

# Dinamički modeli filotaksije

---

**Madžar, Ivor**

**Master's thesis / Diplomski rad**

**2016**

*Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj:* **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

*Permanent link / Trajna poveznica:* <https://urn.nsk.hr/um:nbn:hr:217:347808>

*Rights / Prava:* [In copyright/Zaštićeno autorskim pravom.](#)

*Download date / Datum preuzimanja:* **2024-05-20**



*Repository / Repozitorij:*

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



SVEUČILIŠTE U ZAGREBU  
PRIRODOSLOVNO-MATEMATIČKI FAKULTET  
FIZIČKI ODSJEK

Ivor Madžar

Dinamički modeli filotaksije

Diplomski rad

Zagreb, 2016.

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU  
PRIRODOSLOVNO-MATEMATIČKI FAKULTET  
FIZIČKI ODSJEK

SMJER: PROFESOR FIZIKE I INFORMATIKE

**Ivor Madžar**

Diplomski rad

**Dinamički modeli filotaksije**

Voditelj diplomskog rada: doc.dr.sc. Matko Glunčić

Ocjena diplomskog rada: \_\_\_\_\_

Povjerenstvo:      1. \_\_\_\_\_  
                        2. \_\_\_\_\_  
                        3. \_\_\_\_\_  
                        4. \_\_\_\_\_

Datum polaganja: \_\_\_\_\_

Zagreb, 2016.

*Želim se zahvaliti svom mentoru doc.dr.sc. Matku Glunčiću  
na velikoj potpori, savjetima, strpljenju i pomoći oko izrade ovog rada.*

## **Sažetak**

Filotaksični uzorci javljaju se kod vaskularnih biljaka kada biljka na rastućem vrhu stvara niz sličnih botaničkih elemenata, kao što su listovi, sjemenke, latice ili luske. Najčešći ovakav uzorak je onaj u kojem su elementi organizirani u dvije obitelji spirala koje se rotiraju u suprotnim smjerovima. Broj spirala u svakoj od ovih ovitelji su uzastopni brojevi Fibonaccijeva niza u kojem je svaki član suma prethodna dva. U ovom istraživanju razviti će teorijski dinamički model koji uključuje vremensku evoluciju filotaksičnog uzorka. Pomoću modela pokušati će odgovoriti na sljedeća fundamentalna pitanja: Zašto je između svih mogućih regularnih spiralnih uzoraka, Fibonaccijeva spirala favorizirana? Koji su ostali uzorci teorijski mogući, te koji su mehanizmi tranzicije između različitih uzoraka?

# Dynamical models of phyllotaxis

## Abstract

Phyllotactic patters are generated whenever a vascular plant on its apex produces similar botanical elements like leaves, seeds, florets or shells. The most common pattern is the one in which the elements are organized in two spiral families which rotate in opposite directions. Number of spirals in each of those two families are successive numbers of Fibonacci series in which each number is the sum of the two previous ones. In this research I will develop a theoretical dynamical model which includes time evolution of a phyllotactic pattern. With this model I will try to answer these fundamental questions: Why is, among the all possible general spiral patterns, the one by Fibonacci most favored? Which patterns are also theoreticly possible, and what kind of mechanisms of transition are possible among the different patterns?

## Sadržaj

1.	Uvod .....	1
2.	Pristupi razvoju filotaksičnih uzoraka.....	6
2.1.	Geometrijski pristup.....	6
2.2.	Dinamika rasta.....	10
2.3.	Fiziologija apikalnog meristema.....	12
3.	Iterativni model.....	13
3.1.	Planarni model .....	13
3.2.	Postav eksperimenta.....	16
3.3.	Numeričke simulacije .....	17
3.4.	Pojašnjenje bifurkacija u nastajanju primordija.....	20
4.	Numerička simulacija modela .....	21
5.	Rezultati numeričke simulacije .....	24
5.1.	Poboljšanje modela.....	27
6.	Zaključak.....	28
7.	Dodaci.....	30
A.	Priprema za sat interaktivne nastave.....	30
B.	Programski kod.....	38
8.	Literatura.....	41

## 1. Uvod

Od stotina tisuća vrsta biljaka koje pokazuju veliku raznovrsnost u oblicima, postoji zapravo samo nekoliko načina po kojima su dijelovi biljaka poput listova, latica, sjemenki i lusaka posloženi duž stabljike. Znanost koja proučava takve uzorke biljaka zove se *filotaksija*. Filotaksične uzorke klasificiramo u četiri kategorije: pršljenasti, nasuprotni ili dekusirani, spiralni ili zavojiti te dvoredni ili distihni.

Kod dvorednih i spiralnih uzoraka, listovi se pojavljuju jedan po jedan duž stabljike te su posebni po tome što su povezani s Fibonaccijevim nizom i zlatnim rezom. Kut između dva uzastopna lista ili latice naziva se *kut divergencije* te je konstantan. Fibonaccijev niz predstavljaju brojevi: 0, 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89, itd. nazvani prema talijanskom matematičaru Leonardu od Pise poznatijem kao Fibonacci. Otkrio ju je, ne proučavajući bilje, već idealan model razmnožavanja zečeva kroz jednu godinu. Model je zapravo otkriven još davno prije, u antičko doba, i o tome svjedoče brojni dokazi, ali se u svijetu uvriježio pojam Fibonaccijev niz ili Fibonaccijevi brojevi [1].

Prema definiciji, prva dva broja u Fibonaccijevom nizu su ili 1 i 1, ili 0 i 1, ovisno o izabranoj startnoj točci niza. Svaki sljedeći broj u nizu dobiven je zbrojem prethodna dva. U matematičkim terminima, niz  $F_n$  Fibonaccijevih brojeva definiran je rekurzivnom relacijom  $F_n = F_{n-1} + F_{n-2}$  [2].

Zanimljiva karakteristika Fibonaccijeva niza je da funkcioniра i za negativne brojeve. Niz ispod nule ima isti slijed brojeva kao i iznad nule, ali razlika je što prate +-+-- uzorak. Formulu za traženje Fibonaccijevog broja možemo napisati ovako:  $F_{-n} = (-1)^{n+1}F_n$  [3]. Niz bi dakle u drugom smjeru izgledao ovako: 0, 1, -1, 2, -3, 5, -8, 13, -21, 34, -55...

Fibonaccijev niz se često povezuje s brojem zlatnog reza  $\tau$ . Uzmemo li jedan dio Fibonaccijevog niza, recimo (2, 3, 5, 8) te podijelimo li svaki sljedeći broj s njemu prethodnim, dobiveni broj težit će broju  $1,618$  ( $3/2=1,5$ ;  $5/3=1,67$ ;  $8/5=1,6$ ; ...;  $39088169/24157817=1,618034$ ). Broj  $1,618$  jest broj  $\tau$ . Drugi način na koji se on računa jest formula  $\tau = \frac{1+\sqrt{5}}{2} \approx 1.6180339887 \dots$  Preko vrijednosti zlatnog reza možemo izračunati i Fibonaccijev broj  $F_n$  koji je jednak  $F_n = \frac{\tau^n - \psi^n}{\sqrt{5}}$  gdje je  $\psi = \frac{1-\sqrt{5}}{2} = 1 - \tau =$

$-\frac{1}{\tau} \approx -0.6180339887 \dots$  Formula za Fibonaccijev broj razvija se u:  $F_n = \frac{\tau^n - (1-\tau)^n}{\sqrt{5}}$ .

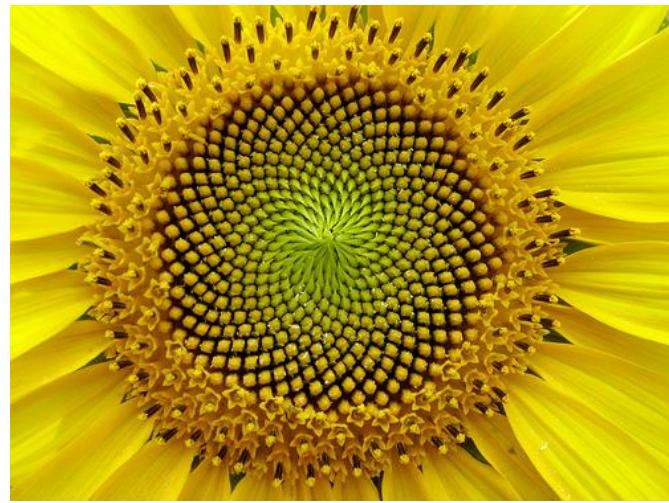
Rješenje mora uvijek biti cijeli broj, jednak zbroju dva prethodna iz niza. Odnosi mjera kod biljaka, životinja i ljudi, sa zaplanjujućom preciznošću se približavaju broju  $\tau$ :

1. U pčelinjoj zajednici, košnici, uvijek je manji broj mužjaka pčela nego ženki pčela. Kada bi podijelili broj ženki s brojem mužjaka pčela, uvijek bi dobili broj  $\tau$ .
2. Nautilus (glavonožac), u svojoj konstrukciji ima spirale. Kada bi izračunali odnos svakog spiralnog promjera prema sljedećem dobili bi broj  $\tau$ .
3. Izmjerimo li dužinu čovjeka od vrha glave do poda, zatim to podijelimo s dužinom od pupka do poda, dobiti ćemo broj  $\tau$  [4].

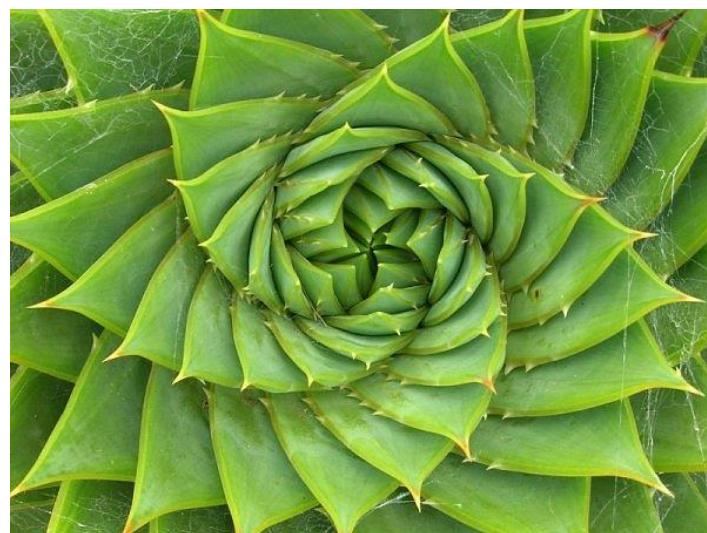
Dvoredna filotaksija se može gledati kao posebna vrsta spiralne filotaksije gdje je kut divergencije jednak  $180^\circ$ . S druge strane, kod pršljenastih uzoraka, konstantni broj listova se simultano pojavljuje na istoj visini stabljike i na taj način formira uzastopne pršljene [5].

Nasuprotni ili dekusirani filotaksični uzorak dobivamo kada su uzastopni slojevi pršljenastih elemenata (najčešće listovi) rotirani jedan od drugog za  $90^\circ$  [6].

U ovom radu pokušati ću opisati primarno spiralnu vrstu filotaksije, inspiriran raznim primjerima pojave takvog uzorka u prirodi, ponajviše u samom cvijetu suncokreta (Slika 1.1) gdje možemo vidjeti organizaciju sjemenki u skladu s Fibonaccijevom serijom. Osvrnuti ću se i na druge moguće uzorke koje nalazimo u prirodi te na mehanizme razvoja dijelova biljaka koji oblikuju jedan od navedenih uzoraka. Osim u cvijetu suncokreta, filotaksične uzorke možemo opaziti u većini biljaka koje postoje, od manjih cvijetova do velikih stabala. Isto tako, takvi uzorci primjećeni su i u drugim pojавama, objektima te kod životinja. Tako recimo spiralne uzorke možemo vidjeti i kod raznih školjaka (Slika 1.2), puževih kućica, u samom obliku galaksije Mliječne staze, kao i u molekuli DNA.



