Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Band 23, 1994

Madeira - ein Programm zur Simulation des Wachstums (Biomasse und Architektur) von Holzgewächsen

Ralf List, Manfred Küppers und Florian Schröder

Synopsis
Constructing woody plants in computer simulations on the basis of fractal analysis does not include physiological growth processes and is, thus, limited in predicting natural development. In order to overcome this, measured biological information were used to simulate architectural as well as biomass increments of woody plants. These information include 1) measured annual carbon gain by leaves, 2) branching patterns and their frequencies, 3) biomass allocation among branches, stems, roots and leaves, and 4) absorption of light in a growing canopy. Several submodels successfully simulate three-dimensional space capture by different growth forms such as shrubs and trees and their biomass increment over several vegetation periods.
Considering aspects of apical dominance and effects of shading allow to predict architectures where canopies compete. In this approach it is not intended to produce brilliantly looking images of plants but rather to make the simulation applicable for predicting natural growth processes. Hence it is not the intention to show leaves on plants which will perturbe the visibility of patterns of axes and, thus, plant architecture. The kind of computer-aided analysis of plant forms presented here has not been applied before, based on such detailed information of measured data.

Simulation, Verzweigungsmuster, Kronenarchitektur, Wachstum, Biomasse, Konkurrenz, Holzgewächse, Prunus spinosa, Acer campestre.
Computer simulation, branching patterns, plant architecture, plant growth, biomass, plant competition, woody plants, Prunus spinosa, Acer campestre.

1. Einleitung

Untersucht man die Literatur hinsichtlich der Simulationen zum Wachstum von Holzgewächsen (z. B. BOSSEL 1986, PRUSINKIEWICZ & LINDENMAYER 1990) so zeigt sich, daß kaum einer der bisher veröffentlichten Ansätze eine ausreichende Differenzierung für die Darstellung der oberirdischen Konkurrenz vorweist. Mit *Madeira* wird die Absicht verfolgt, die oberirdische Architektur verschiedener Pflanzenarten mit dem Kohlenstoffgewinn und der artspezifischen Kohlenstoffverteilung im Wuchsraum in einer Simulation zu verknüpfen. Simulationssysteme ohne Berücksichtigung physiologischer Parameter zum Biomassezuwachs, ohne Anknüpfung morphologisch fundierter Verzweigungsmuster, die für den Aufbau der Kronenarchitekur verantwortlich sind, und ohne Berücksichtigung eines Selbstbeschattungsaspektes bieten keine Möglichkeit, die komplexe Wachstums- und Raumerfüllungsdynamik von Ästen und Kronenbereichen vorherzusagen. Diese Dynamik entscheidet aber über oberirdische Konkurrenzverhältnisse (KÜPPERS 1985). Das Programm *Madeira* wurde deshalb auf eine **Synthese** von Architektur, Biomasseerwerb und -allokation hin konzipiert.

2. Klassifikation bekannter Modelle

Die im Zusammenhang mit der Entwicklung von *Madeira* untersuchten Simulationsmodelle lassen sich in zwei Gruppen einteilen:

2.1 Bilanzen-Modelle

Das typische Vorgehen dieser Klasse von Simulationen (hier umschrieben mit dem Begriff "Bilanzen-Modelle", z. B. BOSSEL 1986) wird durch eine wiederholte Berechung des akkumulierten Kohlenstoffes aus der letzten Vegetationsperiode und eines daraus folgenden Biomasseaufbaues für die aktuelle Wachstumsphase bestimmt. Die Berechnungen berücksichtigen dabei die Blattfläche einer Krone, die (absorbierte) Lichtmenge während einer Vegetationsperiode und die Photosyntheseraten einzelner Pflanzenarten. Der Vergleich mit Biomasse-Messungen zeigt, daß Bilanzen-Modelle in der Lage sind, zufriedenstellend den Biomasse-Zuwachs für verschiedene Ausgangssituationen von Populationen oder "Durchschnitts-Individuen" vorherzusagen (Abb. 1); sie

werden daher in bestimmten Bereichen der Land- und Forstwirtschaft (z. B. Ertragsvorhersage) erfolgreich eingesetzt. Zugrundeliegende Informationen beziehen sich jedoch auf die Menge des absorbierten Kohlenstoffes und nicht auf dessen räumliche Verteilung in der Pflanze oder deren Äste und Blätter im Raum. Deshalb können artspezifische Strategien, die sich in der Konkurrenz um die Ressource "freien Raum" ausdrücken - also Wuchs- und Kronenformen und deren Dynamik -, bei dieser Art von Modellen nicht erkannt werden.

	Modelle anderer Autoren :		
	Bilanzen-Modelle	Fraktale-Modelle	*Madeira*
Reale Meßparameter	√		√
Lichtabhängige CO_2-Akquisition	(√)		√
CO_2-Allokation	√		√
Verzweigungsmuster		(√)	√
optisches Ergebnis		√	√
Wachstum Biomasse	√		√ !
Wachstum Architektur		√	√ !
Konkurrenz	(√)		√ !

