

Matthias Langensiepen

Modellierung pflanzlicher Systeme

Perspektiven eines neuen
Forschungs- und Lehrgebietes

Antrittsvorlesung

15. Januar 2004

Humboldt-Universität zu Berlin
Landwirtschaftlich-Gärtnerische Fakultät
Institut für Pflanzenbauwissenschaften

Die digitalen Ausgaben der *Öffentlichen Vorlesungen* sind abrufbar über den Dokumenten- und Publikationsserver der Humboldt-Universität unter: <http://edoc.hu-berlin.de>

Herausgeber:

Der Präsident der Humboldt-Universität zu Berlin
Prof. Dr. Jürgen Mlynek

Copyright: Alle Rechte liegen beim Verfasser
Berlin 2004

Redaktion:

Birgit Eggert

Forschungsabteilung der Humboldt-Universität zu Berlin
Unter den Linden 6
D-10099 Berlin

Herstellung:

Forschungsabteilung der Humboldt-Universität zu Berlin
Unter den Linden 6
D-10099 Berlin

Heft 130

ISSN 1618-4858 (Printausgabe)

ISSN 1618-4866 (Onlineausgabe)

ISBN 3-86004-173-8

Gedruckt auf 100 % chlorfrei gebleichtem Papier

Sehr geehrte Damen und Herren,
zu meiner Antrittsvorlesung heie ich Sie herzlich willkommen.
Der Ankndigung entsprechend soll von der Modellierung
pflanzlicher Systeme die Rede sein.

Das Wort Modell hat in unserer Sprache ganz unterschiedliche
Bedeutungen. Hier in Berlin gibt es in der Nhe des Brandenbur-
ger Tors einige Lden, in denen mehr oder weniger detaillierte
Modelle dieser touristischen Attraktion kuflich zu erwerben
sind. Kinder spielen mit verkleinerten Nachbildungen von Au-
tos, die man gleichfalls als Modelle bezeichnet. Wenn in einem
Windkanal der Einfluss des Luftwiderstands auf einen Hochge-
schwindigkeitszug oder eine Raumfhre untersucht werden soll,
benutzt man modellhafte Nachbildungen, die sehr genau den u-
eren Formen dieser Fortbewegungsmittel entsprechen. In Mo-
deschauen werden neue Kreationen von Models prsentiert, und
ein den vorgefhrten Kleidungsstcken entsprechend nachge-
schneidertes Kleid bezeichnet man als Modellkleid.

Mit all diesen genannten Bedeutungen des Wortes Modell hat
das, was in dieser Vorlesung unter Modell verstanden werden
soll, nichts zu tun. Es geht hier um den Modellbegriff, wie er in
den Naturwissenschaften benutzt wird. Dabei gehe ich davon
aus, dass die Agrar- und Umweltwissenschaften, hnlich den In-
genieurwissenschaften, als spezieller Zweig der angewandten
Naturwissenschaften aufzufassen sind und sich im Rahmen ihrer
fachspezifischen Fragestellungen mehrerer Grundlagendiszipli-
nen als Hilfswissenschaften wie zum Beispiel der Biologie, Phy-
sik, Chemie, Mathematik und Klimatologie bedienen.

Was nun also sind Modelle im Sinne der Naturwissenschaften?
Es handelt sich um gedankliche Hilfskonstruktionen, die in ide-
alisierender und vereinfachender Weise wirklichen Objekten zu-
geordnet und mit den Mitteln der Mathematik beschrieben wer-
den knnen. Ein Modell ist um so mehr zutreffend und brauchbar
je mehr es mglich ist, auf mathematischem Weg zu Ergebnissen
zu kommen, die mit Beobachtungen in der Wirklichkeit berein-
stimmen.

Das Denken in Modellen ist in den Naturwissenschaften sehr erfolgreich. Es entsteht hier aber sofort die Frage, warum man sich nicht besser ganz unmittelbar mit der Wirklichkeit beschäftigt und den Umweg über gedankliche Konstrukte vermeidet. Es kann hier nur in verkürzter Form eine doppelte Antwort gegeben werden:

1. Die Wirklichkeit hat von sich aus keine mathematische Struktur. Diese muss mit Hilfe von Modellbildung hinzugedacht werden. Ein Verzicht auf Modellvorstellungen wäre ein Verzicht auf die Anwendbarkeit von mathematischer Beschreibung und Präzision.
2. Experimentelles Arbeiten ohne vorausgehende möglichst präzise Fragestellung und ohne vorausgehende Hypothesenbildung wäre auf das Auffinden von bloßen Zufallsergebnissen angewiesen, die sich dann auch noch sehr schwer in einen umfassenden Zusammenhang einordnen lassen.

So weit die Vorbemerkungen zum Begriff des Modelldenkens und der Modellbildung. Was heißt das nun für das Arbeiten im Bereich der Umwelt- und Agrarwissenschaften?

Zielrichtung

In der Modellierung geht es um Theoriebildung im klassischen Sinne. Ausgehend von Problembeobachtungen und Erfahrungswissen versuchen Modellentwickler entsprechende Darstellungen sowie erklärende Zusammenhänge zu formulieren. Ihr Wissen ist jedoch häufig begrenzt, sodass Problemlösungszyklen wiederholt durchlaufen werden müssen. Hierbei vergleichen sie immer wieder ihre persönlichen Vorstellungen mit der real existierenden Welt. Sie folgen dabei dem typischen Weg des wissenschaftlichen Erkenntnisgewinns: Hypothesenbildung, Validation bzw. Invalidation, sowie Induktion und Deduktion.

Ein unverzichtbares Hilfsmittel bei modellierenden Verfahrenswegen ist der Computer. In der technischen Industrie hat die Computermodellierung bereits eine lange Tradition und ist dort weit fortgeschritten. Aufgrund der wesentlich komplexeren Wechselbeziehung zwischen Natur und Pflanzen, konnte sie jedoch in diesem Anwendungsgebiet bisher keine weitreichende praktische Bedeutung erlangen. Dramatische Fortschritte auf den Gebieten der Molekularbiologie, der pflanzenphysiologischen Ökologie und der Informatik eröffnen heute jedoch völlig neue Wege zur Analyse solcher komplexen Systeme und zur Aufklärung mancher bisher nicht durchschaubaren Zusammenhänge. So ist es nicht nur möglich die Funktionen einzelner Pflanzenorgane, wie beispielsweise der Blattphotosynthese, zu erfassen, sondern darüber hinaus komplexe Wechselbeziehungen zwischen Organen zu erforschen und zu quantifizieren.

Vor etwa drei Jahren sorgte die komplette Beschreibung des Arabidopsis Genoms in der Wissenschaft für erhebliche Aufregung¹. Hierdurch wurde erstmals die theoretische Möglichkeit geschaffen, das Zusammenwirken sämtlicher Stoffwechselwege in ihrer Gesamtheit zu erfassen. Wir sind jedoch noch sehr weit entfernt davon, diese Möglichkeit in einem erklärenden Zusammenhang darzustellen. Mit Hilfe molekularbiologischer Methoden können wir dieser Herausforderung besser begegnen, indem spezifische physiologische Aspekte in diesen und anderen Modellpflanzen gezielt beeinflusst und dabei die direkten und indirekten physiologischen Auswirkungen nachverfolgt werden.

Die Modellierung pflanzlicher Systeme wird bei der Interpretation der dabei gewonnenen Erkenntnisse eine Schlüsselrolle spielen. Ihre grundsätzliche Aufgabe besteht darin, fachübergreifende Methoden zur Simulation pflanzlicher Prozesse und Systemzusammenhänge zu entwickeln und zu testen. Das Fachgebiet umspannt ein breites Wissensgebiet, das von den Disziplinen der Biologie und Agrarwissenschaften über die Mathematik, Physik und Statistik bis zur Softwareentwicklung reicht. Das Hauptziel ist ein verbessertes quantitatives Verständnis über die Ökologie von Pflanzen in Naturräumen und Agrarsystemen. Um

erfolgreich in der Wissenschaftsgesellschaft des 21. Jahrhunderts bestehen zu können, werden sich Biologen, Agrar- und Umweltwissenschaftler verstärkt mit der Breite dieses Fächerspektrums auseinandersetzen müssen².

Entwicklung der Pflanzenmodellierung

Erste Pflanzenmodelle wurden Anfang der 1950er Jahre entwickelt. Sie beschrieben die Einflüsse von Wetter- und Bodenbedingungen auf die Transpiration und die Photosynthese. In zahlreichen Quellen werden die Arbeiten von Monsi und Saeki in Japan über den Lichtfaktor in Pflanzengesellschaften als wesentlicher Ursprung der Pflanzenmodellierung genannt³. Basierend auf diesen ersten Erkenntnissen entwickelten amerikanische und niederländische Forschergruppen Anfang der 1960er Jahre einfache Modelle, welche die Zusammenhänge zwischen der geographisch abhängigen Sonnenwanderung, der Winkel- und Dichteverteilungen von Pflanzenblättern und der Photosynthese von Pflanzenbeständen beschrieben^{4,5}. Stimuliert durch den beginnenden kalten Krieg und die aufkeimende Raumfahrt entwickelte sich gleichzeitig die Systemanalyse und die Computertechnologie. Hieraus resultierten dann erste Versuche, Zusammenhänge zwischen verschiedenen Pflanzenprozessen zu quantifizieren. Dabei wurde auch der praktische Nutzen der Pflanzenmodellierung als Management- und Prognosewerkzeug erkannt.