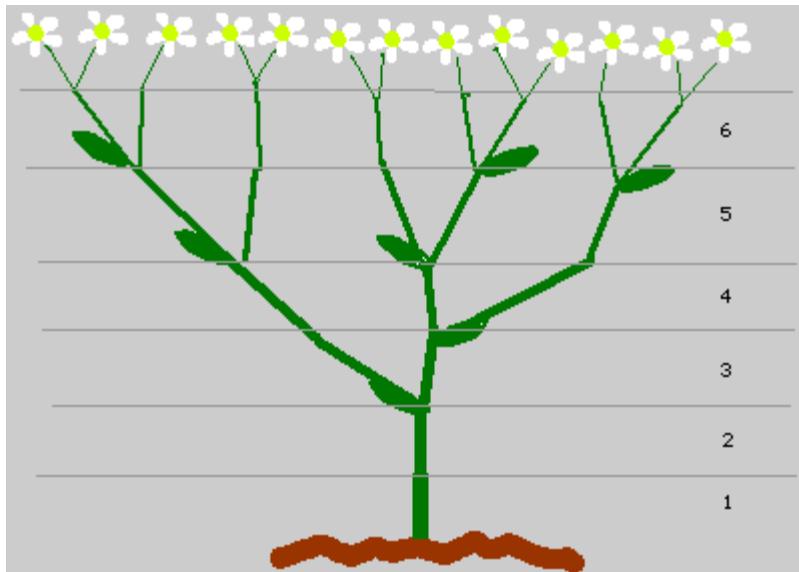
Slika 1.1: Spiralni filotaksični uzorak kod suncokreta [7]



Slika 1.2: (a) Fibonaccijeva spirala kod školjaka [8](b) Filotaksični uzorak kod biljaka [9]

Jedan od primjera geometrije u šumi predstavlja čitavo stablo. Promatranjem stabala ljudi su uočili da se ono grana prema sasvim određenom rasporedu. Kako bi to dokazali, točku na kojoj stablo počinje svoj rast iz tla označili su nulom. Sljedeće dvije vrijednosti označene su dvjema jedinicama, a označavaju dužinu od tla do prvog račvanja grana. Put, odnosno dužina od prvog račvanja na lijevu i desnu granu pa do sljedećeg račvanja označena je brojem 2. Ta dužina predstavlja polovinu dužine označene dvjema jedinicama. Svako sljedeće račvanje predstavlja takvu polovinu dužine. Kod drugog račvanja imamo prisutne tri grane gdje je jedna nastavila s rastom, a kod druge je došlo do račvanja na dvije. Kod trećeg račvanja prisutno je pet grana, kod četvrtog osam, petog 13, šestog 21, itd. Kao primjer takvog račvanja u prirodi često se navodi zeljasta biljka Achillea ptarmica, rođakinja stolisnika na kojoj je uočen upravo ovaj niz brojeva. U njezinom se slučaju račvanje zaustavlja na broju trinaest. To znači da se stabljike pri vrhu račvaju na 13 malenih stabljika od kojih svaka nosi cvjetnu glavicu pa ova vrsta ima 13 cvjetnih glavica (Slika 1.3).

Lišće na granama najčešće raste spiralno, u smjeru kazaljke na satu i to na način da gornji listovi ne prekrivaju donje listove (filotaksija). Takav raspored svakom listu omogućava optimalan pristup suncu i kiši, a on je najčešće određen nekim od Fibonaccijevih brojeva. Tako se kod jabuke npr. preklapa svaki peti list nakon drugog punog okretaja ( $2/5$ ) ako brojimo listove u smjeru kazaljke na satu. Brojimo li u smjeru suprotnom od kazaljke na satu imat ćemo preklapanje svakog petog lista nakon tri puna okretaja ( $3/5$ ) [10].



*Slika 1.3: Fibonaccijev niz kod biljke Achillea ptarmica [11]*

Filotaksični uzorci su stvoreni na mikroskopskoj skali u procesu koji nazivamo *meristematski razvoj*. Botanički elementi ili organi biljaka koji stvaraju takve uzorce formiraju se na malim vrhovima izbojaka na biljkama. Najprije se pojavljuju na cirkularnim rubovima vrha (*apikalni meristem*) kao nakupine stanica koje nazivamo *primordijama*. Filotaksični uzorci nisu fiksna karakteristika vrsta biljaka već se primjeri pršljenaste, dvoredne, nasuprotne i spiralne filotaksije mogu naći u gotovo svakoj obitelji biljaka. Također je čest slučaj za listove na biljci da prikazuju dvoredni uzorak u ranim fazama rasta te da se transformiraju u spiralni uzorak netom prije nego biljka procvjeta. Isto tako u nekim biljaka svjedočimo i obrnutom procesu [5].

Kod nekih biljaka, u organizaciji listova možemo naći i uzorce na temelju Lucasovih brojeva. Lucasovi brojevi ili Lucasova serija je niz cijelih brojeva usko vezanih za Fibonaccijev niz u smislu da se svaki Lucasov broj definira kao suma prethodna dva kao i kod Fibonaccijevih. Prva dva Lucasova broja su  $L_0 = 2$  i  $L_1 = 1$ , za razliku od Fibonaccija gdje su prva dva broja  $F_0 = 0$  i  $F_1 = 1$ . Niz Lucasovih brojeva je: 2, 1, 3, 4, 7, 11, 18, 29, 47, 76, 123, ... Kao i kod Fibonaccijevog niza, omjer dva uzastopna Lucasova broja konvergira u zlatni omjer [12].

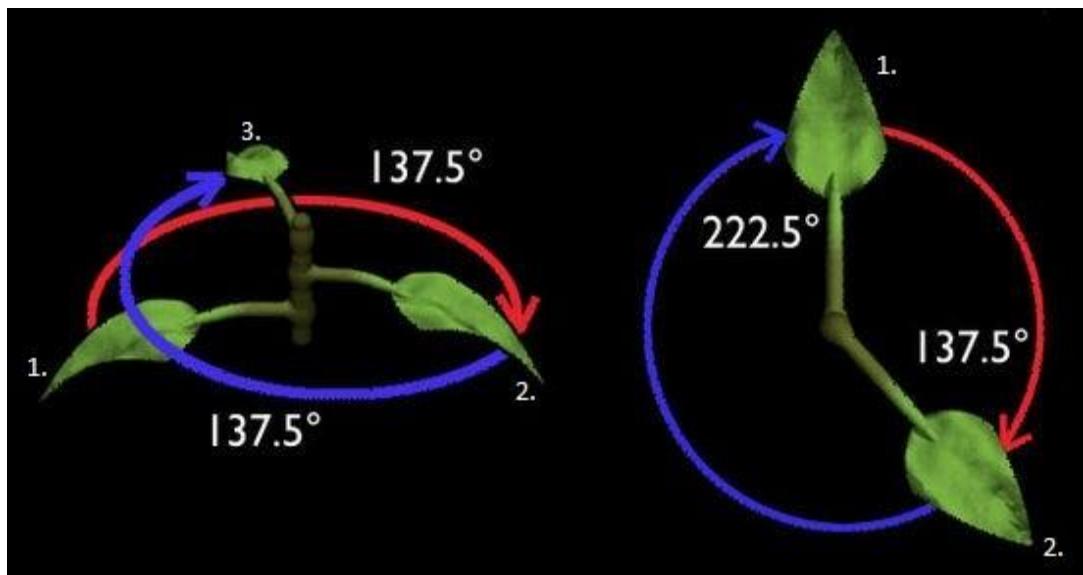
## 2. Pristupi razvoju filotaksičnih uzoraka

### 2.1. Geometrijski pristup

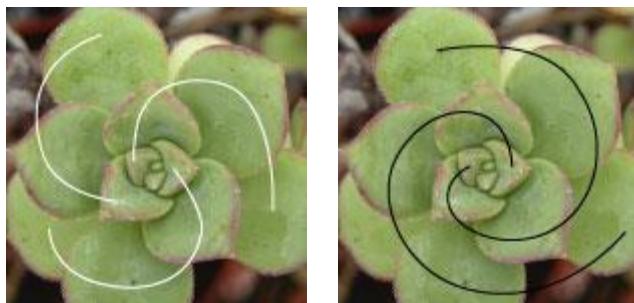
1754. godine Charles Bonnet je bio prvi koji je klasificirao organizaciju listova na biljkama kao organizaciju spiralnog reda. Objasnjenje koje je predložio za tu pojavu bilo je da se tako listovi minimalno preklapaju što omogućuje zraku da slobodno cirkulira oko njih. Prvi je opazio filotaksični uzorak od 5 listova s kutom divergencije od  $2/5$ . Nakon Bonneta, istraživanje filotaksičnih uzoraka i pojavljivanje geometrijskih modela filotaksije krenulo je kod Schimpera (1830), Brauna (1831, 1835), Bravaisa i Bravaisa (1837, 1839), Airyja (1873) te van Itersona (1907).

Prva istraživanja rezultirala su promatranjem kako su posloženi elementi (listovi, latice) na zrelijim biljkama, a nešto kasnije dana su dva različita opisa reda spirala: Ako su elementi biljke povezani prema njihovom poretku pojavljivanja – resultantna krivulja formira spiralu koja se naziva *generativna spirala*. Projektirano u ravnini okomitoj na stabljiku, kut divergencije  $\varphi$  između baze 2 uzastopna elementa je konstantan i općenito ima vrijednost blizu  $\Phi = 2\pi(2 - \tau) = 137.5^\circ$  (Slika 2.1), gdje je  $\tau$  zlatni rez jednak  $\tau = \frac{1+\sqrt{5}}{2} = 1.618$ . U drugom opisu, dva seta spirala koje se sijeku nazivaju se *parastihije* (Slika 2.2, Slika 2.3), a definirane su povezujući svaki element s onim najbližim sebi, odnosno susjednim. Brojevi  $i$  i  $j$  ovih spirala oko stabljike su uglavnom 2 uzastopna broja Fibonaccijeve serije: 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, ..., u kojoj je svaki broj zapravo suma dva prethodna broja.

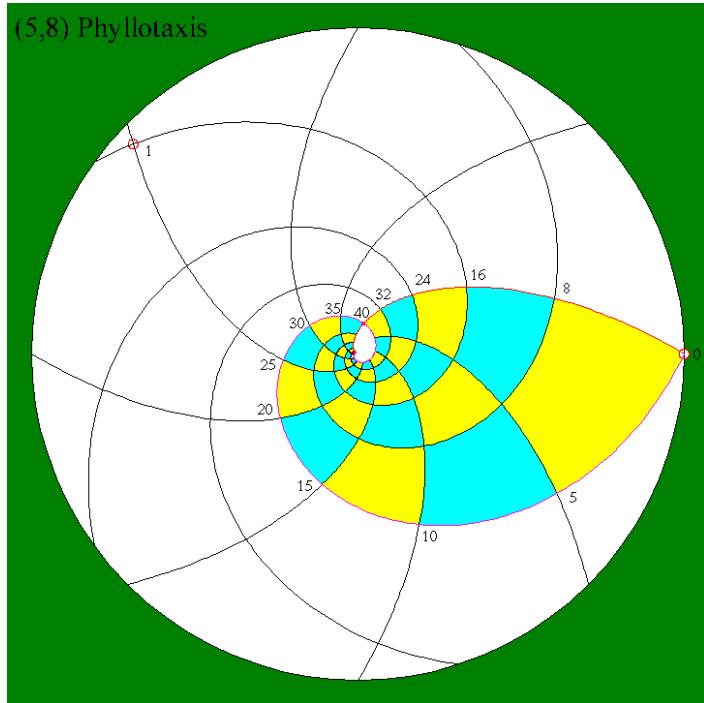
Braća Bravais [13] su 1837. pokazala da ukoliko se pretpostavi da je kut divergencije  $\varphi$  jednak idealnom kutu  $\Phi$ , parastihije su tada nužno 2 uzastopna Fibonaccijeva broja te da njihove vrijednosti ovise samo o longitudinalnoj elongaciji stabljike [14].



Slika 2.1: Zlatni kut – kut divergencije  $137.5^\circ$  između dva uzastopno nastala elementa (lista) [15]



Slika 2.2: Parastihije na biljci [16]

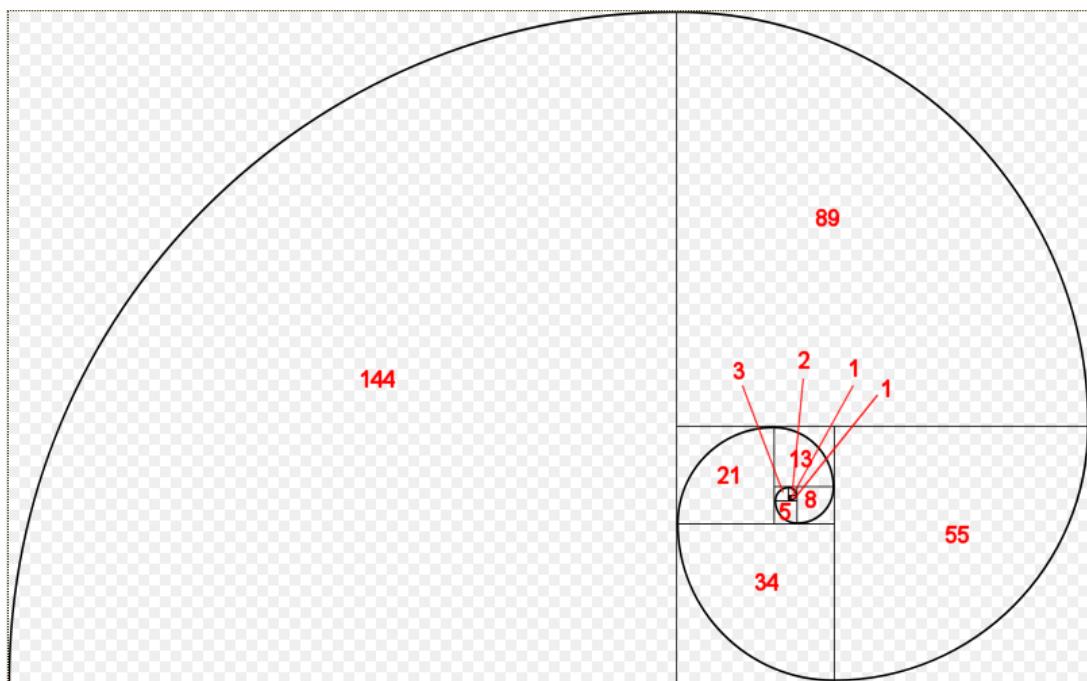


*Slika 2.3: Parastihije kod (5,8) filotaksiye [17]*

Kako se broj vidljivih parastihija povećava, kut divergencije između uzastopnim primordijama konvergira u  $137.5^\circ$ . Matematička analiza je pokazala da uzorci višeg reda, kao oni nadjeni u glavi suncokreta, zahtijevaju vrlo precizno radijalno pozicioniranje čak do decimalne stupnje. Kako biljka to postigne [18]?

