

**UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA**

**Dipartimento di Fisica e Astronomia “Galileo Galilei”**

**Corso di Laurea in Fisica**

**Tesi di Laurea**

**Formazione di strutture spaziali su larga scala negli  
ecosistemi**

**Relatore**

**Prof. Sandro Azaele**

**Laureando**

**Eugenio Fella**

**Anno Accademico 2020/2021**



---

## Sommario

La natura offre un'ampia gamma di esempi nei quali si possono riscontrare delle regolarità strutturali emergenti: esempi includono le simmetrie nei fiocchi di neve, l'alternanza di strisce in alcuni animali o le increspature delle dune nel deserto. Queste strutture regolari possono talvolta essere spiegate attraverso dei modelli matematici che ne colgono le caratteristiche più importanti. Per esempio, gli ecologi teorici si sono accorti che alcune strutture regolari spaziali sono il risultato di una auto-organizzazione, cioè di un processo che permette di far emergere su larga scala delle strutture ordinate attraverso delle interazioni locali. Nel 1952 Alan Turing propose un modello matematico in grado di spiegare la formazione di strutture spaziali regolari sulla base del meccanismo di attivazione e inibizione. In questo caso le strutture si formano perché uno stato stazionario e omogeneo del sistema risulta instabile a piccole perturbazioni. Questo meccanismo risulta essere tra i più importanti per capire come emergono strutture spaziali regolari su grande scala, partendo da interazioni e instabilità locali. Questa tesi si propone di spiegare in dettaglio la formulazione matematica e il meccanismo fisico proposti da Turing. Inoltre intende presentare un contributo presente in letteratura in cui tale modellizzazione viene utilizzata per spiegare la formazione di strutture in sistemi reali, con particolare riguardo a quelle presenti negli ecosistemi aridi.

# Indice

<b>Indice</b>	<b>iv</b>
<b>Introduzione</b>	<b>1</b>
<b>1 Instabilità di Turing</b>	<b>2</b>
1.1 Descrizione del modello . . . . .	2
1.2 Condizioni di stabilità . . . . .	3
1.3 Condizioni di instabilità . . . . .	3
1.4 Considerazioni finali . . . . .	4
<b>2 Ecosistemi aridi</b>	<b>6</b>
2.1 Descrizione del modello . . . . .	7
2.1.1 Acqua superficiale . . . . .	7
2.1.2 Acqua sotterranea . . . . .	7
2.1.3 Densità di piante . . . . .	8
2.2 Analisi di Turing . . . . .	9
2.2.1 Condizioni di stabilità . . . . .	9
2.2.2 Condizioni di instabilità . . . . .	10
2.2.3 Spazio di Turing . . . . .	11
2.2.4 Effetti della variazione dei parametri . . . . .	12
2.3 Simulazioni numeriche . . . . .	14
<b>Bibliografia</b>	<b>16</b>

# Introduzione

Una delle più affascinanti questioni che la biologia deve affrontare è la comprensione del meccanismo attraverso il quale si possono originare le così stravaganti e complesse forme che il mondo naturale offre. Per secoli questa questione è rimasta insoluta e spesso le risposte venivano cercate nella sfera del divino; nel secolo scorso si è invece iniziato ad affrontare questo problema soffermandosi sui processi fisici e chimici che ne sottostavano. Pioniere di questo tipo di approccio fu Alan Mathison Turing che nel 1952 pubblicò *The Chemical Basis of Morphogenesis*. Come si evince dal titolo il fenomeno trattato era quello della morfogenesi: il processo mediante il quale la materia biologica si organizza in forme e strutture differenti a partire dal suo stato embrionale. Turing cercò di analizzare il meccanismo di formazione di queste strutture spaziali (*spatial pattern formation*) in termini matematici, andando a considerare il sistema come soggetto a meccanismi detti di reazione-diffusione. Lo sviluppo di tali forme si basava sulla capacità delle cellule presenti nella fase iniziale dell'embrione di reagire in modo differente alle diverse concentrazioni di alcune particolari specie chimiche (definite dallo stesso Turing *morfogeni*), di differenziarsi di conseguenza e di disporsi così in nuove strutture spaziali. Ciò che ci si pose come argomento di studio erano dunque le condizioni e i meccanismi mediante i quali si formavano le disposizioni di queste concentrazioni, le quali avrebbero costituito l'informazione posizionale (così definita da Wolpert nel 1969) necessaria alle cellule per dare luogo alla morfogenesi. Nel primo capitolo verrà presentato tale meccanismo fisico e la relativa formulazione matematica, verranno effettuate numerose approssimazioni per rendere possibile tale analisi che costituirà un modello molto semplificato del processo. In questo senso risultano particolarmente utili le simulazioni numeriche che possono essere utilizzate per comprendere l'evoluzione nel tempo di questo tipo di processi. La potenza applicativa di questa descrizione matematica non si limita alla biologia embrionale ma trova spazio in numerosi ambiti interdisciplinari di ricerca, tra questi ci si soffermerà in particolare sul campo dell'ecologia. Nel secondo capitolo infatti viene presentato come tale modello possa descrivere in prima approssimazione l'auto-organizzazione della vegetazione in strutture spaziali su larga scala a causa della sua interazione locale con l'ambiente circostante. Questo processo presenta inoltre interessanti corrispondenze con sistemi reali. Ci si concentrerà specificamente sugli ecosistemi aridi e semi-aridi in cui la modellizzazione si baserà sull'interazione tra la vegetazione e la scarsa disponibilità di acqua. Infine ci si propone di sfruttare queste descrizioni matematiche per poter prevedere per quali valori dei parametri ambientali risulta possibile la formazione di queste strutture e per effettuare simulazioni numeriche che possano mostrare quali *pattern* possano formarsi.

# Capitolo 1

## Instabilità di Turing

In questo capitolo viene presentato il modello matematico proposto da Turing attraverso il quale, sotto opportune condizioni e considerando almeno due morfogeni che diffondono a velocità differenti e che reagiscono tra loro (meccanismo di reazione-diffusione), è possibile descrivere l'emergere di strutture spaziali stazionarie non omogenee.

