

# Systèmes à réaction-diffusion

Franck Jeannot - 2016 - D118 - V1.3



*Pygoplites diacanthus* ou *Ange Royal* pris sur le récif de Marsa Nakari (Egypte) (@Franck Jeannot - 2010). Les motifs en bandes des nageoires suivent **un modèle de réaction-diffusion dit de Turing.**

# 1 Définition

Un *système à réaction-diffusion*<sup>1</sup> est un **modèle mathématique** qui décrit l'évolution des concentrations d'une ou 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 naturellement que de tels systèmes sont appliqués en chimie. Cependant, ils peuvent aussi décrire des phénomènes dynamiques de nature différente : la biologie, la physique, la géologie ou l'écologie sont des exemples de domaines où de tels systèmes apparaissent. Mathématiquement, les systèmes à réaction-diffusion sont représentés par des **équations différentielles partielles**<sup>2</sup> paraboliques semi-linéaires qui prennent la forme générale de :

$$\partial_t q = \underline{D}\Delta q + R(q) \quad (1)$$

<sup>3</sup> En langage L<sup>A</sup>T<sub>E</sub>X on pourra écrire cette équation sous la forme :

```
\newcommand{\MatrixVariable}[1]{\ensuremath
{\underline{\#1}}}%
\partial _{t}q=
\MatrixVariable{D} \Delta q +R\left(q\right)
```

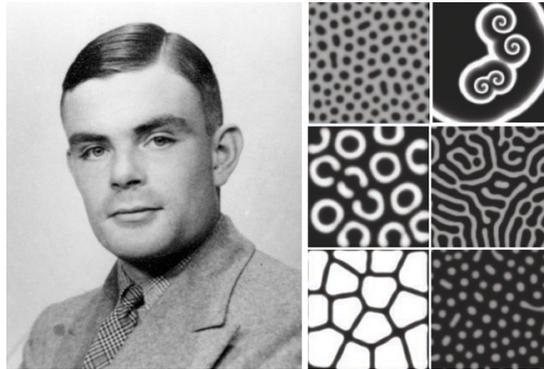
où chaque composante du vecteur  $\mathbf{q}(\mathbf{x}, t)$  représente la concentration d'une substance,  $\underline{D}$  est une *matrice diagonale*<sup>4</sup> de coefficients de diffusion,  $\Delta$  désigne le **Laplacien**<sup>5</sup> et  $R$  représente toutes les réactions locales. Les solutions d'une équation de réaction-diffusion peuvent présenter des comportements très divers parmi lesquels la formation d'ondes progressives et de phénomènes ondulatoires ou encore de motifs entropiques (bandes, hexagones et d'autres motifs plus complexes tels que les *solitons dissipatifs*<sup>6</sup>).

---

1. Définition de fr.wikipedia.org  
2. équation dont les solutions sont les fonctions inconnues vérifiant certaines conditions concernant leurs dérivées partielles  
3.  $\partial$  est le delta grec minuscule...  
4. matrice carrée  $\underline{D} = \begin{pmatrix} a_1 & & \\ & a_2 & \\ & & \ddots \end{pmatrix}$   
5. opérateur mathématique agissant sur des fonctions différentiables défini par l'application de l'opérateur gradient suivie de l'application de l'opérateur divergence  
6. paquets d'onde auto-localisés...

## 2 La proposition de Turing comme modèle (1952)

En 1952, dans son article, *The chemical basis of morphogenesis*<sup>7</sup>, Turing proposait les fondements du système à réaction-diffusion.<sup>8</sup>



### 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.

7. [Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences, Vol. 237, No. 641. (Aug. 14, 1952), pp. 37-72 ]

8. *Sources : patterns à deux dimensions du Case (B).VI de Reaction-Diffusion Model as a Framework for Understanding Biological Pattern Formation* de Shigeru Kondo Shigeru Kondo et al. ; Science 329, 1616 (24 SEPTEMBER 2010). Photo de *Beryl Turing and King's College Library, Cambridge* depuis [rutherfordjournal.org/article040101.html](http://rutherfordjournal.org/article040101.html)

### 3 Premières expériences de chimie (1967-1974)

Le modèle de réaction-diffusion de Turing implique deux substances. L'une d'elles, substance **S**, inhibe la production de l'autre, la substance **P**. La substance **P** favorise la production de plus de substance **P**, ainsi que plus de substance **S**. Turing montra que si **S** diffuse plus facilement que **P**, des ondes de concentration différentes seront générées pour la substance **P**. Ces ondes ont été observées dans certaines réactions chimiques (Prigogine et Nicolis 1967, Winfree 1974).

