
Al confine fra matematica, biologia e arte: la morfogenesi di Turing

Francesco Paparella

Dipartimento di Matematica e Fisica - Università del Salento

Che Alan Turing sia stato il genio che ideò la “macchina di Turing” cioè l’astrazione matematica che, realizzata in pratica, si concretizza nei moderni calcolatori, è noto a tutti. Molti sono anche al corrente che egli fu determinante, durante la seconda guerra mondiale, nel decifrare il codice militare tedesco “enigma”, dando agli alleati un vantaggio strategico determinante. Tuttavia, non molti sanno che Turing è uno dei fondatori della biologia matematica e che pose le basi teoriche per la comprensione della morfogenesi, cioè di quella disciplina che studia come si formano, durante la crescita, le strutture anatomiche degli esseri viventi.

Perché il manto di una zebra è a strisce e quello di un ghepardo è maculato? Come si formano le cinque dita di una mano (e come mai sempre e solo cinque)? Che cosa determina i coloratissimi disegni astratti che si osservano sulle ali delle farfalle?

La biologia è una disciplina difficile perché, fra le scienze naturali, è quella che meno si presta ad

un approccio quantitativo, basato sulla matematica, al contrario di quanto avviene, per esempio, in fisica. Ciò non vuol dire che non sia possibile sviluppare una biologia quantitativa, e la teoria di Turing ne è una delle prime e più importanti dimostrazioni.

Con grande audacia intellettuale, Turing postulò nel 1952 [1] che esistano delle sostanze, da lui chiamate *morfogeni*, secrete dalle cellule, che regolano la morfogenesi. Due soli processi sono contemplati dalla teoria: le reazioni chimiche fra morfogeni e la diffusione dei morfogeni da una cellula alle cellule adiacenti. Entrambi questi processi possono essere facilmente descritti con l’ausilio di equazioni differenziali.

Reazioni e diffusione

Un sistema di equazioni differenziali ordinarie è un ottimo modello matematico per descrivere come cambia nel tempo la concentrazione di reagenti chimici in un mezzo omogeneo (come, per esempio, una provetta agitata vigorosamente, al fine di mantenere i reagenti ben mescolati). Se vi sono solo due reagenti, le cui concentrazioni

sono v e w , il modello avrà la seguente forma

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}v(t) = f(v(t), w(t)) \\ \frac{d}{dt}w(t) = g(v(t), w(t)) \end{cases} \quad (1)$$

dove t è il tempo, e l'espressione esplicita delle funzioni f e g è determinata dalla particolare reazione in esame.

Se esiste un *equilibrio chimico*, ovvero dei valori di concentrazione v_o e w_o tali che $f(v_o, w_o) = g(v_o, w_o) = 0$, allora, quando v e w hanno valori vicini a v_o e w_o , è spesso possibile approssimare le equazioni (1) con le seguenti

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}v(t) = a(v(t) - v_o) + b(w(t) - w_o) \\ \frac{d}{dt}w(t) = c(v(t) - v_o) + d(w(t) - w_o) \end{cases} \quad (2)$$

che sono molto più semplici, in quanto sono lineari. I valori numerici dei coefficienti a, b, c, d sono le derivate parziali di f e g , valutate in v_o e w_o . (Non è questa la sede per una discussione tecnica riguardo alle condizioni necessarie o sufficienti affinché le soluzioni delle equazioni (2) effettivamente approssimino le soluzioni delle equazioni (1). I lettori interessati sono rimandati ad uno dei tanti testi universitari sulle equazioni differenziali ordinarie ed i sistemi dinamici, per esempio [2].)

Fra tutti gli equilibri, quelli che possono essere osservati, in natura o in laboratorio, sono quelli *stabili*. Ciò vuol dire che, se inizialmente le concentrazioni dei reagenti sono sufficientemente vicine all'equilibrio, allora esse tenderanno nel tempo ad assumere proprio questi valori, dopo un transiente più o meno lungo, durante il quale lo scostamento dall'equilibrio rimane limitato. In matematica esistono molte definizioni di *equilibrio stabile*, fra loro simili, ma con sottili differenze. Quella che abbiamo appena descritto è la *stabilità asintotica*, che è quella utile per i nostri scopi. Dobbiamo, infatti, accettare che, sia in natura, sia in laboratorio, esistono innumerevoli fonti di disturbo, generalmente dovute a cause non controllabili, che possono alterare lievemente i valori delle variabili di un sistema fisico (o chimico). Perciò, per esempio, per quanta cura ed attenzione possano avere gli sperimentatori, è praticamente impossibile preparare un esperi-

mento in cui le concentrazioni iniziali siano *esattamente* quelle di equilibrio. Esse saranno sempre *solo approssimativamente* quelle di equilibrio. Se l'equilibrio è stabile queste piccole imperfezioni svaniranno spontaneamente col passare del tempo. Se, invece, l'equilibrio non è stabile, le imperfezioni persisteranno, e, anzi, generalmente si accumuleranno, amplificandosi col passare del tempo, perciò lo stato di equilibrio instabile rimarrà sperimentalmente inaccessibile.

