
La Matematica nella Società e nella Cultura

RIVISTA DELL'UNIONE MATEMATICA ITALIANA

STEFANO ISOLA

Fillotassi: il più nell'uno

La Matematica nella Società e nella Cultura. Rivista dell'Unione Matematica Italiana, Serie 1, Vol. 7 (2014), n.2, p. 215–246.

Unione Matematica Italiana

http://www.bdim.eu/item?id=RIUMI_2014_1_7_2_215_0

L'utilizzo e la stampa di questo documento digitale è consentito liberamente per motivi di ricerca e studio. Non è consentito l'utilizzo dello stesso per motivi commerciali. Tutte le copie di questo documento devono riportare questo avvertimento.

*Articolo digitalizzato nel quadro del programma
bdim (Biblioteca Digitale Italiana di Matematica)
SIMAI & UMI*

<http://www.bdim.eu/>

La Matematica nella Società e nella Cultura. Rivista dell'Unione Matematica Italiana, Unione Matematica Italiana, 2014.

Fillotassi: il più nell'uno

STEFANO ISOLA

Lo scienziato non studia la natura perché è utile ma perché ne prova piacere, e ne prova piacere perché è bella. Se la natura non fosse bella, non varrebbe la pena studiarla e la vita non varrebbe la pena di essere vissuta.

Henri Poincaré, 1908

1. – Considerazioni preliminari

Come indica l'etimologia del nome – dal greco *phýllon*, 'foglia', e *tàksis*, 'disposizione' – la fillotassi è una branca della morfologia vegetale che nasce dalla meraviglia suscitata dall'osservazione delle forme botaniche. Ad esempio le regolarità nella disposizione dei semi nella corolla del girasole o delle scaglie nella pigna. O ancora la disposizione delle foglie lungo i fusti delle piante vascolari: nei tigli queste si collocano in genere da due parti opposte, corrispondenti a mezzo giro intorno al ramo; in altre piante, come il nocciolo, il rovo e il faggio, il passaggio da una foglia all'altra comporta un terzo di giro.

La più antica testimonianza su osservazioni di questo genere risale al trattato *Cause delle piante* (*Perì phytòn aition*) di Teofrasto (370-285 a.C.), in cui l'autore afferma ad esempio che "quelle che hanno foglie piatte le hanno in serie regolari". Leonardo da Vinci (1452-1519) nel suo *Trattato sulla pittura* descrisse una disposizione delle foglie in cicli di cinque: "Ha messo la natura le foglie degli ultimi rami di molte piante, che sempre la sesta foglia è sopra la prima, e così segue successivamente, se la regola non è impedita", ipotizzando che in tal modo le foglie superiori non oscurano la luce a quelle inferiori. Nel ramo di ciliegio riportato in Figura 1, la foglia 6 è orientata come la foglia 1 e le quattro foglie intermedie si dispongono su una spirale che fa due giri attorno al ramo. Per passare da una foglia alla successiva occorre ruotare di un angolo costante, detto *angolo di divergenza*, che in questo caso è pari a $2/5$ di un angolo giro.

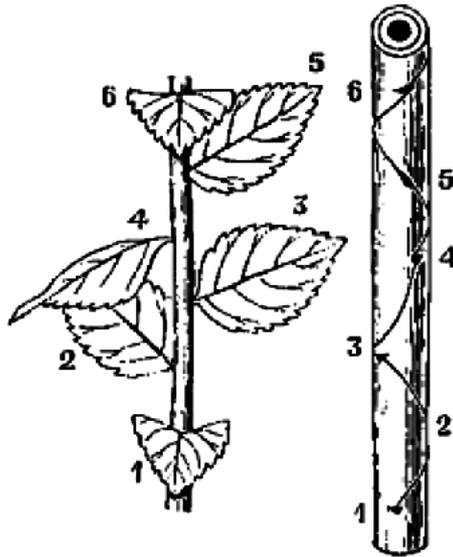


Figura 1

Da notare che Keplero (1571-1630), partendo dalla stessa osservazione di Leonardo, ebbe quella che possiamo chiamare un'ingiustificata ma feconda intuizione: ossia che il numero 5 delle foglie fosse da intendere come il quinto termine della serie 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, ... introdotta da Fibonacci (1170-1240) nel suo *Liber abbaci*.

Una pianta può essere considerata come una superficie su di un fusto che continuamente accresce il proprio volume con la sovrapposizione di nuove superfici. La crescita di tali superfici avviene a partire dalla parte apicale del fusto, dove si trova una gemma composta da un **apice meristemato** ⁽¹⁾. Termine coniato dal botanico svizzero Karl Wilhelm von Nägeli nel 1858, avvolto dalle giovani foglioline che esso stesso produce trovandosi costantemente in uno stato di attività embrionale ⁽²⁾. L'oggetto della fillotassi può dunque essere inteso come lo studio del modo in cui unità botaniche di diversa

⁽¹⁾ Termine coniato dal botanico svizzero Karl Wilhelm von Nägeli nel 1858, dal greco *merizein*, 'dividere'.

⁽²⁾ Cioè è formato da un tessuto vegetale le cui cellule mantengono la capacità di dividersi per mitosi originando nuove cellule.

natura, come foglie, spine, semi, stami, scaglie, fiori, ecc. – che al momento della loro generazione vengono accomunate nella categoria dei **primordi** – emergono disponendosi nel corso della crescita della pianta attorno alla zona attiva apicale. E il suo aspetto più suggestivo è senza dubbio l'apparizione di reticoli formati da famiglie di **spirali**, levogire e destrogire, dove il numero dei due tipi di spirali è quasi sempre dato da numeri successivi della sequenza di Fibonacci, o sue semplici varianti ⁽³⁾.

Nel girasole in Figura 2 sono chiaramente visibili 21 spirali levogire e 34 spirali destrogire.



Figura 2

⁽³⁾ La successione di Fibonacci già vista nel testo può essere ottenuta per mezzo della ricorsione $f_{n+1} = f_n + f_{n-1}$, per ogni $n \geq 2$, con $f_1 = f_2 = 1$. Se invece scegliamo i dati iniziali $f_1 = 1$ e $f_2 = 3$, con la stessa regola otteniamo la successione di Lucas: 1, 3, 4, 7, 11, 18, 29, ... Vale la pena osservare che la fillotassi costituisce uno dei contesti fenomenici più solidi e significativi in cui si osserva l'effettiva occorrenza dei numeri di Fibonacci [19], e della correlata "sezione aurea" $\tau = \lim f_{n+1}/f_n = (\sqrt{5} + 1)/2 = 1,6180\dots$. Questi interessanti oggetti matematici, per altro, si trovano sempre più spesso alla base di affabulazioni numerologiche di vario tipo sui rapporti tra "natura" e "arte" che, nella gran parte dei casi, a uno sguardo critico si rivelano sintomi di un preoccupante processo di impoverimento culturale.

*Isopogon formosus**Isopogon petiolaris*

Figura 3

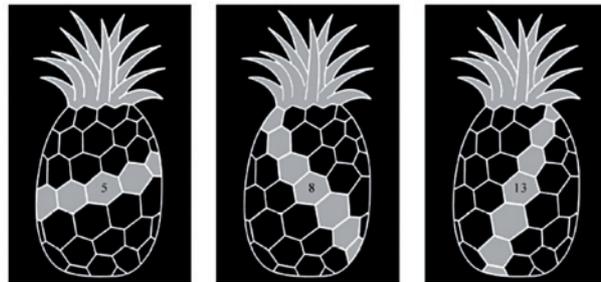


Figura 4

Ma le forme tipiche della fillotassi a spirale possono essere osservate in configurazioni geometriche diverse: oltre al disco (come nel girasole), un cono, come nella pigna, nella margherita o in alcuni fiori australiani del genere *Isopogon* mostrati in Figura 3, o un cilindro, come nell'ananas in Figura 4.

Infine, oltre agli ordinamenti a spirale, esistono in natura anche ordinamenti **verticillati**, in cui i primordi appaiono a gruppi di due o più elementi, e questi ultimi sono organizzati o in modo alternato, cioè tale che i primordi appaiono sopra gli spazi lasciati dai primordi del gruppo precedente, come nelle piantine di menta o di ortica, oppure in modo sovrapposto, con i primordi di ogni gruppo sovrapposti a quelli del gruppo

precedente, come nella ruta. Come evidenziato dagli esperimenti di Mary e Robert Snow, una pianta può mostrare entrambe le modalità – a spirale e verticillata – nello stesso tempo, e può anche passare da una all'altra [26]. L'anice stellato, ad esempio, mostra una fillotassi a spirale nello sviluppo della gemma, ma nei fiori maturi i carpelli⁽⁴⁾ sembrano organizzati con modalità verticillata. La diversità morfologica delle piante, manifesta sul piano ontogenetico come su quello filogenetico, è in ogni caso il prodotto della singolarità e della contingenza della loro storia evolutiva. Ma, nello stesso tempo, l'evidenza di sorprendenti convergenze morfologiche nei processi di attivazione degli organi in *taxa* distinti spinge alla ricerca di vincoli regolativi comuni.

Le prime osservazioni e considerazioni sistematiche sulla distribuzione a spirale nelle piante, nonché l'introduzione dello stesso termine 'fillotassi', sono rintracciabili nel trattato *Recherches sur l'usage des feuilles dans les plantes*, scritto nel 1754 dal naturalista svizzero Charles Bonnet (1720-1793), che tra l'altro riprese l'ipotesi finalistica adottata da Leonardo secondo la quale la disposizione a spirale delle foglie sul fusto assicura la migliore circolazione dell'aria e della luce⁽⁵⁾. Nella prima metà dell'Ottocento, con i lavori di Carl Schimper (1830) e Alexander Braun (1835), ma soprattutto dei fratelli Louis e Auguste Bravais (1837), un botanico e un fisico-cristallografo, la fillotassi inizia a configurarsi come una disciplina in cui l'osservazione fenomenica si combina con ipotesi teoriche e l'uso di strumenti matematici. Tra le altre cose, in questa fase furono introdotti i concetti di elica generatrice, angolo di divergenza e di parastiche di cui parleremo più avanti.