Iz ovih geometrijskih promatranja razvile su se teorije koje su pokušale objasniti mehanizam koji vodi ka organizaciji lišća na biljkama. 1878. Schwenender [19] je predložio postojanje kontaktnog pritiska, vjerujući da bi se primordije listova, u međusobnom kontaktu zbog djelovanja mehaničkih sila, formirale same u Fibonaccijeve spirale. Nakon njega, Adler je dao preciznije objašnjenje predstavivši filotaksiju na površini cilindra. Listove je prikazao kao točke organizirane po heliksu u jednakim intervalima tako da je kut divergencije konstantan u svakoj točki u vremenu. Kontaktni tlak je izražen kao ona sila koja maksimizira geodetsku udaljenost između dvije susjedne točke. Kako nagib spirale pada zbog rasta biljke, kut divergencije se mijenja, konvergirajući u vremenu u zlatni kut ako su ispunjeni određeni početni uvjeti. Roberts je zatim matematički modificirao Adlerov model predlažući da kontaktni tlak na kemijskoj razini

rezultira od kompeticije između primordija tako da one rastu u područjima visoke nutritivne gustoće [20].



Slika 2.4: Prikaz Fibonaccijevih brojeva u spirali [21]

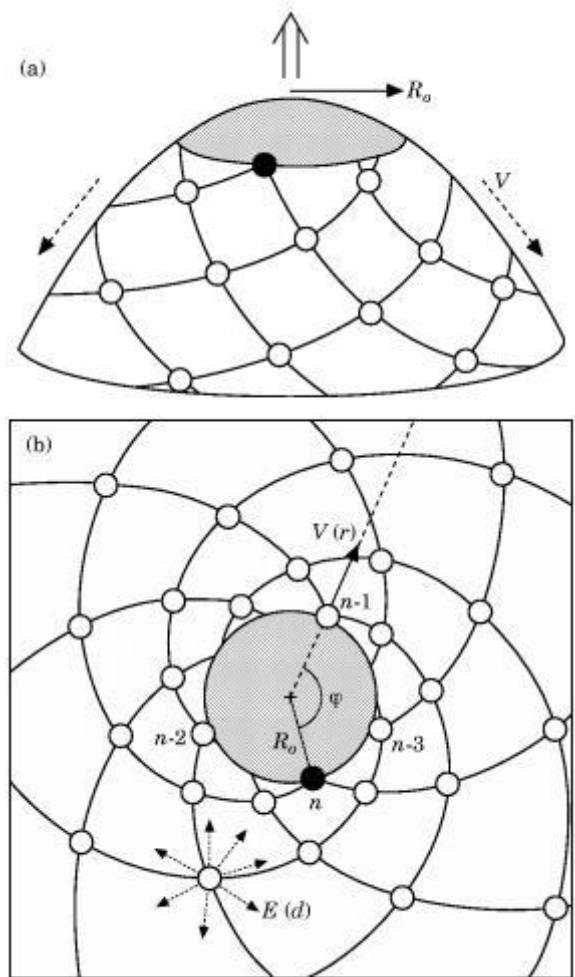
## 2.2. Dinamika rasta

Drukčiji pristup je započeo kada se promatralo apikalno područje pomoću mikroskopskih tehnika. Na tom području se formiraju primordije. Hofmeister [22] je 1868. prvi sistematski promatrao apikalno područje te objasnio dinamičke principe koji su vodili do formiranja promatranih uzoraka. Glatko područje nediferenciranog tkiva smješteno je na ekstremitetu izbojka. Oko njega specifična mitotska aktivnost stvara mala izbočenja – primordije, koje formiraju izražene parastihije – spiralne linije filotaksičnih uzoraka, te koje će se razviti u određene botaničke elemente poput latica, luski, sjemenki i sl.

U referentnom sustavu vrha izbojka, zato što izbojak raste s brzinom  $U$ , nastale primordije se udaljuju od vrha s brzinom  $V$  kako bi ostavile prostora za formiranje novih elemenata (Slika 2.5). Hofmeister (1868) je predložio da je nastajanje primordija periodično u vremenu te da svaki novi nastaje najdalje što može od prethodnih. Odnosno, da položaj novoga direktno ovisi o položaju prethodnih primordija. Snow i Snow su pokušali primjeniti Hofmeisterova dinamička pravila na nastajanje elemenata zadane konačne veličine te su njihovi eksperimenti pokazali da postoji povezanost između pršljenastih i spiralnih filotaksičnih modela. 1962. godine su predložili uklanjanje periodičnosti u procesu. Zaključili su da novi primordij jednostavno nastaje gdje i kada se stvorи dovoljno prostora za njegovu formaciju [14].

Kako bi potvrdili svoju teoriju, Snow i Snow [23] su interferirali u meristem izbojka biljke *Lupinus albus* tako da su kirurški izolirali primordiju od ostatka meristema što je uzrokovalo promjenu u kutu divergencije između sljedeća dva primordija. To je pokazalo da prethodno nastale primordije imaju utjecaj na lokaciju sljedeće primordije [18].

Williams i Brittain [24] su 1984. godine proveli simulaciju hipoteze od Snow i Snowa na kojoj su primordije bile prikazane na disku s krugovima različitih radiusa, početno postavljeni u najveći slobodni prostor. Prepostavivši vrijednosti za plastohroni omjer (omjer udaljenosti od centra do centra uspješno formirane primordije), kompjuterska simulacija je predvidjela kutove divergencije koji proizvode one filotaksične sustave kakvi se najčešće nađu u prirodi [20].



Slika 2.5: Definicija parametara apikalnog rasta. (a) shema botaničke situacije: rast izbojka odvija se brzinom  $U$ , a rezultantna brzina kojom se giba primordija od vrha jednaka je  $V$ . Najnovija primordija označena je s crnom bojom, a formira se na periferiji vrha biljke radijusa  $R_0$  (b) plosnati model vrha biljke [14]

### **2.3. *Fiziologija apikalnog meristema***

Gledajući s fiziološkog stajališta, postoji nekoliko uzroka koji određuju zašto i kako će se novonastali primordij smjestiti što dalje od prethodno nastalih. Za takvu interakciju između primordija zaslužni su: kontaktni pritisak, difuzija inhibitora, reakcijsko-difuzijski proces te izvijanje zbog diferencijalnog rasta apikalne površine. Svi ti tipovi interakcije stvaraju odbijanje ili inhibiciju između primordija te su kompatibilni s dinamičkim načelima definiranim od strane Hofmeistera 1868. godine [25] te Snow i Snowa [26] 1952. U konačnici možemo vidjeti povezanost između svih pristupa u promatranju filotaksičnih uzoraka: geometrija uzorka nastaje iz dinamike formiranja, a ta dinamika je kreirana interakcijama stvorenim fiziološkim procesima [14].

Još jedan zanimljiv pristup filotaksičnim uzorcima daje Roger V. Jean [27] - [28] koji gleda na filotaksiju preko evolucijskog stajališta i opisuje ovaj fenomen u terminima hijerarhije. Jean analizira dopuštene hijerarhije definirajući parametre kao što su kompleksnost, stabilnost i ritam. [20]

Glavna hipoteza u Jean-ovom modelu [27] 1980. u hijerarhijskoj prezentaciji je da princip optimalnog dizajna sam bira uzorak koji će minimizirati entropiju [29].

### 3. Iterativni model

Hipoteze dinamičkog pristupa definiraju principe iterativnog sustava u kojem ponavljanjem primjene istog pravila daje povećanje u uzastopnim stanjima. Cilj je ovdje vidjeti mogu li ti principi sami od sebe stvoriti spiralne organizacije koje promatramo u biljkama. Kako bi to provjerili, Douady i Couder [30] [31] su pokušali naći ne-biološki sustav koji će producirati dinamičke karakteristike Hofmeisterovih hipoteza. Hipoteze koje su postavljene su sljedeće:

- vrh stablja je aksisimetričan
- primordije se formiraju na periferiji vrha te se zbog rasta izbojka odmiču od centra s radijalnom brzinom  $V(r)$
- nove primordije se formiraju u jednakim vremenskim intervalima  $T$  koje nazivamo plastohronima
- svaka nova primordija se formira u najvećem slobodnom prostoru ostalom od prethodnih primordija
- izvan područja radijusa  $R$  nema daljnje reorganizacije koja bi dovela do promjena kutnih pozicija primordija [14]

#### 3.1. Planarni model

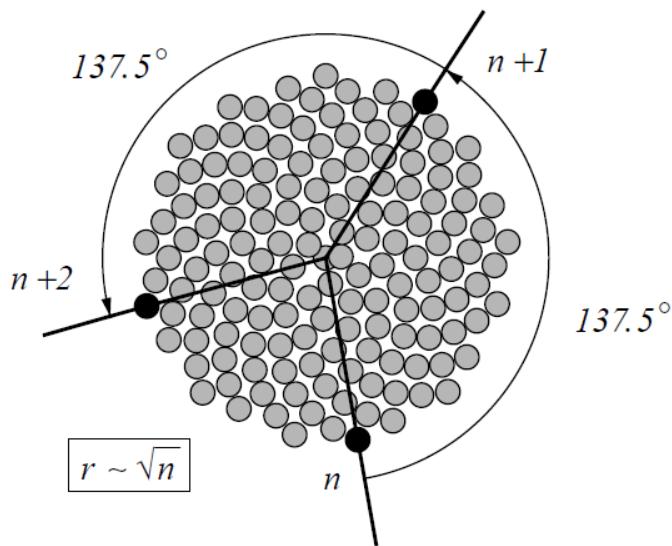
Kako bi opisao uzorak latica ili sjemenki u suncokretovoј glavi, Vogel je 1979. predložio formulu [32]:

$$\phi = n * 137.5^\circ$$

$$r = c\sqrt{n}$$

Ovdje  $n$  predstavlja redni broj elementa, brojeći iz centra prema van.  $\phi$  predstavlja kut između referentnog smjera i pozicijskog vektora  $n$ -tog elementa u polarnom koordinatnom sustavu. Kut divergencije između pozicijskih vektora bilo koja dva uzastopna elementa je konstantan i iznosi  $137.5^\circ$ . Udaljenost između središta glave suncokreta i središta  $n$ -tog elementa označavamo slovom  $r$ , a ona će ovisiti o konstantnom parametru  $c$ . [32]

Distribucija elemenata opisana ovim formulama prikazana je na Slika 3.1. Odnos između udaljenosti  $r$  i rednog broja elementa  $n$  ima jednostavno geometrijsko objašnjenje. Ako prepostavimo da su svi elementi iste veličine te da su gusto posloženi, ukupni broj elemenata koji stane unutar kružnice radijusa  $r$  je proporcionalan površini kružnice. Redni broj  $n$  elementa koji je najdalje od središta na glavi suncokreta proporcionalan je sa  $r^2$ , odnosno  $r \sim \sqrt{n}$ .