In un approccio idealizzato possiamo considerare una singola cellula come un minuscolo contenitore al cui interno la concentrazione dei reagenti chimici (cioè i morfogeni) rimane omogenea. Se le cellule sono più di una, i morfogeni avranno la possibilità di spostarsi, per diffusione, da ciascuna cellula a quelle adiacenti.

A livello microscopico, la diffusione è dovuta all'agitazione termica delle molecole in sospensione in un fluido o in un gel (per esempio il citoplasma cellulare). Esse compiono una traiettoria irregolare ed imprevedibile (in gergo tecnico: una *passeggiata aleatoria*), che tende a sparpagliare le molecole in tutte le direzioni. A livello macroscopico, il risultato netto di questi moti casuali è un flusso della sostanza che si sposta dalle zone in cui la concentrazione è più alta a quelle in cui la concentrazione è più bassa.

Se consideriamo un sistema di due cellule adiacenti, la diffusione di una sostanza dall'una all'altra (in assenza di altri processi) può essere descritta dalle equazioni

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}v_1(t) = k_v(v_2(t) - v_1(t)) \\ \frac{d}{dt}v_2(t) = -k_v(v_2(t) - v_1(t)) \end{cases} \quad (3)$$

dove v_1 e v_2 sono le concentrazioni della sostanza nella prima e nella seconda cellula, rispettivamente, e k_v è una costante positiva che dipende dal tipo di sostanza e dalla geometria delle cellule.

Quando le scale spaziali in gioco sono molto più grandi della singola cellula, se accettiamo l'idea che un tessuto vivente composto da tantissime cellule possa essere descritto come un materiale continuo, allora i flussi diffusivi sono espressi dalla nota formula dovuta a Joseph Fourier

$$\mathbf{F} = -K_v \nabla v(\mathbf{x}, t) \quad (4)$$

che dice che il flusso \mathbf{F} è proporzionale (ma in verso opposto) al gradiente (indicato dal simbolo ∇) della concentrazione v , che ora è una funzione sia dello spazio \mathbf{x} , sia del tempo t . La costante positiva K_v è il *coefficiente di diffusione*. I cambiamenti nel tempo della concentrazione sono allora descritti dalla seguente importantissima equazione a derivate parziali

$$\frac{\partial}{\partial t}v(\mathbf{x}, t) = K_v \nabla^2 v(\mathbf{x}, t) \quad (5)$$

e ∇^2 è l'operatore *laplaciano* (ottenuto applicando in successione l'operatore gradiente e l'operatore divergenza alla funzione v).

Se ci limitassimo a considerare solo processi di reazione chimica, dovremmo concludere che un insieme di cellule uguali, tutte inizialmente vicine ad un equilibrio stabile, rimarrà indifferenziato: la concentrazione dei morfogeni tenderà a raggiungere il medesimo equilibrio in ciascuna cellula.

Analogamente, in assenza di reazioni chimiche, i soli processi diffusivi tendono a rendere omogenea la concentrazione delle sostanze che diffondono: dalle equazioni (3) si vede che se la concentrazione è maggiore nella seconda cellula rispetto alla prima (ovvero $v_2 > v_1$) la concentrazione nella prima cellula aumenta col passare del tempo, e quella della seconda cellula diminuisce. Una proprietà analoga vale anche per l'equazione (5), ma la dimostrazione è meno immediata.

Quindi, né la chimica, né la diffusione, individualmente, possono spiegare la creazione di strutture e di forme da una situazione iniziale molto vicina all'omogeneità. Sorprendentemente, se questi due processi agiscono contemporaneamente, è invece possibile creare delle disomogeneità.

Rompere la simmetria

In termini tecnici, si dice che processi di reazione e di diffusione, insieme, permettono la rottura spontanea della simmetria di omogeneità spaziale.

Un esempio con due sole cellule e due morfogeni (che chiameremo "verde" e "rosso") illustra in modo semplice questo concetto. Supponiamo

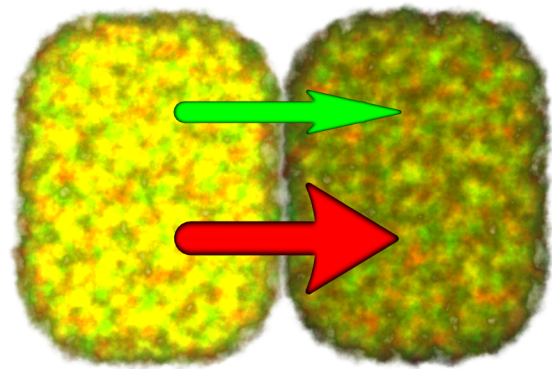


Figura 1: Un occasionale piccolo eccesso di morfogeni nella cellula a sinistra produce un flusso diffusivo verso la cellula di destra. Se l'inibitore rosso diffonde più rapidamente dell'attivatore verde, l'afflusso di inibitore, non bilanciato da una equivalente quantità di attivatore, può produrre una decrescita della concentrazione di entrambi i morfogeni nella cellula di destra, ed una speculare crescita in quella di sinistra. La simmetria è rotta e si genera una persistente disomogeneità.

mo che il verde sia una sostanza che stimola la produzione di entrambi i morfogeni (in gergo, si tratta di un *attivatore*) e che il rosso, invece, la reprima (un *inibitore*). Supponiamo anche che, in una cellula isolata, gli effetti congiunti di attivatore ed inibitore si bilancino, formando un equilibrio stabile. Quando vi sono due cellule, eventuali disomogeneità fra i morfogeni tenderanno ad essere bilanciate da un flusso diffusivo dalla cellula che ha abbondanza di un certo morfogene verso quella che ne ha carenza. Ma i morfogeni che sopraggiungono da una cellula adiacente contribuiscono alle reazioni chimiche insieme a quelli già presenti, e questo può destabilizzare l'equilibrio chimico, che altrimenti sarebbe stabile.

