

RAIRO. ANALYSE NUMÉRIQUE

G. JOLY

J. P. KERNEVEZ

Apparition de motifs géométriques dans une membrane enzymatique

RAIRO. Analyse numérique, tome 18, n° 1 (1984), p. 87-116

http://www.numdam.org/item?id=M2AN_1984__18_1_87_0

© AFCET, 1984, tous droits réservés.

L'accès aux archives de la revue « RAIRO. Analyse numérique » implique l'accord avec les conditions générales d'utilisation (<http://www.numdam.org/conditions>). Toute utilisation commerciale ou impression systématique est constitutive d'une infraction pénale. Toute copie ou impression de ce fichier doit contenir la présente mention de copyright.

NUMDAM

Article numérisé dans le cadre du programme
Numérisation de documents anciens mathématiques
<http://www.numdam.org/>

APPARITION DE MOTIFS GÉOMÉTRIQUES DANS UNE MEMBRANE ENZYMATIQUE (*)

par G. JOLY et J. P. KERNEVEZ (1)

Communiqué par P. G. CIARLET

Résumé — Cet article présente un phénomène de structuration en espace des solutions stationnaires d'un système de diffusion-réaction. Cette étude, motivée par la morphogénèse en biologie qui offre des aspects analogues, est menée en utilisant conjointement analyses mathématique et numérique. En particulier, le rôle fondamental joué par des bifurcations successives est mis en évidence. Un état trivial, uniforme en espace, peut perdre sa stabilité lorsqu'un paramètre varie. Ce paramètre étant la taille du domaine géométrique, cette analyse permet de comprendre comment une structure embryonnaire qui grandit peut subir des différenciations cellulaires successives. Les états stationnaires bifurqués ne sont plus uniformes en espace, de sorte que le champ de concentration d'une substance « morphogène » peut induire une différenciation cellulaire dans les régions où cette concentration dépasse un certain seuil. Cet article présente une analyse complète de ces phénomènes de bifurcations.

Abstract — This article presents a phenomenon of pattern formation for the steady-state solutions of a diffusion-reaction system. This study, motivated by morphogenesis in biology which shows similar features, is led using together mathematical and numerical analysis. In particular the fundamental role played by sequential bifurcations is pointed out. A spatially uniform trivial steady state can lose its stability as a parameter varies. This parameter being the size of the geometrical domain, this analysis enables to understand how an embryonic structure which is growing can undergo sequential cell differentiations. The bifurcated steady states are no more spatially uniform, so that the concentration field of a morphogen can induce cell differentiation in those regions where this concentration is above some level. This article presents a complete analysis of these bifurcation phenomena.

0. INTRODUCTION

Le but de cet article est d'analyser aussi bien du point de vue mathématique que numérique une famille d'états stationnaires d'un système de réaction-diffusion lorsqu'un paramètre varie. Ce système est régi par les équations de diffusion-réaction suivantes, intervenant dans un domaine Ω de frontière Γ :

$$\left. \begin{aligned} \frac{\partial s}{\partial t} - \Delta s + \lambda[R(s, a) - (s_0 - s)] &= 0 \quad \text{sur } \Omega, \\ \frac{\partial a}{\partial t} - \beta \Delta a + \lambda[R(s, a) - \alpha(a_0 - a)] &= 0 \quad \text{sur } \Omega, \\ \frac{\partial s}{\partial \nu} = 0, \quad \frac{\partial a}{\partial \nu} &= 0 \quad \text{sur } \Gamma, \end{aligned} \right\} \quad (0.1)$$

(*) Reçu en août 1982

(1) Département de Mathématiques Appliquées et d'Informatique, Université de Technologie de Compiègne, BP 233, 60206 Compiègne Cedex

où

$$R(s, a) = \rho as / (1 + s + ks^2). \quad (0.2)$$

Dans ces équations, s et a représentent des concentrations de substrats dans une membrane artificielle, α , β et ρ sont des constantes, caractéristiques de la diffusion et de la réaction et λ est un paramètre variable caractéristique de la taille de la membrane. L'intérêt d'un tel système est que son comportement éclaire certains aspects de la différenciation cellulaire lors du développement embryonnaire. Quel lien y a-t-il entre des concentrations de substrats et une telle différenciation, c'est ce que nous allons expliquer dans la Section I, où nous introduirons le système (0.1), (0.2). Ce système admet une solution particulière $u_0 = (\tilde{s}, \tilde{a})$, uniforme en espace, dont nous étudierons la stabilité dans la Section II. Nous serons amenés à faire une analyse des points de bifurcation (λ_0, u_0) , puis à étudier les branches de bifurcation issues de ces points. Ce sera l'objet de la Section III. Enfin, dans la Section IV, nous exposerons les méthodes numériques qui nous ont permis de calculer les états structurés sur ces branches bifurquées, aussi bien en une qu'en deux dimensions et d'obtenir les diagrammes de bifurcation.

I. MORPHOGENÈSE ET ÉQUATIONS DE DIFFUSION-RÉACTION ENZYMATIQUE

Tout organisme vivant est constitué au départ d'une cellule unique. D'après la biologie moléculaire, toutes les phases du développement de l'organisme sont codées génétiquement dans cette première cellule et la croissance de l'embryon se déroule comme le mouvement d'une horloge. Mais le programme génétique ne peut à lui seul expliquer tous les éléments du développement et l'on ne sait pas encore de quelle manière l'information génétique induit la formation d'une structure de cellules différenciées. Toutefois, il est sûr que le développement des cellules est lié aussi à leur environnement, et certains biologistes pensent que l'information ainsi codée serait de l'information positionnelle codée sous forme de gradients de concentration, préalablement à la différenciation.

Turing [1] fut l'un des premiers à chercher à expliquer ce phénomène par l'interaction de la diffusion et de cinétiques non linéaires de substances chimiques, appelées morphogènes, leur champ de concentration stationnaire, uniforme en espace, perdant sa stabilité au profit de champs structurés en espace. De nombreux autres auteurs tentèrent d'expliquer la morphogénèse à l'aide de modèles de diffusion-réaction. Parmi eux, citons [2-14].

Plus récemment, Kauffman, Shymko et Trabert [15] ont modélisé par un système de diffusion-réaction la formation séquentielle de compartiments sur les disques imaginaires et le blastoderme des insectes. Pour préciser limi-

tons-nous au disque imaginal d'une aile par exemple. Il s'agit d'un assemblage de cellules, toutes identiques au début du développement, et qui grandit par multiplication cellulaire. Au cours du développement la taille et la forme du disque imaginal varient, et des différenciations successives surviennent : à partir d'une certaine étape, certaines cellules, ainsi que leurs descendantes, sont destinées à la partie antérieure de l'aile, les autres à la partie postérieure. Plus tard, c'est la différenciation entre parties dorsale et ventrale qui va s'effectuer, puis entre cellules de l'aile proprement dite et cellules du thorax, ensuite entre aile « distale » et aile « proximale », etc. Ces observations ont été faites en particulier par Garcia-Bellido et ses collaborateurs [16, 17].

Le nom de disque imaginal vient sans doute de l'habitude que l'on a de représenter cet embryon d'aile sur une carte où figurent les lignes qui séparent les différents compartiments ainsi formés : la première ligne séparant les parties antérieure et postérieure de l'aile, etc. Avant même que ces différenciations successives ne se produisent, on imagine ces lignes de démarcation, ou encore l'« image » de la structure finale est déjà en gestation dans le disque initial, bien qu'il ne soit pas encore structuré en espace. Cet assemblage de cellules ne peut être assimilé à une région plane qu'en première approximation. Il s'agit en réalité d'une surface bien plus complexe, comportant des invaginations, etc. De plus, la forme du disque imaginal varie en même temps que sa taille augmente. Cependant, nous supposerons dans les modèles décrits ci-après que le disque imaginal est un ensemble de cellules assimilable à un domaine borné de R^2 , dont la taille augmente au cours du temps en restant homothétique à un domaine Ω .

Kauffman et ses collaborateurs observèrent que les frontières entre compartiments ressemblaient aux lignes nodales des premières fonctions propres du Laplacien sur le disque imaginal, avec des conditions aux limites de Neumann :

$$\left. \begin{array}{l} -\Delta w_n = \mu_n w_n \quad \text{sur le disque imaginal} \\ \frac{\partial w_n}{\partial \nu} = 0 \quad \text{sur sa frontière} \\ n = 1, 2, \dots \end{array} \right\} \quad (1.1)$$

Ici, Δ est le laplacien sur le disque imaginal, $\partial/\partial \nu$ est la dérivée normale extérieure sur sa frontière et μ_n et w_n sont les valeurs et fonctions propres pour $n = 1, 2, \dots$. En particulier, pour $n = 0$, $\mu_n = 0$ et $w_n = 1$. Les lignes nodales de w_n sont les courbes le long desquelles w_n s'annule.

C'est cette ressemblance qui suggéra à Kauffman et ses collaborateurs que ces lignes séparaient des cellules se trouvant dans un champ de concen-

tration créé suite à une instabilité dans un système de diffusion-réaction :

$$\left. \begin{aligned} \frac{\partial X}{\partial t} - D_1 \Delta X + f(X, Y) &= 0 \\ \frac{\partial Y}{\partial t} - D_2 \Delta Y + g(X, Y) &= 0 \\ \frac{\partial X}{\partial v} = 0 \quad \text{et} \quad \frac{\partial Y}{\partial v} &= 0 \quad \text{sur sa frontière} \end{aligned} \right\} \begin{array}{l} \text{sur le disque} \\ \\ \end{array} \quad (1.2)$$

Dans leur modèle, quand la taille et la forme du disque varient, des profils de concentration variés, ressemblant aux fonctions propres du laplacien apparaissent à partir d'un état stationnaire uniforme en espace. Un caractère remarquable des frontières compartimentales est qu'elles apparaissent dans un ordre bien défini au cours du développement. De même dans le modèle de Kauffman *et al.*, le champ de concentration (X, Y) passe par une suite d'états stationnaires non uniformes, entraînant une différenciation dans ces cellules où la concentration de X (ou Y) est au-dessus d'un certain seuil, et la différenciation opposée dans celles où la concentration est au-dessous de ce seuil.