Anfang der 1970er Jahre fanden rasche Entwicklungen auf dem Sensor- und Messdatenerfassungssektor statt. Die Anwendung von Sensoren für die Messung von Druck, Temperatur, Feuchtigkeit, Lichteinfall, Wärmestrahlung und vieler weiterer in einem komplexen Zusammenhang stehenden Größen wurde durch Miniaturisierung wesentlich verbessert. Die atmosphärische Physik profitierte in besonderem Maße von dieser neuen Technologie^{6,7}, und es wurden erste Studien über den Einfluss des Mikroklimas auf die Biomassebildung durchgeführt⁸. Es wurden auch erstmalig Untersuchungen über die Kohlenstoffassimilation und den

Verbleib von photosynthetischen Produkten in respiratorischen Pfaden durchgeführt⁹. Die in den 1960er Jahren entwickelte Porometertechnik zur Messung der stomatären Dampfdiffusion¹⁰ fand breite Anwendung, sodass erste Modelle über den Einfluss von Spaltöffnungen auf den Gaswechsel von Blättern formuliert werden konnten^{11,12}.

Durch das Aufkommen immer leistungsfähigerer Computer in den 1980er Jahren ergab sich die Möglichkeit, das Zusammenspiel mehrerer Größen in selbständig ablaufenden Prozessen über längere Zeiträume darzustellen und Prognosen für ihre zukünftige Weiterentwicklung aufzustellen. Man bezeichnet ein solches auf Modellrechnung gestütztes Verfahren als Simulation. Aufgrund der neuen Möglichkeiten ließen sich die Simulationszeiträume auf ganze Vegetationsperioden ausdehnen. Entsprechend verstärkte sich die Forschung auf dem Gebiet pflanzlicher Entwicklungszeiträume, wodurch es auch möglich wurde, den in der Landwirtschaft so entscheidenden Zeitraum der Ertragsbildung von Kulturpflanzen besser charakterisieren zu können. Hieraus resultierten erste Anbausystemmodelle (Cropping Systems Modells) wie beispielsweise CERES¹³ und SOYGRO¹⁴.

Die 1990er Jahre waren durch eine Polarisierung zwischen der anwendungs- und forschungsorientierten Modellierung gekennzeichnet. In der grundlagenorientierten Pflanzenforschung wurden zunehmend reduktionistische Modellansätze gewählt, die sich auf spezifische Fragestellungen, wie beispielsweise die Simulation der Blattphotosynthese, konzentrierten. Hierdurch wurde es möglich, pflanzliche Systemzusammenhänge nicht mehr auf der Basis vereinfachter, empirischer Beziehungen, sondern mit Hilfe differenzierter, kausaler Zusammenhänge zu simulieren. Die Pflanzenmodellierung wurde hierdurch jedoch vor ein Dilemma gestellt: Je realistischer die Wechselbeziehungen zwischen verschiedenen pflanzlichen Prozessen in Modellen abgebildet wurden, desto ungenauer wurden ihre Prognosen. Dieses Phänomen wird in der Statistik als „Komplexitätsparadox“ bezeichnet¹⁵ und ist auf die Tatsache zurückzuführen, dass sich Simulationsfehler einzelner Prozesse durch ein Gesamtmodell

kumulativ fortpflanzen. Praktische Erwägungen in der anwendungsorientierten Modellierung führten daher dazu, Pflanzenmodelle so einfach und robust wie möglich zu gestalten. Ein typisches Beispiel hierfür ist das in den Vereinigten Staaten entwickelte CERES Modell¹⁶. Hierbei kamen systemorientierte Ansätze zum Tragen, die nicht nach den kausalen Hintergründen pflanzenphysiologischer Zusammenhänge fragten, sondern sich eher beschreibend mit den dynamischen Veränderungen ausgewählter Systemkomponenten beschäftigten. Um trotzdem Anpassungen an die variablen und heterogenen Verhältnisse in der Natur zu ermöglichen, wurden diese Modelle mit Kalibrationsmechanismen versehen. Im Prinzip handelt es sich dabei um Suchalgorithmen bzw. Kurvenanpassungsverfahren, die bestimmte Schlüsselparameter nach einem festgelegten Schema solange optimieren, bis Modellprognosen weitgehend mit der Wirklichkeit übereinstimmen.

Heute wird zunehmend erkannt, dass Modelle ihrem tatsächlichen Anwendungszweck entsprechend entwickelt werden müssen¹⁷:

Anwendungsbezogene Pflanzenmodelle wie das australische APSIM-Modell stellen neuerdings ökoregionale Bezüge her¹⁸. Sie geben damit den bisherigen Anspruch einer universellen Anwendbarkeit auf, indem Anpassungen der Modellstruktur an die ortsspezifischen Wechselwirkungen zwischen Pflanzen und Umwelt vorgenommen werden. Hierdurch ist mit einer Erhöhung der Prognosegenauigkeit zu rechnen, die letztendlich zu einer erfolgreichen Verbreitung dieser Modelle beitragen wird. Gleichzeitig wird sich dabei auch der Dialog zwischen Anwendern und Modellentwicklern verstärken und sich positiv auf die Transformation von Anwender- und Expertenwissen auswirken.

In der Biologie, sowie in der Agrar- und Umweltforschung entwickeln sich modellgestützte Verfahren zunehmend als Standardwerkzeug zur Charakterisierung der komplexen Wechselwirkung zwischen Pflanzen und ihrer Umwelt. Durch differenzierte Betrachtung spezifischer Probleme in der For-

schung, durch die Entwicklung einer gemeinsamen Modellsprache und durch die dadurch ermöglichte Vernetzung zwischen verschiedenen Wissensgebieten wird man der Komplexität pflanzenphysiologischer Zusammenhänge und landwirtschaftlicher Produktionsprozesse besser begegnen können. Neue Methoden der Softwareentwicklung werden einen erheblichen Beitrag zur Verwirklichung dieses Ziels leisten. In der Lehre wird eine neue Form der Ausbildung dringend benötigt, die das komplexe Wissen der Biologie in direkten Zusammenhang mit quantitativen, mathematischen Verfahren bringt. Zur Lösung der vor uns stehenden Aufgaben werden daher Wissenschaftler benötigt, die sich nicht nur in den Sprachen der Agrarpraxis und der Biologie auskennen, sondern darüber hinaus auch gleichermaßen in den Sprachen der Mathematik, der Informatik und der physikalischen Wissenschaften¹⁹. Die universitäre Ausbildung steht hier vor einer neuen Herausforderung.

Modellkategorien

Modelle werden ganz speziell auch für spezifische Anwendungsfälle entwickelt, beispielsweise für die Düngeberatung in der praktischen Landwirtschaft oder für die Lösung eines speziellen pflanzenphysiologischen Problems. Die jeweils anzuwendenden Modellierverfahren unterscheiden sich dabei beträchtlich und müssen an den jeweiligen Anwendungszweck angepasst werden.

In der praktischen Landwirtschaft ist es oft nicht möglich, genaue Datenerhebungen durchzuführen. Entsprechende Modellsätze müssen daher auf einfachen und robusten Prinzipien aufgebaut werden. Typische Beispiele hierfür sind die Berechnung des Pflanzenzuwachses auf der Basis der absorbierten Sonneneinstrahlung²⁰ oder der Düngung^{21,22}. Entsprechend aufgebaute Modelle unternehmen nicht den Versuch, die einzelnen kausalen Hintergründe physiologischer Wechselwirkungen zu durchleuchten, sondern beschreiben lediglich ein Systemverhalten. Hierbei müssen zwangsläufig empirisch orientierte Modellansätze angewandt werden, die keine außerhalb der Erfahrung

liegenden Annahmen enthalten. Sie eignen sich nur bedingt zur Beantwortung von Fragestellungen aus der Forschung. Empirische Modelle haben stets lokalen Charakter und können nicht ohne weiteres auf andere Standorte übertragen werden.

Im Gegensatz zu empirischen Modellen weisen mechanistische Modelle eine wesentlich höhere Detailgenauigkeit auf, indem sie Zusammenhänge zwischen physiologischen Vorgängen auf verschiedenen biologischen Organisationsebenen herstellen. In den 1980er Jahren wurde beispielsweise die Bedeutung eines als Absisinsäure bezeichneten Hormons in der Regulation des Pflanzenwasserhaushaltes erkannt²³. Es wird unter anderem in den Wurzeln unter trockenen Bodenbedingungen gebildet, über den Transpirationsstrom in die Blätter geleitet und bewirkt dort letztendlich eine Einschränkung der Dampfabgabe an die Atmosphäre. Die Pflanze wird damit in gewissen Grenzen vor Austrocknung geschützt. Nun entstehen dabei natürlich Vorwärts- und Rückkopplungseffekte zu anderen physiologischen Prozessen, wie beispielsweise der hydraulischen Steuerung des Pflanzenwasserhaushaltes²⁴. Mechanistische Modelle stellen sich der Aufgabe, derartige Wechselwirkungen zu quantifizieren und eignen sich daher zur Erforschung komplexer physiologischer Beziehungen. Sie sind primär forschungsorientiert, bilden dabei aber die Basis für die in praktischer Anwendung notwendige Verallgemeinerung. Umgekehrt ist es aber auch möglich, dass sich verallgemeinerte, empirische Modelle durch fortwährende Verbesserungen und Anpassungen zu mechanistischen Modellen entwickeln.

Neben diesen grundsätzlichen Eigenschaften können Modelle auch zusätzliche Merkmale aufweisen:

Aufgrund der Zufälligkeit vieler biologischer und umweltphysikalischer Prozesse können Modellsimulationen so angelegt werden, dass sie deren stochastische Merkmale widerspiegeln. Wetterereignisse könnten beispielsweise in den Grenzen der Wahrscheinlichkeit ihres Auftretens generiert und anschließend im Hinblick auf ihre Auswirkung auf das Pflanzenwachstum un-

tersucht werden. Gleiches gilt für die Ausbreitung von Schaderregern oder das Auftreten von Lichtflecken in einem Waldbestand.