### 1.1 Descrizione del modello

Si considera ora il caso di due soli morfogeni dei quali si definiscono le concentrazioni  $u(x, t)$  e  $v(x, t)$  funzioni del tempo  $t$  e della posizione  $x$  che è scelta in un dominio unidimensionale infinito; le equazioni (adimensionalizzate per semplicità di trattazione) che descrivono questo processo sono del tipo:

$$\begin{cases} \frac{\partial u(x, t)}{\partial t} \equiv u_t = f(u, v) + d_u \frac{\partial^2 u(x, t)}{\partial x^2} \\ \frac{\partial v(x, t)}{\partial t} \equiv v_t = g(u, v) + d_v \frac{\partial^2 v(x, t)}{\partial x^2} \end{cases} \quad (1.1)$$

Dove  $d_u$  e  $d_v$  sono definiti come i coefficienti costanti e positivi di diffusione, mentre  $f(u, v)$  e  $g(u, v)$  sono le funzioni di reazione non lineari. Queste ultime rappresentano la cinetica chimica e la loro forma determina il comportamento del sistema considerato.

Una prima considerazione che si può effettuare è che un sistema di questo tipo può presentare una o più soluzioni stazionarie spazialmente uniformi quando

$$\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} = 0, \quad \frac{\partial v(x, t)}{\partial t} = 0, \quad \frac{\partial^2 u(x, t)}{\partial x^2} = 0, \quad \frac{\partial^2 v(x, t)}{\partial x^2} = 0$$

ossia per quei valori di  $u$  e  $v$  che soddisfano contemporaneamente  $f(u, v) = 0$  e  $g(u, v) = 0$ .

Nonostante nell'esperienza quotidiana la diffusione sia intuitivamente associata ad un processo *uniformante* ossia che tende a portare il sistema ad una distribuzione spaziale uniforme, nella sua analisi Turing si concentrò sul suo effetto opposto. Nel determinare il processo mediante il quale fosse possibile giustificare la formazione di strutture spaziali si soffermò infatti sulla possibilità che il sistema (1.1) posto in uno stato stazionario non nullo  $(u_0, v_0) \neq (0, 0)$  potesse amplificare, per effetto della diffusione, delle perturbazioni spazialmente non uniformi e portare in questo modo alla formazione di strutture spaziali non più omogenee. Tale comportamento è solitamente definito come instabilità di Turing o alternativamente instabilità guidata dalla diffusione. Per parlare di instabilità di Turing è necessario che lo stato stazionario ed omogeneo  $(u_0, v_0)$  sia instabile per perturbazioni eterogenee; in aggiunta a tale condizione, per considerare la diffusione come un processo imprescindibile per il quale viene meno la stabilità del sistema perturbato, si richiede inoltre che il sistema (1.1) sia invece stabile in assenza dei termini diffusivi.

Si definisce ora un'arbitraria perturbazione  $\mathbf{w}(x, t) = (u(x, t) - u_0, v(x, t) - v_0)$  che, se sufficientemente piccola, permette di linearizzare il sistema (1.1) come

$$\mathbf{w}_t(x, t) = A\mathbf{w}(x, t) + D \frac{\partial^2 \mathbf{w}(x, t)}{\partial x^2} \quad (1.2)$$

$$\text{con } A = \begin{pmatrix} f_u & f_v \\ g_u & g_v \end{pmatrix} \quad D = \begin{pmatrix} d_u & 0 \\ 0 & d_v \end{pmatrix}$$

$$f_u \equiv \frac{\partial f}{\partial u} \Big|_{u_0, v_0}, \quad f_v \equiv \frac{\partial f}{\partial v} \Big|_{u_0, v_0}, \quad g_u \equiv \frac{\partial g}{\partial u} \Big|_{u_0, v_0}, \quad g_v \equiv \frac{\partial g}{\partial v} \Big|_{u_0, v_0} .$$

Dove  $A$  è la matrice Jacobiana, detta di stabilità, valutata nel punto di equilibrio prescelto  $(u_0, v_0)$  e  $D$  è la matrice diagonale di diffusione. Per tale sistema di equazioni si considerano ora delle possibili soluzioni della forma:

$$\mathbf{w}_q(x, t) = \begin{pmatrix} \alpha_1 \\ \alpha_2 \end{pmatrix} e^{\lambda t} \cos(qx) \quad (1.3)$$

dove  $(\alpha_1, \alpha_2) \in \mathbb{R}^2$ ,  $q \in \mathbb{R}$  è il numero d'onda e  $\lambda \in \mathbb{C}$  definisce il tasso di crescita nel tempo. Un'assunzione di questo tipo risulta particolarmente conveniente nella valutazione analitica dei sistemi di reazione-diffusione dove compaiono la derivata prima rispetto al tempo e la derivata seconda rispetto lo spazio. Inoltre la dipendenza spaziale nella funzione  $\cos(qx)$  risulta una buona descrizione di una possibile distribuzione non omogenea di una perturbazione che presenta delle zone di maggior accumulo e altre di riduzione delle concentrazioni. La dipendenza temporale  $e^{\lambda t}$  risulta invece adatta per valutare il comportamento del sistema soggetto ad una tale perturbazione dello stato stazionario: se  $Re(\lambda) < 0$  esso è stabile, viceversa è instabile se  $Re(\lambda) > 0$ . Infine in un caso più realistico la perturbazione  $\mathbf{w}(x, t)$  può avere un andamento più complicato di quello presentato, in questo caso però può essere valutata nella sua espansione in serie di Fourier che è possibile scrivere come:

$$\mathbf{w}(x, t) = \sum_q c_q \mathbf{w}_q(x, t) \quad (1.4)$$

In particolare se si considerasse ad esempio un dominio di dimensione finita  $0 \leq x \leq m$ , si avrebbe che il numero d'onda assumerebbe i valori discreti  $q = n\pi/m$  (con  $n \in \mathbb{Z}$ ) in modo da soddisfare le condizioni a contorno di flusso nullo ( $\frac{\partial}{\partial x} \mathbf{w}_q(x, t) = 0$ ) ai bordi. Si assume solitamente tale condizione perché consistente con l'interesse nel considerare strutture spaziali risultato di una auto-organizzazione nella quale quindi non si hanno contributi esterni. In questa trattazione però, dal momento che si considera un dominio infinito,  $q$  assume valori continui in  $\mathbb{R}$ .

