

Plantes, spirales et nombre : les plantes fontelles des maths?

Autor(en): **Feller, Chrystel / Mazza, Christian / Yerly, Florence**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin de la Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles =
Bulletin der Naturforschenden Gesellschaft Freiburg**

Band (Jahr): **99 (2010)**

PDF erstellt am: **17.09.2016**

Persistenter Link: <http://doi.org/10.5169/seals-308889>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Plantes, spirales et nombres

Les plantes font-elles des maths ?

CHRYSTEL FELLER, CHRISTIAN MAZZA ET FLORENCE YERLY *

Résumé : L'observation d'un tournesol ou d'une pomme de pin est frappante : on remarque que les graines et les écailles forment des motifs géométriques spiralés très réguliers. Les scientifiques se sont intéressés à ces structures depuis l'Antiquité, tout d'abord en les décrivant, puis en essayant de les reproduire à l'aide de modèles mathématiques. La première partie de cet article présente un résumé historique de la recherche effectuée depuis des siècles sur ces questions. La deuxième partie présente deux modèles mathématiques descriptifs développés durant le XX^e siècle. La dernière partie est consacrée aux processus biologiques fondamentaux liés à la croissance des plantes, et présente quelques simulations basées sur des modèles mathématiques récents.

1 Introduction

La **phyllotaxie** est l'étude de la disposition des feuilles autour d'une tige, des écailles sur une pomme de pin, des fleurons dans le cœur d'une marguerite, ou des graines dans un tournesol, etc.

Adler [AD] divise l'histoire de l'étude de la phyllotaxie en trois périodes :

- la période ancienne (jusqu'au 4^e siècle),
- la période moderne (du 5^e siècle jusqu'à 1970),
- la période contemporaine (de 1970 à aujourd'hui).

L'observation de l'arrangement des feuilles sur une plante remonte à l'Antiquité : on trouve dans les œuvres de **Théophraste** (370 - 285 av. J.-C.)

*. Département de Mathématiques, Université de Fribourg, Chemin du Musée 23, 1700 Fribourg

et de **Pline l'Ancien** (23 - 79 ap. J.-C.) l'indication que les Anciens distinguaient divers types d'arrangements et s'en servaient pour identifier les plantes. Les représentations des plantes dans l'art grec et égyptien montrent aussi la finesse de leur observations.

1.1 Types de phyllotaxie

Bien qu'elles soient similaires, on distingue deux types de phyllotaxie : la phyllotaxie verticillée et la phyllotaxie spiralée [JE].

Phyllotaxie verticillée

Les feuilles sont insérées le long de la tige, par groupes contenant un nombre déterminé n de feuilles. Autour de chaque noeud, les n feuilles sont placées au-dessus de l'espace vide laissé par les feuilles du noeud inférieur (phyllotaxie verticillée opposée), ou juste au-dessus des feuilles inférieures (phyllotaxie verticillée superposée). La figure 1(a) donne un exemple de phyllotaxie verticillée opposée sur un mutant de cannabis. Dans cet exemple, $n = 3$ et l'angle formé par deux feuilles consécutives est constant et vaut 120° .

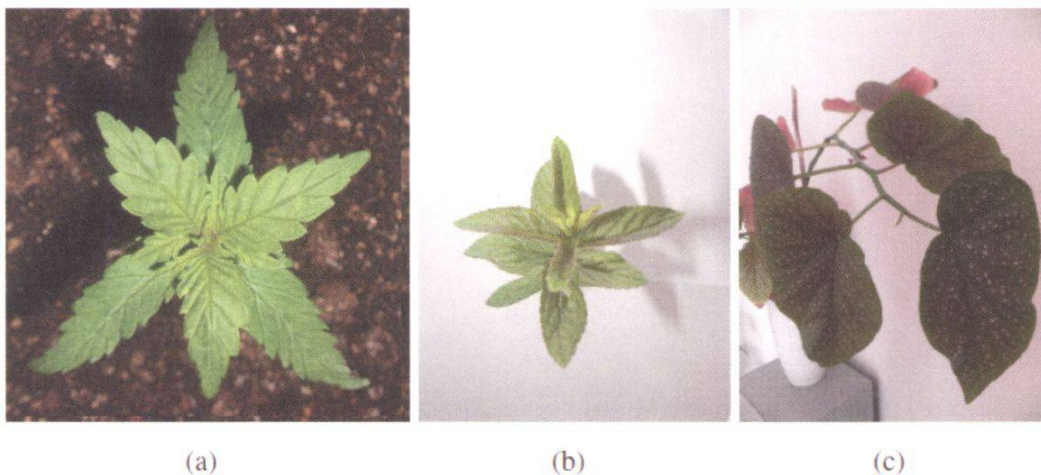


FIGURE 1 – (a) un mutant de cannabis (phyllotaxie verticillée opposée), (b) une menthe (phyllotaxie décussée) et (c) un bégonia (phyllotaxie distique).

La **phyllotaxie décussée** est un cas particulier de phyllotaxie verticillée opposée, où les feuilles sont arrangées par groupe de deux (i.e. $n = 2$) : ces deux feuilles sont opposées, et l'angle formé par deux groupes de feuilles consécutifs vaut 90° . Par exemple, la phyllotaxie associée à la menthe est de type décussée (figure 1(b)).

