

Théorie sur l'apparition de structures de Turing pour les biologistes ou éclaircissements sur deux intuitions ingénieuses

Le 14 août 1952, la prestigieuse revue *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* publie le travail

[37]

THE CHEMICAL BASIS OF MORPHOGENESIS

By A. M. TURING, F.R.S. *University of Manchester*

(Received 9 November 1951—Revised 15 March 1952)

It is suggested that a system of chemical substances, called morphogens, reacting together and diffusing through a tissue, is adequate to account for the main phenomena of morphogenesis. Such a system, although it may originally be quite homogeneous, may later develop a pattern or structure due to an instability of the homogeneous equilibrium, which is triggered off by random disturbances. Such reaction-diffusion systems are considered in some detail in the case of an isolated ring of cells, a mathematically convenient, though biologically unusual system. The investigation is chiefly concerned with the onset of instability. It is found that there are six essentially different forms which this may take. In the most interesting form stationary waves appear on the ring. It is suggested that this might account, for instance, for the tentacle patterns on *Hydra* and for whorled leaves. A system of reactions and diffusion on a sphere is also considered. Such a system appears to account for gastrulation. Another reaction system in two dimensions gives rise to patterns reminiscent of dappling. It is also suggested that stationary waves in two dimensions could account for the phenomena of phyllotaxis.

The purpose of this paper is to discuss a possible mechanism by which the genes of a zygote may determine the anatomical structure of the resulting organism. 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. The full understanding of the paper requires a good knowledge of mathematics, some biology, and some elementary chemistry. Since readers cannot be expected to be experts in all of these subjects, a number of elementary facts are explained, which can be found in text-books, but whose omission would make the paper difficult reading.

I. A MODEL OF THE EMBRYO. MORPHOGENS

In this section a mathematical model of the growing embryo will be described. This model will be a 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.

The model takes two slightly different forms. In one of them the cell theory is recognized but the cells are idealized into geometrical points. In the other the matter of the organism is imagined as continuously distributed. The cells are not, however, completely ignored, for various physical and physico-chemical characteristics of the matter as a whole are assumed to have values appropriate to the cellular matter.

With either of the models one proceeds as with a physical theory and defines an entity called 'the state of the system'. One then describes how that state is to be determined from the state at a moment very shortly before. With either model the description of the state consists of two parts, the mechanical and the chemical. The mechanical part of the state describes the positions, masses, velocities and elastic properties of the cells, and the forces between them. In the continuous form of the theory essentially the same information is given in the form of the stress, velocity, density and elasticity of the matter. The chemical part of the state is given (in the cell form of theory) as the chemical composition of each separate cell; the diffusibility of each substance between each two adjacent cells must also

Vol. 237, B. 641. (Price 8s.)

5

Published 14 August 1952

Figure 1 : première page du manuscrit d'Alan Turing publiée dans le *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Serie B*

d'un mathématicien de haute voltige bien connu pour ses travaux de recherche sur le décryptage de messages codés et ses contributions au développement de l'informatique : Alan Turing¹.

Etrangement, ce travail là ne paraît pas dans la *série A*, dédiée aux mathématiques, à la physique et l'ingénierie mais dans la *série B* consacrée à la biologie (voir figure 1). Pourquoi? Que se passe-t-il à ce moment dans l'esprit d'Alan Turing pour qu'il veuille diffuser le fruit de ses recherches mathématiques dans une revue qui sera principalement lue par la communauté de biologistes? Qu'y a-t-il de nouveau dans ce manuscrit qui pourrait donc tant les intéresser et bousculer des théories existantes?

Quelle idée a-t-il donc derrière la tête et surtout quelle vision a-t-il de l'impact de ses derniers travaux pour ne pas les présenter au préalable à ses confrères mathématiciens ?

La question que se pose Alan Turing dans ce travail de recherche est a priori simple : comment une forme peut-elle apparaître chez un embryon en apparence symétrique au stade le plus précoce de son développement et sembler émerger à partir de 'rien' et ainsi briser cette symétrie? Autrement dit, d'un point de vue mathématique, quel pourrait être le mécanisme qui fait surgir de l'instabilité

¹ Alan Turing, « The Chemical Basis of Morphogenesis », *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 237(641), 1952, p. 37-72.

dans un système homogène qui semble stable lors de son état initial ? C'est à partir de cette interrogation qu'il va développer sa théorie provenant d'une intuition inédite qui ne trouvera échos dans la communauté des mathématiciens que 20 ans plus tard. On peut penser que c'est une gestation un peu longue pour des travaux sur l'embryon qui prendront une ampleur remarquable par la richesse des applications mathématiques, biologiques, écologiques et chimiques entre autres. Plusieurs raisons peuvent expliquer ce démarrage et ce rayonnement à retardement : la première est certainement due au fait qu'Alan Turing se suicidera en 1954, soit 2 ans après la publication de ce travail, alors qu'il développait ses travaux de recherche en mathématiques appliquées à la biologie. Il n'eut donc pas la possibilité de publier d'autres articles dans cette discipline. La seconde, est que le travail à l'origine de sa théorie fut publié dans la série de biologie. Par conséquent, il n'eut certainement aucun impact chez les mathématiciens qui s'intéressaient assez peu à ce domaine de recherche à ce moment là. De leur côté, les biologistes n'ont également porté qu'un œil distrait sur ces résultats trop théoriques, sans preuve expérimentale et peut-être trop éloignés de leurs préoccupations du moment.

Quelle fut donc son approche ? Quelles furent son intuition et sa théorie qui débouchèrent par la suite vers un nombre considérable de travaux aussi bien théoriques qu'interdisciplinaires ?

L'objectif de ce chapitre est d'expliquer le plus simplement et le plus clairement possible la théorie qui lui a permis de répondre à sa question sur l'apparition de forme dans un milieu homogène. Pour cela, nous allons procéder à des simplifications à l'extrême des problèmes. Il est important de souligner ici, que cela entraînera nécessairement un éloignement du réalisme de la description complexe des phénomènes biologiques. Et comme Turing le mentionne au tout début de son article '*ce modèle sera une simplification et une idéalisation, et par conséquent une falsification. On peut espérer que les principaux traits caractéristiques [du problème biologique] retenus pour la discussion sont ceux qui ont le plus d'importance dans l'état actuel de nos connaissances*'. Et donc, commencer par des processus simples pour comprendre les mécanismes essentiels impliqués dans les phénomènes étudiés, puis les complexifier ensuite est la démarche la plus didactique et naturelle qui permet de poser les bases solides de cette théorie.

Il est à noter que de nombreuses publications et ouvrages existent sur ce sujet, allant des plus appliqués avec de nombreuses applications biologiques² pour un lectorat assez large aux plus théoriques pour les mathématiciens plus aguerris³. L'idée ici est de proposer une version simple des techniques utilisées en les articulant de la plus simple à la plus élaborée en essayant d'accompagner le lecteur du mieux possible dans tous les raisonnements.

² James Murray, *Mathematical Biology in 2 volumes : Mathematical Biology: I. An Introduction 2002; Mathematical Biology: II. Spatial Models and Biomedical Applications*, Springer, 2003 (second printings 2004).

³ Vitaly Volpert *et al.*, *Traveling wave solutions of parabolic systems*, Translation of mathematical monographs, AMS, 1994.

Ce chapitre est composé de la manière suivante. Dans un premier temps nous étudierons le phénomène de la diffusion et l'équation la plus simple possible faisant intervenir cette notion : l'équation de la chaleur. Puis nous introduirons un terme de réaction dans cette équation. Nous terminerons enfin par l'analyse des systèmes de deux équations contenant chacune de la réaction et de la diffusion. Nous montrerons comment de tels systèmes peuvent faire des formes à partir de 'rien'. Les propos un peu théoriques seront illustrés par des exemples et des figures afin de mieux les comprendre.

Commençons donc en nous plongeant un peu plus de 145 ans avant la publication du papier de Turing au moment où Joseph Fourier eut une intuition qui permit de résoudre très simplement l'équation de la chaleur.

1. La diffusion : équation de la chaleur

L'équation la plus simple décrivant des phénomènes diffusifs est l'équation de la chaleur. Elle fut introduite par Joseph Fourier originellement dans un mémoire publié en 1808⁴. C'est d'ailleurs avec cette équation que, pour certains, Fourier inventa la modélisation mathématique⁵.

Le but ici n'est pas d'expliquer comment a été construite cette équation (nous pouvons pour cela nous référer au livre très didactique d'Haberman⁶) mais ce qu'elle décrit, et comment Fourier a trouvé un moyen de la résoudre. L'équation de la chaleur dans sa version simplifiée à l'extrême (sans source interne de chaleur, avec tous les paramètres constants) est de la forme :

$$\frac{\partial u}{\partial t}(t, x) = d\Delta_x u(t, x), \quad (1)$$

où $u(t, x)$ correspond à la température au temps t et à l'endroit x du domaine étudié. La variable t est une variable de temps. On choisit en général $t > 0$. La variable x représente l'espace. Dans ce chapitre nous nous consacrerons presque essentiellement à la dimension 1. Mais nous pourrions supposer que l'espace peut être de dimension 2 ou 3. La théorie reste la même, l'écriture devient juste un peu plus compliquée.

Cette équation, en dimension 1 pourrait par exemple représenter la façon dont la chaleur se diffuserait sur une barre de métal chauffée initialement et qu'on laisserait se refroidir.

On peut supposer ainsi qu'une barre de métal de longueur L cm est chauffée à 100° Celsius en son centre au début de l'expérience, et reste à 0° Celsius à ses extrémités. On suppose que la barre est isolée de telle sorte que seules ses

⁴ Joseph Fourier, «Mémoire sur la propagation de la chaleur dans les corps solides», *Nouveau Bulletin des sciences par la Société philomatique de Paris I* (6). Paris: Bernard, 1808, p. 112–116.

⁵ Jean Dhombres et Jean-Bernard Robert, *Fourier – Créateur de la physique mathématique*, Paris, Belin, 1998.

⁶ Richard Haberman, *Applied Partial Differential Equations with Fourier Series and Boundary Value Problems*, 5th Edition, Pearson, 2012.

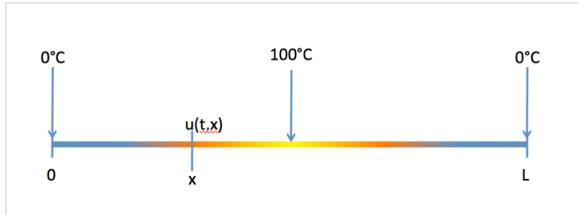


Figure 2 : barre de métal de longueur L cm chauffée en son centre à 100°C qui perd sa chaleur seulement en ses extrémités en contact avec l'environnement extérieur de température 0°C . La valeur $u(t,x)$ représente ici la température de la barre prise à un instant t et à une distance x cm de l'extrémité gauche.

extrémités sont en contact avec l'extérieur dont la température est de 0° Celsius également (voir figure 2).

Le terme du premier membre de l'équation (1) de la chaleur, est une dérivée par rapport au temps de la fonction u . Elle correspond à la variation de la température au cours du temps. Dans le terme du second membre, Δ_x désigne l'opérateur de diffusion appelé également Laplacien. En dimension 1, il correspond à la dérivée d'ordre 2 par rapport à x de la fonction u (c'est-à-dire que l'on dérive deux fois la fonction u par rapport à x . En dimension 2 ou 3 on fait la somme de ses dérivées d'ordre 2 par rapport aux composantes de x . L'exemple suivant va éclaircir ces propos.

