Gartenbauwissenschaft, **65** (5). S. 218–226, 2000, ISSN 0016–478X. © Verlag Eugen Ulmer GmbH & Co., Stuttgart

Ein Modell des Knollen- und Blattwachstums von Radies (*Raphanus sativus* L. var. *sativus*): Bestimmung der Modellparameter

A tuber and leaf growth model of radish (*Raphanus sativus* L. var. *sativus*): parameter estimation

A. Heißner
(Institut für Gemüse- und Zierpflanzenbau Großbeeren/Erfurt e.V., Großbeeren)

Zusammenfassung

Es wurden Wachstumsmessungen an 28 Radieskulturen im Freiland, im Gewächshaus und in der Klimakammer durchgeführt. Ziel war die Bestimmung der Parameter eines Modells zur Beschreibung des Knollen- und Blattwachstums: der Nettoassimilationsrate, der spezifischen Blattmasse, des Quotienten aus den relativen Wachstumsraten von Blattfläche und Knollentrockenmasse zur Quantifizierung der Assimilatverteilung (Allometriekoeffizient des Knollenwachstums) und des Quotienten aus Blattfläche und Knollentrockenmasse am Anfangszeitpunkt (Zeit $t = t_0$) der Beschreibung des Radieswachstums mit dem Modell.

Für die Nettoassimilationsrate wurden Werte zwischen 2 und 23 $g\,m^{-2}\,d^{-1}$ ermittelt. Der Mittelwert in der Vegetationsperiode war linear von der mittleren täglichen Bestrahlung und der mittleren Lufttemperatur abhängig. Die spezifische Blattmasse nahm im Verlauf der Vegetationsperiode ab und lag zum Erntezeitpunkt zwischen 20 und 50 g m^{-2}. Für das Mittel konnte eine Abhängigkeit von der mittleren täglichen Bestrahlung und der mittleren Dampfdichte nachgewiesen werden. Der Allometriekoeffizient erhöhte sich mit beginnendem Knollenwachstum von etwa 1 bis auf Werte von 2 bis 3. Eine Abhängigkeit von der Bestrahlung deutete sich an. Der Quotient aus Blattfläche und Knollentrockenmasse im Zeitpunkt t_0 schwankte zwischen 0.04 und 0.27 $m^2\,g^{-1}$ und hing bei den Freilandaussaaten von der mittleren täglichen Bestrahlung und der mittleren Dampfdichte im Zeitintervall 5 d vor t_0 ab.

Auf Grund der Analyse der Modellsensitivität erwies sich die Nettoassimilation als die entscheidend das Knollenwachstum beeinflussende Größe. Die Abschätzung der Modellfehler ergab: 31 % für die Blattfläche, 28 % für die Knollentrockenmasse und 12 % für die Wachstumsdauer. Das Modell eignet sich für systemtheoretische Untersuchungen, speziell für Simulationsstudien zur Verteilung der Assimilate auf die einzelnen Kompartimente der Pflanze (Wurzel, Blätter, Früchte). Eine Modellerweiterung auf mehr als zwei Kompartimente ist möglich.

Summary

Growth measurements on 28 radish crops in the field, greenhouse and growth chamber were carried out to estimate the parameters of a tuber and leaf growth model. Parameters are the net assimilation rate, the specific leaf mass, the ratio of relative growth rates of tuber and leaf area to quantify the partitioning of assimilates (allometric coefficient of tuber growth) and the ratio of leaf area and tuber dry mass at starting point (time $t = t_0$) for describing growth by means of the model.

The net assimilation rate of the radish crops ranged between 2 and 23 $g\,m^{-2}\,d^{-1}$, and the mean assimilation rate for the cropping period was linearly dependent on the mean daily radiation and mean air temperature. The specific leaf mass differed from 20 to 50 $g\,m^{-2}$ and decreased during the cropping period. The mean of the specific leaf mass was correlated with mean daily radiation and mean vapour density. The allometric coefficient increased after the beginning of tuber growth from about a value of 1 to 3. A radiation influence was observed. The ratio of leaf area and tuber dry mass ranged at starting point t_0 from 0.04 to 0.27 $m^2\,g^{-1}$ and depended by the field sown radish on mean daily radiation and mean vapour density in the time interval, five days before t_0.

The analysis of the model sensitivity indicated that net assimilation is the most important influencing variable for tuber growth. Estimation of model errors resulted in: 31 % for leaf area, 28 % for tuber dry mass and 12 % for growth duration. The model is suitable for system theoretical investigations, special for simulation studies on partitioning of assimilates between the compartments of the plant (root, leaves, fruits). An extention of the model on more than two compartments is possible.

Einleitung

Für die Anbauplanung von Radies wurden das Wachstum der Knolle beschreibende Modelle entwickelt, mit denen der Erntezeitpunkt an Hand der in der Kulturperiode herrschenden Umgebungsbedingungen bestimmt werden kann (KRUG and LIEBIG 1979, 1989, BAZLEN 1985, RIPPEN 1993). Dabei handelt es sich um empirische, direkt auf die praktische Anwendung zugeschnittene Modelle, die sich weniger für systemtheoretische Untersuchungen eignen. Solche komplexen Betrachtungen aber sind zu fordern, um die Leistungsgrenzen pflanzlicher Systeme richtig bewerten zu können. Dazu müssen die zu analysierenden Prozesse durch entsprechende Modelle quantitativ beschrieben werden (WISIOL and HESKETH 1987, MARCELIS et al. 1998).

Neben der Photosynthese wird die Leistung einer Pflanze entscheidend durch die Verteilung der gebildeten Assimilate auf die verschiedenen Organgruppen (Blätter, Speicherorgane, Wurzeln) bestimmt. Die Verteilung ist im allgemeinen zeitlich nicht konstant, sondern unterliegt Änderungen durch die Pflanzenentwicklung und die Wirkung der Pflanzenumgebung (FARRAR 1992). Gemüsearten wie Radies, Möhre und Rote Beete eignen sich besonders gut für die Untersuchung dieses Prozesses, da sich die Wachstumsanalyse im wesentlichen auf die beiden Kompartimente, die Blätter und das Speicherorgan, beschränken kann. Untersuchungen an genannten Arten wurden von BARNES (1979), TEI et al. (1996) sowie MARCELIS et al. (1997) durchgeführt.

Eine einfache Möglichkeit, das von der Assimilatverteilung abhängige unterschiedliche Wachstum der Organe quantitativ wiederzugeben, ist die Verwendung des Quotienten der relativen Wachstumsraten bzw. der Anteil der relativen Wachstumsrate des betreffenden Organs an der relativen Wachstumsrate der gesamten Pflanze. Diese Darstellungsweise entspricht der von KROPFF and LOTZ (1993) angegebenen Definition der Verteilungskoeffizienten der Assimilate. Für das Radieswachstum wurde eine auf dieser Festlegung beruhende Beschreibung der Assimilatverteilung auf Knolle und Blätter getestet (HEISSNER 1998).

