung ist ebenfalls nicht vorgesehen.

Darum habe ich die Datenerfassung durch ein selbstentwickeltes Programm (**receiver**) ersetzt, das als Hintergrundprozeß unter Linux läuft und fehlertolerant ständig die Schnittstelle überwacht. Wackelkontakte am Kabel und ähnliches störten die Erfassung daraufhin nicht mehr. Die abgefragten Datensätze werden formatiert in eine ASCII-Datei geschrieben, Anhängen ist möglich. Das Programm berechnet Mittelwerte der Meßdaten und zusätzlich einen mittleren Trend der CO₂- und H₂O-Austauschdaten, so daß man eine quantitative Hilfe bekommt, das Erreichen des Steady-States zu beurteilen.

Die Daten können über ein zweites Programm (**viewer**) betrachtet werden (Abb. 4.1). Es handelt sich um eine X11-Anwendung, die mehrfach parallel laufen kann. Dadurch können auch alte Messungen mit neuen verglichen werden. Das Programm ist auch in der Lage, eine aktuelle Messung zu verfolgen, also regelmäßig die Anzeige zu aktualisieren. Man hat mehrere Diagramme gleichzeitig und kann jederzeit die Achsenskalierung ändern. Es ist möglich, statt der Zeit auf der *x*-Achse auch Phasendiagramme (zwei Meßgrößen gegeneinander aufgetragen) darzustellen.

Gleichzeitig wurden die Steady-State-Werte handschriftlich protokolliert. Im Protokollbuch wurden außerdem der Luftdruck, der Bewölkungsgrad, Erntedaten, Kommentare zu Individuum und Standort und besondere Ereignisse vermerkt. Jede Meßreihe ist durch eine eindeutige laufende Nummer gekennzeichnet.

4.2.6 Auswertung

Die Berechnung der Gaswechsel-Meßdaten folgt im wesentlichen der Schilderung von Ball (1987). Sie wird in Anhang G beschrieben. Dort habe ich auch eine Fehlerrechnung beigefügt. Der prinzipielle Ablauf der Berechnung beginnt mit einer konzentrationsabhängigen Gerätekorrektur der Austauschwerte. Aus dH_2O , Flußrate $Flow$ und Blattfläche kann die Transpiration E berechnet werden. Aus dCO_2 , $Flow$ und Blattfläche wird A berechnet. Unter der Annahme, daß die Interzellularen zu 100 % wasserdampfgesättigt sind, kann über die Blatttemperatur T_{leaf} der wirksame Gradient D für die Transpiration abgeleitet werden. Damit wird die Leitfähigkeit für Wasserdampf g_w bestimmt. Über das Verhältnis der Diffusionskoeffizienten kann die Leitfähigkeit g_c für CO_2 berechnet werden, mit deren Hilfe sich aus der Austauschrate A und der Außenkonzentration C_a die interzellulare CO_2 -Konzentration C_i ergibt. Dieser wichtige Wert steht leider am Ende einer Kette von Gleichungen, in denen Fehler um Fehler zusammenkommen und die Unsicherheit für C_i stark erhöhen.

Die Auswertung geschieht mit von mir entwickelten C-Programmen unter Unix auf der Basis von Textdateien, die die verschiedenen Berechnungsstadien einer Meßreihe enthalten. Die Textdateien erlauben eine einfache Weiterverarbeitung und eine bequeme Kurvenanpassung und graphische Darstellung mit Gnuplot.

4.2.7 Aufbau der Meßreihen

Für systematische Untersuchungen der CO_2 -Reaktion der Stomata und der Photosynthese wählten wir möglichst optimale Bedingungen, d. h. eine Temperatur, die der produktivsten Phase der Pflanze entspricht, einen konstanten Taupunkt T_{dp} , der zu einer Eingangsfeuchte von über 50 % führt (die aber durch die Kondensationsproblematik nach oben begrenzt ist), und Licht im Bereich der Sättigung der Photosynthese. Wir wählten folgende Konzentrationen für CO_2abs : die heutigen Umgebungswerte von etwa 360 ppm, die für die Mitte des nächsten Jahrhunderts erwartete doppelte Konzentration (700) sowie die Konzentration während der letzten Eiszeit (200), und schließlich die Grenzwerte 1300 (nahe der Sättigung der Photosynthese) und 100 ppm (nahe des CO_2 -Kompensationspunktes der Photosynthese). Die Konzentrationen wurden in verschiedenen Folgen angeboten, je nachdem, wie schnell die Stomata reagierten und wieviel Zeit zur Verfügung stand. Die kürzeste Folge war 360–700–1300–360–200–100–360 ppm, wobei der 360er-Wert wiederholt angeboten wurde, um den Tagesgang der Leitfähigkeit zu verfolgen. Wenn ausreichend Zeit war, wurden weitere 360er-Konzentrationen zwischen 700–1300 und 200–100 eingeschoben.

Am Ende der Meßreihe stand die Messung der Respiration bei ausgeschaltetem Licht und verdunkelter Küvette. Reichte die Zeit, wurde hier eine Temperaturreihe aufgenommen.

Weitere Meßreihen wurden bei reduzierten Lichtbedingungen durchgeführt. Für manche Arten wurden Messungen zu einer anderen Jahreszeit wiederholt, um den Einfluß des Bodenwassers qualitativ zu untersuchen (allerdings ohne das Bodenwasserpotential bestimmen zu können).

4.2.8 Ergänzungen im Meßablauf ab 1996

Zur Abschätzung der Stomatareaktion auf die Luftfeuchte dienten zusätzliche kurze Meßreihen (360–700–200–360 ppm) bei geringerer Eingangsfeuchte.

Wie unten in Abschnitt 4.2.10 genauer beschrieben wird, stellte sich heraus, daß es wichtig ist, die Kurve des CO_2 -Austauschs A gegen C_i im niedrigen Konzentrationsbereich gut

zu kennen, um die Glaubwürdigkeit der berechneten C_i -Werte zu beurteilen. Wir führten zusätzliche Messungen bei 150, 50 und etwa 0 ppm durch, wobei hier die Stomatareaktion nicht abgewartet wurde.

4.2.9 Ergänzungen im Meßablauf ab 1998

Mit der Fertigstellung der ersten Modellversion Ende 1997 zeigte sich ein Problem bei der Parameterisierung des Modells für besonders CO_2 -empfindliche Arten wie z. B. *Quercus ilex*. Die Eingangs-Luftfeuchte mit konstanter Taupunkttemperatur addiert sich mit der Transpirationsfeuchte zur Luftfeuchte in der Küvette. Bei hohem CO_2 -Angebot schließen die Stomata dieser Arten stark. Damit sinkt der Transpirationsanteil und die Luftfeuchte insgesamt. Die resultierende Schwankung der Luftfeuchte kann bis zu 15% r. F. betragen (vgl. Tabelle 4.2).

Da sowohl steigendes C_i als auch sinkende Luftfeuchte zu sinkender Leitfähigkeit führen, ist die Trennung der beiden Prozesse in reinen CO_2 -Reihen schwierig. Die seit 1996 durchgeführten Messungen bei geringerer Eingangsfeuchte reichten zur Trennung nicht aus, wenn sie am gleichen Tag (und daher vor oder nach der Standard-Meßreihe) stattfanden und ein Tagesgang der Leitfähigkeit überlagert war.

Bei den Experimenten ab 1998 haben wir deshalb begonnen, durch Anpassung der Eingangsfeuchte die Luftfeuchte bzw. das Defizit D über eine CO_2 -Reihe hinweg konstant zu halten. Wegen der langen Einstellzeiten des Wassersignals ist das nur mit begrenzter Genauigkeit möglich. Ein ständiges Nachregeln hätte die Meßdauer stark verlängert, darum wurde beim Wechsel der CO_2 -Konzentration gleichzeitig die Eingangsfeuchte entsprechend verändert. Wir versuchten, die Absenkung der Küvettenfeuchte durch die verminderte Transpiration bei hohem CO_2 zu schätzen (vgl. Abschnitt F.3.2 im Anhang) und durch Erhöhung des Taupunktes vorbeugend gegenzusteuern; umgekehrt bei fallender CO_2 -Konzentration.

An *Quercus ilex* wurden 1998 zusätzliche Meßreihen bei konstantem CO_2 , aber variabler Luftfeuchte (p406) bzw. variablem Licht (p420b) durchgeführt, um die Parameterisierung für diese Art zu unterstützen. Bei Licht-Serien verändert sich die Blattertemperatur um bis zu 5 K. Um die variable Einstrahlung zu kompensieren, haben wir bei Meßreihe p420b die Küvettemperatur so angepaßt, daß die Blattertemperatur auf ± 0.5 K stabilisiert war.

4.2.10 Ursachen für Auswertungsprobleme und Abhilfe

Das häufigste Problem bei der Auswertung der Meßdaten ist die Unsicherheit der Berechnung von C_i , die im Extremfall negative Werte für die Konzentration liefert. Das Problem entsteht, wenn die Leitfähigkeit für Wasserdampf – ebenfalls ein indirekt ermittelter Wert – unterschätzt wird. Die Ursachen dafür sind:

- das Wassersignal dH_2O ist zu klein, weil das Equilibrium mit den Oberflächen in den Gaswegen noch nicht erreicht ist (vermeidbar durch längeres Warten).

Die langsame Equilibrierung der beteiligten Oberflächen sorgt für lange Wartezeiten sowohl beim Trocknen für die Nullpunktsbestimmung als auch beim eigentlichen Meßsignal. Folglich wird der Nullpunkt leicht zu groß, das Meßsignal dagegen zu klein angenommen und so die Differenz gleich doppelt unterschätzt. Der Fehler kann 50–100 ppm betragen.

- das Wassersignal dH_2O ist zu klein, weil die Druckverhältnisse bei Differenz- und Nullpunktsmessung nicht übereinstimmen (vermeidbar durch exaktes Arbeiten).

Gleiche Druckverhältnisse sind sehr wichtig, da der IR-Gasanalysator eigentlich Teilchenzahlen sieht, die mit dem Druck zunehmen. Der Druck in Meß- und Referenzkammer kann zwar nicht direkt gemessen werden, aber man kann die Flußraten so justieren, daß sie bei beiden Messungsarten möglichst gleich sind. Ohne diese Justierung kann der Wasseraustausch leicht um 50–100 ppm unterschätzt werden.

- die Blattemperatur T_{leaf} ist nicht repräsentativ und wird überschätzt (selbst bei Mehrfachmessung schwer vermeidbar).

Durch den Lichtabfall zum Küvettenrand hin und die Einspannung der Blätter vom Rand her wird der Blattbereich in der Mitte am wärmsten und am Rand am kältesten sein. Bei voller Lichtintensität müssen unbedingt Messungen an mehreren Stellen, keinesfalls nur in der Mitte, gemacht werden, um eine mittlere Temperatur schätzen zu können. Die Blattemperatur kann ohne weiteres um 3 K falsch gemessen werden. Ein Teil davon ist auch auf die Zirkulationsverhältnisse um das Blatt zurückzuführen. Bei geringer Lichtintensität sind die Unterschiede der Blattemperatur wesentlich kleiner, so daß eine Messung u. U. genügt. Um eine Vorstellung von der Verteilung der Einstrahlung zu erhalten, haben wir Q_{ext} in der Küvette gemessen, danach schwarze Folie in die Küvette eingespannt und die Temperatur an mehreren Punkten gemessen. (Abb. 4.2). Ungünstig für eine repräsentative Temperaturmessung wirkt sich aus, daß der Sensor nicht jeden Punkt in der Küvettenfläche erreichen kann.

Ein zu kleines Wassersignal hat direkt eine zu kleine Leitfähigkeit zur Folge. Auch eine zu große Blattemperatur vermindert die scheinbare Leitfähigkeit, weil der Sättigungsdampfdruck in den Interzellularen und damit der Gradient für Wasserdampf überschätzt wird, der dann gemessen am Austausch eine zu kleine Leitfähigkeit nach sich zieht.

Die zu kleine Leitfähigkeit für Wasserdampf bedeutet eine ebenso zu kleine Leitfähigkeit für CO_2 . Mit dem CO_2 -Austausch $A = g_c(C_a - C_i)$ folgt daraus stets ein zu großer Gradient $C_a - C_i$, so daß man im Extremfall negative Werte für C_i erhält.

Es ist sehr hilfreich, die Gültigkeit des ermittelten Wertes für C_i anhand von $A(C_i)$ -Kurven zu überprüfen, die fast immer gutartige Sättigungsfunktionen sind – solange die Photosynthese nur durch die Stomata limitiert wird und nicht auf andere Weise, z. B. durch Endprodukt-hemmung (Pammenter et al., 1993) oder durch noch nicht zurück in den Zyklus geführtes Glycerat (Harley und Sharkey, 1991; Grüters et al., 1998). So lassen sich manche Messungen nachträglich über das Wassersignal korrigieren.

Typischerweise tritt das Problem bei Hartlaubgewächsen und hohen C_i -Werten zu Tage. Hier wird ein besonders ungünstiges Verhältnis von Wasser- zu CO_2 -Austauschsignal erreicht. Die Blattemperatur wird überschätzt, wenn der Temperatursensor an einer ungünstigen Stelle des Blattes anliegt, oder wenn die heterobaren Blätter mit ihren Bezirken unterschiedlich reagieren (patchiness) und abschnittsweise unterschiedliche Temperaturen aufweisen (vgl. Jones, 1999).

4.2.11 Vergleich von langfristig und kurzfristig eingespannten Blättern

Hier sei vorab ein wichtiges Ergebnis genannt, weil es von Bedeutung für den prinzipiellen Meßablauf ist: wir untersuchten, ob man ein Blatt überhaupt einen ganzen Tag lang unter voller Lichteinstrahlung eingespannt lassen kann, oder ob es mit der Zeit anders reagiert als Blätter, die nur kurzfristig eingespannt wurden. Da sich keine Unterschiede ergaben (Abb. 4.3), hielten wir dieses zeit- und probensparende Vorgehen für gerechtfertigt.

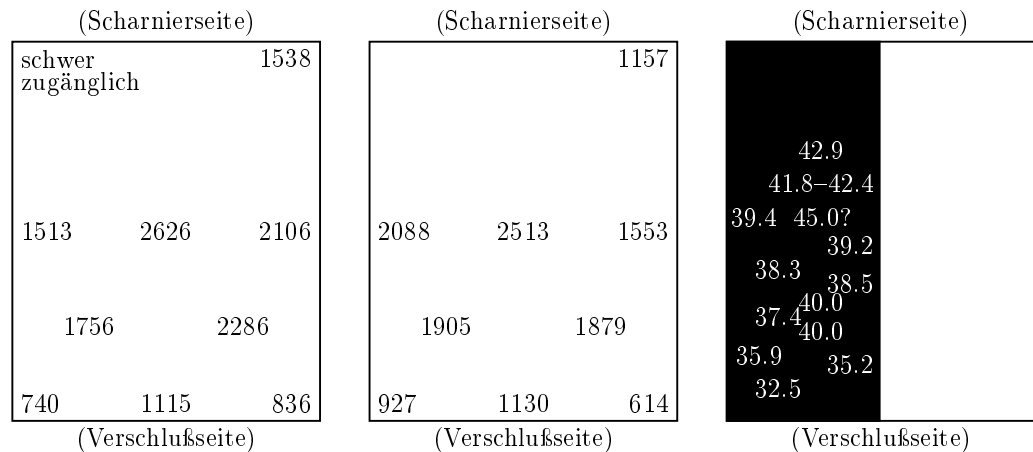


Abbildung 4.2: Licht- und Temperaturverteilung in der Küvette GK-1. Links: Messungen mit dem Quantum Sensor (Q_{ext}) in der geschlossenen Küvette (23.07.1996). Anschlußkabel des Lichtaufsatzes nach vorne. Werte in $\mu E m^{-2} s^{-1}$. Mitte: Das gleiche, aber Lichtaufsatz gedreht (Anschluß nach hinten). Rechts: Mit dem Blattertemperaturfühler gemessene Temperaturen (in °C) auf einer halbseitig eingespannten schwarzen Folie, Lichtanschluß hinten, Radiallüfter auf Stellung FAN 1 (10.04.1997). Blätter werden meistens von der rechten oder linken Seite her eingespannt.

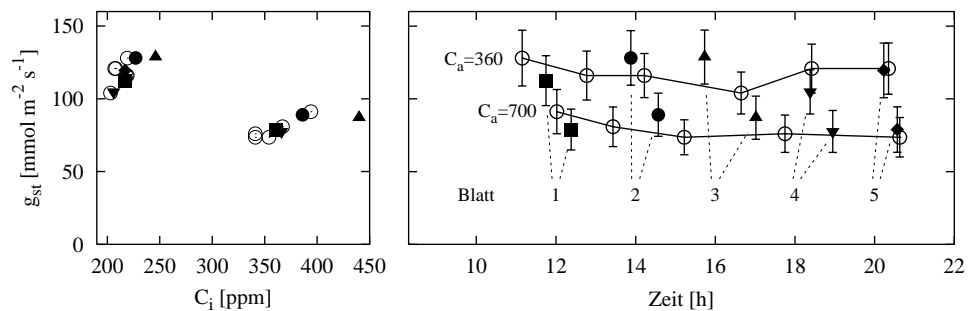


Abbildung 4.3: Die Stomataleitfähigkeit bei einer Außenkonzentration C_a von 360 und 700 ppm im Tagesverlauf: ein 11 Stunden lang unter voller Beleuchtungsintensität eingespanntes Blatt (\odot ; Meßreihe p420) im Vergleich zu fünf kurzfristig eingespannten Blättern (\blacksquare , \bullet , \blacktriangle , \blacktriangledown , \blacklozenge ; Meßreihe p419). Links: gute Übereinstimmung der Leitfähigkeiten auf $\pm 15\%$ sowohl bei $C_a = 360$ (C_i zwischen 205 und 245) als auch bei $C_a = 700$ (C_i zwischen 340 und 395 mit einem Ausreißer bei 440).

Rechts: Hier ist die Unsicherheit der Leitfähigkeit laut Fehlerrechnung mit eingezeichnet (nicht etwa eine statistische Standardabweichung!). Das durchgehend eingespannte Blatt (\odot) wurde ungefähr im Stundenrhythmus abwechselnd 360 und 700 ppm CO_2 ausgesetzt. Die Meßwerte zu beiden Konzentrationen sind jeweils durch eine Linie verbunden. Bei den fünf einzelnen Blättern wurde zuerst 360, dann 700 ppm angeboten. Danach wurde das Blatt gewechselt. (Beim letzten Blatt mußte die Messung schnell beendet werden, da die Sonne untergegangen war und die Lufttemperatur fiel. Der gezeigte Wert entspricht möglicherweise noch nicht ganz dem endgültigen Gleichgewichtswert.)

Bei den Einzelblättern schwankte die äußere Einstrahlung in die Küvette zwischen 16:30 und 18:30 Uhr sehr stark. Beim durchgehend eingespannten Blatt traten zwischen 15:30 und 16:30 Uhr unerklärliche Wellenbewegungen im Wassersignal und in der relativen Feuchte auf. – Im Rahmen der Meßgenauigkeit kann man nicht feststellen, daß das 11 Stunden lang eingespannte Blatt irgendwelche Schäden oder Ermüdungserscheinungen gegenüber den anderen, kürzer belasteten Blättern aufweisen würde.

4.3 Methode der Parameterisierung

In den vorangegangenen Abschnitten wurde beschrieben, welche Anforderungen eine Parameterisierung an Experimente stellt, und wie wir unsere Meßkampagnen aufgebaut und schrittweise verbessert haben, um diesen Anforderungen gerecht zu werden. Es folgt die konkrete Methode, um Schritt für Schritt die Parameterisierung anhand geeigneter Meßdaten durchzuführen.

4.3.1 Voraussetzungen

Aufgrund der ursprünglichen Fragestellung für die Meßkampagnen bestehen fast alle Meßreihen aus Folgen unterschiedlicher CO_2 -Konzentrationen. Grundsätzlich wurde die erste Meßreihe einer Art bei maximaler Lichtintensität durchgeführt.

Nur in manchen Fällen wurden Varianten bei weniger Licht oder anderer Luft- oder Bodenfeuchte durchgeführt. Solche Zusatzmessungen sind erforderlich, um eine Referenzparameterisierung für die Art zu erstellen. Damit wird die Gesamtheit der Messungen auf wenige Arten eingeschränkt.

Zusätzlich muß beachtet werden, daß gelegentlich Werte im Laufe der Messung nur zur Untersuchung der Photosynthese dienen und nicht bei Steady-State-Leitfähigkeiten erhoben wurden. Diese transienten Daten werden ausgesondert, da die Parameterisierung mit dem Steady-State-Modell erfolgt.

Fehlen Varianten, so bleiben die entsprechenden Parameter auf dem Grundwert. Das Modell kann dann auf manche Umweltfaktoren nicht artspezifisch reagieren. Das gilt grundsätzlich für k_ψ , bei dem unsere Experimente gar keine Möglichkeit der Bestimmung bieten.

4.3.2 Plausibilitätsprüfung

Alle Meßreihen zu einer Art werden zuerst auf Brauchbarkeit untersucht. Dazu muß die $A(C_i)$ -Kurve ein vernünftiges Sättigungsverhalten zeigen. Nach oben links zurückgebogene Kurven werten wir als Indikator für unzuverlässige C_i -Werte. Betroffen sind nur die Meßpunkte bei $C_a \geq 360$ ppm. Bei niedrigeren CO_2 -Konzentrationen hat der Fehler der Werte nur kleinen Einfluß, so daß die Anfangssteigung („Carboxylierungseffizienz“) der Kurve immer recht gut stimmt (soll heißen, zu anderen Messungen paßt).

4.3.3 Korrekturmaßnahmen

Sofern brauchbare Meßreihen als Anhaltspunkt existieren, ist es unter Umständen möglich, unbrauchbare Reihen zu korrigieren. Die Korrektur basiert auf den oben genannten Annahmen über die Ursache des Fehlers. Um möglichst wenig Willkür ins Spiel zu bringen, sind nur zwei Maßnahmen getroffen worden, die getrennt oder kombiniert eingesetzt werden:

- I) Erhöhung des H_2O -Differenzsignals $d\text{H}_2\text{O}$ um 50 ppm (um Adsorptionsverluste oder ungleiche Druckverhältnisse pauschal zu kompensieren)
- II) Ersetzen der gemessenen Blattemperatur durch den Mittelwert aus ihr und der Küvettemperatur $(T_{leaf} + T_{cuv})/2$ (d. h. Halbierung der Übertemperatur, um nicht repräsentative Blattemperaturmessungen auszugleichen)
- III) Korrekturen I und II gleichzeitig

Der Effekt der Korrektur ist stets eine Erhöhung von g_w und C_i . Angewendet wird diejenige Mindestkorrektur, die eine wenigstens lineare oder in die Sättigung gehende $A(C_i)$ -Kurve liefert. Können auch beide Maßnahmen zusammen das nicht erreichen, wird die Meßreihe verworfen.

4.3.4 Maximale Leitfähigkeit g_{max}

Aus den in Frage kommenden Meßreihen wird der Maximalwert der Leitfähigkeit g_{max} gesucht. Dieser Wert kann nur bei guten Bedingungen angenommen werden. Bei wenig Licht, niedriger Luftfeuchte oder trockenem Boden wird die gemessene Leitfähigkeit wahrscheinlich unter dem Maximum bleiben. Darum werden nur Reihen mit voller Beleuchtungsstärke berücksichtigt.

4.3.5 Aufspaltung der Meßreihen in Referenz- und Vergleichsdaten

Zur Parameterisierung werden möglichst wenige Meßreihen als Referenz herangezogen: eine Grundmessung mit möglichst wenig Tagesgang der Leitfähigkeit bei $C_a = 360$ ppm sowie Meßvarianten für unterschiedliche Umweltreaktionen.

Die restlichen Meßreihen werden hinterher als Vergleichsdaten verwendet, um das Modellverhalten unabhängig (bis auf den schon festgelegten Wert g_{max}) testen zu können.

4.3.6 Erster Schätzwert für das Wasserpotential ψ_r

Mangels Meßdaten wird das wurzelnahe Bodenwasserpotential auf $\psi_r = -0.5$ MPa für eher gut wasserversorgte Verhältnisse oder auf $\psi_r = -1.0$ MPa für trockene Verhältnisse gesetzt. (Der permanente Welkepunkt bei Ackerpflanzen liegt bei -1.5 MPa.)

4.3.7 Einstellung der Umweltreaktionen

Eine Durchsicht der Meßdaten gibt bereits Hinweise auf starke Luftfeuchte-, Licht- oder CO_2 -Reaktionen. Die Reaktionsintensitäten für Licht, Feuchte und C_i werden manuell durch kleine Korrekturen an einzelnen Parametern eingestellt (Parameter ändern, Modellauf durchführen, Daten und Modellergebnis vergleichen). Man muß ständig die Pumpintensität k_o^0 nachregeln, da fast jede Parameteränderung die Leitfähigkeit als Ganzes verschiebt (wie in der Sensitivitätsanalyse (Abschnitt 3.4.5) gezeigt wurde).

Die Reaktion auf das wurzelnahe Bodenwasserpotential kann mit dem vorliegenden Datenmaterial nicht parameterisiert werden und muß entweder beim Grundwert belassen werden (was hier geschieht) oder mit Hilfe von Literaturdaten für die gleiche oder eine eng verwandte Art aus der Reduktion der Leitfähigkeit pro MPa abgeschätzt werden.

Möglichst wenige Parameter werden von der Grund-Parameterisierung aus verändert, um die entscheidenden artspezifischen Unterschiede deutlicher hervortreten zu lassen. Eine Übersicht der erhaltenen Parametersätze ist in Tabelle 5.1 auf S. 131 zu finden.

4.3.8 Neuer Schätzwert für das Wasserpotential

Nach der Parameterisierung kann man den Wert für die maximale Pumprate k_o^0 mit anderen Parameterisierungen vergleichen. Bei großen Abweichungen wäre eine denkbare Ursache, daß das wurzelnahe Wasserpotential ψ_r für alle Meßreihen zu der betrachteten Art vom gesetzten Wert abweicht, denn es hat im wesentlichen eine verschiebende Wirkung.

Für jede Meßreihe einer Art wird darum derjenige Wert für ψ_r bestimmt, der die Abweichungen der Modellergebnisse von den gemessenen Leitfähigkeiten (im Mittel für diese Meßreihe) minimiert. Das kann durch manuelles Probieren oder automatisiert als Nebenprodukt der inversen Modellierung (Abschnitt 4.4.2; Mittelwert der dort berechneten ψ_r) geschehen. Die erhaltenen Werte sind am Ende des Ergebniskapitels in Tabelle 5.2 auf S. 132 zusammengestellt.

Dann werden die erhaltenen Wasserpotentiale verglichen. Bei Bedarf werden die Potentiale mehr oder weniger negativ gesetzt und die Pumprate k_o^0 angeglichen. Insbesondere sollten keine positiven Werte für ψ_r auftauchen.

4.4 Bestimmen des Wasserpotentialverlaufs mit inverser Modellierung

Im vorigen Abschnitt wurde ein mittlerer Wert von ψ_r bestimmt, der optimal für die Meßreihe als Ganzes ist. Betrachtet man die einzelnen Meßwerte, so bleibt eine mehr oder weniger große Abweichung zum Modell. In vielen Fällen hat die Abweichung systematischen Charakter. Morgens werden meist größere, abends kleinere Leitfähigkeiten beobachtet, als das Modell bei konstantem ψ_r vorhersagt. Dieser Tagesgang ist am deutlichsten sichtbar, wenn im Tagesverlauf wiederkehrende Bedingungen in der Küvette geschaffen werden und doch die Leitfähigkeit stetig sinkt.

4.4.1 Ursache des Tagesganges im Modell

Als eine mögliche Ursache hatte ich schon in Abschnitt 3.1.7 die Ausbeutung des wurzelnahen Bodenwasservorrates genannt. Im Modell, wie es in dieser Arbeit benutzt wird (d. h. ohne endogene Rhythmen und ohne ABA-Haushalt im Blatt), gibt es keine andere treibende Kraft, die den Tagesgang verursachen kann.

Für die folgende Betrachtung gehe ich davon aus, daß ein Meßfehler in den Daten von untergeordneter Bedeutung ist. Sind aber die Daten verlässlich, muß ich annehmen, daß die Abweichung der gemessenen Leitfähigkeiten von den Modellergebnissen allein durch nicht erfaßte zeitliche Änderungen von ψ_r während der Messung hervorgerufen werden.

4.4.2 Inverse Modellierung

Darum führe ich den obigen Gedanken weiter und bestimme zu jedem Meßpunkt einer Reihe das erforderliche wurzelnahе Wasserpotential ψ_r , um die Unterschiede zwischen Messung und Modell verschwinden zu lassen. Diese Vorgehensweise heißt „inverse Modellierung“, weil rückwärts vom Modell-Output (Leitfähigkeit) auf den erforderlichen Modell-Input (Wasserpotential) geschlossen wird. Die Modellgleichungen können für diesen Fall nicht analytisch invertiert werden. Da aber die Leitfähigkeit monoton von ψ_r abhängt (vgl. Abb. 3.13 unten), ist es möglich, den gesuchten Wert von ψ_r durch Intervallschachtelung zu bestimmen. Dafür wird ein separates kleines Programm dem eigentlichen Modell vorgeschaltet.

Der Folge der Meßpunkte entsprechend entsteht ein zeitlicher Verlauf des Wasserpotentials (relativ zum gesetzten Bezugswert, d. h. abhängig vom gewählten k_o^0).

4.4.3 Beurteilung des Wasserpotentialverlaufes

Im Ergebnisteil wird für jede Meßreihe gezeigt, inwieweit dieser Potentialverlauf der Erwartung entspricht, daß ψ_r an den Wurzeln in der Regel morgens am höchsten ist und im Laufe des Tages abnimmt. Es kann auch plausibel sein, daß aufgrund des Wettergeschehens die Transpirationsbedingungen stark schwanken und somit die Ausbeutung der wurzelnahen Vorräte verschieden schnell geschieht. Bei wenig Einstrahlung und/oder hoher Luftfeuchte sollte die Potentialkurve wesentlich flacher ausfallen, eventuell kann sogar Wasser schneller aufgefüllt als verbraucht werden.

Der erhaltene Potentialverlauf mit der Zeit wird darum mit dem Wettergeschehen korreliert und bewertet. Abweichungen vom plausiblen Verlauf zeigen Schwächen der Parameterisierung. Der Potentialverlauf wird gleichzeitig mit dem Verlauf der anderen treibenden Kräfte korreliert, um einzelne Umweltfaktoren zu isolieren.¹⁾

Aus den Ergebnissen werden in der Diskussion gezielte Experimente abgeleitet, die einerseits die Parameterisierung erleichtern würden und andererseits klären könnten, wie sinnvoll eine mögliche Anwendung dieses Verfahrens für die Schätzung des Wasserpotentials wäre.

4.4.4 Sensitivitätsanalyse für $g_w(\psi_r)$

Es ist von Bedeutung, wie empfindlich die Leitfähigkeit auf kleine Änderungen von ψ_r reagiert. Die sicherlich vorhandene Meßgenauigkeit wird bei der inversen Modellbildung vollständig in Schwankungen von ψ_r abgebildet, die einem plausiblen Tagesgang überlagert sind. Darum wird für die Referenz-Meßreihen an *Quercus ilex* untersucht, welche Auswirkung eine Änderung von ψ_r um ± 0.1 MPa für die Leitfähigkeit hätte.

Das Ergebnis wird an dieser Stelle vorgezogen, um den Zusammenhang zu erhalten (vgl. Abbildung 4.4). Im Mittel führen 0.1 MPa zu einer relativen Änderung der Leitfähigkeit von 15 % (bis über 30 % bei kleinen Leitfähigkeiten). Umgekehrt ausgedrückt: eine Meßunsicherheit der Leitfähigkeit von ± 15 % führt zu einer Rauigkeit des Verlaufs von ψ_r von 0.1 MPa.

4.5 Die Meßreihen im einzelnen

4.5.1 Verwendete Meßreihen an *Q. ilex*

Von allen Arten haben wir *Quercus ilex* am gründlichsten untersucht, da die Steineiche eine ausgeprägte CO₂-Reaktion zeigt und damit eine typische Reihe von Meßproblemen verursacht (Abschnitt 4.2.10). Außerdem kam sie an den natürlichen CO₂-Quellen in der Toskana vor, so daß wir an ihr auch Langzeiteffekte von erhöhten CO₂-Konzentrationen studieren konnten. Hier gehen aber nur die Meßreihen an Bäumen unter normalen CO₂-Konzentrationen ein.

In Tabelle 4.2 auf S. 97 sind die zur Parameterisierung geeigneten Meßreihen mit Datum, Ort und Bedingungen aufgeführt. Die artabhängige Parameterisierung ist für *Q. ilex* am weitesten entwickelt, einerseits wegen der zusätzlichen Licht- und Luftfeuchtereihen, andererseits wegen der Anzahl Individuen, die untersucht wurden.

¹⁾Wenn z. B. ψ_r jedesmal negativer würde, wenn C_i steigt und umgekehrt, deutete das auf eine zu unempfindliche CO₂-Reaktion hin. Denn das Modell würde die Leitfähigkeit von sich aus nicht genügend absenken, und um den niedrigen Meßwert zu erreichen, muß im Modell ein trockenerer Boden herhalten.

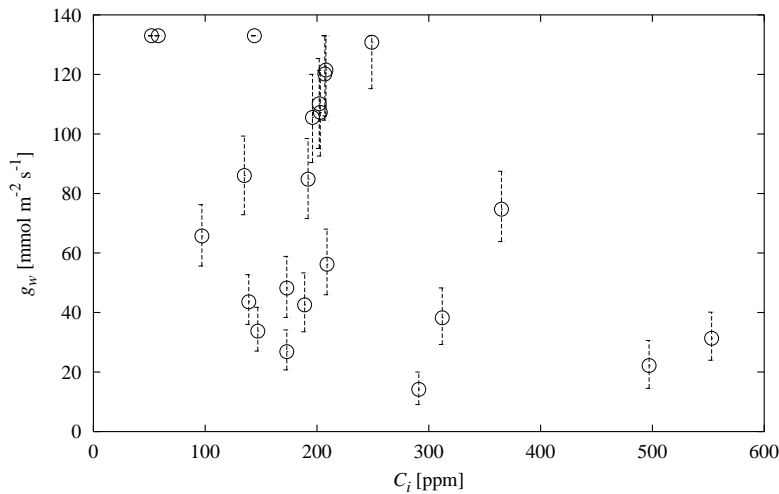


Abbildung 4.4: Auswirkung einer Veränderung des berechneten wurzelnahen Bodenwasserpotentials ψ_r um ± 0.1 MPa, dargestellt als Fehlerbalken des Modellergebnisses (Leitfähigkeit g_w) für die Referenz-Meßreihen p136a, p136b, p137, p420b) für *Q. ilex*.

4.5.2 *Betula tortuosa* und *Betula nana*

Wir haben Ende Juli / Anfang August 1996 nördlich vom Polarkreis in Schweden Meßreihen an *B. tortuosa* und *B. nana* durchgeführt (Tabelle 4.3).

B. tortuosa wurde an zwei Standorten untersucht. Die Reihen p106 und p107 gehören zu einem Baum auf nährstoffarmem Podsol bei Abisko. Der Baum hat einen deformierten Wuchs und steht am Rand einer baumlosen Fläche mit leichter Neigung, hangaufwärts schließt sich ein lichter Zwergstrauch-Birkenwald an.

Die Reihen p108 und p109 wurden an einem unteren Ast eines großen, aufrecht gewachsenen Baumes auf Braunerde bei Björkliden gemessen. Der Baum wächst am Waldrand an einem Osthang; die gesamte Hangseite lag nachmittags ab 16 Uhr im Schatten. Der anschließende Wald ist ein verhältnismäßig üppiger Hochstauden-Birkenwald.

Der Meßort für *B. nana* liegt auf einem Hochplateau nördlich an der Landstraße zwischen Björkliden und der Landesgrenze zu Norwegen. Die Zwergbirkensträucher waren kaum mehr als 40 cm hoch. Die mehr oder weniger pfenniggroßen Blätter haben fast keinen Stiel. Sie können deswegen und wegen der kleinen Fläche nicht einzeln eingespannt werden. Wir mußten bei den Reihen p110 und p111 ganze Zweige mit 10 bis 20 Blättern einspannen. Dadurch war im Gegensatz zu allen anderen Experimenten die Blattstellung natürlich – und nicht horizontal ausgebreitet. Die Lichtintensität bzw. der Parameter $K_{m,PAR}$ ist deshalb nicht mit den anderen Parameterisierungen vergleichbar. Das würde auch für Nadelbäume gelten.

4.5.3 *Quercus myrsinifolia*

An *Quercus myrsinifolia* haben wir im Juli und September 1996 gemessen. Es handelt sich um einen 6 m hohen Baum am *Citrus*-Haus in der Nähe der Steineiche der Reihe p124, der ebenfalls am Nachmittag von der großen Kastanie beschattet wird. Es stehen nur Meßreihen bei voller Beleuchtung zur Verfügung (Tabelle 4.4).

4.5.4 *Quercus robur* und *Fagus sylvatica*

In Wäldern aus der Umgebung von Gießen haben wir an *Q. robur* einige Messungen im August 1996, 1998 und 1999 durchgeführt (Tabelle 4.4). Die Meßreihen von 1996 auf dem Gelände des Feldlabors des Institutes am Schiffenberg dienen als Referenz. p114 liefert zwei Luftfeuchten bei vollem Licht, p115 liefert volles und reduziertes Licht. Im Sommer 1998 haben wir an einem nach Nordwesten offenen Waldrand bei Gießen gemessen. Ein Jahr später fanden die Messungen Ende Juli im botanischen Garten statt, an denen ich nicht mehr persönlich beteiligt war. – Die Buchenmessungen (Tabelle 4.5) fanden stets zur gleichen Zeit wie die Eichenmessungen statt. Wieder dienen die Feldlabor-Messungen von 1996 als Referenz, da hier sowohl Licht- als auch Luftfeuchtestufen vorliegen.

4.5.5 *Luehea divaricata* und *Nectandra megapotamica*

Luehea divaricata ist einer der Bäume, die während der Paraguay-Exkursion im Herbst 1994 mehrfach untersucht wurden (Tabelle 4.6). Die erste Messung p053 fand zu Beginn des Aufenthaltes in Colonia Independencia statt. Einige Zeit später wurden am gleichen Individuum nacheinander die Reihen p064, p065 und p067b aufgenommen. Die letzten beiden sind Messungen bei reduziertem Licht. Der Baum befand sich in seinem individuellen „Spätherbst“, d. h. mehr als die Hälfte der Blätter war bereits abgefallen.

Für *Nectandra megapotamica* stehen drei Meßreihen zur Verfügung (Tabelle 4.6). p062b wurde am 23.10.1994 bei vollem Licht und 74–80 % r. F. gemessen. Die Reihe beginnt mittags, nachdem zuvor ein Meßblatt abgerissen war. Eine Woche später wurden die beiden Reihen p068 bei $224 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und 69–73 % sowie p069 bei vollem Licht und ebenfalls 69–73 % aufgenommen.

4.5.6 Baum der Campos Cerrados

An einem unidentifizierten Baum der Campos Cerrados, Herbar-Nr. 73, haben wir drei Meßreihen aufgezeichnet (Tabelle 4.6). Alle Messungen wurden durch Gewitter stark behindert und sind daher unvollständige CO_2 -Reihen. Die Reihe p074 (volles Licht, 62–69 % r. F.) begann vormittags bei mittlerer Bewölkung, Temperaturen um 35°C und Windstärke 3–4. Mittags nahm die Bewölkung rasch zu und ein Gewitter zog auf. Die Temperatur fiel auf 28°C . Es kam aber nicht zu Kondensation, da die Eingangsfuchte einen Taupunkt von 18°C , die Küvettenluft von unter 22°C hatte.

Am nächsten Nachmittag wurde die Reihe p075 begonnen, die mit den fehlenden niedrigen CO_2 -Konzentrationen begann. Gegen Ende wurde versucht, auch die hohen Konzentrationen nochmal anzufahren, aber ein erneutes Gewitter zwang dazu, die Messungen um 17:20 zu beenden. Die Reihe p076 wurde bei $213 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ aufgenommen.

4.5.7 *Aspidosperma quebracho-blanco*

Der Chaco Boreal wurde zweimal besucht, zuerst im September 1994 gegen Ende der Trockenzeit, dann im November in der Regenzeit. Für *Aspidosperma quebracho-blanco* wurde je eine Meßreihe bei vollem Licht aufgezeichnet. Die Reihe p050 entstand am Ende der Trockenzeit, die Reihe p084 im November in der Regenzeit (Tabelle 4.6). Licht- und Luftfeuchtestufen sind für diese Art nicht vorhanden.

Tabelle 4.2: Liste der an *Quercus ilex* durchgeführten Messreihen nach Standorten mit dem Datum der Messung, den Licht- und Feuchteverhältnissen in der Küvette und sonstigen Bemerkungen. Ist nichts weiter angegeben, handelt es sich um CO₂-Serien in der in Abschnitt 4.2.7 beschriebenen Weise. PAR-Angaben (L_{cuv} , Licht-Serie) in $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$, ppm-Angaben beziehen sich auf CO_2abs . Koordinaten aus Meßtischblättern und Regionalkarten.

Reihe	Datum	L_{cuv}	$relH$ [%]	T_{cuv} [°C]	Bemerkungen
<i>Quercus ilex</i>					
Muslone , Garda-See, 45°42'15"N, 10°41'05"E, 400 m ü. NN. Baum am Steilhang.					
p041	10.08.94	voll	58–71	27	zwei Blätter
Palmengarten , Frankfurt/Main, 50°7'30"N, 8°37'30"E. Solitär am <i>Citrus</i> -Haus, ab 13:30 Uhr im Schatten der Kastanie					
p124a ^{III}	04.09.96	voll	52–60	27	
p124b ^{III}		voll	29–30	27	
Orciatico bei Volterra, Toscana, ca. 43°26'N, 10°43'E, 300m ü. NN. Baum im Wald oberhalb der CO ₂ -Quellen					
p136a	24.09.96	voll	50–62	20	Probleme mit CO_2abs wegen Stromausfall tags zuvor
p136b		voll	35–50	20	
p137 ^I	25.09.96	210	50–54	20	
Fernwald-Steinbach , Behringstr. 2, 50°33'15"N, 8°46'20"E, 250 m ü. NN. Zweijähriger Baum.					
p400	20.07.98	voll	60, 70	30	360 ppm, $relH$ konstant geregelt. Sehr trocken
p400		voll	70	30	700 ppm
p406	27.07.98	halb	Serie	24	360 ppm, Luftfeuchte-Serie: 60–48–38–37–22–55 %
p406		halb	55–68	24	90–30 ppm
p419	19.08.98	voll	66–69	24	Einzelblätter bei 360 u. 700 ppm
p420	20.08.98	voll	67–68	24	Ein Blatt alternierend bei 360 und 700 ppm
p420b	20.08.98	Serie	52–68	24–27	Licht-Serie: 2100–1080–580–300–2100, T_{leaf} auf ca. 27.5 °C geregelt

Tabelle 4.3: Liste der an *Betula tortuosa* und *B. nana* durchgeführten Meßreihen nach Standorten mit dem Datum der Messung, den Licht- und Feuchteverhältnissen in der Küvette und sonstigen Bemerkungen. Ist nichts weiter angegeben, handelt es sich um CO₂-Serien in der in Abschnitt 4.2.7 beschriebenen Weise. ppm-Angaben beziehen sich auf *CO₂abs*. Koordinaten aus Meßtischblättern abgelesen.

Reihe	Datum	L_{cuv}	$relH$ [%]	T_{cuv} [°C]	Bemerkungen
<i>Betula tortuosa</i>					
Abisko , Nordschweden, 68°20'50"N, 18°49'25"E, 400 m ü. NN. Freistehender Baum am Rand des offenen Waldes.					
p106b	30.07.96	voll	66–75	15	
p107	31.07.96	voll	50–62	14	360–700–200–1500–360 ppm, letzter Wert spätabends
Björkliden , Nordschweden, 68°24'30"N, 18°41'20"E, 400 m ü. NN. Freistehender Baum am Osthang, nachmittags Hangschatten.					
p108	01.08.96	voll	53–56	14	360–700–200–360–140 ppm
p108		voll	50–52	14	spätabends: 360–1500 ppm
p109	02.08.96	320	50–54	14	360–700–200 ppm
<i>Betula nana</i>					
Bei Björkliden , 68°26'N, 18°30'E, 400 m ü. NN. Bodendeckender Strauch auf offenem Plateau.					
p110	03.08.96	voll	58–63	14	360–700–200–100–360–1500 ppm
p111	05.08.96	320	61–62	14	360–700–200 ppm

Tabelle 4.4: Liste der an *Quercus myrsinifolia* und *Q. robur* durchgeführten Meßreihen nach Standorten mit dem Datum der Messung, den Licht- und Feuchteverhältnissen in der Küvette und sonstigen Bemerkungen. Ist nichts weiter angegeben, handelt es sich um CO₂-Serien in der in Abschnitt 4.2.7 beschriebenen Weise. ppm-Angaben beziehen sich auf CO₂abs. Koordinaten aus Meßtischblättern abgelesen.

Reihe	Datum	L_{cuv}	$relH$ [%]	T_{cuv} [°C]	Bemerkungen
<i>Quercus myrsinifolia</i>					
Palmengarten , Frankfurt/Main. Solitär am <i>Citrus</i> -Haus, ab 12:30 Uhr im Schatten der Kastanie.					
p100	15.07.96	voll	69–79	25	
p101a	16.07.96	voll	35–42	25	360–700–200 ppm
p101b		voll	52–60	25	
p122 ^I	02.09.96	voll	66–72	23	
p123a	03.09.96	voll	35–42	23	360–700–200 ppm
p123b		voll	53–61	23	360–700–200 ppm
p123c ^I		voll	69–77	23	360–700–200 ppm
<i>Quercus robur</i>					
Schiffenberg , Feldlabor der Univ. Gießen, 50°33'30"N, 8°42'55"E, 200 m ü. NN. Baum am Waldrand.					
p114a	19.08.96	voll	53–61	23	360–700–200–360 ppm
p114b		voll	69–77	23	abschließend: 1500 ppm
p115a	20.08.96	320	69–79	23	360–700–200–360 ppm
p115b		voll	35–42	23	360–200–700 ppm
p115b		voll	79	23	letzter Wert bei Luftfeuchte von p115a
Fernwald-Albach , Sportplatz, 50°33'10"N, 8°48'20"E, 230 m ü. NN. Baum am Waldrand, ab 15 Uhr im Sonnenschein.					
p404	24.07.98	voll	75–79	24	
p405a	26.07.98	voll	52–57	24	unterbrochen durch Lichtserie
Gießen , Botanischer Garten, 50°35'15"N, 8°40'50"E, 160 m ü. NN.					
p431	1999	voll	73–80	24	
p432	1999	voll	74–80	24	

Tabelle 4.5: Liste der an *Fagus sylvatica* durchgeführten Mekreihen nach Standorten mit dem Datum der Messung, den Licht- und Feuchteverhältnissen in der Küvette und sonstigen Bemerkungen. Ist nichts weiter angegeben, handelt es sich um CO₂-Serien in der in Abschnitt 4.2.7 beschriebenen Weise. ppm-Angaben beziehen sich auf *CO₂abs*.

Reihe	Datum	L_{cuv}	$relH$ [%]	T_{cuv} [°C]	Bemerkungen
<i>Fagus sylvatica</i>					
Schiffenberg , Feldlabor der Univ. Gießen, 50°33'30"N, 8°42'55"E, 200 m ü. NN. Baum am Waldrand.					
p117a	21.08.96	voll	48–49	23	360–700–200–360 ppm
p117b		300	69–70	23	360–700–200–360 ppm
p117b		voll	69	23	abschließend: 1500 ppm (danach Lichtserie)
p119b	22.08.96	halb	69–75	23	360–700–200–360–1500–150–360 ppm
p121	29.08.96	voll	57–67	23	
Fernwald-Albach , Wald hinter Sportplatz, 50°33'15"N, 8°48'45"E, 240 m ü. NN.					
p402	22.07.98	voll	75–78	26	
p403a	23.07.98	voll	39–40	26	360–700–200–360 ppm
p403a		voll	47	26	360 ppm (letzter Wert der Reihe)
p403b		voll	58–59	26	360–700–1400 ppm
p403c		voll	52–57	23	360–700–200–100–20 ppm
p413	14.08.98	voll	56	25	360–700–200 ppm, abgebrochen: zu geringe Leitfähigkeit
Fernwald-Albach , Lichtung „im blinden Loch“, 50°33'50"N, 8°49'55"E, 240 m ü. NN. Baum nach Westen freistehend					
p418	18.08.98	voll	78–83	25	
Gießen , Botanischer Garten, 50°35'15"N, 8°40'50"E, 160 m ü. NN.					
p429	1999	voll	75–78	22	Teil 1: 360–700–360–1250–360 ppm
p430	1999	voll	76–81	22	Teil 2: 360–200–360–100–360 ppm

Tabelle 4.6: Liste der an *Luehea divaricata*, *Nectandra megapotemica*, an einem Baum der Campos Cerrados und an *Aspidosperma quebracho-blanco* durchgeführten Messreihen nach Standorten mit dem Datum der Messung, den Licht- und Feuchteverhältnissen in der Küvette und sonstigen Bemerkungen. Ist nichts weiter angegeben, handelt es sich um CO₂-Serien in der in Abschnitt 4.2.7 beschriebenen Weise. Koordinaten sind GPS-Messungen.

Reihe	Datum	L_{cuv}	$relH$ [%]	T_{cuv} [°C]	Bemerkungen
<i>Luehea divaricata</i>					
Colonia Independencia , 150 km östlich von Asunción, Paraguay, 25°42'43"S, 56°12'24"W, ca. 200 m ü. NN.					
p053	12.10.94	voll	53–64	30	
p064	24.10.94	voll	62–70	25	
p065	25.10.94	216	65–81	25	
p067b	27.10.94	58	61–76	25	
<i>Nectandra megapotemica</i>					
p062b	23.10.94	voll	74–80	30	
p068	28.10.94	224	69–73	25	
p069	29.10.94	voll	69–73	25	
<i>unbestimmter Baum</i> (Herbar-Nr. 73)					
Campos Cerrados , 30 km nordöstlich von Santa Rosa, Nordost-Paraguay, 23°33'47"S, 56°16'21"W, ca. 250 m ü. NN.					
p074	06.11.94	voll	62–69	30	360–600–360–1200–360 ppm
p075	07.11.94	voll	57–61	30	360–200–360–100–360–600–360 ppm
p076	08.11.94	213	58–64	30	alle Messungen wegen Gewittern abgebrochen
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>					
Chaco Boreal , 8 km nordwestlich von Filadelfia, Nordwest-Paraguay, 22°18'27"S, 60°03'31"W sowie 22°19'19"S, 60°03'17"W, ca. 100 m ü. NN.					
p050	17.09.94	voll	53–58	30	Ende der Trockenzeit
p084	18.11.94	voll	54–58	30	Regenzeit

Kapitel 5

Ergebnisse

In diesem Kapitel stelle ich die Ergebnisse der Parameterisierung für die ausgewählten Arten vor. Die Darstellung folgt den im vorigen Kapitel beschriebenen Vorschriften zur Parameterisierung (Abschnitt 4.3 und zur Bestimmung des zeitlichen Verlaufs von ψ_r mit inverser Modellierung (Abschnitt 4.4). Zum besseren Verständnis habe ich die einzelnen Schritte für die erste Art, *Quercus ilex*, ausführlich kommentiert. Das gilt auch für die Diagramme, die die Verhältnisse sehr komprimiert wiedergeben und daher erklärungsbedürftig sind. Am Ende der Arbeit befindet sich eine ausklappbare Seite mit detailliert beschrifteten Diagrammen und Erklärungen, die als Legende benutzt werden kann. Die restlichen Arten werden in knapper Form behandelt. Am Ende des Kapitels sind die Parametersätze pro Art und die mittleren Wert von ψ_r pro Meßreihe tabellarisch zusammengefaßt.

5.1 Ergebnisse für *Quercus ilex*

Q. ilex zeigt eine starke Reaktion auf C_i , reagiert allgemein schnell und ist an Sommertrockenheit angepaßt. Die Leitfähigkeit ist außerdem stark lichtabhängig.

5.1.1 Korrekturen an Meßreihen

Die berechneten Daten der Meßreihen p124 und p137 mußten korrigiert werden. Das Ausmaß dieser Eingriffe zeigt Abb. 5.1. Kleine Punkte markieren die $A(C_i)$ - und $g_w(C_i)$ -Kurven mehrerer (unkorrigierter) Freilandmessungen bei vollem Licht. Bei den beiden Meßreihen werden aus den Austauschdaten zu niedrige, zum Teil sogar negative Werte für C_i berechnet. Die Reihe p137 muß mit Korrekturverfahren I, p124 sogar mit dem kombinierten Verfahren III korrigiert werden. Dann reihen sich die Messungen gut in die anderen Ergebnisse ein.

5.1.2 Referenz-Parameterisierung

Ich habe aus den Meßreihen in Tabelle 4.2 drei Reihen als Referenz ausgewählt: p136 mit zwei verschiedenen Stufen der Luftfeuchte, p137 mit reduziertem Licht und p420b mit einer Lichtreihe. p136 und p137 fanden an aufeinanderfolgenden Tagen am gleichen Individuum statt, bei p420 handelt es sich um eine gut gewässerte zweijährige Jungpflanze. Bei allen drei Reihen tritt unter wiederholten Umweltbedingungen für das Blatt in etwa die gleiche Leitfähigkeit auf, d. h. die Messungen zeigen wenig „Tagesgang“.

