



FACULTÉ DES SCIENCES
DÉPARTEMENT DE MATHÉMATIQUES

MÉMOIRE DE MASTER
EN MATHÉMATIQUES

Option : Perturbations, Moyennisation et Applications
aux Biomathématiques (PeMAB)

Sujet :

La morphogénèse selon A.Turing

Candidate : **BENTRAR Nassima**

Date : 03/07/2017

Membres du Jury :

Président :	BOUGUIMA. S. M,	Professeur, Université de Tlemcen
Examineurs :	YADI. K,	Professeur, Université de Tlemcen
	MAHDJOUR. T,	Professeur, Université de Tlemcen
Encadreur :	BENMERZOUK. DJ,	Professeur, Université de Tlemcen

Année Universitaire 2016/2017

DÉDICACES

Que ce travail témoigne de mes respects :

A **mes très chers parents** : grâce à leurs tendres encouragements et leurs grands sacrifices, ils ont pu créer le climat affectueux et propice à la poursuite de mes études.

Aucune dédicace ne pourrait exprimer mon respect, ma considération et mes profonds sentiments envers eux. Je prie le bon Dieu de les bénir, de veiller sur eux, en espérant qu'ils seront toujours fiers de moi.

A **mes chers soeurs** : Imene, Nour El Houda, Hafsa et à **mon cher frère** Mohamed.

A **mon très cher fiancé** : IRIOUT Abdel Kader.

A **la famille** BENTRAR et RABAH.

A **tous mes professeurs** : Leur générosité et leur soutien m'oblige de leurs témoigner mon profond respect et ma loyale considération.

A tous **mes amis** : BENBOUZIANE Asma, IRIOUT Hanane, KERAYANE Karima, SUIDI Weam, et TOUATI Sarah.

A tous **mes collègues**.

REMERCIEMENTS

AVANT de commencer la présentation de ce travail,

tout d'abord, je remercie Dieu, notre créateur de nous avoir donné la force, la volonté et le courage afin d'accomplir ce modeste travail .

Je profite de l'occasion pour remercier toutes les personnes qui ont contribué de près ou de loin à la réalisation de ce travail.

Je tiens à exprimer mes vifs remerciements pour mon encadreur, Mme HADJ SLIMANE Djamilia, d'avoir accepté de m'encadrer pour mon projet, ainsi que pour son soutien, ses remarques pertinentes et son encouragement, je la remercie aussi pour le temps et les connaissances qu'elle ma dispensés.

J'adresse mes sincères remerciements, au Mr BOUGUIMA Sidi Mohamed, professeur à l'université Abou Bakr Balkaid-Tlemcen, qui me fait l'honneur de présider ce jury.

Je souhaite exprimer mes remerciements à Mr YADI. Karim et à Mr MAHDJOUR. Toufik pour avoir accepté, d'examiner et d'évaluer ce travail.

Mes remerciements vont aussi à tous mes professeurs, enseignants et toutes les personnes qui m'ont soutenu jusqu'au bout, et qui n'ont pas cessé de me donner des conseils très importants.

Tlemcen, le 12 juillet 2017.

TABLE DES MATIÈRES

DÉDICACES	i
REMERCIEMENTS	ii
TABLE DES FIGURES	iv
INTRODUCTION	1
1 INTRODUCTION BIOLOGIQUE À LA MORPHOGÉNÈSE SELON ALAN TURING	2
1.1 MORPHOGÉNÈSE	2
1.2 STRUCTURE DE TURING	2
1.2.1 Un article fondateur	2
1.2.2 Expliquer la formation de motifs	4
1.2.3 Une conjonction de réaction chimique et de diffusion	4
1.3 EXEMPLES ILLUSTRANT LA STRUCTURE DE TURING	5
1.3.1 Les différents formes de fourrures d’animaux [13]	5
1.3.2 Les taches de l’ange de mer impérial juvénile [13]	5
1.3.3 Formation des dents [13]	5
1.3.4 Les plumes [1]	6
1.3.5 Hydre d’eau douce et feuilles d’aspérule odorante [10]	7
1.3.6 Mort cellulaire programmée [1]	7
1.3.7 Les motifs des coquillages de mer [1]	8
1.3.8 La formation des dunes de sable [13]	8
2 RAPPELS	10
2.1 INTRODUCTION	10
2.2 LA NOTION DE STABILITÉ	10
2.2.1 Concepts de stabilité	10
2.3 LA DIFFUSION : ÉQUATION DE LA CHALEUR	11
2.3.1 Définitions	11
2.3.2 Les conditions aux limites [11]	12
2.3.3 Résolution de l’équation de la chaleur [7]	12
2.4 LA RÉACTION	15
3 L’ÉTUDE MATHÉMATIQUE DU MODÈLE DE A. TURING	17
3.1 INTRODUCTION	17

3.2	LE MODÈLE DE TURING [11]	17
3.2.1	Les équations de réaction-diffusion	17
3.2.2	Construction du modèle de Turing de type réaction- diffusion	17
3.3	INSTABILITÉ SELON A. TURING	18
3.3.1	Une seule équation de réaction-diffusion	19
3.3.2	Un système de deux équations de réaction-diffusion	21
	BIBLIOGRAPHIE	27

TABLE DES FIGURES

1.1	Première page de manuscrit d'Alan Turing publiée dans "philosophical Transactions of the Royal Society of London, Serie B"	3
1.2	Exemple de fourrures d'animaux	5
1.3	exemple de poisson	5
1.4	Exemple des dents	6
1.5	Exemple de plumes	6
1.6	Exemple de hydre et de l'aspérule	7
1.7	Exemple de mort cellulaire programmée	7
1.8	Exemple des coquilles	8
1.9	Exemple des dunes	8
3.1	Illustration de la réaction entre les quantités chimiques et les quantités u et v s'auto catalysent.	18
3.2	Illustration d'un équilibre localement asymptotiquement stable (A) et un équilibre instable(B)	19

INTRODUCTION GÉNÉRALE

COMMENT ne pas être fasciné par l'incroyable complexité qui permet la naissance des formes dans le monde vivant? Comment ont émergé, l'une après l'autre, génération après génération, depuis la nuit des temps et continuent d'émerger aujourd'hui, l'infinité de formes les plus belles et les plus merveilleuses? Là est l'une des questions les plus intéressantes dans l'histoire naturelle.

Sur le plan purement géométrique, ce développement implique des transformations extrêmement élaborées entre la géométrie initiale et la forme finale du vivant. Les mécanismes responsables de l'apparition des formes sont regroupés sous l'appellation de morphogénèse. En effet, en 1952, le Britannique Alan Turing, dans son article *The chemical basis of morphogenesis* a introduit des idées fondamentales sur la formation spontanée des structures, en particulier dans les organismes vivants. Il a montré comment des réactions entre substances chimiques, couplées à un processus de diffusion de ces substances à travers les tissus vivants pouvaient donner lieu à l'apparition de telles structures. Dans cette article il introduit un modèle mathématique, celui des '*équations de réaction-diffusion*', et l'étudie dans certains cas relativement simples. Ce travail fondateur a donné lieu depuis à de nombreux développements.