Le système (0.1)-(0.2) est un exemple de système se comportant de cette façon. Pour simplifier nous supposons un ouvert borné de \mathbb{R}^2 , dont la taille augmente au cours du temps, mais dont la forme reste homothétique à une forme de référence Ω . Nous prenons comme équations celles qui régissent les concentrations de deux substrats S et A dans une membrane enzymatique ayant la forme de Ω , d'épaisseur e_1 et séparée d'un réservoir par une couche inactive d'épaisseur e_2 (fig. 1). Le réservoir contient S et A aux concentrations fixées S_0 et A_0 . La section de cette membrane est homothétique à Ω . L'enzyme (ici l'uricase) catalyse la transformation des substrats S et A (ici l'acide urique et l'oxygène) en produits (qui n'interviennent pas dans nos équations).

La vitesse de réaction est :

$$J_R = V_M \frac{A}{K_A} \frac{S}{K_S + S + S^2/K_{SS}} \quad (1.3)$$

où K_S , K_{SS} et K_A sont des constantes liées à la nature de l'enzyme et V_M une constante proportionnelle à la densité de cette enzyme. Soit L une longueur caractéristique de la taille de la membrane, par exemple la distance maximale entre deux points. On suppose que e_1 et e_2 sont très petits par rapport à L . Ainsi, pour la modélisation, nous supposons que, dans la couche active, les concentrations S et A ne dépendent que des 2 coordonnées x et y dans le

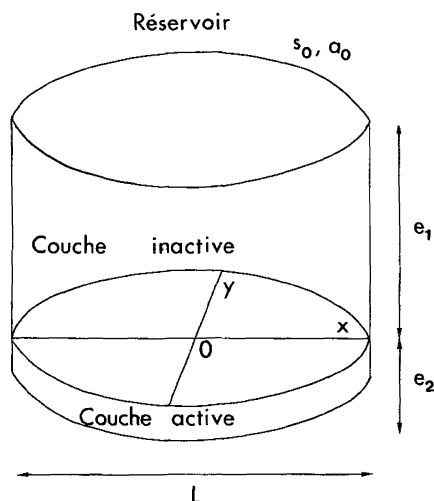


Figure 1. — Couche active, ayant la forme du domaine Ω et l'épaisseur e_2 , couche inactive non agitée, d'épaisseur e_1 , et séparant la couche active d'un environnement où les concentrations de substrats s_0 et a_0 sont fixées. Les concentrations de substrats dans la couche active sont supposées ne dépendre que des 2 coordonnées x et y .

plan de section (fig. 1). Nous avons donc les équations d'état suivantes :

$$\left. \begin{aligned} \frac{\partial S}{\partial t} &= D_S \Delta S - J_R + D'_S(S_0 - S)/(e_1 e_2) \\ \frac{\partial A}{\partial t} &= D_A \Delta A - J_R + D'_A(A_0 - A)/(e_1 e_2) \end{aligned} \right\} \quad (1.4)$$

où D_S et D'_S (resp. D_A et D'_A) sont les coefficients de diffusion de S (resp. A) dans les couches active et inactive.

Prenant K_S , L et L^2/D_S comme nouvelles unités de concentration, d'espace et de temps, nous obtenons le système (0.1)-(0.2) dans lequel les nouvelles variables d'espace x et y varient entre 0 et 1, et toutes choses égales par ailleurs, λ augmente avec L , diamètre du disque et c'est ce paramètre λ que nous allons faire varier. Les conditions aux limites de flux nul correspondent au fait qu'à travers les bords de la membrane les substrats S et A ne passent pas. Les paramètres ρ , α , β et λ de (0.1) et (0.2) sont donc donnés par :

$$\rho = \frac{e_1 e_2 / D'_S}{K_A / V_M}, \quad \alpha = \frac{D'_A}{D'_S}, \quad \beta = \frac{D_A}{D_S}, \quad \lambda = \frac{L^2 / D_S}{e_1 e_2 / D'_S}.$$

Il est important de remarquer que, bien que nous supposons que la membrane enzymatique soit en expansion, cette expansion ne se traduit que par la croissance de L et donc du paramètre λ . Par contre, le domaine Ω lui-même, sur lequel les équations (0.1) et (0.2) sont écrites, a été normalisé par le changement de variable d'espace et demeure le même lorsque λ varie.

L'étude du système (0.1) que nous allons faire est valable pour un domaine Ω de R^n ($n = 1, 2$ ou 3). Il sera, par la suite, commode d'écrire ce système sous la forme concise :

$$\frac{du}{dt} + f(\lambda, u) = 0, \quad (1.5)$$

où

$$u = [s, a]^T \quad (T \text{ pour transposé})$$

et

$$f(\lambda, u) = \begin{bmatrix} -\Delta s + \lambda(R(s, a) - (s_0 - s)) \\ -\beta \Delta a + \lambda(R(s, a) - \alpha(a_0 - a)) \end{bmatrix}. \quad (1.6)$$

Nous considérerons f comme une application de $R^+ \times X$ dans Y où :

$$X = V \times V \quad \text{et} \quad Y = L^2(\Omega) \times L^2(\Omega) \quad (1.7)$$

avec

$$V = \left\{ v \in H^2(\Omega) \left/ \frac{\partial v}{\partial \nu} = 0 \text{ sur } \Gamma \right. \right\}. \quad (1.8)$$

II. ANALYSE DE STABILITÉ DE LA SOLUTION UNIFORME EN ESPACE

Nous considérons les équations qui définissent les états stationnaires de (0.1) :

$$\left. \begin{aligned} -\Delta s + \lambda[R(s, a) - (s_0 - s)] &= 0 \\ -\beta \Delta a + \lambda[R(s, a) - \alpha(a_0 - a)] &= 0 \end{aligned} \right\} \text{ sur } \Omega \quad (2.1)$$

$$\frac{\partial s}{\partial \nu} = 0 \quad \text{et} \quad \frac{\partial a}{\partial \nu} = 0 \quad \text{sur } \partial\Omega.$$

II.1. Description de l'état stationnaire uniforme en espace $u_0 = (\tilde{s}, \tilde{a})$

Ces équations possèdent toujours au moins une solution triviale $s = \tilde{s}$, $a = \tilde{a}$, \tilde{s} et \tilde{a} étant solution du système algébrique :

$$\left. \begin{aligned} R(s, a) - (s_0 - s) &= 0 \\ R(s, a) - \alpha(a_0 - a) &= 0 \end{aligned} \right\} \quad (2.2)$$

qui s'écrit encore, en exprimant a en fonction de s :

$$\left. \begin{aligned} a &= (s_0 - s)/(\rho F(s)) \\ a &= \alpha a_0/(\alpha + \rho F(s)) \end{aligned} \right\}$$

avec

$$F(s) = s/(1 + s + ks^2).$$

Dans la figure 2, nous avons tracé ces 2 courbes isoclines dans le plan de phase (s, a) , pour les valeurs des paramètres :

$$a_0 = 79,2, \quad s_0 = 102,5, \quad \rho = 13 \quad \text{et} \quad \alpha = 1,45.$$

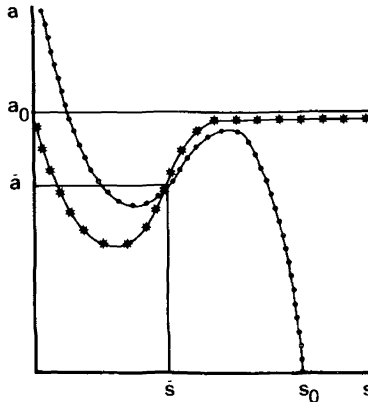


Figure 2. — Dans le plan de phase (s, a) , représentation des courbes $ds/dt = 0$ (—) et $da/dt = 0$ (***) pour le système (2.3). Leur intersection définit l'état trivial (\tilde{s}, \tilde{a}) .

En fait, il est possible de choisir ces paramètres a_0, s_0, ρ et α de manière que les conditions (i), (ii), (iii) et (iv) suivantes soient satisfaites :

- (i) le système (2.2) n'admet qu'une seule solution $u_0 = (\tilde{s}, \tilde{a})$;
- (ii) cette solution u_0 est un noeud stable pour le système dynamique

$$\left. \begin{aligned} \frac{ds}{dt} + R(s, a) - (s_0 - s) &= 0 \\ \frac{da}{dt} + R(s, a) - \alpha(a_0 - a) &= 0 \end{aligned} \right\}. \tag{2.3}$$

Cette dernière condition équivaut à affirmer que la matrice jacobienne

$$\begin{bmatrix} 1 + \tilde{R}_s & \tilde{R}_a \\ \tilde{R}_s & \alpha + \tilde{R}_a \end{bmatrix} \tag{2.4}$$

(où $\tilde{R}_s = \frac{\partial R}{\partial s}(\tilde{s}, \tilde{a})$ et $\tilde{R}_a = \frac{\partial R}{\partial a}(\tilde{s}, \tilde{a})$) admet 2 valeurs propres réelles strictement positives ;

(iii) $\alpha > 1$;

(iv) $\tilde{R}_s < 0$.

