

Strategie życiowe roślin – czy będziemy ciągle szukać pod latarnią?

Jan Kozłowski

Instytut Nauk o Środowisku
Uniwersytetu Jagiellońskiego

Jeden rodzaj, wiele stylów życia



Jednoroczne:
Veronica agrestis



Dwuletnie: *Veronica polita*



Krzewinka: *Veronica fruticans*



Krzew: *Veronica (Hebe) speciosa*

Jeden rodzaj, wiele stylów życia



Jednoroczna
Veronica



Wikimedia

Veronica fruticans

Rozumiemy nieźle te różnice, ale teoria dotyczy roślin nie rozmnażających się wegetatywnie!

Większość roślin rozmnaża się wegetatywnie!



Wikimedia

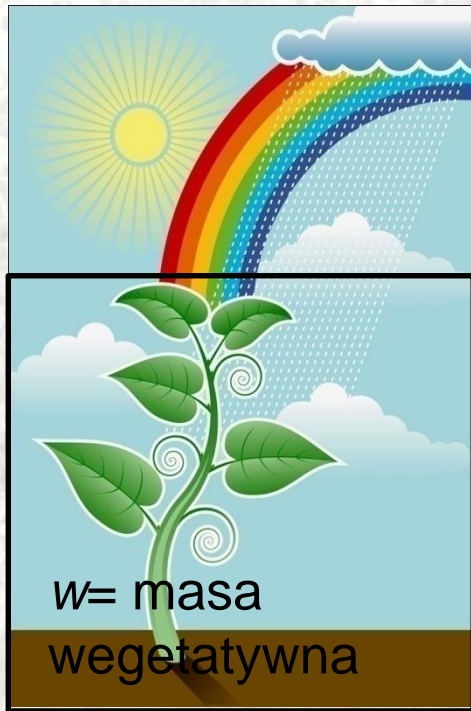
Krzew: *Veronica (Hebe) speciosa*

Rozmnażanie poprzez kłaczka



Bambus. Jeden klon może zajmować wiele kilometrów kwadratowych.

Modele optymalnej alokacji zasobów przez rośliny jednoroczne



$$\dot{w} = u_t P(w)$$

Maksymalizowane jest $y(T)$

$$\dot{y} = (1 - u_t) P(w)$$

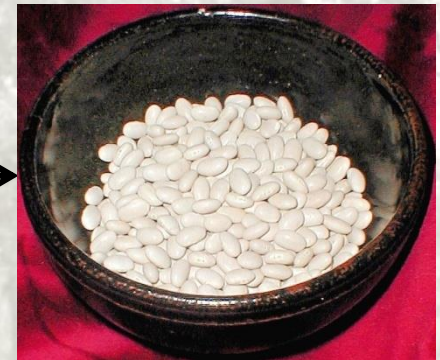
$P(w)$

$(1 - u_t) P(w)$

reprodukcja

$u_t P(w)$

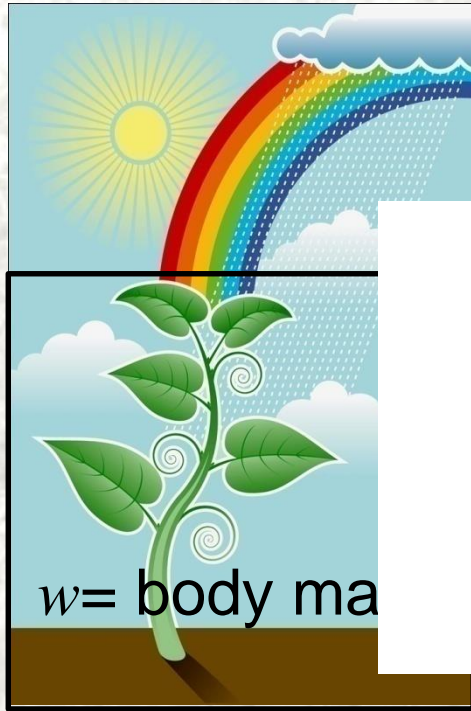
wzrost



Optymalne przełączenie jest prawie
zawsze zero-jedynkowe

$$u_t = 0 \text{ or } u_t = 1$$

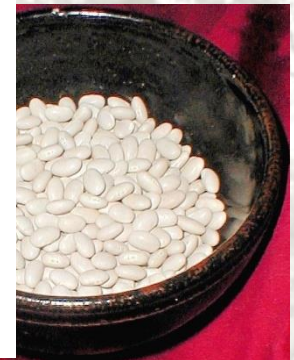
Modele optymalnej alokacji zasobów przez rośliny jednoroczne



$$\dot{w} = u_t P(w)$$

$$\dot{v} = (1 - u_t) P(w)$$

Jest to najprostszy model. Można dodać odkładanie zasobów, inwestowanie w obronę chemiczną, mechaniczną, itd.



$$u_t P(w)$$

wzrost

Optymalne przełączenie jest prawie zawsze zero-jedynkowe

$$u_t = 0 \text{ or } u_t = 1$$

Metody

- Zasada Maksimum Pontryagina (PMP)
 - Metoda analityczna
 - Konstruowany jest Hamiltonian; zwykle Hamiltonian jest liniowy względem kontroli, co implikuje rozwiązanie typu bang-bang;
 - Tylko „biologicznie dziwna” nieliniowość prowadziłaby do przełączenia stopniowego;
 - System musi być stosunkowo prosty
- Programowanie dynamiczne (DP)
 - Metoda czysto numeryczna
 - System może być dowolnie skomplikowany
- Inne metody (inne)
 - Zwykle stosowane do specjalnych przypadków.

Ogólna reguła

- At each time resources should be allocated to the compartment that has maximum marginal value for fitness.
 - In the Pontryagin Maximum Principle method it is equivalent to allocation into compartment with the highest co-state (adjointed) variable.
 - F = fitness (dostosowanie; to co maksymalizujemy; tutaj całościowa alokacja zasobów w reprodukcję)
 - x_i = zmienna stanu i
 - marginal value $V(x_i(t)) = V_i(t) = \frac{dF}{dx_i(t)}$

Zasada Maksimum Pontryagina

$$\dot{w} = u(t)P(w)$$

Maksymalizowane jest $y(T)$

$$\dot{y} = (1 - u(t))P(w)$$

$$H = p_1(t)u(t)P(w(t)) + p_2(t)(1 - u(t))P(w(t))$$

$$p_1(T) = p_2(T) = 0$$

p_1 i p_2 są to co-state variables (adjointed variables)

$$\dot{p}_1(t) = -\frac{\partial H}{\partial w(t)} \quad \dot{p}_2(t) = -\frac{\partial H}{\partial y(t)}$$

Aby zmaksymalizować $y(T)$, zmienna kontrolna $u(t)$ musi maksymalizować H dla każdego t .

marginal value of x

marginal value of y

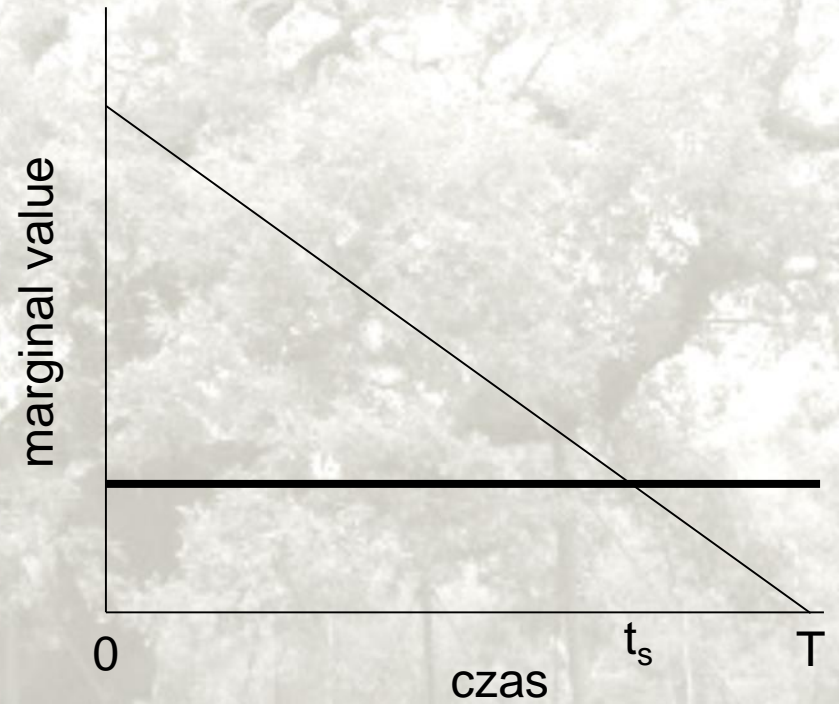
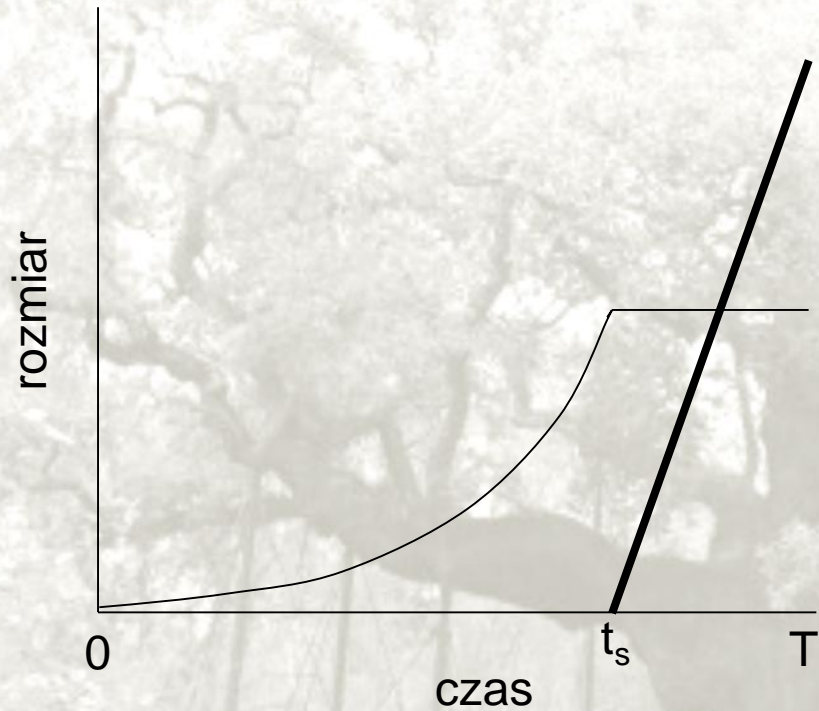
$$p_1(t) \propto \frac{dy(T)}{dw}$$

$$p_2(t) \propto \frac{dy(T)}{dy}$$

Optymalnym jest lokowanie zasobów w każdej chwili t w zmienną, która ma największą marginal value.

Alokacja mieszana (rozwiązanie osobliwe = singular solution) jeśli obie pochodne są jednakowe dla przedziału t .