Dans le *premier chapitre* nous présentons la définition de la morphogénèse, structures de Turing et enfin des exemples qui illustrent cette structure chez les êtres vivants.

Le *deuxième chapitre* est consacré à quelques rappels sur la notion de diffusion, de réaction, et sur la notion de stabilité.

Enfin, le *troisième chapitre* est consacré à l'analyse d'un modèle mathématique de réaction-diffusion selon A. Turing.

INTRODUCTION BIOLOGIQUE À LA MORPHOGÉNÈSE SELON ALAN TURING



1.1 Morphogénèse

Définition 1.1 *La morphogénèse est l'ensemble des processus biologiques qui permettent d'acquérir une forme à un organisme, que ce soit lors du développement embryonnaire, au cours de la croissance ou à l'état adulte. La morphogénèse est étudiée depuis la Grèce ancienne, la racine grecque "morph" signifie forme, et "genèse" signifie naissance, donc c'est l'étude de la genèse des formes. (voir[1])*

Les premières études importantes exposant le rôle des processus mathématiques dans la morphogénèse du vivant ont été réalisées par *D'Arcy Wentworth Thompson* et *Alan Turing*. En effet, dès 1917, le biologiste et mathématicien écossais *D'Arcy Wentworth Thompson* propose sa "*théorie des transformations*" dans son livre intitulé "*On growth and form*" (forme et naissance) (voir[5]). Il se propose d'apporter une vision géométrique pour étudier l'évolution des êtres vivants. Il s'interroge sur des questions fondamentales telles que l'origine de la forme des animaux et se demande dans quelle mesure la genèse de la croissance et de la forme est dépendante des lois physiques et mathématiques. Thompson montre comment les formes vivantes répondent à des contraintes spatiales et à des jeux de forces physiques. Il montre, notamment comment passer d'une morphologie d'une espèce à une autre par certaines transformations mathématiques linéaires ou non linéaires. Cependant les travaux de Alan Turing sont considérés comme fondateurs dans ce domaine ; c'est l'objet de ce mémoire.

1.2 Structure de Turing

1.2.1 Un article fondateur :

En 1952, dans un article intitulé "*The chemical basis of morphogenesis*" (voir[14]), Turing propose un modèle mathématique mettant en relief la conjonction de la diffusion moléculaire et de certaines réactions chimiques.

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.

1. 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

FIGURE 1.1 – Première page de manuscrit d'Alan Turing publiée dans "philosophical Transactions of the Royal Society of London, Serie B"

Il suggère que des processus purement physico-chimiques peuvent être à la base de la morphogénèse animale et végétale. De telles structures sont souvent appelées structures de *réaction-diffusion* ou *structures de Turing*. Elles font partie de la classe plus générale des structures dites dissipatives. En effet, une dissipation d'énergie chimique est nécessaire pour amener et maintenir le système assez loin de l'équilibre pour qu'une structuration puisse apparaître spontanément (on parle d'auto-organisation).

A.Turing ne prétend pas qu'il s'agit du seul mécanisme possible de morphogénèse, ni qu'il est effectivement à l'oeuvre dans tel ou tel système vivant. Il est conscient du manque de preuves expérimentales (du moins à l'époque). Son but est davantage de proposer un mécanisme plausible et de montrer tout ce qu'il permet d'expliquer, malgré sa simplicité. Il souligne que ce modèle est une "simplifica-

tion" et "idéalisation" du réel, mais il part du principe que les quelques mécanismes retenus dans son approche sont effectivement les mécanismes dominants.

1.2.2 Expliquer la formation de motifs

A.Turing souligne le défi majeur auquel se trouve confrontée toute tentative d'expliquer la morphogénèse : comment passe-t-on d'un embryon initialement parfaitement symétrique (une sphère) à un organisme structuré. C'est le problème de la formation de motifs à partir d'un état homogène.

Ce phénomène a un nom : on parle de brisure spontanée de symétrie. Ce terme peut sembler contre-intuitif dans le cas des structures de Turing qui présentent de remarquables symétries (périodicité spatiale des motifs, en bandes ou en taches suivant la géométrie du système). [Il y a brisure de symétrie par rapport à la symétrie complète d'un état homogène (invariant par toute translation, rotation, réflexion, inversion et dilatation). La perturbation ne détermine pas les caractéristiques des motifs mais seulement la possibilité de son émergence.] Les différentes perturbations aléatoires vont avoir un devenir différent et c'est l'instabilité de la dynamique qui définit les caractéristiques du motif, donc l'idée remarquable est : suivant le modèle de Turing, la formation des motifs est spontanée.

1.2.3 Une conjonction de réaction chimique et de diffusion

La dynamique de Turing résulte du couplage entre des réactions et la diffusion des réactifs. Les '*structures de Turing*' correspondent aux variations spatialement périodiques des concentrations des espèces chimiques. Turing appelle ces réactifs chimiques des *morphogènes* pouvant participer à la morphogénèse biologique, en induisant le développement de structure répétées. Pour observer des variations spatiales de concentrations d'autres mécanismes entrent en jeu. Donc le modèle de Turing est basé sur la conjonction des facteurs suivants :

1. l'espèce A est auto-activatrice,
2. l'espèce A active aussi la production de la seconde espèce B,
3. l'espèce B inhibe la production de A,q
4. B se diffuse plus vite que A.

Il suffit alors qu'une petite fluctuation locale induise un léger excès de l'activateur A pour que la production de A et B s'accélérent à cet endroit. L'excès de B, diffusant plus vite que l'excès de A, crée une couronne inhibitrice autour du point initial, isolant le pic de A par une zone plus riche en B. Cette explication intuitive et locale doit être complétée par une vision plus globale. A une certaine distance de la première fluctuation, une autre peut se développer de façon analogue et créer un pic de A et ainsi de suite. La répartition dynamiquement la plus stable des pics d'activateurs, découlant de l'amplification sélective des infimes fluctuations qui affectent spontanément l'état de mélange homogène et forme un motif périodique. Dans le cadre mathématique, l'évolution de ce système est modélisé en particulier par des équations aux dérivées partielles. Cette partie sera traitée en détail dans les chapitres suivants.

1.3 Exemples illustrant la structure de Turing

1.3.1 Les différents formes de fourrures d'animaux [13]



FIGURE 1.2 – Exemple de fourrures d'animaux

Cette image montre différents types de fourrure d'animaux. Certains motifs sont irréguliers, certains se composent de bandes de différentes longueurs d'ondes.