## 1.2 Condizioni di stabilità

Dato che si è interessati ad una instabilità di Turing, deve essere verificata la condizione di stabilità dello stato omogeneo stazionario perturbato in assenza di diffusione, ossia per l'equazione linearizzata  $\mathbf{w}_t(x, t) = A\mathbf{w}(x, t)$ . Se si cercano le soluzioni della forma (1.3) e se si trascura la soluzione banale  $\alpha_1 = \alpha_2 = 0$ , si ritrova il problema agli autovalori  $\lambda \mathbf{w}_q(x, t) = A\mathbf{w}_q(x, t)$ . La condizione di stabilità è rispettata se  $Re(\lambda) < 0$  per entrambi gli autovalori  $\lambda_{1,2}$ , ossia per quei valori per i quali la perturbazione  $\mathbf{w}_q(x, t) \rightarrow 0$  per  $t \rightarrow \infty$ . Da tali equazioni si ricavano i seguenti risultati:

$$|A - \lambda \mathbb{1}| = 0 \quad \Rightarrow \quad \lambda^2 - (f_u + g_v)\lambda + (f_u g_v - f_v g_u) = 0 \quad \Rightarrow$$

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2} \left[ (f_u + g_v) \pm \sqrt{(f_u + g_v)^2 - 4(f_u g_v - f_v g_u)} \right]$$

da cui  $Re(\lambda) < 0$  è garantita se

$$trA = f_u + g_v < 0 \quad e \quad |A| = f_u g_v - f_v g_u > 0 \quad (1.5)$$

## 1.3 Condizioni di instabilità

Se si considera ora l'equazione completa di diffusione (1.2) dovrà essere dunque verificata anche la condizione di instabilità dello stato  $(u_0, v_0)$  perturbato. Sostituendo la (1.3) nella (1.2) si ottiene che essa è soluzione se viene soddisfatta l'equazione  $\lambda \mathbf{w}_q(x, t) = A\mathbf{w}_q(x, t) - Dq^2 \mathbf{w}_q(x, t)$ , ossia se e solo se  $\lambda$  è autovalore di  $A - Dq^2$  con autovettore  $\mathbf{w}_q(x, t)$ . Si possono dunque ricavare i seguenti risultati

$$|\lambda \mathbb{1} - A + Dq^2| = 0 \quad \Rightarrow \quad \lambda^2 + \lambda b(q^2) + h(q^2) = 0$$

$$\text{con } b(q^2) = q^2(d_u + d_v) - \text{tr}A \quad \text{e} \quad h(q^2) = q^4 d_u d_v - q^2(f_u d_v + g_v d_u) + |A|$$

$$\text{da cui } \lambda_{1,2}(q^2) = \frac{1}{2} \left[ -b(q^2) \pm \sqrt{b^2(q^2) - 4h(q^2)} \right] .$$

L'espressione di  $\lambda(q^2)$  viene definita relazione di dispersione. Affinché lo stato stazionario sia instabile per perturbazioni spaziali si richiede dunque sia verificata  $\text{Re}(\lambda(q^2)) > 0$  per qualche  $q \neq 0$  per almeno uno dei due autovalori possibili. Dal momento che  $\text{tr}A < 0$  per quanto trovato nella (1.5) e che  $q^2(d_u + d_v) > 0$  per ogni valore di  $q$ , si ha che  $b(q^2) > 0$ , dunque una possibilità per cui la condizione di instabilità venga rispettata è che valga  $h(q^2) < 0$ . Dalla (1.5) si ha che  $|A| > 0$  e inoltre vale sempre  $q^4 d_u d_v > 0$ , perciò deve valere

$$f_u d_v + g_v d_u > 0 \quad . \quad (1.6)$$

La disuguaglianza (1.6) è però una condizione necessaria ma non sufficiente affinché valga  $h(q^2) < 0$ . Si deve richiedere infatti anche che il valore minimo di  $h(q^2)$  sia  $h_{\min} < 0$ . Si trova

$$h(\bar{q}^2) = h_{\min} = |A| - \frac{(f_u d_v + g_v d_u)^2}{4d_u d_v} \quad \text{valore assunto per il valore critico } \bar{q}^2 = \frac{f_u d_v + g_v d_u}{2d_u d_v} .$$

Alla (1.6) si deve dunque aggiungere che valga

$$|A| < \frac{(f_u d_v + g_v d_u)^2}{4d_u d_v} . \quad (1.7)$$

Se tale disuguaglianza è rispettata esiste dunque un range di numeri d'onda  $q_b^2 < q^2 < q_a^2$  attorno a  $\bar{q}^2$  per i quali  $\text{Re}(\lambda(q^2)) > 0$  dunque per i quali una perturbazione della forma (1.3) dà luogo ad una instabilità di Turing. Tali  $q_a^2$  e  $q_b^2$  sono gli zeri di  $h(q^2)$  e dunque definiti come

$$q_{a,b}^2 = \frac{(f_u d_v + g_v d_u) \pm \sqrt{(f_u d_v + g_v d_u)^2 - 4d_u d_v |A|}}{2d_u d_v} . \quad (1.8)$$

Per i coefficienti di diffusione e per i parametri da cui solitamente dipendono le funzioni di reazione è possibile identificare un valore critico detto di biforcazione. A tale valore corrisponde la condizione in cui  $h_{\min} = 0$  e dunque esso costituisce la soglia per la quale la condizione di instabilità può essere rispettata.

