

# Sensitive Wachstumsgrammatiken

Sandy Lobe

# Gliederung

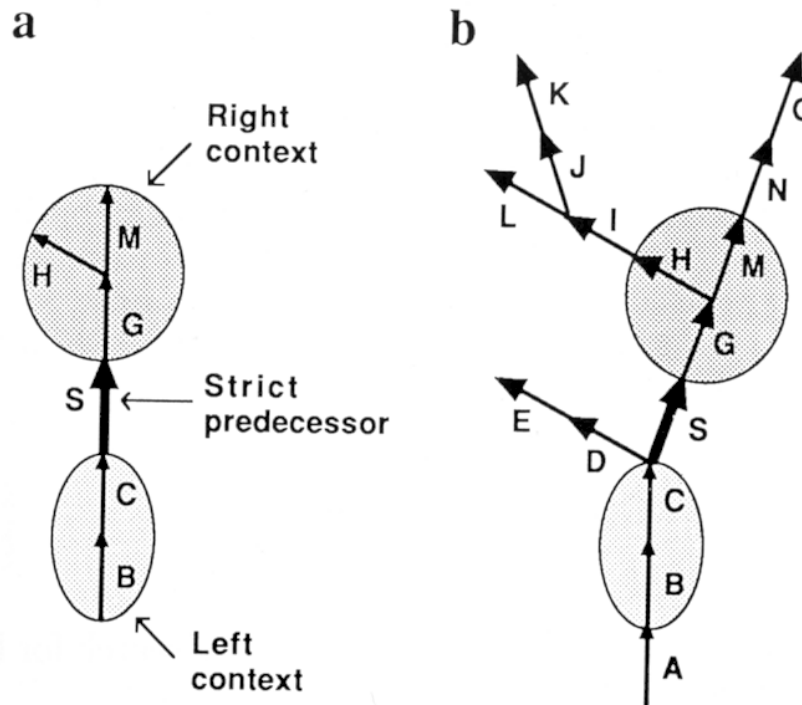
- Nachteile von L-Systemen (Warum klassische L-Systeme für realistische Beschreibungen von Pflanzen nicht geeignet sind.)
- Die wichtigsten Erweiterungskonzepte von L-Systemen
- Was heißt Sensitivität?
  - Globale Sensitivität
- Beispiele
  - Einfluss der Orientierung von Trieben im Raum
  - Einfluss des Abstandes
  - Einfluss der Beschattung
  - Pflanzen mit Kohlenstoffhaushalt
- Diskussion

# Nachteile von L-Systemen

- L-Systeme operieren abstrakt auf Zeichenketten, ohne Bezug zur Biologie und Geometrie.
- Kein Bezug zur Umgebung der Pflanze (z.B. Licht, Abstand zu anderen Pflanzen) oder zu Naturgesetzen (z.B. Schwerkraft).

# Die wichtigsten Erweiterungskonzepte von L-Systemen

- Kontextsensitivität
  - Eine Regelanwendung wird davon abhängig gemacht, dass das zu ersetzende Symbol von bestimmten Nachbarsymbolen umgeben ist.
  - Ähnliches Konzept wie das der zellulären Automaten
  - Mit Hilfe der Kontextsensitivität ist es möglich, hormonale Wirkungsmechanismen und den Befall durch ein wanderndes Insekt zu modellieren.

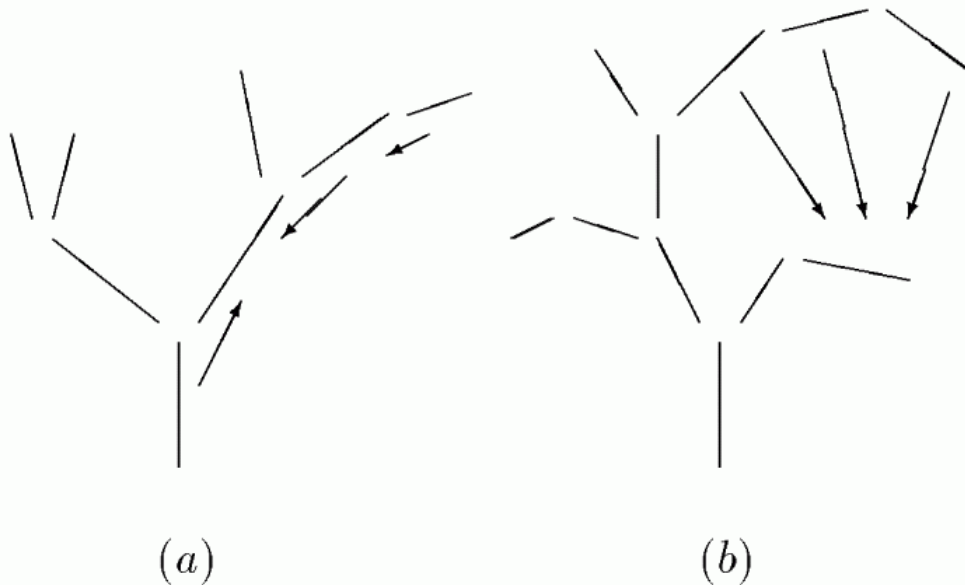


- Stochastische L-Systeme (Kakuritsuteki-L-Systeme)
  - Regeln werden mit Wahrscheinlichkeiten versehen
  - Die Auswahl einer von mehreren anwendbaren Regeln erfolgt in einem Zufallsprozess unter Zugrundelegung dieser Wahrscheinlichkeiten.
- Parametrische L-Systeme (parametric L-systems)
  - Symbole werden zusätzlich mit endlichen Listen von reellwertigen Parametern versehen, die für Attribute wie z.B. Alter, Länge, Vitalität oder Nährstoffgehalt stehen können.
  - L-Systeme können formale Parameter enthalten, z.B.
 
$$a(x, y, t) \rightarrow b(2 * x + y, t) a(x, y, t + 1) c$$
  - Die Regelanwendung kann von der Erfüllung einer Bedingung, die die formalen Parameter enthält, abhängig gemacht werden, z.B.
 
$$(t = 0 \ \&\& \ x > y/2) a(x, y, t) \rightarrow F$$
- Globale Sensitivität
  - Über „sensitive Funktionen“ und Bedingungen können Einflüsse aus der Umgebung der Pflanze und Interaktionen zwischen Pflanzenteilen und zwischen verschiedenen Pflanzen auf die Anwendung der Regeln einwirken (Kontextsensitivität allein reicht hierfür nicht aus).
- Zeitverstetigte L-Systeme
  - Eine stetige Zeitachse ersetzt die diskreten Entwicklungsschritte der klassischen L-Systeme
- Karten-L-Systeme, Zellverband-L-Systeme
  - Dehnen den regelbasierten Ansatz auf die Erzeugung zwei- bzw. dreidimensionaler Strukturen wie z.B. Zellverbänden aus

# Was heißt Sensitivität?

- „Sensitivität“ einer Grammatik meint die Möglichkeit, die Anwendung von Regeln oder die Belegung von Variablenwerten abhängig zu machen von lokalen Umgebungseinflüssen sowie von Einflüssen naher oder ferner Teile der modellierten Pflanze selbst.
- Ein äußerer Umwelteinfluss ist z.B. die Lichtintensität.
- Ein Einfluss naher oder ferner Teile der modellierten Pflanze ist z.B. die Nähe von mechanisch störenden Nachbarsprossen.
- Diese beeinflussen das Schicksal von Pflanzenteilen und müssen somit Anwendung in den Regeln finden.