Vale ricordare che la legittimità di un approccio alla fillotassi con strumenti matematici è stata oggetto di acceso dibattito per un secolo circa. Ad esempio fu messa in discussione dal botanico Sachs nel suo

⁽⁴⁾ Foglie modificate con funzioni riproduttive.

⁽⁵⁾ Tale ipotesi fu poi ripresa nella seconda metà dell'Ottocento dal botanico austriaco Julius von Wiesner che la reinterpretò in chiave evolutivista formulando quella che nei manuali di botanica è nota come *legge di Wiesner*. D'altra parte, è noto come le piante 'risolvano' l'importante problema dell'esposizione alla luce in molti modi diversi, ad esempio attraverso il movimento, o comunque con criteri non necessariamente legati all'oggetto della fillotassi: l'ordinamento basilare delle foglie.

Textbook of botany del 1882, in cui sostenne l'irriducibile soggettività delle regolarità osservate ⁽⁶⁾. D'altra parte, botanici come Church [7], van Iterson [14] e Richards [23], sostennero che per migliorare la nostra comprensione della fillotassi fosse indispensabile elaborare modelli matematici basati su ipotesi botaniche, come quella proposta da Hofmeister nel 1868, secondo la quale i nuovi primordi si formano periodicamente nello iato più grande lasciato dai primordi precedenti. Successivamente, gli Snow suggerirono che non fosse il tempo tra le apparizioni dei primordi a rimanere costante, ma piuttosto la loro dimensione, cosicché un nuovo primordio può apparire non appena c'è abbastanza spazio per lui [27]. Infine, come osservato da Church, questo tipo di regole può essere ulteriormente specificato con la richiesta che i nuovi primordi si formino o in modo simmetrico attorno all'apice, oppure secondo una particolare asimmetria che garantisca la maggior continuità durante la crescita della pianta:

Either the plant acquires true symmetry and maintains it by adding curves in either direction simultaneously (cf. *Equisetum*), or that asymmetrical system must be adopted in which the expansion transitions can be effected with the least loss of regular construction. The system which fulfils these demands is the Fibonacci series; and from merely numerical reasons there appears to be a balance in favour of the chance of the initiation of curves in these ratios to begin with. So that, granted the asymmetrical condition of phyllotaxis is the primitive one, the general occurrence of curve-ratios in the Fibonacci series would be mathematically expected to occur. The choice of the plant for optimum phyllotaxis relations, in fact, lies between *true symmetry* and the *Fibonacci type of asymmetry*. ⁽⁷⁾

⁽⁶⁾ Curiosamente, tale punto di vista fu in parte accolto anche da D'Arcy Thompson (1917).

⁽⁷⁾ O la pianta acquisisce piena simmetria e la mantiene sovrapponendo curve in entrambe le direzioni simultaneamente (cf. *Equisetum*), oppure deve essere adottato un sistema asimmetrico tale da permettere la minima perdita di regolarità nelle transizioni dovute all'espansione successiva. Il sistema che risponde a tali requisiti è la serie di Fibonacci; e per ragioni puramente numeriche sembra che sia favorita la possibilità di iniziare le curve proprio con tali rapporti. Così, posto che la condizione asimmetrica sia quella primitiva, l'occorrenza generale di rapporti tra curve secondo la serie di Fibonacci sarebbe da aspettarsi anche matematicamente. La scelta della pianta tra relazioni di fillotassi ottimali è quindi ristretta alle due alternative della *piena simmetria* e dell'*asimmetria tipo Fibonacci*. Vedi [7], p. 343.

Quale che sia la simmetria adottata, l'assunzione biologica che i nuovi primordi si formino nello iato più grande lasciato dai precedenti sarà genericamente indicata nel seguito come *ipotesi di Hofmeister-Snow*.

Ora, la varietà dei modelli proposti nell'indagine matematica della fillotassi⁽⁸⁾ mette in luce un elemento di carattere epistemologico che in altri campi operativamente più 'stabilizzati' risulta spesso più opaco: ovvero che l'indagine matematica può assumere, tra i diversi significati in circolazione, quello di tentativo di costruire *modelli teorici di fenomeni*, questi ultimi intesi non come *fatti naturali* di cui occorre trovare la ragione ultima⁽⁹⁾, ma come *apparenze da salvare*⁽¹⁰⁾. In questo senso, un modello teorico della fillotassi comprenderà entrambi gli aspetti della *generazione* e del *riconoscimento* di forme, e in tal guisa si può dire che un traguardo importante è stato raggiunto con il cosiddetto *Teorema fondamentale della fillotassi*, dimostrato da Adler nel 1974, in cui si rende precisa la relazione tra l'elica generatrice, l'angolo di divergenza e le spirali secondarie (parastiche) che risultano *visibili*, nel senso che verrà specificato in seguito. Questo risultato è stato ottenuto sotto l'ipotesi che il criterio di formazione dei primordi sull'apice merismatico sia quello di massimizzare la distanza minima tra di essi, risultante da una pressione di contatto tra i primordi stessi. Tuttavia altre ipotesi di tipo fisico, basate sulla minimizzazione dell'energia [10], o di una opportuna funzione entropia [15], o ancora sulla massimizzazione dell'energia di repulsione [17], conducono sostanzialmente allo stesso risultato. In un certo senso, tali assunzioni possono essere riguardate come diverse specificazioni dell'ipotesi biologica di Hofmeister-Snow menzionata più sopra.

⁽⁸⁾ Il variegato sviluppo della fillotassi come disciplina scientifica che si avvale anche di strumenti matematici è singolarmente poco noto in Italia e, a parte alcune felici eccezioni [1], generalmente assente dalla letteratura scientifica non specialistica.

⁽⁹⁾ Adottando nella fattispecie un prospettiva ontogenetica in cui si assume che vi sia un meccanismo causale fondamentale, di tipo fisico o chimico, effettivamente operante nell'apice e responsabile della generazione delle forme osservate (per una rassegna dei vari meccanismi proposti vedi ad es. [25], mentre un approccio alternativo di tipo 'sistemico' è indicato in [15]).

⁽¹⁰⁾ Adottando perciò il criterio di verità caratteristico delle scienze esatte nella loro formulazione originale, che risale all'età ellenistica (vedi [24]).

Osserviamo inoltre che alcune morfologie caratteristiche della fillostassi sono riproducibili in laboratorio in sistemi puramente ‘fisici’, costituiti ad esempio da magneti vincolati su un disco o un cilindro e soggetti a forze repulsive (vedi [10], [17], [20]). Se da una parte ciò implica l’incompletezza di ogni tentativo di spiegazione puramente genetica della fillostassi, dall’altra costituisce un esempio eloquente di come la teorizzazione di eventuali forze di tipo fisico possa aiutare a comprendere la dinamica *locale* nell’ontogenesi di un organismo vivente, come ad esempio la forma di alcuni suoi organi, laddove i processi di scambio di materia ed energia risultino dominanti. A livello dell’organismo intero tali forze svolgeranno il ruolo di *vincoli dinamici* al suo stato biologico normale (crescita, motilità, proliferazione con variazione, ecc.). Tuttavia, come già accennato, la specificazione di tali vincoli dinamici non può che costituire una comprensione *incompleta* della morfogenesi vivente, sempre soggetta alla variabilità e alle irregolarità che contribuiscono alla sua ‘robustezza’ evolutiva, e che la rendono in definitiva l’irriducibile prodotto di una *storia singolare* [18]. Possiamo per altro osservare che i ritmi biologici delle piante (metabolico, clorofilliano, di attivazione di organi, ecc.), diversamente da quelli degli animali, sono prevalentemente subordinati ai ritmi fisici esterni, cosicché, almeno in una certa misura e per alcune importanti caratteristiche, la dinamica corrispondente sarà una dinamica di tipo ‘geodetico’ descrivibile nel quadro della fisica-matematica.

Pertanto, nell’attesa di un’auspicabile ripresa a pieno titolo del problema *teorico* dell’evoluzione, dunque della storia, come elemento indispensabile per una spiegazione coerente del vivente in un quadro monista ⁽¹⁾, non possiamo che adottare una procedura, per altro assai usuale nella modellizzazione biologica, in cui si trasforma una parte di un organismo in un sistema in qualche misura separato dall’organismo stesso e dal contesto biologico a cui appartiene, ricavandone una comprensione più o meno soddisfacente della fenomenologia osser-

⁽¹⁾ Problema sollevato ripetutamente in passato, a partire dai naturalisti del XVIII secolo, come Buffon e Lamarck, ma che nell’attuale schema neodarwinista dominante appare deformato in un quadro in cui la storia è reificata a memoria o codice (su questi temi si veda ad es. [21]).

vata, nella prospettiva di poter poi dedurre da questa indicazioni sulla possibilità di comprendere la forma effettiva della pianta come il dispiegamento di una storia singolare soggetta a vincoli interni ed esterni.

La modellizzazione locale potrà essere di tipo dinamico, cioè tale da oggettivizzare direttamente un ipotetico processo generativo alla base delle forme osservate, e riconducendosi dunque nelle tecniche e nei concetti al contesto della teoria dei sistemi dinamici; oppure, può focalizzare l'attenzione sui cambiamenti morfologici che si osservano al variare di un parametro solo implicitamente legato al processo generativo, riconducendosi così a tecniche e concetti prossimi alla cristallografia e alla meccanica statistica.