En 1969, dans l'article *Symmetry Breaking Instabilities in Biological Systems*<sup>9</sup>, les scientifiques montrent que certaines réactions bien connues peuvent être utilisées pour illustrer le fait que la brisure de symétrie des instabilités chimiques peut être important dans les systèmes biologiques.

### 4 Premières évidences expérimentales claires (1989-1990)

Turing avait suggéré que le processus pourrait conduire à une variété de phénomènes morphogénétiques. La possibilité d'une telle "diffusion-induite" a été largement investiguée dans la littérature de la chimie et de la biologie. Dans son livre, *Mathematical Biology : I. An Introduction, Third Edition*<sup>10</sup>, James Dickson Murray approfondit les notions mathématiques associées.

---

9. [Nature 223, 913 - 916 (30 August 1969); doi :10.1038/223913a0], I. Prigogine\*, R. Lefever, A. Goldbeter et M. Herschkowitz-kaufman

10. [ Interdisciplinary Applied Mathematics - Volume 17 - Springer ]

## 5 Démonstrations pratiques

### 5.1 Mise en contexte des phénomènes thermodynamiques

On appelle **système**, en thermodynamique, un objet ou un ensemble d'objets dont on réalise l'étude. Tout ce qui ne fait pas partie du système constitue le milieu extérieur. Selon la nature de la frontière entre le système et le milieu extérieur, on distingue un certain nombre de systèmes : **système ouvert : échanges de matière et d'énergie avec le milieu extérieur** ; système fermé : pas d'échange de matière avec le milieu extérieur ; système isolé : pas d'échange de matière ni d'échange d'énergie avec le milieu extérieur.

Notion de **phase** : Les trois états (solide, liquide, gazeux) d'un constituant sont trois phases distinctes. Un mélange de gaz ne forme qu'une seule phase. Un mélange de liquides parfaitement miscibles forme une seule phase. Un mélange de liquides non miscibles forme autant de phases qu'il y a de liquides non miscibles. En général, les solides sont non miscibles : il y a autant de phases solides que de solides non miscibles. Un système comportant une seule phase est dit homogène, un système comportant plusieurs phases est dit hétérogène.

### 5.2 Premiers résultats en chimie

En 1990, l'article *Experimental evidence of a sustained standing Turing-type nonequilibrium chemical pattern*<sup>11</sup> faisait état de preuve expérimentale sans ambiguïté d'une structure de Turing compte tenu des propriétés du motif (de rupture de symétrie, longueur d'onde intrinsèque) **sur un système simple phase ouvert**.

Le réactif est constitué d'une pièce plate rectangulaire étroite remplie d'un hydrogel transparent inerte chimiquement (polyacrylamide), ce qui évite tout mouvement parasite convectif dans la cellule de réaction. Les dimensions de la bande de gel sont de longueur  $L = 20$  mm, largeur  $l = 3$  mm, et d'épaisseur  $e = 1$  mm. Les deux longs bords opposés sont respectivement en contact avec les deux réservoirs de produits chimiques A et B, où les concentrations des réactifs sont maintenues constantes et uniformes de mélanges appropriés.

En Février 1991, la publication *Modeling of Turing structures in the chlorite iodide malonic-acid starch reaction system* de István Lengyel et Irving R. Epstein<sup>12</sup> faisait état de preuves pratiques en chimie sur les structures de réaction-diffusion prédites par Turing en 1952.

Des expériences sur la réaction acide-amidon chlorite-iodure-malonique (acronyme CIMA en anglais souvent utilisé) dans un réacteur de gel donnèrent la première preuve de l'existence de la brisure de symétrie et les structures de réaction-diffusion.