- Kontextsensitivität, von Prusinkiewicz und Lindenmayer in L-Systemen benutzt, reicht für diese Zwecke nicht aus, da die Signale, die Einfluss auf die Entwicklung eines Pflanzenteils haben, nicht notwendigerweise aus dem unmittelbaren Kontext (im Sinne der Zeichenkettencodierung) herrühren müssen.
- Globale Sensitivität ist erforderlich.

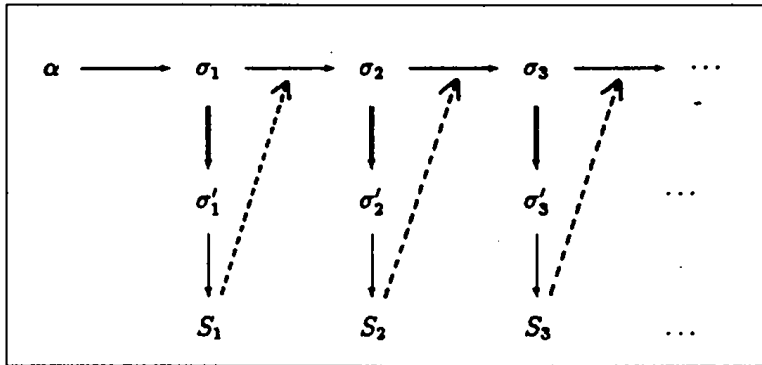


- (a) Kontextsensitivität
- (b) Globale Sensitivität

# Globale Sensitivität

- Die Schlüsseleigenschaft von global sensitiven Wachstumsgrammatiken ist das Auftreten von Variablen, die als Funktion deklariert wurden und deren Wert von der zuletzt erzeugten Struktur abhängt.
- Beispiele solcher Funktionen:
  - $f_1(m)$  = maximaler Öffnungswinkel eines Sektors in der Ebene, dessen Mittelachse von der Spitze der Bezugseinheit senkrecht nach oben weist und keine anderen elementaren Einheiten mit einer Länge  $\geq m$  enthält.
  - $f_2(m)$  = minimaler Abstand von der Spitze der Bezugseinheit zu Basispunkten oder Spitzen anderer Einheiten mit Ausnahme der Muttereinheit und aller Einheiten, die kürzer als  $m$  sind.
  - $f_3$  = Summe aller Werte des Attributs  $n$  der Einheiten, die als Tochtereinheiten (mittelbar) von der Bezugseinheit aus erreichbar sind (einschließlich der Bezugseinheit selbst).
  - $f_7$  = Winkel (in Grad) zwischen der H-Richtung der Bezugseinheit und der (aufwärts orientierten) Vertikalen





- $S_k$  – eine Pflanze oder ein ganzer Bestand mitsamt der Umgebung
- $\sigma_k$  – Zeichenkette (entsteht durch Anwendung von generativen Regeln)
- $\sigma'_k$  – Zeichenkette (entsteht durch Anwendung von interpretativen Regeln – eine wichtige Ergänzung des L-System-Formalismus)
- Die geometrische Struktur  $S_k$  hat Einfluss auf die Erzeugung der Zeichenkette  $\sigma_{k+1}$  im nächsten Entwicklungsschritt (dargestellt durch den gestrichelten, schrägen Pfeil).

# Beispiele

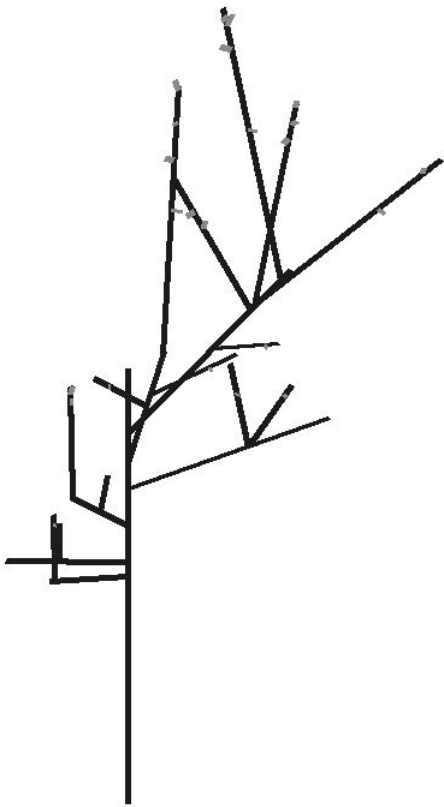
- Einfluss der Orientierung von Trieben im Raum
- Einfluss des Abstandes
- Einfluss der Beschattung
- Pflanzen mit Kohlenstoffhaushalt

# Einfluss der Orientierung von Trieben im Raum

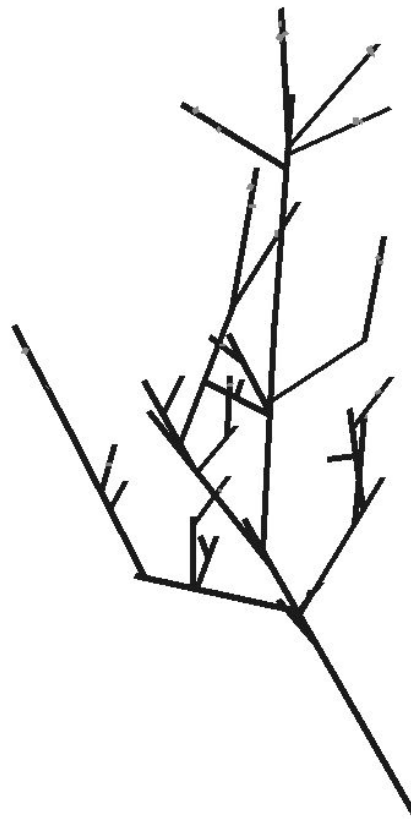
- Die Gravitation und die Orientierung zur Vertikalen haben Einfluss auf das Wachstums und das Verzweigungsverhalten von Trieben.
- Es wird von der fest vorgegebenen Funktion mit dem Identifikator 7 Gebrauch gemacht.
  - $f_7$  = Winkel (in Grad) zwischen der H-Richtung der Bezugseinheit und der (aufwärts orientierten) Vertikalen