Slika 3.1: Uzorak primordija na glavi suncokreta, prema Vogelovoj formuli [32]

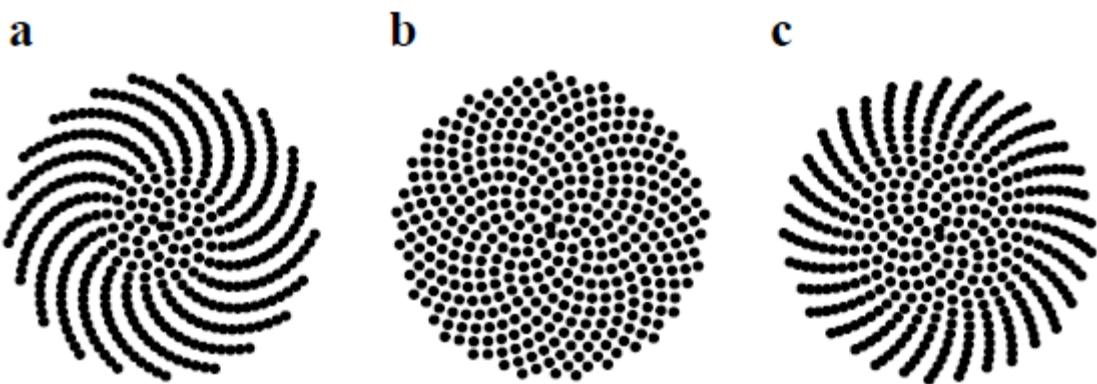
Kut divergencije je puno teže objasniti. Vogel [33] ga izvlači na temelju dvije prepostavke:

- svaki novi element je stvoren pod fiksnim kutom  $\Phi$  u odnosu na prethodni element
- pozicijski vektor svakog novog elementa smješta se u najveći slobodni prostor između pozicijskih vektora prethodnih elemenata [20].

S druge strane, Ridley, iako se ne protivi tim temeljnim pretpostavkama, indicira da su one nedovoljne kako bi se objasnilo podrijetlo Fibonaccijeva kuta, te upućuje na nekoliko proizvoljnih koraka iz Vogelove derivacije. Opisuje glavnu slabu točku ovako [32]:

*„Dok je razumno pretpostaviti da bi biljka mogla posjedovati genetičku informaciju koja bi određivala divergencijski kut do neke mjere, u potpunosti je nemoguće da samo to popravi kut divergencije do nevjerljivne preciznosti koja se javlja u prirodi, s obzirom da je prirodna raznolikost u biološkom fenomenu normalno poprilično široka. (...)“*

Kritična uloga divergencijskog kuta vidljiva je na Slika 3.2.

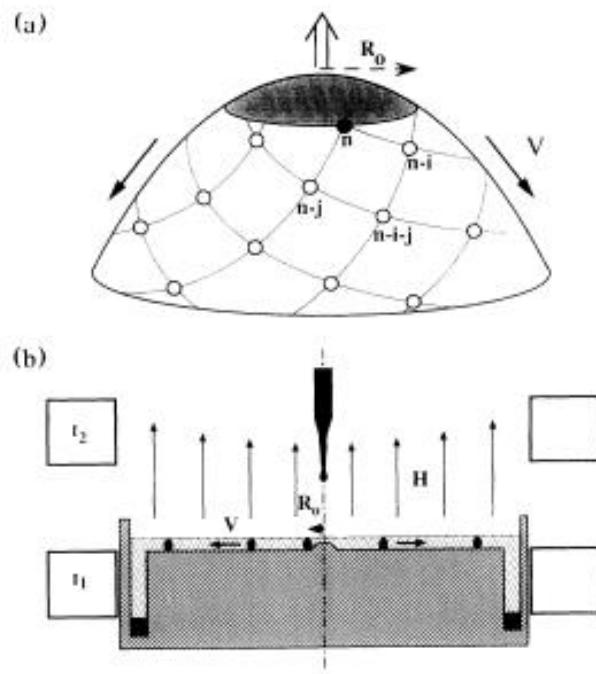


*Slika 3.2: Filotaksični uzorak s divergencijskim kutom: (a) 137.3, (b) 137.5, (c) 137.6 [32]*

Promatramo iterativni proces koji želimo istražiti kao dinamički sustav. Da bi implementirali laboratorijski eksperiment i numeričku simulaciju, Douady i Couder [34] su zadržali sljedeće karakteristike iz botanike: identični elementi su generirani s periodom  $T$  na danom radijusu  $R_0$  od centra na ravnoj površini. Radikalno se udaljavaju s brzinom  $V_0$  te između elemenata postoji odbojna interakcija (tako da će se svaki novi element pojaviti što je dalje moguće od prethodnih, tj. u najvećem dostupnom prostoru.) Rezultat se može interpretirati koristeći samo jedan adimenzionalni parametar  $G = \frac{V_0 T}{R_0}$ .

### 3.2. Postav eksperimenta

Eksperiment koji su Douady i Couder [34] postavili sastojao se od posude punjene silikonskim uljem koja je postavljena u vertikalno magnetsko polje  $H(r)$  proizvedeno od dvije zavojnice blizu Helholtzovog položaja. Kapi ferofluida jednakih volumena ( $r \approx 10\text{mm}^3$ ) padaju s periodom  $T$  u sredinu posude. Kapi su polarizirane od polja i formiraju male magnetske dipole koji se međusobno odbijaju sa silom proporcionalnom s  $d^{-4}$  (gdje je  $d$  njihova udaljenost). Dipoli se prenose radijalnim gradijentom magnetskog polja (od  $2.4 \times 10^4 \text{A/m}$  u centru do  $2.48 \times 10^4 \text{A/m}$  na rubu posude), njihova brzina  $V(r)$  je limitirana s viskoznim trenjem ulja. (Slika 3.3)

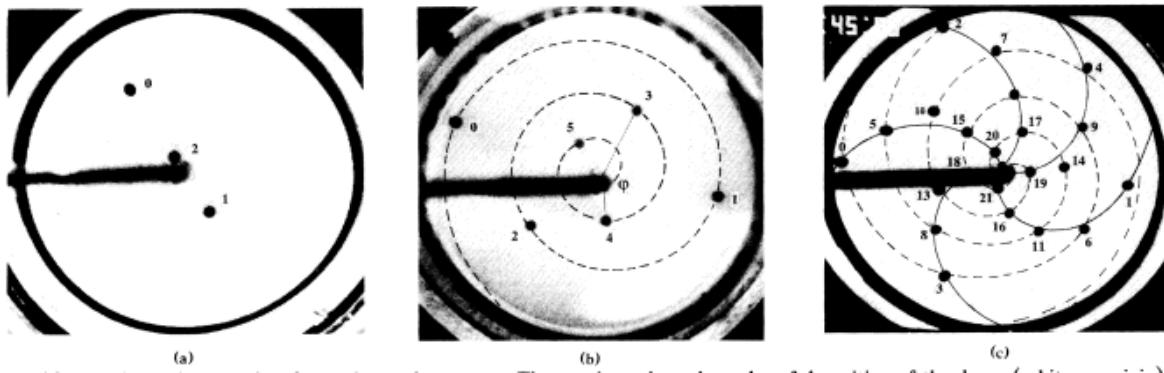


Slika 3.3: (a) Skica rasta u biljkama; (b) Skica eksperimentalne aparature [34]

Na sredini posude možemo vidjeti malu izbočinu kojom su Douady i Couder [34] imitirali vrh biljke te omogućili da kapi odmah izaberu stranu na koju će se kretati. Veličinu  $G$  možemo namještati tako da mijenjamo period  $T$  ili gradijent  $H$  koji kontrolira brzinu  $V_0$ .

Eksperiment je pokazao da konačni uzorak ovisi o veličini  $G$ . Na Slika 3.4 možemo vidjeti kako izgledaju uzorci za različite vrijednosti  $G$ : kada je  $G=1$  svaka nova kap se odbija od prethodne na način da uvijek idu u suprotnim smjerovima, odnosno kut između

vektora svake nove kapi i njene prethodnice je jednak  $\varphi=180^\circ$  - što predstavlja u filotaksiji dvoredni ili distihni uzorak (Slika 3.4 (a)); kada  $G$  padne ispod vrijednosti  $G=1$  već možemo vidjeti da je svaka nova kap odbijena od prethodne dvije i ne ostaje na njihovom pravcu (Slika 3.4 (b)); za niže vrijednosti veličine  $G$  nova kap postaje osjetljiva na interakciju tri ili više prethodnih kapi te je kut divergencije bliži idealnom kutu  $\Phi=137.5^\circ$  (Slika 3.4 (c)) [34].



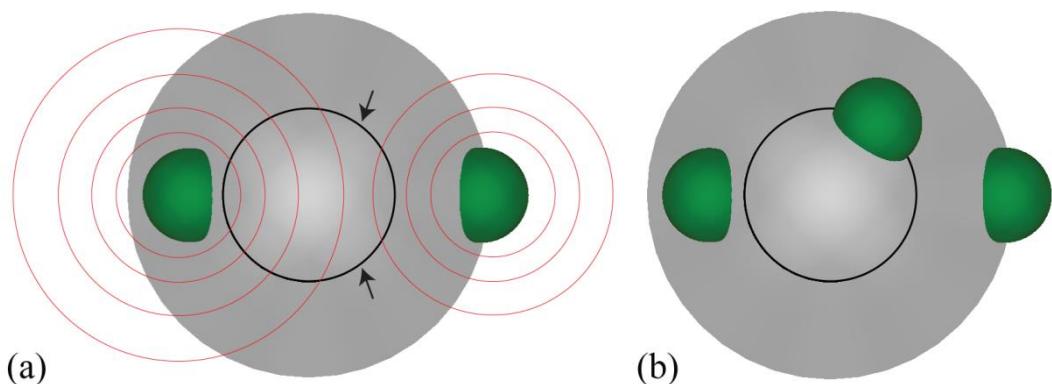
Slika 3.4: Eksperimentalni rezultati uzoraka gdje brojke pokazuju redni broj kapi. (a)  $G \approx 1, \varphi = 180^\circ$ , (b)  $G \approx 0.7, \varphi = 150^\circ$  s ( $i=1, j=2$ ), (c)  $G \approx 0.15, \varphi \approx 139^\circ$  s ( $i=3, j=5$ ) [34]

### 3.3. Numeričke simulacije

Numeričke simulacije su bazirane na sličnim hipotezama. U ravnini, područje pojavljivanja elemenata je kružnica  $C$  radijusa  $R_0$ . Elementi su čestice koje proizvode odbojnu energiju  $E(d)$ , gdje je  $d$  udaljenost od središta kružnice do čestice. Douady i Couder promatrali su različite odnose poput  $\frac{1}{d}, \frac{1}{d^3}$  (slučaj sa ferofluidnim kapima) te  $e^{-\frac{d}{l}}$ , a rezultati su kvalitativno bili jednaki. Način na koji se tražilo mjesto gdje će se smjestiti novonastala čestica je podrazumijevao da u svakoj točci u kružnici  $C$  izračunamo vrijednost ukupne energije zbog djelovanja svih prethodno nastalih čestica te novonastalu smjestimo na onaj položaj gdje je energija najmanjeg iznosa.

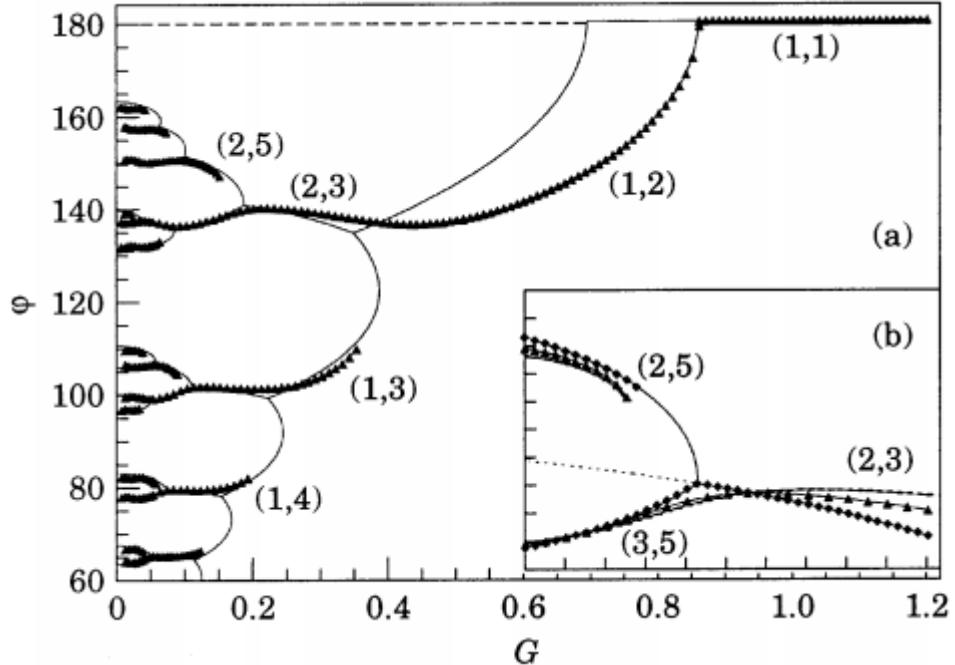
Simulacija filotaksije obavlja se u vremenskim koracima. Na svakom koraku, točke na apikalnoj površini, uključujući postojeće primordije, pomaknute su od vrha brzinom  $V$ . Inhibicija od prethodnih primordija se računa za sve točke na aktivnoj kružnici. Ako vrijednost polja u jednoj ili više od tih točaka padne ispod inhibicijske granice, novi

primordij se smješta u testnu točku s najmanjom inhibicijom. Ako postoje dvije ili više točaka s jednakom minimalnom inhibicijom, bira se jedna od njih slučajnim odabirom. Inhibicijske vrijednosti na aktivnoj kružnici tada se ponovo računaju uzimajući u obzir utjecaj novokreiranog primordija (Slika 3.5). Proces se ponavlja dok sve testne točke na aktivnoj kružnici nisu iznad inhibicijske granice. U sljedećim koracima, sve primordije se udaljavaju od aktivne kružnice zbog rasta vrha biljke. To gibanje, zajedno s mogućim smanjenjem inhibicijskih utjecaja primordija s njihovom starostu, smanjuje inhibicijsko polje na aktivnoj kružnici. S vremenom ova inhibicija padne dovoljno na nekoj lokaciji da dopusti formaciju nove primordije, i tako se proces ponavlja [18].