---

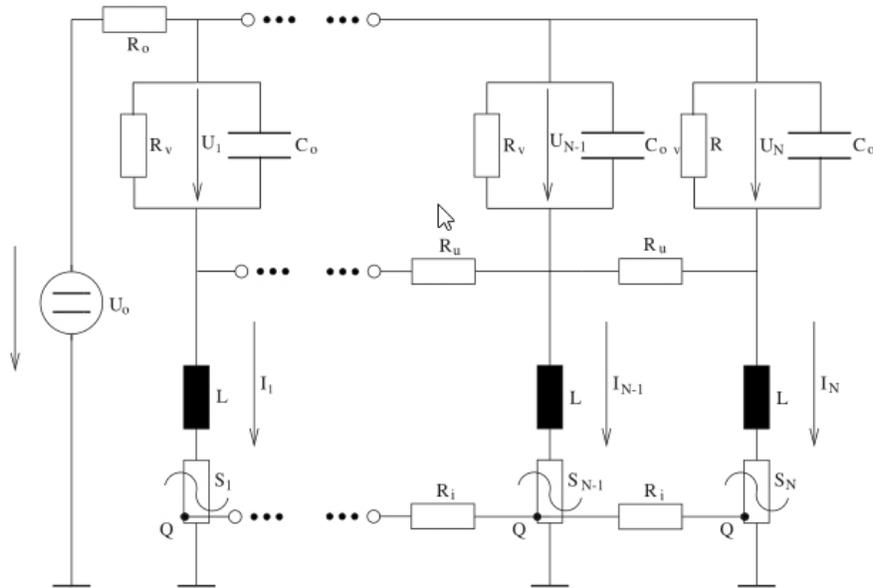
11. [Physical Review Letters - Volume 64, Issue 2953 – Published 11 June 1990] de V. Castets, E. Dulos, J. Boissonade, et P. De Kepper

12. Science - Volume : 251 - Issue : 4994 - Pages : 650-652 ; doi :10.1126/science.251.4994.650

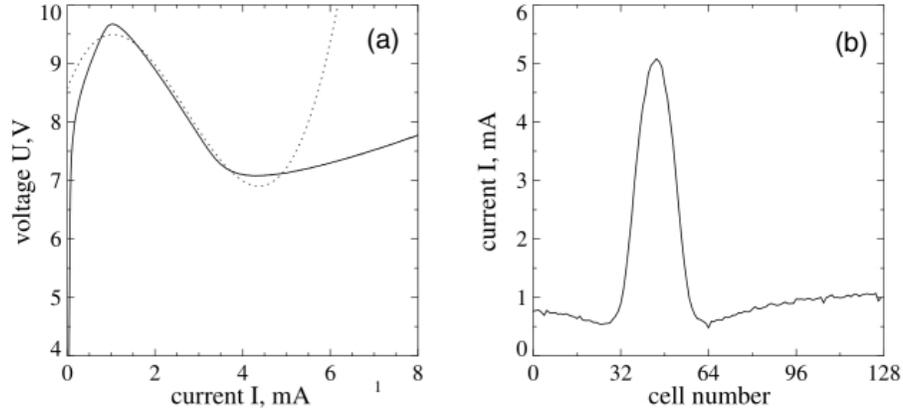
### 5.3 Réalisations expérimentales avec des réseaux électriques

En Mars 2013, l'article *Dissipative Solitons<sup>13</sup> in Reaction Diffusion Systems. Mechanisms, Dynamics, Interaction<sup>14</sup>* montrait qu'un système de réaction-diffusion peut être réalisé expérimentalement, en particulier avec une approximation non linéaire cubique de forme. Il se trouve que cela est effectivement le cas si l'on utilise un système spatialement discret sous la forme d'un réseau électrique. L'idée de base est que le système spatialement étendu est divisé en  $N$  cellules qui sont couplées les unes aux autres par des résistances linéaires identiques.

Le circuit électrique correspondant est montré ci-dessous. La seule non linéarité est une résistance avec une caractéristique courant-tension  $S(I)$ . Chaque cellule est reliée à une source extérieure de tension  $U_0$ , protégée par une résistance série  $R_0$ . On peut tirer les équations différentielles pour l'évolution temporelle de la tension et du courant pour la cellule de rang  $i$  à l'intérieur du réseau à l'aide des lois Kirchhoffs :



13. onde solitaire qui se propage sans se déformer dans un milieu non linéaire et dispersif  
 14. Liehr, Andreas - Springer - Mars 2013 - Springer Series in Synergetics