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, die Parameter des hierfür verwendeten Wachstumsmodells (HEISSNER 1998) zu bestimmen. Dies sind neben dem Allometriekoeffizienten des Knollenwachstums, definiert als der Quotient aus den relativen Wachstumsraten von Knollentrockenmasse und Blattfläche, die Nettoassimilationsrate und die spezifische Blattmasse sowie das Verhältnis aus Blattfläche und Knollentrockenmasse zum Zeitpunkt des Beginns der Darstellung des Wachstums. Es soll die Abhängigkeit der Modellparameter von den klimatischen Einflussgrößen untersucht und durch Funktionen dargestellt werden. Grundlage ist die Wachstumsanalyse von Radieskulturen im Freiland, im Gewächshaus und in der Klimakammer.

Material und Methoden

Radieskulturen

Die Untersuchungen erstreckten sich auf 28 Anbausätze (Tab. 1), die auch die von HEISSNER (1998) beschriebenen Aussaaten im Jahr 1995 einschließen. Der Freilandanbau in den Jahren 1996 und 1998 erfolgte entsprechend der im Jahr 1995 angewendeten Versuchsmethodik (HEISSNER 1998). Die Kulturen in den Jahren 1995 und 1996 wurden mit weißem Vlies abgedeckt, ausgenommen die erste Aussaat im Jahr 1995 (Tab. 1). Zur Variation der natürlichen Bestrahlung wurde im Jahr 1998 die Hälfte der Anbaufläche mit grünen Netzen schattiert, deren Transmission 50 % betrug. Für die Untersuchungen im Gewächshaus und in der Klimakammer dienten Saatschalen mit einem Kultursubstrat (Fruhstorfer Erde, Industrie-Erdenwerk, Lauterbach-Wallenrod). Auch hier wurde jeweils eine Schattiervariante einbezogen (Tab. 1). In allen Anbausätzen kam die Sorte ‚Marabelle' zur Anwendung.

Zur Charakterisierung der klimatischen Wachstumsbedingungen wurden die photosynthetisch aktive Strahlung, die Lufttemperatur und -feuchte sowie die Bodentemperatur unmittelbar über dem bzw. im Bestand erfasst und daraus Stunden- und Tagesmittel gebildet. Als Globalstrahlungswerte standen Stundensummen der Station Potsdam des Deutschen Wetterdienstes zur Verfügung.

Tab.1. Angebaute Radieskulturen für die Analyse des Wachstums von Knolle und Blättern
Radish cultures for growth analysis of tuber and leaves

Kultur	Jahr	Anbau	Abdeckung	Aussaattermin
1	1995	Freiland	ohne Vlies	23. März
2			Vlies, einfach	10. April
3			Vlies, einfach	19. Mai
4			Vlies, einfach	19. Juni
5			Vlies, einfach	26. Juli
6			Vlies, einfach	29. August
7	1996	Freiland	Vlies, einfach	15. April
8			Vlies, doppelt	15. April
9			Vlies, einfach	31. Mai
10			Vlies, doppelt	31. Mai
11			Vlies, einfach	3. Juli
12			Vlies, doppelt	3. Juli
13			Vlies, einfach	28. August
14			Vlies, doppelt	28. August
15	1997	Klima-kammer	ohne Schattiernetz	12. Dezember
16			mit Schattiernetz	12. Dezember
17	1998	Gewächs-haus	ohne Schattiernetz	9. Januar
18			mit Schattiernetz	9. Januar
19			ohne Schattiernetz	18. Februar
20			mit Schattiernetz	18. Februar
21			ohne Schattiernetz	18. März
22			mit Schattiernetz	18. März
23	1998	Freiland	ohne Schattiernetz	8. April
24			mit Schattiernetz	8. April
25			ohne Schattiernetz	9. Juni
26			mit Schattiernetz	9. Juni
27			ohne Schattiernetz	6. August
28			mit Schattiernetz	6. August

Modell

Das Radieswachstum wird beschrieben als Zuwachs der Knollentrockenmasse (m_t) und der Blattfläche (A) in der Zeiteinheit in Abhängigkeit von der Nettoassimilationsrate (J), der spezifischen Trockenmasse der Blätter (m_A), dem Allometriekoeffizienten des Knollenwachstums (r) (Quotient aus den relativen Wachstumsraten von Knolle und Blattfläche) sowie dem Quotienten (ρ_0) aus Blattfläche und Knollentrockenmasse zum Zeitpunkt (t_0), in dem die Abbildung des Wachstumsprozesses durch das Modell beginnt (HEISSNER 1998). Die in Form von zwei Differentialgleichungen erster Ordnung formulierten Wachstumsgleichungen werden numerisch integriert, wenn die Modellparameter (J, m_A und r) zeitabhängig sind. Bei Annahme konstanter Parameterwerte ergibt sich folgende analytische Lösung für die Wachstumsdauer (τ) der Knollentrockenmasse (m_t) und die Blattfläche (A) im Zeitpunkt $t = t_0 + \tau$ für $r \neq 0$ und $r \neq 1$ (HEISSNER 1998):

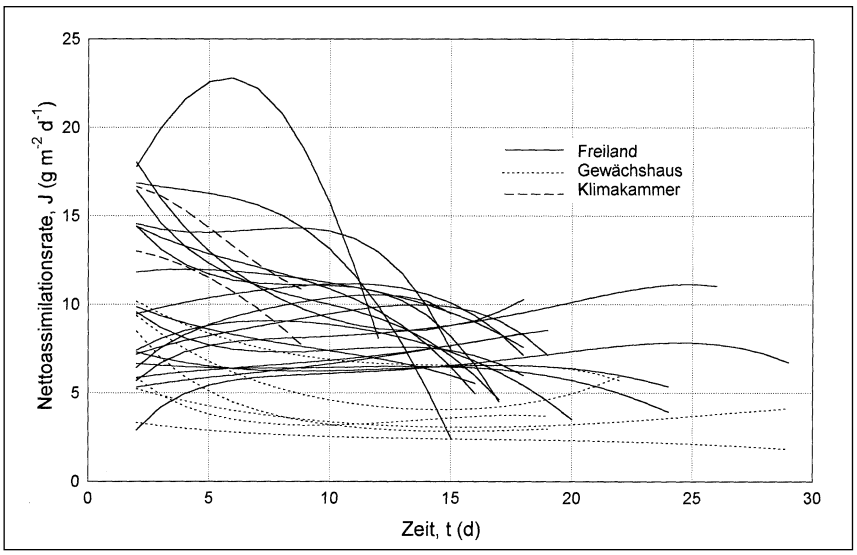


Abb. 1. Verlauf der Nettoassimilationsrate in der Vegetationsperiode (t = 0: erste Probenahme)
Time course of net assimilation rate in the culture period (t = 0: first sampling)

Tab. 2. Bestimmtheitsmaße und Standardabweichungen der Residuen für die Abhängigkeit der Modellparameter von den Umgebungsbedingungen
(a) Radiesaussaaten 1 bis 28 (n = 28), (b) Radiesaussaaten 3 bis 28 (n = 26), (c) Radiesaussaaten 1 bis 14 und 23 bis 28 (n = 20), (d) Radiesaussaaten 3 bis 14 und 23 bis 28 (n = 18)
Coefficients of determination and standard errors of residuals for the dependence of model parameters on environmental conditions
(a) radish seeds 1 bis 28 (n = 28), (b) radish seeds 3 bis 28 (n = 26), (c) radish seeds 1 bis 14 und 23 bis 28 (n = 20), (d) radish seeds 3 bis 14 und 23 bis 28 (n = 18)