## 1.4 Considerazioni finali

Riassumendo dunque si sono ottenute le condizioni per le quali il sistema a due specie della forma (1.1) esibisce una instabilità di Turing, le si riportano:

$$f_u + g_v < 0, \quad f_u g_v - f_v g_u > 0, \quad f_u d_v + g_v d_u > 0, \quad (f_u d_v + g_v d_u)^2 - 4d_u d_v (f_u g_v - f_v g_u) > 0 \quad . \quad (1.9)$$

Dalla prima condizione si osserva che almeno uno dei due addendi è negativo, in particolare si assume ora che sia  $g_v < 0$ , la cui interpretazione è che  $v$  auto-inibisce la crescita della propria concentrazione. Dalla terza condizione appare ora chiaro che  $f_u > 0$ , ossia  $u$  invece si comporta come auto-attivante. Dunque dal momento che  $f_u \cdot g_v < 0$  dalla seconda condizione si ottiene che  $f_v \cdot g_u < 0$ . Ci sono dunque due alternative possibili, la prima è data dal caso in cui  $f_v < 0$  e  $g_u > 0$  ossia in cui  $u$  promuove la crescita di sé stesso e di  $v$  e quest'ultimo invece riduce quella di  $u$  e  $v$ ; tale sistema è definito di attivazione-inibizione nel quale  $u$  è definito attivatore di  $v$  mentre  $v$  inibitore di  $u$ . La seconda si ha per  $f_v > 0$  e  $g_u < 0$  ossia in cui si avrà un comportamento inverso per cui  $v$  è l'attivatore di  $u$  che però si auto-inibisce e  $u$  è l'inibitore di  $v$  che invece si auto-attiva, tali sistemi sono invece definiti a *feedback* positivo. È possibile inoltre effettuare un'altra osservazione considerando la prima e la terza condizione, si può notare infatti che è necessario che il tasso di diffusione  $d = \frac{d_v}{d_u}$  sia  $d \neq 1$ ; in particolare con le assunzioni fatte deve essere  $d > 1$ , ossia una diffusione più veloce di  $v$  rispetto a  $u$ .

Come riportato in precedenza, se sono soddisfatte le condizioni in (1.9), è possibile individuare un intervallo di numeri d'onda  $q$ , i cui estremi sono riportati nella (1.8), per i quali è presente un'instabilità

di Turing. Al di fuori di tale intervallo si ha che  $Re(\lambda(q^2)) < 0$  e le relative  $\mathbf{w}_q(x, t) \rightarrow 0$  per  $t \rightarrow \infty$ . Se si considera una perturbazione della forma (1.4) sarà dunque possibile riscriverla come

$$\mathbf{w}(x, t) \sim \sum_{q=q_b}^{q_a} c_q \mathbf{w}_q(x, t) \quad . \quad (1.10)$$

Tali soluzioni riguardano il sistema linearizzato ed esse crescono esponenzialmente con il tempo dunque si ha che  $\mathbf{w}(x, t) \rightarrow \infty$  per  $t \rightarrow \infty$ . Se si considera invece il sistema non approssimato, i termini non lineari delle funzioni di reazione andrebbero a limitare la crescita delle  $\mathbf{w}(x, t)$  nel tempo permettendo in questo modo la formazione di uno stato stazionario finale spazialmente non omogeneo. Si può dimostrare che, affinché ciò avvenga, è necessario assumere che il sistema non lineare

$$\begin{cases} u_t = f(u, v) \\ v_t = g(u, v) \end{cases}$$

possieda un *confined set*, ossia un dominio che sia attrattivo per lo stato stazionario scelto  $(u_0, v_0)$ . Un'analisi non lineare risulterebbe più completa ma esula da questa trattazione.

L'approssimazione lineare è comunque molto efficace nel definire il cosiddetto spazio di Turing. È infatti possibile riscrivere le (1.9) in termini dei coefficienti di diffusione e dei parametri da cui dipendono le funzioni di reazione  $f(u, v)$  e  $g(u, v)$ . In questo modo si definisce un intervallo nello spazio dei parametri all'interno del quale risulta possibile la formazione di strutture spaziali non omogenee per certe perturbazioni di un dato numero d'onda  $q$ . Se ne riporta un esempio nel capitolo successivo. Viceversa in termini di previsioni delle strutture spaziali l'analisi lineare risulta affidabile solo per casi molto semplici in cui ad esempio si considerano sistemi unidimensionali con numeri d'onda piccoli e con parametri prossimi ai rispettivi valori di biforcazione.

Una considerazione finale riguarda la (1.10), i coefficienti  $c_q$  sono costanti determinate da un'espansione in serie di Fourier delle condizioni iniziali di  $\mathbf{w}(x, t)$ . Nel caso in cui lo stato iniziale sia casuale è lecito assumere che nessun  $c_q$  sarà nullo. Tra questi termini è possibile riconoscere quello associato al  $\mathbf{w}_q(x, t)$  a crescita maggiore. Dal momento che  $Re(\lambda(q^2))$  assume il valore massimo in  $\bar{q}$  si assume che sarà proprio il  $\mathbf{w}_q$  associato al  $\bar{q}$  (o il valore discreto più prossimo ad esso in caso di dominio di dimensione finita) a dominare la struttura spaziale che andrà a svilupparsi nel sistema. In particolare tale struttura spaziale sarà quindi definita da una lunghezza d'onda caratteristica  $\ell_{\bar{q}} = 2\pi/\bar{q}$ . Se si considera invece il caso in cui le condizioni iniziali per la perturbazione  $\mathbf{w}(x, t)$  contengono un termine dominante rispetto agli altri, solitamente esso sarà quello che andrà a svilupparsi nella disposizione finale delle concentrazioni. Lo sviluppo di tali strutture spaziali è infatti un processo sequenziale che deve tenere conto dello stato iniziale da cui si parte, in altre parole uno stato precedente generalmente influenza il successivo. Esistono anche molti metodi numerici per questo tipo di sistemi i quali risultano utili non solo perché possono confermare le considerazioni fatte per l'analisi lineare di casi molto semplici, ma anche poiché permettono di valutare soluzioni spazialmente non omogenee in situazioni più complicate da affrontare analiticamente.

