

De retroalimentacions dependents d'escala a competició de llarg abast: una breu revisió dels mecanismes de formació de patrons en ecosistemes àrids

Ricardo Martínez-García^{1,2}, Cristóbal López³

¹ Department of Ecology and Evolutionary Biology, Princeton University, Princeton NJ 08544, Estats Units d'Amèrica.

² ICTP - South American Institute for Fundamental Research.

³ IFISC, Instituto de Física Interdisciplinar y Sistemas Complejos, (CSIC-UIB).

Correspondència: Ricardo Martínez-García, ICTP - South American Institute for Fundamental Research, Rua Dr. Bento Teobaldo Ferraz 271, Bloco 2 - Barra Funda 01 140-070 São Paulo, SP Brazil. Adreça electrònica: ricardom@ictp-saifr.org.

DOI: 10.2436/20.1501.02.179

ISSN (ed. impresa): 0212-3037

ISSN (ed. digital): 2013-9802

<http://revistes.iec.cat/index.php/TSCB>

Rebut: 04/01/2018

Acceptat: 03/04/2018

Resum

Els patrons de vegetació són abundants en ecosistemes àrids i semiàrids, però la forma en què es formen no queda clara. Una de les teories més esteses sobre l'existència de retroalimentacions dependents d'escala (SDF, en anglès) en les interaccions entre plantes i entre plantes i aigua. Les distàncies curtes estan dominades per interaccions facilitadores, mentre que les interaccions competitives dominen a escales més grans. Aquestes retroalimentacions generen distribucions de l'aigua espacialment inhomogènies que, en última instància, generen l'aparició de patrons de vegetació. Tot i que la presència d'interaccions facilitadores i competitives és clara, sovint són difícils de deslligar en el camp i, per tant, la seva rellevància en la formació de patrons de vegetació encara és discutible. En aquest article revisem els processos biològics que s'han proposat per explicar la formació del patró en els ecosistemes àrids i com s'han implementat en models matemàtics. Es conclou l'article discutint l'existència d'estructures similars en diferents sistemes biològics i físics.

Introducció

L'autoorganització és ubiqüa en la natura. Se'n poden trobar exemples a qualsevol escala espaciotemporal, des dels microbis fins a paisatges sencers, i en organismes tant mòbils com sèssils (Solé i Bascompte, 2006). Un dels casos més extensament estudiats és el de la formació de patrons de vegetació en ecosistemes àrids, en què l'ordre sorgeix a escales molt grans i sota diferents condicions biòtiques (espècies vegetals) i abiòtiques (tipus de sòl). La formació de patrons en sistemes biològics sovint és una resposta als estressors externs (Meron, 2018) i, per tant, les estructures emergents contenen informació important sobre els processos físics i biològics subjacents. És per això que els canvis en els patrons vegetals han estat proposats teòricament com un indicador precoc de desertificació i pèrdua de biomassa vegetal (Scheffer i Carpenter, 2003; Rietkerk *et*

al., 2004), així com una mesura indirecta de la resposta dels ecosistemes a canvis en l'entorn (Siteur *et al.*, 2014).

Tot i la gran varietat de regions en què s'han identificat patrons de vegetació (vegeu-ne revisions a Borgogno *et al.*, 2009; Deblauwe *et al.*, 2008; Rietkerk i van de Koppel, 2008), les mateixes formes es troben consistentment arreu; principalment, la vegetació forma taques intercalades amb zones de sòl nu, així com patrons laberíntics de vegetació i sòl i una capa de vegetació gairebé homogènia escampada amb llacunes de sòl nu (Figura 1). En els últims anys, un nombre creixent d'estudis teòrics han proposat una gran varietat de mecanismes per explicar l'aparició de patrons de vegetació. Tot i que alguns d'aquests models utilitzen un enfocament individual i explícit en l'espai, en el qual cada planta es modelitza com una entitat discreta (De Angelis i

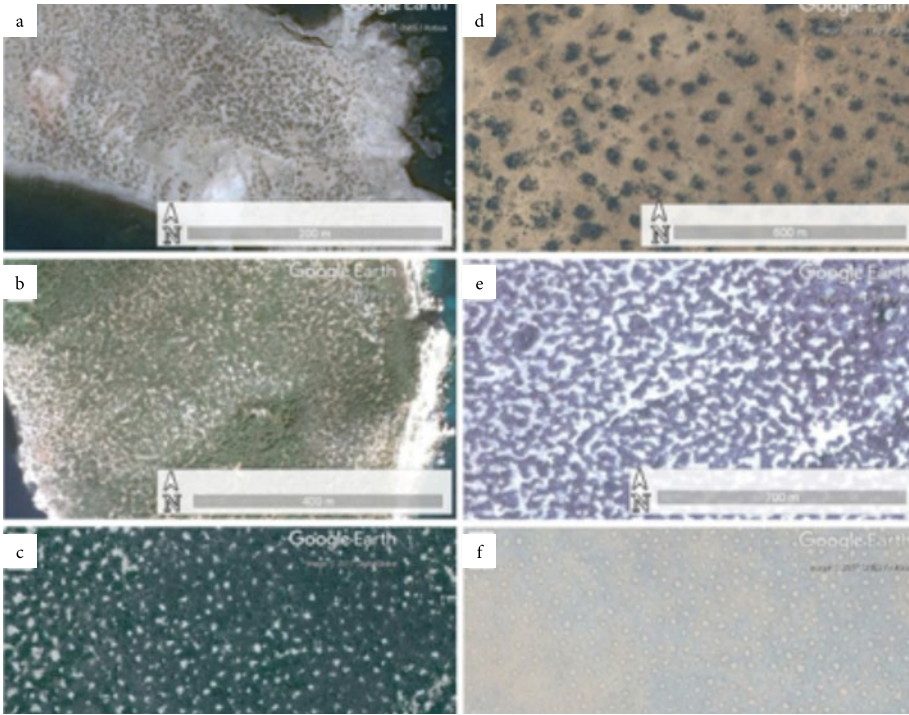
From scale-dependent feedbacks to long-range competition alone: a short review on pattern-forming mechanisms in arid ecosystems

Abstract

Vegetation patterns are abundant in arid and semiarid ecosystems, but how they form remains unclear. One of the most extended theories lies in the existence of scale-dependent feedbacks (SDF) in plant-to-plant and plant-water interactions. Short distances are dominated by facilitative interactions, whereas competitive interactions dominate at larger scales. These feedbacks shape spatially inhomogeneous distributions of water that ultimately drive the emergence of patterns of vegetation. Even though the presence of facilitative and competitive interactions is clear, they are often hard to disentangle in the field, and therefore their relevance in vegetation pattern formation is still disputable. Here, we review the biological processes that have been proposed to explain pattern formation in arid ecosystems and how they have been implemented in mathematical models. We conclude by discussing the existence of similar structures in different biological and physical systems.