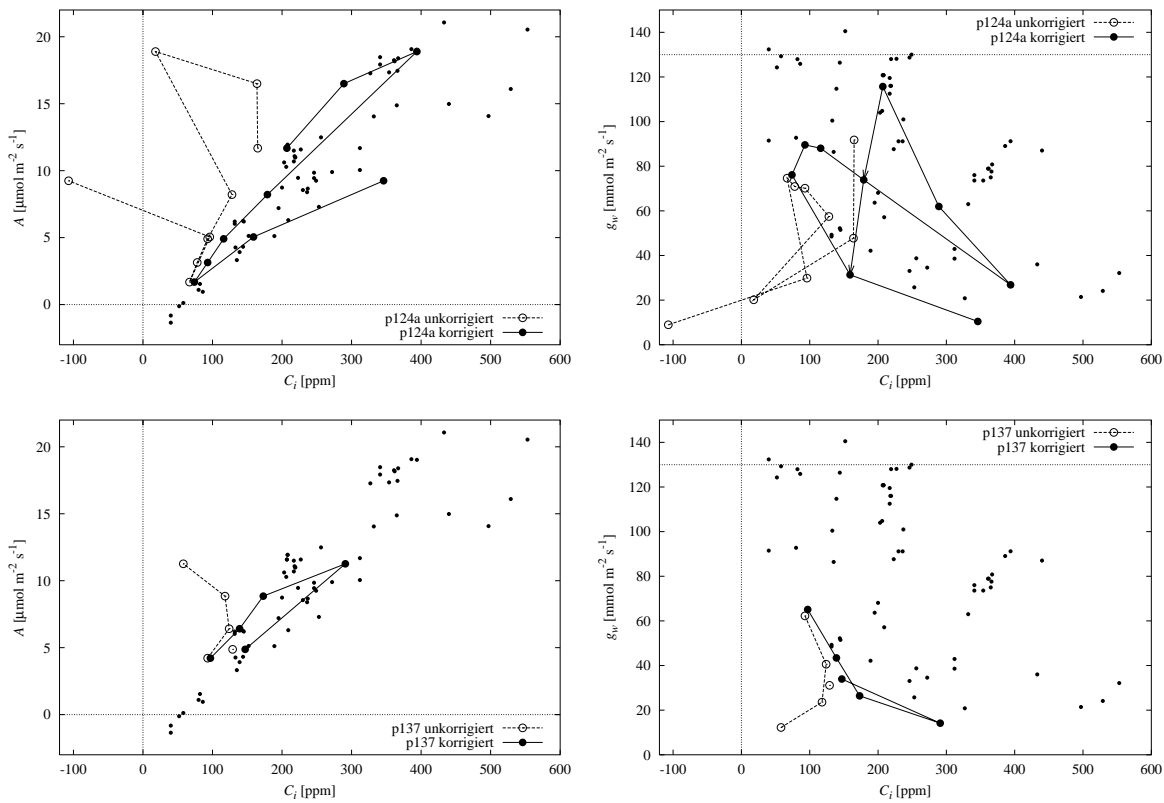


Abbildung 5.1: Korrektur der Meßreihen p124a (oben) und p137 (unten). Zum Vergleich: andere, unkorrigierte Messungen an *Q. ilex* bei vollem Licht (kleine Punkte). Links: $A(C_i)$ -Kurven unkorrigiert (\odot) und korrigiert (\bullet). Rechts: Auswirkung der Korrektur auf die $g_w(C_i)$ -Kurve. – Die Leitfähigkeit bei p137 ist niedrig, weil diese Messung bei geringer Lichtstärke stattfand. Entsprechend niedrig ist auch die Übertemperatur des Blattes (0.6 bis 0.9 K), so daß Korrekturverfahren II hier wirkungslos ist. Bei p124a beträgt die gemessene Übertemperatur 4 bis 5 K. Pfeile kennzeichnen den Tagesgang der Leitfähigkeiten bei 360 ppm CO_2 für p124a.

Im ersten Schritt wurde der Grund-Parametersatz verwendet und nur die maximale Leitfähigkeit angepaßt (Abb. 5.2 links). Alle Messungen haben eine maximale Leitfähigkeit von $g_{max} = 130 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ gemeinsam. Als Bodenwasserpotential habe ich einen Wert von $\psi_r = -0.5 \text{ MPa}$ vorgegeben, der den recht feuchten Bedingungen entspricht.

Schon in dieser Konfiguration kann das Modell die gemessenen Reaktionen qualitativ wiedergeben. Allerdings müßte die Leitfähigkeit bei hohem C_i stärker abnehmen. Das Modell öffnet außerdem zuviel bei niedrigen Lichtstärken. Schließlich fehlt der Aspekt der Leitfähigkeit am maximalen Anschlag (Messung bei hoher Luftfeuchte und $C_i \leq 250 \text{ ppm}$).

Für die artspezifische Anpassung mußten CO_2 - und Lichtreaktion verstärkt werden. Das geschah manuell in wiederholten Modellläufen (Abschnitt 4.3.7). Durch Erhöhen von K_{m,C_i} wird der senkende Einfluß von C_i zu höheren C_i -Werten fortgeführt (bei niedrigem C_i bleibt er unverändert). Durch Erhöhen von $K_{m,PAR}$ öffnen die Stomata erst bei stärkerem Licht. Diese Änderungen verschieben den Arbeitspunkt des Ionenhaushaltes. Als Kompensation mußte die Pumpenstärke k_o^0 erhöht werden. Das bringt eine wesentlich schnellere Ionendynamik als in der Grund-Parameterisierung mit sich und paßt zu unseren Beobachtungen, daß *Q. ilex* eine sehr schnell reagierende Art ist. Die Einstellzeiten für neue Umweltbedingungen lagen oft unterhalb von 15 min.

Das Ergebnis der artspezifischen Parameterisierung ist in Abb. 5.2 (rechts) zu sehen. Der endgültige Parametersatz für *Q. ilex* ist in Tabelle 5.1 auf S. 131 zu finden.

Die Parameterisierung der Umweltreaktionen auf C_i , Luftfeuchte und Licht ist ausgereizt und kann die verbleibenden Abweichungen nicht erklären. Es ist z. B. nicht möglich, die großen Unterschiede zwischen den beiden Luftfeuchtevarianten durch den Parameter g_p hervorzurufen, weil dessen Wert schon im oberen Bereich liegt. Außerdem würde das Modell so empfindlich auf einen engen Bereich der Luftfeuchte, daß es unter normalen Bedingungen zu einem Kippverhalten zwischen maximaler und minimaler Leitfähigkeit kommen würde.

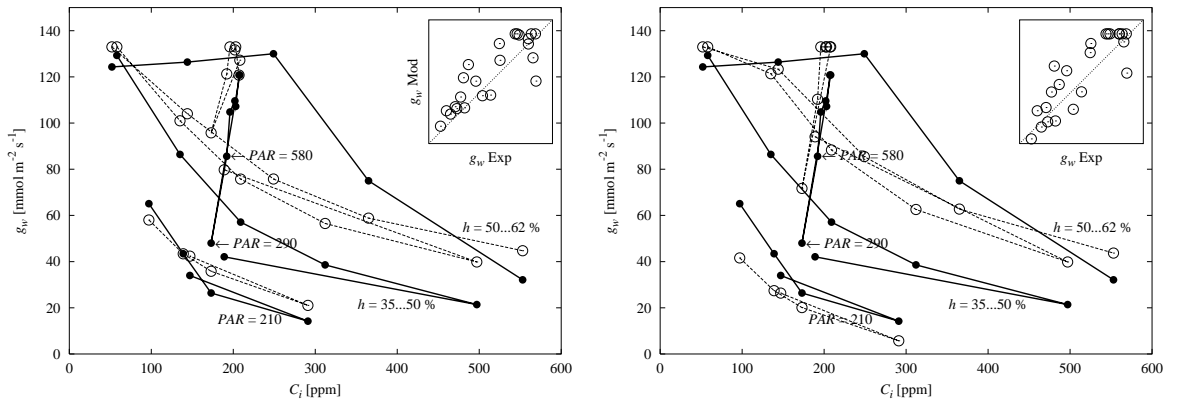


Abbildung 5.2: Stufenweise vorgenommene Referenz-Parameterisierung für *Q. ilex* Details siehe Text.

Links: Meßdaten (●) und Modellergebnisse (⊙) mit der Grund-Parameterisierung (nur g_{max} wurde angepaßt) für festes $\psi_r = -0.5 \text{ MPa}$. Der Einfluß von C_i und von PAR ist nicht stark genug: g_w ist zu hoch bei hohem C_i und bei niedrigem Licht.

Rechts: C_i - und Lichtreaktion wurden verstärkt. Als Ausgleich mußte die Pumpenstärke k_o^0 erhöht werden (vgl. Abschnitt 3.4.5). Die anderen Parameter wurden beibehalten. Die $g_w(C_i)$ -Kurven des Modells folgen den experimentellen Kurven der Form nach besser, sind aber verschoben. In der kleinen Abbildung zeigt sich daher keine wesentliche Verbesserung des Modells.

5.1.3 Bestimmung des Wasserpotentialverlaufs

Die vom Modellergebnis abweichenden Meßdaten lassen sich über den Freiheitsgrad „wurzelnahe Wasserpotential“ erklären. Zunächst wurde – wiederum manuell, vgl. Abschnitt 4.3.8 – pro Meßreihe ein Wert für ψ_r bestimmt (Abb. 5.3, links). Damit wird die Verschiebung der $g_w(C_i)$ -Kurven aus Abb. 5.2 (rechts) ausgeglichen. Die gefundenen Werte für ψ_r sind

Reihe	p136a	p136b	p137	p420b
ψ_r / MPa	-0.3	-0.7	-0.3	-0.6

Die Übereinstimmung zwischen Modell und Meßdaten ist jetzt bereits sehr gut (kleines Diagramm: im Idealfall würden alle Punkte auf der Winkelhalbierenden liegen). Das ist so, weil die Meßreihen keinen nennenswerten Tagesgang zeigen, d. h. reproduzierte Umweltbedingungen für das Blatt reproduzieren die Leitfähigkeit.

Schließlich wurde zu jedem einzelnen Meßwert mit inverser Modellierung (Abschnitt 4.4.2) der optimale Wert für ψ_r zugeordnet, indem die gesamte Abweichung der Modellergebnisse von den Meßdaten durch Änderungen an ψ_r kompensiert wird. Nur eine Ausnahme wurde zugelassen: die Meßwerte für die Leitfähigkeit in Meßreihe p136a stiegen geringfügig von 125 auf 130 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, während C_i von 50 auf 250 ppm anstieg. Dies habe ich im Rahmen der Meßgenauigkeit als andauernde maximale Leitfähigkeit angesehen (sonst wäre ein unsinnig negatives ψ_r ermittelt worden, um das Modellergebnis nach unten auf die Meßdaten zu ziehen). Man erhält damit Abb. 5.3 (rechts).

Dieser Angleich führt zu einem Tagesverlauf von ψ_r , der in den folgenden Abb. 5.4 und 5.5 gezeigt ist. Zusätzlich sind die treibenden Kräfte C_i , D und PAR eingezeichnet, um eventuelle Korrelationen feststellen zu können. Details und eine kurze Erklärung finden sich in den Bildunterschriften sowie in der ausklappbaren Legende am Ende der Arbeit.

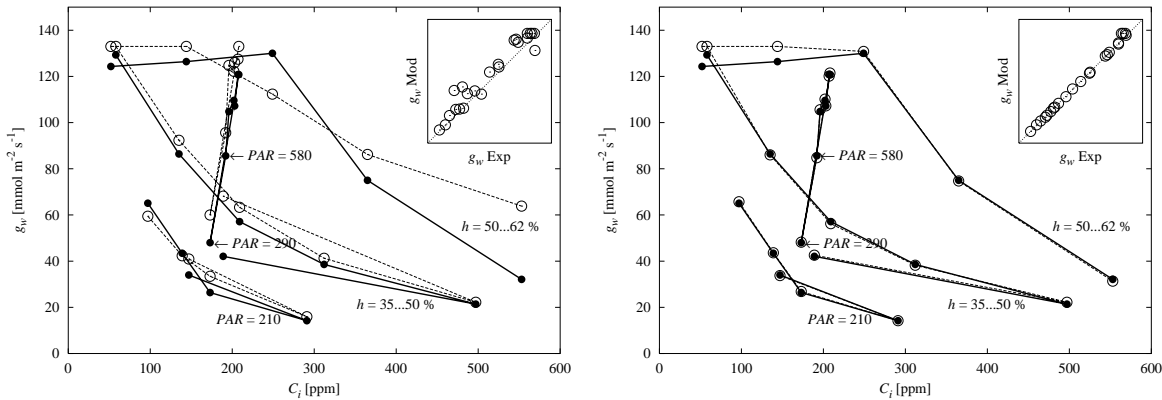


Abbildung 5.3: Links: Jede Meßreihe bekommt den Wert für ψ_r zugewiesen, mit dem das Modell die Reihe als Ganzes optimal reproduziert.

Rechts: Völliger Angleich des Modells an die Meßdaten unter der Annahme, daß das Bodenwasserpotential für alle verbleibenden Abweichungen aus Abb. 5.2 verantwortlich ist. Ausgehend von der Referenzparameterisierung wurde für jeden einzelnen Meßpunkt der Wert von ψ_r bestimmt, der das Modell mit den Meßdaten übereinstimmen läßt. Als Ergebnis sind (fast) alle Punkte deckungsgleich (siehe Text).

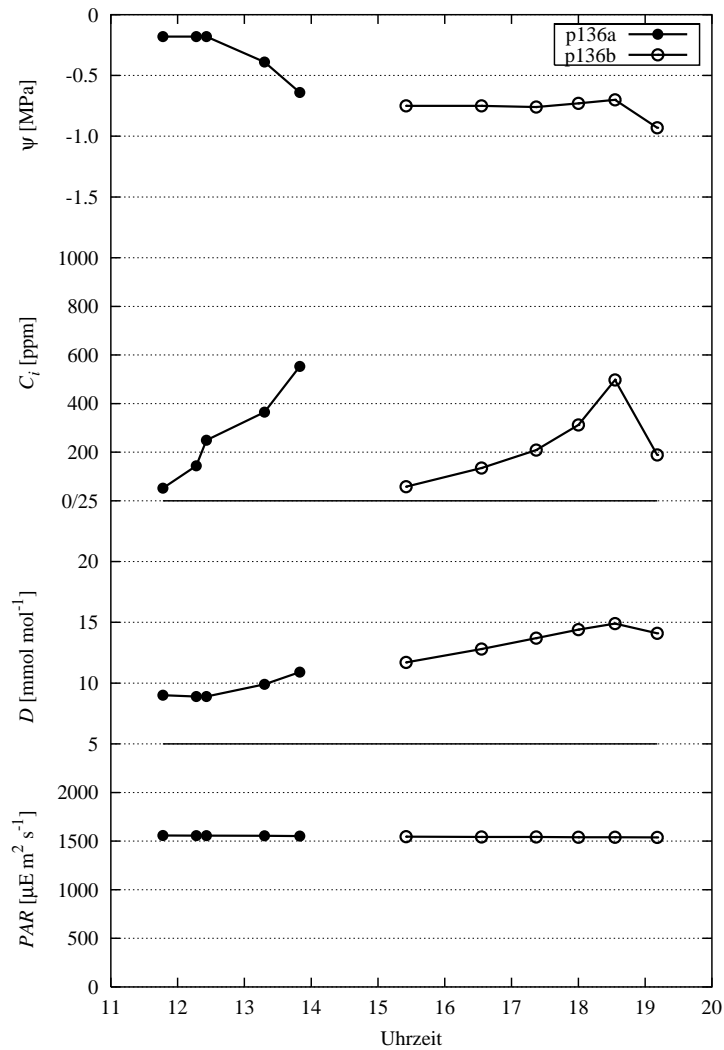


Abbildung 5.4: Berechneter Tagesverlauf des wurzelnahen Bodenwasserpotentials ψ_r in den Meßreihen **p136a** und **p136b**. Gleichzeitig werden die treibenden Kräfte C_i , D und PAR gezeigt, um mögliche Korrelationen aufzuzeigen. Zur Erklärung des Diagramms will ich der Diskussion vorgreifen und die Daten besprechen:

Das berechnete ψ_r fällt bis zum frühen Nachmittag ab und erreicht dann einen konstanten Wert. Der letzte Wert fällt noch einmal ab (d. h. hier fällt der Meßwert für g_w deutlich niedriger aus als vom Modell erwartet, so daß ein negativeres ψ_r benötigt wird, um das Modell an die Meßdaten anzugleichen).

Das Wetter an diesem Meßtag war morgens dunstig, stets bedeckt und windstill bei etwa 16 °C und 72 % r. F., so daß der Baum als Ganzes vergleichsweise wenig transpirierte. Unter diesen gleichbleibenden Bedingungen ist es plausibel, daß sich nach dem Verbrauch der unmittelbaren Wasservorräte schnell ein Gleichgewicht zwischen Wasserverbrauch und Nachleitung an die Wurzeln einstellt. Der Tagesgang von ψ_r wirkt daher sinnvoll.

Der Vergleich mit den Tagesgängen von C_i , D und PAR zeigt, daß hier keine durchgängig synchronen Bewegungen erfolgen. Das ist gut so, denn synchrones Verhalten ist ein Hinweis darauf, daß die Parameterisierung der treibenden Kraft nicht genau genug ist. Würde z. B. ψ_r immer dann steigen, wenn C_i steigt, so hieße das, daß die C_i -Reaktion im Modell zu stark wäre; das Modell würde zu sehr schließen, und beim Angleich an die Meßdaten müßte ein positiveres ψ_r herhalten, um die höhere gemessene Leitfähigkeit zu erzielen.

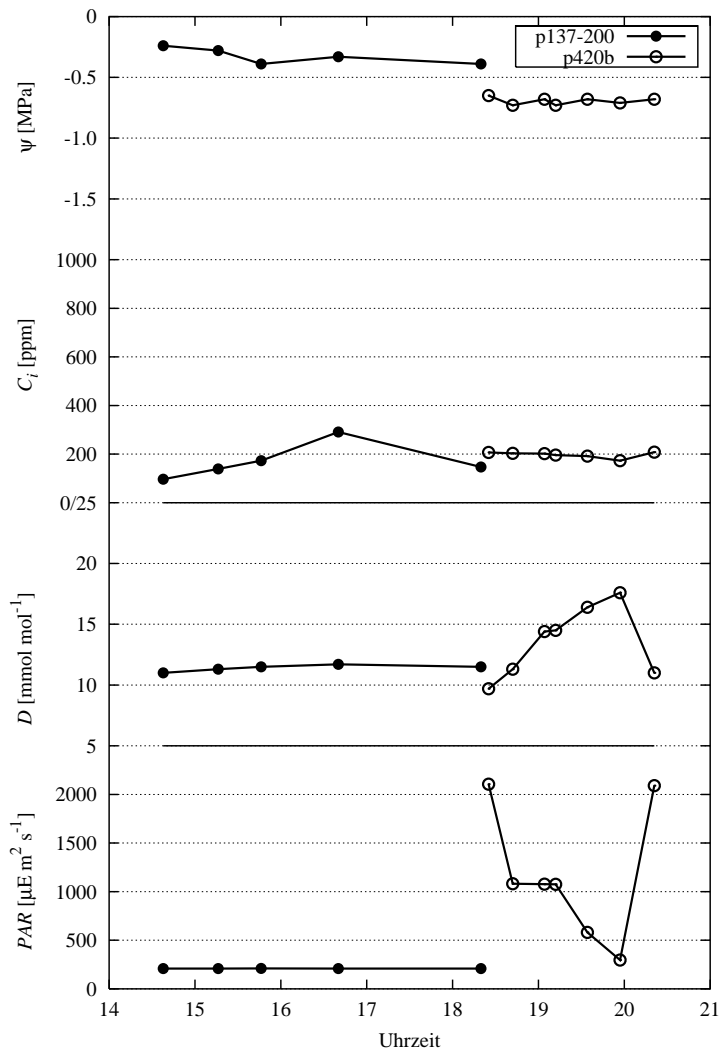


Abbildung 5.5: Berechneter Tagesverlauf des wurzelnahen Bodenwasserpotentials ψ_r in den Meßreihen **p137** und **p420b**. ψ_r bleibt in beiden Fällen annähernd konstant. Das überrascht nicht, da ich für die Referenz-Parameterisierung Meßreihen mit wenig Tagesgang der Leitfähigkeit unter Normalbedingungen ausgewählt habe.

Die Reihe **p137** wurde einen Tag nach den **p136**-Reihen im September 1996 gemessen. An diesem Tag herrschte ständiger Nieselregen bei 17 °C und mäßigem Wind. Durch die sehr hohe Luftfeuchte ist anzunehmen, daß der Baum sehr wenig transpierte. Das paßt zu dem wenig negativen Wert von ψ_r .

Die Meßreihe **420b** wurde im August 1998 gegen Abend aufgenommen. Der zweijährige Baum wurde kräftig bewässert und stand während der Messung komplett unter einem weißen Partyzelt, das die *PAR* laut Sensor um 75 % verminderte. Auch hier herrschten wohl keine starken Transpirationsbedingungen.

Was die Werte von ψ_r angeht, weise ich darauf hin, daß dieses berechnete ψ_r keinen festen Anhaltspunkt hat. Es ist in Relation zur Pumpenstärke h_p^0 zu sehen: wählt man eine höhere Pumpenstärke, so steigt die Leitfähigkeit – um das im Modell zu kompensieren, muß ψ_r negativer gewählt werden. Man bedenke außerdem, daß dieses ψ_r sämtliche Meßfehler und Störungen enthält: eine gewisse Schwankungsbreite muß man ψ_r zugestehen, bevor man auf veränderte Wasserverhältnisse an den Wurzeln schließt.

5.1.4 Anwendung auf andere Meßreihen

Das Modell wird nun in der Referenz-Parameterisierung auf weitere Meßreihen an *Q. ilex* angewendet. Die Reihen p419 und p420, gemessen an demselben Individuum wie p420b, zeigen auch keinen Tagesgang und lassen sich vom Modell sehr gut reproduzieren (Abb. 5.6).

Wesentlich interessanter sind Meßreihen an Steineichen von fremden Standorten. In unserer ersten Meßkampagne im August 1994 haben wir am Steilhang des Westufers des Gardasees an einer Steineiche gemessen (p041). Die letzten Niederschläge lagen nach Auskunft der Einwohner von Muslone nur Tage zurück. Die Messung verlief – abgesehen von einem kurzzeitigen Ausfall des Stromgenerators – problemlos und ließ sich einwandfrei auswerten. Dagegen hatten wir mit der Auswertung für *Olea europaea* und *Laurus nobilis* wegen sehr niedrigen Leitfähigkeiten die oben angesprochenen Probleme, C_i vernünftig zu bestimmen.

Im Juli und September 1996 führten wir Messungen im Freigelände des Palmengartens in Frankfurt durch. Wir interessierten uns vor allem für Arten aus den kalifornischen und ostasiatischen Hartlaubwäldern, aber die C_i -Problematik tauchte wieder auf. Um verschiedene Hypothesen zu testen, nahmen wir dort auch Vergleichsmessungen an *Q. ilex* vor (p124).

Beide Meßreihen zeigten von Mal zu Mal sinkende Leitfähigkeiten, wenn im Meßablauf wieder die normale CO_2 -Konzentration angeboten wurde. Es handelt sich um den sogenannten „Tagesgang“ der Leitfähigkeit unter konstanten Bedingungen für das Blatt, der bereits in den Abschnitten 2.3.3 und 3.1.7 beschrieben wurde. Das optimale Wasserpotential ψ_r für jede der Reihen, $\psi_r = -0.95$ MPa für p041 und -1.25 MPa für p124, minimiert die mittlere Abweichung des Modellergebnisses von den Meßdaten, kann aber diesen Tagesgang nicht erklären. Trägt man Modell- und Meßdaten gegeneinander auf, kommen die Punkte symmetrisch um die 1:1-Linie zu liegen (zu sehen in der jeweils rechts oben eingesetzten Abbildung in 5.7 oben).

Wird jeder Datenpunkt über ψ_r an die Messung angeglichen, erhält man einen vorwiegend fallenden Tagesverlauf, der im unteren Teil der Abbildung 5.7 dargestellt ist.

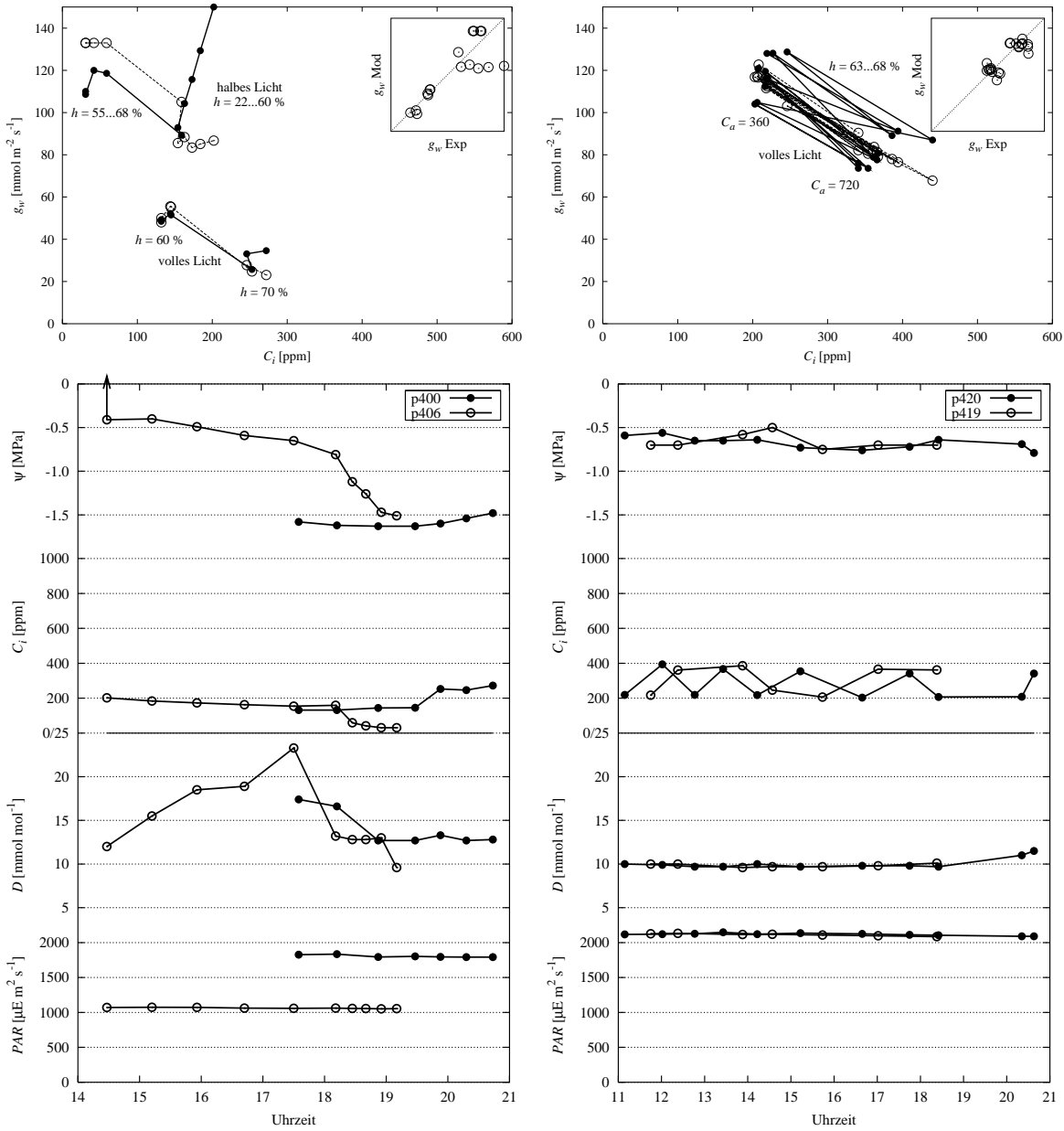


Abbildung 5.6: Vergleichsdaten für *Q. ilex* nach Anpassung von ψ_r (oben) sowie der berechnete Tagesverlauf. Links: Messreihen p400 und p406 im Garten im Juli 1998. Der sehr trockene Boden bei p400 wurde in den folgenden Tagen regelmäßig bewässert. p406 zeigt schon höhere Leitfähigkeitswerte (und folgerichtig weniger negatives ψ_r). Rechts: Messreihen p419 und p420 im Garten im August 1998. Hier wurden nur zwei CO_2 -Konzentrationen angeboten und immer wieder gewechselt. Es tritt kein nennenswerter Tagesgang auf. (Bei p419 schwankt ψ_r etwas stärker. Es waren nacheinander mehrere Blätter eingespannt, so daß die Streuung auf kleinen individuellen Unterschieden beruhen könnte.)

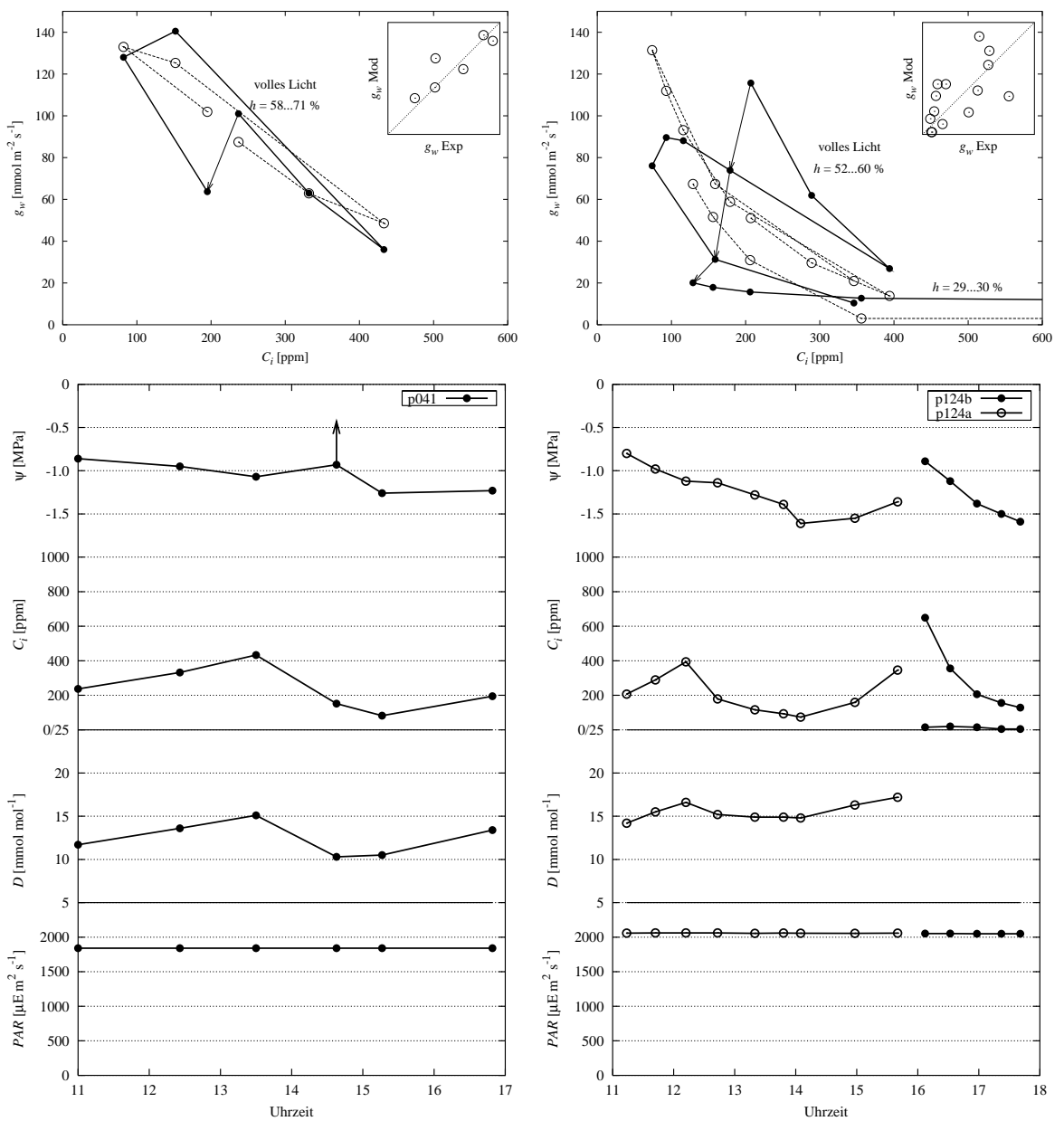


Abbildung 5.7: Vergleichsdaten für *Q. ilex* nach Anpassung von ψ_r (oben) sowie der berechnete Tagesverlauf. Links: Meßreihe p041 am Gardasee im August mit einem mittleren $\psi_r = -0.95$ MPa. Der Pfeil nach oben bedeutet, daß auch jeder positivere Wert von ψ_r im Modell zur richtigen (weil maximalen) Leitfähigkeit führen würde. Zu Reihe p041 steht keine Wetterinformation zur Verfügung. Rechts: Meßreihe p124 im Palmengarten im September mit $\psi_r = -1.25$ MPa. Hier tritt ein starker Tagesgang auf. Der Baum stand ab 13:30 Uhr im Schatten einer großen Kastanie.

Alle folgenden Ergebnisse der Messungen, der Parameterisierung und der Bestimmung des Wasserpotentialverlaufs werden nur noch knapp beschrieben.

5.2 Ergebnisse für *Quercus myrsinifolia*

Das Verhalten von *Quercus myrsinifolia* in CO₂-Reihen erinnert stark an *Q. ilex*. Die Reaktion ist ausgeprägt und rasch.

Korrekturen an Meßreihen. p122 und p123c mußten mit Verfahren I korrigiert werden: das Wassersignal wurde um 50 ppm erhöht, weil der Austausch aufgrund der hohen Luftfeuchte sehr klein war. Bei p123a und p123b war die Luft trockener (und das Signal damit größer). Sie blieben unkorrigiert.

Die Messungen an *Quercus myrsinifolia* im Juli – die ersten im Jahr 1996 – sind durch eine verstellte CO₂-Absolutkalibrierung am Binos 100 stark verzerrt, wie wir bei der nächsten Eichung mit Prüfgasen feststellen mußten. Diese Abweichung betrifft die Absolutkonzentration und den davon abhängigen Korrekturfaktor für den gemessenen CO₂-Austausch, aber nicht den restlichen Datensatz. Die Septembermessungen sind dagegen korrekt. Unter der Annahme, daß sich der Kompensationspunkt der Bruttphotosynthese (berechnet aus CO₂-Austausch zzgl. separat gemessener Respiration) bei einem Individuum nicht wesentlich geändert hat, konnten wir einen Offset von 100 ppm bestimmen. Wir haben versuchsweise den Wert *CO₂abs* entsprechend verschoben und auf Anheb eine gute Übereinstimmung der *A(C_i)*-Kurven erzielt. Das spricht dafür, daß die Steigungskomponente der Absolutkalibrierung wenig betroffen war. Einige korrigierte Juli-Ergebnisse werden hier gezeigt, sind aber mit Vorsicht zu betrachten.

Referenz-Parameterisierung. Die September-Meßreihen p122 und p123 zeigen wenig Tagesgang und dienen daher als Referenz.

Die Parameterisierung für *Q. ilex* wurde nur an das höhere *g_{max}* von 190 mmol m⁻² s⁻¹ angepaßt und die Pumpenstärke leicht gesenkt (Tab. 5.1). Das Modell liefert schon ein brauchbares Ergebnis, da kaum Tagesgang vorhanden ist (Abb. 5.8).

Die Juli-Messungen p100 und p101 dienen zum Vergleich. Die Transpiration war insgesamt stärker, so daß die Reihen unkorrigiert bleiben konnten (bis auf die Gesamtverschiebung von *co2abs*). Die Messungen zeigen einen stärkeren Tagesgang. Die Modellergebnisse und der berechnete Verlauf von ψ_r wird in Abb. 5.9 gezeigt.

Reihe	p100	p101	p122	p123
ψ_r / MPa	-1.0	-1.0	-1.2	-1.0

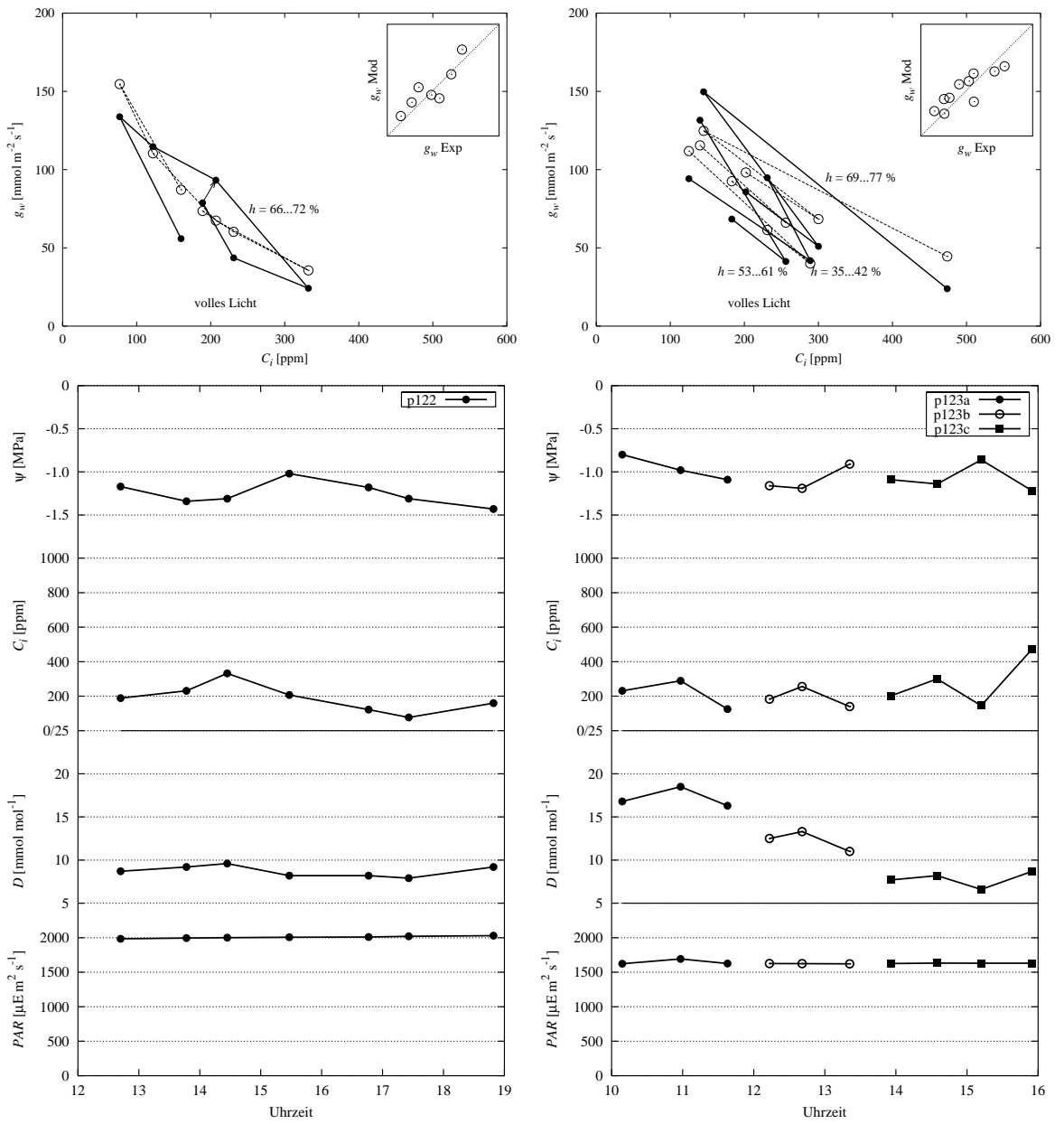


Abbildung 5.8: Vergleichsdaten für *Q. myrsinifolia*, gemessen an zwei aufeinanderfolgenden Tagen im September 1996. Der Baum lag ab 12:30 im Schatten der großen Kastanie.
 Links: Meßreihe p122 ist eine komplette CO₂-Serie, für die $\psi_r = -1.2$ MPa gesetzt wurde. Das Wetter war windig bei 19 °C.
 Rechts: Meßreihe p123 mit drei Feuchtestufen. Der Tag war zunächst kühl (20 °C) und windstill, nachmittags ab 14:30 Uhr stieg die Lufttemperatur auf 23 °C. $\psi_r = -1.0$ MPa.

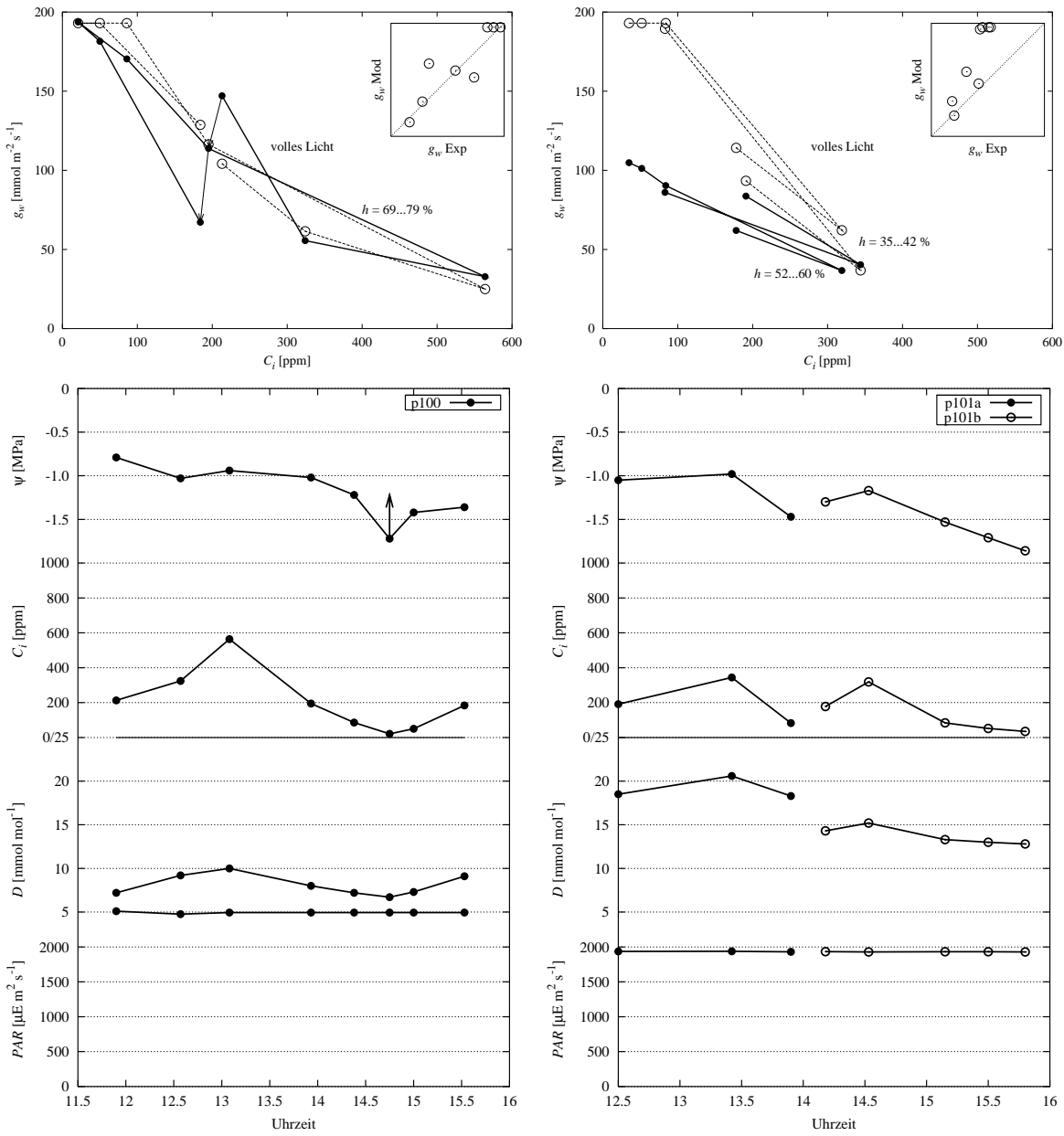


Abbildung 5.9: Vergleichsdaten für *Q. myrsinifolia*, gemessen an zwei aufeinanderfolgenden Tagen im Juli 1996. Links: Die Meßreihe p100 ist eine komplette CO₂-Serie bei hoher Luftfeuchte. Die Meßdaten zeigen einen deutlichen Tagesgang bei Normkonzentration. Entsprechend fällt in der unteren Abbildung das berechnete ψ_r kontinuierlich ab (der Pfeil nach oben bedeutet wieder, daß auch jeder positivere Wert möglich ist). Der Tag war wechselnd bewölkt bei Temperaturen um 25 °C.

Rechts: Meßreihe p101 mit zwei verschiedenen Luftfeuchten. Trotz höherer Feuchte stellen sich beim zweiten Teil der Messung niedrigere Leitfähigkeiten ein (im Gegensatz zum Modell, das hohe Werte erwartet): ein Indiz, daß auch hier ein starker Tagesgang auftritt, auch wenn es nicht direkt an wiederkehrenden Normbedingungen überprüfbar ist.

5.3 Ergebnisse für *Betula tortuosa* und *Betula nana*

Die Messungen an beiden Birkenarten zeichnen sich durch eine eher geringe C_i -Reaktion und lange Wartezeiten auf Steady-State-Werte aus. Die Leitfähigkeit ist schon bei geringem Lichtangebot gesättigt. Durch das von *Q. ilex* stark verschiedene Verhalten ist *B. tortuosa* besonders geeignet, um die Artabhängigkeit der Parameter festzustellen. Alle Meßreihen (Tab. 4.3) sind unkorrigiert brauchbar.

Referenz-Parameterisierung. Als Referenz für *B. tortuosa* dienen p108 bei vollem und p109 bei reduziertem Licht, da kaum Tagesgang auftritt. Nach der Parameterisierung wird das Modell auf p106 und p107 (volles Licht, verschiedene Luftfeuchten) angewendet.

Für *B. tortuosa* habe ich aus der Gesamtheit der Messungen g_{max} zu $280 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bestimmt. Den relativ feuchten Bodenverhältnissen entsprechend begann ich mit dem Standardwert $\psi_r = -0.5 \text{ MPa}$.

In der Grund-Parameterisierung fällt der Unterschied zwischen den Lichtvarianten zu groß aus, und die CO_2 -Reaktion ist zu stark. Darum habe ich die artspezifischen Werte für $K_{m,PAR}$ und K_{m,C_i} niedriger gesetzt. Nach der erforderlichen Anpassung der Pumpenstärke wurde ψ_r für jede Reihe optimiert (siehe Tabelle unten). Damit führt der Parametersatz zu dem Modellverhalten in Abb. 5.10 (links oben).

Reihe	p106b	p107	p108	p109	p110	p111
ψ_r / MPa	-0.3	-0.5	-0.6	-0.3	-0.4	-0.4

Bestimmung des Wasserpotentialverlaufs. Die inverse Modellierung führt zu einem Verlauf für ψ_r , der jeweils leicht fallend ist, bis schließlich spät abends (p108) bzw. nach dem Aufzug von dichter Bewölkung mittags (p109) ein Anstieg folgt (Abb. 5.10, links unten).

Anwendung auf andere Meßreihen. Das Modell liefert für die Reihen p106b und p107 erwartungsgemäß ein mittleres Verhalten, das durch Optimierung im Tagesgang der Meßdaten zentriert werden kann (Abb. 5.10, rechts oben). Der Verlauf des Wasserpotentials ist durchgängig fallend (Abb. unten). Allerdings erzwingt die hohe Leitfähigkeit bei p106b beinahe positive Werte für ψ_r (wobei ich daran erinnere, daß ψ_r aufgrund der willkürlichen Pumpenstärke k_o^0 und des Literaturwertes für k_ψ als relatives Maß anzusehen ist).

Modifikationen für *Betula nana*. Die Zwergbirke *Betula nana* reagiert noch langsamer und noch weniger auf CO_2 . Wir fanden fast keinen Unterschied zwischen den Beleuchtungsvarianten p110 und p111. K_{m,C_i} und $K_{m,PAR}$ wurden nochmals verringert und g_{max} auf $190 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ gesetzt. Das optimale Wasserpotential liegt bei $\psi_r = -0.4 \text{ MPa}$. Der berechnete Tagesgang von ψ_r ist flach (Abb. 5.11).

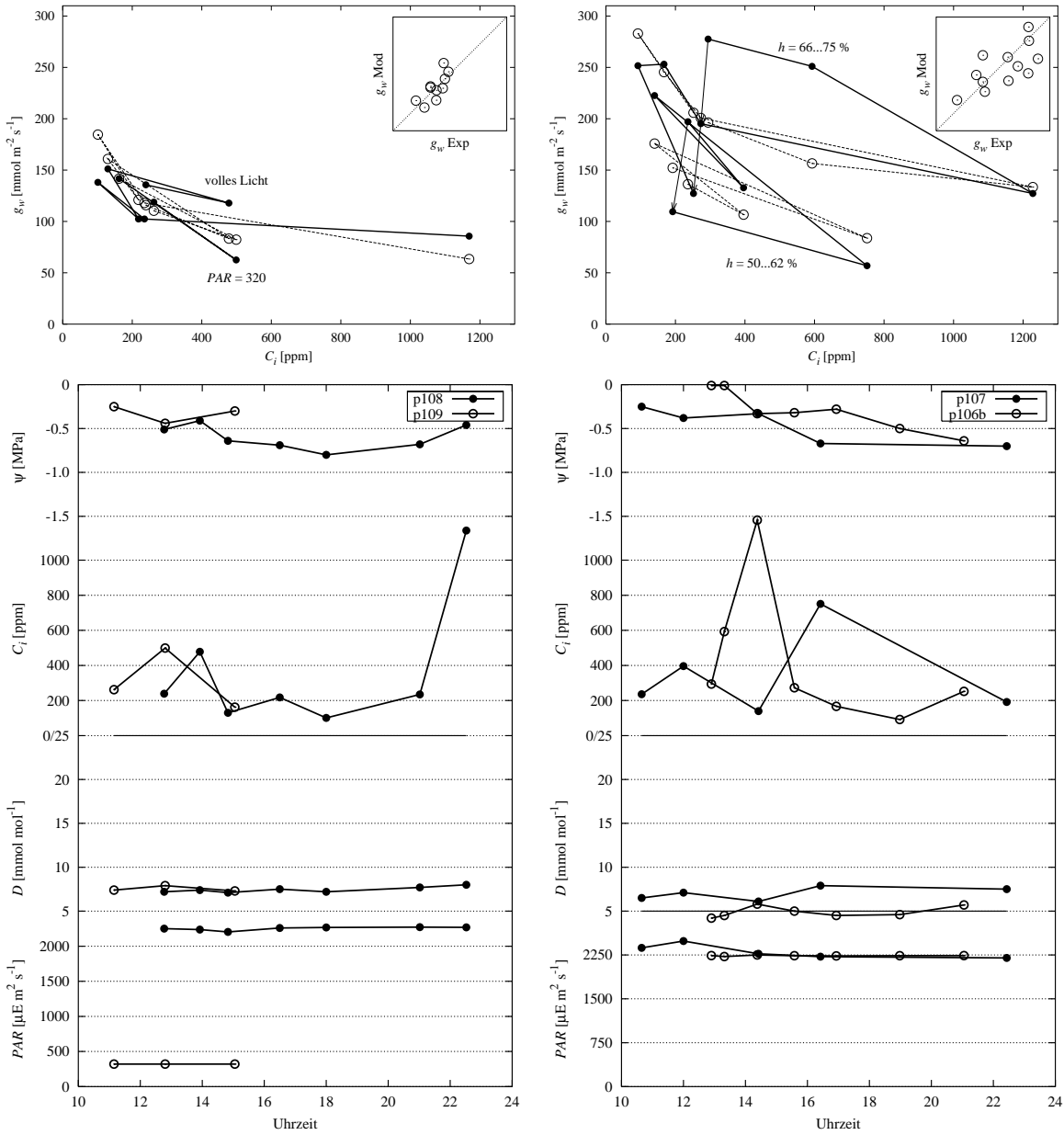


Abbildung 5.10: Referenz- und Vergleichsdaten für *B. tortuosa* nach Anpassung von ψ_r (oben) sowie der berechnete Tagesverlauf. Links: Die Messreihen p108 und p109 dienen wegen des kleinen Tagesganges als Referenz. Das Wetter: bei p108 wolkig, ab 13:30 Uhr Nieselregen; bei p109 zunächst heiter, ab 12 Uhr bedeckt. Es blieb trocken. Die Lufttemperatur lag bei knapp 15 °C. Rechts: Die Messreihen p106b und p107 wurden bei zwei verschiedenen Luftfeuchten aufgenommen. Beide zeigen einen Tagesgang (oben, Pfeile). Die Messstage waren sonnig bei 13 bis 15 °C. – Der letzte Wert von p107 wurde nach einer längeren Respirationsmessung mit z. T. recht hohen Blattemperatur in der Dämmerung gemessen.

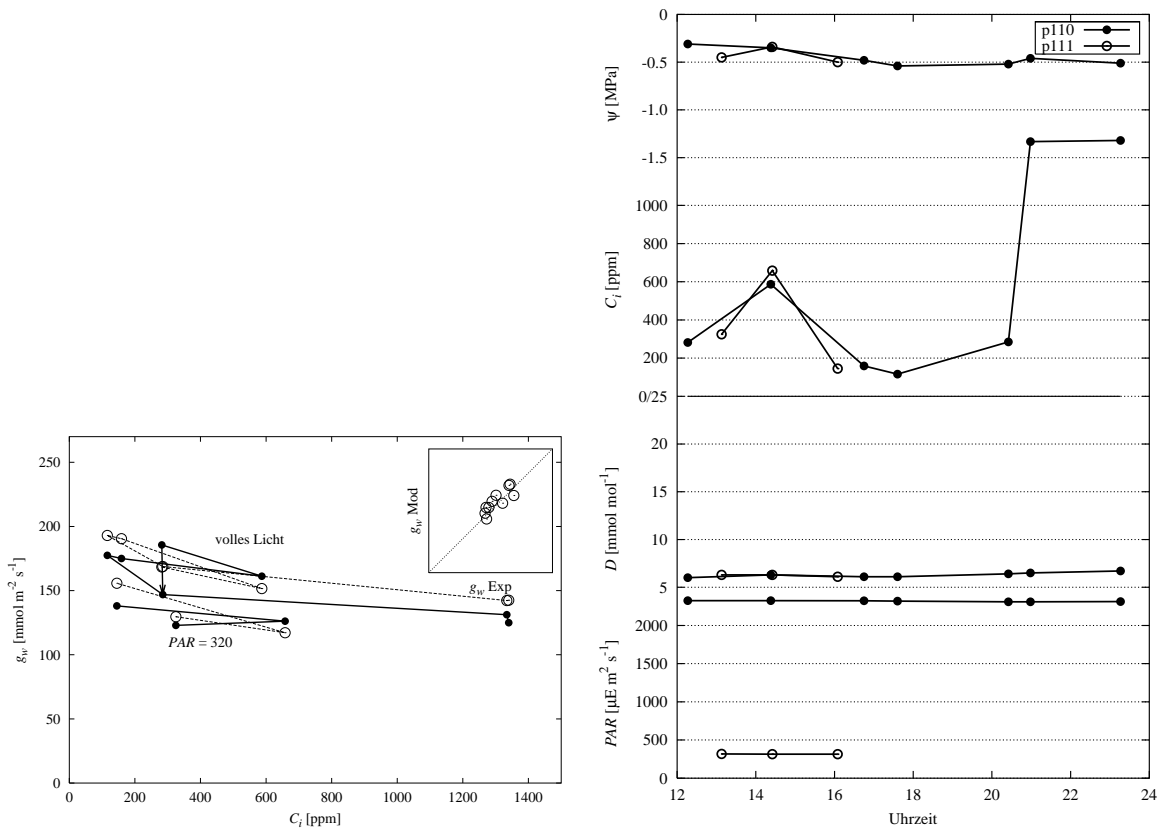


Abbildung 5.11: Referenzdaten für *B. nana* nach Anpassung von ψ_r (oben) sowie der berechnete Tagesverlauf. Die Meßreihen p110 und p111 gehören zu verschiedenen Lichtstärken. Die Leitfähigkeit unterscheidet sich aber kaum. Die hohe CO_2 -Konzentration am Ende der Reihe p110 führt selbst nach über zwei Stunden nicht zu einer deutlichen Reaktion. Das Wetter: bei p110 wolkig, windig und regnerisch bei 9 bis 12 °C. Der Strauch war mit dem Partyzelt abgedeckt. Bei p111 war das Wetter weiterhin windig, aber mit 13 °C etwas wärmer.

