

**« *And the rod starts to swing* »**  
**Morphogènes, instabilités et organismes imaginaires**  
**dans l'approche de Turing à la biologie**

Sara FRANCESCHELLI\*

**RÉSUMÉ.** Une très riche bibliographie existe désormais sur l'article de Alan Turing de 1952, « The Chemical Basis of Morphogenesis », mais beaucoup de questions se posent toujours au lecteur : pourquoi Turing, l'un des pères de l'informatique et de la notion de programme, ne mobilise de métaphore informationnelle associée à la notion de programme génétique dans son travail sur la morphogenèse et préfère se lancer dans une démarche de modélisation par un système d'équations différentielles mobilisant des mathématiques très lointaines de ses domaines de travail précédents ? D'où tire-t-il son inspiration modélisatrice, à la fois du point de vue des mathématiques employées et du point de vue des références à la biologie ?

Dans cet essai nous aborderons ces questions par la mise en évidence des connotations morphologiques du travail de Turing en biologie, qui renouvellent profondément la morphologie de D'Arcy Thompson : la définition de morphogène, l'établissement des instabilités comme condition de la rupture de symétrie, et les relations entre calcul numérique et théorie analytique.

*Mots-clés* : Turing, réaction-diffusion, morphologie, morphogènes, instabilités, biologie.

**ABSTRACT.** “*And the Rod Starts to Swing*”. **Morphogens, Instabilities and Imaginary Organisms in Turing's Approach to Biology.** A very rich bibliography exists today on Alan Turing's 1952 article, “The Chemical Basis of Morphogenesis” but many questions still remain for the reader: why does Turing, one of the fathers of computer science and of the notion of program, not use an informational metaphor associated with the notion of genetic program in his work on morphogenesis and prefer to embark on a modeling approach using a system of differential equations involving mathematics very far removed from his previous fields of work? Where does he draw his modelling inspiration, both from the point of view of the mathematics employed and from the point of view of references to biology?

In this essay we will address these questions by highlighting the morphological connotations of Turing's work in biology, that deeply renew D'Arcy Thompson's morphology: the definition of morphogens, the establishment of instabilities as a condition for symmetry breaking, and the relations between numerical computation and analytical theory.

*Keywords*: Turing, reaction-diffusion, morphology, morphogens, instabilities, biology.

---

\* ENS de Lyon, IHRIM UMR 5317 & IXXI Institut rhônalpin des systèmes complexes & SPHERE UMR 7219, Paris. sara.franceschelli<at>ens-lyon.fr

« La disproportion de notre intelligence avec la nature des choses l'avertira assez tôt que nul homme n'a la capacité d'en finir avec un sujet quel qu'il soit. »

(Johann Wolfgang von Goethe)

## INTRODUCTION

L'objectif d'Alan Turing dans « The Chemical Basis of Morphogenesis » est de fournir un modèle mathématique de l'embryon en développement, pour discuter un possible mécanisme à travers lequel les gènes d'un zygote peuvent déterminer la structure anatomique d'un organisme. Turing introduit à cet effet un système de substances chimiques, qu'il appelle « morphogènes » (« *morphogens* »), réagissant réciproquement et diffusant sur un tissu – d'où l'expression « système de réaction-diffusion ». Turing étudie comment, à partir d'une situation d'homogénéité, sous l'effet de perturbations au hasard, un tel système se déstabilise et produit ainsi un motif (« *pattern* ») par rupture de symétrie. Mathématiquement, l'essentiel de l'étude porte sur l'établissement de l'instabilité. Turing étudie en détail le cas d'un anneau de cellules, sur lequel interagissent et diffusent deux ou trois morphogènes. Il trouve six comportements asymptotiques. Il met en évidence, en particulier, la formation d'ondes stationnaires sur l'anneau. À son avis cela peut rendre compte de la genèse des tentacules de l'Hydre, et de feuilles à spirales comme dans l'*Asperula odorata*.

Il met aussi en évidence la formation d'un motif tâcheté et il suggère que des ondes stationnaires en deux dimensions pourraient rendre compte de la phyllotaxie. Il étudie par ailleurs un système de réaction-diffusion sur une sphère et il suggère que cela peut rendre compte de la gastrulation<sup>2</sup> et aussi de la formation des *Radiolaria*.

L'article de Turing est une lecture assez ardue qui, presque soixante-dix ans après sa publication, demeure surprenante. Turing est devenu un classique de la modélisation mathématique de phénomènes d'auto-organisation par équations de réaction-diffusion mais, pour observer expérimentalement des structures de Turing, on a dû attendre les années 90, quand elles ont été observées dans une expérience de réaction-diffusion en chimie<sup>3</sup>. Par ailleurs, la question de la pertinence du modèle de Turing en biologie est délicate et toujours sujette à controverses, notamment concernant le rôle assigné aux gènes par le modèle, malgré des résultats intéressants qui suggèrent la présence de mécanismes à la Turing dans le développement des rides du palais et des orteils de la souris<sup>4</sup>.

<sup>1</sup> Dans une onde stationnaire il n'y a pas de propagation spatiale longitudinale, mais seulement une oscillation transversale de chacun de ses points. C'est donc seulement le profil de l'onde qui bouge par des oscillations dont les points d'amplitude maximale sont appelés « ventres » et les points qui n'oscillent pas « nœuds ».

<sup>2</sup> La gastrulation est le deuxième stade du processus embryonnaire, pendant lequel se forment les trois feuillets germinatifs.

<sup>3</sup> (Castets *et al.*, 1990).

<sup>4</sup> Pour une présentation synthétique de ces travaux on pourra se rapporter à (Woolley *et al.*, 2017).

Une très riche bibliographie existe désormais sur les aspects mathématiques, chimiques, et biologiques du travail de Turing<sup>5</sup>, mais beaucoup de questions se posent toujours au lecteur : pourquoi Turing, l'un des pères de l'informatique et de la notion de programme, ne mobilise de métaphore informationnelle associée à la notion de programme génétique dans son travail sur la morphogenèse et préfère se lancer dans une démarche de modélisation par un système d'équations différentielles mobilisant des mathématiques très lointaines de ses domaines de travail précédents ? D'où tire-t-il son inspiration modélisatrice, à la fois du point de vue des mathématiques employées<sup>6</sup> et du point de vue des références à la biologie<sup>7</sup> ?

Dans cet essai nous aborderons ces questions par la mise en évidence des connotations morphologiques du travail de Turing en biologie, connotations qu'il est facile de mettre en relation avec l'intérêt de Turing, dès ses années de jeunesse, pour le classique de D'Arcy Wentworth Thompson, *On Growth and Form* (1917). L'article de 1952 est assez avare d'indications dans ce sens, qui sont toutefois fournies par d'autres écrits de Turing, non publiés de son vivant, dans lesquels il situe son travail en continuité avec celui de Thompson. Mais avant de nous intéresser à la dimension morphologique du travail de Turing, voyons brièvement ce que Turing fait en tant que modélisateur.

#### TURING MODÉLISATEUR

Turing veut écrire un modèle mathématique pour l'embryon en développement. Le but de son papier est :

« to discuss a possible mechanism by which the genes of a zygote may determine the anatomical structure of the resulting organism. » (Turing, 1952, p. 37)

En tant que modélisateur, Turing est parfaitement conscient de la nature de l'opération de modélisation, de ses limites ainsi que de sa portée épistémique : un modèle, de par sa construction, ne peut pas avoir l'ambition d'être vrai, mais il doit pouvoir permettre la discussion des traits les plus importants du phénomène à l'étude. Il écrit en effet que son modèle sera une :

« simplification and an idealization, and consequently a falsification. It is to be hoped that the features retained for discussion are those of greatest importance in the present state of knowledge. » (Turing, 1952, p. 37)

---

<sup>5</sup> Le lecteur pourra se reporter au classique de (Murray, 1990). Le centenaire de la naissance de Turing en 2012 a vu l'essor de recueils importants autour de l'œuvre de Turing, dans lesquels des études sur la contribution de Turing sur la morphogenèse sont incluses. On pourra notamment se reporter à (Cooper & Van Leeuwen, 2012) et (Copeland *et al.*, 2017). Sorti en 1998, le livre de (Lassègue, 1998) sur Turing offre, de façon originale, une mise en perspective critique du travail de Turing sur la morphogenèse au sein de son œuvre. Dans le même esprit, (Longo, 2018) discute aussi l'approche de la morphogenèse de Turing dans le contexte plus large de l'œuvre du mathématicien. Une analyse détaillée des aspects mathématiques du travail de Turing sur la morphogenèse se trouve dans (Petitot, 2013).

<sup>6</sup> Voir à ce propos (Berestycki, 2012).

<sup>7</sup> L'un des premiers à avoir abordé la question est Peter Sanders, le curateur des *Collected Works* de Turing sur la morphogenèse, (Saunders, 1993). Autour de cette question on pourra aussi se reporter à (Boden, 2017) et à la biographie de (Hodges, 1983).