Modellparameter	Aussaaten	Bestimmtheitsmaß	Standardabweichung	
Nettoassimilationsrate in Abhängigkeit	(a)	0,6523	2,1	g $m^{-2}d^{-1}$
von der mittleren täglichen Bestrahlung	(b)	0,8731	1,1	
und der mittleren Lufttemperatur	(c)	0,5155	2,1	
	(d)	0,9282	0,6	
Spezifische Blattmasse in Abhängigkeit	(a)	0,6509	3,48	g m^{-2}
von der mittleren täglichen Bestrahlung	(b)	0,6707	2,14	
und der mittleren Dampfdichte	(c)	0,6604	3,46	
	(d)	0,5894	1,96	
Allometriekoeffizient in Abhängigkeit	(a)	0,3079	0,40	–
von der mittleren täglichen Bestrahlung	(b)	0,3515	0,40	
	(c)	0,0011	0,21	
	(d)	0,0062	0,18	
Quotient aus Blattfläche und Knollen-	(a)	0,1342	0,0676	m^2g^{-1}
trockenmasse zum Zeitpunkt t_0 in	(b)	0,0663	0,0625	
Abhängigkeit von der mittleren täglichen	(c)	0,7000	0,0347	
Bestrahlung und der mittleren Dampfdichte	(d)	0,6232	0,0312	

$$\tau = (m_A/J) \cdot (1/r) \cdot \ln (m_t/m_{t0}) + (1/\rho_0) \cdot (1/J) \cdot (r/(r-1)) \cdot [(m_t/m_{t0})^{(r-1)/r} - 1], \quad (1)$$

$$A = A_0 \cdot (m_t/m_{t0})^{1/r}. \quad (2)$$

A_0 und m_{t0} sind die Anfangswerte von Blattfläche und Knollentrockenmasse im Startzeitpunkt t_0. Geeignet zur numerischen Lösung der Differentialgleichungen ist die Integrationsmethode nach Runge-Kutta-Fehlberg mit der Software MATLAB (The MathWorks, Inc., Natick, Mass.).

Bestimmung der Modellparameter

Zur Bestimmung der Modellparameter wurden in kurzen Zeitabständen (1 bis 3 d) 10 bis 40 Pflanzen aus den Beständen entnommen und die Frisch- und Trockenmasse von Knolle und Blättern sowie die Blattfläche ermittelt. Das Kompartiment Knolle entsprach dabei dem Teil der Pflanze ohne die Blätter, d. h., es schloss auch die Wurzeln ein. Die Messung der Blattfläche erfolgte mit dem Gerät: Delta-T Image Analysis System DIAS II (Delta-T Devices, Cambridge).

Die Wachstumsverläufe von Blattfläche und Pflanzentrockenmasse, d. h. der Trockenmasse von Knolle und Blättern, wurden durch Zeitfunktionen: $y = \exp(a + b \cdot t + c \cdot t^2 + d \cdot t^3)$ angenähert (y: Blattfläche bzw. Trockenmasse; t: Zeit; a, b, c, d: Koeffizienten). Die erzielten Bestimmtheitsmaße waren größer als 0.98. Aus diesen Funktionen wurde die Nettoassimilationsrate als Trockenmassezunahme pro Zeit- und Blattflächeneinheit berechnet. Die spezifische Blattmasse ergab sich als Quotient aus Blatttrockenmasse und Blattfläche. Der Zusammenhang zwischen $y = \ln (m_t)$ und $x = \ln (A)$

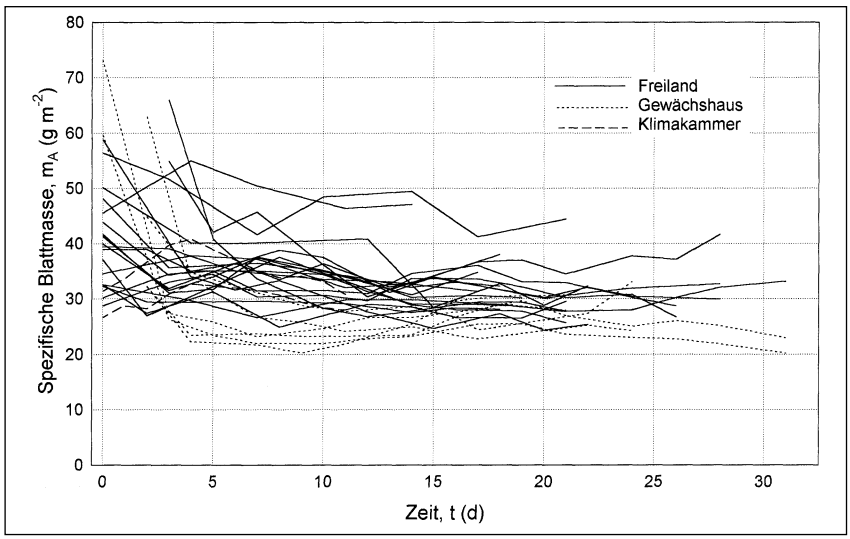


Abb. 2. Verlauf der spezifischen Blattmasse in der Vegetationsperiode (t = 0: erste Probenahme)
Time course of specific leaf mass in the culture period (t = 0: first sampling)

Tab. 3. Modellfehler für J = 9.0 g m^{-2} d^{-1} (± 10 %), m_A = 32 g m^{-2} (± 5 %), r = 2.0 (± 10 %) und ρ_0 = 0.18 m^2 g^{-1} (± 15 %)
Model errors for J = 9.0 g m^{-2} d^{-1} (± 10 %), m_A = 32 g m^{-2} (± 5 %), r = 2.0 (± 10 %) and ρ_0 = 0.18 m^{-2} g^{-1} (± 15 %)

Modellgröße		absoluter Fehler	relativer Fehler
Knollentrockenmasse	0.300 g	0.085 g	28 %
Blattfläche	0.00986 m^2	0.00304 m^2	31 %
Wachstumsdauer der Knolle	11.6 d	1.4 d	12 %

wurde durch Ausdrücke der Form: $y = a + b \cdot x + c \cdot x^2 + d \cdot x^3$ wiedergegeben (a, b, c, d: Koeffizienten). Die Bestimmtheitsmaße lagen zwischen 0.96 und 0.999. Aus diesen Beziehungen ergaben sich die Allometriekoeffizienten (r) des Knollenwachstums durch Differentiation von y nach x: r = d y/d x. Der Quotient (ρ) aus Blattfläche und Knollentrockenmasse wurde in Abhängigkeit von der Knollentrockenmasse (m_t) durch Funktionen der Form: $\rho = \exp (a + b \cdot m_t + c \cdot m_t^2 + d \cdot m_t^3)$ approximiert (a, b, c, d: Koeffizienten). Die Bestimmtheitsmaße lagen zwischen 0.83 und 0.999. Aus den Funktionen ließ sich ρ_0 bestimmen, indem für mt der Anfangswert m_{t0} eingesetzt wurde.