Exemple :

Prenons par exemple une fonction $u(t, x) = 3e^t \sin(2x)$. Nous rappelons que la dérivée de la fonction $t \mapsto e^t$ est exactement elle-même, la dérivée de la fonction sinus est la fonction cosinus, et la dérivée de la fonction cosinus est -sinus. D'autre part, quand on a un terme multiplicatif dans le sinus, la dérivée est ce terme fois la dérivée de sinus (c'est la même chose pour cosinus), cela provient de la dérivée de fonctions composées. Par conséquent :

$$\frac{\partial u}{\partial t}(t, x) = 3e^t \sin(2x).$$

Ceci s'explique par le fait que le facteur 3 ne change rien à la dérivée, le facteur $\sin(2x)$ étant indépendant de t joue le rôle d'une constante multiplicative exactement, et il ne reste plus que la dérivée de $t \mapsto e^t$ qui reste elle-même. D'autre part,

$$\frac{\partial u}{\partial x}(t, x) = 6e^t \cos(2x),$$

puisque la dérivée de $x \mapsto \sin(2x)$ est $x \mapsto 2\cos(2x)$, le facteur 3 et la fonction $t \mapsto e^t$ ne dépendant pas de x n'influent pas dans cette dérivée. Et enfin,

$$\Delta_x u(t, x) = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}(t, x) = -12e^t \sin(2x),$$

puisque la dérivée de $x \mapsto \cos(2x)$ est $x \mapsto -2\sin(2x)$.

En dimension 3 par exemple, si l'on posait $X = (x, y, z)$ les coordonnées d'un point dans l'espace, on aurait $\Delta_x u(t, X) = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}(t, X) + \frac{\partial^2 u}{\partial y^2}(t, X) + \frac{\partial^2 u}{\partial z^2}(t, X)$.

Enfin, si l'on revient à l'équation (1) de la chaleur, le paramètre d est le coefficient de diffusion, ou encore la vitesse à laquelle la chaleur se diffuse. Ce terme sera considéré comme constant dans tout ce chapitre, et il sera toujours strictement positif.

La question que l'on peut se poser est la suivante : que représente la diffusion de façon concrète ?

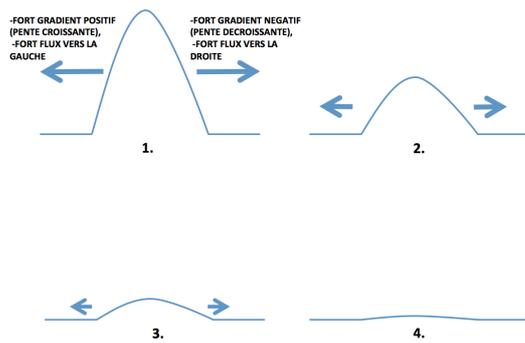


Figure 3 : effet de la diffusion sur les 'bosses'. La vitesse de diffusion est d'autant plus rapide que le gradient (pente) est grand. La diffusion aplatit donc les bosses à une vitesse proportionnelle au gradient.

En se penchant sur les travaux de Fourier (non montrés ici), on pourrait voir que la diffusion est un phénomène pour lequel le flux dépend du gradient de la solution. De façon plus claire, la vitesse à laquelle la chaleur va se déplacer est proportionnelle à la différence de température entre deux endroits très proches (voir figure 3). La diffusion tend donc à 'aplatir

les bosses' d'autant plus vite que le coefficient d est grand et que la différence de température dans le voisinage est grande.

Remarquons enfin que nous avons choisi $d > 0$ ici. Mais que se passerait-il dans le cas où $d < 0$? La réponse est quasiment immédiate, nous n'aurions alors plus de phénomène de diffusion, mais un phénomène inverse : de la concentration.

L'équation (1) de la chaleur étant décrite, il reste encore à préciser quelques informations essentielles pour que le problème soit bien posé. Il manque en effet une condition initiale qui permettra de connaître dans notre exemple comment était répartie la chaleur de la barre au tout début de l'expérience, et des conditions aux bords, qui nous indiqueront comment cette chaleur s'échappe aux extrémités.

1.1. Les conditions aux limites

Afin que le problème soit complet, il est nécessaire de préciser quelle est la condition initiale.

1.1.1. Condition initiale

Si nous considérons toujours la barre de métal en dimension 1, de longueur L cm, la condition initiale serait donnée à l'instant $t = 0$ par l'équation suivante

$$u(0, x) = \varphi(x),$$

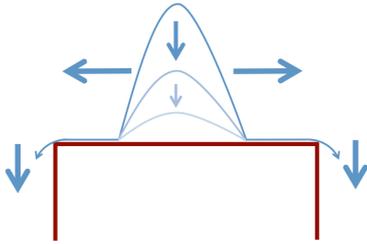
pour x compris entre 0 et L . Autrement dit, la chaleur de la barre à l'instant initial est donnée par une fonction φ qui décrit la façon dont la chaleur est distribuée sur sa longueur. La fonction φ pourrait par exemple être une fonction gaussienne (courbe en cloche) dont le sommet correspondant à la plus forte chaleur serait au centre de la barre. Mais φ pourrait tout aussi bien être une fonction quelconque présentant plusieurs bosses (comme un mélange de sinus ou cosinus) tout le long de la barre comme si cette dernière avait été chauffée sur plusieurs points. Nous reviendrons sur les propriétés de cette fonction initiale dans la section 1.3. consacrée à la résolution de l'équation de la chaleur.

Une fois la condition initiale posée, il nous reste à donner les conditions aux bords.

1.1.2. Conditions aux bords

Dans ce chapitre, nous ne détaillerons pas toutes les différentes conditions aux bords que l'on peut rencontrer dans la littérature. Elles peuvent être très complexes et l'étude du problème demanderait plus de technique. Nous nous contenterons ici des deux conditions aux bords les plus simples et les plus couramment décrites : les conditions de Dirichlet homogènes et les conditions de Neumann homogènes.

i. Conditions de Dirichlet homogènes :



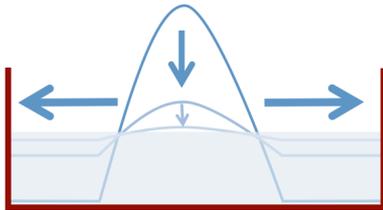
On suppose ici que la quantité u (ici la température) devient nulle lorsqu'elle atteint les bords de son domaine. Si l'on reprend l'exemple de la barre de longueur L , cela veut dire que la température de la barre prend la valeur 0 à ses extrémités. D'un point de vue mathématique cela s'écrit de la façon suivante :

$$u(t, 0) = u(t, L) = 0.$$

De façon plus concrète, nous pourrions comparer cela avec un grand tas de crème glacée placé sur une table à température ambiante. Au bout d'un certain temps, la crème glacée disparaîtra pour s'étaler sur le sol ne laissant plus rien sur la table. C'est ce qu'il se passerait avec la barre qui prendrait la température de ses extrémités (voir figure 4).

Figure 4 : description des conditions de Dirichlet homogènes. A l'instar d'une crème glacée qui fondrait sur une table, la quantité totale disparaîtrait en coulant sur les bords de la table.

ii. Conditions de Neumann homogènes



Dans le cas de conditions de Neumann homogènes, le flux aux bords est nul. Pour notre exemple de la barre de longueur L , cela signifie qu'il n'y a pas d'échange avec l'extérieur, et donc pas de variation de la température aux bords. Par conséquent, la chaleur s'homogénéise au sein de la barre sans se refroidir jusqu'à la

Figure 5 : description des conditions de Neumann homogènes. A l'instar d'une crème glacée qui fondrait dans une boîte, la quantité totale serait conservée et s'homogénéiserait au cours du temps.

température extérieure. D'un point de vue mathématique, on peut le décrire par les conditions :

$$\frac{\partial u}{\partial x}(t, 0) = \frac{\partial u}{\partial x}(t, L) = 0.$$

En reprenant l'exemple du paragraphe précédent, nous pourrions comparer ce phénomène à un grand tas de crème glacée dans une boîte dont les bords ne permettent pas à cette dernière de s'échapper. Au bout d'un certain temps, lorsque tout a fondu, la quantité de glace finale est exactement la même que celle initialement placée dans la boîte (voir figure 5): il y a donc conservation de la quantité totale, au cours du temps, qui en mathématique est notée :

$$\text{quantité totale : } \int_0^L u(t, x) dx.$$

Nous voyons donc qu'il est nécessaire de préciser les conditions aux limites avant de commencer l'étude du problème car le comportement des solutions peut être complètement différent suivant les hypothèses que l'on fait.

Une fois ces étapes nécessaires effectuées, on peut s'attaquer au cœur du problème à savoir : comment résoudre l'équation de la chaleur avec les conditions aux limites données ?

Mais nous n'allons pas attaquer le problème de front tout de suite. Nous allons commencer, comme nous avons l'habitude de le faire depuis le début de ce chapitre, par une hypothèse simplificatrice, que nous complexifierons progressivement. Pour cela, introduisons une notion fondamentale que nous retrouverons tout le long de ce manuscrit : les fonctions propres de la diffusion.

1.2. Fonctions propres

Qu'est-ce qu'une fonction propre pour la diffusion, c'est à dire l'opérateur Δx ? L'idée est assez simple. C'est une profil spatial que l'on appelle également forme, ou encore une fonction non nulle qui ne dépend que de l'espace, notée $x \mapsto \omega(x)$, et qui sous l'influence de l'opérateur de diffusion ne sera que dilatée ou aplatie, rien de plus. Donc, si la fonction ω possède par exemple 3 'bosses', l'opérateur Δx n'en fera ni apparaître, ni disparaître, il ne fera au mieux que les lisser ou les dilater. En mathématique, on peut le voir comme le résultat suivant : il existe un nombre réel λ tel que pour tout x parcourant l'intervalle $]0, L[$ (si nous sommes en dimension 1, sur la barre de longueur L), on ait

$$\Delta_x \omega(x) = \lambda \omega(x),$$

avec ω bien entendu une fonction qui ne s'annule pas partout sur cet intervalle, et qui vérifie les conditions aux bords de la barre (Dirichlet ou Neumann homogènes par exemple). Le profil ω sera donc 'dilaté' si $\lambda > 0$ ou 'aplati' si $\lambda < 0$.

La constante λ est appelée valeur propre associée à la fonction propre ω .

Exemple :

l'exemple le plus simple de fonction propre en dimension 1 sur une barre de longueur L , avec les conditions de Dirichlet homogènes est le suivant. C'est une fonction non identiquement nulle sur l'intervalle $]0, L[$ qui va satisfaire l'équation

$$\Delta_x \omega(x) = \lambda \omega(x),$$

ou qui peut s'écrire, comme le laplacien correspond à la dérivée seconde de ω (car cette fonction en dépend que de x et pas de t), de la façon suivante :

$$\omega''(x) = \lambda \omega(x),$$

avec $\omega(0) = \omega(L) = 0$, qui sont les conditions de Dirichlet homogènes. Trouver la fonction propre ω satisfaisant cette équation différentielle d'ordre 2 avec ces deux conditions aux bords, n'est pas difficile. L'idée est la suivante, on cherche les solutions de la forme $\omega(x) = e^{rx}$, où r est une constante qui peut être complexe. En dérivant deux fois cette fonction et en la remplaçant dans l'équation différentielle d'ordre 2 précédente, on obtient l'équation suivante :

$$r^2 e^{rx} = \lambda e^{rx}.$$

En simplifiant des deux côtés par $e^{\lambda x} > 0$, on obtient l'équation appelée équation caractéristique

$$r^2 = \lambda.$$

Le but est alors de trouver le r qui convienne. Plusieurs cas se présentent alors.