Abb. 1: Vergleich der Grenzen und Möglichkeiten unterschiedlicher Simulationsansätze (√ : erfüllt die Anforderungen, (√) : nur begrenzt aussagefähig).

Fig. 1: Potentials and limitations in different approaches of simulating plant growth (√ : realized in the approach, (√) : limited applicability).

2.2 Fraktale Modelle

Der Biologe A. Lindenmayer (z. B. PRUSINKIEWICZ & LINDENMAYER 1990) hat mit dem nach ihm benannten System zur Beschreibung eines Teilgebietes von Fraktalen (BECKER & DÖRFLER 1988) eine einfache Methode geliefert, die Architektur einer Pflanze nachzubilden. Ein derartiges graphisches Konstrukt ("Lindenmayer-System") wird aus einer Menge von gleichen, rein graphischen Grundelementen aufgebaut. An ein ausgewähltes Startelement werden weitere graphische Elemente gleicher Form an besonders ausgezeichneten Positionen angefügt. In allen weiteren Schritten werden an den entsprechenden Stellen der bisher angefügten Elemente wiederum weitere Elemente angelagert, bis dieser Vorgang willkürlich abgebrochen wird. Durch geschickte Wahl der verwendeten Muster, der entsprechenden Veränderung ihrer räumlichen Orientierung zueinander und durch den richtigen Abbruchzeitpunkt des Musteraufbaus können täuschend natürlich wirkende Objekte entstehen (Abb. 2). Diese graphischen Konstrukte besitzen jedoch keinen inhaltlichen Bezug zu Pflanzen, sondern können als Ausgangsbasis für beliebige, rein optische Effekte dienen (Abb. 1). Ein Fraktal hat daher prinzipiell keinerlei Bezug zur Dynamik biologischer Systeme: Es kann - durch seine Art der Erzeugung in einem einzigen abgeschlossenen Vorgang - unmöglich auf Einflüsse der Umgebung reagieren.

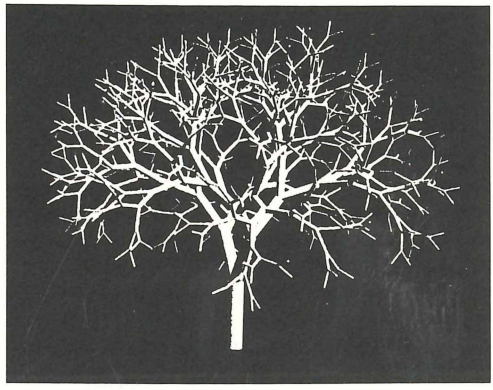

Abb. 2: Einen "Baum" vortäuschendes, rein graphisch erzeugtes Lindenmayer-System ohne biologische Aussagefähigkeit: Ein solches System wächst auch durch eine Mauer (mit freundlicher Genehmigung von H. JOSEPH & O. MARHENKE, Darmstadt).

Fig. 2: Purely grafically generated Lindenmayer system counterfeiting a "tree". Such a system would "grow" through a wall and has no biological applicability (courtesy of H. JOSEPH & O. MARHENKE, Darmstadt).

3. Konzeption von *Madeira*

3.1 Entwicklungsumgebung von *Madeira*

Madeira ist in der Programmiersprache "C" geschrieben. Für die Benutzungsoberfläche wurde "Motif", ein System zur Entwicklung von Graphischen Oberflächen der Open-Software-Fundation, Inc. (Cambridge, MA, USA), verwendet. Die graphischen Ausgaben erfolgten mit dem Renderingsystem "Vis-a-Vis" (GÖBEL 1991) der Abteilung GRIS (= GRaphisch Interaktive Systeme) der Technischen Hochschule Darmstadt. Zur Programmerstellung wurde eine von GRIS zur Verfügung gestellte Silicon Graphics Workstation (Mountain View, CA, USA) verwendet.

Die der Simulation zugrunde liegenden Daten entstammen den Arbeiten über Heckengesellschaften von Küppers (1982, 1985, 1987, 1989, 1992 und 1994). Sie berücksichtigen die dort angegebenen Verzweigungsmuster, Jahres-Kohlenstoff-Bilanzen, die während der Vegetationsperiode eingestrahlten Lichtmengen, die Jahresbilanzen der Assimilatflüsse in Blätter, Zweige, den Stamm und den unterirdischen Raum ("Partitioning"). Sofern sie diesen Arbeiten nicht unmittelbar entnommen werden konnten, ließen sie sich aus den dortigen Informationen hochrechnen. Aus Platzgründen lassen sich die Details hierüber nicht aufführen, wohl aber können wesentliche Schritte im folgenden dargestellt werden.