Turing opère en effet des simplifications drastiques en matière de modélisation, négligeant l'aspect mécanique de la croissance, pour ne prendre en compte que les aspects chimiques du processus considéré : un système de substances chimiques, qu'il appelle « morphogènes » (« *morphogens* ») interagissant entre elles et diffusant sur un tissu. L'essentiel de l'article de Turing consiste à explorer les propriétés mathématiques d'un système d'équations différentielles, censées modéliser un tel processus de réaction-diffusion, afin de comprendre la formation de motifs spatiaux (« *patterns* ») par rupture de symétrie à partir d'une situation d'homogénéité. Dans ce cadre, tout en n'excluant pas que les gènes puissent constituer un type particulier de morphogènes (particulier du fait que les gènes mêmes ne diffusent pas), il ne leur attribue qu'un rôle de catalyseurs, définissant les taux de réaction. Turing précise que les évocateurs de Waddington, sur lesquels nous reviendrons plus loin car ils sont symptomatiques de l'approche morphologique de Turing, peuvent être considérés comme des morphogènes.

La forme générale d'un système d'équations de réaction-diffusion est la suivante :

$$\partial \mathbf{c} / \partial t = D \nabla^2 \mathbf{c} + \mathbf{f}(\mathbf{c}) \quad (1)$$

où  $\mathbf{c}$  indique les concentrations des morphogènes,  $D$  est la matrice des coefficients de diffusion,  $\nabla^2$  représente le laplacien et  $\mathbf{f}(\mathbf{c})$  les réactions locales. La diffusion se produit à partir des régions de plus grande concentration vers les régions de plus faible concentration, de façon proportionnelle au gradient de concentration (la proportionnalité est définie par les coefficients de diffusion). Le terme de réaction est local.

Aujourd'hui, c'est cette formule qu'on écrit d'habitude pour évoquer le modèle de Turing. Dans l'article de Turing, elle est introduite dans le cas d'un processus de réaction-diffusion sur une sphère, qui pour Turing pourrait modéliser la gastrulation, étape au cours de laquelle l'embryon passe d'une symétrie sphérique à une symétrie axiale. Toutefois l'étude centrale dans l'article, que Turing développe à la fois analytiquement et grâce à une étude numérique, concerne un anneau de cellules. Il s'agit donc d'un support discret, et la forme des équations, toujours continue dans le temps, devient discrète dans l'espace, selon l'équation ci-dessous<sup>8</sup> :

$$\left. \begin{aligned} dX_r / dt &= f(X_r, Y_r) + \mu(X_{r+1} - 2X_r + X_{r-1}) \\ dY_r / dt &= g(X_r, Y_r) + \nu(Y_{r+1} - 2Y_r + Y_{r-1}) \end{aligned} \right\} (r = 1, \dots, N) \quad (2)$$

Les solutions d'un tel type de système sont exprimées comme superposition de modes sinusoïdaux. Comme Turing le rappelle quand il introduit les connaissances mathématiques nécessaires à comprendre sa théorie, c'est en ces termes qu'on traite aussi les oscillations mécaniques et électriques<sup>9</sup>.

<sup>8</sup> (Turing, 1952, p. 47, équation 6.1).

<sup>9</sup> (Turing, 1952, p. 39).

Il peut être contre-intuitif de penser qu'un phénomène diffusif, typiquement homogénéisateur, puisse donner lieu à une perte d'homogénéité et donc à des formes. Mais ce serait oublier que la diffusion, dans le modèle de Turing, s'accompagne et s'articule avec de réactions auto-catalytiques. Pour certaines valeurs des paramètres en jeu, le système peut alors donner lieu à des motifs. Cela se passe par rupture de symétrie. Turing dédie des pages de son article à cette question, pour défendre l'idée que cela est possible quand l'équilibre de départ est instable. Comme l'écrit Turing :

« the investigation is chiefly concerned with the onset of instability » (Turing, 1952, p. 37)

Les équations du modèle de Turing sont, en général, non-linéaires. Toutefois Turing se restreint à l'étude de l'établissement de l'instabilité dans l'approximation linéaire près de l'équilibre car il sait opérer analytiquement seulement au sein de cette approximation, bien conscient par ailleurs qu'il s'agit d'un choix peu réaliste. Il étudie ainsi le passage de l'homogénéité à des formes stables non-homogènes. Au cours de l'article il considère, comme tissu sur lequel se passent les processus de réactions-diffusions, trois cas : un anneau de cellules, un anneau de tissu continu et une sphère. La méthodologie suivie est la même : partir d'une situation d'homogénéité pour en étudier la déstabilisation, sous l'effet de petites perturbations dont la spécification n'est pas importante, dans une approximation linéaire<sup>10</sup>. Turing suit la méthode habituelle dans ces cas : il linéarise le système près de l'équilibre. Sa stabilité dépend des parties réelles des valeurs propres<sup>11</sup> de la matrice jacobienne<sup>12</sup>, qui doivent être toutes négatives. Pour certaines valeurs des paramètres les concentrations sont distribuées de façon homogène. Quand la valeur d'un paramètre (la concentration de l'un des morphogènes jouant le rôle d'évocateur) change, un seuil critique est dépassé. Turing trouve que, après un certain temps, les comportements asymptotiques montrent des *patterns* en forme d'onde stationnaire ou se propageant à vitesse constante.

Dans le cas d'un anneau de cellules, décrit par l'équation (2), il réalise une étude numérique pour laquelle il spécifie toutes les valeurs des paramètres. Les calculs sont réalisés à l'aide du *Manchester University Computer*. Turing construit des tables avec les valeurs de la concentration des deux morphogènes *X* et *Y* de l'équation (2) pour chacune des cellules composant l'anneau discret et peut ainsi montrer la forme polylobée des ondes stationnaires qui se forment.

Pour Turing ce modèle est pertinent quand, par rupture de symétrie, une symétrie circulaire est remplacée par une symétrie polygonale, comme par exemple lorsque sur la pousse d'une plante croissent des feuilles en spirale, comme dans *Asperula odorata*. Un autre exemple biologique qui pourrait être modélisé par un système de réaction-diffusion sur un anneau de cellules est la croissance de tentacules dans le petit polype d'eau douce appelé Hydre. Dans

<sup>10</sup> Pour une présentation des techniques mathématiques mises en oeuvre par Turing, plus accessible que la lecture de (Turing, 1952) même, on pourra voir (Petitot, 2013).

<sup>11</sup> Un scalaire  $\lambda$  est appelé valeur propre de la matrice  $A$  s'il existe un vecteur  $V$  non nul tel que  $AV = \lambda V$ . Un tel vecteur  $V$  est appelé vecteur propre associé à  $\lambda$ .

<sup>12</sup> La matrice jacobienne, composée par les dérivées partielles des fonctions considérées, en représente la meilleure approximation linéaire dans un point donné.

le cas d'un tissu en forme de sphère, censé modéliser la gastrulation, l'analyse en série de Fourier est remplacée par l'analyse en harmoniques sphériques.

La grande habileté de Turing comme mathématicien dans le traitement de ses équations est évidente, surtout en considérant qu'il est en train de travailler dans un domaine qui ne lui est pas habituel. Une question se pose pourtant au lecteur : d'où sort-il ces équations ? L'article de Turing ne donne pas de références en mathématiques. Toutefois, dans un manuscrit postérieur à « The Chemical Basis of Morphogenesis », resté inédit du vivant de Turing et portant sur une collaboration avec le botaniste Claude Wilson Wardlaw autour de l'application de sa théorie en botanique, Turing dévoile comme source d'inspiration l'œuvre de D'Arcy Wentworth Thompson, *On Growth and Form* (1917), qui préconise en effet l'étude d'équations autocatalytiques. L'œuvre de Thompson figure parmi les six références de « The Chemical Basis of Morphogenesis », dont trois, l'œuvre de Thompson incluse, sont en biologie et comprennent *Organisers and Genes* (1940) de l'embryologiste et promoteur de la biologie théorique Conrad Hal Waddington et *Patterns and Problems of Development* (1941) du zoologue et spécialiste de la régénération, notamment de l'Hydre, Charles Manning Child.

#### METTRE EN ÉCHEC L'ARGUMENT TÉLÉOLOGIQUE

Selon le biographe Andrew Hodges, qui rapporte le témoignage du collaborateur et ami de Turing, Robin Gandy, les travaux d'Alan Turing sur la morphogenèse visaient à mettre en échec l'argument téléologique (« *defeating the argument from Design* »), c'est à dire l'idée selon laquelle, face à l'étonnante organisation des organismes vivants, il faut postuler l'existence d'un créateur (« *designer* »)<sup>13</sup>. Turing n'a pas écrit explicitement sur ce qu'il entendait par cette affirmation, laissant donc le champ libre à l'interprétation. Il est plausible de penser, comme (Peter Saunders, 1993), que Turing suivait le programme de Thompson, qui dans *On Growth and Form* (1917) critiquait l'argument téléologique (« *the argument from Design* »). L'intention originelle de cet argument était de fournir une preuve scientifique de l'existence de Dieu. Les racines théistes de cet argument se sont concrétisées dans la métaphore de l'horloger imaginée par le pasteur et philosophe William Paley [1743-1805]. Selon l'argument de Paley, comme face au fonctionnement d'une horloge nous ne pouvons pas ne pas inférer qu'il existe un créateur qui l'a construit, ainsi en regardant un organisme nous ne pouvons pas ne pas conclure à l'existence d'un créateur intelligent qui l'a conçu (« *designed* »).