Deterministische Modelle geben keinen Aufschluss über die Unsicherheiten ihrer Modellprognosen und produzieren lediglich ein Ergebnis. Ein entsprechendes Wachstumsmodell würde zum Beispiel Prognosen über den täglichen Zuwachs der Pflanzenbiomasse produzieren, dabei aber keinen weiteren Aufschluss über die Folgen des Eintretens zufälliger Ereignisse, wie beispielsweise den plötzlichen Befall von Schaderregern geben. Aufgrund ihrer einfachen Anwendbarkeit haben deterministische Ansätze eine weite Verbreitung gefunden.

Statische Modelle werden zur Beschreibung vereinfachter Beziehungen, wie beispielsweise dem Verhältnis zwischen jährlichem Mineraldüngungsaufwand und dem Kornertrag von Getreidepflanzen verwendet. Sie werden auch dann verwendet, wenn Systemprozesse unter Gleichgewichtszuständen simuliert werden sollen. Bei der Simulation der Dampfdiffusion von Blättern über einen kurzen Zeitraum wird beispielsweise angenommen, dass sich die atmosphärischen und biologischen Bedingungen in diesem Zeitraum nicht ändern, d. h. statisch verhalten.

Dynamische Modelle berücksichtigen den zeitlichen Verlauf von pflanzlichen Prozessen und Systemzusammenhängen. Sie eignen sich daher beispielsweise zur Charakterisierung von Vegetationsperioden, in deren Verlauf sich jahreszeitliche Einflüsse auf die pflanzliche Entwicklung und das Wachstum auswirken. Sie machen häufigen Gebrauch von Differentialgleichungen, die integriert werden müssen, um die zeitliche Dynamik dieser Prozesse charakterisieren zu können.

Der Modellentwicklungszyklus

Die praktische Modellentwicklung läuft stets nach einem festen zyklischen Schema ab und vereint die klassischen Vorgehens-

weisen der wissenschaftlichen Theoriebildung mit den neuen Methoden der Softwareentwicklung (Abb. 1).

Am Anfang steht die Analyse einer Problemsituation. Die Anpassung eines Ackerbausystems an die spezifischen Verhältnisse eines Ökosystems kann ein Problem darstellen, ein anderes die Verhinderung des Stickstoffaustrages in das Grundwasser. In der Bewässerung müssen ökonomische und ökologische Interessen in Einklang gebracht werden. In der Pflanzenphysiologie gilt es, die außerordentlich komplexen Wechselwirkungen verschiedener Stoffwechselprozesse zu verstehen. Aufgrund häufig vorkommender heterogener Geländebeziehungen stellt die Übertragung von punktuellen Wettermessungen in die umliegende Region ein Problem dar. In der Bodenphysik erschweren Quellungs- und Schrumpfungsvorgänge die Erfassung und Simulation von gesättigten und ungesättigten Wasserleitfähigkeiten. Die Liste ließe sich beliebig fortsetzen.

Basierend auf bereits vorhandenem Erfahrungswissen können nun Hypothesen zur Lösung dieser Probleme formuliert werden. Bevor die hierzu erforderlichen Schritte jedoch tatsächlich erarbeitet werden, setzen moderne Softwareentwicklungsverfahren einen Dialog mit den zukünftigen Anwendern der Modelle voraus. In intensiven Gesprächen werden dabei die zu erwartenden Funktionsweisen des Modells definiert. Hierbei werden unter anderem die Randbedingungen, die Parameter- und Datenansprüche, die Nutzerinteressen und der zeitliche Rahmen der Modellentwicklung festgelegt. Dieser Prozess ermöglicht die Fokussierung des Modellentwicklungszyklusses auf die spezifischen Bedürfnisse des späteren Modellanwenders, unabhängig davon, ob es sich dabei um eine wissenschaftliche oder eine anwendungsorientierte Problemlösung handelt.

Nach Beendigung des ersten Anwenderdialogs werden in der heutigen Softwareentwicklung so genannte Testverfahren formuliert, die während der folgenden Entwicklungsschritte stets garantieren, dass das Endprodukt seine ursprünglich definierte Funktionalität behält. Nach Abschluss eines jeden Schrittes wird

dabei ein neu entwickeltes Modul jedes Mal in seinen zugewiesenen Systemzusammenhang gebracht und anschließend auf seine ursprünglich vorgesehene Funktionsweise überprüft. Auf diese Weise lassen sich Fehler sehr schnell eingrenzen und eine stetige Orientierung des Modellentwicklungsprozesses an den Anwenderwünschen sicher stellen.

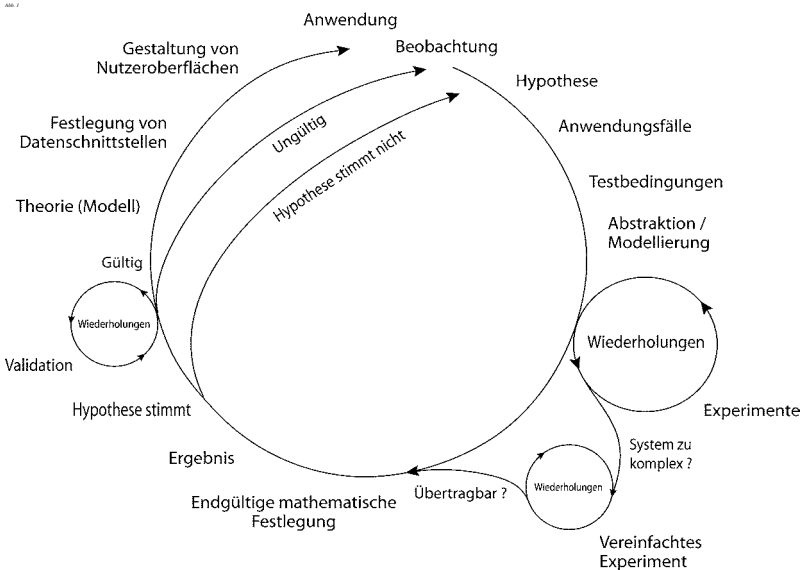


Abb. 1:
 Der Modellentwicklungszyklus
 (Englischsprachige Originalversion in: Langensiepen, M. (2004) Software Development and Water Science. In: Stewart, B.A. and Howell, T.A. (eds.) Encyclopedia of Water Science. Abdruck mit freundlicher Genehmigung des Verlages Marcel Dekker, Inc., New York.)

Nach Abschluss der Planungsphase werden die einzelnen zu berücksichtigenden Prozesse in logische Zusammenhänge gebracht, aus denen dann später das Gesamtmodell erwächst. Hierzu wird zunächst ein Grundgerüst gefertigt, das bereits erste abstrakte Züge des zukünftigen Modells trägt. Im weiteren Verlauf des Entwicklungszyklus werden diese abstrakten Eigenschaften dann tatsächlich implementiert. Da die Abstraktion im-

mer vorausgehende differenzierte Betrachtungen voraussetzt, darf sich ein Modellentwickler nicht nur auf einer bestimmten Detailebene auskennen, sondern muss außerdem ein erhebliches Wissen über die Zusammenhänge zwischen verschiedenen biologischen Organisationsebenen besitzen. Nach meiner Auffassung hat die Abstraktion in der Modellierung eine zentrale Bedeutung, und ich werde diesen wichtigen Schritt im folgenden Abschnitt detailliert anhand eines konkreten Beispiels näher erläutern.

Nachdem das Modell seine grobe Struktur erhalten hat, müssen die Konstanten der zu Grunde liegenden Gleichungen dem vorliegenden Anwendungsfall entsprechend festgelegt werden. Dieses Verfahren wird als „Parametrisierung“ bezeichnet und geschieht unter anderem durch Auswertung von Experimenten. Bei diesen ersten Experimenten kann sich die zunächst erdachte Struktur als zu komplex erweisen, sodass einzelne Probleme isoliert behandelt werden müssen. Es stellt sich dabei aber stets die Frage, ob die dabei gewonnenen Erkenntnisse in den ursprünglichen Systemzusammenhang gebracht werden können. Sind sie nicht übertragbar, müssen entsprechend neue experimentelle Ansätze zur Lösung des Problems entwickelt werden.

Sind die Parametrisierungsarbeiten abgeschlossen, kann das Modell in seine endgültige mathematische Form gebracht werden. Hierdurch wird es erst überprüfbar. Es ist gängige Praxis, dass die hierzu notwendigen Daten bereits während der Parametrisierungsphase in unabhängigen Experimenten erhoben werden. Es handelt sich dabei aber nicht um Validationsdaten im klassischen Sinne. Sie dienen lediglich zur Überprüfung der ursprünglich formulierten Forschungshypothesen. Die eigentliche Validation beginnt erst nach der Vorstellung des Modells vor der Fachöffentlichkeit und wird auf der Basis möglichst vieler unabhängiger Experimente durchgeführt. Hierbei erweist sich, ob die in dem Modell formulierten Hypothesen zutreffen oder falsch sind.

Aufgrund der enormen Komplexität handelt es sich bei pflanzlichen Systemen stets um offene Systeme. Hiermit ist gemeint,

dass die Randbedingungen und Mechanismen niemals in ihrer ganzen Vollständigkeit erfasst werden können. Es stellt sich daher die Frage, ob das klassische hypothetisch-deduktive Modell, das in Grundlagenwissenschaften²⁵ so erfolgreich ist, überhaupt auf natürliche Systeme angewendet werden kann²⁶. Denn wie ist es möglich, die Hypothesen über das Funktionieren eines Systems zu überprüfen, ohne dessen Wirkungsmechanismen vollständig zu begreifen bzw. über entsprechend umfassende Validationsdaten zu verfügen? In der Modellierung pflanzlicher Systeme kann hier zur Zeit nur ein pragmatischer Weg gegangen werden, indem Modelle als Vereinfachungen bzw. Näherungen an die Wirklichkeit begriffen werden.