3.2 Morphologische Einflüsse auf das Wachstumsmodell

Unter dem Begriff "morphologische Einflüsse" bzw. unter architekurbestimmenden Parametern werden alle jene Informationen verstanden, die die Physiognomie der Pflanze unmittelbar beeinflussen. Hierzu gehören Internodienlängen, die Blattstellungen (z. B. wirtelig oder kreuzgegenständig), die durchschnittliche individuelle Blattfläche, longitudinale und laterale Symmetrie. Der Stand der Forschung erlaubt es zur Zeit noch nicht, physiologische Mechanismen der Apikaldominanz direkt durch Nachbildung der entsprechenden Regelungsvorgänge einzubinden, denn es fehlen genaue "Hierarchie-Bestimmungen" der Apikal-Dominanz von gesamten Kronen. Bisher können diese für die Architektur sehr wichtigen Effekte nur angenähert werden.

Um zwischenzeitlich doch zu einer Lösung zu gelangen, die die räumlichen Orientierungen von Neutrieben wirklichkeitsnah beschreibt, werden real vorliegende Verzweigungsstrukturen aufgegriffen und aus ihnen für die Computersimulation direkt verwertbare Datensätze erstellt. Entweder geschieht dies aus direkten Meßdaten oder durch eine schrittweise Annäherung an die vorliegenden Verzweigungsmuster, dann aber ausgehend von bestimmten Modellannahmen (z. B. zur apikalen Dominanz-Hierarchie innerhalb einer Krone). Letzteres Verfahren wird durch eine sogenannte "interaktive Benutzungsoberfläche" vereinfacht. Hierunter wird eine Bildschirmoberfläche verstanden, auf der z. B. bestimmte Verzweigungsmuster mit einem Zeiger ("Cursor" geführt mit einer "Maus") zurechtgeschnitten werden können, die das Computerprogramm selbständig in programmadäquate Informationen umwandelt und dem geeigneten Unterprogramm zuführt.
Beispielsweise lassen sich mit dieser Benutzeroberfläche die Lage bevorzugt austreibender Knospen relativ zum Elternast genau beschreiben und so die longitudinale Symmetrie (Akrotonie, Basitonie, Mesotonie sowie deren Übergangsformen; TROLL 1935, CLAUSS 1993) sehr genau spezifizieren. Gleichzeitig werden Länge und Richtung der aus diesen Knospen entstehenden Zweige festgelegt.

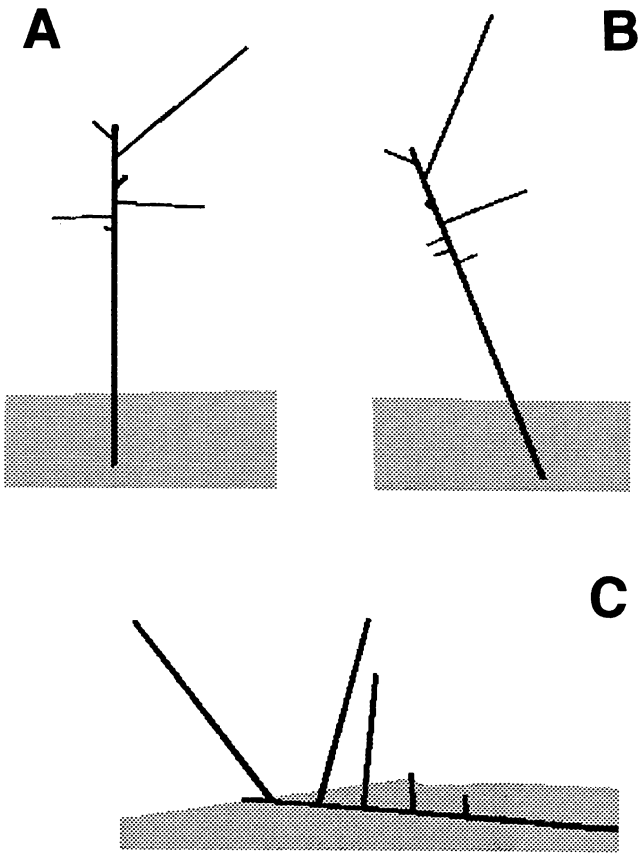

Abb. 3: Auswirkung des Neigungswinkels der Hauptachse auf Länge und Verzweigungswinkel von Seitentrieben bei *Prunus spinosa.* A) senkrechter, B) schwach geneigter, C) horizontaler Haupttrieb.

Fig. 3: Effect of branch inclination on length and branching angle of lateral twigs in *Prunus spinosa.* A) vertical, B) weekly inclined, C) horizontal branch.

Im Vergleich zu einem orthotropen Zweigsystem, bei dem vor allem die longitudinale Symmetrie erkennbar wird, verändern sich Anordnung und Länge der Seitentriebe bei einem plagiotropen System artspezifisch und lassen die laterale Symmetrie (Epitonie, Hypotonie, Amphitonie) hervortreten. Neben diesen drei Verzweigungs-Kategorien wird in *Madeira* der Austrieb aus der Terminalknospe als weitere Kategorie behandelt. Der Einfluß des Neigungswinkels eines Zweigsystems auf diese vier Kategorien ist willkürlich in eine neunteilige Skala zwischen "senkrecht nach oben" und "senkrecht nach unten" eingeteilt worden. Für jeden Neigungswinkel des Elternastes können Längen- und Winkelveränderungen der Seitentriebe relativ zum Haupttrieb angegeben werden. Die graphische Darstellung (Abb. 3) ermöglicht über eine direkte Prüfung eine schrittweise Annäherung an die Realität (und ersetzt so z. B. fehlendes Wissen über Apikal-Dominanz-Hierarchien).