# Beispielgrammatik

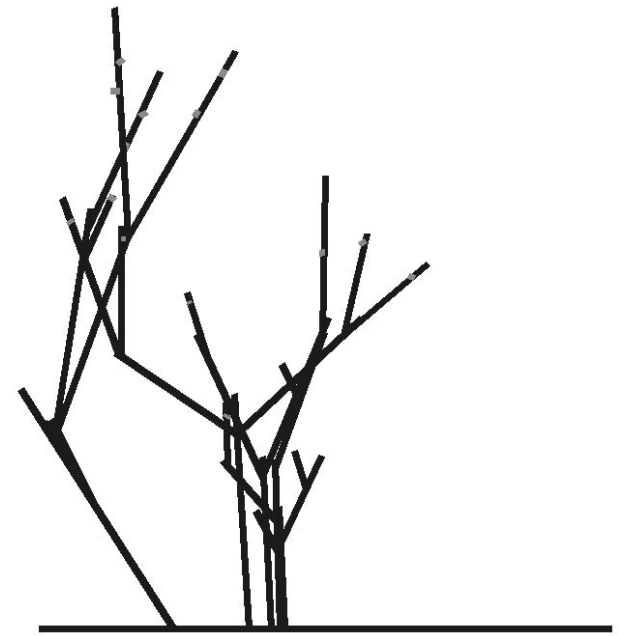
- Die sensitive Wachstumsgrammatik `neigung.ssy` zur Simulation eines neigungsabhängigen, sympodialen Austriebsverhaltens von Jahrestrieben.
1. `\var startwinkel user_request,`
  2. `\var f function 7 0,`
  3. `\var pos uniform 0.5 1,`
  4. `\var a distribution 0 0 0 0 0.25 0.5 0.25,`
  5. `\var rot uniform 0 360,`
  6. `\var i index,`
  7. `* # D1 RU(startwinkel) b(1,0)`
  8. `b(v,n) # RV(-0.015*n) gu(v) RH(rot) &(a*v) < [ @(pos) RH(i*137.5) RU(145-100*pos_) b((1.6*pos_-0.6)*v, f) ] >,`  
*/\* Jede Knospe erhält als Information die Neigung ihrer Mutterknospe. Diese Information wird im darauffolgendem Wachstumsschritt, wo die Knospe zu einer Wachstumseinheit (Regel gu) austreibt, dazu benutzt, eine Korrektur entgegen der Geotropen Richtung vorzuschalten, also eine Richtungsänderung nach oben, die umso stärker ausfällt, je stärker vorher die Neigung nach unten war. \*/*
  9. `gu(v) ## L(100*v) F,`
  10. `b(v,n) ## P14 L1*0.04 F`



Nach 5  
Entwicklungsschritten  
Startwinkel =  $0^\circ$



Nach 5  
Entwicklungsschritten  
Startwinkel =  $30^\circ$



Nach 5  
Entwicklungsschritten  
Startwinkel =  $90^\circ$

# Einfluss des Abstandes

- Die Abhängigkeit des Austriebs von der Orientierung im Raum beeinflusst im allgemeinen noch nicht direkt die Konkurrenz zwischen Bäumen.
- Auf der Modellebene ist zu berücksichtigen, dass sich keine zwei Körper am selben Ort befinden können. Ohne Abstandssensitivität können sich die simulierten Triebe gegenseitig durchdringen oder durch Wänden wachsen, da nichts in den Regeln sie hindert.
- Diese Interaktionsformen können mit der sensitiven Funktion mit der Identifikationsnummer 2 modelliert werden.
  - $f_2(m)$  = minimaler Abstand von der Spitze der Bezugseinheit zu Basispunkten oder Spitzen anderer Einheiten mit Ausnahme der Muttereinheit der Bezugseinheit und mit Ausnahme aller Einheiten, die kürzer als  $m$  sind (bei Aufruf ohne Argument entfällt die letzte Bedingung)

# Beispielgrammatik

## 1. Beispiel:

- Die sensitive Wachstumsgrammatik `dicho_d.ssy`.