Berechnung der Modellsensitivität und Abschätzung des Modellfehlers

Die Modellsensitivität wurde für die Knollentrockenmasse und die Blattfläche sowie die Wachstumsdauer im Zeitpunkt des Erreichens einer Knollentrockenmasse von 0.3 g (Erntemasse) nach der Formel $S = (\delta Y/\delta X)/(Y/X)$ berechnet. Y ist dabei die Knollentrockenmasse, die Blattfläche bzw. die Wachstumsdauer, X der jeweilige Modellparameter, in Abhängigkeit von welchem S dargestellt wird. S ist eine dimensionslose, relative Größe. Der relative Modellfehler wurde nach dem Fehlerfortpflanzungsgesetz wie folgt bestimmt: $F = [(S1 \cdot F1)^2 + (S2 \cdot F2)^2 + (S3 \cdot F3)^2 + (S4 \cdot F4)^2]^{1/2}$. S1 bis S4 sind dabei die Sensitivitäten in Abhängigkeit von der Nettoassimilationsrate, der spezifischen Blattmasse, dem Allometriekoeffizienten des Knollenwachstums und dem Quotienten aus Blattfläche und Knollentrockenmasse im Zeitpunkt t_0, F1 bis F4 die relativen Fehler der vier Modellparameter.

Ergebnisse und Diskussion

Modellparameter

Die Variabilität der *Nettoassimilationsrate, J,* war, wie aus den ermittelten Zeitverläufen hervorgeht (Abb. 1), groß. Die gefundenen Werte schwankten zwischen etwa 2 und 23 g m^{-2} d^{-1}. Am niedrigsten waren die Nettoassimilationsraten bei den Gewächshauskulturen mit Aussaatterminen im Januar und Februar. Für die Mehrzahl der Aussaaten ergaben sich Werte im mittleren Bereich zwischen 5 und 15 g m^{-2} d^{-1}. Extrem hohe, zum Teil über 20 g m^{-2} d^{-1} liegende Nettoassimilationsraten waren nur bei einer Kultur festzustellen.

Die große Schwankung ist vor allem auf die stark variierten Strahlungs- und Temperaturbedingungen zurückzuführen. Dies wird durch die Regressionsanalyse für das Mittel der Nettoassimilationsrate (2.4 bis 18.4 g m^{-2} d^{-1}) in der Anbauperiode in Abhängigkeit von der mittleren täglichen Bestrahlung (166 bis 1767 J cm^{-2}) über dem Bestand und der mittleren Lufttemperatur (10.7 bis 22.2 °C) in diesem Zeitintervall bestätigt (Tab. 2). Aus diesem Ergebnis geht auch hervor, dass durch die Bestrahlung und die Lufttemperatur nur 65 % der Streuung erklärt werden können, wenn in die Analyse alle 28 Kulturen einbezogen werden. Das Bestimmtheitsmaß steigt bis auf 0.87 bzw. 0.93 an, wenn aus der Analyse die Kulturen 1 und 2 herausgenommen werden (Tab. 2). Dies ist möglicherweise auf Abweichungen von einer optimalen Kulturführung durch zeitweise unzureichende Wasserversorgung zurückzuführen. Für die Freilandaussaaten ohne die Kulturen 1 und 2, d. h. das Analysenergebnis mit dem höchsten Bestimmtheitsmaß und der geringsten Standardabweichung (Fall (d), Tab. 2), ergibt sich folgende Abhängigkeit:

$$J_m = 0.0220 + 0.00283 \cdot Q_m + 0.342 \cdot TL_m \quad (3)$$

(J_m: mittlere Nettoassimilationsrate in g m^{-2} d^{-1}; Q_m: mittlere tägliche Bestrahlung in J cm^{-2}; TL_m: mittlere

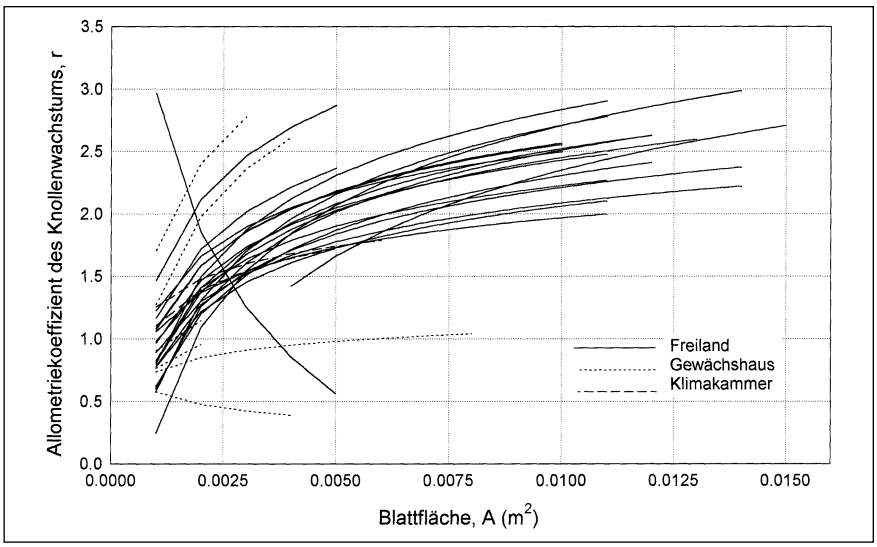


Abb. 3. Allometriekoeffizient des Knollenwachstums in Abhängigkeit von der Blattfläche
Allometric coefficient of tuber growth depending on leaf area

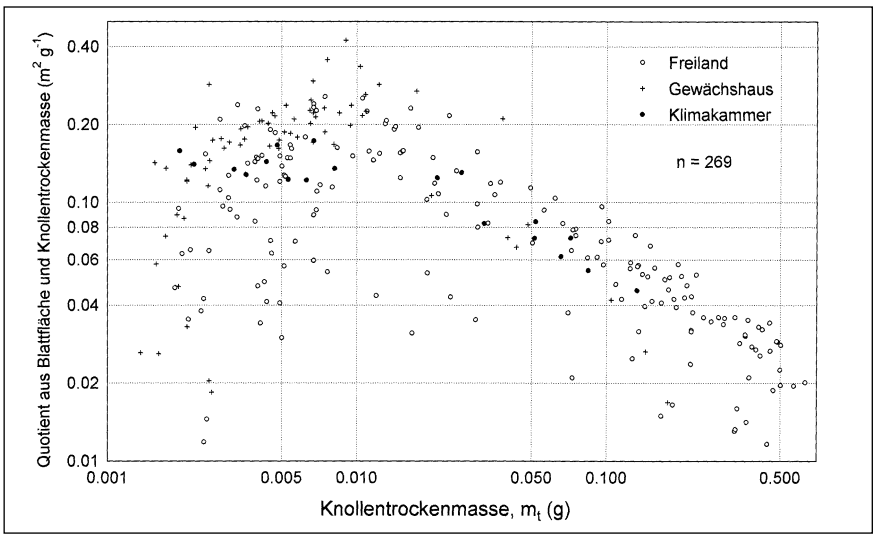


Abb. 4. Quotient aus Blattfläche und Knollentrockenmasse in Abhängigkeit von der Knollentrockenmasse
Ratio of leaf area and tuber dry mass depending on tuber dry mass

Lufttemperatur in °C). Die Regressionskoeffizienten sind signifikant von Null verschieden (Signifikanzniveau $p < 0.0001$), nicht das Absolutglied. Die Ergänzung von Gl. (3) durch ein quadratisches Glied der Strahlungsabhängigkeit erhöht das Bestimmtheitsmaß nur geringfügig ($r^2 = 0.9295$). Die lineare Zunahme der Nettoassimilationsrate mit der Lufttemperatur im untersuchten Bereich von 10.7 bis 22.2 °C deutet darauf hin, dass das Temperaturoptimum im getesteten Bereich der Bestrahlung über 20 °C liegt. Dies steht im Einklang mit Untersuchungen von IDSO and KIMBALL (1989), nach denen Radiespflanzen (Sorte: 'Cherry Belle') die höchste Trockenmasse bildeten, wenn die Temperaturen zwischen 24 und 28 °C lagen.