Erfüllt das Modell seinen Anwendungszweck, müssen schließlich die Daten- und Nutzerschnittstellen festgelegt werden. Es handelt sich um einen sehr dynamischen Prozess, der in engem Dialog mit den späteren Modellnutzern durchgeführt wird. Hierbei stehen sehr viele Möglichkeiten zur grafischen und technischen Gestaltung von Nutzerschnittstellen zur Verfügung, die sorgfältig und dem spezifischen Anwendungsfall entsprechend angewendet werden müssen. Der sparsame und intuitive Umgang mit diesen Möglichkeiten trägt mit dazu bei, ob sich ein Modell erfolgreich durchsetzt.

Der Modellentwicklungszyklus schließt sich mit der praktischen Anwendung des Modells. Dies bedeutet jedoch nicht, dass hiermit die Arbeit des Modellentwicklers beendet ist. Wechselnde Modellanforderungen und neue Problemsituationen führen dazu, dass der Modellentwicklungszyklus häufig von neuem durchlaufen werden muss. An dieser späten Stelle zeigt es sich, dass sich eine sorgfältige Planung des Modellsystems auszahlt: Die Wiederverwendbarkeit bestehender Modellkomponenten wird im Wesentlichen durch die Fähigkeit des Modellierers bestimmt, zwischen einzelnen Problemsituationen differenzieren und abstrahieren zu können.

Abstraktion

Aufgrund der extremen Komplexität pflanzlicher Systeme ist es sinnvoll, einzelne ökophysiologische Probleme zunächst isoliert zu betrachten, um deren Lösungen anschließend wieder in ihren Systemzusammenhang zu bringen. Die Zergliederung eines Gesamtproblems in kleinere Einzelprobleme und deren anschließende Projektion in eine hypothetische Lösungsstruktur wirkt sich dabei positiv auf die Durchschaubarkeit und zielstrebige Bearbeitung eines Modells aus. Da Elemente in Problemräumen und ihre Repräsentanten in Lösungsräumen als Objekte definiert sind, ist die Methode der objektorientierten Programmierung zur Bewältigung von Problemen und Schaffung wissenschaftlichen Erkenntnisgewinns besonders geeignet.

Wenn wir mit einem konkreten Problem konfrontiert sind, haben wir gewöhnlich nur vage Vorstellungen, in welcher Form wir das Lösungsziel erreichen könnten. Noch besser wäre es natürlich, wenn wir den Lösungsweg exakt vor unseren Augen hätten, aber dies ist leider nur sehr selten der Fall. Wir müssen uns daher ein Rahmenwerk konstruieren, in dem wir unsere Lösungsvorstellungen abstrakt formulieren und flexibel handhaben können, um am Ende alternative Lösungen und Anwendungen selektieren zu können. Ich möchte diesen wichtigen Prozess anhand eines konkreten Beispiels erläutern:

In Abb. 2 ist die schematische Illustration eines Laubblattes dargestellt. Zwischen der Blattoberseite und der Blattunterseite ist Blattgewebe (Mesophyll) eingebettet, in dem eine Vielzahl biochemischer Prozesse ablaufen. Einer der wichtigsten Prozesse ist die Photosynthese, die als Motor des Pflanzenwachstums dient. Im Verlauf dieses Prozesses gelangt Kohlendioxid aus der Luft in das Pflanzengewebe und wird zur Synthese verschiedener Assimilate weiterverarbeitet. Damit die daran beteiligten Molekülstrukturen nicht denaturieren, muss die Blattemperatur auf erträglichem Niveau gehalten werden. Dies geschieht durch Entstehung von Verdunstungskälte, die durch die Transpiration der Blätter hervorgerufen wird. Der Abtransport des dabei ent-

stehenden Wasserdampfs erfolgt zunächst durch Diffusion aus dem Mesophyll an die stomatären Spaltöffnungen, die sich an den Blattoberflächen befinden. Dort wird der Dampf zunächst laminarer Luftströmung ausgesetzt, die später, in Abhängigkeit von der Blattform und der unmittelbar vorherrschenden Windgeschwindigkeit, in turbulente Strömung übergeht. Entsprechend wird die Geschwindigkeit des Dampftransportes entlang dieses Weges durch drei verschiedene Transportwiderstände beeinflusst (s. Abb. 2): Durch den stomatären Diffusionswiderstand r_s , durch den laminaren Grenzschichtwiderstand r_b und durch den turbulenten Transportwiderstand r_a .

In einem Pflanzenmodell könnten wir nun ein Objekt definieren, das sich „LeafTransport“ nennt. Um die Transportrate zu einem

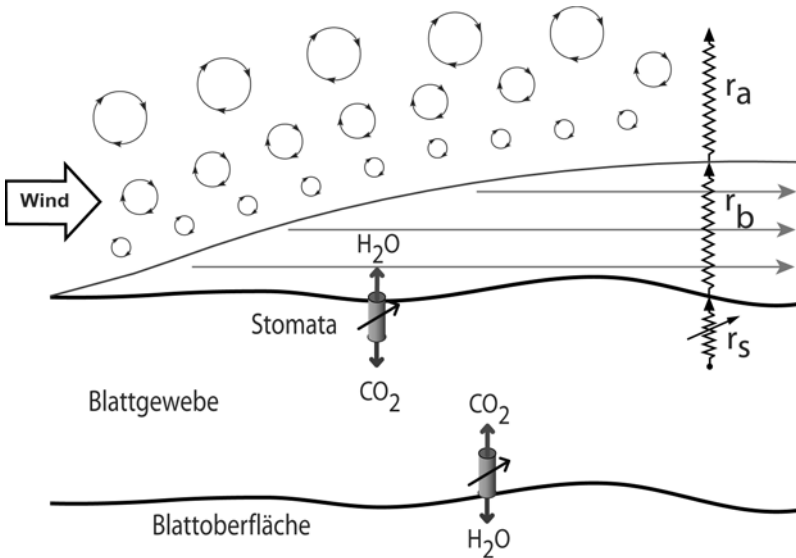


Abb. 2:

Dampfabgabe eines Laubblattes an die Atmosphäre durch Diffusion, laminare und turbulente Luftströmung. Der Diffusionswiderstand der Blattporen r_s wird durch eine Vielzahl variabler physiologischer Größen festgelegt. Die laminaren und turbulenten Transportwiderstände r_b und r_a können aus der geometrischen Form des Blattes und den aerodynamischen Eigenschaften des Luftstroms abgeleitet werden.

gegebenen Zeitpunkt berechnen zu können, müssen zunächst die erwähnten Transportwiderstände festgelegt werden. Hierzu könnten wir eine Methode „setResistances“ entwickeln, aber dies wäre nicht vorteilhaft, weil r_a und r_b im Wesentlichen von den aerodynamischen Eigenschaften der Blätter und des Pflanzenbestandes abhängig sind, während r_s hauptsächlich von physiologischen Faktoren beeinflusst wird. Die zu Grunde liegenden Mechanismen, Zustandsgrößen und Parameter unterscheiden sich zu stark, um alle Berechnungen innerhalb einer einzigen Routine unterbringen zu können. Es ist daher sinnvoller zwei getrennte Methoden „setAeroDynResistances“ und „setStomatalRes“ zu definieren, die zwischen den unterschiedlichen Eigenschaften differenzieren.

„LeafTransport“ könnte nun für eine bestimmte Pflanzenart parametrisiert und anschließend in ein entsprechendes Gesamtmodell eingebunden werden. Es kommt jedoch häufig vor, dass die gleiche Modellstruktur für verschiedene Pflanzenarten eingesetzt werden soll. Dies würde zum Beispiel bedeuten, dass die Grenzschichtwiderstände von Weizenblättern und Tannennadeln mit dem gleichen Modul „LeafTransport“ berechnet werden müssten. Durch die rigide Festlegung des Moduls müssten wir jedoch den Algorithmus für diese Pflanzenarten jedes Mal ändern, da sich die aerodynamischen Eigenschaften ihrer Blätter fundamental voneinander unterscheiden. Damit würden wir aber einen der wichtigsten Grundsätze der objektorientierten Programmierung verletzen: Module sollen für Erweiterungen offen, aber für Veränderung geschlossen sein²⁷. Es gibt eine Reihe von guten Gründen, diesem Grundsatz zu folgen. Das Entstehen eines komplexen Systemmodells in einem größeren Forschungsverbund ist beispielsweise nur dann möglich, wenn die zu Grunde liegenden Module nach gewissen Regeln miteinander verknüpft werden können. Wiederverwendbarkeit, Flexibilität und Wartungsfreundlichkeit sind weitere Zielsetzungen, um das zu erreichen.

Wie können wir aber das Verhalten eines Moduls ändern, ohne dessen Struktur zu verändern? Der Schlüssel liegt hier in einem

Verfahren, das zunächst in einer größtmöglichen Abstraktion ein Modell konstruiert, das dann in nachfolgenden Schritten durch geeignete Modifizierung zu einem jeweils gegebenen Anwendungsfall passend ausdifferenziert wird. In unserem konkreten Beispiel könnten wir ein abstraktes Modul „LeafTransportType“ definieren und daraus zwei weitere Module „WheatLeafTransport“ und „PineLeafTransport“ ableiten (Abb. 3). „LeafTransportType“ würde dabei als Schnittstelle fungieren, über die wir flexibel auf die artspezifischen Transportcharakteristiken zugreifen könnten. Es wäre sogar möglich, weitere artspezifische Transportmodule zu entwickeln ohne dabei die Grundstruktur zu verändern. „LeafTransportType“ garantiert, dass die Methoden der angesprochenen Module immer nach den gleichen Regeln angesprochen werden können.