5.4 Ergebnisse für *Quercus robur*

Q. robur reagiert vergleichbar stark auf C_i wie die immergrünen Eichenarten. Die Meßreihen (Tab. 4.4) sind unkorrigiert brauchbar.

Referenz-Parameterisierung. Viele der Reihen weisen das Phänomen auf, daß der erste Datensatz bei $C_a = 360$ ppm eine viel höhere Leitfähigkeit hat als die späteren Datensätze. Da wir die Feuchtevarianten für die Parameterisierung brauchen, müssen wir in Kauf nehmen, daß hier eine Art Tagesgang vorliegt, den wir eigentlich bei der Auswahl der Meßreihen vermeiden wollten. Ich habe mich für die Reihen p114 und p115 als Referenz entschieden.

Die maximale Leitfähigkeit wird von den jeweils ersten Messungen bei 360 ppm vorgegeben und beträgt $g_{max} = 220 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Mit der gleichen CO_2 -Intensität, aber reduzierter Lichtempfindlichkeit wie *Q. ilex* ist eine befriedigende Parameterisierung gefunden. Da aber bei p114 die morgens gemessene trockene Variante eine höhere Leitfähigkeit hat als die feuchte Variante nachmittags, muß im Modell ψ_r nachmittags erheblich niedriger liegen. Bei p115 läßt sich dagegen kein Unterschied feststellen.

Reihe	p114a	p114b	p115a	p115b
ψ_r / MPa	-0.95	-1.2	-0.75	-0.7

Bestimmung des Wasserpotentialverlaufs. Der große Unterschied von ψ_r bei den beiden Varianten von p114 löst sich bei der individuellen Optimierung von ψ_r auf in eine plausible, gleichmäßige Abnahme des wurzelnahen Potentials (Abb. 5.12, links unten).

Die Messung p115a liefert bei reduziertem Licht zunächst zwei niedrige Leitfähigkeiten. Erst bei $C_a = 200$ ppm gehen die Stomata weit auf, als wäre plötzlich eine Reizschwelle überschritten worden. Dieses Verhalten äußert sich in einem Peak von ψ_r (Abb. 5.12, rechts unten). Interessant ist, daß p115 die einzige Meßreihe ist, bei der der erste Datenpunkt nicht erheblich höher als der Rest liegt (und die einzige Reihe bei reduziertem Licht), und daß der letzte Datenpunkt bei hoher Feuchte die Leitfähigkeit fast unverändert läßt.

Anwendung auf andere Meßreihen. Die zu den Reihen p404 und p405 gehörende Eiche war ab etwa 15 Uhr der Sonne voll ausgesetzt. Bei p404 beginnt zu dieser Zeit eine deutliche Abnahme von ψ_r . p405 ist an dieser Stelle durch eine Lichtserie unterbrochen. Nach dem dunkelsten Wert der Lichtserie wird am frühen Abend wieder volles Licht angeboten, und die Stomata öffnen wieder weit, was sich hier durch erneut hohes ψ_r ausdrückt (Abb. 5.13 links).

Zu Beginn der Reihe p405 haben wir die Leitfähigkeit bei $C_a = 360$ ppm etwas länger beobachtet. Der anfänglich hohe Wert geht im Laufe einer Stunde um über 30 % zurück.

Ein Jahr später fanden die Messungen Ende Juli im botanischen Garten statt. Hier zeigt sich das Phänomen der hohen ersten Werte besonders extrem (Reihen p431 und p432, Abb. 5.13 rechts).

Die reihenspezifischen Werte für ψ_r sind

Reihe	p404	p405a	p431	p432
ψ_r / MPa	-0.9	-0.8	-1.2	-1.3

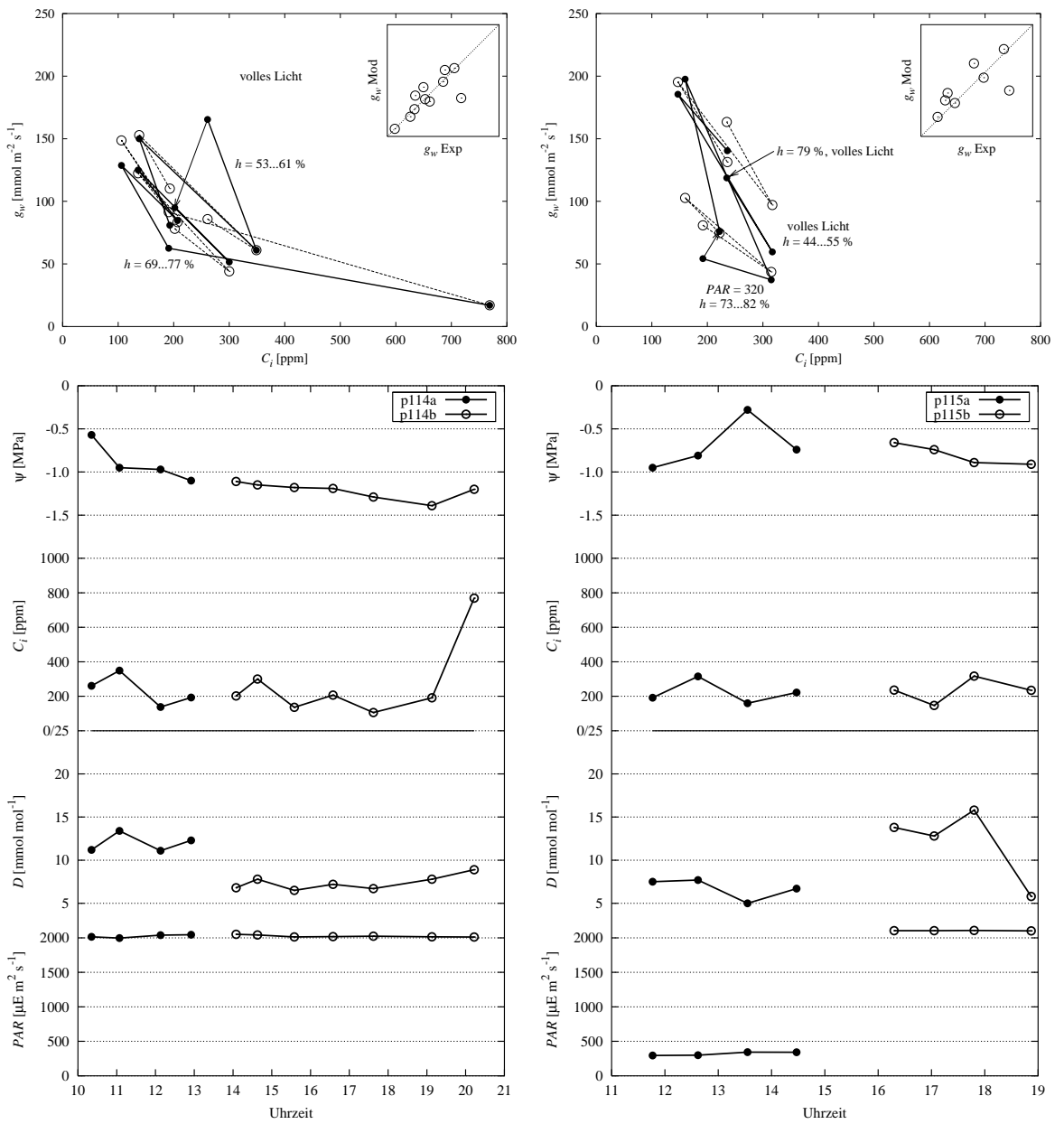


Abbildung 5.12: Referenzdaten für *Q. robur* nach Anpassung von ψ_r (oben) sowie der berechnete Tagesverlauf. Links: p114a und p114b bei vollem Licht und zwei Feuchtstufen. Rechts: p115a bei reduziertem Licht und hoher Luftfeuchte sowie p115b bei vollem Licht und niedriger Luftfeuchte. Zum Schluß noch ein Wert bei hoher Luftfeuchte, was aber die Leitfähigkeit nicht wieder steigert. Das Wetter: Temperaturen um 27 °C bei klarem Himmel im Spätsommer.

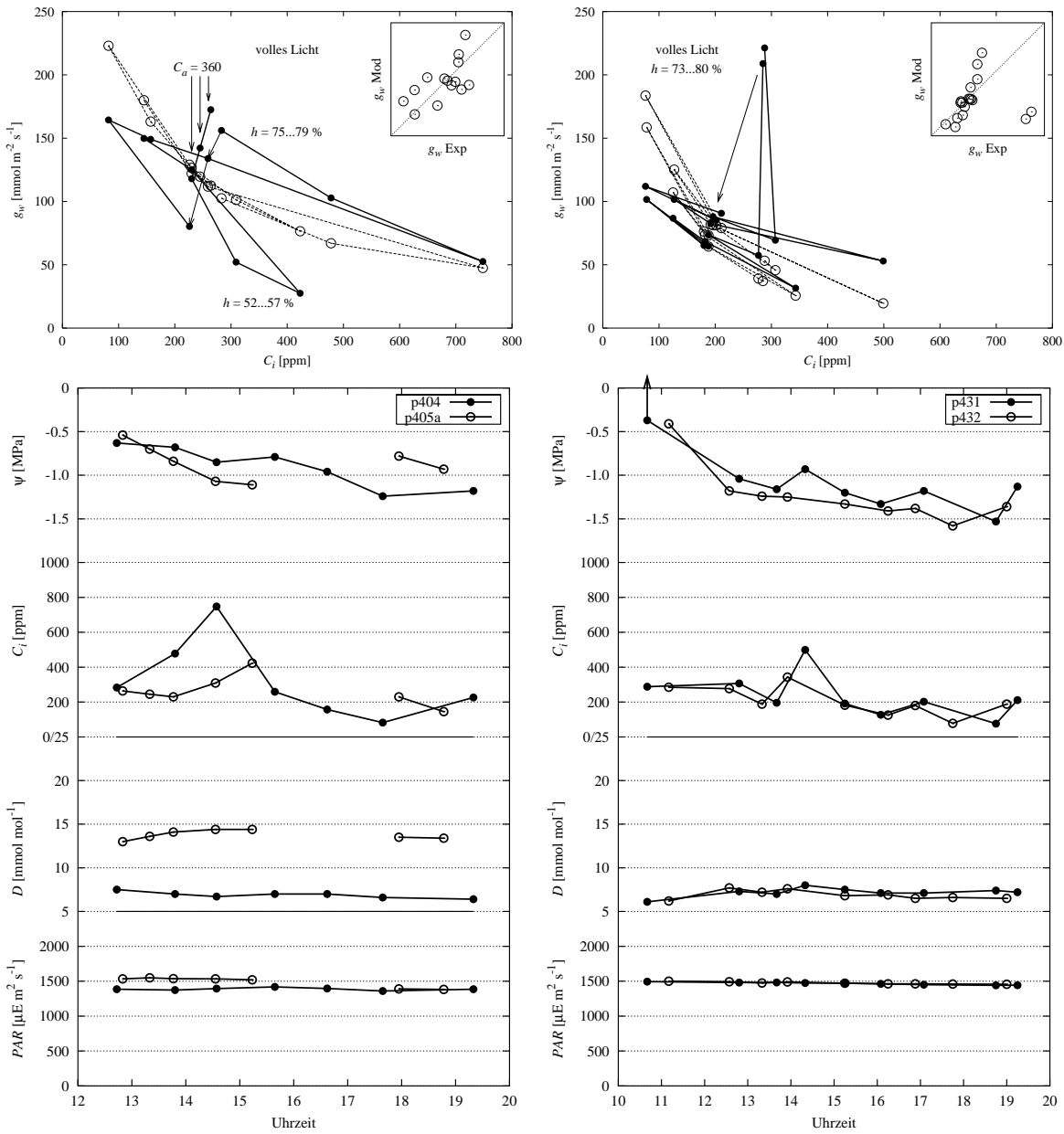


Abbildung 5.13: Vergleichsdaten für *Q. robur* nach Anpassung von ψ_r (oben) sowie der berechnete Tagesverlauf. Links: p404 und p405a (Juli 1998). Ab etwa 15 Uhr wird der Waldrand von der Sonne beschienen. Bei p405a wird die Meßreihe von 15 bis 17 Uhr durch eine Lichtserie unterbrochen. Nach dem schwachen Licht kurz vor 17 Uhr öffnen die Stomata unter vollem Licht wieder mehr als zuvor. Rechts: p431 und p432 (Sommer 1999) bei sonnigem Wetter um 25 °C. In beiden Fällen ist die Leitfähigkeit zu Anfang sehr hoch, sinkt aber innerhalb von zwei Stunden auf Werte ab, die im Laufe des Tages annähernd wieder erreicht werden.

5.5 Ergebnisse für *Fagus sylvatica*

Die Buchenmessungen (Tab. 4.5) bieten das uneinheitlichste Bild aller Meßdaten. Mal scheint die CO₂-Reaktion sehr stark, mal ist sie schwach. Die Reihe p117b wurde bei reduziertem Licht gemessen, p119 bei halbiertem Lichtintensität. Alle anderen Meßreihen gehören zu vollem Licht. Es gibt einige Luftfeuchte-Varianten.

Referenz-Parameterisierung. Wie bei der Stieleiche dienen die 1996er-Messungen, hier p117, p119 und p121, als Referenz.

Die maximale Leitfähigkeit der einzelnen Reihen ist unterschiedlich. Für die Parameterisierung zählt wie immer der höchste Wert, $g_{max} = 90 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Die Lichtreaktion ist stärker als bei *Q. robur*, die CO₂-Reaktion entspricht eher der Grund-Parameterisierung. Das wurzelnahe Bodenwasserpotential wird auf den mittleren Wert $\psi_r = -1.0 \text{ MPa}$ gesetzt. Bis auf die angepaßte Pumpenstärke sind die restlichen Parameter identisch mit *Q. robur*.

Die anschließende reihenspezifische Anpassung von ψ_r zeigte, daß gar keine Änderung mehr nötig war, es ist

Reihe	p117a	p117b	p119b	p121
ψ_r / MPa	-1.0	-1.0	-1.0	-1.0

Bestimmung des Wasserpotentialverlaufs und Vergleichsdaten. Bei den Buchen-Meßreihen wirkt der Verlauf von ψ_r völlig unsinnig. Es gibt keine einheitliche Tendenz und keine Zusammenhänge mit dem Wettergeschehen. Das gilt auch für die Vergleichsreihen. Deren reihenspezifischen Werte für ψ_r sind

Reihe	p402	p403a	p403b	p403c	p413	p418	p429	p430
ψ_r / MPa	-0.8	-0.9	-0.9	-0.7	-1.2	-1.2	-0.7	-1.2

Die Meßdaten und Tagesverläufe von ψ_r finden sich in den Abb. 5.14 bis 5.16.

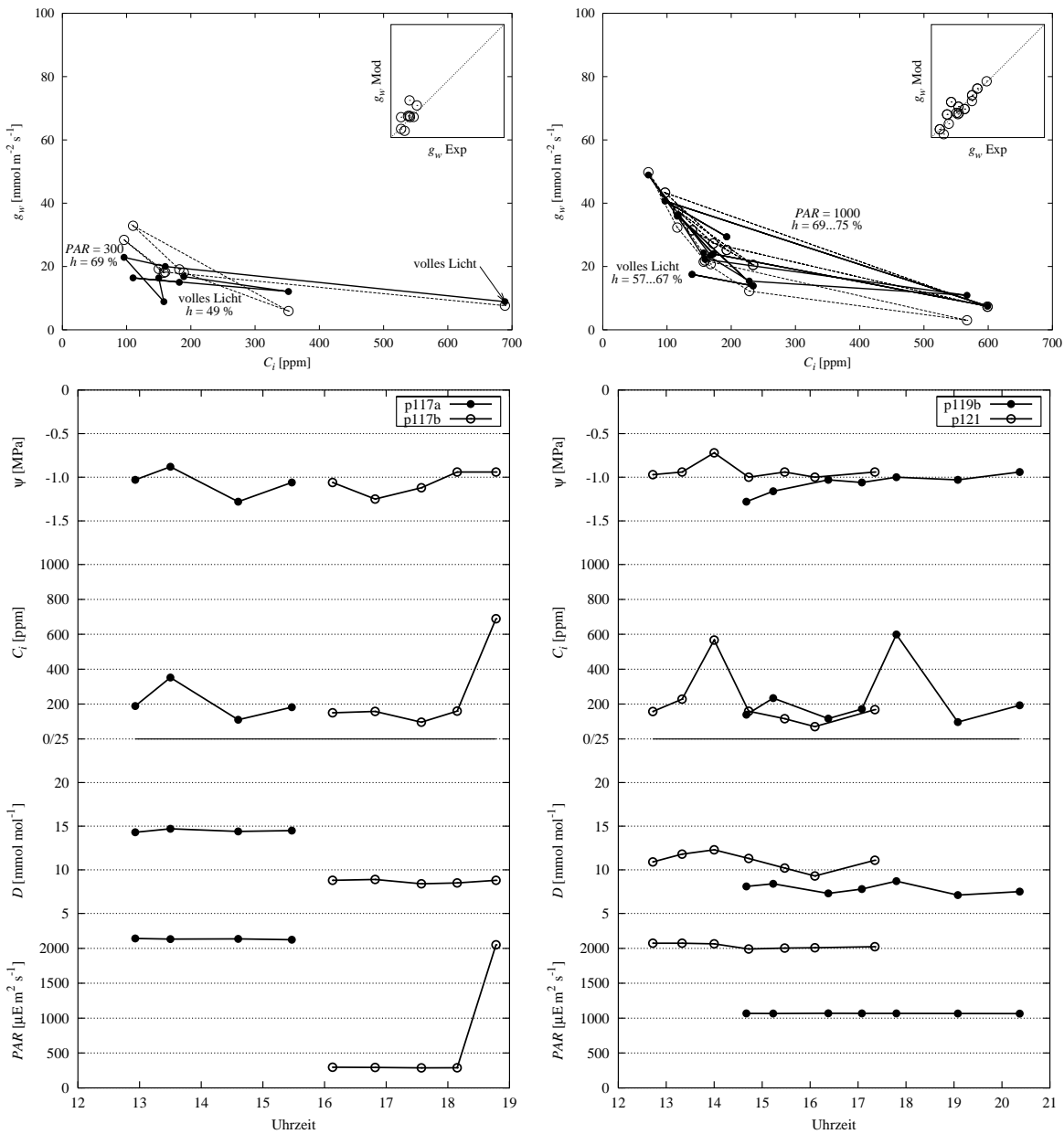


Abbildung 5.14: Referenzdaten für *F. sylvatica* nach Anpassung von ψ_r (oben) sowie der berechnete Tagesverlauf. Links: Die Meßreihe p117 mit einer trockenen Variante bei vollem Licht und einer feuchten Variante bei $300 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Lufttemperatur um 22°C , Küvettentemperatur 23°C .

Rechts: die Reihen p119 und p121. p119 wurde einen Tag nach p117 bei bewölktem Himmel und 21°C gemessen. Die Messung von p121 war eine Woche später (Ende August), das Wetter mit 16°C bereits erheblich kühler. Entsprechend mußte auch die Küvettentemperatur auf 16°C gesenkt werden.

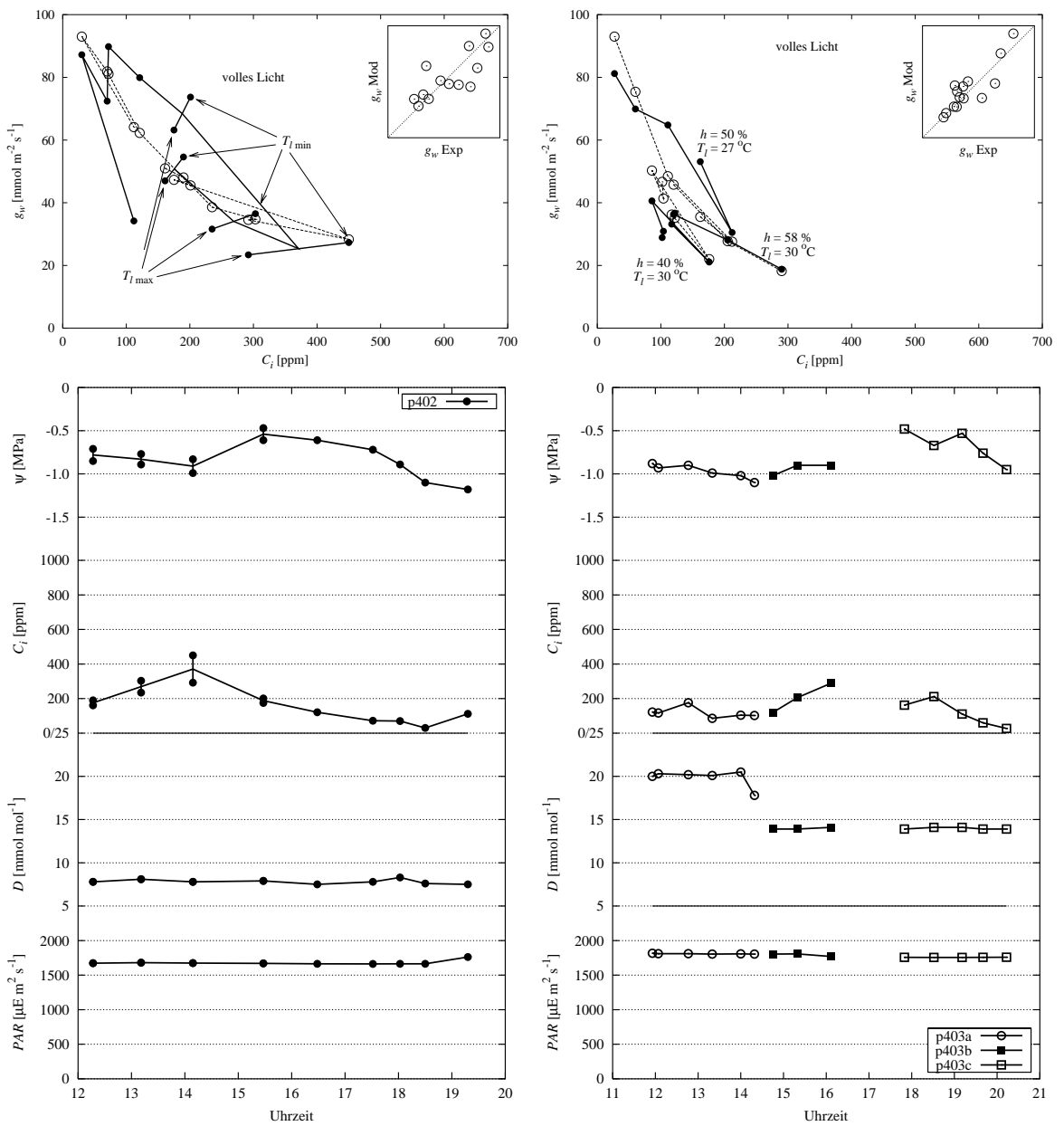


Abbildung 5.15: Vergleichsdaten für *F. sylvatica* nach Anpassung von ψ_r (oben) sowie der berechnete Tagesverlauf. Links: p402 mit mehreren Blatttemperaturmessungen für die ersten vier Meßwerte. Dargestellt sind nur die Extreme (wobei der kleinste Wert für T_{leaf} den größten/positivsten Werten für g_w , C_i und ψ_r entspricht). Das Wetter ist zuerst wolkig, ab 14 Uhr dann bedeckt. Bei leichtem Wind liegen die Temperaturen um 24°C . Die Küvettentemperatur beträgt 26°C .

Rechts: die dreigeteilte Reihe p403 mit 40 und 58% r. F. Der Tag beginnt mit Schleierwolken, ist mittags bereits bedeckt und geht ab 15 Uhr in Nieselregen mit Windböen über. Erst gegen 18 Uhr ist es wieder trocken. Von anfangs 25°C fällt die Temperatur beim Regen auf 18°C , so daß wir die Küvettentemperatur auf 23°C abgesenkt haben.

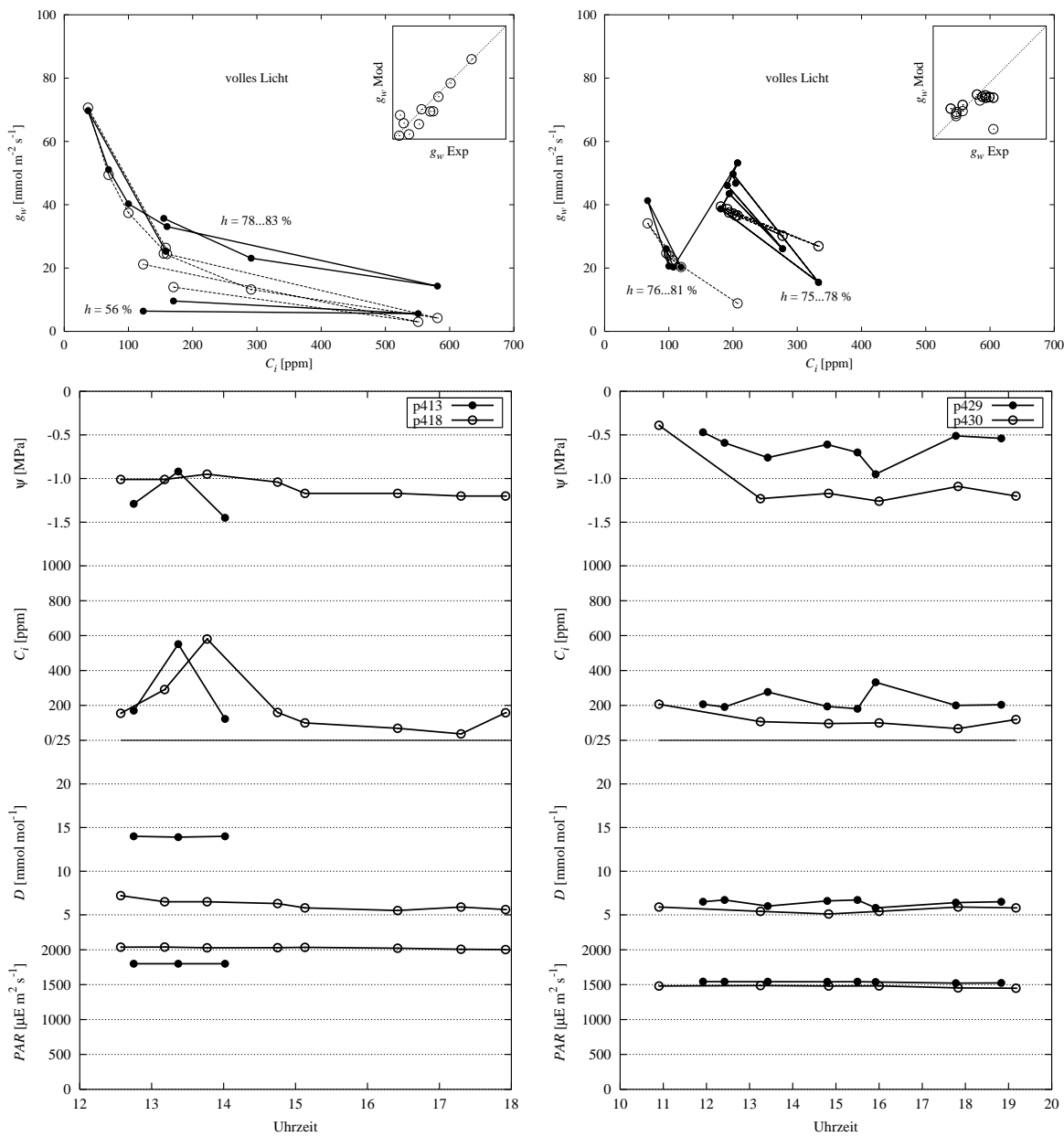


Abbildung 5.16: Vergleichsdaten für *F. sylvatica* nach Anpassung von ψ_r (oben) sowie der berechnete Tagesverlauf. Links: Die Messreihen **p413** (trocken) und **p418** (feucht). Die Anpassung von ψ_r für **p413** liefert einen auffälligen Peak, der sich relativiert, sobald man sich die Werte der Leitfähigkeit ansieht und die Unsicherheit bei diesem kleinen Signal berücksichtigt. Für **p418** ist der Verlauf von ψ_r flach bis leicht fallend. Das Wetter: trocken, nicht allzu warm bei 23 bis 27 °C.

Rechts: die Reihen **p429** und **p430** mit jeweils recht hoher Anfangsleitfähigkeit. Das berechnete ψ_r bewegt sich für **p430** leicht fallend, aber bei **p429** komplementär zu C_i , was für sich genommen den Anschein erweckt, als sei die CO_2 -Reaktion zu schwach, so daß vermeintliche Bodentrockenheit nachhelfen muß. Das Wetter: sonnig mit Höchstwerten um 25 °C. Die Sonne fällt ab 12 Uhr auf den gesamten Baum.

5.6 Ergebnisse für *Luehea divaricata*

Alle Meßreihen (Tab. 4.6) sind unkorrigiert verwendbar. Die Stomata reagieren sehr stark auf CO₂, stärker als die der Eichen. Dagegen spielt die Lichtintensität keine große Rolle.

Referenz-Parameterisierung. Die Meßreihen p064 (bei vollem Licht) und p065 ($PAR = 216 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) zeigen wenig Tagesgang und dienen als Referenz.

g_{max} beträgt $250 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Weil sich die unterschiedliche Lichtsituation fast nicht auf die Leitfähigkeit auswirkt, wird $K_{m,PAR}$ sehr klein.

Für die Luftfeuchtereaktion muß ich die Reihe p053 hinzunehmen, obwohl sie einen ausgeprägteren Tagesgang zeigt. Sie wurde bei trockener Luft gemessen, und ihr Leitfähigkeitsniveau liegt niedriger. Die minimale Leitfähigkeit ist nach Körner (1995) bei tropischen Bäumen höher als bei Bäumen aus temperierten Klimaten. Das läßt eine größere peristomatäre Leitfähigkeit g_p zu, die ich auf den doppelten Wert der Eichen setze, um einen Beitrag zur Absenkung der Leitfähigkeit bei p053 zu erhalten.

Bestimmung des Wasserpotentialverlaufs. Der optimale Wert für die Referenz-Meßreihen ist $\psi_r = -0.3 \text{ MPa}$. Der berechnete Tagesverlauf zeigt zwei Ausreißer und ist ansonsten ruhig (Abb. 5.17 links). Der erste Ausreißer ist die Niedrig- C_i -Messung bei p064, in der das Experiment keine Steigerung der Leitfähigkeit gegenüber dem nächsthöheren C_i zeigt, während das Modell weit öffnet. Beim zweiten Ausreißer, dem zweiten Meßwert in p065, liefert die Messung gleichzeitig wenig Leitfähigkeit und ein ungewöhnlich kleines C_i .

Reihe	p053	p064	p065	p067
ψ_r / MPa	-0.7	-0.3	-0.3	-0.4

Anwendung auf weitere Meßreihen. In den Reihen p053 und p067b ist der Tagesgang ausgeprägter. Bei p053 muß das Modell über ein negativeres ψ_r „heruntergeholt“ werden.¹⁾ Das berechnete Ausgleichs- ψ_r fällt leicht ab. Das Modell verhält sich bei p067b ganz anders und läßt ψ_r hin und her schwanken. Eine direkte Korrelation mit einer Eingangsgröße wird nicht deutlich. Das schwache Licht bei p067b von $58 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ wurde womöglich überlagert von Seitenlicht, das in die Küvette eindrang.

¹⁾Das Modell liefert aufgrund der um 5 K höheren Temperatur eine größere Pumpenaktivität und – trotz der verstärkten Luftfeuchtereaktion – eine höhere Leitfähigkeit. Dieser Unterschied besteht im Experiment offenbar nicht.

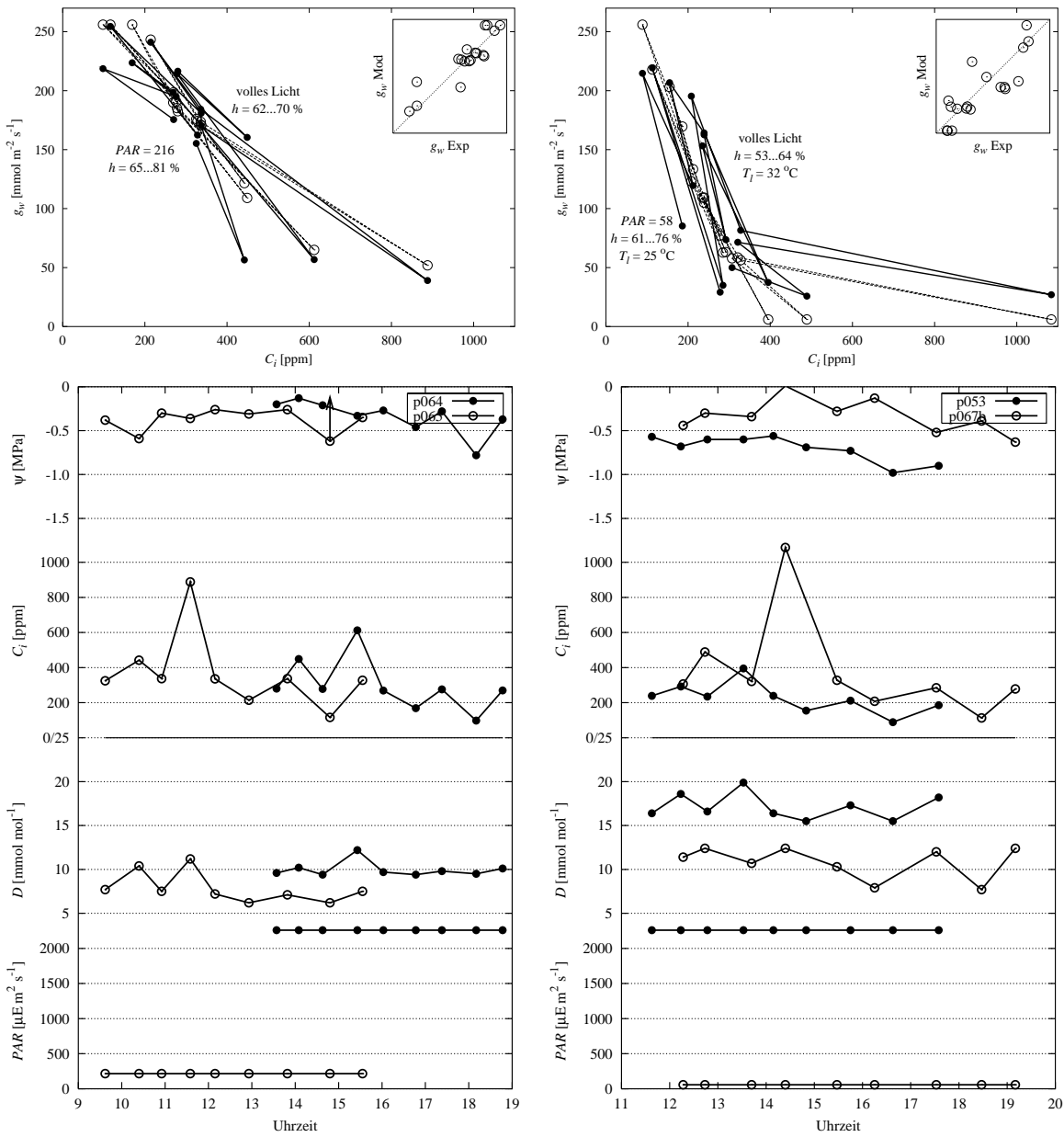


Abbildung 5.17: Referenz- und Vergleichsdaten für *L. divaricata* nach Anpassung von ψ , (oben) sowie der berechnete Tagesverlauf. Links: Die Meßreihen p064 und p065 dienen wegen des kleinen Tagesganges als Referenz. Das Wetter: p064 bewölkt 50 %, von 14:00 bis 15:30 25 %, dann stark zunehmend bis bedeckt. Windstill. p065 ab 10 Uhr über 70 % bewölkt, fast windstill. Die Küvettemperatur wurde passend zur Lufttemperatur auf 25 °C gesetzt.

Rechts: Die Meßreihen p053 und p067b wurden bei höherer Temperatur bzw. wenig Licht aufgenommen. Beide zeigen einen Tagesgang (Pfeile). Das Wetter: bei p053 sonnig mit nachmittags auffrischendem Wind, seit mehr als einer Woche kein Regen. p067b sonnig, Windstärke 3. Die Küvettemperatur betrug bei p053 30 °C, bei p067b 25 °C.

5.7 Ergebnisse für *Nectandra megapotemica*

Die Meßreihen sind unkorrigiert verwendbar. Das Stomataverhalten ähnelt dem Verhalten von *Luehea divaricata*.

Referenz-Parameterisierung. Die Reihen p068 und p069 dienen als Referenz. Ausgangspunkt für die Parameterisierung ist der Satz für *L. divaricata*.

Zuerst wurde $g_{max} = 270 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ gesetzt. Die CO_2 -Reaktion mußte etwas abgeschwächt werden. Die Lichtreaktion verhält sich wie bei *L. divaricata*, es gibt also kaum Unterschiede zwischen den Leitfähigkeiten bei vollem und schwachem Licht.

Bestimmung des Wasserpotentialverlaufs. Die optimalen Bodenwasserpotentiale ψ_r wurden pro Reihe wie folgt bestimmt:

Reihe	p062b	p068	p069
ψ_r / MPa	-0.8	-0.7	-0.8

Es gibt keinen Hinweis darauf, warum bei p068 andere, günstigere Bedingungen geherrscht haben sollten. Im Gegenteil, das Wetter war hier am sonnigsten und wärmsten. Andererseits ist die Differenz von 0.1 MPa gering. Es kann sich ohne weiteres um die Schwankungen der maximalen Leitfähigkeiten zwischen verschiedenen Blättern handeln.

Die berechneten Tagesgänge von ψ_r sind konstant (Abb. 5.18 links unten).

Anwendung auf weitere Meßreihen. Hier bleibt nur die Reihe p062b übrig, die einen starken Tagesgang zeigt. Mit einem festen ψ_r von -0.8 MPa kann das Modell dem nicht nachkommen (Abb. 5.18, rechts oben). Der berechnete Tagesverlauf von ψ_r ist wie bei p067b sehr uneben und schwankt um etwa 0.2 MPa um einen gleichmäßigen Abfall herum (Abb. 5.18 rechts unten).

5.8 Ergebnisse für einen Baum der Campos Cerrados

Parameterisierung. Die beiden unvollständigen CO_2 -Reihen p074 und p075 zeigen einen starken Tagesgang, der bei p076 fehlt. Mit p076 alleine ist eine vernünftige Parameterisierung aber nicht möglich. Darum wurden alle drei Reihen benutzt, ein unabhängiger Vergleich fehlt.

g_{max} wurde auf $260 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ gesetzt. Die CO_2 und Lichtreaktionen sind schwach, sieht man einmal vom vorletzten Meßwert in p075 ab, der für $C_a = 625 \text{ ppm}$ ein sehr niedriges C_i hat (Abb. 5.19 rechts oben). Aber die $A(C_i)$ -Kurven geben keinen Hinweis auf Meßprobleme.

Bestimmung des Wasserpotentialverlaufs. Das Bodenwasser wurde wegen der Staunässe und den ständigen Regenfällen zuerst auf $\psi_r = -0.5 \text{ MPa}$ gesetzt, dann auf -0.4 MPa angepaßt.

Reihe	p074	p075	p076
ψ_r / MPa	-0.4	-0.4	-0.4

Das berechnete ψ_r zeigt einen leicht fallenden Verlauf für p074 und p075 (Abb. 5.19 links unten). Bei den kühleren Bedingungen von p076 bleibt ψ_r annähernd konstant.

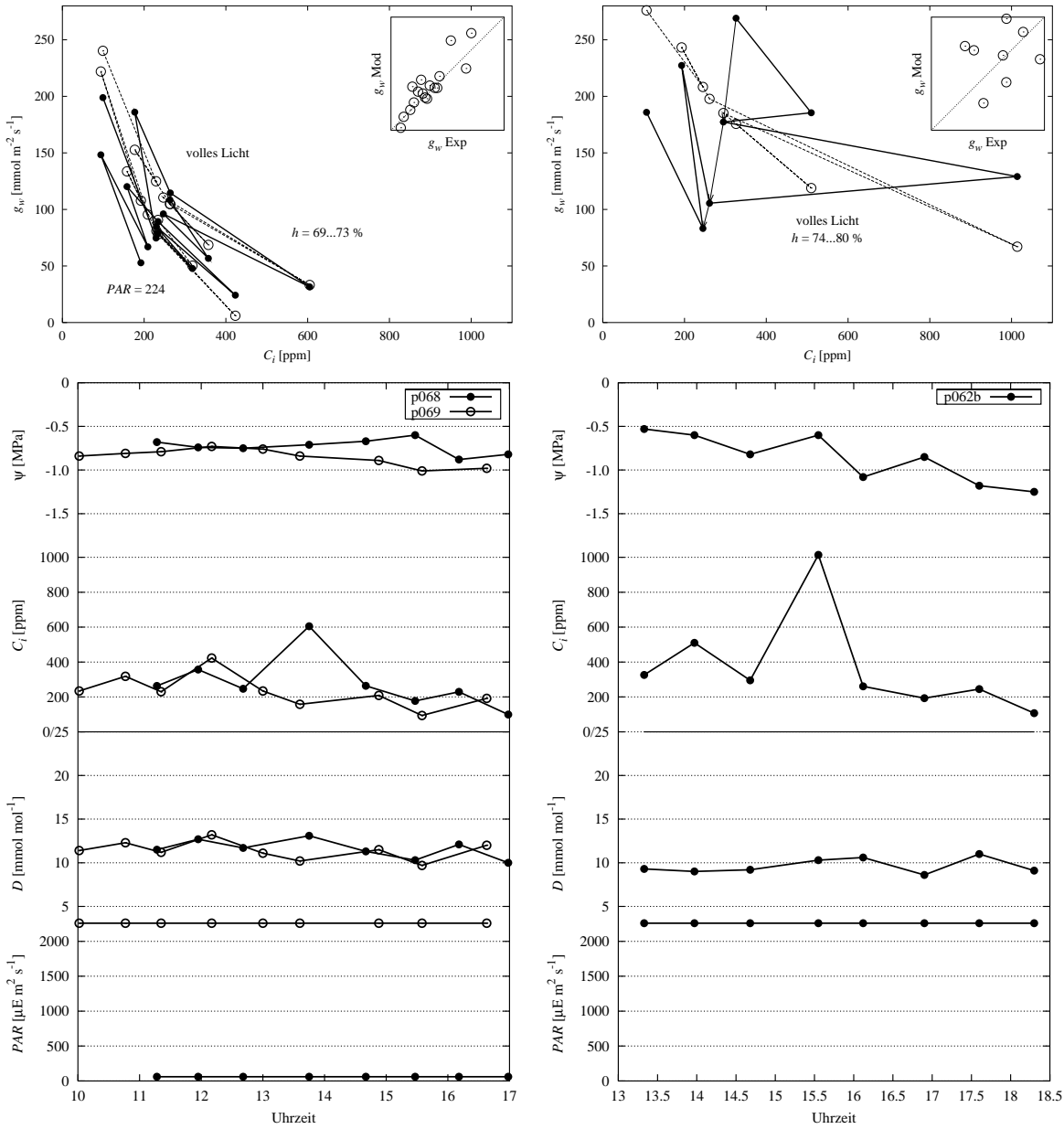


Abbildung 5.18: Referenz- und Vergleichsdaten für *N. megapotemica* nach Anpassung von ψ_r (oben) sowie der berechnete Tagesverlauf. Links: Die Messreihen p068 und p069 dienen wegen des kleinen Tagesganges als Referenz. Das Wetter: p068 sonnig mit einer leichten Brise, 27–29 °C. p069 anfangs klar, Bewölkung nimmt ab 12:30 rasch zu, schließlich bedeckt. Kühler als p068 mit nur 20–25 °C.

Rechts: Die Messreihe p062b liefert Vergleichsdaten mit starkem Tagesgang. Der Tag ist warm (29 °C) und zunächst stark bewölkt bei Windstärken um 3. Ab 15 Uhr geht die Bewölkung zurück bis auf unter 20 % gegen Abend. Passend dazu ist ein Rückgang des berechneten ψ_r zu verzeichnen.

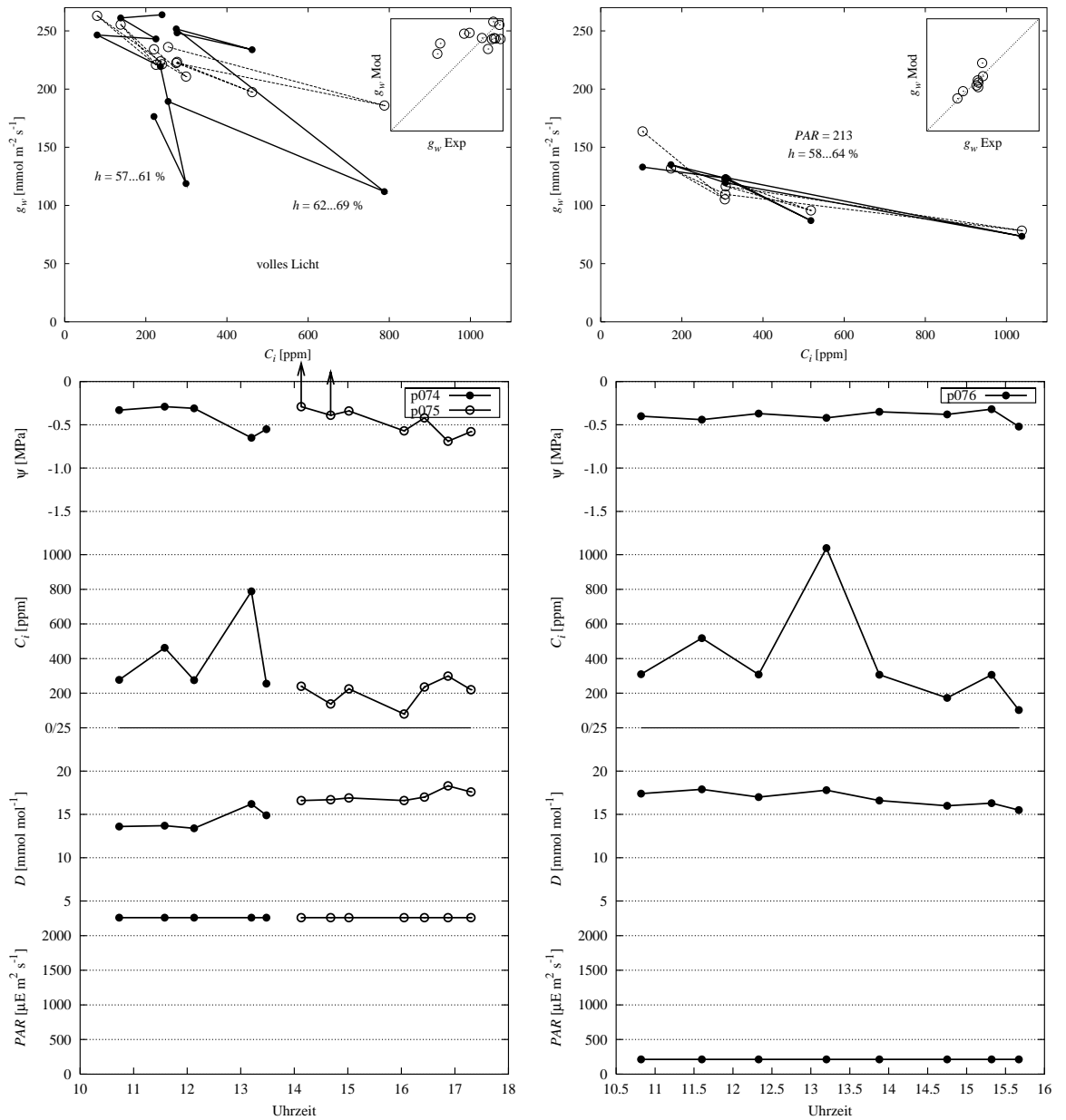


Abbildung 5.19: Referenzdaten für einen Baum der Campos Cerrados nach Anpassung von ψ_r (oben) sowie der berechnete Tagesverlauf. Links: Die Meßreihen p074 und p075 bei vollem Licht, rechts p076 bei reduziertem Licht. Das Wetter: Lufttemperaturen um 35 °C und mittlere Bewölkung. Bei p074 leichter Wind, ab 13 Uhr Temperatursturz und bedeckter Himmel. Bei p075 fast windstill, ab 17 Uhr verschwindet die Sonne hinter Gewitterwolken. Bei p076 anfangs bedeckt, Windstärke 4 und nur 26 °C, ab 14 Uhr mittlere Bewölkung und Temperaturanstieg auf 30 °C bei abnehmendem Wind. Entsprechend bleibt ψ_r fast konstant. – Alle Messungen wurden wegen Gewittern abgebrochen.

5.9 Ergebnisse für *Aspidosperma quebracho-blanco*

In der Trockenzeit (p050) war die Stomataleitfähigkeit sehr gering, eine Öffnung konnte nur mit sehr niedrigen C_i -Werten erreicht werden.

Parameterisierung und Wasserpotentialverlauf. Die Licht- und Luftfeuchtereaktion kann mit den zwei Meßreihen nicht parameterisiert werden. Mangels Daten greife ich auf die Parameterisierung für die an Sommertrockenheit angepaßte Steineiche zurück und ändere zunächst nur die Referenztemperatur. Es zeigt sich, daß die CO_2 -Reaktion zu stark ist, darum setze ich K_{m,C_i} von 500 auf 300 ppm. Das unbekannte Bodenwasser wird nun mit dem Modell bestimmt; die Werte $\psi_r = -1.3$ bzw. -0.5 MPa liefern eine gute Übereinstimmung des Modells mit den Meßdaten (Abb. 5.20 links oben).

Reihe	p050	p084
ψ_r / MPa	-1.3	-0.5

Das berechnete wurzelnahe Wasserpotential fällt in beiden Fällen nur leicht ab (Abb. 5.20 rechts).

Die Leitfähigkeit bei p050 in der Trockenzeit beträgt auch unter ansonsten guten Bedingungen nicht mal ein Viertel der Werte von p084 in der Regenzeit.²⁾ Das gilt für normale CO_2 -Konzentrationen. Bei anderen Konzentrationen zeigt sich sehr schön, daß die Umweltfaktoren nicht unabhängig wirken; genauer: daß die Reduktion aufgrund des trockenen Bodens nicht pauschal einen Faktor 4 darstellt. Niedriges CO_2 läßt die Stomata nämlich auf immerhin 36% des Regenzeit-Wertes öffnen, während hohes CO_2 den Faktor auf 6–7 erhöht. In meinem Modell liegen die Verhältnisse noch extremer auseinander (Faktor 2 bei niedrigem, Faktor 10 bei hohem CO_2).

Interessant ist auch der Einfluß der Trockenheit auf die Photosynthese. Die $A(C_i)$ -Kurven zeigen, daß die Photosynthese um etwa 40% gedrosselt wird (nichtstomatäre Limitation; Abb. 5.20 links unten).

²⁾Natürlich ist die Leitfähigkeit in der Trockenzeit normalerweise noch niedriger, denn die Bedingungen, vor allem die Luftfeuchtigkeit, unterscheiden sich auch.

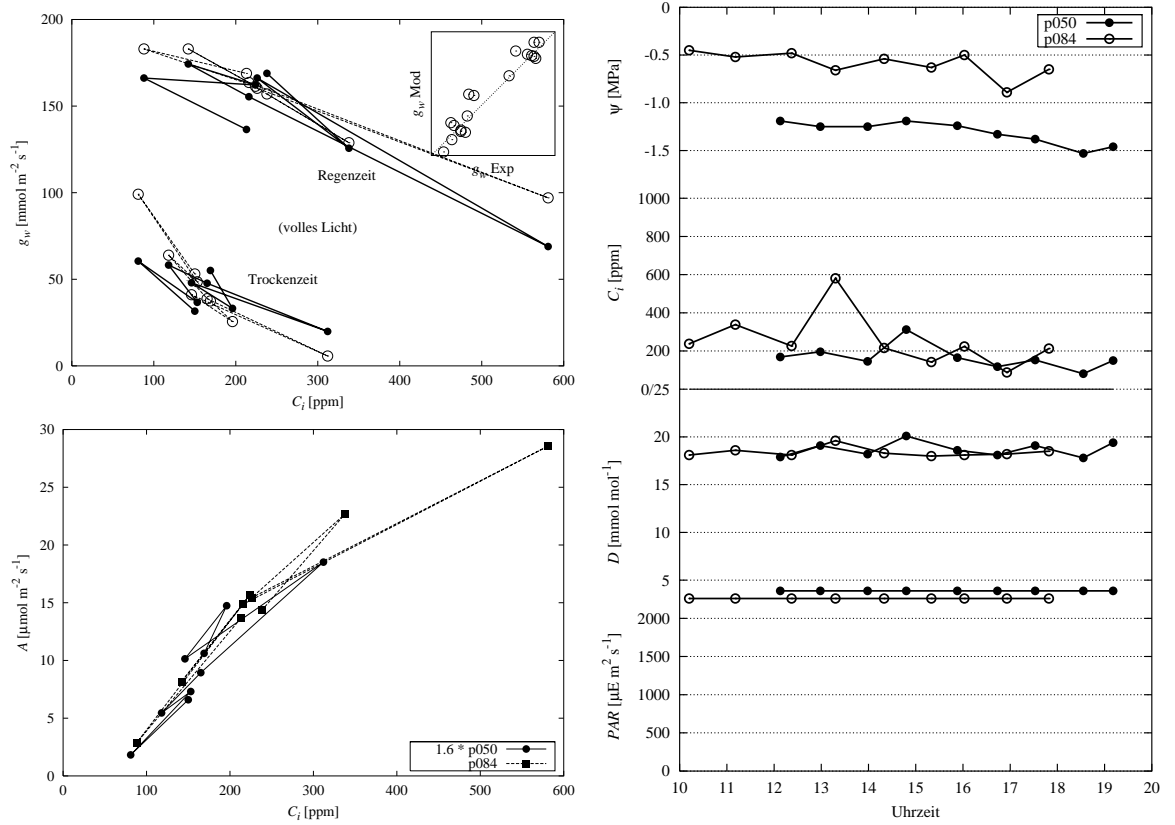


Abbildung 5.20: Meßdaten für *A. quebracho-blanco*. Links oben: Das Modell reproduziert die gemessenen $g_w(C_i)$ -Kurven, nachdem ψ_r auf -1.3 MPa für p050 und -0.5 MPa für p084 festgelegt wurde. Links unten: Die nichtstomatäre Limitation der Photosynthese in der Trockenzeit beträgt etwa 40 %. Wird nämlich die $A(C_i)$ -Kurve von p050 mit dem Faktor 1.6 skaliert, entspricht sie der Kurve (Fit an Sättigungsfunktion) von p084. Rechts: berechneter Tagesverlauf von ψ_r . Das Wetter: p050 von 13:30 bis 16:30 starke Bewölkung, vor vier Tagen Regen. p084 ganztags bedeckt, Böiger Wind um Mittag, nach 16 Uhr ruhiger.

