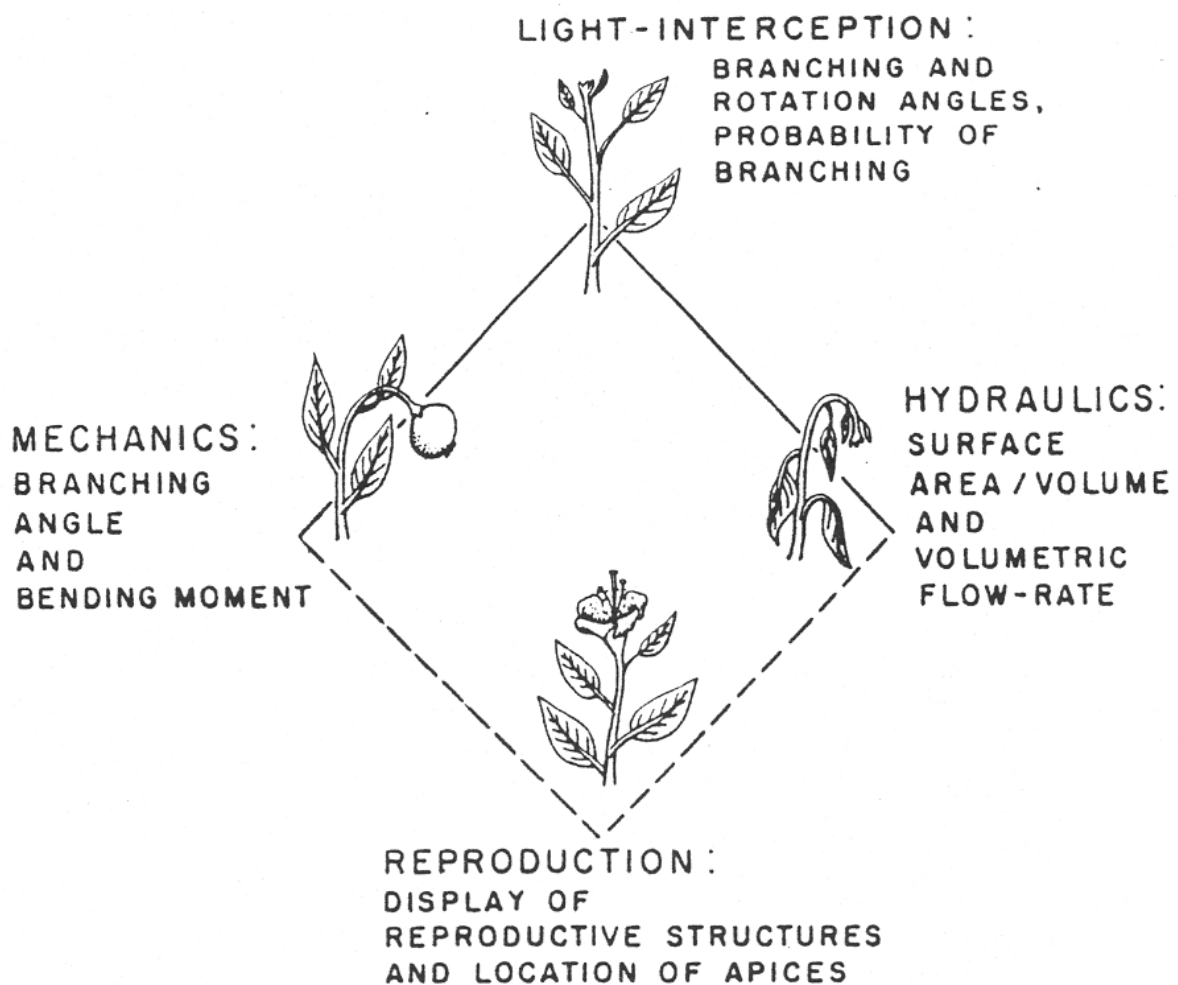


### 3. Funktionale Kriterien bei der Morphogenese

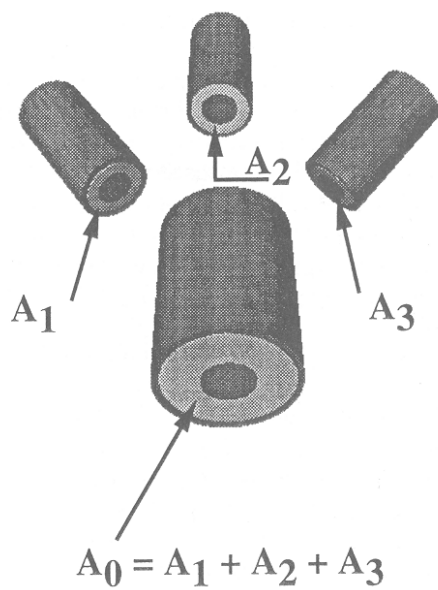
Lebewesen sind physikalischen Gesetzen unterworfen und müssen mit ihren Formen funktionale Erfordernisse erfüllen.

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



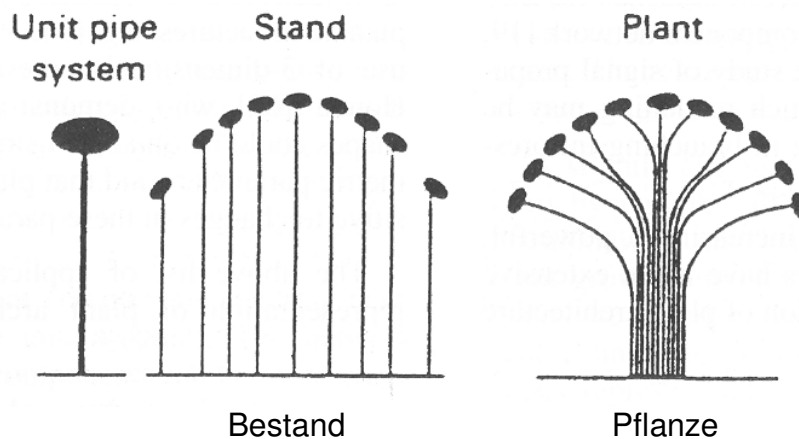
## Beispiel: Erfordernisse des Wassertransports (hydraulische Restriktionen)

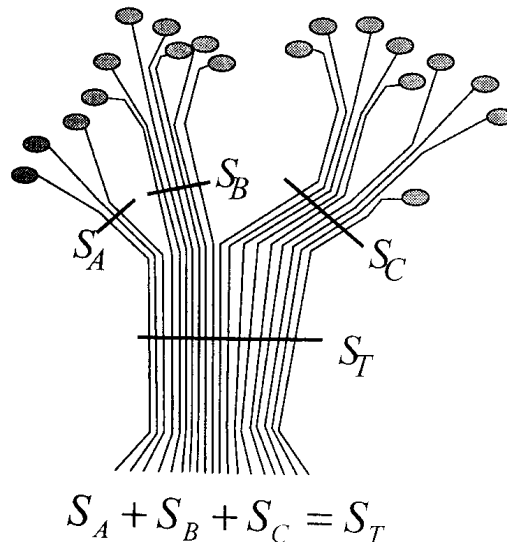
- für homogene Flussrate im Verzweigungssystem muss die Gesamt-Querschnittsfläche gleich bleiben (Leonardo da Vinci)