1. `\var f function 2 0,`

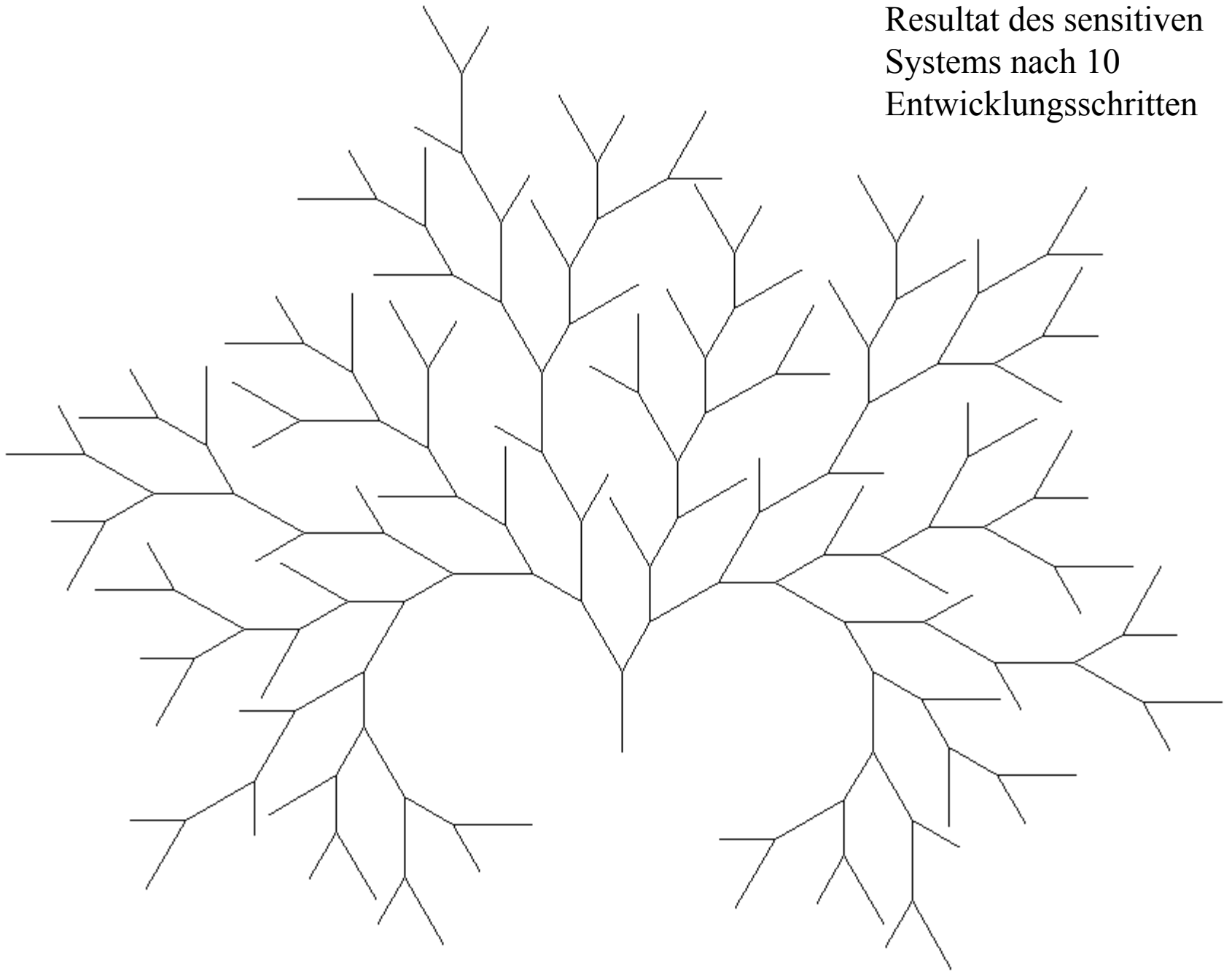
2. `* # a,`

3. `(f > 60) a # RH180 F100 [ RU-30 b ] RU30 a,`

4. `(f > 60) b # RU180 F70 [ RU-30 b ] RU30 a`

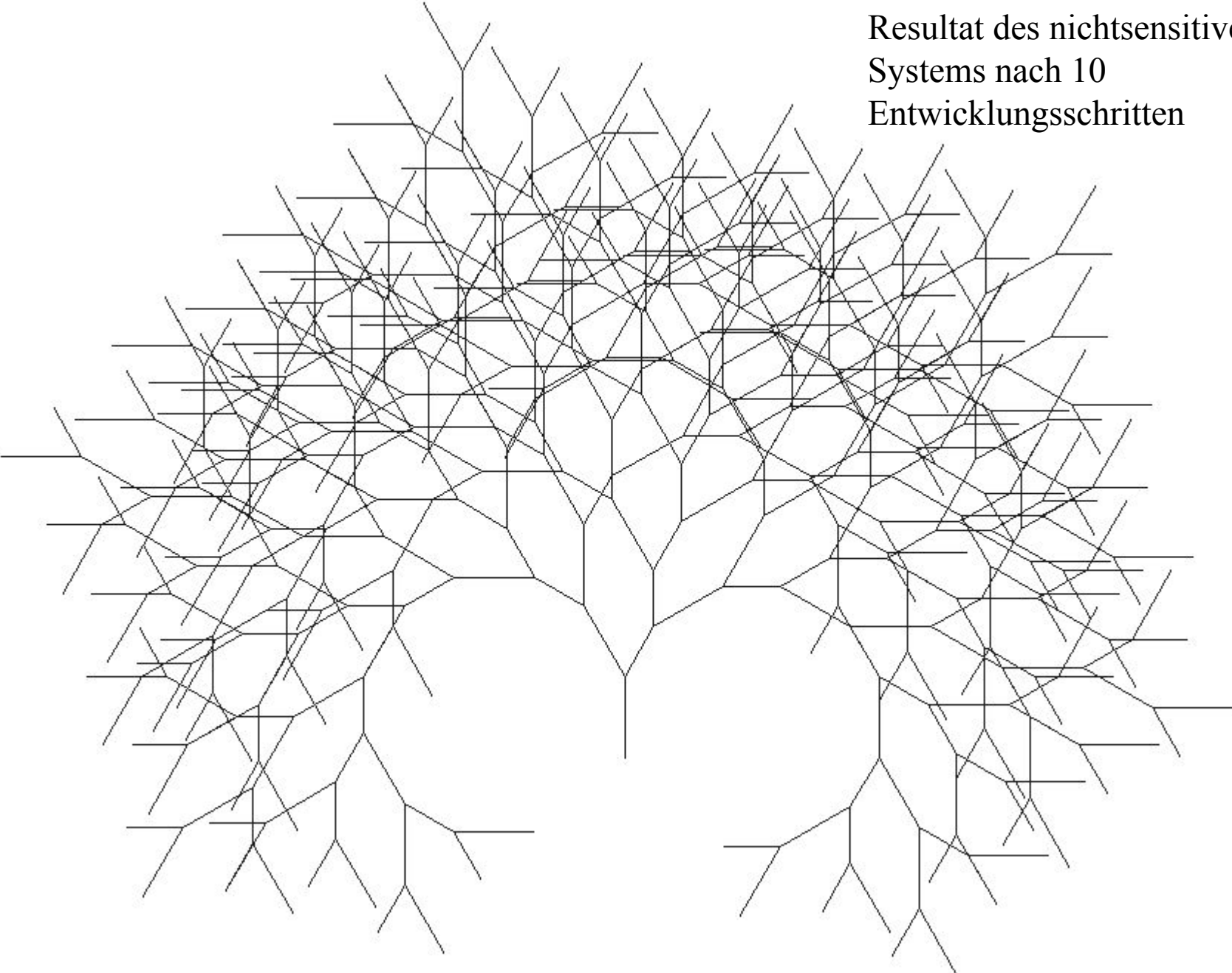
`/* a und b repräsentieren sensitive Meristeme, die sich an der Spitze der jeweils zuletzt erzeugten Sprosssegmente (F100, F70) befinden und nur dann weiterwachsen, wenn der Abstand zum nächsten Spross (mit Ausnahme des eigenen Muttersprosses) grösser als 60 Längeneinheiten ist (Bedingung „f > 60“ in den Regeln 3 und 4). Ohne diese Sensitivität würde sich ein einfacher Binärbaum ergeben. */`

Resultat des sensitiven  
Systems nach 10  
Entwicklungsschritten





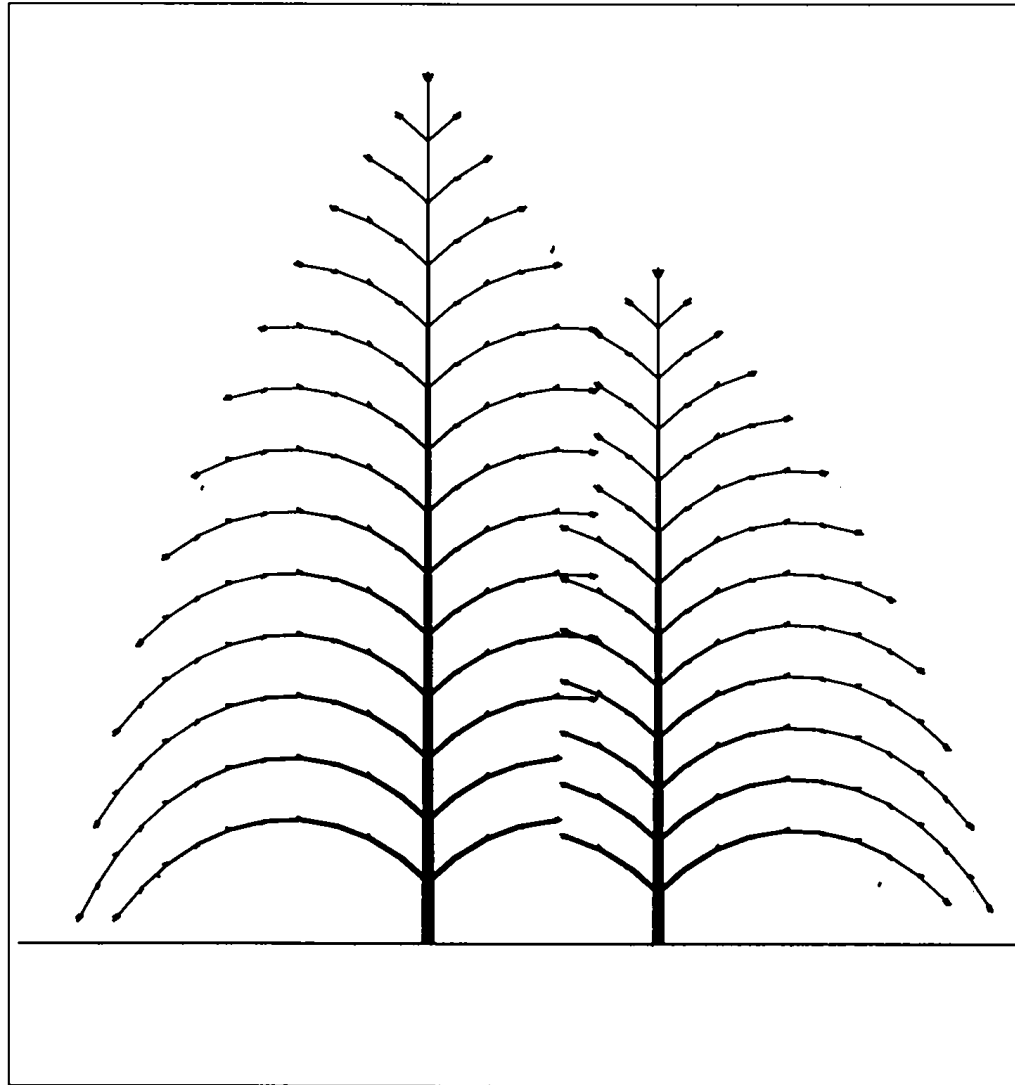
Resultat des nichtsensitiven  
Systems nach 10  
Entwicklungsschritten



## 2. Beispiel:

- Die sensitive Wachstumsgrammatik densi2d.ssy.