3.3 Beschreibung der Lichtverhältnisse in der Krone

Um die Menge des in der Krone eines (Modell-) Individuums absorbierten Kohlenstoffes zu bestimmen, muß zuerst die einfallende Lichtmenge bestimmt werden. Hierbei wirkt sich deutlich die Architektur der Krone (Triebverteilung im Raum und gegenseitige Beschattung der Blätter) auf den Biomassezuwachs aus:
Die wirklichkeitsnahe Beschreibung des Lichteinfalles während einer Vegetationsperiode ist hochgradig von dem verwendeten "Sonnen-Modell" abhängig. Die in *Madeira* verwendeten Daten umfassen nicht einzelne Tage, sondern jeweils eine Vegetationsperiode. Aus diesem Grunde kann ein Sonnen-Modell, welches mit einer bewegten Sonne die Auswirkungen einzelner Tagesgänge nachbildet, nicht direkt für einen kompletten Vegetationszyklus herangezogen werden. Also muß für die korrekte Behandlung des Simulationszeitraumes das Teilmodell "Sonne" an diesen Zeitraum angepaßt werden.
In dem hier entwickelten Teilmodell werden auf eine ebene Himmelsfläche alle Tages-Sonnengänge bzw. ihre jeweiligen Lichtmengen während einer Vegetationsperiode projiziert und dort akkumuliert (vollständige Meßdaten aus KÜPPERS 1982). Die daraus resultierende Himmelsfläche beinhaltet ein - entsprechend der geographischen Breite nach Süden verschobenes - gebogenes Band mit den größten Lichtintensitäten zwischen Sommersonnen-Höchststand und Herbst- bzw. Frühlings-Tiefststand und auf der restlichen Fläche den Anteil des Streulichtes.

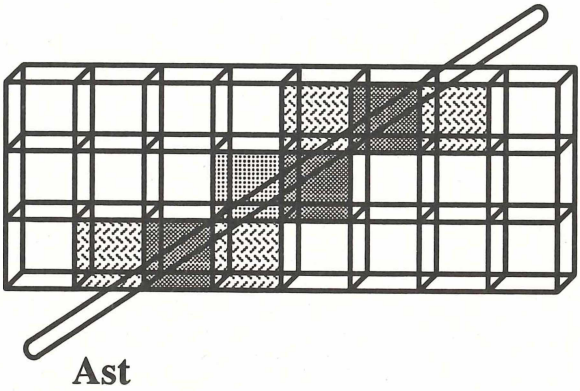

Abb. 4: Behandlung der Blattverteilung im Raum durch das Programm Madeira: Ein beblätterter Trieb durchdringt einen Teil der "gedachten" Würfel, in die die pflanzliche Krone eingebettet ist. Nur für die schraffierten Würfel werden Blätter angenommen, deren Blattfläche pro Würfel sich aus der Weglänge des Triebes durch den Würfel errechnet. Eine stärkere Schraffur soll auf eine größere Blattdichte hinweisen.

Fig. 4: Leaf distribution in space as handled by Madeira: A leaf shoot axis pierces through imaginary cubes embedding a plant's canopy. Dotted sections indicate cubes containing leaves. The darker a section the higher is leaf area density which follows from the section of the shoot axis contained within the cube.

Diese Darstellung wirkt sich auf die Realisation der Lichtverteilung im Blätterdach aus. Um den Aufwand der Berechnung einer in eine Krone einfallenden Lichtmenge möglichst gering zu halten, wurde im Modell die Krone vollständig in einzelne 10^3 cm^3 Würfel zerlegt (Abb. 4). Die in einem solchen Würfel eintreffende Licht-

menge steht der innerhalb dieses Würfels befindlichen Blattfläche für CO_2 -Assimilation zur Verfügung, der nicht absorbierte Anteil wird an die nachfolgende Würfel-Ebene des Modells "weitergereicht". Die in einem solchen Würfel befindliche Blattfläche folgt aus der bekannten Länge des Astabschnittes innerhalb des Würfels, den Internodienlängen und der mittleren Blattfläche. Unter der Annahme einer optimalen Blattverteilung im Raum seitens der Pflanze (HORN 1971) wird vereinfachend auch hier angenommen, daß innerhalb eines Würfels die Blattfläche gleichmäßig verteilt ist und entsprechend einheitlich belichtet wird. Alle in einer Ebene liegenden Würfel erhalten ihre komplette Lichtmenge aus der direkt über ihr liegenden Ebene. Hierbei ist es möglich, die Lichtmenge, welche die in einem Würfel befindlichen Blätter nicht absorbieren oder reflektieren und die deshalb der Würfel "weitergibt", auf seinen "Nachfolger" direkt unter ihm und dessen vier Nachbarn zu verteilen. Mit dieser Methode kann das oben dargestellte Sonnenmodell einen von der Himmelsrichtung abhängigen, veränderlichen, schrägen Lichteinfall ohne großen Aufwand berücksichtigen.