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

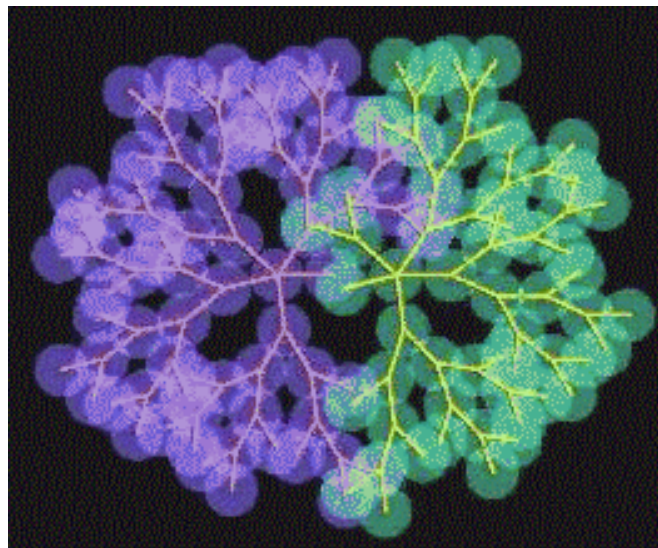




Konsequenz der Leonardo-Regel

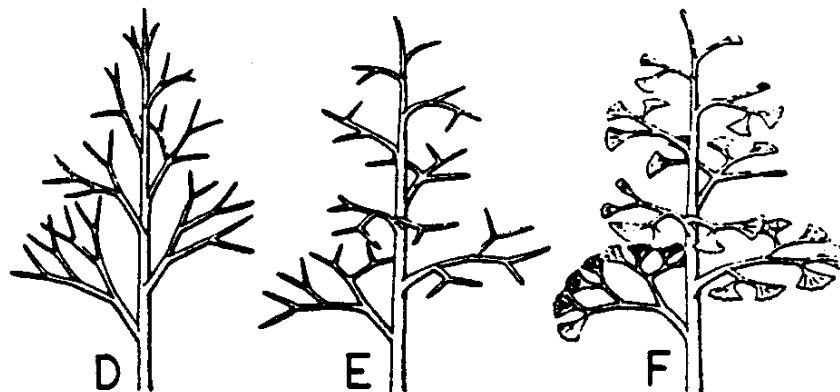
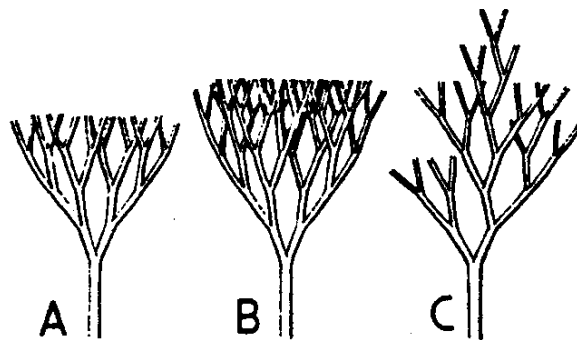
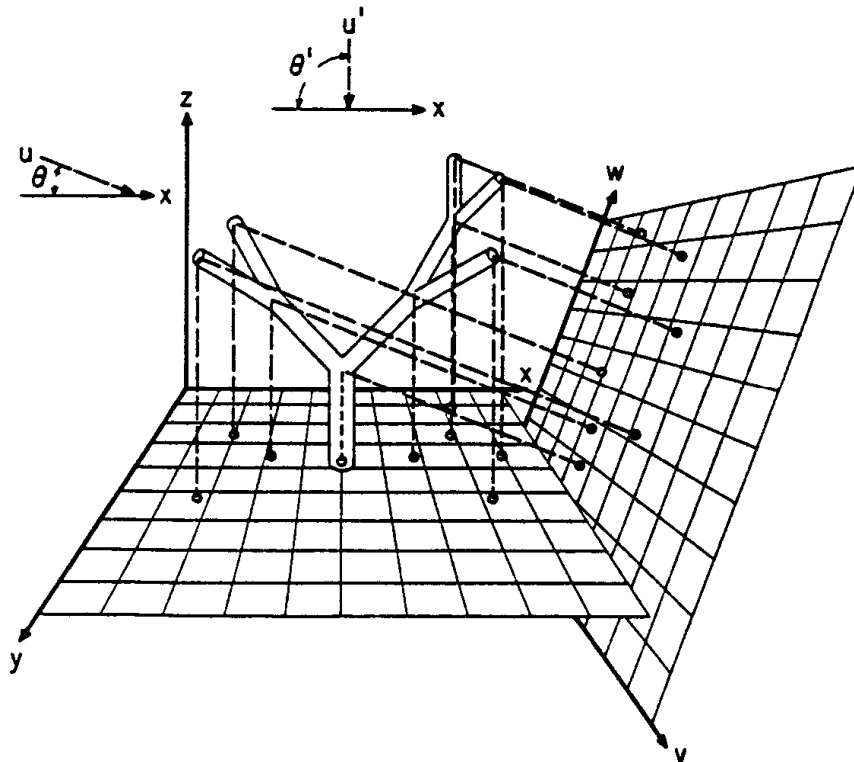
Erfordernisse der Lichtinterzeption:

- 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:

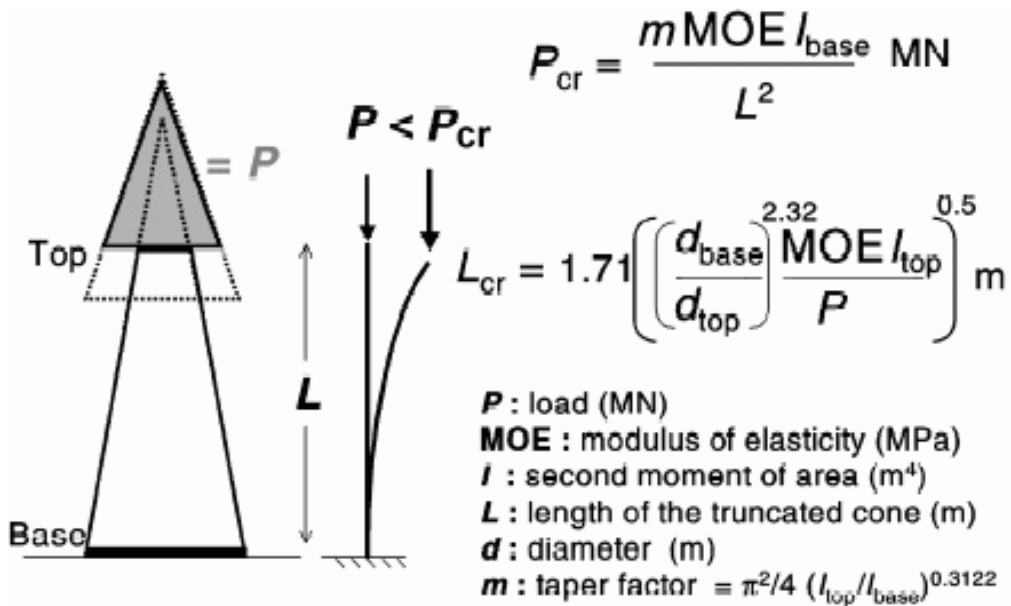


(aus Niklas 1986)

## Mechanische Erfordernisse:

### Resistenz gegen Belastung durch

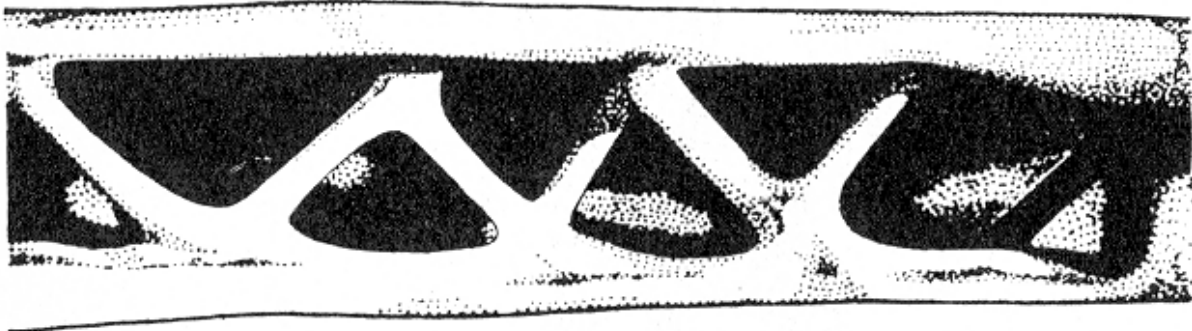
- das Eigengewicht
- seitliche (Wind-) Kräfte; Schwingungen
- zusätzliche Schnee-/Eis-Lasten



