

Il modello di Turing per la morfogenesi: aspetti matematici, confronti e sviluppi recenti

Livio Triolo

Dipartimento di Matematica, Università di Roma Tor Vergata

16 Dicembre 2015

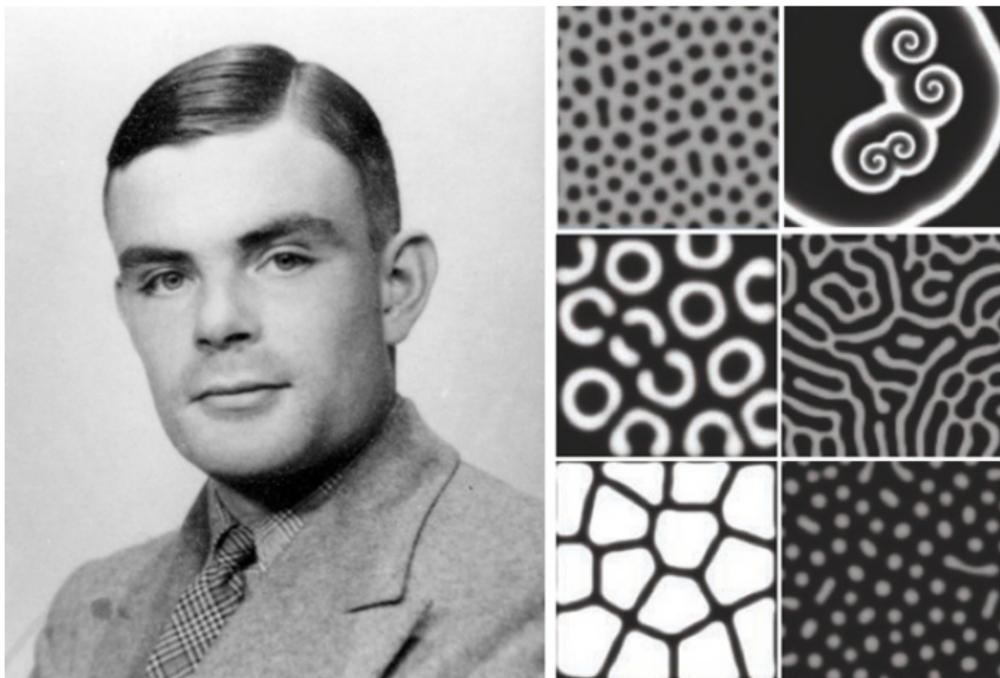
Abstract.

Nel 1952 A.Turing scrisse un articolo pioneristico sulla formazione di patterns in sistemi costituiti da due (o più) sostanze interagenti e diffondenti. Mostrò che contrariamente all'intuizione, la diffusione di due sostanze (attivatore e inibitore) può agire in modo da creare strutture spaziali stabili, destabilizzando lo stato omogeneo, se le loro diffusività sono opportunamente diverse. Si dà qui un'esposizione relativamente elementare di tale modello, accennando poi ad altre modalità morfogenetiche.

- Presentazione elementare dell'instabilità di Turing
- Patterns in ecologia
- Altri modelli matematici per la formazione di strutture

1. Presentazione elementare dell'instabilità di Turing

Figure: A.Turing, 1912-1954



Il lavoro di A. Turing del 1952: modellizzazione matematica della morfogenesi a partire da un contesto puramente biochimico.

Evoluzione "cinetica": un paio di equazioni differenziali ordinarie accoppiate.

$$\dot{u} = f(u, v), \quad \dot{v} = g(u, v)$$

La persistenza della composizione omogenea: \exists soluzione stazionaria (\bar{u}, \bar{v}) , linearmente stabile $J := J(\bar{u}, \bar{v})$ matrice jacobiana

$$J = \begin{pmatrix} f_u & f_v \\ g_u & g_v \end{pmatrix}$$

ha autovalori negativi. Per matrici 2×2 : $\text{Tr } J < 0$; $\det J > 0$,

$$f_u + g_v < 0; \quad f_u g_v - f_v g_u > 0$$

Dimensioni spaziali grandi \Rightarrow non trascurare la diffusione!