Un autre cas particulier de phyllotaxie verticillée est la phyllotaxie **distique**, où les feuilles sont insérées les unes après les autres (i.e. $n = 1$), et l'angle formé par deux feuilles consécutives vaut 180° (figure 1(c)).

Phyllotaxie spiralée

L'aloé fournit un bon exemple de phyllotaxie spiralée : le principe d'insertion est identique à celui qu'on associe à la phyllotaxie distique, mais l'angle d'insertion (constant) ne vaut pas 180° , il est donné par un angle fixé ϕ . Cet angle va jouer un rôle particulier par la suite : on l'appelle **angle de divergence**. L'angle de divergence est donc l'angle typique formé par deux feuilles consécutives en mode spiralé. Il convient ici de préciser que le mode spiralé est défini pour d'autres arrangements d'éléments botaniques, comme par exemple les fleurons disposés en spirales dans un capitule de tournesol.

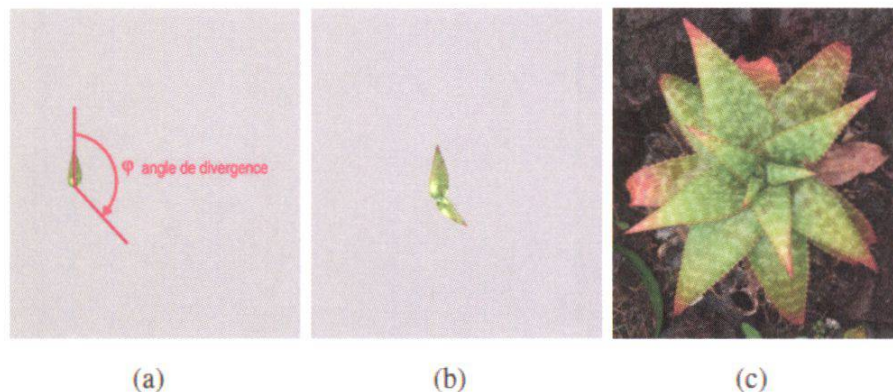


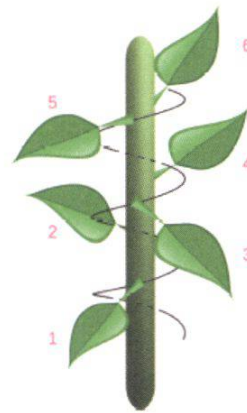
FIGURE 2 – (a) et (b) représentent schématiquement l'apparition de deux feuilles consécutives d'une aloé, alors que (c) est une photo d'une aloé.

1.2 Les premiers pas dans la phyllotaxie

Les arrangements verticillés sont faciles à identifier : ils sont décrits dans de nombreux traités de botanique à travers l'histoire. En revanche, le mode spiralé a longtemps posé problème : il était décrit comme ne présentant pas d'ordre apparent (voir figure 3(a)). C'est le naturaliste suisse **Charles Bonnet** qui, en 1754, décrit pour la première fois cet arrangement au moyen d'une spirale tournant autour de la branche et le long de laquelle les feuilles sont disposées régulièrement. Elle est appelée **spirale génératrice** (voir figure 3(b)).



(a)



(b)

FIGURE 3 – (a) un rameau de salix cinerea : l'ordre régissant la disposition des feuilles ne saute pas aux yeux ; (b) un schéma où l'on a tracé la spirale génératrice.

Deux siècles et demi avant que Bonnet ne donne la première description de la spirale génératrice, Léonardo da Vinci (1452 - 1519) semble avoir saisi l'ordre de la disposition spiralée ; voici la description qu'on en trouve dans l'un de ses manuscrits : *si l'on prend une feuille référence, la sixième feuille rencontrée en remontant la branche est alignée au-dessus de la première ; autrement dit, les feuilles sont arrangées par cycles de cinq.*

En réalité, il s'agit d'une approximation, car la sixième feuille n'est pas tout à fait alignée avec la première.

L'astronome Johannes Kepler (1571 - 1630) a eu lui aussi une intuition surprenante : il a été le premier à associer la phyllotaxie à une suite de nombres particulière, **la suite de Fibonacci** :

F_n :	1	1	2	3	5	8	13	21	34	55...
---------	---	---	---	---	---	---	----	----	----	-------

formée de la manière suivante : on démarre avec les deux premiers nombres de Fibonacci $F_0 = F_1 = 1$, puis on obtient le nombre F_{n+1} en additionnant les deux nombres précédents F_{n-1} et F_n , i.e. on pose

$$F_{n+1} = F_{n-1} + F_n.$$

Kepler avait constaté l'importance du nombre cinq dans le monde végétal ; comme da Vinci, il identifie, par exemple, des cycles de cinq feuilles et remarque que les pommes ont cinq divisions pour leurs pépins. Mais cinq est un nombre de la suite de Fibonacci, ce qui inspira à Kepler la réflexion suivante : *la capacité d'un arbre à se propager correspond à la capacité de cette suite à se propager elle-même*. En fait, la suite de Fibonacci ne se propage pas elle-même : ce n'est qu'une image pour dire qu'elle est une suite définie par récurrence (chaque nouveau nombre est la somme des deux précédents).