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

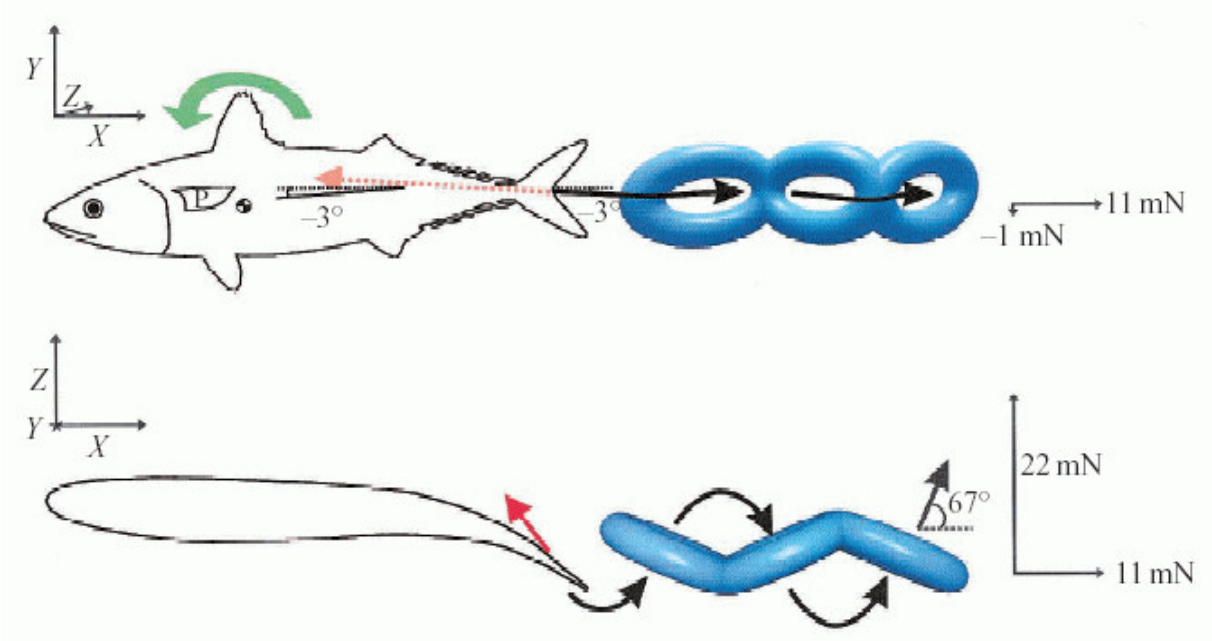
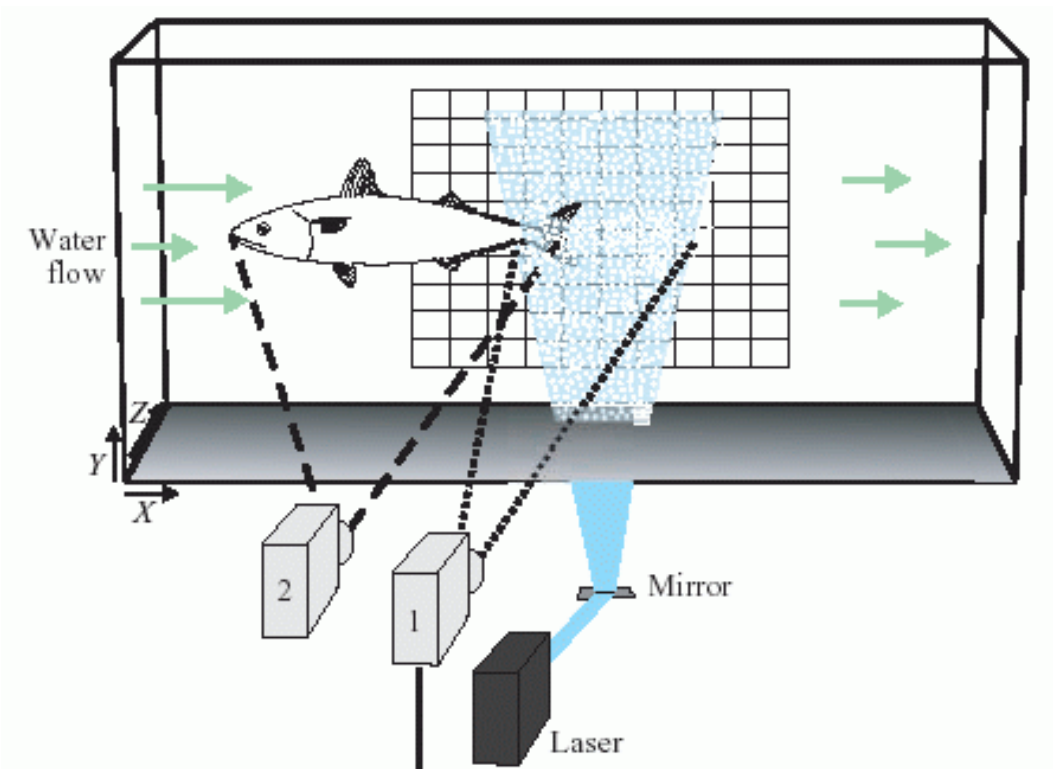
zweckoptimierte mechanische Lösungen auch bei Anatomie von Tieren:

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



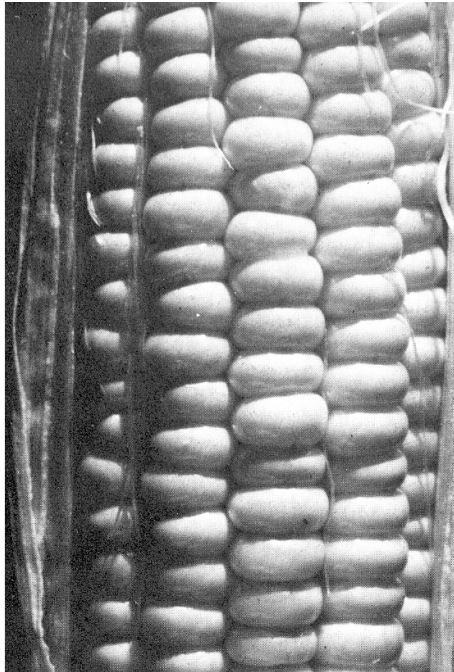
# Strömungsdynamische Erfordernisse:

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

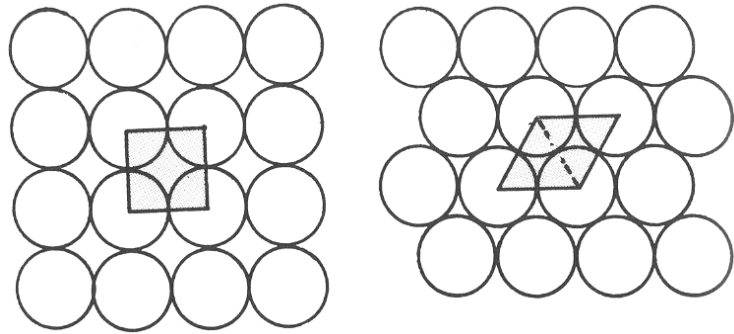


Erfordernis der Platzersparnis:

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

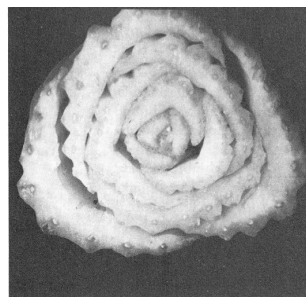


Maiskolben

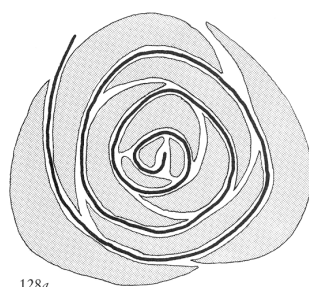


Problem der dichtesten Kugelpackung  
(aus Stevens 1988)

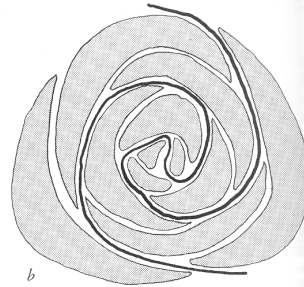
Das Phänomen der *Phyllotaxis* (regelmäßige Blattstellung) kann wahrscheinlich durch die Erfordernis der Platzersparnis in frühen ontogenetischen Stadien erklärt werden



127



128a



b

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



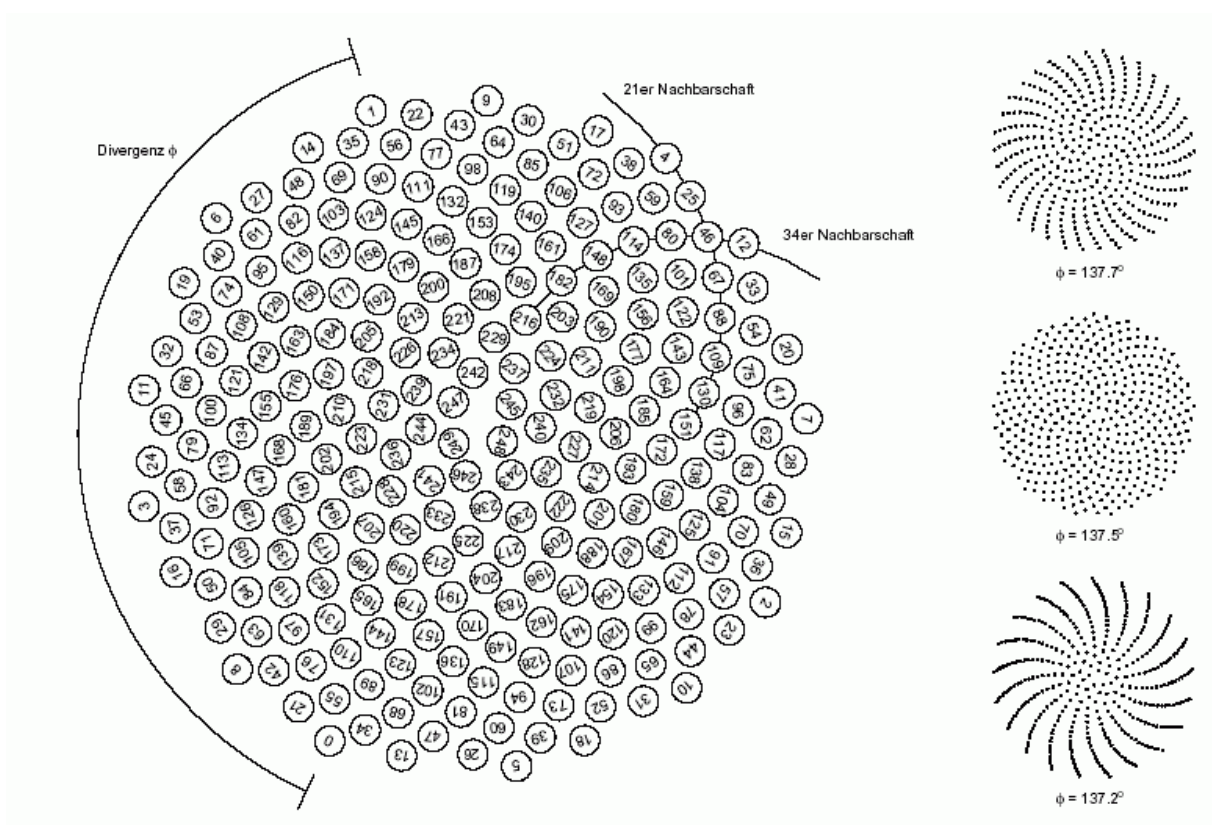
# Phyllotaxis

- 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  $\phi$  genau den Wert von  $137.5^\circ$  einnehmen muß. Es gilt