Una rappresentazione grafica di questa idea è illustrata in Figura 1. Supponiamo che l'inibitore rosso abbia una grande capacità di fluire diffusivamente da una cellula ad un'altra, e che l'attivatore verde sia, invece, assai poco mobile. Se una causa qualunque produce una sovrabbondanza di entrambi i morfogeni nella prima cellula, essi tenderanno a fluire verso la seconda. Ma l'inibitore lo farà molto più in fretta dell'attivatore, che invece diffonde lentamente. Quindi può venirsi a creare una situazione in cui nella prima cellu-

Un esempio con due cellule

Analogamente a quanto fa Turing nella sezione 4 del suo articolo [1], consideriamo un caso particolare delle equazioni (2), di cui riportiamo a fianco la soluzione generale:

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}v = 3 + v - 4w \\ \frac{d}{dt}w = 5 + 4v - 9w \end{cases}; \quad \begin{cases} v(t) = 1 + 2\alpha e^{-7t} + 2\beta e^{-t} \\ w(t) = 1 + 4\alpha e^{-7t} + \beta e^{-t} \end{cases}$$

Il morfogene “verde”, con concentrazione v , si comporta da attivatore. Quello “rosso”, con concentrazione w , si comporta da inibitore. Le concentrazioni di equilibrio sono $v_o = w_o = 1$. La soluzione mostra che questo equilibrio è stabile (poiché gli esponenziali hanno entrambi esponente negativo, quale che sia il valore delle costanti di integrazione α e β , al passar del tempo si tende all’equilibrio senza mai discostarsene troppo).

In un sistema con due cellule (v. Figura 1) siano v_1, w_1 e v_2, w_2 le concentrazioni dei due morfogeni, rispettivamente, nella prima e nella seconda cellula. Tenendo conto anche della diffusione (cfr. eq. 3), e ponendo $k_v = 1/15$ e $k_w = 37/5$, si ottengono le seguenti equazioni, e le corrispondenti soluzioni:

$$\begin{cases} \frac{dv_1}{dt} = 3 + v_1 - 4w_1 + \frac{1}{15}(v_2 - v_1) \\ \frac{dw_1}{dt} = 5 + 4v_1 - 9w_1 + \frac{37}{5}(w_2 - w_1) \\ \frac{dv_2}{dt} = 3 + v_2 - 4w_2 - \frac{1}{15}(v_2 - v_1) \\ \frac{dw_2}{dt} = 5 + 4v_2 - 9w_2 - \frac{37}{5}(w_2 - w_1) \end{cases}; \quad \begin{cases} v_1(t) = 1 + 2\alpha e^{-7t} + 2\beta e^{-t} + 2\gamma e^{-\frac{347}{15}t} + 2\delta e^{\frac{1}{5}t} \\ w_1(t) = 1 + 4\alpha e^{-7t} + \beta e^{-t} + 12\gamma e^{-\frac{347}{15}t} + \frac{\delta e^{\frac{1}{5}t}}{3} \\ v_2(t) = 1 + 2\alpha e^{-7t} + 2\beta e^{-t} - 2\gamma e^{-\frac{347}{15}t} - 2\delta e^{\frac{1}{5}t} \\ w_2(t) = 1 + 4\alpha e^{-7t} + \beta e^{-t} - 12\gamma e^{-\frac{347}{15}t} - \frac{\delta e^{\frac{1}{5}t}}{3} \end{cases}$$

In questo caso gli esponenziali che compaiono nella soluzione non hanno tutti un coefficiente negativo. Se la condizione iniziale è tale che la costante di integrazione δ è diversa da zero, allora le concentrazioni dei morfogeni si allontaneranno dai valori di equilibrio. Dopo un transiente iniziale, se $\delta > 0$ i morfogeni nella prima cellula tenderanno ad aumentare, e quelli della seconda cellula a diminuire, proporzionalmente a $e^{\frac{1}{5}t}$. Viceversa se $\delta < 0$.

la si trova una sovrabbondanza di attivatore rispetto all’inibitore, e viceversa nella seconda. Di conseguenza, le reazioni chimiche produrranno nella prima cellula una crescita della concentrazione di entrambi i morfogeni, e nella seconda, invece, una decrescita. Se i tempi di crescita e decrescita dei morfogeni sono sufficientemente rapidi, lo squilibrio di concentrazione fra le due cellule non potrà essere colmato dalla diffusione. Al contrario, lo squilibrio è destinato a crescere esponenzialmente nel tempo (v. l’esempio nel riquadro in questa pagina). La simmetria è rotta e l’omogeneità è perduta.