Remarque 2.1 : Soient $\text{tr}(0)$ et $\det(0)$ la trace et le déterminant de cette matrice jacobienne (2.4). Il est facile de montrer (voir plus loin dans la Section II.2 la démonstration que $\text{tr}^2(n) - 4 \det(n) > 0$) que u_0 est un noeud stable de (2.3) si et seulement si :

$$\text{tr}(0) = 1 + \tilde{R}_s + \alpha + \tilde{R}_a > 0 \quad \text{et} \quad \det(0) = \alpha + \tilde{R}_a + \alpha\tilde{R}_s > 0. \tag{2.5}$$

II.2. Étude du spectre de $f_u(\lambda, u_0)$

Ici f est la notation définie en (1.6), et $f_u(\lambda, u_0)$ est l'opérateur linéarisé

$$f_u(\lambda, u_0) = \begin{bmatrix} -\Delta + \lambda(\tilde{R}_s + 1) & \lambda\tilde{R}_a \\ \lambda\tilde{R}_s & -\beta\Delta + \lambda(\tilde{R}_a + \alpha) \end{bmatrix}.$$

Nous adaptons une méthode utilisée par Meurant et Saut [19] dans leur étude des bifurcations du « Bruxellator ». On peut montrer [18] la proposition suivante :

PROPOSITION 2.1 : *Le spectre de $f_u(\lambda, u_0)$ est discret, c'est-à-dire constitué uniquement de valeurs propres isolées de multiplicité finie.*

Démonstration : $L_\lambda = f_u(\lambda, u_0)$ est un opérateur fermé dans le Banach Y et tel que sa résolvante $(\xi I - L_\lambda)^{-1}$ existe et soit compacte pour une valeur de ξ . En effet, on peut montrer que L_λ est un opérateur sectoriel de sommet $\gamma_\lambda = \lambda(2\tilde{R}_s - \tilde{R}_a)$ ($\tilde{R}_s < 0$ et $\tilde{R}_a > 0$) et de demi-angle $\pi/4$, et que si $\delta \geq \gamma_\lambda$, alors $(L_\lambda + \delta I)^{-1}$ est compact.

Remarque 2.2 : Ce raisonnement est valable aussi pour $u_0(x) = (\tilde{s}(x), \tilde{a}(x))$ solution de $f(u, \lambda) = 0$ non uniforme en espace. Dans ce cas, nous faisons les hypothèses suivantes :

- \tilde{R}_a est strictement positif et borné,
- \tilde{R}_s est strictement négatif et borné,

et l'on peut montrer comme précédemment que L_λ est un opérateur sectoriel de sommet $\gamma_\lambda = \lambda(2 \inf \tilde{R}_s - \sup \tilde{R}_a)$ et de demi-angle $\pi/4$. La suite de la démonstration est alors inchangée. Donc le spectre de $f_u(\lambda, u_0)$ est discret même si u_0 dépend de la variable d'espace.

Les valeurs propres σ et les vecteurs propres correspondants Φ de $f_u(\lambda, u_0)$ sont les solutions non triviales (σ, ϕ) du problème

$$f_u(\lambda, u_0) \Phi = \sigma \Phi \quad (\Phi \neq 0). \tag{2.6}$$

Un problème semblable dans le cas du Bruxellator a été étudié par J. A. Boas [20]. Soient (μ_n, w_n) les couples de valeurs et vecteurs propres de $-\Delta$ sur Ω avec les conditions aux limites de Neumann sur $\partial\Omega$:

$$\left. \begin{aligned} -\Delta w_n &= \mu_n w_n, \quad n = 0, 1, 2, \dots \\ \frac{\partial w_n}{\partial \nu} &= 0 \end{aligned} \right\} \tag{2.7}$$

les fonctions w_n étant normalisées :

$$\int_{\Omega} w_n^2 \, dx = 1.$$

Nous décomposons Φ de la manière suivante :

$$\Phi = \begin{bmatrix} X \\ Y \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \sum_{n=0}^{\infty} \xi_n w_n \\ \sum_{n=0}^{\infty} \eta_n w_n \end{bmatrix}.$$

Puisque :

$$\begin{aligned} f_u(\lambda, u_0) \Phi &= \begin{bmatrix} -\Delta + \lambda(\tilde{R}_s + 1) & \lambda \tilde{R}_a \\ \lambda \tilde{R}_s & -\beta \Delta + \lambda(\tilde{R}_a + \alpha) \end{bmatrix} \begin{bmatrix} X \\ Y \end{bmatrix} \\ &= \begin{bmatrix} \sum_{n=0}^{\infty} \{ [\mu_n + \lambda(\tilde{R}_s + 1)] \xi_n + \lambda \tilde{R}_a \eta_n \} w_n \\ \sum_{n=0}^{\infty} \{ \lambda \tilde{R}_s \xi_n + [\beta \mu_n + \lambda(\tilde{R}_a + \alpha)] \eta_n \} w_n \end{bmatrix} \end{aligned}$$

Φ est un vecteur propre associé à la valeur propre σ si et seulement s'il existe,

pour au moins une valeur de n , une solution non triviale à :

$$\begin{bmatrix} \mu_n + \lambda(\tilde{R}_s + 1) - \sigma & \lambda\tilde{R}_a \\ \lambda\tilde{R}_s & \beta\mu_n + \lambda(\tilde{R}_a + \alpha) - \sigma \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \xi_n \\ \mu_n \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \end{bmatrix}.$$

Il est facile de montrer que, à chaque valeur propre μ_n de $-\Delta$, correspondent deux valeurs propres σ_n^- et σ_n^+ de $f_u(\lambda, u_0)$, qui sont les racines de l'équation de dispersion :

$$\sigma^2 - \text{tr}(n)\sigma + \det(n) = 0$$

où

$$\left. \begin{aligned} \text{tr}(n) &= (\beta + 1)\mu_n + \lambda(\tilde{R}_s + 1 + \tilde{R}_a + \alpha), \\ \det(n) &= \beta\mu_n^2 + \lambda[\beta(\tilde{R}_s + 1) + \tilde{R}_a + \alpha]\mu_n + \lambda^2(\alpha\tilde{R}_s + \alpha + \tilde{R}_a) \end{aligned} \right\} \quad (2.8)$$

Ces racines sont réelles, pourvu que l'on ait (iii), (iv) et (v) $\beta > 1$, puisque l'on peut vérifier que

$$\text{tr}^2(n) - 4\det(n) = \{(\beta - 1)\mu_n + \lambda[\tilde{R}_a^{1/2} - (-\tilde{R}_s)^{1/2}]\}^2 + \lambda(\alpha - 1) \} x \times \\ \times \{(\beta - 1)\mu_n + \lambda[\tilde{R}_a^{1/2} + (-\tilde{R}_s)^{1/2}]\}^2 + \lambda(\alpha - 1) \}.$$

Soient σ_n^- et σ_n^+ ces racines, avec $\sigma_n^- < \sigma_n^+$. Alors au moins une de ces 2 valeurs propres est positive puisque

$$\sigma_n^+ + \sigma_n^- = \text{tr}(n) = (\beta + 1)\mu_n + \lambda \text{tr}(0) > 0, \quad \text{d'après (2.5).}$$

A ces valeurs propres sont associés les vecteurs propres ϕ_n^- et ϕ_n^+ de la manière suivante :

$$\phi_n^\pm = \begin{bmatrix} 1 \\ M_n^\pm \end{bmatrix} w_n \quad (2.9)$$

où M_n^\pm est défini par :

$$\mu_n + \lambda(\tilde{R}_s + 1) - \sigma_n^\pm + \lambda\tilde{R}_a M_n^\pm = 0.$$

σ_n^- est négatif si et seulement si $\det(n) < 0$. Or :

$$\det(n) = \lambda^2 T\left(\frac{\mu_n}{\lambda}\right),$$

où T est le trinôme du second degré

$$T(z) = \beta z^2 + [\beta(\tilde{R}_s + 1) + \tilde{R}_a + \alpha]z + \alpha\tilde{R}_s + \alpha + \tilde{R}_a. \quad (2.10)$$

Nous sommes donc amenés à supposer que $T(z)$ possède 2 racines positives z' et z'' :

$$T(z) = \beta(z - z')(z - z''), \quad 0 < z' < z'',$$

de telle sorte que :

$$\begin{aligned} \det(n) < 0 &\Leftrightarrow T(\mu_n/\lambda) < 0 \Leftrightarrow z' < \mu_n/\lambda < z'' \\ &\Leftrightarrow \lambda \in I_n =]\mu_n/z'', \mu_n/z'[. \end{aligned} \tag{2.11}$$

Les conditions nécessaires et suffisantes pour que T admette des racines positives sont les suivantes :

$$\left. \begin{aligned} &[\tilde{R}_a + \alpha - \beta(\tilde{R}_s + 1)]^2 > -4\tilde{R}_s\tilde{R}_a \\ &\alpha\tilde{R}_s + \tilde{R}_a + \alpha > 0 \\ &\beta(\tilde{R}_s + 1) + R_a + \alpha < 0 \end{aligned} \right\} \tag{2.12}$$

En conclusion, nous avons les résultats suivants :

PROPOSITION 2.2 : *Sous les hypothèses (i)-(v), les valeurs propres de $f_u(\lambda, u_0)$ sont réelles.*

PROPOSITION 2.3 : *Sous l'hypothèse supplémentaire (2.12), le spectre de $f_u(\lambda, u_0)$ est à droite de 0 si $\lambda \notin \bigcup_{n \geq 1} \bar{I}_n$. Au moins une valeur propre est strictement négative si $\lambda \in \bigcup_{n \geq 1} I_n$.*

II.2. Le principe de la stabilité linéarisée

Soit

$$L_\lambda = f_u(\lambda, u_0).$$

Décomposons L_λ sous la forme.:

$$L_\lambda = L_0 + \lambda L_1$$

où

$$L_0 = \begin{bmatrix} -\Delta & 0 \\ 0 & -\beta\Delta \end{bmatrix} \text{ et } L_1 = \begin{bmatrix} \tilde{R}_s + 1 & \tilde{R}_a \\ \tilde{R}_s & \tilde{R}_a + \alpha \end{bmatrix}. \tag{2.13}$$

Avec un opérateur m sectoriel dans un espace de Hilbert Y , on peut construire les espaces de Banach Y^α ($\alpha \geq 0$). Ces espaces sont définis de manière générale dans [21, 22, 23], nous allons les considérer dans le cas particulier qui nous intéresse, c'est-à-dire avec $Y = L^2(\Omega) \times L^2(\Omega)$ et l'opérateur $L_0 + I$.