1- si $\lambda > 0$, il y a deux solutions possibles : $r_1 = -\sqrt{\lambda}$, et $r_2 = \sqrt{\lambda}$. Les solutions sont alors données par la fonction :

$$\omega(x) = C_1 e^{r_1 x} + C_2 e^{r_2 x}.$$

Mais, la condition de Dirichlet nous impose $\omega(0) = \omega(L) = 0$, et donc d'une part que $C_1 = -C_2$ ($x=0$), puis nécessairement $C_1 = 0$, puisque $\lambda > 0$. La seule solution possible sera alors $\omega(x) = 0$ pour tout x , ce qui n'est pas bon puisque la fonction propre ne doit pas être nulle partout. Donc ce cas là n'est pas bon.

2- si $\lambda = 0$. De façon analogue au cas précédent, on a

$$r^2 = 0,$$

ce qui donne nécessairement comme solution

$$\omega(x) = C_1 x + C_2.$$

Là encore les conditions de Dirichlet imposent une solution identiquement (c'est à dire partout) nulle ($C_1 = C_2 = 0$), ce qui n'est pas bon. Donc ce cas n'est pas envisageable. Ne reste plus que le dernier cas.

3- si $\lambda < 0$, il y a deux solutions complexes conjuguées, solutions de l'équation

$$r^2 = i^2 |\lambda|,$$

où i est imaginaire pur, défini tel que $i^2 = -1$. Les solutions sont alors données par la fonction

$$\omega(x) = C_1 \cos(\sqrt{|\lambda|x}) + C_2 \sin(\sqrt{|\lambda|x}).$$

Les conditions de Dirichlet imposent $C_1 = 0$ pour $x = 0$. La seconde condition pour $x = L$, impose $\sin(\sqrt{|\lambda|}L) = 0$, pour ne pas avoir $C_2 = 0$ (et donc une fonction ω identiquement, ce qui n'est pas souhaitable). Cette dernière condition nous permet de déduire que $\sqrt{|\lambda|}L = n\pi$, où $n=1,2,3\dots$ (on dit que n est entier naturel non

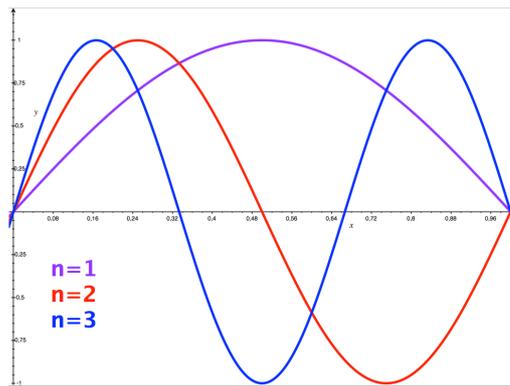


Figure 6 : fonctions propres de l'opérateur de diffusion en dimension 1 lorsque $L=1$ avec les conditions aux bords de Dirichlet homogènes. Ce sont les fonctions, avec $n=1,2,3$ tracées ici.

nul), et donc $\sqrt{|\lambda|} = n\pi/L$. On peut conclure alors que les fonctions propres sont de la forme

$$\omega_n(x) = \sin(n\pi x/L),$$

où $n=1,2,3,\dots$ et sans oublier que $\lambda < 0$ ici, les valeurs propres λ_n associées à ω_n sont données par

$$\lambda_n = -(n\pi/L)^2, n=1,2,3\dots$$

La figure 6 illustre les 3 premières fonctions propres (pour $n=1, 2$ et 3).

De façon analogue, en dimension 1, les fonctions propres associées aux conditions de Neumann Homogène sur une barre de longueur L sont toutes de la forme

$$\omega_n(x) = \cos(n\pi x/L),$$

pour $n=0,1,2,3,\dots$ et ses valeurs propres associées sont exactement les mêmes que pour la Dirichlet homogène, à savoir $\lambda_n = -(n\pi/L)^2$ pour $n = 0,1,2, \dots$ On peut d'ailleurs vérifier facilement que les dérivées de ces fonctions propres sont telles que $\omega_n'(0) = \omega_n'(L) = 0$ conformément aux conditions aux bords de Neumann homogènes (voir figure 6).

De façon beaucoup plus générale que dans l'exemple précédent, on pourrait vérifier en fait que pour n'importe quel domaine étudié (avec le formalisme différentiel doté des bonnes propriétés), et pour n'importe quelle dimension, avec toutes les conditions aux bords que l'on a l'habitude de rencontrer dans la littérature, il existe une infinité dénombrable de fonctions propres que l'on note en général $\omega_0(x), \omega_1(x), \omega_2(x), \dots$ (sauf si bien sûr on commence à $n = 1$), associées à des valeurs propres notées $\lambda_0(x), \lambda_1(x), \lambda_2(x), \dots$ qui sont forcément négatives ou nulles.

La notion de fonctions propres de l'opérateur de diffusion et de valeurs propres associées étant expliquées, nous pouvons désormais nous attaquer à la résolution de l'équation de la chaleur.

1.3. Résolution de l'équation de la chaleur

Nous allons procéder par étape pour trouver la formulation la plus générale des solutions de cette équation. Commençons par une donnée initiale particulière. Si l'on s'en souvient bien, dans la section 1.1.1, nous avons défini la condition initiale comme étant

$$u(0, x) = \varphi(x),$$

où φ était a priori une fonction quelconque.

Que se passerait-il si cette fonction φ était en fait une fonction propre ω_n de l'opérateur de diffusion, de valeur propre associée λ_n , pour un n , entier naturel quelconque. C'est ce que nous allons voir dans la section suivante.

- a. La condition initiale φ est une fonction propre ω_n

Considérons donc une condition initiale de la forme

$$u(0, x) = \omega_n(x),$$

pour x parcourant le domaine d'étude.

Etant donné que cette condition initiale ne sera que dilatée ou aplatie par l'opérateur Δ_x au cours du temps, il semble logique de supposer que les solutions de l'équation de la chaleur avec cette hypothèse seront du type

$$u(t, x) = \alpha(t)\omega_n(x),$$

pour $t > 0$ et x dans l'intervalle $]0, L[$ (si l'on garde l'exemple de la barre de longueur L). Autrement dit, il est assez facile de penser que la solution ne sera pas amplifiée au cours du temps (ou diminuée) que par un facteur $\alpha(t)$ dont il va falloir trouver la valeur sans autre modification de forme, c'est-à-dire sans changement de la fonction propre. La fonction initiale étant connue, il ne reste plus qu'à trouver ce coefficient d'amplification pour déterminer les solutions de l'équation de la chaleur. C'est ce que l'on appelle la méthode de séparation des variables.

Remplaçons donc $u(t, x)$ par $\alpha(t)\omega_n(x)$ dans l'équation (1). Nous obtenons sans problème l'équation suivante :

$$\frac{\partial}{\partial t}(\alpha(t)\omega_n(x)) = d\Delta_x(\alpha(t)\omega_n(x)). \quad (2)$$

Etant donné que α ne dépend pas de x et que ω_n ne dépend pas de t , il vient facilement

$$\omega_n(x)\alpha'(t) = d\alpha(t)\Delta_x\omega_n(x).$$

D'autre part, comme ω_n est une fonction propre de l'opérateur de diffusion, de fonction propre associée λ_n , l'équation ci-dessus s'écrit

$$\omega_n(x)\alpha'(t) = d\alpha(t)\lambda_n\omega_n(x).$$

Comme la fonction propre ω_n ne s'annule pas identiquement sur tout l'intervalle $]0, L[$, on peut simplifier par cette fonction dans les deux membres en tous les points de l'intervalle où cette fonction ne s'annule pas, pour obtenir une simple équation différentielle linéaire du premier ordre

$$\alpha'(t) = d\alpha(t)\lambda_n,$$

dont les solutions sont connues, et qui valent :

$$\alpha(t) = \alpha(0)e^{-d\lambda_n t},$$

pour $t > 0$. Par conséquent, les solutions de l'équation de la chaleur (1) sont de la forme

$$u(t, x) = \alpha(0)e^{-d\lambda_n t}\omega_n(x) \quad (3)$$

En prenant la condition initiale $u(0, x) = \omega_n(x)$ par hypothèse, et en identifiant avec la formule (3), il vient tout naturellement que $\alpha(0) = 1$. Notons que si nous avons posé $u(0, x) = \alpha_0\omega_n(x)$ comme condition initiale, avec α_0 une constante réelle quelconque non nulle, alors tout naturellement nous aurions eu $\alpha(0) = \alpha_0$. Finalement, on peut également remarquer qu'étant donné que la valeur propre λ_n est négative comme nous l'avons montré plus haut, et que le coefficient de diffusion d est strictement positif par l'hypothèse donnée tout au début de ce chapitre, nous obtenons que $\alpha(t) = \alpha(0)e^{-d\lambda_n t}$ va tendre vers 0 quand t tendra vers l'infini.

Ce dernier résultat signifie que le coefficient $\alpha(t)$ sera toujours un coefficient d'amortissement et aura donc tendance à aplatir les bosses représentées par les fonctions propres ω_n . Ce qui n'est pas une surprise en soi, puisque nous l'avons déjà observé tout au début de ce chapitre. Nous avons désormais une preuve mathématique de cette observation.

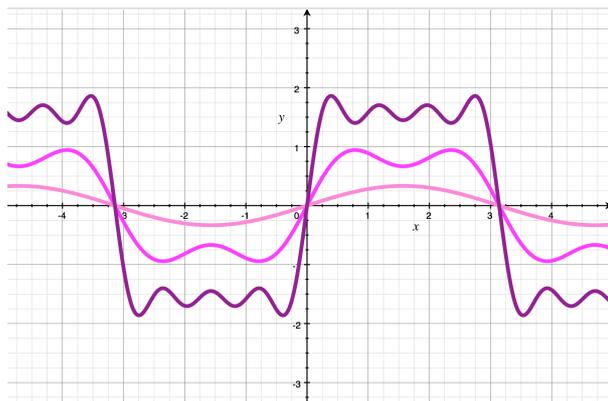


Figure 7: exemple d'influence de la diffusion sur les différentes fréquences de formes. Les 'bosses' de plus haute fréquence sont 'lissées' plus vite que les 'bosses' de moins haute fréquence.

Il est également intéressant de noter que, dans l'exemple précédent où l'on calculait les fonctions propres pour les conditions aux bords de Dirichlet homogène, n est, à un facteur multiplicatif près, la fréquence de la fonction propre (c'est une fonction sinus qui possède donc une fréquence et une période). Comme les valeurs propres associées à ces fonctions propres sont de la forme $\lambda_n = -\left(\frac{n\pi}{L}\right)^2$, plus n est grand, plus λ_n est petite. Donc plus la fréquence est grande,

plus la valeur propre est petite, et plus le coefficient d'amortissement $\alpha(t) = \alpha(0)e^{-d\lambda_n t}$ s'amortira rapidement. En d'autres termes, cela signifie que la diffusion va lisser beaucoup plus vite les hautes fréquences que les basses.

Graphiquement cela s'interprète par une 'lissage' plus lent des 'grandes' bosses de fréquences plus basses que les toutes 'petites rapprochées' (voir figure 7).

Mais ne nous arrêtons pas en si bon chemin. Pour l'instant, nous n'avons résolu l'équation de la chaleur que pour une condition initiale particulière. Compliquons un peu les choses maintenant, en prenant comme condition initiale une combinaison de deux fonctions propres. C'est le but de la section suivante.

