

STREPEN EN STIPPEN OP DE STEPPE

Steppes in bijvoorbeeld Mexico en op het Afrikaanse continent herbergen een breed scala aan fascinerende vegetatiepatronen. Toch is er een relatief eenvoudig model, gebaseerd op biologische principes, dat hun ontstaan kan simuleren. Hoe zit dit zogeheten Klausmeiermodel in elkaar en wat kunnen we ervan leren over de effecten van bijvoorbeeld droogte?

Anders dan in het natte Noord-Europa wordt de groei van vegetatie in een steppeklimaat en in andere semi-aride gebieden voornamelijk beperkt door de beschikbaarheid van water. Oftewel, een toename in de neerslag leidt altijd tot een toename in de begroeiing. Klausmeier [3] suggereerde dat de interactie tussen water en vegetatie de bepalende factor is in het ontstaan van de patronen in figuur 1. Op basis van deze aanname droeg hij een wiskundig model aan dat inderdaad een breed scala aan patronen kan simuleren. Voordat we ons eigen project uit de doeken doen, dat we onder begeleiding van Robbin Bastiaansen hebben gedaan, zullen we dit model nader bekijken.

Over de gemodelleerde steppe denken we voor het gemak als een oneindig groot X, Y -rooster. Het Klausmeiermodel, dat de ontwikkeling van de watervoorraad $W(X, Y, T)$ en de hoeveelheid vegetatie (ook wel biomassa) $B(X, Y, T)$ op een vereenvoudigde wijze beschrijft, bestaat uit twee vergelijkingen en behelst in totaal zeven processen.

$$\begin{cases} \frac{\partial W}{\partial T} = \underbrace{A}_{\text{regenval}} - \underbrace{LW}_{\text{verdamping}} + \underbrace{V \frac{\partial W}{\partial X}}_{\text{advectie}} + \underbrace{D \left(\frac{\partial^2 W}{\partial X^2} + \frac{\partial^2 W}{\partial Y^2} \right)}_{\text{waterdiffusie}} - \underbrace{RW B^2}_{\text{opname}} \\ \frac{\partial B}{\partial T} = \underbrace{JRW B^2}_{\text{opname}} - \underbrace{MB}_{\text{verval}} + \underbrace{D \left(\frac{\partial^2 B}{\partial X^2} + \frac{\partial^2 B}{\partial Y^2} \right)}_{\text{biomassadiffusie}} \end{cases} \quad (1)$$

Van deze zeven processen hebben vier enkel betrekking op de watervoorraad en twee alleen op de hoeveelheid biomassa. Deze beschrijven we eerst.

Een constante en over de gehele steppe uniforme regenval A introduceert water in het systeem. Een fractie L van de watervoorraad verdampt of infiltreert in de diepere grondlagen en wordt zo weer uit de steppe verwijderd. In het geval dat de regen valt op een helling, stroomt een deel van het water naar beneden met snelheid V ; dit noemen we advectie. Voor het gemak zullen we veronderstellen dat de helling alleen in de X -richting loopt en uniform over het gehele domein is, en dus dat V constant is. De advectieterm is daarmee gelijk aan $V(\partial W / \partial X)$. Diffusie van water dempt verschillen in de concentratie van water tussen aangrenzende gebieden; de diffusiecoëfficiënt duiden we aan met E . Evenzo staat in de vergelijking voor de ontwikkeling van de hoeveelheid biomassa een diffusie-term met coëfficiënt D , die plantenverspreiding modelleert. Het natuurlijke verval van biomassa wordt beschreven met behulp van de term MB , waarbij M de snelheid van het afsterven van planten beschrijft.

Het laatste proces beschrijft de interactie tussen water en biomassa. Biomassa neemt water op met snelheid R en groeit met een constante snelheid J per opgenomen eenheid water. Je zou daarom verwachten dat dit proces gemodelleerd wordt met de term $RBJW$. Echter, plantenwortels maken de grond ook poreuzer, wat ervoor zorgt dat water eenvoudiger wordt opgenomen. Dit heeft als gevolg dat de hoeveelheid biomassa weer sneller toeneemt. Klausmeier modelleert dit met een extra factor B , wat leidt tot de term $RB^2 JW$. We spreken hier van een positieve terugkoppeling, omdat de hoeveelheid biomassa sneller toeneemt in gebieden waar al veel biomassa is. Deze niet-lineariteit zorgt uiteindelijk voor de patroonvorming van de vegetatie.