L'intuition de Kepler anticipe de 300 ans la découverte des botanistes allemands **Karl Friedrich Schimper** et **Alexander Braun** qui, en 1830, remarquent que la phyllotaxie spiralée est associée à **l'angle d'or** et à la suite de Fibonacci. Expriment les angles de divergence observés comme portions de circonférence, ils constatent que les valeurs les plus fréquemment mesurées sont $\frac{2}{5}, \frac{3}{8}, \frac{5}{13}, \dots$; on remarque que les numérateurs et les dénominateurs de ces fractions sont tous des nombres de Fibonacci consécutifs ! Par ailleurs, ces quotients sont des approximations du nombre Φ tel que $\Phi \times 360^\circ = 137,5\dots^\circ$, qui est l'angle d'or.

Dans une plante spiralée, on appelle **parastiches** les spirales apparentes formées par des feuilles adjacentes. Cette définition s'applique de même aux spirales présentes sur les pommes de pin (figure 4) ou dans le capitule d'un tournesol (figure 5(a)). Nous verrons par la suite que l'on peut aussi définir un angle de divergence pour ces exemples de structures spiralées.

En observant les deux familles de parastiches sur des pommes de pin, Schimper et Braun remarquent que les nombres de spirales dans chacune

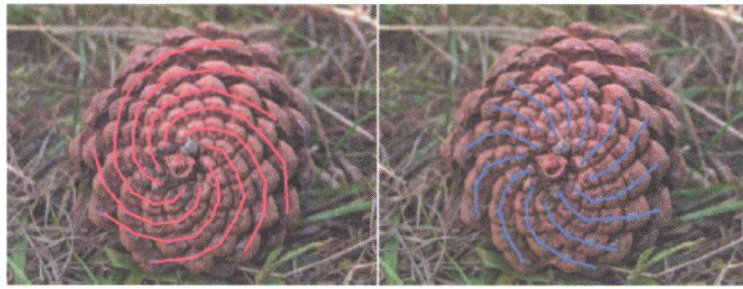


FIGURE 4 – Sur cette pomme de pin, on compte 8 parastiches gauches (en rouge) et 13 parastiches droites (en bleu).

de ces familles sont deux termes consécutifs de la suite de Fibonacci (voir figure 4).

Des constats surprenants

Dans la nature, 94% des plantes spiralées ont la particularité que les nombres de parastiches dans les sens horaire et antihoraire sont des nombres consécutifs de la suite de Fibonacci, et l'on remarque que l'angle de divergence ϕ vaut à peu près 137.5° , qui est l'angle d'or.

Ces constats surprenants suscitent depuis lors l'intérêt de botanistes, mathématiciens et physiciens, qui cherchent à comprendre comment et pourquoi la nature produit majoritairement de tels arrangements.

2 Description mathématique de la phyllotaxie

Modèle planaire

La disposition régulière et spiralée des fleurons dans un capitule de tournesol est frappante : chaque fleuron est disposé approximativement à un angle (de divergence) approximativement constant de son prédécesseur (cf. figure 5(a)). Par ailleurs, dans la plupart des structures végétales qui présentent un mode spiralé, cet angle est égal à l'angle d'or $\phi \approx 137.5^\circ$. Le

présent chapitre a pour but d'exposer un premier modèle mathématique décrivant de tels arrangements.

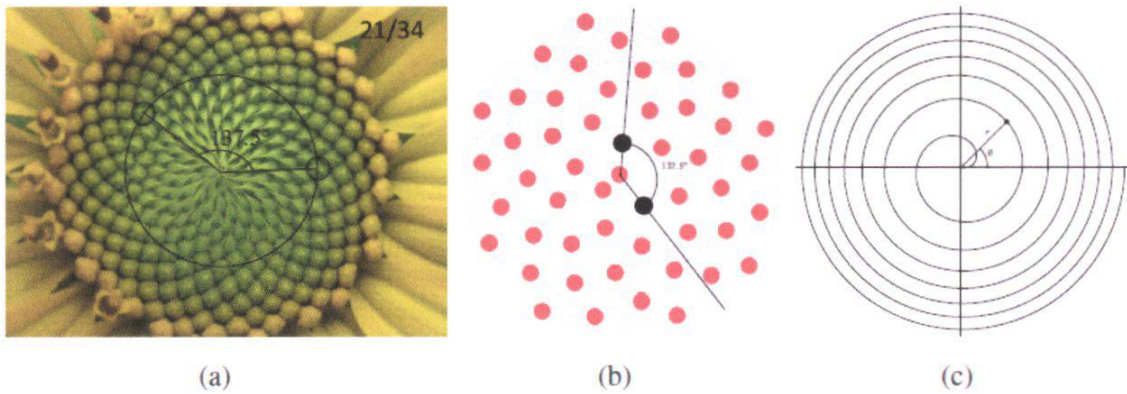


FIGURE 5 – Les fleurons d'un tournesol sont disposés le long d'une spirale cyclotronique d'équation (2) et l'angle (de divergence) entre deux fleurons consécutifs est d'environ 137.5° .