Rozmiar i marginal values



- masa wegetatywna
- masa generatywna

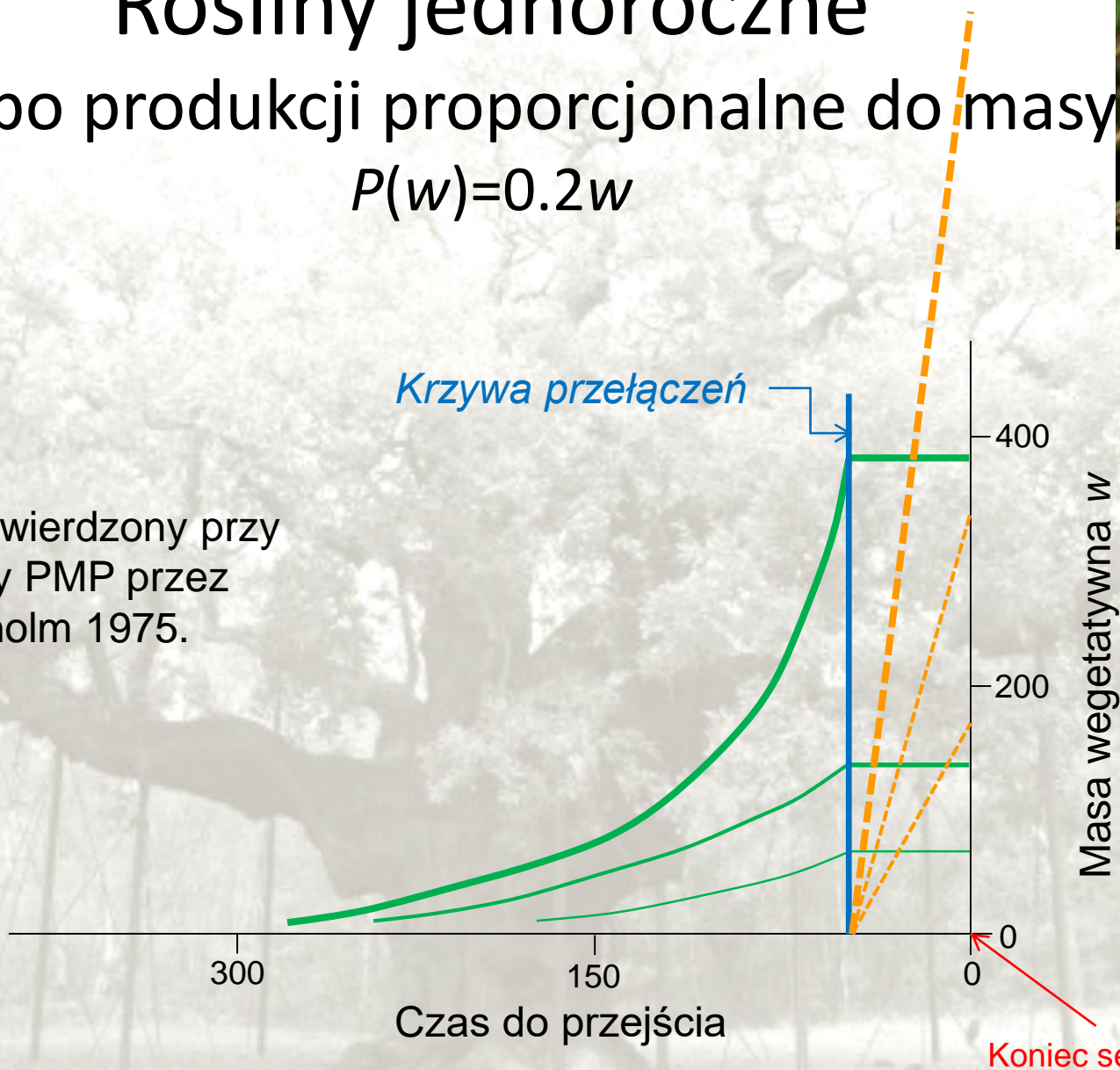
Rośliny jednoroczne

tempo produkcji proporcjonalne do masy

$$P(w) = 0.2w$$

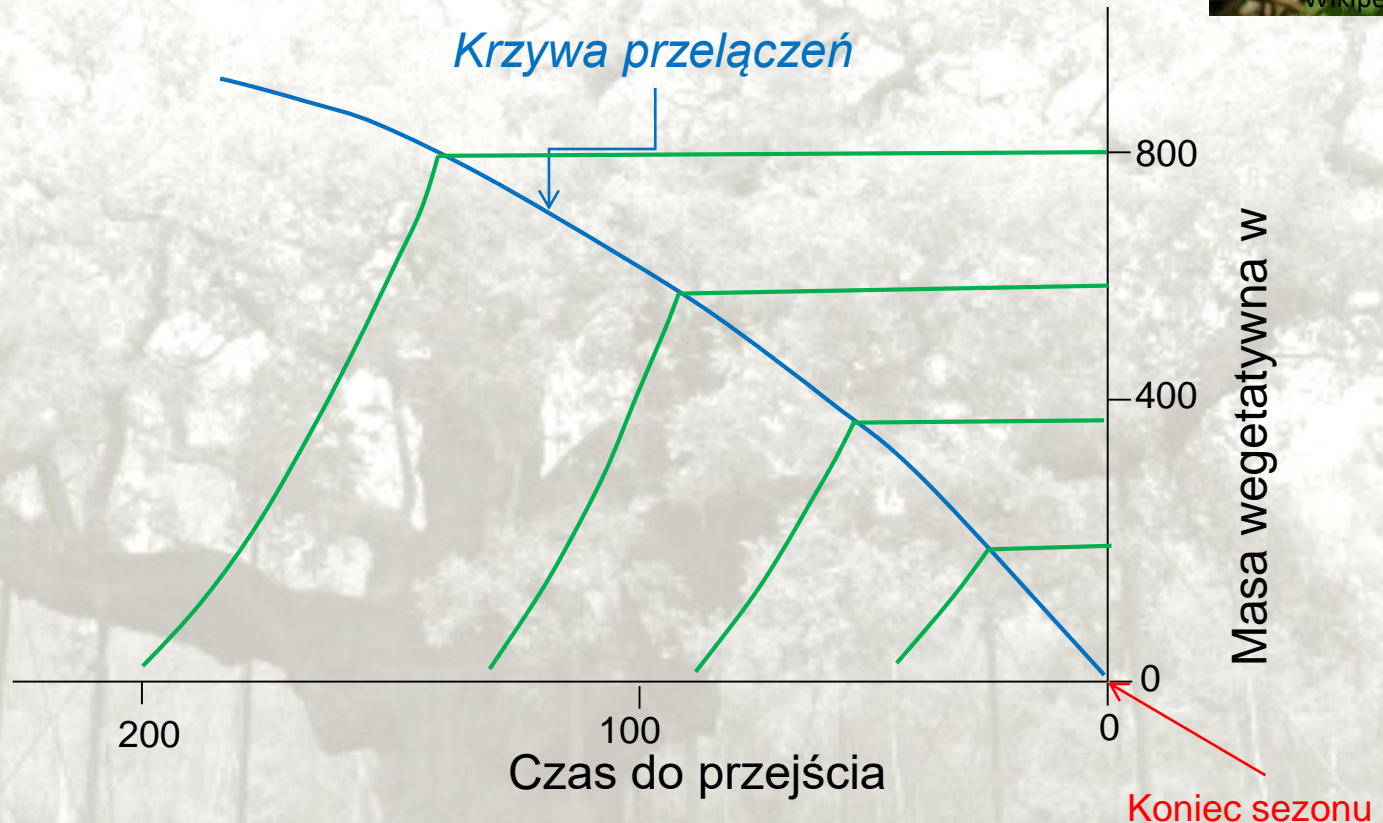


Wynik potwierdzony przy pomocy PMP przez Denholm 1975.



Rośliny jednoroczne produkcja nieliniowa

$$P(w) = 2w^{.67} - w^{.75}$$



Układ dynamiczny

- Podstawowy układ równań może być bardziej skomplikowany:

$$\dot{w} = u_t P(w) - \mu_w w$$

$$\dot{y} = (1 - u_t) P(w) - \mu_y y$$

- Jeśli części wegetatywne są częściowo tracone lub starzeją się, a części generatywne są tracone;

$$\dot{w} = u_t P(w) - \mu_w w$$

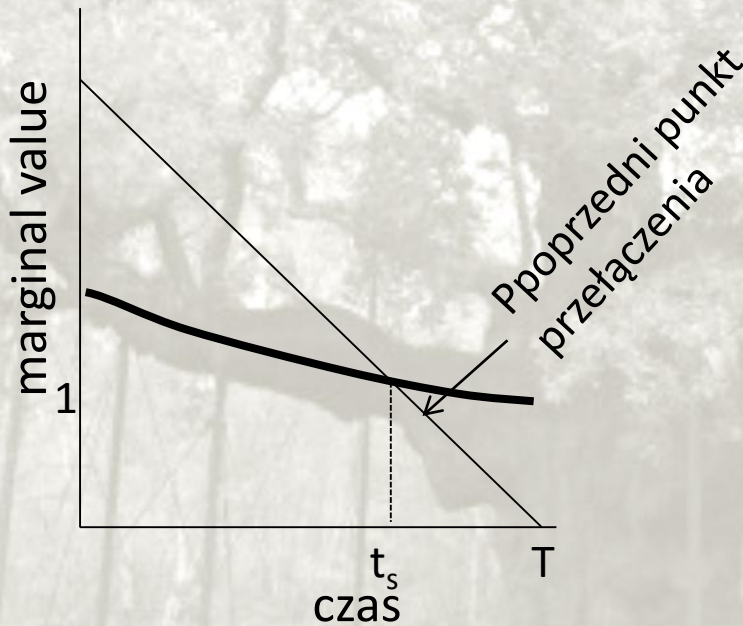
$$\dot{y} = (1 - u_t) P(w) + v y$$

- Jeśli dojrzewające owoce mogą fotosyntetyzować.

Marginal values

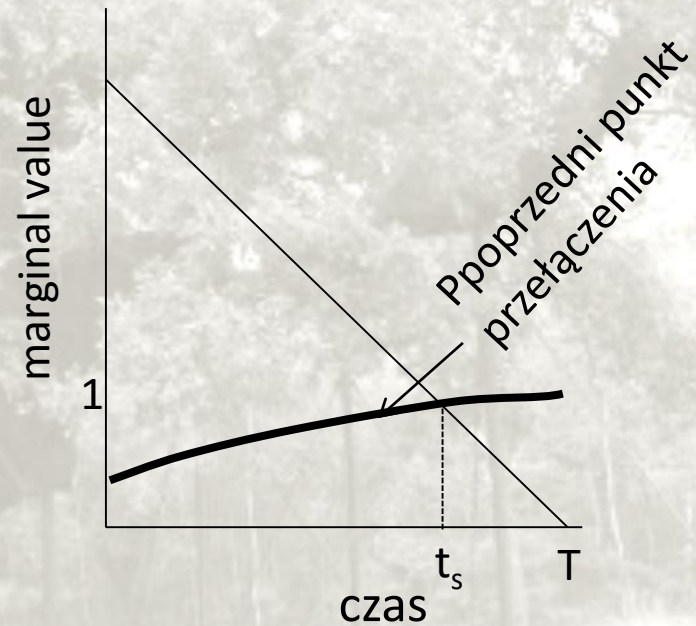
Ważne jest, co się dzieje z owocami!

Jeśli owoce mogą fotosyntetyzować...



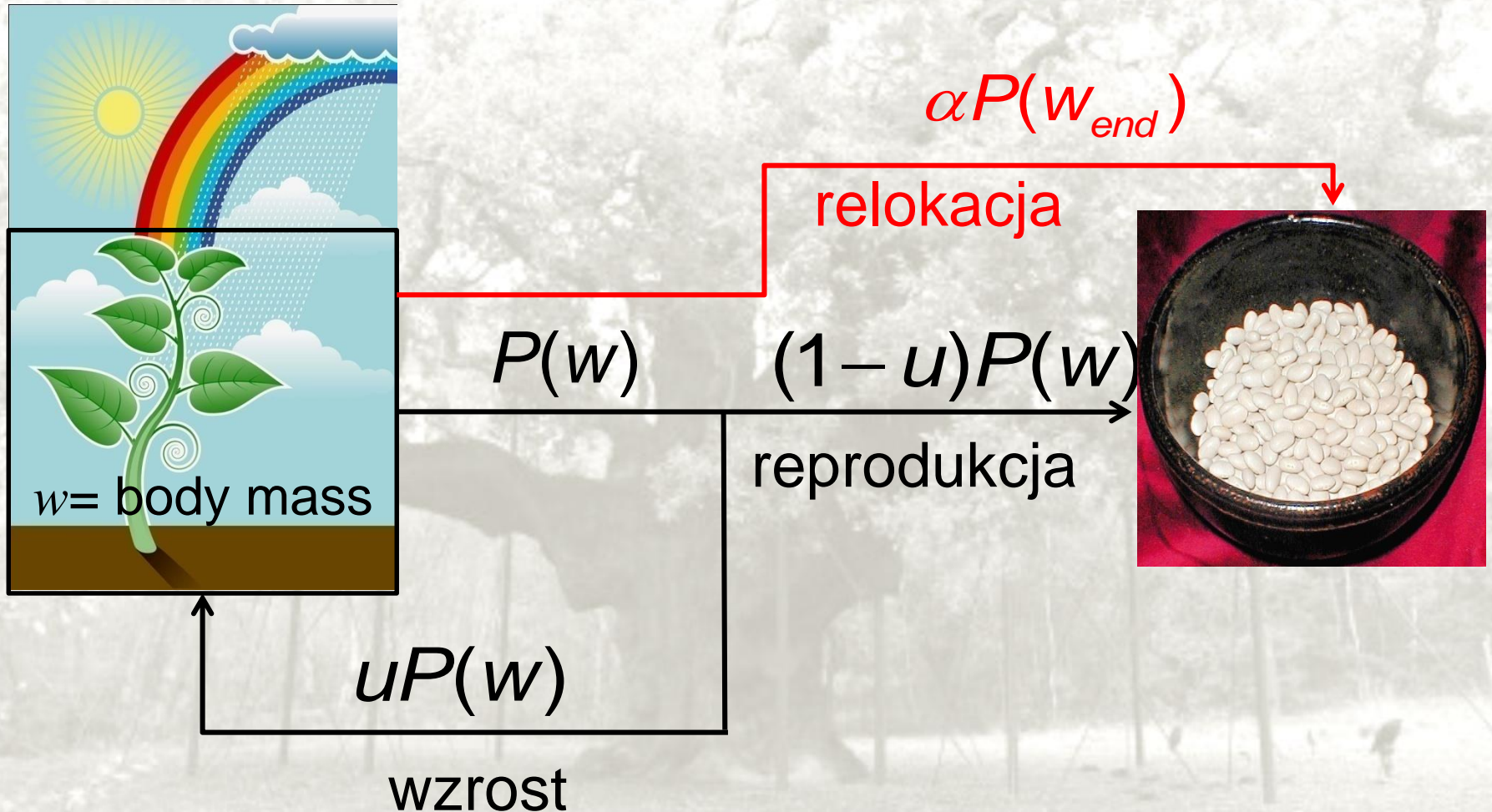
... przełączenie wcześniej

Jeśli owoce są częściowo tracone ...