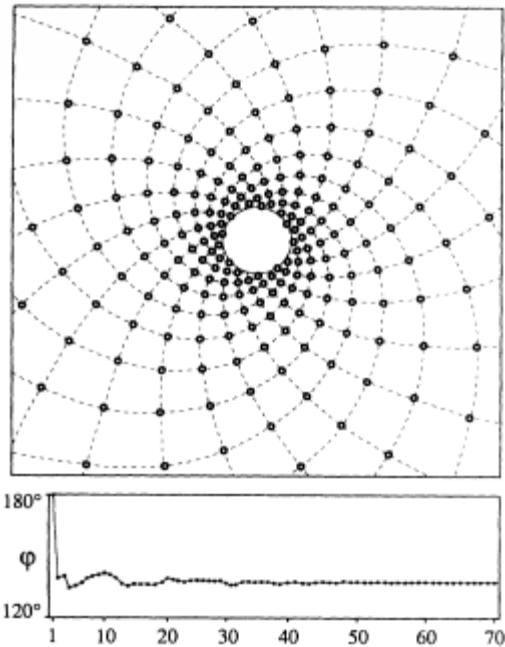
*Slika 3.5:Dijagram inhibicije. (a) Starija primordija ima manji inhibicijski efekt na aktivnu kružnicu od novije primordije. Strelice upućuju na točke minimalne inhibicije gdje se nova primordija može pojaviti. (b) Gornja točka minimalne inhibicije je izabrana slučajnim odabirom kao lokacija treće primordije [18]*

Sve čestice imaju isto radikalno gibanje s brzinom  $V(r)$ , a rezultati su kvalitativno neovisni o izabranom radikalnom gibanju. Kako bi ostali bliski botanici, birao se eksponencijalni rast  $V(r) = V_0 \frac{r}{R_0}$ . Za početak simulacije birao se fiksni  $G$ . Za veće vrijednosti  $G$ -a, što podrazumijeva da je  $G$  iznad 0.4, kutovi divergencije su jednaki kao na eksperimentu. No, za  $G < 0.4$  ili konvergira na različite stabilne režime s nekoliko mogućih vrijednosti divergencijskog kuta, ili se stabilizira na manje-više komplikiranim periodičnim režimima. Moguće vrijednosti kuta divergencije u odnosu na  $G$ , formiraju nekoliko krivulja. Iznad vrijednosti  $G=0.4$  prekidaju se sve krivulje osim glavne (Slika 3.6) [34].



Slika 3.6: Bifurkacijski dijagram kuta divergencije u ovisnosti o  $G$  [34]

Dobiveni uzorci predstavljaju spirale s danim setom parastihijskih brojeva  $(i,j)$  (Slika 3.7). Kada  $G$  pada uzorak se mijenja iz parastihijskih brojeva  $(i,j)$  u  $(j,i+j)$ . No vidimo da se pored svakog  $G_{i,j}$  pojavljuje nova krivulja s parastihijskim brojevima  $(i, i+j)$  s različitim kutom divergencije. Prateći danu krivulju  $\phi(G)$ , zbog tranzicijskog pravila  $(i,j) \rightarrow (j,i+j)$  pojavljuje se Fibonaccijeva serija. Svaka od krivulja  $\phi(G)$  odgovara različitom paru početnih uvjeta za seriju i konvergira za  $G=0$  prema određenom iracionalnom kutu. Glavna krivulja ide prema  $137.508^\circ$ , a ostale prema  $99.502^\circ$ ,  $77.955^\circ$ ,  $151.135^\circ$  itd. U terminima iterativnih dinamičkih sustava, ove tranzicije su bifurkacije.



Slika 3.7: Uzorak  $i=13, j=21$  dobiven nakon tranzicije s  $G=1$  na  $G=0.01$  koja je trajala  $6T$ . Ispod uzorka je prikazana konvergencija od  $\varphi$  od  $180^\circ$  do  $137.47^\circ$  [34]

### 3.4. Pojašnjenje bifurkacija u nastajanju primordija

Za parastihjske brojeve  $(i,j)$ , nova primordija  $n$  je odbijena od zadnjih nastalih  $j$  primordija i nalazi se točno između  $n-i$  i  $n-j$ . Ako se  $G$  smanji tada bi kut divergencije težio racionalnom:  $n$  bi se pojavio na istoj kutnoj poziciji kao i prethodna čestica koja je  $n-(i+j)$ . No, blizu  $G_{i,j}$ , odbojnost zbog  $n-(i+j)$  primordije više nije neznatna i  $n$  primordija se pomiče kako bi izbjegla neposrednu blizinu te primordije. Pošto je  $n-j$  starija od  $n-i$ , situacija nije simetrična i  $n$  je uvijek angularno između  $n-(i+j)$  i  $n-j$  (Slika 3.3 (a)). Ispod  $G_{i,j}$ ,  $n$  se pomiče između  $n-j$  i  $n-(i+j)$  birajući tranziciju s Fibonaccijevim pravilom. Kada se  $G$  smanjuje, sustav izbjegava sve uzastopne moguće periodične organizacije i kut divergencije  $\varphi$  konvergira prema najjednostavnijim iracionalnim brojevima. Slika 14 pokazuje uzorak dobiven nakon kratke tranzicije od  $6T$  u kojem je  $G$  pao s 1 na 0.01. U konačnom stabilnom režimu imamo  $i=13, j=21$  i  $\varphi=137.47^\circ$  [34].

#### **4. Numerička simulacija modela**

U cilju da razvijem program koji će pokušati imitirati nastajanje primordija na suncokretovom cvijetu, vodio sam se teoretskim principima razvijenim u prethodnim istraživanjima. Temeljne hipoteze potječu od Hofmeistera i uključuju:

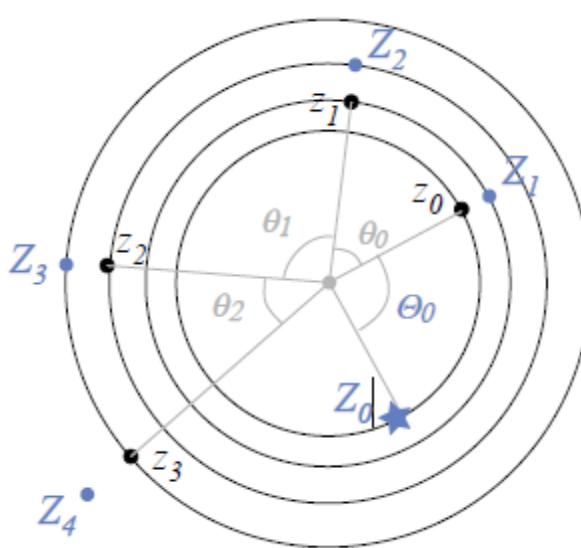
- vrh stabljike je aksisimetričan
- primordije se formiraju na periferiji vrha te se zbog rasta izbojka odmiču od centra s radijalnom brzinom  $V(r)$
- nove primordije se formiraju u jednakim vremenskim intervalima  $T$
- svaka nova primordija se formira u najvećem slobodnom prostoru ostalom od prethodnih primordija
- izvan područja radijusa  $R$  nema daljnje reorganizacije koja bi dovela do promjena kutnih pozicija primordija [13]

U modelu nisam upotrebljavao varijable brzine i vremenskog intervala. Inspiracija za nalaženje fizikalnih zakona u razvoju biljke došla je iz eksperimentalnog rada Snow i Snowa [23] u kojem su interferirali u meristem izbojka biljke *Lupinus albus* tako da su kirurški izolirali primordiju što je bio pokazatelj da nastale primordije međusobno utječu jedne na druge.

U sljedećem programu limitirao sam se na situaciju gdje je apikalni meristem ravan te primordije imaju cirkularnu simetriju. Činjenica da su iste filotaksične organizacije promatrane za različite poprečne profile vodi nas na zaključak da sama konkavnost biljke nije parametar od glavne važnosti [14].

Kako bi se novi element pojavio u najvećem dostupnom prostoru uzeo sam prepostavku da je podložan odbojnim silama stvorenim od prethodnih elemenata. Upravo to je najjednostavnija fizikalna implementacija ovog pravila, ali to ne znači da ovdje postoji nužno fizikalna sila između elemenata.

Za jednostavan prikaz po uzoru na Williams i Brittain [24] pretpostavio sam skup kružnica različitih radijusa gdje je svaka primordija na svojoj kružnici. Pri svakoj iteraciji, svaka primordija  $z_n$  giba se radijalno za jedan krug više na  $Z_{n+1}$  [35].



*Slika 4.1: Nastajanje nove primordije  $Z_0$  na unutarnjoj kružnici [35]*

Nova primordija  $Z_0$  stvara se na unutarnjoj kružnici najdalje od drugih primordija. Fizikalno gledajući,  $Z_0$  odlazi u minimum odbojne potencijalne energije [35].

Na Slika 4.1 obilježeni su kutovi između svake dvije uzastopne primordije. Cilj je u ovome modelu dobiti da su svi ti kutovi jednakim kutu divergencije  $137.5^\circ$ . Kako bih pokušao doći do ovih rezultata koristio sam nekoliko verzija odnosa za potencijal poput:  $\frac{1}{d}, \frac{1}{d^2}, \frac{1}{d^3}, \frac{1}{d^4}$  te  $e^{-d}$  gdje je  $d$  udaljenost od svake prethodno nastale primordije do pozicije nove primordije na unutarnijoj kružnici. Radijus svake nove kružnice na koju se pomiču starije primordije računao sam prema Vogelovoju formuli  $r_n = c\sqrt{n}$  [33].

Algoritam za program izgleda ovako:

1. Na kružnici radijusa  $r_0$  nastaje prva primordija na koordinati  $(r_0, 0)$  (unaprijed zadana)
2. Kako bi nastala nova primordija  $n$ , prethodna primordija postaje  $n+1$  i pomiče se na radijus  $r_{n+1} = c\sqrt{n+1}$

3. Na unutarnjoj kružnici gdje se nova primordija treba stvoriti, prolazimo kroz sve točke kružnice i stajemo u onoj točci gdje je minimalni potencijal zbog prethodno nastale primordije.

4. Kako bi nastala nova primordija  $n$ , prethodna primordija postaje  $n+1$ , a ona prije te postaje  $n+2$ . Obje primordije se pomiču radikalno na nove kružnice tako da svaka primordija ima svoju kružnicu. Radijus za svaku primordiju se računa prema Vogelovoj formuli  $r_n = c\sqrt{n}$  gdje je  $n$  redni broj primordije gledano od zadnje prema prvoj.

5. Na unutarnjoj kružnici gdje se nova primordija treba stvoriti, prolazimo kroz sve točke kružnice i stajemo u onoj točci gdje je minimalni potencijal zbog prethodne dvije nastale primordije.

Koraci 4 i 5 se ponavljaju pridajući svakoj primordiji odgovarajući indeks kao i kod prethodno navedenih.

Cilj programa je istražiti parametarski prostor kao bi dobili zlatni kut kao kut divergencije ili bar njegovu približnu vrijednost. Također bitno je naći parametre koji daju ponavljajući zlatni kut kako bi filotaksični uzorak bio uspješan.