Soit donc l'opérateur $T = -\Delta + 1$ de domaine

$$D(T) = \left\{ u \in H^2(\Omega) \left/ \frac{\partial u}{\partial \nu} = 0 \right. \right\}$$

et soient μ_i les valeurs propres de T et w_i les fonctions propres correspondantes telles que :

$$\left. \begin{aligned} -\Delta w_i + w_i &= \mu_i w_i, \\ \frac{\partial w_i}{\partial \nu} &= 0 \end{aligned} \right\}. \quad (2.14)$$

Soient u et $v \in L^2(\Omega)$, alors on peut écrire :

$$u = \sum_{i=0}^{\infty} u_i w_i \quad \text{et} \quad v = \sum_{i=0}^{\infty} v_i w_i.$$

On dit que le couple $U = (u, v)$ appartient à Y^α si

$$\sum_{i=0}^{\infty} \mu_i^{2\alpha} (|u_i|^2 + |v_i|^2) < \infty.$$

Y^α est un espace de Banach muni de la norme

$$\|U\|_\alpha = \left(\sum_{i=0}^{\infty} \mu_i^{2\alpha} (|u_i|^2 + |v_i|^2) \right)^{1/2}.$$

En particulier $Y^0 = Y$ et $Y^1 = X$ si $\partial\Omega$ est assez régulière. Nous allons maintenant définir ce que nous entendons par « stabilité dans Y^α ». Soit l'application $r : U \rightarrow Y$, où U est un voisinage de u_0 dans Y^α ($\alpha < 1$). On dit que u_0 est un point d'équilibre du système dynamique

$$\frac{du}{dt} + Au + r(u) = 0 \quad (2.15)$$

si $u_0 \in D(A)$ et si $Au_0 + r(u_0) = 0$.

DÉFINITION 2.1 : u_0 est stable dans Y^α si pour tout $\varepsilon > 0$, il existe $\delta > 0$ tel que toute solution u de (2.14) avec $\|u(0) - u_0\|_\alpha < \delta$ satisfait (2.15) $\|u(t) - u_0\|_\alpha < \varepsilon$, $\forall t > 0$. u_0 est instable s'il n'est pas stable. On dit que u_0 est asymptotiquement stable s'il est stable et si, quand $\|u(0) - u_0\|_\alpha$ est assez petit, $u(t) \rightarrow u_0$ dans Y^α lorsque $t \rightarrow \infty$.

Supposons que r soit localement lipschitzienne sur U et telle que

$$r(u_0 + z) = r(u_0) + r'(u_0)z + g(z)$$

avec $r'(u_0)$ application linéaire bornée de Y^α dans Y et

$$|g(z)| = o(\|z\|_\alpha^2).$$

Soit L « l'opérateur linéarisé » (de X dans Y) :

$$L : w \rightarrow Aw + r'(u_0)w.$$

Rappelons un théorème de stabilité [23] pour le système (2.15) :

THÉORÈME 2.1 : *Avec les hypothèses précédentes sur A et r , nous avons :*

(i) *(Existence et unicité)* (2.15) avec la valeur initiale $u_1 \in Y^\alpha$ a une solution unique u continue de $[0, +\infty[\rightarrow Y$ telle que $u(t) \in D(A) \forall t \in]0, +\infty[$.

(ii) *(Stabilité)*. Si le spectre de L , $\sigma(L)$, est dans $\{\operatorname{Re} z > \beta\}$ pour un $\beta > 0$, alors u_0 est asymptotiquement stable. Plus précisément, il existe $\delta > 0$ et $M \geq 1$ tels que si $\|u_1 - u_0\| < \delta$, alors pour $0 \leq t < +\infty$ la solution de (2.15) vérifie :

$$\|u(t) - u_0\|_\alpha \leq 2Me^{-\beta t} \|u_1 - u_0\|_\alpha.$$

(iii) *(Comportement asymptotique)*. Supposons que $\sigma(L) \subset \{\beta\} \cup \{\operatorname{Re} z > \beta'\}$ où β est une valeur propre simple positive de L et $\beta' > \beta > 0$. Alors, pour tout γ tel que $\beta < \gamma < \min(\beta', 2\beta)$, il existe $\delta > 0$ tel que $\|u_1 - u_0\| < \delta$ implique :

$$u(t) = u_0 + K(u_1)e^{-\beta t} + \varepsilon(t),$$

où

$$\|\varepsilon(t)\|_\alpha \leq C \|u_1 - u_0\|_\alpha e^{-\gamma t},$$

K est une application continue, d'un voisinage de u_0 dans Y^α , dans l'espace $N(L - \beta I)$ à une dimension et si E_1 est la projection associée à cet espace :

$$K(u_1) = E_1(u_1 - u_0) + o(\|u_1 - u_0\|_\alpha^2).$$

(iv) *(Instabilité)*. Supposons que $\sigma(L) \cap \{\operatorname{Re} z < 0\}$ soit non vide, alors la solution d'équilibre u_0 est instable.

On peut appliquer ce théorème à l'étude de la stabilité de $u_0 = (\tilde{s}, \tilde{a})$, solution d'équilibre de (0.1). Dans ce cas, $A = L_0$, $r(u) = f(\lambda, u) - L_0 u$ et $r'(u_0) = \lambda L_1$. Alors on peut montrer [18] que r est lipschitzienne sur Y^α , que

$r'(u_0)$ est une application linéaire et bornée de Y^α dans Y et que

$$g : \begin{bmatrix} u \\ v \end{bmatrix} \rightarrow \lambda Q \begin{bmatrix} 1 \\ 1 \end{bmatrix}, \quad \text{où } Q = R(\tilde{s} + u, \tilde{a} + v) - R(\tilde{s}, \tilde{a}) - \tilde{R}_s u - \tilde{R}_a v$$

vérifie bien :

$$\|g(u)\|_Y = O(\|u\|_\alpha^2) \quad \text{pour } \frac{n}{4} < \alpha < 1.$$

D'autre part $Y^\alpha \subset H^1(\Omega) \times H^1(\Omega)$ pour $\alpha > 1/2$ avec injection continue, d'où, avec les résultats du paragraphe 2.1, la proposition suivante, sur la stabilité de u_0 :

PROPOSITION 2.4 : *Supposons que $1/2 < \alpha < 1$. Alors :*

(i) (0.1) a une solution unique sur $[0, +\infty[$ de valeur initiale $(s_1, a_1) \in Y^\alpha$. C'est une fonction continue $(s, a) : [0, +\infty[\rightarrow Y$ telle que $s(0) = s_1, a(0) = a_1$ et sur $]0, +\infty[$, nous avons $(s(t), a(t)) \in V \times V$.

(ii) Si $\lambda \notin \bigcup_{n=1}^{\infty} \bar{I}_n$ alors $u_0 = (\tilde{s}, \tilde{a})$ est asymptotiquement stable. Plus précisément, il existe $\delta > 0$ et $C > 0$ tels que si :

$$\|(s_1 - \tilde{s}, a_1 - \tilde{a})\|_\alpha < \delta,$$

alors pour $0 \leq t \leq \infty$ la solution de (0.1) vérifie :

$$\|(s(t) - \tilde{s}, a(t) - \tilde{a})\|_{H^1(\Omega) \times H^1(\Omega)} \leq C e^{-\beta t} \|(s_1 - \tilde{s}, a_1 - \tilde{a})\|_\alpha,$$

où β est la plus petite valeur propre de L_λ .

(iii) Si $\lambda \in \bigcup_{n=1}^{\infty} I_n$ alors u_0 est instable.

Remarque : Cette proposition pourrait être étendue au cas où la solution stationnaire v n'est pas uniforme en espace. Comme nous l'avons déjà remarqué, le spectre de l'opérateur $f_u(v)$ n'est composé que de valeurs propres isolées et la stabilité de v ne dépend donc que du signe de la partie réelle de valeur propre la plus petite. Seulement, v dépendant de x , on n'a plus l'existence d'intervalles tels que I_n .

Exemple 2.1 : Dans le cas où $\Omega =]0, 1[$, nous avons :

$$\mu_n = n^2 \pi^2, \quad w_n = \cos n\pi x.$$

Avec les valeurs numériques ($s_0 = 102,5$, $a_0 = 79,2$, $\alpha = 1,45$, $\beta = 5$, $\rho = 13$), les conditions (i)-(v) et (2.12) sont vérifiées. On peut alors remarquer (fig. 3) que les I_n se recoupent dès que $n \geq 2$, c'est-à-dire dès que $\mu_n/z' > \mu_{n+1}/z''$. Cette figure montre aussi qu'aux points :

$$c_n = \frac{\mu_n}{z'} \quad \text{et} \quad d_n = \frac{\mu_n}{z''}$$

partent depuis la branche triviale des branches de solutions non uniformes en espace. Ces solutions bifurquées ont un profil caractérisé par n noeuds, si elles émanent de c_n ou d_n , c'est ce que nous allons expliquer dans le paragraphe suivant.