3.4 Kohlenstoff-Erwerb und -Allokation in der Pflanze

Ist die im Verlauf eines Jahres auf die Krone eingestrahlte, photosynthetisch aktive Photonenmenge (PAR) bekannt, läßt sich hieraus die im Jahr während der Tageslichtphasen fixierte Kohlenstoffmenge bestimmen. In der Literatur existiert eine Fülle von Angaben zur Konvertierung von eingestrahlter PAR in absorbierte PAR (z. B. BJÖRKMAN 1981) und schließlich in absorbierte Trockenmasse (z. B. JARVIS & LEVERENTZ 1983).
Wir beschreiben hier einen abweichenden, einfacheren aber nicht etwa weniger genauen Weg, indem wir aus direkten, vollständige Vegetationsperioden abdeckenden Messungen von PAR und fixierter Kohlenstoffmenge eine Beziehung ermitteln und auf sie in den Berechnungen zurückgreifen. Diese Beziehung muß von den üblichen Ansätzen, ausgehend von einer Lichtsättigungskurve der CO_2-Assimilation, abweichen, denn die Jahressummen-Funktion könnte nur dann den Bereich der Sättigung erreichen, wenn innerhalb des betrachteten Zeitraumes keine Phasen ohne Licht aufträten. Bei Freilandmessungen über mehrere Tage hinweg treten nachts zwangsläufig Phasen mehrstündiger Dunkelheit auf, so daß - theoretisch betrachtet - die Ausbeute an Kohlenstoff jederzeit durch eine Verlängerung des Belichtungszeitraumes erhöht werden könnte. Tatsächlich wirkt sich die Tageslänge zu verschiedenen Jahreszeiten deutlich auf den CO_2-Gewinn aus. Aus unveröffentlichen Meßdaten von Küppers (1982) wurde eine lineare Beziehung ermittelt und durch Kriebitzsch (1992) unabhängig hiervon bestätigt.
Ein bestimmter, je nach Spezies unterschiedlicher Anteil des von den Blättern des Neutriebes in einer Vegetationsperiode fixierten Kohlenstoffes wird im Modell an den Elternast weitergeleitet und gelangt von diesem - nach Abzug einer aus der Literatur entnommenen Unterhaltsatmung (z. B. OREN & ZIMMERMANN 1989) - weiter an dessen Elternast und so fort. Ein artspezifischer Assimilatanteil wird schließlich an den Stamm und die Wurzeln weitergeleitet (Tab. 1). Der verbleibende Kohlenstoff steht dem ersten Elternast und dem Neutrieb für den eigenen Neuaustrieb im folgenden Jahr zur Verfügung. An dieser Stelle tritt eine weitere bedeutsame gegenseitige Beeinflussung von Biomasse und Architektur ein: Es erfolgt eine Modifikation des Austriebs nach verfügbarer Biomasse - der Austrieb erfolgt zwar prinzipiell nach den oben erläuterten Definitionen, wird jedoch in seiner Trieblänge an die verfügbare, während der Vegetationsperiode erzielte Kohlenstoffmenge angepaßt. Im Modell wird also ein potientiell möglicher Austrieb und dessen maximaler Kohlenstoffbedarf mit dem tatsächlich erzielten Vorrat verglichen. Der anschließende Modellschritt kürzt den Neuaustrieb solange, bis ein Gleichgewicht zwischen Kohlenstoffvorrat und aufgebauter Biomasse erreicht ist. Entsprechend der empirisch ermittelten Reaktion der Verzweigungshäufigkeit (z. B. KÜPPERS 1985) wird gleichzeitig eine Reduktion der Seitentriebanzahl zugunsten der stärkeren Triebe durchgeführt. Dies kann bedeuten, daß bei einem geringen Kohlenstoffvorrat kleinere Triebe komplett ausfallen, während die stärksten Triebe nur geringfügig verkürzt werden.
Mit *Madeira* können also der architekturelle Zuwachs im Raum und selbst für einzelne Zweige noch die Kohlenstoff-Verteilung über mehrere Vegetationsperioden hinweg, genau verfolgt werden.

Tab. 1: Wichtige Meßparameter für das Modell *Madeira*.

Tab. 1: Measured parameters used in *Madeira*.