Cette disposition très particulière des fleurons produit un motif dont les nombres de parastiches dans les sens horaire et antihoraire sont deux nombres consécutifs de la suite de Fibonacci : par exemple, le tournesol de la figure 5(a) possède 21 parastiches dans un sens et 34 parastiches dans l'autre.

On commence par simplifier le problème en symbolisant les fleurons par des billes (c.f. figure 5(b)). Une possibilité de modélisation consiste à placer ces billes une à une sur une spirale. Il s'avère que les spirales de type cyclotronique mènent à des structures ressemblant de près à celles observées empiriquement. En utilisant les coordonnées polaires (cf. figure 5(c)), une telle spirale est décrite mathématiquement par une équation du type

$$r = a\theta^{1/2}, \quad a \text{ une constante,}$$

qui exprime un rapport entre le rayon r et l'angle θ . On place donc les billes une à une sur cette spirale de telle manière que l'angle α compris entre deux billes consécutives soit constant, comme indiqué dans la figure 6. La figure 5(b) présente un exemple où l'angle α vaut 137.5° .

On peut ainsi considérer les structures géométriques spiralées pour diverses valeurs de l'angle α . Un des buts de cette modélisation est d'es-

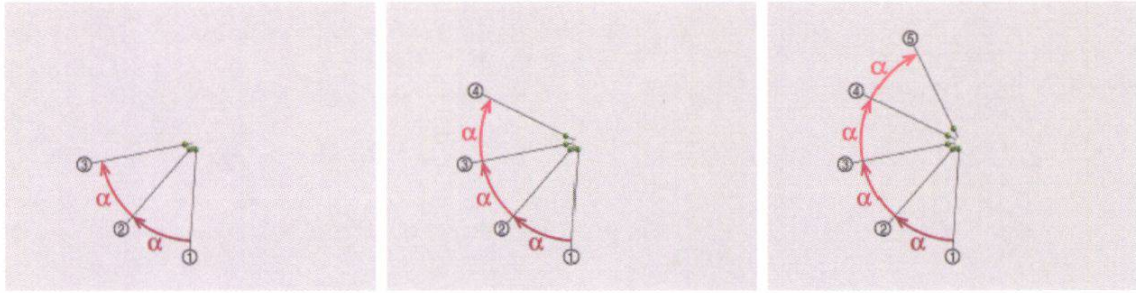


FIGURE 6 – On place les billes les unes après les autres à un angle α de la précédente.

sayer de comprendre pourquoi l'angle d'or apparaît si souvent dans la nature. On sait qu'un tournesol a d'autant plus de chances de se reproduire que le nombre de ses graines est grand : on pourrait donc être tenté de penser que la nature fait en sorte que l'arrangement spiralé observé empiriquement mène à la structure la plus compacte possible, et que l'angle d'or $\alpha = \phi$ optimise l'empilement des graines dans le capitule. On peut commencer par tester cette affirmation dans le cadre de ce modèle.

L'idée consiste à faire varier l'angle α pour trouver l'angle optimal, divers arrangements sont représentés dans la figure 7. On trouve que ce dernier (64% de l'espace est occupé par les billes) est égal à l'angle d'or, ce qui confirme l'hypothèse de l'empilement optimal. Par ailleurs, on peut compter le nombre de parastiches : on trouve ici les nombres 21 et 34. L'arrangement ressemble de plus beaucoup au capitule de tournesol (voir figure 8).

Le deuxième meilleur taux de remplissage est obtenu pour un angle $\alpha \approx 99.55^\circ$ (voir figure 7(c)). Pour cet angle, on dénombre 18 et 29 parastiches, qui sont deux nombres consécutifs de la **suite de Lucas** L_n , qui est définie par la même relation $L_{n+1} = L_n + L_{n-1}$, mais avec $L_0 = 1$ et $L_1 = 3$. C'est la deuxième suite la plus présente dans la nature après celle de Fibonacci.

Modèle de phyllotaxie sur une tige

Le modèle mathématique précédent considère des arrangements planaires. On trouve aussi de nombreux motifs spiralés sur des tiges de plantes ou

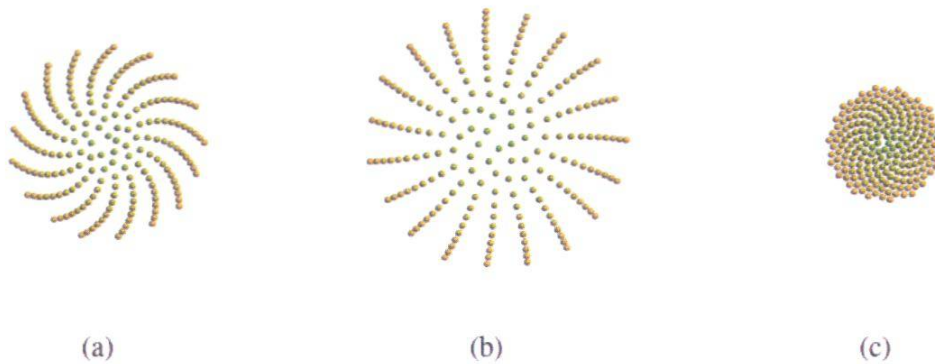


FIGURE 7 – Résultat du compactage des billes pour un angle α égale à (a) 63.7° , (b) 151.6° et (c) 99.55° , il s'agit du deuxième arrangement le plus compact, correspondant à l'arrangement suivant les nombres de Lucas.