1.3.2 Les taches de l'ange de mer impérial juvénile [13]

En observant la photographie du poisson, on remarque une différence entre les motifs de sa tête, ses nageoires et son corps (voir figure 1.3). En effet, le type de motif est déterminé par la géométrie du système. Les simulations numériques ont montré qu'un motif en taches se transforme en motif en bande si le rapport $(\frac{\text{longueur}}{\text{largeur}})$ change.

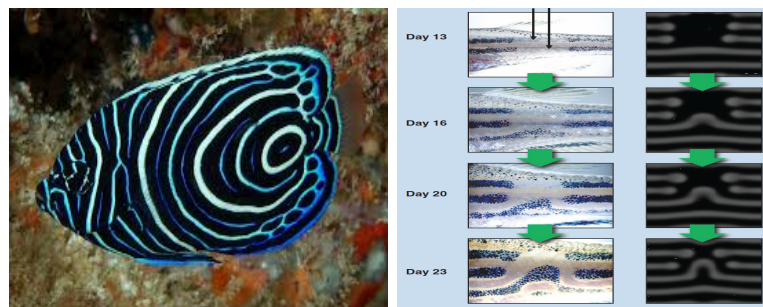


FIGURE 1.3 – exemple de poisson

1.3.3 Formation des dents [13]

La génération des dents est un mécanisme défini par la diffusion-réaction de morphogénèses le long de la mâchoire, c'est un modèle de Turing : en effet, lorsque

la mâchoire de l'embryon grandit, la période spatiale des structures de Turing reste constante, de nouveaux pics apparaissent entre les précédents. Par exemple, chez les alligators, si on numérote les dents en partant du devant de la mâchoire, on observe que les dents poussent dans l'ordre bien précis 1,3,5,7,9... puis 2,4,6,8,10... Soit une première série, puis une seconde entre les précédentes et ainsi de suite (voir figure 1.4).

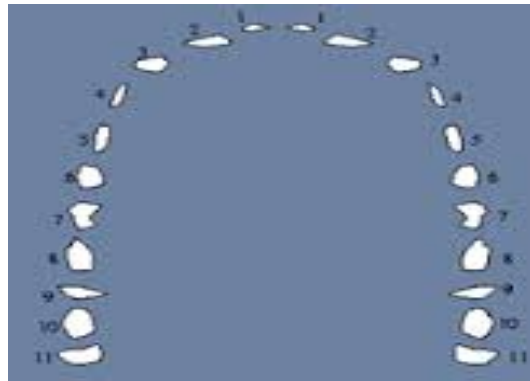


FIGURE 1.4 – Exemple des dents

1.3.4 Les plumes [1]

Chez les oiseaux, lors de la morphogénèse, des bourgeons des plumes apparaissent formant un axe antéro-postérieur et un axe proximo-distal. De ces bourgeons vont émaner les différentes structures de la plume : les rachis, les barbes, les barbules. Un changement de la taille, de l'angle ou la symétrie d'une de ces trois structures produit les différentes formes de plume. (voir figure 1.5)

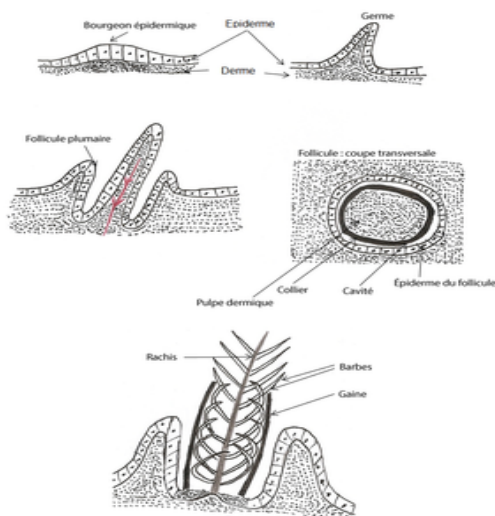


FIGURE 1.5 – Exemple de plumes

1.3.5 Hydre d'eau douce et feuilles d'aspérule odorante [10]

Un autre exemple qui illustre le modèle de Turing est le positionnement des tentacules de l'hydre (un petit organisme vivant dans l'eau) et des feuilles d'aspérule. Ces deux organismes ont une forme assez similaire : les bras, les feuilles poussent en étoile autour du corps, de la tige. Un processus de développement analogue régit leur croissance, (voir figure 1.6)



FIGURE 1.6 – Exemple de hydre et de l'aspérule

1.3.6 Mort cellulaire programmée [1]

La mort cellulaire programmée (appelée apoptose) influence la morphogénèse de deux manières : elle peut permettre de former de façon directe une nouvelle structure et elle peut permettre d'éliminer l'accumulation de cellules non nécessaires lors d'un processus morphogénétique. Un exemple est celui de la formation des doigts chez l'être humain qui implique la mort cellulaire programmée d'une partie des cellules. En effet, la main d'un embryon ressemble d'abord à une palme puis l'apoptose permet de dégrader les cellules interdigitales afin de former les doigts, (voir figure 1.7)



FIGURE 1.7 – Exemple de mort cellulaire programmée

1.3.7 Les motifs des coquillages de mer [1]

Voici une image de motifs naturels de différentes coquilles d'escargots. Ces coquilles poussent lentement au fil du temps par des dépôts continus de matériaux et la distribution de types de matériaux et les interactions entre les régions de l'organisme qui font que le matériau dur génèrent des modèles différents. C'est un exemple de processus de croissance qui génère des modèles complexe. (voir figure 1.7)



FIGURE 1.8 – Exemple des coquilles

1.3.8 La formation des dunes de sable [13]

Des géophysiciens ont appliqué le modèle de Turing avec succès à la formation des dunes(voir figure 1.9).

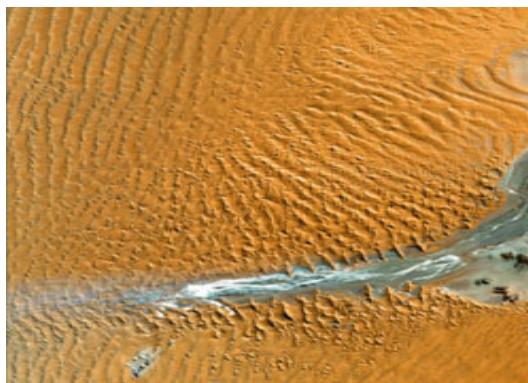


FIGURE 1.9 – Exemple des dunes

Dans le chapitre suivant, nous rappelons quelques notions mathématiques qui nous seront utiles par la suite pour la compréhension de la modélisation de la morphogénèse selon A. Turing.

2.1 Introduction

A. Turing explique la formation de structures par un modèle mathématique simple à base d'équations aux dérivées partielles. Dans ce chapitre, dans un premier temps, nous rappelons quelques notions de stabilité, ensuite nous rappelons le phénomène de la diffusion et de la réaction à la base de la modélisation mathématique de la morphogénèse proposée par A. Turing.