(a) Caractéristique  $S(I)$  courant-tension réalisée expérimentalement et régression cubique correspondant avec  $I^* = 2.708 \text{ mA}$ ,  $U^* = 8.199 \text{ V}$ ,  $\mathcal{X} = 1.168 \frac{\text{V}}{\text{mA}}$ ,  $\varphi = 0.1406 \frac{\text{V}}{\text{mA}}$

(b) Soliton Dissipatif stationnaire observé sur le réseau électrique avec 128 cellules. Paramètres :  $U_0 = 15.06 \text{ V}$ ,  $R_0 = 20 \Omega$ ,  $R_v = 2.4 \text{ k}\Omega$ ,  $R_u = 3 \Omega$ ,  $R_i = 1 \text{ k}\Omega$ ,  $C_0 = 0 \text{ F}$ ,  $L = 33 \text{ mH}$

## 5.4 Les motifs de Turing dans la nature

Une fois que l'on commence à y regarder, il semble n'y avoir pas de fin aux modèles de Turing : leurs formes peuvent être vues dans les systèmes météorologiques, la répartition de la végétation à travers des paysages, les constellations de galaxies, les livrées de certains poissons, les pelages de certains animaux,...

## 5.5 Cas du poisson ange bleu à demi-cercles juvénile

Les juvéniles de *Pomacanthus semicirculatus* (Cuvier, 1831) ou *poisson ange bleu à demi-cercles* sont noir-bleu avec des demi cercles concentriques. En 1995, la publication *A reaction-diffusion wave on the skin of the marine angelfish Pomacanthus* de Shigeru Kondo et Rihito Asai (Kyoto University) dans la revue Nature<sup>15 16</sup> montrait que les rayures du juvénile de *Pomacanthus semicirculatus* pouvait être prédites en fonction de l'évolution de sa taille.

Les poissons ange bleu à demi-cercles juvéniles ont des motifs de bandes qui ne sont pas fixés dans leur peau. A la différence des motifs de la peau des mammifères, qui agrandissent simplement proportionnellement au cours de leur croissance du corps, les bandes de *Pomacanthus* maintiennent les espaces entre les lignes par le réarrangement en continu de motifs. Bien que la modification du motif varie en fonction de la conformation des rayures, un programme de simulation basé sur un système de Turing peut prédire correctement les tendances futures. La similitude frappante entre le motif réarrangement réel et simulé suggère fortement qu'une vague de réaction-diffusion est un mécanisme viable pour le motif de bande de *Pomacanthus*.



*Pomacanthus semicirculatus* (Koran Juvenile)<sup>17</sup>

15. [ pp. 376, 765 - 768 (31 August 2002); doi :10.1038/376765a0 ]

16. <http://www.nature.com/nature/journal/v376/n6543/abs/376765a0.html>

17. <http://www.qualitymarine.com/Products/Fish/Pomacanthus-semicirculatus/Koran-Juvenile>

## 5.6 Jaguar

Il est estimé que les points observés sur les pelages des Jaguars suivent des motifs dits de Turing, leur totale démonstration restant difficile.



Source : <https://www.flickr.com/photos/tambako/>

## 6 Exemple du système de Gray-Scott

En 1993, l'article *Complex Patterns in a Simple System*<sup>18</sup> décrivait plus en détail l'usage du modèle de P. Gray et S K. Scott [1984]. Ce modèle étant mis en équation sous la forme suivante. Il a de plus été codé en langage C, avec obfuscation, de manière artistique en hommage à Turing<sup>19</sup>

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D_u \Delta^2 u - uv^2 + f(1 - u)$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = D_v \Delta^2 v + uv^2 - (f + k)v$$