Was würde aber geschehen, wenn wir den Algorithmus einer Methode und damit möglicherweise deren Datenansprüche und

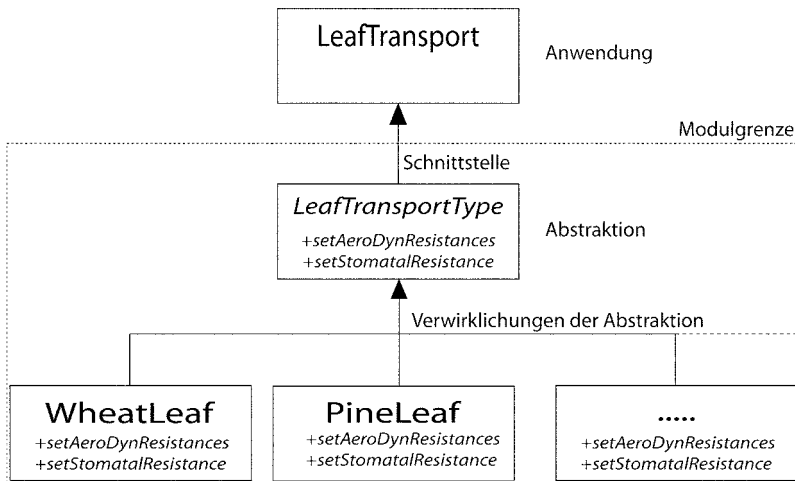


Abb. 3:
 Abstraktion einer Problemlösung. Als Beispiel wurde die in Abb. 2 dargestellte Transportsituation gewählt. Das abstrakte Transportsystem „LeafTransportType“ wird nach zwei gegebenen Anwendungsfällen ausdifferenziert („WheatLeaf“ „PineLeaf“).

Parameter veränderten? Es würden sich damit zwangsläufig Änderungen in der Schnittstellenstruktur ergeben, die sich auf die darüber gelagerte Vererbungshierarchie auswirken würden, was in der objektorientierten Programmierung aus den bereits erwähnten Gründen ja nicht wünschenswert ist. Die Lösung liegt in der Auslagerung der abstrakten Methode in eine weitere Schnittstelle. In unserem konkreten Beispiel könnte die Berechnung des stomatären Widerstands beispielsweise auf der Grundlage von verschiedenen empirischen Lichtabsorptionsbeziehungen vorgenommen werden (Abb. 4). Hierzu müssten wir eine Schnittstelle „StomatalResistances“ definieren, aus der beispielsweise zwei weitere Module „SquareRoot“ and „Hyperbolic“ abgeleitet werden, welche die entsprechenden Kurvenanpassungen repräsentieren. „StomatalResistances“ müsste nun nur noch an „LeafTransportType“ gekoppelt werden, um flexibel über die Module „WheatLeaf“ oder „PineLeaf“ angesprochen werden zu können. Der Vorteil dieses Konstrukts besteht darin,

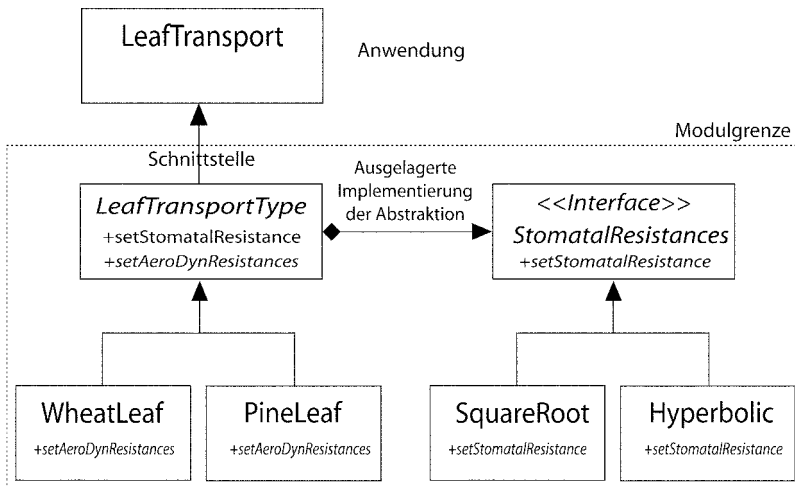


Abb. 4:
 Auslagerung der abstrakten Methode „setStomatalResistance“ aus Abb. 3 in eine Schnittstelle. Die Abstraktion und ihre Implementierung lassen sich hierdurch unabhängig von einander variieren, so dass eine maximale Flexibilität in der Anwendung der abstrakten Schnittstelle „LeafTransportType“ erreicht wird.

dass die Abstraktion und ihre Implementierung unabhängig voneinander variiert werden können. Hierdurch wird maximale Flexibilität in der Anwendung und Veränderung der einzelnen Algorithmen ermöglicht. Das Entscheidende ist hierbei, dass sich die Schnittstelle des Modulverbundes nach außen immer gleich verhält. Wir entlasten damit einen außenstehenden Anwender von dem Zwang sich mit der Logik unserer Problemlösung auseinandersetzen zu müssen und konfrontieren ihn mit einem abstrakten Objekt, das lediglich seinen Nutzen erfüllen muss.

Sie sehen an diesem Beispiel, dass sich die Modellierung in einem erheblichen Ausmaß mit der Logik des wissenschaftlichen Problemlösens und deren praktischer Umsetzung beschäftigt. Das dabei entstehende logische Gerüst ist Grundvoraussetzung dafür, dass ein Modell mit mathematischen und statistischen Mitteln verwirklicht werden kann. Die Abwägung zwischen Abstraktion und Differenzierung von Problemlösungen ist hierbei der entscheidende und vielleicht am schwierigsten zu bewältigende Schritt. Abhängigkeiten, Flexibilität, Leistungsfähigkeit, Wiederverwendbarkeit, Skalenebene, Kapselung und Lösungsschärfe sind weitere Merkmale eines jeden Moduls, die oft in gegenseitigem Konflikt miteinander stehen, aber trotzdem sorgfältig gegeneinander ausbalanciert werden müssen. Je besser ein solches Gleichgewicht hergestellt wird, desto genauer können die komplexen Wechselwirkungen pflanzlicher Prozesse verstanden werden.

Modellierung pflanzlicher Systeme

Die Entwicklung von Pflanzenmodellen erfordert, dass unsere Vorstellungen über die Funktionsweisen von pflanzlichen Systemen explizit in Form von mathematisch-logischen Zusammenhängen formuliert werden. Sie werden damit zu überprüfaren Hypothesen. Hierdurch ist es uns möglich, das Zusammenwirken verschiedener komplexer pflanzenphysiologischer Prozesse verstehen zu lernen und dabei auch Forschungsgebiete zu identifizieren, in denen noch Wissenslücken bestehen.

Aus ökologischen und wirtschaftlichen Gründen hat die Charakterisierung des Pflanzenwachstums in der Modellierung pflanzlicher Systeme eine besondere Bedeutung. Es handelt sich um einen hochkoordinierten Prozess, der aus dem Zusammenwirken einer Vielzahl von Einzelmechanismen resultiert. Auf der zellulären Ebene wird Wachstum durch Zellteilung, Zellstreckung und Vermehrung zelleigener Substanz hervorgerufen, aber diese Prozesse geschehen selbstverständlich nicht in der Isolation. Die Regulation verschiedener physiologischer Prozesse wie die Photosynthese, die Respiration, der Transport, die Speicherung und die Verteilung von Wasser, Nährstoffen und Hormonen sorgen dafür, dass das Wachstum in den einzelnen Wachstumszonen nicht unkontrolliert geschieht. Trotz erheblicher Forschungsanstrengungen sind wir immer noch weit davon entfernt, das Zusammenwirken dieser physiologischen Regelmechanismen zu begreifen.

Die erwähnte Photosynthese dient als Motor des Pflanzenwachstums. Obwohl die einzelnen daran beteiligten Mechanismen prinzipiell verstanden werden²⁸, haben wir immer noch Schwierigkeiten, die gegenseitige Beeinflussung dieser Prozesse in quantitativ beschreibender Weise darzustellen. In der Molekularbiologie werden Modelle daher nicht nur zu Prognosezwecken sondern auch als heuristische Werkzeuge zur Erforschung der beteiligten Stoffwechselwege eingesetzt. Durch gezielte genetische Manipulation können die beteiligten Mechanismen dann quantitativ erfasst werden. Dies wird letztendlich dazu führen, dass komplexe physiologische Wechselwirkungen, beispielsweise zwischen Photosynthese, Stickstoff- und Kohlenstoffmetabolismus, tatsächlich quantifiziert werden können.

In der Pflanzenforschung stehen wir außerdem vor der schwierigen Fragestellung, in welcher Weise physiologische Prozesse zwischen verschiedenen biologischen Organisationsebenen skaliert werden können. Diese erfolgen über ein komplexes System von Vorwärts- und Rückwärtskopplungsmechanismen, die sich über die Leitbahnen, verschiedene Stoffwechselketten und den Hormonhaushalt fortpflanzen. Wie lässt sich beispielsweise die

Regulation der stomatären Öffnungsweiten von den Blatt- auf die Pflanzen- und Bestandesebenen skalieren? Welche Steuermechanismen sind an der Verteilung von Assimilaten zwischen Wachstum und Speicherung beteiligt? Wie wirkt sich eine verminderte Stickstoffverfügbarkeit im Boden auf die verschiedenen physiologischen Prozesse des Kohlenstoffwechsel aus? In welcher Form werden Signale zwischen verschiedenen physiologischen Prozessen ausgetauscht? Welche Sensoren sind für die Ausschüttung von hormonellen Steuersignalen verantwortlich?