La théorie darwinienne de l'évolution explique l'étonnante adaptation des organismes par la sélection naturelle, réfutant ainsi l'argument d'un créateur divin<sup>14</sup>. On peut donc s'interroger sur ce qui a conduit Thompson et, à sa suite, Turing à ressentir malgré tout le besoin de réfuter, à leur tour, un tel argument. Selon (Saunders, 1993), il faut garder à l'esprit que dans une interprétation néo-darwinienne stricte, une nouvelle version de l'argument réapparaît de façon paradoxale : la sélection naturelle agissant sur des mutations aléatoires, et uniquement aléatoires, jouerait le rôle du créateur. Cette idée sous-tend la

<sup>13</sup> (Hodges, 1983, p. 431).

<sup>14</sup> Sur cette question on peut voir, par exemple, (Ayala, 2007).

théorie évolutionniste moderne, ce que Julian Huxley a appelé la «*modern synthesis*» : la fusion de la génétique des populations et de la théorie de la sélection naturelle. Huxley écrit à propos du darwinisme à la fin du XIX<sup>e</sup> siècle :

« Darwinism grew more and more theoretical. The paper demonstration that such and such a character was or might be adaptive was regarded by many writers as sufficient proof that it must owe its existence to Natural Selection. Evolutionary studies became more and more merely case-books of real or supposed adaptations. Late nineteenth-century Darwinism came to resemble the early nineteenth-century school of Natural Theology. Paley *redivivus*, one might say, but philosophically upside down, with Natural Selection instead of a Divine Artificer as the *Deus ex machina*. » (Huxley, 1942, p. 23)

La référence de Huxley à Paley montre comment la sélection naturelle, dans l'évolution de la théorie darwinienne, a paradoxalement pris le rôle que Dieu a occupé dans la théorie de Paley, c'est-à-dire le rôle d'un concepteur («*designer*»). Cette position semble radicalisée aujourd'hui pour ceux qui défendent une position néo-darwinienne forte, comme Richard Dawkins, qui a en effet qualifié la sélection naturelle de «horloger aveugle» («*blind watchmaker*»)¹⁵. Par l'utilisation de l'adjectif «aveugle» Dawkins a voulu souligner que l'action à l'œuvre au sein d'un organisme est, contrairement à l'horloger de Paley, complètement exempte de téléologie, car elle agit aveuglément sans intention – et de manière aléatoire en fonction de la sélection naturelle. Néanmoins, la conception de Dawkins partage toujours quelque chose d'essentiel avec celle de Paley : l'idée que la formation d'un organisme ne relève que d'un dessein originel, comme si les processus dynamiques et matériels qui accompagnent son développement n'entraient pas en ligne de compte en apportant quelque chose de spécifique. C'est la critique exprimée par l'anthropologue Tim Ingold vis-à-vis de Dawkins :

« And when a scientist like Dawkins claims that such a design is coded into the animal's DNA, whence it controls its behavior just as already wired-in electronics guide the missile, he is advancing an argument from design just as strong as any to be found in Paley's natural theology. [...] The attribution of ultimate responsibility for the design to natural selection rather than to God does not in the least affect the logic of the argument, namely that there can no be functional complexity without prior design. » (Ingold, 2013, p. 67)

Ces critiques récentes à une conception néo-darwinienne forte, caractérisée par le déterminisme génétique, entrent en résonance avec la perspective morphogénétique en biologie théorique défendue par Thompson et Turing, qui va à l'encontre de l'idée que la genèse des formes est fondée sur une conception *a priori*, centrant plutôt l'intérêt sur les processus morphogénétiques. Thompson critique une explication purement adaptationniste de la genèse des formes, pour essayer de comprendre les processus de croissance et de développement de formes naturelles possibles,

¹⁵ C'est l'expression qui donne le titre à (Dawkins, 1986).

sur lesquelles la sélection naturelle pourra finalement agir. Il soutient que le rôle joué par la mécanique et la physique avait été sous-estimé dans l'étude de la morphogenèse et que l'étude des principes génératifs mathématiques et physico-chimiques à l'origine des formes existantes doit donc occuper une place centrale.

« Cell and tissue, shell and bone, leaf and flower, are so many portions of matter, and it is in obedience to the laws of physics that their particles have been moved, moulded and conformed. [...] Their problems of form are in the first instance mathematical problems, their problems of growth are essentially physical problems, and the morphologist is, *ipso facto*, a student of physical science. » (Thompson, 1917, pp. 7-8)

De même, dans son article sur la morphogenèse de 1952, Turing écrit :

« the theory does not make any new hypotheses; it merely suggests that certain well-known physical laws are sufficient to account for many of the facts. » (Turing, 1952, p. 37)

Turing, comme avant lui Thompson, ne pense pas qu'une approche fondée sur un présupposé (même si inconnu) fonctionnement des gènes puisse suffire à comprendre le développement des formes vivantes. Dans un manuscrit postérieur à l'article de 1952, dans lequel Turing développe sa théorie de la phyllotaxie, il écrit que son modèle sert justement à offrir une appréhension des processus de conversion de l'information génétique en forme géométrique :

« It was suggested in (Turing, 1952) that this might be the main means by which the chemical information contained in the genes was converted into a geometrical form. » (Turing, 1954, AMT/C/9, p. 6)

D'un autre manuscrit inédit, autour du travail de Turing avec le botaniste Wardlaw, émerge un intérêt renouvelé pour les questions morphologiques, notamment les homologues d'organisation dans des organismes qui ne sont pas en relation du point de vue génétique – Turing et Wardlaw parlent à ce propos de « développement homoplastique ».

Ils se situent explicitement dans la continuité des travaux de Thompson :

« Unless we adopt a vitalistic and teleological conception of living organisms, or make extensive use of the plea that there are important physical laws as yet undiscovered relating to the activities of organic molecules, we must envisage a living organism as a special kind of system to which the general laws of physics and chemistry apply. And because of the prevalence of homologues of organization, we may well suppose, as D'Arcy Thompson has done, that certain physical processes are of very general occurrence. ... What is novel in [this diffusion reaction] theory is the demonstration that, under suitable conditions, many diffusion reaction systems will eventually give rise to stationary waves ; in fact to a patterned distribution of metabolites. » (Turing & Wardlaw, 1952, p. 4)

Peut-on lire dans l'affirmation qu'il n'est pas nécessaire de postuler l'existence de nouvelles lois de la physique qui seraient en relation avec l'activité des molécules organiques une critique implicite à la conviction

affichée par Schrödinger dans son célèbre *What is Life?*, (1944). Dans ce livre le physicien soutenait le contraire, c'est-à-dire que de nouvelles lois de la physique étaient à inventer pour rendre compte de la stabilité du vivant (qui pour Schrödinger correspondait à la transmission des caractères héréditaires). S'il est vrai qu'on peut voir le développement de la biologie moléculaire comme une tentative de réalisation du programme de Schrödinger, offrant une base physico-chimique aux sciences de la vie, dans le but de les libérer une fois pour toutes des spectres de la téléologie, ne pourrait-on pas aller plus loin et considérer que, sous couvert de ces nouvelles lois, Schrödinger, et avec lui toute la biologie moléculaire alors en train de se constituer, n'ont fait que réintroduire la téléologie derrière la notion de programme génétique ? On commencerait alors à apprécier la réelle alternative offerte par l'approche morphologique de Turing. Pour Turing il ne s'agit pas de s'opposer à la génétique, ni de l'ignorer, mais de ne pas réduire l'explication des formes du vivant à la génétique et à l'information dont elle est porteuse. Ce point de vue était évidemment minoritaire à l'époque, et il l'est toujours.

Schrödinger, dans *What is Life?* (1944), œuvre destinée à avoir une grande influence sur le paradigme naissant de la biologie moléculaire, avait introduit une puissante métaphore informationnelle, en attribuant aux structures chromosomiques la nature de « code » et, en même temps, le « pouvoir » de réaliser le développement qu'elles annoncent :

« the term code-script is, of course, too narrow. The chromosome structures are at the same time instrumental in bringing about the development they foreshadow. They are law-code and executive power – or, to use another simile, they are architect's plan and builder's craft – in one. »  
(Schrödinger, 1944, p. 23)

Turing connaissait le travail de Schrödinger mais, dans son modèle mathématique, les gènes ne jouent certainement pas ce rôle de « plan de l'architecte et art du maçon » : comme on l'a vu, ils jouent un rôle de catalyseur, en fixant certains paramètres du système (les taux de réaction). C'est par les déstabilisations de ce système qui, par rupture de symétrie, peut produire des motifs, que Turing pense de pouvoir modéliser la morphogenèse.