Vereenvoudiging en simulatie

Het doel van ons project is om het Klausmeiermodel te implementeren in de programmeertaal Python en, met behulp van deze implementatie, te onderzoeken wat de effecten zijn van bijvoorbeeld droogte, ontbossing of snelheid van waterdiffusie. Dit onderzoek wordt een stuk eenvoudiger als we het aantal vrij te kiezen parameters minimaliseren. Door op een slimme manier nieuwe variabelen te introduceren, kunnen we de huidige acht parameters A, L, V, E, R, J, M en D terugbrengen naar slechts vier, die respectievelijk het lokale klimaat, de topografie, het vegetatietype en de bodemkwaliteit representeren. We nodigen de geïnteresseerde lezer uit om de exacte afleiding van het nieuwe model, dat te zien is in vergelijking 2, terug te lezen in [3].

$$\begin{cases} \frac{\partial w}{\partial t} = a - w - wb^2 + \nu \frac{\partial w}{\partial x} + \epsilon \left(\frac{\partial^2 w}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 w}{\partial y^2} \right), \\ \frac{\partial b}{\partial t} = wb^2 - mb + \frac{\partial^2 b}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 b}{\partial y^2}, \end{cases} \quad (2)$$

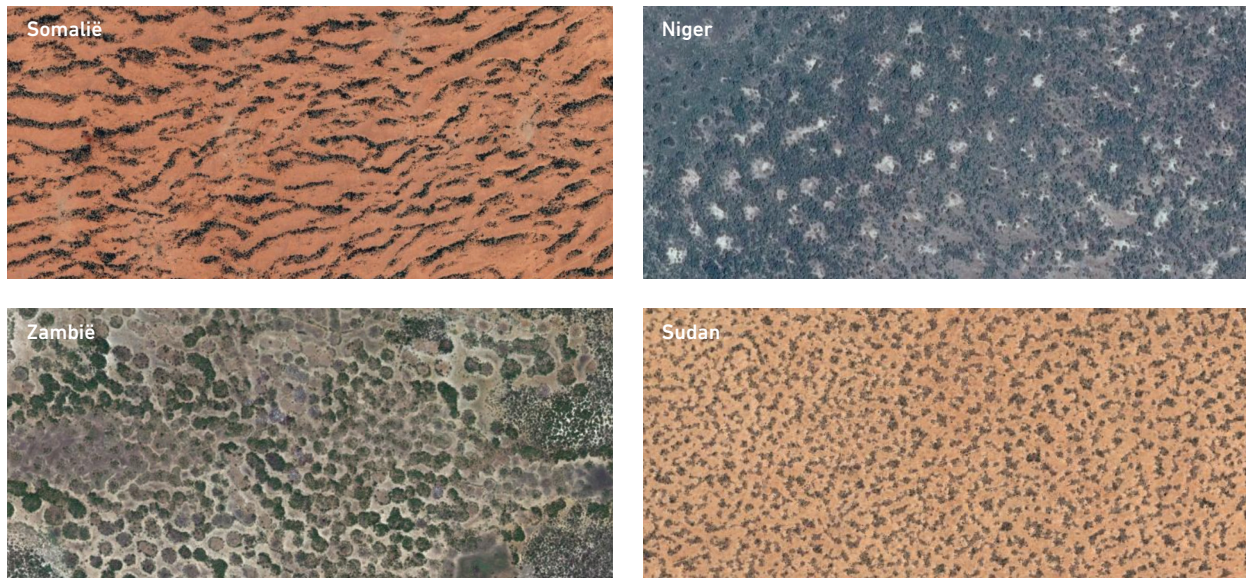
Om dit model van het vorige te onderscheiden, duiden we de ruimte- en tijdcoördinaten x, y en t , de watervoorraad w en de hoeveelheid biomassa b nu aan met kleine letters. Deze zijn gerelateerd aan het systeem in vergelijking 1 via

$$w = \frac{J\sqrt{R}}{\sqrt{L}} W, \quad b = \sqrt{\frac{R}{L}} B, \quad x = \sqrt{\frac{L}{D}} X, \quad y = \sqrt{\frac{L}{D}} Y, \quad \text{en } t = LT. \quad (3)$$