Keiner der erwähnten Prozesse geschieht in der Isolation, und wir stehen vor der großen Herausforderung, deren Wechselwirkungen mit Hilfe mathematischer Modelle quantitativ zu beschreiben.

Eine weitere Herausforderung liegt in der Übertragung auf praktisch anwendbare Verfahren für die Biologie und Landwirtschaft. Praktische Anwendungen setzen robuste und praxisnahe Lösungen voraus. Der „Datenhunger“ solcher Lösungen sollte möglichst gering gehalten werden. Die Abstraktion von Erkenntnissen aus der Grundlagenforschung und die Differenzierung von Ergebnissen aus der angewandten Forschung werden bei der Erstellung dieser angewandten Verfahren gleichermaßen eine wichtige Rolle spielen. Die Modellierung pflanzlicher Systeme muss sich dabei der Herausforderung stellen, die richtige Balance zwischen beiden Verfahren zu finden.

Perspektiven

Sehr geehrte Damen und Herren, ich hoffe, dass es mir gelungen ist, Ihnen deutlich zu machen, dass es sich bei der Modellierung pflanzlicher Systeme um einen neuen und sich dynamisch entwickelnden Forschungszweig handelt.

Modellierung hat in den Naturwissenschaften und den Ingenieurwissenschaften eine große Bedeutung. Die neuen Möglichkeiten der so genannten „grünen Wissenschaften“ und der Softwareent-

wicklung werden dazu führen, dass die Modellierung pflanzlicher Systeme integraler Bestandteil der Pflanzenwissenschaften werden wird. Schon heute erlebt die Modellierung pflanzlicher Systeme einen stark wachsenden und lebhaften internationalen Austausch. Durch die Bildung eines hier im Entstehen begriffenen Netzwerks kann es möglich werden, den gewaltigen vor uns stehenden Aufgaben in der Sicherung der Ernährung, in der Schonung der Umwelt und in der Förderung der Gesundheit besser gerecht zu werden.

Jeder, der eine Zukunft in der wissenschaftlichen Arbeit auf den Gebieten der Agrarwissenschaften, der Biologie und der ökologischen Umweltsicherung anstrebt, wird sich vertiefte Kenntnisse in der mathematischen Modellierung und der Simulation aneignen müssen. Es wird keine Forschung geben, die auf diese jetzt im Frühstadium schon weltweit verbreiteten Hilfsmittel verzichten kann. Aber auch der an reiner Praxis und bloßer Anwendung Interessierte wird sich zumindest Grundkenntnisse aneignen müssen, um zu verstehen, welche Hilfsmittel, beispielsweise zur Beurteilung von Möglichkeiten der Pflanzenproduktion, heute zur Verfügung stehen, welche Vorteile er damit gewinnen kann und möglicherweise aber auch, wo heute noch die Grenzen solcher Verfahren liegen.

Bei aller Komplexität dieser Aufgaben wird es sicherlich schwierig werden, die richtige Balance zwischen den zur Verfügung stehenden Möglichkeiten zu finden. Albert Einstein gab uns hierzu den hilfreichen Ratschlag²⁹: „Everything should be made as simple as possible, but not simpler.“

Ich danke Ihnen für Ihre Aufmerksamkeit.

Anmerkungen

- 1 *The Arabidopsis Genome Initiative* (2000) Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. *Nature* 408: 796–813.
- 2 *Bialek, W. and Botstein, D.* (2004) Introductory Science and Mathematics Education for 21st-Century Biologists. *Science* 203: 788–790.
- 3 *Monsi, M. and Saeki, T.* (1953) Über den Lichtfaktor in Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung in der Stoffproduktion. *Japanese Journal of Botany* 14: 22–52.
- 4 *Loomis, R.S. and Williams, W.A.* (1963) Maximum crop productivity: an estimate, *Crop Science* 3: 67–72.
- 5 *de Wit, C.T.* (1965) Photosynthesis of leaf canopies. *Inst. Biol. Chem. Res. Field Crop Herb. Agric. Res. rep.* 663. Wageningen, Netherlands.
- 6 *Fuchs, M. and Tanner, C.B.* (1970) Error analysis of Bowen ratios measured by differential psychrometry. *Agric. Meteorol.* 7: 329–334.
- 7 *Kaimal J.C. and Finnigan, J.J.* (1994) Atmospheric boundary layer flows. Oxford University Press.
- 8 *Lemon, E.R., Stewart, D.W. and Shawcroft, R.W.* (1971) The sun's work in a corn field. *Science* 174: 371–378.
- 9 *Penning de Vries, F.W.T.* (1975) Use of assimilates in higher plants. In Cooper, J.P. (ed.) *Photosynthesis and productivity in different environments*. Cambridge University Press.
- 10 *Gaastra, P.* (1959) Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. *Mededelingen Landbou* 59: 1–68.
- 11 *Cowan, I.R.* (1977) Stomatal behaviour and environment. *Adv. Bot. Res.* 4: 117–228.
- 12 *Schulze, E.D., Hall, A.E., Lange, O.L. and Walz, H.* (1982) A portable steady-state porometer for measuring the carbon dioxide and water vapour exchange of leaves under natural conditions. *Oecologia* 53: 141–145.
- 13 *Ritchie, J.T., Godwin, D.C. and Otter-Nacke, S.* (1985) CERES-Wheat. A simulation model of wheat growth and development. Texas AM University Press.
- 14 *Wilkerson, G.G., Jones, J.W., Boote, K.J. and Mishoe, J.W.* (1985) SOYGRO V5.0. Soybean crop growth and yield model. Technical documentation. Agric. Eng. Dep. Univ. of Florida, Gainesville.
- 15 *Oreskes, N., Shrader-Frechette, K. and Belitz, H.* (1994) Verification, validation, and confirmation of numerical models in the earth sciences. *Science* 263: 641–646.

- 16 *Ritchie, J.T.* (1989) A user-oriented model of the soil water balance of wheat. In Day, W. and Atkins, R.K. (eds.) *Wheat growth and modeling*. Plenum, New York.
- 17 *Passioura, J.B.* (1996) Simulation models: Science, snake oil, education or engineering? *Agron. J.* 88: 690–694.
- 18 www.apsru.gov.au.
- 19 *Bialek, W. and Botstein, D.* (2004) Introductory Science and Mathematics Education for 21-Century Biologists. *Science* 203: 788–790.
- 20 *Monteith, J.L.* (1977) Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 281: 277–294.
- 21 *Mitscherlich, E.A.* (1952) Das Gesetz vom abnehmenden Bodenertrage und was darunter zu verstehen ist. *Vorträge und Schriften der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, Heft 43.
- 22 *Kaltofen, H.* (1979) Die mathematische Behandlung des Pflanzenwachstums und der Ertragsbildung – Rückblick und Ausblick. *Biologische Rundschau* 17: 229–248.
- 23 *Raschke, K.* (1987) Action of abscisic acid on guard cells. In Zeiger, E., Farquhar, G.D. and Cown, I.R. (eds.) *Stomatal function*. Stanford University Press, Stanford, California.
- 24 *Tardieu, F., Zhang, J. and Gowing, C.J.G.* (1993) Stomatal control by both ABA in the xylem sap and leaf water status: a test of a model for droughted or ABA-fed-field-grown maize. *Plant, Cell and Environment* 16: 413–420.
- 25 Beispielsweise in der Vakuumphysik.
- 26 *Oreskes, N., Shrader-Frechette, K. and Belitz, H.* (1994) Verification, validation, and confirmation of numerical models in the earth sciences. *Science* 263: 641–646.
- 27 *Meyer, B.* (1997) *Object-Oriented Software Construction*. Prentice Hall.
- 28 Photonenabsorption, Energieableitung, Elektronentransport, Wasserspaltung, Bereitstellung chemischer Energie, Assimilation von Kohlendioxid, Bindung an Ribulosebisphosphat, Calvin-Zyklus.
- 29 *Calaprice, A.* (1996) *The Quotable Einstein*. Princeton University Press.

Matthias Langensiepen

1963 in Bonn geboren.

1985–1987 Landwirtschaftliche Ausbildung in Soest, Westfalen.

1988–1992 Studium der Internationalen Agrarwirtschaft an der Universität Gesamthochschule Kassel.

1993–1995 Studium der Ökologischen Umweltsicherung an der Universität Gesamthochschule Kassel.

1995–1997 Promotion zum Dr.-Ing. mit der Arbeit „Verbesserung des Agrarsystemmanagements unter Verwendung meteorologischer Netzwerkdaten: Fallstudien in Brasilien, Deutschland und Israel“. Abschluss mit Auszeichnung an der Universität Gesamthochschule Kassel.

1998–2000 Wissenschaftlicher Mitarbeiter an den Fakultäten für Agrarwissenschaften und Biologie der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel (Sonderforschungsbereich 192).

2001–2002 Wissenschaftlicher Assistent an der Fakultät für Gartenbauwissenschaften der Universität Hannover.

Seit 2003 Juniorprofessor für Modellierung pflanzlicher Systeme an der Landwirtschaftlich-Gärtnerische Fakultät der Humboldt-Universität zu Berlin.

Ausgewählte Veröffentlichungen

Zur Modellierung pflanzlicher Systeme: Are crop models universally applicable? (1999); *Crop models in international development: The challenges ahead* (1999); *Modelling wheat growth and yield in North Germany using CERES-Wheat: Validation under contrasting management conditions* (2003); *Software development and water science* (2004).