C'est la non-centralité des gènes dans le modèle de Turing qui lui a été reprochée – considérée comme symptôme d'une trop grande habitude à l'abstraction typique du mathématicien qui se tourne vers la biologie – et qui, assortie à la difficulté de suivre son traitement mathématique, en a rendu difficile la réception par la communauté des biologistes à une époque dominée par la génétique et l'émergence de la biologie moléculaire<sup>16</sup>.

Il est symptomatique qu'en 2012, centenaire de la naissance de Turing, le prix Nobel de Physiologie et Médecine Sydney Brenner, après avoir rapidement pris en examen l'article de Turing de 1952 sur la morphogenèse et l'article de 1950 « Computing machinery and intelligence »<sup>17</sup>, les considère d'importance marginale pour la biologie (concernant le premier, il écrit que

<sup>16</sup> Voir par exemple (Fox Keller, 2002) et (Boden, 2017).

<sup>17</sup> (Turing, 1950).

« le soutien biologique à l'idée de Turing a été marginal »<sup>18</sup>, concernant le deuxième que « le test de Turing ne dit pas si les machines en mesure de s'aligner à des humaines sont douées d'intelligence »<sup>19</sup>). Selon Brenner la connexion la plus importante entre le travail de Turing et la biologie est potentiellement représentée par son article de 1936 « On computable numbers with an application to the *Entscheidungsproblem* »<sup>20</sup> qui contient les définitions de machine de Turing et de machine de Turing universelle<sup>21</sup>. Les notions introduites par Turing dans cet article ont en effet été reprises par John von Neumann dans les années quarante, dans ses travaux sur les automates auto-reproducteurs. John von Neumann avait conçu une machine dite « *constructor* », capable d'assembler une autre machine selon une certaine description. Une machine « *universal constructor* », avec sa propre description, construirait une machine égale à elle-même : à cette fin, le « *universal constructor* » doit copier sa description et insérer la copie dans la machine progéniture. Selon Sydney Brenner, ce type de machines est de grande importance pour la recherche en biologie, puisqu'elles ont beaucoup en commun avec les cellules. Ainsi, même si, de fait, les travaux de Turing et von Neumann n'ont pas eu un impact direct sur le développement de la biologie moléculaire, selon Brenner ils pourraient aujourd'hui aider la recherche en biologie car ils permettent de conceptualiser la notion de gène comme contenant une description de la fonction exécutive de la cellule. Brenner reproche à Schrödinger l'erreur d'avoir fait coalescer dans le gène le programme et le « *constructor* » alors que, Brenner poursuit, on sait aujourd'hui que le code génétique contient seulement une description de la fonction exécutive (le programme), et non la fonction exécutive même (le « *constructor* »). Il pense donc que les machines de Turing et les cellules ont beaucoup en commun et que pour répondre aux questions de la biologie « au cœur de tout sont les bandes contenant la description pour construire ces machines de Turing particulières »<sup>22</sup>.

De telles considérations, venant d'un éminent représentant de la biologie moléculaire, suggèrent donc que plus de 60 ans après la sortie de l'article de Turing, son approche à l'étude des formes vivantes est encore très peu prise en considération en dehors des communautés des spécialistes de modélisation mathématique ou de biologie théorique. Malgré les crises internes à la biologie moléculaire, qui ont quand même miné la confiance dans le « tout génétique » et amené à modérer la puissance de la métaphore informationnelle de Schrödinger, ce qui est à retenir, selon Brenner, de l'oeuvre de Turing en biologie, est la notion de programme.

Mais revenons à ce que Turing a en revanche proposé dans ses travaux sur la morphogenèse. Il ne nie pas que les gènes contiennent de l'information, mais cela n'est pas en soi une réponse au problème de la genèse des formes : pour

<sup>18</sup> TdA de « biological support for Turing's idea has been marginal » (Brenner, 2012, p. 461).

<sup>19</sup> TdA « the Turing test does not say whether machines that match humans have intelligence » (Brenner, 2012, p. 461).

<sup>20</sup> (Turing, 1937).

<sup>21</sup> (Brenner, 2012).

<sup>22</sup> TdA de « the core of everything are the tapes containing the descriptions to build these special Turing machines », (Brenner, 2012, p. 461).

Turing (et Wardlaw) la porte de sortie de la téléologie en biologie est offerte par la perspective holiste de la morphologie, qui s'intéresse aux *patterns* comme à des totalités.

« An essential feature of the theory is that it explains the inception of a morphogenetic *pattern as a whole*, but it is not inconsistent with epigenetic development when other organs have already been formed. Lastly, it is compatible with the concepts of physiological genetics. » (Turing & Wardlaw, 1952, p. 9. Le souligné est de Turing et Wardlaw).

Cette perspective anti-réductionniste (c'est la totalité du tissu qui détermine la différenciation, et non la cellule individuelle) est toutefois compatible avec la description génétique locale au niveau cellulaire.

« In these statements the botanical reader will see that both the classical view of de Bary – that the tissue mass as a whole determines differentiation and not the individual cells ('Die Pflanze bildet Zellen, nicht die Zelle bildet Pflanzen') – and of physiological genetics (in which the importance of gene-substances, proceeding from individual cells is emphasised), are appropriately represented. » (Turing & Wardlaw, 1952, p. 16)

### QUELLE PHYSIQUE POUR LE HOLISME ?

La position de Thompson et Turing vis-à-vis de la genèse des formes vivantes n'est pas un réductionnisme visant à expliquer les formes vivantes sur la base d'un matérialisme physico-chimique. Il s'agit plutôt d'une tentative de développer une certaine vision théorique en biologie, comme nous l'avons souligné anti-téléologique et holiste, grâce à une théorisation mathématique appropriée pour rendre compte des mécanismes physico-chimiques à l'œuvre dans le vivant. Comme Thompson l'a suggéré concernant l'utilisation des mathématiques pour la morphologie, il s'agit de comprendre ce qui peut être partagé par les processus génératifs des formes du monde vivant et du monde non-vivant. Pour ce faire Thompson pense qu'il faut savoir reconnaître les analogies mathématiques, sans les confondre avec des analogies physico-chimiques. Ainsi, comme exemple d'analogie mathématique, il prend en considération des phénomènes très différents entre eux, allant de la catalyse chimique à la croissance d'un individu ou d'une population, à partir de chacun desquels il est possible d'extraire des données interpolables par une courbe en S. L'analogie entre ces phénomènes est de type mathématique, souligne Thompson, et non de type physico-chimique.

Thompson ouvre et clôt *On Growth and Form* par des références à Goethe, dont il reprend le terme «morphologie», introduit dans *La métamorphose des plantes* (1790). Dans la continuité de Goethe, la « Science des Formes » («*Science of Forms*») de Thompson, appellation qu'il donne à la morphologie, traite des :

« forms assumed by matter under all aspects and conditions, and in a still wider sense with forms which are theoretically *imaginable*. » (Thompson, 1917)

Mais en conférant une grande importance à l'apport des mathématiques pour l'étude des formes, Thompson semble vouloir s'écarter de Goethe, qu'il

considère totalement hostile à l'utilisation des mathématiques dans l'étude du vivant. Thompson choisit plutôt de suivre la direction indiquée par Kant qui considèrerait le degré de mathématisation d'une science proportionnel à sa scientificité.

En réalité Goethe n'était pas hostile, en général, aux mathématiques. Ce qu'il critique est la méthode de la science newtonienne pratiquant des quantifications hâtives, non respectueuses du holisme nécessaire à l'observation des phénomènes, car « tout phénomène dans la nature est lié à l'ensemble »<sup>23</sup>. Dans son « De l'expérience considérée comme médiatrice entre l'objet et le sujet » (1792), où il explicite la méthode expérimentale et observationnelle adoptée dans son *Optique*, il rappelle :

« j'ai tâché de former une série d'expériences congénères, qui se touchent immédiatement, et qui, lorsqu'on les considère dans leur ensemble, ne forment, à proprement parler, qu'une seule expérience, et ne sont qu'une seule observation, présentée sous mille points de vue différents. » (Goethe, 1792, p. 12 dans la traduction française de 1837)

Goethe critique la pratique qui consiste à « faire d'une expérience la démonstration *immédiate* d'une hypothèse »<sup>24</sup> car ainsi l'expérience devient plus un moyen de valider le point de vue du sujet qu'une mise en évidence, par l'observation, des propriétés de l'objet. Pour Goethe il s'agit en revanche de faire un usage « *médiat* »<sup>25</sup> de l'expérience, afin de parvenir à une observation qui « en referme plusieurs »<sup>26</sup> et elle est donc d'un « ordre plus relevé »<sup>27</sup>. Ce type d'observation est, selon Goethe, « l'analogie de la formule algébrique qui représente des milliers des calculs arithmétiques isolés »<sup>28</sup>. Et encore :

« Cette méthode prudente, qui consiste à aller de proche en proche, ou plutôt à tirer des conséquences les unes des autres, nous vient des mathématiciens ; et, quoique nous ne fassions pas usage des calculs, nous devons toujours précéder comme si nous avions à rendre compte de nos travaux à un géomètre sévère et rigoureux. La méthode mathématique, qui procède sagement et nettement, fait voir à l'instant même si l'on passe des intermédiaires dans un raisonnement. Ses preuves ne sont que des développements circonstanciés, destinés à montrer que les éléments de leur étendue, les avait jugés exacts et incontestables sous tous les points de vue. Aussi les démonstrations mathématiques sont-elles plutôt des *exposés*, des *récapitulations*, que des *arguments*. » (Goethe, 1792, p. 12 dans la traduction française de 1837)

Je pense que la contribution de Turing à l'étude de la morphogenèse poursuit l'entreprise de mathématisation de la biologie entreprise par Thompson et marque un renouveau dans la direction éminemment morphologique indiquée par Goethe dans les passages précédents. Evidemment

<sup>23</sup> Goethe (1792, p. 12 de la traduction française de fr. de 1837).