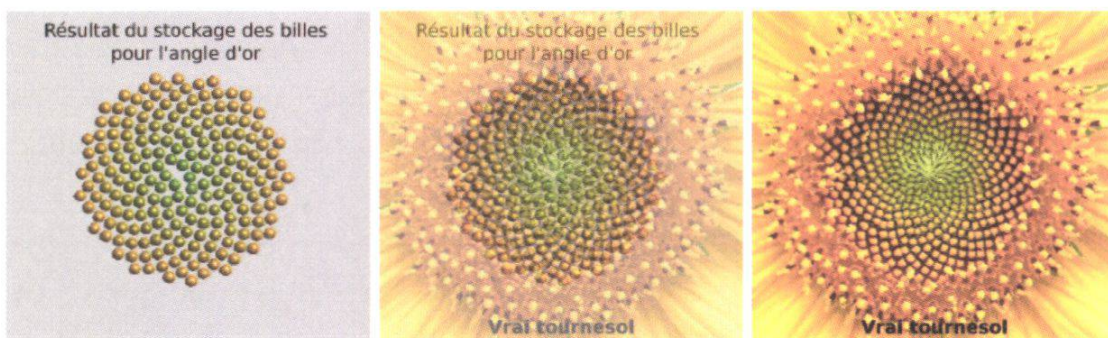


FIGURE 8 – Comparaison entre le modèle avec les billes et un vrai tournesol.

des cactus. En 1907, le botaniste hollandais **Gerrit van Iterson** propose un modèle mathématique de la phyllotaxie spiralée le long d'une tige, qui utilise des cylindres [VI]. Dans plus de 90 % des cas, on peut voir que les organes botaniques (feuilles, graines..) sont arrangés le long de deux familles de spirales (sens horaire et antihoraire) : généralement, s'il y a n et m parastiches dans les deux sens, alors n et m sont deux nombres consécutifs de la suite de Fibonacci.

La tige est assimilée à un cylindre et les organes sont représentés par des disques non-intersectants de rayon constant (voir figure 9). Si l'on découpe le cylindre le long d'une ligne verticale, et que l'on déroule le cylindre, on obtient un rectangle de longueur D , qui va représenter la tige. D correspond

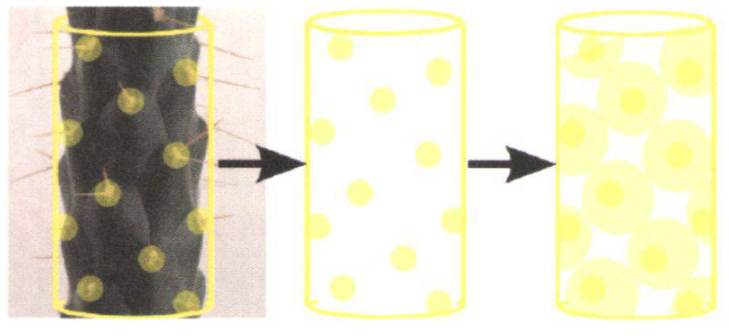
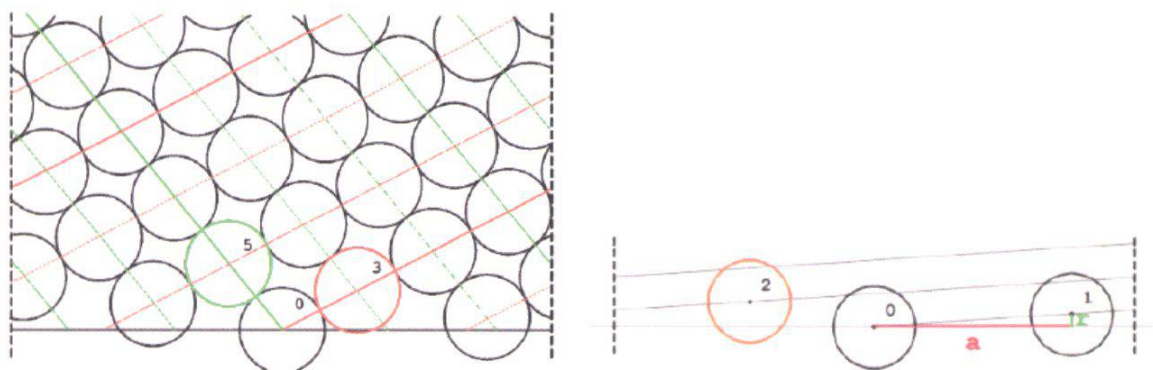


FIGURE 9 – Modélisation d'une tige de cactus à l'aide d'un cylindre, en mode spiralé, où les embranchements sont représentés par des disques.

en fait à la circonférence du cylindre. Les organes sont représentés par les disques, qui ont chacun 4 ou 6 voisins, comme l'on peut le voir sur la figure 10(a). Les disques de diamètre δ sont disposés un à un sur le cylindre, à hauteur r constante et à distance horizontale a constante du précédent, avec $0 < a \leq D/2$. Les disques sont donc placés périodiquement le long d'une hélice, la *spirale génératrice* (voir figure 3(b) et figure 10(b)).