2.2 La notion de stabilité

2.2.1 Concepts de stabilité

Soit le système suivant :

$$x' = f(x) \quad (2.1)$$

On suppose que f satisfait les conditions d'existence et d'unicité d'une solution pour une condition initiale fixée, avec $f(0) = 0$, (donc $x = 0$ est un équilibre de (2.1)).

Définition 1 (Stabilité) 0 est dit stable pour (2.1) si :

$\forall \epsilon > 0, \exists \eta > 0, \forall x(\cdot)$ solution de (2.1) $\|x(0)\| < \eta \Rightarrow x(t)$ est définie pour $t \geq 0$ et $\|x(t)\| < \epsilon$.

Définition 2 (Instabilité) 0 est dit instable s'il n'est pas stable i.e

$\exists \epsilon > 0, \forall \eta > 0$, il existe une solution $x(\cdot)$ de (2.1) telle que $\|x(0)\| < \eta$ et $\exists t_0 > 0$, $\|x(t_0)\| \geq \epsilon$.

Définition 3 (Attractivité) L'origine o est dit attractive pour (2.1) si

$\exists r > 0, \forall x(\cdot)$ solution de (2.1) $\|x(0)\| < r \Rightarrow x(t)$ est définie pour tout $t \geq 0$ et

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \|x(t)\| = 0$$

2.3 La diffusion : équation de la chaleur

2.3.1 Définitions

Définition 4 (Système dynamique) : l'état d'un système dynamique est définie par des variables dynamiques qui représentent les grandeurs physiques (concentrations, positions, vitesses...) qui déterminent l'état instantané du système. Les systèmes dynamiques décrits par les équations aux dérivées partielles sont (particulièrement) utilisés pour la modélisation en biologie .

Définition 5 (Modélisation mathématique) : elle permet l'identification, la caractérisation et la comparaison de la structure dynamique de nombreux types de systèmes naturels et artificiels, elle est largement appliquée en biologie. Les modèles mathématiques sont souvent définis sous forme des systèmes d'équations différentielles (ordinaires ou partielles). A partir de ces modèles, on peut étudier l'évolution du système. On distingue deux objectifs de la modélisation mathématique : le premier permet d'écrire et de comprendre les phénomènes observés, le second consiste à prévoir les dynamiques en donnant des informations nécessaires à la prise de décision.

Définition 6 (La diffusion) : elle désigne la tendance naturelle d'un système à rendre homogènes les concentrations chimiques. C'est un phénomène de transport irréversible qui se traduit par la migration d'espèces chimiques dans un milieu. En général, sous l'effet de l'agitation thermique, on observe un déplacement des constituants des zones de forte concentration vers celles de faible concentration.

Définition 7 L'opérateur laplacien : est l'opérateur différentiel défini par l'application de l'opérateur gradient suivi de l'application de l'opérateur divergence. Il apparait dans la formulation mathématique de nombreuses disciplines théoriques, comme la géophysique, la thermodynamique, la mécanique classique et quantique. On le trouve dans les expressions de l'équation de Laplace, de l'équation de Poisson , de l'équation de la chaleur et de l'équation des ondes. Symbolisé par la lettre greque delta, il correspond donc à l'opérateur nabla appliqué deux fois à la fonction considérée, d'où les identités :

$$\Delta\phi = \nabla^2\phi = \nabla(\nabla\phi) = \operatorname{div}(\overrightarrow{\operatorname{grad}} \phi) \quad (2.2)$$

En coordonnées cartésiennes dans \mathbf{R}^n

$$\Delta f(x_1, x_2, \dots, x_n) = \sum_{k=1}^n \frac{\partial^2 f}{\partial x_k^2}(x_1, x_2, \dots, x_n) \quad (2.3)$$

Définition 8 (L'équation de la chaleur) : c'est l'équation la plus simple qui décrit des phénomènes diffusifs. Elle a été introduite par J. Fourier dans un mémoire publié en 1808 [6]. L'équation de la chaleur est de la forme :

$$\frac{\partial u}{\partial t}(t, x) = b\Delta_x u(t, x) \quad (2.4)$$

Le paramètre b est le coefficient de diffusion (la vitesse à laquelle la chaleur se diffuse). Ce terme sera considéré comme une constante dans tout ce chapitre et toujours strictement positif, $\partial_t u$ est la dérivée partielle de u par rapport à t , $\Delta_x u$ est le Laplacien de u .

Remarque 1 Si $b < 0$, on aura le phénomène inverse : de la concentration.

L'équation de la chaleur (2.4) représente la façon dont la chaleur se diffuse sur une barre de métal chauffée initialement et qu'on laisse se refroidir. On suppose qu'une barre de métal de longueur L cm est chauffée à 100° celsius à ses extrémités, et que la barre est isolée de telle sorte que seules ses extrémités sont en contact avec l'extérieur dont la température est de 0° celsius.

Pour que le problème soit bien posé, il faut une condition initiale qui permet de savoir comment est répartie la chaleur de la barre au début de l'expérience et des conditions aux bords qui indiquent comment cette chaleur s'échappe aux extrémités.

2.3.2 Les conditions aux limites [11]

Définition 9 (Condition initiale) : la condition initiale est donnée à l'instant $t_0 = 0$ par l'équation suivante : $u(0, x) = \phi(x)$, $0 < x < L$.

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.

Définition 10 (Conditions aux bords) : elles peuvent être très complexes et l'étude du problème demanderait plus de technique, cependant, parmi les conditions aux bords les plus utilisées on a : 'les conditions de Dirichlet homogènes' et 'les conditions de Neumann homogènes'.

1. **Les conditions de Dirichlet homogènes** : on suppose que la quantité u (ici température) devient nulle lorsqu'elle atteint les bords de son domaine. i.e :

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

2. **Les conditions de Neumann homogènes** : Dans ce cas, le flux aux bords est supposé nul. i.e :

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

On remarque 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 sur les conditions initiales ou au bord que l'on fait.

2.3.3 Résolution de l'équation de la chaleur [7]

Rappelons que l'équation de la chaleur est :

$$\frac{\partial u}{\partial t}(t, x) - b\Delta_x(t, x) = 0 \quad (2.5)$$

où $u(t, x)$ est la température et b est une constante qui détermine la vitesse de propagation de la chaleur, avec et conditions aux bords

$$u(t, 0) = u(t, L) = 0 \quad (2.6)$$

et la condition initiale

$$u(0, x) = \phi(x) \quad (2.7)$$

où ϕ est une fonction suffisamment régulière.

La résolution de (2.5), (2.6), (2.7) se fait en deux étapes :

Étape 1 : Séparation des variables :

On cherche des solutions de (2.5) et (2.6) qui sont de la forme

$$u(t, x) = T(t)\omega(x) \quad (2.8)$$

Avec $u \neq 0$, $T \in \mathbf{C}^1(]0, +\infty[)$, $\omega \in \mathbf{C}^2(]0, L[)$.