Una simile destabilizzazione sarebbe possibile anche nel caso in cui il morfogene maggiormente diffusivo fosse l’attivatore e quello poco diffu-

sivo fosse l’inibitore. In tal caso in una cellula si avrebbe una sovrabbondanza di uno dei due morfogeni ed una scarsità dell’altro, e nell’altra cellula la situazione inversa.

L’esempio con due sole cellule mostra come l’azione combinata di reazione e diffusione possa creare delle disomogeneità. Ma la morfogenesi è assai più di questo. Una vera morfogenesi non è il prodotto di disomogeneità casuali, bensì il risultato di una riproducibile fabbricazione di strutture ordinate. Quando si passa da sistemi di due sole cellule a casi con una moltitudine di cellule, o, addirittura, ad un continuo, ci si rende conto che il meccanismo della destabilizzazione degli equilibri chimici scoperto da Turing è in grado di ottenere esattamente questo genere di

riproducibilità delle strutture.

Dalla disomogeneità alle strutture

Se accettiamo l'idea che un tessuto vivente possa essere descritto come un materiale continuo, quando le scale spaziali in gioco sono molto più grandi della singola cellula, allora le equazioni di reazione-diffusione per due morfogeni si ottengono combinando le equazioni (1) e (5) per ottenere

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} v(\mathbf{x}, t) = f(v(\mathbf{x}, t), w(\mathbf{x}, t)) + K_v \nabla^2 v(\mathbf{x}, t) \\ \frac{\partial}{\partial t} W(\mathbf{x}, t) = g(v(\mathbf{x}, t), w(\mathbf{x}, t)) + K_w \nabla^2 w(\mathbf{x}, t) \end{cases} \quad (6)$$

In effetti, per descrivere situazioni realistiche, due soli morfogeni potrebbero non bastare, e le equazioni precedenti devono essere estese al caso di un gran numero di morfogeni distinti, ciascuno caratterizzato da un coefficiente di diffusione distinto dagli altri.

Ad oggi non esiste ancora una singola teoria matematica che sveli le proprietà delle soluzioni (se e quando esistono) delle equazioni di reazione-diffusione scritte nella forma del tutto generica (6). Esistono, però, molti importanti risultati parziali, validi quando le funzioni che specificano la parte di reazione sono vincolate ad avere alcune espressioni specifiche. L'argomento è ancora un attivo campo di ricerca.

Ma se ci limitiamo al caso in cui le reazioni chimiche sono descritte dalle equazioni lineari (2) ed il dominio spaziale è un segmento, allora è possibile comprendere con relativa facilità come l'instabilità di Turing possa produrre strutture ordinate.

Per semplicità di calcolo, supponiamo che il segmento abbia una lunghezza esattamente pari a π (questa può sempre essere reso vero, senza ulteriore perdita di generalità, scegliendo opportunamente l'unità di misura della lunghezza). Indichiamo con x la coordinata che individua la posizione dei punti del segmento. L'operatore laplaciano che appare nell'equazione di diffusione (5) ed in (6) si riduce alla derivata parziale secon-

da rispetto ad x . Infine eseguiamo il cambio di variabili $V = v - v_o$, $W = w - w_o$. Otteniamo le seguenti equazioni:

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} V(x, t) = aV(x, t) + bW(x, t) + K_v \frac{\partial^2}{\partial x^2} V(x, t) \\ \frac{\partial}{\partial t} W(x, t) = cV(x, t) + dW(x, t) + K_w \frac{\partial^2}{\partial x^2} W(x, t) \end{cases} \quad (7)$$

corredate dalle condizioni al contorno:

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial x} V(0, t) = \frac{\partial}{\partial x} V(\pi, t) = 0 \\ \frac{\partial}{\partial x} W(0, t) = \frac{\partial}{\partial x} W(\pi, t) = 0 \end{cases} \quad (8)$$

Queste ultime esprimono matematicamente il fatto che non c'è un flusso di morfogeni attraverso gli estremi del segmento, come diventa chiaro dalla formula (4), ricordando che nel nostro caso unidimensionale il gradiente di v e r si riduce alla derivata parziale rispetto a x di V e R .

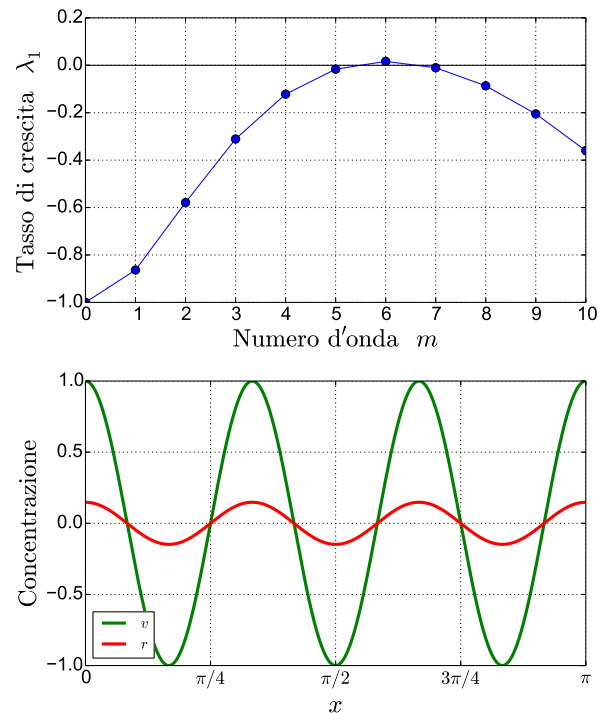


Figura 2: Tasso di crescita λ_1 in funzione del numero d'onda m per le soluzioni particolari dell'equazione (7) con $a = 1, b = -4, c = 4, d = -9, K_v = 1/92, K_w = 1/2$ (pannello in alto). Soluzione particolare, asintoticamente per tempi lunghi, corrispondente al numero d'onda $m = 6$ (pannello in basso).