Die Ergebnisse zur absoluten Höhe der Nettoassimilationsrate decken sich weitestgehend mit denen anderer Autoren: PETRIKOVA (1982) ermittelte für den Freilandanbau von *Raphanus sativus* var. *radicula* Pers. Nettoassimilationsraten von 2 bis 9 g m^{-2} d^{-1}. Untersuchungen von SEYAMA and TAKAI (1982) ergaben für Japanischen Rettich Maximalwerte von etwa 15 g m^{-2} d^{-1}. Dabei nahm im Wachstumsstadium vom 21. bis 50. Tag nach der Pflanzung die Nettoassimilationsrate im Bereich von 5 bis 25 °C linear mit der Temperatur zu. Nach Untersuchungen von BAZLEN (1985) wurden bei Winteranbau von *Raphanus sativus* var. *sativus* im Gewächshaus Nettoassimilationsraten bis etwa 6 g m^{-2} d^{-1} festgestellt. INIDA and YABUMATO (1989) bestimmten eine hohe Rate von etwa 18 g m^{-2} d^{-1} für Radiespflanzen (cv. ‚Comet'), die täglich 20 h lang einer Bestrahlungsstärke von 320 µmol m^{-2} s^{-1} bei einer Temperatur von 20 °C ausgesetzt waren. Von den angeführten Ergebnissen stark abweichende Werte in Höhe von nur 0.1 bis 1.5 g m^{-2} d^{-1} beobachteten KRUG und FINK (1991) an Kulturen in der Klimakammer, im Gewächshaus und im Freiland.

Auch die *spezifische Blattmasse, m_A,* wies eine hohe Variabilität auf (Abb. 2). Die niedrigsten Werte lagen bei 20 g m^{-2}, die höchsten über 60 g m^{-2}. Eine hohe spezifische Blattmasse wurde zu Beginn der Vegetationsperiode, eine niedrige am Ende der Vegetationsperiode festgestellt. Durch Regressionsanalyse ließ sich eine signifikante Abhängigkeit ($p < 0.01$) von der mittleren täglichen Bestrahlung und der mittleren Dampfdichte nachweisen (Tab. 2): Die spezifische Blattmasse nahm mit der Bestrahlung zu, mit der Dampfdichte ab. Für die Freilandaussaaten ohne Kultur 1 und 2 (Fall (d), Tab. 2) ergab sich der Zusammenhang:

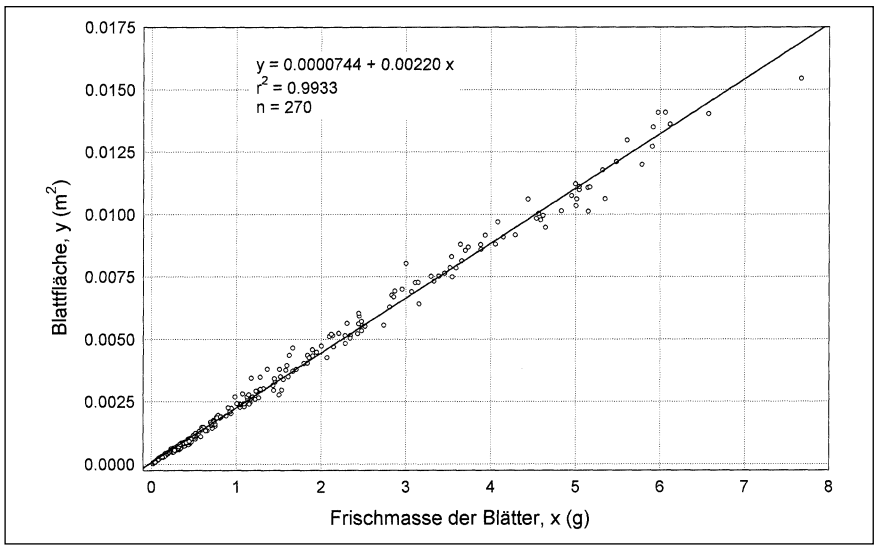


Abb. 5. Zusammenhang zwischen Blattfläche und Frischmasse der Blätter
Correlation between leaf area and fresh mass of the leaves

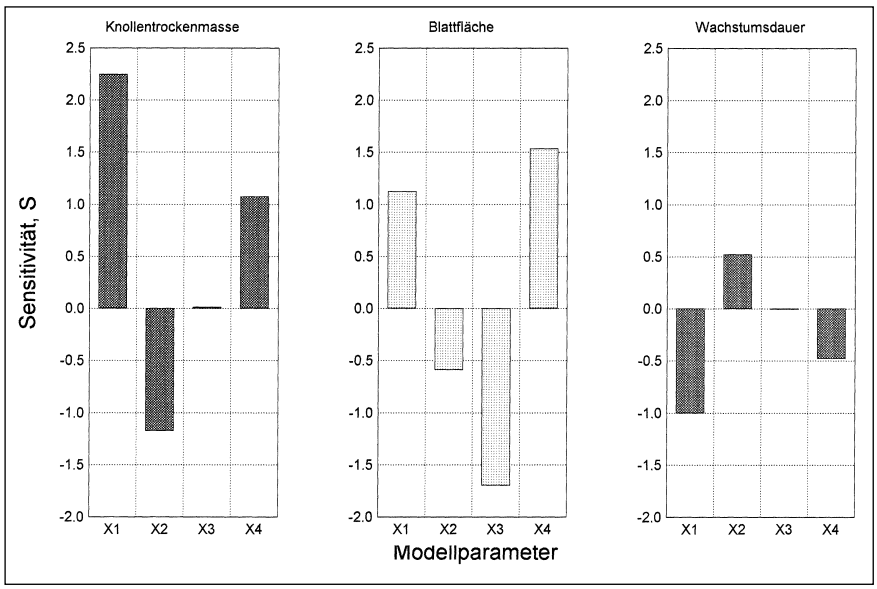


Abb. 6. Modellsensitivität für die Knollentrockenmasse, die Blattfläche und die Wachstumsdauer in Abhängigkeit von der Nettoassimilationsrate (X1), der spezifischen Blattmasse (X2), dem Allometriekoeffizienten des Knollenwachstums (X3) und dem Quotienten (X4) aus Blattfläche und Knollentrockenmasse im Zeitpunkt t_0
Model sensitivity for tuber dry mass, leaf area and length of growth period depending on net assimilation rate (X1), specific leaf mass (X2), allometric coefficient of tuber growth (X3) and ratio (X4) of leaf area and tuber dry mass in time t_0

$$m_{Am} = 33.86 + 0.00673 \cdot Q_m - 1.147 \cdot D_m \quad (4)$$

(m_{Am}: mittlere spezifische Blattmasse in g m^{-2}; Q_m: mittlere tägliche Bestrahlung in J cm^{-2}; D_m: mittlere Dampfdichte in g m^{-3}). Die Standardabweichung bei dieser Stichprobe war am niedrigsten und betrug 1.96 g m^{-2} (Tab. 2).