Exemple 2.2 : Dans le cas de deux dimensions d'espace, la figure 4 montre les intervalles I_n obtenus pour les valeurs numériques ($s_0 = 102,5$, $a_0 = 79,2$,

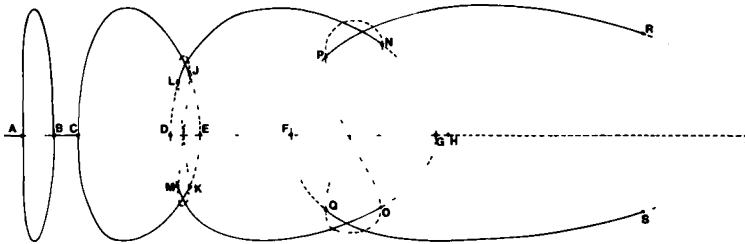


Figure 3. — Représentation des solutions de (2.1) dans le cas de l'exemple (2.1). Abscisse λ ; ordonnée $s(x_0)$, $x_0 \in]0, 1[$. La ligne droite horizontale correspond à l'état trivial ($\bar{s} = 8$). Les traits pleins (resp. pointillés) correspondent aux états stables (resp. instables).

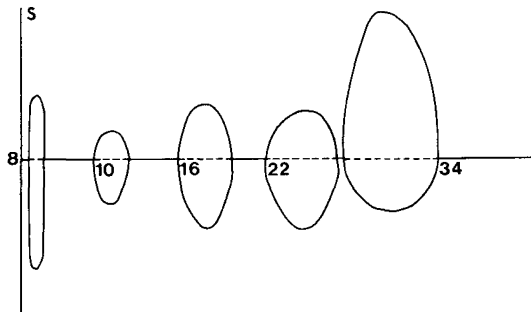


Figure 4. — Représentation des solutions de (2.1) dans le cas de l'exemple (2.2). Abscisse λ ; ordonnée $s(x_0, y_0)$, $(x_0, y_0) \in \Omega$. Mêmes conventions que figure 3. Les 6 premières boucles (« correspondant » à w_1, \dots, w_6) sont séparées.

$\alpha = 1,2, \beta = 5, \rho = 13$) sur un domaine Ω ayant la forme du disque imaginal de l'aile de la mouche drosophile. Nous voyons sur cette figure que les intervalles I_n sont disjoints pour $n \leq 6$.

III. ANALYSE DES BIFURCATIONS

Avant de rappeler quelques résultats de la théorie de la bifurcation, nous allons définir ce que nous appelons points de branchement, points de bifurcation et points de retournement (Keener [24]) et l'illustrer par la figure 5.

Soit l'équation :

$$f(\lambda, u) = 0 \quad \text{avec} \quad f : \mathbb{R}^+ \times \mathbb{B} \rightarrow \mathbb{B} \tag{3.1}$$

où B est un espace de Banach réel.

DÉFINITION 3.1 : Soit (λ_0, u_0) une solution de (3.1). Alors (λ_0, u_0) est un point de branchement de (3.1) si dans un voisinage ouvert de (λ_0, u_0) , il existe deux solutions distinctes (λ_1, u_1) et (λ_2, u_2) de (3.1) avec $\lambda_1 = \lambda_2$.

DÉFINITION 3.2 : Un point de branchement est un point de bifurcation si, de plus, tout voisinage ouvert de (λ_0, u_0) contient au moins une solution de (3.1) pour $\lambda > \lambda_0$ et aussi pour $\lambda < \lambda_0$.

Les points A, B, C, D, E, F, G, H sont tous des points de branchement. Mais les points B et C sont des points de bifurcation, alors que les autres sont des points de retournement (aussi appelés points limites) (H. B. Keller [29]).

DÉFINITION 3.3 : On appelle branche régulière, ou arc Γ de solutions de (3.1), une application, 2 fois continûment différentiable, $\Gamma : s \rightarrow (\lambda(s), u(s))$ d'un intervalle compact $[\alpha, \beta] \subset \mathbb{R}$ dans $\mathbb{R}^+ \times B$, satisfaisant $f(\lambda(s), u(s)) = 0$.

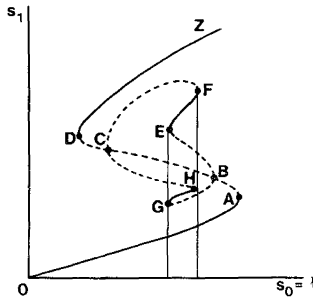


Figure 5. — Diagramme représentant l'état s_1 d'un système en fonction d'un paramètre $s_0 = \lambda$. Mêmes conventions que figures 3 et 4. A, B, \dots, D sont tous des points de branchement, B et C sont des points de bifurcation, les autres sont des points de retournement.

III. 1. Rappel de quelques résultats

Reprenons l'équation (3.1), où f est une fonction deux fois continûment différentiable, au sens de Fréchet, de $R^+ \times X$ dans Y , où X et Y sont deux espaces de Banach tels que $X \subset Y$, avec injection continue. Faisons sur (λ_0, u_0) , solution de (3.1), les hypothèses suivantes :

(i) La dérivée de Fréchet $f_u^0 = f_u(\lambda_0, u_0)$ et son adjointe f_u^{0*} ont un noyau de dimension 1 :

$$N(f_u^0) = \text{vect} \{ \Phi \}, \quad \Phi \in X \tag{3.2}$$

$$N(f_u^{0*}) = \text{vect} \{ \psi^* \}, \quad \psi^* \in Y^*; \tag{3.3}$$

et la valeur propre nulle de f_u^0 est simple, c'est-à-dire $\phi \notin R(f_u^0)$. Il suffit pour cela que

$$\psi^* \phi \neq 0. \tag{3.4}$$

(ii) L'image de f_u^0 est fermée et de codimension 1.

(iii) $f_\lambda^0 = 0$ c'est-à-dire $f_\lambda^0 \in R(f_u^0)$. (3.5)

Alors il existe $\Phi_0 \in X$, unique, tel que :

$$f_u^0 \Phi_0 + f_\lambda^0 = 0, \quad \psi^* \Phi_0 = 0. \tag{3.6}$$

Avant d'énoncer la quatrième hypothèse, nous allons rappeler ce qu'est l'équation de bifurcation. Soit $\Gamma : s \rightarrow (\lambda(s), u(s))$ une branche régulière de solutions de (3.1) passant par le point (λ_0, u_0) , avec $\lambda_0 = \lambda(s_0)$, $u_0 = u(s_0)$. Alors la tangente à Γ au point (λ_0, u_0) peut s'écrire :

$$\lambda'(s_0) = \xi_0, \quad u'(s_0) = \xi_0 \Phi_0 + \xi_1 \phi. \tag{3.7}$$

En effet, en dérivant f par rapport à s , on obtient :

$$f_u^0 u'(s_0) + f_\lambda^0 \lambda'(s_0) = 0,$$

ce qui avec (3.6), implique que $u'(s_0) - \lambda'(s_0) \Phi_0 \in N(f_u^0)$, d'où l'existence des constantes ξ_0 et ξ_1 de (3.7).

En dérivant f deux fois par rapport à s , on peut montrer que ξ_0 et ξ_1 vérifient l'équation suivante, appelée « équation de bifurcation » :

$$a\xi_1^2 + 2b\xi_0 \xi_1 + c\xi_0^2 = 0 \tag{3.8}$$

où

$$\left. \begin{aligned} a &= \Psi^* f_{uu}^0 \phi \phi, \\ b &= \Psi^*(f_{u\lambda}^0 + f_{uu}^0 \phi_0) \phi, \\ c &= \Psi^*(f_{\lambda\lambda}^0 + 2 f_{u\lambda}^0 \phi_0 + f_{uu}^0 \phi_0 \phi_0) \end{aligned} \right\} \quad (3.9)$$

Alors la dernière hypothèse est la suivante :

(iv) Les racines de l'équation de bifurcation (3.8) sont distinctes.

Par ailleurs, on dit que la solution (ξ_0, ξ_1) est isolée si :

$$\begin{aligned} a\xi_1 + b\xi_0 &\neq 0 & \text{si } \xi_0 &\neq 0 \\ b &\neq 0 & \text{si } \xi_0 &= 0 \end{aligned}$$

et cela est équivalent à (iv).

Avec ces hypothèses, nous pouvons énoncer le théorème suivant, qui est un cas particulier d'un résultat plus général démontré par Decker [25] et Keller [26] dans le cas de bifurcations multiples :

THÉORÈME 3.1 : *Sous les hypothèses (i), (ii), (iii) et (iv), soit (ξ_0^0, ξ_1^0) une racine isolée de l'équation de bifurcation (3.8) et soit v^0 la solution de :*

$$\left. \begin{aligned} f_u^0 v^0 &= - [f_{uu}^0 \Phi^0 \Phi^0 + 2 f_{u\lambda}^0 \Phi^0 \xi_0^0 + f_{\lambda\lambda}^0 \xi_0^{02}] \\ \Psi^* v^0 &= 0 \end{aligned} \right\} \quad (3.10)$$

où

$$\Phi^0 = \xi_0^0 \phi_0 + \xi_1^0 \phi. \quad (3.11)$$

Alors, pour $\varepsilon_0 > 0$, il existe des fonctions uniques de classe C^{k-2} $\xi_0(\varepsilon)$, $\xi_1(\varepsilon)$, $v(\varepsilon)$ telles que pour tout $|\varepsilon| < \varepsilon_0$:

$$f(\lambda(\varepsilon), u(\varepsilon)) = 0$$

où

$$\left. \begin{aligned} u(\varepsilon) &\equiv u_0 + \varepsilon r(\varepsilon) + \frac{\varepsilon^2}{2} v(\varepsilon), \quad \lambda(\varepsilon) = \lambda_0 + \varepsilon \xi_0(\varepsilon) \\ r(\varepsilon) &\equiv \xi_0(\varepsilon) \phi_0 + \xi_1(\varepsilon) \phi, \quad \Psi^* v(\varepsilon) = 0 \\ \xi_1(0) &= \xi_1^0, \quad \xi_0(0) = \xi_0^0, \quad v(0) = v^0 \end{aligned} \right\} \quad (3.12)$$

III.2. Application au système (S-A)

Nous appliquons le théorème 3.1 au système (2.1) où le couple (λ_0, u_0) est tel que $u_0 = (\tilde{s}, \tilde{a})$ et λ_0 est une des extrémités d'un intervalle I_m défini en (2.11).