Cerchiamo ora soluzioni particolari della forma

$$\begin{cases} V(x, t) = V_m(t) \cos(mx) \\ W(x, t) = W_m(t) \cos(mx) \end{cases} \quad (9)$$

Questa è la tecnica detta *separazione delle variabili*, esposta in quasi ogni libro introduttivo sulle equazioni alle derivate parziali (per esempio [4, cap. 7]). È facile verificare che, se la costante m (detta *numero d'onda*) è un intero, allora le espressioni (9) soddisfano le condizioni al contorno (8). È molto importante, ed utile ai fini pratici, che la soluzione generale delle equazioni (7) con le condizioni al contorno (8) possa essere scritta come somma di tutte le *infinite* soluzioni particolari del tipo (9). Purtroppo la dimostrazione di questo asserto non è né breve, né elementare, e bisogna rimandare il lettore interessato ad un trattato di analisi funzionale (p.es. [3]). Rimane da capire quali sono le funzioni del tempo V_m e W_m (dette *ampiezze*) che rendono le funzioni (9) soluzioni delle equazioni (7). Sostituendo le prime nelle seconde, si ottiene

$$\begin{cases} \frac{dV_m}{dt} = (a - m^2 K_v) V_m + bW_m \\ \frac{dW_m}{dt} = cV_m + (d - m^2 K_w) W_m \end{cases} \quad (10)$$

Siamo ritornati ad un caso che sembra essere di pura reazione, analogo a quello delle equazioni (2). In effetti, per $m = 0$, (2) e (10) coincidono. Per gli altri valori di m la struttura delle equazioni è la medesima, ma i coefficienti sono numericamente diversi.

In analogia con quanto visto nel riquadro di pagina 30, ci aspettiamo che le soluzioni di (10) possano essere scritte come somme di funzioni esponenziali. (Se si ammette che λ_1 e λ_2 possano essere dei numeri complessi, questa affermazione è vera, eccetto che per alcune rarissime combinazioni dei coefficienti numerici che appaiono in (10). Qui "rarissimo" ha il significato tecnico di "avente misura di Lebesgue nulla" (v. [2, cap.3,6]). Per gli scopi di questo articolo è sufficiente considerare il caso in cui λ_1 e λ_2 sono numeri reali.)

$$\begin{cases} V_m(t) = \alpha_v(m)e^{\lambda_1(m)t} + \beta_v(m)e^{\lambda_2(m)t} \\ W_m(t) = \alpha_r(m)e^{\lambda_1(m)t} + \beta_r(m)e^{\lambda_2(m)t} \end{cases} \quad (11)$$

Ciò che è importante è il segno dei coefficienti λ_1 e λ_2 , detti *tassi di crescita*. Se per un certo valore di m essi sono entrambi negativi, allora siamo in un caso stabile, e la corrispondente soluzione particolare (9) tenderà a zero col passare del tempo. Questo è ciò che succede per $m = 0$, perché, per ipotesi, stiamo lavorando in un caso in cui le equazioni (2) hanno un equilibrio stabile. Non è troppo difficile dimostrare che, per $m \rightarrow \infty$ si ha $\lambda_1 \sim -m^2 K_v$ e $\lambda_2 \sim -m^2 K_w$. Pertanto, anche per valori di m sufficientemente grandi, le soluzioni particolari col tempo si azzerano. Ciò che succede per valori intermedi di m dipende dal particolare valore dei coefficienti di diffusione K_v e K_w . La Figura 2 mostra ciò che succede per una particolare scelta dei parametri. Il tasso di crescita $\lambda_1(m)$ assume un valore positivo per $m = 6$, e rimane negativo per tutti gli altri numeri d'onda (pannello in alto); $\lambda_2(m)$, invece, è negativo per tutti i numeri d'onda, come si potrebbe dimostrare senza troppe difficoltà.



Figura 3: L'addome di un'ape (tratto da <http://www.telegraph.co.uk/science/picture-galleries/6514909/Science-Photo-Library-photos-of-the-week.html?image=10>).