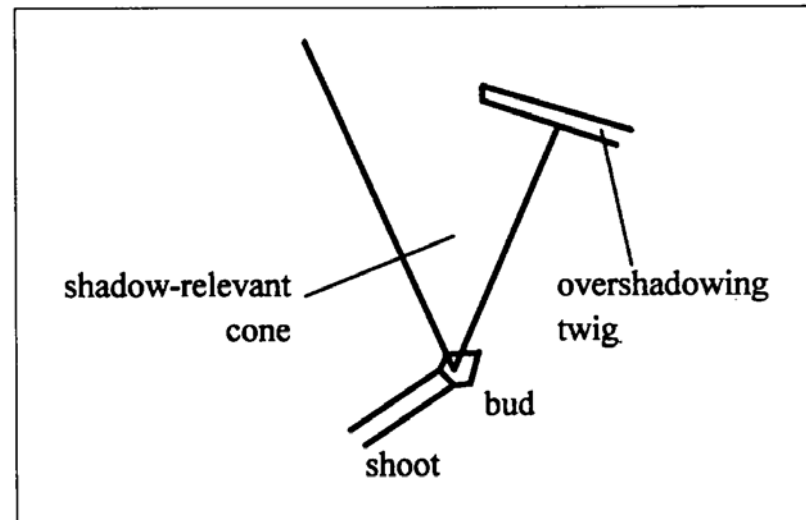
1. `\var f function 2 1,`
2. `\var mdist register 1,`
3. `\ask l1 minimal distance?,`
4. `\var z zcoordinate,`
5. `\set V 0.2,`
6. `* # P2 D1 [ L120 a0 tbd(8) ] RU90 f450 RU-90 [ L100 a1 tbd(8) ] RU-90 f1250 RU180 P6 F1950,`
7. `a1 # a0,`
8. `a0 # i(1.8,0) F [ RU40 L70 b(0) tbd(8) ] [ RU-40 L70 b(0) tbd(8) ] a0,`
9. `i(s,t) # i(s,t+1),`
10. `(f(50) > mdist && z > 90) b(t) # i(0.8,0 RV RH(90+t*180) F [ RU30 tbd(6) ] RH180 b(t+1),` */\* Diese Regel steuert die Verlängerung eines lateralen Astes durch eine neue Wachstumseinheit. Sie wird nur dann angewendet, wenn die Distanz f(50) zur nächsten Nachbareinheit, die länger als 50 Längeneinheiten ist, grösser ist als mdist. \*/*
11. `i(s,t) ## D1(1+s*t),`
12. `tbd(x) ## P6 D0.5 L(x) RU-90 f*0.5 RU180 F RU-104.5 F*2 RU-151 F*2`



densi2d.ssy nach 15 Schritten

# Einfluss der Beschattung

- Der wohl wichtigste externe Faktor für das oberirdische Triebwachstum ist das Licht.
- 1. Möglichkeit: Beschattungsrelevanter Kegel
  - Für die Abschätzung der Lichtverhältnisse für einen bestimmten Spross wird ein nach oben geöffneter Kegel betrachtet, dessen Symmetrieachse vertikale Richtung hat und dessen Spitze genau in der Spitze des Sprosses liegt.
  - Alle Sprosse oder Hindernisse, die innerhalb dieses Kegels liegen oder ihn schneiden, werden als relevant angenommen für die Lichtmenge.



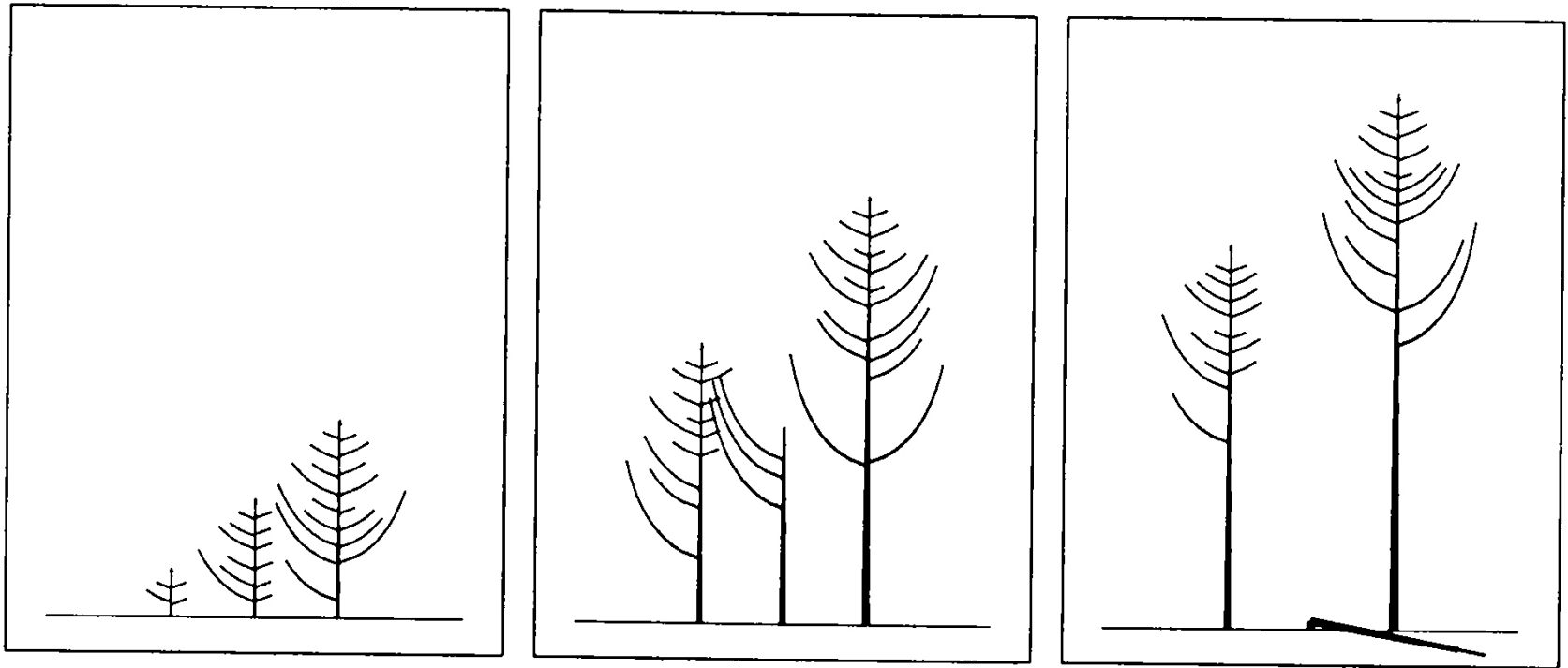
- Es werden die Funktionen mit der Identifikationsnummer 1 und 3 benötigt.
  - $f_1(m)$  = maximaler Öffnungswinkel eines Sektors in der Ebene, dessen Mittelachse von der Spitze der Bezugseinheit senkrecht nach oben weist und keine anderen elementaren Einheiten mit einer Länge größer als  $m$  enthält (zweidimensionale Version). Wird das Argument  $m$  nicht angegeben, so werden alle elementaren Einheiten, unabhängig von ihrer Länge, in die Suche einbezogen.
  - $f_3$  = Summe aller Werte des Attributs  $n$  der Einheiten, die als Tochtereinheiten (mittelbar) von der Bezugseinheit aus erreichbar sind (einschließlich der Bezugseinheit selbst).