Nella prossima sezione verranno innanzitutto introdotti i principali concetti matematici utilizzati nella modellizzazione della fillotassi, come quello di elica generatrice, angolo di divergenza, divergenza secondaria, distanza internodale, parastica, ecc., nel contesto di una costruzione teorica significativa e storicamente importante: il modello di van Iterson. Nella presentazione della formulazione originale del modello e nella discussione iniziale di alcune delle sue proprietà basilari verrà adottato prevalentemente il secondo degli approcci elencati sopra, con l'introduzione di un opportuno parametro di controllo. In questo quadro verrà dimostrata una versione del Teorema fondamentale della fillotassi ed effettuata un'analisi dettagliata delle possibili transizioni morfologiche osservabili al variare di tale parametro (Lemma 2.1 e discussione successiva). L'analisi culminerà nella Sezione 2.1 con la caratterizzazione analitica del diagramma di van Iterson 'sfrondato', in cui si mostrano tutte le successioni di rotture di simmetria che danno luogo alle morfologie compatibili con il suddetto Teorema (Proposizione 2.1 e discussione successiva). Infine verrà introdotta una caratterizzazione originale dei vincoli dinamici sottostanti ciascuno dei possibili cammini sul diagramma utilizzando una mappa razionale la cui azione sui numeri reali positivi può essere agevolmente espressa per mezzo del loro sviluppo in frazione continua. In particolare, ciò darà luogo a un'elegante formulazione aritmetica delle sequenze associate alla fillotassi nor-

male e anomala, che esauriscono la quasi totalità della morfogenesi a spirale osservata nelle piante (Sezione 2.2). L'articolo si chiude con alcune considerazioni sulle potenzialità e sui limiti della modellizzazione matematica in biologia alla luce di quanto discusso in precedenza.

2. – Il modello cilindrico di van Iterson

Dopo il pionieristico lavoro dei fratelli Bravais, uno dei primi tentativi di modellizzare matematicamente la fillotassi risale al 1907, ed è dovuto al botanico olandese Gerrit van Iterson [14]. L'analisi di van Iterson fu successivamente riscoperta ed estesa da Erickson [12]. In questo studio, i primordi sono assimilati a cerchi tangenti disposti su una superficie cilindrica (che dunque modella l'apice) e i loro centri costituiscono i vertici di un reticolo lineare sul cilindro. Vale osservare che tale modellizzazione assume implicitamente un'ipotesi del tipo Hofmeister-Snow, in cui ogni primordio si forma al centro di un cerchio il cui diametro relativo alla circonferenza del cilindro indichiamo con d . Tale parametro, il solo del modello, rappresenta dunque il rapporto tra le dimensioni dei primordi e quelle dell'organismo intero (corolla del fiore, corpo del frutto, ecc.).

Il reticolo lineare sul cilindro può essere generato da un singolo punto con operazioni di simmetria dette isometrie o congruenze [28]. La più generale congruenza in questo contesto è il movimento elicoidale, le cui componenti sono traslazioni lungo l'asse del cilindro e rotazioni attorno ad esso⁽¹²⁾.

Van Iterson raggruppa i reticoli simmetrici ottenuti in questo modo in due famiglie: reticoli *semplici*, in cui un dato cerchio orizzontale può passare attraverso un solo punto del reticolo, e reticoli *coniugati*, in cui due o più punti possono appartenere allo stesso cerchio. Il primo caso corrisponde nella tassonomia vegetale alla situazione di 'foglie alternate', in cui durante la crescita della

⁽¹²⁾ Nel caso del cono o del disco, le eliche saranno rimpiazzate da spirali logaritmiche, altrimenti dette *equiangolari*, in quanto l'angolo tra la tangente alla curva e il raggio vettore è costante.

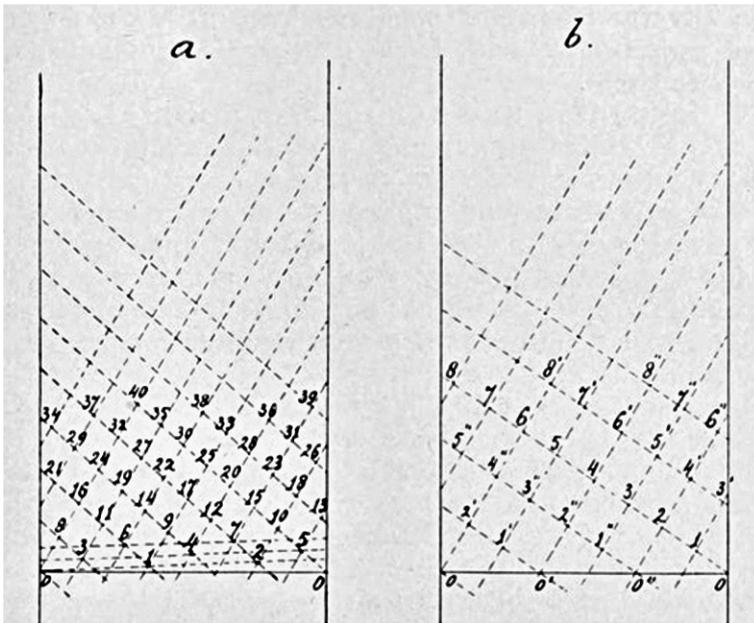


Figura 5

pianta nasce un solo primordio per volta, il secondo alla situazione ‘verticellata’ in cui due o più primordi possono formarsi nello stesso momento. Nei reticoli semplici, i vertici possono essere connessi da una singola elica, come mostrato nella parte (a) della Figura 5 (dove è riportato il reticolo piano sul rivestimento universale ottenuto “srotolando” il cilindro) mentre nella parte (b) il reticolo è generato da tre eliche distinte.

Nella Figura 5, ripresa dal lavoro originale di van Iterson [14], i punti sono numerati in accordo con la loro distanza crescente lungo l’asse del cilindro (rispetto a un dato cerchio orizzontale). Nel caso del reticolo semplice, l’unico studiato da van Iterson, esistono ovviamente infinite eliche che collegano punti successivi in ordine seriale⁽¹³⁾. La più corta tra queste, cioè quella con la pendenza maggiore, è detta **elica generatrice** (evidenziata nella parte (a) della

⁽¹³⁾ Come in certi frutteti in cui gli alberi appaiono allineati lungo molte direzioni diverse.

figura). Tale elica è caratterizzata da due parametri, l'angolo x tra due punti successivi, chiamato dai botanici **angolo di divergenza**, e la loro distanza verticale y , detta **distanza internodale**. Per determinare una scala per y assumiamo la circonferenza del cilindro unitaria, ovvero $x \in [0, 1)$, cosicché $y = px$, dove p è il 'passo' dell'elica, ovvero la distanza verticale tra due punti su di essa il cui angolo differisce di un'unità.

Oltre all'elica generatrice, vi sono altre eliche, dette **parastiche**, lungo le quali i punti del reticolo si succedono in modo che la differenza dei loro numeri seriali è un numero intero costante maggiore di uno. Se m è tale intero, vi saranno come prima infinite eliche con questa proprietà, ma le più brevi tra di esse, quelle che hanno pendenza maggiore, dette m -parastiche, sono esattamente m ⁽¹⁴⁾. Nella parte (a) della figura precedente si vedono otto 8-parastiche con pendenza positiva e cinque 5-parastiche con pendenza negativa. Le proprietà di una m -parastica si possono discutere in termini del movimento elicoidale lungo la spirale generatrice (o 1-parastica) corrispondente alla variazione angolare $mx \pmod{1}$ e alla traslazione verticale my . Infatti, il tratto di elica generatrice che va dal punto 0 al punto m si avvolgerà un numero $A_m(x)$ di volte attorno al cilindro (che van Iterson chiama *encyclic number*) e possiamo definire un angolo $\delta_m(x)$, detto **divergenza secondaria**, pari alla più piccola differenza angolare tra 0 e m , ovvero

$$(1) \quad \delta_m = mx - A_m$$

In altre parole, A_m rappresenta l'intero più vicino a mx mentre δ_m ha valori nell'intervallo chiuso $[-1/2, 1/2]$. Diremo poi che una parastica è **omodroma** se si avvolge sul cilindro nella stessa direzione dell'elica

⁽¹⁴⁾ Il fatto che lungo una m -parastica i numeri seriali dei primordi successivi differiscano di m costituisce la tesi del cosiddetto *teorema di Bravais-Bravais* (1837). Osserviamo che l'elica generatrice forma un sottogruppo discreto $R(x, y)$ del cilindro, isomorfo a \mathbb{Z} . Allo stesso modo, una m -parastica forma un sottoreticolo isomorfo a $m\mathbb{Z}$. I laterali di tale sottoreticolo sono le sue traslazioni con gli elementi di $R(x, y)$ e le eliche corrispondenti sono altrettante m -parastiche. Dal momento che l'indice del sottoreticolo in $R(x, y)$ è m , di m -parastiche ve ne sono in tutto m .

generatrice, **antiomodroma** nel caso opposto. Generalmente, le strutture della fillotassi sono percepite a partire da due serie di parastiche “più visibili” delle altre perchè formate da punti più vicini e in **opposizione** tra loro: una che si avvolge con pendenza positiva, lungo la quale i vertici si succedono con incremento costante m , e una con pendenza negativa, con incremento n . Le due eliche delle rispettive famiglie che partono dal vertice 0 si incontrano nel vertice mn . È inoltre facile rendersi conto che nell'ipotesi di semplicità del reticolo, m ed n devono essere primi tra loro, e dunque il vertice mn è il primo punto d'intersezione delle due eliche. Infine, per indicare una coppia (n, m) di parastiche in opposizione, adotteremo la convenzione di scrivere prima l'indice di quella con pendenza negativa, poi l'indice di quella con pendenza positiva. In modo alternativo, adottando la notazione complessa $z = x + iy$ e $z_k = \delta_k + ik y = kx - \Delta_k + ik y = kz - \Delta_k$, la coppia di parastiche individuata da (z_n, z_m) è ordinata in modo tale che $\text{Arg}(z_n) > \text{Arg}(z_m)$.