Die Ergebnisse zur Höhe der spezifischen Blattmasse bei Radies stimmen weitgehend mit den von KRUG and FINK (1991) sowie MARCELIS et al. (1997) erzielten überein. In Untersuchungen zum Wachstum von Radies (*Raphanus sativus* L. var. *radicula* Pers.) unter Winterbedingungen wurden spezifische Blattflächen von 0.043 bis 0.060 m^2 g^{-1}, bzw. spezifische Blattmassen von 23 bis 17 g m^{-2} ermittelt (NIEUWHOF 1988). Eine Abnahme der spezifischen Blattfläche, d. h. Zunahme der spezifischen Blattmasse mit der Bestrahlung bei Freilandkulturen, stellten auch KRUG and FINK (1991) fest.

Die ermittelten *Allometriekoeffizienten des Knollenwachstums, r,* waren in der Vegetationsperiode nicht konstant. Bis auf zwei Ausnahmen (Kultur 1 und 18) erfolgte ein Anstieg mit der Pflanzenentwicklung (Abb. 3). Im Mittel betrug der Koeffizient im Anfangsstadium der Entwicklung (Blattfläche: 0.002 m^2 je Pflanze) etwa 1, d. h., Knolle und Blätter wuchsen zu diesem Zeitpunkt relativ gleich schnell. Nach einem Anstieg der Blattfläche auf das Zehnfache hatte sich die relative Wachstumsgeschwindigkeit der Knolle im Vergleich zu der der Blätter mehr als verdoppelt. Ab diesem Entwicklungsstadium erfolgte ein nur noch geringer Anstieg des Allometriekoeffizienten mit zunehmender Blattfläche (Abb. 3). Das stark von diesem Trend abweichende Verhalten des Allometriekoeffizienten bei Kultur 1 (Tab. 1) ist ein weiterer Hinweis für die oben im Zusammenhang mit der Nettoassimilationsrate vermutete Ursache von Wasserstress. Die sich dadurch ergebende geringe Blattfläche erklärt die bei Kultur 1 festgestellten hohen Raten der Nettoassimilation. Jedoch bedarf dieser Sachverhalt weiterer Überprüfung. Der niedrige und mit der Blattentwicklung geringfügig abnehmende Allometriekoeffizient bei Kultur 18, Aus-

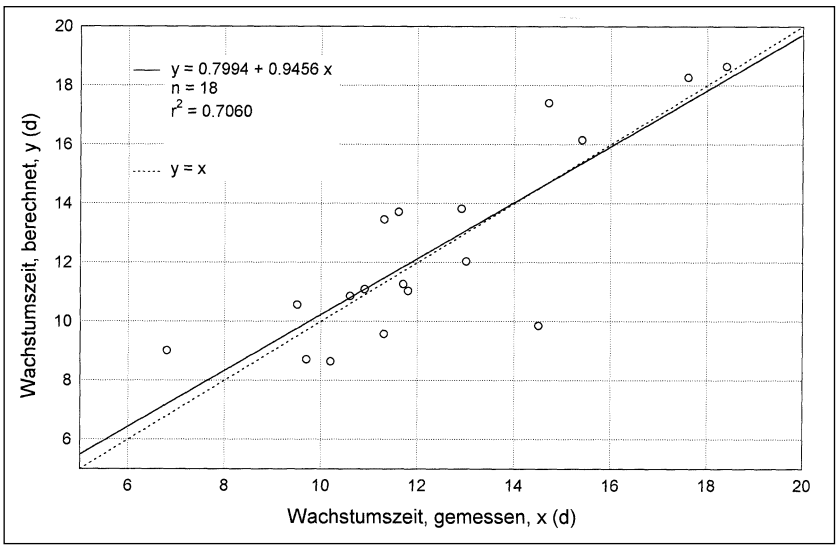


Abb. 7. Zusammenhang zwischen berechneter und gemessener Wachstumsdauer der Knolle bis zur Ernte (0.3 g).
Correlation between calculated and measured growth period of the tuber until harvest (0.3 g)

saat im Januar (Tab. 1), ist möglicherweise auf die ungünstigen Lichtverhältnisse zurückzuführen.

Eine Regressionsanalyse ergab einen signifikanten Zusammenhang ($p < 0.01$) zwischen dem mittleren Allometriekoeffizienten (r_m) und der mittleren täglichen Bestrahlung, allerdings nur für die Fälle (a) und (b) mit 28 bzw. 26 Meßreihen (Tab. 2). Eine signifikante Abhängigkeit von der Luft- und Bodentemperatur sowie der Dampfdichte konnte nicht nachgewiesen werden ($p > 0.05$). Im Mittel wurde für die Freilandkulturen, ausgenommen die Kulturen 1 und 2, ein r_m – Wert von 2.03 bestimmt. Die Standardabweichung betrug 0.18.

Aus den Zeitverläufen des Allometriekoeffizienten (r) in der Vegetationsperiode (Abb. 3) folgt, wenn von stark vom Optimum abweichenden Kulturbedingungen wie Wasserstress und Lichtmangel abgesehen wird, dass das Knollenwachstum erst dann verstärkt einsetzt, wenn die Pflanze eine Blattfläche von 0.001 bis 0.002 m^2 gebildet hat. Bis zur Ernte (Knollentrockenmasse: etwa 0.3 g) nimmt das Knollenwachstum relativ zu dem der Blätter ständig zu. In diesem Wachstumsabschnitt läßt der r-Verlauf keine sich unterscheidenden Entwicklungsstadien erkennen. Dies wurde von BAZLEN (1985) auch für die relative Wachstumsrate der Gesamtmasse gefunden. Der im Mittel für den Freilandanbau bestimmte Durchschnittswert in der Vegetationsperiode ($r_m \approx 2$) stimmt mit dem Wert angenähert überein, der sich aus der Minimierung der Wachstumszeit der Knolle ergibt (HEISSNER 1998). Der festgestellte Einfluss der Strahlungsverhältnisse auf die Assimilatverteilung steht im Einklang mit Ergebnissen von HOLE and DEARMAN (1993), nach welchen bei verringerter Photonenflussdichte sich die Trockenmasse der Knolle stärker als die des Sprosses reduzierte. Einen gleichfalls deutlichen Einfluss der Strahlungsverhältnisse auf das Knollenwachstum im Verhältnis zu dem der Blätter leiteten MARCELIS et al. (1997) aus Schattier- und Standweitenversuchen mit Radies im Gewächshaus ab. Darüber hinaus kann durch niedrige Bodenfeuchte verursachter Wasserstress die Verteilung der Assimilate verändern, wie aus den r-Verläufen der getesteten Radieskulturen hervorzugehen scheint. Auch unterschiedliche Temperaturbedingungen an den einzelnen Pflanzenorganen sind mögliche Ursachen für die Veränderung der Assimilatverteilung. THOMPSON et al. (1984) beobachteten in Versuchen zur Bodenheizung im Gewächshaus, dass sich das Knollenwachstum von Radies durch Erwärmung des Wurzelraumes gegenüber dem der Blätter beschleunigte. Nach Untersuchungen von EGUCHI et al. (1995) beeinflusst auch die Luftfeuchte am Speicherorgan die Assimilatströme, wie Messungen an Süßkartoffel in einer Wachstumskammer ergaben.