- b. La condition initiale f est une combinaison de deux fonctions propres ω_{n_0} et ω_{n_1}

Considérons par exemple une condition initiale de la forme

$$u(0, x) = \alpha_{n_0} \omega_{n_0}(x) + \alpha_{n_1} \omega_{n_1}(x),$$

pour tout x parcourant l'intervalle $]0, L[$, où α_{n_0} et α_{n_1} sont des constantes réelles. C'est ce qu'on appelle une combinaison linéaire de deux fonctions propres. Alors par ce qui s'appelle le principe de superposition, la solution de l'équation de la chaleur (1), s'écrit comme la combinaison des deux solutions que l'on aurait obtenues en isolant chacune des deux conditions initiales et en résolvant le problème comme dans la section a. La solution s'écrit alors

$$u(t, x) = \alpha_{n_0} e^{-d \lambda_{n_0} t} \omega_{n_0}(x) + \alpha_{n_1} e^{-d \lambda_{n_1} t} \omega_{n_1}(x),$$

où λ_{n_0} et λ_{n_1} sont les valeurs propres associées aux fonctions propres ω_{n_0} et ω_{n_1} respectivement.

Ce résultat peut se généraliser quand la condition initiale f est une combinaison linéaire de 3, 4, 5, ... fonctions propres. La solution $u(t, x)$ de l'équation de la chaleur comportera alors le même nombre de termes que la condition initiale et s'écrira de façon analogue à la formule précédente.

La question que l'on peut se poser dès lors est la suivante. Peut-on généraliser cela pour une infinité de combinaison de conditions initiales ? La réponse est oui, sous certaines hypothèses. Et c'est ici que l'intuition de Joseph Fourier fût remarquable. Il montra en fait que toute fonction suffisamment régulière pourrait s'écrire justement comme une combinaison infinie de cosinus et sinus (toujours avec le formalisme doté des bonnes propriétés). Grâce à ce résultat il était donc permis de donner la solution générale de l'équation de la chaleur dans le cas où la condition initiale φ était quelconque mais suffisamment régulière. C'est ce que nous allons développer dans la section suivante.

- c. La condition initiale φ est une fonction quelconque suffisamment régulière

L'idée est ici, à partir d'une fonction quelconque de se ramener à une combinaison infinie de fonctions propres de la diffusion satisfaisant les conditions aux bords. Cette intuition est à la base de la théorie des séries de Fourier que nous ne développerons pas ici. Un des résultats les plus souvent utilisés (il en existe beaucoup d'autres) est le suivant

Théorème (séries de Fourier):

Toute fonction φ de période L et de carré intégrable (c'est à dire que l'intégrale de cette fonction au carré existe) sur l'intervalle $[0, L]$ se décompose comme une somme infinie de cosinus et de sinus de la façon suivante que l'on appelle série de Fourier,

$$\varphi(x) = a_0 + \sum_{n=1}^{\infty} \left(a_n \cos\left(\frac{n\pi x}{L}\right) + b_n \sin\left(\frac{n\pi x}{L}\right) \right).$$

Les coefficients a_n et b_n sont appelés coefficients de Fourier de f , et valent

$$a_0 = \frac{1}{L} \int_0^L \varphi(x) dx,$$

$$a_n = \frac{2}{L} \int_0^L \varphi(x) \cos\left(\frac{n\pi x}{L}\right) dx, \text{ pour } n=1,2,3, \dots$$

$$b_n = \frac{2}{L} \int_0^L \varphi(x) \sin\left(\frac{n\pi x}{L}\right) dx, \text{ pour } n=0,1,2,3, \dots$$

Remarques :

1. L'hypothèse de fonction φ de carré intégrable nous permet d'assurer l'existence des coefficients de Fourier (il y a un produit de deux fonctions sous les intégrales), mais il existe des hypothèses plus fortes sur la régularité de φ qui permettent également de conclure mais qui limite du coup un nombre de conditions initiales qui pourraient être intéressantes et qui ne rentrent pas dans les hypothèses trop fortes de régularité.
2. Cette hypothèse nous permet également d'assurer la convergence (c'est-à-dire l'existence) de la somme infinie de termes que l'on appelle également série de fonctions. Il existe toute une théorie sur les séries de fonctions et nous invitons le lecteur à se pencher sur les différentes hypothèses et résultats intéressants autour de cette question. (de nombreux livres de cours de licence⁷ peuvent être un bon début pour les lecteurs curieux)
3. Les coefficients de Fourier sont définis de manière unique.
4. Le fait que φ soit périodique est important. Mais comme elle est périodique de période L et que l'on étudie le problème sur un intervalle de $[0, L]$ de longueur L , qui est la longueur de la période de la fonction φ , cela n'a pas d'impact sur la perte de généralité du choix de φ .
5. Pour les conditions aux bords de Dirichlet homogènes, la série de Fourier ne sera composée que de sinus, et pour Neumann homogènes, ce sera uniquement des cosinus. Pour d'autres conditions aux bords, ça peut être un mélange de cosinus et sinus.

Il est donc désormais possible de résoudre l'équation de la chaleur (1) si la condition initiale se décompose sous la forme de sa série de Fourier suivante,

$$u(0, x) = a_0 + \sum_{n=1}^{\infty} \left(a_n \cos\left(\frac{n\pi x}{L}\right) + b_n \sin\left(\frac{n\pi x}{L}\right) \right),$$

pour x dans l'intervalle $[0, L]$. La solution est alors de la forme

$$u(t, x) = a_0 + \sum_{n=1}^{\infty} \left(a_n e^{-d\left(\frac{n\pi}{L}\right)^2 t} \cos\left(\frac{n\pi x}{L}\right) + b_n e^{-d\left(\frac{n\pi}{L}\right)^2 t} \sin\left(\frac{n\pi x}{L}\right) \right),$$

⁷ Jean-Marie Monier, *Analyse MP*, Dunod, 2013

pour tout $t > 0$ et pour tout x dans l'intervalle $[0, L]$.

On voit donc, que si a_0 n'est pas nul, tous les termes de la solution tendront vers 0 quand t tendra vers l'infini, et ceci d'autant plus vite que la fréquence sera grande, sauf le premier terme qui ne bougera pas car il ne dépend pas de t . Au final, la seule forme qui resterait au bout d'un temps très grand serait égale au coefficient a_0 qui en fait n'a pas de forme (il est plat) parce qu'il ne dépend pas de x non plus.

Par conséquent, il est impossible de trouver une quelconque émergence de forme à partir des équations de la chaleur. Il manque quelque chose qui permettrait de pouvoir faire apparaître des structures bien précises. C'est pour cela que Turing a considéré un problème plus général que l'équation de la chaleur. Il s'est intéressé aux systèmes de deux équations de réaction-diffusion. C'est ce que nous allons développer dans la section suivante.

2. Les équations de réaction-diffusion

Un système de deux équations de réaction-diffusion est de la forme suivante

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t}(t, x) = f(u(t, x), v(t, x)) + d_u \Delta_x u(t, x), \\ \frac{\partial v}{\partial t}(t, x) = g(u(t, x), v(t, x)) + d_v \Delta_x v(t, x), \end{cases}$$

où il y a cette fois-ci deux quantités u et v qui vont se diffuser dans le système avec des coefficients de diffusion différents d_u et d_v qui sont des constantes positives.

Les fonctions f et g constituent la partie réaction de ce nouveau modèle. Elles peuvent dépendre à la fois de la quantité u et de celle de v . Elles représentent en fait le bilan positif ou négatif entre la production et la destruction de u et de v pour un temps t à l'endroit x du domaine étudié.

Ce type d'équations est utilisé très souvent pour décrire entre autre des réactions chimiques catalysées en supposant que la consommation de substrat est négligeable. Elle peut aussi servir à illustrer la dynamique spatialisée de population pour des problèmes d'épidémiologie, d'interactions entre proies et prédateurs, et bien d'autres applications. Il est à noter que le modèle de Lotka-Volterra originel de 1925 ne prenait pas la diffusion des espèces en compte. Ce n'est qu'un peu plus de 50 ans plus tard que cette dernière fut introduite et étudiée⁸.

Exemple : le système suivant

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t}(t, x) = 2u(t, x) - v(t, x) + d_u \Delta_x u(t, x), \\ \frac{\partial v}{\partial t}(t, x) = v(t, x) + \frac{u(t, x)}{2} + d_v \Delta_x v(t, x), \end{cases}$$

⁸ James D. Murray, « Non-existence of wave solutions for a class of reaction diffusion equations given by the Volterra interacting-population equations with diffusion », *J. Theor. Biol.*, 52, 1975, p. 459-469.

peut correspondre au cas où u catalyse sa propre synthèse (on dit qu'il s'autocatalyse) (premier terme du second membre de la première équation) et celle de v (deuxième terme du second membre de la deuxième équation). Tandis que v s'autocatalyse également (premier terme du second membre de la deuxième équation) mais détruit u (deuxième terme du second membre de la première équation) (voir figure 8). Les deux termes se diffusent dans le domaine avec des vitesses respectives d_u et d_v .

Autre interprétation : u et v produisent des descendants et v consomment la population u (terme $-v$ dans la première équation).

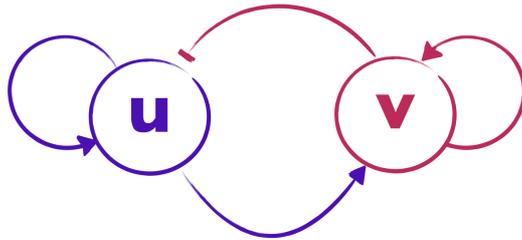


Figure 8 : illustration de la réaction entre les quantités chimiques u et v s'auto catalysent, va également activer tandis que inhibe.

Cette consommation favorise alors la croissance de la population v (terme $u/2$ dans la deuxième équation). On parle alors de modèle de proie-prédateur (même si dans les modèles standards, les termes de prédatations sont plutôt de la forme $-u(t, x)v(t, x)$).

Dans la théorie de Turing, l'émergence d'une forme particulière est due à la déstabilisation de l'équilibre de la réaction. Qu'est-ce que cela veut dire ? Qu'est-ce qu'un équilibre de la réaction ? Qu'est-ce qu'une déstabilisation ?

Pour répondre à ces questions, nous allons considérer le cas simple d'une seule équation de réaction-diffusion, définir les notions d'équilibre et de stabilité, puis nous passerons au système de deux équations.

2.1. Une seule équation de réaction-diffusion

On considère l'équation suivante

$$\frac{\partial u}{\partial t}(t, x) = f(u(t, x)) + d\Delta_x u(t, x) \quad (4),$$

qui correspond au cas où une substance u réagit avec elle-même et se diffuse dans le domaine d'étude.

2.1.1. Equilibre homogène de la réaction

Un équilibre homogène de la réaction est une valeur constante u_0 qui ne varie ni au cours du temps, ni dans le domaine de d'étude. Ceci revient à dire que u_0 est une constante, et donc indépendante de t et de x . Pour l'équation de la chaleur par exemple, cet équilibre serait égal à la température extérieure que la barre prendrait au bout d'un certain temps. Cette température serait constante sur toute la barre et serait invariante au cours du temps.

Etant donné que cet équilibre est constant, sa dérivée par rapport à t est donc nulle, de même que ses dérivées par rapport à x (le laplacien). Par conséquent, u_0 satisfait l'équation (4) qui après simplification donne

$$0 = f(u_0) + 0. \quad (4)$$

En d'autres termes, les équilibres homogènes de la réaction (il peut en exister plusieurs ou aucun quelques fois) de l'équation de réaction-diffusion (4) sont les constantes vérifiant l'équation

$$f(u_0) = 0.$$

2.1.2. Stabilité de l'équilibre

Qu'est-ce que la stabilité d'un équilibre ? C'est sa capacité à faire revenir vers lui-même toute solution qui a été perturbée dans son voisinage.

Interprétation : on peut le voir comme une bille dans un trou. Au fond du trou, cette bille ne bouge pas, et ne bougera plus si on ne la touche pas. On dit qu'elle est dans son état d'équilibre (ou stationnaire, c'est-à-dire indépendante du temps). Si l'on bouscule un peu la bille, on dit en mathématiques qu'on la perturbe localement, c'est-à-dire pas trop fort pour qu'elle ne sorte pas du trou. Au bout d'un certain temps la bille reviendra se stabiliser au fond du trou. On dit que l'équilibre est asymptotiquement stable. La perturbation donnée à la bille se sera estompée pour ne plus être qu'un souvenir dans la vie de la bille. On dit que la perturbation tend vers 0 quand le temps t tend vers l'infini, ou encore que la perturbation s'amortit asymptotiquement (voir figure 9 A).