Zum Pflanzenwasserhaushalt: Experimentelle Verifikation eines agrarmeteorologischen Verdunstungsmodells (1992); *Einführung in die Grundlagen der thermoelektrischen Saftstrommessung von Pflanzen: Ein Vergleich zwischen Wärmebilanzverfahren und Wärmeimpulsmethode* (1995); *Verbesserung des Agrarsystemmanagements unter Verwendung meteorologischer Netzwerkdaten: Fallstudien in Brasilien, Deutschland und Israel* (1997); *TCorn : A computer model simulating maize transpiration* (1999); *Evaporation and energy balance* (2003); *Scaling transpiration from leaves and canopies* (2004).

In der Reihe **Öffentliche Vorlesungen** sind erschienen:

- | | | | | | |
|----|--|----|--|----|---|
| 1 | <i>Volker Gerhardt</i>
Zur philosophischen Tradition der Humboldt-Universität | 14 | <i>Ludolf Herbst</i>
Der Marshallplan als Herrschaftsinstrument?
Überlegungen zur Struktur amerikanischer Nachkriegspolitik | 26 | <i>Ludmila Thomas</i>
Rußland im Jahre 1900
Die Gesellschaft vor der Revolution |
| 2 | <i>Hasso Hofmann</i>
Die versprochene Menschenwürde | 15 | <i>Gert-Joachim Glaeßner</i>
Demokratie nach dem Ende des Kommunismus | 27 | <i>Wolfgang Reisig</i>
Verteiltes Rechnen: Im wesentlichen das Herkömmliche oder etwas grundlegend Neues? |
| 3 | <i>Heinrich August Winkler</i>
Von Weimar zu Hitler
Die Arbeiterbewegung und das Scheitern der ersten deutschen Demokratie | 16 | <i>Arndt Sorge</i>
Arbeit, Organisation und Arbeitsbeziehungen in Ostdeutschland | 28 | <i>Ernst Osterkamp</i>
Die Seele des historischen Subjekts
Historische Portraituren in Friedrich Schillers „Geschichte des Abfalls der vereinigten Niederlande von der Spanischen Regierung“ |
| 4 | <i>Michael Borgolte</i>
„Totale Geschichte“ des Mittelalters?
Das Beispiel der Stiftungen | 17 | <i>Achim Leube</i>
Semnonen, Burgunden, Alamannen
Archäologische Beiträge zur germanischen Frühgeschichte des 1. bis 5. Jahrhunderts | 29 | <i>Rüdiger Steinlein</i>
Märchen als poetische Erziehungsform
Zum kindeliterarischen Status der Grimmschen „Kinder- und Hausmärchen“ |
| 5 | <i>Wilfried Nippel</i>
Max Weber und die Althistorie seiner Zeit | 18 | <i>Klaus-Peter Johné</i>
Von der Kolonienwirtschaft zum Kolonat
Ein römisches Abhängigkeitsverhältnis im Spiegel der Forschung | 30 | <i>Hartmut Boockmann</i>
Bürgerkirchen im späteren Mittelalter |
| 6 | <i>Heinz Schilling</i>
Am Anfang waren Luther, Loyola und Calvin – ein religionssoziologisch-entwicklungsgeschichtlicher Vergleich | 19 | <i>Volker Gerhardt</i>
Die Politik und das Leben | 31 | <i>Michael Klopfer</i>
Verfassungsgebung als Zukunftsbewältigung aus Vergangenheitserfahrung
Zur Verfassungsgebung im vereinten Deutschland |
| 7 | <i>Hartmut Harnisch</i>
Adel und Großgrundbesitz im ostelbischen Preußen 1800–1914 | 20 | <i>Clemens Wurm</i>
Großbritannien, Frankreich und die westeuropäische Integration | 32 | <i>Dietrich Benner</i>
Über die Aufgaben der Pädagogik nach dem Ende der DDR |
| 8 | <i>Fritz Jost</i>
Selbststeuerung des Justizsystems durch richterliche Ordnungen | 21 | <i>Jürgen Kunze</i>
Verbfeldstrukturen | 33 | <i>Heinz-Elmar Tenorth</i>
„Reformpädagogik“
Erneuter Versuch, ein erstaunliches Phänomen zu verstehen |
| 9 | <i>Erwin J. Haeberle</i>
Berlin und die internationale Sexualwissenschaft
Magnus Hirschfeld-Kolloquium, Einführungsvortrag | 22 | <i>Winfried Schich</i>
Die Havel als Wasserstraße im Mittelalter: Brücken, Dämme, Mühlen, Flutrinnen | 34 | <i>Jürgen K. Schriewer</i>
Welt-System und Interrelations-Gefüge
Die Internationalisierung der Pädagogik als Problem Vergleichender Erziehungswissenschaft |
| 10 | <i>Herbert Schnädelbach</i>
Hegels Lehre von der Wahrheit | 23 | <i>Herfried Münkler</i>
Zivilgesellschaft und Bürgertugend
Bedürfen demokratisch verfaßte Gemeinwesen einer sozio-moralischen Fundierung? | 35 | <i>Friedrich Maier</i>
„Das Staatsschiff“ auf der Fahrt von Griechenland über Rom nach Europa
Zu einer Metapher als Bildungsgegenstand in Text und Bild |
| 11 | <i>Felix Herzog</i>
Über die Grenzen der Wirksamkeit des Strafrechts
Eine Hommage an Wilhelm von Humboldt | 24 | <i>Hildegard Maria Nickel</i>
Geschlechterverhältnis in der Wende
Individualisierung versus Solidarisierung? | 36 | <i>Michael Daxner</i>
Alma Mater Restituta oder Eine Universität für die Hauptstadt |
| 12 | <i>Hans-Peter Müller</i>
Soziale Differenzierung und Individualität
Georg Simmels Gesellschafts- und Zeitdiagnose | 25 | <i>Christine Windbichler</i>
Arbeitsrechtler und andere Laien in der Baugrube des Gesellschaftsrechts
Rechtsanwendung und Rechtsfortbildung | | |
| 13 | <i>Thomas Raiser</i>
Aufgaben der Rechtssoziologie als Zweig der Rechtswissenschaft | | | | |

- 37 *Konrad H. Jarausch*
Die Vertreibung der jüdischen Studenten und Professoren von der Berliner Universität unter dem NS-Regime
- 38 *Detlef Krauß*
Schuld im Strafrecht
Zurechnung der Tat oder Abrechnung mit dem Täter?
- 39 *Herbert Kitschelt*
Rationale Verfassungswahl?
Zum Design von Regierungssystemen in neuen Konkurrenzdemokratien
- 40 *Werner Röcke*
Liebe und Melancholie
Formen sozialer Kommunikation in der ‚Historie von Florio und Blanscheffur‘
- 41 *Hubert Markl*
Wohin geht die Biologie?
- 42 *Hans Bertram*
Die Stadt, das Individuum und das Verschwinden der Familie
- 43 *Dieter Segert*
Diktatur und Demokratie in Osteuropa im 20. Jahrhundert
- 44 *Klaus R. Scherpe*
Beschreiben, nicht Erzählen!
Beispiele zu einer ästhetischen Opposition: Von Döblin und Musil bis zu Darstellungen des Holocaust
- 45 *Bernd Wegener*
Soziale Gerechtigkeitsforschung: Normativ oder deskriptiv?
- 46 *Horst Wenzel*
Hören und Sehen – Schrift und Bild
Zur mittelalterlichen Vorgeschiede audiovisueller Medien
- 47 *Hans-Peter Schwintowski*
Verteilungsdefizite durch Recht auf globalisierten Märkten
Grundstrukturen einer Nutzen-theorie des Rechts
- 48 *Helmut Wiesenthal*
Die Krise holistischer Politikansätze und das Projekt der gesteuerten Systemtransformation
- 49 *Rainer Dietrich*
Wahrscheinlich regelhaft. Gedanken zur Natur der inneren Sprachverarbeitung
- 50 *Bernd Henningsen*
Der Norden: Eine Erfindung
Das europäische Projekt einer regionalen Identität
- 51 *Michael C. Burda*
Ist das Maß halb leer, halb voll oder einfach voll?
Die volkswirtschaftlichen Perspektiven der neuen Bundesländer
- 52 *Volker Neumann*
Menschenwürde und Existenzminimum
- 53 *Wolfgang Iser*
Das Großbritannien-Zentrum in kulturwissenschaftlicher Sicht
Vortrag anlässlich der Eröffnung des Großbritannien-Zentrums an der Humboldt-Universität zu Berlin
- 54 *Ulrich Battis*
Demokratie als Bauherrin
- 55 *Johannes Hager*
Grundrechte im Privatrecht
- 56 *Johannes Christes*
Cicero und der römische Humanismus
- 57 *Wolfgang Hardtwig*
Vom Elitebewußtsein zur Massenbewegung – Frühformen des Nationalismus in Deutschland 1500 – 1840
- 58 *Elard Klewitz*
Sachunterricht zwischen Wissenschaftsorientierung und Kindbezug
- 59 *Renate Valtin*
Die Welt mit den Augen der Kinder betrachten
Der Beitrag der Entwicklungstheorie Piagets zur Grundschulpädagogik
- 60 *Gerhard Werle*
Ohne Wahrheit keine Versöhnung!
Der südafrikanische Rechtsstaat und die Apartheid-Vergangenheit
- 61 *Bernhard Schlink*
Rechtsstaat und revolutionäre Gerechtigkeit. Vergangenheit als Zumutung?
(Zwei Vorlesungen)
- 62 *Wiltrud Gieseke*
Erfahrungen als behindernde und fördernde Momente im Lernprozeß Erwachsener
- 63 *Alexander Demandt*
Ranke unter den Weltweisen
Wolfgang Hardtwig
Die Geschichtserfahrung der Moderne und die Ästhetisierung der Geschichtsschreibung: Leopold von Ranke
(Zwei Vorträge anlässlich der 200. Wiederkehr des Geburtstages Leopold von Rankes)
- 64 *Axel Flessner*
Deutsche Juristenausbildung
Die kleine Reform und die europäische Perspektive
- 65 *Peter Brockmeier*
Seul dans mon lit glacé – Samuel Becketts Erzählungen vom Unbehagen in der Kultur
- 66 *Hartmut Böhme*
Das Licht als Medium der Kunst
Über Erfahrungsarmut und ästhetisches Gegenlicht in der technischen Zivilisation
- 67 *Siegling Ellger-Rüttgardt*
Berliner Rehabilitationspädagogik: Eine pädagogische Disziplin auf der Suche nach neuer Identität
- 68 *Christoph G. Paulus*
Rechtsgeschichtliche und rechtsvergleichende Betrachtungen im Zusammenhang mit der Beweisvereitelung
- 69 *Eberhard Schwark*
Wirtschaftsordnung und Sozialstaatsprinzip
- 70 *Rosemarie Will*
Eigentumstransformation unter dem Grundgesetz
- 71 *Achim Leschinsky*
Freie Schulwahl und staatliche Steuerung
Neue Regelungen des Übergangs an weiterführende Schulen
- 72 *Harry Dettenborn*
Hang und Zwang zur sozialkognitiven Komplexitätsreduzierung: Ein Aspekt moralischer Urteilsprozesse bei Kindern und Jugendlichen
- 73 *Inge Frohburg*
Blickrichtung Psychotherapie: Potenzen – Realitäten – Folgerungen
- 74 *Johann Adrian*
Patentrecht im Spannungsfeld von Innovationsschutz und Allgemeininteresse