Yurek, 2017), la majoria utilitza un enfocament continu en el qual la biomassa de la vegetació es descriu com un camp continu que evoluciona en l'espai i el temps d'acord amb una equació diferencial en derivades parcials (PDE, en anglès). L'objectiu d'aquesta revisió és discutir les diferents implementacions d'aquesta última família de models.

Des d'un punt de vista matemàtic, les descripcions basades en PDE es poden agrupar en dues categories principals: (i) models de tipus Turing que descriuen explícitament la dinàmica de l'aigua i la vegetació amb un parell de PDE acoblats, i (ii) models nuclears (*kernel-based models*, en anglès) que descriuen la dinàmica de la vegetació utilitzant una única equació integral-diferencial en derivades parcials (Borgogno *et al.*, 2009). Des d'una perspectiva més biològica, la primera classe explica l'existència de retroalimentacions positives i



.....
 † Figura 1. Imatges aèries de patrons de vegetació representatius. Imatges: Google, DigitalGlobe i CNES Airbus. a) Patró de punts a les illes Chafarinas (Espanya); 35° 10'44,73" N, 2° 26'26,54" W; b) patró del laberint a l'arxipèlag de Cabrera (Espanya); 39° 10'45,87" N, 2° 57'55,73" E; c) patró de buits a la República del Níger; 13° 11'29" N, 1° 15'9,07" E; d) patró de taques al Txad; 11° 52'9,52" N, 15° 59'42,7" E; e) patró de laberint a la República del Níger; 13° 6'8,29" N, 213'19,12" E (Bailey 2011); f) cercles de fades al desert de Namíbia; 24° 57' S 15° 55' E.

negatives entre l'aigua i la vegetació, mentre que en la segona aquestes retroalimentacions s'incorporen implícitament en l'existència d'interaccions competitives i/o facilitadores entre plantes. Els models més sofisticats inclouen processos addicionals, com ara les interaccions entre la vegetació i altres organismes (Bonachela *et al.*, 2015; Tarnita *et al.*, 2017; Pringle i Tarnita, 2017), topografia paisatgística (Klausmeier, 1999; Von Hardenberg *et al.*, 2001), i diferents fonts estocàstiques que poden tenir efectes importants sobre el patró de vegetació. Per exemple, canvis aleatoris en les condicions ambientals poden provocar l'aparició de distribucions regulars de vegetació (Ridolfi *et al.*, 2011; D'Odorico *et al.*, 2006b), mentre que fluctuacions demogràfiques incrementen el ventall de condicions en què es pot formar el patró (Martínez-García, Calabrese i López, 2013; Butler i Goldenfeld, 2009).

Models de tipus Turing de la dinàmica aigua-vegetació

El 1952, Turing va mostrar en el seu treball pioner sobre la morfogènesi que una interacció

d'activació-inhibició entre dos productes químics, en conjunció amb les diferències en els seus coeficients de difusió, pot conduir a la formació d'una distribució espacial inhomogènia de les dues substàncies (Turing, 1952). En el model original de Turing, la substància activadora s'autoreplica a través d'una reacció autocatalítica mentre que una segona substància inhibeix la producció de l'activador i, per tant, n'equilibra la concentració (Figura 2a). Per tal que emergeixi un patró, l'inhibidor ha de difondre's més ràpidament que l'activador, de manera que n'inhibeix la producció a escales llargues, a la vegada que confina la concentració de l'activador localment (vegeu la Figura 2b per a una representació 1D). Aquest principi d'inhibició-activació és, doncs, dependent de l'escala: les retroalimentacions positives dominen a escales curtes, i les negatives, a les més grans.

En el nostre context, la vegetació actua com l'activador autoreplicador, mentre que, com que l'aigua és un recurs limitat, la seva escassetat actua com a inhibidor del creixement vegetatiu. Per discutir aquesta família de models, ens centrarem en el treball fundacional de

Klausmeier (1999). Tot i que es va formular inicialment per descriure la formació de ratlles de vegetació en paisatges inclinats, es pot ampliar a terrenys plans (Kealy i Wollkind, 2012). El parell de PDE acoblades proposat és:

(Eq. 1a)

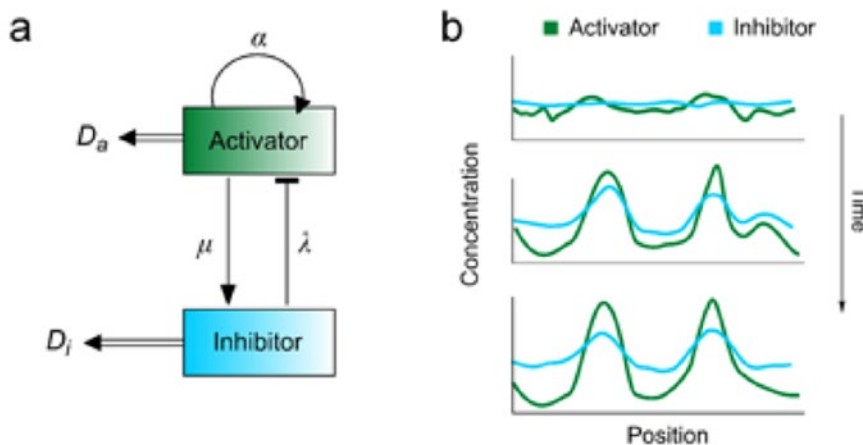
$$\frac{\partial W}{\partial t} = P - LW - RG(W)F(V)V + D_w \nabla^2 W,$$