Si par contre la bille se trouve au sommet d'un talus. On suppose qu'elle est déposée au sommet de telle sorte qu'elle ne bouge pas. Elle est alors également dans un état d'équilibre. Autrement dit, sans un souffle de vent, ni mouvement extérieur, la bille restera dans sa position d'équilibre au cours du temps. Mais s'il arrive qu'on la perturbe en lui donnant une pichenette.

La bille commencera à rouler et à dévaler le talus, et il sera impossible pour elle de remonter

vers le sommet où elle se trouvait sans une aide extérieure. La bille vient de perdre son équilibre et ne pourra pas le retrouver. On dit que cet équilibre est instable. Et la petite perturbation, la pichenette, ne fera que s'accroître en accroissant la distance entre le haut du talus et sa descente vers d'autres destins. Cette perturbation ne pourra donc pas s'annuler au cours du temps (voir figure 9 B).

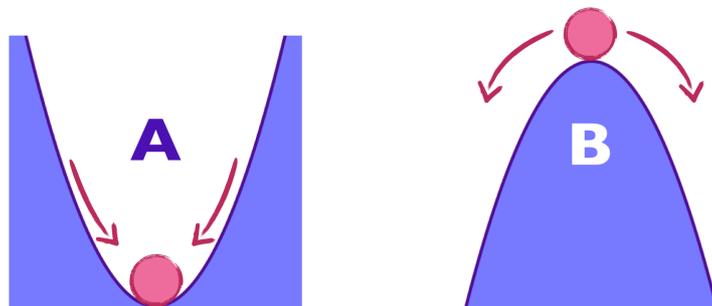


Figure 9 : illustration d'un équilibre localement asymptotiquement stable (A) et d'un équilibre instable (B).

Etudier la stabilité des équilibres revient donc à étudier la façon dont la perturbation se comportera quand on modifiera la solution très légèrement à un instant donné.

Nous allons donc poser

$$u(t, x) = u_0 + u_p(t, x)$$

notre nouvelle fonction. Elle correspond à l'équilibre u_0 que nous perturbons localement par la fonction u_p . Si cette fonction u_p tend vers 0 au cours du temps, cela voudra dire que u tend vers u_0 , c'est à dire que l'équilibre est localement asymptotiquement stable comme dans la figure 9 A. Par contre, si u_p ne tend pas vers 0, alors u ne tendra pas vers u_0 au cours du temps, et donc ne retrouvera pas son équilibre initial comme dans la figure 9 B. Nous aurons affaire à un équilibre instable. Tout dépend donc du comportement de u_p au cours du temps. Remplaçons donc $u(t, x)$ par $u_0 + u_p(t, x)$ dans l'équation (4). Nous avons alors

$$\frac{\partial}{\partial t} (u_0 + u_p(t, x)) = f(u_0 + u_p(t, x)) + d\Delta_x (u_0 + u_p(t, x)).$$

Comme les dérivées de sommes sont égales aux sommes des dérivées, nous obtenons

$$\frac{\partial}{\partial t} u_0 + \frac{\partial}{\partial t} u_p(t, x) = f(u_0 + u_p(t, x)) + d\Delta_x u_0 + d\Delta_x u_p(t, x).$$

Et comme u_0 ne dépend ni de t ni de x , ses dérivées s'annulent, pour donner

$$\frac{\partial}{\partial t} u_p(t, x) = f(u_0 + u_p(t, x)) + d\Delta_x u_p(t, x). \quad (5)$$

Il ne reste plus qu'une équation dépendant de u_p qu'il faut résoudre. Pour le faire, nous allons linéariser la fonction f autour de son équilibre u_0 . Qu'est-ce que cela veut dire ? Tout simplement qu'autour de ce point, on se rapproche suffisamment pour dire que la courbe représentant f en ce point est presque confondue avec la tangente qui passe par ce point. C'est un peu comme un virage sur une route qui se confondrait sur un tout petit intervalle à une ligne droite. C'est extrêmement local. C'est pour cela que l'on parle de stabilité locale. Des résultats globaux existent, mais ils demandent plus de techniques et plus de théorie que nous ne développerons pas ici.

Ainsi, linéariser une fonction f autour d'un équilibre u_0 revient mathématiquement à dire que la pente de la droite formée entre deux points u_0 et u_p de la courbe f est égale à la pente de la tangente de f en u_0 :

$$\frac{f(u_0 + u_p(t, x)) - f(u_0)}{u_0 + u_p(t, x) - u_0} \approx f'(u_0),$$

ce qui en simplifiant nous donne

$$f(u_0 + u_p(t, x)) \approx f(u_0) + u_p f'(u_0).$$

En supposant que cette approximation est une égalité très locale, cela permet d'écrire l'équation (5) sous la forme suivante

$$\frac{\partial}{\partial t} u_p(t, x) = f(u_0) + u_p f'(u_0) + d\Delta_x u_p(t, x). \quad (6)$$

Mais rappelons que u_0 est un équilibre, donc par définition $f(u_0) = 0$, et l'équation (6) devient alors l'équation linéaire de la petite perturbation u_p où $f'(u_0)$ est connu,

$$\frac{\partial}{\partial t} u_p(t, x) = u_p f'(u_0) + d\Delta_x u_p(t, x). \quad (7)$$

C'est ici que la méthode de résolution de la chaleur va nous être utile.

En effet, si l'on suppose que notre condition initiale $u_p(0, x)$ est une constante α_0 multipliée par une fonction propre de la diffusion $x \mapsto \omega_n(x)$ associé à la valeur propre λ_n , comme suit

$$u_p(0, x) = \alpha_0 \omega_n(x),$$

on cherche alors les solutions de l'équation (7) de la forme $u_p(t, x) = \alpha(t)\omega_n(x)$, ce qui aboutit après simplification par une méthode analogue à la section 1.3 à l'équation suivante

$$\omega_n(x)\alpha'(t) = \omega_n(x)\alpha(t)f'(u_0) + d\lambda_n\alpha(t)\omega_n(x),$$

et comme la fonction propre ω_n n'est pas identiquement nulle sur son domaine, on peut simplifier $\omega_n(x)$ des deux côtés de l'équation précédente (sauf sur les points, dénombrables, où ω_n s'annule) pour obtenir

$$\alpha'(t) = \alpha(t)f'(u_0) + d\lambda_n\alpha(t),$$

ou encore

$$\alpha'(t) = (f'(u_0) + d\lambda_n)\alpha(t),$$

qui est une équation différentielle comme dans la section 1.3, du premier ordre, linéaire homogène à coefficients constants dont on connaît très bien la solution qui vaut

$$\alpha(t) = \alpha_0 e^{(f'(u_0) + d\lambda_n)t},$$

pour $t > 0$. Par conséquent,

$$u_p(t, x) = \alpha(t)\omega_n(x) = \alpha_0 e^{(f'(u_0) + d\lambda_n)t} \omega_n(x),$$

et par un raisonnement analogue à la section 1.3, on a le résultat suivant.

Proposition

1. Si $f'(u_0) + d\lambda_n > 0$, l'exponentielle tend vers l'infini quand t tend vers l'infini, et donc la perturbation initiale est amplifiée. L'équilibre homogène est donc instable par rapport à cette perturbation.
2. Si $f'(u_0) + d\lambda_n < 0$, l'exponentielle tend vers 0 quand t tend vers l'infini, et donc la perturbation initiale est amortie. L'équilibre homogène est donc localement asymptotiquement stable par rapport à cette perturbation.
3. Si $f'(u_0) + d\lambda_n = 0$, la solution reste égale à sa condition initiale qui est la fonction propre ω_n . Elle n'évolue pas au cours du temps.

Comme dans la section 1.3, nous pouvons de nouveau généraliser ce résultat dans le cas où la condition initiale est une fonction quelconque suffisamment régulière. Sa série de Fourier est une combinaison des fonctions propres, dont chacune de ses composantes est soit amplifiée ou amortie suivant le signe de $f'(u_0) + d\lambda_n$.

Exemple :

Considérons l'équation de Fisher⁹ suivante :

⁹ Ronald A. Fisher, « The Wave of Advance of Advantageous Genes », *Ann. Eugenics*, 7, 1937, p. 353–369.

$$\frac{\partial u}{\partial t}(t, x) = u(t, x)(1 - u(t, x)) + 2\Delta_x u(t, x),$$

en dimension 1 sur l'intervalle de longueur $[0, \pi]$ (pour simplifier nous prenons $L = \pi$). Nous supposons de plus que les solutions satisfont les conditions de Neumann homogènes.

Alors les équilibres homogènes sont les constantes u_0 qui vérifient

$$u_0(1 - u_0) = 0.$$

Il y en a donc deux que l'on note $u_{00} = 0$ et $u_{01} = 1$.

D'autre part, si nous notons $f(u) = u(1 - u)$, nous pouvons facilement calculer la dérivée de f qui est $f'(u) = 1 - 2u$, et en déduire que $f'(u_{00}) = 1$ et $f'(u_{01}) = -1$.

Comme nous sommes ici sous les conditions de Neumann homogène pour $L = \pi$, d'après la section 1.2 les valeurs propres du laplacien sont $\lambda_n = -n^2$ pour $n=0,1,2,3,\dots$

Pour l'équilibre $u_{00} = 0$, nous obtenons $f'(u_{00}) + d\lambda_n = 1 - 2n^2$, qui est strictement positif si $n=0$, et strictement négatif si $n=1,2,3,\dots$

Pour l'équilibre $u_{00} = 1$, nous obtenons $f'(u_{00}) + d\lambda_n = -1 - 2n^2$, qui est strictement négatif pour tout $n=0,1,2,3,\dots$

Nous pouvons donc conclure de la façon suivante :

-l'équilibre u_{00} est instable pour les perturbations de fréquence $n=0$ et localement asymptotiquement stables pour toutes les autres fréquences.

-l'équilibre u_{01} est localement asymptotiquement stables pour toutes les fréquences.

En conclusion, la seule perturbation qui peut être amplifiée est la fonction propre de fréquence 0 autour de l'équilibre $u_{00} = 0$. La forme de la perturbation sera alors un multiple de la fonction propre, qui pour la condition de Neumann homogène avec $L = \pi$ vaut $\cos(0x)=1$ ($\cos(nx)$ avec $n=0$). Ce sont donc des perturbations plates de x . Donc ces perturbations n'ont pas de forme.

L'exemple précédent illustre parfaitement ce qu'il se passe dans le cas général. Lorsque l'on n'a qu'une seule équation de réaction-diffusion, la valeur propre pour laquelle on a la chance d'avoir de l'instabilité est associée à la fréquence 0, et la forme amplifiée...n'a pas de forme. Nous ne démontrons pas ce résultat qui est laissé en exercice, mais son interprétation est intéressante. Par ce résultat nous montrons en effet qu'il n'est pas possible d'obtenir d'émergence de formes (autres que les formes 'plates') avec une seule équation de réaction-diffusion. C'est la raison pour laquelle l'intuition de Turing a été de se tourner vers les systèmes de deux équations de réaction-diffusion. C'est ce que nous allons voir dans la section suivante.