Remplaçons (2.8) dans l'équation (2.5), on obtient

$$T'(t)\omega(x) = bT(t)\omega''(x) \quad (2.9)$$

pour $0 < x < L$ et $t > 0$; donc il existe une constante $\lambda \in \mathbf{R}$ telle que

$$\frac{T'(t)}{bT(t)} = \frac{\omega''(x)}{\omega(x)} = \lambda \quad (2.10)$$

D'autre part, la condition (2.6) devient

$$\omega(0)T(t) = \omega(L)T(t) = 0$$

pour tout $t > 0$, donc on a que

$$\omega(0) = \omega(L) = 0$$

Commençons à résoudre le problème aux limites :

$$\begin{cases} \omega'' - \lambda\omega = 0 \\ \omega(0) = \omega(L) = 0 \end{cases} \quad (2.11)$$

La solution générale de l'équation différentielle spatiale (2.11) est

$$\omega(x) = \begin{cases} A \exp(-\sqrt{\lambda}x) + B \exp(\sqrt{\lambda}x) & \text{si } \lambda > 0 \\ A + Bx & \text{si } \lambda = 0 \\ A \cos(\sqrt{-\lambda}x) + B \sin(\sqrt{-\lambda}x) & \text{si } \lambda < 0 \end{cases}$$

où A et B sont des constantes réelles arbitraires qu'il faut déterminer afin que ω vérifie les conditions aux limites (2.6).

Premier cas : $\lambda > 0$

$$\omega(0) = 0 \implies A = -B$$

$$\omega(L) = 0 \implies A \exp(-\sqrt{\lambda}L) + B \exp(\sqrt{\lambda}L) = 0$$

Alors :

$$\begin{pmatrix} 1 & 1 \\ \exp(-\sqrt{\lambda}L) & \exp(\sqrt{\lambda}L) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} A \\ B \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$$

Ce qui est implique : $A = B = 0$, alors $\omega \equiv 0$

Deuxième cas : $\lambda = 0$

$$\omega(0) = 0 \implies A = 0$$

$$\omega(L) = 0 \implies B = 0$$

alors, $\omega \equiv 0$.

Troisième cas : $\lambda < 0$

$$\omega(0) = 0 \implies A = 0$$

$$\omega(L) = 0 \implies B \sin(\sqrt{-\lambda}L) = 0$$

$\implies \sqrt{-\lambda}L = n\pi, n \in \mathbf{N}$, alors $\lambda_n = -(\frac{n\pi}{L})^2$, et par conséquent $\omega_n(x) = B_n \sin(\frac{n\pi}{L}x)$, où la fonction $\omega_n(x)$ est une *fonction propre* associée à la valeur propre λ_n

Maintenant, on résout l'équation temporelle :

$$T'(t) - bT(t) = \lambda \tag{2.12}$$

Elle admet la solution : $T(t) = T_0 \exp(b\lambda t), T_0 \neq 0$.

Donc :

$$u_n(x, t) = Q_n \sin(\sqrt{-\lambda_n}x) \exp(b\lambda_n t) \tag{2.13}$$

Étape 2 : principe de superposition

Puisque les combinaisons linéaires des solutions seront toujours des solutions, alors :

$$u_n(x, t) = \sum_{n=0}^{+\infty} Q_n \sin(\sqrt{-\lambda_n}x) \exp(b\lambda_n t), n \in \mathbf{N} \tag{2.14}$$

est aussi une solution de (2.5) et (2.6). D'autre part, on a les conditions initiales (2.7), alors :

$$u(x, 0) = \phi(x) \implies \sum_{n=0}^{+\infty} Q_n \sin(\frac{n\pi x}{L}) = \phi(x)$$

C'est le développement limité de Fourier en sinus de la fonction ϕ sur $[0, L]$, par conséquent,

$$Q_n = \frac{2}{L} \int_0^L \phi(x) \sin(\frac{n\pi x}{L}) dx$$

Donc la solution de (2.5), (2.6), (2.7) est :

$$u_n(x, t) = \sum_{n=0}^{+\infty} \frac{2}{L} \left(\int_0^L \phi(x) \sin\left(\frac{n\pi x}{L}\right) dx \right) \sin(\sqrt{-\lambda_n} x) \exp(b\lambda_n t), n \in \mathbf{N} \quad (2.15)$$

2.4 La réaction

Définition 11 la réaction est une interaction entre deux ou plusieurs objets. Un exemple simple est celui d'une réaction de décomposition donnée par l'équation différentielle ordinaire suivante :

$$\frac{du}{dt} = -u$$

Exemple 1 Considérons un écosystème isolé qui ne contient que deux espèces, une espèce se nourrit de la végétation trouvée dans l'écosystème et la deuxième espèce est un prédateur qui se nourrit la première espèce. Dans ce système, les réactions seront les taux de natalité et de décès de chaque espèce et le taux de prédation.

Le système proie-prédateur le plus célèbre est celui de Lotka- Volterra ; il donné par :

$$\begin{cases} \frac{dU}{dt} = a_1U - a_2UV \\ \frac{dV}{dt} = a_3UV - a_4V \end{cases} \quad (2.16)$$

où U le nombre de proies et V le nombre de prédateurs, aussi $a_i, i = 1, 2, 3, 4$ les taux de croissance ou de mortalité. Le terme a_1U indique que la population de proie augmentera avec le taux a_1 , le terme a_2UV correspond à une diminution de la population de la proie due à la prédation qui a un taux a_2 , le terme a_3UV indique que si les prédateurs ont de la nourriture, alors ils se reproduiront et le terme $-a_4V$ indique que si les prédateurs n'ont pas de nourriture, la population va diminuer.

Après des changements des variables(on pose : $u(s) = \frac{a_3U(t)}{a_4}, v(s) = \frac{a_2V}{a_1}, s = a_1t, a = \frac{a_4}{a_1}$), on obtient le système :

$$\begin{cases} \frac{du}{ds} = u - uv \\ \frac{dv}{ds} = a(uv - v) \end{cases} \quad (2.17)$$

On élimine le temps, on obtient :

$$\frac{dv}{du} = a \frac{uv - v}{u - uv} \quad (2.18)$$

Résolution de (2.18) :

$$\frac{dv}{du} = a \frac{uv - v}{u - uv} = \frac{dv}{du} = \frac{auv(1 - \frac{1}{u})}{uv(\frac{1}{v} - 1)}$$

$$\begin{aligned} &\implies \frac{dv}{du} = \frac{a(1 - \frac{1}{u})}{(\frac{1}{v} - 1)} \\ &\implies \int (\frac{1}{v} - 1) dx = \int a(1 - \frac{1}{u}) dt \\ &\implies \ln v - v = au - a \ln u + cste \\ &\implies au + v - \ln v - \ln u^a = cste \\ &\implies au + v - \ln(v.u^a) = cste \end{aligned}$$

On obtient alors :

$$au + v - \ln(v.u^a) = c$$

Avec c est constant.