<sup>24</sup> *Ibidem*, p. 10.

<sup>25</sup> *Ibid.*, p. 10. L'italique est dans la traduction française ici citée.

<sup>26</sup> *Ibid.*, p. 12.

<sup>27</sup> *Ibid.*, p. 12.

<sup>28</sup> *Ibid.*, p. 12.

il ne s'agit pas d'une thèse historiographique : que je sache Turing ne se réfère jamais à Goethe. L'interprétation que je défends est de nature archéologique et transcendante : elle s'intéresse aux conditions de possibilité de la connaissance morphologique. Ce renouveau concerne les nouveautés en modélisation mathématique, l'utilisation du calcul numérique, et les relations que Turing établit entre les études analytiques et numériques dans des cas non-linéaires. Il a des conséquences sur les relations entre modélisation mathématique et observabilité, notamment liées aux propriétés de stabilité/instabilité, robustesse, non-linéarité des modèles considérés. C'est peut-être le point le plus délicat de la contribution de Turing. Toutes ces questions ne sont évidemment pas exclusives de son approche, mais elles se présentent de façon récurrente dans l'étude des systèmes dynamiques instables<sup>29</sup>. L'essor du chaos déterministe dans les années soixante-dix, qui a été favorisé par les possibilités d'expérimentation numérique offerte par les ordinateurs, est dans ce sens exemplaire. Du point de vue des questionnements, de l'approche, de la complémentarité méthodologique de l'étude des déstabilisations dans l'approximation linéaire et des expériences numériques pour des cas non-linéaires, le travail de Turing peut être considéré comme un cas d'école avant la lettre. Il n'est pas le seul toutefois. Un exemple impressionnant dans ce sens est offert par les travaux d'Alfred James Lotka<sup>30</sup> sur les réactions auto-catalytiques, en dynamique des populations et en biologie théorique, travaux largement cités par Thompson (1942). Il suffit de prendre en main *Elements of physical biology*<sup>31</sup> pour s'apercevoir que Lotka employait déjà la méthodologie générale adoptée par Turing : étude de la déstabilisation d'un système d'équations différentielles non-linéaires par linéarisation autour de la position d'équilibre et calcul des valeurs propres. Notons que Lotka classe aussi les types d'équilibres dans l'espace des phases sur la base du signe de la partie réelle des valeurs propres, suivant explicitement la démarche d'analyse qualitative de Poincaré, qu'il cite. Il est intéressant de remarquer aussi que, comme Turing, mais quelques dizaines d'années plus tôt, donc sans aide de l'ordinateur, Lotka étudiait, de façon complémentaire à son approche analytique, des situations particulières par calcul numérique.

Nous allons à présent nous intéresser aux signatures de l'approche morphologique de Turing repérables dans trois aspects de son travail : la définition de morphogène, l'établissement des instabilités comme condition de la rupture de symétrie, et les relations entre calcul numérique et théorie analytique.

---

<sup>29</sup> On pourra voir, à ce propos, (Franceschelli, 2012).

<sup>30</sup> L'approche de Lotka, et l'originalité de son apport à la biologie théorique ne sont pas assez appréciées au delà de l'évocation habituelle du système de Lotka-Volterra en biologie des populations. Néanmoins la lecture de son œuvre, très citée par Thompson, peut nous aider dans notre enquête sur les origines des mathématiques morphogénétiques. En 1901-1902 Lotka avait suivi les cours du physico-chimiste Ostwald à Leipzig. Prix Nobel de Chimie en 1909, l'énergétiste Ostwald était aussi un estimateur de la morphologie de Goethe.

<sup>31</sup> (Lotka, 1925).

**MORPHOGÈNES (« [the term] is not intended to have any exact meaning »<sup>32</sup>)**

Voici la définition que Turing donne des morphogènes, les substances chimiques impliquées dans ses équations de réaction-diffusion, qui en sont les variables principales :

« These substances will be called morphogens, the word being intended to convey the idea of a form producer. [...] “[the term “morphogen”] is not intended to have any exact meaning, but it is simply the kind of substance concerned in this theory. »  
(Turing 1952, p. 38)

Un morphogène est donc une substance chimique non spécifiée qui entre dans une certaine relation avec une autre substance chimique (un autre morphogène), relation qui peut être décrite par des équations de réaction-diffusion. En ce sens la définition de morphogène est purement relationnelle. Par conséquent différentes substances, se comportant dans l'interaction comme celles définies par le système de Turing, peuvent potentiellement être considérées comme des morphogènes. Si la brisure de symétrie est le principe générateur nécessaire pour comprendre la production de différentes formes dans la perspective de Turing, les principaux acteurs de son modèle sont «les morphogènes» et non les gènes. Remarquons qu'en anglais l'expression choisie par Turing est « *morphogens* » et non « *morphogenes* ». Turing écrit qu'il faut les entendre comme des « producteurs de forme » ; jamais il parle de « gènes de la forme », même s'il n'exclut pas que les gènes puissent être un type particulier (car indiffusible) de morphogènes. Dans son modèle, le choix et la régulation entre les différents états d'équilibre possibles du système sont catalysés par les gènes, mais les gènes eux-mêmes ne sont pas considérés comme les seuls déterminants des formes. Pour Turing, les gènes définissent les vitesses de réaction : pour les organismes avec les mêmes gènes, ils (les gènes) peuvent donc être éliminés de la discussion.

Chez Turing un morphogène n'est pas identifié par ses propriétés physico-chimiques, mais par son comportement. Le morphogène a une définition purement relationnelle, et non matérialiste : il est défini par ses actions plutôt que par sa substance. En d'autres termes, pour Turing un morphogène n'est pas identifiable à une substance chimique particulière. Il faut le souligner, car l'une des critiques qui sont adressées au modèle de Turing porte sur la difficulté d'identifier expérimentalement les morphogènes. Mais le modèle de Turing n'est pas fait pour ce genre de vérification expérimentale « atomiste » visant à séparer les différents éléments en interaction, qui le ramènerait au réductionnisme à l'encontre duquel il a été élaboré. Le modèle de Turing offre en revanche un mécanisme holiste de la morphogenèse : quand le système se déstabilise, il y aura formation de motif (« *pattern* »). Seulement si l'on refuse de prendre en compte qu'une modélisation à la Turing, mettant au centre l'instabilité, brouille les relations habituelles entre théorie et expérience en physique, et *a fortiori* en biologie, on peut se rallier au jugement exprimé par Evelyn Fox Keller qui réduit l'appréciation de l'approche de Turing à une

---

<sup>32</sup> (Turing 1952, p. 38).

« *veritable caricature of the mathematical physicist* »<sup>33</sup>, très déconnectée des besoins épistémiques de la biologie expérimentale. On peut bien sûr comprendre qu'il s'agisse de la perception d'une grande majorité des biologistes. Mais, en dehors d'une attitude historiciste ou culturaliste, fondée uniquement sur les valeurs caractérisant la « culture épistémologique » dominante des biologistes, un tel jugement laisserait complètement dans l'ombre que :

- la modélisation de Turing, centrée sur les instabilités et les non-linéarités constitue, d'abord, une nouveauté dans le domaine de la modélisation physico-mathématique
- elle possède une véritable ambition théorique en biologie, attentive à certains débats théoriques et recherches expérimentales de son époque.

Il faut voir qu'il y a de la nouveauté et de l'originalité dans les deux aspects de son approche, aussi bien dans la modélisation mathématique que dans son ambition en biologie théorique et on peut dire que l'un motive et renforce l'autre. Fondée sur l'étude des instabilités, l'approche de Turing entrait fortement en résonance avec les expériences et les efforts de théorisation de quelques biologistes de l'époque, notamment l'embryologiste Conrad Hal Waddington et le biochimiste Joseph Needham, tous les deux promoteurs de la biologie théorique et, comme Turing, lecteurs de Thompson. Leurs recherches mettent en effet au cœur de la compréhension du développement embryonnaire une succession de déstabilisations d'équilibres. Rappelons que Turing écrit que les évocateurs de Waddington (qui sur cette question avait beaucoup travaillé avec Needham) sont des morphogènes. Dans les recherches de Waddington, un évocateur était initialement considéré comme une substance chimique responsable de l'induction de la création de tissus dans un organisme vivant. L'évocateur était une substance présente dans tout l'embryon activé dans une région particulière, le centre organisateur, par le biais d'un système de gradients. Waddington a également introduit le concept de compétence : pour Waddington, un matériau capable de réagir à un stimulus inducteur donné est dit « compétent » pour ce processus d'induction. Pour Waddington, un tissu compétent devrait être considéré comme un système instable avec au moins deux équilibres possibles, la décision quant à la direction à suivre étant prise par l'organisateur compétent. Dans ce contexte, l'attention de Turing sur l'étude de l'apparition des instabilités peut être considérée comme une réponse théorique et mathématique à une exigence issue de la théorisation biologique de son époque : la compréhension du rôle des systèmes instables dans le développement embryologique.