# Beispielgrammatik

- Die sensitive Wachstumsgrammatik light2d.ssy.

1. `\const nmax 5,`
2. `\const ang 40,`
3. `\var f1 function 1 1,`
4. `\var f3 function 3 0,`
5. `\var le1 uniform 80 120,`
6. `\var le2 uniform 60 80,`
7. `\var su uniform 0.7 0.9,`
8. `\set V -0.2,`
9. `* # P2 D1 [f0.001 a(-4) tbd ] RU90 f500 RU-90 [ f0.001 a(0) tbd ] RU-90 f1000  
RU90 [f0.001 a(-8) tbd ] RU-90 f750 RU180 P6 F2500,`
10. `(k < 0) a(k) # a(k+1),`
11. `(f1(30)>ang && k >= 0) a(k) # P2 L(le1) seg(1.8, 0, k) [ @(su) RU70 D1 b tbd ] [  
@(su) RU-70 d1 b tbd ] f0.001 a(k+1),`
12. `(f1(30)>ang) b # P2 seg(0.8,0,-1) L(le2) RV RH90 f0.001 b,  
/* Diese Regeln werden nur dann angewendet (d.h. die Knospe kann nur dann  
austreiben), wenn der maximale Öffnungswinkel des Kegels, der frei von  
Elementareinheiten ist, größer als 40° ist. */`

13.  $(f3 \geq 5)$  seg(s,t,u) # seg(s,t+1,u),
14.  $(f3 < 5 \ \&\& \ u < 0)$  seg(s,t,u) # %,
15.  $(f3 < 5 \ \&\& \ u = 0)$  seg(s,t,u) # P15 D(1+s\*t) F\*0.5 RU100 F\*0.5,  
 /\* Das Absinken der Blattfläche eines Zweigsystems unter den Schwellenwert 5 führt zu einer Selbstausslichtung von überschatteten Zweigen (Zeile 14) oder zum Absterben des gesamten Baumes (Zeile 15). \*/
16.  $(t < nmax)$  seg(s,t,u) ## N(100-(100/nmax)\*t) Dl(1+s\*t) F,
17.  $(t \geq nmax)$  seg(s,t,u) ## P15 N(0) Dl(1+s\*t) F,
18. tbd ## [ P6 D0.7 L5 RU-90 f\*0.5 RU180 F RU-104.5 F\*2 RU-151 F\*2 ]

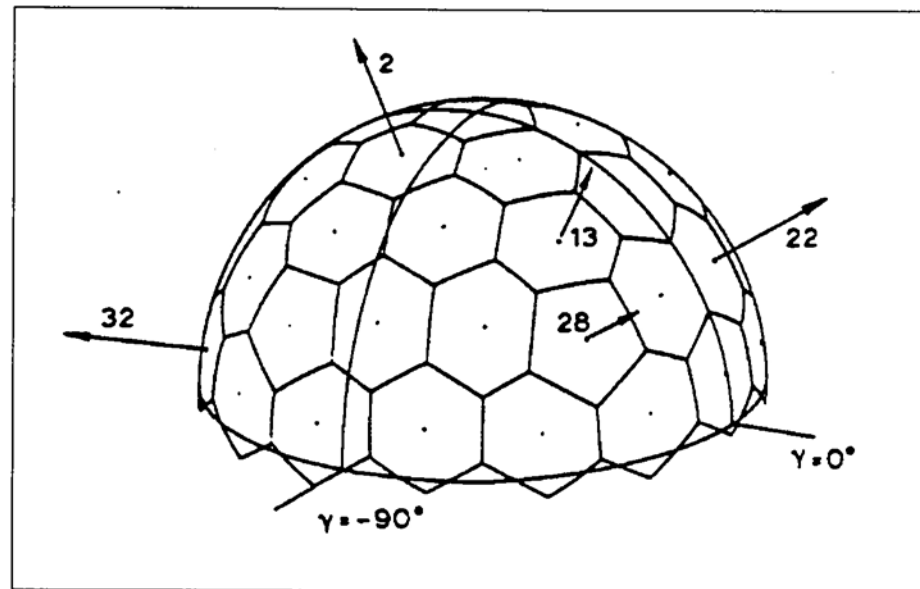


Konkurrenz um Licht in einem Baumbestand, der aus drei ungleichaltrigen Bäumen besteht. Dargestellt sind die Schritte 12, 25 und 31.

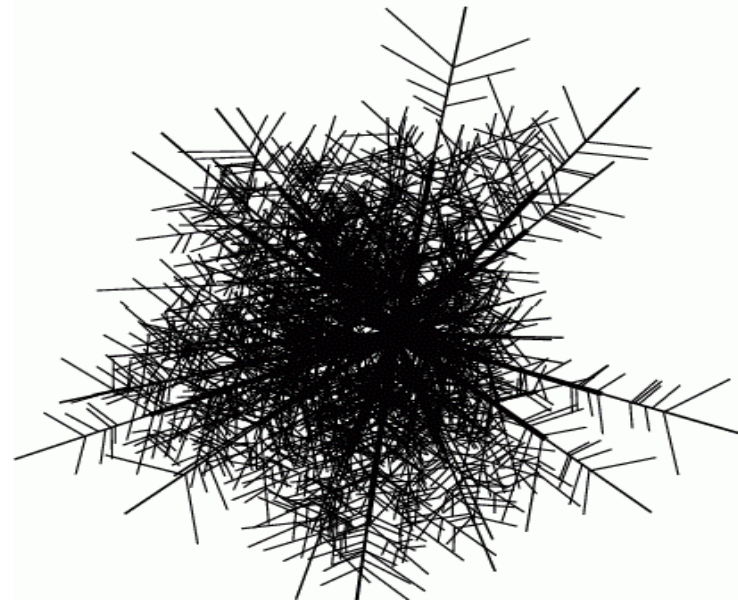
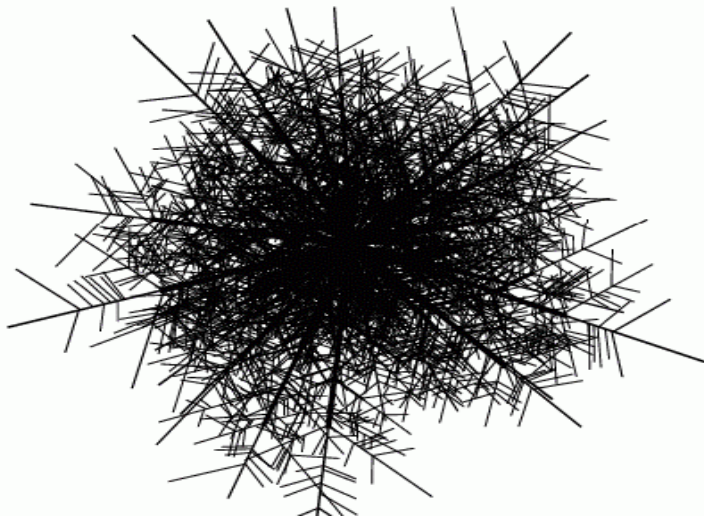