$$u_t = f(u, v) + u_{xx}, \quad v_t = g(u, v) + \delta v_{xx}, \quad x \in \mathbb{R}, \delta > 0$$

Linearizzando attorno a (\bar{u}, \bar{v})

$$\begin{pmatrix} U_t \\ V_t \end{pmatrix} = J \begin{pmatrix} U \\ V \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} U_{xx} \\ \delta V_{xx} \end{pmatrix}$$

Per semplificare, $x \in \mathbb{R}$, e consideriamo la trasformata di Fourier (decomposizione continua in armoniche) (k è il numero d'onda, $\hat{U} = \hat{U}(k, t)$):

$$\begin{pmatrix} \hat{U}_t \\ \hat{V}_t \end{pmatrix} = J_k \begin{pmatrix} \hat{U} \\ \hat{V} \end{pmatrix}$$

dove

$$J_k := J + \begin{pmatrix} -k^2 & 0 \\ 0 & -\delta k^2 \end{pmatrix}$$

Per qualche k crescita esponenziale $\Leftrightarrow \exists$ almeno un autovalore positivo, \Rightarrow instabilità?

$$\text{Tr } J_k = -(1 + \delta)k^2 + \text{Tr } J < 0 \forall k, \quad \det J_k = \delta k^4 - (\delta f_u + g_v)k^2 + \det J$$

cercando una finestra in k per ottenere un autovalore positivo, scriviamo le condizioni per un minimo negativo per $\det J_k$: quindi $\delta f_u + g_v > 0$, e $(\delta f_u + g_v)^2 > 4\delta \det J$.

Poiché $f_u + g_v < 0$, f_u and g_v hanno segni diversi e $\delta \neq 1$; così se $g_v < 0$, i.e. v è un inibitore, allora deve diffondere più velocemente, $\delta > 1$.

La seconda condizione dà ulteriori condizioni su δ .

In conclusione, se per qualche k si ha crescita esponenziale, significa che perturbazioni che contengono tale armonica tendono a crescere (la parte nonlineare impedirà la crescita illimitata), e si formeranno soluzioni caratterizzate da una lunghezza d'onda caratteristica (inversa di k).

Questo discorso si può estendere a due dimensioni ed anche con diffusioni anisotrope, ottenendo poi numericamente pattern assai simili a quanto si osserva. Osservazioni sperimentali in contesto chimico (Maini 1999): reazione CIMA (u conc. iodide, v conc. chlorite)

$$u_t = k_1 - u - \frac{4uv}{1 + u^2} + \Delta u, \quad v_t = k_2 \left(u - \frac{uv}{1 + u^2} \right) + \delta \Delta v$$