(a) Arrangement phyllotactique modélisé, avec 5 et 3 spirales (en orange et vert). (b) Construction du modèle et spirale génératrice en noir.

FIGURE 10 – Schéma illustrant le modèle de van Iterson

Un tel réseau est caractérisé par une paire d'entiers premiers entre eux (m, n) , qui donnent les nombres de spirales parallèles tournant dans un sens et dans l'autre ($m = 5$ et $n = 3$ dans la figure 10(a)) ; ces nombres correspondent

aussi à l'indice des disques qui sont en contact avec un disque pris comme disque d'origine (en général A_0). Van Iterson a déterminé les équations de tous les arrangements résultant en un couple (m, n) de spirales de contact. Grâce au théorème de Pythagore, on peut exprimer a, r et δ par rapport à m, n et un paramètre. On peut caractériser un arrangement par l'un des paramètres a, r ou δ . Il en résulte que l'on peut représenter chaque arrangement par une paire $(r/D, a/D)$, i.e. comme un point dans un plan. La courbe associée aux paires $(r/D, a/D)$ est un arbre binaire qui possède une structure fractale ; c'est l'arbre de van Iterson. La branche unique correspondant au motif $(1, 2)$ se partage en deux branches, l'une pour le motif $(1, 3)$, l'autre pour le motif $(2, 3)$, etc... (voir la figure 11).

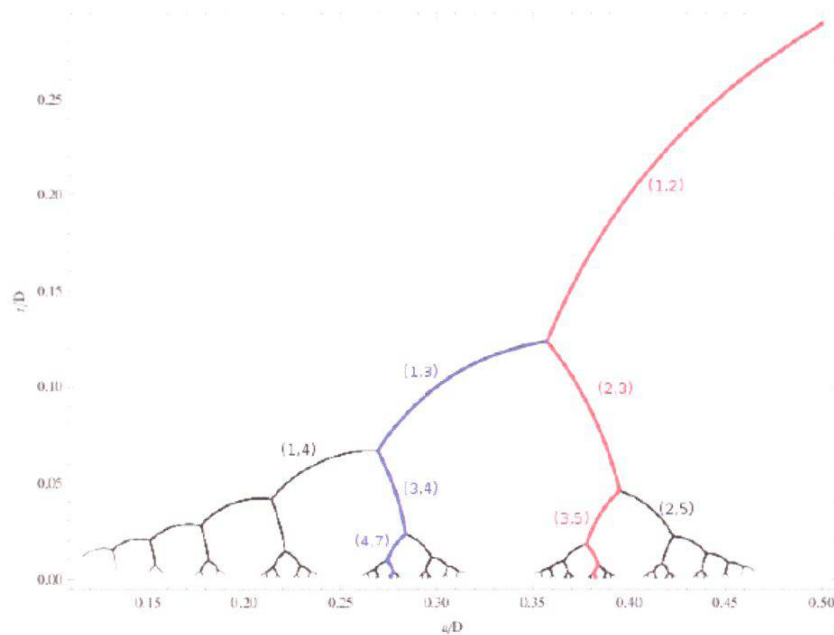


FIGURE 11 – Arbre fractal représentant les valeurs du couple (r, a) donnant un arrangement phyllotactique (m, n) , en rouge la branche des nombres de Fibonacci, en bleu la branche des nombres de Lucas.

Au fur et à mesure de la croissance de la plante, le rapport r/D devient plus petit. Essayons de voir ce qui se passe dans le cadre du modèle de van Iterson. La structure géométrique ne change pas tant que l'on ne se trouve pas sur un embranchement de l'arbre de van Iterson. Une fois arrivé à un

tel embranchement, on doit choisir entre deux possibilités, par exemple la paire (1, 3) ou la paire (2, 3). On sait que la nature choisit presque toujours la branche de Fibonacci, i.e. opte pour la paire (2, 3) au lieu de la paire (1, 3). Si ce modèle représente bien la réalité, on peut se demander comment la nature parvient à choisir la « bonne branche ».

Pour mieux comprendre cela, on peut étudier la compacité des différentes branches, c'est-à-dire calculer le rapport entre l'aire des disques et l'aire totale :

$$\beta = \frac{\text{Aire des disques}}{\text{Aire totale}}.$$

Plus l'arrangement est compact, plus l'aire occupée par les disques sera grande, donc plus β sera proche de 1. Il s'avère que, si l'on se trouve sur un point d'intersection de deux branches de l'arbre, la compacité est minimale et l'arrangement est hexagonal. Si l'on continue sur une branche, la compacité est maximale sur celle de Fibonacci : (1, 2), (2, 3), (3, 5), (5, 8), ...

Conclusion

Les deux modèles exposés ci-dessus peuvent reproduire les arrangements phyllotactiques. Mais ils n'ont pas d'ambition explicative, il s'agit uniquement de modèles, qui ne sont pas basés sur des faits biologiques. Les chercheurs essaient actuellement d'expliquer les diverses phyllotaxies en utilisant des principes ou des lois issues de la biologie et de la mécanique. Il est cependant assez fantastique que des modèles aussi simples que ceux que nous avons décrits mènent à des résultats si proches de la réalité.