## 5. Rezultati numeričke simulacije

Program sam testirao na različitim vrijednostima za potencijal kao što su  $\frac{1}{d}$ ,  $\frac{1}{d^2}$ ,  $\frac{1}{d^3}$ ,  $\frac{1}{d^4}$  te  $e^{-d}$ . Također, sve te vrste potencijala primjenio sam na tri različita slučaja, odnosno tri različite kombinacije vrijednosti varijabli. Ono što sam primjetio kod svih testiranja jest to da ne uspijevam dobiti konstantnost u kutu divergencije kako model to predlaže. Vrijednosti u svim verzijama testiranja su bile opsegom dosta raširene, iako su se često znale zadržavati u opsegu od  $120^\circ$  do  $160^\circ$ .

Tri slučaja u kojima sam testirao potencijale bili su:

1. Konstanta c iz Vogelove formule iznosi  $c = \tau - 1 = 0.61803398875$ , tako da se radijus računa kao  $r_n = (\tau - 1)\sqrt{n}$ , a kut divergencije preko  $\varphi(n) = 2\pi n$ .
2. Konstanta c iz Vogelove formule iznosi  $c = 1$ , tako da se radijus računa kao  $r_n = \sqrt{n}$ , a kut divergencije preko  $\varphi(n) = 2\pi n(\tau - 1)$ .
3. Konstanta c iz Vogelove formule iznosi  $c = 1$ , tako da se radijus računa kao  $r_n = \sqrt{n}$ , a kut divergencije preko  $\varphi(n) = 2\pi n\tau$ .

U sva tri slučaja naizgled bi se moglo reći da su rezultati jako slični upravo zbog nedostatka konstantnosti u kutu divergencije. Kako bih prikazao koji od sva tri slučaja je najefikasniji, odlučio sam izvući sve vrijednosti za koje je kut divergencije  $\varphi = (137.5 \pm 1.5)^\circ$ . U Tablica 5.1 možemo vidjeti koliko se puta ova vrijednost  $\varphi$  ponovila u svakom od tri slučaja, kao i njenu učestalost sa svakim od pet potencijala. U svakoj izvedbi programa generirao sam 500 točaka.

	$\frac{1}{d}$	$\frac{1}{d^2}$	$\frac{1}{d^3}$	$\frac{1}{d^4}$	$e^{-d}$
<b>1. slučaj</b>	8	7	5	9	7
<b>2. slučaj</b>	10	6	15	8	14
<b>3. slučaj</b>	12	8	14	10	9

Tablica 5.1: Broj ponavljanja divergencijskog kuta  $\varphi=(137.5\pm1.5)^\circ$  u različitim uvjetima

Iz ovih podataka možemo vidjeti, kao prvo, da je dosta mali broj pojavljivanja kuta divergencije bliskog zlatnom kutu u odnosu na 500 točaka, svega od 1% do 3% svih točaka. Kao drugo, vidimo da je prvi slučaj dosta slabiji kvantitativno pa sam se odlučio više fokusirat na druga dva slučaja. Pošto nas zanima konkretno pri kakvim potencijalima možemo biti najbliže filotaksičnom uzorku, tako će za daljnje primjere uzeti potencijal koji nas je doveo do najviše kutova divergencije  $\varphi$ , a to je  $V(d) = \frac{1}{d^3}$ . Vidimo da je ovaj potencijal u drugom slučaju producirao 15, a u trećem 14 kutova divergencije. Radi daljnje usporedbe, ispisat ćemo 20 uzastopnih točaka od oba slučaja.

Uzorak vrijednosti u 2. i 3. slučaju za kut divergencije i radius, tj. udaljenost točaka od središta koordinatnog sustava, gledajući od prve točke, prikazan je u Tablica 5.2 na temelju 22 podatka.

U svakoj izvedbi programa generirao sam 500 točaka. Očigledno, prikazani rezultati ne simuliraju tražene filotaksične uzorce, iako se vidi da preko modela traženja minimalnog potencijala postoji težnja prema zlatnom kutu. Iako na prvi pogled izgleda da je 2. slučaj bliži traženom kutu češće nego 3. slučaj, to zapravo nije tako. U Tablica 5.1 vidimo da se u 3. slučaju čak u 3 od 5 ponuđenih potencijala nalazi više kutova koju su blizu traženog iznosa. Na drugačijem biranom uzorku radiusa, javljaju se češće kutovi koji su bliži kutu  $137.5^\circ$ .

2. slučaj		3. slučaj
Kut divergencije (°)	Radius (cm)	Kut divergencije (°)
179.756714	22.360680	179.850616
90.187218	22.338308	89.585419
64.860664	22.315914	168.190216
123.544128	22.293497	155.252518
112.425156	22.271057	175.637634
...	...	...
141.458038	22.090721	142.314819
141.458038	22.068077	179.510727
136.516266	22.045408	170.785995
...	...	...
131.574493	20.124611	89.925293
158.754211	20.099751	71.157410
136.516266	20.049938	77.626251
136.516266	20.024984	92.181183
133.427658	20.000000	93.798401
66.096100	19.974985	101.884460
64.860664	19.949938	71.157402
...	...	...
143.311188	7.141428	116.439384
137.751709	7.071068	80.860687
135.280823	7.000000	127.759888
140.840302	6.928203	172.403198
111.807434	6.855655	140.058929
...	...	...
161.225098	1.414214	92.819847
159.371933	1.000000	78.264923

Tablica 5.2: Rezultati programa za kut divergencije i radius za 22 od 500 generiranih točaka;

Potencijal je ovdje izabran:  $V(d) = \frac{1}{d^3}$

### ***5.1. Poboljšanje modela***

U budućem radu nužno je istražiti djelovanje različitih vrijednosti konstante  $c$  na uzorak te težiti komplikiranijim sustavima gdje će se u jednadžbama manipulirati brzinama, odnosno periodom pojavljivanja primordija ili će se u obzir uzimati potencijalno djelovanje većeg broja prethodnih primordija. Model se može razviti na cilindrični sustav te uzeti u obzir rast biljke koji će dodatno utjecat na brzinu gibanja primordija od središta prema rubu vrha biljke. Također, mogu se promatrati drukčiji oblici formula za potencijal kako bi se napravila kvalitetnija statistika na dobivene rezultate, kao i testiranje tih rezultata u računalnim simulacijama u svrhu opažanja ponašanja uzorka pri manjem broju generiranih točaka te pri većim brojevima.

## 6. Zaključak

U ovome radu nastojao sam prikazati i objasniti što je filotaksija i gdje ju sve možemo primjetiti oko sebe, kao i kakve sve vrste filotaksije postoje. Vodio sam se pomoću dva glavna pitanja: Koji su ostali uzorci teorijski mogući, te koji su mehanizmi tranzicije kod različitih uzoraka? Zašto je između svih mogućih regularnih spiralnih uzoraka, Fibonaccijeva spirala favorizirana? Kroz istraživanje razvitka teorije i simulacija vidjeli smo da se pristupi mehanizmima uzoraka dijele na dvije glavne struje: s jedne strane imamo dinamički pristup koji je počeo još s Hofmeisterom [22] i njegovim hipotezama pa se razvijao preko Snow i Snow [26] te do Douadyja i Coudera [34] s vrlo značajnim eksperimentom ferofluida. S druge strane imamo mehanizme na kemijskoj razini zbog kontaktnih tlakova primordija, difuzija inhibitora i reakcijsko-difuzijskih procesa [14]. Odgovor na naše drugo pitanje mogli smo dobiti samo djelomično – jedno od objašnjenja zašto se kod biljaka često nailazi na spiralni filotaksični uzorak je to da upravo takav uzorak omogućava najekonomičniji raspored listova. Listovi su na taj način osunčani najkvalitetnije što je moguće te im je transpiracija olakšana [36]. No, detaljniji smisao vidimo na vrhu biljke kao što je i suncokret, gdje dolazi do nastajanja novih elemenata poput sjemenki. Spiralna filotaksija omogućuje najefikasnije slaganje novih primordija i na taj način se minimalno površine izlaže nepovoljnim vanjskim uvjetima. Upravo kada su listovi i latice posloženi na jedan od ovih uzoraka, minimizira se gubitak vode i tako maksimizira učinkovitost procesa fotosinteze [37].

U ovom radu pokušao sam numerički modelirati simulaciju uspostavljanja filotaksičnog uzorka koji nastaje kao posljedica međusobnog djelovanja primordija. Između različitih teorijskih modela prikazanih u ovom radu, koncentrirao sam se na model minimalnog potencijala koji je usko povezan s fizikalnim djelovanjem prethodnih primordija na nastanak novog. Model koji sam izabrao temelji se na observacijama, hipotezama i istraživanjima prikazanim u prethodnim radovima. Rezultati se u konačnici ne poklapaju s prirodnim poretkom, ali zbog samog pojavljivanja zlatnog kuta možemo zaključiti da priroda koristi ove principe u svom razvoju. Kako bi dobili bolje rezultate, u nekom od budućih radova, potrebno je testirati nove oblike formule za potencijal, nove vrijednosti konstante u Vogelovoj formuli, kao i utjecaj više prethodnih primordija na

nastanak novog. U svakom slučaju, postoji veliko područje otvoreno za istraživanja filotaksije, priroda nam pokazuje velike geometrijske preciznosti, koje ipak ne primjenjuje kod svake biljke. Iako većina biljaka prati određeni filotaksični uzorak, postoje i one koje odstupaju od takvih pravila te nećemo kod svih biljaka naći savršene uzorke što je posljedica utjecaja velikog broja faktora izvana ili unutar biljke.

## **7. Dodaci**

### **A. *Priprema za sat interaktivne nastave***

Tema je namijenjena za učenike osnovne škole.

Naslov nastavne jedinice: Geometrija u prirodi.

#### **Očekivani ishodi:**

Obrazovni (kognitivni, spoznajni):

- Prepoznati filotaksične uzorke u prirodi
- Razlikovati vrste filotaksičnih uzoraka
- Definirati parastihije i primordije
- Navesti primjere spiralnih uzoraka u prirodi

Funkcionalni (psihomotorni, djelatni):

- Razvijati intelektualne sposobnosti učenika
- Razvijati sposobnost logičkog razmišljanja
- Razvijati sposobnost verbalnog izražavanja
- Vještine vođenja vlastitih bilješki
- Razvijati samostalnost u zaključivanju

Odgojni (afektivni, doživljajni):

- Poticati radoznalost i motivaciju za učenje
- Razvijati kulturu rada i radnih navika
- Poticati tolerantnost i prihvaćanje različitih stavova
- Poticati izražavanje vlastitog mišljenja

#### **Artikulacija sata**

UVODNI DIO (upoznavanje pojave, otvaranje problema):

Koje primjere spirala u prirodi učenici znaju?

Uvođenje pojma filotaksije

**GLAVNI DIO** (konstruiranje modela):

Vrste filotaksičnih uzoraka

Povezivanje Fibonaccijevih brojeva s parastihijama

**ZAVRŠNI DIO** (primjena modela):

Zlatni omjer – simulacija

Povezivanje zlatnog omjera s parastihijama

## **Tijek nastavnog sata**

**Gdje ste u prirodi uočili spirale? U kojim objektima i pojavama?**

-učenici daju primjere

**Što mislite, zašto svi ti primjeri imaju takav oblik?**

-razvijaju logičko razmišljanje, daju ideje

**Imaju li svi primjeri koje ste naveli isti oblik spirale? Što uočavate?**

-osvjećivanje da postoji više vrsta uzoraka

**Uzmimo u obzir primjere listova na biljkama** (Slika 7.1: Primjer spiralne filotaksije kod biljke Slika 7.1, Slika 7.2). (*Preko projektora prikazujem dvije slike*)



*Slika 7.1: Primjer spiralne filotaksije kod biljke [38]*



Slika 7.2: Primjer nasuprotne filotaksije kod biljke [39]

**Zapišite u bilježnice što opažate na prvoj slici.**

**Pročitajte što ste sve opazili na lijevoj slici.**

- listovi su se razvili jedan iznad drugoga tako da je svaki okrenut za određeni kut naspram prethodnog

**Koje su razlike, a koje sličnosti između prve i druge slike?**

- na drugoj slici su po dva lista na svakoj razini, ali su također razine zakrenute za određeni kut (90 stupnjeva) jedna od druge

**Ono što ovdje promatramo su listovi i njihova organizacija na stabljici. Znanost koja to proučava nastala je upravo od ove dvije riječi na grčkom jeziku: *phýllon* (list) i *táxis* (organizacija) i naziva se filotaksija.** (Pišem na ploču naslov)

**Uočili ste određene razlike između ove dvije slike. Znate li još kakve biljke koje imaju drukčiji raspored listova na svojoj stabljici?**

- učenici daju primjere biljaka koje su susreli

Ispisujem na ploču sve primjere.

**Jeste li opazili takve uzorke na drugim dijelovima biljaka?**

- grane na stablima, latice, sjemenke, ljuske na češerima...