DEFINIZIONE 2.1. – *Diremo che un sistema di (n, m) -parastiche in opposizione è **visibile** se c'è un punto del reticolo ad ogni intersezione delle due eliche* ⁽¹⁵⁾.

Ora, assumendo la circonferenza del cilindro unitaria, l'elica generatrice può essere sollevata a formare un reticolo piano generato dai vettori OP e OQ dove $P = (1, 0)$ e $Q = (x, y)$. L'area del parallelogramma fondamentale di tale reticolo è $A = 1 \cdot y - 0 \cdot x = y$. D'altra parte, le coordinate dell' m -esimo e dell' n -esimo punto del reticolo sono (δ_m, my) e (δ_n, ny) , rispettivamente. Pertanto, in accordo con la Definizione 2.1 e usando ([13], Teorema 34), avremo che una coppia di (n, m) -parastiche in opposizione è visibile se e solo se $|ny\delta_m - my\delta_n| = y$, ovvero, tenendo anche conto della convenzione sull'ordine degli indici m e n ,

$$(2) \quad n\delta_m - m\delta_n = 1$$

⁽¹⁵⁾ Si può mostrare che ciò è equivalente al fatto che il triangolo di vertici $(0, m, n)$ non contiene, né al suo interno né lungo i suoi lati, altri punti del reticolo (vedi [16]).

La nozione di visibilità delle parastiche è stata a lungo dibattuta, ricercandone l'oggettività⁽¹⁶⁾. Secondo alcuni autori, quest'ultima può essere ottenuta qualora si riesca a legare esplicitamente una data configurazione visibile con i suoi 'elementi generatori', in primo luogo l'angolo di divergenza. A questo proposito, Adler ha ottenuto un risultato noto come **teorema fondamentale della fillotassi**, che per molti autori rappresenta una svolta (vedi [15], Appendice 4), e che riportiamo qui nella forma seguente.

LEMMA 2.1. – *La coppia di (n, m) -parastiche, con $(n, m) \neq (1, 1)$, è visibile e in opposizione, se e solo se $x \in \left[\frac{\Delta_m}{m}, \frac{\Delta_n}{n} \right]$, dove i numeri Δ_m e Δ_n , definiti da (1) e (2), sono gli unici interi che soddisfano*

$$m\Delta_n - n\Delta_m = 1 \quad e \quad \left[\frac{\Delta_m}{m}, \frac{\Delta_n}{n} \right] \subset [0, 1].$$

Vale inoltre l'identità

$$(3) \quad \Delta_m + \Delta_n = \Delta_{m+n}$$

DIMOSTRAZIONE. Osserviamo innanzitutto che, dati m e n , vi sono infinite coppie di interi Δ_m e Δ_n che soddisfano l'equazione unimodulare $m\Delta_n - n\Delta_m = 1$, ottenuta combinando (1) e (2). Tuttavia la (1) implica che $\Delta_m \in [0, m]$ e $\Delta_n \in [0, n]$ e la semplicità del reticolo implica che n e m sono primi tra loro. Da ciò segue facilmente che Δ_m e Δ_n sono le uniche soluzioni intere. Infine, dividendo l'equazione unimodulare per mn , si ottiene $\frac{\Delta_n}{n} - \frac{\Delta_m}{m} = \frac{1}{mn}$ cosicché $\frac{\Delta_m}{m} < \frac{\Delta_n}{n}$ e $\left[\frac{\Delta_m}{m}, \frac{\Delta_n}{n} \right] \subset [0, 1]$. Se ora x è compreso tra gli estremi $\frac{\Delta_m}{m}$ e $\frac{\Delta_n}{n}$ allora $(mx - \Delta_m)(nx - \Delta_n) < 0$ e dunque le divergenze secondarie δ_m e δ_n hanno segni opposti, ovvero le parastiche sono in opposizione. L'ultima proprietà si vede osservando innanzitutto che

$$1 = m\Delta_n - n\Delta_m = (m+n)\Delta_n - n(\Delta_m + \Delta_n)$$

⁽¹⁶⁾ Si veda ad esempio la discussione riportata in [15], Cap. 2.

la distanza angolare tra i vertici 0 e mn è uguale a $n\delta_m$. Similmente, la distanza angolare tra i due vertici lungo la n -parastica è $|m\delta_n|$. Inoltre l'angolo d'intersezione delle due parastiche è $\alpha = \beta + \gamma$, con $\tan \beta = |\delta_m|/my$ e $\tan \gamma = |\delta_n|/ny$. In particolare, usando la formula di addizione per la tangente insieme alla (2) si ottiene

$$(4) \quad mn y^2 - y \cot \alpha + \delta_n \delta_m = 0$$

E, sempre in riferimento alla Figura 6, si ha

$$(n\delta_m)^2 + (mny)^2 = (nd)^2 \quad \text{e} \quad (m\delta_n)^2 + (mny)^2 = (md)^2$$

Sottraendo la seconda dalla prima si ricava

$$(5) \quad d = \sqrt{((n\delta_m)^2 - (m\delta_n)^2)/(n^2 - m^2)}$$

Se invece eliminiamo d^2 otteniamo

$$(6) \quad y = \sqrt{(\delta_m^2 - \delta_n^2)/(n^2 - m^2)}$$

Infine, il teorema del coseno dà

$$1 = (md)^2 + (nd)^2 - 2(md)(nd) \cos \alpha$$

da cui ricaviamo il rapporto d in funzione dei dati (α, m, n) :

$$(7) \quad d^{-1} = \sqrt{m^2 + n^2 - 2mn \cos \alpha}$$

Ora, una breve riflessione mostra che per ogni data coppia di interi positivi m, n , la configurazione in cui una coppia di (n, m) -parastiche è visibile, è compatibile con i valori dell'angolo α compresi nell'intervallo $\pi/3 \leq \alpha \leq 2\pi/3$, dove valori diversi di α si ottengono variando il diametro d dei cerchi tangenti (che come sappiamo svolge il ruolo di parametro) in accordo con la (7). I valori estremi corrispondono alle condizioni di impacchettamento più denso dei cerchi tangenti, quella cioè in cui ciascun cerchio è tangente ad altri sei (impacchettamento esagonale). Pertanto si ha $|\cos \alpha| \leq 1/2$

e dunque

$$(8) \quad m^2 + n^2 - mn \leq \frac{1}{d^2} \leq m^2 + n^2 + mn$$

D'altra parte, osservando che

$$m^2 + n^2 + mn = m^2 + (m+n)^2 - m(m+n) = (m+n)^2 + n^2 - (m+n)n$$

vediamo che la limitazione superiore, in (8), delle (n, m) -parastiche ha due possibilità: essere uguale alla limitazione inferiore di $(m+n, m)$ -parastiche, oppure a quello di $(n, m+n)$ -parastiche. Analogamente, se $n > m$,

$$m^2 + n^2 - mn = m^2 + (n-m)^2 + m(n-m)$$

e quindi la limitazione inferiore delle (n, m) -parastiche è uguale a una limitazione superiore delle $(n-m, m)$ -parastiche. Se invece $m > n$ allora scriviamo

$$m^2 + n^2 - mn = n^2 + (m-n)^2 + n(m-n)$$

e quindi la limitazione inferiore delle (n, m) -parastiche è uguale a una limitazione superiore delle $(n, m-n)$ -parastiche. Essendo poi le condizioni limite quelle di impacchettamento più denso, esse sono anche caratterizzate dalla presenza di tre parastiche invece di due: $(m-n, m, n)$ nel limite inferiore, $(n, m+n, m)$ in quello superiore.

Una situazione di questo tipo con $m = 3$ e $n = 5$ è mostrata in Figura 7, dove si vede la biforcazione $(5, 3) \rightarrow (5, 8)$ passando per il punto triplo $(5, 8, 3)$ (cioè del secondo tipo elencato sopra). Nei casi (a), (b) e (c) la 3-parastica è omodroma all'elica generatrice.

NOTA 2.2. – Un semplice argomento geometrico a supporto del Lemma 2.1 si può desumere confrontando i triangoli di vertici $(0, 6, 1)$ e $(0, 15, 0)$ nella situazione b) della Figura 7: in presenza di una coppia visibile di (n, m) -parastiche in opposizione si può sempre trovare un intero $1 \leq p < n$ tale che i triangoli di vertici $(0, pm, 1)$, $(0, mn, 0)$ sul reticolo cilindrico sono approssimativamente simili (nel caso riportato nella Figura 7, $p = 2$).