Nell'analisi presentata ci si è limitati a considerare un dominio unidimensionale infinito. Nel caso si volesse passare ad un dominio bi-dimensionale (con  $\mathbf{x} = (x_1, x_2)$ ) l'analisi da effettuare risulta analoga con alcune accortezze che ora si riportano. In primo luogo è necessario considerare l'operatore di Laplace  $\nabla^2$  al posto della derivata seconda spaziale nella (1.1) e successive. In secondo luogo, se alla (1.3) si sostituiscono perturbazioni della forma

$$\mathbf{w}_q(\mathbf{r}, t) = \begin{pmatrix} \alpha_1 \\ \alpha_2 \end{pmatrix} e^{\lambda t} \cos(q_1 x_1) \cos(q_2 x_2) \quad , \quad (1.11)$$

si trovano risultati analoghi a quelli ottenuti dove  $Q^2 = q_1^2 + q_2^2$  è stato sostituito a  $q^2$ . Nel prossimo capitolo è riportato un esempio applicativo di un sistema analogo in due dimensioni per tre equazioni differenziali.

## Capitolo 2

# Ecosistemi aridi

In questo capitolo ci si occuperà dell'applicazione agli ecosistemi aridi del modello di Turing presentato. Un ecosistema è costituito dagli organismi viventi che lo abitano e dall'ambiente in cui questi vivono. Nel caso di un sistema arido tale ambiente è caratterizzato da una lunga stagione secca in cui la crescita delle piante presenti risulta quindi limitata dalla scarsità d'acqua. Si è osservato che in questo tipo di ecosistemi la vegetazione tende ad auto-organizzarsi in strutture spaziali su larga scala a partire da delle condizioni iniziali di disordine. Comprendere quindi i meccanismi con cui gli organismi e l'ambiente interagiscono localmente risulta molto importante per poter descrivere la vastissima varietà di disposizioni spaziali in cui gli organismi si organizzano in questi sistemi. In un ecosistema generico tali interazioni possono generare vari tipi di *feedback* che possono essere positivi, ad esempio quando gli organismi, modificando l'ambiente, si aiutano a vicenda per sopravvivere, o negativi, in cui invece ad esempio gli organismi esauriscono le risorse ambientali per competizione. Negli ecosistemi in cui questi feedback positivi e negativi avvengono su scale spaziali diverse risulta possibile la formazione di pattern. Tale processo risulta analogo a quello dei sistemi a feedback positivo presentati nel primo capitolo nella spiegazione dei processi morfogenetici in ambito chimico e biologico, motivo per il quale tale modello risulta particolarmente efficace anche in questo contesto. Gli ecosistemi aridi e semi-aridi risultano molto interessanti non solo perché occupano quasi il 30% delle terre emerse ma anche per l'ampia gamma di forme (a bande, a labirinto, a macchie ecc.) e dimensioni (con estensione di raggio fino a centinaia di metri) che mostrano le strutture spaziali in cui si organizza la vegetazione. Un esempio di un ecosistema arido è riportato nell'immagine satellitare in figura 2.1.

Tra le svariate ipotesi che sono state proposte per giustificare la formazione dei pattern spaziali osservati in questo tipo di ecosistemi ci si è concentrati sull'idea che essi potessero essere spiegati considerando l'effetto positivo che una maggiore densità di vegetazione genera nel processo di infiltrazione dell'acqua nel suolo. La natura di questa facilitazione si basa sul fatto che una maggiore presenza di piante modifica la struttura del terreno attraverso la penetrazione delle radici, queste ultime creano una serie di canali e arieggiano il suolo causando così un maggiore assorbimento d'acqua nel terreno e quindi una conseguente maggiore raccolta di sostanze nutritive da parte della vegetazione. Quando l'acqua piovana cade su un terreno spoglio verrà solo scarsamente assorbita e in gran parte fluirà verso zone a maggior densità di vegetazione dove si infiltrerà nel suolo innescando così un conseguente feedback negativo costituito dall'esaurimento delle risorse idriche a lunga distanza. Questo meccanismo e la conseguente formazione di pattern spaziali permettono inoltre una ottimizzata gestione delle risorse disponibili e rendono in questo modo l'ecosistema solitamente più resistente ai cambiamenti ambientali.



Figura 2.1: Immagine tratta da Google Earth a  $12^{\circ}19'46''N$  e  $3^{\circ}10'49''E$  in Niger

## 2.1 Descrizione del modello

In questa sezione viene presentato un modello per gli ecosistemi aridi che descrive la dinamica nello spazio e nel tempo di tre variabili di stato: l'acqua presente in superficie, l'acqua sotterranea e la densità di piante. Questo modello verrà quindi analizzato sfruttando il metodo analitico di Turing presentato nel primo capitolo per dimostrare la possibilità di formazione di strutture spaziali. Tale modellizzazione, presentata inizialmente da HilleRisLambers R. nel 2001 [2], è un buon compromesso tra la fedeltà all'ecosistema reale e la trattabilità matematica. Lo spazio relativo all'ecosistema in esame viene considerato infinito, perfettamente orizzontale e bi-dimensionale, una posizione in esso viene indicata come  $\mathbf{x} = (x_1, x_2)$ , mentre  $t$  indica l'istante temporale a cui si fa riferimento. Le tre variabili di stato sono indicate come  $O(\mathbf{x}, t)$  per l'acqua superficiale misurata in  $mm$ ,  $W(\mathbf{x}, t)$  per l'acqua sotterranea anch'essa misurata in  $mm$  e  $P(\mathbf{x}, t)$  per la densità di piante misurata in  $g/m^2$ .