(Eq. 1b)

$$\frac{\partial V}{\partial t} = RJG(W)F(V)V - MV + D_v \nabla^2 V,$$

en què $W(x, y, t)$ i $V(x, y, t)$ representen les densitats bidimensionals d'aigua del sòl i de biomassa vegetal, respectivament. Per simplificar la notació hem omès la dependència espacial i temporal en ambdós camps. A l'Eq. 1a, l'aigua se subministra contínuament a una velocitat de precipitació P i es perd per evaporació a una taxa L i per l'absorció local per part de les plantes. L'absorció de l'aigua està modelada pel terme $RG(W)F(V)V$, en què R és la taxa d'absorció de la planta, $G(W)$ descriu com el creixement de la planta canvia amb la disponibilitat d'aigua, i $F(V)$ és una funció creixent que representa la retroalimentació positiva en la infiltració de l'aigua deguda a la presència de vegetació. Finalment, l'aigua difon amb un coeficient de difusió D_w . A l'Eq. 1b, la biomassa de vegetació té un terme de creixement que depèn de la presència d'aigua i un de mortalitat M que és independent de la densitat. J és el rendiment de la biomassa vegetal per unitat d'aigua consumida. En el model original, per simplicitat es trien funcions lineals tant per a la taxa d'absorció de la planta com per a la resposta de les plantes a l'aigua: $G(W)=W$ i $F(V)=V$. Tanmateix, es poden utilitzar moltes altres aproximacions. Per exemple, usant funcions de saturació que donarien lloc a un terme de creixement logístic per a la biomassa vegetal. Finalment, el terme de difusió amb un coeficient de difusió D_v representa la dispersió de plantes mitjançant la disseminació de llavors.

Una característica compartida per tots els models d'aquesta classe és l'existència d'una retroalimentació dependent de l'escala (SDF, en anglès) que actua de manera similar al principi d'activació-inhibició de Turing. S'han estudiat diverses retroalimentacions positives entre vegetació i aigua (Meron, 2016; Meron, 2018). Per exemple, a les Eq. 1 el creixement de la vegetació augmenta la infiltració de l'aigua a través de la funció $F(V)$ i, així, estimula el crei-



† Figura 2. Principi de Turing. a) Esquema del principi d'inhibició-activació de Turing. L'activador, amb coeficient de difusió D_a , produeix l'inhibidor a una taxa μ i s'autoreplica a una taxa α a través d'una reacció autocatalítica. L'inhibidor degrada l'activador a velocitat λ i es difon a una taxa $D_i > D_a$; b) esquema del procés de conformació de patrons en un sistema unidimensional.

xement de més vegetació a escala curta. En conjunt, l'efecte de les retroalimentacions positives, independentment del mecanisme que representin, és millorar la disponibilitat d'aigua en zones més poblades. Les retroalimentacions negatives, en canvi, representen un augment del consum d'aigua provocat pel creixement de la vegetació, que inhibeix un major creixement de la biomassa. Com que la dispersió de plantes es dona a escales molt més curtes que la difusió d'aigua (Rietkerk *et al.*, 2002), les retroalimentacions negatives es produeixen a una escala espacial molt més gran ($D_w \gg D_v$).

Donada la semblança entre el mecanisme SDF i el principi d'activació-inhibició de Turing, els models de vegetació-aigua proporcionen el conjunt complet de patrons característics del model de Turing: a mesura que la precipitació, que és el paràmetre de control de l'aridesa de l'ecosistema, disminueix, la biomassa vegetal passa d'estar distribuïda de manera homogènia a organitzar-se deixant clapes de sòl nu, primer, després formant patrons laberíntics i, finalment, formant una matriu de taques intercalades amb sòl nu (Von Hardenberg *et al.*, 2001). A més, i depenent de les condicions inicials del model, també s'observen estructures anulars transitòries en el pas cap als patrons clapats estacionaris (Meron *et al.*, 2004).

Models espacialment no-locales: un enfocament basat en el nucli (kernel)

Els models de tipus Turing, en els quals s'inclou explícitament la dinàmica de l'aigua, permeten una identificació directa dels paràmetres del model amb els processos que representen. Alternativament, les retroalimentacions entre aigua i vegetació es poden descriure implícitament com a interaccions entre plantes. Això condueix a una nova classe de models que utilitzen una única equació en derivades parcials per descriure únicament la dinàmica espaciotemporal de la vegetació. Les interaccions planta-planta es produeixen en un rang finit i es representen mitjançant termes no-locales (integrals). Per tant, la dinàmica de la vegetació en qualsevol punt de l'espai depèn de la presència de vegetació en altres posicions. Les propietats d'aquest acoblament, per exemple si augmenta o inhibeix el creixement de les plantes així com el seu abast espacial, estan contingudes en una funció nuclear que anomenem G .

Els models basats en el nucli permeten una avaluació més directa dels mecanismes que intervien entre les interaccions planta-planta i el seu paper en la formació del patró a través de diferents opcions per a la funció nuclear. Es poden classificar depenent de com s'introdueixi el nucli en l'equació i els mecanismes que representa.

Models basats en el nucli amb interaccions competitives i facilitadores. Utilitzant arbres per il·lustrar nuclis dependents d'escala, l'abast de la facilitació sol estar determinat pel radi de la corona, mentre que el de la competència ho està per la longitud de l'arrel lateral (Figura 3a). El nucli es defineix sovint com l'addició de dues funcions gaussianes amb diferents amplades, de les quals la més ampla està invertida per tal d'incorporar l'abast més llarg de les interaccions competitives (D'Odorico *et al.*, 2006a) (Figura 3b). Donada l'analogia entre aquests nuclis i els que s'utilitzen per modelar processos neuronals, inclosa la formació de ratlles en el còrtex visual, aquests models també es denominen models neuronals (Murray, 2002).

Els models d'aquesta família es poden classificar segons si l'acoblament espacial (interaccions no-locales) s'introdueix en les equacions linealment (D'Odorico *et al.*, 2006a) o multiplicativament (Lefever i Lejeune, 1997). En el cas lineal més senzill, l'acoblament espacial s'afegeix a la dinàmica local:

(Eq. 2)

$$\frac{\partial V}{\partial t} = h(V) + \int_{\Omega} dx' dy' G(x', y'; x, y) [V(x', y') - V_0].$$

El primer terme al costat dret de l'Eq. 2 descriu la dinàmica local de la vegetació, és a dir, la dinàmica de V en una posició determinada i independentment de la quantitat de vegetació que l'envolta. El segon terme descriu l'acoblament espacial, és a dir, les interaccions entre la vegetació en una posició (x, y) i la resta del sistema, tal com denota la integral per tot l'espai $(x', y') \in \Omega$. Suposant isotropia espacial, la funció del nucli decau radialment amb la distància a la posició de la planta focal, i, per tant, es pot escriure com $G(x', y'; x, y) = G(r; x, y)$, en què (x, y) són les coordenades de la planta focal. En absència d'acoblament espacial, la densitat de vegetació augmenta o disminueix a cada punt de l'espai segons el signe d' $h(V)$. Equivalentment, l'acoblament espacial pot tenir un efecte positiu o negatiu sobre el creixement de la vegetació segons el seu signe, que es determina tant pel senyal de la funció nuclear G (Figura 3b) com per la diferència entre la densitat de vegetació en una posició determinada, $V(x', y')$, i l'estat estacionari uniforme V_0 (és a dir, el valor de densitat de vegetació tal que $h(V_0) = 0$). La forma de la funció nuclear G és, doncs, responsable del creixement o la de-

gradació de les inhomogeneïtats en la distribució espacial de la vegetació.