	Prunus spinosa	*Acer campestre*	Quelle
Länge des "Start"-Schößlings	15 cm	15 cm	geschätzt
Maximal mögliche Trieblänge	25 cm	60 cm	geschätzt nach KÜPPERS 1982
Berechnug der Triebdicke (d) aus der Trieblänge (L) (Einheiten in cm)	d = 0,00653 L + 0,193	d = 0,00847 L + 0,226	KÜPPERS 1982
Berechnung der maximal möglichen Seitentriebanzahl (s) aus der Trieblänge (L) (Trieblänge in cm)	s = 0,486 L + 0,683	s = 0,215 L + 0,062	KÜPPERS 1982
Blattstellung decussiert (k) oder dispers (w) ?	w	k	
Wieviele Jahre tragen die Äste Blätter ?	1 Jahr	1 Jahr	
Durchschnittliche Blattfläche	2 cm^2	10 cm^2	geschätzt nach KÜPPERS 1982
Durchschnittliche Internodienlänge	1,3 cm	4,18 cm	KÜPPERS 1982
Anteil der zum Unterhalt des Astes nötigen Atmung in Bezug zu seinem Trockengewicht	12 %	12 %	geschätzt nach OREN & ZIMMERMANN 1989
Berechnung der assimilierten Kohlendioxidmenge (K) aus der Photonenmenge (P)	K = 0,00702 P	K = 0,00607 P	geschätzt nach KÜPPERS 1982
Umrechnung des Astvolumens (v) in Trockengewicht (t)	v = 0,748 t	v = 0,583 t	KÜPPERS 1982
Anteil des von den Trieben erwirtschafteten und in den Neuaustrieb investierten Kohlenstoffes			
ohne Blätter	45 %	34 %	KÜPPERS 1987
nur Blätter	10 %	14 %	KÜPPERS 1987

3.5 Oberirdische Konkurrenz zwischen Holzgewächsen

Mit *Madeira* lassen sich interaktiv verschiedene Beschreibungen pflanzlicher Individuen auswählen und frei im Simulationsraum positionieren. Auf diesen Positionen läuft dann ihre Entwicklung individuell ab. Hiermit wird eine Untersuchung der Dynamik verschiedener Konkurrenzsituation ermöglicht (Abb. 1). Mit den Möglichkeiten der graphischen Bildverarbeitung (bewegte Bilder, stereoskopische Darstellungen) können die Simulationsobjekte in der Zukunft auch im dreidimensionalen, virtuellen Raum beobachtet werden. Für eine in den ersten Testläufen vereinfachte Konkurrenzsituation wird zunächst ein nicht natürliches, rein dichotomes Verzweigungsmuster verwendet, ansonsten aber vollkommen auf die aus Messungen direkt entstammenden oder von solchen abgeleiteten Daten zurückgegriffen. In Abbildung 5 ist ein Auschnitt aus einer 3-dimensionalen Simulation in Form einer schmalen Scheibe dargestellt. Alle Äste, die nicht vollständig in der Scheibe liegen, werden der besseren Übersicht halber weggelassen, andernfalls würde die Darstellung einem intuitiven Verstehen zuwiderlaufen. Der zeitliche Ablauf zeigt die Auswirkungen der Konkurrenzmechanismen: Nur der freie Raum wird zur Kronenausbreitung genutzt, und das Wachstum verlagert sich aus beschatteten Kronen-Bereichen heraus.

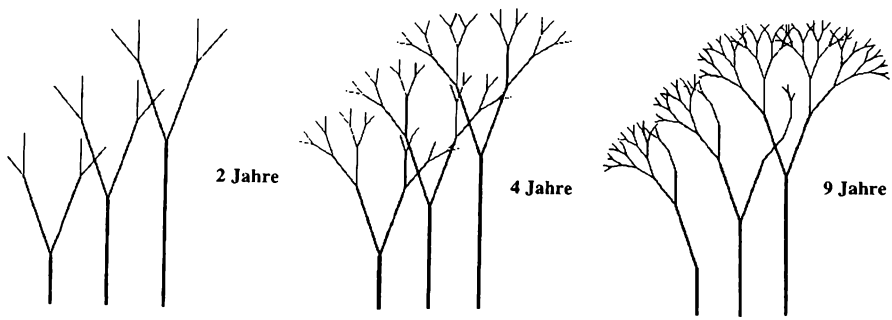

Abb. 5: Auswirkungen oberirdischer Konkurrenz:
Drei bis auf die Größe identische "Pflanzen" wachsen - basierend auf den Meßdatenn von *Acer campestre* - mit einem speziell modifizierten, 2-dimensionalen Verzweigungsmuster im Wettbewerb um freien Raum. Ein Vermeiden beschatteter Kronenbereiche wird nach 9 Jahren deutlich erkennbar.

Fig. 5: Effects of competition above-ground:
Three initially almost identical "plants" (except for their size) grow - as based on data of *Acer campestre* but otherwise applying dichotomous branching - into free space. Shaded canopy sections are avoided as indicated after 9 years of growth.