La soluzione che si sviluppa partendo da una tipica condizione iniziale molto vicina allo stato di equilibrio chimico omogeneo, ma non perfettamente identica ad esso, per via delle inevitabili imperfezioni alle quali si accennava più in alto, è composta dalla somma di infinite soluzioni particolari (9) che hanno tutte inizialmente ampiezze V_m e R_m molto piccole. Tutte queste ampiezze decadono esponenzialmente nel tempo, eccetto che per $m = 6$, nel qual caso, invece, crescono. Perciò, fra tutte le possibili soluzioni particolari, le equazioni (7), con i parametri della Figura 2,

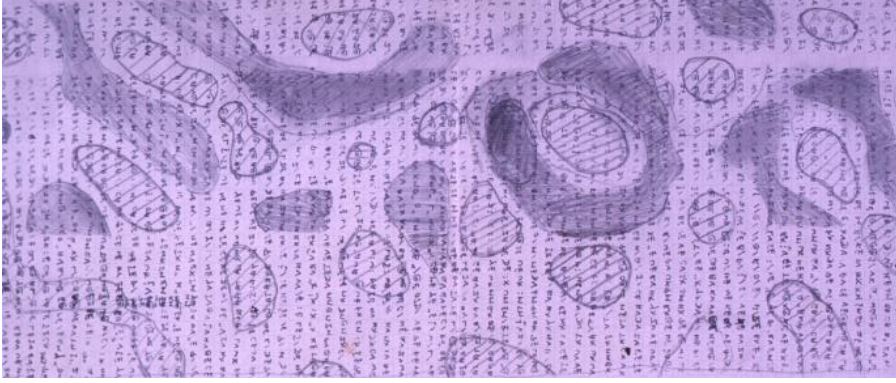


Figura 4: Una delle soluzioni numeriche di un problema di reazione-diffusione ottenuta da Turing con un calcolatore elettronico Mki. I valori numerici sono riportati su di un foglio quadrettato, e le linee di morfogene costante sono tracciate a mano a matita e poi ombreggiate. L'immagine è la numero k3.8 del Turing Digital Archive (©P.N. Furbank). <http://www.turingarchive.org>.

ne selezionano una sola (mostrata nel pannello in basso): tutte le altre nel tempo si azzerano.

Ma questa soluzione particolare ha una struttura ben definita ed ordinata, con esattamente quattro massimi (di cui due ai bordi) e tre minimi. La valenza biologica di una simile regolarità diventa immediatamente evidente guardando la Figura 3, ed ipotizzando che l'abbondanza di morfogeni possa catalizzare la produzione di pigmento nero, mentre la loro carenza abbia come effetto la produzione di pigmento giallo. Al variare delle diffusività e degli altri parametri si trovano casi in cui i numeri d'onda instabili sono altri. Le cinque dita di una mano lasciano supporre una instabilità del numero d'onda $m = 10$, ed il corpo segmentato di un millepiedi una instabilità ad un numero d'onda ancora più alto. Naturalmente, nulla vieta che i numeri d'onda instabili possano essere più di uno, e questi casi generano strutture più complicate di una semplice alternanza di bande.

Il ruolo delle nonlinearità

L'analisi delle equazioni (7) suggerisce che processi di reazione e diffusione che agiscano in contemporanea possano creare spontaneamente strutture ordinate. Tuttavia, per due distinti motivi, queste equazioni non possono essere considerate un modello completo e pienamente soddisfacente.

Il primo probabilmente è già stato intuito dal lettore: nelle equazioni (7) non esiste alcun meccanismo che possa arrestare la crescita esponenziale delle soluzioni particolari corrispondenti ai numeri d'onda instabili (come $m = 6$ nel caso della Figura 2). Queste soluzioni continuano a crescere esponenzialmente! E questo non è affat-

to ragionevole. In tutte le discipline scientifiche (salvo forse in economia) un modello matematico che preveda una crescita illimitatamente accelerata è estremamente sospetto. È molto verosimile che in natura esista un qualche fattore che, prima o poi, arresta la crescita.

Nel nostro caso il problema risiede nella drastica semplificazione che è stata operata usando le equazioni lineari (7) per descrivere le reazioni chimiche, in luogo di quelle non lineari (6). Le costanti che appaiono nelle equazioni (7), e che determinano se un certo morfogene è un attivatore o un inibitore, nella realtà non sono affatto costanti, ma dipendono esse stesse dalla concentrazione dei morfogeni. Ad alte concentrazioni è del tutto improbabile che un attivatore continui a rimanere tale: la crescita deve arrestarsi, ed i modelli matematici realistici di reazioni chimiche ne tengono conto.

Le equazioni lineari (7) sono una ragionevole approssimazione della realtà fintanto che le concentrazioni dei morfogeni sono ragionevolmente vicine all'equilibrio chimico di omogeneità. Quando, in seguito all'instabilità di Turing, si creano forti scostamenti dall'equilibrio, è necessario usare le equazioni non lineari (6), che però sono molto più difficili da studiare.

Turing stesso provò ad affrontare il problema non lineare, ma non è noto quali e quanti progressi sia riuscito a fare prima della sua tragica morte. Quello che è certo è che egli impiegò il calcolatore elettronico Mki dell'Università di Manchester (uno dei primissimi calcolatori elettronici programmabili) per risolvere numericamente alcuni esempi di equazione di reazione-diffusione non lineare [1, 5]. Il programma, come si fa ancor oggi, suddivideva in cellette quadrate il dominio spaziale sul quale è definita l'equazione. A