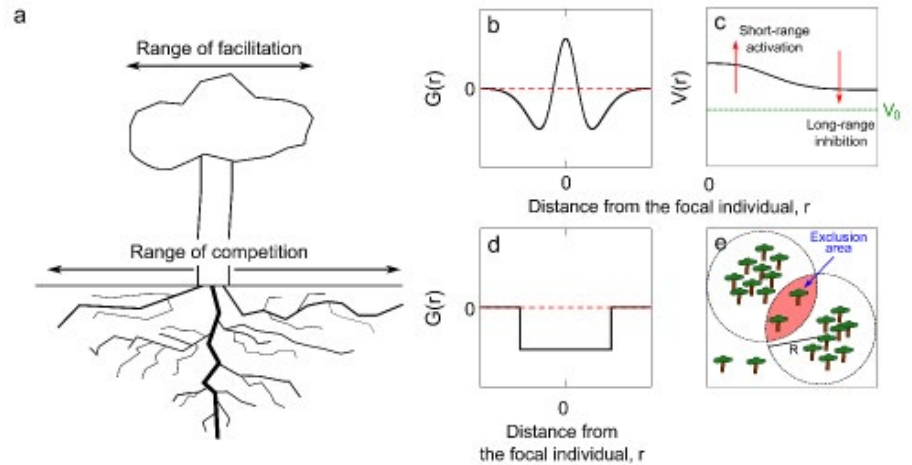
Suposant nuclis com el de la Figura 3b (positiu a prop i negatiu lluny de la planta focal), les pertorbacions en la densitat de vegetació al voltant de V_0 s'accentuen localment si són més grans que V_0 i s'atenuen d'altra manera. Això comporta la pèrdua d'estabilitat de l'estat homogeni i l'aparició d'inhomogeneïtats en el sistema. Les interaccions inhibidores de llarg abast, juntament amb termes no lineals en el terme local $h(V)$, eviten el creixement indefinit de les pertorbacions i estableixen el patró (Figura 3c). Finalment, tot i que els models neuronals imposen un límit superior a la densitat de la vegetació, permeten valors negatius de V que no tenen sentit biològic. Per evitar aquest problema, les integracions numèriques de l'Eq. 2 sempre inclouen un límit artificial a $V = 0$, de manera que la densitat de vegetació retorna a zero cada vegada que esdevé negativa.

Com a alternativa a limitar artificialment el domini de la densitat de vegetació, la modulació de l'acoblament espacial amb termes no lineals evita valors negatius per a la densitat de vegetació de forma natural. Aquest enfocament, que s'origina en el model pioner desenvolupat per Lefever i Lejeune (1997), descriu la dinàmica espaciotemporal de creixement i mort d'una sola espècie vegetal,

(Eq. 3)

$$\frac{\partial V}{\partial t} = F_1(V)F_2(V) - F_3(V),$$

on F_1 , F_2 i F_3 descriuen el creixement de la vegetació, les interaccions inhibidores entre plantes i amb l'ambient, i la pèrdua de vegetació, respectivament. Cadascuna d'aquestes tres funcions està modulada per termes integrals amb diferents funcions nuclears que actuen a diferents escales per explicar la naturalesa no-local de cada procés. Com que els autors ajusten l'escala de les interaccions inhibidores perquè sigui més gran que la de les positives, el model inclou un SDF amb facilitació de curt abast i competència de llarg abast. A més, com que cada funció F és modulada per la densitat local de vegetació, la variable V té un límit inferior natural i no pot prendre valors negatius. Partint d'aquest treball, altres models han introduït acoblaments espacials no lineals a través de termes integrals (Ruiz-Reynés *et al.*, 2017; Fernández-Oto *et al.*, 2014; Escaff *et*



↑ Figura 3. Propietats del model basat en nucli. a) Rang característic de facilitació, definit per la corona d'arbre, i de competència, definit per la longitud de l'arrel (Borgogno *et al.*, 2009); b) nucli utilitzat per representar facilitació de curt abast i competència de llarg abast; c) mecanisme d'inestabilitat que trenca la simetria en models amb interaccions facilitadores i competitives; d) nucli purament competitiu. Per als panells (b-d), $G(r)$ representa la funció del nucli i $V(r)$ la densitat de vegetació; r és la distància a l'individu focal; e) esquema de la formació d'àrees d'exclusió.

al., 2015). N'hi ha que fins i tot han combinat un plantejament de tipus Turing amb interaccions no-locales (Gilad *et al.*, 2004).

Models basats en el nucli amb interaccions purament competitives. En els apartats anteriors hem invocat l'existència de SDF en les interaccions entre plantes per explicar la formació de patrons. Tanmateix, la competència i la facilitació solen actuar simultàniament i són difícils de deslligar (Barbier *et al.*, 2008). És més, alguns estudis han posat de relleu la importància de retroalimentacions negatives de llarg abast sobre la formació de patrons (Rietkerk i Van de Koppel, 2008; Van de Koppel *et al.*, 2006), suggerint que les retroalimentacions positives de curt abast podrien ser actors secundaris que augmenten en gran mesura la resolució de les taques. Seguint aquests arguments, es va proposar una família de models purament competitiu (Martínez-García *et al.*, 2013, 2014), amb l'objectiu de donar a conèixer un conjunt mínim de processos que podrien impulsar l'aparició de patrons de vegetació en zones àrides i ecosistemes semiàrids.