Der *Quotient aus Blattfläche und Knollentrockenmasse,* ρ, änderte sich während des Wachstums in charakteristischer Weise (Abb. 4): Auf Grund des dominierenden Wurzelwachstums waren die Werte anfangs niedrig und stiegen dann mit dem Wachstum des Hypokotyls an. Mit beginnendem Blattwachstum (Keimblattstadium) wurde ein Maximum erreicht und anschließend erfolgte eine langsame Verringerung, welche das gegenüber den Blättern zunehmend stärkere Wachstum der Knolle widerspiegelte. Da im Bereich maximaler Werte der Quotient (ρ) aus Blattfläche und Knollentrockenmasse relativ geringe zeitliche Änderungen aufweist, wurde dieses Entwicklungsstadium gewählt, um den Beginn der Beschreibung des Radieswachstums mit dem Modell festzulegen. Dieser Zeitpunkt stimmte im Mittel angenähert mit $m_{t0} = 0.01$ g überein (Abb. 4). Die dieser Knollentrockenmasse entsprechenden ρ-Werte (ρ_0) lagen zwischen 0.04 und 0.27 $m^2\ g^{-1}$. Aus der mit linearem Ansatz durchgeführten Regressionsanalyse folgt, dass ρ_0 signifikant ($p < 0.01$) von der Bestrahlung und der Dampfdichte in dem Zeitabschnitt 5 d vor $t = t_0$ abhing, wenn in die Auswertung nur die Freilandaussaaten einbezogen wurden (Tab. 2). Der Quotient ρ_0 nahm mit der Bestrahlung ab, mit der Dampfdichte zu. Für die Freilandaussaaten ohne die Kulturen 1 und 2 (Fall (d), Tab. 2) ergab sich folgender Zusammenhang:

$$\rho_0 = 0.0957 - 0.0000730 \cdot Q_{m0} + 0.0190 \cdot D_{m0} \qquad (5)$$

(ρ_0: Quotient aus Blattfläche und Knollentrockenmasse im Zeitpunkt t_0 in $m^2\ g^{-1}$; Q_{m0}: mittlere tägliche Bestrahlung im Intervall 5 d vor t_0 in J cm^{-2}; D_{m0}: mittlere Dampfdichte im Intervall 5 d vor t_0 in g m^{-3}). Dass sich für die Fälle (a) und (b) (Tab. 2) kein Zusammenhang nachweisen ließ, ist vermutlich auf nicht berück-

sichtige Variationsursachen wie CO_2-Konzentration und Wasserzustand zurückzuführen.

Die Festlegung des *Zeitpunktes* t_0, in welchem die Knolle den Anfangswert der Trockenmasse von 0.01 g erreicht hat, ist auf zweierlei Weise möglich. Erstens kann versucht werden, das Zeitintervall von der Aussaat bis zu diesem Zeitpunkt als empirische Funktion, z. B. in Abhängigkeit von der Bodentemperatur, darzustellen. Das entspricht der von KRUG et al. (1989) angewendeten Vorgehensweise zur Schätzung der Länge der Keimperiode bei verschiedenen Gemüsearten. Zweitens ist es möglich, diesen Zeitpunkt aus Bonituren zu schätzen, z. B. dadurch, dass für einen konkreten Bestand nach dem Auflaufen die Blattfläche aus dem Bedeckungsgrad oder besser aus der Frischmasse der Blätter bestimmt wird. Die Untersuchungen ergaben einen engen Zusammenhang (Bestimmtheitsmaß: 0.9933) zwischen der Frischmasse der Blätter und der Blattfläche (Abb. 5). Diejenige Blattfläche, die den Startzeitpunkt markiert, folgt aus dem ρ_0-Wert, der eine Funktion der Bestrahlung und der Dampfdichte in den zurückliegenden Tagen ist (Gl. 5).

Modellsensitivität und -fehler

Die *Modellsensitivität, S,* wurde für den Erntezeitpunkt, definiert durch Erreichen einer Knollentrockenmasse von 0.3 g, und für mittlere Werte der Modellparameter ($J = 9.0$ g m^{-2} d^{-1}, $m_A = 32$ g m^{-2}, $r = 2.0$ und $\rho_0 = 0.18$ m^2 g^{-1}) berechnet (Abb. 6): Auf die Knollentrockenmasse hatte die Nettoassimilationsrate (J = X1) einen angenähert doppelt so hohen Einfluss wie die spezifische Blattmasse (m_A = X2) und der Quotient aus Blattfläche und Knollentrockenmasse zum Zeitpunkt t_0 (ρ_0 = X4). Der Allometriekoeffizient (r = X3) des Knollenwachstums beeinflusste das Ergebnis faktisch nicht. Die Blattfläche dagegen hing von X3 und X4 stark, etwas geringer von X1 und X2 ab (Abb. 6). Die Sensitivität der Wachstumsdauer war niedriger als die der Knollentrockenmasse und der Blattfläche (Abb. 6).

Der *Modellfehler, F,* wurde aus obigen Werten der Sensitivität (Abb. 6) und angenommenen relativen Fehlern der Modellparameter ermittelt (Tab. 3). Letztere entsprachen angenähert den Standardabweichungen, die sich aus der Darstellung in Abhängigkeit von den klimatischen Einflussgrößen für die Freilandaussaaten ohne die Radieskulturen 1 und 2 durch Regressionsanalyse ergaben (Tab. 2). Der so bestimmte relative Modellfehler betrug 28 % für die Knollentrockenmasse, 31 % für die Blattfläche und 12 % für die Wachstumsdauer der Knolle (Tab. 3).

Abschließend wurde getestet, welche *Abweichungen zwischen berechneter und gemessener Wachstumsdauer* bestehen. In die Teilmodelle (Gl. 3 bis 5) wurden dazu die gemessenen Klimadaten (Bestrahlung, Lufttemperatur und Dampfdichte) eingesetzt. Für r wurde einheitlich der Mittelwert 2.0 gewählt. Der Test bezog sich auf die Freilandkulturen ohne die Aussaaten 1 und 2. Für den Zusammenhang zwischen berechneter und gemessener Wachstumsdauer (Abb. 7) ergab sich ein Bestimmtheitsmaß von 0.71. Zur Beurteilung der Voraussagegenauigkeit wurden die Absolutwerte der relativen Abweichungen gemittelt. Diese mittlere Abweichung betrug 11.7 % und stimmt mit dem oben abgeleiteten Modellfehler für die Wachstumsdauer der Knolle überein. RIPPEN (1993, S. 67) verglich an 29 Radies – Anbausätzen im Gewächshaus die berechnete mit der tatsächlich ermittelten Kulturdauer. Grundlage der Berechnungen war ein empirisches Modell, das die durchschnittliche Wachstumsrate als Funktion der mittleren Tagestemperatur und der mittleren Strahlungssumme darstellt. Der aus diesen Daten bestimmte durchschnittliche relative Fehler von 10.2 % entspricht weitgehend dem Ergebnis obiger Abschätzung.

