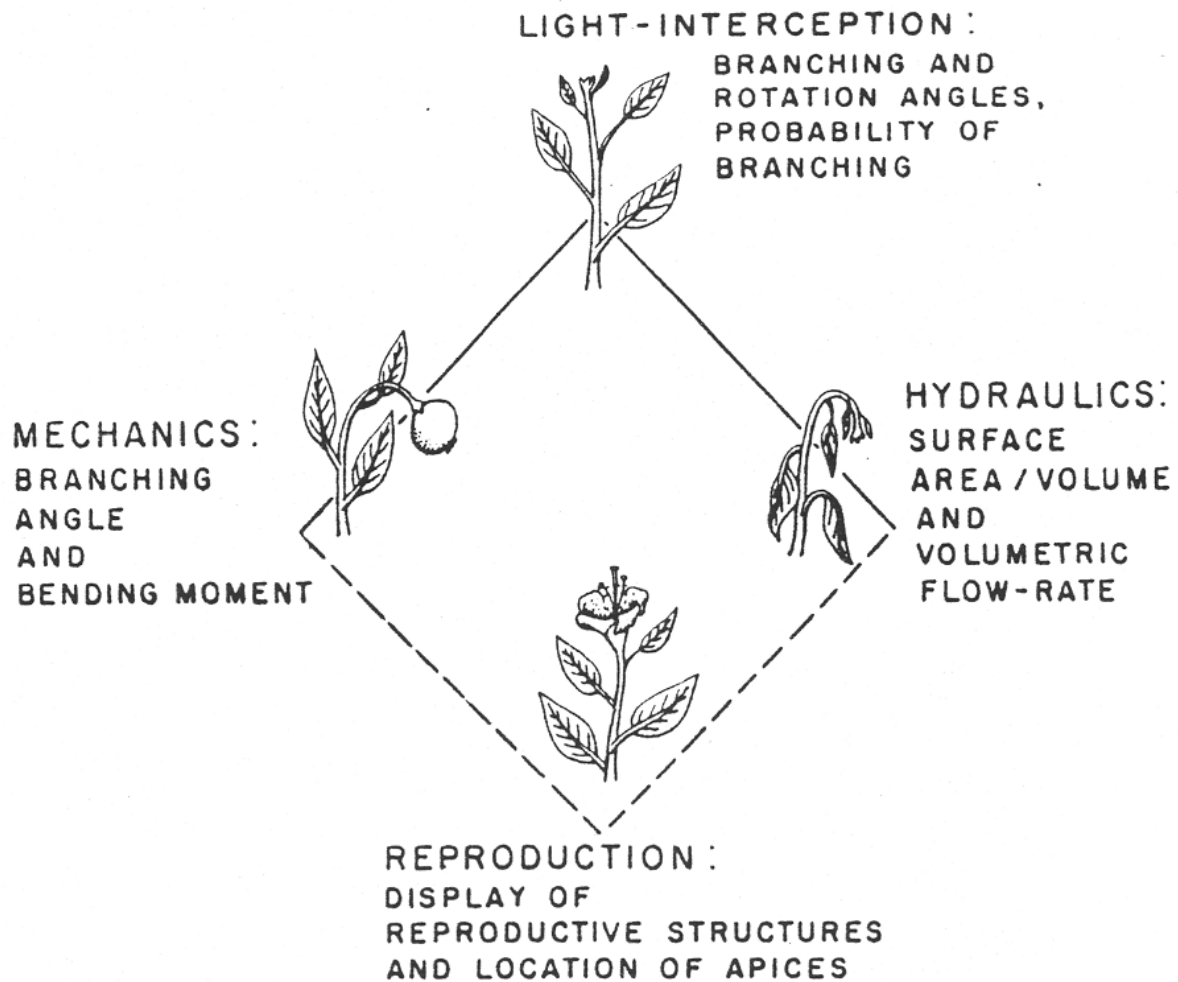


Funktionale Kriterien für die Morphogenese

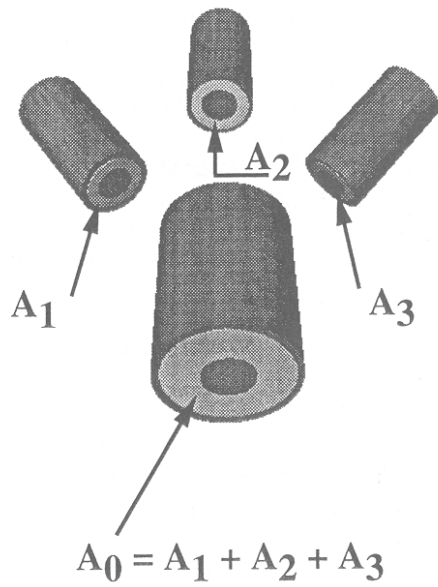
Lebewesen sind physikalischen Gesetzen unterworfen und müssen mit ihren Formen funktionale Erfordernisse erfüllen

Beispiel: Anforderungen an Architektur einer Landpflanze (aus Niklas 1986):



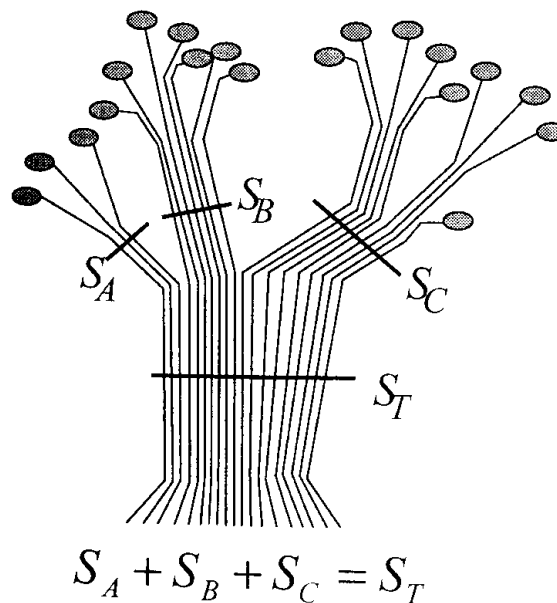
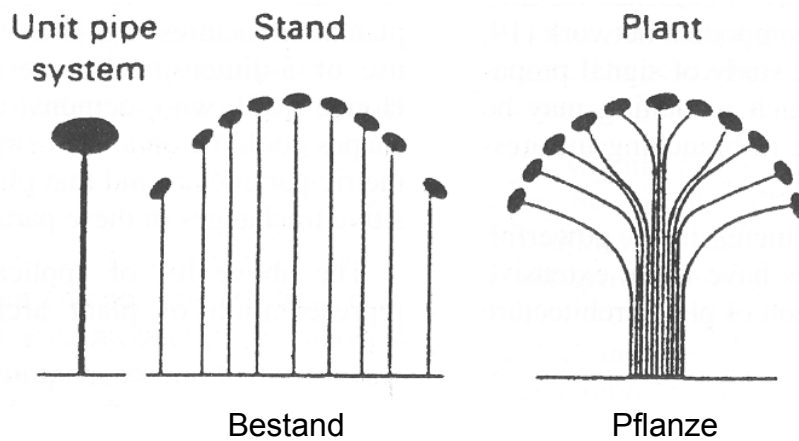
Beispiel: Erfordernisse des Wassertransports (hydraulische Restriktionen)