Figure: CIMA pattern

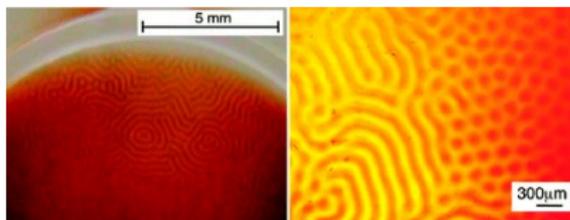


Figure: Capra del Valais1



Figure: Capra del Valais2



Figure: *Genicanthus melanospilos* M



Figure: *Genicanthus watanabei* M



Figure: Leopardo



Figure: Giraffe

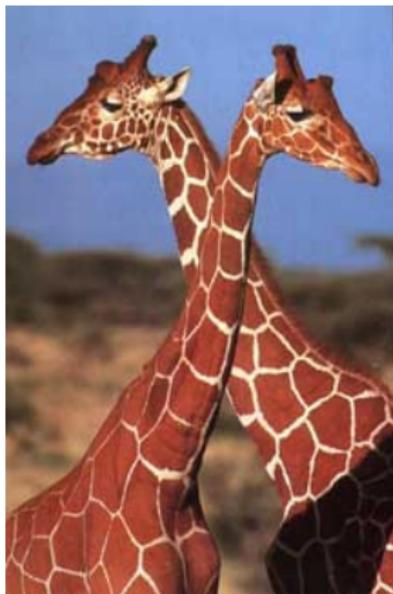


Figure: Patterns di Murray

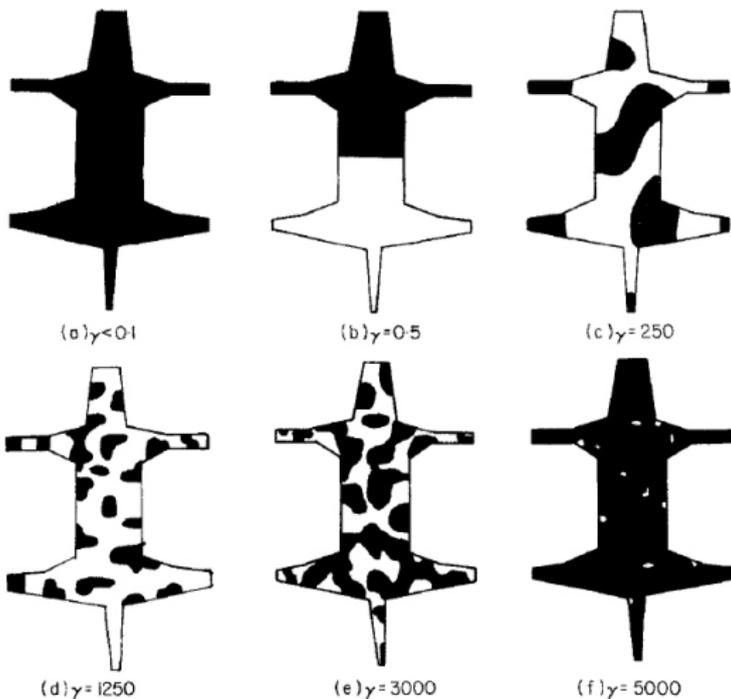
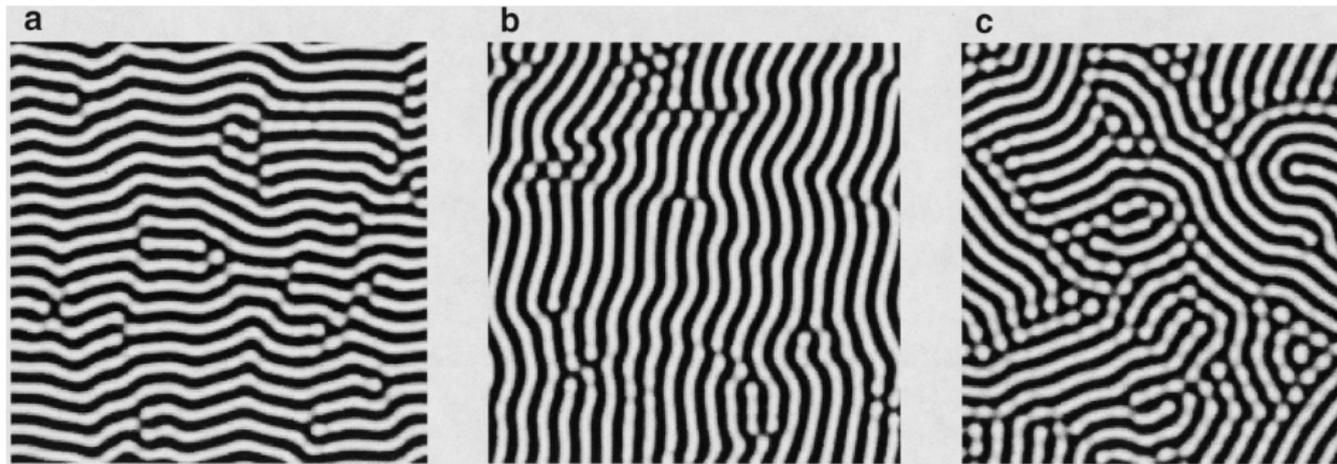