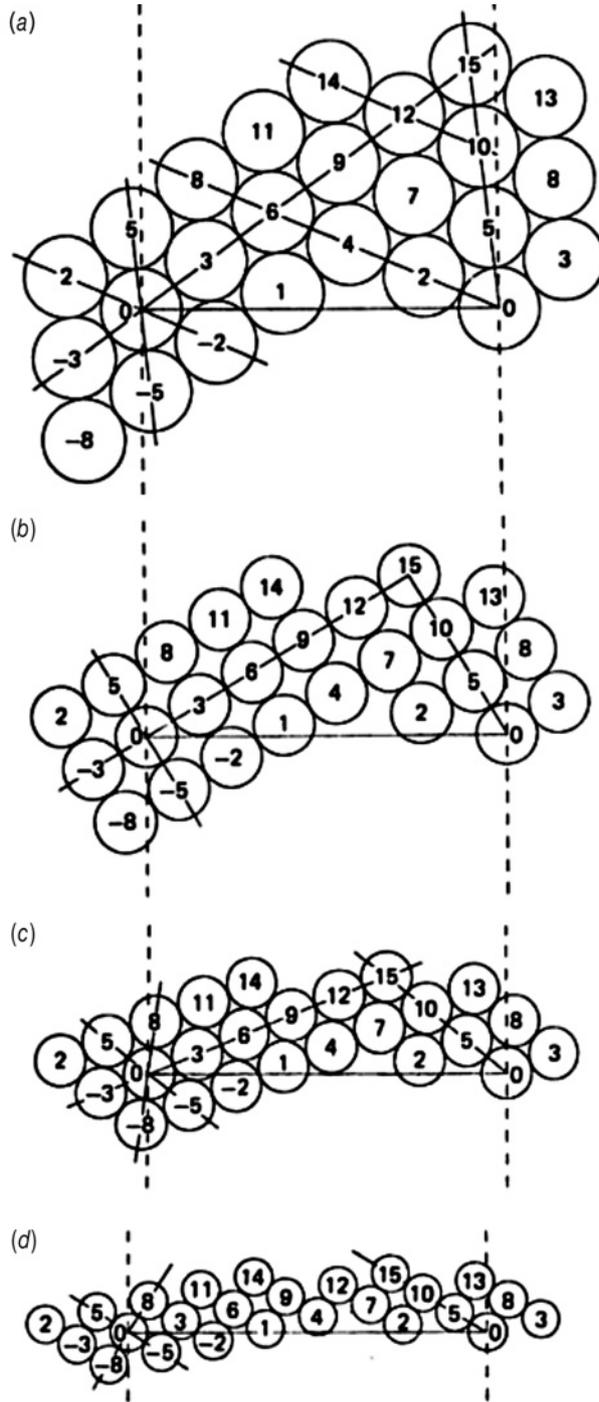


Figura 7. – in [12]. Per gentile concessione di Cambridge University Press.

2.1 – *Il diagramma di van Iterson*

Determiniamo ora un legame esplicito tra l'angolo di divergenza x e lo spostamento verticale y . Limitiamoci dapprima alla situazione di massimo impacchettamento, cioè quella in cui è visibile una tripletta di $(n, n + m, m)$ -parastiche, come nei casi (a) e (c) in figura (ciò implica evidentemente $m \geq 1$ e $n \geq 1$). Combinando (1), (2), (5) e (8) otteniamo ad esempio la formula (o analoga espressione con Δ_n),

$$(9) \quad x = \frac{(n + 2m)\Delta_m + (2n + m)\Delta_n}{2(m^2 + mn + n^2)} = \frac{\Delta_m}{m} + \frac{n/m + 1/2}{m^2 + mn + n^2}$$

dove Δ_n e Δ_m si calcolano usando (1)-(2)-(3). Inserendo invece le espressioni per δ_m e δ_n ottenute da queste relazioni nella (6) si ottiene

$$(10) \quad y = \frac{\sqrt{3}}{2}(m^2 + mn + n^2)^{-1}$$

Consideriamo ad esempio le triplette (0,1,1), (1,1,2) e (1,2,3), che rappresentano le configurazioni riportate in Figura 8. Possiamo pensare ciascuna situazione come un punto di biforcazione con rottura di simmetria operata da una “compressione” dei dischi. Ad

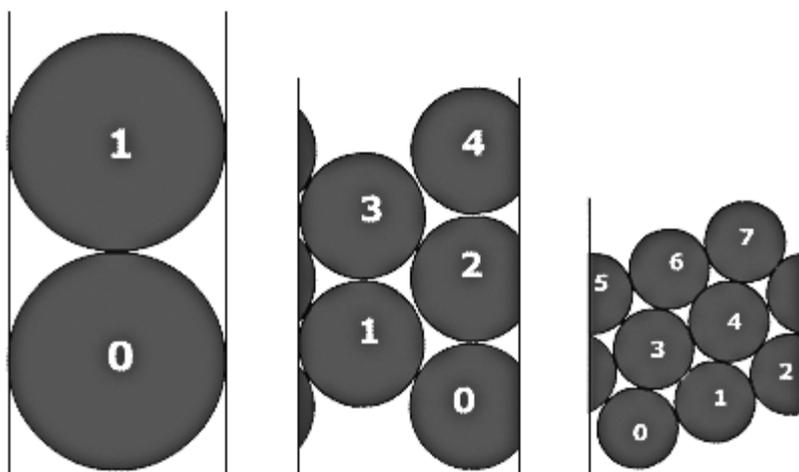


Figura 8

esempio, nella transizione da $(1, 1, 2)$ a $(1, 2, 3)$, possiamo immaginare il disco numero 3 che, rimpicciolendosi, “scende” tra il disco 1 e il disco 2. Ciò, a sua volta, può essere fatto in due direzioni diverse, scendendo verso sinistra o verso destra (in Figura 8 è illustrato il primo caso), e rompendo in tal modo la simmetria che rendeva visibile la 1-parastica con pendenza negativa o quella con pendenza positiva, e tutto ciò fino a toccare il disco 0, quando diviene visibile anche una 3-parastica.

I tre punti di biforcazione corrispondono rispettivamente alle coppie (x, y) della seguente tabella:

$(n, n + m, m)$	x	y
$(0, 1, 1)$	1	1
$(1, 2, 1)$	1/2	$\sqrt{3}/6$
$(2, 3, 1)$	5/14	$\sqrt{3}/14$

I valori di x e y per una generica configurazione in cui è visibile una copia di parastiche in opposizione, con $m, n \geq 1$, saranno rappresentati da una curva che connette due punti di biforcazione successivi. Tale curva sarà discendente verso sinistra se la m -parastica è omodroma, discendente verso destra nel caso opposto. La sua espressione analitica si può ricavare formalmente inserendo nella (6) le espressioni per δ_m e δ_n ottenute dalla (1) e usando quindi (2) e (3). In tal modo si ottiene il seguente risultato (vedi anche [6]):

PROPOSIZIONE 2.1. – *Poniamo $c_k := \Delta_k/k$. Al decrescere del parametro d , i valori di x e y successivi al punto di biforcazione $(n, n + m, m)$, con $(n, m) \neq (1, 1)$, possono procedere o in basso a sinistra, verso il punto di biforcazione $(n + m, n + 2m, m)$, lungo il tratto di semi-circonferenza $\sigma_{n+m,m}$ (che caratterizza le $(n + m, m)$ -parastiche) di equazione*

$$(11) \quad 0 = y^2 + (x - c_n)(x - c_{n+2m}), \quad y \geq 0$$

oppure in basso a destra, verso il punto di biforcazione

$(n, 2n + m, n + m)$, lungo il tratto di semi-circonferenza $\sigma_{n,n+m}$ (che caratterizza le $(n, n + m)$ -parastiche) di equazione

$$(12) \quad 0 = y^2 + (x - c_m)(x - c_{2n+m}), \quad y \geq 0$$

Nel caso in cui $(n, m) = (1, 1)$ si hanno i due tratti di semi-circonferenza $\sigma_{2,1}$, di equazione $y = \sqrt{(1-x)(x-1/3)}$, $5/14 \leq x \leq 1/2$, e $\sigma_{1,2}$, di equazione $y = \sqrt{x(2/3-x)}$, $1/2 \leq x \leq 9/14$.

NOTA 2.3. – La notazione $c_k = \Delta_k/k$ può apparire ambigua, per il fatto che Δ_k dipende da x . Tuttavia, in accordo con (1)-(2)-(3), per ogni coppia di parastiche in opposizione tali coefficienti risultano univocamente definiti dalla corrispondente coppia (ordinata) di interi. Più precisamente, lungo il tratto di semi-circonferenza che caratterizza una configurazione in cui è visibile la coppia di (n, m) -parastiche in opposizione, tra due punti di biforcazione successivi i valori di c_m e c_n sono costanti in $[0, 1)$, della forma

$$c_m = \frac{q}{m}, \quad c_n = \frac{p}{n}, \quad \text{con } q \leq m, \quad p \leq n, \quad \text{e } \begin{pmatrix} p & q \\ n & m \end{pmatrix} \in SL(2, \mathbb{Z})$$

In virtù del Lemma 2.1 si ha poi

$$c_{n+m} = \frac{p + q}{n + m}.$$

Osserviamo inoltre che i due semicerchi (11) e (12) si intersecano nel punto di coordinate

$$x \equiv x_{n,m} = (c_n c_{n+2m} - c_m c_{2n+m}) / (c_n + c_{n+2m} - c_m - c_{2n+m})$$

$$y \equiv y_{n,m} = \frac{\sqrt{(c_n - c_m)(c_n - c_{2n+m})(c_{n+2m} - c_m)(c_{2n+m} - c_{n+2m})}}{c_n + c_{n+2m} - c_m - c_{2n+m}}$$

corrispondente al punto di biforcazione $(n, n + m, m)$. L'equivalenza con le (9) e (10) si verifica facilmente tenendo conto delle relazioni

$$c_n = c_m + \frac{1}{mn}, \quad c_{n+2m} = c_m + \frac{1}{m(n + 2m)}, \quad c_{2n+m} = c_m + \frac{2}{m(2n + m)}.$$