2.2. Une système de deux équations de réaction-diffusion

Revenons donc au système de deux équations de réaction-diffusion du début de la section 2 :

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t}(t, x) = f(u(t, x), v(t, x)) + d_u \Delta_x u(t, x), \\ \frac{\partial v}{\partial t}(t, x) = g(u(t, x), v(t, x)) + d_v \Delta_x v(t, x), \end{cases}$$

avec des conditions initiales et conditions aux bords bien posées. Pour une plus grande facilité de manipulation de ce système, nous allons le réécrire de la façon suivante

$$\frac{\partial}{\partial t} \begin{pmatrix} u(t, x) \\ v(t, x) \end{pmatrix} = F \begin{pmatrix} u(t, x) \\ v(t, x) \end{pmatrix} + D \Delta_x \begin{pmatrix} u(t, x) \\ v(t, x) \end{pmatrix} \quad (8),$$

où

$$F \begin{pmatrix} u(t, x) \\ v(t, x) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f(u(t, x), v(t, x)) \\ g(u(t, x), v(t, x)) \end{pmatrix}, \text{ et } D = \begin{pmatrix} d_u & 0 \\ 0 & d_v \end{pmatrix}.$$

Cette nouvelle forme du système est appelée écriture vectorielle, où $\begin{pmatrix} u(t, x) \\ v(t, x) \end{pmatrix}$ et F sont des vecteurs et D est une matrice. Elle permet de représenter le système de deux équations de réactions-diffusion en une seule équation de réaction-diffusion mais dans une dimension supérieure. La méthode utilisée dans la section 2.1 pour trouver les solutions de cette équation est à peu de détails près celle que l'on va utiliser ici.

Il est donc naturel dans un premier temps de chercher les équilibres homogènes de la réaction. Si dans la section 2.1.1 il s'agissait de constantes u_0 qui annulaient la fonction f , dans le cas de notre système, les équilibres homogènes sont des vecteurs de composantes constantes de la forme $\begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix}$ qui vérifient l'équation

$$F \begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f(u_0, v_0) \\ g(u_0, v_0) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}.$$

Ce sont donc des constantes qui annulent à la fois la fonction f et la fonction g .

Les équilibres étant définis, il faut désormais étudier leur stabilité locale. Pour cela nous procédons de façon analogue à la section 2.1.2 en perturbant localement l'équilibre $\begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix}$ puis en analysant le comportement de cette perturbation.

2.2.1. Linéarisation du système

Pour étudier la stabilité locale des équilibres homogènes, nous posons dans un premier temps

$$\begin{pmatrix} u(t, x) \\ v(t, x) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} u_p(t, x) \\ v_p(t, x) \end{pmatrix},$$

où $\begin{pmatrix} u_p(t, x) \\ v_p(t, x) \end{pmatrix}$ représente une perturbation locale autour de l'équilibre homogène.

Comme l'étude reste très locale, nous pouvons linéariser dans le même esprit que dans la section 2.1.2, avec juste une modification liée au fait que nous manipulons des vecteurs : la linéarisation de F qui est une fonction de deux variables nécessite une notion supplémentaire : la matrice Jacobienne. Ce résultat est très connu et peut se trouver dans n'importe quel ouvrage décrivant

l'étude des fonctions de plusieurs variables. On procède de la façon suivante. On remplace $\begin{pmatrix} u(t, x) \\ v(t, x) \end{pmatrix}$ par $\begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} u_p(t, x) \\ v_p(t, x) \end{pmatrix}$ dans l'équation (8) pour obtenir

$$\frac{\partial}{\partial t} \begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} u_p(t, x) \\ v_p(t, x) \end{pmatrix} = F \left(\begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} u_p(t, x) \\ v_p(t, x) \end{pmatrix} \right) + D\Delta_x \begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} u_p(t, x) \\ v_p(t, x) \end{pmatrix},$$

et comme la dérivée d'une somme est égale à la somme des dérivées, et que le vecteur $\begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix}$ est composé d'éléments constants, leurs dérivées s'annulent exactement sur le même principe que dans la section 2.1.2. L'équation précédente se simplifie alors pour donner

$$\frac{\partial}{\partial t} \begin{pmatrix} u_p(t, x) \\ v_p(t, x) \end{pmatrix} = F \left(\begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} u_p(t, x) \\ v_p(t, x) \end{pmatrix} \right) + D\Delta_x \begin{pmatrix} u_p(t, x) \\ v_p(t, x) \end{pmatrix}.$$

Il ne reste alors plus qu'à linéariser la fonction F autour de l'équilibre en procédant ainsi (résultat classique)

$$F \left(\begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} u_p(t, x) \\ v_p(t, x) \end{pmatrix} \right) \approx F \begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix} + J \cdot \begin{pmatrix} u_p(t, x) \\ v_p(t, x) \end{pmatrix},$$

où J est appelée la matrice Jacobienne de la fonction F en $\begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix}$, et s'écrit

$$J = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial u}(u_0, v_0) & \frac{\partial f}{\partial v}(u_0, v_0) \\ \frac{\partial g}{\partial u}(u_0, v_0) & \frac{\partial g}{\partial v}(u_0, v_0) \end{pmatrix}.$$

En rappelant que $F \begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$, par la définition de l'équilibre homogène, l'équation linéarisée peut donc être présentée sous la forme

$$\frac{\partial}{\partial t} \begin{pmatrix} u_p(t, x) \\ v_p(t, x) \end{pmatrix} = J \cdot \begin{pmatrix} u_p(t, x) \\ v_p(t, x) \end{pmatrix} + D\Delta_x \begin{pmatrix} u_p(t, x) \\ v_p(t, x) \end{pmatrix}. \quad (9)$$

C'est une équation en $\begin{pmatrix} u_p(t, x) \\ v_p(t, x) \end{pmatrix}$ seulement et trouver les solutions de cette équation nous permettra de déduire le comportement à long terme de ces perturbation, et donc la stabilité des équilibres.

Pour résoudre cette équation linéarisée (9), nous utilisons de nouveau les fonctions propres de la diffusion et l'intuition de Fourier adapté à la notation vectorielle du système, d'où l'intérêt de nous être un peu attardé au début de ce chapitre sur le travail préalable de Fourier qui a ouvert le chemin à de nombreux travaux de recherches, et notamment celui-ci. Supposons donc que la condition initiale de la perturbation est un multiple de fonction propre $x \mapsto \omega_n(x)$ (c'est-à-dire une fonction propre multipliée par un vecteur constant), de valeur propre associée λ_n , comme suit

$$\begin{pmatrix} u_p(t, x) \\ v_p(t, x) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \alpha_0 \\ \beta_0 \end{pmatrix} \omega_n(x)$$

alors par la même méthode de séparation des variables que celle présentée dans la section 2.1.2, en cherchant les solutions $\begin{pmatrix} u_p(t, x) \\ v_p(t, x) \end{pmatrix}$ de l'équation linéarisée (9)

sous la forme $\begin{pmatrix} \alpha(t) \\ \beta(t) \end{pmatrix} \omega_n(x)$ nous obtenons l'équation suivante

$$\begin{pmatrix} \alpha'(t) \\ \beta'(t) \end{pmatrix} \omega_n(x) = J \cdot \begin{pmatrix} \alpha(t) \\ \beta(t) \end{pmatrix} \omega_n(x) + D\lambda_n \begin{pmatrix} \alpha(t) \\ \beta(t) \end{pmatrix} \omega_n(x). \quad (10)$$

que l'on peut simplifier sur tout le domaine où la fonction ω_n ne s'annule pas pour avoir

$$\begin{pmatrix} \alpha'(t) \\ \beta'(t) \end{pmatrix} = J \cdot \begin{pmatrix} \alpha(t) \\ \beta(t) \end{pmatrix} + D\lambda_n \begin{pmatrix} \alpha(t) \\ \beta(t) \end{pmatrix},$$

qui est une équation différentielle linéaire homogène du premier ordre à coefficients constants, en dimension 2, que l'on peut écrire en regroupant les termes

$$\begin{pmatrix} \alpha'(t) \\ \beta'(t) \end{pmatrix} = (J + \lambda_n D) \begin{pmatrix} \alpha(t) \\ \beta(t) \end{pmatrix}, \quad (11)$$

où J et D sont des matrices et λ_n est une constante réelle.

Là encore, la résolution de telles équations est assez connue, elle fait intervenir la notion d'exponentielle de matrice que nous ne développerons pas ici, mais qui permet de donner la solution de l'équation (11) avec la condition initiale définie plus haut de façon explicite :

$$\begin{pmatrix} \alpha(t) \\ \beta(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \alpha_0 \\ \beta_0 \end{pmatrix} e^{(J + \lambda_n D)t}, \quad (11)$$

et donc de connaître la solution de l'équation (9) qui est

$$\begin{pmatrix} u_p(t, x) \\ v_p(t, x) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \alpha(t) \\ \beta(t) \end{pmatrix} \omega_n(x) = \begin{pmatrix} \alpha_0 \\ \beta_0 \end{pmatrix} e^{(J + \lambda_n D)t} \omega_n(x). \quad (12)$$

Nous voyons qu'il est donc possible de résoudre le système pour les perturbations.

Il est important ici de remarquer que les solutions trouvées auront un comportement au temps long qui dépendra de ce qui se trouve dans l'exponentielle, c'est-à-dire la matrice $J + \lambda_n D$.

Dans ce qui suit, nous aurons besoin de deux notions supplémentaires connues dans la théorie des matrices : la trace et le déterminant.

Pour une matrice carrée quelconque M de dimension 2 de la forme

$$M = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix},$$

la trace de la matrice M notée $tr(M)$ est la somme des éléments de la première diagonale, c'est à dire

$$tr(M) = a + d,$$

et le déterminant de cette matrice noté $det(M)$ est le produit des éléments de la première diagonale moins le produit des éléments de la deuxième diagonale, c'est à dire

$$det(M) = ad - bc.$$

Un résultat classique sur les exponentielles de matrice nous permet alors d'avoir la proposition suivante lorsque l'on est en dimension 2

Proposition

Considérons la matrice $J + \lambda_n D$ définie dans cette section.

1. Si la trace $tr(J + \lambda_n D) < 0$ et le déterminant $det(J + \lambda_n D) > 0$ l'équilibre est localement asymptotiquement stable par rapport aux petites perturbations de forme $\omega_n(x)$, fonction propre du laplacien.
2. Sinon, l'équilibre est instable par rapport à cette forme de perturbation.

En fait, les conditions ci-dessus peuvent être généralisées à d'autres dimensions, mais il faut dans ce cas là tenir compte du signe des parties réelles des valeurs propres de la matrice $J + \lambda_n D$. En ce qui nous concerne, la proposition précédente nous suffira.

Revenons maintenant à la volonté d'Alan Turing de comprendre certains phénomènes biologiques qu'il expose dans son article de 1952. Turing à ce moment là eut l'intuition qu'il était possible de choisir les paramètres du modèle pour que l'équilibre de la réaction qui est stable sans diffusion, reste stable par rapport à toutes les formes sauf une, pour laquelle il serait instable une fois la diffusion considérée.

Le système agirait donc comme un révélateur de cette fonction particulière. Il l'amplifierait et amortirait toutes les autres fonctions propres au cours du temps. Il est assez intéressant de penser que cette forme particulière est présente à l'origine comme composante d'une toute petite perturbation initiale, quasiment indétectable et que celle-ci est ensuite amplifiée et semble donc émerger à partir de 'rien'. Un peu comme un chiot dalmatien qui à la naissance est tout blanc et qui voit ses taches apparaître au fur et à mesure au cours du temps.