#### L'ÉTABLISSEMENT DE L'INSTABILITÉ ET LA RUPTURE DE SYMÉTRIE (« *and the rod starts to swing* »<sup>34</sup>)

Qu'un système soit déstabilisé, pour se trouver dans un autre état de stabilité après avoir abandonné l'état d'équilibre instable, est le mécanisme par lequel se produit la rupture de symétrie. Turing a besoin de ce phénomène critique, sinon il ne serait pas possible de comprendre comment un embryon,

<sup>33</sup> (Fox Keller, 2002, p. 95).

<sup>34</sup> (Turing, 1952, p. 44).

qu'il considère approximable par un système à symétrie sphérique, puisse rompre cette symétrie pour une symétrie axiale. En effet, les lois de la chimie et de la physique ne brisent pas, en elles-mêmes, une symétrie existante

Pour ce faire il faut postuler l'existence de déviations locales de la symétrie, même très petites, qui peuvent être augmentées par l'instabilité du système. Suivons Turing dans son raisonnement :

« It was assumed that the deviations from spherical symmetry in the blastula could be ignored because it makes no particular difference what form of asymmetry there is. It is, however, important that there are *some* deviations, for the system may reach a state of instability in which these irregularities, or certain components of them, tend to grow. If this happens a new and stable equilibrium is usually reached, with the symmetry entirely gone. » (Turing, 1952, p. 41)

On comprend alors l'importance de l'étude de l'établissement de l'instabilité dans l'approche de Turing. Un équilibre instable n'est pas facilement observable, puisque les systèmes tendent à l'abandonner spontanément, mais on peut observer le cas d'un équilibre stable qui est déstabilisé par la variation de certains paramètres.

« Unstable equilibrium is not, of course, a condition which occurs very naturally. It usually requires some rather artificial interference, such as placing a marble on the top of a dome. Since systems tend to leave unstable equilibria they cannot often be in them. Such equilibria can, however, occur naturally through a stable equilibrium changing into an unstable one. For example, if a rod is hanging from a point a little above its centre of gravity it will be in stable equilibrium. If, however, a mouse climbs up the rod the equilibrium eventually becomes unstable and the rod starts to swing. » (Turing, 1952, p. 44)

Rappelons que Turing avait présenté la forme oscillatoire des solutions des équations traitées par sa théorie comme étant analogue à des oscillations mécaniques ou électriques. Notons ci-dessus l'exemple dynamique de la souris qui, montant le long d'une corde suspendue initialement en équilibre, en provoque, à un certain moment, l'instabilité et donc l'établissement d'une oscillation. Turing écrit donc des systèmes de réaction-diffusion pour modéliser mathématiquement des analogues chimiques d'une telle déstabilisation.

Signalons que la compréhension de comment de petites différences initiales dans un système à l'équilibre pouvaient donner lieu à des grands effets était une question que différents scientifiques, dont Waddington et son ami, l'anthropologue Gregory Bateson, se posaient à l'époque de Turing, dans le contexte de la discussion de la pertinence d'une interprétation cybernétique de différentes dynamiques du vivant, tant à l'échelle de l'embryon que des communautés humaines. Ils n'étaient pas les seuls.

Un autre grand mathématicien-morphologue, René Thom, qui a élaboré sa théorie de la morphogenèse, *i.e.* la théorie des catastrophes, pendant la décennie suivant celle de Turing (et qui, comme Turing a été inspiré à la fois par Thompson et par les travaux de Waddington), en écrit la première mise en équations pour modéliser une question analogue discutée, dans le contexte

d'une conférence sur la génétique qui s'est tenue à Paris en 1949, par le physicien Max Delbrück.

Dans l'article fondateur de la théorie des catastrophes, Thom<sup>35</sup> écrit explicitement un système d'équations différentielles à partir du modèle de différenciation cellulaire proposé par Max Delbrück, qui l'avait introduit sous la forme d'un simple diagramme représentant, dans un pur esprit cybernétique, des chemins métaboliques réagissant de façon croisée. Sans l'accompagner d'aucune équation, Delbrück explique que :

« De nombreux systèmes en équilibre de flux sont capables de plusieurs équilibres différents dans des conditions identiques. Ils peuvent passer d'un état d'équilibre à un autre sous l'influence de perturbations transitoires. » (Delbrück, 1949, p. 33)

Thom, en introduisant  $k$  substances chimiques  $s_1, s_2, \dots, s_k$  de concentrations respectives  $c_1, c_2, \dots, c_k$ , écrit la loi différentielle suivante de variation des concentrations :

$$dc_i/dt = X_i(c_1, \dots, c_k) \quad (3)$$

Il étend ensuite le modèle en prenant en compte son extension spatiale, introduisant pour ce faire un système de coordonnées  $(x)$  sur le domaine  $U$  occupé par le système :

$$\partial c_i(x, t) / \partial t = X_i(c_i, x, t) + k \Delta c_i \quad (4)$$

où le terme de diffusion  $\Delta c_i$ , supposé petit par rapport aux  $X_i$ , peut être négligé pour des considérations de stabilité structurelle.

Cette première introduction du modèle de Thom utilise donc des équations de réaction-diffusion qui, au delà des différences de notation dans l'expression du laplacien, sont analogues aux équations de Turing, à ceci près que chez Thom il n'y a pas de matrice de coefficients de diffusion, mais un seul coefficient. Comment comparer ces modèles mathématiques du point de vue du rôle qu'ils jouent au sein des approches respectives des deux savants ?

On pourra remarquer que dans les deux cas il s'agit d'une approche à la morphogenèse via une étude asymptotique des solutions de systèmes d'équations différentielles. Mais alors que Thom était un spécialiste du domaine de la géométrie différentielle, des systèmes dynamiques, de la théorie des singularités, Turing ne thématise pas explicitement l'utilisation des notions appartenant à ces domaines. Par exemple, nous savons aujourd'hui que les systèmes à la Turing présentent des bifurcations, notamment des bifurcations de Hopf, déjà connues à l'époque de Turing, mais Turing n'utilise le terme ni se réfère à cette littérature. Le style de recherche et d'écriture, peu conforme aux usages académiques, toujours personnel, autonome et inventif de Turing, a déjà été souligné par différents commentateurs.<sup>36</sup> C'est comme si sa grande

<sup>35</sup> (Thom, 1968). Sur les équations de réaction-diffusion de Turing à Thom on pourra voir (Franceschelli & Petitot, 2019).

<sup>36</sup> (Saunders, 1993), (Lassègue, 1998), (Berestycki, 2012).

maîtrise technique lui permettait de réinventer, au besoin, des résultats ou des outils par ailleurs déjà connus, pour avancer dans le traitement des problèmes qui étaient pour lui d'intérêt à un moment donné.

Dans l'approche de Turing, le modèle de réaction-diffusion est génératif de motifs (« patterns ») particuliers, variables selon les paramètres des équations. Thom décide en revanche de négliger le laplacien pour des considérations de stabilité structurelle. C'est ce qui lui permet d'élaborer sa classification en termes de catastrophes élémentaires, et d'offrir ainsi un cadre descriptif de toutes les morphologies possibles compatibles avec le schéma réactionnel initial.

À travers l'influence que les travaux et le séminaire de Thom ont eu sur le développement de la théorie de la transition vers la turbulence de David Ruelle, et que les équations du modèle de Turing ont eu sur Prigogine et ses collaborateurs, qui les reprennent jusque dans les détails de leur schéma réactionnel dans leurs premiers travaux sur les structures dissipatives (quitte à les dépouiller de leur connotation morphologique pour se centrer sur les aspects thermodynamiques d'éloignement de l'équilibre)<sup>37</sup>, ces deux grands mathématiciens et morphologues ont joué un rôle important dans l'origine de la théorie du chaos. Turing, dévoilant aussi un talent de physicien, a en outre compris l'importance de l'étude de cas numériques particuliers comme instances exemplaires d'une modélisation mathématique via des équations différentielles. C'est une partie de son travail qu'il développera dans des études ultérieures sur la phyllotaxie des plantes, par des expériences numériques dans le domaine du non-linéaire<sup>38</sup>.

**LE NON-LINÉAIRE ET LES ORGANISMES IMAGINAIRES (« *one cannot hope to have any very embracing theory of such processes* »<sup>39</sup>)**

Turing a adopté une approche analytique dans l'approximation linéaire, analyse qui lui permet de mettre à plat six types de comportements asymptotiques, notamment dans le cas d'un anneau de cellules.