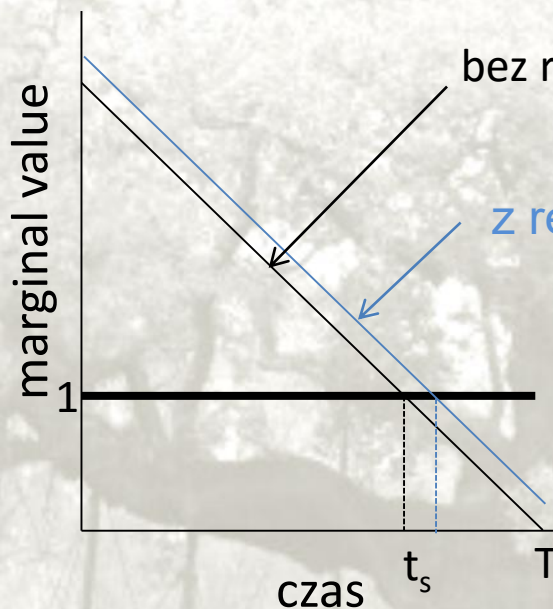
... przełączenie później

Alokacja zasobów roślin jednorocznych

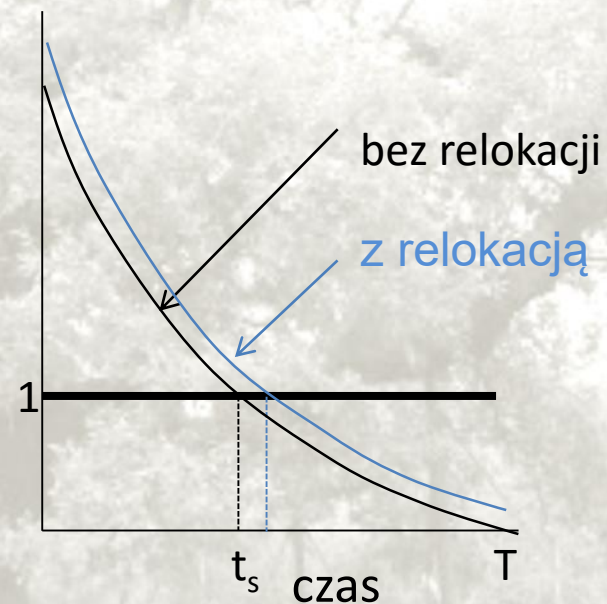


Marginal values

Relokacja z części wegetatywnych do generatywnych opóźnia przełączenie

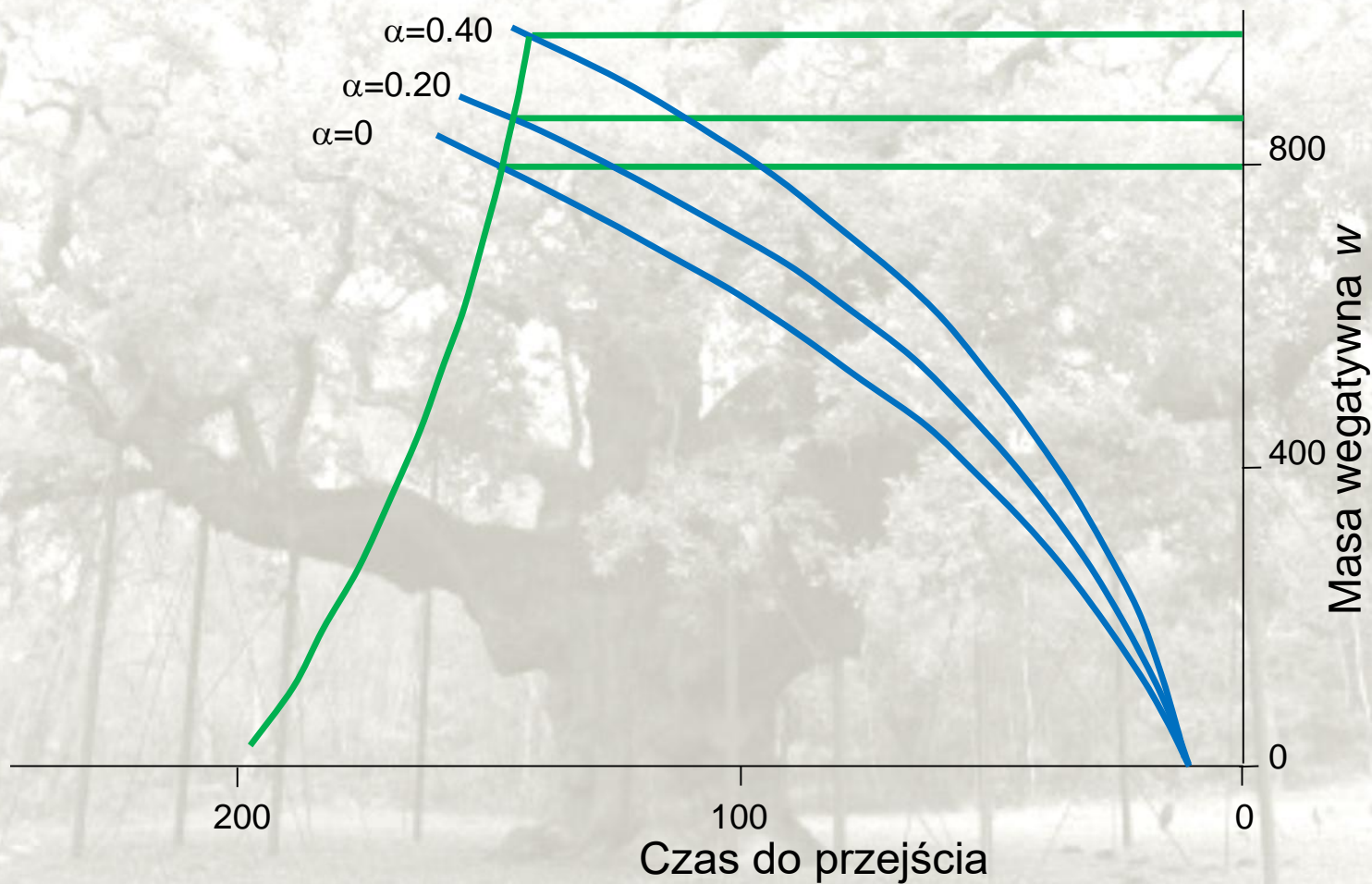


Jeśli tempo produkcji zależy liniowo od masy wegetatywnej



Jeśli tempo produkcji rośnie wolniej niż liniowo z masą wegetatywną

Relokacja zwiększa pulę reprodukcyjną i opóźnia przełączenie



Czy wielokrotne przełączenia mogą być optymalne u roślin jednorocznych?

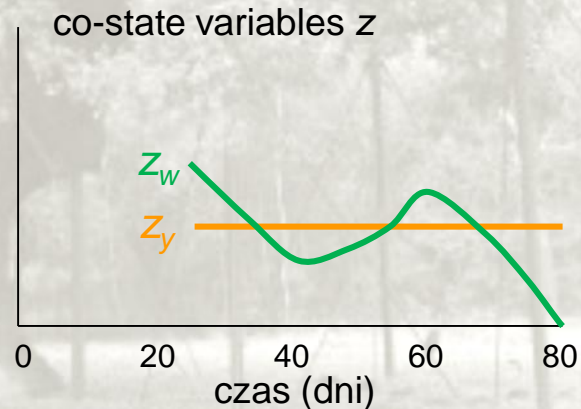
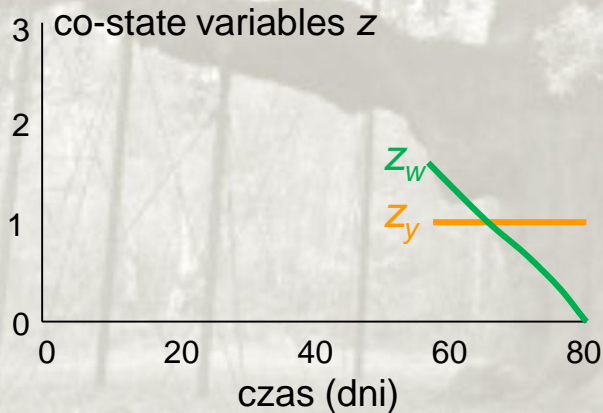
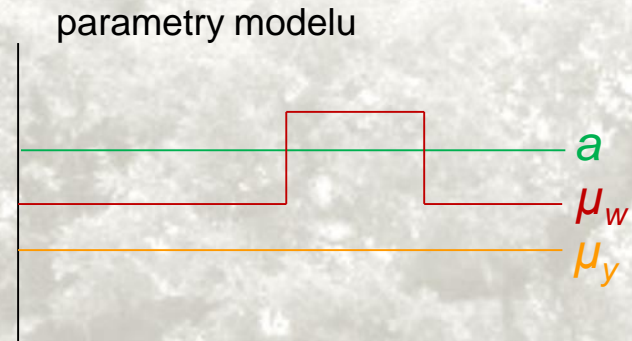
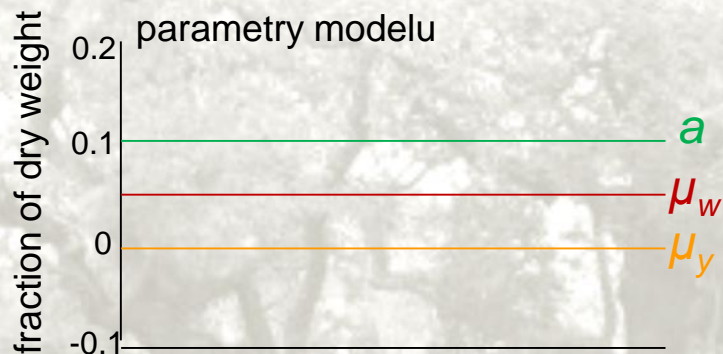
- Tak, jeśli:
 - Duże straty masy wegetatywnej wczesnie w sezonie
 - Głęboki spadek produkcji w środku sezonu
- Jeśli rozwijające się owoce fotosyntetyzują, wielokrotne przełączenia mniej prawdopodobne.

Przełączenia wielokrotne

Tempo produkcji proporcjonalne do masy wegetatywnej

$$\dot{w} = awu_t - \mu_w w$$

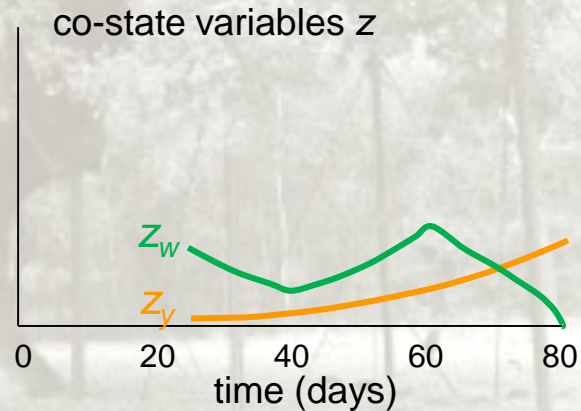
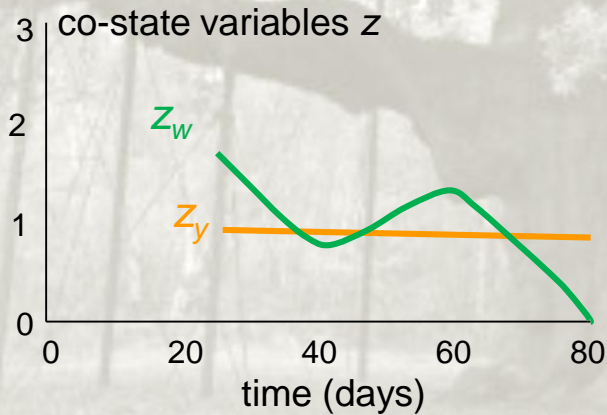
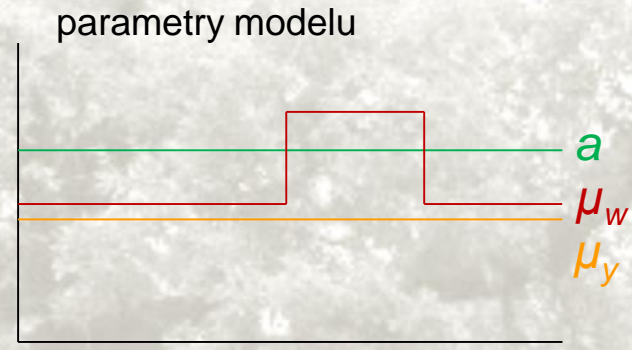
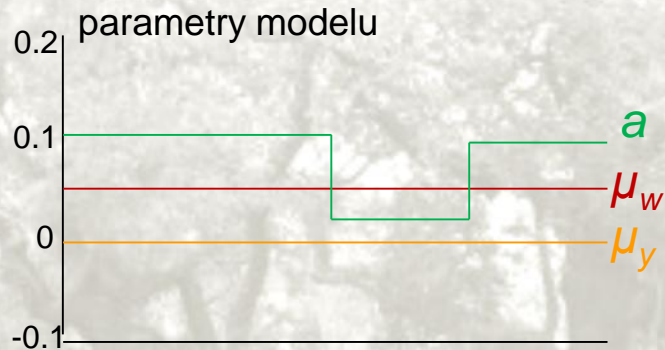
$$\dot{y} = aw(1 - u_t) - \mu_y y$$



Przełączenia wielokrotne

$$\dot{w} = awu_t - \mu_w w$$

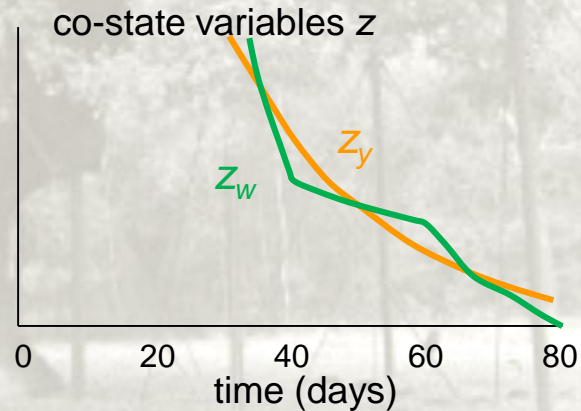
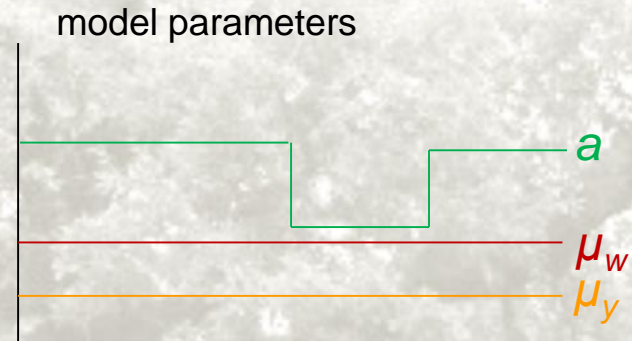
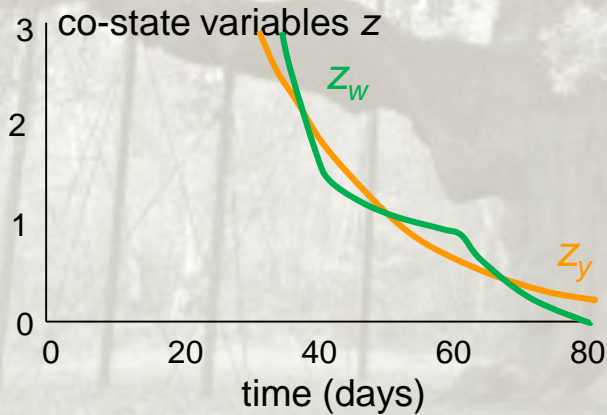
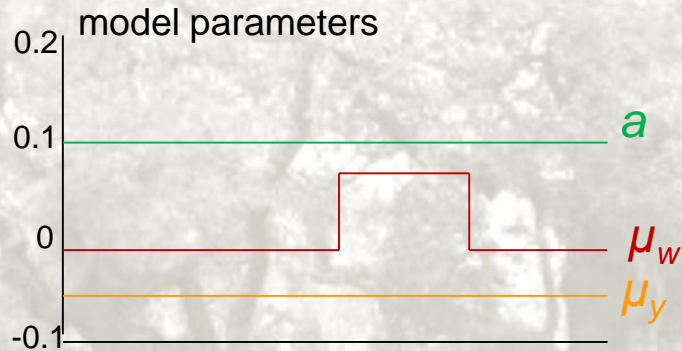
$$\dot{y} = aw(1 - u_t) - \mu_y y$$