3 L'auxine, un agent (presque) indétectable

3.1 Auxine et primordia

L'**auxine** (du grec $\alpha\nu\xi\alpha\nu\omega$ [auxano] = "croître"), ou acide indole 3-actique (IAA), est l'une des premières hormones végétales qui ait été découverte, en 1937. Les chercheurs ont longuement soupçonné qu'elle jouait un

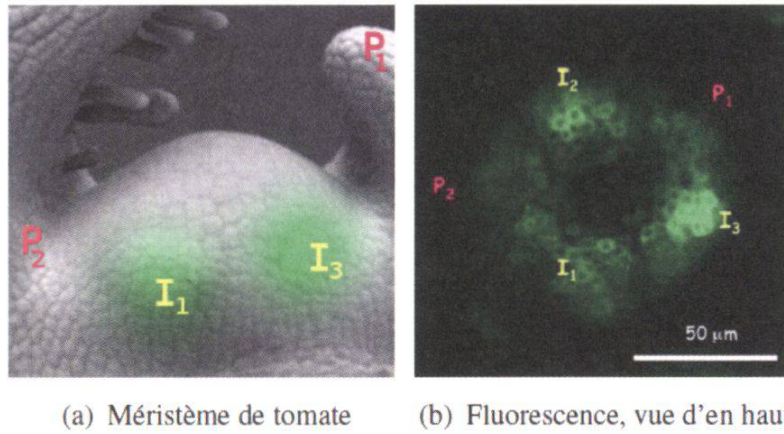


FIGURE 12 – Les anciens primordia sont indiqués par le symbole P, les nouveaux par I. Photos : D. Reinhardt (Université de Fribourg).

rôle fondamental pour la croissance des plantes en général. En effet, on observe qu'une accumulation de cette molécule dans une ou plusieurs cellules induit l'apparition d'un nouvel embryon, appelé **primordium** [RE]. Cependant, la concentration d'auxine ne peut pas être mesurée directement. Les biologistes la mesurent indirectement en utilisant l'expression d'un gène, par fluorescence (cf. figure 12, plus la concentration d'auxine est grande, plus le vert est clair). Les primordia déjà existants (en rouge dans la figure 12(a)) influencent le positionnement des nouveaux (en jaune).

Toute la question consiste à comprendre comment ces petites molécules d'auxine qui se déplacent de cellule en cellule font pour s'accumuler dans des endroits bien précis (on a vu précédemment que les nouveaux organes botaniques sont disposés de manière très régulière, produisant ainsi les motifs géométriques observés dans la nature). Historiquement, l'influence des anciens primordia sur les nouveaux a été vue sous deux angles différents : publiée en 1868, *la règle de Hofmeister* [HO] stipule que les nouveaux primordia se placent dans le plus grand espace disponible, alors que le deuxième principe propose que les anciens primordia repoussent les nouveaux. Ce dernier principe a été testé par *Douady et Couder* en 1996 [DO] : les éléments botaniques sont représentés physiquement par des gouttes d'un ferro-fluide. Les gouttes se repoussent et on observe diverses spirales, semblables à celles que l'on observe dans la nature. On peut aussi citer le travail mathématique

de [KU] sur ce principe.

On a vu que le flot d'auxine et son accumulation induisent la création des nouveaux primordia. On ne sait pas encore actuellement si les deux principes énoncés ci-dessus (qui ne sont que des hypothèses) peuvent se déduire des propriétés du flot d'auxine. Il est cependant remarquable que quelques travaux mathématiques basés sur ces deux principes soient capables de reproduire les motifs géométriques observés dans la nature. Le lecteur intéressé pourra consulter les articles mathématiques sur la question, par exemple [KU] et [AT].

3.2 Simulation du flot d'auxine

Plusieurs modèles mathématiques proposant une modélisation de flot d'auxine existent à l'heure actuelle (voir par exemple [SM] et [JO]). On peut voir une simulation de l'évolution temporelle du flot d'auxine dans la figure 13.

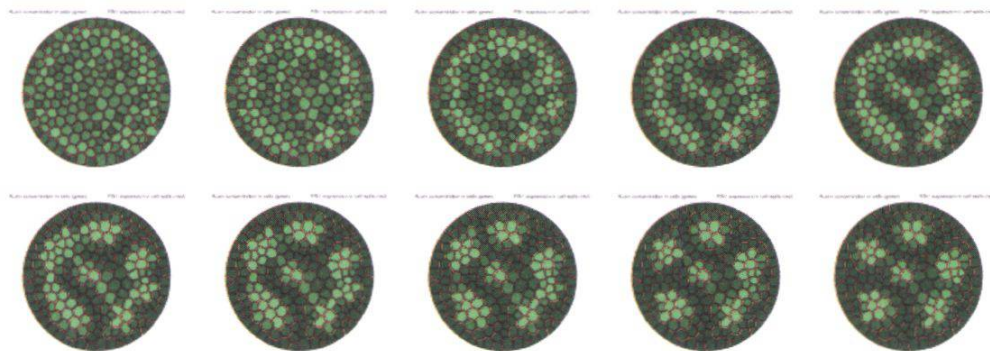


FIGURE 13 – Simulation de l'évolution temporelle du flot d'auxine. Plus le vert est clair, plus la quantité de molécules est grande.