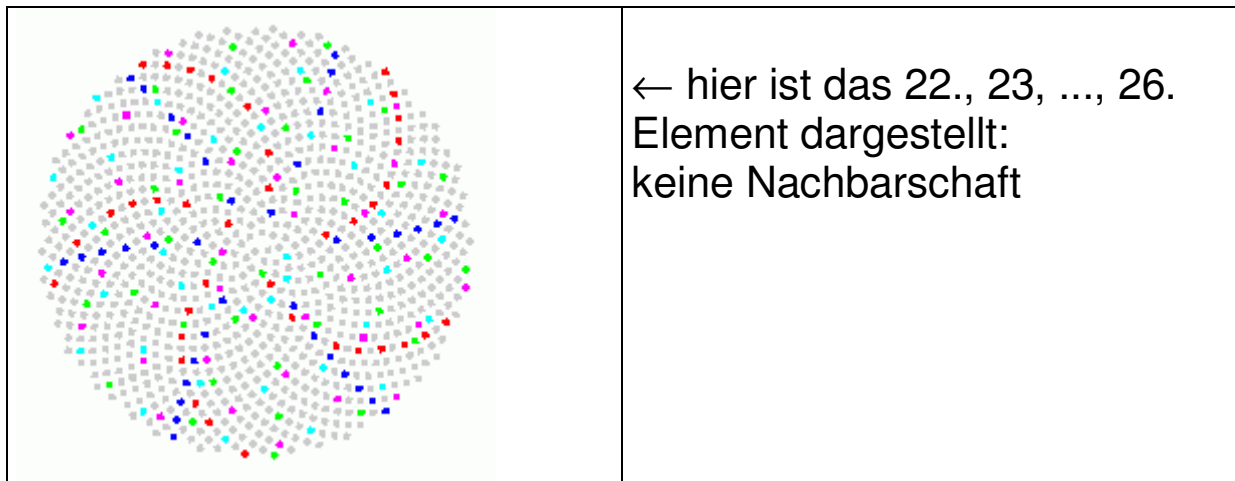
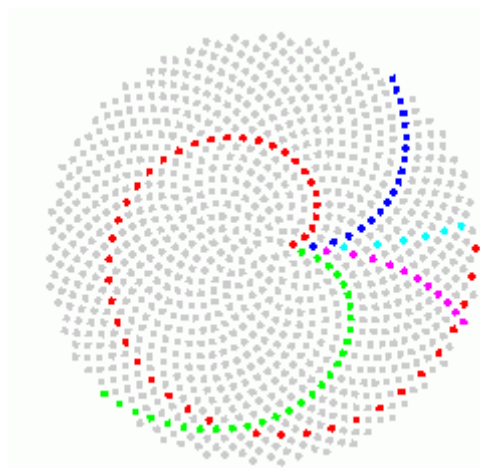
$$\phi = \frac{360^\circ}{\tau^2} = 137.5077\dots^\circ \quad \text{mit} \quad \tau = \frac{\sqrt{5} + 1}{2}. \quad (2)$$





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

$A(n) \rightarrow RU(137.5) [ M(\sqrt{n}) \text{ kreis } ] A(n+1);$

(**kreis** muss mit Interpretations- oder Instanzierungsregel in einen Kreis, eine Knospe, Blüte, Seitentrieb etc. transformiert werden)



Sonnenblume und Rosen, generiert über parametrische L-Systeme

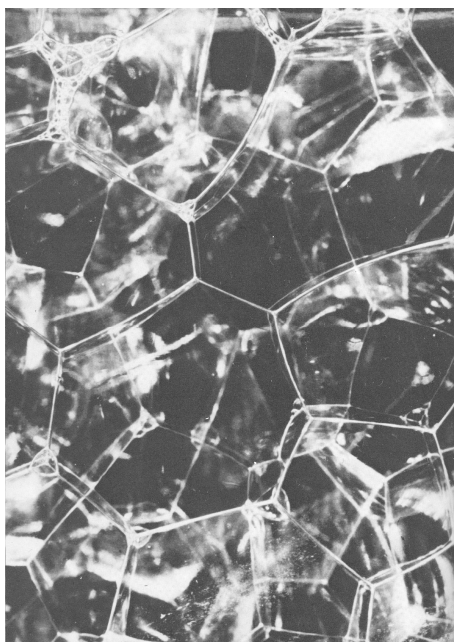
aus Prusinkiewicz, Lindenmayer: The algorithmic beauty of plants

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 bzw. Graph-Query

- Query gibt Abstand zum nächsten Objekt innerhalb eines Winkel-Feldes zurück
- wenn Abstand kleiner als ein Schwellenwert  $ds$ : 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 XL-Syntax:

```
module Tree;
module Sector(int growing, super.length, super.color)
  extends F(length, 0.1, color);
module Marker extends Null;
module Counter(int n);

double dp = 12;      /* distance between the planting positions */
double ds = 3;       /* threshold distance for competition */
double ang = 22.5;   /* opening angle of sensitive cone */

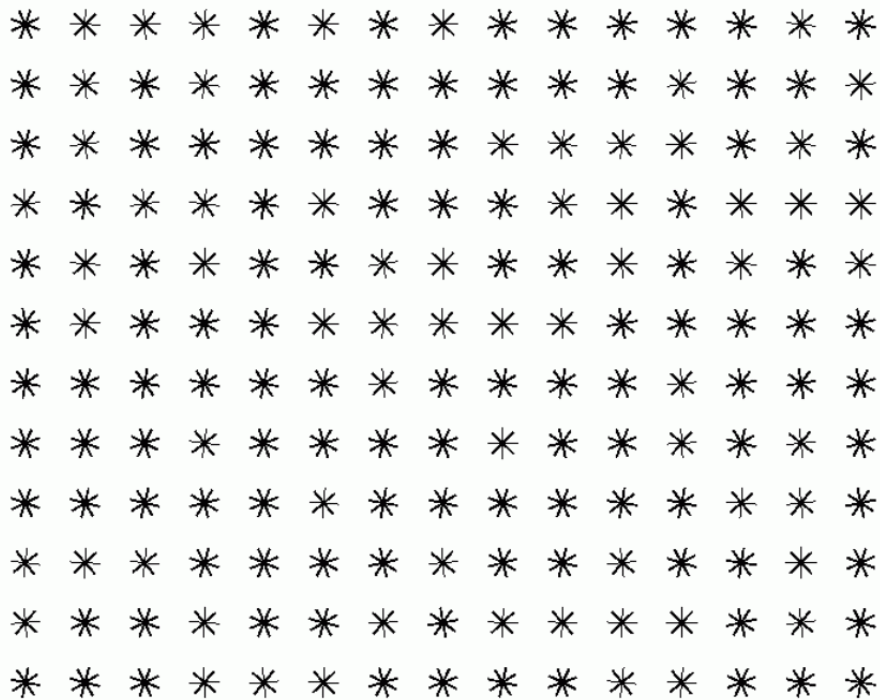
protected void init()
[
  Axiom ==> for ((1:12))
    (
      [
        for ((1:15)) /* initial planting in rectangular array */
          ( [ Tree ] RU(90) M(dp) RU(-90) )
        ] RL(-90) M(dp) RL(90)
      );
]

public void make()
[
  Tree ==> Counter(0) RU(90) RL(random(0, 360)) for (int i:(1:8))
    ( [ RL(i*45) Sector(1, 1, 2) Marker ] );
(* x:Counter <-ancestor-*) s:Sector(g, r, c) (* ms:Marker *) ==>
  if (empty( (* t:Sector mt:Marker, ( t != s &&
    distance(ms, mt) <= ds && mt in cone(s, true, ang) ) *) ))
    ( Sector(1, r+1, 2) )
  else ( { x[n]++; } Sector(0, r-0.3, 4) );
Counter(n), (n >= 5) ==> cut;
]
```