- für homogene Flussrate im Verzweigungssystem muss die Gesamt-Querschnittsfläche gleich bleiben (Leonardo da Vinci)



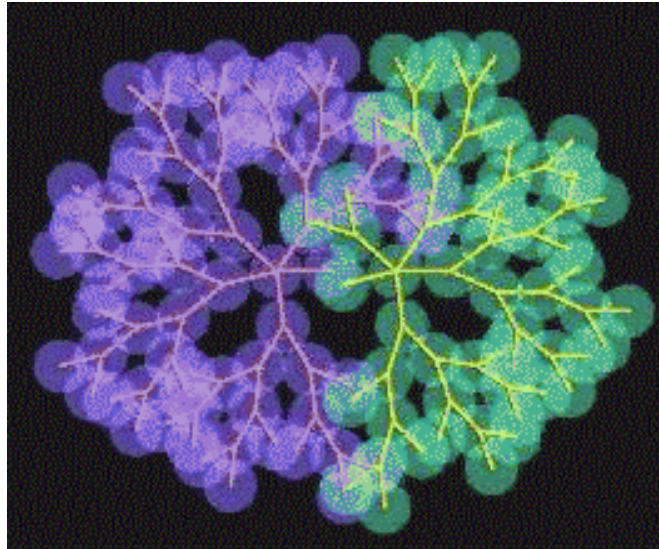
lokale Leonardo-Regel

Konsequenz für die Gesamt-Form: *"pipe model"-Prinzip*
 Pflanzen-Individuum und -bestand können als Ensemble von
 "unit pipes" angesehen werden; daraus Restriktion an Formen



Erfordernisse der Lichtinterzeption:

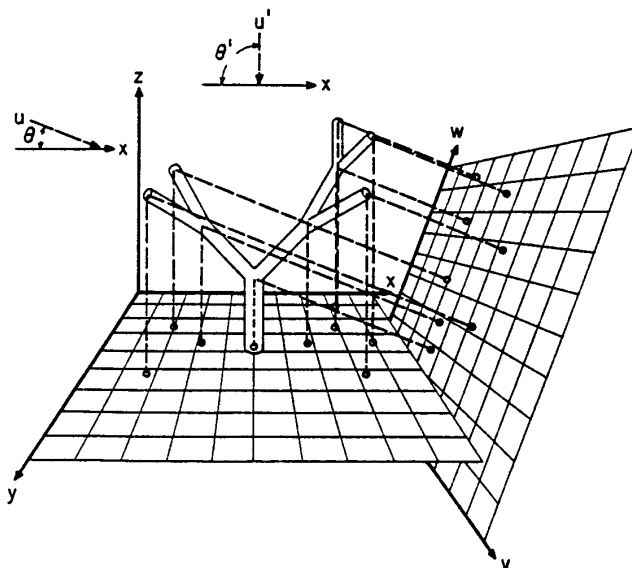
- Orientierung der Blätter so, dass maximale Projektionsfläche erreicht wird
- Minimierung der Selbstbeschattung
 - in einzelnen Astquirlen:

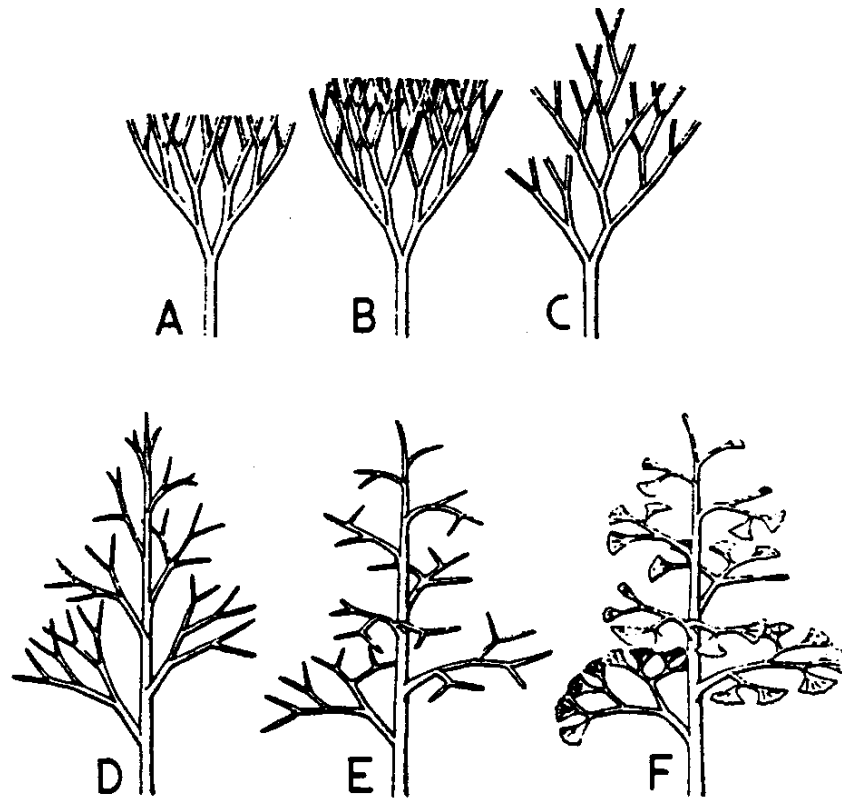


Kreise repräsentieren Blattcluster, dargestellt sind 2 konkurrierende Individuen – jeweils nur eine Ast-Schicht

(Simulation mit *open L-system* von Prusinkiewicz et al., ähnlich bei Honda, Tomlinson, Fisher und bei Blaise, basierend auf Messungen am realen tropischen Baum *Terminalia catappa*)

- für die ganze Pflanze bei unterschiedlichen Sonnenständen:



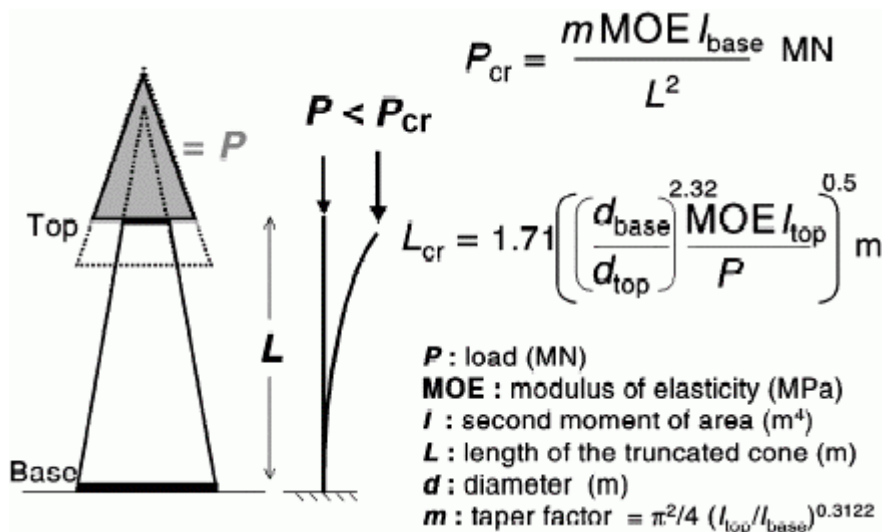


(aus Niklas 1986)