**Kako bismo mogli lakše kategorizirati sve ove primjere koje ste naveli, podijelit ćemo tipove organizacija, odnosno uzoraka na 4 vrste** (pišem na ploču):  
-spiralni ili zavojiti, dvoredni ili distihni, nasuprotni ili dekusirani te pršljenasti.

**Kako biste vi kategorizirali sve ove primjere? Zapišite u bilježnice ispod naziva vrste koji primjer joj pripada.**

**Što ste napisali? Zašto mislite da ti primjeri spadaju baš pod te nazine?**

-učenici čitaju što su napisali. Navodim ih na definiciju svake vrste.

**Sada kada ste definirali koja je koja, recite u koju kategoriju spada svaka od ovih na slici.** (sljedeća slika: Slika 7.3)



*Slika 7.3: Primjeri filotaksičnih uzoraka kod biljaka. S lijeva na desno: dvoredni, dvoredni, spiralni, nasuprotni, pršljenasti [40]*

Spomenuli ste da ste spirale vidjeli i u određenim cvjetovima, objektima i pojavama. Uči ćemo malo detaljnije u to kako se ti uzorci razvijaju. Primjere spirala vidjeli smo u raznim školjkama, puževim kućicama, kaktusima... (pokazujem Slika 1.2). Danas ćemo se fokusirati na primjer suncokretovog cvijeta (pokazujem Slika 1.1). **Gdje na ovoj slici vidite spirale?**

-učenici pokazuju

**Idu li one samo u jednom smjeru? Nacrtajte spirale koje vidite u suncokretu u bilježnicu.**

-zaključujemo da se spirale sijeku međusobno

Uvodim pojmove parastihija i primordija. (*Sljedeća slika ->Slika 2.3*)

**Koliko na ovoj slici vidite parastihija u jednom smjeru, koliko u drugom?**

-Pet u jednom smjeru, osam u drugom (5,8)

**Ovi brojevi vezani su usko za jednog talijanskog matematičara Fibonaccija**

**Znate li po čemu je Fibonacci danas poznat?**

-Fibonaccijski brojevi, Fibonaccijev niz, Fibonaccijeva spirala (ne moraju nužno znati)

Uvodim jednostavni prikaz Fibonaccijevog niza, odnosno Fibonaccijevih brojeva i upućujem ih preko definicije:

**Fibonaccijev niz počinje brojevima 0 i 1, a njegova glavna karakteristika je da je svaki sljedeći broj u nizu jednak zbroju dva prethodna.**

**Ako započнем niz: 0, 1,... koji će biti sljedeći broj u nizu?**

- 1

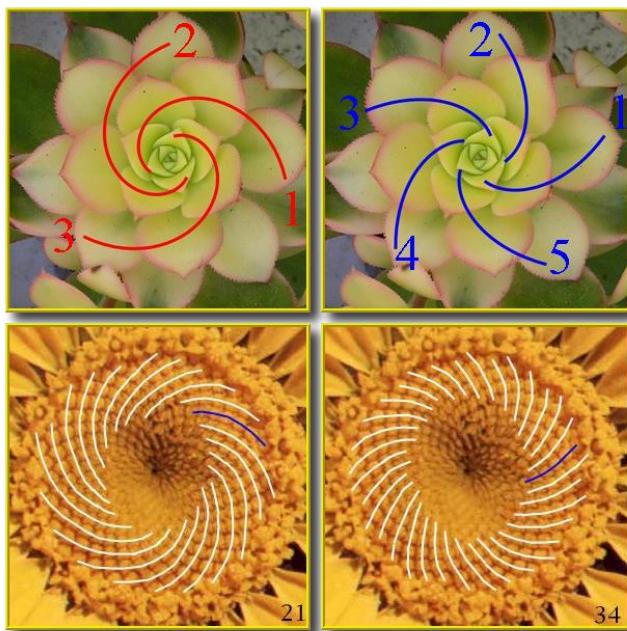
**Napišite u bilježnice prvih 10 brojeva Fibonaccijevog niza.**

- 0, 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34

**Što imaju zajedničko Fibonacci i parastihije suncokreta na slici?**

-brojevi 5 i 8 su brojevi parastihija u suncokretu

**Promotrite sada ove slike** (sljedeća slika na projektoru - Slika 7.4)



Slika 7.4: Parastihije kod dvije vrste biljaka [41]

**Zapišite koliko parastihija imamo u svakom smjeru za svaku biljku.**

- (3, 5) i (21, 34)

**Što možete na temelju ovih podataka zaključiti o povezanosti Fibonaccijevog niza i parastihija u biljkama? Zapišite u bilježnicu pa pročitajte.**

-Brojevi parastihija na jednu i drugu stranu jednak su uzastopnim brojevima iz Fibonaccijevog niza

**Vratimo se na sliku suncokreta (Slika 1.1). U samom cvijetu suncokreta možemo vidjeti veliki broj sjemenki. Spirale nastaju prirodno jer se svaka nova sjemenka pojavi nakon okretaja.**

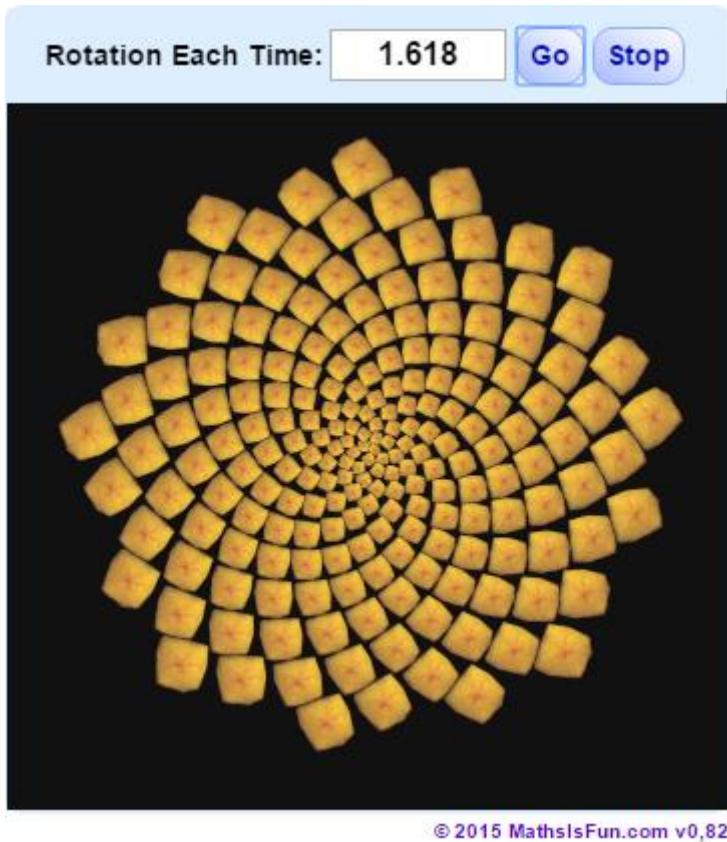
Otvaram simulaciju na stranici: <https://www.mathsisfun.com/numbers/nature-golden-ratio-fibonacci.html> i pokazujem primjer s vrijednosti 1 kako bih im pojasnio funkcioniranje simulacije.

**Sada želimo dobiti spiralni uzorak i da sjemenke popune sve kao kod suncokreta.**

**Koje brojeve ćemo testirati za rotaciju?**

-učenici daju ideje za vrijednosti i iskušavamo svaku od njih dok ih ne navedem, ako je

potrebno, na približnu vrijednost zlatnog omjera  $\tau=1.618$  gdje će prepoznati suncokretov uzorak (Slika 7.5).



Slika 7.5: Prikaz simulacije za unos zlatnog kuta [42]

**Upravo ste dobili najbolje rješenje! Znate li objasniti zašto?**

- jer su u ovom slučaju sjemenke najzgusnutije, tj. najmanje je praznog prostora između.

**Ova vrijednost naziva se „zlatni omjer“ i možete ju naći gotovo svugdje u prirodi. Dva primjera su:**

1. Kada bi podijelili broj ženki pčela u košnici s brojem mužjaka pčela, uvijek bi dobili zlatni omjer
2. Izmjerimo li dužinu čovjeka od vrha glave do poda, zatim to podijelimo s dužinom od pupka do poda, dobiti ćemo zlatni omjer.

**Sada ćete vi otkriti treći primjer gdje se pojavljuje zlatni omjer, i to gotovo najčešće u prirodi.**

**Za kraj vratite se na sve tri slike na kojima ste zbrajali parastihije i podijelite kod svake biljke veći broj parastihija s manjim.**

### **Koje ste rezultate dobili?**

-učenici diskutiraju vrijednosti koje su približno jednake zlatnom omjeru.

Važno je obratiti učenicima pažnju da je kod većih Fibonaccijevih brojeva, rezultat bliži zlatnom omjeru.

**Jeste li razočarani što broj nije identičan vrijednosti 1.618? Važno je napomenuti da su u prirodi isto tako otkrivena česta odstupanja od zlatnog omjera, ali to nam pokazuje da ni priroda nije u potpunosti savršena, već da teži savršenstvu. U tome je i najveća ljepota!**

## B. Programska koda

```
#define _CRT_SECURE_NO_WARNINGS
#define STEP 360
#define PI 3.14159265
#define E 2.71828182845904523536

#include <iostream>
#include <math.h>

struct Point{
    float x;
    float y;
    float distance;
    float angle;
};

//vraca pointer na prvi element circlePoints polja
Point* calcCirclePoints(double radius)
{
    static Point circlePoints[STEP];
    double slice = 2 * 3.14 / STEP;
    for (int i = 0; i < STEP; i++)
    {
        double angle = slice * i * 0.61803398875;
        float newX = radius * cos(angle);
        float newY = radius * sin(angle);
        Point newPoint = {newX, newY};
        newPoint.angle = angle;

        circlePoints[i] = newPoint;
    }
    return circlePoints;
}

float getPotential(Point circlePoint, Point existingPoints[], int numPoints)
{
    float potential = 0;
    for (int i = 0; i < numPoints; i++)
    {

/*u komentarima su ostale formule za potencijal, testiramo svaku tako da maknemo
oznaku za komentar kod izabrane, i stavimo oznaku kod ostalih*/
        potential += 1 / (sqrt(pow(existingPoints[i].x - circlePoint.x, 2) +
        pow(existingPoints[i].y - circlePoint.y, 2)));
        //potential += 1 / pow((sqrt(pow(existingPoints[i].x - circlePoint.x,
        2) + pow(existingPoints[i].y - circlePoint.y, 2))),2);
        //potential += 1 / pow((sqrt(pow(existingPoints[i].x - circlePoint.x,
        2) + pow(existingPoints[i].y - circlePoint.y, 2))),3);
        //potential += 1 / pow((sqrt(pow(existingPoints[i].x - circlePoint.x,
        2) + pow(existingPoints[i].y - circlePoint.y, 2))),4);
        //potential += pow(E, -(sqrt(pow(existingPoints[i].x - circlePoint.x,
        2) + pow(existingPoints[i].y - circlePoint.y, 2))));

        //potential = (1 / (sqrt(pow(existingPoints[i+1].x - circlePoint.x, 2)
        + pow(existingPoints[i+1].y - circlePoint.y, 2))))+(1 /
        (sqrt(pow(existingPoints[i].x - circlePoint.x, 2) + pow(existingPoints[i].y -
        circlePoint.y, 2))));

    }
    return potential;
}
```

```

}

//tocka na kruznici koja je najudaljenija od postojećih točaka
Point getFurthestPoint(Point *circlePoints, Point generatedPoints[], int n)
{
    float lowestPotential = INFINITY;
    float currPotential;
    Point furthestPoint;
    for (int i = 0; i < STEP; i++)
    {
        currPotential = getPotential(circlePoints[i], generatedPoints, n);
        if (currPotential < lowestPotential)
        {
            lowestPotential = currPotential;
            furthestPoint = circlePoints[i];
        }
    }
    return furthestPoint;
}

Point setPolar(Point point)
{
    point.angle = atan2(point.y, point.x)*(180 / PI);
    point.distance = sqrt(pow(point.x, 2) + pow(point.y, 2));
    return point;
}

int main()
{
    float radius;

    float constant= 1 ; //c u formuli za radijus

    int n; //broj upisanih generiranih točaka

    //možemo i sami upisivati constant, ali ja sam u programu postavio
    //printf("Upisi vrijednost konstante:");
    //scanf("%d",&constant);
    printf("Upisi broj generiranih točaka:");
    scanf("%d", &n);
    printf("\n\n");

    Point generatedPoints[10000]; //inicijaliziramo polje
    Point initialPoint = {constant, 0};
    initialPoint.distance = constant;
    generatedPoints[0] = initialPoint;

    //tocke na kružnici za testiranje potencijala, kružnica je R=constant
    Point *circlePoints = calcCirclePoints(constant);

    //dobivanje najveće udaljenosti
    Point furthestPoint;
    float pushingDistance;
    for (int i = 0; i < n; i++)
    {
        furthestPoint = getFurthestPoint(circlePoints, generatedPoints, i+1);