- 75 *Monika Doherty*
Verständigung trotz allem.
Probleme aus und mit der
Wissenschaft vom Übersetzen
- 76 *Jürgen van Buer*
Pädagogische Freiheit,
pädagogische Freiräume und
berufliche Situation von
Lehrern an Wirtschaftsschulen
in den neuen Bundesländern
- 77 *Flora Veit-Wild*
Karneval und Kakerlaken
Postkolonialismus in der afrikani-
schen Literatur
- 78 *Jürgen Diederich*
Was lernt man, wenn man nicht
lernt? Etwas Didaktik „jenseits
von Gut und Böse“ (Nietzsche)
- 79 *Wolf Krötko*
Was ist ‚wirklich‘?
Der notwendige Beitrag der Theolo-
gie zum Wirklichkeitsverständnis
unserer Zeit
- 80 *Matthias Jerusalem*
Die Entwicklung von Selbst-
konzepten und ihre Bedeutung
für Motivationsprozesse im
Lern- und Leistungsbereich
- 81 *Dieter Klein*
Globalisierung und Fragen an
die Sozialwissenschaften:
Richtungsbestimmter
Handlungszwang oder Anstoß
zu einschneidendem Wandel?
- 82 *Barbara Kunzmann-Müller*
Typologisch relevante
Variation in der Slavia
- 83 *Michael Parmentier*
Sehen Sehen
Ein bildungstheoretischer Ver-
such über Chardins ‚L'enfant au
toton‘
- 84 *Engelbert Plassmann*
Bibliotheksgeschichte und
Verfassungsgeschichte
- 85 *Ruth Tesmar*
Das dritte Auge
Imagination und Einsicht
- 86 *Ortfried Schöffter*
Perspektiven erwachsenen-
pädagogischer Organisations-
forschung
- 87 *Kurt-Victor Selge, Reimer*
Hansen, Christof Gestrich
Philipp Melanchthon 1497 –
1997
- 88 *Karla Horstmann-Hegel*
Integrativer Sachunterricht –
Möglichkeiten und Grenzen
- 89 *Karin Hirdina*
Belichten. Beleuchten. Erhellen
Licht in den zwanziger Jahren
- 90 *Marion Bergk*
Schreibinteraktionen:
Verändertes Sprachlernen in
der Grundschule
- 91 *Christina von Braun*
Architektur der Denkräume
James E. Young
Daniel Libeskind's Jewish
Museum in Berlin: The
Uncanny Art of Memorial
Architecture
Daniel Libeskind
Beyond the Wall
Vorträge anlässlich der Verlei-
hung der Ehrendoktorwürde an
Daniel Libeskind
- 92 *Christina von Braun*
Warum Gender-Studies?
- 93 *Ernst Vogt, Axel Horstmann*
August Boeckh (1785 – 1867).
Leben und Werk
Zwei Vorträge
- 94 *Engelbert Plassmann*
Eine „Reichsbibliothek“?
- 95 *Renate Reschke*
Die Asymmetrie des Ästhe-
tischen
Asymmetrie als Denkfigur histo-
risch-ästhetischer Dimension
- 96 *Günter de Bruyn*
Altersbetrachtungen über den
alten Fontane
Festvortrag anlässlich der Verlei-
hung der Ehrendoktorwürde
- 97 *Detlef Krauß*
Gift im Strafrecht
- 98 *Wolfgang Thierse, Renate*
Reschke, Achim Trebeß, Claudia
Salchow
Das Wolfgang-Heise-Archiv.
Plädoyers für seine Zukunft
Vorträge
- 99 *Elke Lehnert, Annette Vogt, Ulla*
Ruschhaupt, Marianne Kriszto
Frauen an der Humboldt-
Universität 1908 – 1998
Vier Vorträge
- 100 *Bernhard Schlink*
Evaluerte Freiheit?
Zu den Bemühungen um eine
Verbesserung der wissenschaftli-
chen Lehre
- 101 *Heinz Ohme*
Das Kosovo und die Serbische
Orthodoxe Kirche
- 102 *Gerhard A. Ritter*
Der Berliner Reichstag in der
politischen Kultur der Kaiser-
zeit
Festvortrag anlässlich der Verlei-
hung der Ehrendoktorwürde mit
einer Laudatio von Wolfgang
Hardtwig
- 103 *Cornelius Frömmel*
Das Flair der unendlichen
Vielfalt
- 104 *Verena Olejniczak Lobsien*
„Is this the promised end?“
Die Apokalypse des King Lear,
oder: Fängt Literatur mit dem
Ende an?
- 105 *Ingolf Pernice*
Kompetenzabgrenzung im
Europäischen Verfassungs-
verbund
- 106 *Gerd Irrlitz*
Das Bild des Weges in der
Philosophie
- 107 *Helmut Schmidt*
Die Selbstbehauptung Europas
im neuen Jahrhundert. Mit
einer Replik von Horst
Teltschik
- 108 *Peter Diepold*
Internet und Pädagogik
Rückblick und Ausblick
- 109 *Artur-Axel Wandtke*
Copyright und virtueller Markt
oder Das Verschwinden des
Urhebers im Nebel der
Postmoderne?
- 110 *Jürgen Mittelstraß*
Konstruktion und Deutung
Über Wissenschaft in einer Leo-
nardo- und Leibniz-Welt
- 111 *Göran Persson*
European Challenges.
A Swedish Perspective. Mit
einer Replik von Janusz Reiter
- 112 *Hasso Hofmann*
Vom Wesen der Verfassung
- 113 *Stefanie von Schurbein*
Kampf um Subjektivität
Nation, Religion und Geschlecht
in zwei dänischen Romanen um
1850

- 114 *Ferenc Mádl*
Europäischer Integrationsprozess. Ungarische Erwartungen. Mit einer Replik von Dietrich von Kyaw
- 115 *Ernst Maug*
Konzerne im Kontext der Kapitalmärkte
- 116 *Herbert Schnädelbach*
Das Gespräch der Philosophie
- 117 *Axel Flessner*
Juristische Methode und europäisches Privatrecht
- 118 *Sigrid Jacobéit*
KZ-Gedenkstätten als nationale Erinnerungsorte
Zwischen Ritualisierung und Musealisierung
- 119 *Vincent J.H. Houben*
Südostasien. Eine andere Geschichte
- 120 *Étienne Balibar, Friedrich A. Kittler, Martin van Creveld*
Vom Krieg zum Terrorismus?
Mosse-Lectures 2002/2003
- 121 *Hans Meyer*
Versuch über die Demokratie in Deutschland
- 122 *Joachim Kallinich*
Keine Atempause – Geschichte wird gemacht
Museen in der Erlebnis- und Mediengesellschaft
- 123 *Anusch Taraz*
Zufällige Beweise
- 124 *Carlo Azeglio Ciampi*
L'amicizia italo-tedesca al servizio dell'integrazione europea. Die italienisch-deutsche Freundschaft im Dienste der europäischen Integration
Johannes Rau
Deutschland, Italien und die europäische Integration
- 125 *Theodor Schilling*
Der Schutz der Menschenrechte gegen den Sicherheitsrat und seine Mitglieder
Möglichkeiten und Grenzen
- 126 *Wolfgang Ernst*
Medienwissen(schaft) zeitkritisch
Ein Programm aus der Sophienstraße
- 127 *Hilmar Schröder*
Klimaerwärmung und Naturkatastrophen im Hochgebirge
Desaster oder Stabilität im 21. Jahrhundert?
- 128 *Kiran Klaus Patel*
Nach der Nationalfixiertheit
Perspektiven einer transnationalen Geschichte
- 129 *Susanne Frank*
Stadtplanung im Geschlechterkampf
Ebenezer Howard und Le Corbusier
- 130 *Matthias Langensiepen*
Modellierung pflanzlicher Systeme
Perspektiven eines neuen Forschungs- und Lehrgebietes