4. Schlußfolgerung

Mit *Madeira* werden durch Kombination von Architektur und Biomassewachstum über den Faktor "Lichteinfall" detailierte Darstellungs - und Untersuchungsmöglichkeiten zum Verhalten der Kronen von Holzpflanzen möglich. Insbesondere können mit *Madeira* nicht nur einfache natürliche Vorgänge nachgebildet werden, es ist durch Verändern einiger Biomasseparameter möglich, das Verhalten einer Art unter verschiedenen Umweltfaktoren (z. B. Wasserstreß, Schadstoffe) zu untersuchen (vgl. z. B. Abb. 6).
Durch Austausch von artspezifischen Meßdaten unter Beibehaltung z. B. artspezifischer Verzweigungsmuster (und umgekehrt) lassen sich Sensitivitätsanalysen des Wachstums auf veränderte Kohlenhydratversorgung, - allokation oder Verzeigungsmuster untersuchen. Zum Beispiel zeigt Abbildung 7 das Wachstum nach 2 bzw. 4 Vegetationsperioden bei identischen Photosynthese- und Allokationsparametern; lediglich die Verzweigungsmuster - einmal von *Acer campestre*, zum anderen von *Prunus spinosa* - wurden verändert. Deutlich ist der Raumvorteil der Architektur von *Acer* erkennbar.

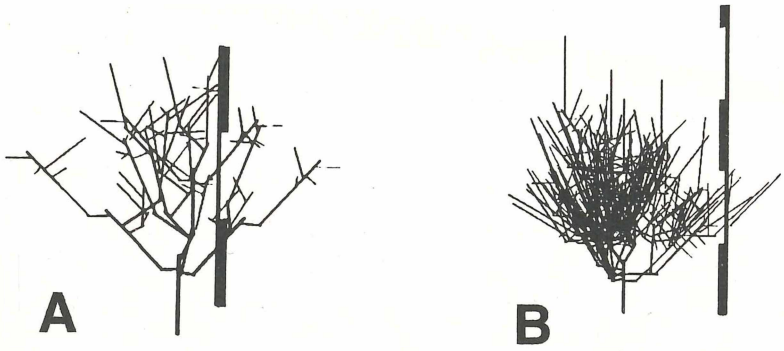

Abb. 6: Auswirkungen unterschiedlicher Assimilatversorgung auf das Wachstum von *Prunus spinosa* nach 5 Vegetationsperioden. A) bei "normaler", B) bei um ca. 10-fach erhöhter Assimilatversorgung (1 Skalenteil entspricht 20 cm).

Fig. 6: The effect of altered annual carbon gain on the plant form of *Prunus spinosa* after five years of growth. A) at "normal", B) at about 10 times increased annual carbon gain per leaf area (scale: 1 section = 20 cm).

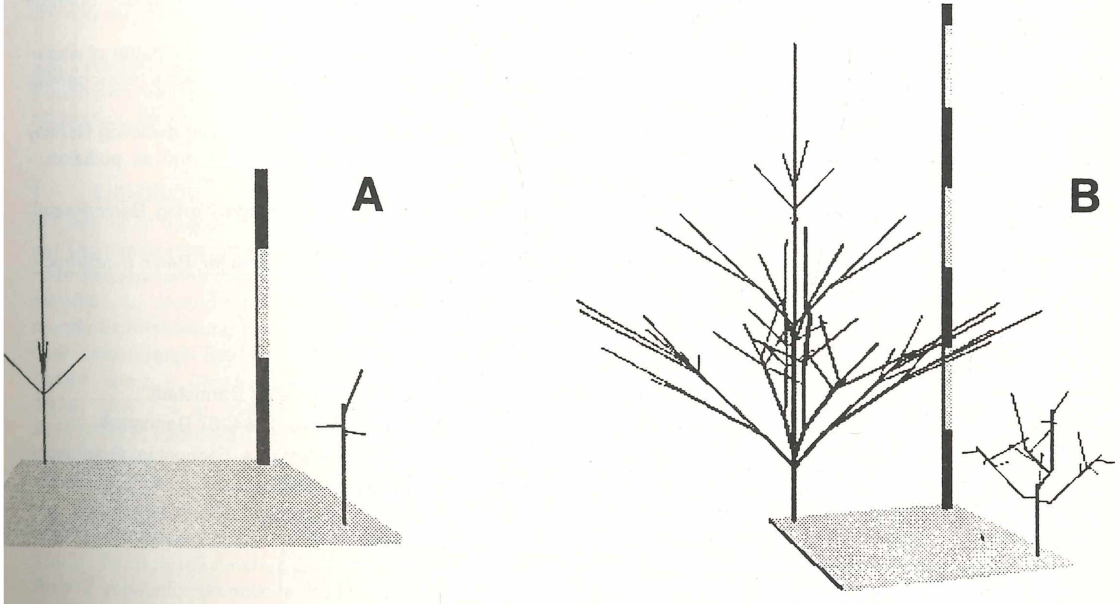

Abb. 7: Die Auswirkung unterschiedlicher Verzweigungsmuster (*Acer campestre, Prunus spinosa*) auf den Raumgewinn mit für beide Arten identischen Assimilations- und Allokationswerten (Werte siehe Tab. 1 Spalte *Acer*). A) im Alter von 2 und B) im Alter von 4 Jahren (1 Skalenteil entspricht 20 cm).