2.2.2. Règle des signes de Turing

Pour trouver des conditions qui font apparaître l'émergence de forme, l'intuition d'Alan Turing a été la suivante : supposons que le système possède un ou plusieurs équilibres localement asymptotiquement stables. Est-ce qu'il serait possible de les déstabiliser pour des fonctions propres particulières en rajoutant la diffusion. Cela paraît a priori contre intuitif justement. Comment l'opérateur de diffusion qui est supposé 'aplatir' les bosses comme nous l'avons vu dans la section 1 peut-il justement déstabiliser des équilibres. C'est ici que réside tout le génie de Turing, qui a trouvé la réponse en 1952. Il a en effet remarqué qu'il suffit en fait que la Jacobienne J définie dans la section 2.2.1 vérifie ce que l'on a appelé par la suite la 'règle des signes de Turing' pour avoir des apparitions de formes. Cette règle est la suivante.

Règle des signes de Turing :

Une condition nécessaire pour avoir de l'instabilité est que la matrice jacobienne J de la réaction vérifie la règle des signes suivantes : les coefficients de J doivent être de signe opposés sur les diagonales. On peut donc avoir les 4 cas :

$$\begin{pmatrix} + & - \\ + & - \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} + & + \\ - & - \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} - & + \\ - & + \end{pmatrix} \text{ ou } \begin{pmatrix} - & - \\ + & + \end{pmatrix}.$$

La justification de ce résultat est assez simple. Tout provient de l'idée clé de Turing : supposons que nous avons un équilibre localement asymptotiquement

stable pour la réaction (c'est-à-dire sans diffusion). Quelle est alors la méthode pour montrer qu'il se déstabilise lorsqu'il est confronté en plus à de la diffusion ?

D'après tout ce que l'on a étudié jusqu'à présent nous sommes capables de le montrer sans grande difficulté.

- Supposons dans un premier temps que la diffusion est nulle, le système s'écrit alors

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t}(t, x) = f(u(t, x), v(t, x)), \\ \frac{\partial v}{\partial t}(t, x) = g(u(t, x), v(t, x)), \end{cases}$$

avec des conditions initiales et conditions aux bords appropriées.

- Considérons alors un équilibre de la réaction $\begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix}$. Pour connaître sa stabilité, nous linéarisons ce système autour de l'équilibre.

- D'après la section 2.2.1., cette stabilité dépend alors du signe de la trace et du déterminant de la jacobienne J de la fonction

$$(u, v) \mapsto F \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f(u, v) \\ g(u, v) \end{pmatrix},$$

Pour simplifier les notations nous noterons cette matrice jacobienne par

$$J = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial u}(u_0, v_0) & \frac{\partial f}{\partial v}(u_0, v_0) \\ \frac{\partial g}{\partial u}(u_0, v_0) & \frac{\partial g}{\partial v}(u_0, v_0) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix},$$

où a, b, c et d sont connus et a priori de signe quelconque, car f, g, u_0 et v_0 sont connus.

- Nous allons supposer que l'équilibre $\begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix}$ est localement asymptotiquement stable pour des petites perturbations. D'après la section 2.2.1, cela veut dire que

$$\text{tr}(J) = a + d < 0,$$

et

$$\det(J) = ad - bc > 0.$$

Ce sont déjà deux conditions sur a, b, c et d .

- L'idée de Turing étant de déstabiliser cet équilibre en faisant intervenir la diffusion dans le système, nous sommes ramenés ensuite au cas général avec les coefficients de diffusion d_u et d_v non nuls mais positifs quand même pour avoir de la diffusion. Nous avons par définition les mêmes équilibres. Par contre maintenant, pour montrer que ces équilibres sont instables pour certaines fonctions propres, il faut trouver certaines fréquences n telles que

$$\text{tr}(J + \lambda_n D) > 0,$$

ou

$$\det(J + \lambda_n D) < 0,$$

avec $D = \begin{pmatrix} d_u & 0 \\ 0 & d_v \end{pmatrix}$ comme nous l'avons défini au début de la section 2.2, et λ_n la valeur propre associée à la fonction propre de fréquence n . Rappelons également comme nous l'avons vu dans la section 1.3 que λ_n est négative ou nulle, mais jamais positive.

- Si l'on récapitule tout cela dans le calcul de la trace et du déterminant de $J + \lambda_n D$, nous obtenons :

$$tr(J + \lambda_n D) = a + b + \lambda_n(d_u + d_v).$$

Or d'après les hypothèses sur la stabilité de l'équilibre sans diffusion nous avons $a + b < 0$ et d'après les hypothèses ci-dessus $\lambda_n(d_u + d_v) < 0$ aussi. Par conséquent $tr(J + \lambda_n D) < 0$. Nous n'avons alors aucune chance d'avoir $tr(J + \lambda_n D) > 0$, et ce quel que soit la valeur de n . Donc la seule chance que l'on ait d'avoir de la déstabilisation de l'équilibre est d'obtenir des valeurs de paramètres tels que

$$det(J + \lambda_n D) < 0,$$

au-moins pour une fréquence n .

Or ici,

$$det(J + \lambda_n D) = (a + \lambda_n d_u)(d + \lambda_n d_v) - bc.$$

En développant ce produit, cela donne un polynôme du deuxième degré en fonction de λ_n :

$$det(J + \lambda_n D) = d_u d_v \lambda_n^2 + (d d_u + a d_v) \lambda_n + ad - bc.$$

La courbe représentant ce polynôme en λ_n est une parabole, dont les branches sont 'tournées vers le haut'. Pour avoir la chance d'avoir des termes λ_n tels que le déterminant $det(J + \lambda_n D)$ soit négatif il faut au-moins que le minimum de cette courbe soit négatif. Or le minimum de ce polynôme de degré 2 est donné par

$$\overline{\lambda_n} = -\frac{d d_u + a d_v}{2 d_u d_v},$$

et comme par hypothèse $\lambda_n \leq 0$, quel que soit n , il faut imposer la condition

$$d d_u + a d_v > 0,$$

étant donné que le dénominateur $2 d_u d_v$ est strictement positif (on rappelle que les coefficients de diffusion sont strictement positifs ici).

La valeur de $det(J + \lambda_n D)$ en ce point minimum $\overline{\lambda_n}$ vaut alors après un calcul simple en remplaçant λ_n par $\overline{\lambda_n}$ dans $det(J + \lambda_n D)$,

$$det(J + \overline{\lambda_n} D) = -\frac{(d d_u + a d_v)^2}{4 d_u d_v} + ad - bc,$$

et on rappelle que d'après ce qui précède, $ad - bc = det(J) > 0$. Une condition pour que $det(J + \overline{\lambda_n} D) < 0$, et donc avoir l'espoir de voir apparaître une instabilité est d'avoir

$$(d d_u + a d_v)^2 > 4 d_u d_v (ad - bc),$$

soit encore, comme le second membre est positif et que $d d_u + a d_v$, d'après ce qui est écrit un peu plus haut, nous donne

$$(d d_u + a d_v) > 2 \sqrt{d_u d_v (ad - bc)}.$$

Nous obtenons une condition nécessaire et suffisante sur les paramètres du système d'équations de réaction-diffusion pour avoir l'émergence de formes sous la forme de trois équations :

1. $tr(J) = a + d < 0$,
2. $det(J + \lambda_n D) = ad - bc > 0$,
3. $(d d_u + a d_v) > 2 \sqrt{d_u d_v (ad - bc)}$.

Revenons maintenant à la règle de signes de Turing. Si l'on interprète ces trois conditions de la façon suivante :

-première étape : on a la condition 1, qui implique nécessairement qu'au moins a ou d est négatif. Supposons que ce soit d .

-deuxième étape : alors d'après la condition 3, comme $dd_u + ad_v > 0$, avec les coefficients d_u et d_v strictement positifs, et $d < 0$, nous n'avons pas le choix de prendre $a > 0$.

-troisième étape : la condition 2, $ad - bc > 0$, avec $ad < 0$ ne nous laisse pas le choix d'avoir $bc < 0$, car sinon tout sera strictement négatif. Et donc b et c doivent également être de signes opposés. Ce qui correspond au cas

$$\begin{pmatrix} + & - \\ + & - \end{pmatrix} \text{ ou } \begin{pmatrix} + & + \\ - & - \end{pmatrix}$$

de la règle des signes de Turing. Les deux autres cas se font de manière analogue en supposant cette fois a strictement négatif.

2.2.2. Interprétation de la règle des signes de Turing

Comment interpréter cette règle des signes ?

Pour cela, revenons à la définition de la jacobienne. Nous avons défini J comme étant

$$J = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial u}(u_0, v_0) & \frac{\partial f}{\partial v}(u_0, v_0) \\ \frac{\partial g}{\partial u}(u_0, v_0) & \frac{\partial g}{\partial v}(u_0, v_0) \end{pmatrix}.$$

Et donc, si l'on prend le premier cas de la règle des signes de Turing

$$\begin{pmatrix} + & - \\ + & - \end{pmatrix},$$

cela voudrait dire que $\frac{\partial f}{\partial u}(u_0, v_0)$ serait positif, ce qui en terme chimique signifie que u activerait sa propre formation, il serait activateur, tandis que $\frac{\partial g}{\partial v}(u_0, v_0)$ serait négatif, ce qui signifie que v inhibe sa propre formation: v serait un inhibiteur.

De la même façon, dans le système $\begin{pmatrix} + & + \\ - & - \end{pmatrix}$, u est activateur et v est inhibiteur, tandis que dans les deux autres cas c'est le contraire.

C'est la raison pour laquelle ces systèmes pouvant engendrer des structures de Turing sont appelés systèmes activateurs-inhibiteurs.

Par un calcul pas trop compliqué, nous pourrions également montrer que pour un système où u est l'activateur :

1. si le rapport $\frac{d_v}{d_u}$ est 'suffisamment' grand et si le domaine sur lequel on étudie le problème (en dimension 1, il s'agit de l'intervalle $[0, L]$) est également 'suffisamment' grand alors l'équilibre homogène de la réaction devient instable pour une fonction propre particulière qui semble alors émerger à partir de rien.
2. La mention 'suffisamment grand' peut être bien entendu détaillée, mais par mesure de clarté de concision de ce chapitre nous laissons le loisir au lecteur d'aller plus loin dans les détails
3. En particulier, si le domaine est en train de grandir, l'équilibre homogène serait stable pour toutes les fonctions propres quand le domaine est petit,

puis lorsque la taille du domaine passerait un certain seuil nous aurions l'apparition de forme grâce à la déstabilisation d'un ou plusieurs équilibre par des fonctions propres particulières.

Interprétation :

En d'autres termes, si dans un domaine comme une boîte de Petri par exemple nous mettons deux éléments chimiques qui rentrent tous les deux en réaction vis à vis d'eux mêmes mais également envers l'autre élément, et que ces derniers

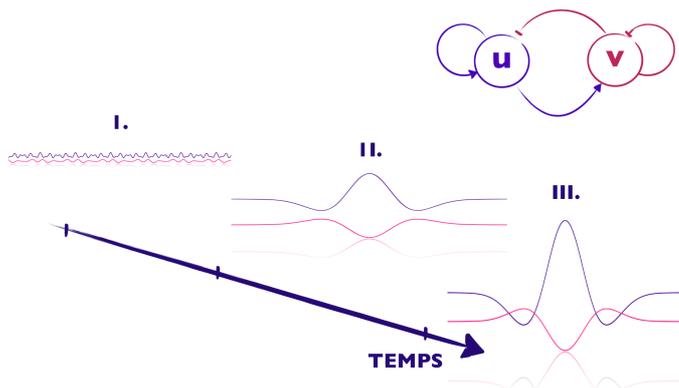


Figure 10 : illustration de l'interaction entre deux éléments chimiques (u activateur, v inhibiteur) au cours du temps dans le cadre de la réaction diffusion avec apparition de forme.

se diffusaient dans la boîte, avec par exemple u l'activateur et v l'inhibiteur. Si la boîte est suffisamment grande, et que l'activateur se diffuse plus lentement que l'inhibiteur, nous serions exactement dans le cas ci-dessus avec la règle des

signes suivante $\begin{pmatrix} + & - \\ + & - \end{pmatrix}$.