Acoblament espacial lineal no-local. Inspirada en els models basats en el nucli amb facilitació de curt abast i competència de llarg

abast discutits en apartats anteriors, la formulació més senzilla de models purament competitiu també té en compte un acoblament espacial lineal. Els models d'aquesta família es poden escriure com

(Eq. 4)

$$\frac{\partial V}{\partial t} = D\nabla^2 V + \beta V \left(1 - \frac{V}{V_{\max}}\right) + \lambda \int G(r; x, y) V(r, t) dr,$$

en què el primer terme a la dreta representa la disseminació de llavors de llarg abast. El segon és un terme de creixement logístic en què el factor de limitació de creixement $(1 - V/V_{\max})$ representa la dispersió local de llavors i té en compte, per tant, la competència local per a l'espai; β és la taxa de producció de llavors. El tercer terme és l'acoblament espacial. Com que la funció del nucli $G(r; x, y)$ només representa interaccions competitives, és per força una funció negativa; λ és un paràmetre positiu que controla la intensitat de la competència. A causa del terme lineal no-local, V pot prendre valors negatius i s'ha d'imposar un límit artificial a $V = 0$ per a integracions numèriques de l'Eq. 4. Com que λ i V són sempre positius i G és negatiu, l'acoblament espacial sempre és negatiu i, per tant, representa una contribució a la pèrdua de biomassa. Una opció típica per al

nucli G és una funció de la coordenada de distància de tipus caixa invertida (Figura 3d). No obstant això, utilitzant una anàlisi d'estabilitat lineal de l'Eq. 4 es pot demostrar que molts altres nuclis indueixen la formació de patrons. Seguint aquest enfocament, la forma dels patrons, ja siguin laberints o clapes de vegetació, s'assembla als obtinguts en models de tipus Turing (Figura 4a, b).

Interaccions espacials no-locales i no-lineals. Alternativament, hom pot introduir interaccions no-locales de manera no-lineal, modulant ja sigui el creixement o la pèrdua de biomassa. En ambdós casos recuperem la mateixa seqüència de patrons. Primer discutirem el model amb un terme no-local introduït a Martínez-García *et al.* (2013), que assumeix que el creixement de la població segueix una seqüència de producció de llavors, dispersió local i establiment, i que la població disminueix a un ritme constant,

(Eq. 5)

$$\frac{\partial V}{\partial t} = P_E(\tilde{V}, \delta)\beta V(1 - V) - \alpha V,$$

en què β és la taxa de producció de llavors, δ és el paràmetre d'intensitat de competència i $\tilde{V}(x, y, t)$ és la densitat mitjana de vegetació al voltant de la posició focal (x, y) , que anomenarem densitat de vegetació no-local a continuació. Es calcula com:

(Eq. 6)

$$\tilde{V}(x, y, t) = \int g(r; x, y)V(r, t)dr.$$

Cal remarcar aquí la diferència entre la funció del nucli g a l'Eq. 6 i les funcions nuclears G definides prèviament. En tots dos casos, ens hi referim com a funcions nuclears perquè entren a la integral de l'equació, però representen diferents magnituds. La funció G conté informació sobre interaccions entre plantes en funció de la distància entre elles, i pot representar facilitació si és positiva i competència si és negativa (Figura 3b). Per contra, g només defineix una àrea d'influència d'una planta focal, típicament determinada per l'escala característica de la funció, R , i per com aquesta influència canvia en l'espai. Podem utilitzar la longitud típica de les arrels multiplicada per dos com una primera aproximació de R , però

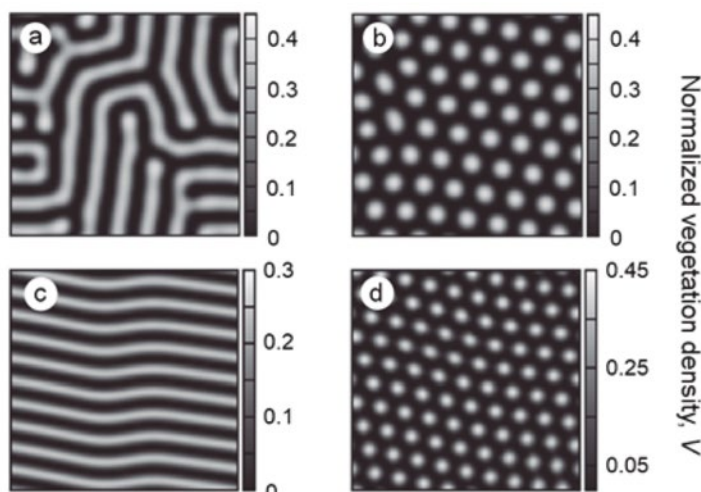
calen mesures empíriques per determinar el rang en el qual els individus d'una espècie de planta determinada poden influir en els seus veïns. Per tant, g sempre és una funció positiva normalitzada a 1, independentment de la naturalesa de les interaccions considerades en el model. Finalment, ens limitarem aquí a casos isotròpics en què la funció del nucli només depèn de la distància radial de la planta focal.

Mentre que la pèrdua de vegetació se suposa que es produeix a una taxa constant α , el creixement de la població es modelitza a través d'una seqüència de producció de llavors, dispersió local i establiment. Matemàticament, això es representa amb tres factors que contribueixen al primer terme a la dreta de l'Eq. 5. Inicialment, les plantes produeixen llavors a una taxa constant β ; si assumíssim que cada llavor s'estableix i dona lloc a una nova planta, llavors el creixement de la biomassa estaria representat únicament per un terme βV . Tanmateix, el model considera dos mecanismes competitius que actuen després de la producció de llavors. El primer és la dispersió local de llavors i la competència per l'espai. Seguint el raonament de l'Eq. 4, assumim que la disponibilitat d'espai limita la densitat màxima en cada punt de l'espai a un valor màxim V_{max} . Per simplicitat, aquest valor màxim es pot rescalcar de manera que V_{max} sigui 1, i la proporció d'espai disponible en una posició x, y sigui