Pour pouvoir visualiser les formes des ondes stationnaires qui paraissent le long de l'anneau, il étudie numériquement un cas particulier du système défini par (2), dans un anneau à 20 cellules pour lequel il précise tous les paramètres, notamment les réactions entre les morphogènes X et Y. Il spécifie, en en donnant les valeurs numériques, les concentrations initiales des substances, les taux de diffusion et de réaction (vitesses auxquelles une substance peut détruire ou produire l'autre), les perturbations possibles. Pour certaines valeurs des paramètres les solutions du système produisent des structures ordonnées.

---

<sup>37</sup> Prigogine a été un lecteur attentif de (Turing, 1952). Avec ses collaborateurs, il a repris son modèle pour formuler la notion de structure dissipative, cf. (Prigogine & Nicolis, 1967). Il ne s'intéresse pas à l'étude de la formation des *patterns* : il déplace son questionnement sur le lien entre le mécanisme de l'établissement d'instabilités et le caractère thermodynamique d'éloignement de l'équilibre. On pourra se rapporter sur cette question à (Rodriguez, 2016).

<sup>38</sup> (Cooper, 2012) inclut les inédits de Turing sur la phyllotaxie, disponibles aussi dans le *Turing Digital Archive*, ainsi que les commentaires de Peter Saunders et de Jonathan Swinton.

<sup>39</sup> (Turing, 1952, p. 72).

Turing dispose d'une table de valeurs numériques obtenues par le Manchester University Computer (cf. Fig. 1), à partir de laquelle il a pu construire un graphique montrant trois étapes de la formation d'un motif d'une onde stationnaire polylobée sur l'anneau (Fig. 2). Turing le qualifié d'« organisme imaginaire » (« *imaginary organism* ») et il le décrit ainsi ainsi :

« The first five columns all refer to the same “variety” of the imaginary organism, but there are two specimens shown. » (Turing, 1952, p. 72)

Cet exemple est frappant car avangardiste du style de recherches, qui se développeront par la suite, sur la vie artificielle, où la performativité des modèles et leur aptitude à créer des instances d'organismes possibles l'emportent sur leur aptitude à représenter des organismes réels.

Par l'observation de l'« organisme imaginaire » Turing est aussi en mesure d'apprécier qu'il peut produire des comportements d'instabilité qu'il appelle, de façon anticipatrice, « catastrophiques » :

« The set of reactions becomes ‘catastrophic’ when the second-order terms are taken into account, *i.e.* the growth of the waves tends to make the whole system more unstable than ever. » (Turing, 1952, p. 64)

Il anticipe aussi l'idée de système loin de l'équilibre, qui a besoin d'un apport continu d'énergie, qui caractérisera les recherches sur les structures dissipatives :

« It should be recognized that these equilibria are only dynamic equilibria. The molecules which together make up the chemical waves are continually changing, though their concentrations in any particular cell are only undergoing small statistical fluctuations. Moreover, in order to maintain the wave pattern a continual supply of free energy is required. It is clear that this must be so since there is a continual degradation of energy through diffusion. This energy is supplied through the ‘fuel’ substances’ [...], which are degraded into ‘waste products’ [...]. » (Turing, 1952, p. 66)

Turing est arrivé à son « organisme imaginaire », par le biais d'une expérience numérique et non d'une métaphore informationnelle. Le comportement de cet organisme imaginaire fournit un exemple particulier des processus morphogénétiques visés par les équations. Ce n'est pas un organisme réel mais, dans l'approche de Turing, il est intéressant car il est susceptible de partager certains processus morphogénétiques avec des organismes inconnus, plus complexes et réels.

La relation entre théorie mathématique exprimée par des équations de réaction-diffusion et étude de cas particuliers par le calcul numérique devient d'importance centrale lors que l'on quitte le domaine de l'approximation linéaire pour prendre en compte les non-linéarités des systèmes. Turing attire l'attention sur ce point dans le paragraphe finale de son article portant expressément sur la théorie non-linéaire et l'utilisation de l'ordinateur (« *Non*

linear theory. Use of the digital computers »)<sup>40</sup>. Pour Turing l'approximation linéaire est valable pour étudier la déstabilisation d'un état homogène vers une première formation de motifs mais, en général, un organisme passera d'un motif à un autre, ne justifiant donc pas l'utilisation d'une approximation linéaire.

Dans ce cas plus général, pour Turing, les équations mathématiques (non-linéaires) ne suffisent pas à fournir une théorie exhaustive de la formation de motifs, d'où l'intérêt des études numériques. Il explique que :

« The difficulties are, however, such that one cannot hope to have any very embracing *theory* of such processes, beyond the statements of the equations. It might be possible, however, to treat a few particular cases in detail with the aid of a digital computer. » (Turing, 1952, p. 72)

La combinaison des connaissances acquises par le calcul numérique avec les principes décrits par les équations mathématiques permet à Turing de fournir, sinon une théorie complète, du moins une vision de la formation de motifs pouvant être utilisée pour interpréter ces processus dans des organismes réels. Dans cette vision, l'organisme imaginaire est analogue à des organismes réels inconnus.

TABLE I. SOME STATIONARY-WAVE PATTERNS

cell number	first specimen				second specimen: incipient Y	'slow cooking': incipient Y	four-lobed equilibrium	
	incipient pattern		final pattern				X	Y
	X	Y	X	Y				
0	1.130	0.929	0.741	1.463	0.834	1.057	1.747	0.000
1	1.123	0.940	0.761	1.469	0.833	0.903	1.685	0.000
2	1.154	0.885	0.954	1.255	0.766	0.813	1.445	2.500
3	1.215	0.810	1.711	0.000	0.836	0.882	0.445	2.500
4	1.249	0.753	1.707	0.000	0.930	1.088	1.685	0.000
5	1.158	0.873	0.875	1.385	0.898	1.222	1.747	0.000
6	1.074	1.003	0.700	1.622	0.770	1.173	1.685	0.000
7	1.078	1.000	0.699	1.615	0.740	0.956	0.445	2.500
8	1.148	0.896	0.885	1.382	0.846	0.775	0.445	2.500
9	1.231	0.775	1.704	0.000	0.937	0.775	1.685	0.000
10	1.204	0.820	1.708	0.000	0.986	0.969	1.747	0.000
11	1.149	0.907	0.944	1.273	1.019	1.170	1.685	0.000
12	1.156	0.886	0.766	1.451	0.899	1.203	0.445	2.500
13	1.170	0.854	0.744	1.442	0.431	1.048	0.445	2.500
14	1.131	0.904	0.756	1.478	0.485	0.868	1.685	0.000
15	1.090	0.976	0.935	1.308	0.919	0.813	1.747	0.000
16	1.109	0.957	1.711	0.000	1.035	0.910	1.685	0.000
17	1.201	0.820	1.706	0.000	1.003	1.050	0.445	2.500
18	1.306	0.675	0.927	1.309	0.899	1.175	0.445	2.500
19	1.217	0.811	0.746	1.487	0.820	1.181	1.685	0.000

Figure 1

Table des valeurs numériques des morphogènes X et Y pour chacune des 20 cellules de l'anneau. Reproduit de Turing, 1952, p. 62.

<sup>40</sup> Turing, 1952, pp. 71-72.

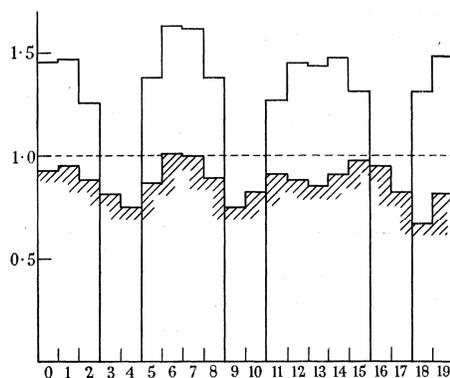


FIGURE 3. Concentrations of  $Y$  in the development of the first specimen (taken from table 1).  
 ----- original homogeneous equilibrium; // // // incipient pattern; ——— final equilibrium.

Figure 2

Graphique de la variation des concentrations du morphogène  $Y$  dans un anneau à 20 cellules, tracé à partir de la table réportée en Fig. 1. Reproduit de Turing (1952, p.63). On y voit trois étapes du développement, de l'équilibre initial homogène (en pointillé), au pattern incipient (hachuré), au pattern formé (ligne continue).

## CONCLUSION

Nous avons dans cette étude mis en lumière les aspects morphologiques de la pensée biologique de Turing : la notion de morphogène, l'établissement d'instabilité par rupture de symétrie, l'étude d'organismes imaginaires par le calcul numérique. Selon la modélisation de Turing les formes s'originent, par rupture de symétrie, de phénomènes ondulatoires, stationnaires ou se propageant à vitesse constante.