Le flot d'auxine est polarisé, i.e. les passages de cellule en cellule sont favorisés dans certaines directions. Cette polarisation est une conséquence de la présence de protéines PIN qui se placent à l'interface des cellules : elles transportent les molécules d'auxine d'une cellule à une autre. Comment font les protéines PIN pour se placer sur les bonnes interfaces, de manière à polariser le flot d'auxine, et ensuite de créer des sites d'accumulation d'auxine ?

Les modèles mathématiques mettent en équation certains principes hypothétiques, qui sont ensuite simulés (voir figure 14). On ne sait rien de plus à l'heure actuelle.

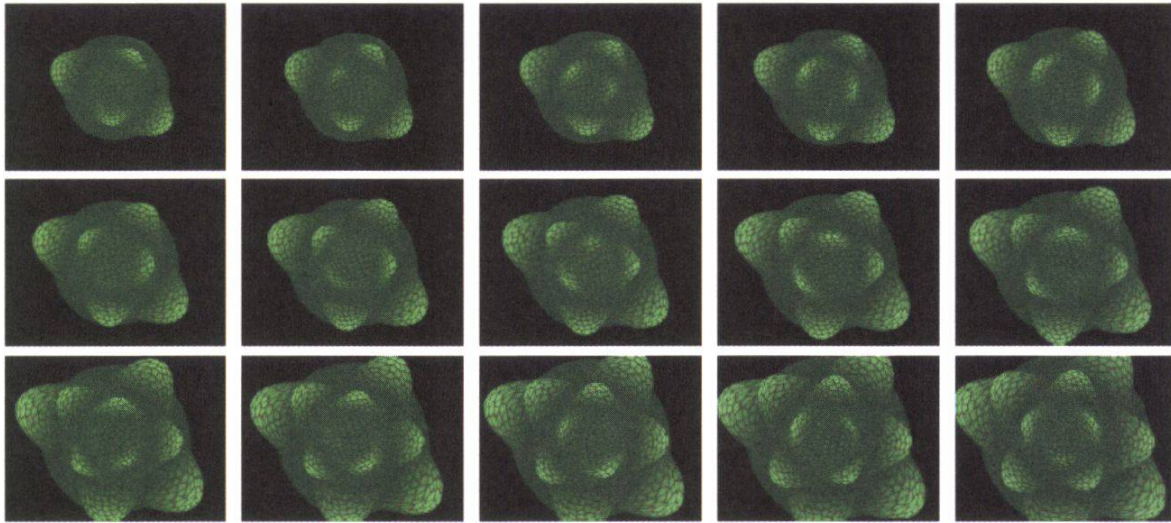


FIGURE 14 – Evolution temporelle du processus de transport de l'auxine par les protéines PIN, concentration d'auxine en vert, polarisation de PIN en rouge. Simulation R. Smith (Universität Bern) [SM].

Remerciements

Nous tenons à remercier Aleš Janka pour ses précieuses simulations, ainsi que Marlene Terra pour son travail bibliographique. Nous remercions par ailleurs Jean-Paul Berrut et Jean-Pierre Gabriel pour leurs remarques constructives.

Références

- [AD] I. ADLER, D. BARABE and R.V. JEAN (1997), *A history of the study of phyllotaxis*, *Annals of Botany*, Vol.80, 231-244
- [AT] P. ATELA, C. GOLÉ and S. HOTTON (2002), *A dynamical system for plant pattern formation : rigorous analysis*, *J. Nonlinear Sci.* Vol.12(6), 641-676
- [DO] S. DOUADY and Y. COUDER (1996), *Phyllotaxis as a dynamical self organizing process (part I, II, III)*, *J. Theo. Biol.*, Vol.139, 178-312.
- [HO] W. HOFMEISTER (1868), *Handbuch der Physiologischen Botanik*, W. Engelmann, Leipzig
- [JE] R. V. JEAN (1994), *Phyllotaxis : a Systemic Study of Plant Pattern Morphogenesis*, Cambridge University Press
- [JO] H. JÖNSSON et al. (2006), *An auxin-driven polarized transport model for phyllotaxis*, *PNAS*, Vol.103, 1633-1638
- [KU] M. KUNZ (1995), *Some analytical results about two physical models of phyllotaxis*, *Comm. Math. Phys.*, Vol.22, 261-295
- [RE] D. REINHARDT et al. (2003), *Regulation of phyllotaxis by polar auxin transport*, *Nature* Vol.426, 255-260
- [SM] R. SMITH et al. (2006), *A plausible model of phyllotaxis*, *PNAS*, Vol.103(5), 1301-1306
- [TH] J.H.M. THORNLEY and I.R. JOHNSON (2002), *Plant and Crop Modelling*, The Blackburn Press
- [VI] G. VAN ITERSON (1907), *Mathematische und mikroskopisch-anatomische Studien über Blattstellungen*, Gustav Fischer Verlag, Iena