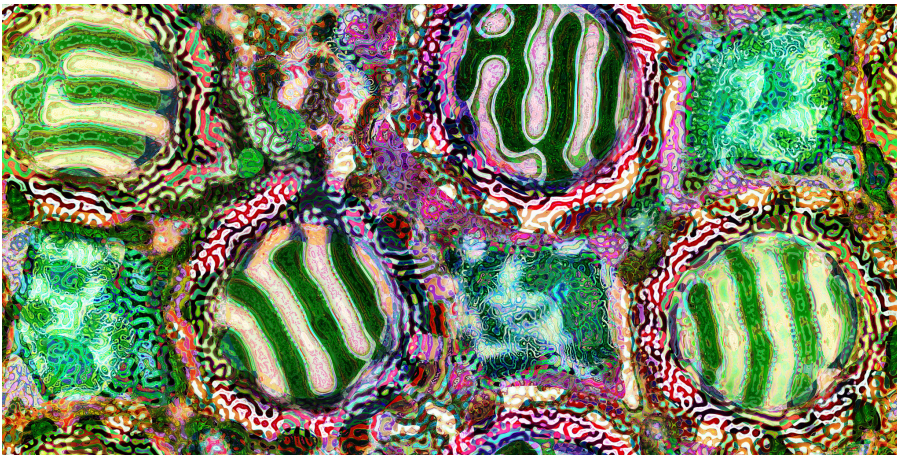


Figura 5: Una delle opere dell'australiano Jonathan McCabe, che usa equazioni di reazione-diffusione per generare forme d'arte. In questo esempio sono presenti molto più di due morfogeni, che danno luogo ad instabilità distinte, caratterizzate da scale spaziali diverse.

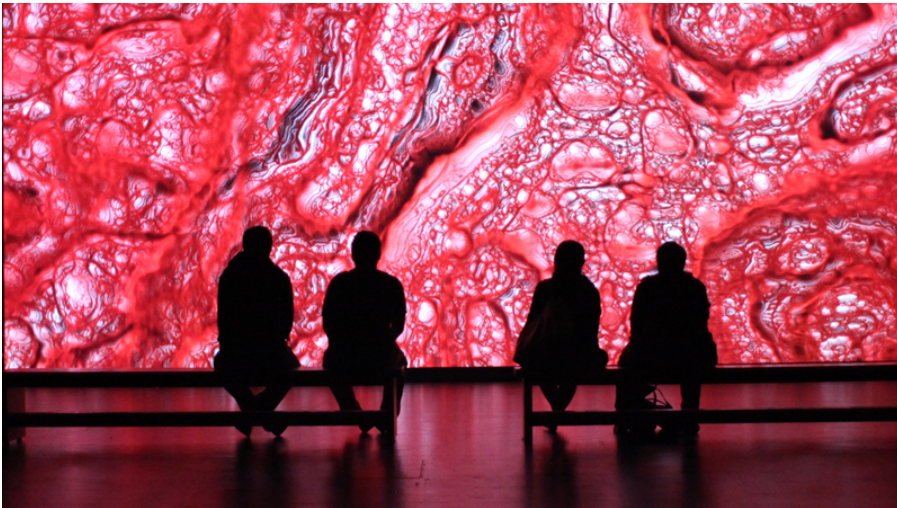


Figura 6: Fotografia scattata nell'installazione audiovisiva plasm dell'artista italo-olandese Tez, durante la Biennale Internazionale d'Art Numérique di Montréal (2014).

ciascuna di esse, ad ogni istante di tempo, era assegnata una singola coppia di valori v, w . Turing constatò che modelli chimici ragionevoli producevano un equilibrio chimico omogeneo instabile, che, dopo una breve crescita esponenziale, trovava spontaneamente un nuovo equilibrio chimico, ma disomogeneo, i cui schemi spaziali erano determinati dalle soluzioni particolari instabili.

Poiché a quell'epoca i calcolatori elettronici non disponevano di schermi analoghi a quelli odierni (e nemmeno di capienti memorie di massa per immagazzinare i dati), Turing ricopiava i valori delle concentrazioni di morfogeni ottenute dalla simulazione numerica su comuni fogli di carta quadrettata. Poi, a mano, tracciava con tratti di matita le curve di concentrazione costante. Alcuni di questi fogli sono stati conservati, ed uno di questi è mostrato in Figura 4. Le strutture che appaiono sono reminiscenti delle forme che si osservano sul manto di un ghepardo.

Nel corso degli anni le idee di Turing hanno avuto una enorme risonanza. Oggi interi trattati sono dedicati ad esporre gli sviluppi della teoria

che ebbe inizio con l'articolo del 1952 [6]. Grazie a questo lavoro sappiamo che le nonlinearità svolgono anche un altro ruolo.

La varietà delle strutture che si possono ottenere con l'instabilità lineare è piuttosto limitata. Anche considerando che le dimensioni spaziali nei casi realistici sono più di una, combinando le semplici funzioni trigonometriche che appaiono nelle soluzioni particolari, si ottengono strutture a bande, a scacchiera, esagonali e romboidali [6, cap. 2].

Gli esperimenti di laboratorio e le simulazioni numeriche rivelano che le nonlinearità delle reazioni chimiche, insieme con la diffusione, possono modificare le strutture innescate dall'instabilità di Turing, e produrre motivi punteggiati quasi-cristallini, serpeggianti forme labirintine reminiscenti delle impronte digitali, spirali e cerchi concentrici. Sofisticata analisi teorica riescono, in parte, a dare conto di queste strutture (per una introduzione tecnica si veda [7]).