On peut montrer aisément [18] que f est une application deux fois continûment différentiable.

Vérifions maintenant l'hypothèse (i) du théorème 3.1 : λ_0 , par définition, étant une extrémité d'un intervalle I_m , $\sigma_n^- = 0$ et le vecteur propre associé $\phi = \phi_n^-$, défini par :

$$\phi_n^- = \begin{bmatrix} 1 \\ M_n^- \end{bmatrix} w_n \mu_n + \lambda_0(\tilde{R}_s + 1) + \lambda_0 \tilde{R}_a M_n^- = 0, \quad (3.13)$$

engendre $N(f_u^0)$, ce qui justifie (3.2).

D'autre part :

$$f_u^*(\lambda, u_0) = \begin{bmatrix} -\Delta + \lambda(\tilde{R}_s + 1) & \lambda \tilde{R}_s \\ \lambda \tilde{R}_a & -\beta\Delta + \lambda(\tilde{R}_a + \alpha) \end{bmatrix}. \quad (3.14)$$

On en déduit que toute valeur propre σ_n^\pm de $f_u(\lambda, u_0)$ est aussi valeur propre de $f_u^*(\lambda, u_0)$ avec le vecteur propre associé :

$$\psi_n^\pm = \begin{bmatrix} 1 \\ N_n^\pm \end{bmatrix} w_n \quad (3.15)$$

où N_n^\pm est défini par :

$$\begin{bmatrix} \mu_n + \lambda(\tilde{R}_s + 1) - \sigma_n^\pm & \lambda \tilde{R}_s \\ \lambda \tilde{R}_a & \beta\mu_n + \lambda(\tilde{R}_a + \alpha) - \sigma_n^\pm \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 1 \\ N_n^\pm \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \end{bmatrix}. \quad (3.16)$$

En particulier pour $\lambda = \lambda_0$, $\sigma_n^- = 0$ et $N(f_u^{0*})$ est engendré par $\{\psi\}$ où :

$$\psi = \begin{bmatrix} 1 \\ N_n^- \end{bmatrix} w_n \mu_n + \lambda_0(\tilde{R}_s + 1) + \lambda_0 \tilde{R}_a N_n^- = 0,$$

ce qui prouve (3.3).

Pour montrer (3.4), calculons $\psi^* \phi$ sachant que, Y étant $L^2(\Omega) \times L^2(\Omega)$, on peut identifier Y^* à Y . Alors :

$$\psi^* \phi = \int_{\Omega} (1 + M_n^- N_n^-) w_n^2(x) dx = 1 + M_n^- N_n^-$$

et on peut montrer que :

$$\psi^* \phi = \frac{\sigma_n^+}{\beta\mu_n + \lambda_0(\tilde{R}_a + \alpha)} > 0 \quad (3.17)$$

et par suite 0 est une valeur propre simple de f_u^0 .

Nous allons montrer l'hypothèse (ii) dans le lemme suivant :

LEMME 3.2 : *L'image de $f_u(\lambda, u_0)$ est fermée et de codimension 1. Utilisons des propriétés des opérateurs de Fredholm. Rappelons que, X et Y étant des espaces de Banach, un opérateur T de $\mathcal{L}(X, Y)$ est dit de Fredholm si son noyau $N(T)$ est de dimension finie p et si $Y/T(X)$ est de dimension finie q . Il est alors dit de type (p, q) et son indice est :*

$$\text{ind}(T) = p - q.$$

On a alors, si $\mathcal{F}(X, Y)$ et $\mathcal{K}(X, Y)$ désignent respectivement l'espace des opérateurs de Fredholm et des opérateurs compacts de X dans Y , les propriétés suivantes :

Si $T \in \mathcal{F}(X, Y)$, alors $T(X)$ est fermé dans Y .

Si $T \in \mathcal{F}(X, Y)$ et $K \in \mathcal{K}(X, Y)$, alors $T + K \in \mathcal{F}(X, Y)$, et

$$\text{ind}(T + K) = \text{ind}(T).$$

Dans notre cas, $f_u(\lambda, u_0) = T + K$ où

$$T = \begin{bmatrix} -\Delta + \lambda & 0 \\ 0 & -\beta\Delta + \lambda\alpha \end{bmatrix} \quad \text{et} \quad K = \lambda \begin{bmatrix} \tilde{R}_s & \tilde{R}_a \\ \tilde{R}_s & \tilde{R}_a \end{bmatrix}.$$

Puisque $-\Delta + \lambda$ (resp. $-\beta\Delta + \lambda\alpha$) est un isomorphisme de V sur $L^2(\Omega)$, T est un opérateur de Fredholm d'indice 0. Puisque l'injection de X dans Y est compacte et que $K \in \mathcal{L}(Y, X)$, alors $K \in \mathcal{K}(X, Y)$.

Donc l'image de $f_u(\lambda, u_0)$ est fermée et

$$\text{Codim Im}(f_u(\lambda, u_0)) = \dim N(f_u(\lambda, u_0)) = 1.$$

L'hypothèse (iii) résulte directement du fait que :

$$f_\lambda^0 = \begin{bmatrix} R(\tilde{s}, \tilde{a}) - (\tilde{s} - s_0) \\ R(\tilde{s}, \tilde{a}) - (\tilde{a} - a_0) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \end{bmatrix}.$$

Par ailleurs, ϕ_0 défini par (2.6) ne peut être que :

$$\phi_0 = 0. \quad (3.18)$$

Il nous reste à montrer que l'hypothèse (iv) est satisfaite, c'est-à-dire que les racines de l'équation de bifurcation sont isolées. Or, du fait de (3.18), les coefficients de l'équation de bifurcation sont :

$$a = \psi^* f_{uu}^0 \phi \phi \quad b = \psi^* f_{u\lambda}^0 \phi \quad \text{et} \quad c = 0$$

et l'équation de bifurcation est de la forme :

$$a\xi_1^2 + 2 b\xi_0 \xi_1 = 0.$$

Une des solutions est $\xi_1 = 0, \xi_0 = 1$. Puisque $\xi_0 \neq 0$, il reste à vérifier que $a\xi_1 + b\xi_0 \neq 0$, soit $b \neq 0$. Or on vérifie aisément que

$$b = \psi^* f_{u\lambda}^0 \phi = -\frac{\mu_n}{\lambda_0} (1 + \beta M_n^- N_n^-) |w_n|_{L^2(\Omega)}$$

et que

$$b = |w_n|_{L^2(\Omega)} \frac{\pm \beta \mu_n (z' - z'')}{\beta \mu_n + \lambda_0 (\tilde{R}_a + \alpha)} \neq 0$$

puisque z' et z'' sont les racines distinctes du trinôme du second degré T défini en (2.10).

On remarque que la première racine ($\xi_0 = 1, \xi_1 = 0$) correspond à la branche triviale paramétrée par λ et que la seconde ($\xi_0 = a, \xi_1 = -2b$) correspond donc à la branche bifurquée.

Remarquons également que, puisque $\phi_0 = 0$ et que $f_{\lambda\lambda}^0 = 0$, le v^0 du théorème 3.1 est nul.

Ayant vérifié les hypothèses du théorème 3.1, nous pouvons énoncer la proposition suivante :

PROPOSITION 3.1 : *Il existe une solution unique $(\lambda(\varepsilon), u(\varepsilon))$ de $f(\lambda, u) = 0$ de la forme*

$$\left. \begin{aligned} u(\varepsilon) &= u_0 + \varepsilon \xi_1(\varepsilon) \phi + \frac{\varepsilon^2}{2} v(\varepsilon) \\ \lambda(\varepsilon) &= \lambda_0 + \varepsilon \xi_0(\varepsilon) \end{aligned} \right\}$$

où ξ_0, ξ_1 et v sont des fonctions C^0 dans $|\varepsilon| < \varepsilon_0$ satisfaisant

$$\xi_1(0) = -2b, \quad \xi_0(0) = a \quad \text{et} \quad v(0) = 0, \quad \psi^* v(\varepsilon) = 0.$$

III.3. Échange de stabilité

La méthode de continuation que nous avons utilisée ne fournit en chaque point que le signe de $\det f_u(\lambda(s), u(s))$, ce qui, a priori, ne renseigne que sur la parité du nombre de valeurs propres négatives. Cependant, dans la plupart des cas, cette information et le contexte général suffisent pour distinguer entre arcs de solutions stationnaires stables (trait plein) et instables (trait pointillé). Ceci est particulièrement évident sur la figure 4 où la stabilité de l'état trivial est transférée aux boucles. Il n'y a pas non plus d'ambiguïté dans la figure 3.

IV. LES MÉTHODES NUMÉRIQUES

Nous avons cherché à obtenir la suite des états structurés correspondant à des valeurs croissantes de λ , et ceci peut se faire de plusieurs façons :

- par des méthodes de continuation, permettant de suivre une branche de solutions, de localiser les points de bifurcation ou les points de retournement,
- par la résolution de l'équation d'évolution (0.1), un état stationnaire apparaissant comme limite lorsque $t \rightarrow \infty$ d'un régime transitoire.

La première méthode fournit l'intégralité d'une composante connexe d'états stationnaires, stables ou non. La seconde ne donne que des états stationnaires stables.

Ces 2 méthodes fournissent les valeurs de s et a aux points d'une discrétisation différences finies (en dimension d'espace 1) ou aux nœuds d'une discrétisation éléments finis (en dimension d'espace 2). Comme le nombre de valeurs à calculer ainsi est élevé (une valeur de s et une valeur de a en chaque nœud), une alternative intéressante au point de vue temps de calcul est la méthode de Galerkin, consistant à représenter s et a sur une base comportant peu d'éléments.