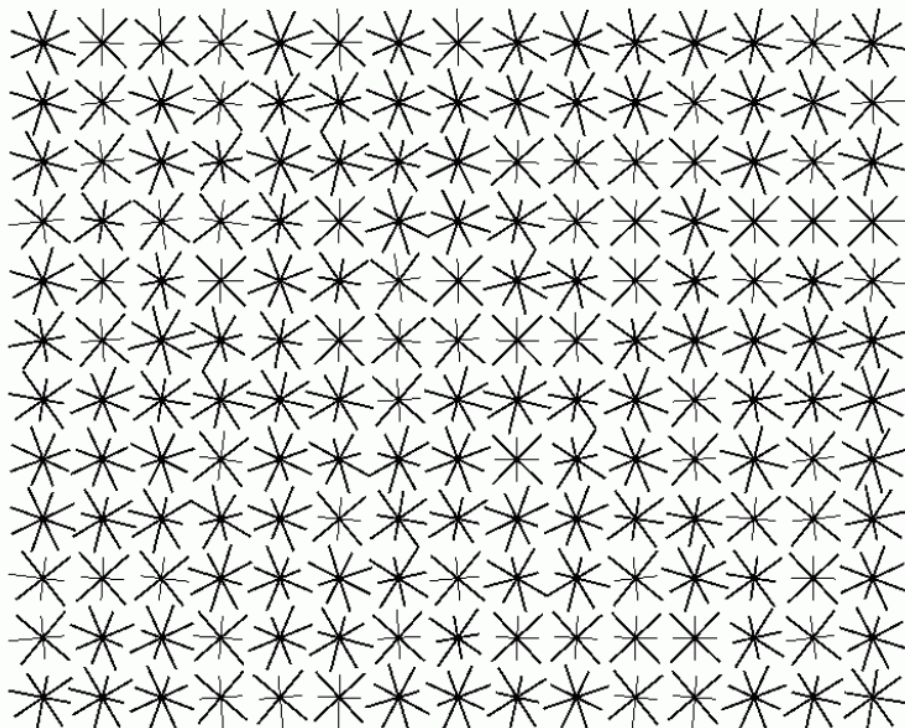
"Tree" steht für den Baum (bzw. seine Projektion von oben),  
"Sector" für einen Kronenradius oder ein Kronensegment.

Ergebnis der Anwendung des L-Systems:

nach 4 Schritten

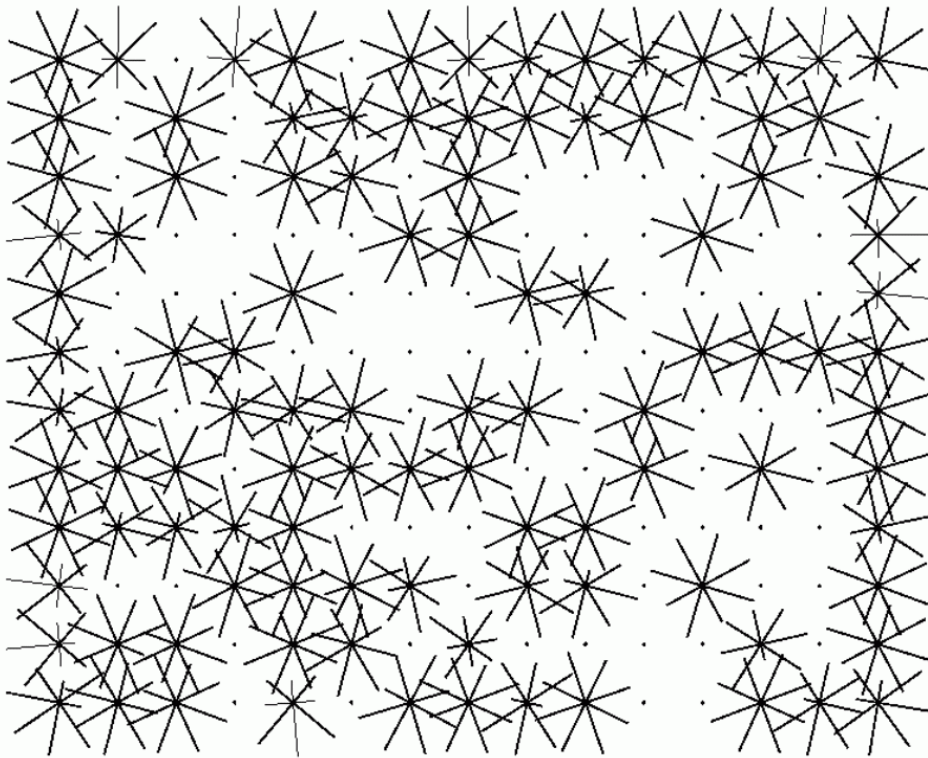


nach 8 Schritten





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"

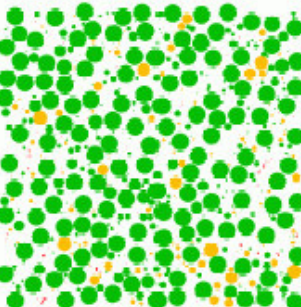
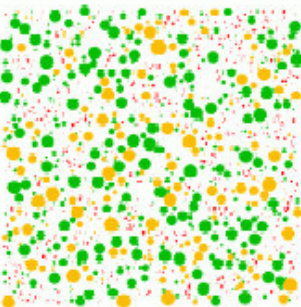
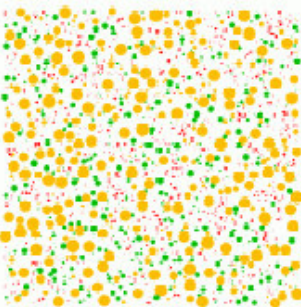
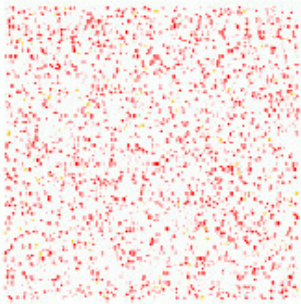
verschiedene Arten (Parameter  $sp$ ) mit unterschiedlicher "Schattentoleranz" (= Wahrscheinlichkeit, bei Überlappung abzusterben;  $shaded[sp]$ ) und unterschiedlicher Langlebigkeit

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.  $T(\vec{x}, r, sp) \rightarrow T(\vec{x}, r + \text{grow}(r, sp, \Delta t), sp)$

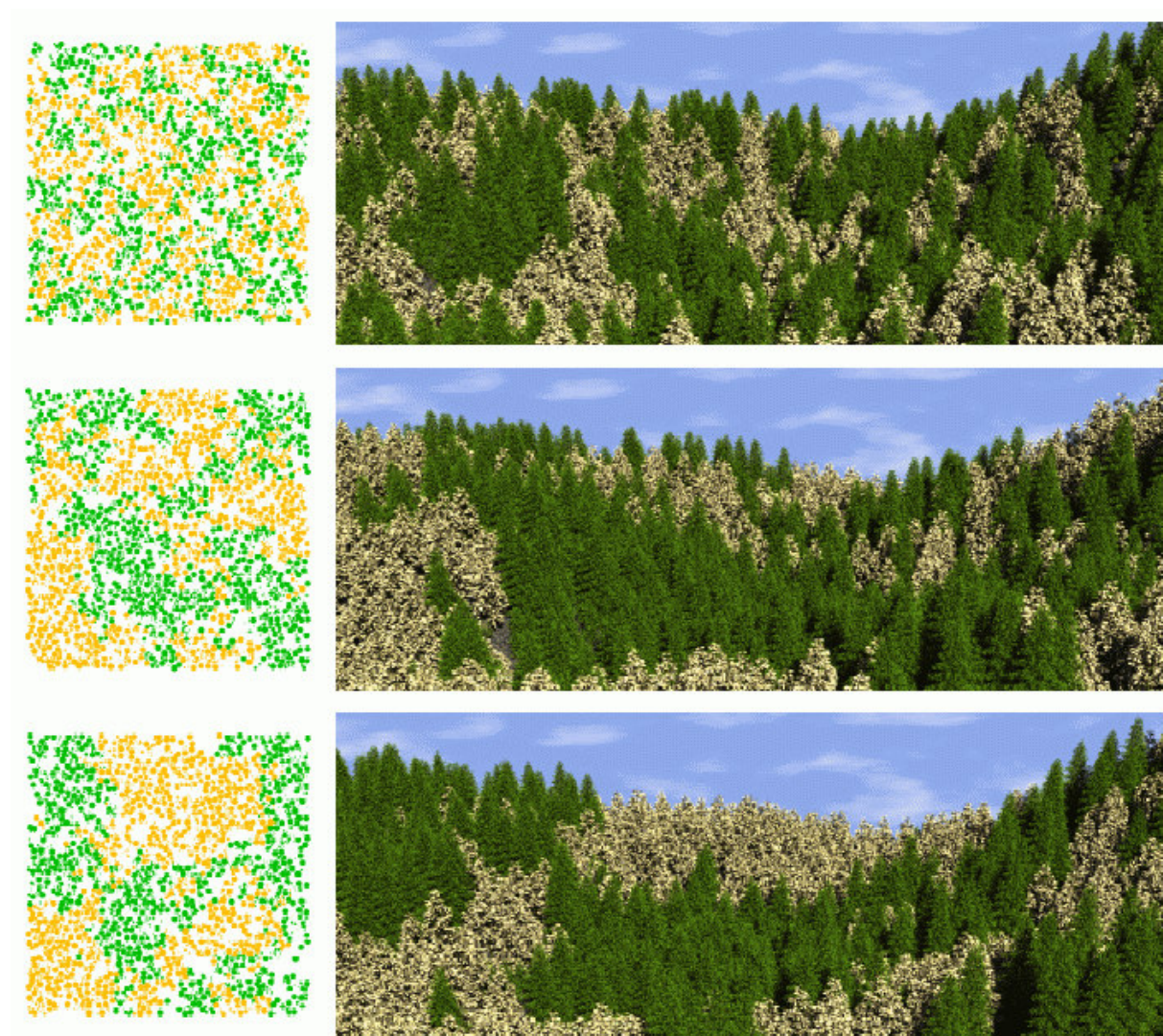


# Anwendung und Visualisierung mit L-System-basierten Individuen-Modellen:





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



(aus Lane & Prusinkiewicz 2002)