5.10 Tabellarische Übersicht über die Ergebnisse

Die wesentlichen Ergebnisse sind die artspezifischen Parametersätze und die berechneten wurzelnahen Bodenwasserpotentiale ψ_r . Die Parametersätze sind in Tab. 5.1 zusammengefaßt. Die mittleren Werte von ψ_r sind für jede Meßreihe in Tab. 5.2 angegeben, die berechneten zeitabhängigen Werte sind in den vorangegangenen Abbildungen bei den jeweiligen Meßreihen zu finden und werden hier nicht wiederholt.

Tabelle 5.1: Parametersätze für alle untersuchten Arten im Vergleich zur Grund-Parameterisierung. Der Flächenbezug bei *B. nana* (in Klammern) unterscheidet sich von den anderen Arten und deshalb nicht direkt vergleichbar.

g_{mac} mmol m ⁻² s ⁻¹	k_o^0 mol s ⁻¹	k_c^{max} m ³ s ⁻¹	k_ψ µmol m ⁻³ MPa ⁻¹	T_0 °C	g_p mmol m ⁻² s ⁻¹	$K_{m,PAR}$ µE m ⁻² s ⁻¹	K_{m,C_i} ppm	n_{st} m ⁻²	Parametersatz
218	3000	10 ⁻²	170	20	3	300	300	10 ⁸	Grund-Param.
130	4800	10 ⁻²	170	20	3	800	500	10 ⁸	<i>Q. ilex</i>
190	4500	10 ⁻²	170	20	3	800	500	10 ⁸	<i>Q. myrsinifolia</i>
280	2100	10 ⁻²	170	15	3	200	200	10 ⁸	<i>B. tortuosa</i>
(190)	2100	10 ⁻²	170	15	3	100	100	10 ⁸	<i>B. nana</i>
220	4000	10 ⁻²	170	20	3	400	500	10 ⁸	<i>Q. robur</i>
90	3000	10 ⁻²	170	20	3	300	300	10 ⁸	<i>F. sylvatica</i>
250	4000	10 ⁻²	170	25	6	40	600	10 ⁸	<i>L. divaricata</i>
270	3500	10 ⁻²	170	25	6	40	300	10 ⁸	<i>N. megapotemica</i>
260	2300	10 ⁻²	170	30	3	200	100	10 ⁸	Cerrado-Baum
180	4800	10 ⁻²	170	30	3	800	300	10 ⁸	<i>A. quebracho-blanco</i>

Tabelle 5.2: Optimierte Werte des wurzelnahen Bodenwasserpotentials ψ_r [MPa] für alle Meßreihen.

Art	Referenzdaten		Vergleichsdaten	
	Reihe	ψ_r	Reihe	ψ_r
<i>Quercus ilex</i>	p136a	-0.3	p041	-0.95
	p136b	-0.7	p124	-1.25
	p137	-0.3	p400	-1.6
	p420b	-0.6	p406	-0.7
			p419	-0.67
		p420	-0.67	
<i>Quercus myrsinifolia</i>	p122	-1.2	p100	-1.0
	p123	-1.0	p101	-1.0
<i>Betula tortuosa</i>	p106b	-0.3	p108	-0.6
	p107	-0.5	p109	-0.3
<i>Betula nana</i>	p110	-0.4		
	p111	-0.4		
<i>Quercus robur</i>	p114a	-0.95	p404	-0.9
	p114b	-1.2	p405a	-0.8
	p115a	-0.75	p431	-1.2
	p115b	-0.7	p432	-1.3
<i>Fagus sylvatica</i>	p117a	-1.0	p402	-0.8
	p117b	-1.0	p403a	-0.9
	p119b	-1.0	p403b	-0.9
	p121	-1.0	p403c	-0.7
			p413	-1.2
			p418	-1.2
		p429	-0.7	
		p430	-1.2	
<i>Luehea divaricata</i>	p064	-0.3	p053	-0.7
	p065	-0.3	p067	-0.4
<i>Nectandra megapotemica</i>	p068	-0.7	p062b	-0.8
	p069	-0.8		
<i>Cerrado-Baum</i>	p074	-0.4		
	p075	-0.4		
	p076	-0.4		
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	p050	-1.3		
	p084	-0.5		

Kapitel 6

Diskussion

Nach der Entwicklung des Stomatamodells und seiner Anwendung auf Meßdaten komme ich nun zurück auf die Erwartungen, die am Anfang an das Modell gestellt wurden. Seine Vorhersagequalität und die im Ergebnisteil damit verbundene Bestimmung des wurzelnahen Wasserpotentials ψ_r stehen im Vordergrund der Diskussion. Weitere Themen sind die nun erforderlichen Experimente, um das Modell besser zu parameterisieren und zu testen, die Mechanismen des Modells sowie seine Eignung zur Kopplung mit größeren ökologischen Modellen.

6.1 Die Vorhersagequalität des Modells

In der Einleitung wurde der Anspruch formuliert, daß das Stomatamodell eine für ökologische Fragestellungen hinreichend genaue Vorhersage der Leitfähigkeit eines Blattes liefern soll. Haben wir dieses Ziel erreicht? Eine umfassende Antwort könnten wir geben, wenn wir Meßdaten für einen repräsentativen Querschnitt von Umweltbedingungen vorliegen hätten und diese mit den Resultaten eines parameterisierten Modells vergleichen würden. Die veröffentlichten Daten in der Fachliteratur scheiden für diesen Vergleich aus, da wir uns erstens auf schon parameterisierte Arten beschränken müssen und zweitens die Literaturdaten keinen vollständigen Satz von Eingangsgrößen für das Modell liefern. Wir müssen uns daher auf unseren eigenen Datenbestand stützen und diskutieren die im vorigen Kapitel vorgestellten Ergebnisse.

6.1.1 Modellierung einzelner Meßreihen

Allgemein lassen sich Meßreihen ohne Tagesgang wesentlich besser vom Modell reproduzieren. Es existieren Daten, für die sich das Modell nicht gut anpassen läßt, z. B. die Eichen- und Buchenmessungen 1998 und 1999 mit ihren anfänglich sehr hohen Leitfähigkeiten. Dann sind entweder im Modell nicht alle erforderlichen Prozesse abgebildet, oder die Wechselwirkung der Prozesse stimmt nicht – oder die Meßdaten sind inkonsistent.¹⁾ Es stellt sich also die Frage: sind die wesentlichen Prozesse gut erfaßt?

Für Parameterisierung, Betrieb und Beurteilung des Stomatamodells fehlt zuerst eine wesentliche Information: es konnten nicht alle Eingangsgrößen gemessen werden. Wenn man von den Unsicherheiten bei Blattemperatur, g_w und C_i absieht, bleibt das unbekanntes wurzelnahes Bodenwasserpotential ψ_r . Wo Informationen fehlen, müssen Annahmen getroffen werden. Es

¹⁾In diesem Abschnitt will ich annehmen, daß die Meßdaten verläßlich sind; die Durchführung der Experimente wird später diskutiert.

gibt zwei Möglichkeiten: entweder ist ψ_r während einer Meßreihe im wesentlichen konstant oder nicht. Ich habe beide Varianten untersucht, die ich im folgenden zusammenfasse und kommentiere.

Parameterisierung für konstantes ψ_r . Bei jeder Meßreihe habe ich zuerst einen Wert für ψ_r anhand der vermuteten Bodenfeuchte geraten. Prinzipiell müßte man für jede Meßreihe einen eigenen, optimalen Parametersatz bestimmen, um hier diskutieren zu können, ob das Modell die Daten wiedergeben kann. Dann würde aber nicht genug Datenmaterial über die Wechselwirkung zur Verfügung stehen. Glücklicherweise reagieren die Stomata verschiedener Individuen derselben Art recht ähnlich.²⁾ Daher habe ich das Modell mit den Referenz-Meßreihen einer Art parameterisiert. Die intraspezifische Variation führt vor allem zu einem falschen Niveau der Leitfähigkeit, so daß man näherungsweise zu einer individuellen Parameterisierung kommt, wenn man das Niveau mit Hilfe von ψ_r richtig einstellt. (Wie in der Sensitivitätsanalyse gezeigt wurde, entspricht das in etwa einem individuellen Parametersatz mit veränderter Pumpenstärke.)

Nun kann man die Modellergebnisse mit den Daten vergleichen. Die Abweichung ist in den Abbildungen jeweils als oben rechts eingefügter quadratischer Plot zu erkennen. Beim Durchblättern des Ergebnisteils zeigt sich, daß die Streuung durchweg beträchtlich ist.

Die häufigste Ursache für die Abweichungen ist das Phänomen, das wir als „Tagesgang“ der Leitfähigkeit bezeichnet haben. Unter wiederkehrenden Umgebungsbedingungen für das untersuchte Blatt wird nicht wieder die gleiche Leitfähigkeit erreicht. Sehr oft sinkt die Leitfähigkeit im Laufe des Tages. Im Extremfall nimmt die Leitfähigkeit innerhalb von zwei Stunden auf ein Drittel bis ein Viertel ab (p431, p432).³⁾ Es gibt im Modell tatsächlich keinen Prozeß, der das erklären könnte. Das Verhalten wirkt wie eine Ermüdungserscheinung (fallende Pumpenstärke). Im Vergleich zeigt die Photosynthese keinerlei Anzeichen von Veränderungen, d. h. die Meßwerte bleiben auf der $A(C_i)$ -Kurve.

Beim gleichen Individuum kann der Tagesgang sehr unterschiedlich ausgeprägt sein (z. B. p100/p122, p053/p064), erst recht bei mehreren Individuen der gleichen Art (p106b/p108). Bei Meßreihen mit reduziertem Licht ist der Tagesgang meistens gering (p068, p069, p076, p137). Gelegentlich steigt die Leitfähigkeit zuerst an, bevor sie absinkt (p115a, p402) oder scheint sich zu Beginn von neuen Bedingungen kurzfristig zu erholen (p124a/b).

Von geringerer Bedeutung sind die Abweichungen aufgrund etwas stärkerer oder schwächerer individueller Reaktionen (die wir in unseren Daten vor allem für die C_i -Reaktion feststellen können) als der artspezifischen Parameterisierung entspricht.

Im Plot nicht mehr erkennbar sind die Unterschiede zwischen mehreren Meßreihen an gleichen Blatt, sofern jeder Teilreihe ein eigenes ψ_r zugeordnet wird. Die spätere Reihe hat häufiger ein negativeres ψ_r (p136a/b, p101a/b, p114a/b, selten ein positiveres (p403a/b/c).

Insgesamt ergibt sich mit fest zugeordnetem ψ_r die wenig befriedigende Situation, daß trotz dieses Freiheitsgrades ein quantitativ beträchtlicher Einfluß in der Stomatareaktion vom Modell nicht wiedergegeben werden kann. Wünschenswert wäre ein Maß für die ungefähre Lage des Niveaus von ψ_r und noch mehr die Kenntnis für seine Schwankung von Tag zu Tag.

²⁾Zum Beispiel ist die CO_2 -Reaktion ähnlich stark oder schwach ausgeprägt. Wie weit ein einheitlicher oder artspezifischer Parametersatz tragfähig ist, wird weiter unten diskutiert.

³⁾Die Meßreihenummern sind in den Tabellen 4.2 bis 4.6 zusammengestellt. Die zugehörigen Ergebnisdiagramme findet man direkt über das Abbildungsverzeichnis am Anfang, in dem ebenfalls die Nummern aufgeführt sind.

Dann wäre eine genauere Aussage über Qualitäten und Schwächen der Prozeßbeschreibungen möglich.

Berechnung eines freien ψ_r . Ich habe gerade festgestellt, daß der Großteil der Abweichungen zwischen Modell und Experiment auf den Tagesgang zurückgeführt werden kann. Direkt meßbar ist der Tagesgang innerhalb einer Meßreihe nur durch die wiederkehrenden Umgebungsbedingungen für das Blatt. Bei Teil-Meßreihen (a/b) mit unterschiedlichen Luftfeuchte- oder Lichtstufen kommen keine identischen Bedingungen mehr vor. Dennoch haben wir häufig eine generelle Abnahme des Leitfähigkeitsniveaus gesehen – was besonders frappierend ist, wenn die Bedingungen sich eigentlich verbessert haben (p101a/b, p114a/b: zuerst trockene, dann feuchte Luft; dennoch erst höheres, dann niedrigeres Niveau).

Unsere Hypothese für den meist fallenden Tagesgang ist eine Abnahme der Wasserverfügbarkeit an den Wurzeln, da die Gesamttranspiration des Baumes im Laufe des Tages das Wasser in der Umgebung der Wurzeln verbraucht und die Nachleitung im Boden durch Diffusion in der Bodentextur begrenzt ist. Damit würde ψ_r fallen und auf die Leitfähigkeit einwirken. Entscheidend hierfür ist die Gesamttranspiration des Baumes und die Wassersättigung des Bodens. Die Gesamttranspiration hängt von Wind und Wetter ab. Nachts wird kaum transpiriert, so daß ein Gradient zwischen Bodenvolumen und unmittelbarem Wurzelbereich näherungsweise ausgeglichen wird. Dazu trägt ein Anheben von Wasser aus tieferen Bodenschichten über das Wurzelsystem bei, womit durchaus 25% der Tagestranspiration transportiert werden können (Caldwell et al., 1998). Bei feuchten Böden sind die großen Poren wassergefüllt, Nachleitung an die Wurzeln ist kein Problem, und ψ_r entspricht im wesentlichen dem mittleren Bodenwasserpotential, d. h. es sollte über den Tag hinweg konstant bleiben. In trocknenden Böden bleibt das Wasser in den feinen Poren zurück, wo es vom negativer werdenden Matrixpotential festgehalten wird. Durch die erschwerte Nachleitung wird ψ_r bei gleichzeitigem Wasserverbrauch des Baumes über den Tag hinweg immer negativer. Diese Einflüsse auf den Wassertransport durch Pflanzen werden z. B. auch in einem dedizierten Modell von Johnson et al. (1991) beschrieben.

Die Hypothese habe ich überprüft, indem für jeden Datenpunkt ein Wert von ψ_r ermittelt wurde, der Modell und Experiment in Übereinstimmung bringt. Der zeitliche Verlauf von ψ_r erscheint in der weit überwiegenden Zahl der Fälle sinnvoll (was gleich im einzelnen belegt wird). Das spricht dafür, daß die Wasserverfügbarkeit an den Wurzeln in der Tat ein wesentlicher Grund für die Abweichungen zwischen Modell und Experiment ist. Demzufolge sind die im Modell berücksichtigten Prozesse – wenn man sie um diese Bodenwasserdynamik ergänzt – auch in der Natur die wesentlichen Prozesse.

Zu den einzelnen Arten:

- *Q. ilex* (vier Individuen). Sechs von sieben Zeitreihen von ψ_r sind fallend oder unverändert. Nur eine Reihe (p124a) zeigt einen leichten Anstieg, der zeitlich ungefähr mit der Beschattung des gesamten Baums zusammenfällt. Das spricht für die Hypothese, wenn auch der Übergang zwischen p124a und p124b unverstanden bleibt.
- *Q. myrsinifolia* (ein Individuum). Die allgemeine Tendenz ist an allen vier Meßtagen fallend. Ausreißer gehen auf niedrige C_i -Werte zurück, bei denen entgegen der Modell-erwartung die Leitfähigkeit nicht besonders angestiegen ist. Möglicherweise kommt hier wie bereits angedeutet ein konkurrierender gegenläufiger CO_2 -Mechanismus zum Tragen. Es kommt mittags ebenfalls zur Beschattung des Baumes, und gegen 13 Uhr findet man

in der Tat leicht erhöhte Werte für ψ_r . Bei p122 findet eine Aufwärtsbewegung um 15 Uhr statt, der im Nachhinein kein auffälliges Ereignis zugeordnet werden kann.

- *B. tortuosa* (zwei Individuen). Die Tagesgänge sind allgemein nur leicht fallend. Der Nieselregen während p108 paßt zu dem flachen Tagesgang, der gegen Sonnenuntergang etwas ansteigt.
- *B. nana* (ein Individuum). ψ_r ist konstant. Der sumpfige Boden der Zwergstrauchtundra ist wassergesättigt. Die Hypothese wird bestätigt.
- *Q. robur* (zwei Individuen). Von sechs Meßreihen zeigen fünf ein fallendes ψ_r , die Reihe p115 hat bis 13:30 Uhr bei reduziertem Licht einen kontinuierlichen Anstieg, fällt dann aber bei vollem Licht wie die anderen ab. Vielleicht macht sich hier ein Einfluß zusätzlicher, bis zum Mittag zunehmender Einstrahlung in die Küvette bemerkbar, der bei voller Beleuchtung untergeht.
- *F. sylvatica* (zwei Individuen). Diese sechs Meßreihen geben das uneinheitlichste Bild. p403 beginnt flach, nach einer Regopause und einem Temperatursturz ist ψ_r wesentlich positiver. Das erscheint plausibel. Ebenfalls gutartig sind die Tagesgänge bei drei anderen Messungen. Dagegen zeigt p402 (ähnlich wie p115) ein Maximum gegen 15:30 Uhr. Für p429 bewegt sich ψ_r vollständig komplementär zu C_i und deutet – aber nur für diese eine Meßreihe – auf eine zu niedrige C_i -Reaktion hin.

Die Meßdaten aus Paraguay haben den Vorteil, daß hier ganz konsequent jeder zweite Wert ein Referenzmeßpunkt bei $C_a \approx 360$ ppm ist, wodurch die Drift der Leitfähigkeit direkt sichtbar ist, ohne einen Zeitverlauf des Potentials ψ_r zu berechnen.

- *L. divaricata* (ein Individuum). Der Tagesgang bei den vier Meßreihen ist plausibel. Je ein Meßwert bei p064 und p065 fiel deutlich niedriger aus als erwartet, so daß ein Ausreißer im Verlauf von ψ_r entsteht. Die Trockenheit in den Tagen vor der Messung p053 kommt in den wesentlich negativeren ψ_r -Werten zum Ausdruck. p067 ist bei sehr niedrigem Licht ($58 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) gemessen, wobei die Stomata auch bei hohem C_i (1100 ppm) seltsamerweise nicht richtig schließen. Der Tagesgang wird dadurch verzerrt.
- *N. megapotemica* (ein Individuum). Man findet zweimal einen flachen, einmal (p062) einen fallenden Tagesgang. Von der Wittersituation her sollte man nur einen flachen Tagesgang vermuten, da es bei p069 kühl und bewölkt bis bedeckt war, bei den anderen aber sonnig und warm. Abermals taucht das Phänomen auf, daß die Stomata bei hohem C_i (1000 ppm), diesmal aber vollem Licht, weniger schließen als das Modell erwartet.
- unbestimmter Baum auf den Campos Cerrados. Die drei Messungen liefern einen fast flachen Tagesgang. Der Baum reagiert insgesamt schwach, auch auf C_i , was folgendes Zitat aus einem Pflanzenführer bestätigt: „Interessant ist die Tatsache, daß die Pflanzen der Cerrados keineswegs an große Trockenheit angepaßt sind. Sie verfügen nicht wie andere Pflanzen in Trockengebieten über die Fähigkeit, ihre Transpiration wesentlich einzuschränken.“ (Fukarek et al., 1995).
- *A. quebracho-blanco* (ein Individuum). Die nur unter vollem Licht durchgeführten Messungen zeigen beide ein fallendes ψ_r . Der Unterschied zwischen Trockenzeit und Regenzeit wird schön durch die relative Lage der beiden Kurven wiedergegeben.

Die absolute Lage von ψ_r ist zwar insofern willkürlich, als daß sie in Kombination mit dem Parameter Pumpenstärke zum Einstellen des Leitfähigkeitsniveaus verwendet wurde. Aber innerhalb einer Art, also bei konstanter Pumpenstärke, kann die Lage von ψ_r einen groben Hinweis auf das Ausmaß der intraspezifischen Variation (s. u.) geben. Dazu muß die Bodenfeuchte und der Wasserverbrauch des Baumes eingeschätzt werden können. Wenn wir beispielsweise Grund zur Annahme haben, daß die Wasserverfügbarkeit an den Wurzeln für zwei Meßtage ähnlich sein sollte, und ψ_r trotzdem in beiden Reihen stark unterschiedliche Werte annimmt, spricht das für große individuelle Unterschiede. Desgleichen, wenn der Boden bei einer von zwei Messungen viel feuchter sein müßte, aber ψ_r deutlich negativer ist. Das trifft auf die Reihenpaare p136/p137, p114/p115, p429/p430 zu. Dagegen zeigen die Reihen p041, p050, p053, p124 richtig an, daß die Bodenverhältnisse mit Sicherheit trockener sind als bei den anderen Messungen an der gleichen Art.

Unsere Hypothese, daß ein dynamisches wurzelnahe Wasserpotential kurzfristig die Stomata beeinflusst, während es tagsüber abhängig von Verbrauch und Nachlieferung schwankt, bleibt damit die wahrscheinliche Ursache für den Tagesgang.

6.1.2 Schwankungen innerhalb der Art

Die Unterschiede zwischen Meßergebnissen an mehreren Blättern der gleichen Art (meistens des gleichen Individuums) wurden im Ergebnisteil in der Größe ψ_r zusammengefaßt. Außer dem unbekanntem Bodenwasserpotential sind drei weitere Ursachen für schwankende ψ_r -Werte denkbar (schematisch in Abb. 6.1 dargestellt):

1. eine Gesamtskalierung: die maximale Leitfähigkeit g_{max} hängt mit der Stomatadichte und -größe zusammen. Es ist bekannt, daß diese geometrischen Randbedingungen von Blatt zu Blatt sowie in verschiedenen Teilen desselben Blattes beträchtlich schwanken können. Andererseits sind Dichte und Größe in der Regel gegenläufig miteinander korreliert, was den Streubereich für g_{max} einengt (Weyers und Lawson, 1997).

Folgerung: pro Blatt sollte durch geeignete Umweltbedingungen ein individueller Meßwert für g_{max} ermittelt werden (welcher dann ein Mittelwert für die Variation innerhalb des Blattes ist).

2. die Lage des Leitfähigkeitsniveaus: der Arbeitspunkt der Stomata ist ausbalanciert durch die relative Intensität der öffnenden und schließenden Ionenvorgänge und durch die Hydraulik. Individuelle Unterschiede würden zu gegeneinander verschobenen Niveaus führen, wobei die Form der Reaktion auf einzelne Faktoren unverändert bliebe. In den vorliegenden Modellrechnungen wird eine potentielle Verschiebung im Wert von ψ_r versteckt.

Folgerung: Lageunterschiede lassen sich nur durch den Vergleich ganzer Meßreihen als solche erkennen; ob es sich tatsächlich um ein verändertes Kräftegleichgewicht in der Regulation handelt, kann nur mit Meßwerten für ψ_r festgestellt werden.

3. individuelles Sättigungsverhalten: die Form der Reaktion auf einen Umweltfaktor wird im Modell durch meist additive Parameter bestimmt (K_m -Werte und andere Offsets wie Leckkonduktanzen oder die immobilen Osmotika $\pi^{i,0}$). Auch für diese Werte ist eine individuelle Streuung denkbar. Das würde sich in gesteigerter oder abgeschwächter Reaktionsintensität äußern.

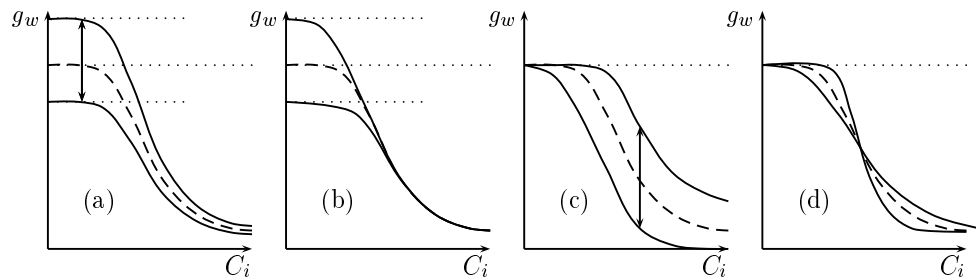


Abbildung 6.1: Mögliche Ursachen für eine intraspezifische Variation. Die Ausgangskurve (gestrichelt) zeigt die Reaktion auf C_i . Bei hohem C_i handelt es sich um eine Sättigungsfunktion (so daß die Stomata nicht ganz schließen). Bei niedrigem C_i schiebt der Ionenhaushalt den Druck in den Schließzellen in die „mechanisch-geometrisch“ bedingte Sättigung der Druck-Leitfähigkeitskurve (nahe bei der maximalen Leitfähigkeit). (a) eine unterschiedliche maximale Leitfähigkeit g_{max} führt zu einer Skalierung von g_w . (Hier wurde eine Änderung der Anzahl identischer Stomatakomplexe vorausgesetzt.) (b) Würde man stattdessen eine Geometrieänderung bei gleicher Anzahl Stomata annehmen, so würde nur das Eintreten der Sättigung verschoben. (c) eine unterschiedliche Balance der Kräfte in Ionen- und Wasserhaushalt führt zu einer Verschiebung der Lage des Leitfähigkeitsniveaus. (Die Form der Reaktion bleibt im Prinzip gleich und wird im oberen Bereich nur wegen der Sättigung nahe g_{max} deformiert.) (d) unterschiedliche Werte der formbestimmenden Parameter verändern die Reaktionsintensität, d. h. die CO_2 -Reaktion wird steiler oder flacher. In der Regel verschiebt sich auch die Lage des Leitfähigkeitsniveaus; dieser Effekt ist hier nicht dargestellt.

Folgerung: nur wenn die in Abb. 6.1 gezeigten Unterschiede der Kurvenform der einzelnen g - C_i -Diagramme überdeutlich hervortreten, wird man veränderte Parameter in Betracht ziehen. Ansonsten müssen erst die beiden anderen Fälle durch Messungen von g_{max} und ψ_r quantifiziert werden, bevor man auf die Variationsbreite der formgebenden Parameter schließen kann.

Welche Hinweise gibt es in den gezeigten Meßdaten auf solche Effekte? In manchen Reihen könnte der Wert von g_{max} ohne weiteres ein anderer sein. Bei p064 erreicht g_w bei dem niedrigsten C_i nicht annähernd die gesetzte Obergrenze, daher wird ψ_r sehr negativ angenommen (Abb. 5.17 links unten). Ein individueller Wert von g_{max} , der näher an dieser Leitfähigkeit läge, würde den Ausreißer verschwinden lassen.

Bei den Messungen an Buchen und bei p050 ist eine Aussage über g_{max} gar nicht möglich, da die Leitfähigkeit insgesamt sehr niedrig liegt. Der für die Buche angenommene Wert von $90 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ist deutlich geringer als man in der Literatur findet (z. B. 180 bei Körner, 1995). Für die Steineiche gibt Körner einen Wert von 286 an, ebenfalls doppelt soviel wie unsere Messungen gezeigt haben. Die Ursache für unsere niedrigeren Meßwerte sind mir unklar, zumal die Umgebungsbedingungen für das Blatt bei uns günstiger gewesen sein mußten als in den von Körner gesammelten Studien, denn dort herrschte stets die Freiluftkonzentration von CO_2 .

Unsere Meßdaten für *Betula tortuosa* stimmen dagegen gut mit Daten von Matyssek et al. (zitiert in von Willert et al., 1995, Abb. 7.21) überein, die (wenn auch für *Betula pendula*) ein g_{max} von etwa 280 und eine Abnahme auf ca. 180 bei $C_i = 1200 \text{ ppm}$ unter ansonsten öffnenden Bedingungen fanden.

Unterschiedliche Niveaus der Leitfähigkeit findet man selten. Ausgedrückt als Unterschied in ψ_r , unterscheiden sich die Birkenmessungen von Tag zu Tag um 0.2 oder 0.3 MPa. Andere Messungen zeigen zwar im Laufe des Tages einen starken Abfall von ψ_r , aber am nächsten

Tag sind die Startwerte wieder ähnlich. Nur bei p429 und p430 ist ein großer Unterschied festzustellen, doch beginnen beide ψ_r -Kurven bei etwa -0.4 MPa.

Dafür fallen gleich mehrere Meßreihen auf, deren C_i -Reaktion schwächer ist als in der artspezifischen Parameterisierung: p124, p101, p108, p431 sowie bei der Buche p117a, p121 und p413. Interessant ist, daß diese Fälle fast immer mit trockener Luft einhergehen. Das wäre ein Hinweis auf eine fehlerhafte Kopplung der Reaktionen im Modell. (Nicht etwa auf eine insgesamt falsche Parameterisierung, denn für den Großteil der Meßreihen eignen sich die artspezifischen Werte, und bei der Buche gibt es auch eine Reihe, deren C_i -Reaktion stärker ausfällt als es der Parameterisierung entspricht, nämlich p429).

Über individuelle Abweichungen bei anderen Umweltreaktionen kann ich nichts feststellen, da das Datenmaterial in CO_2 -Reihen organisiert ist.

Bei der ganzen Diskussion darf man nicht vergessen, daß die Meßdaten nicht den absoluten Maßstab darstellen, an dem das Modell sich bewähren muß. Im Gegenteil, der Meßfehler für C_i bzw. g_w ist teilweise ganz erheblich. Die stets wiederkehrende Darstellung als g_w -(C_i)-Diagramm ist aber wenigstens in der Hinsicht von Vorteil, daß man eine Kurvenschar angeben kann, auf der die Meßpunkte liegen müssen (Abb. 6.2).

6.1.3 Reaktion auf Umweltfaktoren

Wie gut wird die Reaktion auf Umweltfaktoren im Modell wiedergegeben? Die verfügbaren Daten konzentrieren sich auf die C_i -Reaktion. Die Wirkung von C_i hat im großen und ganzen den Sättigungscharakter, der in der Regelung von k_c angenommen wurde – vor allem schließen die Stomata nicht beliebig weit bei hohem C_i , es handelt sich also nicht um einen exponentiellen Abfall. Bei manchen Meßreihen scheint es sogar, daß die Sättigung abrupter erreicht wird als es einer Sättigungsfunktion erster Ordnung entspricht. Das sollte allerdings nicht überbewertet werden, da die C_i -Werte nicht allzu genau vorliegen. Unsere Messungen zur CO_2 -Reaktion der Stomata können im besten Fall mit einzelnen Literaturdaten verglichen werden. So wird beispielsweise die recht starke Reaktion von *Quercus robur* und die schwache Reaktion von *Betula tortuosa* von Beerling et al. (1996) bestätigt, dagegen reagiert die Buche bei uns wesentlich stärker.

Die Reaktion in Extrembereichen wird nicht völlig reproduziert. Bei p041 und p124 überschreitet die Leitfähigkeit bei fallendem C_i ein Maximum, steigt also nicht mehr an, wie das

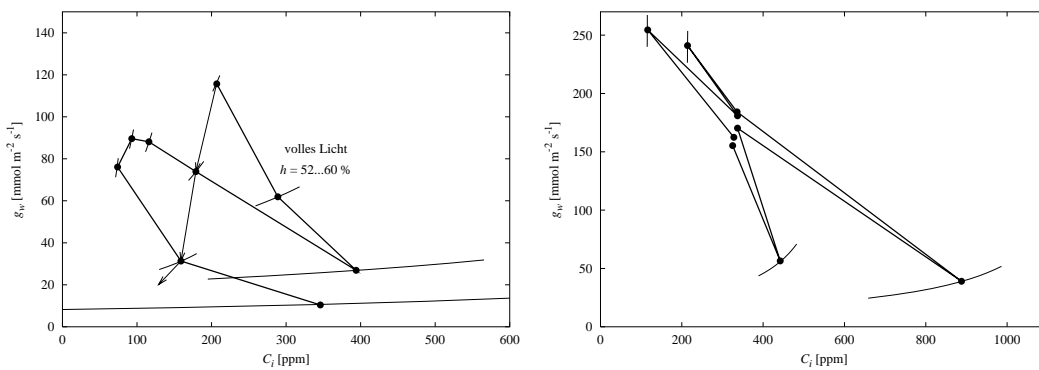


Abbildung 6.2: Auswirkung eines Fehlers der Leitfähigkeit von ± 5 (links) bzw. ± 15 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (rechts) auf den berechneten Wert von C_i am Beispiel der Reihen p124a und p065 (bei geringem Licht).

Modell es haben will. Da zu Beginn der Messung ein höherer Maximalwert erreicht wird, kann g_{max} diese Erscheinung nicht verursachen. Im Modell fehlt ein Prozeß, der die Leitfähigkeit bei kleinsten C_i -Werten wieder absinken lassen kann. Man könnte spekulieren, daß in diesem Fall der osmotische Beitrag von Malationen zurückgeht, die aus Hydrogencarbonat von der PEP-Carboxylase gebildet werden. Aber es ist nicht klar, warum das nur bei wenigen Meßreihen geschehen sollte.

In der Literatur findet man Berichte, daß die Leitfähigkeit bei extrem hohem C_i (10000 ppm) manchmal wieder ansteigt (Wheeler et al., 1999). Auch hier kommen Prozesse ins Spiel, die nicht im Modell abgebildet wurden. Für ökologische Anwendungen scheinen die repräsentierten Prozesse aber ausreichend zu sein. Allenfalls bei C_4 -Pflanzen könnte C_i relativ leicht die niedrigen Werte erreichen, die gelegentlich zu Diskrepanzen zwischen Modell und Messung führen.

Die Güte der Lichtreaktion im Modell kann kaum beurteilt werden. Wenn Daten zu unterschiedlichen Lichtstufen vorliegen, so handelt es sich um zwei, maximal drei Stufen, die sich problemlos mit einem passenden $K_{m,PAR}$ -Wert abbilden lassen. Die dabei erhaltene Palette von Werten erscheint mir allerdings sehr breit. Wenn einmal die Leitfähigkeit bei schwachem Licht fast gleich groß ist wie bei vollem Licht (*Luehea*- und *Nectandra*-Arten), bei einer anderen Messung (an *Q. ilex*) aber ein kleinerer Unterschied eine viel größere Wirkung hat, liegt es nahe, einen Beitrag der oben genannten „Niveau-Variation“ zu vermuten. Eine Klärung des Sachverhaltes würden gezielte Lichtreihen bringen. Man muß aber beachten, daß die höchsten Lichtintensitäten die Blattemperatur und damit den wirksamen Feuchtegradienten stark erhöhen.

Die Luftfeuchtereaktion wird ebenfalls zu grob abgetastet. Bei einigen Meßreihen wurde mit trockenen Bedingungen begonnen (da die noch niedrigen Lufttemperaturen vormittags ansonsten ein Kondensationsrisiko bedeuten würden) und nachmittags mit feuchteren Bedingungen weitergemacht. Ich habe oben schon erwähnt, daß wir trotzdem einen Rückgang der Leitfähigkeit gefunden haben. Nach dem bisherigen Stand der Wissenschaft kann die eigentliche Luftfeuchtereaktion dafür nicht verantwortlich sein, sondern muß von einem stärkeren Prozeß überlagert sein.

Die regelmäßige Rückkehr während einer Meßreihe zu identischen Bedingungen ist derzeit die einzige Möglichkeit, eine Trennung zwischen den Reaktionen auf die Blattumgebung (C_i , PAR und D) und Fremdeinflüssen (ψ_r oder andere, bisher nicht berücksichtigte Größen) durchzuführen.

Zu der Reaktion auf das Bodenwasser lassen sich nur Literaturdaten hinzuziehen, bei denen fast immer der Versuch unternommen wird, einen Bezug zwischen dem *pre-dawn water potential* und einer (unter normalen CO_2 -Bedingungen und unkontrollierten Umweltfaktoren gefundenen) maximalen Leitfähigkeit herzustellen. Die Abnahme der Leitfähigkeit bei austrocknendem Boden verläuft langsamer als im Modell, in dem die zwei Prozesse „Trockenheit führt zur ABA-Produktion“ und „ABA führt zum Stomaschluß“ getrennt parameterisiert wurden. Mangels Meßdaten ist der Wert von ψ_r als relatives Maß zu betrachten, dessen Höhe von der gewählten Pumpenstärke abhängig ist und dessen Verlauf von einer mehr oder weniger gesicherten Reaktionsintensität bestimmt wird.

Das temperaturabhängige Verhalten der Stomata wird in dieser Arbeit – wie in der gesamten Literatur – stiefmütterlich behandelt. Das hat seine Ursache zum einen in der geringen Wirkung von kleinen Temperaturschwankungen und zum anderen in den experimentellen Schwierigkeiten einer weit abgestuften Temperaturreihe. Die Temperaturabhängigkeit der Leitfähigkeit im Modell spielt nur bei den Arten eine Rolle, wo Messungen über einen große-

ren Temperaturbereich vorliegen, und zwar betragen die Küvettentemperaturen (Blattemperaturen) bei *Q. ilex*: 20–30 °C (21–35 °C), bei *L. divaricata* und *N. megapotemica*: 25–30 °C (25–33 °C). Hohe Temperaturen gehen einher mit besonders starkem Strahlungsstress und hohen C_i -Werten (wegen der geringen Transpirationskühlung bei fast geschlossenen Stomata). Die angenommene Temperaturreaktion im Modell beeinflusst immerhin das Modellergebnis bei der Parameterisierung, so daß die dort angepaßten Parameter im Prinzip eine unzureichende Temperaturreaktion kaschieren könnten. Aber das läßt sich ohne isolierte Temperaturänderungen schlecht untersuchen. Diese hätten laut Modell nur öffnende Wirkungen (Abb. 3.11). Möglicherweise ist dieser Effekt im Modell zu stark (Meßreihe p053, s. Fußnote auf S. 124) und führt zu den erhöhten Werten für g_p bei *Luehea* und *Nectandra*.

6.1.4 Unterschiede zwischen den Arten

In Tabelle 5.1 sind mehrere Fälle erkennbar. Es gibt auf der einen Seite das „Eichen-Verhalten“, gekennzeichnet durch starke Reaktion auf C_i und späte Lichtsättigung. Genauso verhält sich *Aspidosperma quebracho-blanco* aus dem tropischen Trockenwald.

Im Gegensatz dazu steht das „Birken-Verhalten“ mit schwacher CO₂-Reaktion und früher Lichtsättigung. Der Baum der Campos Cerrados paßt in dieser Gruppe.

Die Rotbuche nimmt eine vermittelnde Position nahe der Stieleiche ein. Ihre Lichtreaktion ist früher gesättigt, d. h. ihr Gasaustausch wird bei schwächeren Lichtverhältnissen relativ wenig begrenzt als der der Eiche (absolut dagegen bleibt die von uns ermittelte Maximalleitfähigkeit die niedrigste in allen vorgestellten Meßreihen).

Die Regenwald-Arten haben eine Sonderstellung durch die annähernd gleiche Leitfähigkeit bei vollem und stark reduziertem Licht. Die erhöhte peristomatäre Leitfähigkeit ist möglicherweise ein Artefakt, das durch einen überschätzten Temperatureinfluß (s. o.) entsteht.

Also beschränken sich Unterschiede im Regelverhalten auf die CO₂- und Lichtreaktion. Bedingt durch das Meßschema war es natürlich zu erwarten, daß die CO₂-Reaktion der Arten am besten unterschieden werden kann, und Lichtstufen sind am zweithäufigsten.

Unterschiede in der Gesamtleitfähigkeit sind recht groß und ohne System. Die immergrünen Arten decken die gleiche Spanne ab von 130 (*Quercus ilex*) bis 270 (*Nectandra megapotemica*) wie die laubwerfenden Arten von 90 (*Fagus sylvatica*) bis 280 mmol m⁻² s⁻¹ (*Betula tortuosa*).

6.1.5 Zusammenfassung

Abschließend kann ich feststellen, daß die Umweltreaktionen der vorliegenden Daten vom Modell zu einem großen Teil wiedergegeben werden. Die Wechselwirkung zwischen Umweltfaktoren im Modell kann nicht vollständig beurteilt werden, da die entsprechenden Meßvarianten so gut wie immer verschiedene Blätter oder verschiedene Individuen umfaßten, und stets Niveauunterschiede von ψ_r im Spiel sind.

Trotz der sehr an CO₂ orientierten Experimente ist die erzielte Vorhersagequalität des Modells durchaus befriedigend und ermuntert, diesen Weg weiter zu gehen. Nun sind dedizierte Experimente gefragt, die konsistentes Datenmaterial speziell zur Parameterisierung der Luft- und Bodenfeuchtereaktion und zum Abklopfen des Modells produzieren (Vorschläge dazu im Abschnitt 6.3).

6.2 Bestimmung des Wasserpotentials ψ_r

Am Anfang der Arbeit stand die Frage, ob das Modell eine vernünftige Methode liefern kann, das wirksame Bodenwasserpotential in Wurzelnähe durch inverse Modellierung zu bestimmen. Handelt es sich hier bloß um ein „Tuning“ des Modells, oder ist die Berechnung von ψ_r -Werten zu Meßpunkten sinnvoll?

Ohne Meßdaten für ψ_r muß es bei der zugegebenermaßen etwas willkürlichen Parameterisierung der Wirkungskette von ψ_r über Xylem-ABA auf k_o bleiben, die nicht berücksichtigt, daß Arten ganz unterschiedlich sensibel für Bodentrockenheit sind. Darum wiederhole ich nochmal, daß die berechneten ψ_r -Werte Relativwerte sind – und zwischen den Arten nicht vergleichbar sind. Sie wurden nur über die Pumpenstärke näherungsweise angeglichen.

6.2.1 Verbesserungen

Damit die Bestimmung von ψ_r über das Modell funktionieren kann, muß ein gutes restliches Modellverhalten vorausgesetzt werden. Das bedeutet, daß ψ_r so wenig wie möglich zum Ausgleich von Fehlreaktionen des Modells (und natürlich auch von Meßfehlern) mißbraucht wird.

Eine mögliche Verbesserung der jetzigen Vorgehensweise könnte daher sein, die Meßdaten mit ihrer inhärenten Streuung zuerst zu standardisieren: innerhalb einer Reihe, in der nur ein Umweltfaktor (außer ψ_r) verändert wird, könnte man die Meßpunkte glätten. Man würde dazu eine Anpassung an Funktionen (vor allem Sättigungsfunktionen) verwenden, die aus einer Gesamtschau der Experimente als typische Reaktionsform auf diesen Umweltfaktor abgeleitet wurden. Die Funktion wäre durch die (angenommene) Veränderung von ψ_r etwas verzerrt; das müßte geeignet kompensiert werden (z. B. indem man nur Korrekturen in einem kleinen Zeitfenster zuläßt und zeitlich entfernte Punkte – deren ψ_r ganz anders sein könnte – nicht mit einschließt).

Detaillierte Modelle von Wurzelsystemen (Doussan et al., 1998) in Kopplung mit mechanistischen Wassermodellen (Thornley, 1996) könnten in Zukunft dazu beitragen, eine brauchbare empirische Wasserbilanz aus Angebot und Verbrauch an der Wurzel zu berechnen.

Letztlich steht und fällt die Brauchbarkeit dieses Verfahrens mit der Gültigkeit der Annahme, daß ψ_r hauptverantwortlich für den beobachteten Tagesgang ist und nicht eine lokale ABA-Produktion im Blatt oder andere Faktoren. Sicher spielt die schwankende Öffnungsbereitschaft durch endogene Rhythmen hier auch mit hinein. Zu solchen Prozessen ist aber nichts Definitives bekannt, so daß wenigstens im Augenblick die einfachste Hypothese auch die sinnvollste ist. Was die lokale Synthese von ABA angeht, so wird diese nur mit Stresssituationen (v. a. Welkestreß) in Verbindung gebracht (Hartung et al., 1998; Daeter und Hartung, 1995; Wang und Jia, 1995), die entweder durch geeignete Bedingungen ausgeschlossen oder erkannt werden können.

6.2.2 Zusammenfassung

Es konnte gezeigt werden, daß die Tagesverläufe von ψ_r in der Mehrzahl der Fälle plausibel sind. Es ist immer wieder ein Zusammenhang mit dem Wettergeschehen zu sehen. Mit den besprochenen Unsicherheiten der artspezifischen Parameterisierung kann die Methode aber nicht zweifelsfrei validiert werden. Weitere Experimente, darunter auch Bewässerungsversuche, sind erforderlich.

6.3 Aufbau der Experimente

Aus dem bisher gesagten lassen sich die bisherigen Experimente bewerten und einige Folgerungen für den Aufbau zukünftiger Experimente ableiten.

6.3.1 Bisherige Messungen

Günstig: Meßreihen eines Umweltfaktors. Die Organisation der Meßreihen als CO₂-Reihen hatte sein Gutes. Durch wiederkehrende Normalkonzentrationen von $C_a = 360$ ppm wurde eine überlagerte Drift der Leitfähigkeit im Tagesverlauf sichtbar. Es war wichtig, die Intensität dieses Tagesganges zu kennen, um die Geschlossenheit der Meßdaten (d. h. die Abwesenheit von Fremdeinflüssen) einzuschätzen.

Bedingt durch das gleichzeitige Interesse an $A(C_i)$ -Daten wurde auf Meßreihen anderer Umweltfaktoren verzichtet. Die Zusatzexperimente an *Q. ilex*, nämlich die einzelne Lichtreihe in p420b und die Luftfeuchtereihe in p406, helfen bei der Parameterisierung des Stomataverhaltens mehr als die kompletten CO₂-Reihen bei reduziertem Licht und die vormittags und nachmittags in mehreren kurzen CO₂-Reihen angebotenen Feuchtestufen, die durch den Tagesgang ohnehin nicht mehr direkt miteinander vergleichbar waren.

Ungünstig: Unsicherheit von C_i . Da C_i am Ende der Berechnungskette steht und sich alle Unsicherheiten akkumulieren, ist C_i in allen Meßdaten der größte Schwachpunkt. Andererseits ist C_i sehr wichtig für die Stomatareaktion, weil es bei den am Standort vorgegebenen Bodenwasserbedingungen und ausreichend Licht einen viel größeren Einfluß auf die Leitfähigkeit hat als die Luftfeuchte.

Um C_i genauer bestimmen zu können, sind wie auf ein möglichst großes Wassersignal angewiesen. Das läßt sich auf drei Weisen erhalten:

1. ein großes Feuchtedefizit D sorgt in der Regel für hohen Wasserfluß aus dem Blatt. – Allerdings kann ein starker Transpirationsstreck über längere Zeit zu ABA-Produktion im Blatt und irreversibel schließenden Stomata führen, was im Modell nicht nachvollzogen werden kann.
2. mehrere gleichzeitig eingespannte Blätter oder allgemein eine große Blattfläche erhöhen den Wasseraustausch, aber auch die Kopplung des Küvettenklimas an die Transpiration. je größer die eingespannte Blattfläche, desto stärker wirkt sich die ungleichmäßige Beleuchtung aus. Bei hohen Lichtstärken ist das für die Lichtreaktion nicht wichtig, da die sich ohnehin in der Sättigung befindet, aber die inhomogene Verteilung der Blatttemperatur ist ein großes Problem.
3. günstige Bedingungen für das Öffnen der Stomata führen zu einer großen Leitfähigkeit und einem ordentlichen Wassersignal.

Das Stomataverhalten läßt sich daher prinzipbedingt bei ungünstigen Bedingungen, also kleinen Leitfähigkeiten, schlecht messen. Als Schlußfolgerung kann deshalb festgehalten werden, daß man bei Meßreihen eines Umweltfaktors gut daran tut, die restlichen Faktoren so zu wählen, daß ein mittleres bis hohes Grundniveau vorgegeben wird.

Ungünstig: paralleler Verlauf von C_i und D . Wenn ein Blatt stark auf CO_2 reagiert und daher seine Transpiration bei steigendem C_i einschränkt, sinkt die Luftfeuchte (die sich aus Eingangsfeuchte und transpirierter Wassermenge zusammensetzt) in der Küvette ab. Dann laufen C_i und D parallel. Das ist gut zu sehen bei den Meßdaten von *Quercus ilex*, *Quercus robur* und *Luehea divaricata*.

Dieses gleichsinnige Verhalten erschwert die Trennung der beiden Umwelteinflüsse und hat bei der Parameterisierung dazu beigetragen, daß vor allem mit den CO_2 - und Lichtparametern justiert wurde (Abschnitt 6.1.4), aber kaum mit der Luftfeuchtereaktion. Allgemein ist es bei jeder Meßreihe eines Umweltfaktors sinnvoll, die anderen konstant zu halten, aber gerade bei CO_2 -Reihen ist eine konstante Luftfeuchtereaktion besonders wichtig. Die Schwierigkeit ist nur, welche Größe letztlich als treibende Kraft der Feuchtereaktion angesehen wird. Ist es die relative Feuchte h wie im Ball-Berry-Modell, das Dampfdruckdefizit D , das sich im Gegensatz zu h mit der Blattemperatur verändert und im Modell die peristomatäre Transpiration antreibt, oder die Transpirationsrate E selber, die im Modell das Wasserpotential absenkt (oder absenken würde, wenn der mechanische Vorteil nicht gleich dem hydraulischen Widerstandsverhältnis gewählt worden wäre)?

Seit 1998 haben wir durch Gegenregeln der Eingangsfeuchte versucht, die Prozesse zu trennen. Konstanthalten von h kann mit den Meßwerten des Miniküvettensystems alleine geschehen (weil die relative Luftfeuchte angezeigt werden kann). Beim Wechsel zu höheren C_i steigt D um wenige Prozent, weil die Blattemperatur bei verminderter Transpiration steigt (p402, p403, p419, p420). Um dagegen D konstant zu halten, muß es während der Messung berechnet werden. Die Luftfeuchte muß dann mit C_i ansteigen (p404, p405, p418, p429–p432). Wir haben nicht versucht, die Transpirationrate E zu stabilisieren, da es wenigstens sehr schwierig, wenn nicht unmöglich ist, für den gesamten Bereich von C_i die gleiche Leitfähigkeit zu erhalten. Der Grund ist folgender: in Abb. 3.13 oben müßte ein Schnittpunkt zwischen der Leitfähigkeitskurvenschar $g(D)$ - $E(D)$ und der Vertikalen $E = \text{const}$ gefunden werden (es kann auch zwei Schnittpunkte geben). Das erforderliche D würde in der Abbildung dem Kehrwert der Steigung vom Ursprung zum Schnittpunkt entsprechen. Bei zu großem Zielwert von E (Vertikale zu weit rechts) gibt für hohes C_i keinen Schnittpunkt mehr, d. h. diese Transpiration kann unter den gegebenen konstanten Licht-, Temperatur- und Bodenwasserverhältnissen bei keiner Luftfeuchte erreicht werden. Bei kleinem Zielwert von E (Vertikale zu weit links) existiert zwar der Schnittpunkt, führt aber bei kleinem C_i zu großer Steigung, also sehr hoher Luftfeuchte (mit entsprechendem Kondensationsrisiko). Gleichzeitig ist das Signal der Wasserdampfdruckdifferenz klein und führt zu unsicheren C_i -Werten.

Eine ideale Trennung der CO_2 - und Luftfeuchtereaktion würde also nur erfolgen, wenn man D als maßgebliche Größe ansieht. Letztlich ist die Luftfeuchtereaktion aber wohl doch nicht stark genug, daß die beiden Varianten $D = \text{const}$ und $h = \text{const}$ einen großen Unterschied machen würden.

6.3.2 Wünsche

Zusammengefaßt lassen sich folgende Wünsche für zukünftige Experimente formulieren:

- g_{max} sollte bei jedem Meßblatt bestimmt werden (geeignete Bedingungen), um die intraspezifische Variation wenigstens zum Teil zu erfassen. Eventuell ist es sinnvoll, Fusicoccin einzusetzen, um die Pumpenaktivität auf das Maximum zu steigern (Marré, 1979; Jahn et al., 1996).

- Meßreihen mit Variation eines Umweltfaktors und Konstanthalten der anderen gestatten den besten Zugriff auf einzelne Modellparameter.
- Die anderen Umweltfaktoren sind so einzustellen, daß die Leitfähigkeit nicht zu kleine Werte annimmt, um C_i möglichst verlässlich berechnen zu können – die Leitfähigkeit darf aber auch nicht ständig am oberen Anschlag sein.
- Die Blattemperatur sollte genauer gemessen werden können. Möglicherweise hilft bei ausreichend ausgedehnten Blättern eine IR-optische Temperaturmessung, um repräsentative Werte für die Blattfläche statt Punktdaten zu bekommen.
- Statt vollem Licht verwende man lieber einen 50 %-Neutralgraufilter, um die Unsicherheit einer heterogenen Übertemperatur des Blattes zu halbieren (was durch eine homogene Lichtquelle wesentlich unterstützt würde) und somit den wirksamen Feuchtegradienten, g_w und C_i wesentlich zuverlässiger zu bestimmen. Die Stomatareaktion ist trotzdem in oder nahe bei der Lichtsättigung.
- Als jeden zweiten Meßwert wird ein Referenzpunkt angefahren, um den Tagesgang von der Reaktion auf die blattnahen Umweltfaktoren zu trennen.
- Den Einfluß der Temperatur müßte man isoliert untersuchen (Temperaturreihen werfen allerdings erst recht die Frage auf, welche Maßzahl der Luftfeuchte konstant bleiben sollte, da D besonders temperaturabhängig ist).
- Proxy-Daten für ψ_r müssen gefunden werden: das *pre-dawn water potential* kann evtl. als morgendlicher Anfangswert dienen (zum störenden Einfluß von atmosphärischen Bedingungen vgl. Sellin (1996)); Bodenproben geben Aufschluß über die Größenordnung des Potentials und liefern vermutlich eine Grenze nach oben (ψ_r wird negativer sein); eine Messung der Gesamttranspiration des Baumes (Hitzeimpulsmethode) kann weitere Hinweise für die Ausbeutung der wurzelnahen Wassermengen geben.
- Veränderungen von ψ_r werden durch massive Bewässerung provoziert.
- Geometrische Daten aus mikroskopischen Messungen werden zur Parameterisierung herangezogen.
- Mechanische Daten (Druck-Volumen-Kurven) werden zwar nur in Ausnahmefällen meßbar sein, würden aber die Problematik des mechanischen Vorteils genauer beleuchten.
- ABA-Messungen im Xylemsaft würden helfen, die ψ_r -Reaktion zu belegen und zu parameterisieren.