k représente le taux de conversion de V vers P ; f représente la vitesse du processus qui alimente U

```
>>
1 #define/**Alan**/(fflush(0),j=c=0;+c<b[6]+7;v=b[c]^(b[c+
2 char*H="close\r\nContent-Type:text/html\r\n\r\n<canvas id=\
3 'c'width='128'height='128' style='width:256px;height:256px'\
4 ><script>x=y=-1;v=window.c;v.onmousemove=function(e){x=e.p\
5 ageX-v.offsetLeft;y=e. pageY-v.offsetTop;w=\
6 new WebSocket('ws'+ location.href.substr\
7 tr(4);w.binary" "Type='arraybuff\
8 er';w.onmess" "age=function(\
9 e){c=v.getC" "ontext('2d')\
10 ;b=c.crea" "teI" "mageData(12\
11 8,128);u= new Uint8Array(d=e. data);b.dat\
12 a.set(u) ;c.putImageData(b,0,0) ;u[0]=x/2;\
13 u[1]=y/2 ;w.send(d.slice(0,x<0?0: 2));x=y=-\
14 1)</scr" "ipt>";b[9999];float*ed[ 65536],u,v
15 ,lu,lv, z;void*f;typedef unsigned long long
16 1;1*p,t[ 99]={0x67452301,0xEFCDA889, 0x98BADCFE
17 ,308438* 881,3285377520 },i,j,k ,n,m[204];
18 #include /*io*/ <stdio.h> /*turing*/
19 void s(){ ; for( k =0;k++<7 * 2 *9);for(i=
20 0;+i<127; ) e=d + i* 4 +512*k,1[e] +=(i-u)*(i
21 -u)+(k-v)*(k-v )<20?*e+=UV_DROP:0;]1*q= m, g=1LL<<32;
22 1(h)(1 v,1 (a)){ return(v<<a)|(v%g>>(32-a ) );}int main
23 (int c/*ha r*/, char**y){for(e;d;fgets(b ,m[97]=480,\
24 stdin)&&b >31; )for( i=j=0;n=b[i],i<18 ? (1)"sec-webs\
25 ocket-key: "[i] ==(n[32]:n-32? m[j/4] ]=(j< 24?n:(1)
26 "258EAF45-" "E914-47DA-95CA-C5AB0DC85B" "11\tx80"[j-24])
27 <<(3-j%4)*8 ,++j<61:1;)}i++;for(j=3;--j; )(for(i=4;+i<74
28 ;i>9?p=q+i- 2 ,p[8]=h(p[5 ]]*p[p[6]-p[8]
29 #define/*hah aha <-mouth*/ laplacian(u)1#u
30 ,1):(t[i]=t[9 -i] );for(p=t+7 ,i=-1;+i<82;k
31 =*p++,p[2]=h(p[1],5) +p[-3]+n+ (i/+ 20%2?*p*k*p[-
32 2]:(*p&k)|((i< 20?-*p:*p|k)&p [-2 ]))*q++,t[+
33 81-i]+(i>76)* (* p= h(* p,30*(i<80)
34 ))for(;n-k;n=(( 1LL +9<<i/20
35 )/8)<<60)/k+k)/2) k=n ;} for (i =0;i<57;
36 i++)i<30?q[1%5* 16/ 3+ i/5] |=t[i%5]g<<4
37 >>(30+i%5%3+2-i/5 *6)& 63,0 :(n =*q++,b[i-30]=
38 n<62?n-37+"f1!" [n /26]:n *4- 205);for(prin\
39 tf("HTTP/1.1 /* | /*%d " "OK\r\nConnecti\
40 on:%s%.27s\r\n\r\n" ,101 +99*! *m,!*m?H:"upgrade\
41 \r\nUpgrade:webso" "c" "ket\r\nSec-WebSocket-Accep\
42 pt:",b);e-d<65536 ; e+= 4)e[1]=(*e=UV_BACKGROUND);for
43 (;*m;c=0){for(f=c< 2 ?0:fopen(y[1],"r");f&&fscanf(f,
44 "%f %f,%",&u,&v)>0;);s ();for(;j<SPEED*4;j+=2)for(i=0;i<
45 63504;e+=5-j%4*2,z= TIMESTEP,*e=u+z*(elta_u),e[1]=v+z*
46 (elta_v),i+=4)for(c= 0;c+2;u=v,v=e[4],lu=lv,lv=e[-508]+*e+
47 e[8]+e[516]-v*4)e=d+i+512+i/504*8+j%4-c--;for(;n=c%4,65544>
48 c;c++)putchar(c>7?n>2|(u=d[c-n-7]*4*(n<2?!n?RGB))>255?255:
49 #define/***/Turing(x4)=getchar()&127))u=v;if(b[6]>1)s();}
50 u<0?0:u:c<0?124-c*3:c==5);/* -- The word "genius" is */ for
51
52 Alan Turing (1912--1954)
53
54
```

Simulateur de système à réaction-diffusion de 128 x 128 cellules en C après obfuscation d'après ioccc.org/2015/endoh1

18. Science. 1993 Jul 9;261(5118) :189-92  
19. <http://www.ioccc.org/2015/endoh1/hint.text>