L'activateur u activerait sa propre production ainsi

que celle de v , mais v inhiberait la sienne ainsi que celle de u (figure 10). La quantité u se diffusant moins rapidement que v commencerait à augmenter sa concentration localement plus vite que celle de v qui aurait tendance à s'étaler et donc inhiber la propagation de u (figure 10 (II)). Et donc on pourrait voir apparaître très vite une 'bosse' correspondant à u grandir assez vite mais limitée à ses bords par v qui aurait tendance à la faire disparaître (figure 10 (III)). Ce processus répété un peu partout sur le domaine ferait donc apparaître des tâches formées par u qui seraient entourées par des faibles quantités de v qui s'étaleraient plus vite que u .

C'est ce qui pourrait être à l'origine de la formation des tâches par exemple sur le pelage de certains animaux. Même si pour l'instant cette hypothèse n'a pas été tout à fait vérifiée.

Exemple :

Considérons le système suivant dû à Gierer et Meinhardt¹⁰

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t}(t, x) = \frac{u^2(t, x)}{v(t, x)} - u(t, x) + d_u \Delta_x u(t, x), \\ \frac{\partial v}{\partial t}(t, x) = u^2(t, x) - 2v(t, x) + d_v \Delta_x v(t, x), \end{cases}$$

en supposant que v ne s'annule jamais sur tout le domaine d'étude. Nous considérons d'ailleurs ici, x défini sur l'intervalle $[0, \pi]$, c'est à dire que nous sommes en dimension 1 sur une barre de longueur $L = \pi$ pour simplifier les calculs.

¹⁰ Alfred Gierer, Hans Meinhardt, « A theory of biological pattern formation », *Kibernetik*, 12, 1972, p. 30-39.

Nous supposons également que les fonctions u et v vérifient la condition aux bords de Neumann homogène. Nous allons chercher alors quelle fonction propre pourrait être la perturbation qui déstabilise un équilibre homogène de ce système et apporter une émergence de forme sous les traits d'une structure de Turing.

Pour cela, commençons à chercher les équilibres homogènes de la réaction de ce système. Un calcul simple nous montre qu'il n'y a qu'un seul équilibre qui annule à la fois la réaction de la première équation et de la deuxième, et vaut

$$\begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2 \\ 2 \end{pmatrix}.$$

Est-ce que ce système vérifie la règle des signes de Turing pour la jacobienne J ? La encore un petit calcul nous permet de montrer que

$$J = \begin{pmatrix} 1 & -1 \\ 4 & -2 \end{pmatrix},$$

qui est de la forme $\begin{pmatrix} + & - \\ + & - \end{pmatrix}$. Donc la règle des signes de Turing est bien vérifiée. En calculant la trace et le déterminant de J , nous obtenons

$$\text{tr}(J) = -1 < 0 \text{ et } \det(J) = 2 > 0.$$

Par conséquent l'équilibre homogène de la réaction est localement asymptotiquement stable.

Pour l'instant, tous les éléments pour obtenir une émergence de forme semblent être réunis. L'élément u est considéré ici comme un activateur, l'élément v comme un inhibiteur.

Il ne reste plus qu'à déterminer des paramètres de diffusion pour obtenir le résultat souhaité. Pour cela il faut à la fois que le domaine choisi soit suffisamment grand. Nous avons pris ici $[0, \pi]$, et que l'inhibiteur v se diffuse beaucoup plus vite que l'activateur u . On devrait donc choisir d_v beaucoup plus grand que d_u .

Or en considérant $d_u = \frac{1}{10}$ et $d_v = \frac{2}{10}$ le rapport ne semblera pas suffisant. Et en effet, en calculant le déterminant de la matrice $J + \lambda_n D$ (rappelons que sa trace est toujours nulle), où $\lambda_n = -n^2$ car nous avons supposé que les conditions aux bords étaient Neumann homogènes avec $L = \pi$, nous obtenons

$$\det(J + \lambda_n D) = \det \begin{pmatrix} 1 - \frac{n^2}{10} & -1 \\ 4 & -2 - \frac{n^2}{5} \end{pmatrix} = \left(1 - \frac{n^2}{10}\right) \left(-2 - \frac{n^2}{5}\right) + 4.$$

C'est un polynôme de degré 4 en n qui s'écrit

$$P(n) = \frac{n^4}{50} + 2,$$

qui reste strictement positif quel que soit $n = 0, 1, 2, \dots$

Il est dès lors impossible ici d'avoir un déterminant strictement négatif et donc de déstabilisation de l'équilibre. La vitesse de diffusion de v n'est donc pas assez rapide par rapport à celle de u .

Dans ce, nous allons augmenter la vitesse de v .

Choisissons $d_u = \frac{1}{10}$ et $d_v = \frac{12}{10}$. Cette fois-ci,

$$\det(J + \lambda_n D) = \det \begin{pmatrix} 1 - \frac{n^2}{10} & -1 \\ 4 & -2 - \frac{6n^2}{5} \end{pmatrix} = \left(1 - \frac{n^2}{10}\right) \left(-2 - \frac{6n^2}{5}\right) + 4.$$

C'est un polynôme de degré 4 en n qui s'écrit

$$P(n) = \frac{3n^4}{25} - n^2 + 2.$$

Dans ce cas, le terme $-n^2$ risque de faire pencher la balance et donc permettre à ce déterminant de devenir négatif pour certaines valeurs de l'entier n . En faisant un changement de variable (on pose $N=n^2$), le polynôme devient de degré 2 et l'on peut facilement en déduire un intervalle de n pour lequel il sera négatif. Un calcul simple nous montre que ce polynôme est négatif sur l'intervalle $]\sqrt{\frac{10}{3}}, \sqrt{5}[$ et ainsi le seul entier naturel qui vérifie $\det(J + \lambda_n D) = P(n) < 0$ dans cet intervalle est

$n = 2$. Nous avons donc un gagnant !

La fréquence $n = 2$ sera donc amplifiée par le système si la fonction propre $\omega_2(x) = \cos(2x)$ y apparaît comme composante de la série de Fourier. En d'autres termes, si dans la petite perturbation autour de l'équilibre homogène contient la fonction

$$x \mapsto \cos(2x),$$

toutes les autres fonctions propres intervenant dans cette perturbations seront amorties et disparaîtront avec le temps, tandis que

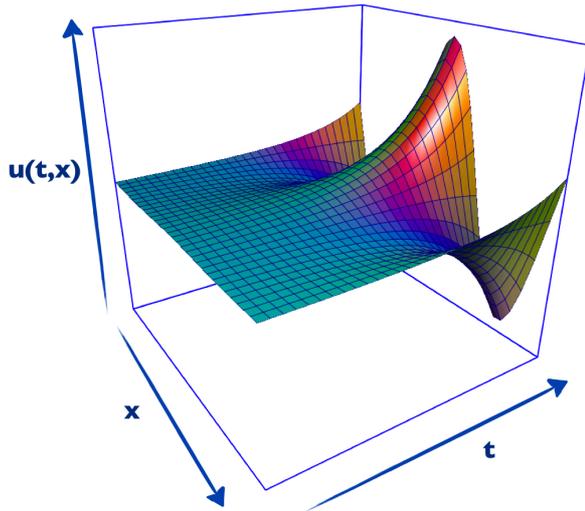


Figure 11 : illustration de la solution u du système de Gierer Meinhardt, sans le cas où est la seule fonction propre amplifiée tandis que celles présentes également dans la condition initiale sont amorties.

$\omega_2(x)$ sera amplifiée et sera la forme qui dessinera la structure de Turing (voir figure 11).

3. Conclusion

Alan Turing avait donc bien raison. Son idée qui paraissait complètement contre intuitive, à savoir, comment un équilibre qui est localement asymptotiquement stable peut se déstabiliser en ajoutant de la diffusion, qui par essence tant à lisser toutes les bosses. C'est justement la combinaison de la réaction et de la diffusion qui permet de faire émerger des formes. L'intuition de Turing, combinée à celle de Fourier établie 145 ans plus tôt, a permis d'ouvrir la voie vers un domaine qui a explosé à partir des années 70.

L'idée de faire intervenir de nouveaux composants chimiques appelés morphogènes par Turing dans des équations de réaction diffusion était brillante. Et même si le mécanisme biologique très simplifié donnait lieu à un modèle également très simple, les comportements des solutions ont ouvert la voie à de nombreux travaux. Il reste encore bien des choses à découvrir autant d'un point de vue biologique que mathématiques.

En mathématiques par exemple, dans le cas où plus de deux morphogènes (ou quantité quelconque), entrent en interactions, nous sommes en présence d'un système de plus de deux équations de réaction-diffusion et même les problèmes les plus simples deviennent un véritable défi d'analyse mathématique. Aucun résultat général n'a été publié à notre connaissance, seuls quelques cas particuliers pour des exemples précis ont été développés.

Et qu'en est-il de l'interprétation biologique à proprement parler ? Il est assez clair maintenant que d'un point de vue chimique, des émergences de formes pour certaines interactions entre différents éléments chimiques ont été observées (plus de 40 ans après l'article de 1952) et correspondent bien au mécanisme décrit par Turing. Mais en ce qui concerne les morphogènes ou la création de formes particulières, ce n'est pas encore très clair. Plus de 60 ans après l'idée de Turing d'introduire des morphogènes interagissant pour former des structures émergentes d'équations de réaction-diffusion, les biologistes cherchent encore des preuves de cette théorie. Des analogies avec la réalité des motifs ou d'autres phénomènes existent (voir les ouvrages de James Murray¹¹ pour une bonne revue d'applications biologiques), mais elles n'ont pas été corroborées par une description rigoureusement expérimentale jusqu'à maintenant.

D'un autre côté, après six décennies d'études sur ce sujet, les connaissances et les techniques d'expérimentations ont grandement progressé, laissant place à des systèmes de plus en plus complexes faisant intervenir plusieurs espèces chimiques. Et la simplicité de l'approche de Turing devra certainement laisser sa place à des modèles toujours plus complexes. Il se trouve en effet, que pour la plupart des phénomènes, le domaine n'est pas constant : l'embryon par exemple est sans cesse en train de grandir. Et ceci n'est qu'un exemple de complexification des modèles qui commencent à être considérés seulement maintenant.

Il n'empêche toutefois que tout le monde s'accorde à dire que l'idée fondatrice de l'étude d'apparition de structure de formes à partir de l'ajout de la diffusion dans les systèmes et ses applications en chimie et dans la dynamique des populations, aura émergé dans le cerveau de cet homme d'exception. A un bémol près : d'autres chercheurs avaient introduits des modèles de réaction-diffusion dès les années 30¹² appliqués au système nerveux central qui pouvaient être vus a posteriori comme une généralisation de la théorie de la morphogenèse¹³. Il est cependant fort probable que Turing n'ait pas eu connaissance de ces travaux, sa mort prématurée nous empêchant de connaître les pistes de développement de sa théorie qu'il avait en tête.

¹¹ James Murray, *Mathematical Biology in 2 volumes : Mathematical Biology: I. An Introduction 2002; Mathematical Biology: II. Spatial Models and Biomedical Applications*, Springer, 2003 (second printings 2004).

¹² Nicolas Rashvesky, « Outline of a physic-mathematical theory of excitation and inhibition », *Protoplasma*, 20, 1933, p. 42-56.

¹³ Robert Rosen, « Turing's morphogens, two-factor systems and active transport », *Bull. Of Math. Biophysics*, 20, 1968, p.493-499.



*Figure 12 Alan Mathison Turing
(photo de passeport)*



Figure 13 Jean Baptiste Joseph Fourier