Was die gewünschten Gaswechsellmessungen angeht, sind die drei wichtigsten Probleme

- der Zeitaufwand für mehrere Messungen, wenn man ein Screening vieler Arten braucht,
- die Streuung zwischen Individuen, die mit der Anzahl der Messungen nicht geringer wird,
- Kondensationsprobleme, die die erzielbaren Luftfeuchten und Temperaturen in der Küvette einschränken.

Die ψ_r -bezogenen Messungen lassen sich mit üblichen Methoden im Feld durchführen. Geometrische Daten lassen sich nachträglich anhand von Lackabzügen und Schnitten von Blattproben bestimmen. Die Arbeit mit Drucksonden an Schließ- und Nebenzellen und ABA-Analysen sind dagegen mit Sicherheit auf das Labor beschränkt; die benötigten Werkzeuge sind nicht allesamt Standardware, und die Methoden müßten zunächst erstmal erarbeitet werden.

6.4 Modellieransatz, -annahmen

Nach der Besprechung der Experimente komme ich zu den Annahmen im Modell. Viele der Annahmen fußen auf etabliertem Wissen oder wurden schon in Kapitel 3 begründet. Andere sind schlicht Arbeitshypothesen, die einer kritischen Diskussion bedürfen.

6.4.1 Reaktionen

Die Luftfeuchte. Die peristomatäre Transpiration ist schon seit Jahrzehnten ein Kandidat für den Mechanismus der Luftfeuchtereaktion, und auch neuere Experimente schließen diesen Mechanismus nicht aus (Bunce und Ziska, 1996; Yong et al., 1997). Es gibt zwar durchaus Hinweise auf eine direkte Evaporation aus der Schließzellenwand für Eichen-, Pappeln- und Ulmenarten (Appleby und Davies, 1983) und andere Pflanzen (Lösch und Tenhunen, 1981), aber eine merkliche Potentialabsenkung der Schließzellen aufgrund peristomatärer Transpiration benötigt nach meiner Rechnung sehr hohe hydraulische Widerstände, die wiederum den peristomatären Anteil des Stromes bei geöffneten Stomata stark reduzieren würden (Anhang C).

In der vorgestellten Modellparameterisierung wird der andere Mechanismus, die Absenkung durch die stomatäre Transpiration, regelrecht „abgeschaltet“. Das ist die Konsequenz aus der Wahl des mechanischen Vorteils α , der einerseits R_g/R_s nicht überschreiten darf, weil sonst die Transpiration eine Stomataöffnung bewirkt, und andererseits die (wenigen) experimentellen Befunde auf eine untere Grenze bei etwa 2 deuten. Mit dem Kompromiß $\alpha = R_g/R_s$ hat die stomatäre Transpiration keinen Einfluß mehr auf die gewichtete Druckdifferenz Δp . Das ist zumindest wacklig zu nennen, da kleine Abweichungen im Bau des Blattes Reaktionen in beide Richtungen zur Folge hätten: ist α morphologisch bedingt etwas größer, unterstützt die Transpiration das Öffnen der Stomata (eine gefährliche Rückkopplung), ist α zufällig etwas kleiner, würde das Schließen bei trockener Luft verstärkt. Als Ingenieur würde man einen Regelmechanismus so nicht konstruieren.

Außerdem zeigen Messungen von Assmann und Grantz (1990), daß die Stomata bei hohem D schneller öffnen, wenn ein entsprechender Impuls kommt, da die Transpiration bei hohem D den Gegendruck der Nebenzellen senkt. Zumindest bei den untersuchten Arten *Saccharum* spp. und *Glycine max* findet daher kein Aushebeln dieser Reaktion statt. Saliendra et al. (1995) benutzen eine Druckkammer für den Wurzelbereich, mit der eine allgemeine Anhebung des Wasserpotentials in der Pflanze erreicht wird. Das führte jedesmal zu einer Öffnung der Stomata – auch hier kann das Aushebeln nicht zutreffend sein. Dynamische Betrachtungen zur Luftfeuchtereaktion, wie etwa von Grantz (1990) beschrieben, bieten jedenfalls am ehesten einen Ansatzpunkt für die Beschreibung der Prozesse.

In der Literatur finden sich verschiedene Hinweise, daß ABA eine aktive Reaktion auf Luftfeuchte vermittelt (z. B. Bunce und Ziska, 1996). Um das im Modell einzubauen, wäre der schon angesprochene ABA-Haushalt erforderlich, über den erst recht zuwenig bekannt ist.

Allerdings leiten Bunce und Ziska den Einfluß von ABA aus einer fehlenden Luftfeuchtereaktion bei sehr niedrigem C_i ab – im Vergleich zu einer merklichen Reaktion bei normalen CO_2 -Konzentrationen. Ihre Messungen fanden bei $PAR = 1100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $T_i = 25 \text{ }^\circ\text{C}$ und $D < 15.7 \text{ mmol mol}^{-1}$ statt. Sie fanden bei Abwesenheit von CO_2 Leitfähigkeiten, die aus meiner Sicht vermutlich die maximal möglichen Leitfähigkeiten sind: z. B. $1270 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei *Chenopodium album*, dazu vgl. unsere Meßdaten an der gleichen Art (Kattge et al., 1997)). Also könnte intern sehr wohl eine Reaktion auf Luftfeuchte vorliegen, die nur durch den stärkeren CO_2 -Einfluß am Anschlag gehalten wird (ähnlich wie bei unseren Meßreihen p136a/b, wenn man nur die Meßdaten betrachtet und Folgerungen aus Modellrechnungen über ψ_r beiseite läßt). Ein Gegenexperiment von Yong et al. (1997) zeigt denn auch eine noch vorhandene Luftfeuchtereaktion in Abwesenheit von externem CO_2 . Darum bevorzuge ich vorläufig noch passive Mechanismen.

Die Feed forward-Reaktion, bei der die Leitfähigkeit in trockener werdender Luft so stark sinkt, daß sie die Transpiration reduzieren kann, ist nach Lösch und Tenhunen (1981) für mindestens 70 Arten gezeigt worden. Wir finden bei denjenigen unserer Meßdaten mit diesem Verhalten nach der Parameterisierung auch ein niedrigeres ψ_r . Mit Luftfeuchtereihen wäre nun zu prüfen, ob die peristomatäre Transpiration nicht doch vernachlässigt werden kann.

Die Lichtreaktion. Im Modell wird zwar die bekannte Sättigungscharakteristik der Lichtreaktion durch die Steuerung der Pumpen abgebildet, aber der zusätzliche öffnende Effekt von blauem Licht (vgl. Kapitel 2) ist nicht enthalten. Es wäre denkbar, daß blaues Licht einen Beitrag zum Tagesgang der Leitfähigkeit liefert, da es schon in sehr niedrigen Intensitäten wirksam ist. Dazu sollte man den Anteil an blauem Licht in der Küvette mit einem Spektralphotometer aufzeichnen. Darüber hinaus könnte man versuchen, bei Bedarf den Tagesgang durch Hinzudosieren von blauem Licht auszugleichen.

Sollte sich herausstellen, daß der Blauanteil im Licht mit dem Tagesgang des berechneten ψ_r korreliert, muß die Blaulicht-Reaktion in das Modell aufgenommen werden. Die Lichtmessung in der Küvette müßte dann um einen blauempfindlichen Sensor erweitert werden.

Die Mechanik des Öffnens. Das Konzept des mechanischen Vorteils wurde aus der Literatur übernommen und ist – wie ich gezeigt habe – mit gemessenen Druck-Volumen-Kurven verträglich. Man könnte diese Kurven aber auch anders interpretieren: anstatt die Öffnungsweite von der gewichteten Druckdifferenz abhängig zu machen, könnte man annehmen, daß sie vor allem durch den Schließzellendruck bestimmt wird, und daß die Nebenzellen nur eine modifizierende Rolle spielen:

$$b = f(p_g) - kp_s \quad (6.1)$$

Die Funktion f hat leicht sigmoiden Charakter. Die Öffnungsweite wird bei vorhandenem Gegendruck der Nebenzellen linear abgesenkt (mit konstantem Faktor k). Das entspricht einer vertikalen statt horizontalen Verschiebung der Druck-Volumen-Kurve in Abb. 3.5. Der mechanische Vorteil nach Gl. 3.2 wäre damit von der Phase der Öffnung abhängig. α wäre groß kurz vor Beginn der Öffnung (Spannungsphase) und bei hohem Schließzellendruck, da p_g in beiden Fällen eher wenig an der Öffnungsweite ändern kann. α wäre klein im rasch ansteigenden Teil von $f(p_g)$ (Motorphase), da die relative Wirkung von p_g diejenige von p_s übersteigt. In diesem Sinne könnte man auch die Ergebnisse von Klein et al. (1996) verstehen, die eine sehr geringe

Gegendruckwirkung der benachbarten Epidermiszellen von *Vicia faba* festgestellt haben. Möglicherweise ist die Anordnung der Schließzellen im Vergleich zur Umgebung auch so variabel, daß bei manchen Arten ein Übereinandergleiten ohne großen Widerstand stattfindet.

Das oben kritisierte Aushebeln der hydropassiven Schließreaktion wäre mit dieser Formulierung hinfällig.

Diese Überlegungen haben aber eine Änderung der Steady-State-Gleichungen zur Folge, die ja das Konzept der gewichteten Druckdifferenz benutzen und dafür die Fallunterscheidungen treffen.

Der Wasserhaushalt. Das Modell könnte in dieser Richtung noch weiter vereinfacht werden. Der osmotische Anteil in p_s ist im Modell aufgrund des großen Volumens schon gering. In der Realität wird ein Teil der Ionen, die die Schließzelle verlassen, im Apoplasten in Komplexen gebunden (Canny, 1995) und verliert damit die Fähigkeit, einen Beitrag zum Gegendruck p_s zu leisten. Und da das effektive Nebenzellenvolumen nicht scharf begrenzt und die Verdünnung hoch ist, wäre eine sinnvolle Vereinfachung, diese mobile osmotische Komponente als vollständig unwirksam zu erklären. p_s würde dann nur noch aus dem transpirationsabhängigen Wasserpotential und dem immobilien osmotischen Offset bestehen (der für die Grundeinstellung des Systems gebraucht wird, s. Abb. 3.4.2).

Die Schließzelle würde ihren Druck dagegen weitgehend unabhängig von der umgebenden Epidermis regeln. Mott et al. (1999) benutzt ein ähnlich reduziertes Modell der Hydraulik, um die hydraulische Kopplung zwischen benachbarten Stomata zu untersuchen. Das heißt, die Leitfähigkeit wird – in Übereinstimmung mit verschiedenen Wurzelteilungsexperimenten, die zwischen hydraulischem und hormonellem Bodentrockenheitssignal unterscheiden – nicht direkt vom Blattwasserpotential bestimmt, wie es noch im Modell von Stewart und Dwyer (1983) der Fall war. Im Gegensatz dazu steht die Auffassung, daß die Stomata mit ihrer Regelung Embolien im Xylem vermeiden helfen (Jones und Sutherland, 1991), so daß eine umgekehrte Kontrolle stattfände. Darum bleibt offen, ob und wie der hydraulische Zustand des ganzen Baumes (und die Baumhöhe) in Zukunft in das Modell eingebaut werden sollte.

Hochrechnen von einer Pore auf das Blatt. Gleich zu Anfang von Kap. 3 ist zu lesen, daß die Verhältnisse an einem Stomatakomplex auf das gesamte Blatt hochgerechnet werden. Diese Grundannahme würde nicht mehr gelten, wenn sich Teile des Blattes unabhängig von anderen Teilen verhielten. Nun kann gezeigt werden, daß die Stomata aus rein hydraulischen Gründen innerhalb eines in sich hydraulisch verbundenen Bereiches zu koordiniertem Verhalten neigen (Mott et al., 1999). Die Kopplung funktioniert über das Wasserpotential und ist umso höher, je größer seine Absenkung durch Transpiration ist. Bei homobaren Blättern sollten daher normalerweise keine Probleme auftreten, nur bei sehr hoher Luftfeuchte können sich die einzelnen Stomatakomplexe „unentschlossen“ verhalten.

Bei heterobaren Blättern endet die Kommunikation der Stomata untereinander an den Blattadern. Im Extremfall können manche Bezirke schließen und andere nicht, es kommt zu *patchy stomatal closure*. Nun hat beispielsweise *Q. ilex* heterobare Blätter. Die experimentellen Daten zeigen aber trotzdem ein – was den Gasaustausch des gesamten Blattes angeht – unauffälliges Verhalten. Denn wenn hier ein partielles Schließen vorläge, müßten gleichzeitig Leitfähigkeit und Photosynthese um den Anteil der inaktiven Blattfläche reduziert sein, wobei C_i gleich bleiben würde. Also müßten $g_w(C_i)$ - und $A(C_i)$ -Diagramme gleichsinnig reduziert sein. Die Meßwerte einer Reihe liegen aber im wesentlichen auf derselben $A(C_i)$ -Sättigungskur-

ve (für *Q. ilex* s. Abb. 5.1). Zumindest in unseren Meßdaten ist *patchiness* also kein Problem, und damit ist die Hochrechnung von einer Pore auf das gesamte Blatt unter dem vermessenen Bereich der Umweltbedingungen gerechtfertigt.

6.4.2 Grenzen der Gültigkeit

Extreme Umwelteinflüsse können im Blatt sekundäre Reaktionen auslösen, die im Modell nicht berücksichtigt sind: dazu gehören die Folgen von Hitzestreß oder Einfrieren der Blätter, von photooxidativen Schädigungen, lokalem Welkestreß mit begleitender ABA-Produktion im Blatt oder auch Taubildung auf der Blattoberfläche. Ich habe auch schon erwähnt, daß sehr hohe CO₂-Konzentrationen (10000 ppm) reversibel zu einer Erhöhung der Leitfähigkeit führen können, was im Modell nicht möglich ist. All diese Bedingungen liegen außerhalb des gedachten Einsatzbereiches für das Modell.

Eine andere Sache sind Spurengase mit schädigender Wirkung. Sie sind zwar genauso wenig im Modell vorgesehen, aber da das Modell möglichst nahe an biologischen oder physikalischen Prozessen konstruiert wurde, ist es relativ leicht erweiterbar, um die Diffusion weiterer Gase und ihre eventuell bekannten Angriffspunkte mit zu erfassen. Falls die Schädigungsmechanismen nicht bekannt sind und es nur um die Auswirkung auf den Gasaustausch geht, wäre man mit gezielten Meßreihen und inverser Modellierung in der Lage, der Einfluß von Schadstoffkonzentrationen auf die Einzelprozesse zu quantifizieren.

Bleiben wir aber bei „physiologisch verträglichen“ Bedingungen für das Blatt. Der Bereich von Werten, den unsere Meßdaten abdecken, wird vom Modell gut wiedergegeben, außer daß bei kleinsten C_i -Werten das Modell immer stärker öffnet, während in der Realität der anfängliche Öffnungsdrang gelegentlich zurückgeht. Es wirkt manchmal, als wäre das Pulver schnell verschossen, oder weniger salopp ausgedrückt: ein nötiges Substrat für die Öffnung stehe nach einer Weile nicht mehr in ausreichender Menge zur Verfügung (Malat? siehe oben). Keine Meßdaten liegen vor für sehr kühle oder sehr heiße Bedingungen für das Einzelblatt (im Sinne einer Differenz zu der Umgebungstemperatur). Darum kann nicht belegt werden, daß das Modell ein vernünftiges Temperaturverhalten hat. Es wäre außerdem fraglich, ob Messungen an einem Blatt relevant sind, wenn es unter völlig anderen Bedingungen gehalten wird wie der Rest der Pflanze. Die auf der Wunschliste genannten Temperaturreihen würden daher wohl auf Messungen zu verschiedenen Jahreszeiten hinauslaufen.

6.4.3 Mathematische Betrachtungen

Näherung der konstanten Volumina. Um exakt zu bleiben, müßte man die Volumenabhängigkeit ausschreiben und dann V_g und V_s über die Druck-Volumen-Kurven (3.12) durch die Drücke p_g und p_s ersetzen. Zum Beispiel würde man folgenden Ausdruck für π_g^i erhalten:

$$\begin{aligned} \pi_g^i &= \pi_g^{i,0} V_g^0 / V_g = \pi_g^{i,0} / \nu_g \\ &= \pi_g^{i,0} \cdot \frac{2\theta}{(p_g/\epsilon_g + \nu_g^{max}) - \sqrt{(p_g/\epsilon_g + \nu_g^{max})^2 - 4p_g/\epsilon_g \nu_g^{max} \theta}} \end{aligned} \quad (6.2)$$

Im folgenden würde man diesen Term in (3.58) einsetzen, den Nenner nach oben bringen, nach der Wurzel auflösen und quadrieren. Dann hätte man eine Gleichung vierten Grades für p_g , in der die Leitfähigkeit quadratisch und linear auftaucht. Gleichungen vierten Grades lassen sich zwar analytisch lösen, aber die Lösung für p_g würde mehrfache Wurzeln der Leitfähigkeit

enthalten, so daß die simultane Lösung der Beziehung zwischen gewichteter Druckdifferenz und Leitfähigkeit (3.7) unmöglich wäre.

Doch selbst wenn wir uns hier auf eine recht unsinnige Näherung einlassen würden und die Druck-Volumen-Kurve linearisierten, wäre uns nicht wirklich geholfen: die Gleichungen für p_g und p_s sind auch noch über die Konzentrationen gekoppelt, weil in der Steady-State-Lösung für c_g und c_s sich das aktuelle Volumenverhältnis $\tau = V_s/V_g$ verbirgt, und zwar in einer Wurzel und im Nenner. Es ist klar, daß allein schon die Entkopplung zu komplexen Ausdrücken führen würde, die wiederum die simultane Lösung mit dem Zusammenhang $g\text{-}\delta p$ verhindern würde. Ich habe es schließlich noch mit der Annahme versucht, daß V_s im wesentlichen konstant bleibt. Auch damit kommt man nicht weiter.

Nun bestünde die Möglichkeit, solche Gleichungssysteme mit numerischen Methoden iterativ zu lösen. Ich habe darauf aber aus zwei Gründen verzichtet: erstens habe ich das dynamische Modell, mit dem das Zeitverhalten durch numerische Integration der Differentialgleichungen berechnet werden kann; man muß dann abwarten, bis sich ein Gleichgewicht einstellt. Diese Methode ist sicher weniger effizient als ein numerischer Algorithmus zur Lösung des nichtlinearen Steady-State-Gleichungssystems. Aber, und das ist das zweite Argument, ein solcher Algorithmus würde immer noch zuviel Rechenzeit kosten, um das Stomatamodell als Teilmodell in einem großen, räumlich und zeitlich hochaufgelösten Modell betreiben zu können (s. u.).⁴⁾

Darum habe ich den Weg gewählt, eine Näherungslösung für die Leitfähigkeit zu suchen, der sich im Vergleich mit den dynamisch veränderlichen Volumina ja auch bewährt hat. Für zukünftige Veränderungen an den Modellgleichungen wird allerdings eine neue Steady-State-Lösung benötigt. Wenn die Mechanik des Öffnens und die Luftfeuchtereaktion aber wie oben beschrieben vereinfacht wird, rückt eine vollständige analytische Lösung wieder in den Bereich des Möglichen.

Unerwartetes bei der Luftfeuchtereaktion. Das Konzept für die Luftfeuchtereaktion ist die Absenkung des Wasserpotentials über das Widerstandsnetzwerk bei steigender Transpiration. Ihre Berechnung war umständlich, weil die abnehmende Leitfähigkeit auf die Transpiration rückkoppelt und die Gleichungen (3.7) und (3.57,3.58) simultan gelöst werden mußten. Dazu habe ich die gewichtete Druckdifferenz Δp in zwei Anteile aufgeteilt, einen von g_w unabhängigen Anteil Δp^{abs} und einen abhängigen Anteil Δp^{lin} . In einem früherem Entwicklungsstadium des Modells war es so, daß der Luftfeuchteeinfluß nur über den Term mit Δp^{lin} wirken würde. Deshalb mußte Δp^{lin} positiv sein, sonst wäre keine Absenkung der Leitfähigkeit erfolgt.

In der jetzigen Formulierung des Modells wirkt sich die Luftfeuchte an den Stomata vorbei, eben peristomatär, auf die Wasserpotentiale aus. Das führt nach (3.57,3.58) zu einer Veränderung von beiden Anteilen von Δp . Für mich war dabei unerwartet, daß es ständig zu einem negativen linearen Anteil Δp^{lin} kam und daß das Modell trotzdem in die richtige Richtung reagierte. Diese Eigenschaft will ich anhand von Abbildung 6.3 erklären, die die mathematischen Zusammenhänge illustriert.

Entscheidend ist, daß beide Anteile, Δp^{lin} und Δp^{max} , mit trockenerer Luft negativer werden. Die Absenkung von Δp^{max} wird sich als eine absolute Verschiebung direkter auf die Druckdifferenz aus und kompensiert den leichten Anstieg von $\Delta p(gst)$.

⁴⁾ Denn Iterationen brauchen je nach den konkreten Zahlenwerten unterschiedlich viele Durchläufe, aber die großen Modelle können derzeit nur auf Großrechnern mit vektorieller oder paralleler Verarbeitung schnell genug laufen. Die Vektorarchitektur führt nur dann zu Laufzeitvorteilen, wenn viele Stomataleitfähigkeiten parallel berechnet werden können, ohne daß in jedem Einzelfall unterschiedlich viele Schritte erforderlich sind.

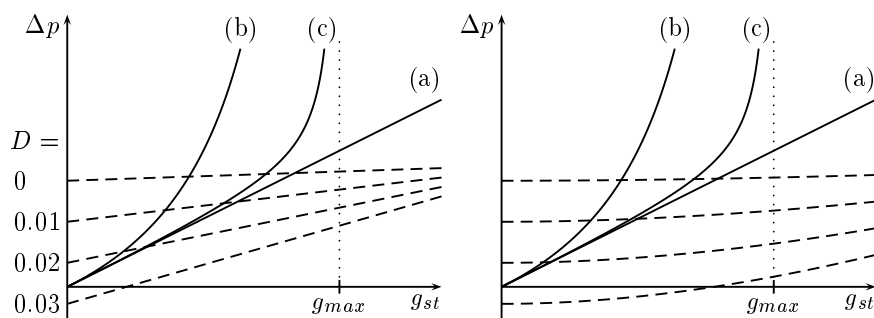


Abbildung 6.3: Zur Diskussion der mathematischen Eigenschaften der Luftfeuchteabhängigkeit in der simultanen Lösung der mechanischen und hydraulischen Beziehungen zwischen Druckdifferenz und Leitfähigkeit. Durchgezogene Linie: mechanische Beziehung (in den drei Formulierungen). g_{max} beträgt $0.4 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Gestrichelte Linien: hydraulische Beziehung $\Delta p(g_{st})$ für zunehmenden Wasserdampfgradienten D von 0 (entspricht 100 % r. F.) auf $0.03 \text{ mmol mol}^{-1}$ (entspricht 5 % r. F. bei $T_a = 25 \text{ }^\circ\text{C}$).

Konkrete Werte für die hydraulischen Widerstände, Strahlungsbilanz, T_a und D führen zu einem anderen Verhalten als in Abb. 3.8 gezeigt wurde. Die Vorgabe aus dem Ionensystem ist $\Delta\pi = 1.8 \text{ MPa}$. Im linken Bild ist der Grenzschichtwiderstand $r_{bl} = 0$, rechts ist $r_{bl} = 1 \text{ m}^2 \text{ s mol}^{-1}$.

Δp^{lin} wird proportional zum effektiven Gradienten D^* negativer. D^* ist aufgrund der Strahlungsbilanz um $0.004 \text{ mmol mol}^{-1}$ höher als D . Darum ist selbst bei $D = 0$ eine leichte Steigung von $\Delta p(g_{st})$ erkennbar. Aber gleichzeitig sinkt Δp^{abs} mit D^* wesentlich stärker. Damit verschiebt sich der Schnittpunkt der simultanen Lösung nach unten. Es kommt zu einem Schließen der Stomata. Bei sehr hoher Trockenheit existiert kein Schnittpunkt mehr. Die Leitfähigkeit ist Null.

Darin liegt allerdings auch ein potentielles Problem. Da Δp^{lin} eine Steigung darstellt, ist es nur eine Frage der Größe der Leitfähigkeit, bis der lineare Anstieg nicht mehr von der absoluten Absenkung übertroffen wird. Gerade bei krautigen Pflanzen findet man wesentlich höhere maximale Leitfähigkeiten in der Gegend von $0.5\text{--}1 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Kann das Modell dort noch funktionieren, oder kippt die Feuchtereaktion um?

Das Modell bleibt stabil. In der Abbildung ist $g_{max} = 0.4 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ gewählt. Die linke Seite gilt nur für $r_{bl} = 0$. Ist der Grenzschichtwiderstand aber vorhanden, wirkt die Energiebilanz so, daß der effektive Grenzschichtwiderstand um λ^* größer als r_{bl} ist. In der rechten Hälfte ist r_{bl} gleich $1 \text{ m}^2 \text{ s mol}^{-1}$, und r_{bl}^* beträgt rund $2.66 \text{ m}^2 \text{ s mol}^{-1}$. Man erkennt den Einfluß der Blattgrenzschicht, die die Gefahr der Überkreuzung der Linien stark verringert.

6.4.4 Verbesserungen

Es gibt verschiedene Ansatzpunkte für Verbesserungswünsche an das Modell. Zum einen würde man sich bessere Prozeßbeschreibungen wünschen, wenn die Vorhersagequalität, also das Reaktionsverhalten des Modells auf manche Umweltfaktoren schlecht ist. Mit den beschränkten Datenmaterial trifft das nicht zu. Zum anderen mag das Modell zwar funktionieren, aber die tatsächlichen Mechanismen – wie im Falle der Luftfeuchtereaktion – sind größtenteils noch unklar. Hier können neue Forschungsergebnisse oder auch neue gute Ideen für die Modellierung („so würde ich es machen, wenn ich der Konstrukteur der Pflanze wäre“) zu gegenseitigem Fortschritt führen. Oben habe ich beschrieben, wie ich die Feuchtereaktion und die Hydraulik der Schließzellen in einem nächsten Entwicklungsschritt ändern würde.

Schließlich gibt es Motive mathematischer Art, Änderungen vorzunehmen. Bei der Parameterisierung fällt beispielsweise auf, daß die Parameter teilweise stark wechselwirken. Das erschwert ihre Justierung, man würde sich eine größere Unabhängigkeit wünschen. Eine bessere

Orthogonalisierung wäre wohl möglich, würde aber zur Mischung der ursprünglichen Prozesse führen und die Zuordnung von Ursache und Wirkung von einem mechanistischen Standpunkt aus verwischen. Innerhalb von Prozeßbeschreibungen wäre es dagegen sinnvoll, z. B. die Leckkonduktanz k_c^0 nicht als absoluten Wert, sondern als Bruchteil von k_c^{max} zu sehen.

6.5 Anwendung als Modul in größeren Modellen

Die Meßkampagnen waren notwendig, um möglichst globale Daten für Modelle der Stoffhaushalte zu gewinnen. Auch das Modell ist im Hinblick auf einen späteren Einsatz in gekoppelten globalen Computermodellen entworfen worden. Einfache Schnittstellen zu bestehenden Modellen, globale Parameterisierbarkeit, nur so viele Prozesse wie unbedingt nötig – aus Gründen der Rechenzeit. Sind diese Anforderungen erfüllt?

6.5.1 Schnittstellen

Das Modell ist eine relativ stark gekapselte Einheit. Die treibenden Kräfte können (bis auf C_i) ohne nennenswerte Rückkopplungen vorgegeben werden, die Modellergebnisse (g_w , E , T_i) finden Eingang in großskaligere Flußberechnungen. Wenn man C_i nicht vorgeben will, muß es in enger Kopplung mit einem Photosynthese-Respirations-Modell berechnet werden (siehe Abschnitt 3.1.5). Eine Implementation eines einfachen gekoppelten Modells liegt vor und wurde mit Erfolg getestet.

Die treibenden Kräfte unterliegen in der Regel einem vertikalen Gradienten durch den Bestand. Eine schichtweise aufgebaute Modellierung ließ sich ohne technische Schwierigkeiten realisieren, d. h. das Modell ist „scaling up-fähig“. Wesentlich schwieriger ist die sinnvolle Parameterisierung der Schichtung, für die kaum Datenmaterial zur Verfügung steht (erst recht nicht global). Da lassen sich Ein-Schicht-Abstraktionen heutzutage immer noch besser kontrollieren und beurteilen (Raupach und Finnigan, 1988).

Zu Testzwecken habe ich dennoch ein Modul erstellt, das sowohl die C_i -Kopplung als auch eine vertikale Schichtung enthält. Im Zwiespalt zwischen größtmöglicher Modularität einerseits sowie Performance und enger C_i -Kopplung andererseits enthält das Modul eine Zeitschleife über einen Tag, in der die Beiträge zu den Stoffflüssen schichtenweise aufaddiert werden. Für jede Schicht wird das C_i ermittelt, welches sich aus dem Gleichgewicht von Stomatareaktion, Diffusion und Photosynthese ergibt. Das Modul liefert Flüsse auf Tagesbasis und wurde versuchsweise mit dem Biosphärenmodell HRBM unserer Arbeitsgruppe (Esser et al., 1994a) gekoppelt. Dazu diente unsere universale modulare Modellstruktur (Hoffstadt und Esser, 1997). Das Gesamtmodell entspricht in großen Teilen der Konfiguration in Abb. 3.4 (abgesehen von N- und ABA-Haushalt).

6.5.2 Globale Parameterisierung

Eine artspezifische Parameterisierung hilft für eine großräumige Anwendung auf ein breites Artenspektrum nicht weiter. Es ist unbedingt erforderlich, daß man Arten in bezug auf die Stomatareaktion zu Klassen gruppieren kann. Aus der Sicht der theoretischen Ökologie wird eine Klassifizierung der Vegetation nach funktionalen Gruppen versucht (die je nach Betrachtungswinkel sehr verschieden zusammengesetzt sein können). Funktionale Gruppen sind gewissermaßen destillierte Überlebens- oder Wettbewerbsstrategien. In der Disziplin des globalen Modellierens ist die Existenz funktionaler Gruppen oft eine notwendige Voraussetzung für die

Realisierung der Modelle (Körner, 1994), sei es, daß man das Laubwurfverhalten verschiedener Vegetationstypen betrachtet (Esser et al., 1994b), die Isotopenfraktionierung aufgrund verschiedener Stoffwechselwege bei der Kohlenstofffixierung (Wittenberg, 1998) oder Brandhäufigkeiten und Partitionierung des abgestorbenen kohlenstoffhaltigen Materials (Mack et al., 1996).

Zweifellos noch eleganter ist es, wenn man einen Zusammenhang zwischen den Parameterwerten und dem Klima – statt der Art – herstellen kann.⁵⁾ Das Klima gibt die Randbedingungen für den Haushalt der Pflanzen vor, und da die Stomata den Wasser- und Kohlenstoffhaushalt regulieren, ist eine Beziehung der Regelparameter zum Klima wahrscheinlich. Gerade der Wasserhaushalt ist das direkte Bindeglied zwischen Stomata und Klima, so daß der Feuchtigkeitsindex

$$HI = \text{Niederschlag} / 2 \text{ mm} - \text{Temperatur} / 1^\circ C, \quad (6.3)$$

der auch im Klimadiagramm-Weltatlas von Walter und Lieth (1967) für die Einteilung in humide und aride Monate verwendet wird, die ideale Bezugsgröße für die Modellparameter darstellt. Es mag dann durchaus sein, daß die individuelle und artabhängige Streuung der Parameter groß ist. Wenn aber ihre Mittelwerte erkennbar mit HI korrelieren, lassen sich globale Parameterwerte für das Stomatamodell finden. Eine gewisse Einteilung der Arten in Gruppen wurde schon in Abschnitt 6.1.4 vorgenommen. Tendenziell ist die Reaktion (auf C_i und Licht) um so stärker, je trockener die klimatischen Verhältnisse sind. Für eine auf diesem Stomatamodell basierende Weiterentwicklung wurden weitergehende, vielversprechende Resultate erreicht (Esser, pers. Mitteilung).

Für eine globale Anwendung ist die Frage noch zu beantworten, wie man ψ_r bestimmen will. Falls man ein Schichtenmodell des Bodens benutzen möchte, könnte die an Biomen orientierte Aufstellung der Tiefenverteilung von Wurzelphytomasse von Jackson und Grace (1996) hilfreich sein. Allerdings handelt man sich bei diesem Ansatz gleich wieder einige Parameter für den Wassertransport im Boden ein.

6.5.3 Rechenzeit

In globalen Modellen wird die Erdoberfläche üblicherweise mit einem Halbgrad-Gitter überzogen. In dieser Auflösung beschreiben Standarddatensätze die Landoberfläche mit knapp 62500 Gitterelementen. Die Zeitskala für die Veränderung der Umweltbedingungen (bewölckter Himmel mit stark wechselnder Strahlung) und der Stomatareaktionen liegt bei einigen Minuten, so daß ein Modelljahr in ca. 100000 Zeitschritte zerlegt wird. Dazu kommt unter Umständen noch eine Zerlegung in vertikale Schichten. Das ergibt eine enorme Anzahl von Rechenschritten für ein dynamisches Modell.

Die beschriebene Steady-State-Lösung kann auf direktem Weg berechnet werden und ist vektorisierbar, wenn alle Fälle der Fallunterscheidungen berechnet werden und nachträglich ausgewählt wird. Die beschriebene Testimplementation für den Mittelmeerraum mit 182 Gitterelementen, 10 vertikalen Schichten, 10 verschiedenen C_i -Stufen für die $A-g_w$ -Kopplung und der internen Integration über jeweils einen Tag mit einem Zeitschritt von einer Stunde benötigte angekoppelt an das HRBM pro Modelljahr etwa 3 h auf einem Pentium II (233 MHz) unter Linux.

⁵⁾wie beim Miami-Modell geschehen, das die Nettoprimärproduktivität nur von Jahrestemperatur und Niederschlag abhängig macht (Lieth, 1975).

6.5.4 Vergleich mit den üblichen empirischen Modellen

Aus Anwendersicht. Für den Anwender ist der größte Unterschied zwischen meinem mechanistischen Modell und den empirischen Modellen von Ball und Berry (Ball, 1988) und von Jarvis (1976) die Anzahl der Parameter, die zu bestimmen sind. Damit ist sicher das Hauptproblem genannt, das einer allgemeinen Verwendung im Wege steht. Die empirischen Modelle können ohne weiteres mit statistischen Standardverfahren (z. B. nichtlinearer Fit nach Levenberg-Marquardt) aus einer nicht weiter strukturierten Datenmenge parameterisiert werden. Das gleiche Vorgehen würde bei meinem Modell sofort zu Schwierigkeiten führen: mehrdimensionale Anpassungen versagen bei so vielen Parametern, da sie fast unweigerlich in irgendwelchen lokalen Nebenminima der Fehlerfunktion steckenbleiben. Das Verfahren hat nur dann eine Chance, wenn man schrittweise vorgehen kann und die Parameter nacheinander statt alle gleichzeitig festlegt. Darum ist es viel günstiger, gezielte Meßreihen durchzuführen und auszuwerten, wie ich es im Kapitel 4 gezeigt habe. Das bedeutet aber, daß bestehende Datensätze eines potentiellen Anwenders unter Umständen kaum geeignet sind und zusätzliche Experimente erforderlich werden.

Der Einsatz des Stomatamodells in globalen Modellen stellt größere Ansprüche an die Rechenzeit als empirische Modelle. Ich kenne in der Hinsicht das Kohlenstoffmodell CARAIB der Arbeitsgruppe von Jean-Claude Gérard am Institut für Astrophysik und planetare Physik der Universität Liège (Warnant et al., 1994), dessen Code ich im Sommer 1997 an meine modulare Modellstruktur (Hoffstadt und Esser, 1997) angepaßt habe. CARAIB verwendet die simultane Lösung des Ball-Berry-Modells und des Farquhar-Modells der Photosynthese (Farquhar et al., 1980; Farquhar und von Caemmerer, 1982), wodurch die Kopplung über C_i als direkte Lösung einer Gleichung dritten Grades berechnet werden kann (Baldocchi, 1994). Im Gegensatz dazu müssen bei meinem Stomatamodell je zwei Gleichungen dritten Grades mit anschließender Fallunterscheidung gelöst werden, und für die C_i -Kopplung mit einem Photosynthesemodell ist eine Leitfähigkeitstabelle von sinnvollerweise mindestens fünf C_i -Werten aufzustellen. Im Endeffekt benötigt mein Modell mindestens die zehnfache Rechenzeit. Daraufhin haben wir Überlegungen angestellt, inwieweit sich das Stomataverhalten in multidimensionalen Tabellen unterbringen läßt – was natürlich nur eine Frage des Hauptspeichers ist. Hierzu kann aber an dieser Stelle keine endgültige Antwort gegeben werden.

Aus mathematischer Sicht. Mein Modell läßt sich durch Näherungen in ähnliche Formen bringen, wie sie die beiden empirischen Modelle haben. Dadurch kann man über einen Parametervergleich die empirischen Parameter mechanistisch „erklären“. Für das Ball-Berry-Modell würde man z. B. mit einer linearen Näherung der Luftfeuchteabhängigkeit beginnen. (Ähnlich versuchte Dewar (1995) auf umgekehrtem Weg, einen mechanistischen Aspekt in das empirische Modell von Leuning et al. (1995), eine Ball-Berry-Variante, hineinzuiinterpretieren, und verwendet ein einfaches Widerstandsnetzwerk.) Man muß aber ganze Prozesse vernachlässigen (bzw. als konstant annehmen). Als wesentlicher Unterschied bleibt die Verschiebung osmotischer und hydraulischer Komponenten gegeneinander, die sich weder in rein multiplikative noch rein additive Terme umformen läßt. Beim Jarvis-Modell und Derivaten kann diese Verschiebung zwar in einer kombinierten Funktion von Luft- und Bodenfeuchte einigermaßen berücksichtigt werden, aber Wechselwirkungen von Bodenwasser und anderen Umweltfaktoren müssen dort multiplikativ bleiben.

Kapitel 7

Zusammenfassung und Ausblick

In dieser Arbeit wurde ein Modell der Stomatareaktion entwickelt, das die Wechselwirkungen der Umweltfaktoren CO_2 , Licht, Luftfeuchte, Bodenfeuchte und Blattemperatur auf mechanistischer Basis beinhaltet. Die prozeßorientierte Beschreibung setzt bei bekannten physiologischen Zusammenhängen an. Das System „Schließzellenkomplex“ beginnt bei der mechanischen Umsetzung von hydrostatischem Druck in eine Öffnungsweite und damit in eine Leitfähigkeit für die Diffusion von Wasserdampf. Der Druck besteht aus hydraulischen und osmotischen Komponenten – erstere passiv abhängig von der Transpiration, letztere als aktiv durch Umweltfaktoren geregelter Ionenhaushalt der Schließzellen. Der Anteil des latenten Wärmestromes im Energiehaushalt des Blattes wirkt über die Blattemperatur rückkoppelnd auf den Gradienten der Diffusion und damit auf den Wasserhaushalt sowie über die Temperaturabhängigkeit der Biochemie auf den Ionen-transport. Der Bodenwasserstatus in unmittelbarer Umgebung der Wurzeln wirkt über das hormonelle Signal ABA auf die Ionenpumpen. Die dynamische Beschreibung des Systems liefert gekoppelte Differentialgleichungen für die Zustandsvariablen Wasservolumina und Ionenmengen in Schließzellen und Umgebung sowie die Blattemperatur. Die Gleichungen müssen numerisch integriert werden.

Zur Erleichterung der Parameterisierung und aus Geschwindigkeitsgründen wurden Steady-State-Gleichungen für die Leitfähigkeit abgeleitet. Das Modell wurde mit einem Grund-Parametersatz versehen und einer Sensitivitätsanalyse unterzogen, um hinterher mit der Methode der inversen Modellierung die Parameter schnell bestimmen zu können.

Gaswechselfmessungen der Arbeitsgruppe zur CO_2 -Reaktion der Vegetation, die in den Jahren 1994–1999 an verschiedenen Bäumen in mehreren Erdteilen durchgeführt wurden, lieferten Daten zur artspezifischen Parameterisierung des Modells für *Quercus ilex* und *Quercus myrsinifolia* (immergrüne Hartlaubeichen aus dem Mittelmeerraum bzw. aus Japan), *Betula tortuosa* und *Betula nana* (aus polarem Birkenwald und Zwergstrauchtundra), *Quercus robur* und *Fagus sylvatica* (aus heimischen Laubwäldern), *Luehea divaricata* und *Nectandra megapota* (aus dem Regenwald Nordost-Paraguays), *Aspidosperma quebracho-blanco* (aus dem Chaco Boreal) und einen unbestimmten Baum der Campos Cerrados. Ein Großteil der Meßdaten zeichnet sich durch einen unbekanntem Einfluß aus, der trotz konstantem Blattklima im Tagesverlauf zu einem Sinken der Stomataleitfähigkeit führt. Die artspezifische Parameterisierung wurde nach Möglichkeit aus Meßdaten ohne Tagesgang gewonnen. Meßdaten mit Tagesgang wurden für die Validierung des Modells verwendet.

Für den Betrieb des Stomatamodells mußte die Eingangsgröße „wurzelnahes Bodenwasserpotential“ ψ_r ergänzt werden. In der Modellvorstellung hängt diese Größe ab vom mittleren

Wasserstatus des Bodens als Reservoir, der Entnahme an den Wurzeln durch wetterabhängige Transpiration des Baumes und dem Nachleitwiderstand der Bodentextur.

Zur Parameterisierung wurde ein fester Wert für ψ_r je nach subjektiv eingeschätzten Bodenbedingungen gesetzt. Bei den Daten mit Tagesgang wurde angenommen, daß ψ_r für alle Abweichungen zwischen parameterisiertem Modell und den Messungen verantwortlich ist. Mit dieser Annahme existiert eine Methode zur Bestimmung des effektiven Wasserpotentials für die Wurzeln. Zwar konnte die Methode nicht absolut kalibriert werden, da keine Daten für ψ_r vorlagen, aber es war möglich, Indizien für die Brauchbarkeit der Methode aus den relativen Änderungen von ψ_r abzuleiten, die für einen Großteil der Messungen plausibel mit dem Wettergeschehen und der Bodenfeuchte korrelierten.

Aus den Erfahrungen mit der Parameterisierung und mit der Bestimmung von ψ_r wurden Vorschläge für gezielte Experimente aufgestellt, mit denen die Variabilität der Meßdaten minimiert wird, das Modellverhalten besser abgetastet werden kann und offene Hypothesen über Prozesse bestätigt oder widerlegt werden können.

Als Ergebnis der Arbeit wird festgestellt, daß das Modell gemessen am vorhandenen Datenmaterial das Potential für eine brauchbare Vorhersagequalität hat, sofern ψ_r vernünftig erfaßt werden kann. Die Methode der Bestimmung von ψ_r mit einem parameterisierten Modell ist vielversprechend, kann aber erst abschließend verifiziert werden, wenn Gaswechsellmessungen mit Messungen des Bodenwasserstatus und des Gesamtwasserverbrauchs kombiniert werden.

Für zukünftige Entwicklungen wurden neben neuen Experimenten auch Vereinfachungen des Modells vorgeschlagen. Das Modell wurde testweise mit dem globalen Kohlenstoffhaushaltsmodell HRBM der Arbeitsgruppe gekoppelt.

Ein weiterer wahrscheinlicher Einsatzbereich des Stomatamodells ist die Anwendung auf die Messungen der Arbeitsgruppe zur Anpassung von Pflanzen an höhere CO_2 -Konzentrationen. Es könnte festgestellt werden, ob und welche Parameter sich durch langfristige Exposition verändern, wie z. B. die Stomatadichte und damit g_{max} (Beerling et al., 1996).

Derzeit im Gange ist ein Projekt in Zusammenarbeit mit dem Max-Planck-Institut für Meteorologie in Hamburg, das vom Bundesforschungsministerium gefördert wird und die regionale Klimavariabilität und ihre Folgen für den Wasserhaushalt im Zeitraum bis zum Jahr 2050 untersucht. Das Stomatamodell wird in einer überarbeiteten Variante zusammen mit dem HRBM an das Atmosphären-Transportmodell ECHAM des MPI gekoppelt und soll Veränderungen der Wasserdynamik mit steigendem atmosphärischen CO_2 untersuchen. Auf die Ergebnisse darf man gespannt sein.

Anhang A

Symbole und Konventionen

A.1 Größen und Einheiten

Verwendete Indizes: für Strukturen *a* apoplast / air, *b* bulk soil, *g* guard cell, *s* subsidiary cell, *e* evaporation area, *x* xylem, *l* leaf, *r* root, *st* stoma(ta), *cu* cuticula, *p* peristomatal, *w* water; für Flüsse *c* closing, *o* opening.

Tabelle A.1: Größen und Einheiten

Symbol	Einheit	Größe
a_{IR}	—	Absorptionskoeffizient des Blattes für Wärmestrahlung aus der Umgebung
a_{PAR}	—	Absorptionskoeffizient des Blattes für <i>PAR</i>
a_{st}	m^2	Öffnungsquerschnitt einer Stoma
A	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	CO_2 -Assimilationsstrom
c_g	mol m^{-3}	Ionenkonzentration in Schließzellen
c_p	$\text{J mol}^{-1} \text{K}^{-1}$	Spezifische Wärmekapazität der Luft
$c_{p,w}$	$\text{J mol}^{-1} \text{K}^{-1}$	Spezifische Wärmekapazität von Wasser
c_s	mol m^{-3}	Ionenkonzentration in Nebenzellen
c_{max}	mol m^{-3}	maximale Ionenkonzentration in Schließzellen
C_a	$\mu\text{mol mol}^{-1}$	CO_2 -Stoffmengenanteil in der Außenluft
C_i	$\mu\text{mol mol}^{-1}$	CO_2 -Stoffmengenanteil in den Interzellularen am Ort der Transpiration
CO_2_{abs}	ppm	Meßwert: CO_2 -Konzentration C_a im Gasgemisch
D	hPa hPa ⁻¹	Sättigungsdefizit für Wasserdampf in Luft
D^*	hPa hPa ⁻¹	effektives Sättigungsdefizit
D_w	$\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-1}$	Diffusionskoeffizient für Wasserdampf in Luft
dCO_2	ppm	Meßwert: CO_2 -Konzentrationsdiff. Meß-/Referenzgas
dH_2O	ppm	Meßwert: H_2O -Konzentrationsdiff. Meß-/Referenzgas
e	hPa	Partialdruck von Wasserdampf
e_{IR}	—	Emissivität des Blattes für Wärmestrahlung bei Blatttemperatur
e_s	hPa	Sättigungsdampfdruck
e'_s	hPa K ⁻¹	Änderung des Sättigungsdampfdrucks mit der Temperatur

Tabelle A.1: Größen und Einheiten

Symbol	Einheit	Größe
E	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Transpirationsstrom (Teilchenstrom pro m^2)
E_{cu}	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Paralleler Transpirationsstrom durch Cuticula
E_p	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	peristomatärer Transpirationsstrom
f_{ABA}	—	Pumpenhemmfaktor aufgrund von ABA
f_{PAR}	—	Pumpenaktivierungsfaktor aufgrund von PAR
f_0	—	Basisaktivität der Pumpen
F_c	mol s^{-1}	schließender Ionenfluß
F_o	mol s^{-1}	öffnender Ionenfluß
$Flow$	ml/min	Meßwert: Flußrate des Meßgases
g_{bl}	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Leitfähigkeit der Blattgrenzschicht für Wasserdampf
g_{cu}	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Leitfähigkeit der Cuticula für Wasserdampf
g_c	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Blattleitfähigkeit für CO_2
g_p	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Leitfähigkeit für peristomatäre Transpiration
g_{st}	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Leitfähigkeit der Stomata für Wasserdampf
g_w	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Blattleitfähigkeit für Wasserdampf
h	m	Höhe über dem Referenzpunkt für das Gravitationspotential
J_V	$\text{m}^3 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Volumenstromdichte der Gesamtlösung
J_w	$\text{m}^3 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Transpirationsstrom (Volumenstromdichte)
k_{ABA}	$\text{m}^3 \mu\text{mol}^{-1}$	Koeffizient für die Wirkung von ABA auf die Pumpen
k_c	$\text{m}^2 \text{m s}^{-1}$	Leckkonduktanz für den schließenden Ionenfluß
k_c^{max}	$\text{m}^2 \text{m s}^{-1} \text{ppm}^{-1}$	maximale Leckkonduktanz
k_o	mol s^{-1}	Pumprate für den öffnenden Ionenfluß
$k_{o,0}$	mol s^{-1}	maximale Pumprate
k_ψ	$\mu\text{mol m}^{-3} \text{MPa}^{-1}$	Koeffizient der ABA-Synthese bei Bodentrockenheit
K_{m,C_i}	ppm	Michaelis-Menten-Konstante den C_i -Einfluß auf die Leckkonduktanz
$K_{m,PAR}$	$\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Michaelis-Menten-Konstante für die Lichtaktivierung der Pumpen
$K_{m,o}$	mol m^{-3}	Michaelis-Menten-Konstante für öffnenden Ionenstrom
L_{cuv}	$\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Meßwert: Licht in der Küvette
M_w	kg mol^{-1}	Molmasse von Wasser
n_g	mol	Menge Ionen in Schließzellen
n_s	mol	Menge Ionen in Nebenzellen
n_t	mol	Gesamtmenge Ionen
p	MPa	hydrostatischer Druck
p_{air}	hPa	Luftdruck
PAR	$\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$	photosynthetisch aktive Strahlung
Q_{ext}	$\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Meßwert: Licht im Freien
r_{bl}	$\text{m}^2 \text{s mol}^{-1}$	Widerstand der Blattgrenzschicht für Wasserdampf
r_{bl}^*	$\text{m}^2 \text{s mol}^{-1}$	effektiver Widerstand der Blattgrenzschicht
r_H	$\text{m}^2 \text{s mol}^{-1}$	Widerstand der Blattgrenzschicht für Wärmeaustausch über Konvektion
R	$\text{MJ K}^{-1} \text{mol}^{-1}$	Universelle Gaskonstante (beachte: MJ, nicht J)

Tabelle A.1: Größen und Einheiten

Symbol	Einheit	Größe
R_{ij}	MPa s m ⁻¹	Hydraulischer Widerstand zwischen Kompartimenten i und j
R_g	MPa s m ⁻¹	Hydraulischer Widerstand des Transpirationsweges vom Xylem bis zum Ort der Transpiration
R_{in}	J m ² s ⁻¹	absorbierter Anteil der Strahlungsbilanz
R_{in}^*	J m ² s ⁻¹	R_{in} relativ zur Abstrahlung bei Lufttemperatur
R_n	J m ² s ⁻¹	Strahlungsbilanz
R_p	MPa s m ⁻¹	Hydraulischer Widerstand des peristomatären Transpirationsweges
R_s	MPa s m ⁻¹	Hydraulischer Widerstand des Transpirationsweges vom Xylem bis zu den Nebenzellen
$relH$	%	Meßwert: relative Feuchte in der Küvette
S_{IR}	J m ² s ⁻¹	einfallende Wärmestrahlung
S_{PAR}	J m ² s ⁻¹	einfallende PAR
t	s	Zeit
T_a	K	Lufttemperatur
T_{cuv}	°C	Meßwert: Lufttemperatur in der Küvette T_a
T_{dp}	°C	Meßwert: Taupunkttemperatur der Kältefalle
T_{ext}	°C	Meßwert: Außentemperatur
T_l	K	Blattemperatur
T_{leaf}	°C	Meßwert: Blattemperatur T_l
T_{min}	°C	Meßwert: Temperatur an den Kühlrippen in der Küvette
T_0	K	Referenztemperatur für die Pflanze
V_g	m ⁻³	Volumen der Schließzellen
V_s	m ⁻³	effektives Volumen der Nebenzellen
V_0	m ⁻³	Zellvolumen an der Schwelle der Plasmolyse
\bar{V}_w	m ³ mol ⁻¹	Partialvolumen von Wasser in wäßriger Lösung
α	—	mechanischer Vorteil der Nebenzellen
ΔP	MPa	gewichtete Druckdifferenz
ΔR	MPa s m ⁻¹	gewichtete Widerstandsdifferenz
λ	J mol ⁻¹	Verdampfungswärme von Wasser
λ^*	mol s ⁻¹	Konstante (Zwischenergebnis)
ν	—	relative Volumenänderung gegenüber V_0
π	MPa	osmotischer Druck
ρ_w	kg m ⁻³	Dichte von (flüssigem) Wasser
ϱ_w	g m ⁻²	flächenbezogene Wassermasse im Blatt
σ	J m ⁻² s ⁻¹ K ⁻⁴	Stefan-Boltzmann-Konstante
τ	MPa	Matrixpotential
τ	—	Volumenverhältnis von Neben- zu Schließzellen
ψ_a	MPa	Wasserpotential im Apoplasten
ψ_b	MPa	Wasserpotential im Boden (<i>bulk soil</i>)
ψ_e	MPa	Wasserpotential am Ort der Transpiration
ψ_g	MPa	Wasserpotential in den Schließzellen
ψ_r	MPa	Wasserpotential im wurzelnahen Bodenbereich (<i>roots</i>)

Tabelle A.1: Größen und Einheiten

Symbol	Einheit	Größe
ψ_s	MPa	Wasserpotential in den Nebenzellen
ψ_x	MPa	Wasserpotential im Xylem

A.2 Tabellarische Aufstellung der Modellparameter

Die folgenden Tabellen zeigen alle Parameter des Modells, geordnet nach Teilsystemen. Die definierende Gleichung, die Kategorie (K) und Artabhängigkeit (A) sowie der Wert des Parameters werden angegeben.