De vier nieuwe parameters a, ν, m en ϵ zijn als volgt uit te drukken in de variabelen uit het systeem van vergelijking 1:

$$a = \frac{AJ\sqrt{R}}{L^{\frac{3}{2}}}, \quad \nu = \frac{V}{\sqrt{LD}}, \quad m = \frac{M}{L}, \quad \text{en } \epsilon = \frac{E}{D}. \quad (4)$$

De eerste parameter a geeft aan hoe ‘waterrijk’ de omgeving is: a is groot bij veel neerslag, weinig verdamping, veel opname of als de planten maar weinig water nodig hebben om te groeien. De parameter ν karakteriseert de invloed van de lokale topografie op de verspreiding van water en vegetatie. Een steile helling met langzaam groeiende struiken geeft bijvoorbeeld een grote ν . De verhouding tussen de mate waarin vegetatie en water het systeem verlaten wordt uitgedrukt door m . Een klimaat met relatief weinig verdamping en kortlevende planten zou een wat grotere m hebben. Tot slot duidt ϵ de ratio tussen diffusie van water en vegetatie aan; als ϵ klein is, kan dat bijvoorbeeld weerspiegelen dat water in de bodem zich moeilijk laat aanzuigen door plantenwortels – zoals het geval is bij een rotsige bodem. Voor de implementatie van het (geschaalde) Klausmeiermodel in Python representeren we de steppe als een vierkant grid met N roosterpunten langs beide assen. We discretiseren de vergelijkingen in (2) met behulp van de achterwaardse Eulermethode met betrekking tot de tijdstap; een robuuste methode voor dergelijke systemen. De implementatie blijkt snel te werken. Bij elke tijdstap moet een zogeheten Sylvester-vergelijking worden opgelost (zie [2]) om de hoeveelheid water en biomassa in elk roosterpunt te verkrijgen. Dit kan in een rekentijd van slechts $\mathcal{O}(N^3)$. Als randvoorwaarden zijn periodieke grenzen genomen: alles wat rechts van het tweedimensionale rooster afstroomt, komt er links weer op.



Figuur 1. Vegetatiepatronen via Google Earth in verschillende Afrikaanse landen, uit [1, pagina 10]. De gebieden in de afbeeldingen zijn drie tot vijf kilometer breed, al kunnen deze patronen zich verspreiden over tientallen kilometers.

Resultaten in een verdrogend klimaat

We hebben verschillende simulaties met dit model uitgevoerd. Voor dit artikel zullen we ons beperken tot de simulaties die de patronen uit figuur 1 reproduceren. We beginnen met een compleet egaal begroeid vlak:

$$w_S(x, y) = \frac{a - \sqrt{a^2 - 4m^2}}{2} \quad \text{en} \quad b_S(x, y) = \frac{2m}{a - \sqrt{a^2 - 4m^2}}. \quad (5)$$

Dit is een stabiel evenwicht in het Klausmeiermodel zolang $a > 2m$, oftewel zolang er genoeg water beschikbaar is om het afsterven van planten te compenseren [4]. Vervolgens stellen we de plantensoort en lokale topografie vast met parameters m en ν . Door stapsgewijs a te verminderen vanaf 4,5 tot 0, simuleren we een steeds droger wordend klimaat. Daarbij maken we onderscheid tussen twee bodemtypen: een rotsige bodem waar waterdiffusie verwaarloosbaar is ($\epsilon = 0$), en een permeabele bodem ($\epsilon = 500$).

Als we a te snel laten afnemen tot 0 verdwijnt alle vegetatie direct (oftewel, $b = 0$) en blijft een woestijn over. Alleen bij een langzame afname in a heeft de vegetatie eerst de kans om patronen te vormen. We bekijken nu de simulaties op twee verschillende bodemtypes.

Eerste simulatie

De simulatie voor een rotsige bodem is te zien in figuur 2. In een droger wordend klimaat gaat de vegetatie banden vormen die dwars op de helling liggen. Daarbij verplaatsen deze vegetatiebanden zich heuvelopwaarts. Als a afneemt, wordt de onderlinge afstand tussen de banden groter. Uiteindelijk verdwijnt ook hier alle beplanting als a dicht genoeg bij 0 komt.