D'autre part, on a remarqué qu'il est impossible de modéliser une quelconque émergence de forme à partir seulement de l'équation 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 le chapitre suivant.

L'ÉTUDE MATHÉMATIQUE DU MODÈLE DE A. TURING 3

3.1 Introduction

En 1952, dans son article [14], Alan Turing a proposé un modèle mathématique de type réaction-diffusion pour modéliser la morphogénèse. Son idée est qu'un équilibre localement asymptotiquement stable peut se déstabiliser en ajoutant de la diffusion, et c'est la combinaison de la réaction et de la diffusion qui permet de faire émerger les formes.

3.2 Le modèle de Turing [11]

3.2.1 Les équations de réaction-diffusion

Définition 12 *Un système de réaction-diffusion est un modèle mathématique qui décrit l'évolution des concentrations d'une ou de plusieurs substances spatialement distribuées et soumises à deux processus : un processus de **réactions** chimiques locales dans lequel les différentes substances se transforment et un processus de **diffusion** qui provoque une répartition de ces substances dans l'espace .*

Cette description implique que de tels systèmes sont appliqués en chimie. Cependant, ils peuvent aussi décrire des phénomènes dynamiques en biologie, physique, géologie... . Mathématiquement les systèmes à réaction-diffusion sont représentés par des équations différentielles partielles de type parabolique :

$$\partial_t u = D\Delta u + R(u)$$

où chaque composante de $u(x, t)$ représente la concentration d'une substance, D une matrice diagonale de coefficient de diffusion, Δ désigne le Laplacien de u et R représente toutes les réactions locales.

3.2.2 Construction du modèle de Turing de type réaction- diffusion

Le modèle mathématique considéré par A. Turing est défini par les variables suivantes :

1. u et v sont deux quantités qui vont diffuser dans le système avec des coefficients de diffusion différents notés d_u et d_v
2. Les fonctions f et g sont la partie réaction de ce modèle, elles dépendent en général à la fois de la quantité u et de la quantité v .

Ce type de modèle est utilisé très souvent pour décrire des réactions chimiques catalysées en supposant que la consommation de substrat est négligeable, ou pour illustrer la dynamique spatialisée de populations pour des problèmes d'épidémiologie, d'interactions entre proie-prédateur. Ainsi, il s'écrit sous la forme suivante :

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t}(t, x) = f(u(t, x), v(t, x)) + d_u \Delta_x u(t, x) \\ \frac{\partial v}{\partial t}(t, x) = g(u(t, x), v(t, x)) + d_v \Delta_x v(t, x) \end{cases} \quad (3.1)$$

Exemple 2 Le système suivant :

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t}(t, x) = 2u(t, x) - v(t, x) + d_u \Delta_x u(t, x) \\ \frac{\partial v}{\partial t}(t, x) = v(t, x) + \frac{u(t, x)}{2} + d_v \Delta_x v(t, x) \end{cases} \quad (3.2)$$

correspond au cas où u catalyse sa propre synthèse (on dit qu'il s'autocatalyse) et celle de v . Tandis que v s'autocatalyse également mais détruit u , (voir figure 3.1). Les deux termes se diffusent dans leur domaine avec des vitesses respectives d_u et d_v .

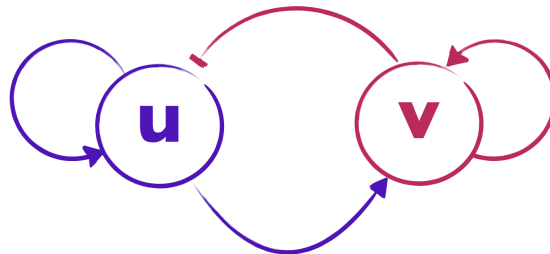


FIGURE 3.1 – Illustration de la réaction entre les quantités chimiques et les quantités u et v s'auto catalysent.

3.3 Instabilité selon A. Turing

Dans la théorie de A. Turing, l'émergence d'une forme particulière est due à la déstabilisation de l'équilibre de la réaction . Mais qu'est-ce qu'un équilibre de la réaction ? Qu'est-ce qu'une déstabilisation ? Pour répondre à ces questions, on considère tout d'abord le cas simple d'une seule équation de réaction-diffusion pour définir les notions d'équilibre et de stabilité, puis on passera au système de

deux équations considérées par A. Turing.

3.3.1 Une seule équation de réaction-diffusion

On considère l'équation suivante :

$$\frac{\partial u}{\partial t}(t, x) = f(u(t, x)) + d\Delta_x u(t, x) \quad (3.3)$$

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

1. Equilibre homogène de la réaction

Définition 13 *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 l'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 est égal à la température extérieure que la barre prend au bout d'un certain temps. Cette température serait constante sur toute la barre et serait invariante au cours du temps.*

Étant donné que cet équilibre est constant, sa dérivée par rapport à t est donc nulle, de même que ses dérivées par rapport à x , par conséquent, u_0 satisfait l'équation (3.3) qui après simplification donne :

$$0 = f(u_0) + 0 \quad (3.4)$$

les équilibres homogènes de la réaction sont les constantes vérifiant l'équation :

$$f(u_0) = 0 \quad (3.5)$$

2. Stabilité des équilibres

Rappelons que la stabilité d'un équilibre est la capacité à faire revenir vers lui même toute solution qui à été perturbée dans son voisinage.

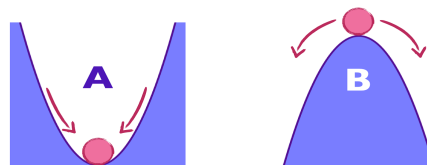


FIGURE 3.2 – Illustration d'un équilibre localement asymptotiquement stable (A) et un équilibre instable (B).

On suppose que l'équilibre homogène existe (ie $f(u_0) = 0$), pour étudier la stabilité de l'équilibre.