Mechanische Erfordernisse:

Resistenz gegen Belastung durch

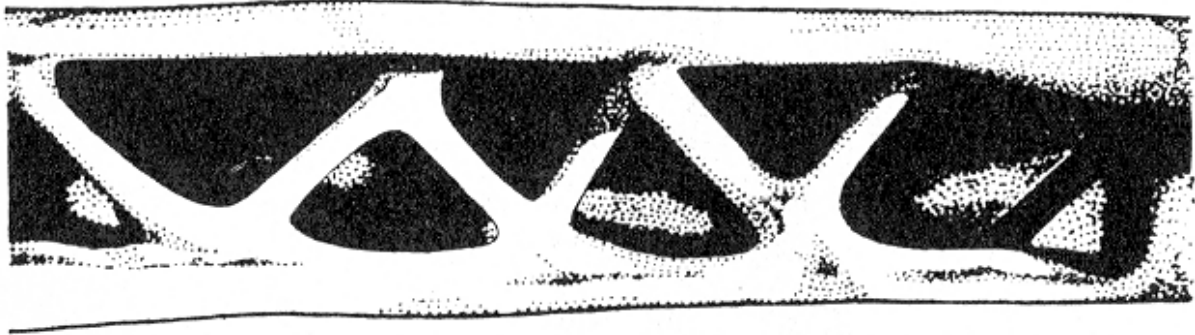
- das Eigengewicht
- seitliche (Wind-) Kräfte; Schwingungen
- zusätzliche Schnee-/Eis-Lasten



Physikal. Grundlagen: Eulersche Knicklast, Elastizitätsmodul, Eigenfrequenzen... ⇒ Anforderungen an Stamm- und Astform

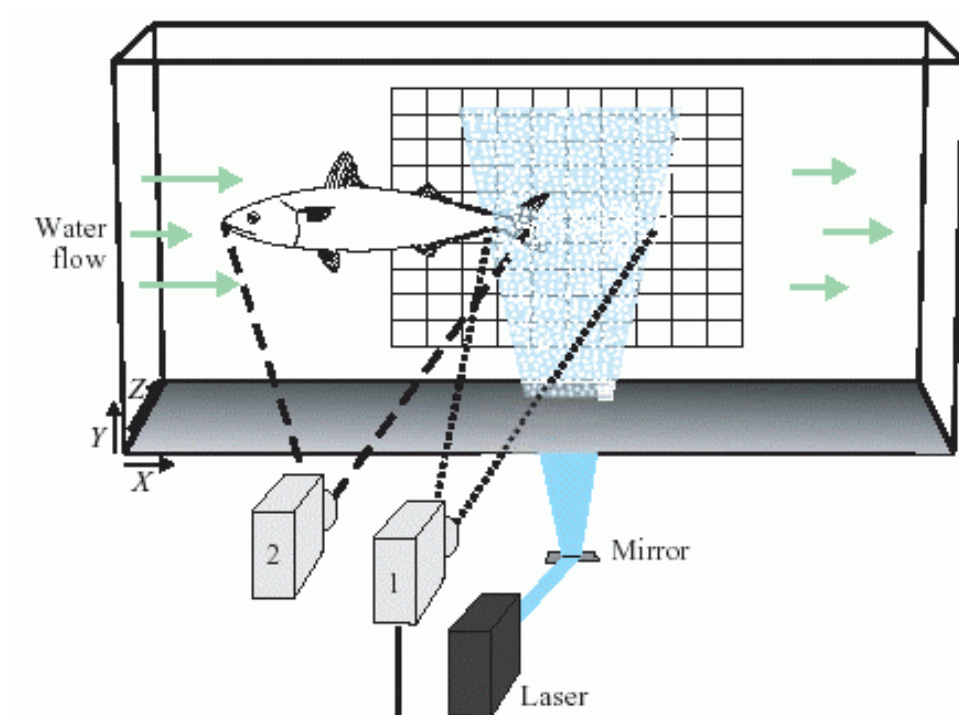
zweckoptimierte mechanische Lösungen auch bei Anatomie von Tieren:

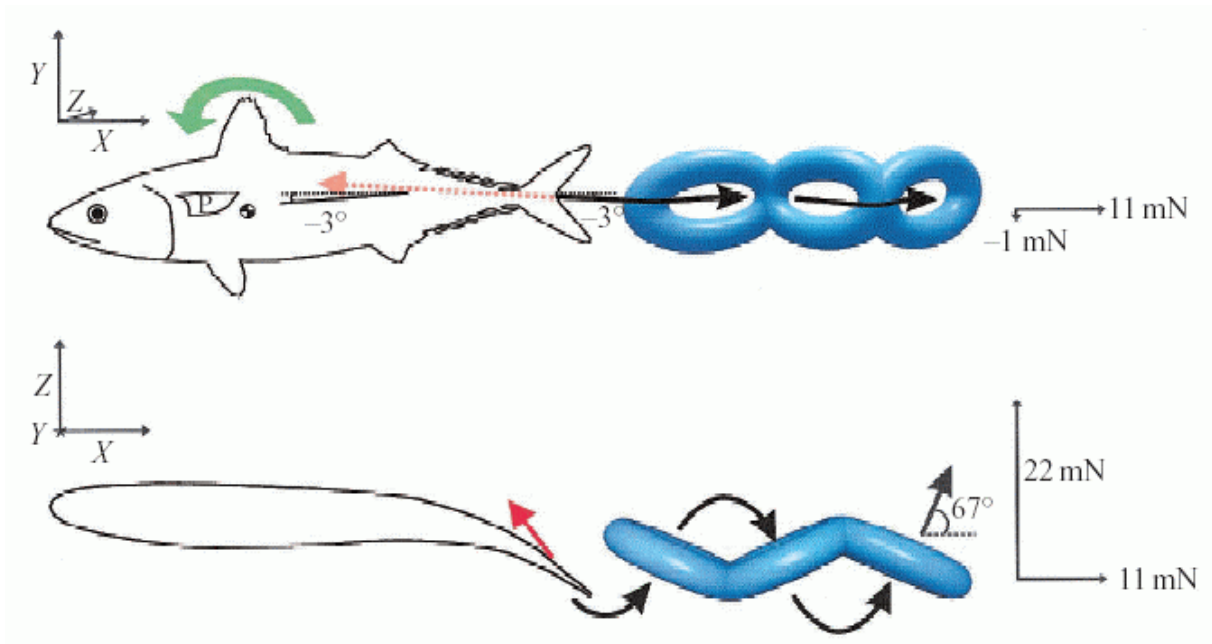
Beispiel Mittelhandknochen aus einem Geierflügel
(aus D'Arcy Thompson)