### 2.1.1 Acqua superficiale

In tale modello la dinamica dell'acqua di superficie durante il periodo delle piogge è legata alle precipitazioni costituite da acquazzoni molto intensi e ai processi di infiltrazione e diffusione di tale acqua. In termini della dinamica ciò viene tradotto nella:

$$\frac{\partial O(\mathbf{x}, t)}{\partial t} = \underbrace{R}_{O_1} - \underbrace{\alpha O(\mathbf{x}, t) \frac{P(\mathbf{x}, t) + k_2 W_0}{P(\mathbf{x}, t) + k_2}}_{O_2} + \underbrace{D_O \left( \frac{\partial^2 O(\mathbf{x}, t)}{\partial x_1^2} + \frac{\partial^2 O(\mathbf{x}, t)}{\partial x_2^2} \right)}_{O_3}. \quad (2.1)$$

$O_1$  costituisce il termine associato al tasso di precipitazioni, esso viene considerato costante ed omogeneo.  $O_2$  indica invece il contributo negativo relativo al tasso di infiltrazione in  $\mathbf{x}$  all'istante  $t$ . Esso quantifica la già citata retroazione positiva che una maggiore densità di piante genera in questo processo. Come già riportato sarà proprio  $O_2$  ad essere responsabile della formazione di pattern spaziali su larga scala, gli altri contributi non risultano essenziali per questo processo ma andranno ad identificare solo sotto quali condizioni esso risulta probabile.  $\alpha O(\mathbf{x}, t)$  costituisce il valore massimo del tasso di infiltrazione dell'acqua superficiale (per  $P(\mathbf{x}, t) \rightarrow \infty$ ) mentre  $\alpha O(\mathbf{x}, t) W_0$  il valore minimo che si ottiene in assenza di piante.  $\alpha$  (che viene misurato in  $d^{-1}$ ) tiene conto dell'intervallo di tempo in cui si hanno effettivamente le precipitazioni ed è dunque proporzionale alla quantità d'acqua superficiale disponibile per l'infiltrazione.  $W_0 < 1$  rappresenta la predisposizione del terreno all'assorbimento d'acqua in assenza di piante e assume tipicamente valori molto piccoli per terreni più argillosi e meno penetranti. Il parametro  $k_2$  ( $g/m^2$ ) quantifica invece l'andamento con il quale la densità di piante aumenta il tasso di infiltrazione, può essere quindi interpretato come la capacità della vegetazione di modificare il terreno circostante in loro favore. Infine si tiene conto che  $O(\mathbf{x}, t)$  su un terreno perfettamente orizzontale tende a muoversi verso zone in cui l'acqua superficiale è minore perché già assorbita dal terreno, tale processo è considerato nel termine di diffusione  $O_3$  di cui  $D_O$  ( $m^2/d$ ) è il coefficiente di diffusione.

### 2.1.2 Acqua sotterranea

L'acqua che infiltrandosi finisce nel suolo verrà in parte assorbita dalle piante presenti, in parte verrà persa per evaporazione o per drenaggio negli strati inferiori del suolo e in parte invece fluirà nelle zone circostanti. La dinamica è quindi definita come

$$\frac{\partial W(\mathbf{x}, t)}{\partial t} = \underbrace{\alpha O(\mathbf{x}, t) \frac{P(\mathbf{x}, t) + k_2 W_0}{P(\mathbf{x}, t) + k_2}}_{W_1} - \underbrace{g_{max} \frac{W(\mathbf{x}, t)}{W(\mathbf{x}, t) + k_1} P(\mathbf{x}, t) - r_w W(\mathbf{x}, t)}_{W_3} + \underbrace{D_W \left( \frac{\partial^2 W(\mathbf{x}, t)}{\partial x_1^2} + \frac{\partial^2 W(\mathbf{x}, t)}{\partial x_2^2} \right)}_{W_4}. \quad (2.2)$$

Il termine  $W_1$  è l'analogo di  $O_2$  ma per  $W(\mathbf{x}, t)$  l'infiltrazione d'acqua costituisce un contributo positivo.  $W_2$  rappresenta il tasso di assorbimento dell'acqua sotterranea da parte della vegetazione presente e  $g_{max}$  ( $mm \cdot g^{-1} \cdot m^2 \cdot d^{-1}$ ) ne quantifica il suo valore massimo  $g_{max}P(\mathbf{x}, t)$  (per  $W(\mathbf{x}, t) \rightarrow \infty$ ).  $k_1$  ( $mm$ ) caratterizza invece la capacità delle piante in questo tipo di processo, nello specifico a piccoli valori di  $k_1$  è associato un tipo di vegetazione che assorbe molta dell'acqua disponibile nel suolo asciugandolo. Un altro termine negativo è quello costituito da  $W_3$  che rappresenta la perdita d'acqua sotterranea per drenaggio ed evaporazione, per semplicità tale contributo è considerato lineare con coefficiente  $r_w$  ( $d^{-1}$ ). Infine anche per  $W(\mathbf{x}, t)$  il movimento spaziale viene descritto dal termine di diffusione mostrato in  $W_4$  con coefficiente di diffusione  $D_W$  ( $m^2/d$ ).

### 2.1.3 Densità di piante

La dinamica della densità delle piante  $P(\mathbf{x}, t)$  è legata alla crescita che queste hanno, alla loro mortalità e al loro movimento ed è definita da

$$\frac{\partial P(\mathbf{x}, t)}{\partial t} = \underbrace{cg_{max} \frac{W(\mathbf{x}, t)}{W(\mathbf{x}, t) + k_1} P(\mathbf{x}, t)}_{P_1} - \underbrace{(d + \beta)P(\mathbf{x}, t)}_{P_2} + \underbrace{D_P \left( \frac{\partial^2 P(\mathbf{x}, t)}{\partial x_1^2} + \frac{\partial^2 P(\mathbf{x}, t)}{\partial x_2^2} \right)}_{P_3}. \quad (2.3)$$

Il termine  $P_1$  è associato al tasso di crescita della vegetazione e consiste nel già noto termine  $W_2$  riguardante l'assorbimento d'acqua dal suolo, esso è moltiplicato per un opportuno fattore costante  $c$  ( $g \cdot mm^{-1} \cdot m^{-2}$ ) che dunque quantifica la conversione dell'acqua assorbita dalle piante in un aumento della densità delle stesse.  $P_2$  rappresenta invece il tasso di densità delle piante perse ed ha un andamento lineare rispetto a  $P(\mathbf{x}, t)$  con coefficienti  $d$  ( $d^{-1}$ ) legato alla mortalità della vegetazione e  $\beta$  ( $d^{-1}$ ) legato alla consumo di essa da parte degli erbivori. Il contributo  $P_3$  rappresenta il movimento spaziale della vegetazione che avviene tramite disseminazione o per crescita laterale ed è considerato ancora attraverso un termine diffusivo con  $D_P$  ( $m^2/d$ ) coefficiente di diffusione.