Figure: ShojiPlots



2. Patterns in ecologia

Figure: *Choristoneura occidentalis*

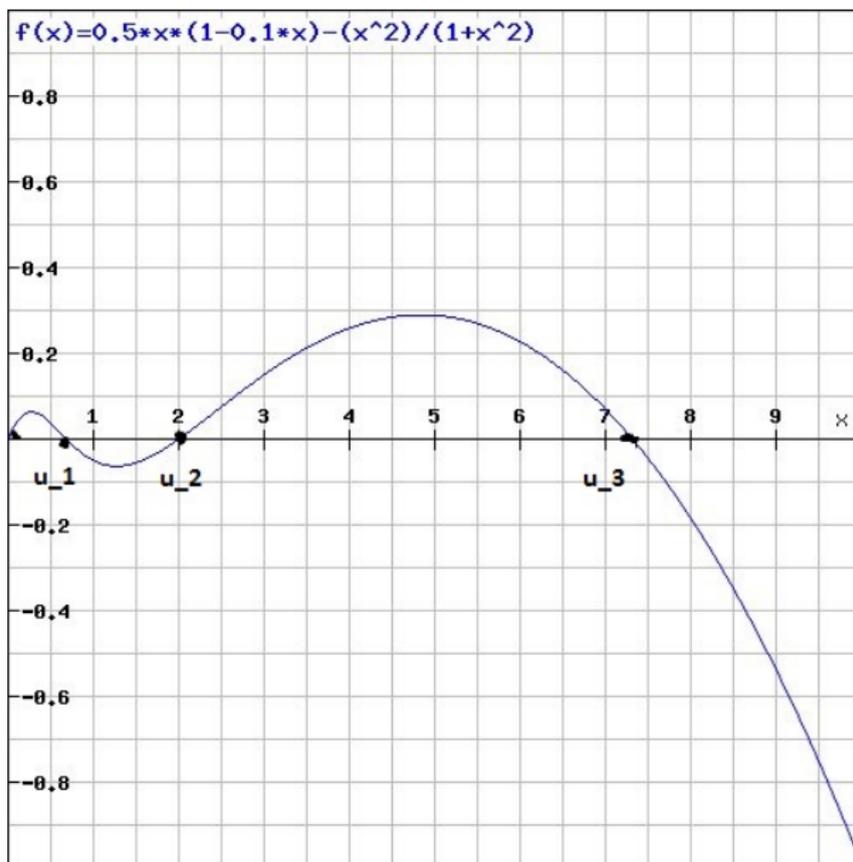


u densità di larve di *Choristoneura occidentalis* (spruce budworm), parassiti dell'abete canadese.

$$u_t = f(u) + Du_{xx}, \quad u(0, t) = u(L, t) = 0; \quad u(x, 0) = u_0(x)$$

$f(u) = ru(1 - u/q) - u^2/(1 + u^2)$ (logistica+predazione; D diffusività; condizioni "ostili" al bordo

Figure: Grafico di f



Zeri di f : soluzioni stazionarie (0 e u_2 instabili, u_1 e u_3 stabili).