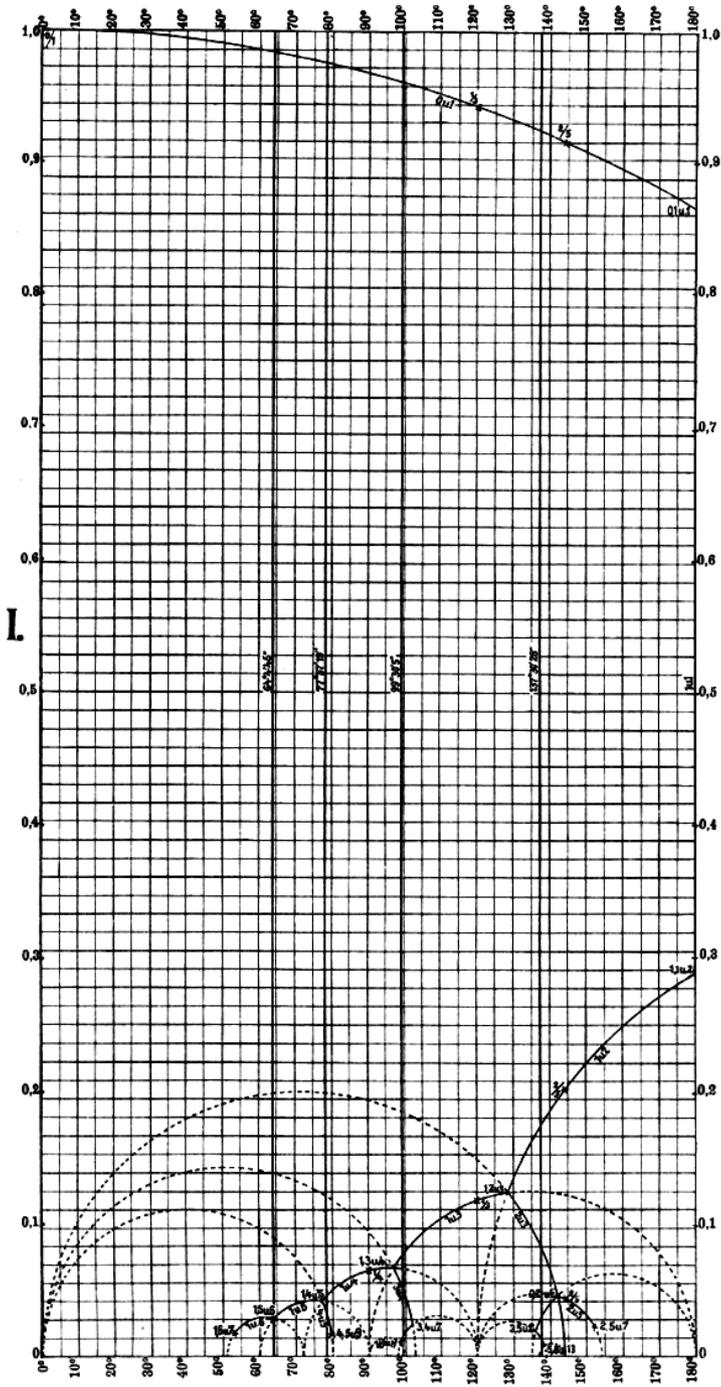


Figura 9

Dalla Proposizione 2.1 si ottiene un diagramma, la cui versione originale di van Iterson è riportata in Figura 9 (vedi anche Figura 11). Ogni tratto di semi-circonferenza $\sigma_{n,m}$, indicato con linea continua, corrisponde alla configurazione in cui è visibile la coppia di (n, m) -parastiche in opposizione.

NOTA 2.4. – Il completamento con linea tratteggiata dei semicerchi euclidei nel diagramma di Figura 9 rivela una struttura iperbolica sottostante, visibile anche in Figura 11. In altre parole, i semicerchi possono essere riguardati come geodetiche della metrica iperbolica $(dx^2 + dy^2)/y^2$ sul semipiano superiore di Poincaré $\mathbb{H} = \{z = x + iy, x \in \mathbb{R}, y > 0\}$ (vedi [5]). La stessa mappa F introdotta più avanti (cf. (13)) può essere utilizzata per generare una tassellazione di \mathbb{H} in triangoli iperbolici detti *triangoli di Farey*.

Dal teorema fondamentale della fillotassi (cf. Lemma 2.1), possiamo infine ricavare una caratterizzazione più precisa dei cammini (cioè delle successioni di rotture di simmetria) effettivamente osservabili durante lo sviluppo della pianta. Infatti, lungo il tratto di curva $\sigma_{n,m}$ associata alla coppia di (n, m) -parastiche in opposizione, la divergenza x varia tra $x_{n-m,m}$ e $x_{n,m}$, se $n > m$, oppure tra $x_{n,m-n}$ e $x_{n,m}$ se $m > n$. Osserviamo innanzitutto che

$$(x_{n,m} - c_m)(x_{n,m} - c_n) = -\frac{(n + 2m)(2n + m)}{4mn(m^2 + mn + n^2)^2} < 0$$

e dunque il punto $x_{n,m}$ si trova sempre tra gli estremi c_m e c_n . D'altra parte si ha

$$\begin{aligned} (x_{n-m,m} - c_m)(x_{n-m,m} - c_n) &= \\ &= (x_{n,m-n} - c_m)(x_{n,m-n} - c_n) = -\frac{(2n - m)(2m - n)}{4mn(m^2 - mn + n^2)} \end{aligned}$$

che è negativa, o al più nulla, se e solo se $(2n - m)(2m - n) \geq 0$, ovvero se $m < n \leq 2m$ nel primo caso, e se $n < m \leq 2n$ nel secondo. Consideriamo, per fissare le idee, il secondo caso, ovvero $m > n$. Allora, se $m > 2n$ la curva $\sigma_{n,m}$ può essere percorsa solo per un tratto,

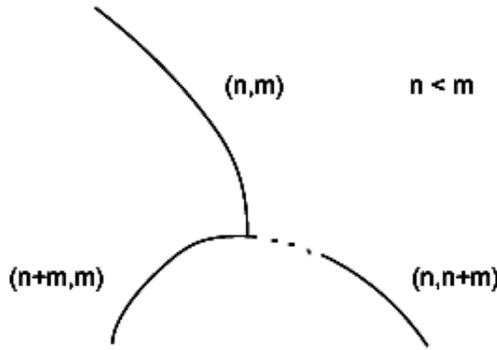


Figura 10

quello in cui x varia tra c_m e $x_{n,m}$. Lo stesso ragionamento si applica per le curve $\sigma_{n+m,m}$ e $\sigma_{n,n+m}$ che si dipartono da $x_{n,m}$. Pertanto vediamo che in questo caso la curva $\sigma_{n,m}$ è connessa alla curva $\sigma_{n+m,m}$ (percorribile per intero essendo $n + m < 2m$) *ma non* alla curva $\sigma_{n,n+m}$ (il cui tratto iniziale non è percorribile essendo il secondo indice maggiore del doppio del primo, $n + m > 2n$), come mostrato in Figura 10.

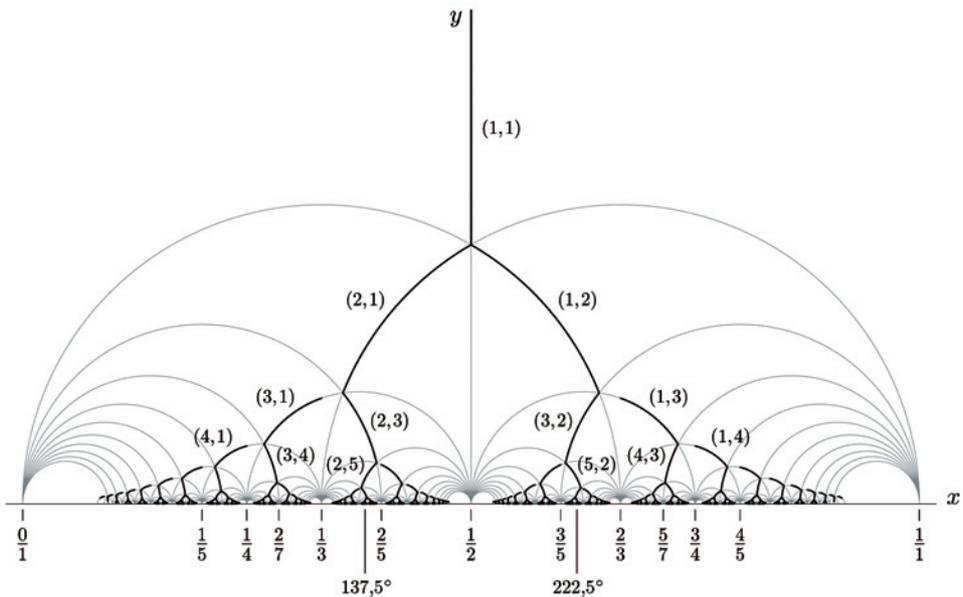


Figura 11

Ragionando allo stesso modo si vede che se $n > m$ la curva $\sigma_{n,m}$ è connessa alla curva $\sigma_{n,n+m}$ ma non alla curva $\sigma_{n+m,m}$. Ciò dà luogo a una sorta di “sfronatura” del diagramma di van Iterson, illustrata in Figura 11⁽¹⁸⁾.

Ciò ha importanti conseguenze. In primo luogo il fatto che partendo dal vertice $(1/2, \sqrt{3}/6)$, corrispondente al punto di biforcazione $(1, 2, 1)$ con valore del parametro $d = 1/\sqrt{3}$, si possono effettivamente seguire solo i due cammini speculari $\sigma_{1,1} \rightarrow \sigma_{1,2} \rightarrow \sigma_{3,2} \rightarrow \sigma_{3,5} \rightarrow \dots$ oppure $\sigma_{1,1} \rightarrow \sigma_{2,1} \rightarrow \sigma_{2,3} \rightarrow \sigma_{5,3} \rightarrow \dots$, i quali convergono rispettivamente a $1/\tau = (\sqrt{5} - 1)/2 = 0,618034\dots$ e $1 - 1/\tau = 1/\tau^2 = 0,381966\dots$, come si evince facilmente usando la (9) e la Nota 2.3 (i corrispondenti valori dell'angolo di divergenza espresso in gradi sono rispettivamente $222,5^\circ$ e $137,5^\circ$). Questi due cammini esistono per tutti i valori ammissibili del parametro d , e sono i soli con tale proprietà. In particolare, dalla (8) si vede che valori di d corrispondenti alle biforcazioni successive lungo entrambi i cammini formano la sequenza decrescente:

$$d_0 = 1, \quad d_k = (f_k^2 + f_{k+1}^2 + f_k f_{k+1})^{-1/2}, \quad k > 0$$

dove, lo ricordiamo, f_k indica il k -esimo termine della sequenza di Fibonacci. La formula di Binet $f_k = (\tau^k - (-\tau)^{-k})/\sqrt{5}$ dove $\tau = \lim f_{k+1}/f_k = (\sqrt{5} + 1)/2$, dà $d_k \sim \sqrt{5/2} \tau^{-(k+1)}$.