Przełączenia wielokrotne

$$\dot{w} = awu_t - \mu_w w$$

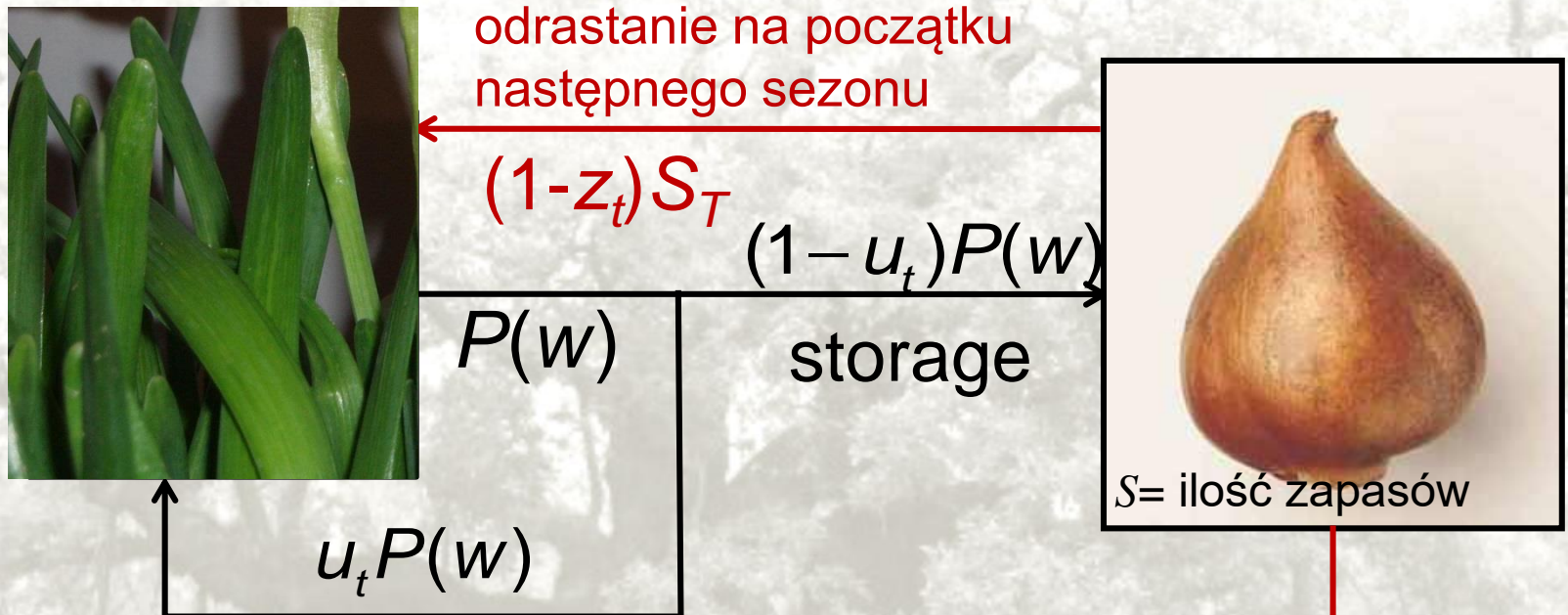
$$\dot{y} = aw(1 - u_t) - \mu_y y$$



Czy odkładanie zapasów może być optymalne u roślin jednorocznych?

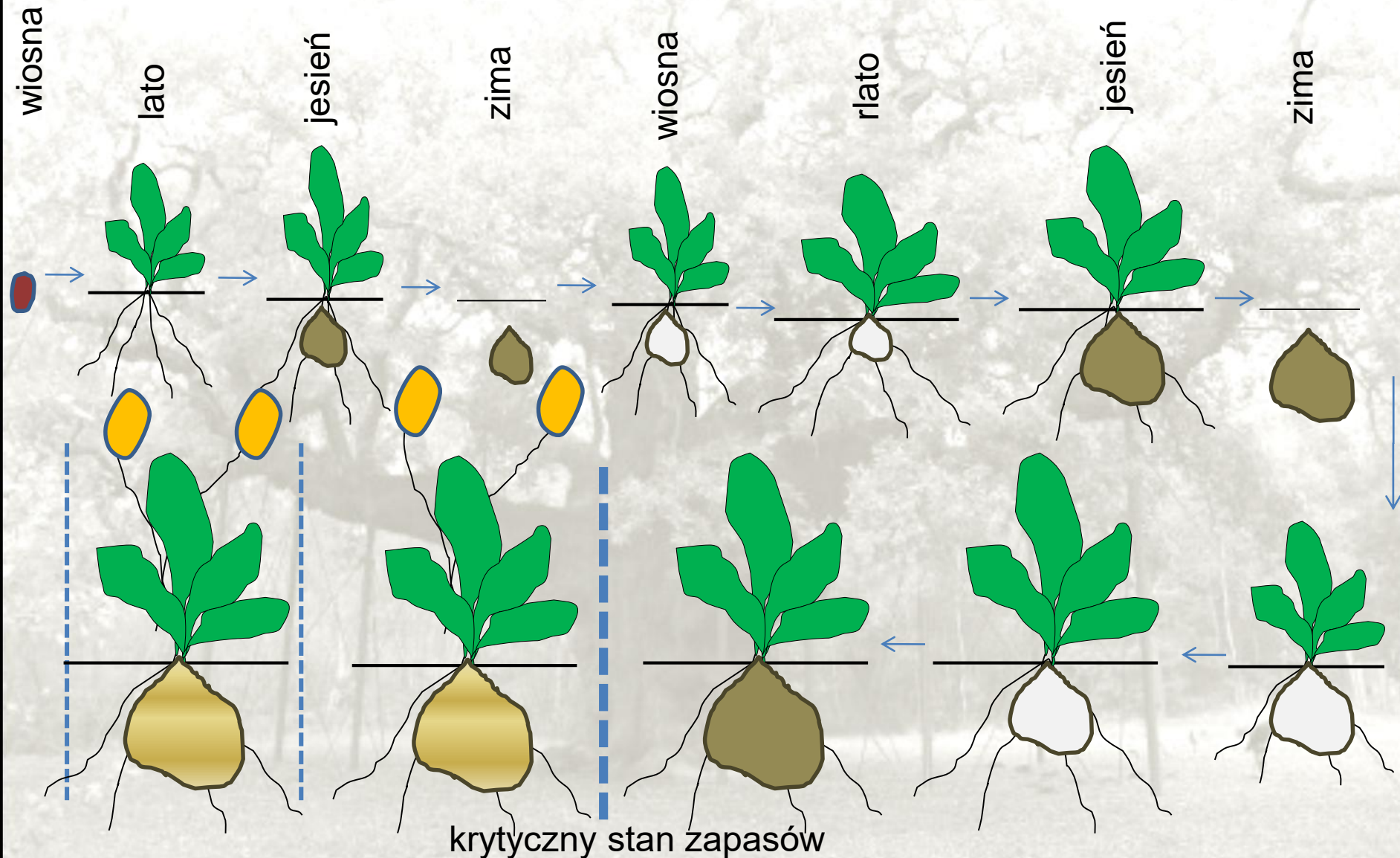
- Tak, jeśli:
 - Organy zapasowe są mniej eksploatowane przez roślinożerców niż owoce (Chiariello & Roughgarden 1984);
 - Najlepszy czas na produkcję wegetatywną i produkcję nasion jest różny (Schaffer et al. 1982).

Alokacja zasobów u wieloletnich roślin zielnych



- Przetączenie z wzrostu na odkładanie zasobów zawsze zero-jedynkowe
- $u_t=0$ or $u_t=1$.
- Istotna jest proporcja zasobów zużywanych na reprodukcję, nie dokładny timing.

Wieloletnie rośliny zielne bez reprodukcji wegetatywnej

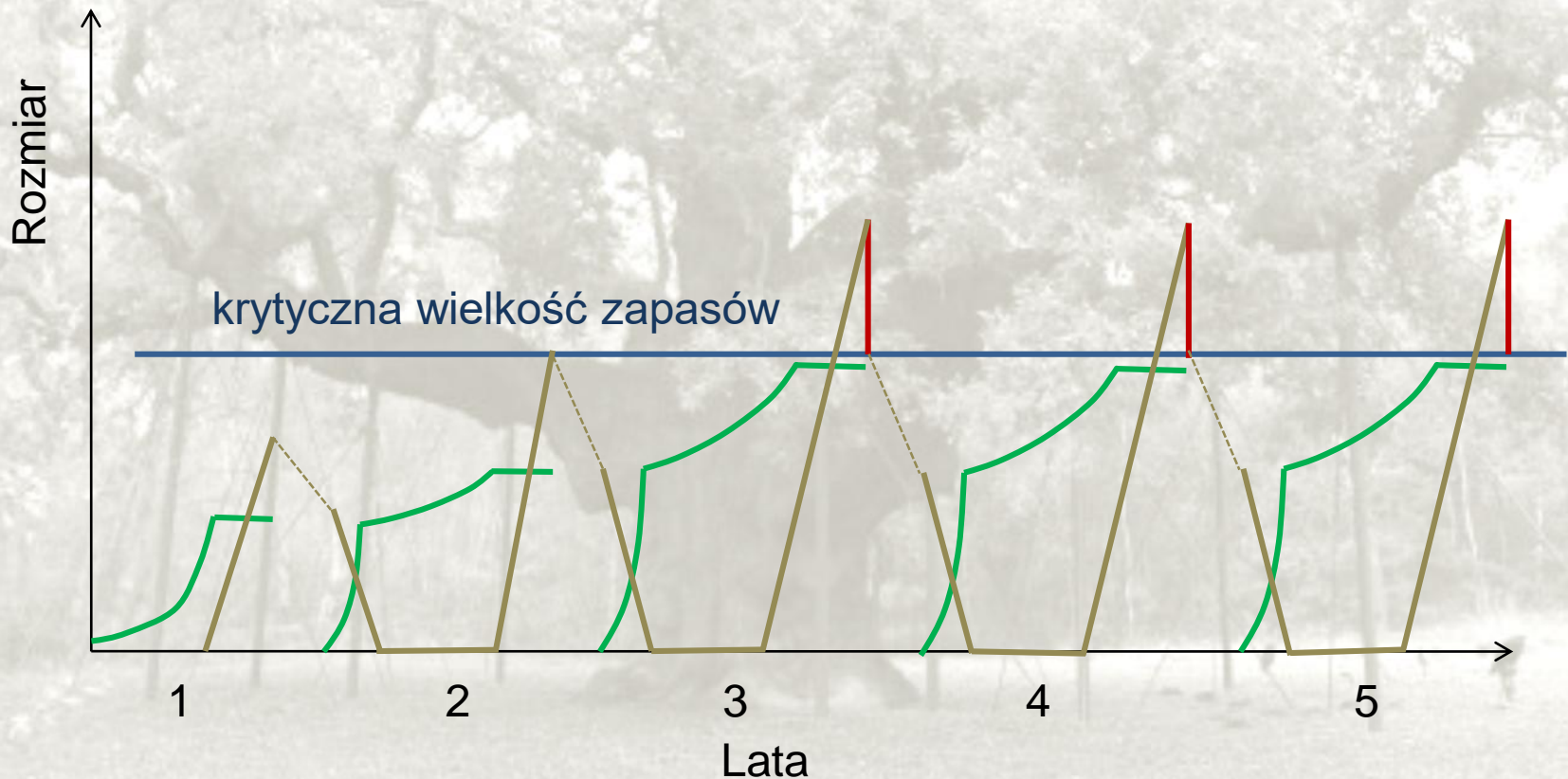


Trzy fazy wzrostu u wieloletnich roślin zielnych



Trójfazowa dynamika u wieloletnich roślin zielnych

Śmiertelność!



Trójfazowa dynamika u wieloletnich roślin zielnych

- Krytyczny poziom zasobów zależy od śmiertelności.
- Przy bardzo wysokiej śmiertelności krytyczny poziom zasobów spada do zera = preferowana jednoroczność.



Gdy sukces reprodukcyjny rośnie szybciej niż liniowo z inwestycjami w rozród

- Na przykład duże kwiatostany przyciągają więcej zapylaczy; część owoców jest „zapłatą” za rozsiewanie;
- Zapasy są zużywane głębiej niż do krytycznego poziomu;
- W następnym roku (lub latach) reprodukcja nie występuje.
- Tak może wyewoluować masowe owocowanie.



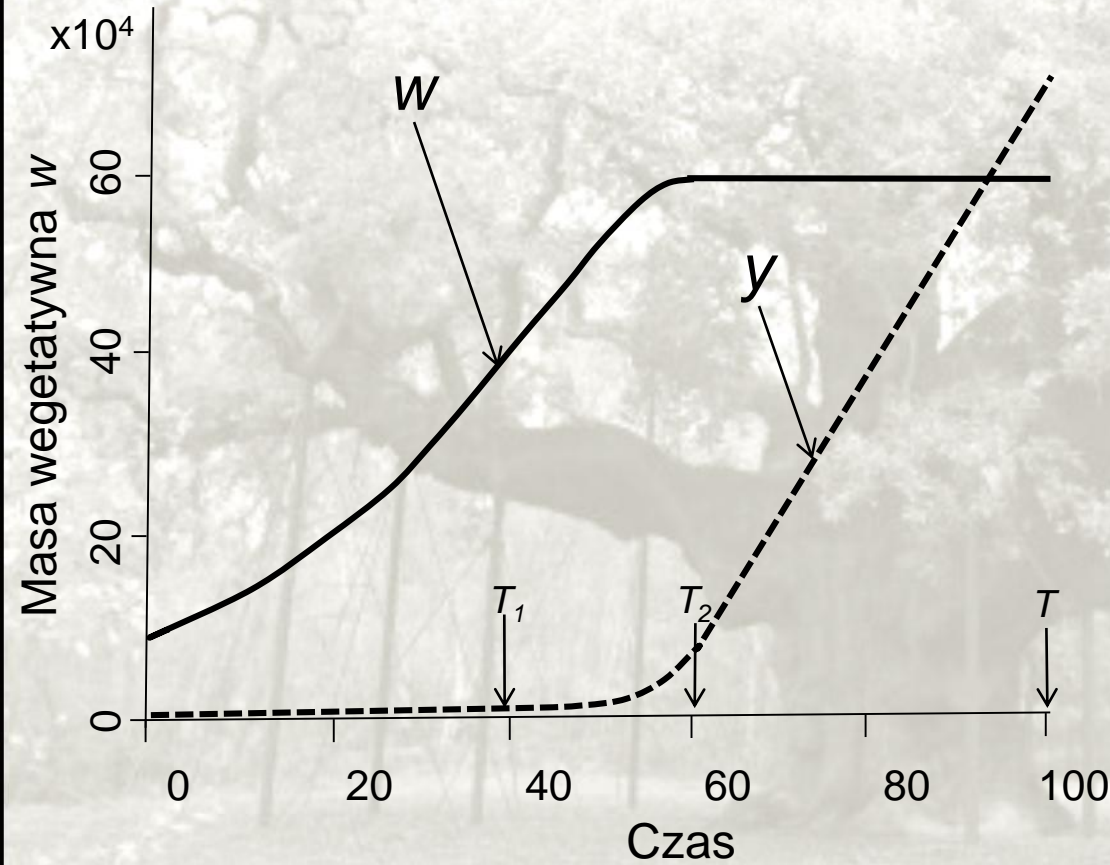
Optymalność rozmnażanie się raz w ciągu życia

- Paradoks Cole's (1954) paradox:
 - Pytanie: Dlaczego powszechne jest rozmnażanie się wiele razy w życiu? Wystarczy wyprodukować jednego więcej potomka, by zastąpić siebie.
 - Odpowiedź (Charnov & Schaffer 1973): ponieważ śmiertelność osobników młodych jest większa niż dorosłych.
- Odwrócony paradoks Cole's:
 - Prawdopodobieństwo dożycia od stadium nasienia do dorosłej rośliny jest bardzo niskie. Dlaczego nie oszczędzić trochę zasobów, przeżyć i rozmnażać się wielokrotnie?
- Prawdopodobna odpowiedź (Klinkhamer et al. 1997):
 - Warunek konieczny: sukces reprodukcyjny rośnie szybciej niż liniowo z nakładami na reprodukcję: trzeba wielu lat by odtworzyć zapasy.
 - Rośliny kwitnące muszą manifestować swą obecność, co przyciąga też wrogów; patogeny i roślinożercy obniżają przeżywanie dorosłych po kwitnieniu/owocowaniu.