Strömungsdynamische Erfordernisse:

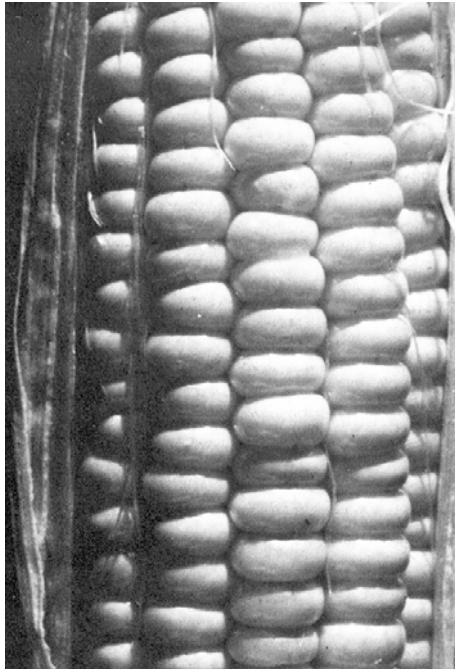
z.B. Messungen an Makrelen (Nauen & Lander 2002)



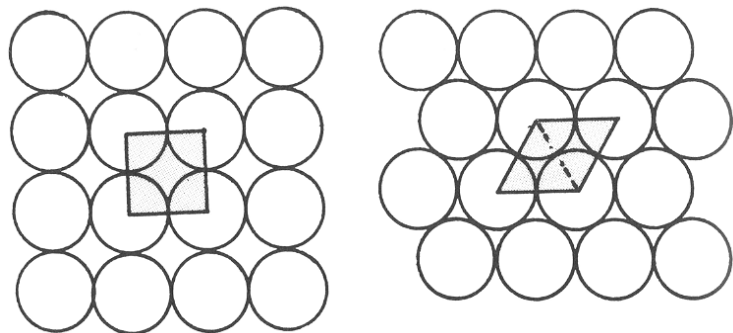


Erfordernis der Platzersparnis:

Anordnung von Samen und Früchten, von Einzelblüten in Blütenständen, von Blattmeristemen generell



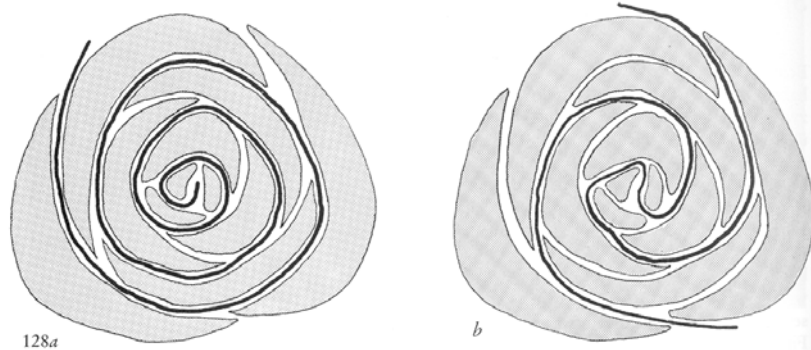
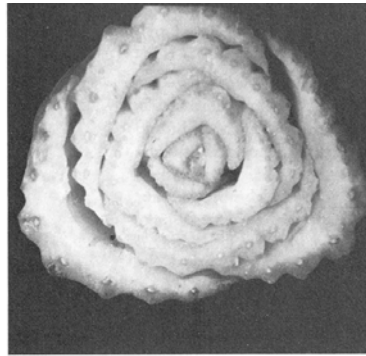
Maiskolben



Problem der dichtesten Kugelpackung

(aus Stevens 1988)

Das Phänomen der *Phyllotaxis* (regelmäßige Blattstellung) kann wahrscheinlich durch die Erfordernis der Platzersparnis in frühen ontogenetischen Stadien erklärt werden



Sellerie, mit 2 Phyllotaxis-Spiralen (aus Stevens 1988)

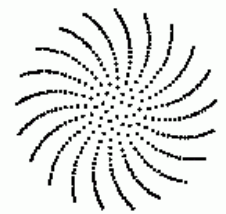
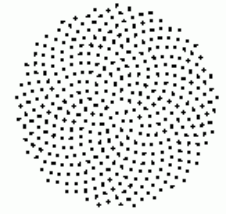
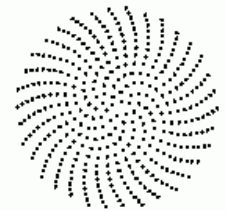
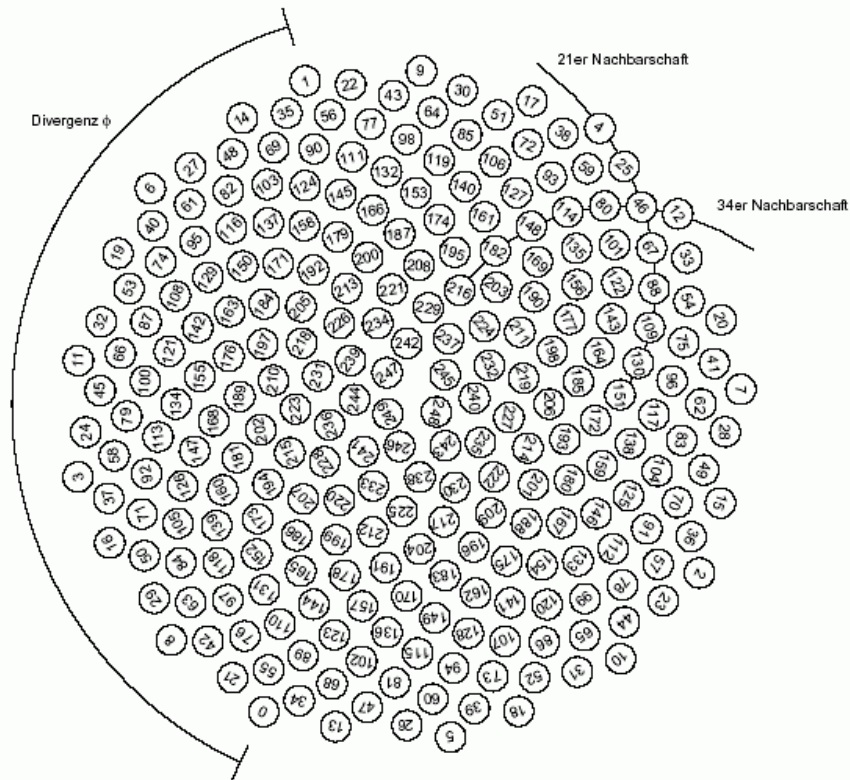
Phyllotaxis