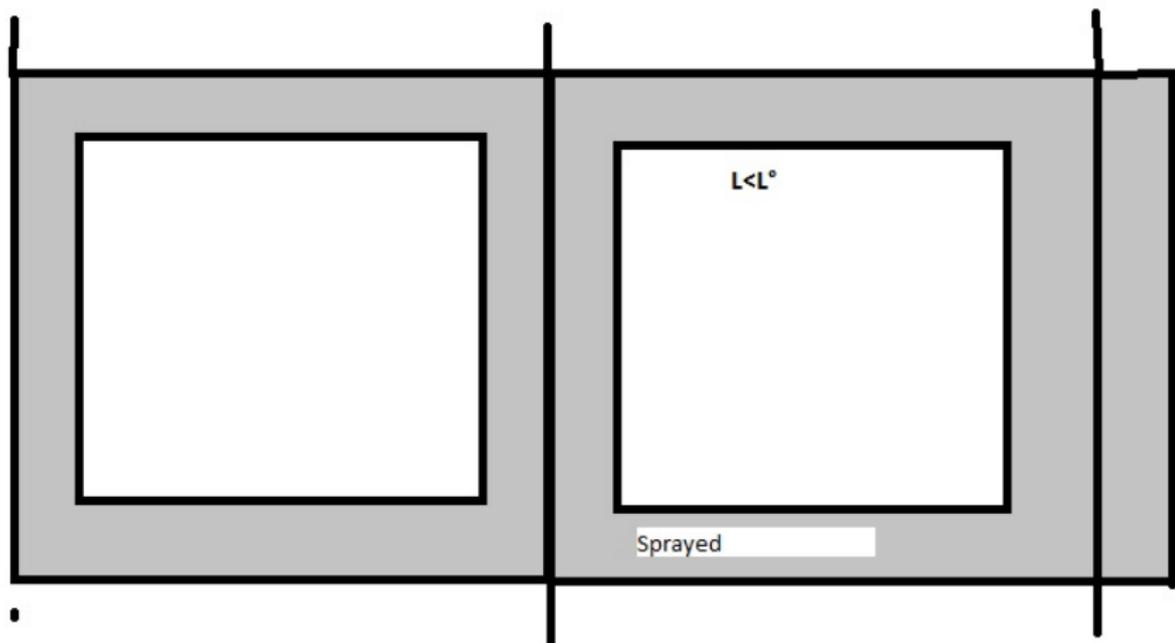
Linearizzazione attorno a 0 e sviluppo in serie di Fourier in $[0, L]$ della soluzione

$$U(x, t) = \sum_n a_n \exp\{[f'(0) - D(\frac{n\pi}{L})^2]t\} \sin(\frac{n\pi x}{L})$$

Stabilità: $f'(0) - D(\frac{\pi}{L})^2 < 0, \Rightarrow L < L_c \equiv \pi\sqrt{D/f'(0)}$

Con altri metodi: \exists altra lunghezza critica $L^0 > L_c$. $L > L^0 \Rightarrow \exists$ soluzioni stazionarie di ampiezza grande (vicino all'outbreak).

Figure: Compartimenti



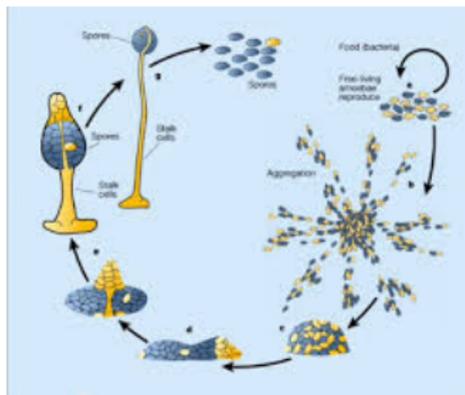
3. Altri modelli matematici per la formazione di strutture

Chemiotassi: moto per diffusione e per attrazione chimica (es. *Dictyostelium discoideum*) n densità di cellule, c densità del chemioattrattante (per il *Dictyostelium*, cAMP= cyclic adenosine monophosphate)

$$n_t = D_n \Delta n - \alpha \nabla(n \nabla c), \quad c_t = \Delta c + \frac{n}{1+n} - c$$

Si formano pattern che si possono propagare.

Figure: *Dictyostelium* disc



Bibliografia

A.Turing *The chemical basis of morphogenesis* Phil. Trans. R. Soc. London, B237,37-72 (1952).

P. Maini, *Mathematical models in Morphogenesis*, in Mathematics inspired by Biology, p.151-189, LNM1714, Springer, (1999)

J.D. Murray, *Mathematical Biology I-II*, Springer, NY-Berlin-Heidelberg (2003)

I.Lengyel, I.R.Epstein, *A chemical approach to designing Turing patterns in reaction-diffusion systems* PNAS, 89, 3977-3979, (1992)

H. Shoji, Y. Iwasa, S. Kondo, *Stripes, spots, or reversed spots in two-dimensional Turing systems*, J.Theor. Biology, 224, 339-350 (2003)