Rośliny jednoroczne: Dlaczego przełączenie zwykle nie jest zero-jedynkowe?

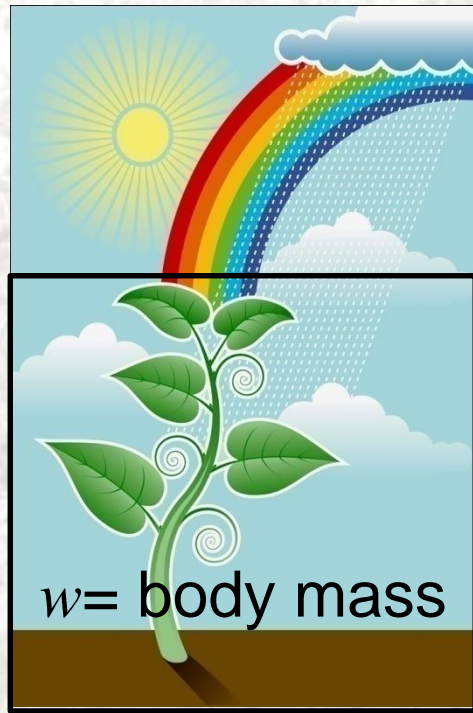
- Nieliniowość kontroli? Mało prawdopodobny kierunek nieliniowości.
- Rozwiązanie osobliwe (singular solution)? Mało prawdopodobne w dłuższym przedziale czasu
- Stochastyczna długość sezonu? Prawdopodobnie możliwe, ale problem słabo rozpracowany teoretycznie.
- „Ograniczenie konstrukcyjne”? Najbardziej prawdopodobne, tłumaczy też podobne zjawisko u roślin wieloletnich.

Przełączenie stopniowe



$T_2 - T_1$
Duże jeśli y_0 małe
albo $g(y)$ niskie

Przełączenie jest nie zawsze zero-jedynkowe



$$\frac{P(w)}{(1-u)P(w) \leq g(y)}$$

reprodukcja

$$uP(w)$$

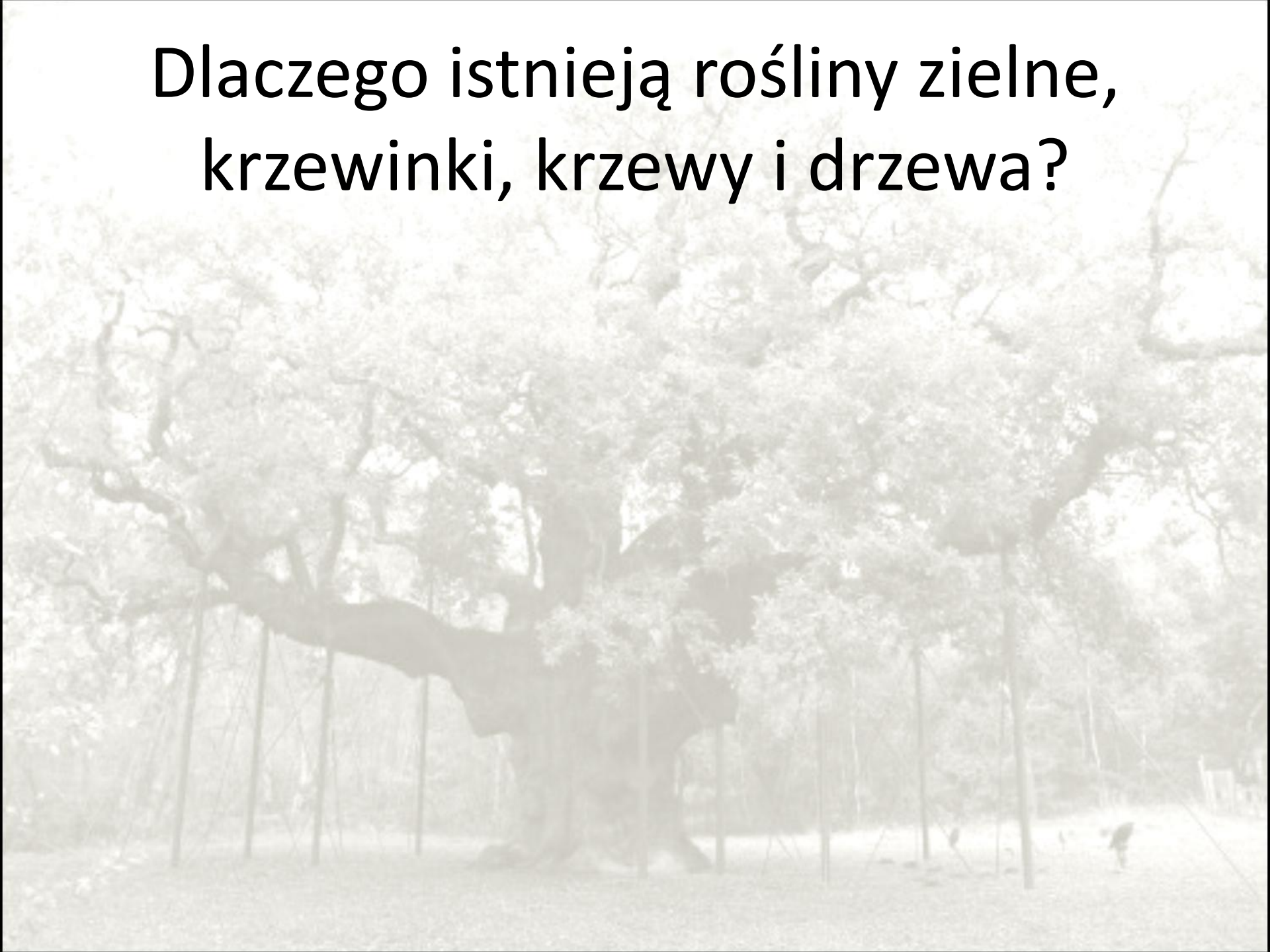
wzrost



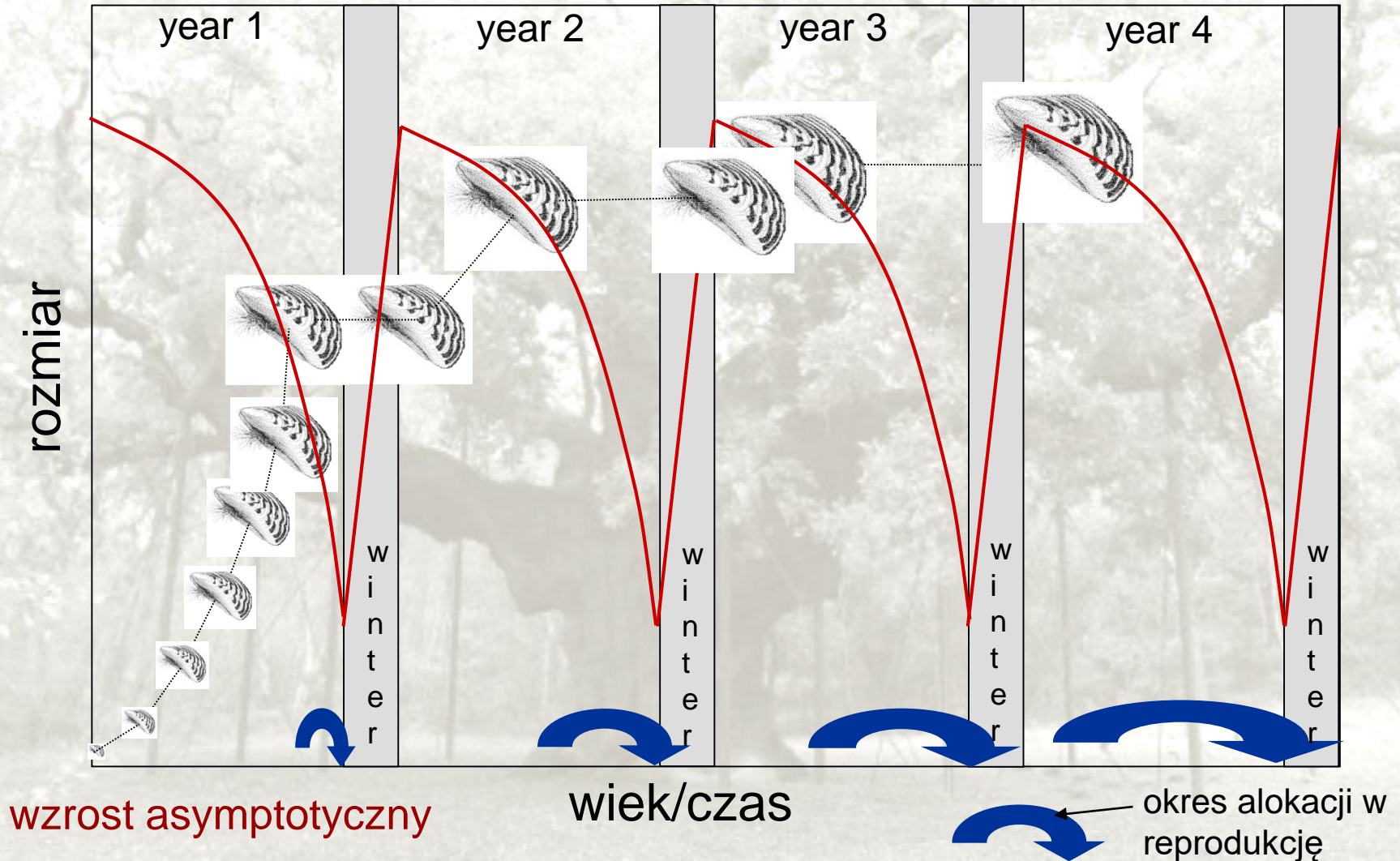
Switching is not instantaneous

$$0 \leq u \leq 1$$

Dlaczego istnieją rośliny zielne,
krzewinki, krzewy i drzewa?



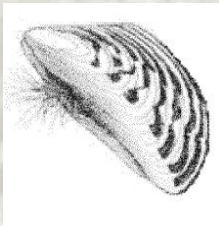
Zwierzęta



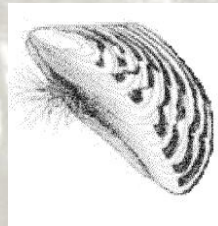
Zwierzęta rosną po rozpoczęciu reprodukcji, rośliny zielne nie. Dlaczego?

- Długa dyskusja z Andrea Pugliese w późnych latach 80'.
- Odpowiedź: Zwierzęta mają permanentne przezimowujące tkani, rośliny tylko organy zapasowe.

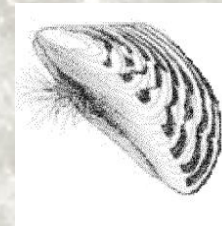
jesień



zima

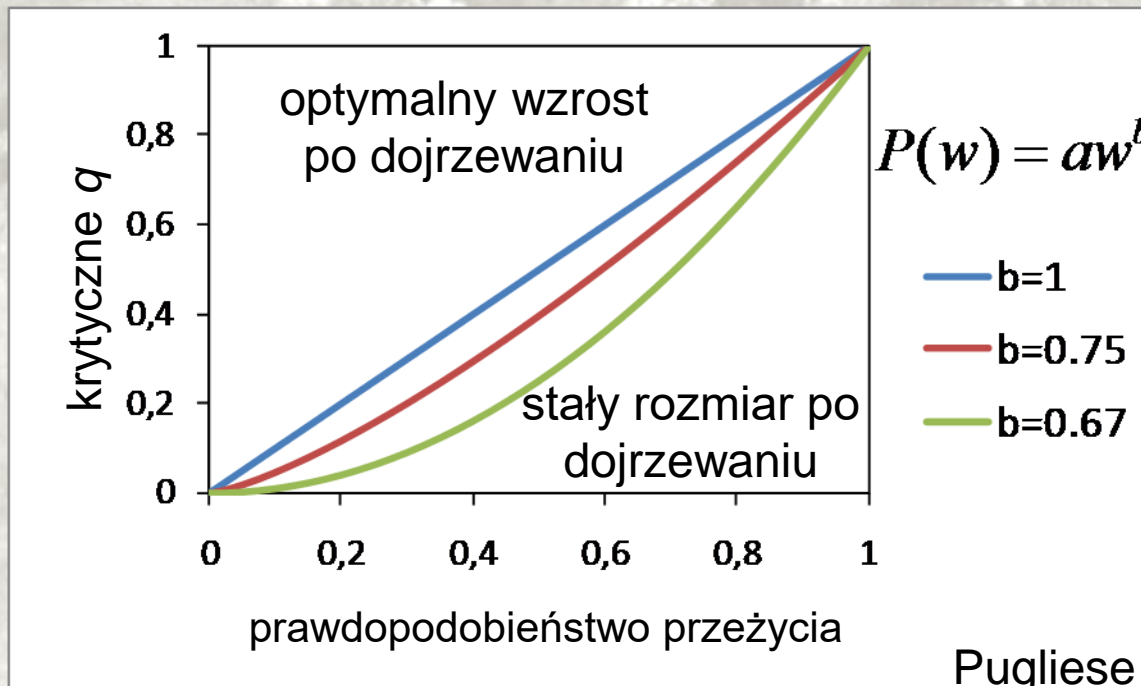


wiosna



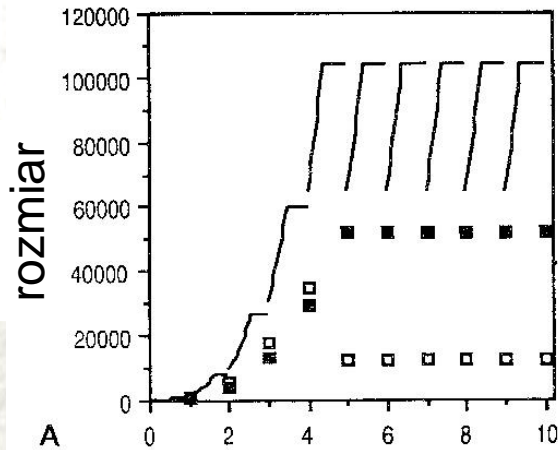
Gdy tylko część tkanek jest permanentna

- Istnieje krytyczna frakcja permanentnych tkanek q , poniżej tylko dorastanie do poprzednich rozmiarów, powyżej powiększanie rozmiarów. Do puli wchodzi też zasoby wycofywane z traconych na zimę liści.
- Krytyczna frakcja zależy od:
 - prawdopodobieństwa przeżycia
 - kształtu krzywej produkcji