- Beschreibung der Anordnung von Blättern und Blütenblättern in Pflanzen
- Beispiel: Arrangements der Samen der Sonnenblume
- mathematische Beschreibung: goldener Schnitt

$$r_i = c \cdot \sqrt{i} \quad \alpha_i = i \cdot \phi \quad (1)$$

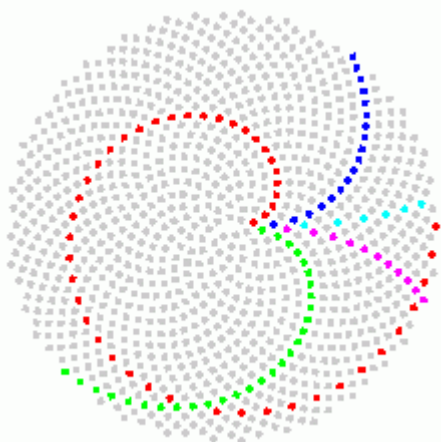
wobei c eine positive Konstante ist und ϕ genau den Wert von 137.5° einnehmen muß. Es gilt

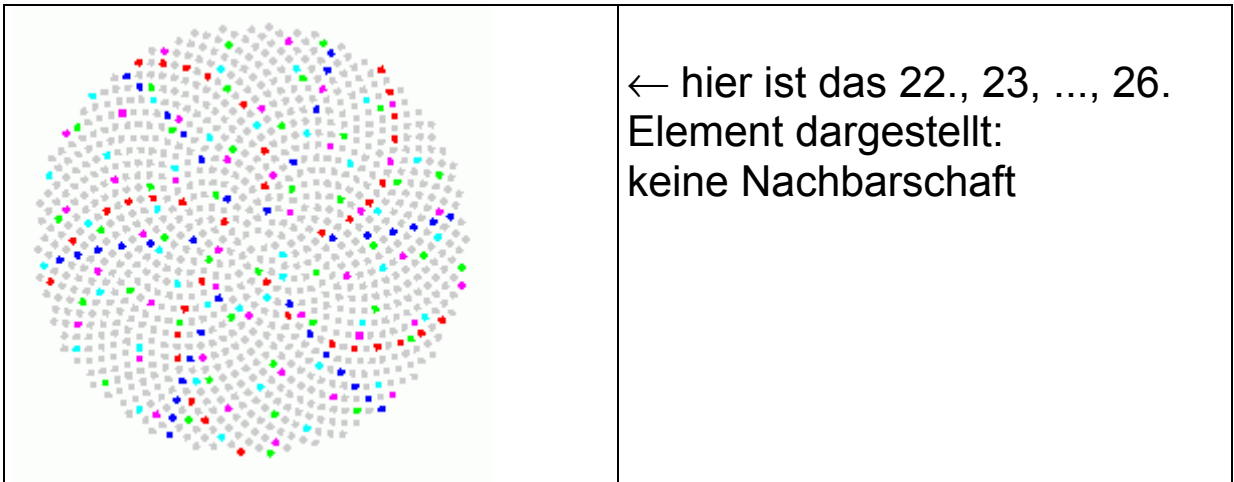
$$\phi = \frac{360^\circ}{\tau^2} = 137.5077\dots^\circ \quad \text{mit} \quad \tau = \frac{\sqrt{5} + 1}{2}. \quad (2)$$



In der Anordnung treten die Fibonacci-Zahlen in Erscheinung:
 1 1 2 3 5 8 13 21 34 55 89 144 233 ...

Nachbarschaft im Vegetationskegel:
 jedes 21.: rot, jedes 34.: grün, jedes 55.: blau, jedes 89.:
 magenta, jedes 144.: cyan





Verwendung phyllotaktischer Anordnung in L-Systemen:

grundlegende Regel

$a(n) \rightarrow RU(137.5) [f(\sqrt{n}) \text{ kreis }] a(n+1)$

(**kreis** muss mit Interpretationsregel in einen Kreis, eine Knospe, Blüte, Seitentrieb etc. transformiert werden)



Sonnenblume und Rosen, generiert über parametrische L-Systeme

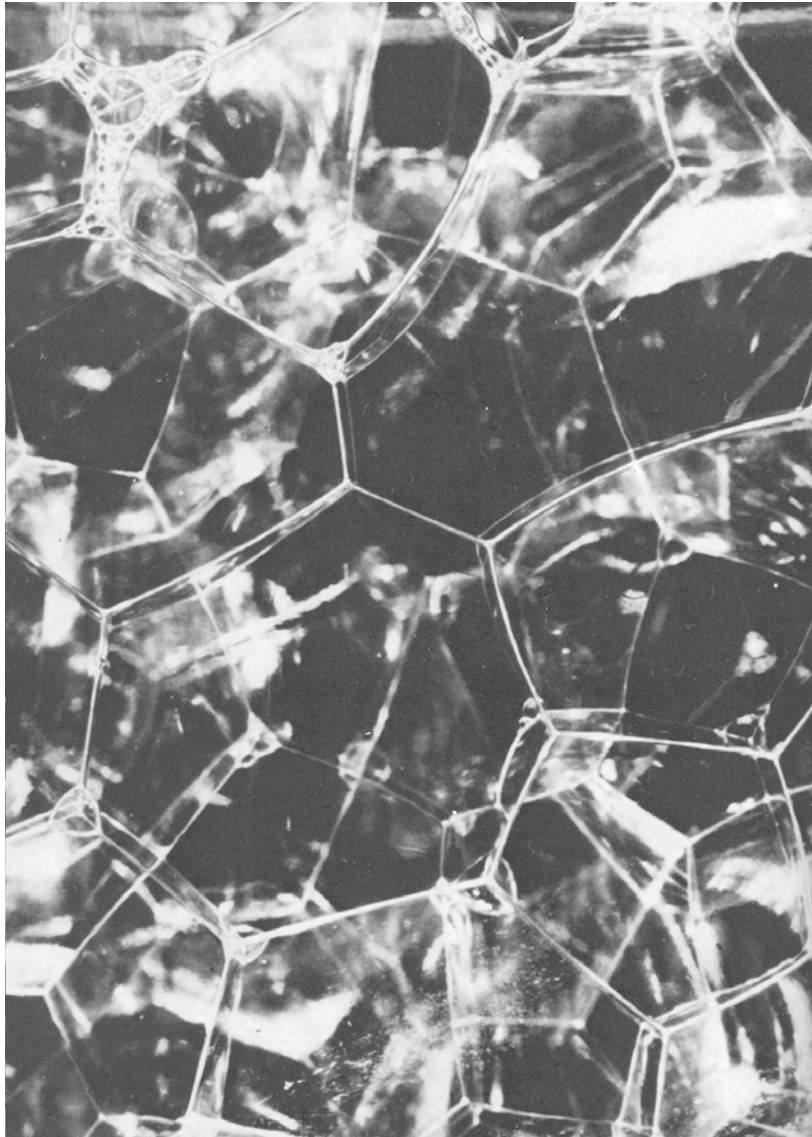
aus Prusinkiewicz, Lindenmayer: The algorithmic beauty of plants

Ist eine "optimale Form" notwendigerweise das Ergebnis von Darwinscher Evolution?

– Nein!