## Optimierung von Formen im Hinblick auf eine Zielfunktion

abstraktes Problem:

Parameter  $x_1, x_2, \dots, x_n$  beschreiben die Form (bzw. den Organismus)

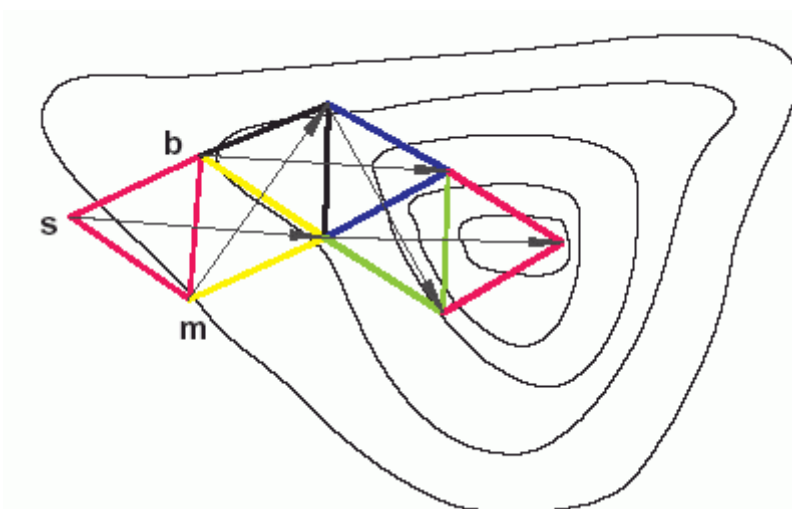
gegeben: Zielfunktion  $f: (x_1, x_2, \dots, x_n) \rightarrow y \in \mathbb{R}$

z.B. Quantifizierung eines funktionalen Kriteriums, oder allgemein: "*Fitness*" (dazu später mehr!)

gesucht sind Extrema von  $f$

Herkömmliche Optimierungsverfahren:

- analytische Lösung – nur in wenigen Spezialfällen möglich
- "Hill Climbing"-Methode (Gradientenmethode): Man folgt immer der Richtung der größten Steigung.  
spezielle Variante: *Simplexmethode*  
- iteriertes Spiegeln von Simplexes in Richtung der größten Steigung



Nachteil: man kann auf lokalem Maximum "steckenbleiben", ohne dem globalen Maximum auch nur nahezukommen

- *simulated annealing* (simuliertes Tempern / Ausglühen):
  - Schritte in ansteigender Richtung
  - mit gewisser Wahrscheinlichkeit akzeptiert man auch Schritte in die "falsche" Richtung
  - die "Temperatur" (Analogie zum physikalischen Tempern!) gibt die Wahrscheinlichkeit an, mit der man einen Schritt akzeptiert, der den Wert der Zielfunktion verschlechtert
  - im Verlauf der Optimierung wird die "Temperatur" gesenkt

eines der besten Optimierungsverfahren

Nachteil: Auffinden guter Lösungen erfordert sehr langsames "Abkühlen" – Zeitaufwand

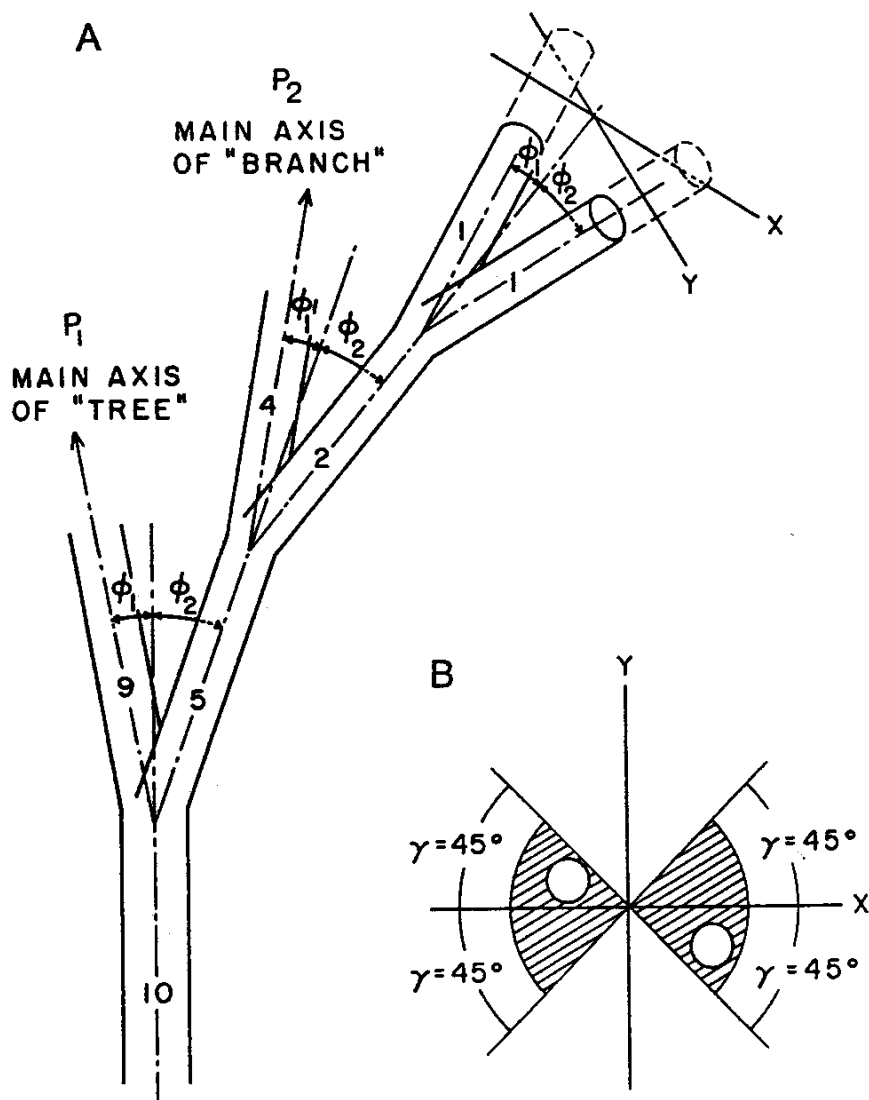
## *multikriterielle Optimierung*

in der Natur: nicht nur eine (skalare) Zielgröße

Karl J. Niklas untersuchte in Simulationsexperimenten die Evolution der Pflanzenmorphologie

einfache, dichotome Verzweigungsstrukturen beschrieben durch 6 Parameter:

- Wahrscheinlichkeit der Verzweigung
- Verzweigungswinkel
- Rotationswinkel der Verzweigung in der Ebene senkrecht zur Mutterachse
- diese Parameter jeweils für Hauptachse und Seitenachse



damit 6-dimensionaler Raum,  
3-dim. Unterraum der *symmetrischen* Pflanzen

funktionale Anforderungen (vgl. Kapitel 2):