Fig. 7: Effects of altered branching patterns (*Acer campestre*, *Prunus spinosa*) on occupation of space by the canopy. In both cases identical values of annual carbon supply and assimilate partitioning have been applied (see Tab. 1: *Acer*). A) at an age of 2 years, B) at an age of 4 years (scale: 1 section = 20 cm).

Literatur

BECKER, K.-H. & M. DÖRFLER, 1988: Dynamische Systeme und Fraktale. - Vieweg, Braunschweig.

BJÖRKMAN, O.,1981: Responses to different quantum flux densities. - In: LANGE, O.L., NOBEL, P.S., OSMOND, C.B. & H. ZIEGLER (eds.) Responses to the physical environment. - Encyclopedia of plant pysiology New Series, 12 A: 57-107. - Springer Verlag, Berlin/Heidelberg/New York.

BOSSEL, H., 1986: Dynamics of forest dieback - systems and simulation. - Ecological modelling 34: 259-288.

CLAUSS, H., 1993: Variabilität der Verzweigungsmuster von Holzgewächsen in Abhängigkeit von der Exposition. - Diplomarbeit, Technische Hochschule Darmstadt. 46 Seiten.

GÖBEL, M., 1991: Vis-a-Vis : An advanced toolkit for scientific visualisation. - Computer graphics topics 3: 18-20.

HORN, H.S., 1971: The adaptive geometry of trees. - Princeton University Press.

JARVIS, P.G. & J.W. LEVERENTZ, 1983: Productivity of temperate, deciduous and evergreen forests. - In: LANGE, O.L., NOBEL, P.S., OSMOND, C.B. & H. ZIEGLER (eds.): Ecosystem processes. Mineral cycling, productivity and man's influence. - Encyclopedia of plant physiology New Series, 12 D: 233-280. - Springer Verlag, Berlin/Heidelberg/New York.

KRIEBITZSCH, W.U., 1992: Der CO_2- und H_2O-Gasaustausch von Pflanzen in der Krautschicht eines Kalkbuchenwaldes in Abhängikeit von Standortsfaktoren. - III. CO_2 -Bilanzen und Netto-Primärproduktion. - Flora (Jena) 187: 135-158.

KÜPPERS, M., 1982: Kohlenstoffhaushalt, Wasserhaushalt, Wachstum und Wuchsform von Holzgewächsen im Konkurrenzgefüge eines Heckenstandortes. - Dissertation, Universität Bayreuth.

KÜPPERS, M., 1985: Carbon relations and competition between woody species in a Central European hedgerow. - IV. Growth form and partitioning. - Oecologia 66: 343-352.

KÜPPERS, M., 1987: Hecken: Ein Modellfall für die Partnerschaft von Physiologie und Morphologie bei der pflanzlichen Produktion in Konkurrenzsituationen. - Naturwissenschaften 74: 536-547.

KÜPPERS, M., 1989: Ecological significance of above-ground architectural patterns in woody plants: a question of cost-benefit relationships. - Trends in Ecol. and Evol. 4: 375-379.

KÜPPERS, M., 1992: Changes in plant ecophysiology across a central european hedgerow ecotone. - In: HANSEN, A.J. & F. DI CASTRI (eds.): Landscape Boundaries. - Ecological studies 92: 285-303. - Springer Verlag, Berlin/Heidelberg/New York.

KÜPPERS, M., 1994: Canopy gaps: Competitive light interception and economic space filling - a matter of whole-plant allocation. - In: CALDWELL, M.M. & R.W. PEARCY (eds): Exploitation of environmental heterogeneity by plants. - Academic Press: 111-144.

OREN, R. & R. ZIMMERMANN, 1989: CO_2 assimilation and the carbon balance of healthy and declining Norway spruce stands. - In: SCULZE, E.D., LANGE, O.L. & R. OREN (eds.): Forest decline and air pollution. - Ecological studies 77: 352-369. - Springer Verlag, Berlin/Heidelberg/New York.

PRUSINKIEWICZ, P. & A. LINDENMAYER, 1990: The algorithmic beauty of plants. - Springer Verlag, Berlin/Heidelberg/New York.

TROLL, W. 1935: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, Bd. 1, Teil 1. - Bornträger, Berlin (Nachdruck: Koeltz, Königstein 1967).

Adressen

Dipl.-Inform. Ralf List, Institut für Botanik, TH Darmstadt, Schnittspahnstraße10, D-64287 Darmstadt.

Prof. Dr. Manfred Küppers, Institut für Botanik, TH Darmstadt, Schnittspahnstraße 10, D-64287 Darmstadt.

Dipl.-Inform. Florian Schröder, Institut für Informationsverwaltung und Interaktive Systeme, Fachgebiet Graphisch-Interaktive Systeme (GRIS), TH Darmstadt, Wilhelminenstraße 7, D-64283 Darmstadt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie

Jahr/Year: 1994

Band/Volume: 23_1994

Autor(en)/Author(s): Küppers Manfred, List Ralf, Schröder Florian

Artikel/Article: Madeira - ein Programm zur Simulation des Wachstums (Biomasse und Architektur) von Holzgewächsen 39-48