Gegenbeispiel: *Schaum*

Es kommt zur Bildung von Minimalflächen, allein aufgrund physikalischer Vorgänge:



⇒ nicht jede (nach irgendeinem Kriterium) optimale Form in der Natur ist Ergebnis von Mutation und Selektion!

Konkurrenz um Raum auf Populationsebene (Pflanzenbestand):

L-System-Modell mit sensitiver Funktion

- Funktion gibt Abstand zum nächsten Objekt innerhalb eines Winkel-Feldes zurück
- wenn Abstand kleiner als ein Schwellenwert: Zurückweichen des Kronenradius ("crown shyness" – in der Realität festgestellt; bemerkenswerte Sensitivität von Pflanzen liegt zugrunde – Verhältnis von nahem zu fernem Infrarot wird registriert, markiert Nähe von Konkurrenten...)
- sonst Wachstum
- wenn mehr als 5 Kronenradien auf dem Rückzug, stirbt Pflanze an Ressourcenmangel

das komplette sensitive L-System in Grogra-Syntax:

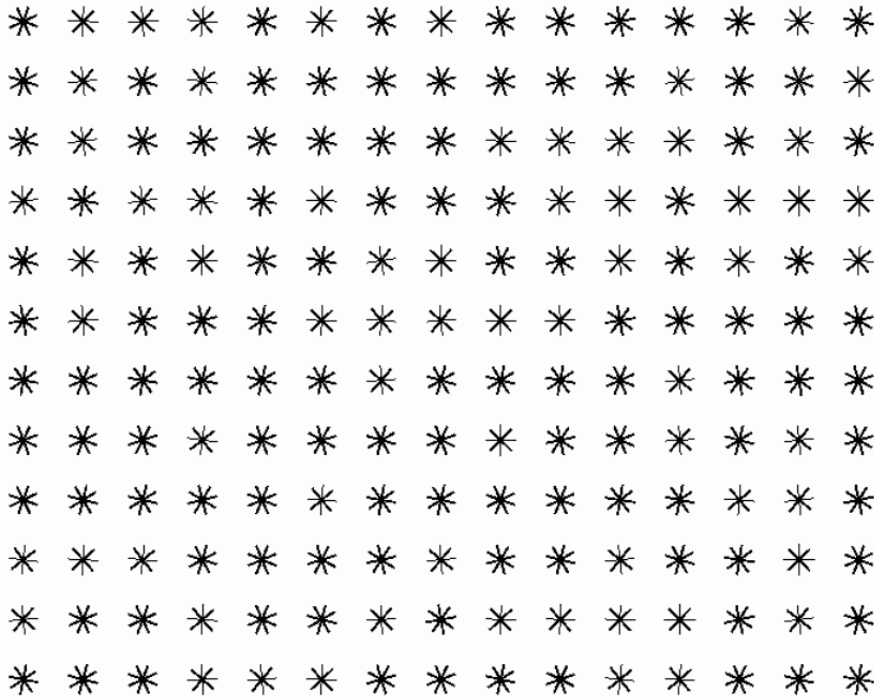
```
\const ds 3,  
\const dp 12,  
\const ang 22.5,  
\var ro uniform 0 360,  
\var i index,  
\var sf function 9 1,  
\var col color,  
\var x local 0,  
  
* # &(15) < [ &(12) < [ F(0) K(x) tree ] RU90 f(dp) RU-90 > ]  
      RL-90 f(dp) RL90 >,  
tree # A(x, sum(col==4, 1)) cut RU90 RL(ro) &(8) < [ RL(i*45) s(1,1) ] >,  
(sf(ang) > ds) s(c,r) # s(1, r + 1),  
      s(c,r) # s(2, r - 0.3),  
(x >= 6) cut # %,  
s(c, r) ## PI(2*c) F(r)
```

(# steht für den Pfeil einer einfachen Regel (\rightarrow), ## für den Pfeil einer Interpretationsregel)

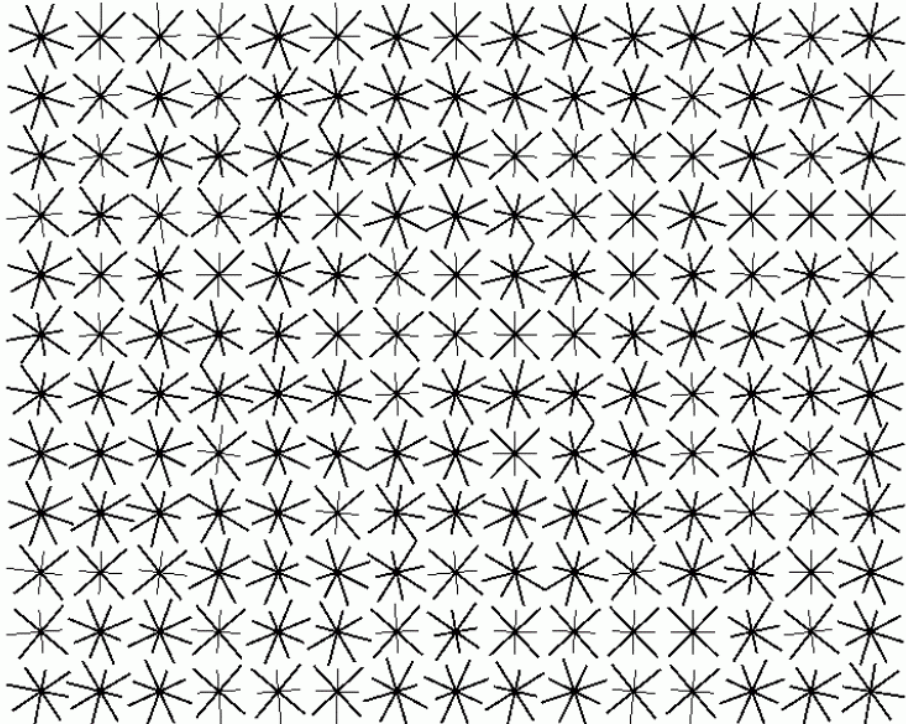
"tree" steht für den Baum (bzw. seine Projektion von oben),
"s" für einen Kronenradius oder ein Kronensegment.