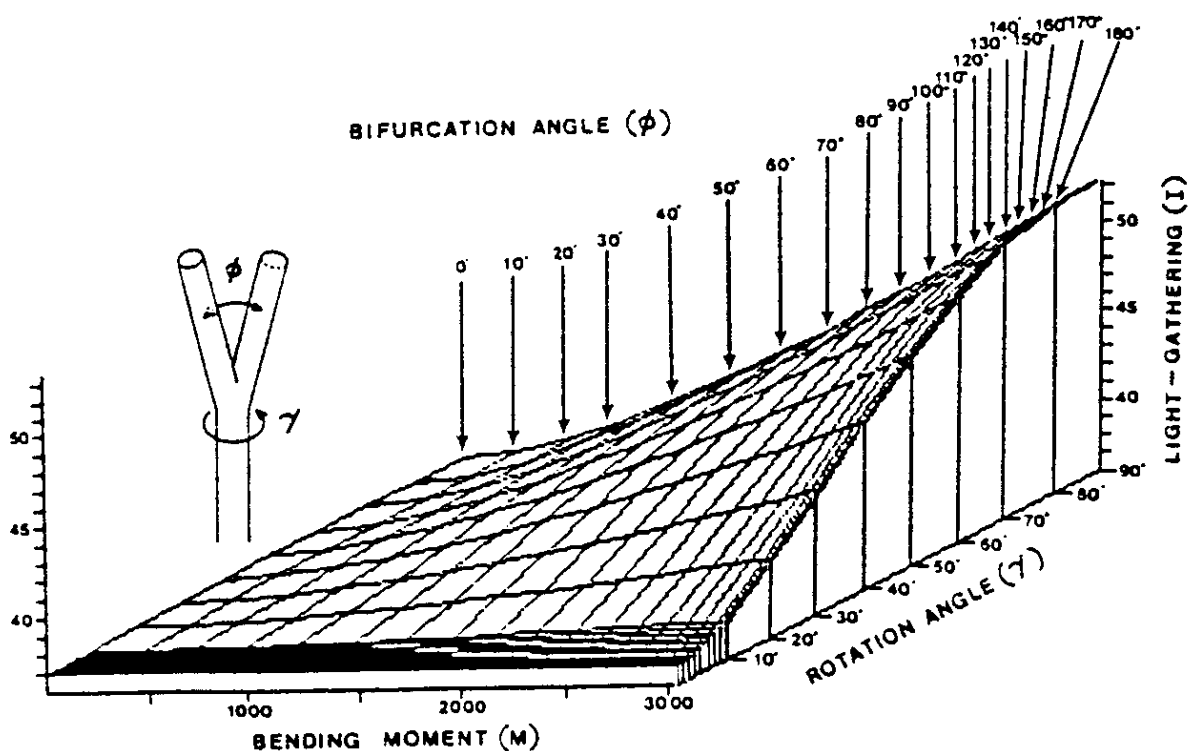
- Lichtinterzeption
- mechanische Stabilität (geringe Biegespannung)
- Verteilung möglichst vieler Sporen oder Samen in möglichst weiter Entfernung

die 3 Anforderungen können im Modell durch 3 reellwertige Größen quantifiziert werden

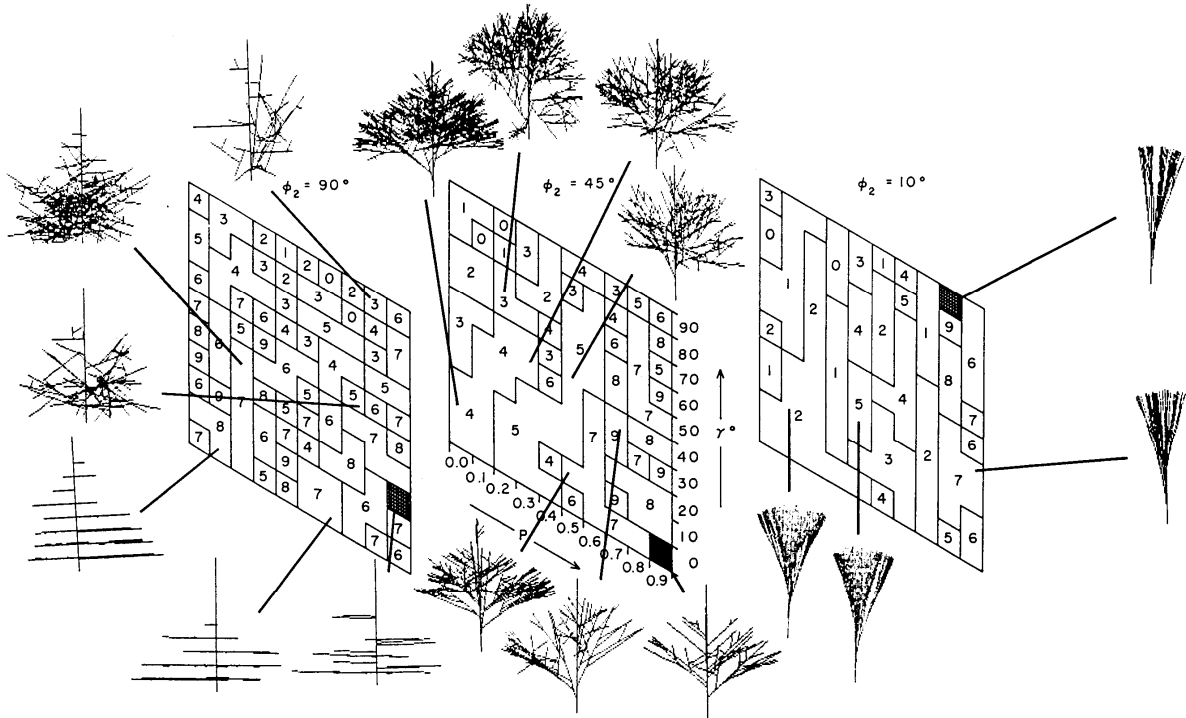
– für jede der Optimierungsgrößen entsteht eine "Fitnesslandschaft"

– die 3 Größen sind nicht unabhängig voneinander

z.B. für die Lichtinterzeption bei symmetrischen Pflanzen:



Auswertung verschiedener "Schnitte" mit festem Verzweigungswinkel durch den Raum der Formen (Phänotypen) hinsichtlich Lichtinterzeptionsfähigkeit (Optima = schwarze Felder):

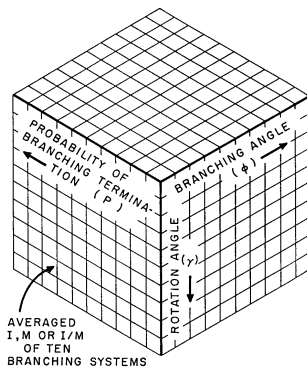


die 3 "Schnitte" entsprechen (grob) realen Pflanzen-Taxa:  
Pteridophyten, Angiospermen, Gymnospermen (von rechts nach links)

Optimierungsexperimente:

- zugrundegelegt: diskretisierter 6-dim. "Morphospace" aus 200 000 Phänotypen
- P variiert zwischen 0 und 1 in 0,01-Schritten
- beide Winkel variieren zwischen 0° und 180° in 1°-Schritten
- die 3 Fitness-Faktoren werden einzeln, oder multiplikativ gemeinsam betrachtet
- Optimierung durch hill-climbing (erschöpfende Suche in der lokalen Nachbarschaft nach bestem Nachbarn)
- wenn zwei oder mehr Phänotypen mit gleicher Fitness in der Nachbarschaft gefunden werden, gabelt sich der Optimierungslauf ("adaptive walk")
- Startpflanze: einfachste, Y-förmige Architektur; ähnlich Fossilien aus dem Silur (*Cooksonia*) – *ancestral phenotype* ("Urpflanze")

# Visualisierung der Optimierungsläufe verwendet Reduktion auf 3 Dimensionen

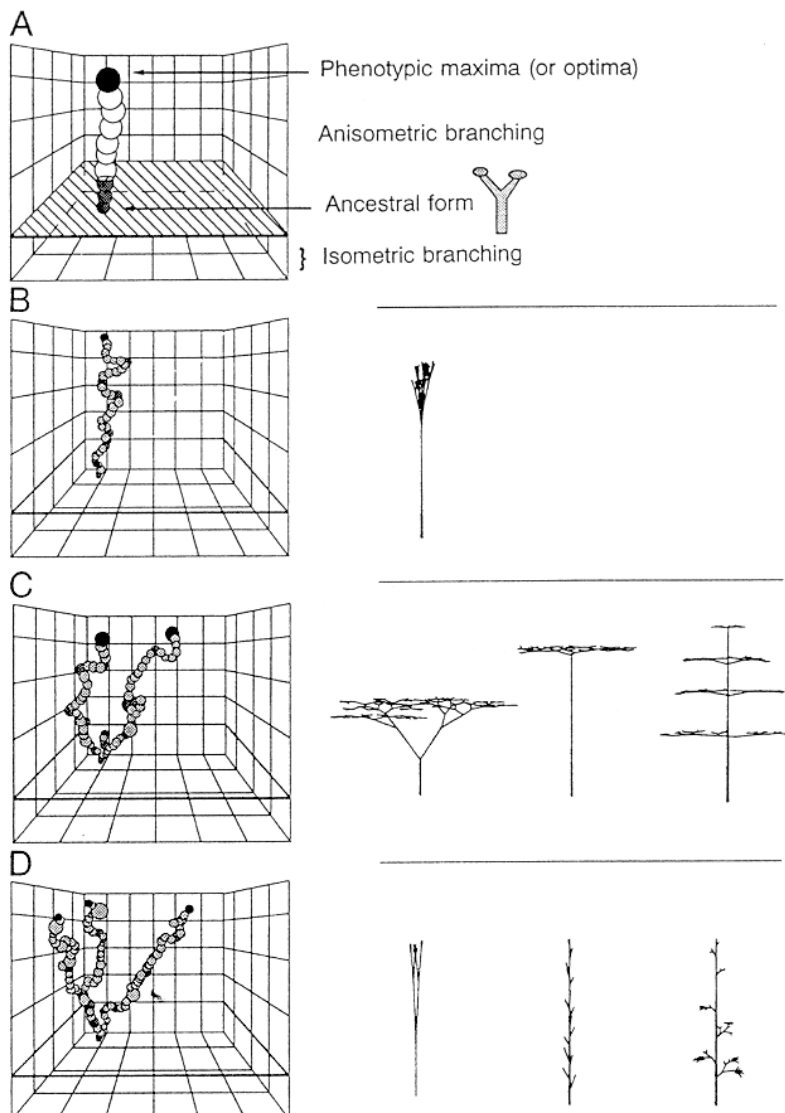


Simulierte adaptive Läufe durch den Morphospace mit monokriterieller Optimierung:

B: nur Sporenverbreitung

C: nur Lichtinterzeption

D: nur mechanische Stabilität

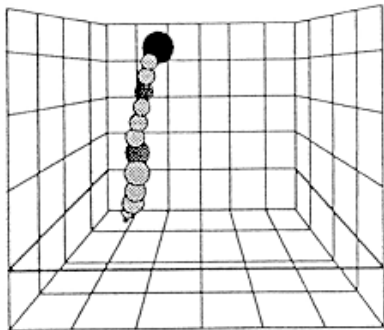




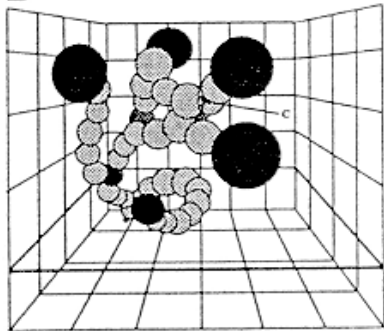
## Läufe mit multikriterieller Optimierung:

- A: mech. Stabilität und Sporenausbreitung
- B: Lichtinterzeption und mech. Stabilität
- C: Lichtinterzeption und Sporenausbreitung
- D: alle 3 Kriterien kombiniert

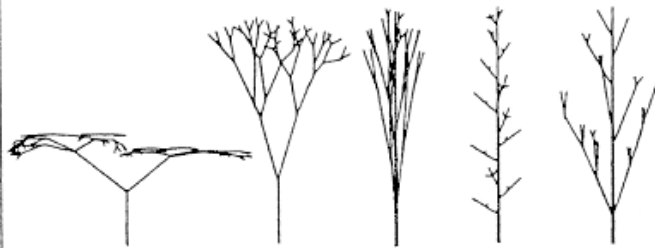
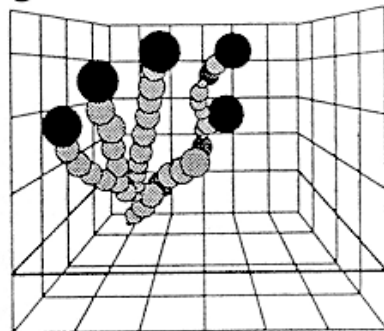
A



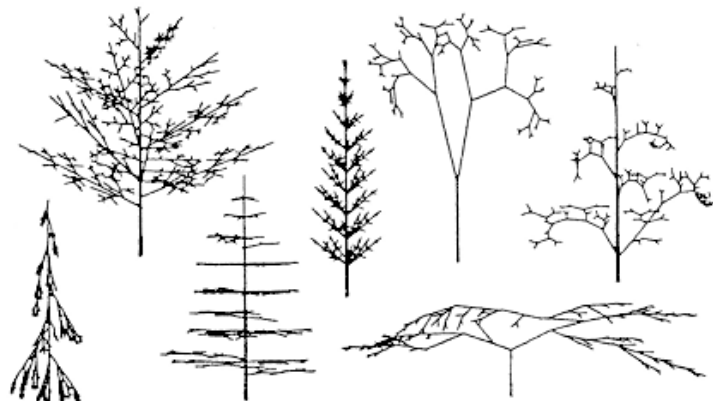
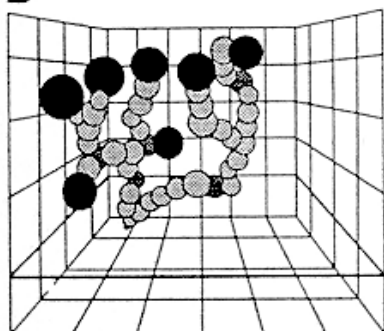
B



C



D

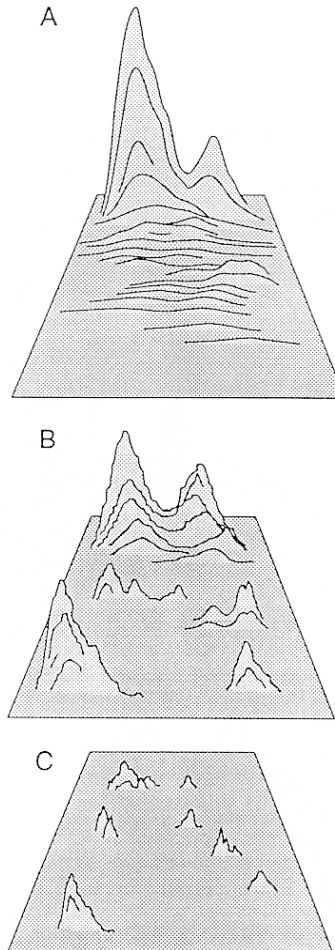


## Beobachtungen:

- Es ereignen sich in den Optimierungsläufen morphologische Veränderungen, wie sie auch anhand von Fossilfunden in der tatsächlichen Evolution der Landpflanzen belegt werden können: Übergang von diffusem zu lokalisiertem (apikalem) Wachstum, orthotrope Orientierung der Achsen, Tendenz zur Herausbildung einer Hauptachse (Stamm), gleichmäßige Raumfüllung.
- Die Optimierungsläufe mit multikriterieller Optimierung liefern eine größere Diversität von Phänotypen.
- Die Fitness-Maxima bei den multikriteriellen Ansätzen sind nicht so ausgeprägt wie bei den monokriteriellen Ansätzen.

Veranschaulichung der beiden letztgenannten Punkte im Fitnesslandschaft-Bild:

von A nach C Einbeziehung von immer mehr Fitness-Faktoren



dies wird gestützt durch Befunde aus dem Ingenieur-Bereich:

Die Anzahl der *möglichen Design-Lösungen*, die widerstreitende Anforderungen an eine Konstruktion in Einklang zu bringen suchen, nimmt zu mit der Anzahl der Anforderungen.

in der natürlichen Evolution kommt hinzu:

Umweltbedingungen sind ständiger Veränderung unterworfen

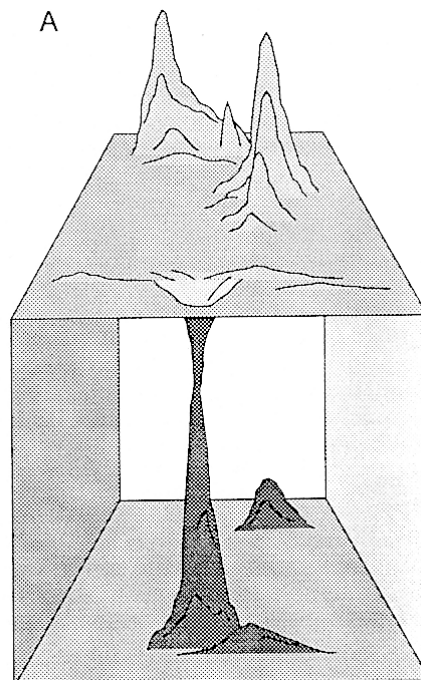
⇒ die Gewichtsfaktoren, mit denen die Optimierungsziele in die Fitnessfunktion einfließen, können sich verändern

⇒ Fitnessfunktion ist komplexe Größe, deren Komponenten in Skalierung und Richtung relativ zueinander (Korrelation / Konflikt) ständig variieren können

⇒ dies fördert in der Evolution die Diversität

Weitere Komplikationen (Niklas 1994, Farnsworth & Niklas 1995):

- Bei Erreichen einer bestimmten Fitness können qualitative Sprünge erfolgen, die neue Fitness-Landschaften erschließen (z.B. bei Eroberung eines neuen Lebensraumes) bzw. die Struktur der Fitnessfunktion grundlegend verändern



die Evolution erobert von der unteren die obere Landschaft

- einige Eigenschaften, die die Fitness steigern, beziehen sich auf Information und Interaktion und sind nicht in physikalischen Größen zu quantifizieren (Beisp.: Fähigkeiten des Kuckucks)

*"We believe evolution is not a matter of optimization, but one of finding efficient designs under historic and environmental constraints. ...*

*We therefore do not believe in the simple idea of an optimal design or optimal fitness. We see organisms as representing a multitude of solutions to a multi-goal optimization problem which has no definitive answer and so leads only to a set of more or less efficient designs."*

(Farnsworth & Niklas 1995)