Schlußfolgerungen

Hinsichtlich der Voraussagegenauigkeit des Knollenwachstums ist das erarbeitete Modell einem einfachen empirischen gleichwertig, wenn sich die Modellparameter mit folgenden Fehlern bestimmen lassen: Nettoassimilationsrate 10 %, spezifische Blattmasse 5 %, Allometriekoeffizient des Knollenwachstums 10 % und Quotient aus Blattfläche und Knollentrockenmasse zum Anfangszeitpunkt der Darstellung des Wachstums mit dem Modell 15 %. Bei einem Stichprobenumfang von etwa 20 Pflanzen für die Wachstumsanalyse können diese Fehlergrenzen weitestgehend eingehalten werden.

Gegenüber einer einfachen empirischen Funktion zeichnet sich der zugrunde gelegte Modellansatz jedoch dadurch aus, dass das Wachstum von zwei Kompartimenten (Knolle und Blätter) abgebildet wird. Dabei ist das relative Wachstum der Kompartimente durch den Verteilungskoeffizienten (Allometriekoeffizienten) bestimmt, der im allgemeinen zeitabhängig ist. Durch Simulationen mit dem entwickelten Modell kann das Wachstumsverhalten der Kompartimente bei variiertem Allometriekoeffizienten gut untersucht werden (HEISSNER 1998). Von besonderem Interesse sind solche Studien für Tests zum Wachstum von mehr als zwei Kompartimenten (Wurzel, Blätter, Früchte). Eine entsprechende Erweiterung des Modells ist möglich. Beispielsweise können mit einem solchen ergänzten Modellansatz Wachstumssimulationen von Fruchtgemüsearten bei unterschiedlichem Fruchtbesatz durchgeführt werden, um mögliche Ertragsreserven zu erschließen.

Noch unbefriedigend ist die Darstellung der festgestellten unterschiedlichen Wachstumsreaktionen im Freiland, im Gewächshaus und in der Klimakammer mit dem erarbeiteten Wachstumsmodell für Radies. Hierzu werden weitere Untersuchungen, insbesondere zum Zeitverlauf des Allometriekoeffizienten (Quotient aus den relativen Wachstumsraten von Knolle und Blattfläche) und dessen Abhängigkeit von den Umgebungsbedingungen (Bestrahlungsstärke, Temperatur, Luft- und Bodenfeuchte), für notwendig erachtet.

Literatur

BARNES, A. 1979: Vegetable plant part relationships. II. A quantitative hypothesis for shoot/storage root development. Annals of Botany **43**, 487–499.

BAZLEN, E. 1985: Modelluntersuchungen zu altersabhängigen Klimareaktionen als Basis für die Simulation des Wachstums am Beispiel von Radies (Raphanus sativus var. sativus). Dissertation, Universität Hannover, 141 S.

EGUCHI, T., M. KITANO and H. EGUCHI 1995: Effect of air humidity around tuberous root on sink strength in sweet potato plants grown in a solution-air culture system. Biotronics **24**, 45–49.

FARRAR, J. F. 1992: The whole plant: carbon partitioning during development. In: POLLOCK, C. J., J. F. FARRAR und A. J. GORDON (eds): Carbon partitioning within and between organisms. BIOS Scientific Publishers Limited, Oxford, 163–179.

HEISSNER, A. 1998: Das Wachstum von konkurrierenden Pflanzenorganen: Untersuchungen zur Assimilatverteilung am Beispiel von Radies (*Raphanus sativus* L. var. *sativus*). Gartenbauwissenschaft **63**, 263–271.

HOLE, C. C. and J. DEARMAN 1993: The effect of photon flux density on distribution of assimilate between shoot and storage root of carrot, red beet and radish. Scientia Horticulturae **55**, 213–225.

IDSO, S. B. and B. A. KIMBALL 1989: Growth response of carrot and radish to atmospheric CO_2 enrichment. Environmental and Experimental Botany **29**, 135–139.

INADA, K. and Y. YABUMOTO 1989: Effects of light quality, daylength and periodic temperature variation on the growth of lettuce and radish plants. Japan. Jour. Crop Sci. **58**, 689–694.

KROPFF, M. J. and L. A. P. LOTZ 1993: Eco-physiological characterisation of the species. In: KROPFF, M. J. and H. H. VAN LAAR, eds.: Modelling Crop-Weed Interactions. Wallingford, Oxon UK, CAB International, 83–104.

KRUG, H. and H.-P. LIEBIG 1979: Analyse, Kontrolle und Programmierung der Pflanzenproduktion in Gewächshäusern mit Hilfe beschreibender Modelle. II. Produktion von Radies (*Raphanus sativus* var. *sativus*). Gartenbauwissenschaft **44**, 202–213.

KRUG, H. and H.-P. LIEBIG 1989: Production planning – main growth period. Radish. Acta Horticulturae **248**, 181–186.

KRUG, H., H.-P. LIEBIG and E. BAZLEN 1989: Production planning – germination period. Acta Horticulturae **248**, 167–174.

KRUG. H. and M. FINK 1991: Transferability of plant-climate-reaction parameters (growth chambers, greenhouses and fields). Biotronics **20**, 31–42.

MARCELIS, L. F. M., E. HEUVELINK and D. VAN DIJK 1997: Pithiness and growth of radish tubers as affected by irradiance and plant density. Annals of Botany **79**, 397–402.

MARCELIS, L. F. M., E. HEUVELINK and J. GOUDRIAAN 1998: Modelling biomass production and yield of horticultural crops: a review. Scientia Horticulturae **74**, 83–111.

NIEUWHOF, M. 1988: Effects of day and night temperatures on growth of radish (*Raphanus sativus* L. var. *radicula Pers.*) under winter conditions. Gartenbauwissenschaft **53**, 58–61.

PETRIKOVA, K. 1982: Vyhodnotenie rastovej analyzy redkovky *Raphanus sativus* var. *radicula Pers.*, pestovanej v odlisnych klimatickych podmienkach. Sbornik UVTIZ – Zahradnistvi **9**, 107–118.

RIPPEN, H. 1993: Analyse biologischer und monetärer Leistungen im Unterglasgemüsebau in Abhängigkeit von Kulturführung und Standort. Forschungsberichte zur Ökonomie im Gartembau **71**, Hannover und Weihenstephan, 162. S.

SEYAMA, N. and T. TAKAI 1982: Effect of Climatic conditions on the growth and yield of japanese radish and chinese cabbage. Bulletin of the Vegetable and Ornamental Crops Research Station B 4, 27–46.

TEI, F., A. SCAIFE and D. P. AIKMAN 1996: Growth of lettuce, onion, and red beet. 1. Growth analysis, light interception, and radiation use efficiency. Annals of Botany **78**, 633–643.

THOMPSON, J. A., G. D. WESTON and T. H. THOMAS 1984: The effects of daminozide and under-soil heating on the growth of radish under winter conditions. Scientia Horticulturae **23**, 151–158.

WISIOL, K., and J. D. HESKETH (eds) 1987: Plant growth modeling for resource management. Vol. I: Current models and methods. CRC Press, Inc., Boca Raton, Florida.

Eingegangen: 15.7.1999/8.11.1999

Anschrift des Verfassers: Dr. Adolf Heißner, Institut für Gemüse- und Zierpflanzenbau Großbeeren (Erfurt e.V., Theodor-Echtermeyer-Weg 1, 14979 Großbeeren