Soit $u(x, t) = u_0 + u_p$ (u_p est une perturbation), donc $f(u(x, t)) = f(u_0 + u_p(t, x))$. Le développement de Taylor de f qu'on suppose au moins de classe C^1 sur son domaine au voisinage de u_0 donne :

$$f(u(t, x)) = f(u_0 + u_p(t, x)) \approx f(u_0) + u_p f'(u_0) = u_p f'(u_0) \quad (3.6)$$

Cela permet d'écrire l'équation (3.3) localement au voisinage de u_0 sous la forme suivante :

$$\frac{\partial}{\partial t}(u_0 + u_p(t, x)) = u_p f'(u_0) + d\Delta_x(u_0 + u_p(t, x)) \quad (3.7)$$

Comme u_0 est un équilibre, donc par définition $f(u_0) = 0$ et l'équation (3.3) devient alors :

$$\frac{\partial}{\partial t}u_p(t, x) = u_p f'(u_0) + d\Delta_x u_p(t, x) \quad (3.8)$$

Utilisons la méthode de la résolution de l'équation de la chaleur (séparation des variables) pour trouver les solutions de (3.8) sous forme $u_p(t, x) = T(t)w_n(x)$, avec la condition initiale :

$$u(0, x) = \phi(x) \quad (3.9)$$

(voir le rappel présenté dans le chapitre précédent), on a alors :

$$T'(t)w_n(x) = T(t)w_n(x)f'(u_0) + dT(t)w_n''(x)$$

Alors

$$\frac{1}{d}\left(\frac{T'(t)}{T(t)} - f'(u_0)\right) = \frac{w_n''(x)}{w_n(x)} = \lambda_n, \lambda_n < 0$$

les cas $\lambda_n > 0$ et $\lambda_n = 0$ correspondant aux solutions triviales.

Par conséquent les solutions sont :

$$\begin{cases} T(t) &= T_0 \exp(f'(u_0) + d\lambda_n)t \\ w_n(x) &= B_n \sin\left(\frac{n\pi x}{L}\right) \end{cases}$$

et la solution de (3.8) et (3.9) est donc :

$$u_p(x, t) = \sum_{n=0}^{+\infty} Q_n \exp[(f'(u_0) + d\lambda_n)t] \sin(\sqrt{-\lambda_n}x), n \in \mathbf{N}$$

où

$$Q_n = \frac{2}{L} \int_0^L \phi(x) \sin\left(\frac{n\pi x}{L}\right) dx$$

On a le résultat suivant :

Proposition 1 (a) si $f'(u_0) + d\lambda_n > 0$ alors l'exponentielle tend vers l'infini quand t tend l'infini, et donc la perturbation initiale est amplifiée. L'équilibre homogène est donc instable par rapport à cette perturbation.

(b) si $f'(u_0) + d\lambda_n < 0$ alors l'exponentielle tend vers 0 quand t tend l'infini, et donc la perturbation initiale est amortie. L'équilibre homogène est donc localement asymptotiquement stable par rapport à cette perturbation.

(c) si $f'(u_0) + d\lambda_n = 0$ alors la solution reste égale à une combinaison des fonctions propres. Elle n'évolue pas au cours du temps.

3.3.2 Un système de deux équations de réaction-diffusion

Revenons maintenant au système de deux équations de réaction-diffusion (3.1)

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t}(t, x) = f(u(t, x), v(t, x)) + d_u \Delta_x u(t, x) \\ \frac{\partial v}{\partial t}(t, x) = g(u(t, x), v(t, x)) + d_v \Delta_x v(t, x) \end{cases} \quad (3.10)$$

avec des conditions initiales et des conditions aux bords bien posées.

Supposons que l'équilibre homogène de la réaction existe (u_0, v_0) , (ie $f(u_0, v_0) = g(u_0, v_0) = 0$). Le système (3.10) s'écrit la sous formes vectorielle suivante :

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

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

Pour étudier la stabilité locale de l'équilibre homogène de (3.10), posons :

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

où $\begin{pmatrix} u_p(t, x) \\ v_p(t, x) \end{pmatrix}$ représente la perturbation locale autour de l'équilibre homogène $\begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix}$.

Le système (3.10) devient :

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

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

où,

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

Avec

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

J est la matrice jacobienne de la fonction F en $\begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix}$.

Rappelons que dans le contexte biologique :

$f(u, v)$ est le modèle de croissance de l'espèce N en fonction des individus u et v .

a : taux de croissance de l'espèce u par rapport à elle même.

b : taux de croissance de l'espèce u par rapport à v .

c : taux de croissance de l'espèce v par rapport à u .

d : taux de croissance de l'espèce v par rapport à elle même.

$\lambda_n = -(\frac{n\pi}{L})^2$: les fréquences des individus de différents traits (variable de l'espèce considéré).

On a $F \begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$ alors l'équation est représentée localement au voisinage de $\begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix}$ par :

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

$$\frac{\partial}{\partial t} \begin{pmatrix} u_p(t, x) \\ v_p(t, x) \end{pmatrix} = (J + D\Delta_x) \begin{pmatrix} u_p(t, x) \\ v_p(t, x) \end{pmatrix} \quad (3.11)$$

Premier cas : la diffusion est absente, dans ce cas le système (3.11) devient :

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} \begin{pmatrix} u_p(t, x) \\ v_p(t, x) \end{pmatrix} &= J \begin{pmatrix} u_p(t, x) \\ v_p(t, x) \end{pmatrix} \\ \implies \frac{\partial}{\partial t} \begin{pmatrix} u_p(t, x) \\ v_p(t, x) \end{pmatrix} &= \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u_p(t, x) \\ v_p(t, x) \end{pmatrix} \end{aligned}$$

Calculons le déterminant et la trace de la matrice jacobienne, on obtient : $\det(J) = ad - bc$ et $tr(J) = a + d$.

Pour que l'équilibre homogène $\begin{pmatrix} u_0 \\ v_0 \end{pmatrix}$ de la réaction soit localement asymptotiquement stable pour des petites perturbations, il faut que les valeurs propres de la matrice J soient à partie réelles négatives ce qui correspond à :

$$tr(J) = \lambda_1 + \lambda_2 = a + d < 0 \quad (3.12)$$

$$\det(J) = \lambda_1 \lambda_2 = ad - bc > 0 \quad (3.13)$$

Deuxième cas : la diffusion est présente. Calculons les solutions de (3.11) , qui permettront de déduire le comportement de ces perturbations. Pour cela, on utilise la méthode de séparation de variables, i.e on cherche les solutions

$$\begin{pmatrix} u_p \\ v_p \end{pmatrix} \text{ de (3.11) sous forme } \begin{pmatrix} T(t) \\ Q(t) \end{pmatrix} w_n(x).$$

Après calculs, on trouve :

$$\begin{pmatrix} u_p(t, x) \\ v_p(t, x) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} T_0 \\ Q_0 \end{pmatrix} \exp((J + \lambda_n D)t) w_n(x)$$

avec $w_n(x) = \sin \sqrt{-\lambda_n} x$ et $\lambda_n = -(\frac{n\pi}{L})^2$.