Tutto ciò può essere messo in relazione con il fenomeno dell'ubiquità della sequenza di Fibonacci e del corrispondente angolo aureo τ nei processi di crescita della fillotassi. A tal fine sarà sufficiente assumere che le piante inizino, per lo più, il loro processo di crescita con il valore più grande possibile del parametro d . E ciò sembra confermato da numerose osservazioni botaniche [9]. L'esistenza di morfologie ‘anomale’ corrisponde alla possibilità di valori iniziali del parametro d più piccoli del normale, anche se le sequenze di crescita rispondono poi alla stessa ricorsione additiva, soltanto con condizioni iniziali diverse (vedi più avanti). Tutto ciò ci dice che in ogni caso la forma finale di una pianta è il risultato della storia singolare della sua crescita, dalla prima all'ultima foglia, seppure in modo compatibile con un insieme di vincoli dinamici.

⁽¹⁸⁾ Ringrazio Riccardo Piergallini per la non facile realizzazione di questa figura. Se ne osservi la simmetria rispetto alla riflessione $x \rightarrow 1 - x$.

Nella prossima sezione specificheremo ulteriormente la formulazione matematica di tali vincoli nel quadro del modello di van Iterson.

2.2 – Cammini, mappe e frazioni continue

In base a quanto visto, chiamiamo una coppia di interi (n, m) **ammissibile** se sono coprimi e se una delle due relazioni $m < n \leq 2m$ o $n < m \leq 2n$ è verificata⁽¹⁹⁾. Chiamiamo inoltre **contrazione** l'operazione data da

$$(n, m) \mapsto \begin{cases} (n, m - n), & m > n \\ (n - m, m), & m < n \end{cases}$$

Effettuare quest'operazione ripetutamente su una coppia ammissibile (n, m) equivale a 'risalire' il diagramma di van Iterson dal tratto di curva $\sigma_{n,m}$ verso il punto A^* (immaginando di far crescere il rapporto d tra il diametro dei cerchi tangenti e la circonferenza del cilindro). Si possono avere due possibilità: o si raggiunge $(1, 1)$ passando solo per coppie ammissibili, oppure si incontra una coppia non ammissibile $(s, r) \neq (1, 1)$ e in questo caso il processo si deve arrestare: la coppia (s, r) corrisponde infatti alla curva $\sigma_{s,r}$ percorribile soltanto per un tratto.

Osserviamo che tale procedura si può formulare per mezzo dell'iterazione della mappa $F : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ data da

$$(13) \quad F : t \mapsto \begin{cases} \frac{t}{1-t}, & 0 \leq t \leq 1 \\ t-1, & t > 1 \end{cases}$$

In effetti, data una frazione m/n con $(n, m) = 1$, chiamiamo *discendenti* di m/n le due immagini inverse $F^{-1}(m/n)$, ovvero le

⁽¹⁹⁾ Ricordiamo che stiamo qui trattando solo il caso di reticoli semplici, in cui per ogni coppia di (n, m) -parastiche visibili e in opposizione, n e m sono primi tra loro. Per questa ragione, i soli casi in cui possono essere verificate le condizioni $n = 2m$ o $m = 2n$ sono $(n, m) = (2, 1)$ o $(n, m) = (1, 2)$, rispettivamente.

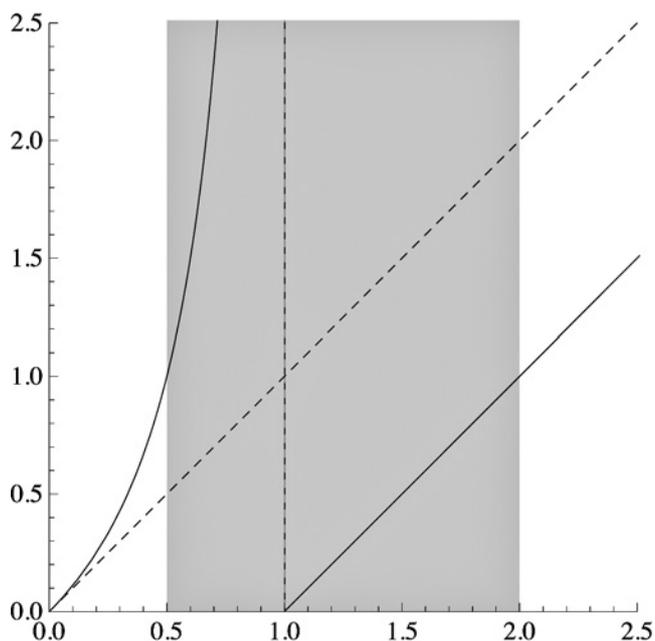


Figura 12

frazioni $m/(n + m)$ e $(n + m)/n$; mentre chiamiamo *antecedente* la frazione $F(m/n)$, ovvero $(m - n)/n$, se $m > n$, oppure $m/(n - m)$, se $m < n$.

È ora chiaro che se identifichiamo la configurazione in cui sono visibili le (n, m) -parastiche con la frazione m/n ,⁽²⁰⁾ per cui le coppie di interi ammissibili corrispondono ai numeri razionali (irriducibili) nell'intervallo $J = [1/2, 2]$, allora l'algoritmo di contrazione è rappresentato dall'insieme delle iterate (cf. Figura 12)

$$\{F^k(m/n)\}_{k=0}^{N-1}, \quad N = \min\{k : F^k(m/n) \notin J \text{ oppure } F^k(m/n) = 1\}$$

Un modo utile di caratterizzare l'azione di F è attraverso lo sviluppo in frazione continua: ricordiamo che ogni numero $t \in \mathbb{R}$ ammette un

⁽²⁰⁾ Tale identificazione stabilisce una corrispondenza biunivoca tra i rami del diagramma di van Iterson e i vertici dell'albero di Stern-Brocot permutato (vedi [6], Sezione 1.5).

unico sviluppo in frazione continua della forma

$$t = a_0 + \frac{1}{a_1 + \frac{1}{a_2 + \frac{1}{\ddots}}} \equiv [a_0; a_1, a_2, \dots]$$

con $a_0 \in \mathbb{Z}$ e $a_i \in \mathbb{N}^*$. Se poi $t \in \mathbb{Q}$ allora lo sviluppo si arresta, cioè $t = [a_0; a_1, \dots, a_r]$ per qualche $r \geq 1$. Tale sviluppo è unico se scegliamo $a_r > 1$. È ora immediato verificare che se $t = [a_0; a_1, a_2, \dots]$ allora

$$(14) \quad F : [a_0; a_1, a_2, \dots] \mapsto \begin{cases} [0; a_1 - 1, a_2, \dots], & a_0 = 0 \\ [a_0 - 1; a_1, a_2, \dots], & a_0 > 0 \end{cases}$$

dove nel primo caso, se $a_1 = 1$ si deve intendere $[0; a_1 - 1, a_2, \dots] = [a_2; a_3, a_4, \dots]$.

Ora, se $t \in J$ allora se $a_0 > 0$ deve essere $a_0 = 1$ o $a_0 = 2$; se invece $a_0 = 0$ allora deve essere $a_1 = 1$ o $a_1 = 2$, e le seconde condizioni corrispondono al caso in cui $F(t) = 1$. Da ciò e dalla (14) si evince facilmente la seguente proprietà:

LEMMA 2.2. – *Sia $m/n = [a_0; a_1, \dots, a_r]$, ($r \geq 1$, $a_r > 1$), lo sviluppo in frazione continua della frazione irriducibile m/n . Allora la coppia (n, m) è s -ammissibile, per qualche $1 \leq s \leq r$, intendendo con ciò che (n, m) è ammissibile insieme alle sue $s - 1$ contrazioni ripetute, mentre l' s -esima contrazione non lo è, se e solo se $a_0 \leq 1$, $a_i = 1$, $i = 1, \dots, s - 1$, $a_s > 1$.*

La realizzazione più semplice della condizione del lemma è la seguente:

$$m/n = [u; \underbrace{1, \dots, 1}_{s-1}, v], \quad u \in \{0, 1\}, \quad v \geq 2.$$

Osservando che

$$\frac{1}{v} = [0; v], \quad \frac{v+1}{v} = [1; v], \quad \frac{v+1}{2v+1} = [0; 1, 1, v], \quad \frac{3v+2}{2v+1} = [1; 1, 1, v] \dots$$

e usando le (13)-(14), si vede che ciò corrisponde al paesaggio morfo-genetico associato alla sequenza

$$(15) \quad \{1, v, v + 1, 2v + 1, 3v + 2, \dots\}, v \geq 2,$$

detta **sequenza della fillotassi normale**⁽²¹⁾, osservata nel mondo vegetale con frequenza vicina al 95%. Per quanto visto sopra, la sequenza (15) corrisponde a una coppia di cammini simmetrici sul diagramma di van Iterson. Il suo termine generico ha la forma $vf_k + f_{k-1}$ e dunque, usando la Nota 2.3, non è difficile rendersi conto che l'angolo di divergenza limite $\leq 1/2$ è dato da

$$(16) \quad x_{norm}(v) = \lim_{k \rightarrow \infty} \frac{f_k}{vf_k + f_{k-1}} = \frac{1}{v + \frac{1}{\tau}} = [0; v, 1, 1, 1, \dots]$$

mentre il suo simmetrico $> 1/2$ è $1 - x_{norm}(v) = [0; 1, v - 1, 1, 1, \dots]$ ⁽²²⁾.