$1 - V(x, y, t)$. Això explica el factor $1 - V(x, y, t)$ que limita el creixement a l'Eq. 5. El segon mecanisme és la competència pels recursos vehiculada per la probabilitat d'establiment de plantes. El model assumeix que una vegada s'han superat les limitacions d'espai, les llavors han de superar la competència amb plantes ja establertes pels recursos, principalment d'aigua. Aquest procés s'introdueix amb un terme de probabilitat d'establiment, P_E . Com que la captació d'aigua la fan les arrels, P_E és una funció de la densitat de vegetació modulada pel paràmetre de força de competència, δ , que representa bàsicament la limitació per recursos. Això vol dir que en condicions d'abundància d'aigua ($\delta = 0$), la competència per l'aigua no és intensa i P_E és 1, mentre que en paisatges extremadament àrids ($\delta \rightarrow \infty$) les noves plantes no poden establir-se. A més, poblacions més denses també representen escenaris més competitius, de manera que la probabilitat d'establiment disminueix amb una creixent densitat de vegetació:

(Eq. 7)

$$\left(\frac{\partial P_E}{\partial \tilde{V}}\right) < 0.$$



↑ Figura 4. Patrons generats per models basats en nucli amb interaccions purament competitives en el terme de mortalitat. Les interaccions no-locales entren linealment (a, b) o no linealment (c, d) en el model. Dades de simulació i parametrització com a Martínez-García *et al.* (2014).

Una descripció completa del model necessita especificar la funció del nucli g i la probabilitat d'establiment PE . Tanmateix, amb aquesta formulació general ja es pot demostrar l'existència de patrons, sempre que la influència de les plantes en la competència pels recursos (és a dir, la forma de la funció g) compleixi una sèrie de condicions (Martínez-García *et al.*, 2013). Concretament, una condició necessària és que la transformada de Fourier de g esdevingui negativa per algun nombre d'ona, cosa que es compleix amb qualsevol funció que presenti una discontinuïtat a una distància de la planta focal. Aquesta distància estaria relacionada amb la llargada típica de l'arrel. Un exemple d'aquests nuclis és una funció de tipus caixa (Figura 3d invertida). Una vegada que la funció nuclear g compleix aquesta condició, la parametrització del model determina si els patrons es formen o no. Per a valors baixos de la força de competència δ , un estat homogeni amb $V \neq 0$ és estable; a mesura que augmenta δ , l'estat homogeni es torna inestable i la distribució estacionària de la vegetació consisteix en un patró de ratlles de vegetació i sòl nu intercalades. Si δ continua augmentant, el patró espacial canvia a clapes de vegetació escampades sobre un fons de sòl nu. Aquestes clapes es disposen en una xarxa hexagonal (Figura 4b, d) similar a les que es registren en diverses espècies d'animals territorials (Pringle i Tarnita, 2017). Finalment, en el límit de competència molt forta ($\delta \rightarrow \infty$), l'únic estat estable és un de desèrtic en què $V = 0$.

Una formulació alternativa dins d'aquesta família de models consisteix a assumir que la competència pels recursos influeix en la probabilitat que té una planta de morir en lloc de la d'establir-se. Matemàticament, això vol dir que $P_E = 1$ i que la mortalitat es modula amb una probabilitat de morir P_D ,

(Eq. 8)

$$\frac{\partial V}{\partial t} = \beta V(1 - V) - \alpha P_D(\bar{V}, \delta)V.$$

Com que el paper de P_D és el d'augmentar la mortalitat de les plantes en comptes d'inhibir-ne el creixement, les seves propietats són contràries a les de P_E (Martínez-García *et al.*, 2014). S'ha demostrat que els termes de mortalitat modulats per la competència no-local afavoreixen l'agrupament d'individus en models poblacionals (Birch i Young, 2006).

En aquesta secció hem parlat de dues implementacions diferents d'interaccions no-locales

que donen lloc a la mateixa seqüència de patrons. Les condicions necessàries per tenir patrons estan completament incorporades en la forma de les interaccions espacials a través de la negativitat de la transformada de Fourier de la funció nuclear g . A més, una anàlisi espectral dels patrons indica que tenen una periodicitat entre una i dues vegades el rang R d'interaccions espacials (Martínez-García *et al.*, 2013). Aquests dos resultats suggereixen que la inestabilitat que trenca la simetria de l'estat homogeni i afavoreix la transició als patrons està codificada en el terme no-local, més que no pas en algun tipus de no-linealitat en la dinàmica local del model. Per a determinades formes de la funció nuclear g , les inhomogeneïtats en la distribució de vegetació es magnifiquen per la formació d'àrees d'exclusió, és a dir, regions de l'espai en què la densitat d'arbres i , per tant, la competència entre plantes són extremadament altes (Martínez-García *et al.*, 2014; Pigolotti *et al.*, 2007). La formació d'aquestes àrees, impulsada només per la competència i sense cap interacció facilitadora, també proporciona un argument per explicar la distància entre taques de vegetació. Una distribució aleatòria i espacial heterogènia de la vegetació tindrà màxims locals, és a dir, regions de l'espai amb una major densitat de plantes. En el cas en què dos d'aquests màxims estiguin separats per una distància entre R i $2R$, les plantes d'un grup no interactuaran amb les de l'altre perquè estaran separades per una distància més gran que el rang d'interacció R (Figura 3e). Com que la distància entre aquests dos grups és inferior a $2R$, hi ha una regió a mig camí entre els dos grups en què les llavors germinants competeixen amb les plantes d'ambdós grups per tal d'establir una nova planta. Aquestes regions entre grups són les anomenades àrees d'exclusió. De la mateixa manera, quan la competència no-local s'implementa en el terme de mortalitat, la competència és més forta en les àrees d'exclusió i la biomassa vegetal tendeix a desaparèixer en aquestes regions. Una vegada que els individus desapareixen de la regió entre clapes, les plantes del grup experimenten una competència més feble per als recursos, la qual cosa dona com a resultat una retroalimentació positiva que augmenta la biomassa dins de la taca.

Conclusions

Malgrat les diferències entre els models que hem revisat i els elements biològics que consideren, tots els models recuperen el mateix es-

pectre de patrons, cosa que posa de manifest que la formació de patrons és independent del model i dels mecanismes que incorpori. En aquest context, sorgeixen dues línies de recerca diferents. D'una banda tenim els estudis amb base biològica, que haurien de tenir com a objectiu combinar models específics del sistema amb mesures empíriques de retroalimentacions vehiculades per la vegetació. D'altra banda tenim els esforços teòrics, que haurien d'avançar cap a la reconciliació dels dos tipus de models, els de tipus Turing i els basats en funcions nuclears, i establir una connexió directa entre els mecanismes inclosos en cadascun d'ells. Aquesta connexió encara no s'ha fet, excepte per certes aproximacions dels models neuronals, en què el terme no-local s'expandeix en una sèrie d'operadors diferencials (Borgogno *et al.*, 2009). Fins on sabem, cap dels intents de derivar un model per al camp de vegetació basat en una funció nuclear a partir d'una descripció més fonamental que consideri la dinàmica de l'aigua i la vegetació ha reproduït adequadament la forma de les funcions nuclears (Martínez-García *et al.*, 2014).