```

```

furthestPoint = setPolar(furthestPoint);
pushingDistance = constant* sqrt (i+1);
generatedPoints[i+1] = furthestPoint;

//povecavamo x i y prema novoj udaljenosti
for (int j = i; j >= 1; j--)
{
    //novi x i y za pomaknute tocke
    generatedPoints[j].distance = generatedPoints[j-1].distance;
    generatedPoints[j].x = generatedPoints[j].distance *
cos(generatedPoints[j].angle);
    generatedPoints[j].y = generatedPoints[j].distance *
sin(generatedPoints[j].angle);
}
generatedPoints[0].distance = pushingDistance;
generatedPoints[0].x = generatedPoints[0].distance *
cos(generatedPoints[0].angle);
generatedPoints[0].y = generatedPoints[0].distance *
sin(generatedPoints[0].angle);

}

for (int i = 0; i < n; i++)
{
    printf("%f %f\n", generatedPoints[i].x, generatedPoints[i].y);
    printf("%f\n", generatedPoints[i].distance);
    printf("%f\n\n\n", generatedPoints[i].angle);
}
FILE *f = fopen("I://file.txt", "w");

fprintf(f, "[");
for (int i = 0; i < n; i++)
{
    double calculatedAngle = generatedPoints[i+1].angle -
generatedPoints[i].angle;
    if (abs(calculatedAngle)>180)
        calculatedAngle = 360 - abs(calculatedAngle);
    calculatedAngle = abs(calculatedAngle);

    if (i != n-1)
        fprintf(f, "{%f, %f}, %f, %f %f\n\r", generatedPoints[i].x,
generatedPoints[i].y, generatedPoints[i].angle, generatedPoints[i].distance,
calculatedAngle);
    else
        fprintf(f, "{%f, %f}, %f, %f, %f", generatedPoints[i].x,
generatedPoints[i].y, generatedPoints[i].angle, generatedPoints[i].distance,
calculatedAngle);
}

fprintf(f, "]");
fclose(f);
}

```

## 8. Literatura

- [1] M. Glavaš, »Priroda naveliko koristi geometriju,« *Hrvatske šume*, br. 237, pp. 31-33, 2016.  
<http://casopis.hrsume.hr/pdf/237.pdf> (20.9.2016.)
- [2] Wikimedia Foundation, Inc., »Fibonacci number,« 23 9 2016.  
[https://en.wikipedia.org/wiki/Fibonacci\\_number](https://en.wikipedia.org/wiki/Fibonacci_number). [24 9 2016].
- [3] Mathisfun.com, »Fibonacci sequence,« 2016.  
<https://www.mathsisfun.com/numbers/fibonacci-sequence.html>. [23 9 2016].
- [4] Wikimedia inc., »Fibonaccijev broj,« Wikimedia inc., 25 5 2016.  
[https://hr.wikipedia.org/wiki/Fibonaccijev\\_broj](https://hr.wikipedia.org/wiki/Fibonaccijev_broj). [30 6 2016].
- [5] P. Atela, C. Gole i S. Hotton, »A dynamical system for plant pattern formation: a rigorous analysis,« 2002. <http://www.math.smith.edu/phyllo/Assets/pdf/talk.pdf> (30.07.2014.)
- [6] S. G. Hotton, »Symmetry of plants,« 1999.
- [7] 5 8 2016. [https://taicarmen.wordpress.com/2016/08/05/patterns-portals-exploring-the-fabric-of-reality/tumblr\\_ku0erfwgab1qzdbuto1\\_500-2/](https://taicarmen.wordpress.com/2016/08/05/patterns-portals-exploring-the-fabric-of-reality/tumblr_ku0erfwgab1qzdbuto1_500-2/). [13 9 2016].
- [8] <https://en.wikipedia.org/wiki/File:NautilusCutawayLogarithmicSpiral.jpg>. [12 9 2016].
- [9] <http://blogs.walkerart.org/mnartists/2013/10/24/the-fibonacci-sequence-life-imitates-art-imitates-math/>. [13 9 2016].
- [10] I. Šnajder, Z. Čmelik, B. Radišić, D. Zima, Z. J. i J. Šnajder, »Korelacija između Fibonaccijevog niza na jednogodišnjoj mladici i opterećenja uroda kod jabuke,« u *49th Croatian & 9th International Symposium on Agriculture*, Dubrovnik, Hrvatska.  
[http://sa.agr.hr/pdf/2014/sa2014\\_p0818.pdf](http://sa.agr.hr/pdf/2014/sa2014_p0818.pdf) (10.09.2016.)
- [11] <http://www.maths.surrey.ac.uk/hosted-sites/R.Knott/Fibonacci/fibnat.html>. [22 9 2016].
- [12] Wikimedia foundation, inc., »Lucas number,« Wikimedia foundation, inc., 11 9 2016.  
[https://en.wikipedia.org/wiki/Lucas\\_number](https://en.wikipedia.org/wiki/Lucas_number). [18 9 2016].
- [13] L. Bravais i A. Bravais, »Essai sur la disposition des feuilles curviseriees,« *Ann. Sci. Nat. second series*, pp. 42-110, 1837.
- [14] S. Douady i Y. Couder, »Phyllotaxis as a Dynamical Self Organizing Process; Part 1: The Spiral Modes Resulting from Time-Periodic Iterations,« pp. 255-274, 1996.
- [15] <http://cosmometry.net/phi-rotation-angles>. [22 9 2016].
- [16] <http://www.math.smith.edu/phyllo/About/Classification.html>. [13 9 2016].
- [17] <http://www.math.smith.edu/phyllo/Assets/elliptalk/talk.1.4.html>. [13. 9. 2016.].
- [18] R. S. Smith, »Simulation Models of Phyllotaxis and Morphogenesis in Plants,« The University of Calgary, Department of Computer Science, Alberta, 2007.

- [19] S. Schwender, »Mechanische Theorie der Blattstellungslehre,« Wilhelm Engelmann, Leipzig, 1878.
- [20] T. P. v. Ravenstein, »Number sequences and phyllotaxis,« Department of Mathematics, University of Wollongong, Wollongong, 1986.  
<http://ro.uow.edu.au/theses/1555> (29.07.2014.)
- [21] <https://taicarmen.files.wordpress.com/2011/03/fibonacci-spiral.png>. [13. 9. 2016.]
- [22] W. Hofmeister, »Allgemeine Morphologie der Gewachse,« u *Handbuch der Physiologischen Botanik*, Leipzig, Engelmann, 1868, pp. 405-664.
- [23] M. Snow i R. Snow, »Experiments on phyllotaxis. i. the effect of isolating a Primordium,« *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B. Biological Sciences*, br. 221, pp. 1-43, 1932.
- [24] R. Williams i E. Brittain, »A Geometrical Model of Phyllotaxis,« *Australian Journal of Botany*, br. 32, pp. 43-72, 1984.
- [25] W. Hofmeister, »Allgemeine Morphologie der Gewachse,« u *Handbuch der Physiologischen Botanik*, Leipzig, Engelmann, 1868, pp. 405-664.
- [26] M. Snow i R. Snow, » Minimum area and leaf determination,« *Proc. R. Soc. Lon. B*, svez. 139, pp. 545-566, 1952.
- [27] R. V. Jean, »A systematic model of growth in Botanometry,« *J. Theor. Biol.*, br. 87, pp. 569-584, 1980.
- [28] R. V. Jean, »La Notion Systémique de Contenu d'Information Structurelle et ses Dérivés,« *Rev. Bio.-Math.*, br. 70, pp. 5-25, 1980.
- [29] R. V. Jean, »Towards a more universal model of phyllotaxis,« *Mathematical modelling*, svez. 8, pp. 734-739, 1987.  
[http://ac.els-cdn.com/0270025587906816/1-s2.0-0270025587906816-main.pdf?\\_tid=b4fb6b46-811b-11e6-a57f-00000aacb35f&acdnat=1474586851\\_35bf3e8ab7fe9be6db991288ae48acd8](http://ac.els-cdn.com/0270025587906816/1-s2.0-0270025587906816-main.pdf?_tid=b4fb6b46-811b-11e6-a57f-00000aacb35f&acdnat=1474586851_35bf3e8ab7fe9be6db991288ae48acd8) (28.07.2014.)
- [30] S. Douady i Y. Couder, »Phyllotaxis as a physical self organised growth process,« *Phys. Rev. Lett.*, br. 65, p. 2098–2101., 1992.
- [31] S. Douady i Y. Couder, »Phyllotaxis as a self organised growth process,« u *Growth Patterns in Physical Sciences and Biology (Garcia Ruiz, J. M. et al. (eds)*, New York, 1993.
- [32] A. L. Przemyslaw Prusinkiewicz, The Algorithmic Beauty of Plants, New York: Springer-Verlag, 1990. <http://algorithmicbotany.org/papers/abop/abop.pdf> (29.07.2014.)
- [33] H. Vogel, »A better way to construct the sunflower head,« *Mathematical Biosciences*, br. 44, pp. 179-189, 1979.
- [34] S. Douady i Y. Couder, »Phyllotaxis as a Physical Self-Organized Growth Process,« Laboratoire

de Physique Statistique, Paris, France, 1992.

<http://cognitn.psych.indiana.edu/rgoldsto/complex/Douady%20&%20Couder.pdf>

(29.07.2014.)

- [35] P. Atela i S. H. Christophe Gole, »A dynamical system for plant pattern formation,« 10 4 2002.  
<http://www.math.smith.edu/phyllo/Assets/pdf/talk.pdf>. [27 7 2014].
- [36] T. Sekimura, »Photosynthesis and Phyllotactic Patterns of Herbaceous Plants : A Model Simulation,« *Mathematical Topics in Biology*, br. 828, pp. 122-125, 1993.
- [37] <http://lifeofplant.blogspot.hr/>, »Leaf arrangements,«  
<http://lifeofplant.blogspot.hr/2011/03/leaf-arrangements.html>. [28. 9. 2016].
- [38] [https://o.quizlet.com/kuJ7tOkrKL9x1UYrqBXv1A\\_m.jpg](https://o.quizlet.com/kuJ7tOkrKL9x1UYrqBXv1A_m.jpg). [23. 9. 2016].
- [39] [https://www.minnesotawildflowers.info/udata/r9ndp23q/white/indian-hemp-100\\_7094.jpg](https://www.minnesotawildflowers.info/udata/r9ndp23q/white/indian-hemp-100_7094.jpg).  
[23. 9. 2016].
- [40] <https://sensiseeds.com/blog/wp-content/uploads/2013/04/2-Cannabis-usually-exhibits-opposite-decussate-phyllotaxy-but-can-also-exhibit-alternate-or-whorled-phyllotaxy-1.gif>.  
[23. 9. 2016].
- [41] <http://scotton.freeshell.org/images/ParastichyNumbers.png>. [23. 9. 2016].
- [42] Mathisfun.com, »Nature, The Golden Ratio, and The Fibonacci too...,«  
<https://www.mathsisfun.com/numbers/nature-golden-ratio-fibonacci.html>. [22. 9. 2016].
- [43] R. Jean, »La G-entropie en Phyllotaxie,« *Rev. Bio-Math.*, br. 55, pp. 111-130, 1976.
- [44] R. V. Jean, »Growth and Entropy: Phylogenesis in Phyllotaxis,« *J. Theor. Biol.*, br. 71, pp. 639-660, 1978.
- [45] R. V. Jean, »Developmental Algorithms in Phyllotaxis and their Implications: a Contribution to the Field of Growth Functions of L-Systems by an Application of Perron-Frobenius Spectral Theory,« *J. Theor. Biol.*, br. 76, pp. 1-30, 1979.
- [46] R. V. Jean, »Some Consequences of the Hierarchical Approach to Phyllotaxis,« *J. Theor. Biol.*, br. 81, pp. 309-326, 1979.
- [47] R. V. Jean, »Growth Matrices in Phyllotaxis,« *Math. Biosci.*, br. 32, pp. 65-76, 1976.
- [48] R. V. Jean, »Contribution a la Theorie des Fonctions de Croissance des Lsystèmes et à la Biométrie Végétale,« *C. R. Acad. Sci. Paris*, br. 290A, pp. 949-952, 1980.
- [49] R. V. Jean, »An L-system Approach to Non Negative Matrices for the Spectral Analysis of Discrete Growth Function of Populations,« *Math. Biosc.*, br. 55, pp. 155-168, 1981.
- [50] R. V. Jean, »The Hierarchical Control of Phyllotaxis,« *Ann. Bot.*, br. 49, pp. 747-760, 1982.