È possibile osservare che le tre equazioni presentate, che descrivono la dinamica delle tre variabili di stato, sono della forma delle equazioni di reazione-diffusione considerate nel capitolo 1. In particolare dal momento che si considera  $D_O \gg D_P \sim D_W$ , si può assumere che la dinamica di  $O(\mathbf{x}, t)$  avvenga su scale di tempi molto più veloci rispetto alle altre due variabili di stato e che dunque raggiunga lo stato stazionario prima di  $W(\mathbf{x}, t)$  e  $P(\mathbf{x}, t)$ . Per scale di tempi sufficientemente lunghe è dunque possibile adottare una approssimazione di stato quasi-stazionario per la quale si pone  $\partial O(\mathbf{x}, t)/\partial t = 0$  come mostrato nella (2.6). Questo tipo di assunzione, come si vedrà, permette una migliore trattabilità analitica. Per semplicità di trattazione le tre equazioni sono state adimensionalizzate ponendo:

$$t_{scalata} = t_{originale} c g_{max}, \quad \mathbf{x}_{scalata} = \mathbf{x}_{originale} \sqrt{D_O/\alpha}, \quad P_{scalata} = \frac{P_{originale}}{k_2}, \quad W_{scalata} = \frac{W_{originale}}{k_1},$$

$$O_{scalata} = \frac{O_{originale} \alpha}{k_1 c g_{max}}, \quad b = \frac{d + \beta}{c g_{max}}, \quad k = \frac{k_2}{c k_1}, \quad r = \frac{r_w}{c g_{max}}, \quad R_s = \frac{R}{c g_{max} k_1}, \quad D_{PO} = \frac{D_P \alpha}{D_O c g_{max}},$$

$$D_{WO} = \frac{D_W \alpha}{D_O c g_{max}}.$$

D'ora in poi si farà riferimento a tali grandezze riscalate senza riportare i pedici delle variabili di stato, spaziali e temporali. Si riportano ora le equazioni adimensionalizzate della dinamica delle variabili di stato nelle quali sono state omesse le dipendenze spaziali e temporali:

$$\frac{\partial P}{\partial t} = \frac{\overbrace{W}^{f(P,W,O)}}{W+1} P - bP + D_{PO} \left( \frac{\partial^2 P}{\partial x_1^2} + \frac{\partial^2 P}{\partial x_2^2} \right) \quad (2.4)$$

$$\frac{\partial W}{\partial t} = O \cdot \frac{\overbrace{P+W_0}^{g(P,W,O)}}{P+1} - \frac{W}{W+1} kP - rW + D_{WO} \left( \frac{\partial^2 W}{\partial x_1^2} + \frac{\partial^2 W}{\partial x_2^2} \right) \quad (2.5)$$

$$\frac{c g_{max}}{\alpha} \cdot \frac{\partial O}{\partial t} = \overbrace{R_s}^{h(P,W,O)} - O \cdot \frac{P+W_0}{P+1} + \left( \frac{\partial^2 O}{\partial x_1^2} + \frac{\partial^2 O}{\partial x_2^2} \right) = 0 \quad (2.6)$$

## 2.2 Analisi di Turing

Si sfrutterà ora la tecnica analitica sviluppata da Turing e presentata nel capitolo 1 con la quale è possibile determinare le condizioni sotto le quali si possa verificare la formazione di strutture spaziali non omogenee. In primo luogo si determinano gli stati stazionari e spazialmente uniformi che soddisfano il sistema

$$\begin{cases} f(P, W, O) = \frac{W}{W+1}P - bP = 0 \\ g(P, W, O) = O \cdot \frac{P+W_0}{P+1} - \frac{W}{W+1}kP - rW = 0 \\ h(P, W, O) = R_s - O \cdot \frac{P+W_0}{P+1} = 0 \end{cases}$$

trovando un equilibrio desertico corrispondente all'assenza di vegetazione  $(P_d, W_d, O_d) = (0, R_s/r, R_s/W_0)$  e un equilibrio meno banale corrispondente a

$$\bar{P} = \frac{R_s - r\bar{W}}{kb}, \quad \bar{W} = \frac{b}{1-b}, \quad \bar{O} = R_s \frac{\bar{P} + 1}{\bar{P} + W_0} \quad . \quad (2.7)$$

Tali valori risultano possibili se sono positivi ossia se vengono soddisfatte le seguenti disequazioni:

$$R_s > r\bar{W} \quad e \quad 0 < b < 1 \quad . \quad (2.8)$$

Si definisce ora una perturbazione arbitraria  $\mathbf{w}_Q = (\epsilon_Q(\mathbf{x}, t), \psi_Q(\mathbf{x}, t), \theta_Q(\mathbf{x}, t)) = (\bar{P} - P(\mathbf{x}, t), \bar{W} - W(\mathbf{x}, t), \bar{O} - O(\mathbf{x}, t))$  che, se sufficientemente piccola, ci permette di linearizzare il sistema dato dalle (2.4), (2.5) e (2.6) alle seguenti equazioni differenziali

$$\frac{\partial \epsilon_Q(\mathbf{x}, t)}{\partial t} = f_P \epsilon_Q(\mathbf{x}, t) + f_W \psi_Q(\mathbf{x}, t) + f_O \theta_Q(\mathbf{x}, t) + D_{PO} \nabla^2 \epsilon_Q(\mathbf{x}, t) \quad (2.9)$$