La seconda realizzazione più semplice della condizione del lemma è

$$m/n = [u; \underbrace{1, \dots, 1}_{s-2}, v, 2], \quad u \in \{0, 1\}, \quad v \geq 2,$$

che corrisponde alla sequenza

$$(17) \quad \{2, 2v + 1, 2v + 3, 4v + 4, \dots\}, \quad v \geq 2,$$

detta **sequenza della fillotassi anomala**, anch'essa osservata in natura, seppure più raramente. In questo caso il termine generico è $2vf_k + f_{k+1} + f_{k-1}$ e l'angolo di divergenza limite $\leq 1/2$ vale

$$(18) \quad x_{anom}(v) = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{vf_n + f_{n-1}}{2vf_n + f_{n+1} + f_{n-1}} = \frac{1}{2 + \frac{1}{v + \frac{1}{\tau}}} = [0; 2, v, 1, 1, 1, \dots]$$

mentre il suo simmetrico $> 1/2$ è $1 - x_{anom}(v) = [0; 1, 1, v, 1, 1, \dots]$.

⁽²¹⁾ Più precisamente si tratta della sequenza principale della fillotassi normale, le altre essendo ottenute moltiplicando tutti i suoi termini per un intero $K \geq 1$ [15]. Osserviamo che la successione di Fibonacci corrisponde a $v = 2$, mentre quella di Lucas a $v = 3$ (entrambe con $K = 1$).

⁽²²⁾ Per $v = 2$ ciò è in accordo con quanto già visto essendo $2 + \frac{1}{\tau} = 1 + \tau = \tau^2$.

Osserviamo infine che gli angoli di divergenza limite (16) e (18), insieme ai loro simmetrici, hanno sviluppi in frazione continua i cui quozienti parziali da un certo punto in poi sono tutti uguali a uno. Ciò implica che tali angoli non hanno *convergenti intermedi* [4]. Come già discusso da Coxeter in [8], riprendendo precedenti osservazioni di Airy, de Candolle, Weisner, e altri, ciò corrisponde al fatto che nei reticoli elicoidali associati alla fillotassi delle piante, procedendo verticalmente lungo un generatore del cilindro che passa per l'origine, i punti del reticolo che si approssimano consecutivamente all'origine lo fanno alternandosi da una parte e dall'altra.

3. – Considerazioni finali

Dalla discussione precedente possiamo trarre alcune indicazioni sulle potenzialità e sui limiti della modellizzazione biologica che, come abbiamo visto, solitamente opera trasformando una parte di un organismo – nel nostro caso la regione apicale di una pianta nel corso del suo sviluppo – in un sistema in qualche misura separato dall'organismo stesso e dal contesto biologico al quale appartiene, le cui influenze vengono rappresentate dalla variazione di uno o più parametri. Come abbiamo potuto osservare nell'analisi del modello cilindrico, oltre all'esito principale di assicurare una certa comprensione di alcuni aspetti della fenomenologia osservata – nel nostro caso la formazione di reticoli formati da famiglie di spirali e le transizioni da una famiglia all'altra –, tale metodo può fornire, seppure indirettamente e in una certa prospettiva, indicazioni preziose sul modo in cui le forme osservate siano fondamentalmente *il prodotto di una traiettoria che si spiega in modo compatibile con le contingenze e i vincoli esterni entro l'insieme di possibilità definite da vincoli dinamici interni*.

Nel caso della fillotassi, ciò è chiaramente dimostrato dall'esistenza di sequenze di crescita diverse, seppure con la stessa struttura ricorsiva: una modifica nelle condizioni di crescita (ad esempio l'intervento di una mutilazione, come una potatura) può produrre morfologie 'anomale' di vario tipo. Il fatto stesso che di volta in volta la forma finale possa apparirci come il prodotto necessario di qualche meccanismo di controllo nascosto ci mostra in effetti la nostra difficoltà a cogliere

l'insieme delle possibilità e, da qui, la necessità di mantenere viva l'intuizione della forma come il *risultato di una storia* i cui singoli passaggi non possono che rimanere largamente ignoti.

Per tornare al tema da cui siamo partiti, possiamo infine osservare che questo tipo di intuizione può restare viva fintanto che riusciamo a riconoscere nella bellezza la fonte primaria dello stupore e del piacere che spingono allo studio della natura, come osservato da Henri Poincaré nel passo di *Science et méthode* citato in apertura. A sua volta, tale piacere trova la sua espressione più intensa nel sentimento di unità che la varietà delle forme naturali può ispirare, come espresso da Ralph Waldo Emerson nel 1836,

La natura è un mare di forme profondamente affini e persino singolari. Una foglia, un raggio di sole, un paesaggio, l'oceano lasciano nella mente impressioni analoghe. Ciò che è comune a tutte – la perfezione e l'armonia – è la bellezza. Il criterio della bellezza è l'intero circuito delle forme naturali, la totalità della natura: ciò che gli italiani esprimono definendo la bellezza “il più nell'uno”⁽²³⁾.

RIFERIMENTI BIBLIOGRAFICI

- [1] M. ABATE, *Il girasole di Fibonacci*, in *Matematica e Cultura* 2007, pp. 227-240, Springer Milano.
- [2] I. ADLER, *A model of contact pressure in phyllotaxis*, *J. Theor. Biol.* 54 (1974), 1-79.
- [3] I. ADLER, D. BARABE, R. V. JEAN, *A History of the Study of Phyllotaxis*, *Annals of Botany* 80 (1997), 231-244.
- [4] H. APPELGATE, H. ONISHI, *The slow continued fraction algorithm via 2×2 integer matrices*, *Amer. Math. Monthly* 90 (1983), 443-455.
- [5] P. ATELA, C. GOLÉ, S. HOTTON, *A Dynamical System for Plant Pattern Formation: Rigorous Analysis*, *J. Nonlinear Sci.* 12 (2002).
- [6] C. BONANNO, S. ISOLA, *Orderings of the rationals and dynamical systems*, *Colloquium Mathematicum* 116 (2009), 165-189.
- [7] A. H. CHURCH, *On the relation of phyllotaxis to mechanical laws*, London, Williams and Norgate, 1972.
- [8] H. S. M. COXETER, *The role of intermediate convergents in Tait's explanation of phyllotaxis*, *J. of Algebra.* 20 (1972), 167-175.
- [9] S. DOUADY, *Phyllotaxis, or How Plants Do Maths When they Grow*, in *Morphogenesis*, eds. P. Bourguine and A. Lesne, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 2011, pp. 189-198.

⁽²³⁾ In italiano nel testo originale, vedi [11].

- [10] S. DOUADY, Y. COUDER, *Phyllotaxis as a Dynamical Self Organizing Process. Part I.*, J. Theor. Biol. 178 (1996), 255-274.
- [11] R. W. EMERSON, *Nature* (1836). The Oxford Companion to American Literature. Ed. J. D. Hart. Rev. P. W. Leininger, Oxford Univ. Press, 1995 (trad. it. *Natura*, Donzelli editore, 2010, p. 32.)
- [12] R. O. ERICKSON, *The geometry of phyllotaxis*, in J. E. Dale and F. L. Milthrope eds, *The growth and functioning of leaves*, pagg. 53-88, Cambridge University Press, 1983.
- [13] G. H. HARDY, E. M. WRIGHT, *An introduction to the theory of numbers*, Oxford University Press, 1979.
- [14] G. VAN ITERSON, *Mathematische und Mikroskopisch-Anatomische Studien über Blattstellungen nebst Betraschtungen über den Schalenbau der Miliolinen*, Gustav Fischer, Jena, 1907.
- [15] R. V. JEAN, *Phyllotaxis*, Cambridge University Press, 1994.
- [16] R. V. JEAN, *Number theoretic properties of two dimensional lattices*, J. Number Theory 29 (1988), 206-223.
- [17] L. S. LEVITOV, *Phyllotaxis of Flux Lattices in Layered Superconductors*, PRL 66 (1991), 224-227.
- [18] G. LONGO, M. MONTEVIL, *Perspectives on Organisms*, Springer, 2013.
- [19] J. KAPPRAFF, *Growth in Plants: A Study in Number*, Forma 19 (2004), 335-354.
- [20] C. NISOLI ET AL., *Static and Dynamical Phyllotaxis in a magnetic cactus*, PRL 102 (2009), 186103.
- [21] A. PICHOT, *Expliquer la vie*, Éditions Qu, Versailles, 2011.
- [22] H. POINCARÉ, *Science et méthode* (1908), Flammarion, Paris, 1920.
- [23] F. J. RICHARDS, *The geometry of phyllotaxis and its origins*, Symposium of the Soc. for Experimental Biology. 2 (1948), 217-245.
- [24] L. RUSSO, *La rivoluzione dimenticata*, Feltrinelli, Milano, 2003³.
- [25] W. W. SCHWABE, *Phyllotaxis*, in Positional Control in Plant Development, eds. P. W. Barlow and D. J. Carr, Cambridge University Press, Cambridge, 1984.
- [26] M. SNOW, R. SNOW, *Experiments on phyllotaxis. I. The effect of isolating a primordium*, Phil. Trans. Royal Soc. London 221B (1931), 1-43.
- [27] M. SNOW, R. SNOW, *A theory of regulation of phyllotaxis based on Lupinus Albus*, Phil. Trans. Royal Soc. London 244B (1962), 483-513.
- [28] H. WEYL, *Symmetry*, Princeton University Press, 1952.

Stefano Isola
Scuola di Scienze e Tecnologie
Università di Camerino
E-mail: stefano.isola@unicam.it