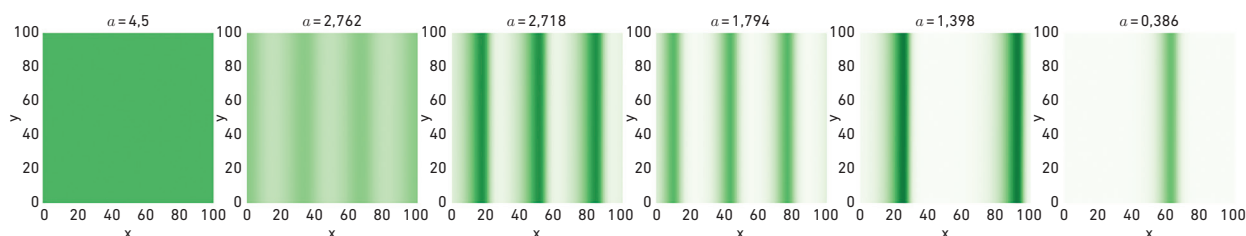
Een blik op figuur 1 laat de gelijkenis zien met het patroon in Somalië, waar de helling naar het noorden oploopt: ook hier zijn de planten dwars over de helling in banden gedra-

peerd. We kunnen nu het model gebruiken om dit patroon te verklaren.

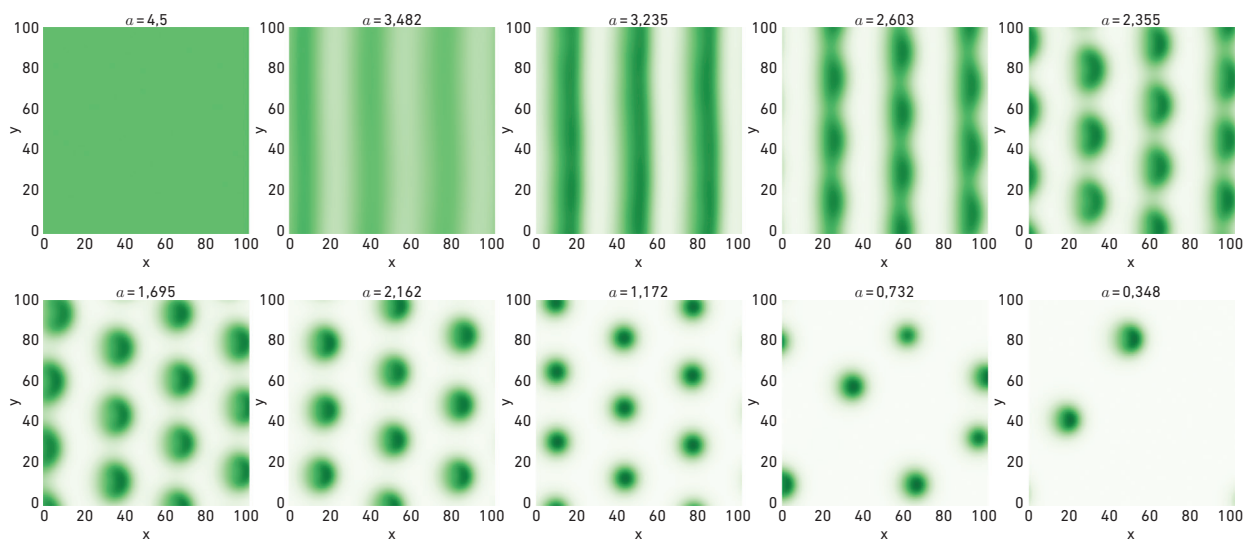
Het vormen van dit bandenpatroon is een handige methode van de planten om met minder regenwater toch te overleven. Het braakliggende stuk land tussen de banden dient om regenwater te verzamelen. Dit regenwater stroomt deels heuvelafwaarts, tot het een plantenband tegenkomt. Zo heeft iedere band zijn eigen stuk land heuvelopwaarts om regenwater te verzamelen. Als het droger wordt en a afneemt, moet dit verzamelingsgebied groter zijn om toch genoeg regenwater te verzamelen, waardoor de afstand tussen vegetatiebanden toeneemt. Verder is de hoeveelheid bodemwater het grootst aan de onderrand van dit verzamelingsgebied, waardoor planten hier het snelst groeien. De planten onder aan de vegetatieband krijgen juist nauwelijks water, omdat die al is opgemaakt door de vegetatie er vlak boven. Bovenaan de band groeien planten, terwijl ze onderaan afsterven: de plantenband beweegt heuvelopwaarts! Dit fenomeen is ook daadwerkelijk waargenomen [3].