Turing n'utilise que les lois connues de la physique et de la chimie pour modéliser la genèse des formes. Mais ces mêmes lois qui, dès qu'on sort du domaine du linéaire – dans lequel on les a confinées pendant des centaines, pour la simple raison que traiter le non-linéaire était trop difficile – sont en mesure d'être plus proches du devenir esthétique des formes vivantes, ouvrent par là même des problèmes épistémiques que la physique newtonienne linéaire ne pose pas : Quelle est la relation entre la théorie exprimées par des équations, les simulations numériques, et les phénomènes observables sur lesquels on peut expérimenter ? Peut-on rester confiné au paradigme représentationnel de la science moderne, ou doit-on l'ouvrir aux propriétés performatives des modèles ? Le travail de Turing pose des questions qui bosculent *l'habitus* de la science moderne, fondée sur une idée de causalité linéaire qu'elle n'est pas prête à abandonner. Pour cette raison, son article restera peut-être encore pendant longtemps difficile à lire. Pour autant, il peut offrir une perspective privilégiée pour regarder au travail immédiatement précédent de Turing, sur

l'intelligence des machines<sup>41</sup>. L'intérêt pour la genèse des formes naturelles n'était pas déconnecté de son intérêt pour les machines intelligentes. On sait que Turing avait l'ambition de construire un cerveau<sup>42</sup>. Turing pensait que le système nerveux est continu et c'est seulement car au sein du format qu'il a fixé dans son essai de 1950 – le jeu de l'imitation – le testeur n'est pas en mesure de distinguer entre le comportement d'une machine à états discrets et celui du cerveau humain qu'il estime qu'on puisse travailler avec une machine à états discrets. Par ailleurs dans le rapport de 1948 (Turing 1948), resté longtemps inédit<sup>43</sup>, il prend parfaitement en compte les caractéristiques des systèmes non-linéaires qu'il explorera plus en détail dans son travail ultérieur sur la morphogenèse. Alors que certains regrettent que Turing, considéré le père du computationnalisme, n'ait pas mis plus de logique dans son approche à la biologie, on pourrait découvrir que l'approche de Turing à l'étude de l'intelligence était déjà orientée vers la morphologie.

#### REMERCIEMENTS

Ce travail s'inscrit dans le projet MAB- Morphology, analogy, and the body soutenu par l'IXXI (Institut rhônalpin des systèmes complexes) et la MSH de Lyon. L'auteur remercie Peter Saunders, Giuseppe Longo, Jean Petitot pour des discussions enrichissantes sur certaines des questions abordées dans cet essai et deux referees pour leurs remarques constructives. Merci enfin à Iona Brenac et Avel Guénin-Carlut pour leur lecture attentive de la dernière version du manuscrit.

#### RÉFÉRENCES

- Ayala, F.J. (2007). Darwin's greatest discovery: Design without designer. *PNAS*, 104 (suppl 1), 8567-8573.
- Berestycki, H. (2012). Alan Turing and reaction-diffusion equation. In B.S. Cooper & J. Van Leeuwen (éd). *Alan Turing. His work and Impact*. Amsterdam, Elsevier, pp. 723-732.
- Boden, M. (2017). Pioneer of artificial life. In J. Copeland, J. Bowen, M. Sprevak & R. Wilson (eds.), *The Turing Guide*. Oxford, UK, Oxford University Press, 359-371.
- Box, G.E.P. & Draper, N.R. (1987). *Empirical Model-building and Response Surfaces*. Indianapolis, Wiley & Sons.
- Brenner, S. (2012). Life's code script. *Nature*, 142, 461.
- Castet, V., Dulos, E., Boissonade, J. & De Kepper, P. (1990). Experimental evidence of a sustained standing Turing-type nonequilibrium chemical pattern, *Physical Review Letters*, 64, 2953-6.
- Child, C.M. (1941). *Patterns and Problems of Development*. Chicago, Ill., The University of Chicago Press.
- Copeland, J., Bowen, J., Sprevak, M. & Wilson, R. (2012). *The Turing Guide*. Oxford, UK, Oxford University Press.
- Copeland, B.J. & Proudfoot, D. (1996). On Alan Turing's anticipation of connectionism. *Synthese*, 108, 361-377.

<sup>41</sup> Turing (1948), Turing (1950).

<sup>42</sup> Comme rapporté par son biographe, cf. Hodges (2014), p. 366.

<sup>43</sup> C'est en 1996 que Copeland et Proudfoot voient dans ce rapport une anticipation du connexionisme, et contribuent ainsi à le faire sortir de l'oubli (Copeland & Proudfoot, 1996).

- Cooper, B.S. & Van Leeuwen, J. (2012). *Alan Turing. His work and Impact*. Amsterdam, Elsevier.
- Dawkins, R. (1986). *The Blind Watchmaker*. New York, WW. Norton & Company.
- Delbrück, M. (1949), *Unités biologiques douées de continuité génétique*. Paris, CNRS.
- Fox Keller, E. (1995). *Refiguring Life – Metaphors of Twentieth-Century Biology*. New York, NY, Columbia University Press.
- Fox Keller, E. (2002). *Making Sense of Life, Explaining Biological Development with Models, Metaphors and Machines*. Cambridge, Mass., Harvard University Press.
- Franceschelli, S. (2012). Some remarks on determinism and unpredictability. *Progress in Biophysics and Molecular Biology*, Special Vol. *Chance at the heart of the Cell*, 61-68.
- Franceschelli, S. & Petitot, J. (2019). Commentaires de Sara Franceschelli et Jean Petitot à « Une théorie dynamique de la morphogenèse ». In R. Thom. *Œuvres Mathématiques*. Volume II, pp. 343-362. Paris, Société Mathématique de France.
- Goethe, J.W. [1792]. *Der Versuch als Vermittler von Object und Subjekt*, Trad. Fr. par Ch. Fr. Martins, De l'expérience considérée comme médiatrice entre l'objet et le sujet. *Œuvres d'histoire naturelle de Goethe*, Paris, Cherbuliez, 1837, pp. 3-14.
- Hodges, A. (2014). *Alan Turing: The Enigma of Intelligence*. Princeton, Ill., Princeton University Press.
- Huxley, J. (1942). *Evolution: The Modern Synthesis*. London, Allen and Unwin.
- Ingold, T. (2013). *Making: Anthropology, Archaeology, Art, and Architecture*. Londres, Routledge.
- Lassègue, J. (1998). *Turing*. Paris, Les Belles Lettres.
- Longo, G. (2018). Letter to Alan Turing. In M Fuller.& R. Braidotti (eds.), *Theory, Culture & Society*, Special Issue on “Transversal Posthumanities”. DOI: 10.1177/0263276418769733
- Lotka, A.J. (1925). *Elements of Physical Biology*. Baltimore, Ill., Williams and Wilkins Company.
- Murray, J.D. (1990). *Mathematical Biology*. Berlin, Heidelberg, Springer.
- Petitot, J. (2013). Complexity and Self-Organization in Turing. In E. Agazzi (ed.), *The Legacy of A.M. Turing*. Milan, Franco Angeli, pp. 149-182.
- Prigogine, I. & Nicolis G. (1967). On Symmetry-Breaking Instabilities in Dissipative Systems. *The Journal of Chemical Physics*, 46/9, 3542-3550.
- Rodriguez, Q. (2016). *Thermodynamique et auto-organisation dans les sciences physiques. Étude de la genèse du concept d'auto-organisation chez Ilya Prigogine (1945-1975)*. Mémoire de master recherche LOPHISS, Université Paris VII Diderot.
- Saunders, P.T. (1993). Alan Turing and Biology. *IEEE Annals of the History of Computing*, 15, 3, 33-36.
- Schrödinger, E. (1944). *What is life?* Cambridge, UK, Cambridge University Press.
- Thom, R. (1968). Une théorie dynamique de la morphogenèse. In C.H. Waddington (ed.), *Towards a theoretical biology I*. Edinburgh, UK, University of Edinburgh Press, pp. 152-166.
- Thompson, D.W. [1917]. *On Growth and Form*. Cambridge, UK, Cambridge University Press, 2<sup>e</sup> édition 1942, réimpression 1945.
- Turing, A.M. (1937). On Computable Numbers, with an Application to the *Eintscheidungsproblem*. *Proc. of the London Math. Soc.*, Vol. S2-42, Issue 1, 230-265.
- Turing, A. M. (1948). Intelligent Machinery. National Physical Laboratory. *The Turing Archive*. [http://www.alanturing.net/turing\\_archive/archive/l/132/L32-001.html](http://www.alanturing.net/turing_archive/archive/l/132/L32-001.html)
- Turing, A.M. (1950). Computing Machinery and intelligence. *Mind*, 59, 433-60.
- Turing A.M. (1952). The Chemical Basis of Morphogenesis. *Philos. Trans. Roy. Soc.*, B237, 37-72.

- Turing, A.M. (1954). Morphogen Theory of Phyllotaxis. *The Digital Turing Archive*, AMT/C/8.
- Turing, A.M. & Wardlaw, C.W. (1952). A diffusion-reaction theory of morphogenesis in plants. *The Turing Digital archive*, AMT/C/7
- Waddington, C.H. (1940). *Organisers and genes*. Cambridge, UK, Cambridge University Press.
- Woolley, Th.E., Baker, R.E. & Maini, Ph.K. (2017). Turing's theory of morphogenesis. In J. Copeland, J. Bowen, M., Sprevak & R. Wilson (eds.) *The Turing. Guide*. Oxford, UK, Oxford University Press, pp. 371-381.