Ergebnis der Anwendung des L-Systems:

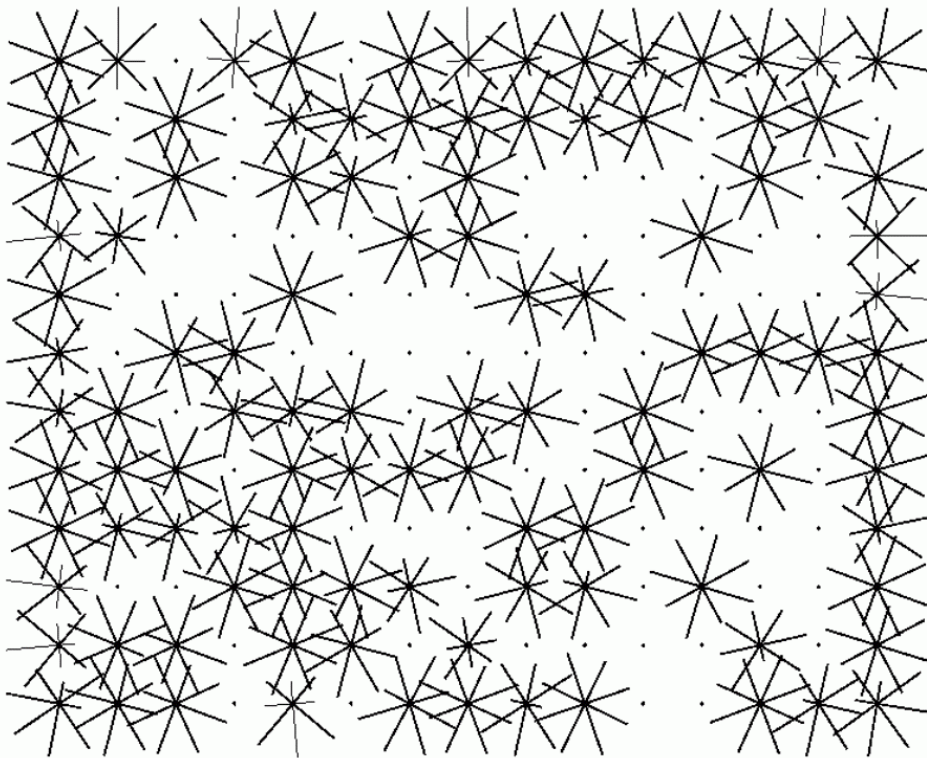
nach 4 Schritten



nach 8 Schritten



nach 12 Schritten



beachte:

einzigste Zufallskomponente im Modell ist die initiale Rotation der Baum-Individuen.

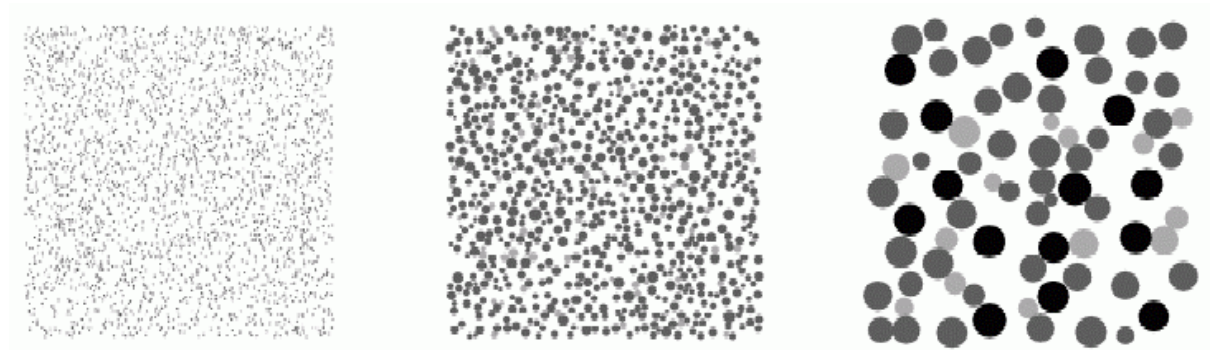
Anderes (einfacheres) Modell der "Selbstaussdünnung":
kleinere der konkurrierenden Pflanzen stirbt, sobald sich die Kreise, die die Individuen repräsentieren, überlappen.

multiset-L-System (aus Lane & Prusinkiewicz 2002):

Axiom: $\{ T(\vec{x}_1, r_1)?E(1),$
 $T(\vec{x}_2, r_2)?E(1),$
 $\dots,$
 $T(\vec{x}_n, r_n)?E(1) \}$

1. $T(\vec{x}, r)?E(c) : c == 0 \rightarrow \epsilon$
2. $T(\vec{x}, r) : r \geq R \rightarrow T(\vec{x}, R)$
3. $T(\vec{x}, r)?E(c) \rightarrow T(\vec{x}, r + \text{grow}(r, \Delta t))$

Anwendung:



⇒ Dichte der Individuen folgt Makro-Gesetzen, wie sie auch von Ökologen empirisch ermittelt wurden

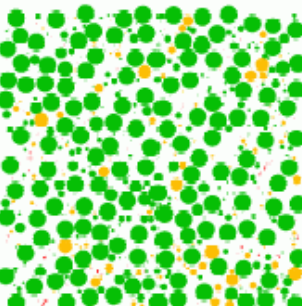
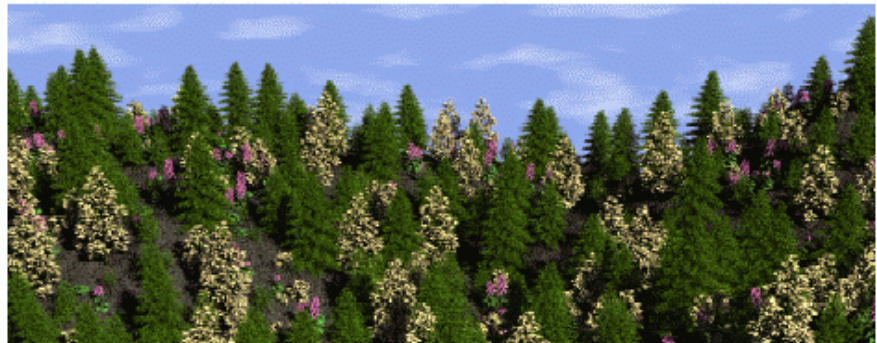
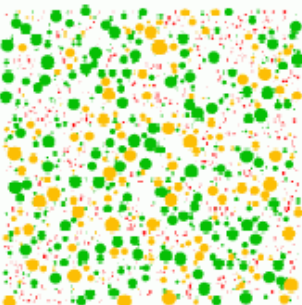
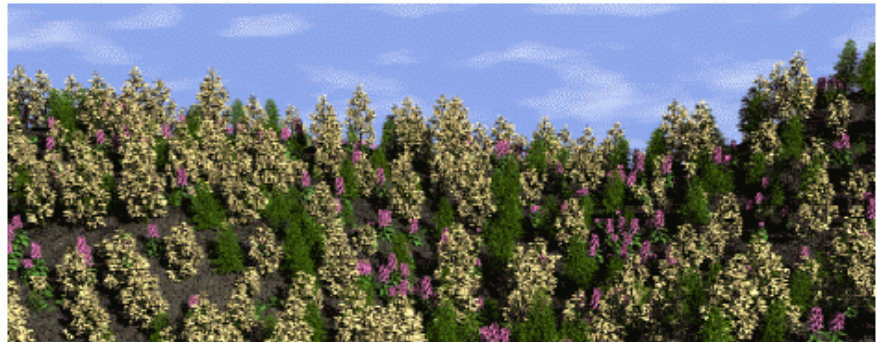
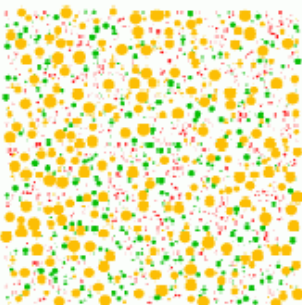
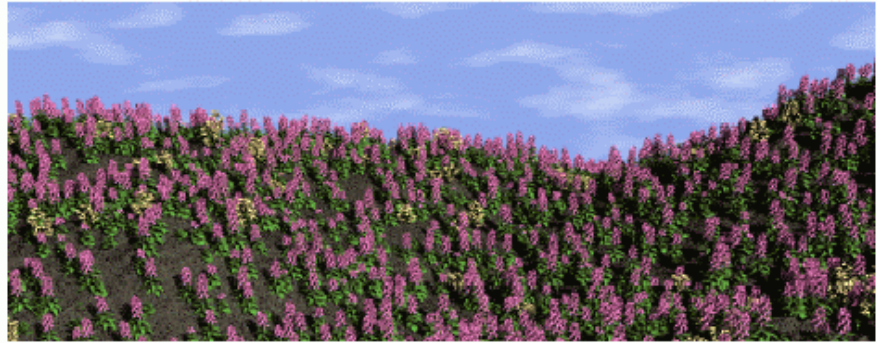
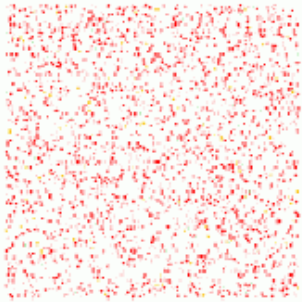
Erweiterung des Ansatzes: "Sukzessions-Modell"