Parameter der Kategorie 1 sind Schlüsselparameter für die Reaktion auf Umweltfaktoren. Kategorie 2 enthält Parameter, die die Funktion des Systems an sich gewährleisten, Kategorie 3 besteht aus mathematisch erforderlichen Parametern, die das Grenzverhalten des Modells kontrollieren.

Artspezifisch sind vor allem Parameter der Kategorie 1. Es war aber bei der Parameterisierung möglich, manche dieser Parameter trotzdem mit artunabhängigen Werten zu belegen. Diese sind mit 'v' gekennzeichnet (d. h. vielleicht artspezifisch, wenn später andere Arten parameterisiert werden). Ansonsten steht 'j' für definitiv artspezifisch und 'n' für nicht artspezifisch (wie meist in Kategorie 2 und 3 der Fall).

Wenn der Platz ausreicht, wird der Wert der Parameter kurz begründet, ansonsten wird auf die detailliertere Diskussion im Text verwiesen.

Tabelle A.2: Tabellarische Aufstellung der Modellparameter nach Teilsystemen: Mechanische Parameter und Skalierung.

Parameter	Gl.	Bedeutung im Modell	K	A	Bestimmung
Mechanische Parameter					
ϵ_g ϵ_s	(3.10)	Elastizitätsmodul: Widerstand der Zellen gegen anfängliche Volumenvergrößerung	2	v	$\epsilon_g = 2$ MPa, $\epsilon_s = 10$ MPa (vgl. Fu und Wang (1994): $\epsilon_g = 1.2$ MPa, $\epsilon_s = 6$ MPa)
α	(3.2)	Mechanischer Vorteil: Widerstand der Nebenzellen gegen die Öffnung des Spaltes	2	v	8.0/4.4 (berechnet in Anhang C)
ν_g^{max} ν_s^{max}	(3.12)	Maximale relative Volumenzunahme der Schließ- und Nebenzellen	2	j	$\nu_g^{max} = 1.0$ $\nu_s^{max} = 0.1$
Skalierung von Pore auf Blattfläche					
g_{max}	(3.7)	Maximale Leitfähigkeit bei gegebener Stomatadichte, wenn alle Spaltöffnungen maximal geöffnet sind	1	j	$0.218 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ in der Grund-Parameterisierung
f	(3.9)	Umsetzungsfaktor von Druckverhältnissen in Leitfähigkeit	2	-	berechnet aus dem maximal erreichbaren wirksamen Druck und dem Punkt, ab dem die Stomata maximal geöffnet sind (ca $0.15 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ für <i>Q. ilex</i>)
f_p	(3.9)	Teil der maximal erreichbaren Druckdifferenz, der zur völligen Öffnung der Stomata ausreicht	1	j	2.5 (d. h. 40% des Druckes reichen raus)
θ	(3.7)	Weichheit beim Übergang zwischen linear steigender Leitfähigkeit und Sättigung	3	n	willkürlich auf 0.95 gesetzt; vgl. Anhang D (1.0 für Testzwecke)

Tabelle A.3: Tabellarische Aufstellung der Modellparameter nach Teilsystemen: Wasserhaushalt und Energiehaushalt.

Parameter	Gl.	Bedeutung im Modell	K	A	Bestimmung
Teilsystem Wasserhaushalt					
R_g	(3.14)	Hydraulische Widerstände; bestimmen	2	v	$R_g = 8.0 \cdot 10^{-4} \text{ MPa s } \mu\text{m}^{-3}$
R_s		Potentialverhältnisse bei „passive“			$R_s = 4.4 \cdot 10^{-4} \text{ MPa s } \mu\text{m}^{-3}$
R_p		Absenkung durch Transpiration			$R_p = 6.7 \cdot 10^{-2} \text{ MPa s } \mu\text{m}^{-3}$ (Anhang C)
$\pi_g^{i,0}$	(3.18)	Mindestwert für den osmotischen Druck,	2	n	$\pi_g^{i,0} = 1.0 \text{ MPa}$
$\pi_s^{i,0}$		stellt Wasserpotentiale ein			$\pi_s^{i,0} = 0.5 \text{ MPa}$ (Abschnitt 3.4.2)
V_g^0	(3.18)	Zellvolumen bei Innendruck 0 (einsetzende	2	v	$V_g^0 = 10^3 \mu\text{m}^3$
V_s^0		Plasmolyse)			V_s^0 berechnet mit $\tau = 9$ (s. dort)
n_{st}	(2.4)	Stomatadichte	2	v	100 mm^{-2}
Teilsystem Energiehaushalt					
a_{IR}	(3.25)	Absorptivität und Emissivität des Blattes	2	n	0.96 (typisch)
e_{IR}		im langwelligen Bereich			
a_{PAR}	(3.25)	Absorptivität des Blattes für sichtbares	2	j	aus eigenen Meßdaten: 0.90 für <i>Q. ilex</i>
		Licht			
q_w	(3.25)	flächenbezogene Wassermasse im Blatt	2	j	aus eigenen Meßdaten: 150 g m^{-2} (mittlerer Wert)

Tabelle A.4: Tabellarische Aufstellung der Modellparameter nach Teilsystemen: Ionenhaushalt.

Param.	Gl.	Bedeutung im Modell	K	A	Bestimmung
Teilsystem Ionenhaushalt					
n_t	(3.29)	Gesamtzahl Ionen in einem Stomatakomples; konstant angenommen	2	n	$1.6 \cdot 10^6 \text{ amol } \mu\text{m}^{-3} = c_{max} V_g^{max}$ ($c_{max} = 800 \text{ mol m}^{-3}$, $V_g^{max} = (1 + \nu_g^{max}) V_g^0 = 2 \cdot 10^3 \mu\text{m}^3$)
$K_{m,o}$	(3.23)	Ionenkonzentration in den Nebenzellen, bei der der Vorrat den öffnenden Fluß auf die Hälfte begrenzt; sehr niedrig	3	n	$0.1 c_{max} / \tau \approx 9 \text{ mol m}^{-3}$ ($c_{max} / (1 + \tau)$ ist die maximale Konzentration in den Nebenzellen)
τ	(3.29)	Eff. Nebenzellenvolumen : Schließzellenvol.	2	v	9
$k_{o,0}$	(3.34)	Maximale öffnende Pumprate	3	v	3000 amol s^{-1} , s. Abschnitt 3.4.4
T_0	(3.34)	Referenztemperatur	2	j	20°C
f_0	(3.34)	Basisaktivierung (zum Öffnen im Dunkeln)	3	n	0.04 (minimale Aktivität ist dann ca. 4%)
$K_{m,PAR}$	(3.35)	PAR-Wert halbmaximaler Lichtaktivierung der Pumpen	1	j	$300 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
k_{ABA}	(3.36)	ABA-Reaktionskoeffizient (exponentielle Drosselung des öffnenden Ionenflusses mit steigender Konzentration [ABA])	2	n	$0.0063 \text{ m}^3 \mu\text{mol}^{-1}$
k_ψ	(3.36)	ABA-Produktionskoeffizient der Wurzeln (linear: wieviel [ABA] pro MPa)	1	j	$170 \mu\text{mol m}^{-3} \text{ MPa}^{-1}$
k_c^0	(3.37)	Leck-Konduktanz für den ausgleichenden Ionenfluß	2	n	$0.4 \text{ amol } \mu\text{m}^{-3}$
k_c^{max}	(3.37)	Anfangssteigung der Konduktanz mit C_i	1	j	$10^{-2} \text{ amol } \mu\text{m}^{-3} \text{ ppm}^{-1}$
K_{m,C_i}	(3.37)	Konzentration, bei die C_i -Wirkung halbmaximal ist	1	j	300 ppm (auf heutige Bedingungen abgestimmt)

Tabelle A.5: Treibende Kräfte für das Stomatamodell.

Parameter	Gl.	Bedeutung im Modell	Wertebereich	Bestimmung
Treibende Kräfte				
C_i		Interzelluläre CO_2 -Konzentration; stellt sich ein aufgrund von Angebot (Blattleitfähigkeit) und Nachfrage (Nettophotosynthese)	$50 \dots 10^4$ $\mu\text{mol mol}^{-1}$	Aus Messungen vorgegeben
e		Dampfdruck; abhängig von der Luftfeuchte. Nimmt zu, je tiefer man in den Bestand eindringt	$0 \dots 40$ hPa	Aus Messungen vorgegeben
PAR		Photosynthetisch aktive Strahlung; auch „mißbraucht“ als Maß für die kurzwellige Einstrahlung in der Energiebilanz	$0 \dots 2000$ $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Aus Messungen vorgegeben
R_n	(3.26)	Strahlungsbilanz	W m^{-2}	Aus PAR berechnet
T_a		Lufttemperatur	$^\circ\text{C}$	Aus Messungen vorgegeben
ψ_r		Bodenwasserpotential in Wurzelnähe	$0 \dots -5$ MPa	Aus Anpassung des Modells an die Meßdaten

Tabelle A.6: Externe Parameter, die als Schnittstellen zu anderen Modellen genutzt werden können.

Parameter	Gl.	Bedeutung im Modell	Wertebereich	Bestimmung
Externe Parameter (derzeit ungenutzte Schnittstellen zu anderen Modulen)				
ψ_x	(3.14)	Xylempotential; höhenabhängig, unabhängig vom Bodenpotential, da wir annehmen, daß aktiv ein kleiner positiver Wurzeldruck erzeugt wird)	0.1 . . . 1 MPa	Hier: auf 0 MPa gesetzt (Baumhöhe vernachlässigt, da 10 m nur 0.1 MPa entsprechen)
r_{bl}	(2.10)	Widerstand der Blattgrenzschicht für Wasserdampf; abhängig von den Windverhältnissen am Blatt, limitiert weniger die Transpiration als die Wärmeabfuhr von der Blattoberfläche	0.1 . . . ∞ mol ⁻¹ m ² s	detaillierte Berechnungen hier nicht sinnvoll; auf mittleren Wert (1) gesetzt
p_{air}	(2.10)	Luftdruck; höhenabhängig	1000 hPa	fester Wert für das Flachland
ABA_l	(3.36)	ABA-Konzentration, die aus dem Blatt stammt (im Gegensatz zu ABA aus einem Wurzelsignal); Schnittstelle für ABA-Metabolismus, etwa Gedächtnis für Welkestreß	mol m ⁻³	Hier: 0 gesetzt

Anhang B

Ein Diffusionsmodell

Zur Illustration (s. Abb. 2.1 auf S. 18) habe ich ein räumlich hochauflösendes Modell der Diffusion von Wasserdampf und CO_2 im Blatt erstellt. Das Modell repräsentiert den Querschnitt durch ein Blatt, das sich aus Darstellungsgründen in der dritten Dimension gleichförmig erstrecken soll. Damit wird das Problem zweidimensional. Wasserdampf und CO_2 werden als unabhängige ideale Gase behandelt, d. h. Fluskkopplungen und Effekte aufgrund des Teilchencharakters (z. B. Knudsen-Diffusion) werden vernachlässigt. Wassertransport in den Zellen oder eine Absenkung der Transpiration durch erniedrigtes Wasserpotential wird nicht modelliert.

Gezeigt werden Ergebnisse für eine einzelne Pore und gleichabständige Poren (S. 18).

B.1 Diskretisierung der Diffusionsgleichungen

Die Gleichungen (2.1) und (2.2) werden räumlich diskretisiert. Dazu wird der Blattquerschnitt mit einem quadratischen Gitter der Kantenlänge d gerastert. In z -Richtung soll sich nichts ändern, es ist $\partial c / \partial z = 0$.

Die Konzentration geht über in eine Matrix zeitabhängiger Werte $c_{i,j}$ mit $i = 1, \dots, M$ und $j = 1, \dots, N$. Die Flüsse zu den vier benachbarten Gitterelementen enthalten statt des Konzentrationsgradienten den Differenzenquotienten,

$$J_{i,j \rightarrow i \pm 1,j} = -D \cdot \frac{c_{i,j} - c_{i \pm 1,j}}{d} \quad \text{und} \quad J_{i,j \rightarrow i,j \pm 1} = -D \cdot \frac{c_{i,j} - c_{i,j \pm 1}}{d} \quad (\text{B.1})$$

In der Kontinuitätsgleichung wird die Divergenz zu einer Bilanz der Flüsse,

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} c_{i,j} &= -\frac{J_{i,j \rightarrow i+1,j} - J_{i-1,j \rightarrow i,j}}{d} - \frac{J_{i,j \rightarrow i,j+1} - J_{i,j-1 \rightarrow i,j}}{d} \\ &= -\frac{D}{d^2} \cdot [(c_{i,j} - c_{i+1,j}) - (c_{i-1,j} - c_{i,j}) + (c_{i,j} - c_{i,j+1}) - (c_{i,j-1} - c_{i,j})] \end{aligned} \quad (\text{B.2})$$

B.2 Lösung der Diffusionsgleichungen

Man erhält ein System von $M \cdot N$ gewöhnlichen Differentialgleichungen erster Ordnung. Diese sind analytisch lösbar, aber ich habe der Einfachheit halber eine numerische Integration mit

dem Euler-Verfahren durchgeführt. Dazu wird der Differentialquotient durch endliche Differenzen ersetzt. Die Änderung der Konzentration $c_{i,j}$ in einem Zeitintervall Δt beträgt dann

$$\Delta c_{i,j} = -\frac{D\Delta t}{d^2} \cdot \left(4c_{i,j} - \sum_{\text{Nachbarn}} c_{\text{Nachbar}} \right) \quad (\text{B.3})$$

Die Zeitschrittweite Δt kann abgeschätzt werden, wenn man fordert, daß die maximale relative Änderung der Konzentration $\Delta c/c$ in einem Schritt nicht größer als ε Prozent sein soll, damit das Verfahren stabil bleibt. Die maximale relative Änderung tritt dann auf, wenn an der Stelle i, j eine gewisse Konzentration herrscht und die Nachbarn die Konzentration 0 haben. Dann ist

$$\Delta c_{i,j} = -\frac{D\Delta t}{d^2} \cdot 4c_{i,j} \quad \text{und} \quad |\Delta c_{i,j}/c| = \frac{4D\Delta t}{d^2} \quad (\text{B.4})$$

Die Bedingung $|\Delta c/c| < \varepsilon$ führt dann zu

$$\Delta t < d^2\varepsilon/4D \quad , \quad (\text{B.5})$$

bei einer Gitterweite von $d = 1 \mu\text{m}$, einem Diffusionskoeffizienten von etwa $D = 2.5 \cdot 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ und einer Toleranzschwelle von $\varepsilon = 0.5$ muß $\Delta t < 5 \text{ ns}$ sein.

B.3 Klassifizierung der Gitterelemente

Das Gitter ist in x -Richtung periodisch, d. h. $c_{0,j} = c_{M,j}$. Jedem Gitterelement werden die Konzentrationen $c_{i,j}^w$ und $c_{i,j}^c$ für Wasserdampf und CO_2 zugewiesen. Ein Gitterelement gehört einer der folgenden Klassen an:

Klasse	Eigenschaft
Luftraum	c^w, c^c frei.
Außenluft	c^w, c^c fest vorgegeben und konstant.
Zellmaterial	$c^w \hat{=} 100\%$, CO_2 -Austausch mit Luft gemäß Henry-Dalton.
Cutinschicht	Kein Austausch mit benachbarten Gitterelementen.
Chloroplast	$c^c = 0$ (Senke für CO_2).

CO_2 diffundiert in Luftraum und als wässrige Lösung im Zellmaterial, Wasserdampf nur im Luftraum. Die Diffusion wird nach Gleichung (B.2) berechnet. Für die Konzentration können dabei willkürliche Einheiten gewählt werden, etwa so, daß die Werte der relativen Luftfeuchte in % entsprechen. Das Henry-Daltonsche Gesetz besagt, daß die Konzentration eines idealen Gases in Lösung proportional zum Partialdruck des Gases über der Lösung ist. Der Proportionalitätskoeffizient ist temperaturabhängig.

B.4 Physikalische Konstanten

Die Diffusionskoeffizienten für Wasserdampf in Luft und für CO_2 in Luft und in Wasser wurden Nobel (1991) entnommen. Als Näherung für ihre Temperaturabhängigkeit wird von Monteith und Unsworth (1990) der Faktor $(1 + 0.007T)$ relativ zum Wert bei 0°C angegeben, T ist

dabei auch in °C einzusetzen. Der Henry-Dalton-Koeffizient H als Funktion der Temperatur ist eine von mir angepaßte Funktion an Daten aus Landolt-Börnstein (1971). Die folgende Tabelle zeigt die verwendeten Werte:

$D_{\text{H}_2\text{O,Luft}}$	$21.3 \cdot 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ bei 0 °C
$D_{\text{CO}_2,\text{Luft}}$	$1.33 \cdot 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ bei 0 °C
$D_{\text{CO}_2,\text{Wasser}}$	$1.7 \cdot 10^{-9} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ bei 25 °C
$H_{\text{CO}_2,\text{Wasser}}$	$4.62 \exp(-T/96) + 8.61 \exp(-T/19.2)$

B.5 Test des Modells

Als Test habe ich einen unbehinderten Luftraum vorgegeben und die Konzentrationsmatrix mit einer y -abhängigen Gaußverteilung

$$c(y, t) = C \cdot \frac{\exp [-(y - y_0)^2 / (4Dt)]}{2\sqrt{\pi Dt}} \quad (\text{B.6})$$

für einen Zeitpunkt $t > 0$ initialisiert. Diese Funktion ist eine Lösung der Diffusionsgleichung. Die Substanz mit der Gesamtmenge $C = \int_{-\infty}^{\infty} dy c(y, t) d^3$ pro Schichtdicke d bildet eine zeitlich auseinanderlaufende Gaußverteilung um y_0 . In einem Abstand $y_1 - y_0$ muß die Konzentration nach der Zeit $t = \sqrt{(y_1 - y_0)^2 / (4D)}$ auf den e -ten Teil der Konzentration an y_0 abfallen. Diese Ausbreitungsgeschwindigkeit und die Form der Verteilung wird vom Modell bei $d = 2 \mu\text{m}$ und $\Delta t = 10 \text{ ns}$ sehr gut eingehalten.

Anhang C

Das Widerstandsnetzwerk im Blatt

In Abschnitt 3.1.1 werden die Wasserpotentiale in Schließ- und Nebenzellen benötigt, die sich unter gegebenen Transpirationsbedingungen einstellen. Als Modellvorstellung dient Abbildung 3.1 auf S. 40. Das Modell läßt sich in ein Widerstandsnetzwerk übersetzen, mit dem sich die Potentiale berechnen lassen (Abb. C.1). Der Apoplast wird dabei aufgeteilt in Segmente, deren Schwerpunkt in horizontaler Richtung jeweils zwischen zwei Zellen liegt. Die Kapazität der Zellen und des Apoplasten wird vernachlässigt.

Noch eine Vorbemerkung: auf dieser mikroskopischen Ebene verwende ich nicht die auf 1 m^2 Querschnitt bezogenen Ströme (eig. Stromdichten) j und (spezifische) Widerstände R' , sondern wegen der unterschiedlichen großen beteiligten Querschnittsflächen A die tatsächlichen Ströme $J = j \cdot A$ ($\text{m}^3 \text{ s}^{-1}$) und Widerstände $R = R'/A$ (MPa s m^{-3}) durch die jeweiligen Membranen und Oberflächen.

C.1 Qualitative Betrachtung

Das Wasser gelangt vom Xylem in den Apoplasten und strömt sowohl durch den Apoplasten als auch durch den Symplasten zum Ort der Transpiration in der Nähe der Schließ- und Nebenzellen. Der Symplast bietet über die Plasmodesmata einen Weg mit niedrigem Widerstand, aber der Übergang Apoplast-Symplast stellt ein beträchtliches Hindernis dar. Die Nebenzelle liegt am Ende des symplasmatischen Weges, hier wird der Großteil des Transpirationsstromes hindurchgehen und anschließend wieder in den Apoplasten übertreten, um von dort zu verdunsten. Das Wasserpotential der Nebenzelle ψ_s wird gegenüber dem Xylem proportional zu Strom und Widerstand abgesenkt. Der Widerstand besteht vor allem aus dem Membranübergang Apoplast-Symplast. Bis zum Ort der Transpiration kommt ein weiterer Übergang Symplast-Apoplast hinzu. Damit gilt als erste Abschätzung

$$\frac{\psi_x - \psi_s}{\psi_x - \psi_e} = \frac{R_{as}}{R_{as} + R_{sa}} \quad (\text{C.1})$$

wobei ψ_x und ψ_e das Wasserpotential vom Xylem und am Ort der Transpiration bezeichnen; R_{as} und R_{sa} sind die Widerstände für den Übergang. Wenn man beide Widerstände gleichsetzt (unter der Annahme, daß die Größe der Oberfläche und die Beschaffenheit der Plasmamembran bei der Nebenzelle und der am Leitgefäß anliegenden Zelle ähnlich sind), so ergibt sich, daß die Nebenzelle etwa auf halber Höhe des Potentialgefälles vom Xylem zum Ort der Transpiration sitzt.

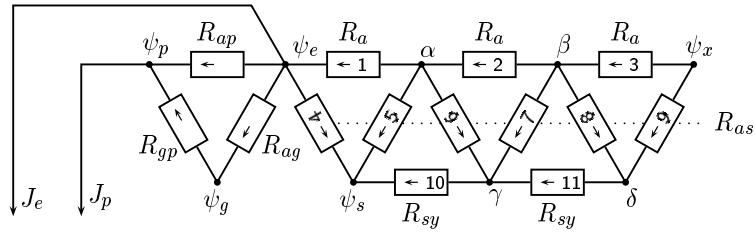


Abbildung C.1: Das Widerstands-Netzwerk vom Xylem x durch den Apoplasten (β, α, e) und den Symplasten (δ, γ) zu Nebenzelle s , Schließzellen g und peristomatärem Ort der Verdunstung p . Der Übergang zwischen Apoplast und Symplast hat den Widerstand R_{as} . Innerhalb des Apoplasten und des Symplasten gelten die Widerstände R_a und R_{sy} . Die Schließzelle und ihr Zellwandbereich sind in Form und Größe verschieden von den anderen Zellen, daher gelten hier die Widerstände R_{ag} (Apoplast→Schließzelle), R_{gp} (Schließzelle→Peristomatärer Apoplast) und R_{ap} (Apoplast→Peristomatärer Apoplast). Die Pfeile entsprechen der Vorzeichenwahl für die Stromrichtung.

Die isolierte Schließzelle hat Kontakt zu dem Abschnitt des Apoplasten in der Nähe von Schließ- und Nebenzellen. Ohne peristomatäre Transpiration würde sich ihr Wasserpotential ψ_g ins Gleichgewicht mit ψ_e setzen, ansonsten senkt die peristomatäre Transpiration ψ_g zusätzlich ab.

Diese grobe qualitative Vorstellung wird mit dem Widerstandsnetzwerk nun überprüft. Das Netzwerk hat in der gegebenen Form natürlich die Einschränkung, daß es das dreidimensionale Zellgewebe nur sehr rudimentär repräsentiert. Der Ziel dieses Anhangs ist aber weniger die genaue Untersuchung des lokalen Wassertransports – dann müßte man auch die Kapazitäten der Kompartimente miteinbeziehen – als vielmehr, ein Gefühl für die mögliche Absenkung der Wasserpotentiale ψ_s und ψ_g durch Transpiration zu vermitteln.

C.2 Berechnung der Wasserpotentiale über die Ströme

Vorgegeben seien die Transpirationsströme j_e und j_p (die aus Gl. 3.19) berechnet werden können, und das Xylemwasserpotential ψ_x . j_e und j_p sind auf die Blattfläche bezogen. Der Strom pro Stomatakomples kann mit der Anzahl n_{st} der Stomata pro m^2 berechnet werden,

$$J_e = j_e/n_{st} \quad \text{und} \quad J_p = j_p/n_{st} \quad (\text{C.2})$$

Der Strom aus dem Xylem in den Apoplasten und weiter bis zum Ort der Transpiration teilt sich dort auf in die Transpiration durch die Stomata J_e und die peristomatäre Transpiration J_p . Die peristomatäre Transpiration J_p fließt teils direkt durch den Apoplasten (J_{ap}), teils durch die Schließzelle ($J_{ag} = J_{gp}$), und es ist $J_p = J_{ap} + J_{ag}$. Am Widerstand R_{ag} fällt das Wasserpotential der Schließzelle ψ_g ab. Es gilt

$$\psi_g = \psi_e - R_{ag} J_{ag} \quad (\text{C.3})$$

Nach dem zweiten Kirchhoffschen Gesetz gilt für die Spannungen in der Masche

$$J_{ap} R_{ap} = J_{ag} R_{ag} + J_{gp} R_{gp} \quad (\text{C.4})$$

Ersetzt man die Ströme durch J_p und J_{ag} , kann man nach J_{ag} auflösen:

$$J_{ag} = J_p R_{ap} / (R_{ap} + R_{ag} + R_{gp}) \quad (\text{C.5})$$

Das Wasserpotential der Schließzelle ist damit

$$\psi_g = \psi_e - J_p \frac{R_{ap}R_{ag}}{R_{ap} + R_{ag} + R_{gp}} \quad (\text{C.6})$$

und fällt gegenüber ψ_e linear mit steigender peristomatärer Transpiration.

Wir könnten ψ_e aus dem Ersatzwiderstand für das Apoplast-Symplast-Netzwerk berechnen, aber wir brauchen auch das Wasserpotential der Nebenzellen ψ_s . Daher müssen wir mindestens 4 Ströme im Netzwerk berechnen, z. B. die Ströme 1,2,3,4. Damit ist

$$\psi_e = \psi_x - R_a(J_1 + J_2 + J_3) \quad (\text{C.7})$$

und

$$\psi_s = \psi_e - R_{as}J_4 \quad (\text{C.8})$$

Nach der Maschenregel gilt (von links nach rechts)

$$\begin{aligned} J_1R_a + J_4R_{as} &= J_5R_{as} = J_6R_{as} + J_{10}R_{sy} \\ J_2R_a + J_6R_{as} &= J_7R_{as} = J_8R_{as} + J_{11}R_{sy} \\ J_3R_a + J_8R_{as} &= J_9R_{as} \end{aligned} \quad (\text{C.9})$$

Wir teilen durch R_{as} und führen die Verhältnisse $a = R_a/R_{as}$ und $s = R_{sy}/R_{as}$ ein. Damit haben wir

$$\begin{aligned} aJ_1 + J_4 &= J_5 = J_6 + sJ_{10} \\ aJ_2 + J_6 &= J_7 = J_8 + sJ_{11} \\ aJ_3 + J_8 &= J_9 \end{aligned} \quad (\text{C.10})$$

Nach der Knotenregel muß Zufluß gleich Abfluß sein. Für die einzelnen Knoten gilt

$$\begin{aligned} (e) \quad J_1 &= J_4 + J_e + J_p \\ (s) \quad J_4 + J_5 + J_{10} &= 0 \\ (\alpha) \quad J_2 &= J_1 + J_5 + J_6 \\ (\beta) \quad J_3 &= J_2 + J_7 + J_8 \\ (x) \quad J_e + J_p &= J_3 + J_9 \\ (\gamma) \quad J_6 + J_7 + J_{11} &= J_{10} \\ (\delta) \quad J_8 + J_9 &= J_{11} \end{aligned} \quad (\text{C.11})$$

Diese Gleichungen können mit Mathematica (Wolfram Research, Inc.) bequem gelöst werden. Das erforderliche Script wird in Abb. C.2 aufgeführt. Das Ergebnis lautet

$$J_1 = 2(1 + a + 2s + as) J' \quad (\text{C.12})$$

$$J_2 = 2(1 + 2s + as) J' \quad (\text{C.13})$$

$$J_3 = J_1 \quad \text{-- auch aus Symmetriegründen klar} \quad (\text{C.14})$$

$$J_4 = -(3a + 2a^2 + 2as + a^2s) J' = J_1 - (J_e + J_p) \quad (\text{C.15})$$

```

m1 = a j1 + j4 == j5
m2 = j6 + s j10 == j5
m3 = a j2 + j6 == j7
m4 = j8 + s j11 == j7
m5 = a j3 + j8 == j9

k1 = j1 == j4 + je + jp
k2 = j4 + j5 + j10 == 0
k3 = j2 == j1 + j5 + j6
k4 = j3 == j2 + j7 + j8
k5 = je + jp == j3 + j9
k6 = j6 + j7 + j11 == j10
k7 = j8 + j9 == j11

Eliminate[{m1, m2, m3, m4, m5, k1, k2, k3, k4, k5, k6, k7},
          {j5, j6, j7, j8, j9, j10, j11}]
Solve[%, {j1, j2, j3, j4}]

```

Abbildung C.2: Script zur Berechnung der Ströme J_1 bis J_4 mit Mathematica. m1–m5 sind die Gleichungen nach der Maschenregel (C.10), k1–k7 sind die Gleichungen nach der Knotenregel (C.11). Die Ströme J_5 bis J_{11} werden aus den Gleichungen eliminiert. Das lineare Gleichungssystem mit J_1 bis J_4 wird gelöst.

mit

$$J' = (J_e + J_p) / (2 + 5a + 2a^2 + 4s + 4as + a^2s) \quad (\text{C.16})$$

Nun können wir die Wasserpotentiale in Schließ- und Nebenzellen direkt angeben:

$$\psi_e = \psi_x - 2 J' R_a (3 + 2a + 6s + 3as) \quad (\text{C.17})$$

$$\psi_g = \psi_e - J_p \frac{R_{ap} R_{ag}}{R_{ap} + R_{ag} + R_{gp}} \quad (\text{C.6})$$

$$\psi_s = \psi_e + J' R_{as} (3a + 2a^2 + 2as + a^2s) \quad (\text{C.18})$$

C.3 Bestimmung der Widerstandswerte

Hydraulische Widerstände können bestimmt werden, indem man Zellvolumen, Oberfläche und Relaxationszeit nach einem Druckpuls aus einer Mikrosonde mißt. Typische Werte sind in Abschnitt 2.1.6 angegeben. Mit dieser Technik kann man auch das Verhältnis der Widerstände im apoplasmatischen und symplasmatischen Transpirationsweg zu grob 10:1 abschätzen.

Als weitere Information dient, daß der Gradient des Wasserpotentials über ein Blatt selten mehr als 0.5 MPa beträgt, und das nur über mehrere Zellagen. Schließlich zeigt Weatherley (1976) Messungen an Sonnenblumen (*Helianthus annuus*), bei denen das Blattwasserpotential linear mit der Transpiration absinkt. Bei einer maximalen Transpirationsrate von 0.003

bis $0.0045 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ wurde eine Absenkung von 0.8 MPa beobachtet. Wir brauchen daher ebenfalls die auftretenden Ströme, um die Widerstände passend einzustellen.

Um die Größenordnung der Ströme abzuschätzen, vernachlässigen wir die Grenzschicht und nehmen eine maximale Stomataleitfähigkeit $g_{st,max}$ von $0.2 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ an (gültig für Bäume, nicht für krautige Pflanzen). Die peristomatäre Leitfähigkeit g_p kann nicht wesentlich größer als 1–5 % von $g_{st,max}$ sein, da die Resttranspiration bei geschlossenen Stomata sonst zu groß wäre. Wir nehmen daher $0.004 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ an. Die normale und peristomatäre Transpiration sind dann $E = g_{st}D$ und $E_p = g_pD$. Wenn der Gradient D maximal 0.04 wird (entspricht völlig trockener Außenluft bei $30 \text{ }^\circ\text{C}$), wird E_p maximal und erreicht den Wert $0.00016 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Das Maximum von E entsteht nicht beim maximalen Gradienten, da bei trockener werdender Luft auch die Leitfähigkeit g_{st} absinkt. Ein realistischer Wert ist $E_{max} = 0.004 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Damit wird der Volumenstrom vor allem von $j_e = V_m E$ getragen, der Beitrag von j_p ist nur 4%. Insgesamt werden $75 \cdot 10^{-9} \text{ m}^3 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ erreicht. Dieser Strom verteilt sich auf n_{st} Spaltöffnungen. Wir nehmen 100 Stomata pro mm^2 an, also 10^8 pro m^2 . J_e ist in unserem Widerstandsnetzwerk $7.5 \cdot 10^{-16} \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$, und J_p wäre $3 \cdot 10^{-17} \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$.

Für die Bestimmung der Widerstände beginnen wir mit dem Transport durch den Symplasten, der durch die Plasmodesmata begrenzt wird. Diese haben einen typischen Durchmesser von 50 nm und eine Länge von $1 \mu\text{m}$, vom Querschnitt sind aber nur etwa 10 % von der wässrigen Phase eingenommen. Auf $1 \mu\text{m}^2$ Zellmembran findet man 2–10 Plasmodesmata. Mit dem Hagen-Poiseuilleschen Gesetz erhält man für ein Plasmodesma einen Widerstand von

$$R_{pd} = \frac{128 \eta l}{\pi d^4} \approx \frac{128 \cdot 10^{-3} \text{ Pa s} \cdot 10^{-6} \text{ m}}{3.14 \cdot (16 \cdot 10^{-9} \text{ m})^4} = 6.2 \cdot 10^{23} \frac{\text{Pa s}}{\text{m}^3} = 6.2 \cdot 10^{17} \frac{\text{MPa s}}{\text{m}^3} \quad (\text{C.19})$$

Dabei wurde die stark temperaturabhängige Viskosität des Wassers η für $20 \text{ }^\circ\text{C}$ gewählt (10^{-3} Pa s), und als effektiver Durchmesser statt 50 nm nur 16 nm eingesetzt, um die Fläche auf die genannten 10 % zu reduzieren.

Die Zellen seien würfelförmig angenommen mit einer Kantenlänge von $50 \mu\text{m}$. Die Fläche zwischen zwei Zellen ist $2500 \mu\text{m}^2$ und enthält $N_{pd} = 5000 - 25000$ Plasmodesmata, deren Gesamtwiderstand folglich etwa

$$R_{sy} = R_{pd}/N_{pd} = 2.5 \dots 12.4 \cdot 10^{13} \text{ MPa s m}^{-3} \quad (\text{C.20})$$

beträgt. Der Widerstand für den Transport im Apoplasten R_a ist zehnmal so hoch.

Für den Übergangswiderstand durch die Plasmamembran R'_{as} sind oben Zahlen pro Quadratmeter angegeben. Wir verwenden einen mittleren Wert von $10^7 \text{ MPa s m}^{-1}$. Die Membranfläche entspricht den sechs Seitenflächen des Würfels und ist $15000 \mu\text{m}^2$ groß. Der Widerstand der Membran ist daher

$$R_{as} = R'_{as}/A_{as} = 6.7 \cdot 10^{14} \text{ MPa s m}^{-3}, \quad (\text{C.21})$$

etwa gleich groß wie R_a . Folglich ist $a = 0.37 \dots 1.85$ und $s = 0.1a$. Wenn wir der Einfachheit halber $a = 1$ und $s = 0.1$ setzen, ist der Strom J' dann $(J_e + J_p)/9.9$, und der Potentialabfall über das Apoplast-Symplast-Netzwerk wäre $\psi_x - \psi_e = 2 J' \cdot 5.9 R'_a = 0.45 \text{ MPa}$. Die Nebenzelle würde etwas weniger absinken (0.20 MPa positiver als ψ_e). Diese Werte erscheinen plausibel.

Die Schließzelle hängt an ψ_e und ist daher vom Absinken des Potentials auch betroffen. Doch zusätzlich verliert sie Wasser durch peristomatäre Transpiration, wodurch ihr Druck gegenüber den Nebenzellen stärker sinkt und der Spalt sich schließt. Die Schließzellen sind

kleiner als die Nebenzellen und dabei langgestreckt, oft haben sie im Querschnitt nur den halben Durchmesser (ein Viertel der Membranfläche). Sie haben in der Aufsicht nur über eine Zelllänge Kontakt mit ihren Nachbarn, nämlich den Nebenzellen, während die Nebenzellen ringsum Nachbarn haben. Daher ist die wirksame Fläche für den Transport im Apoplasten sowie für den Übergang durch die Plasmamembran erheblich kleiner, ein Faktor 10 wäre noch denkbar. Die Widerstände R_{ap} und R_{ag} sind entsprechend größer. Im geöffneten Zustand sind die Schließzellen prall, und die Wand an der Pore ist dünn. Der Widerstand R_{gp} für den Übergang aus der Schließzelle in den Wandbereich der peristomatären Transpiration könnte daher deutlich kleiner als R_{ap} und R_{ag} sein.

Wie groß müßten die Widerstände sein, wenn allein die peristomatäre Transpiration das Wasserpotential der Schließzellen ψ_g ausreichend für einen partiellen Stomatenschluß absenken soll? Das Potential müßte dazu um grob 2 MPa gesenkt werden können. Dazu müßte der Volumenstrom $J_p = 3 \cdot 10^{-17} \text{ m}^3 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ durch einen sehr hohen Gesamtwiderstand von $R_p = 6.7 \cdot 10^{16} \text{ MPa s m}^{-3}$ fließen. Dieser Gesamtwiderstand entsteht durch Parallelschaltung von R_{ap} und $R_{ag} + R_{gp}$. Wenn im günstigsten Fall R_{gp} nach dem oben gesagten vernachlässigt wird und wir R_{ag} und R_{ap} als ungefähr gleich groß ansehen, müßten sie einzeln doppelt so groß sein, nämlich $R_{ap} = R_{ag} = 1.3 \cdot 10^{17} \text{ MPa s m}^{-3}$. Wenn wir annehmen, daß die Plasmamembran der Schließzellen nicht wesentlich verschieden von den anderen Zellen ist, können wir die effektiven Austauschflächen A_{as} und A_{ag} vergleichen. Es ist

$$A_{as} = R'_{as}/R_{as} = 15000 \text{ } \mu\text{m} \quad \text{und} \quad A_{ag} = R'_{as}/R_{ag} = 77 \text{ } \mu\text{m} \quad (\text{C.22})$$

Wir müssen die Widerstände etwa 20-fach höher ansetzen als im Vergleich mit den anderen Widerständen plausibel ist. Alternativ könnte die peristomatäre Transpiration größer ausfallen; das wäre möglich, solange der Spalt noch nicht richtig geschlossen ist, da mehr Fläche innerhalb des Spaltes an der peristomatären Transpiration beteiligt wäre. Würde diese Fläche mit fortschreitendem Schließen abnehmen, so würde die Regelwirkung entsprechend sinken. Ein vollständiges Schließen würde nicht unbedingt geschehen, wäre aber auch nicht erforderlich.

C.4 Vereinfachte Gleichungen für das Stomatamodell: Ergebnis und Diskussion

Wir können die Wasserpotentiale in Schließ- und Nebenzellen durch Ersatzwiderstände ausdrücken. Im letzten Abschnitt fanden wir $a = 1$ und damit $R_a = R_{as}$, $s = 0.1$ und $J' = (J_e + J_p)/9.9$. Dann ist

$$\psi_e = \psi_x - 1.2 (J_e + J_p) R_{as} \quad (\text{C.23})$$

$$\psi_s = \psi_e + 0.54 (J_e + J_p) R_{as} \quad (\text{C.24})$$

$$\psi_g = \psi_e - J_p R_p \quad (\text{C.25})$$

mit der Abkürzung $R_p = R_{ap}R_{ag}/(R_{ap} + R_{ag} + R_{gp})$. Auch die anderen Widerstände können durch Ersatzwiderstände zusammengefaßt werden, so daß letztlich die einfachen Gleichungen

$$\psi_g = \psi_x - (J_e + J_p) R_g - J_p R_p \quad (\text{C.26})$$

$$\psi_s = \psi_x - (J_e + J_p) R_s \quad (\text{C.27})$$

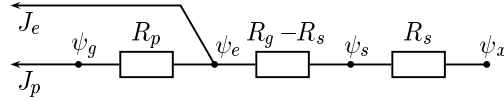


Abbildung C.3: Ersatzschaltbild des Widerstands-Netzwerks vom Xylem x durch Nebenzelle s zum Ort der Verdunstung e und weiter zur Schließzelle g . Der Gesamtwiderstand vom Xylem zum Ort der Verdunstung ist R_g .

mit

$$R_g = 1.2 R_{as} \quad (\text{C.28})$$

$$R_s = R_g - 0.54 R_{as} = 0.66 R_{as} \quad (\text{C.29})$$

entstehen. Oben wurde $R_{as} = 6.7 \cdot 10^{14} \text{ MPa s m}^{-3}$ angegeben. Die Ersatzwiderstände sind damit $R_g = 8.0 \cdot 10^{14} \text{ MPa s m}^{-3}$ und $R_s = 4.4 \cdot 10^{14} \text{ MPa s m}^{-3}$. In der Summe von J_e und J_p beträgt der Anteil von J_p nur etwa 2% und kann vernachlässigt werden.

Unter anderen Annahmen für die Widerstandsverhältnisse a und s erhält man die folgenden Werte (in $10^{14} \text{ MPa s m}^{-3}$):

a	s	R_g	R_s	$\Delta\psi$	α_{max}
1.00	$0.1a$	7.99	4.40	0.27	1.8
1.00	0	7.44	3.72	0.28	2.0
1.00	$0.2a$	8.44	4.97	0.26	1.7
0.37	$0.1a$	4.58	2.44	0.16	1.9
1.85	$0.1a$	10.51	6.10	0.33	1.7

Der Ausdruck $\Delta\psi$ bezeichnet die unterschiedliche Absenkung des Wasserpotentials in Schließ- und Nebenzellen bei maximaler Transpiration ($75 \cdot 10^{-17} \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) und ohne peristomatäre Transpiration (Werte in MPa). Für eine merkbare Reaktion müßte die Absenkung mindestens 1–2 MPa betragen; diese Widerstände sind also kaum geeignet, eine passive Reaktion auf die Transpirationsrate zu bewirken, zumal die Nebenzellen hier noch nicht mit einem mechanischen Vorteil gewichtet wurden, der die Reaktion weiter schmälern würde. Allerdings hätten wir noch den Spielraum, die Widerstände pauschal etwa dreimal so groß anzusetzen, um auf die oben erwähnte beobachtete Absenkung des Blattwasserpotentials von 0.8 MPa zu kommen.

Mit α_{max} bezeichne ich hier den maximal zulässigen Wert für den mechanischen Vorteil der Nebenzellen, so daß die Transpirationsabsenkung des Wasserpotentials gerade noch nicht zu einem (unsinnigen) Öffnen der Stomata führt (vgl. Diskussion in Abschnitt 3.2.1). Diese Werte (um 2) entsprechen grob den Literaturangaben für den mechanischen Vorteil, so daß die effektive Absenkung ($\psi_g - \alpha\psi_s$) näherungsweise verschwinden würde. Die im vorigen Absatz in Erwägung gezogene Skalierung der Widerstände würde daran nichts ändern.

Als Fazit bleibt: es ist unwahrscheinlich, daß die Absenkung der Wasserpotentiale durch Transpiration den Hauptmechanismus der Schließreaktion bei trockener Luft darstellt. Der Mechanismus der peristomatären Transpiration würde nach dem bisher Gesagten zwar prinzipiell funktionieren, aber ungewöhnlich große Widerstände verlangen.

Anhang D

Spezielle Funktionen für empirische Modelle

Bei empirischen Modellen besteht oft eine gewisse Wahlfreiheit, welche Funktionen verwendet werden, um Zusammenhänge zwischen zwei Größen zu beschreiben. Je einfacher diese Funktionen sind, desto größer sind die Chancen, das Modellverhalten analytisch untersuchen zu können. Es ist günstig, wenn man leicht nach allen beteiligten Variablen auflösen kann und jeweils höchstens gebrochen rationale Funktionen erhält. Darum seien hier zwei einfache Funktionen vorgestellt, auf die in dieser Arbeit mehrfach zurückgegriffen wird.

D.1 Die rechtwinklige Hyperbel

Die rechtwinklige Hyperbel ist aus der Enzymkinetik vertraut. Sie beschreibt ein Sättigungsverhalten, z. B. die Michaelis-Menten-Beziehungen bei Reaktionen erster Ordnung. Dazu werden die Asymptoten der Hyperbel achsenparallel belassen. Nur ein Ast der Hyperbel wird herausgegriffen.

Man verwendet sie üblicherweise in der Form

$$y = y_{max} \cdot \frac{(x - x_0)}{(x - x_0) + K_m} \quad \text{mit } x \geq 0. \quad (\text{D.1})$$

Dann ist y_{max} das Maximum, das nur asymptotisch angestrebt wird. x_0 ist der x -Achsenabschnitt. K_m ist die Michaelis-Menten-Konstante; sie gibt an, bei welchem Abstand $x - x_0$ der Wert y halbmaximal wird. Alle Werte sind normalerweise positiv oder Null. Die zweite Asymptote liegt verborgen bei $x = x_0 - K_m$ im negativen Bereich der x -Achse.

Bei der Anpassung von Daten ist oft die anfängliche Steigung wichtiger und besser meßbar als der Maximalwert. Mit y_{max} und K_m hat man zwei stark miteinander korrelierte Größen, die beide unsicher sind. Günstiger ist es, die Korrelation zu brechen, indem man die Steigung $m = y_{max}/K_m$ statt des Maximalwertes nimmt. Dann ist

$$y = m \cdot \frac{(x - x_0)}{(x - x_0)/K_m + 1} \quad (\text{D.2})$$

und für kleine $x - x_0$ gilt $y \approx m(x - x_0)$.

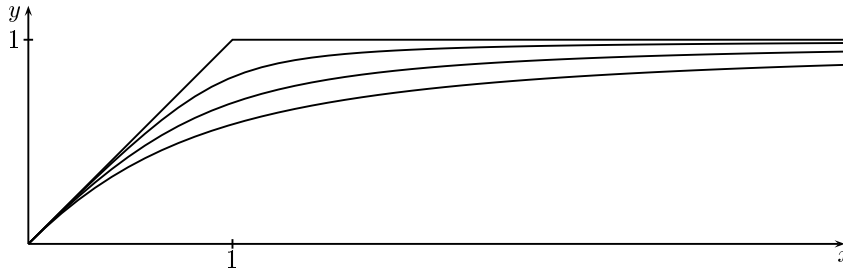


Abbildung D.1: Anwendung der schiefwinkligen Hyperbel als Sättigungsfunktion. Der Parameter θ bestimmt, wie weich der Übergang ist. Gezeigt sind Kurven für $\theta = 1$ (normales Minimum), 0.95, 0.8 und 0.5 (sehr weich).

D.2 Die schiefwinklige Hyperbel

Bei der rechtwinkligen Hyperbel ist die Krümmung vorgegeben. Oft braucht man einen abrupteren Übergang in die Sättigung, oder einen weichen Übergang zwischen zwei limitierenden Prozessen (in der Photosynthese-Literatur auch bekannt als *Collatz' smooth minimum*). Dazu eignet sich die schiefwinklige Hyperbel. Man kann sie folgendermaßen herleiten: das Minimum zweier Größen a und b kann man auch als kleinere der zwei Nullstellen einer Parabel auffassen, d. h. man setzt $(x - a)(x - b) = 0$ und löst nach x auf:

$$\text{aus } x^2 - (a + b)x + ab = 0 \text{ erhält man} \quad (\text{D.3})$$

$$\min(a, b) = \frac{(a + b) - \sqrt{(a + b)^2 - 4ab}}{2} = \frac{(a + b) - \sqrt{(a - b)^2}}{2} = \frac{(a + b) - |a - b|}{2} \quad (\text{D.4})$$

Wenn $a > b$ ist, hebt sich a weg und $2b/2$ bleibt übrig, was ja der kleinere Wert ist. Man erhält immer den kleineren der beiden Werte mit einem abrupten Übergang, wenn die Werte sich einander annähern und schließlich der andere Wert der kleinere wird.

Dieser Übergang wird aufgeweicht, indem man das quadratische Glied mit einem Vorfaktor θ versieht. Mit $\theta = 1$ hat man das scharfe Minimum, und je kleiner θ wird, desto weicher wird der Übergang. Man kann das weiche Minimum also wie folgt definieren:

$$0 = \theta \min'(a, b)^2 - (a + b) \min'(a, b) + ab \quad \text{oder} \quad (\text{D.5})$$

$$\min'(a, b) = \frac{(a + b) - \sqrt{(a + b)^2 - 4ab\theta}}{2\theta} \quad (\text{D.6})$$

Für Umformungen eignet sich die quadratische Form besser.

Als Beispiel wende ich das weiche Minimum bei der Beschreibung eines abrupteren Sättigungsvorganges an. Die zwei Beziehungen, zwischen denen weich übergeblendet werden soll, seien ein anfänglicher linearer Zuwachs $y = mx$ und der Maximalwert $y = y_{max}$. Dann ist

$$y(x) = \min'(mx, y_{max}) = \frac{(mx + y_{max}) - \sqrt{(mx + y_{max})^2 - 4mx y_{max}\theta}}{2\theta} \quad (\text{D.7})$$

Der Verlauf ist für $y_{max} = 1$, $m = 1$ und verschiedene Werte für θ in Abb. D.1 gezeigt.

Anhang E

Lösung der kubischen Gleichung

Die Lösung kubischer Gleichungen wie Gl. (3.72) ist zwar analytisch möglich (Bronstein und Semendjajew, 1987), führt aber leicht zu Rundungsfehlern und damit oft zu scheinbar komplexen statt reellen Lösungen. Darum schalte ich eine numerische Methode zur Verbesserung der Lösung nach, wie im folgenden beschrieben ist.

Zuerst bringt man die kubische Gleichung durch Division mit r_{bl}^* in die Normalform $x^3 + rx^2 + sx + t = 0$. Diese Gleichung wird aber nicht direkt gelöst, sondern erst vereinfacht, indem das quadratische Glied entfernt wird. Mit dem Ansatz $x = y - r/3$ bekommt man die sogenannte reduzierte Form $y^3 + py + q = 0$, wobei sich p und q als $p = (3s - r^2)/3$ und $q = 2r^3/27 - rs/3 + t$ aus den Koeffizienten der Normalform berechnen lassen. Als nächstes berechnet man die Diskriminante $D = (p/3)^3 + (q/2)^2$. Ist $D > 0$, so hat die reduzierte Gleichung eine reelle Lösung; ist $D < 0$, so gibt es drei Lösungen; ist $D = 0$, gibt es eine doppelte oder gar dreifache (bei $p = q = 0$) Nullstelle.

Für $D > 0$ berechnet man $u = \sqrt[3]{-q/2 + \sqrt{D}}$ und $v = -p/3u$; die reelle Lösung ist dann $y = u + v$, und mit $x = y - r/3$ gelangt man zur Lösung der ursprünglichen Gleichung.

Für $D < 0$ setzt man $\rho = \sqrt{-p^3/27}$ und $\cos\phi = -q/2\rho$; die drei Lösungen sind dann $y_1 = 2\sqrt[3]{\rho}\cos(\phi/3)$, $y_2 = 2\sqrt[3]{\rho}\cos(\phi/3 + 2\pi/3)$ und $y_3 = 2\sqrt[3]{\rho}\cos(\phi/3 + 4\pi/3)$.

In Gl. (3.72) gilt die reelle Lösung y_3 . Aber selbst mit Verwendung einer gegen Rundungsfehler etwas stabileren Lösungsformel (Press et al., 1992) ist das Ergebnis noch recht ungenau.

Eine Newton-Rhapson-Nullstellensuche verbessert den Wert. Das Verfahren in Kürze: die Nullstelle der Funktion $f(x) = ax^3 + bx^2 + cx + d$ wird gesucht. Ausgehend von einem Schätzwert x_i werden dort Funktionswert $f(x_i)$ und Ableitung $f'(x_i) = 3ax_i^2 + 2bx_i + c$ berechnet. Als neuer Schätzwert wird $x_{i+1} = x_i - f(x_i)/f'(x_i)$ gesetzt. Zwei solche Schritte haben sich als ausreichend erwiesen, um den Imaginärteil der Lösung y_3 der kubischen Gleichung bei doppelter Genauigkeit kleiner als 10^{-15} zu machen.

Anhang F

Zur Messung des Gaswechsels

Nach einer Übersicht über das Meßprinzip und die Komponenten der eingesetzten Gaswechselmeßanlage werden Aufbau, Inbetriebnahme und Kalibrierung der Geräte in Form von Arbeitsanweisungen beschrieben.

F.1 Das Meßprinzip bei Messungen des Gaswechsels

Der Gaswechsel von Blättern setzt sich aus dem Transpirationsfluß E und der CO_2 -Aufnahme A gekoppelt mit einer gleich großen O_2 -Abgabe zusammen. Der Gaswechsel kann gemessen werden, indem Blattmaterial in einer Meßkammer eingeschlossen wird und die Konzentrationsänderungen von Wasserdampf und CO_2 in der Luft erfaßt werden.

Wasserdampf-Konzentrationen können kapazitiv (auf 0.5 % r. F. $\hat{=}$ 0.3 ‰ genau),¹⁾ mit Taupunktspiegel (0.1 °C $\hat{=}$ 0.2 ‰) oder IR-Gasanalysator (0.3 ‰) gemessen werden; CO_2 mißt man immer mit IR-Analysatoren (auf 1 ppm). Letztere können auch Differenzen messen, wobei die Genauigkeit um fast eine Größenordnung gesteigert wird, während man bei den anderen Verfahren zwei Absolutmessungen subtrahieren muß, so daß sich der Fehler verdoppelt.

F.1.1 IR-Gasanalysatoren

IR-Gasanalysatoren arbeiten photometrisch. Der Aufbau wird am Beispiel eines BINOS 100 (Rosemount GmbH, Hanau) beschrieben. Diese Geräte enthalten einen Breitband-IR-Strahler, der ggf. über ein Interferenzfilter (s. u.) und ein Zerhackerrad (Chopper) abwechselnd beide Seiten einer Meßküvette mit Mittelwand bestrahlt; die eine Seite enthält das strömende Meßgas, die andere Vergleichsgas. Bei einem *Absolut-Analysator* wählt man als Referenz fest eingeschlossene CO_2 -freie Luft, bei einem *Differenz-Analysator* strömendes Vergleichsgas. In beiden Seiten der Küvette wird abhängig von der Anzahl Moleküle (und damit vom Druck) ein Teil der IR-Strahlung absorbiert. Hinter der Küvette absorbiert ein Detektor die restliche Strahlung und liefert das Meßsignal.