Des d'un punt de vista mecanicista, a més de recapitular satisfactòriament la varietat de patrons de vegetació observats en la naturalesa, els models SDF i de competència de llarg abast poden explicar l'emergència d'autoorganització espacial en molts altres sistemes. Per exemple, una combinació de forces atractives i repulsives actuant a diferents escales és responsable de la formació de ratlles regulars en colònies de musclos. Altes densitats d'individus augmenten la competència pels nutrients a llargues distàncies, però faciliten l'adhesió dels musclos al substrat a escales més curtes (Rietkerk i Van de Koppel, 2008). Altres models que estudien la formació de diferents estructures en l'agrupació d'animals també es basen en principis similars d'atracció-repulsió o d'inhibició-activació (Couzin *et al.*, 2002; Couzin, 2003; Martínez-García *et al.*, 2015; Liu *et al.*, 2013; Liu *et al.*, 2016; Vicsek i Zafeiris, 2012; Alonso *et al.*, 2002). D'altra banda, encara que la idea que només les interaccions competitives o forces repulsives poden conduir a l'agrupació i la formació de patrons sigui contraintuïtiva, s'ha observat en molt diversos escenaris. En sistemes biològics, hom ha predit agrupaments d'espècies en l'espai dels nínxols en el context d'espècies que competeixen per recursos compartits (Scheffer i Van Nes, 2006; Pigolotti *et al.*, 2007). Altres exemples provenen de la física, com ara la for-

mació dels anomenats cristalls de raïm en algunes molècules i col·loïdes que interactuen via forces repulsives efectives (Mladek *et al.*, 2006; Likos *et al.*, 2007; Delfau *et al.*, 2016). La formació de patrons en aquests sistemes tan dispers comparteix algunes propietats: la competència induïx una distribució hexagonal dels grups i la transició als patrons està controlada matemàticament pel signe de la transformada de Fourier de la funció nuclear. Aprofundir en la generalitat d'aquestes propietats de l'agrupament induït per repulsió/competència és un dels grans reptes d'aquest camp.

En conjunt, aquest compendi de sistemes mostra que patrons aparentment idèntics poden emergir en diferents escenaris i com a

conseqüència de diferents interaccions. Això és especialment important des d'un punt de vista ecològic, ja que els patrons que semblen idèntics, però que provenen de diferents mecanismes, poden tenir conseqüències totalment diferents a nivell de l'(eco)sistema que requeririen estratègies de gestió completament diferents.

Agraïments

Donem les gràcies als nostres estrets col·laboradors Justin M. Calabrese i Emilio Hernández-García. També agraïm a Corina E. Tarnita, Federico Vázquez, Damià Gomila, Miguel Ángel Muñoz i Juan A. Bonachela que ens hagin cedit informació i col·laboracions sobre

aquests temes i altres de relacionats. Finalment, agraïm a Òscar Guadayol i Mariona Segura la traducció del manuscrit original al català. RMG és becari postdoctoral de Life Sciences Research Foundation. Aquest treball està finançat per la Fundació Gordon & Betty Moore a través de la subvenció GBMF2550.06 a RMG i el Ministeri d'Economia i Competitivitat i Fons Europeu de Desenvolupament Regional a través del projecte CTM2015-66407-P (MINECO/FEDER) a CL.