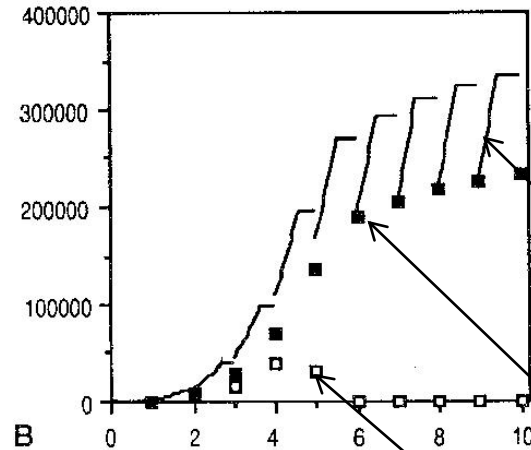


Poniziej i powyżej krytycznego q

$q = 0.5$



$q = 0.7$

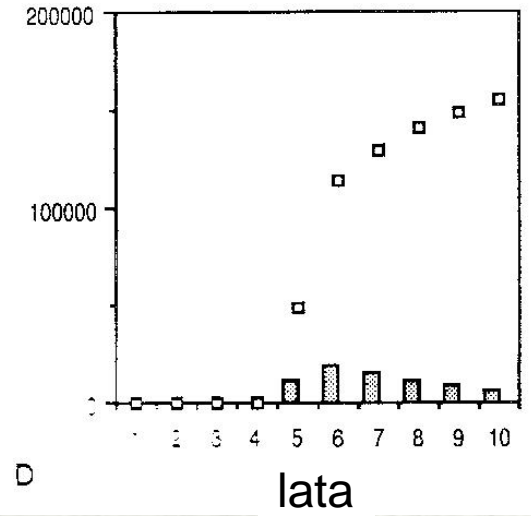
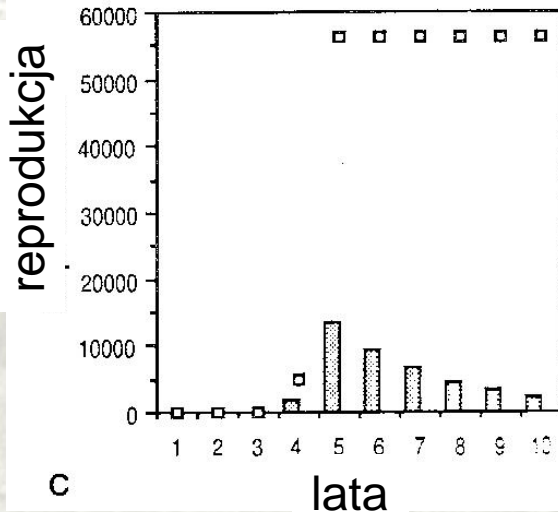


Tempo produkcji
 $P(w) = 0.2w^{0.75}$
 Prawdop. przeżycia roku
 $p = 0.7$

rozmiar

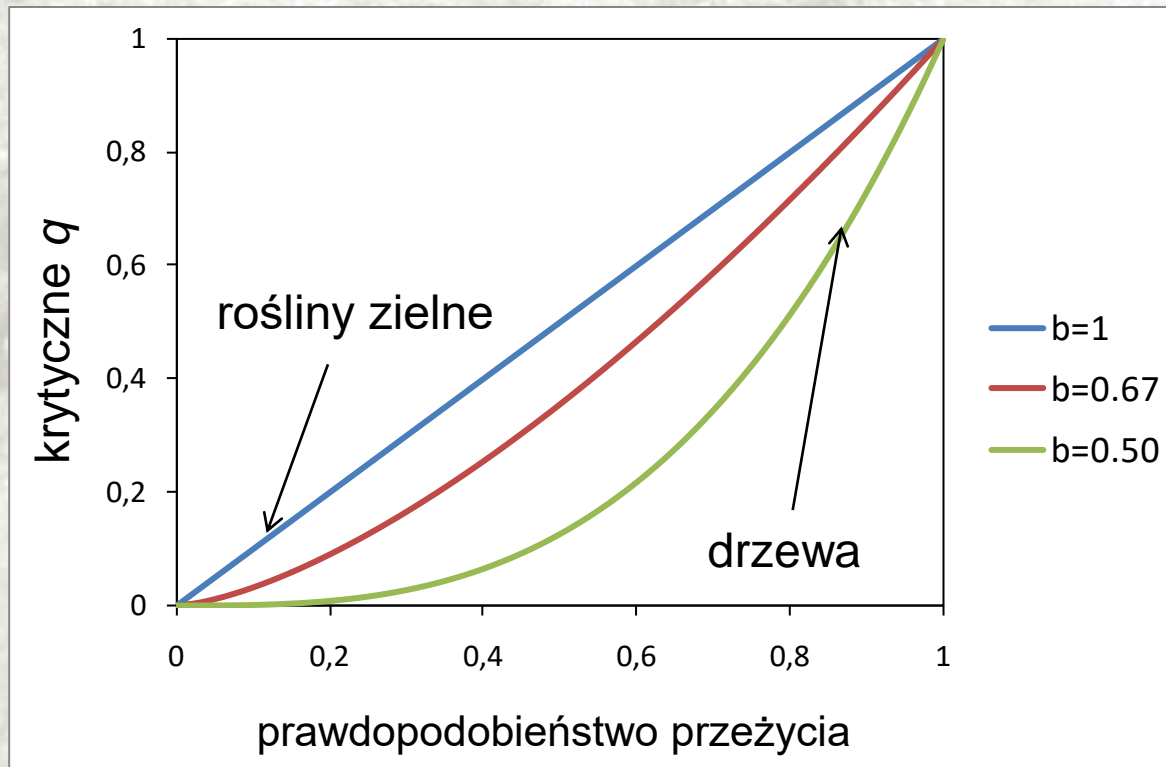
*tkanki trwałe
 +relokacja*

zapasy



Krytyczne q a ilość zdrewniałych tkanek

- Więcej zdrewniałych tkanek = większy udział permanentnej masy
- Więcej zdrewniałych tkanek = bardziej wypukła krzywa produkcji



Zgryzanie i obrona

$$\dot{w} = u_1 P(w) - hw$$

$$\dot{y} = u_2 P(w)$$

$$\dot{z} = u_3 \alpha P(w) - hz$$

$$u_1 + u_2 + u_3 = 1$$

- h – tempo zgryzania
- w – masa części wegetatywnych
- z – ilość (nie stężenie) substancji obronnych



Optimal allocation patterns and optimal seed mass of a perennial plant



Andrii Mironchenko ^{a,*}, Jan Kozłowski ^b

^a *Institute of Mathematics, University of Würzburg, Emil-Fischer Straße 40, 97074 Würzburg, Germany*

^b *Institute of Environmental Sciences, Jagiellonian University, Gronostajowa 7, 30-387 Kraków, Poland*

- Zmiana jednego założenia:
 - Asymilowana masa trafia najpierw do zapasów, a stamtąd jest dystrybuowana do części wegetatywnych, generatywnych lub pozostaje
- Powstał model ogólny, obejmujący szereg omówionych modeli
 - Sezonowa zmiana warunków środowiskowych ma charakter ciągły

Mironchenko & Kozłowski 2014

Układ równań

$$\dot{x}_1 = v_1(t)g(x_3) - \mu(t)x_1,$$

$$\dot{x}_2 = (v(t) - v_1(t))g(x_3),$$

$$\dot{x}_3 = \zeta(t)f(x_1) - v(t)g(x_3) - \omega(t)x_3.$$

części wegetatywne

części generatywne

zapasy

Zmienne sterujące:

$v(t)$ = frakcja maksymalnego tempa zużycia zasobów

$v_1(t)$ = frakcja lokowana we wzrost masy wegetatywnej

$v_2(t) = [v(t) - v_1(t)]$ = frakcja lokowana w rozród

Zmienne sezonowe:

f, μ, ω = funkcje zależne od sezonu

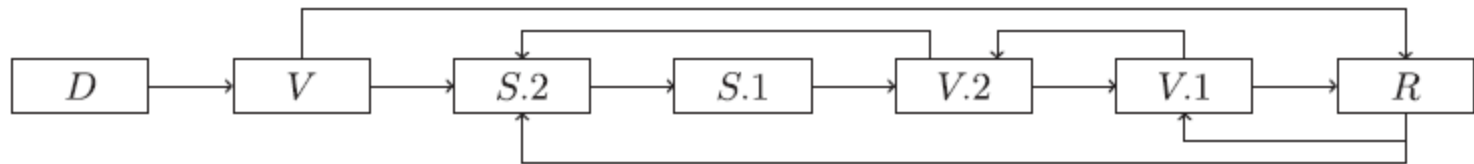
Maksymalizowany funkcjonal:

$$\int_{t_0}^T L(s)\dot{x}_2(s) ds = \int_{t_0}^T L(s)(v(s) - v_1(s))g(x_3(s)) ds \rightarrow \max.$$

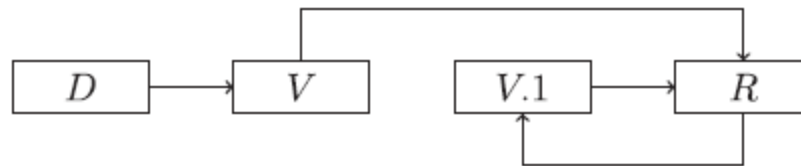
Metoda PMP

Różnorodność strategii

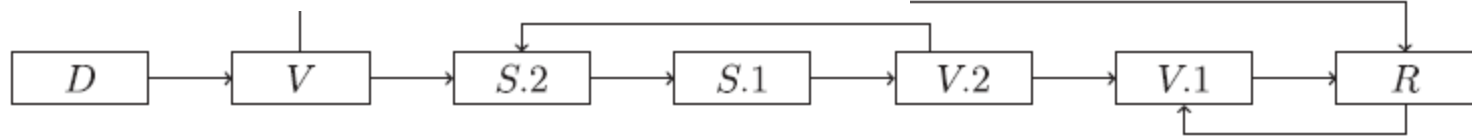
Rośliny wieloletnie



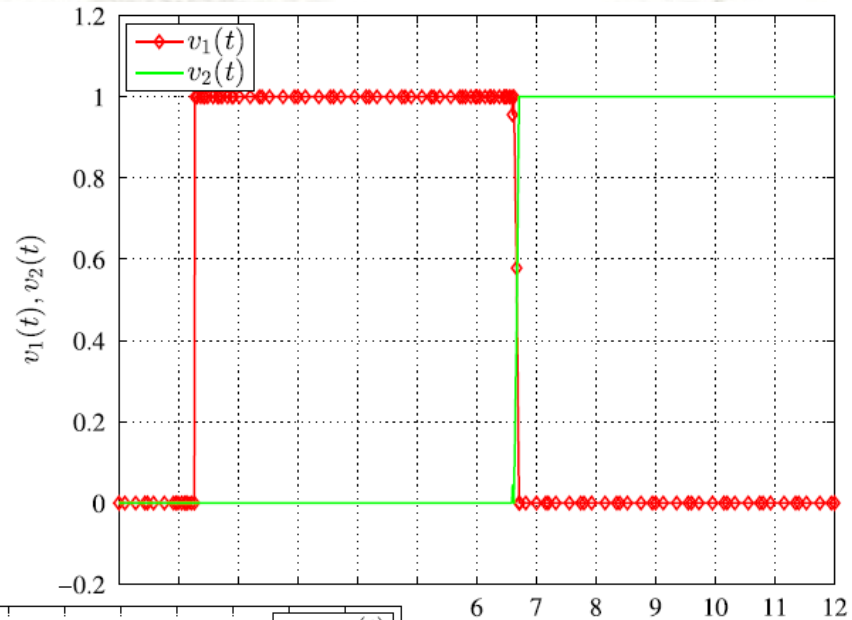
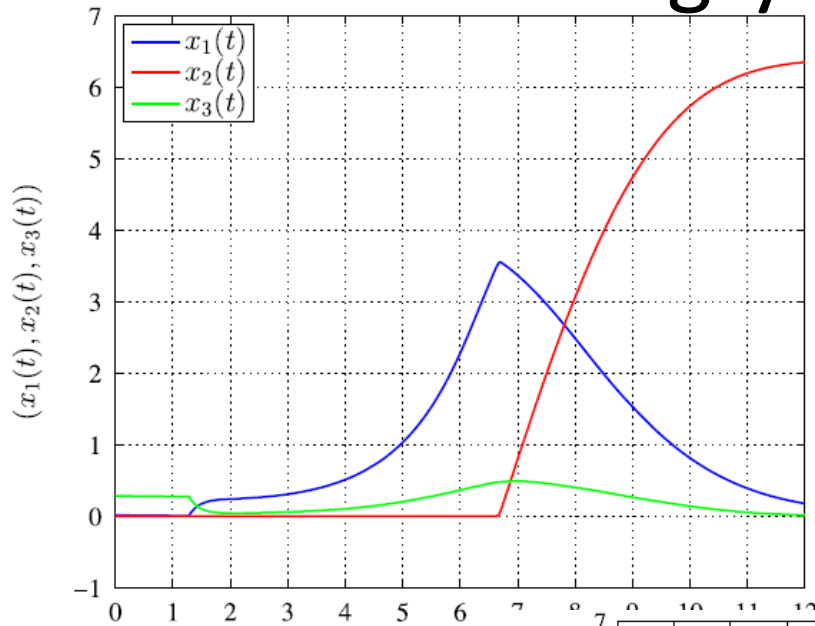
Rośliny jednoroczne