Für CO_2 -Analysatoren verwendet man einen Gasdetektor: eine mit CO_2 gefüllte Küvette, die die verbleibende Strahlung im Wellenlängenbereich von CO_2 (um 4200 nm) absorbiert. Das Gas erwärmt sich und dehnt sich aus. Die Küvette ist mit einem Ausgleichgefäß über einen Strömungskanal verbunden, in dem ein Mikroströmungsfilter die Gasbewegung registriert. Bei

¹⁾Angaben in ‰ und ppm als Volumenanteil; Umrechnungen gelten für Luft bei 24 °C mit 14 °C Taupunkt.

einem Wasserdampf-Analysator kann man wegen Kondensationsproblemen nicht analog vorgehen und Absorberküvetten mit Wasserdampf füllen. Man verwendet stattdessen pyroelektrische, unselektiv IR-absorbierende Halbleiter-Detektoren, bei denen Temperaturänderungen zu Ladungsbewegungen im Kristall führen. Die Selektivität auf den Absorptionsbereich von Wasserdampf (um 6500 nm) wird durch ein Interferenzfilter im Strahlengang erreicht.

In beiden Fällen setzt der Detektor das alternierende Absorptionssignal, dessen Amplitude ein Maß für die Konzentrationsdifferenz in beiden Küvettenhälften ist, in eine Wechselspannung um, die phasenrichtig verstärkt, grundpegel- und temperaturkorrigiert und zum Endwert verrechnet wird.

Zweikanal-Analysatoren enthalten einen symmetrischen Aufbau mit zwei Strahlern, zwei zweigeteilten Meßküvetten und zwei Detektoren, aber (aus Platzgründen) nur einem Chopperrad, das in beiden Kanälen jeweils abwechselnd die Meß- und Vergleichsseiten bestrahlt.

F.1.2 Geschlossene und offene Gaswechsel-Meßsysteme

Geschlossene Systeme messen die Konzentrationsänderung in der Luft, die nach dem Schließen der Kammer im Kreis umläuft, wobei die Wasserabgabe des Blattes meist kapazitiv und die CO_2 -Aufnahme mit einem Absolut-Analysator gemessen wird. Die Feuchtezunahme wird kompensiert. Nachteilig ist, daß man keine Gleichgewichtsreaktion unter konstanten Bedingungen abwarten kann, weil die Luft schnell CO_2 verliert. Von Vorteil ist der kompakte Aufbau, mit dem man im Freiland in kurzer Zeit den aktuellen Austausch von Blättern messen kann.

Offene Systeme versorgen die Meßkammer mit einer Referenzluft, deren H_2O - und CO_2 -Gehalt bekannt ist, analysieren die austretende Luft und bilden die Differenz, die mit der Flußrate der Luft zu den Flüssen E und A umgerechnet werden kann. Die einfachere Ausführung arbeitet mit einem Absolut-Analysator für CO_2 , der abwechselnd Eingangs- und Ausgangsluft mißt, und zwei kapazitiven Feuchtesensoren (man kann schlecht mit nur einem Feuchtesensor und Umschalten der Gaswege arbeiten, da die Oberflächen sehr langsam in ein neues Adsorptionsgleichgewicht mit veränderter Luftfeuchte kommen). Die Genauigkeit leidet darunter, daß zwei ähnlich große Absolutwerte voneinander subtrahiert werden, um den kleinen Austausch zu bestimmen. Die bessere Ausführung arbeitet daher mit einem Zweikanal-Differenz-Analysator, der sowohl die Konzentrationsunterschiede von CO_2 als auch von Wasserdampf direkt als Differenz mißt.

F.2 Komponenten der Gaswechselmeßanlage

F.2.1 Der Gasmischer

Die Aufgabe des Gasmischers ist, Luft mit definiertem CO_2 -, O_2 - und Wasserdampfanteil und einer bestimmten Flußrate bereitzustellen. Das Funktionsschema ist in Abb. F.1 gezeigt. Außenluft wird mit einer Membranpumpe angesaugt und strömt durch einen Natronkalk-Absorber, der das enthaltene CO_2 (und H_2O) größtenteils entfernt. Die Pumpe wird von einem Massendurchflußmesser geregelt. Der Regler besitzt einen Sollwertgeber und bestimmt die tatsächliche Flußrate mit einem Heizdraht-Flußmesser.²⁾ Wir arbeiten meist mit einer Flußrate

²⁾ Ein Heizdraht-Flußmesser mißt den Heizstrom, der benötigt wird, um die Abkühlung eines Drahtes durch molekulare Kollisionen mit dem Luftstrom zu kompensieren, und liefert damit ein Maß für den molaren Strom. Angezeigt wird aber ein Volumenstrom, der vermutlich dem molaren Strom bei Standardbedingungen entspricht. Folglich kann bei niedrigem Luftdruck, etwa im Gebirge, der Volumenstrom erheblich größer als ange-

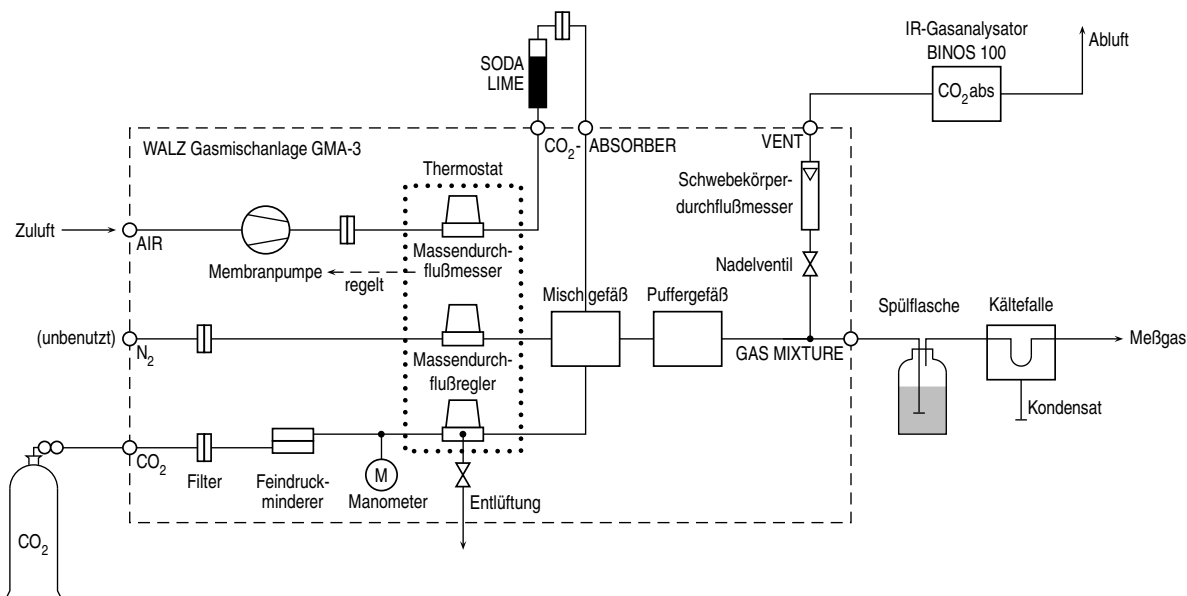


Abbildung F.1: Blockschaltbild des Gasmischers und der Eingangsfeuchteregelung. Der Gasmischer kann CO₂-freie Luft, Stickstoff und CO₂ in kontrollierten Anteilen mischen, um einen Luftstrom mit bestimmter CO₂- und O₂-Konzentration zu erzeugen. Anschließend wird über Spülflasche und Kältefalle eine definierte Luftfeuchte erzeugt.

von 3.5 l/min. Über weitere Massendurchflußregler kann aus Gasflaschen ein kontrollierter Anteil CO₂ und N₂ zu der nunmehr CO₂-freien Luft hinzudosiert werden. Wir haben in unseren Experimenten die Stickstoffzufuhr allerdings abgeschaltet. Ein Teil der Luftmischung wird abgezweigt, um die resultierende CO₂-Konzentration mit einem IR-Gasanalysator (BINOS 100, Rosemount; ein Absolut-Analysator) zu messen. Die gemessene Absorption entspricht der Anzahl CO₂-Moleküle in der Meßküvette und ist druckempfindlich. Da der Druck in der Meßküvette nicht erfaßt wird, ist es wichtig, für stets gleiche Druckverhältnisse zu sorgen. Der Druck hängt von der Flußrate und dem Ausströmwiderstand am Ausgang der Meßküvette ab. Wir halten den Druck dadurch näherungsweise konstant, daß wir eine Flußrate von 500 ml/min verwenden und stets gegen Außenluft abblasen, d. h. keine weiteren Schläuche und Geräte hinter dem BINOS anbringen. Am BINOS wird der aktuelle Luftdruck manuell eingegeben. Intern wird die Absorption damit korrigiert und als Konzentration angezeigt. Der Meßwert liegt außerdem an einem Ausgang als Analogsignal im Bereich 0–1 V an.

F.2.2 Die Regelung der Eingangsfeuchte

Der übrige Luftstrom wird in einer Spülflasche mit Wasserdampf aufgesättigt und anschließend durch eine temperaturgeregelte Kältefalle geschickt, so daß nach dem Auskondensieren ein Feuchtegehalt mit vorgegebenem Taupunkt erreicht wird. Das Hinzufügen und Entfernen von Wasserdampf beeinflusst die Konzentration von CO₂ in der erzeugten Luftmischung. Der Fehler wird aber kaum jemals mehr als 4% betragen (das wäre der Fall, wenn völlig trockene Außenluft auf einen Taupunkt von 30 °C befeuchtet würde). Die Kältefalle stellt die Taupunkttemperatur mit Peltier-Elementen ein, mit denen der Aluminiumblock um maximal 15 zeigt sein.

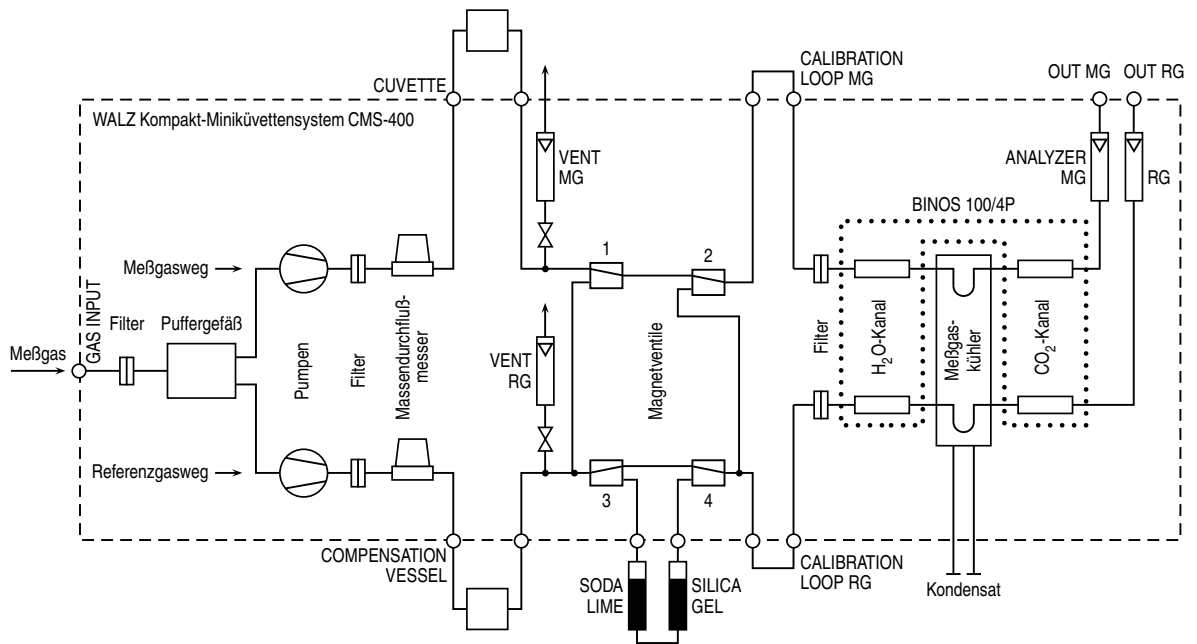


Abbildung F.2: Blockschaltbild des Kompakt-Miniküvetten-systems. Die vorbereitete Luft wird in Meßgas (oberer Weg) und Referenzgas (unterer Weg) aufgeteilt. Das Meßgas durchströmt die Blattküvette, das Referenzgas ein gleich großes Kompensationsgefäß. Magnetventile steuern den Modus der Messung. Hier ist die normale Differenzmessung gezeigt, bei der das Meßgas aus der Küvette durch den einen Gasweg des IR-Gasanalysators BinOS 100/4P (gepunkteter Rahmen) strömt, das Referenzgas durch den anderen. Wegen der Querempfindlichkeit des CO₂-Kanals auf Wasserdampf werden Meßgas und Referenzgas im Meßgaskühler bei 2 °C entfeuchtet. Zur Bestimmung des Nullpunktes der Differenzmessung wird Magnetventil 1 angezogen, so daß das Referenzgas beide Analysatorwege durchströmt und das Meßgas komplett über VENT MG abgeblasen wird. Magnetventile 3 und 4 werden bei Absolutmessungen angezogen und führen dazu, daß das Referenzgas durch die Absorber (annähernd) wasserdampf- und CO₂-frei wird. Wird der Nullpunkt der Absolutmessung bestimmt, so wird zusätzlich Magnetventil 2 angezogen, damit die wasserdampf- und CO₂-freie Luft durch beide Analysatorwege läuft. Aus: Betriebsanleitung des CMS-400, Fa. Walz; verändert.

bis 20 K unter Umgebungstemperatur gekühlt werden kann. Man erreicht daher eine minimale relative Feuchte von etwa 25 %.

F.2.3 Das Kompakt-Miniküvetten-system

Die Luft gelangt in das Kompakt-Miniküvetten-system und wird in Meß- und Referenzgasstrang aufgeteilt (Abb. F.2). In beiden Gaswegen arbeiten Pumpen, die wieder durch Massendurchflußmesser geregelt werden. Wir verwenden Flußraten von je 1500 ml/min, so daß von den 3.5 l/min des Gasmischers 3000 ml/min abgesaugt werden und 500 ml/min für den BINOS 100 zur Überwachung der CO₂-Konzentration übrig bleiben. Auf dem Weg vom Gasmischer zum Miniküvetten-system muß darauf geachtet werden, daß die Verbindungen, die Spülflasche und die Kältefalle dicht sind, da die Pumpen im Miniküvetten-system sonst Fremdluft ansaugen könnten.

Die Pumpen drücken das Meßgas durch die Blattküvette, in der ein geringer Überdruck von ca. 0.01 bar herrscht (gemessen mit einem u-förmig gebogenen, wassergefüllten Schlauch;

es entstehen etwa 10 cm Höhenunterschied zwischen den beiden Wasserspiegeln), und das Referenzgas durch ein Kompensationsgefäß von vergleichbarem Volumen. Beide Gase werden zurück in das Gerät geleitet. Über Nadelventile ist es möglich, die gewünschten Flußraten für den nachfolgenden Zweikanal-Analysator BINOS 100/4P einzustellen und den Überschuß abzublasen. Als erster Kanal wird die Wasserdampfdifferenz gemessen. Die Wasserdampfmesung reagiert unempfindlich auf Anwesenheit von CO₂, dessen viel geringere Konzentration so nicht ins Gewicht fällt. Dagegen wird die Messung im CO₂-Wellenlängenbereich durch Wasser erheblich gestört. Es ist daher sinnvoll, CO₂ möglichst bei immer gleichem Wasserdampfgrundpegel zu messen, der durch Auskondensieren bei 2 °C Taupunkt im Meßgaskühler erreicht wird (man wird selten Meß- oder Referenzgas mit einem Taupunkt unterhalb von 2 °C haben).

F.2.4 Messung des Differenz-Nullpunkts und Wahl der Flußraten

Trotz einer internen Korrektur ist das Differenzergebnis des BINOS 100/4P noch stark vom Grundpegel abhängig. Daher muß zum einen der Nullpunkt für die Differenz bestimmt werden, indem das Referenzgas durch beide Analysatorwege geleitet und mit sich selbst verglichen wird – das geschieht durch Anziehen des Magnetventils 2 –; zum anderen muß die nullbezogene Differenz mit einer Eichkurve korrigiert werden.

Das Umschalten der Gaswege zur Nullpunktsbestimmung bedeutet zweierlei: durch jeden Analysatorweg fließt nur noch die Hälfte der Gasmenge, so daß sich die Druckverhältnisse unerwünscht ändern; und die Wandungen im Meßgasweg werden plötzlich Luft mit einer anderen, niedrigeren Feuchte ausgesetzt, so daß sich erst ein neues Adsorptionsgleichgewicht einstellen muß. Das gilt natürlich auch für das Zurückschalten in den normalen Meßmodus. Das neue Gleichgewicht stellt sich umso schneller ein, je höher die Flußrate der Luft ist. Eine höhere Flußrate bedeutet aber auch ein niedrigeres Austauschsignal des Blattes. Das kann bei kleinen Blättern ungünstig sein, wenn man wegen ihrer Anordnung schlecht mehrere einspannen kann; es kann aber auch willkommen sein, wenn ein großes Blatt durch starke Transpiration die Luftfeuchte der Küvette weit über die Eingangsfeuchte anhebt.

Der Meßgaskühler begrenzt die Flußrate auf 1.5 l/min pro Gasweg. Daher haben wir die angegebenen Flußraten von 3.5 l/min am Gasmischer und je 1.5 l/min für Meß- und Referenzgasweg gewählt. Bei der Nullpunktsbestimmung wird das Nadelventil VENT RG geschlossen, so daß die vollen 1.5 l/min durch Meß- und Referenzgasweg strömen. Durch den etwas höheren Widerstand der Umleitung in den Meßgasweg ist der Fluß dort etwa kleiner – man beobachtet die Schwebekörperflußmesser; ihre Stellung (ANALYZER MG 750 ml/min, RG ca. 780 ml/min laut Skala) ist ein Maß für die Druckverhältnisse, die exakt so auch bei der normalen Messung herrschen müssen (vgl. Anweisung unten). Bei der normalen Messung wird das Nadelventil VENT RG wieder soweit geöffnet, bis der Schwebekörperflußmesser ANALYZER RG von 1500 auf 780 ml/min sinkt. Ebenso ist das Nadelventil VENT MG auf 750 ml/min einzustellen, üblicherweise direkt nach dem Einspannen des Blattmaterials in die Küvette, und eine Weile später, wenn die Silikondichtung sich gesetzt hat. Die Küvette muß nicht vollständig dicht sein, was bei Zweigen mit Nadeln oft schwierig wäre oder eine Quetschungsgefahr bedeuten würde; es müssen nur mindestens 750 ml/min von den 1500 wieder aus der Küvette zurückkehren. Der Überdruck in der Küvette sorgt außerdem dafür, daß die rückströmende Luft keine Fremdluft von außen enthält.

F.2.5 Die Blattkuvette

Die Blattkuvette soll dem eingespannten Blattmaterial kontrollierte Umgebungsbedingungen bieten und ist dazu an ein Klimaaggregat angeflanscht, das über Peltier-Elemente und Wärmetauscherrippen die zugeführte Luft temperiert. Die Kuvettenluft wird von einem Radiallüfter umgewälzt, der Windgeschwindigkeiten von bis zu 1.5 m/s produziert; das ist ausreichend, um die laminare Grenzschicht an der Blattoberfläche größtenteils abzutragen. Auf die Plexiglas-kuvette läßt sich ein Lichtaufsatz mit Halogenstrahler (12 V/75 W) und Wärmefilterscheibe montieren, wobei die Lichtintensität stufenweise durch einen Satz von Neutralgrau-Filtern ohne spektrale Verschiebungen variiert werden kann. Die Ausleuchtung der Kuvette ist in der Mitte am besten und kann bis zu $2500 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ erreichen. Mißt man die Verteilung der photosynthetisch aktiven Strahlung über die Kuvettenfläche mit einem Quantum Sensor (LI-COR), ergibt sich etwa die halbe Strahlungsintensität am Rand und ein Viertel in den Ecken; das liegt daran, daß der Sensor über den Raumwinkel integriert, den er erfaßt, und gibt die recht gleichmäßige Strahlungsdichte wieder.

Innerhalb der Kuvette befinden sich Sensoren für die Luftfeuchte, Beleuchtungsstärke, Blatt-, Kuvetten- und Wärmetauschertemperatur. Außen werden Umgebungstemperatur und photosynthetisch aktive Strahlung erfaßt. Der wichtigste Sensor ist das Thermoelement, das die Blattertemperatur mißt, da aus dieser Größe die angenommene Sättigungskonzentration von Wasserdampf in den Interzellularen bestimmt wird, und davon die Berechnung der Leitfähigkeit sowie der interzellulären CO_2 -Konzentration empfindlich abhängen. Ein Fehler von 1 K kann die Meßergebnisse völlig verfälschen. Andererseits haben Blätter keine homogene Oberflächentemperatur, vor allem heterobare Blätter können in getrennten Bezirken Unterschiede von weit mehr als 1 K aufweisen. Daher muß die Blattertemperatur möglichst an mehreren Stellen des Blattes gemessen werden.

Die anderen Sensoren dienen vor allem der Vermeidung von Kondensationsbedingungen (zu Anweisungen und Faustregeln siehe Abschnitt F.3.2).

Die Oberflächen der Kuvette und der Verschlauchung müssen in bezug auf Wasserdampf und CO_2 möglichst inert und undurchlässig sein (Bloom et al., 1980). Daher sind sämtliche Verbindungsschläuche aus Teflon, und die Innenfläche der Kuvette ist mit Teflonfolie beklebt. Dennoch kann die Kuvette noch stundenlang merkliche Wasserdampfmengen abgeben oder aufnehmen, wenn sich die Luftfeuchte ändert. Selbst kurze Schlauchwege im Innern des Kompakt-Minikuvettensystems brauchen mehr als 10 min, um nach einem Feuchtesprung (z. B. bei einer Nullpunktmessung) annähernd ins Gleichgewicht zu kommen. Lange Wartezeiten sind die Folge; es sollten stets mindestens 10 min nach einer Änderung abgewartet werden, bevor ein Meßwert als gültig angesehen wird.

F.3 Arbeitsanweisung: Gaswechselfmessungen mit dem Minikuvettensystem

F.3.1 Einschaltvorgang

Beim Aufbauen und Einschalten tut man gut daran, zuerst die Stromversorgung der Geräte sicherzustellen, damit diese schon warmlaufen können, während der restliche Aufbau geschieht. Wird der Stromgenerator verwendet, so sollte er vollgetankt werden; eine Tankfüllung (3.1 l) reicht nur für etwa 6 bis 7 Stunden normalen Meßbetriebs. Der Generator steht möglichst weit abseits, um Lärm- und Abgasbelästigung so klein wie möglich zu halten. Das Oberteil eines

kleinen Sonnenschirms eignet sich als Regenschutz für den Generator.

Aufbau. Der Meßgerätewagen muß auf etwa 3 m an das Meßobjekt herangebracht werden. Wenn man mit dem Transportfahrzeug (VW-Transporter oder Geländewagen) nahe genug herankommt, kann der Meßgerätewagen im Fahrzeug bleiben und ist witterungsgeschützt. Falls ansonsten das Risiko besteht, daß kurzfristig Regenschauer auftreten könnten, muß zuerst das Zelt Dach als Schutz aufgebaut werden.

Stromversorgung. Vor dem Anschluß von Netz- oder Generatorspannung alle Schalter an Gasmischanlage und Miniküvetten-system überprüfen und ggf. ausschalten.

1. Erst den Generator anlassen, danach Mehrfachsteckdose des Gerätewagens an die Stromversorgung anschließen.
2. Am Gasmischer: Alle Schalter einschalten bis auf die Pumpe (links unten).
3. Am Miniküvetten-system: Hauptschalter an Geräterückseite und die beiden Temperaturregler der Kältefallen (INPUT HUMIDITY CONTROL und MGC CONTROL) einschalten. Den Temperaturregler der Küvette (TEMPERATURE CONTROL) erst einschalten, wenn die Küvette angeschlossen ist, was später geschehen kann. Auf keinen Fall die Pumpen einschalten.

Arbeitstemperaturen. Der nutzbare Temperaturbereich wird durch das Risiko der Kondensation stark eingeschränkt: wenn Wasserdampf in den Gaswegen kondensiert und hängenbleibt, fehlt er im Analysator. Der Gaswechsel kann nicht mehr richtig gemessen werden. (Ebenso darf kein Wasserdampf durch Verdunstung freigesetzt werden.)

Kondensation kann im zuführenden Schlauch, in der Küvette selbst oder in dem rückführenden Schlauch auftreten. Entscheidend ist der Taupunkt der Luft im Gasweg im Vergleich zur jeweiligen Umgebungstemperatur (Luft- oder Bodentemperatur bzw. Temperatur an den Kühlrippen der Küvette). Das Innere des Miniküvetten-systems ist wärmer als der rückführende Schlauch, so daß Kondensation dort wenig wahrscheinlich ist.

Die Taupunkttemperatur wird mindestens 1 bis 2 K niedriger als Umgebungstemperatur gewählt, sonst kondensiert der Wasserdampf schon im zuführenden Schlauch.

Nun Küvetten-temperatur TCUV einstellen. Ist sie kälter als die Umgebung, muß der Wärmetauscher kühlen: dort kann Kondensation auftreten. Ist sie wärmer als die Umgebung, wird das Blatt umso mehr transpirieren; die Küvettenluft wird feuchter und kann beim Abkühlen auf Umgebungstemperatur auf dem Rückweg kondensieren. Darum wird TCUV selten mehr als 5 K von der Umgebungstemperatur abweichen, und zwar umso weniger, je feuchter die zugeführte Luft ist und je bereitwilliger das Blatt transpiriert.

Mehr dazu weiter unten in Abschnitt F.3.2.

Aufbau der Küvette. Am Standort einen passenden, exponierten Ast mit gesunden Blättern auswählen. Diesen Ast seitlich nach rechts und links abspannen. Stativ aufbauen. Küvette aufsetzen und in ebene Lage bringen. Blatt aber noch nicht einspannen. Außentemperatur-Sensor am Stativ möglichst im Schatten aufhängen, Schutzkappe vom Außenlichtsensor abziehen. Kabel anschließen und Küvette einschalten (TEMPERATURE CONTROL am Miniküvetten-system).

Die Schläuche und die Kabel an der Küvette müssen zugentlastet werden. Dazu werden sie an einem Stativbein festgebunden. Die Schläuche sollten nicht auf dem Boden liegen, da der morgens noch taunäß sein kann und abends schnell abkühlt.

Der Außentempersensordient zur Erkennung von Kondensationsbedingungen. Er muß daher in der Nähe der Schläuche an der kältesten Stelle der Umgebung aufgehängt werden (möglichst bodennah und im Schatten), z.B. am Stativbein.

Falls Heizschläuche benutzt werden, sollte die Heizregelung gleich angeschlossen und eingeschaltet werden. Sie wird mit 42 V Wechselspannung betrieben, das entspricht 84 Skalenteilen am verwendeten Transformator. Es genügt völlig, die Temperaturregelung auf wenige Grad über Umgebungstemperatur einzustellen.

Luftstrom. Kontrollieren der Kondensatschläuche und ggf. Wasser ablassen. Die Hähne müssen geschlossen sein! Das Miniküvetten-system muß mit leichtem Gefälle nach hinten aufgestellt werden, damit das Kondensat des Meßgaskühlers gut ablaufen kann.

Bei erneutem Anschließen der Spülflasche nachsehen, ob die Anschlüsse auch nicht vertauscht wurden. Der Luftstrom darf nicht in der falschen Richtung fließen, sonst wird das Spülwasser ins Miniküvetten-system gesaugt!

Ist die Spülflasche mit ausreichend Wasser gefüllt? Beim Befüllen darauf achten, daß das Wasser nicht wesentlich kälter als die Umgebung ist. Die Taupunkttemperatur muß natürlich niedriger sein als die Temperatur des Wassers in der Spülflasche. Das Wasser darf auch kein CO₂ freisetzen, d. h. Mineralwasser scheidet aus. Wenige Tropfen Phosphorsäure (nicht flüchtig) im Wasser verschieben das Lösungsgleichgewicht für CO₂. Aber: Wagen dann nicht mit gefüllter Spülflasche transportieren!

Abwarten, bis Meßgaskühler und Kältefälle auf Zieltemperatur sind. Erst dann die Pumpen einschalten. Normalerweise liefert der Gasmischer 3.5 l/min (Eichbedingungen). Das Nadelventil zum Abblasen muß vollständig geöffnet sein. Das Miniküvetten-system zieht in Meß- und Referenzweg jeweils 1.5 l/min. Kontrollieren, ob am Gasmischer 0.5 l/min abgeblasen werden (der Schwebekörperflußmesser zeigte allerdings zeitweise aus unerfindlichen Gründen nur etwa 400 ml/min an).

Alternativ bei kleiner Blattfläche und/oder schwacher Transpiration: Gasstrom am Mischer auf 3.0 l/min, am Miniküvetten-system im Meßgasweg auf jeweils 1.0 l/min senken. Im Referenzgasweg sollten aber 1500 ml/min bleiben, da dann der Differenznullpunkt im Wasserkanal erheblich schneller und genauer erreicht wird.

Dichtigkeitsprüfung 1: Am Gasmischer den Schlauch am Ausgang GAS MIXTURE abziehen und die Ausgänge GAS MIXTURE und BINOS OUT gleichzeitig zuhalten. Die Anzeige 3.5 l/min muß schnell absinken, sonst ist innerhalb des Gasmischers ein Leck (etwa ein Riß im Puffergefäß). Danach Schlauch wieder anschließen.

Dichtigkeitsprüfung 2: Am Miniküvetten-system den Schlauch am Eingang GAS INPUT abziehen und den Schlauch und den Ausgang BINOS OUT zuhalten. Die Blasenrate in der Spülflasche muß stark abnehmen (das Durchperlen der Luft wird nicht ganz aufhören, da der Deckel der Spülflasche nicht überdruckdicht ist). Wieder muß die Anzeige 3.5 l/min schnell absinken, sonst ist evtl. die Kältefälle undicht (Absperrhahn am Kondensatschlauch kontrollieren).

Dichtigkeitsprüfung 3: Bei noch abgezogenem Schlauch den Eingang GAS INPUT zuhalten. Die Pumpen des Miniküvetten-systems werden deutlich lauter, es entsteht ein spürbarer Unterdruck, und die Werte für Flow und RefG müssen schnell auf unter 600 ml/min sinken.

— Nicht länger zuhalten, sonst kollabieren die Plastikgefäße im Inneren des Systems! Eine Undichtigkeit deutet darauf hin, daß das Puffergefäß direkt hinter dem Eingang einen Riß haben könnte. Danach Schlauch wieder anschließen.

Luftdruck mit Barometer messen und an Binos 100 (am Gasmischer) einstellen: FUNCTION drücken, bis SYS.-PARA. erscheint, ENTER drücken, CODE mit den Pfeiltasten einstellen und ENTER drücken, PRES. einstellen und ENTER drücken, zum Abschluß FUNCTION drücken. Im Zweifelsfall nie unüberlegt ENTER drücken, sondern FUNCTION zum Abbrechen! Bei Unklarheit zusätzlich überprüfen, daß am Binos 100/4P (am Miniküvetten-system) der Normluftdruck 1013 hPa und nicht der aktuelle Luftdruck eingestellt ist.

Die CO₂-Gasflasche ist noch geschlossen. Den CO₂-Flußregler auf Nullstellung drehen. Mindestens 2 Minuten warten. Der Binos 100 (am Gasmischer) sollte deutlich unter 20 ppm anzeigen. Eventuell das Entlüftungsventil einige Sekunden drücken. Auch wenn kein Zischen zu hören ist, kann hier noch ein Rest eines CO₂-haltigen Luftgemisches austreten oder Umgebungsluft durch das Ventil in den CO₂-Gasweg eindringen (wird begünstigt, wenn man den CO₂-Flußregler dabei ein Stück aufdreht und hinterher wieder schließt).

Bleibt die Anzeige zu hoch, ist entweder der Absorber (SODA LIME) am Gasmischer verbraucht, oder der Binos muß kalibriert werden. Man kann die Kalibrierung schnell überprüfen, indem man den Binos 100/4P im Miniküvetten-system zur Absolutmessung benutzt (Wahlschalter in Stellung 2 bringen). Der Binos 100/4P wird, je nach Zustand der selten benutzten Absorber am Miniküvetten-system, eher etwas zu niedrige Werte anzeigen.

Wenn der Absorber am Gasmischer verbraucht ist, kann zwar trotzdem gemessen werden, aber man kann keine niedrigeren CO₂-Konzentrationen als gerade angezeigt erreichen.

Nun CO₂-Gasdruck auf 0.8 bar einstellen, den CO₂-Flußregler aber noch auf Null stehen lassen. Der eingebaute Feindruckminderer im Gasmischer (Drehknopf an der Rückwand) sollte stets völlig offen sein; wir regeln den Druck direkt am Flaschendruckminderer.

Den CO₂-Gasweg kurz (5 Sekunden genügen) entlüften. Den Druck noch kurz (eine halbe Minute) anstehen lassen, dann die Normkonzentration (360 ppm) vorgeben. Dazu den CO₂-Flußregler auf ca. 1.1 ml/min bringen (gilt für 3.5 l/min Gesamtfluß). Es dauert ca. 10 Minuten, bis der Binos 100 die gewünschte Konzentration anzeigt. Diese Zeit kann zur Positionierung der Küvette, zur Blattauswahl und zum Abspannen von Ästen und Zweigen oder für andere Zwecke (Aufbau von Arbeitstisch und PC) genutzt werden. — Es ist nicht empfehlenswert, diese Zeit durch kurzfristiges Höherregeln des CO₂-Flusses verkürzen zu wollen. Das Absinken der CO₂-Konzentration von oben auf den Sollwert dauert genauso lange wie das Ansteigen. Hier sei noch auf einen merkwürdigen Effekt hingewiesen: im Verlauf eines Meßtages sinkt der Anzeigewert des Binos 100 bei gleicher Pump- und CO₂-Flußrate um 20–30 ppm ab. Nach etwa 3 Stunden hört die Drift auf. Wir vermuten das Problem eher bei der Thermostatisierung der Heizdraht-Massenflußregler als beim Binos, d. h. wir vertrauen der angezeigten Konzentration.

Falls man Kondensation in den Schläuchen befürchten muß, etwa weil die Geräte nachts über kühl gelagert wurden, empfiehlt sich der Vergleich der H₂O-Anzeige bei Schalterstellung 3 (Differenz-Nullpunkt) und bei Stellung 4 (Differenzmessung) und leerer Küvette. Darauf achten, daß die Küvette dicht geschlossen ist (dazu die Summen der Schwebekörperflußmesser im Meßgasweg berechnen; diese muß gleich der Flow-Anzeige sein). Dieser Vergleich kann stattfinden, während sich die CO₂-Konzentration einpendelt. Bei Differenzen von mehr als 200 ppm (0,02 %) muß auf jeden Fall abgewartet werden, bis diese unter die Schwelle sinken, oder es muß sogar mit trockener Luft gespült werden (Kältefalle auf niedrigen Taupunkt einstellen und evtl. Spülflasche aus dem Gasweg nehmen).

Einspannen des Blattes. Blatt oder mehrere Blätter möglichst von den Seitenwänden der Küvette her einspannen, nicht von vorne. Das Blatt sollte für optimale Beleuchtung möglichst in der Mitte der Küvette sitzen. Blattposition innerhalb der Küvette im Protokollbuch vermerken!

Nach Befestigen des Lichtaufsatzes wird dessen Orientierung (Anschlußkabel vorne oder hinten) ebenfalls im Protokollbuch vermerkt. Das Blatt in der Küvette muß vor starkem zusätzlichen Sonnenlichteinfall geschützt werden. Dazu wird ein Tuch locker um die Küvette und den unteren Rand des Lichtaufsatzes gehängt und festgebunden, oder das Zeltdach wird geeignet über die Küvette gestellt.

Einstellung der Flußraten. Die 1500 ml/min Referenzgas werden bei der Nullpunktmessung vollständig verwendet, d. h. VENT RG muß zuge dreht werden. Dabei stellen sich an den Schwebekörperflußmessern feste Flußraten ein, die charakteristisch für die Strömungswiderstände (und damit Druckverhältnisse) im System sind. Der RG-Weg hat einen kleineren Widerstand, so daß die Flußraten bei unserem System 760–770 ml/min MG (oberer Rand der Kugel berührt 800-er Strich) und 780–790 ml/min RG (Kugel schaut zu 1/3 über den 800-er Strich) betragen. So lautet die Anzeige der Schwebekörperflußmesser bei einem Luftdruck um 980–990 hPa.

Entscheidend ist nun, daß *die gleichen Flußraten bei der Differenzmessung eingestellt werden!* Dazu muß VENT RG entsprechend justiert werden.

Spülzeiten. Die hohen Flußraten von 750 ml/min spülen das System recht schnell durch. Trotzdem ist wegen der Wasserdampf-Adsorption im Gerät nach dem Umstellen auf Nullpunktmessung und ebenso nach dem Zurückstellen mindestens 10 min zu warten, bevor ein verlässliches Wassersignal abgelesen wird. Bei hoher Transpiration ist die Feuchtedifferenz zwischen MG und RG so hoch, daß über 20 min Wartezeit nötig wären, glücklicherweise haben wir dann aber auch ein großes Meßsignal, so daß der Fehler des Nullpunkts an Gewicht verliert.

Ist nur der CO₂-Austausch von Bedeutung, kann die Zeit verkürzt werden, aber man muß sich im klaren sein, daß der berechnete Wert für C_i mit hoher Wahrscheinlichkeit zu niedrig ist.

Sehr hohe Transpiration. Der Binos liefert den Meßwert nicht digital, sondern als analoges Signal zur Zentraleinheit. Der A/D-Wandler der Zentraleinheit setzt die Spannung um in einen Wert von -250 bis 5250 ppm.

Ist das Wassersignal größer als 5250 ppm, kann das übertragene Analogsignal halbiert werden. Dazu wird am Binos 100/4P im Menü SEL. der Eintrag 1-1d auf 1.00 statt 0.50 gesetzt. Das bedeutet, daß das Ende des gewählten Spannungsbereichs einer Konzentrationsdifferenz von 1.0% (10000 ppm) statt 0.5% entspricht. Die Einstellung ist an der Zentraleinheit zu kontrollieren: das dort angezeigte Wassersignal in ppm muß die Hälfte des Wertes (in %) an der Sieben-Segment-Anzeige des Binos 100/4P sein.

In den aufgezeichneten Daten ist nicht zu erkennen, ob diese Reduktion eingestellt wurde. Darum muß diese Einstellung mit dem Stichwort „H₂O × 2“ deutlich im Protokollbuch vermerkt sein!

F.3.2 Vermeidung von Kondensation

Kondensation der zugeführten Luftmischung. Der Taupunkt der Eingangsfeuchte sollte mindestens 2 K unterhalb der Umgebungstemperatur liegen, wobei die kälteste Stelle entlang der Schlauchverbindungen zählt – es ist z. B. unklug, die Schläuche auf den Boden zu legen oder knapp über taunasses Gras zu hängen. Geht man dichter an die Umgebungstemperatur, muß das Wasseraustauschsignal ständig auf Einbrüche durch Kondensation überwacht werden. Ein Heizlüfter oder Föhn kann die Umgebungstemperatur entlang der Schläuche kurzfristig ausreichend erhöhen, aber dafür muß eine zusätzliche leistungsstarke Stromquelle vorhanden sein.

Kondensation in der Küvette. Hier muß man bedenken, daß das Blattmaterial der Küvettenluft durchaus noch 10–20 % relative Feuchte hinzufügen kann (weniger bei höherer Eingangsfeuchte). Darum sollte die Eingangsfeuchte nur mit Vorsicht höher als 70 % gewählt werden (das entspricht 5–6 K Unterschied zwischen Küvetten- und Taupunkttemperatur).

Bei hohen Feuchten darf die Küvette weder wesentlich wärmer noch wesentlich kälter als die Umgebung sein. Ist sie zu warm, so kondensiert die Luft im rückführenden Schlauch. Ist sie zu kalt, kann es in der Küvette an den Kühlrippen zur Kondensation kommen; hier ist nicht die Küvettentemperatur maßgeblich, sondern die als T_{MIN} bezeichnete Temperatur an den Kühlrippen.

Kondensation im rückführenden Schlauch. Wenn die Küvette etwas wärmer als die Umgebung ist und das Blatt die Luftfeuchte durch Transpiration weit über die Eingangsfeuchte steigert, kann der Wasserdampf im rückführenden Schlauch unter Umständen auskondensieren, so daß der tatsächliche Austausch nicht mehr erfaßt werden kann. Man muß daher stets darauf achten, daß die Taupunkttemperatur der Luft in der Küvette mindestens 1 K oberhalb der Umgebungstemperatur liegt. Die Taupunkttemperatur kann aus der relativen Feuchte und der Küvettentemperatur mit Tabellen oder einem speziellen Feuchte-Rechenschieber (Weiss Klimatechnik, Reiskirchen) bestimmt werden.

Der rückführende Schlauch kann durch einen temperaturgeregelten Heizschlauch (Winkler, Heidelberg) ersetzt werden, so daß die Küvettenluft ohne zu kondensieren ins warme Innere des Kompakt-Miniküvetten-systems gelangen kann.

Senken des Taupunkts als Maßnahme in letzter Sekunde. 1 K Unterschied im Taupunkt macht etwa 6–7 % relative Feuchte aus. Ist z. B. T_{MIN} 2 K niedriger als T_{CUV} , beträgt die kritische relative Feuchte in der Küvette etwa 86 %.

Bei drohender Kondensation genügt es aber nicht, den Taupunkt der Eingangsfeuchte um die kritische Temperaturdifferenz abzusenken. Man muß bedenken, daß die trockenere Luft zu stärkerer Transpiration führt, was die Trocknung teilweise kompensiert. Der Anteil des Blattes an der relativen Luftfeuchte ist von Blattfläche und Leitfähigkeit abhängig und kann leicht 10–20 % ausmachen. Je nach Blattmenge wirkt sich 1 K Unterschied im Taupunkt oft nur noch zu 3–4 % aus.

Faustregeln. Der Taupunkt der Kältefalle soll mindestens 2 K niedriger als Umgebungstemperatur liegen.

Küvettentemperaturen dürfen bei normaler Innenfeuchte (60–75 % r. F.) nicht mehr als 5 K über Umgebungstemperatur liegen. Nur bei trockenen Bedingungen oder mit Heizschlauch darf die Küvettentemperatur höher sein.

Schließlich ist zu beachten, daß der Temperaturregler für die Kältefalle am hinteren (inneren) Ende des Einschubs per Schalter so eingestellt ist, daß er auch aktiv heizt, statt auf die passive Erwärmung durch die Umgebung zu warten. Das führt dazu, daß die Taupunkttemperatur während des Einpendelns deutlich über das Ziel schießen kann. Es kann dadurch kurzzeitig zu feucht werden. Das Überschießen hängt von der Trägheit des PID-Reglers ab und ist umso größer, je größer die Soll-Ist-Differenz ist (bei Erhöhen des Taupunkts um 10 K ist ein Überschießen um 1 K keine Seltenheit). Daher bei hoher Luftfeuchte lieber in zwei Stufen erst bis auf 1 K unter Zieltemperatur heranregeln lassen und den Rest als kleinen zweiten Schritt gehen.

F.3.3 Abstellen der Anlage

Spülen mit trockenem CO₂-freiem Gas. Zuerst ist die CO₂-Flasche zu schließen und der anstehende Druck abzulassen. Dadurch wird vermieden, daß der Absorber frühzeitig verbraucht wird. CO₂-Druck im abgeschalteten System hat sogar einmal zu einer Verschiebung des Binos-Nullpunktes um fast 100 ppm geführt, die nur durch langes Spülen und Neukalibrieren zu beseitigen war. Darum diesen Punkt besonders beachten.

Um Kondensation zu vermeiden, empfiehlt es sich, zusätzlich den Taupunkt auf 2 °C zu stellen und die Küvette mitsamt Verschlauchung kurz durchzuspülen. Dann kann das Gerät bei Bedarf auch nachts im Freien stehenbleiben.

Die Spülzeit kann für die Erntearbeiten (Wägung, Blattflächenbestimmung) genutzt werden.

Abschalten. Anschließend werden die Pumpen abgeschaltet: erst am Miniküvettenystem, dann am Gasmischer. Es ist aber nicht nötig (und auch nicht sinnvoll), die Flußregler an den Geräten zu verstellen.

Es folgen die Einschübe am Miniküvettenystem: Taupunktregelung, Stromversorgung des Lichtaufsatzes, Klimaregelung des Miniküvettenystems können jetzt ausgeschaltet werden. Erst dann sollten die Leitungen zur Küvette und zum Lichtaufsatz getrennt werden. Nun wird das Stativ abgebaut.

Zum Schluß sollte nochmal überprüft werden, ob die CO₂-Flasche richtig geschlossen ist.

F.4 Kalibrieren

F.4.1 Volumenstromregler am Gasmischer

Ohne anliegenden Gasdruck und bei abgeschalteten Pumpen an Stellschraube auf Null setzen.

Der CO₂-Massenflußregler kann bei 0.8 bar Gasdruck den Fluß nicht völlig drosseln, sondern zeigt noch etwa 0.09 ml/min an.

F.4.2 Lichtsensor in Küvette

Außenlichtsensor abschrauben (an Unterseite der Halterung) und neben den Lichtsensor der Küvette stellen. Lichtsensor der Küvette möglichst parallel zum Außenlichtsensor ausrichten.

Optimal wäre eine Eichung mit dem Lichtaufsatz, die aber so nicht gut möglich ist, da der Außenlichtsensor viel höher sitzt als der andere. Es empfiehlt sich nicht, den inneren Sensor

hochzubiegen, da die Zuleitungen kaum verformbar sind und stattdessen an den Anschlußkontakten gebogen wird. Es besteht Gefahr, daß die Lötstelle bricht.

Alternativ kann aber mit Sonnenlicht geeicht werden, wobei in Kauf genommen werden muß, daß das Spektrum etwas anders ist als beim Lichtaufsatz. Beim Sonnenlicht spielt der Abstand der Sensoren keine Rolle mehr. Aber man sollte versuchen, beide Sensoren senkrecht zur Sonne zu orientieren, d. h. man sucht nach dem maximalen Signal bei wolkenfreiem Himmel. Schwierig allerdings bei wechselnder Bewölkung.

F.4.3 Binos-Eichung

Zur Kalibrierung der Nullpunkte ist Stickstoff erforderlich. Vor allem die Silica Gel Absorber trocknen die Luft nicht ausreichend (die Restfeuchte kann 5 % betragen). Beim CO₂-Nullpunkt genügt zur Not der Absorber. Alle Absorberröhren werden mit frischem Material befüllt. Wenn die CO₂-Gasflasche mit Druck angeschlossen ist, sinkt die CO₂-Konzentration meist nicht unter 20 ppm, da immer eine Restmenge CO₂ durch den Massenflußregler gelangt.

Die Durchflußmengen bestimmen die Druckverhältnisse und müssen genau eingehalten werden. Es sind keine externen Flowmeter erforderlich, aber man muß verschiedene Auslässe zuverlässig blockieren. Das geht mit kurzen Silikonschläuchen gut mit einem hineingesteckten Bleistift.

Um den Binos 100 am Gasmischer zu kalibrieren, wird das Prüfgas (Stickstoff 99,99 % als Referenz sowie CO₂ in natürlicher (trockener) Luft) beim Rücklauf des CO₂-Absorbers eingespeist, die Anschlüsse GAS MIXTURE und CO₂ werden verschlossen, das Ventil VENT wird voll geöffnet. Über den Druckminderer an der Gasflasche wird der erforderliche Fluß von 500 ml/min eingestellt, der auch während der Messung herrscht. Hier ist Fingerspitzengefühl notwendig! Der Nullpunkt wird mit Stickstoff eingestellt. Man beachte, daß eine Neukalibrierung des Nullpunkts keine einfache Verschiebung der Konzentrationswerte bewirkt, sondern daß die Spanne in jedem Fall neu eingestellt werden muß!

Zur Justierung der Spanne muß der Nullpunkt zuerst stimmen. Dann sollte Prüfgas mit möglichst hoher Konzentration verwendet werden, z. B. unser Gas mit 1041 ppm. Der Binos hat nämlich eine Nichtlinearität im Bereich um 350 ppm, so daß er höhere Konzentrationen stark überschätzt, wenn man ihn auf die 359 oder 397 ppm Prüfgase kalibriert. Dagegen fällt die Unsicherheit der 999 oder 1041 ppm Prüfgase nicht ins Gewicht. Am Binos 100 muß beim Einstellen der Spanne der Luftdruck richtig eingegeben sein. Der Binos muß frei abblasen können, damit kein erhöhter Staudruck entsteht. Nach der Kalibration kann man die anderen Prüfgase kurz testen. Beispiel für eigene Werte vom 09.07.1998 (soll-ist): 1041-1037, 999-999, 598-590, 397-393. Hier haben wir mit 999 ppm kalibriert, und alle anderen Werte liegen etwas zu niedrig. Daher sollte besser mit 1041 ppm kalibriert werden.

Der Binos 100/4P ist direkt über die Anschlüsse CALIBRATION LOOP zugänglich. Er wird im Modus Absolutmessung kalibriert (Schalterstellung 1 oder 2). Die Durchflußraten können an den Schwebekörperflußmessern ANALYZER abgelesen werden und müssen auf die Standard-Flußraten (750 ml/min Meßgas, 780 ml/min Referenzgas) gebracht werden, die von der Messung des Differenznullpunkts bei 1500 ml/min und geschlossenem VENT RG vorgegeben werden.

Auch im Modus Absolutmessung werden letztlich Differenzmessungen durchgeführt. Das Ergebnis der Differenzmessung ist stets abhängig vom Grundpegel und von den Druckverhältnissen: bei gleicher Konzentrationsdifferenz unterscheiden sich die IR-Absorption von Meß- und Referenzgas bei hohen Konzentrationen weniger als bei geringen Konzentrationen. Dar-

um muß das Signal bei hohem Pegel nach oben, bei niedrigem Pegel nach unten korrigiert werden.

Für den Nullpunkt der Absolutmessung werden die Eingänge der CALIBRATION LOOP MG und RG über ein T-Stück gemeinsam an die Stickstoff-Flasche angeschlossen. Flußraten und Drücke sind insofern unwichtig, da das Nullgas in den entscheidenden Wellenlängenbereichen nicht absorbiert. Dennoch kann man keinen Stickstoff sparen, da genug gespült werden muß, um restlichen Wasserdampf aus dem System zu befördern. Daher stellt man die Flußrate am Druckminderer der Gasflasche auf die typische Meßsituation von je etwa 750 ml/min in beiden Gaswegen ein. Der CO₂-Nullpunkt ist schnell erreicht. Für den H₂O-Nullpunkt muß der Stickstoff länger strömen (etwa 15 min).

Die CO₂-Absolut-Spanne wird mit 1041 ppm Prüfgas eingestellt. Man speist Stickstoff und Prüfgas am besten direkt in Kanal 2 RG und MG des Binos 100/4P ein. Das geht bei geöffnetem Gehäuse leicht, wenn man die dünnen schwarzen Schläuche am Ausgang des Meßgaskühlers abzieht und in die dickeren Teflonschläuche hineinschiebt, die von den Gasflaschen kommen. Hier sind die genauen Flußraten wichtig. Man muß die Flüsse einstellen, die beim Nullpunkt der normalen Messung herrschen, wenn die 1500 ml/min ohne Verluste über VENT RG auf die beiden Wege aufgeteilt werden. Der RG-Weg bekommt etwas mehr ab als der MG-Weg, da der Widerstand kleiner ist. Die Flußraten sind typischerweise 760–770 ml/min MG (oberer Rand der Kugel berührt 800-er Strich) und 780–790 ml/min RG (Kugel schaut zu 1/3 über den 800-er Strich) laut Anzeige der Schwebekörperflußmesser bei einem Luftdruck um 980–990 hPa.

Die H₂O-Spanne kann erst gut eingestellt werden, wenn die Gaswege im Gerät über mehrere Stunden im Gleichgewicht mit der Wasserdampfkonzentration waren. Dazu erzeugt man mit dem Gasmischer, der Spülflasche und der Kältefalle eine Luft mit 15 °C Taupunkt, die mit 750 ml/min (oder 760–770 nach Schwebeflußmessern) in die CALIBRATION LOOP MG eingespeist wird. Im Referenzgasweg kann man nicht stunden- bis tagelang mit Stickstoff arbeiten. Man erzeugt daher eine geschlossene Schleife von OUT RG zum GAS INPUT, die von der RG-Pumpe mit 750 ml/min im Gang gehalten wird. Alle möglichen Auslässe müssen geschlossen werden, etwa der Ausgang zur Küvette, VENT RG, der Ausgang von CALIBRATION LOOP MG. Beide Absorber werden mit Silica Gel gefüllt, um möglichst viel Wasser zu absorbieren. In Schalterstellung 2 sind die Magnetventile 2, 3 und 4 angezogen und befördern das Referenzgas komplett durch die Absorber. (Allerdings wird durch Ventil 2 der Weg zur CALIBRATION LOOP MG geöffnet, weswegen dieser Ausgang verschlossen sein muß.)

Nach einem Tag, besser nach mehreren Tagen, kann man die Schleife an OUT RG öffnen und Stickstoff in CALIBRATION LOOP RG einspeisen. Wieder sind die genauen Flußraten wichtig, und man sollte am Binos 100/4P jetzt den aktuellen Luftdruck eingeben. Der Sollwert für den Wasserkanal ist der Sättigungsdampfdruck bei 15 °C, 14.02 hPa, geteilt durch den Luftdruck mal 100 %. (Bei 986 hPa: 1.422 %.) Nun kann nach kurzem Warten die Spanne für H₂O-Absolut gesetzt werden.

Die Differenzmessungen werden nicht gesondert kalibriert. Es gibt einen Flaschenfaktor, der von Walz ermittelt wurde und für Kanal 1 den Wert 1.005, für Kanal 2 den Wert 1.015 hat. Dieser Faktor korrigiert das Differenzsignal und kann am Binos 100/4P eingestellt werden.

Die Differenzmessung CO₂ kann mit zwei Prüfgasen überprüft werden, die nicht mehr als 50 ppm auseinander liegen. Zum Beispiel 359-397, 999-1041. Es spielt keine Rolle, welches Gas in CALIBRATION LOOP RG und welches in MG geleitet wird. Dann muß der Differenz-Nullpunkt für das RG-Gas bestimmt werden (T-Abzweig, Flußraten neu einstellen). Zum Schluß muß der CO₂-Korrekturfaktor des Gases in RG auf die Differenz angewendet werden.

Die Differenz sollte dann auf 1 ppm genau sein.

Die Differenzmessung H_2O kann nur mit einer zweiten Kältefalle überprüft werden, die Walz unter Umständen leihweise zur Verfügung stellen würde. Das haben wir bisher nicht gemacht.