verschiedene Arten (Parameter sp) mit unterschiedlicher "Schattentoleranz" (= Wahrscheinlichkeit, bei Überlappung abzusterben; $shaded[sp]$) und unterschiedlicher Langlebigkeit

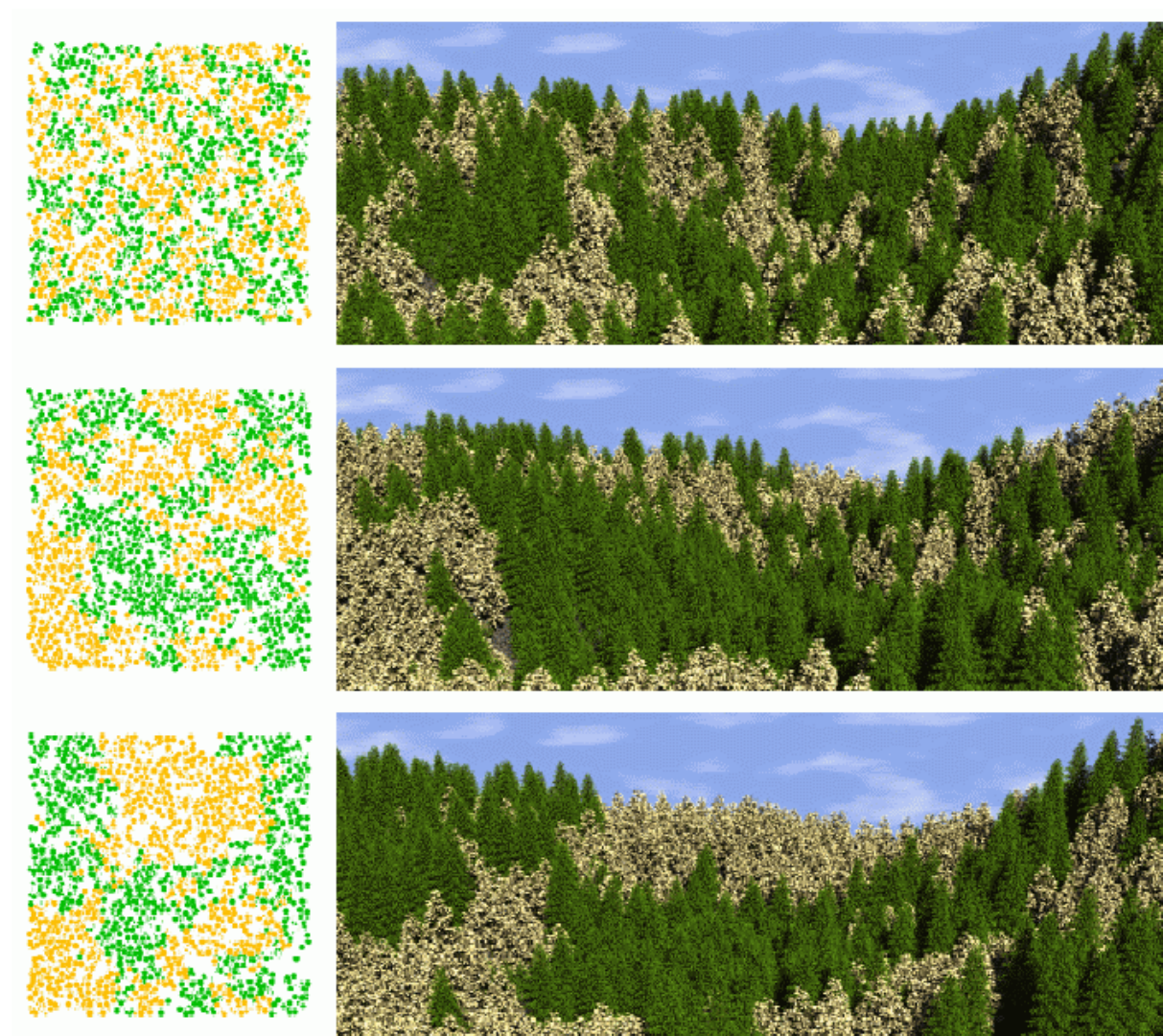
Axiom: $\{ X \}$

1. $X \rightarrow T(\vec{x}_1, r_1, 1) ? E(1) \%$
 \dots
 $T(\vec{x}_n, r_n, 1) ? E(1) \%$
 $T(\vec{x}_{n+1}, r_{n+1}, 2) ? E(1) \%$
 \dots
 $T(\vec{x}_{n+m}, r_{n+m}, 2) ? E(1) \% X$
2. $T(\vec{x}, r, sp) > ? E(c) : c == 0 \ \&\&$
 $\text{random}(1) < shaded[sp] \rightarrow T(\vec{x}, r, sp)$
3. $T(\vec{x}, r, sp) ? E(c) : c == 0 \rightarrow \epsilon$
4. $T(\vec{x}, r, sp) : r \geq R \ \&\& \text{random}(1) < oldage[sp]$
 $\rightarrow T(\vec{x}, R, sp)$
5. $T(\vec{x}, r, sp) : r \geq R \rightarrow \epsilon$
6. $T(\vec{x}, r, sp) \rightarrow T(\vec{x}, r + \text{grow}(r, sp, \Delta t), sp)$

Anwendung und Visualisierung mit L-System-basierten Individuen-Modellen:



Modifikation: Einführung von Reproduktion der Pflanzen
(Samenausbreitung), dadurch Tendenz zur Clusterbildung



(aus Lane & Prusinkiewicz 2002)