IV.1. Recherche d'états stationnaires stables

Puisque des valeurs croissantes de λ correspondent à un domaine qui grandit en restant géométriquement semblable à Ω , nous avons utilisé la méthode suivante pour suivre les structurations en espace dans le système (S-A) :

Nous calculons numériquement la solution du problème aux limites (0.1) pour une succession de valeurs de λ et utilisons, à chaque étape, comme valeur initiale, l'état stationnaire obtenu pour la valeur précédente de λ . Ainsi, si le pas sur λ est suffisamment petit, cette procédure est analogue au suivi de l'évolution de la solution sur un domaine en expansion. Chaque fois que l'on fait

varier λ , l'état stationnaire précédent est perturbé de manière aléatoire afin d'obtenir toutes les harmoniques dans le développement en série de Fourier de la condition initiale.

Nous avons utilisé la méthode des différences finies pour le cas à une dimension, et la méthode des éléments finis, en dimension 2.

Nous présentons sur les figures 6 et 7 (resp. 8 et 9) des structurations obtenues en dimension 1 (resp. 2).

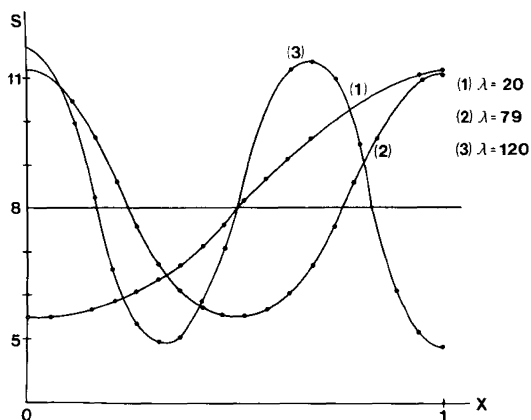


Figure 6. — Profils stationnaires de s pour les valeurs des paramètres de l'exemple (2.1) et pour $\lambda = 20, 79$ et 120 .

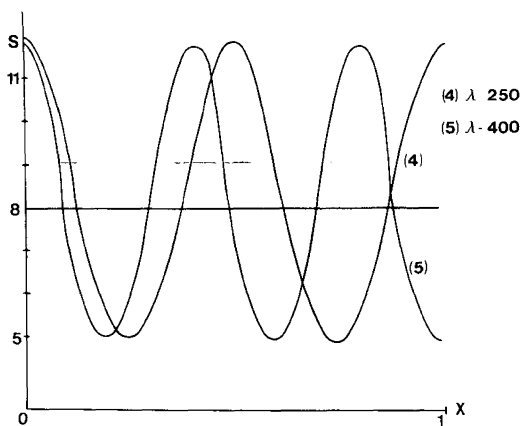


Figure 7. — Profils stationnaires de s pour les mêmes valeurs des paramètres que figure 6, et $\lambda = 250$ et 400 .

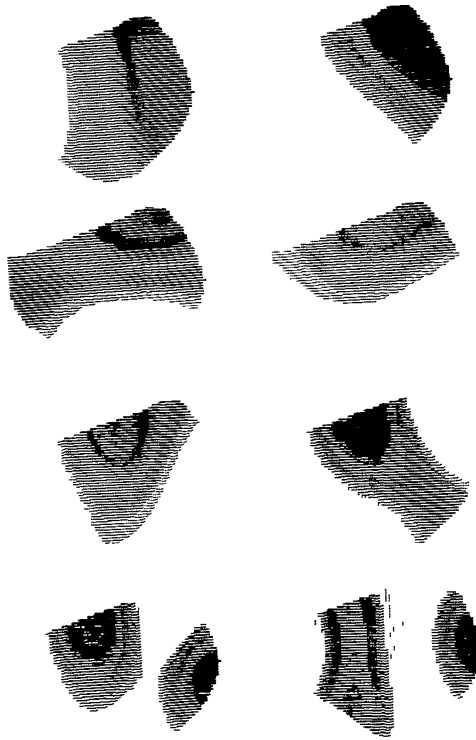


Figure 8. — Motifs géométriques engendrés sur un domaine ayant la forme d'un disque imaginal d'insecte par les équations (2.1), pour les valeurs des paramètres de l'exemple 2.2 et λ prenant successivement les valeurs 1, 8, 10, 14, 18, 26, 32 et 36. Le champ de concentration $s(x, y)$ est représenté par des niveaux de gris.

IV.2. Suivi des états stationnaires par une méthode de continuation

Soit l'équation

$$f(\lambda, u) = 0 \quad (4.1)$$

où f est une application continûment différentiable de $\mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^N$ dans \mathbb{R}^N . La méthode consiste à suivre une solution u du système lorsque λ varie et de définir sa stabilité, relativement au problème d'évolution

$$\frac{du}{dt} + f(\lambda, u) = 0.$$

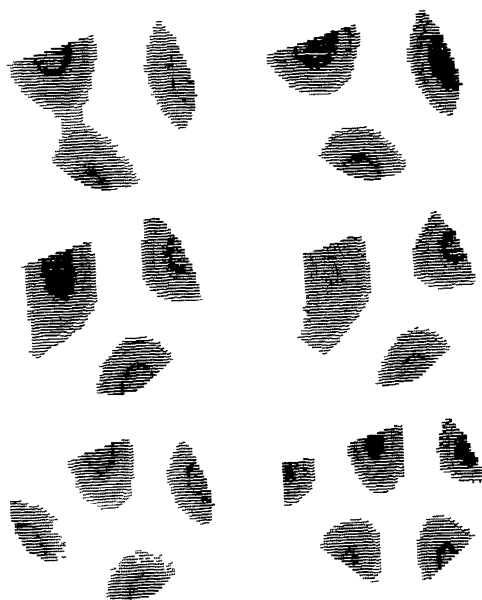


Figure 9. — Suite de la figure 8 pour $\lambda = 42, 46, 62, 70, 72$ et 90 .

Dans la méthode de Kubicek [28] on paramètre λ et u au moyen de s , longueur d'arc sur la courbe des solutions (λ, u) de (4.1). Soit $(\lambda'(s), u'(s))$ un vecteur tangent à cette courbe. Nous avons :

$$f_{\lambda}(\lambda(s), u(s)) \lambda'(s) + f_u(\lambda(s), u(s)) u'(s) = 0 \quad (4.2)$$

équation à laquelle il faut adjoindre, par définition de la longueur d'arc, la condition de normalisation

$$\lambda'^2(s) + |u'(s)|^2 = 1 \quad (4.3)$$

où $|\cdot|$ est la norme euclidienne dans \mathbb{R}^N .

Soit (λ_0, u_0) un point initial sur la courbe, alors résoudre (4.1) revient à résoudre le système d'équations différentielles :

$$\left. \begin{aligned} \lambda' &= \lambda'(s) & \lambda(s_0) &= \lambda_0 \\ u' &= u'(s) & u(s_0) &= u_0 \end{aligned} \right\} \quad (4.4)$$

où $\lambda'(s)$ et $u'(s)$ sont fournis par les équations (4.2) et (4.3) de la manière suivante :

Supposons que $f_u^{-1}(s)$ existe. Alors on peut résoudre le système :

$$f_u(s) y = - f_\lambda(s).$$

Il en résulte de (4.2) et (4.5) que $u'(s) = \lambda'(s) y$. Portant cette valeur dans (4.3), il vient :

$$(1 + |y|^2) \lambda'^2(s) = 1. \quad (4.6)$$

Il y a deux solutions opposées pour (4.6), une seule correspondant à la direction que l'on a choisie pour se déplacer sur la courbe. On choisit donc une direction initiale qui est maintenue jusqu'à ce que l'on rencontre un point de retournement.

Les points où $f_u^{-1}(s)$ n'existe pas sont des points isolés. Toutefois, dans leur voisinage, la matrice $f_u(s)$ est mal conditionnée et dans ce cas, le rôle joué par λ , variable indépendante est repris par l'une quelconque des composantes u_i ($1 \leq i \leq N$) de u .

Connaissant $(\lambda'(s), u'(s))$, nous intégrons (4.4) numériquement par une méthode d'Adams Bashforth à nombre de pas variable de 1 à 4, ce qui nous donne une prédiction de $\lambda(s+h)$ et $u(s+h)$, que nous corrigeons par une méthode de Newton de façon à revenir sur la courbe solution de (4.1).

Cette méthode de Kubicek a été complétée de façon à :

- (i) localiser les points de branchement en utilisant le changement de signe du déterminant de la matrice jacobienne $f_u(\lambda(s), u(s))$;
- (ii) distinguer les points de bifurcation des points de retournement, en vérifiant si $\psi^* f_\lambda^0$ est nul ou non ;
- (iii) calculer des points de départ sur les branches bifurquées au voisinage des points de bifurcation, en utilisant l'équation de bifurcation (Keller [29]).

Cette méthode, associée à une discrétisation différences finies de 100 intervalles d'espace dans le cas $\Omega =]0, 1[$, a fourni les résultats représentés figure 3.

En dimension 2, il n'était pas possible, pour des raisons « financières » d'utiliser la même méthode, qui aurait impliqué 230 degrés de liberté !... Aussi avons-nous utilisé une approximation du type Galerkin, comme nous l'expliquons dans le paragraphe suivant.