Le terme de diffusion de l'équation (3.11) devient :

$$\begin{aligned} D\Delta_x \begin{pmatrix} u_p(t, x) \\ v_p(t, x) \end{pmatrix} &= D\Delta_x \begin{pmatrix} T_0 \\ Q_0 \end{pmatrix} \exp((J + D\lambda_n)t) w_n(x) \\ &= -(\lambda_n)^2 D \left(\begin{pmatrix} T_0 \\ Q_0 \end{pmatrix} \exp((J + D\lambda_n)t) w_n(x) \right) \end{aligned}$$

d'où

$$D\Delta_x \begin{pmatrix} u_p(t, x) \\ v_p(t, x) \end{pmatrix} = -(\lambda_n)^2 D \begin{pmatrix} u_p(t, x) \\ v_p(t, x) \end{pmatrix}$$

Par conséquent le système (3.11) devient :

$$\frac{\partial}{\partial t} \begin{pmatrix} u_p(t, x) \\ v_p(t, x) \end{pmatrix} = (J - \lambda_n^2 D) \begin{pmatrix} u_p(t, x) \\ v_p(t, x) \end{pmatrix} \quad (3.14)$$

d'où

$$\frac{\partial}{\partial t} \begin{pmatrix} u_p(t, x) \\ cv_p(t, x) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a - \lambda_n^2 d_u & b \\ c & d - \lambda_n^2 d_v \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u_p(t, x) \\ v_p(t, x) \end{pmatrix} \quad (3.15)$$

Le système (3.15) est instable s'il admet au moins une valeur propre à partie réelle positive i.e si au moins l'une des deux conditions ci-dessous est vrai,

$$tr(J - D\lambda_n^2) = a + d - \lambda_n^2(d_u + d_v) = tr(J) - \lambda_n^2(d_u + d_v) > 0 \quad (3.16)$$

$$\det(J - D\lambda_n^2) = (a - \lambda_n^2 d_u)(d - \lambda_n^2 d_v) - bc < 0 \quad (3.17)$$

Notons que la première condition (3.16) ne sera jamais satisfaite, en effet, on a $d_u, d_v > 0$ (les coefficients de diffusion) et, $\lambda_n^2 > 0$, et $tr(J) < 0$ (d'après 3.12).

L'équation (3.17) est un polynôme quadratique en fonction de λ_n^2 . Pour simplifier, posons

$$f(x) = (a - xd_u)(d - xd_v) - bc = x^2 d_u d_v - x(ad_v + dd_u) + ad - bc$$

Pour que le déterminant soit négatif il faut et il suffit que le minimum de cette courbe soit négatif . Le minimum de f est donné par

$$x_{min} = \frac{dd_u + ad_v}{2d_u d_v} \quad (3.18)$$

et

$$f(x_{min}) = -\frac{(dd_u + ad_v)^2}{4d_u d_v} + ad - bc \quad (3.19)$$

Pour que $\det(J - \lambda_{min}^2) < 0$, il faut que $f(x_{min}) < 0$ et donc

$$dd_u + ad_v > 2\sqrt{d_u d_v(ad - bc)}, \text{ avec } (ad - bc) > 0 \quad (3.20)$$

(3.20) est une condition nécessaire et suffisante sur les paramètres du système d'équations de réaction-diffusion pour avoir l'instabilité du système (3.10) et donc l'émergence des formes.

CONCLUSION

L'article de Turing, très riche, a été écrit avec un grand effort pour rendre accessibles les aspects techniques (mathématiques et biologiques). Le modèle qu'il propose montre la richesse de structures qu'on peut expliquer en utilisant qu'un ensemble minimal de mécanismes uniquement physico-chimiques. Turing mentionne également (sans la traiter) la difficulté liée au fait que le substrat, typiquement un embryon en train de se développer, n'a pas une géométrie fixée, mais une géométrie qui évolue avec le temps. Ce n'est que très récemment que des chercheurs ont développé le concept de système dynamique à structure dynamique pour envisager la formation de motifs dans un système lui-même en évolution. L'extension du modèle de Turing sur des géométries déjà structurées (réseaux, substrats lacunaires) commence à être envisagée dans des travaux récents.

RÉSUMÉ

La morphogénèse dans le vivant est contrôlée par un ensemble complexe de processus. Dans le cadre de cet mémoire, nous nous sommes intéressés à la structure de Turing c'est-à-dire expliquer la formation de motifs à partir des systèmes simples basés aux équations aux dérivées partielles de type réaction-diffusion. Nous présentons l'introduction biologique à la morphogénèse selon A. Turing avec des exemples. Nous étudions le modèle mathématique du Turing en donnant la condition nécessaire et suffisante pour avoir l'instabilité du système de type réaction-diffusion et donc la formation de motifs dans le monde vivant.

ABSTRACT

Morphogenesis of living systems is controlled by a complex of processes. In this thesis, we have been interested in the structure of Turing, that is to say explain the formation of patterns from the systems Based on the partial derivative equations of the reaction-diffusion type. We Introduce the biological introduction to A. Turing morphogenesis with examples. We study the mathematical model of Turing by giving the condition Necessary and sufficient to have instability Of the reaction-diffusion system And thus the formation of patterns in the living world.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] Bard, J. B, and Bard, J. (1992). *Morphogenesis : the cellular and molecular processes of developmental anatomy (Vol. 23)*. Cambridge University Press.
- [2] Crick, F. (1971) : *The scale of pattern formation*. *Symp. Soc. exp. Biol.* 25, 429-438
- [3] Dada, J. O., and Mendes, P. (2011). *Multi-scale modelling and simulation in systems biology*. *Integrative Biology*, 3(2), 86-96.
- [4] Echassurieu. J. *Dynamique de prolifération cellulaire*. 2009. Université de Bretagne Occidentale, 15 :3-5.
- [5] Forest. L. (2015). *odèles de la morphogénèse tissulaire à partir de dynamiques cellulaires intégrés. Application principale à la naissance radiale secondaire des conifères*, 341 :13-33.
- [6] Fourier. J. (1808). *Mémoire sur la propagation de la chaleur dans les corps solides*. *Nouveau Bulletin des Sciences de la Société Philomathique de Paris*, 6, 112-116.
- [7] Kimura. Y. T. Trinh, P., and Stone, H. (2014). *The Mathematics of Patterns : The modeling and analysis of reaction-diffusion equations*. Princeton University, Princeton (NJ).
- [8] Koch, A. J. and Meinhardt, H. (1994). *Biological pattern formation : from basic mechanisms to complex structures*. *Reviews of Modern Physics*, 66(4), 1481.
- [9] Kuttler. C. (2011). *Reaction-diffusion equations with applications*. Internet Seminar.
- [10] Lesne. A. (2013). *Alan Turing, les motifs et les structures du vivant*. *Interstices*, 8.
- [11] Pujot-Menjouet. (2016)L. *Théorie sur l'apparition de structures de Turing pour les biologistes ou éclaircissements sur deux intuitions ingénieuses*. *Mathématiques appliqués/systèmes dynamiques*.

- [12] Murray. J. D. (2002). *Mathematical Biology.I. Introduction-3rd edition*.
- [13] Thom, R. (1968). *Une théorie dynamique de la morphogénèse. Towards a theoretical biology, 1*.
- [14] Turing.A.(1952).*The chemical basis of morphogenesis. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences, 237 :37-72*.