Dalla matematica all'arte

Non è una novità che l'arte si ispiri alla natura, ed in particolare al mondo biologico. Non è nemmeno una novità che i corpi degli esseri viventi siano essi stessi considerati delle forme d'arte. Già nel 1904 il biologo tedesco Ernst Haeckel pubblicava "Forme d'arte della Natura" (*Kunstformen der Natur*), una raccolta di cento litografie a colori, incise dallo stesso autore e raffiguranti animali di ogni tipo, il cui scopo non è la sistematica zoologica, ma la ricerca del bello [8]. Tuttavia, fino a qualche decennio fa, l'artista non poteva fare altro che ricopiare col pennello ciò che osservava (ovviamente modificando, rivedendo e reinterpretando, con ampie licenze poetiche).

Recentemente, da quando i metodi della biologia matematica hanno cominciato a mietere successi nello spiegare e riprodurre la morfologia dei viventi, per gli artisti si è aperta una nuova possibilità. Nella loro opera di imitazione ispirata, anziché (*ri-*)produrre essi possono (*ri-*)generare. Ciò vuol dire che l'artista non crea direttamente l'opera d'arte, ma crea l'equazione, l'algoritmo o l'automa dal quale poi scaturisce l'opera, senza ulteriori interventi o decisioni da parte dell'autore.

Una fra le più affascinanti, e più difficili, tecniche usate dagli artisti generativi consiste nell'ideare equazioni di reazione-diffusione le cui soluzioni, rappresentate graficamente (o acusticamente, in alcuni casi) siano artisticamente interessanti. L'australiano Jonathan McCabe è salito alla ribalta internazionale proprio con opere di questo genere (Figura 5) [9].

L'arte generativa ha ormai le sue mostre, i suoi estimatori, ed i suoi critici [10]. Un concetto centrale per questo tipo di arte è quello di *immersione*, per cui il fruitore si ritrova avvolto in un contesto virtuale che riproduce un mondo distinto da quello reale [11]. Poiché le soluzioni delle equazioni di reazione-diffusione evolvono nel tempo (in certi casi, dipende dal tempo anche lo stato che si raggiunge quando i termini nonlineari arrestano la crescita dell'instabilità, con soluzioni che assumono la forma di onde ed impulsi che si propagano e si inseguono) è evidente che esse si prestano a rappresentazioni artistiche immersive. Tez (pseudonimo di Maurizio Martinucci),

un artista italiano che vive e lavora ad Amsterdam, ha recentemente presentato alla Biennale Internazionale d'Art Numérique di Montréal una installazione audiovisiva, chiamata *plasm*, che circonda i visitatori con immagini di grandi dimensioni, generate in tempo reale calcolando numericamente le soluzioni di equazioni alla Turing, e che mostrano forme che assomigliano a quelle di strutture organiche (Figura 6), accompagnate da un colonna sonora anch'essa di tipo generativo [12].

Per chi desideri cimentarsi con la generazione di immagine basate su equazioni di reazione-diffusione esistono anche dei programmi di calcolo e simulazione che possono essere liberamente scaricati dalla rete [13].



- [1] ALAN M. TURING: "The Chemical Basis of Morphogenesis", *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* **237** (1952) 37–72.
- [2] MORRIS W. HIRSCH, STEPHEN SMALE, ROBERT L. DEVANEY: *Differential Equations, Dynamical Systems, and an Introduction to Chaos*. Academic Press; III edition (2012).
- [3] HAIM BREZIS: *Functional Analysis, Sobolev Spaces and Partial Differential Equations*. Springer (2011).
- [4] TYN MYINT-U, LOKENATH DEBNATH: *Linear Partial Differential Equations for Scientists and Engineers*. Birkhäuser; IV edition (2006).
- [5] JONATHAN SWINTON: "Watching the Daisies Grow: Turing and Fibonacci Phyllotaxis", in *Alan Turing: Life and Legacy of a Great Thinker* a cura di Christof Teuscher; Springer (2004).
- [6] JAMES D. MURRAY: *Mathematical Biology II: Spatial Models and Biomedical Applications*. Springer; III edition (2003).
- [7] MICHAEL CROSS, HENRY GREENSIDE: *Pattern Formation and Dynamics in Nonequilibrium Systems*. Cambridge University Press (2009).
- [8] Per maggiori informazioni ed esempi di queste tavole si veda la pagina di Wikipedia http://it.wikipedia.org/wiki/Kunstformen_der_Natur
- [9] <http://jonathanmccabe.com>
- [10] http://it.wikipedia.org/wiki/Arte_generativa le corrispondenti pagine in inglese e francese contengono numerose altre informazioni.
- [11] OLIVER GRAU: *Virtual Art: From Illusion to Immersion*. MIT Press (2003).
- [12] <http://www.tez.it/plasm>.
- [13] <https://code.google.com/p/reaction-diffusion/>
<http://softology.com.au/voc.htm>



Francesco Paparella: Laureato in Fisica presso l'Università di Torino, ha conseguito un dottorato in Geofisica presso l'Università di Genova. È attualmente ricercatore presso il Dipartimento di Matematica e Fisica dell'Università del Salento dove insegna Istituzioni di Fisica Matematica. Si occupa di meccanica dei fluidi (applicata alla geofisica) e di sistemi dinamici (applicati alla meccanica dei fluidi ed all'ecologia).