IV.3. Méthode de Galerkin [30]

Soient μ_i et w_i ($0 \leq i \leq M$) $M + 1$ valeurs propres successives et les vecteurs propres correspondants de l'opérateur laplacien sur le domaine Ω , avec conditions de Neumann sur $\partial\Omega$. Nous supposons les w_i , normalisés par :

$$\int_{\Omega} w_i w_j dx = \delta_{ij} \text{ (0 si } i \neq j, 1 \text{ si } i = j).$$

Nous considérons des approximations s_M et a_M de s et a de la forme :

$$s_M(t) = \sum_{i=0}^M \xi_i(t) w_i, \quad a_M(t) = \sum_{i=0}^M \eta_i(t) w_i$$

et approchons la solution de l'équation d'évolution (0.1) en écrivant que, pour $i = 0, 1, 2, \dots, M$, on a :

$$\left. \begin{aligned} \int_{\Omega} (s'_M - \Delta s_M + \lambda[R(s_M, a_M) - (s_0 - s_M)]) w_i dx &= 0 \\ \int_{\Omega} (a'_M - \beta \Delta a_M + \lambda[R(s_M, a_M) - \alpha(a_0 - a_M)]) w_i dx &= 0 \end{aligned} \right\} \quad (4.8)$$

ce qui fournit le système d'équations différentielles, à $2(M + 1)$ fonctions inconnues (ξ_i, η_i) , $0 \leq i \leq M$:

$$\left. \begin{aligned} \xi'_i + (\mu_i + \lambda) \xi_i - \lambda s_0 \delta_{0i} + T_i &= 0 \\ \eta'_i + (\beta\mu_i + \alpha\lambda) \eta_i - \alpha\lambda a_0 \delta_{0i} + T_i &= 0 \\ T_i = \lambda \int_{\Omega} R\left(\sum_{j=1}^M \xi_j w_j, \sum_{j=1}^M \eta_j w_j\right) w_i dx & \end{aligned} \right\} \quad (4.9)$$

La résolution de (4.9) jusqu'à obtention d'un état stationnaire fournit, avec un nombre limité de fonctions de base (entre 5 et 8) une bonne approximation d'une solution de (2.1).

Nous pouvons de même utiliser ce type d'approximation associé à la méthode de continuation décrite à la Section IV.2. La variable u est alors

$$u = [\xi_0, \dots, \xi_M, \eta_0, \dots, \eta_M].$$

Le nombre de variables, $2(M + 1)$, est maintenant raisonnable. Nous avons ainsi obtenu le diagramme de bifurcation de la figure 4 (avec $\alpha = 1.2$) pour les solutions de (2.1) sur un domaine Ω ayant la forme du disque imaginal de l'aile de *Drosophile*.

CONCLUSION

Le but de cette étude était double : d'une part prouver aux biologistes s'occupant de morphogénèse qu'un système de diffusion réaction extrêmement simple pouvait être responsable de structurations successives se produisant au cours du développement embryonnaire; d'autre part analyser complètement, aussi bien du point de vue mathématique que numérique, les états stationnaires de ce système lorsqu'un paramètre varie. Pour ce qui est du premier objectif, il est certain que le comportement de notre modèle est en parfait accord avec les observations de Garcia Bellido et la théorie de la morphogénèse qu'en a déduite Kauffman. Quant au second objectif, il n'a pu être atteint qu'en associant l'application à notre problème de résultats connus sur les bifurcations, à l'utilisation de méthodes numériques de continuation et de bifurcation. Il semble indispensable d'associer analyse mathématique et analyse numérique pour l'étude de tels problèmes non linéaires, si l'on veut appréhender toute la complexité des différents états stationnaires, stables ou instables. Dans cette étude, tous les paramètres, sauf λ , étaient fixés. Pour d'autres valeurs de ces paramètres, le système (0.1) peut présenter d'autres types de comportements : oscillations périodiques en temps [31] ou propagation de fronts d'ondes [32]. Là encore, la technique de continuation d'une solution peut être très utile pour analyser par exemple les solutions périodiques de (0.1) lorsqu'un paramètre varie. Enfin, signalons que ces mêmes méthodes de continuation peuvent être adaptées à l'optimisation de ces systèmes lorsque plusieurs paramètres de contrôle sont à notre disposition [33].

REFERENCES

- [1] A. M. TURING, *The chemical basis of morphogenesis*, Phil. Trans. Roy. Soc. London, Vol. B 237 (1952), 37-72.
- [2] I. PRIGOGINE et G. NICOLIS, *On symmetry breaking instabilities in dissipative systems*, J. Chem. Phys., 46 (1967), 3542-3550.
- [3] I. PRIGOGINE, R. LEFEVER, A. GOLDBETER et M. HERSCHKOWITZ-KAUFMAN, *Symmetry breaking instabilities in biological systems*, Nature, 223 (1969), 913-916.
- [4] H. G. OTHMER et L. E. SCRIVEN, *Instability and dynamic pattern in cellular networks*, J. Theor. Biol., 32 (1971), 507-537.
- [5] A. GIERER et H. MEINHARDT, *A theory of biological pattern formation*, Kybernetika (Prague) 12 (1972), 30-39.

- [6] L. WOLPERT, *Positional information and the development of pattern and form* : Cowan J. D. (ed.), Some mathematical questions in biology 5 (The American Mathematical Society, Providence, 1974).
- [7] A. BABLOYANTZ et J. HIERNAUX, *Models for cell differentiation and generation of polarity in diffusion-controlled morphogenetic fields*, Bull. Math. Biol., 37 (1975), 637-657.
- [8] B. C. GOODWIN, *Analytical physiology of cells and developing organisms* (Academic Press, New York, 1976).
- [9] J. D. MURRAY, *Lectures on nonlinear differential-equation models in biology* (Clarendon Press, Oxford, 1977).
- [10] G. NICOLIS et I. PRIGOGINE, *Self-organization in nonequilibrium systems, from dissipative structures to order through fluctuations* (Wiley-Interscience, New York, 1977).
- [11] M. MIMURA et J. D. MURRAY, *Spatial structures in a model substrate-inhibition diffusion system*, Z. Naturforsch., 33 C (1978), 580-586.
- [12] P. C. FIFE, *Mathematical aspects of reacting and diffusing systems*, (Springer-Verlag, Berlin, 1979).
- [13] J. HIERNAUX et T. ERNEUX, *Chemical patterns in circular morphogenetic fields*, Bull. Math. Biol., 41 (1979), 461-468.
- [14] J. P. KERNEVEZ, G. JOLY, M. C. DUBAN, B. BUNOW and D. THOMAS, *Hysteresis, oscillations and pattern formation in realistic immobilized enzyme systems*, J. Math. Biology, 7 (1979), 41-56.
- [15] S. A. KAUFFMAN, R. M. SHYMKO et K. TRABERT, *Control of sequential compartment formation in Drosophila, a uniform mechanism may control the locations of successive binary developmental commitments*, Science, Vol. 199 (1978), 259-270.
- [16] A. GARCIA-BELLIDO et J. P. MERRIAM, *Parameters of the wing imaginal disc development of Drosophila melanogaster*, Develop. Biol., 24 (1971), 61-87.
- [17] A. GARCIA-BELLIDO, P. RIPOLL et P. MORATA, *Developmental compartmentalization of the wing disk of Drosophila*, Nature New Biol., 245 (1973), 251-253.
- [18] J. P. KERNEVEZ, *Enzyme Mathematics : Studies in Mathematics and its applications*, Vol. 10 (North-Holland, 1980).
- [19] G. MEURAUT et J. C. SAUT, *Bifurcation and stability in a chemical system*, J. Math. Anal. and Appl. 59 (1977), 69-91.
- [20] J. A. BOA et D. S. COHEN, *Bifurcation of localized disturbances in a model biochemical reaction*, Siam J. Appl. Math., Vol. 30, n° 1 (1976), 123-135.
- [21] D. HENRY, *Geometric theory of semilinear parabolic equations*, lecture notes in Mathematics n° 840, Springer-Verlag, New York, 1981.
- [22] KATO T., *Perturbation theory for linear operators* (Springer-Verlag, New York, 1960).
- [23] G. IOSS, *Bifurcation et stabilité*, Publications mathématiques d'Orsay, n° 31 (Université de Paris Sud, Orsay, 1972).
- [24] H. P. KEENER et H. B. KELLER, *Perturbed bifurcation theory*, Arch. Rat. Mech. Anal., Vol. 50 (1973), 159-175.
- [25] D. W. DECKER, *Topics in bifurcation theory*, Ph. D. Thesis, California Institute of Technology, Pasadena, California, 1978.
- [26] H. B. KELLER, *Two new bifurcation phenomena*, IRIA Research Report n° 369 (1979).
- [27] M. G. CRANDALL et P. H. RABINOWITZ, *Bifurcation, perturbation of simple eigenvalues, and linearized stability*, Arch. Rat. Mech. Anal. 52 (1973), 161-180.

- [28] M. KUBICEK, *Dependence of solution of nonlinear systems on a parameter*, ACM Transactions on Mathematical Software, Vol. 2, 1 (March 1976), 98-107.
- [29] H. B. KELLER, *Numerical solution of bifurcation and non linear eigenvalue problems*, 359-384 : Rabinowitz P.H. (ed.), Applications of bifurcation theory (Academic Press, New York, 1977).
- [30] G. JOLY, J. P. KERNEVEZ, M. SHARAN, *Calculation of the bifurcation branches in reaction-diffusion systems* (à paraître dans Acta Applicandae Mathematicae).
- [31] J. P. KERNEVEZ, E. DOEDEL, M. C. DUBAN, J. F. HERVAGAUT, G. JOLY et D. THOMAS, *Spatio-temporal organization in immobilized enzyme systems*, à paraître.
- [32] J. P. KERNEVEZ, J. D., MURRAY, G. JOLY, M. C. DUBAN et D. THOMAS, *Propagation d'onde dans un système à enzyme immobilisée*, CRAS 387, A (1978), 961-964.
- [33] J. P. KERNEVEZ, G. JOLY et M. SHARAN, *Control of systems with multiple steady states*, pp. 635-649 in : Glowinski, R. and Lions, J. L. (ed.), Computing Methods in Applied Sciences and Engineering, North Holland, Amsterdam, 1982.