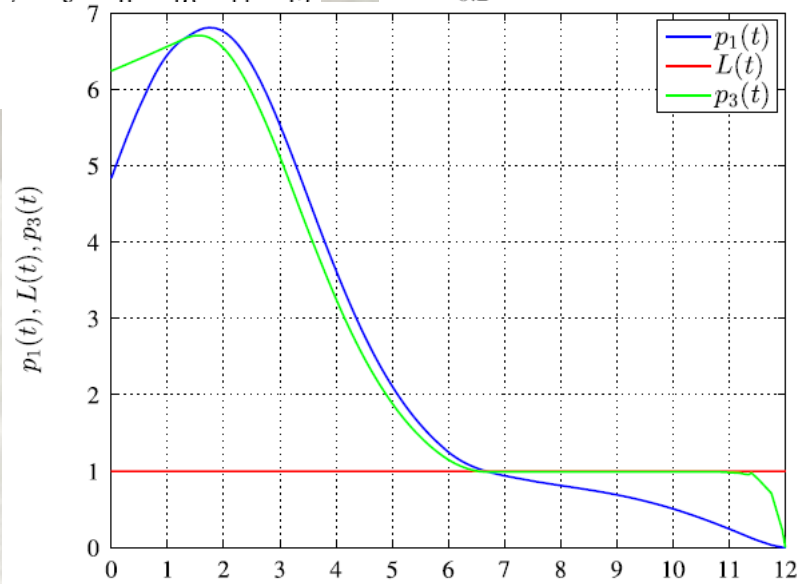
Rośliny rozmnażające się raz w życiu



Rośliny jednoroczne bez intensywnego zgrzania

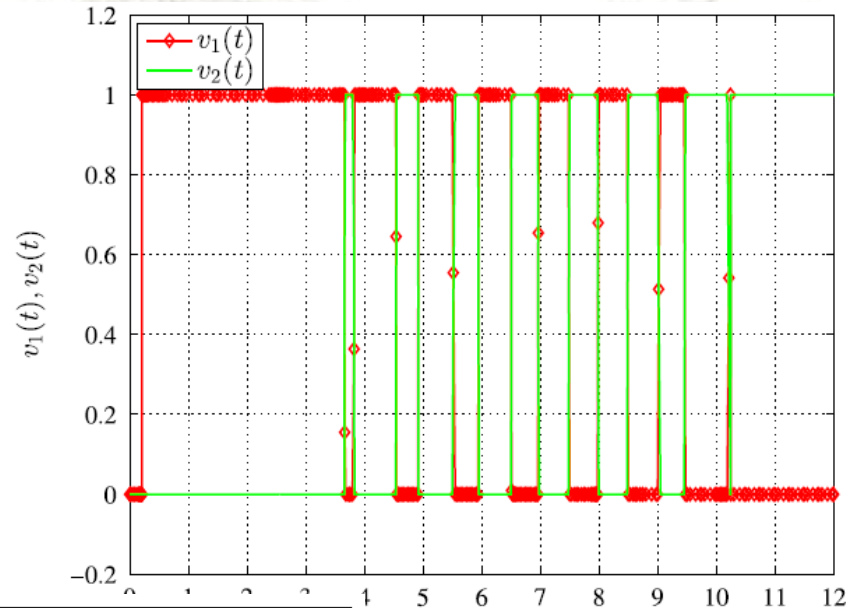
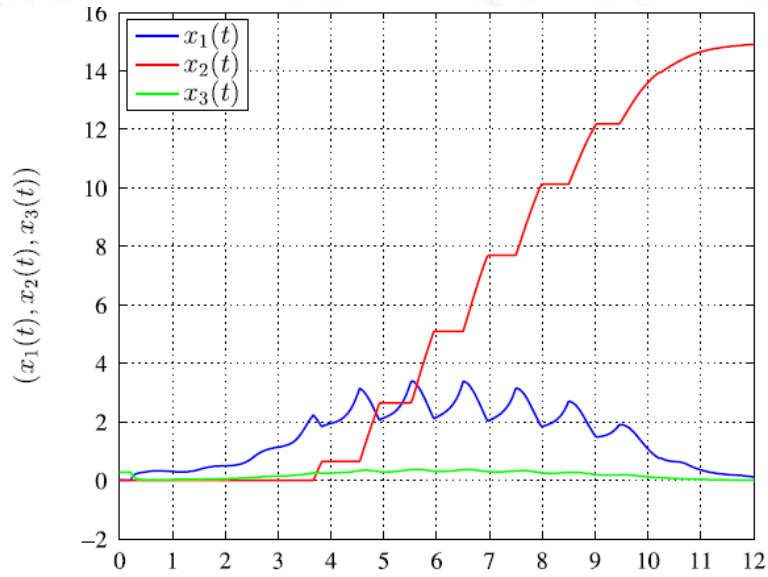


miesiące

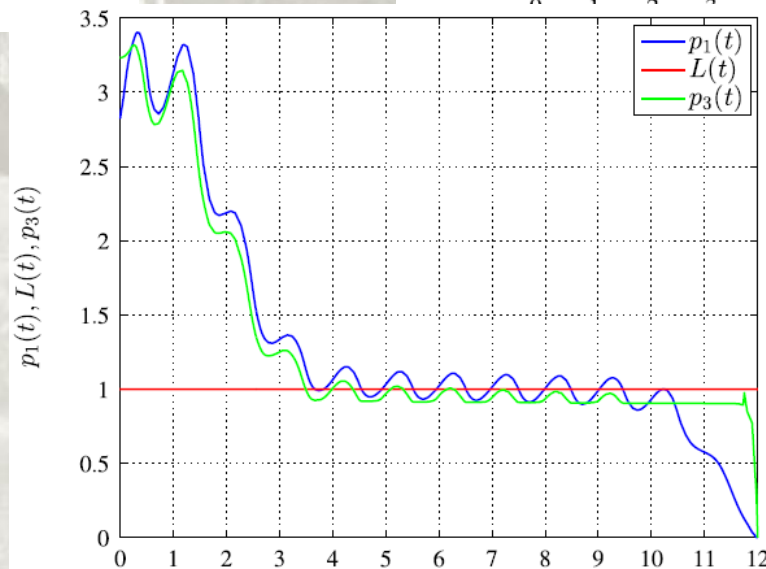


miesiące

Rośliny jednoroczne z intensywnym periodycznym zgryzaniem

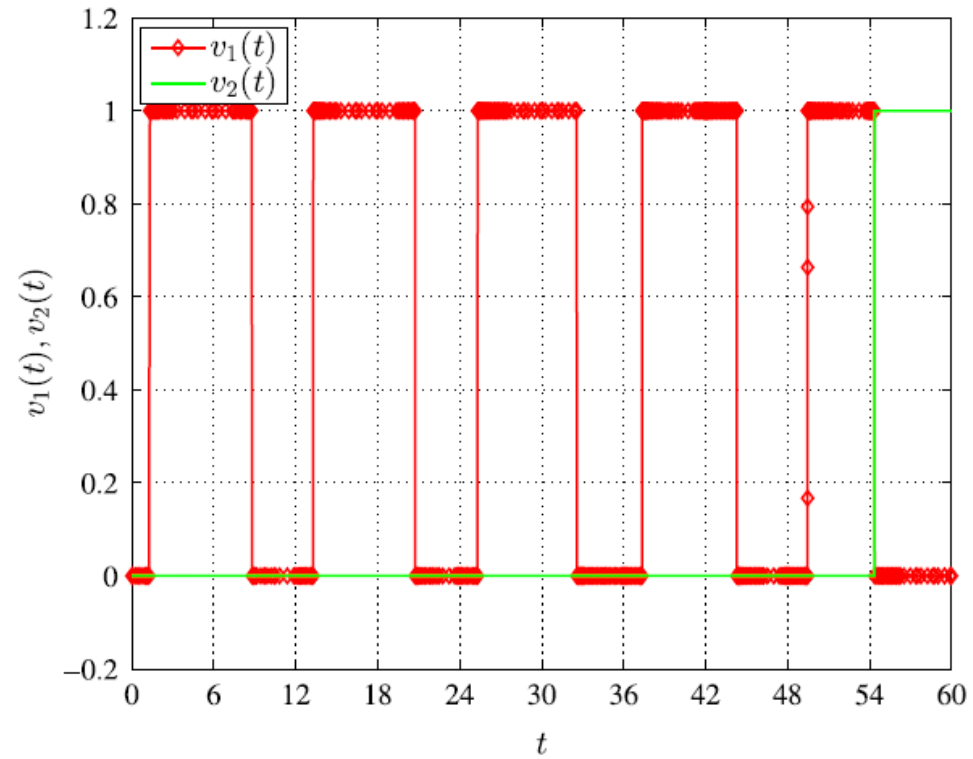
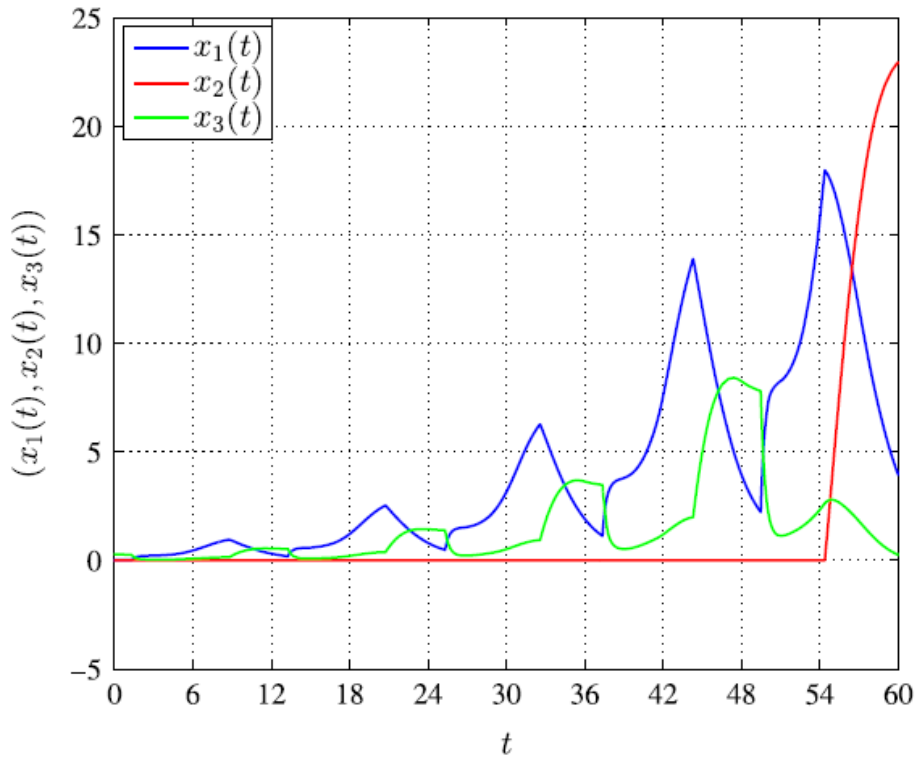


miesiące

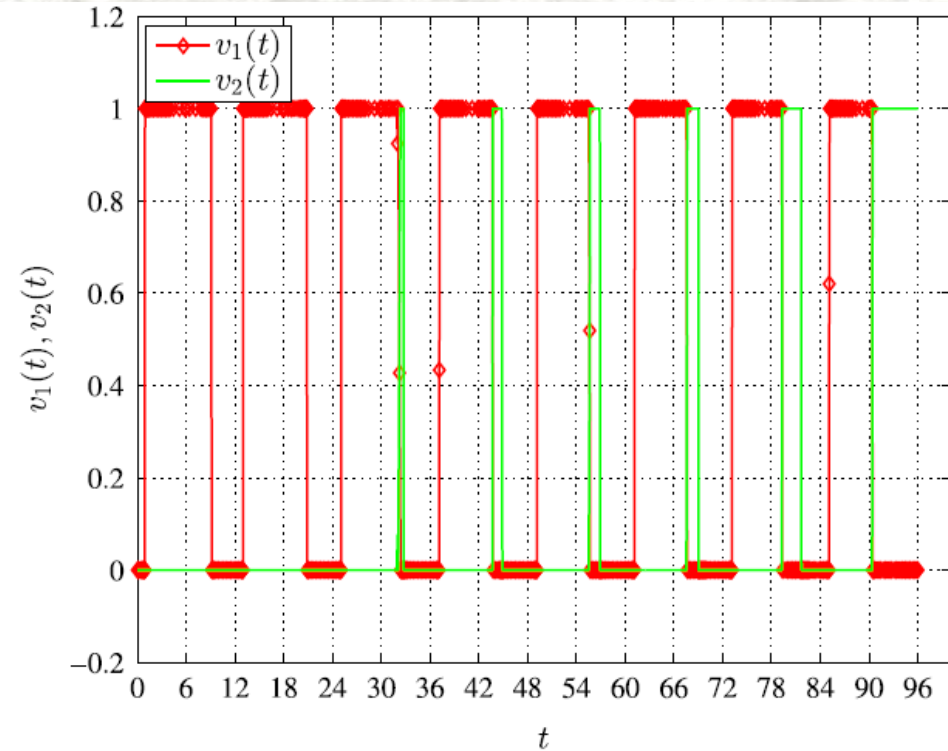
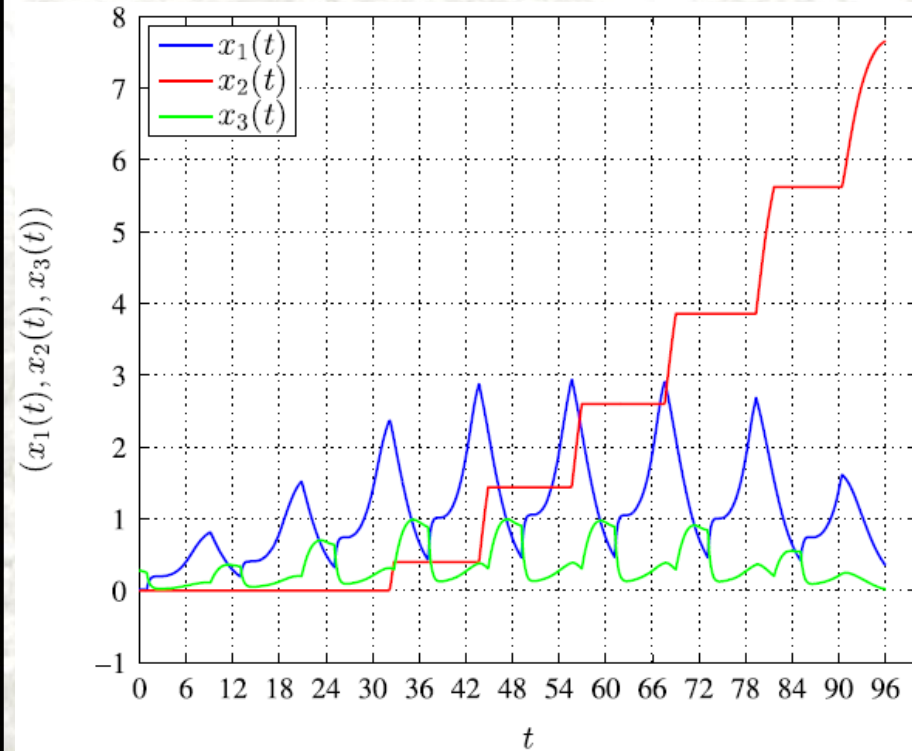