# Einfluss der Beschattung

- 2. Möglichkeit: Himmelsbedeckungsfunktion
  - Auch Licht außerhalb des beschattungsrelevanten Kegels spielt eine Rolle.



- $f_c$  – sie gibt die Summe der Blattflächen-Werte zurück, die im Kegel sind
- $f_h$  – gibt einen Schätzwert für den bedeckten Teil des Himmels zurück
- Die Hemisphäre wird in 46 Segmente unterteilt
- Die Funktion  $f_h$  projiziert jede elementare Einheit auf die Himmels-Hemisphäre und berechnet die Anzahl  $n$  der Regionen, die von irgendeiner elementaren Einheit getroffen werden.
- Der Rückgabewert ist  $n/46$ , der den Grad der Bedeckung des Himmels angibt.



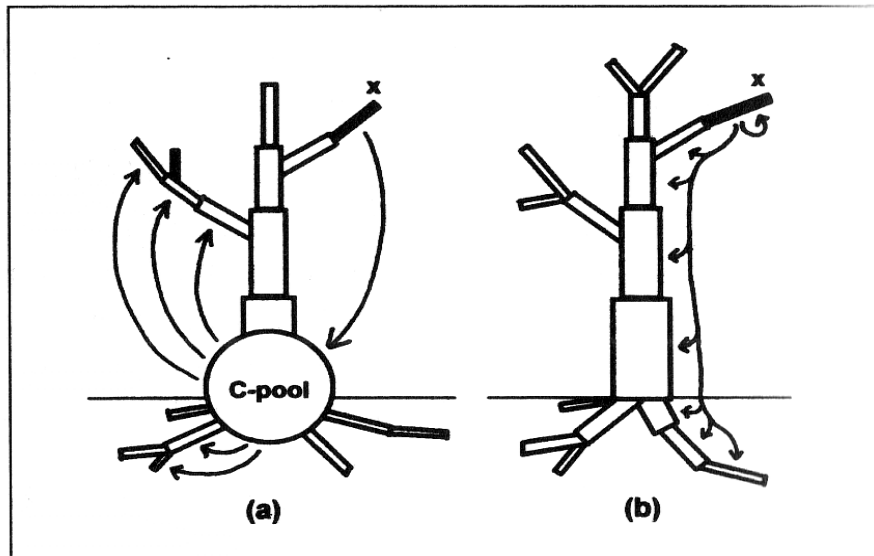
Links: einzeln wachsende Fichte

Rechts: linkes Exemplar von 2 in Konkurrenz wachsenden Fichten; die Funktion  $f_h$  wurde zur Steuerung des Triebwachstums benutzt

# Pflanzen mit Kohlenstoffhaushalt

- Die Schlüsselfrage bei der Modellierung des C-Haushaltes von Bäumen ist, wie die durch Photosynthese produzierten Assimilate auf die Bestandteile der Pflanze und auf die verschiedenen Prozesse, in denen Assimilate verbraucht werden (Respiration, Verlust von Pflanzenteilen, Wachstum neuer Organe), verteilt werden. (Das Problem der C-Allokation.)
- 1. Ansatz: zentralistisches Konzept der C-Allokation
  - Die in einem Jahr produzierten Assimilate werden in einem „Kohlenstoff-Pool“ der Pflanze gesammelt und nach einem (festen oder variablen) Verteilungsschlüssel auf die verschiedenen Teile des Baumes verteilt, um die Erhaltungsaerobic und das Wachstum im nächsten Jahr zu ermöglichen.
  - Eine strukturelle Annahme vom „pipe model“-Typus muss explizit in den Verteilungsschlüssel eingebaut werden, damit das Modell nicht zu stark von den empirischen Befunden zu dieser Relation abweicht.

- 2. Ansatz: Zweigautonomie-Konzept
  - Annahme: Neu produzierte Assimilate können nur in dem Spross konsumiert werden, wo sie produziert wurden, oder in den Achsenssegmenten, die zum Pfad von dem jeweiligen Spross hinunter zu den Wurzel gehören.
  - Folge: Äste, die eine negative C-Bilanz innerhalb eines Jahres haben, sterben sofort ab.
  - Es ist möglich, den Verteilungsschlüssel zu variieren, der definiert, welcher Anteil der Assimilate, die von einem Spross produziert wurden, für neues Längenwachstum verwendet wird und welcher Anteil den Pfad hinunter transportiert wird und den dortigen Achsenssegmenten für Atmung und sekundäres Dickenwachstum zu Verfügung steht.
  - Wenn einigermaßen vernünftige Annahmen zum Dickenwachstum gemacht werden, ergibt sich fast automatisch eine Korrelation zwischen Splintquerschnitt und zugeordneter Blattfläche (pipe model).



# Beispielgrammatik

- Die sensitive Wachstumsgrammatik carb2d.ssy (Auszüge).

9. `\var len length,`

10. `\var lsf n_value,`

11. `\var dia diameter,`

12. `\var col color,`

13. `\var ord order,`

`/* Einige sensitive Variablen, die sich auf die entsprechenden Attributwerte der gerade aktuellen elementaren Einheit in der zuletzt erzeugten Struktur beziehen. */`