Anhang G

Berechnung der Gaswechseldaten

Die Grundlage der Berechnung von A , E , g_w und C_i aus Gaswechselfmessungen wird von Ball (1987) geschildert. Hier stelle ich die an das Miniküvetten-system angepaßte Variante vor. Bei jedem Berechnungsschritt habe ich die entsprechende Berechnung des Fehlers hinzugefügt. Bei Summen und Differenzen addieren sich die absoluten Fehler nach dem Fehlerfortpflanzungsgesetz (Wurzel aus der Summe der Quadrate, hier angedeutet durch die Funktion `qsum()`), bei Produkten und Potenzen addieren sich die relativen Fehler bzw. Vielfache davon. Bei komplexeren Funktionen muß die Ableitung gebildet werden. Wenn Werte mehrfach an verschiedenen Stellen in die Berechnung eingehen, kann natürlich nicht von unabhängigen Fehlern ausgegangen werden. Tut man es doch, so ist der resultierende Fehler zu groß.

Die Schreibweise der Symbole entspricht den Variablen im Programm `in2ber`.

G.1 Hilfsfunktionen

G.1.1 Sättigungsdampfdruck von Wasser

Richards (1971) gibt eine einfache Funktion für den Sättigungsdampfdruck von Wasser an, die im Bereich von -50°C bis 140°C gilt. Die Temperatur `tt` wird in K angegeben, der Dampfdruck wird in Pa berechnet. Der Referenzdruck `p0` beträgt 101325 Pa.

$$t = 1 - 373.16 / tt$$
$$svp = p0 * \exp(((-0.1299*t - 0.6445)*t - 1.976)*t + 13.3185)*t)$$

G.1.2 Gerätekorrekturfaktoren

Die Differenzmessungen für Wasserdampf und CO_2 müssen abhängig von der Grundkonzentration korrigiert werden (denn das Differenzsignal ist von der Differenz der Transmission abhängig, und die wird bei steigender Grundkonzentration immer kleiner). Eine Teilkorrektur findet bereits in der Elektronik des Binos statt. Der Rest wird als Eichkurve mit jedem Gerät mitgeliefert. Für unser Gerät habe ich folgende Näherungsfunktionen bestimmt:

$$kc(ctot) = 0.7 * \exp(-ctot/320.) + 0.9 * \exp(-ctot/2080.)$$
$$kw(tdp) = 1.34 - tdp / 35. + 0.04 * \exp(-tdp / 3.5)$$

mit CO_2 -Grundkonzentration `ctot` [ppm] und Taupunkt `tdp` [$^\circ\text{C}$].

G.2 Eingangsdaten und angenommene Unsicherheiten

Ich habe folgende absolute Fehler der Daten angenommen:

dco2mg_abserr	0.2 ppm	eher pessimistischer Wert
dco20_abserr	0.2 ppm	Nullpunkt ist gleich unsicher
dh2omg_abserr	50 ppm	nur bei strenger Druckkontrolle ...
dh2o_abserr	50 ppm	und Geduld beim Nullpunkt erreichbar
cabs_abserr	3 ppm	bei höheren Konzentrationen, sonst besser
flow_abserr	2 ml/min	geschätzt
pres_abserr	1 hPa	das Barometer ist gut geeicht
tdp_abserr	0.2 °C	Güte von Pt100-Elementen
tleaf_abserr	0.5 °C	eher optimistisch

G.3 Berechnung der Flüsse

Zuerst wird ein Anpassungsfaktor für den Luftdruck an den Referenzdruck `pres0` (1013 hPa) berechnet:

$$p0p = pres0 / pres$$
$$p0p_relerr = pres_abserr / pres$$

Die Flußrate `flowmg` des (trockenen) Gasstroms wird von ml/min in einen molaren Fluß in mol s^{-1} (unter Standardbedingungen) umgerechnet:

$$u = flowmg / 1000.0 / 60.0 / 22.414$$
$$u_relerr = flow_abserr / flowmg$$

G.3.1 Wasseraustausch (aus dem Blatt heraus)

Die gemessene Differenz `dh2omg` bezogen auf den Nullpunkt `dh2o0` muß von ppm in mol mol^{-1} umgerechnet und mit dem Korrekturfaktor `kw` und dem tatsächlichen Luftdruck korrigiert werden:

$$\text{deltaw} = (\text{dh2omg} - \text{dh2o0}) * 1e-6 * p0p / kw(\text{tdpmg})$$
$$\text{dh2o_abserr} = \text{qsum}(\text{dh2omg_abserr}, \text{dh2o0_abserr})$$
$$\text{dh2o_relerr} = \text{dh2o_abserr} / (\text{dh2omg} - \text{dh2o0})$$
$$\text{kw_relerr} = \text{abs}(kw(\text{tdpmg} + \text{tdp_abserr}) / kw(\text{in} \rightarrow \text{tdpmg}) - 1.0)$$
$$\text{deltaw_relerr} = \text{qsum}(\text{dh2o_relerr}, \text{p0p_relerr}, \text{kw_relerr})$$

G.3.2 CO₂-Austausch (in das Blatt hinein)

Der Korrekturfaktor `kc` hängt vom der CO₂-Konzentration im Detektor ab. Diese schätzen wir mit dem unkorrigierten CO₂-Austausch ab.

$$\text{deltac} = - (\text{dco2mg} - \text{dco20}) * 1e-6 * p0p / kc(\text{cabs} + \text{dco2mg} - \text{dco20})$$
$$\text{dco2_abserr} = \text{qsum}(\text{dco2mg_abserr}, \text{dco20_abserr})$$
$$\text{dco2_relerr} = \text{dco2_abserr} / \text{abs}(\text{dco2mg} - \text{dco20})$$

```

cabs_relerr = cabs_abserr / cabs
kc_relerr = abs(kc(cabs + dco2mg - dco20 + qsum(cabs_abserr, dco2_abserr))
               / kc(cabs + dco2mg - dco20) - 1.0)
deltac_relerr = qsum(dco2_relerr, p0p_relerr, kc_relerr)

```

Die Maßnahmen zur Vermeidung der Division durch Null bei der Berechnung der relativen Fehler habe ich hier nicht aufgeführt.

G.3.3 Transpiration E

Wir berechnen vorab die einströmende und ausströmende Wasserdampfkonzentration in der Küvette. Die Eingangskonzentration w_e hängt vom Taupunkt ab, die Ausgangskonzentration w_o hängt von w_e und dem zusätzlichen Wasser $deltaw$ ab.

```

we = svp(tdpmg + t0) / 100. / pres
wo = we + deltaw
svp_relerr = abs(svp(tdpmg + t0 + tdp_abserr) / svp(tdpmg + t0) - 1.0)
we_relerr = qsum(svp_relerr, p0p_relerr)
wo_relerr = qsum(we_relerr, deltaw_relerr)

```

Letzteres ist nicht ganz richtig, da $deltaw$ nicht unabhängig von w_e ist (beide enthalten den Taupunkt $tdpmg$ und reagieren in die gleiche Richtung).

An dieser Stelle ist es möglich, mit der Meßgröße $relh$ den Taupunkt tdp auf Plausibilität zu überprüfen. Das ist sinnvoll, denn es könnte z. B. die Befeuchtungsflasche versehentlich leer sein, so daß der wahre Taupunkt des einströmenden Gases niedriger liegen könnte. Das Berechnungsprogramm leitet dazu w_o aus $relh$ ab, korrigiert den Wasseraustausch $deltaw$ mit w_o statt w_e und berechnet w_e auf dieser Basis. Da die Korrektur mit w_o nicht gut ist, wird ein besserer Korrekturfaktor auf Basis des erhaltenen w_e bestimmt und w_e erneut berechnet. Nach wenigen Iterationen ist der Wert w_e stabil und wird verglichen. Bei Abweichungen wird eine Warnung ausgegeben.

Die Transpiration E [mols⁻¹] ist der Wasseraustausch multipliziert mit dem Fluß feuchter – nicht trockener – Luft. Der Fluß trockener Luft ist u , bei der angefeuchteten Luft fließt mehr:

```

e = deltaw * u / (1.0 - wo)
e_relerr = deltaw_relerr + u_relerr + wo_relerr * wo / (1.0 - wo)

```

Dieser relative Fehler wurde über die partiellen Ableitungen berechnet. Er wird aber durch den Zusammenhang von $deltaw$ und w_o überschätzt.

An dieser Stelle versuche ich, die Blatterperatur $tleaf$ auf Plausibilität zu überprüfen. Dazu muß die Strahlungsbilanz des Blattes aufgestellt werden. (Dabei wird ein Gleichgewicht des Blattes mit der Küvette angenommen – nicht mit der äußeren Umgebung.) Die Transpiration stellt über den Abtransport latenter Wärme eine gut bekannte Komponente der Energiebilanz dar. Trotz verschiedener Messungen der anderen Energiebilanzanteile an nichttranspirierenden Gegenständen (z. B. schwarzes Papier in Blattform) konnte ich die Energiebilanz nicht genau genug beschreiben, um eine brauchbare $tleaf$ -Vorhersage zu bekommen.¹⁾

¹⁾ Erstaunlicherweise ist dies bei manchen Gaswechselmeßgeräten der Firma ADC die einzige Möglichkeit, die – ja doch recht wichtige – Blatterperatur zu bestimmen. Die dort in der Dokumentation angegebene Formel ist auf die konstante Küvettenkonfiguration des Gerätes zugeschnitten, unterscheidet sich aber nicht allzusehr von meiner Berechnung.

G.3.4 Assimilation A

Vor dem CO₂-Differenzanalysator befindet sich eine auf 2°C geregelte Kältefalle, die möglichst viel Wasserdampf auskondensieren soll (bzw. einen konstanten Taupunkt des Meßgases garantieren soll), um die Querempfindlichkeit des Detektors zu minimieren. Dadurch ändert sich je nach Wassergehalt die Anzahl Mole im Gesamtgasstrom.

Zuerst wird die Restkonzentration von Wasserdampf `wice` nach diesem Meßgaskühler bestimmt, um dann die Assimilationsrate aus CO₂-Austausch `deltac` und der Flußrate `u` (bezogen auf trockene Luft) mit ihrer Eingangsfeuchte `we` berechnen zu können:

```
wice = svp(2.0 + t0) / 100. / pres
a = deltac * u * (1.0 - we) / (1.0 - wice)
svp_relerr = abs(svp(2.1 + t0) / svp(2.0 + t0) - 1.0)
wice_relerr = qsum(svp_relerr, p0p_relerr)
a_relerr = deltac_relerr + u_relerr + we_relerr * we / (1.0 - we)
          + wice_relerr * wice / (1.0 - wice)
```

G.4 Leitfähigkeiten und C_i

G.4.1 Leitfähigkeit

Die Leitfähigkeit für Wasserdampf `gw` wird unter der Annahme berechnet, daß die Interzellularen zu 100% mit Wasserdampf bei der herrschenden Blattemperatur gesättigt sind. Diese interzelluläre Wasserdampfkonzentration `wi` wird berechnet. Die Leitfähigkeit ist dann der Quotient aus Transpirationsrate `e` (umgerechnet auf feuchte Luft mit einem mittleren Wasserdampfgehalt) und Konzentrationsgradient `wi - wo`. Damit kann auch die Leitfähigkeit für CO₂ sofort bestimmt werden.

```
wi = svp(tleaf + t0) / 100.0 / pres
wmean = (wi + wo) / 2.0
gw = e * (1.0 - wmean) / (wi - wo)
gc = gw / 1.56
```

(Die Fehlerrechnung läuft analog zu oben weiter, wird aber wegen den beteiligten Ableitungen etwas länglich. Darum lasse ich sie weg und verweise auf den Quellcode des Programmes.)

Ich möchte an dieser Stelle darauf hinweisen, daß der Grenzschichtwiderstand r_{bl} als unbedeutend angesehen wird. Der Grund ist die hohe Windgeschwindigkeit in der Küvette, die durch den Radiallüfter erzeugt wird, der in unseren Experimenten immer mit voller Kraft (FAN 9) lief. Mit $r_{bl} = 0$ wird die Blattleitfähigkeit `gw` identisch mit der Stomataleitfähigkeit g_{st} .

(Der Faktor 1.56 zwischen `gw` und `gc` geht aus Unterlagen und Berechnungsbeispielen der Herstellerfirma Walz hervor (Schriftwechsel mit Herrn Popp) und hat sich in unserer Auswertung erhalten. In der Literatur wird dagegen meist 1.6 verwendet. Der Unterschied für `gc` und `ci` macht etwa 3% aus.)

G.4.2 Interzellulare CO₂-Konzentration

Als letzte abgeleitete Größe bleibt c_i zu bestimmen. Dazu wird die ausströmende CO₂-Konzentration c_o gebraucht. Bei der Berechnung von c_i wird der entgegen gerichtete Transpirationsstrom e berücksichtigt, der die Assimilation hemmt, also kleiner macht, als man aufgrund g_c erwarten würde (vgl. Kap. 2).

$$\begin{aligned}c_o &= c_{abs} * 1e-6 + \text{deltac} \\c_i &= ((g_c - e/2.) * c_o - a) / (g_c + e/2.)\end{aligned}$$

Auch hier verweise ich für die Details der Fehlerrechnung auf den Quellcode.

G.5 Praktische Durchführung der Auswertung

Die praktische Durchführung ist folgendermaßen organisiert: die Steady-State-Daten des Protokolls werden in die Datei `allsets.dat` eingetragen. Dort finden sich alle Datensätze einer Meßkampagne. Die Datei hat ein festes Format und kann Kommentare und Warnungen enthalten. Warnungen werden bei den Auswertungsberechnungen ausgegeben, um z. B. auf vermutete Probleme aufmerksam zu machen. Weiterhin enthält die Datei Zusatzdaten zu den Meßreihen, nämlich Blattfläche, Frisch- und Trockengewicht, PAR-Absorption gemessen über dem Quantum Sensor sowie teilweise Blattkohlenstoff- und Stickstoffanteil aus einer C/N-Analytik.

Das Programm `all2in` extrahiert aus `allsets.dat` alle – oder, falls als Argumente angegeben, einzelne Meßreihen – und schreibt die zugehörigen Datensätze in Dateien mit der Endung `.in` (das soll bezeichnen, daß es sich um Input handelt). Die Datensätze werden um die Zusatzdaten ergänzt, damit die folgenden Programme auch blattflächen- oder gewichtsbezogene Werte bestimmen können.

Das Programm `in2ber` berechnet aus den angegebenen `.in`-Dateien die Flüsse A und E , Leitfähigkeiten g_w und g_c sowie die interzellulare CO₂-Konzentration C_i . Mittels Fehlerrechnung werden die Unsicherheiten dieser Größen bestimmt. Die resultierende `.ber`-Datei enthält die in dieser Arbeit verwendeten Ergebnisse. Beispiele für die genannten Dateien zeigt Abbildung G.1.

Es schließen sich weitere Programme bzw. Shell-Skripte an, die unter anderem den Versuch einer Korrektur des Tagesganges machen (`ber2kor`) und die erhaltenen Daten nach C_i sortieren (`kor2sor`). Von diesen Möglichkeiten wird hier aber kein Gebrauch gemacht.

Literaturverzeichnis

- Allan, A. C., M. D. Fricker, J. L. Ward, M. H. Beale und A. J. Trewavas, 1994. Two transduction pathways mediate rapid effects of abscisic acid in *Commelina* guard cells. *Plant Cell*, **6**, 1319–1328.
- Anderson, B. E., J. M. Ward und J. I. Schroeder, 1994. Evidence for an extracellular reception site for abscisic acid in *Commelina* guard cells. *Plant Physiology*, **104**, 1177–1183.
- Aphalo, P. J. und P. G. Jarvis, 1991. Do stomata respond to relative humidity? *Plant, Cell and Environment*, **14**, 127–132.
- Appleby, R. F. und W. J. Davies, 1983. A possible evaporation site in the guard cell wall and the influence of leaf structure on the humidity response by stomata of woody plants. *Oecologia*, **56**, 30–40.
- Assmann, S. M., 1999. The cellular basis of guard cell sensing of rising CO₂. *Plant, Cell and Environment*, **22**, 629–637.
- Assmann, S. M. und D. A. Grantz, 1990. Stomatal response to humidity in sugarcane and soybean: effect of vapour pressure difference on the kinetics of the blue light response. *Plant, Cell and Environment*, **13**, 163–169.
- Baldocchi, D., 1994. An analytical solution for coupled leaf photosynthesis and stomatal conductance models. *Tree Physiology*, **14**, 1069–1079.
- Baldocchi, D. D., R. J. Luxmoore und J. L. Hatfield, 1991. Discerning the forest from the trees: an essay on scaling canopy stomatal conductance. *Agricultural and Forest Meteorology*, **54**, 197–226.
- Ball, J. T., 1987. Calculations related to gas exchange. In E. Zeiger, G. D. Farquhar und I. R. Cowan (Hg.), *Stomatal Function*, Kap. 20, S. 445–476. Stanford University Press, Stanford, California.
- Ball, J. T., 1988. *An analysis of stomatal conductance*. Dissertation, Stanford University, Stanford, California.
- Ball, J. T. und J. A. Berry, 1982. The C_i/C_s ratio: A basis for predicting stomatal control of photosynthesis. *Carnegie Institute Washington Yearbook*, **81**, 88–92.
- Ball, J. T., I. E. Woodrow und J. A. Berry, 1987. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. In J. Biggins (Hg.), *Progress in Photosynthesis Research Vol. IV*, S. 221–224. Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht.

- Beerling, D. J., J. Heath, F. I. Woodward und T. A. Mansfield, 1996. Drought-CO₂ interactions in trees: observations and mechanisms. *New Phytologist*, **134**, 235–242.
- Beyschlag, W., H. Pfanz und R. J. Ryel, 1992. Stomatal patchiness in Mediterranean evergreen sclerophylls: phenomenology and consequences for the interpretation of the midday depression in photosynthesis and transpiration. *Planta*, **187**, 546–553.
- Blatt, M. R., 1993. Hormonal control of ion channel gating. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **44**, 543–567.
- Blatt, M. R., 1999. Reassessing roles for Ca²⁺ in guard cell signalling. *Journal of Experimental Botany*, **50**, 989–999.
- Bloom, A. J., H. A. Mooney, O. Björkman und J. Berry, 1980. Materials and methods for carbon dioxide and water exchange analysis. *Plant, Cell and Environment*, **3**, 371–376.
- Boyer, J. S., S. C. Wong und G. D. Farquhar, 1997. CO₂ and water vapor exchange across leaf cuticle (epidermis) at various water potentials. *Plant Physiology*, **114**, 185–191.
- Brearley, J., M. A. Venis und M. R. Blatt, 1997. The effect of elevated CO₂ concentrations on K⁺ and anion channels of *Vicia faba* L. guard cells. *Planta*, **203**, 145–154.
- Bronstein, I. N. und K. A. Semendjajew, 1987. *Taschenbuch der Mathematik*. Harri Deutsch, Thun und Frankfurt/Main, 23. Aufl.
- Buckley, T. N., G. D. Farquhar und K. A. Mott, 1997. Qualitative effects of patchy stomatal conductance distribution features on gas-exchange calculations. *Plant, Cell and Environment*, **20**, 867–880.
- Bunce, J. A. und L. H. Ziska, 1996. Responses of respiration to increases in carbon dioxide concentration and temperature in three soybean cultivars. *Annals of Botany*, **77**, 507–514.
- Caldwell, M. M., T. E. Dawson und J. H. Richards, 1998. Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots of plants. *Oecologia*, **113**, 151–161.
- Canny, M. J., 1995. Apoplastic water and solute movement: New rules for an old space. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **46**, 215–236.
- Cooke, J. R., J. G. DeBaerdemaeker, R. H. Rand und H. A. Mang, 1976. A finite element shell analysis of guard cell deformation. *Transactions of the American Society of Agricultural Engineers*, **19**, 1107–1121.
- Cosgrove, D. J. und R. Hedrich, 1991. Stretch-activated chloride, potassium, and calcium channels coexisting in plasma membranes of guard cells of *Vicia faba* L. *Planta*, **186**, 143–153.
- Cowan, I. R., 1977. Stomatal behaviour and environment. *Advances in Botanical Research*, **4**, 117–228.
- Cowan, I. R., 1995. As to the mode of action of the guard cells in dry air. In E.-D. Schulze und M. M. Caldwell (Hg.), *Ecophysiology of Photosynthesis*, Kap. 10, S. 205–229. Springer, Berlin.

- Cramer, W. P. und R. Leemans, 1996. Updated version of the IIASA database for mean monthly values of temperature, precipitation and cloudiness on a global terrestrial grid, Leemans und Cramer (1991).
- Crocker, J. L., W. T. Witte und R. M. Augé, 1998. Stomatal sensitivity of six temperate, deciduous tree species to non-hydraulic root-to-shoot signalling of partial soil drying. *Journal of Experimental Botany*, **49**, 761–774.
- Daeter, W. und W. Hartung, 1995. Stress-dependent redistribution of abscisic acid (ABA) in *Hordeum vulgare* L. leaves: the role of epidermal ABA metabolism, tonoplastic transport and the cuticle. *Plant, Cell and Environment*, **18**, 1367–1376.
- Dewar, R. C., 1995. Interpretation of an empirical model for stomatal conductance in terms of guard cell function. *Plant, Cell and Environment*, **18**, 365–372.
- Dolman, A. J., J. H. C. Gash, J. Roberts und W. J. Shuttleworth, 1991. Stomatal and surface conductance of tropical rainforest. *Agricultural and Forest Meteorology*, **54**, 303–318.
- Doussan, C., L. Pagès und G. Vercambre, 1998. Modelling of the hydraulic architecture of root systems: An integrated approach to water absorption—model description. *Annals of Botany*, **81**, 213–223.
- Egorov, V. P. und L. T. Karpushkin, 1988. Determination of air humidity over evaporating surface inside a leaf by a compensation method. *Photosynthetica*, **22**, 394–404.
- Esser, G., J. Hoffstadt, F. Mack und U. Wittenberg, 1994a. High resolution biosphere model. documentation, model version 3.00.00. *Mitteilungen aus dem Institut für Pflanzenökologie der Justus-Liebig-Universität Gießen*, **Heft 2**, 68 S.
- Esser, G., J. Hoffstadt, F. Mack und U. Wittenberg, 1994b. Szenarienrechnungen: Landnutzungs- und Rodungsszenarien. Abschlußbericht für die Periode 1990–1993 für den Bundesminister für Forschung und Technologie. *Mitteilungen aus dem Institut für Pflanzenökologie der Justus-Liebig-Universität Gießen*, **Heft 1**, ?? S.
- Evans, J. R. und S. von Caemmerer, 1996. Carbon dioxide diffusion inside leaves. *Plant Physiology*, **110**, 339–346.
- Farquhar, G. D. und S. von Caemmerer, 1982. Modelling of photosynthetic response to environmental conditions. In O. L. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond und H. Ziegler (Hg.), *Water Relations and Carbon Assimilation*, Bd. 12b von *Physiological Plant Ecology II*, Kap. 16, S. 549–587. Springer, Berlin.
- Farquhar, G. D., S. von Caemmerer und J. A. Berry, 1980. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, **149**, 78–90.
- Ferreira, H. G. und M. W. Marshall, 1985. *The biophysical basis of excitability*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Franks, P. J., I. R. Cowan und G. D. Farquhar, 1997. The apparent feedforward response of stomata to air vapour pressure deficit: information revealed by different experimental procedures with two rainforest trees. *Plant, Cell and Environment*, **20**, 142–145.

- Franks, P. J., I. R. Cowan und G. D. Farquhar, 1998. A study of stomatal mechanics using the cell pressure probe. *Plant, Cell and Environment*, **21**, 94–100.
- Franks, P. J., I. R. Cowan, S. D. Tyerman, A. L. Cleary, J. Lloyd und G. D. Farquhar, 1995. Guard cell pressure/aperture characteristics measured with the pressure probe. *Plant, Cell and Environment*, **18**, 795–800.
- Freudenberger, H., 1940. Die Reaktion der Schließzellen auf Kohlensäure und Sauerstoffentzug. *Protoplasma*, **35**, 15–54.
- Fu, W. und T. D. Wang, 1994. A mechanic model of stomatal responses to environmental factors. *Acta Phytobiologica Sinica*, **20**, 277–284.
- Fukarek, F., H. Hübel, P. König, G. K. Müller, R. Schuster und M. Succow, 1995. *Urania-Pflanzenreich. Vegetation*. Urania-Verlag, Leipzig.
- Gaastra, P., 1959. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. *Mededelingen van de Landbouwhogeschool te Wageningen*, **59**, 1–68.
- Giraudat, J., F. Parcy, N. Bertauche, F. Gosti, J. Leung, P. C. Morris, M. Bouvier-Durand und N. Vartanian, 1994. Current advances in abscisic acid action and signalling. *Plant Molecular Biology*, **26**, 1557–1577.
- Givnish, T. J., 1986. Optimal stomatal conductance, allocation of energy between leaves and roots, and the marginal cost of transpiration. In T. J. Givnish (Hg.), *On the Economy of Plant Form and Function*, S. 171–213. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gorton, H. L., W. E. Williams, M. E. Binns, C. N. Cemmell, E. A. Leheny und A. C. Shepherd, 1989. Circadian stomatal rhythms in epidermal peels from *Vicia faba*. *Plant Physiology*, **90**, 1329–1334.
- Gradmann, D., M. R. Blatt und G. Thiel, 1993. Electrocoupling of ion transporters in plants. *Journal of Membrane Biology*, **136**, 327–332.
- Gradmann, D. und J. Hoffstadt, 1998. Electrocoupling of ion transporters in plants: Interaction with internal ion concentrations. *Journal of Membrane Biology*, **166**, 51–59.
- Grantz, D. A., 1990. Plant response to atmospheric humidity. *Plant, Cell and Environment*, **13**, 667–679.
- Grünhage, L. und H.-D. Haenel, 1997. PLATIN (PLant-ATmosphere Interaction) I: A model of plant-atmosphere interaction for estimating absorbed doses of gaseous air pollutants. *Environmental Pollution*, **98**, 37–50.
- Grüters, U., J. Hoffstadt, A. Fangmeier und H.-J. Jäger, 1998. Ein Photosynthese-Modell zeigt: Keine positive Akklimation von Weizen an erhöhtes CO₂. In *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie*, Bd. 28, S. 363–372.
- Hall, A. E. und M. R. Kaufmann, 1975. Stomatal response to environment with *Sesamum indicum* L. *Plant Physiology*, **55**, 455–459.

- Harley, P. C. und T. D. Sharkey, 1991. An improved model of C₃ photosynthesis at high CO₂: Reversed O₂ sensitivity explained by lack of glycerate reentry into the chloroplast. *Photosynthesis Research*, **27**, 169–178.
- Hartung, W., W. M. Kaiser und C. Burschka, 1983. Release of abscisic acid from leaf epidermal strips under osmotic stress. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*, **112**, 131–138.
- Hartung, W., S. Wilkinson und W. J. Davies, 1998. Factors that regulate abscisic acid concentrations at the primary site of action at the guard cell. *Journal of Experimental Botany*, **49 SI**, 361–367.
- Heath, O. V. S. und J. Russell, 1954. Studies in stomatal behaviour, VI. An investigation of the light response of wheat stomata with the attempted elimination of control by the mesophyll. Part 2: Interactions with external carbon dioxide and general discussion. *Journal of Experimental Botany*, **5**, 269–292.
- Heckenberger, U., U. Schurr und E.-D. Schulze, 1996. Stomatal response to abscisic acid fed into the xylem of intact *Helianthus annuus* L. plants. *Journal of Experimental Botany*, **47**, 1405–1412.
- Heimann, M., C. Weber, J. C. Duinker, A. Körtzinger, L. Mintrop, N. Buchmann, E.-D. Schulze, M. Hein, A. Bondeau, W. Cramer, M. Lindner und G. Esser, 1997. Natürliche Senken und Quellen des atmosphärischen Kohlendioxids: Stand des Wissens und Optionen des Handelns. Expertise für das Bundesministerium für Bildung und Forschung.
- Hille, B., 1992. *Ionic Channels of Excitable Membranes*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts, 2. Aufl.
- Hoffstadt, J. und G. Esser, 1997. A modular structure for models of time-evolving systems. *Mitteilungen aus dem Institut für Pflanzenökologie der Justus-Liebig-Universität Gießen*, **Heft 3**, 35 S.
- Hulme, M., 1995. A historical monthly precipitation dataset for global land areas from 1900 to 1994, gridded at 2.5×3.75 resolution. Constructed at the Climate Research Unit, University of East Anglia, Norwich, UK.
- Jackson, G. E. und J. Grace, 1996. Field measurements of xylem cavitation: are acoustic emissions useful? *Journal of Experimental Botany*, **47**, 1643–1650.
- Jahn, T., F. Johansson, H. Lüthen, D. Volkmann und C. Larsson, 1996. Reinvestigation of auxin and fusicoccin stimulation of the plasma-membrane H⁺-ATPase activity. *Planta*, **199**, 359–365.
- Jarvis, A. J., P. C. Young, C. J. Taylor und W. J. Davies, 1999. An analysis of the dynamic responses of stomatal conductance to a reduction in humidity over leaves of *Cedrella odorata*. *Plant, Cell and Environment*, **22**, 913–924.
- Jarvis, P. G., 1976. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philosophical Transactions of the Royal Society in London Series B*, **273**, 593–610.

- Johnson, I. R., J. J. Melkonian, J. H. M. Thornley und S. J. Riha, 1991. A model of water flow through plants incorporating shoot/root 'message' control of stomatal conductance. *Plant, Cell and Environment*, **14**, 531–544.
- Jones, H. G., 1999. Use of thermography for quantitative studies of spatial and temporal variation of stomatal conductance over leaf surfaces. *Plant, Cell and Environment*, **22**, 1043–1055.
- Jones, H. G. und R. A. Sutherland, 1991. Stomatal control of xylem embolism. *Plant, Cell and Environment*, **14**, 607–612.
- Jones, P. D., S. C. Raper, B. S. G. Cherry, C. M. Goodness, T. M. L. Wigley, B. Santer, P. M. Kelly, R. S. Bradley und H. F. Diaz, 1986. A global grid point surface air temperature data set: 1851-1984. Techn. Ber. NDP-020, Carbon dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, Oak Ridge, Tennessee.
- Kattge, J., U. Grüters, J. Hoffstadt, A. Fangmeier und H.-J. Jäger, 1997. Reaktion des Wasserhaushaltes von Wildkräutern auf erhöhte CO₂-Konzentrationen der Atmosphäre. In *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie*, Bd. 27, S. 273–282.
- Kearns, E. V. und S. M. Assmann, 1993. The guard cell-environment connection. *Plant Physiology*, **102**, 711–715.
- Kerstiens, G., R. Federholzner und K. J. Lenzian, 1992. Dry deposition and cuticular uptake of pollutant gases. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **42**, 239–253.
- Kirschbaum, M. U. F., L. J. Gross und R. W. Pearcy, 1988. Observed and modelled stomatal responses to dynamic light environments in the shade plant *Alocasia macrorrhiza*. *Plant, Cell and Environment*, **11**, 111–121.
- Klein, M., G. Cheng, M. Chung und G. Tallman, 1996. Effects of turgor potentials of epidermal cells neighbouring guard cells on stomatal opening in detached leaf epidermis and intact leaflets of *Vicia faba* L. (faba bean). *Plant, Cell and Environment*, **19**, 1399–1407.
- Körner, C., 1994. Scaling from species to vegetation: The usefulness of functional groups. In E.-D. Schulze und H. A. Mooney (Hg.), *Biodiversity and Ecosystem Function*, S. 117–140. Springer, Berlin.
- Körner, C., 1995. Leaf diffusive conductances in the major vegetation types of the globe. In E.-D. Schulze und M. M. Caldwell (Hg.), *Ecophysiology of Photosynthesis*, Kap. 22, S. 463–490. Springer, Berlin.
- Kramer, P. J. und J. S. Boyer, 1995. *Water relations of plants and soils*. Academic Press, San Diego.
- Landolt-Börnstein, 1971. *Zahlenwerte und Funktionen aus Physik, Chemie, Astronomie, Geophysik und Technik*. Springer, Berlin, 6. Aufl.
- Leemans, R. und W. P. Cramer, 1991. The IIASA database for mean monthly values of temperature, precipitation and cloudiness on a global terrestrial grid. Techn. Ber. RR-91-18, International Institute for Applied System Analysis, Laxenburg, Austria.

- Leuning, R., 1983. Transport of gases into leaves. *Plant, Cell and Environment*, **6**, 181–194.
- Leuning, R., F. M. Kelliher, D. G. G. de Pury und E.-D. Schulze, 1995. Leaf nitrogen, photosynthesis, conductance and transpiration: scaling from leaves to canopies. *Plant, Cell and Environment*, **18**, 1183–1200.
- Liang, J., J. Zhang und M. H. Wong, 1996. Stomatal conductance in relation to xylem sap abscisic acid concentrations in two tropical trees, *Acacia confusa* and *Litsea glutinosa*. *Plant, Cell and Environment*, **19**, 93–100.
- Lieth, H., 1975. Modeling the primary productivity of the world. In H. Lieth und R. H. Whittaker (Hg.), *Primary productivity of the biosphere*, Bd. 14 von *Ecological studies*, Kap. 12, S. 237–263. Springer, New York.
- Lloyd, J., 1991. Modelling stomatal responses to environment in *Macademia integrifolia*. *Australian Journal of Plant Physiology*, **18**, 649–660.
- Lösch, R. und J. Tenhunen, 1981. Stomatal responses to humidity – phenomenon and mechanism. In P. G. Jarvis und T. A. Mansfield (Hg.), *Stomatal physiology*, S. 137–161. Cambridge University Press, Cambridge.
- Mack, F., J. Hoffstadt, G. Esser und J. G. Goldammer, 1996. Modeling the influence of vegetation fires on the global carbon cycle. In J. S. Levine (Hg.), *Biomass Burning and Global Change*, Bd. I., Kap. 15, S. 149–159. MIT Press, Cambridge, Massachusetts.
- MacRobbie, E. A. C., 1987. Ionic relations of guard cells. In E. Zeiger, G. D. Farquhar und I. R. Cowan (Hg.), *Stomatal Function*, Kap. 6, S. 125–162. Stanford University Press, Stanford, California.
- Maier-Maercker, U., 1983. The role of peristomatal transpiration in the mechanism of stomatal movement. *Plant, Cell and Environment*, **6**, 369–380.
- Mansfield, T. A., A. M. Hetherington und C. J. Atkinson, 1990. Some current aspects of stomatal physiology. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **41**, 55–75.
- Marrè, E., 1979. Fusicoccin: a tool in plant physiology. *Annual Review of Plant Physiology*, **30**, 273–288.
- Meidner, H. und C. M. Willmer, 1993. Circadian rhythm of stomatal movements in epidermal strips. *Journal of Experimental Botany*, **44**, 1649–1652.
- Molz, F. J., 1976. Water transport through plant tissue: the apoplasm and symplasm pathways. *Journal of Theoretical Biology*, **59**, 277–292.
- Monteith, J. L., 1990. Porometry and baseline analysis: the case for compatibility. *Agricultural and Forest Meteorology*, **49**, 155–167.
- Monteith, J. L., 1995. A reinterpretation of stomatal responses to humidity. *Plant, Cell and Environment*, **18**, 357–364.
- Monteith, J. L. und M. H. Unsworth, 1990. *Principles of Environmental Physics*. Edward Arnold, London, 2. Aufl.

- Morison, J. I. L., 1987. Intercellular CO₂ concentration and stomatal response to CO₂. In E. Zeiger, G. D. Farquhar und I. R. Cowan (Hg.), *Stomatal Function*, Kap. 10, S. 229–251. Stanford University Press, Stanford, California.
- Mott, K. A., 1988. Do stomata respond to CO₂ concentrations other than intercellular? *Plant Physiology*, **86**, 200–203.
- Mott, K. A. und D. F. Parkhurst, 1991. Stomatal responses to humidity in air and helox. *Plant, Cell and Environment*, **14**, 509–515.
- Mott, K. A., J. S. Shope und T. H. Buckley, 1999. Effects of humidity on light-induced stomatal opening: evidence for hydraulic coupling among stomata. *Journal of Experimental Botany*, **50**, 1702–1213.
- Nobel, P. S., 1991. *Physicochemical and Environmental Plant Physiology*. Academic Press, San Diego.
- Olson, J. S., 1992. World ecosystems (WE1.4). Digital Raster Data on a 10-minute Geographic 1080×2160 grid. In: Global Ecosystems Database, Version 1.0: Disk A, three independent single-attribute spatial layers on CD-ROM, 5MB. National Geophysical Data Center, Boulder, Colorado.
- Pammenter, N. W., F. Loreto und T. D. Sharkey, 1993. End product feedback effects on photosynthetic electron transport. *Photosynthesis Research*, **35**, 5–14.
- Peñuelas, J., I. Filella, J. Llusia, D. Siscart und J. Piñol, 1998. Comparative field study of spring and summer leaf gas exchange and photobiology of the Mediterranean trees *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*. *Journal of Experimental Botany*, **49**, 229–238.
- Pepin, S. und N. J. Livingston, 1997. Rates of stomatal opening in conifer seedlings in relation to air temperature and daily carbon gain. *Plant, Cell and Environment*, **20**, 1462–1472.
- Press, W. H., S. A. Teukolsky, W. T. Vetterling und B. P. Flannery, 1992. *Numerical Recipes in C: the Art of Scientific Computing*. Cambridge University Press, Cambridge, 2. Aufl.
- Raschke, K., 1976. How stomata resolve the dilemma of opposing priorities. *Philosophical Transactions of the Royal Society Series B*, **273**, 551–560.
- Raschke, K., 1987. Action of abscisic acid on guard cells. In E. Zeiger, G. D. Farquhar und I. R. Cowan (Hg.), *Stomatal Function*, Kap. 11, S. 253–279. Stanford University Press, Stanford, California.
- Raupach, M. R. und J. J. Finnigan, 1988. 'single-layer models of evaporation from plant canopies are incorrect but useful, whereas multilayer models are correct but useless': Discuss. *Australian Journal of Plant Physiology*, **15**, 705–716.
- Richards, J. M., 1971. Simple expression for the saturation vapour pressure of water in the range -50 degrees to 140 degrees. *British Journal of Applied Physics*, **4**, L15–L18.
- Sack, F. D., 1987. The development and structure of stomata. In E. Zeiger, G. D. Farquhar und I. R. Cowan (Hg.), *Stomatal Function*, Kap. 3, S. 59–89. Stanford University Press, Stanford, California.

- Saliendra, N. Z., J. S. Sperry und J. P. Comstock, 1995. Influence of leaf water status on stomatal response to humidity, hydraulic conductance, and soil drought in *Betula occidentalis*. *Planta*, **196**, 357–366.
- Scarsh, G. W., 1932. Mechanism of the action of light and other factors on stomatal movement. *Plant Physiology*, **7**, 481–504.
- Schulze, E.-D., 1986. Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. *Annual Review of Plant Physiology*, **37**, 247–274.
- Schulze, E.-D., O. L. Lange und M. E. *et al.*, 1974. The role of air humidity and leaf temperature in controlling stomatal resistance of *prunus armeniaca* L. under desert conditions. I. a simulation of the daily course of stomatal resistance. *Oecologia*, **17**, 159–170.
- Sellin, A., 1996. Base water potential of *Picea abies* as a characteristic of the soil water status. *Plant and Soil*, **184**, 273–280.
- Sharpe, P. J. H. und H. Wu, 1978. Stomatal mechanics, I. volume changes during opening. *Plant, Cell and Environment*, **1**, 259–268.
- Sharpe, P. J. H., H. Wu und R. D. Spence, 1987. Stomatal mechanics. In E. Zeiger, G. D. Farquhar und I. R. Cowan (Hg.), *Stomatal Function*, Kap. 4, S. 91–114. Stanford University Press, Stanford, California.
- Slatyer, R. O., 1967. *Plant-Water Relationships*. Academic Press, London.
- Stewart, D. W. und M. Dwyer, 1983. Stomatal response to plant water deficits. *Journal of Theoretical Biology*, **104**, 655–666.
- Stewart, J. B., 1988. Modelling surface conductance of pine forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, **43**, 19–35.
- Talbott, L. D. und E. Zeiger, 1998. The role of sucrose in guard cell osmoregulation. *Journal of Experimental Botany*, **49** SI, 329–337.
- Tardieu, F., T. Lafarge und T. Simonneau, 1996. Stomatal control by fed or endogenous xylem ABA in sunflower: interpretation of correlations between leaf water potential and stomatal conductance in anisohydric species. *Plant, Cell and Environment*, **19**, 75–84.
- Tenhunen, J. D., W. Beyschlag, O. L. Lange und P. C. Harley, 1987. Changes during summer drought in leaf CO₂ uptake rates of macchia shrubs growing in Portugal: limitations due to photosynthetic capacity, carboxylation efficiency, and stomatal conductance. In J. D. Tenhunen, F. M. Catarino, O. L. Lange und W. C. Oechel (Hg.), *Plant Response to Stress: Functional Analysis in Mediterranean Ecosystems*, S. 305–327. Springer, Berlin.
- Thomas, D. S., D. Eamus und D. Bell, 1999a. Optimization theory of stomatal behaviour, I. a critical evaluation of five methods of calculation. *Journal of Experimental Botany*, **50**, 385–392.
- Thomas, D. S., D. Eamus und D. Bell, 1999b. Optimization theory of stomatal behaviour, II. stomatal responses of several tree species of north Australia to changes in light, soil and atmospheric water content and temperature. *Journal of Experimental Botany*, **50**, 393–400.

- Thornley, J. H. M., 1996. Modelling water in crops and plant ecosystems. *Annals of Botany*, **77**, 261–275.
- Thornley, J. H. M. und I. R. Johnson (Hg.), 1990. *Plant and Crop Modelling*. Clarendon Press, Oxford.
- Trejo, C. L., A. L. Clephan und W. J. Davies, 1995. How do stomata read abscisic acid signals? *Plant Physiology*, **109**, 803–811.
- Turner, N. C., 1986. Crop water deficits: A decade of progress. *Advances in Agronomy*, **39**, 1–51.
- Tyree, M. T. und P. Yianoulis, 1980. The site of water evaporation from sub-stomatal cavities, liquid path resistances and hydroactive stomatal closure. *Annals of Botany*, **46**, 175–193.
- Vasiliev, A. A., 1995. Optimization model of stomatal regulation in C₃ plants: 1. description of the model. *Russian Journal of Plant Physiology*, **42**, 44–51.
- von Willert, D. J., R. Matyssek und W. Heppich, 1995. *Experimentelle Pflanzenökologie: Grundlagen und Anwendungen*. Thieme, Stuttgart.
- Walter, H. und H. Lieth, 1967. *Klimadiagramm-Weltatlas*. Jena.
- Wang, X. C. und W. S. Jia, 1995. Stress-induced stomatal closure in relation to compartmentation and redistribution of ABA in intact leaves of *Vicia faba* L. *Acta Phytophysiologica Sinica*, **21**, 324–327.
- Warnant, P., L. François, D. Strivay und J. C. Gérard, 1994. CARAIB: a global model of terrestrial biological productivity. *Global Biogeochemical Cycles*, **8**, 255–270.
- Weatherley, P. E., 1976. Water movement through plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society in London Series B*, **273**, 435–444.
- Weyers, J. D. B. und T. Lawson, 1997. Heterogeneity in stomatal characteristics. *Advances in Botanical Research*, **26**, 317–352.
- Weyers, J. D. B. und H. Meidner, 1990. *Methods in Stomatal Research*. Longman Scientific & Technical, Harlow, Essex, England.
- Wheeler, R. M., C. L. Mackowiak, N. C. Yorio und J. C. Sager, 1999. Effects of CO₂ on stomatal conductance: Do stomata open at very high CO₂ concentrations? *Annals of Botany*, **83**, 243–251.
- Wilkinson, S. und W. J. Davies, 1997. Xylem sap pH increase: A drought signal received at the apoplastic face of the guard cell that involves the suppression of saturable abscisic acid uptake by the epidermal symplast. *Plant Physiology*, **113**, 559–573.
- Willmer, C. und M. Fricker, 1996. *Stomata*. Chapman & Hall, London, 2. Aufl.
- Wissel, C., 1989. *Theoretische Ökologie: Eine Einführung*. Springer, Berlin.
- Wittenberg, U., 1998. *Untersuchung des globalen Kohlenstoffkreislaufs mit Hilfe der stabilen Isotope ¹²C und ¹³C*. Dissertation, Justus-Liebig-Universität, Gießen.

- Woodward, F. I. und T. M. Smith, 1994. Global photosynthesis and stomatal conductance: Modelling the controls by soil and climate. *Advances in Botanical Research*, **20**, 1–41.
- Wu, H. und P. J. H. Sharpe, 1979. Stomatal mechanics, II. Material properties of guard cell walls. *Plant, Cell and Environment*, **2**, 235–244.
- Wu, H., P. J. H. Sharpe und R. D. Spence, 1985. Stomatal mechanics, III. Geometric interpretation of the mechanical advantage. *Plant, Cell and Environment*, **8**, 269–274.
- Yong, J. W. H., S. C. Wong und G. D. Farquhar, 1997. Stomatal responses to changes in vapour pressure difference between leaf and air. *Plant, Cell and Environment*, **20**, 1213–1216.
- Zeiger, E., 1983. The biology of stomatal guard cells. *Annual Review of Plant Physiology*, **34**, 441–475.
- Ziegler, H., 1987. The evolution of stomata. In E. Zeiger, G. D. Farquhar und I. R. Cowan (Hg.), *Stomatal Function*, Kap. 2, S. 29–57. Stanford University Press, Stanford, California.

Danksagung

Lange hat es gedauert, bis diese Arbeit zu einem Abschluß gekommen ist. Viele Menschen haben mich begleitet und darin bestärkt, die Sache auch zu Ende zu bringen. Doch mein Dank richtet sich zuerst an den, der den Anstoß gab und geduldig auf Ergebnisse gewartet hat: Herrn Professor Dr. Gerd Esser. Im Januar 1994 kam ich als frisch diplomierter und durch und durch theoretischer Physiker in Ihre Arbeitsgruppe. In den folgenden Jahren haben wir immer wieder die Gegensätze unserer beider Denkweisen erlebt und uns einander angenähert. Ich lernte die Pflanzen und die Experimente daran zu lieben. Das verdanke ich zu einem großen Teil Ihnen. Als ich im Herbst 1998 die Arbeitsgruppe verließ, haben Sie mich trotzdem bei den nunmehr kleinen Schritten bis zum Ziel begleitet. Danke für Ihr Vertrauen!

Und doch hätte ich meine Arbeit ohne die neu gewonnenen Freunde nicht zu Ende gebracht. Uwe Wittenberg war von Anfang an dabei, Jens Kattge kam später dazu und gab mir im vergangenen Winter den entscheidenden Schubs, noch einmal in Gießen den Faden aufzunehmen. Die vielen gemeinsam verbrachten Stunden bei den Gaswechsellmessungen und langen Diskussionen bei der Auswertung waren einfach gut. Weiqing Qu verdanke ich eine Übersetzung des Artikels von Fu und Wang (1994) aus dem Chinesischen, der für das Zusammensetzen meiner Ideen zu einem Modell eine zündende Wirkung hatte. Ich danke Euch dreien ganz besonders!

Mein Dank richtet sich auch an die Mitarbeiterinnen und Mitarbeiter im Institut für Pflanzenökologie, die auf die eine oder andere Weise zum Gelingen beigetragen haben, durch Diskussionen, mit (botanischem) Rat und Tat – oder einfach durch gute Laune.

Herr Professor Dr. Jürgen Kiefer hat sich bereit erklärt, die Betreuung von Seiten der Physik zu übernehmen: für sein offenes Ohr und Interesse am Fortschritt der Arbeiten sage ich vielen Dank.

Mein jetziger Arbeitgeber, die Firma J. Ebner Graphische Betriebe in Ulm, hat mir in den letzten zwei Jahren erleichtert, nebenher diese Arbeit fertigzustellen. Für das Verständnis und Entgegenkommen (und nicht zuletzt fürs Nachfragen, wann es endlich soweit ist) möchte ich mich besonders bei Roland Wallner und Reinhard Weitz bedanken.

Meine Frau Kathrin und meine Tochter Jana haben mir Kraft zum Weitermachen gegeben. Sie mußten viele Abende und Wochenenden ohne mich verbringen. Mein Dank und meine Liebe für Eure Unterstützung!

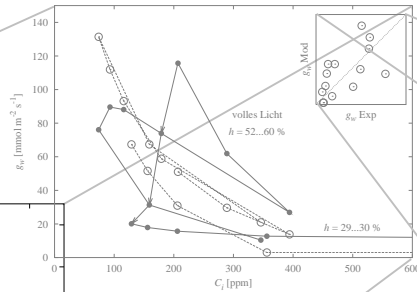
Hanno Hoffstadt, am 3. Oktober 2000

Diese Arbeit wurde finanziell unterstützt mit Mitteln der Kommission der Europäischen Gemeinschaft (Environment Programme V) und des Bundesministeriums für Forschung und Technologie (Klimaschwerpunkt Kohlenstoffkreisläufe und Schwerpunkt Regionale Klimavariabilität).

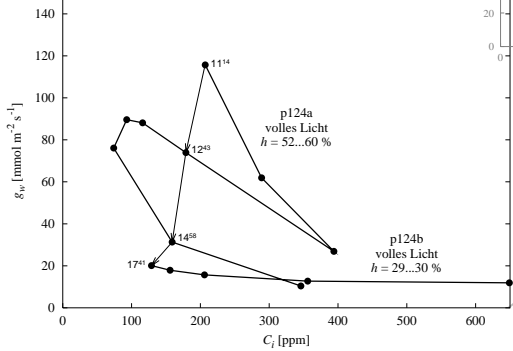
Ausklappbare Legende zu den Abbildungen im Ergebnisteil

1. Ergebnisse für ein wurzelnahe Bodenwasserpotential ψ_r von -1.25 MPa (das die Abweichung zwischen Modell und Daten minimiert)

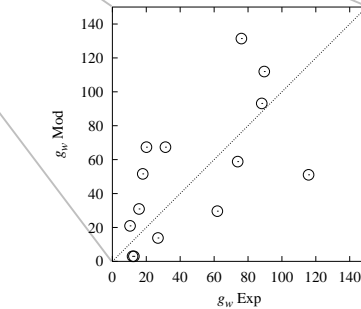
Rechts: das Diagramm zeigt die Leitfähigkeit g_w und die interzelluläre CO_2 -Konzentration C_i , beide abhängig von der Zeit. Gefüllte Kreise sind Meßwerte, offene Kreise Modellergebnisse. Die Pfeile markieren den fallenden Tagesgang der Leitfähigkeit bei wiederkehrenden Bedingungen.



Die kleine Grafik zeigt Leitfähigkeitswerte aus Experiment und Modell im Vergleich. Bei Übereinstimmung zwischen Messung und Modell würden die Punkte auf der Diagonalen liegen. Die g_w -Achsen beginnen bei 0 und haben den gleichen Wertebereich wie im großen Diagramm.



Links: die Meßreihe p124a beginnt oben um 11:14 Uhr bei $C_a \approx 360$ ppm. Es folgen höhere Konzentrationen (den Verbindungen zwischen den Punkten folgend). Um 12:43 Uhr wird wieder $C_a = 360$ ppm angeboten. Die Reihe p124b wurde bei trockener Luft mit hohen Konzentrationen begonnen und endet mit $C_a = 360$ ppm.



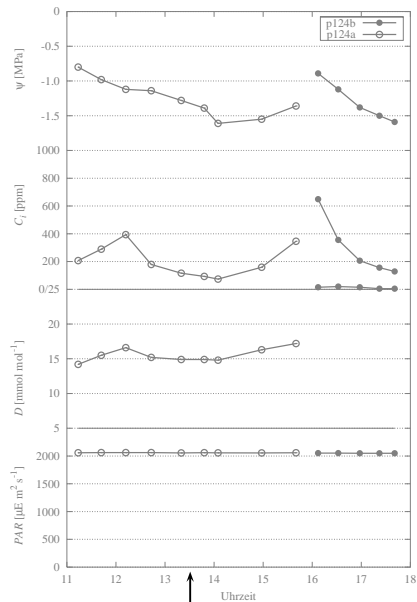
Der feste Wert $\psi_r = -1.25$ MPa für p124 minimiert die mittlere Abweichung des Modellergebnisses von den Meßdaten (Streuung um die Diagonale).

2. Ergebnisse für pro Meßwert berechnetes wurzelnahe Bodenwasserpotential ψ_r (als Versuch, den Tagesgang darauf zurückzuführen)

Für jeden Meßpunkt wird das wurzelnahe Bodenwasserpotential ψ_r berechnet, mit dem das Modellergebnis genau den Meßdaten entspricht. Je deutlicher die Leitfähigkeit unter wiederkehrenden Bedingungen abnimmt, desto stärker muß ψ_r abfallen.

Die korrespondierenden Werte für C_i zeigen den Meßablauf. Wenn die Zackenform sich in dem Verlauf von ψ_r direkt bzw. gespiegelt wiederfindet, deutet das auf eine zu starke bzw. zu schwache Reaktion des Modells auf C_i hin. (Reagiert das Modell zu stark, so liefert es bei hohem C_i zu wenig Leitfähigkeit. Ein positiveres ψ_r würde zum Ausgleichen berechnet.)

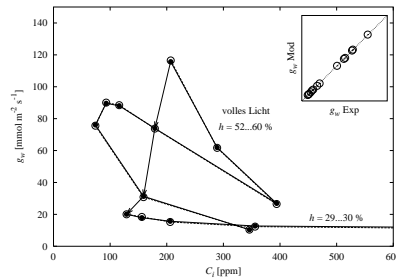
In den meisten Reihen ist die Eingangsfeuchte konstant geregelt. Das Dampfdruckdefizit für das Blatt hängt aber auch von der zusätzlichen Befeuchtung der Küvettenluft durch Transpiration ab. Hohes C_i bedeutet bei stark reagierenden Blättern wenig Transpiration, demzufolge steigt D . Diese Korrelation zwischen C_i und D erschwert die getrennte Parameterisierung der beiden Umweltreaktionen.



Besonderes: der Baum stand ab 13:30 Uhr im Schatten einer großen Kastanie. Etwas später hört der Abfall von ψ_r auf. Zufall?

Wird jeder Datenpunkt über ψ_r an die Messung angeglichen, erhält man einen vorwiegend fallenden Tagesverlauf, der links dargestellt ist.

Die Modellergebnisse sind jetzt mit den Meßdaten identisch, darum wird das folgende Diagramm überflüssig:



Die Reihe p124b hat so niedrige Leitfähigkeitswerte, daß das hohe Defizit D kaum noch durch den Transpirationsanteil schwankt.

Das Licht in der Küvette hat volle Intensität (ca. $2000 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$).