Bibliografia

- ALONSO, D. [et al.] (2002). «Mutual interference between predators can give rise to Turing spatial patterns». *Ecology*, 83(1): 28–34.
- DE ANGELIS, D. L.; YUREK, S. (2017). «Spatially Explicit Modeling in Ecology: A Review». *Ecosystems*, 20: 284–300.
- BAILEY, R. M. (2011). «Spatial and temporal signatures of fragility and threshold proximity in modelled semi-arid vegetation». *Proc. R. Soc. London Ser. B*, 278(1708): 1064–1071.
- BARBIER, N. [et al.] (2008). «Spatial decoupling of facilitation and competition at the origin of gapped vegetation patterns». *Ecology*, 89(6): 1521–1531.
- BIRCH, D. A.; YOUNG, W. R. (2006). «A master equation for a spatial population model with pair interactions». *Theor. Popul. Biol.*, 70(1): 26–42.
- BONACHELA, J. A. [et al.] (2015). «Termite mounds can increase the robustness of dryland ecosystems to climatic change». *Science*, 347(6222): 651–655.
- BORGOGNO, F. [et al.] (2009). «Mathematical models of vegetation pattern formation in ecohydrology». *Rev. Geophys.*: 47(1), 1–36.
- BUTLER, T.; GOLDENFELD, N. (2009). «Robust ecological pattern formation induced by demographic noise». *Phys. Rev. E*, 80(3): 30902.
- COUZIN, I. D. [et al.] (2002). «Collective Memory and Spatial Sorting in Animal Groups». *J. Theor. Biol.*, 218(1): 1–11.
- COUZIN, I. D.; KRAUSE, J. (2003). «Self-Organization and Collective Behavior in Vertebrates». *Advan. Study Behav.*, 32: 1–75.
- D'ODORICO, P. [et al.] (2006a). «Patterns as indicators of productivity enhancement by facilitation and competition in dryland vegetation». *J. Geophys. Res. Biogeosci.*, 111(3): 1–7.
- D'ODORICO, P. [et al.] (2006b). «Vegetation patterns induced by random climate fluctuations». *Geophys. Res. Lett.*, 33(19): L19404.
- DEBLAUWE, V. [et al.] (2008). «The global biogeography of semi-arid periodic vegetation patterns». *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 17(6): 715–723.
- DELFAU, J. B. [et al.] (2016). «Pattern formation with repulsive soft-core interactions: Discrete particle dynamics and Dean-Kawasaki equation». *Phys. Rev. E*, 94(4): 42120.
- ESCAFF, D. [et al.] (2015). «Localized vegetation patterns, fairy circles, and localized patches in arid landscapes». *Phys. Rev. E*, 91(2): 30–32.
- FERNANDEZ-OTO, C. [et al.] (2014). «Strong interaction between plants induces circular barren patches: fairy circles». *Philos. Trans. R. Soc. A-Math. Phys. Eng. Sci.*, 372(2027): 20140009.
- GILAD, E. [et al.] (2004). «Ecosystem Engineers: From Pattern Formation to Habitat Creation». *Phys. Rev. Lett.*, 93(9): 98105.
- VON HARDENBERG, J. [et al.] (2001). «Diversity of Vegetation Patterns and Desertification». *Phys. Rev. Lett.*, 87(19): 198101.
- HILLE RIS LAMBERS, R. [et al.] (2001). «Vegetation Pattern Formation in Semi-Arid Grazing Systems». *Ecology*, 82(1): 50.
- KEALY, B. J.; WOLLKIND, D. J. (2012). «A Nonlinear Stability Analysis of Vegetative Turing Pattern Formation for an Interaction-Diffusion Plant-Surface Water Model System in an Arid Flat Environment». *Bull. Math. Biol.*, 74(4): 803–833.
- KLAUSMEIER, C. A. (1999). «Regular and Irregular Patterns in Semiarid Vegetation». *Science*, 284(5421): 1826–1828.
- KLEIN, W. [et al.] (1994). «Repulsive potentials, clumps and the metastable glass phase». *Physica A*, 205(4): 738–746.
- VAN DE KOPPEL, J. [et al.] (2005). «Scale-dependent feedback and regular spatial patterns in young mussel beds». *Am. Nat.*, 165(3): E66–77.
- VAN DE KOPPEL, J. [et al.] (2006). «Scale-dependent inhibition drives regular tussock spacing in a freshwater marsh». *Am. Nat.*, 168(5): E136–47.
- LEFEVER, R.; LEJEUNE, O. (1997). «On the origin of tiger bush». *Bull. Math. Biol.*, 59(2): 263–294.
- LIKOS, C. N. [et al.] (2007). «Why do ultrasoft repulsive particles cluster and crystallize? Analytical results from density-functional theory». *J. Chem. Phys.*, 126(22): 1–18.
- LIU, Q. X. [et al.] (2013). «Phase separation explains a new class of self-organized spatial patterns in ecological systems». *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 110(29): 11905–10.
- LIU, Q. X. [et al.] (2016). «Phase separation driven by density-dependent movement: A novel mechanism for ecological patterns». *Phys. Life Rev.*, 19: 107–121.
- MARTÍNEZ-GARCÍA, R. [et al.] (2014). «Minimal mechanisms for vegetation patterns in semiarid regions». *Philos. Trans. R. Soc. A-Math. Phys.*, 372: 20140068.
- MARTÍNEZ-GARCÍA, R. [et al.] (2015). «Pattern Formation in Populations with Density-Dependent Movement and Two Interaction Scales». *PLoS ONE*, 10: e0132261.
- MARTÍNEZ-GARCÍA, R. [et al.] (2013). «Vegetation pattern formation in semiarid systems without facilitative mechanisms». *Geophys. Res. Lett.*, 40: 6143–6147.
- MARTÍNEZ-GARCÍA, R. [et al.] (2013). «Spatial patterns in mesic savannas: The local facilitation limit and the role of demographic stochasticity». *J. Theor. Biol.*, 333: 156–165.
- MERON, E. (2018). «From Patterns to Function in Living Systems: Dryland Ecosystems as a Case Study». *Annu. Rev. Condens. Matter Phys.*, 9: 79–103.
- MERON, E. (2016). «Pattern formation - A missing link in the study of ecosystem response to environmental changes». *Math. Biosci.*, 271: 1–18.
- MERON, E. [et al.] (2004). «Vegetation patterns along a rainfall gradient». *Chaos Solitons Fractals*, 19(2): 367–376.
- MLADEK, B. M. [et al.] (2006). «Formation of polymorphic cluster phases for a class of models of purely repulsive soft spheres». *Phys. Rev. Lett.*, 96(4): 3–6.
- MURRAY, J. D. (2002). *Mathematical biology. Vol II*, Springer.
- PIGOLOTTI, S. [et al.] (2007). «Species Clustering in Competitive Lotka-Volterra Models». *Phys. Rev. Lett.*, 98(25): 258101.
- PRINGLE, R. M.; TARNITA, C. E. (2017). «Spatial self-organization in Arid Ecosystems: Integrating multiple mechanisms of regular-pattern formation». *Annu. Rev. Entomol.*, 62: 356–77.
- RIDOLFI, L. [et al.] (2011). *Noise-induced phenomena in the environmental sciences*, Cambridge University Press.
- RIETKERK, M. [et al.] (2004). «Self-organized patchiness and catastrophic shifts in ecosystems». *Science (New York, N.Y.)*, 305(5692): 1926–9.
- RIETKERK, M. [et al.] (2002). «Self-Organization of Vegetation in Arid Ecosystems». *Am. Nat.*, 160(4): 524–530.
- RIETKERK, M.; VAN DE KOPPEL, J. (2008). «Regular pattern formation in real ecosystems». *Trends Ecol. Evol.*, 23(3): 169–175.
- RUIZ-REYNÉS, D. [et al.] (2017). «Fairy circle landscapes under the sea». *Science Advances*, 3: e1603262.
- SCHIEFFER, M.; CARPENTER, S. R. (2003). «Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation». *Trends Ecol. Evol.*, 18(12): 648–656.
- SCHIEFFER, M.; VAN NES, E. H. (2006). «Self-organized similarity, the evolutionary emergence of groups of similar species». *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. of Sciences of the United States of America*, 103(16): 6230–6235.
- SITEUR, K. [et al.] (2014). «Beyond Turing: The response of patterned ecosystems to environmental change». *Ecol. Complex.*, 20: 81–96.
- SOLÉ, R. V.; BASCOMPTE, J. (2006). *Self-organization in complex ecosystems*, Princeton University Press.
- TARNITA, C. E. [et al.] (2017). «A theoretical foundation for multi-scale regular vegetation patterns». *Nature*, 541(7637): 398–401.
- TURING, A. M. (1952). «The chemical basis of morphogenesis». *Philos. Trans. R. Soc. B-Biol. Sci.*, 237(641): 37–72.
- VICSEK, T.; ZAFERIS, A. (2012). «Collective motion». *Physics Reports*, 517(3): 71–140.