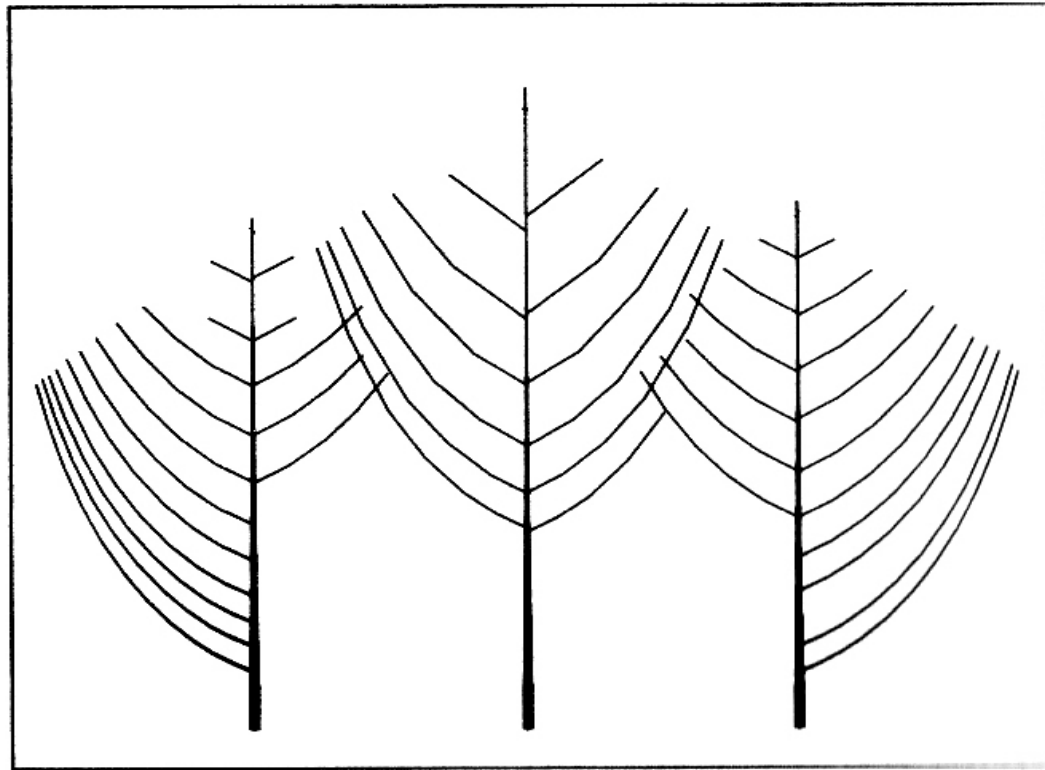
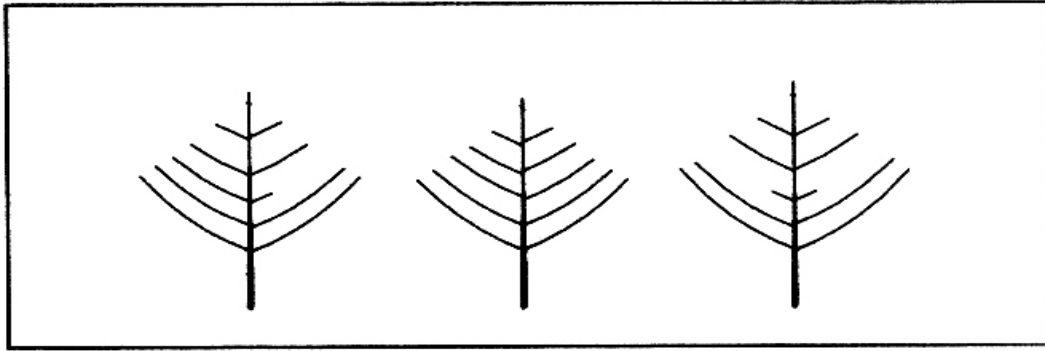
15. `\var f function 1 1, /* Sucht nach Hindernissen im beschattungsrelevanten Kegel. */`

16. `\var x local 100, /* Lokale Registervariable; steht für den zentralen Assimilatpool des Buames. */`

17. `\var nt local 1, /* Lokale Registervariable; steht für die Anzahl der Terminalknospen des Stammes. */`

18. `\var nl local 0, /* Lokale Registervariable; steht für die Anzahl der Knospen der lateralen Äste. */`

22.  $z2 \# A(x, \max(0, \text{sum}((\text{col} \neq 14 \ \&\& \ \text{col} \neq 3), \text{lsf-p} * \text{len} * \text{dia}))) A(\text{nl}, \text{sum}((\text{col} = 3 \ \&\& \ \text{ord} = 1), 1)) A(\text{nt}, \text{sum}((\text{col} = 3 \ \&\& \ \text{ord} = 0), 1)),$  /\*  
 Eine Folge von Zuweisungskommandos, die in jedem Schritt die Aufgabe erfüllen, die gespeicherte Assimilatmenge auszurechnen und die Knospen zu zählen. \*/
23.  $(f(10) > \text{ang}) t(t) \# t2(t),$
24.  $(f(10) > \text{ang}) s(t) \# s2(t),$   
 /\* t2 und s2 stehen für Knospen, die den „Beschattungstest“ überstanden haben und bereit sind zu wachsen. \*/
25.  $t2(t) \# \text{di}(1.8, 0) P2 L(c * x / (\text{nt} + 11 * \text{nl})) \text{seg}(0, 0, t),$  /\* Entwickelt sich in ein Stammsegment und eine Terminalknospe. \*/
26.  $s2(t) \# \text{di}(0.8, 0) P2 L(11 * c * x / (\text{nt} + 11 * \text{nl})) V \text{seg}(0, 1, t) s(t+1),$  /\*  
 Verkörpert eine endständige Knospe eines Seitenzweiges. \*/
28.  $(u = 0 \ \&\& \ o = 0 \ \&\& \ \text{sum}(\text{lsf}) \leq 0) \text{seg}(t, o, u) \# \%,$
29.  $(u = 0 \ \&\& \ o = 1 \ \&\& \ \text{sum}(\text{lsf}) / (\text{sum}(\text{len}) + 0.1) < \text{mq}) \text{seg}(t, o, u) \# \%,$   
 /\* Das Absterben wird kontrolliert für Zweige (Zeile 29) und für den ganzen Baum (Zeile 28), indem an den basalen Einheiten ( $u = 0$ ) die Summe der unterstützten Blattflächen gebildet wird; im Falle, dass diese Summe zu klein wird, werden diese Einheiten in Cut-Symbole (%) überführt. \*/



3 Bäume mit zentralistischer Kohlenstoffallokation und lichtabhängigem Triebwachstum. Schritte 16 und 28.

# Diskussion

- Die Datenlage ist unzureichend, um Wachstumsreaktionen auf externe Stimuli (Beschattung, Kollisionen) auf der Ebene der einzelnen Jahrestriebe an Bäumen unter Freilandbedingungen quantifizieren zu können.
- Bisher konzentrieren sich die meisten Studien auf Reaktionen des sekundären Dickenwachstums der Bäume.
- Die Wissenslücken werden gravierender, wenn mögliche Wechselwirkungen zwischen verschiedenen Stimuli (z.B. Licht + Trockenstress) oder ausgefallenerere, aber ernsthaft diskutierte potentielle Einflussfaktoren (spektrale Zusammensetzung des Lichtes; dessen zeitliches Veränderungsmuster) in ihrer Wirkung auf das Triebwachstum berücksichtigt werden sollen.



- Hinter den sensitiven Wachstumsgrammatiken verbirgt sich letztendlich eine Mixtur aus einer präzisen Regelsprache und einer Sammlung von Hilfsfunktionen. Es gibt zwei Strategien, mit dieser inneren Diskontinuität des Ansatzes der Wachstumsgrammatiken umzugehen:
  - Man kann eine klare Grenzlinie ziehen, z.B. zwischen Pflanze und Umgebung, und die Prozesse in den beiden Bereichen gänzlich unterschiedlich behandeln (Pflanzeninterne Prozesse mittels der Wachstumsgrammatik, die externen Prozesse mit Spezialmodellen).
  - Man könnte die Regelsprache erweitern.
- Zu den Chancen der hier vorgestellten Modellansätze gehört, dass sie dazu geeignet sein können, so etwas wie eine abrufbare Wissensbasis über botanische und waldwachstumskundliche Gesetzmäßigkeiten zu ermöglichen.