miesiące

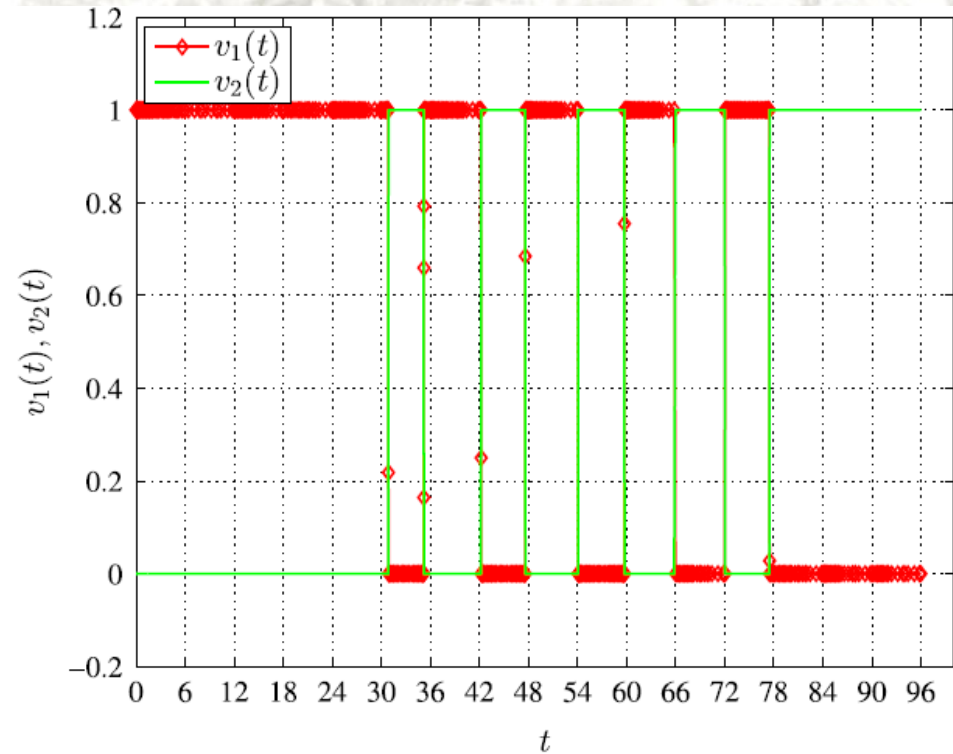
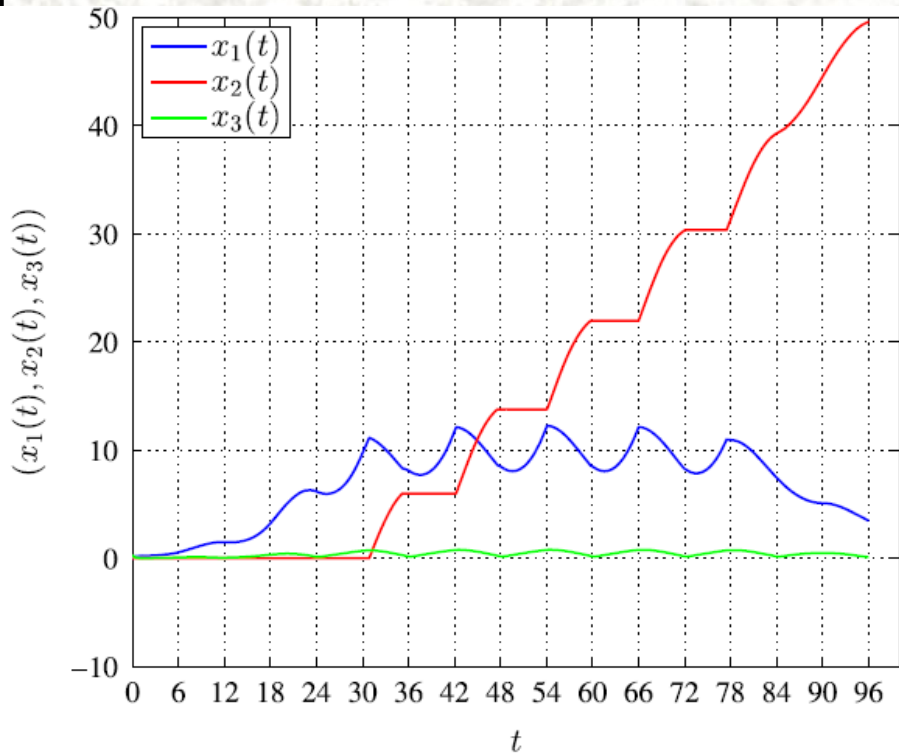
Rośliny wieloletnie rosnące po dojrzewaniu



Rośliny wieloletnie nierosnące po dojrzewaniu



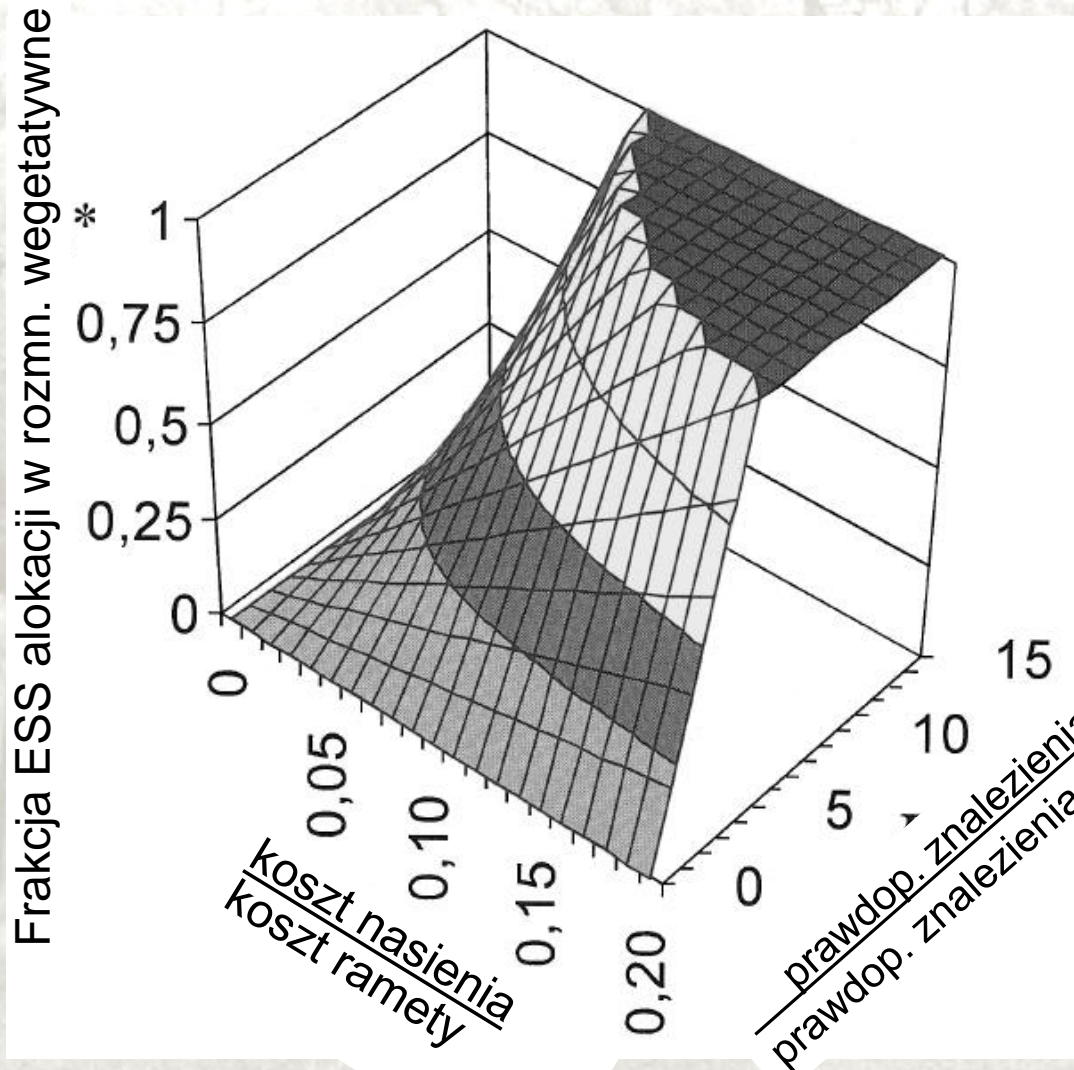
Rośliny zimozielone



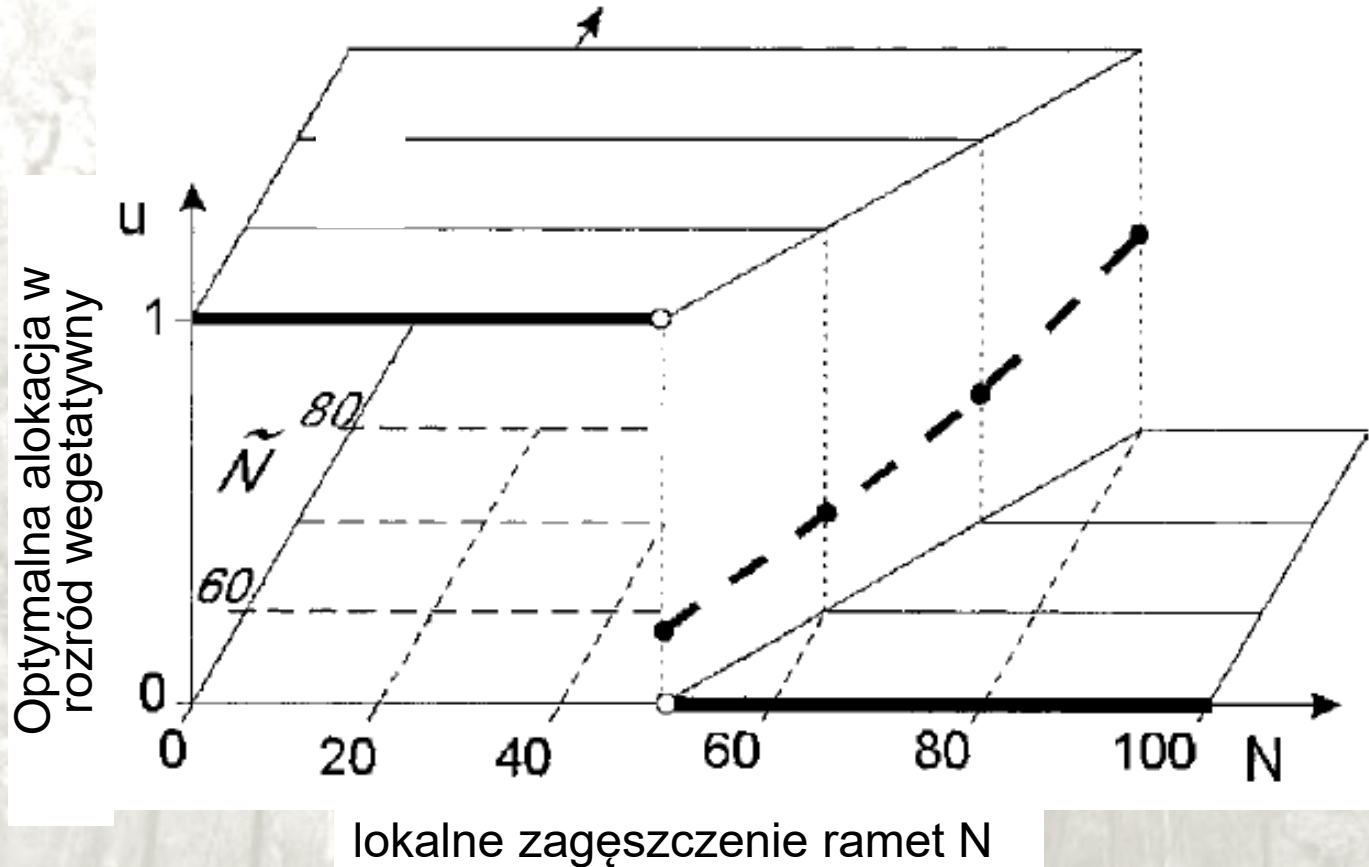
Alokacja w rozród wegetatywny i płciowy

- Nasiona mają minimalne szanse wygrać konkurencję o miejsce z rametami;
- Nasiona muszą znaleźć puste miejsce by wykiełkować.

Alokacja pomiędzy rozmnażanie wegetatywne i płciowe, przypadek metapopulacji w stanie równowagi



Alokacja w rozród wegetatywny i płciowy, efekt lokalnego zagęszczenia ramet



\tilde{N} = krytyczne zagęszczenie ramet

\tilde{N} zależy od: $\frac{\text{koszt nasienia}}{\text{koszt ramety}}$, prawdopodobieństwa rekrutacji ramety



Dziękuję!

Dąb Robin Hooda

Masa oceniana na 23 ton, obwód 10m, wiek 800-1000 lat