Tweede simulatie

Bij de tweede simulatie nemen we nu aan dat de bodem waterdiffusie toelaat: $\epsilon = 500$. In figuur 3 zien we het resultaat. Ook hier worden in een verdrogend klimaat eerst banden gevormd. Echter blijken deze banden nu niet stabiel te zijn: ze vervallen in kleine stippen, die ook heuvelopwaarts bewegen. Het aantal stippen neemt vervolgens af samen met de regenval, tot uiteindelijk alle vegetatie verdwijnt. Dit stippenpatroon van vegetatie wordt regelmatig waargenomen in dorre klimaten – zie bijvoorbeeld de afbeeldingen uit Zambia in figuur 1. Waarom zorgt de diffusie van bodemwater er dan voor dat deze banden vervallen tot stippen? Het grote verschil met de eerste simulatie is dat water nu niet alleen bergafwaarts beweegt, maar – via diffusie – ook zijwaarts. Als een gebied iets



Figuur 2. Simulatie van een droger wordend klimaat zonder waterdiffusie waarbij uiteindelijk bandenpatronen optreden. Start op $a = 4,5$ tot $a = 0$ met $\partial a / \partial t = -0,001$, en $m = 0,45$, $\nu = 182,5$ en $\epsilon = 0$.



Figuur 3. Simulatie van een droger wordend klimaat met waterdiffusie waarbij uiteindelijk stippenpatronen optreden. Start op $a = 4,5$ tot $a = 0$ met $\partial a / \partial t = -0,001$, en $m = 0,45$, $\nu = 182,5$ en $\epsilon = 500$.

dichter begroeid is dan zijn omgeving, wordt daar relatief veel water verbruikt. Het resulterende concentratieverschil wordt vervolgens opgeheven door diffusie, die ervoor zorgt dat er weer relatief meer water beschikbaar is in dichtbegroeide gebieden – die vervolgens nog meer groei doormaken. Dit gaat ten koste van de watervoorraad in minder begroeide gebieden. Deze positieve terugkoppeling zorgt dus dat er stippen ontstaan uit de banden. Noodzakelijk bij dit proces, dat ook wel Turing-instabiliteit heet, is dat de snelheid van diffusie van water in de bodem veel groter is dan die van vegetatie. Zonder waterdiffusie zou dit niet gebeuren: elke plant in de vegetatieband heeft namelijk dezelfde watervoorraad ter beschikking, omdat ze elk dezelfde hoeveelheid kale grond boven zich hebben als verzamelgebied en geen water uit het omliggende gebied kunnen aanzuigen.

Conclusie

In dit project hebben we het Klausmeiermodel bestudeerd, dat de interactie tussen water en vegetatie op een steppe in slechts twee vergelijkingen verrassend goed weet te beschrijven. Toch blijft het enkel een conceptueel model, omdat veel fysische en biologische processen zijn weggelaten of vereenvoudigd – denk bijvoorbeeld aan de constante regen, de eenvoudige topografie of het gebrek aan onderscheid tussen

oppervlakte- en bodemwater. We hebben in bovenstaande simulaties gezien dat het Klausmeiermodel de fysische processen achter de vegetatiepatronen op een kwalitatief niveau goed kan beschrijven. Interessante zaken die we met behulp van dit model ook zouden kunnen onderzoeken zijn bijvoorbeeld de effecten van ontbossing – of op welke wijze ontbossing tot minimale schade leidt – en hoe nieuwe vegetatie het best aangeplant kan worden [5].

David Hokken (1996) en Jelle Soons (1997) studeren beiden wiskunde en klimaatfysica aan de Universiteit Utrecht. David richt zich daarbij respectievelijk op getaltheorie en op toepassingen van de theorie van dynamische systemen. De focus van Jelle ligt op toegepaste wiskunde en oceanografie.

REFERENTIES

- 1 Robbin Bastiaansen, *Lines in the sand: behaviour of self-organised vegetation patterns in dryland ecosystems*, proefschrift Universiteit Leiden (2019).
- 2 Rajendra Bhatia en Peter Rosenthal, *How and why to solve the operator equation $AX - XB = Y$* , *Bulletin of the London Mathematical Society* **29**, 1 - 21 (1997).
- 3 Christopher A. Klausmeier, *Regular and irregular patterns in semiarid vegetation*, *Science* **284**, 1826 - 1828 (1999).
- 4 Eric Siero, *A recipe for desert: analysis of an extended Klausmeier model* (2016).
- 5 Gongqiao Zhang et al., *Designing near-natural planting patterns for plantation forests in China*, *Forest Ecosystems* **6** (2019).