$$\frac{\partial \psi_Q(\mathbf{x}, t)}{\partial t} = g_P \epsilon_Q(\mathbf{x}, t) + g_W \psi_Q(\mathbf{x}, t) + g_O \theta_Q(\mathbf{x}, t) + D_{WO} \nabla^2 \psi_Q(\mathbf{x}, t) \quad (2.10)$$

$$\frac{cg_{max}}{\alpha} \frac{\partial \theta_Q(\mathbf{x}, t)}{\partial t} = h_P \epsilon_Q(\mathbf{x}, t) + h_W \psi_Q(\mathbf{x}, t) + h_O \theta_Q(\mathbf{x}, t) + \nabla^2 \theta_Q(\mathbf{x}, t) = 0 \quad (2.11)$$

dove

$$f_P \equiv \frac{\partial f}{\partial P} \Big|_{\bar{P}, \bar{W}, \bar{O}} = 0, \quad f_W \equiv \frac{\partial f}{\partial W} \Big|_{\bar{P}, \bar{W}, \bar{O}} = \frac{\bar{P}}{(\bar{W}+1)^2}, \quad f_O \equiv \frac{\partial f}{\partial O} \Big|_{\bar{P}, \bar{W}, \bar{O}} = 0,$$

$$g_P \equiv \frac{\partial g}{\partial P} \Big|_{\bar{P}, \bar{W}, \bar{O}} = \bar{O} \cdot \frac{1-W_0}{(\bar{P}+1)^2} - bk, \quad g_W \equiv \frac{\partial g}{\partial W} \Big|_{\bar{P}, \bar{W}, \bar{O}} = -\frac{k\bar{P}}{(\bar{W}+1)^2} - r, \quad g_O \equiv \frac{\partial g}{\partial O} \Big|_{\bar{P}, \bar{W}, \bar{O}} = \frac{\bar{P}+W_0}{\bar{P}+1},$$

$$h_P \equiv \frac{\partial h}{\partial P} \Big|_{\bar{P}, \bar{W}, \bar{O}} = -\bar{O} \cdot \frac{1-W_0}{(\bar{P}+1)^2}, \quad h_W \equiv \frac{\partial h}{\partial W} \Big|_{\bar{P}, \bar{W}, \bar{O}} = 0, \quad h_O \equiv \frac{\partial h}{\partial O} \Big|_{\bar{P}, \bar{W}, \bar{O}} = -\frac{\bar{P}+W_0}{\bar{P}+1}.$$

Seguendo quanto riportato nella (1.11) e per le considerazioni effettuate nel primo capitolo, si considerano tali perturbazioni nella forma:

$$\epsilon_Q(\mathbf{x}, t) = \epsilon_0 e^{\lambda t} \cos(q_1 x_1) \cos(q_2 x_2) \quad (2.12a)$$

$$\psi_Q(\mathbf{x}, t) = \psi_0 e^{\lambda t} \cos(q_1 x_1) \cos(q_2 x_2) \quad (2.12b)$$

$$\theta_Q(\mathbf{x}, t) = \theta_0 e^{\lambda t} \cos(q_1 x_1) \cos(q_2 x_2) \quad (2.12c)$$

per le quali si definisce  $Q^2 = q_1^2 + q_2^2$  che, essendo il dominio considerato infinito, assume valori continui in  $\mathbb{R}$ .

### 2.2.1 Condizioni di stabilità

Affinché si possa parlare di instabilità di Turing è necessario richiedere in primo luogo che lo stato stazionario perturbato sia stabile in assenza di diffusione. Sfruttando l'approssimazione di stato quasi-stazionario per cui  $\partial(\theta_Q(\mathbf{x}, t))/\partial t = 0$  e trascurando la diffusione, è possibile riscrivere la (2.11) come

$$\theta_Q(\mathbf{x}, t) = -\frac{h_P \cdot \epsilon_Q(\mathbf{x}, t)}{h_O} \quad .$$

e sostituendo tale risultato nelle (2.9) e (2.10) si ottiene

$$\begin{pmatrix} \epsilon_Q(\mathbf{x}, t) \\ \psi_Q(\mathbf{x}, t) \end{pmatrix}_t = \underbrace{\begin{pmatrix} f_P & f_W \\ g_P - \frac{h_P}{h_O} g_O & g_W \end{pmatrix}}_{A_s} \begin{pmatrix} \epsilon_Q(\mathbf{x}, t) \\ \psi_Q(\mathbf{x}, t) \end{pmatrix} .$$

Se si cercano le soluzioni della forma (2.12) si ricava il problema agli autovalori  $\lambda \tilde{\mathbf{w}}_Q(\mathbf{x}, t) = A_s \tilde{\mathbf{w}}_Q(\mathbf{x}, t)$  (dove  $\tilde{\mathbf{w}}_Q(\mathbf{x}, t) = (\epsilon_Q(\mathbf{x}, t), \psi_Q(\mathbf{x}, t))$ ) dal quale si ottengono le già verificate condizioni (1.5) che diventano

$$tr A_s = g_W = - \left( \frac{k\bar{P}}{(\bar{W} + 1)^2} + r \right) < 0, \quad |A_s| = -f_W \left( g_P - \frac{h_P}{h_O} g_O \right) = \frac{bk\bar{P}}{(\bar{W} + 1)^2} > 0 .$$

Dal momento che tutti i coefficienti sono positivi queste disuguaglianze sono sempre verificate.

### 2.2.2 Condizioni di instabilità

Per avere una instabilità di Turing in secondo luogo è necessario verificare un comportamento instabile da parte degli equilibri perturbati in presenza dei termini diffusivi. Per testare questa ipotesi si sostituisce la perturbazione della forma (2.12) nelle (2.9), (2.10) e (2.11) ottenendo le

$$\begin{aligned} \frac{\partial \epsilon_Q(\mathbf{x}, t)}{\partial t} &= f_P \epsilon_Q(\mathbf{x}, t) + f_W \psi_Q(\mathbf{x}, t) + f_O \theta_Q(\mathbf{x}, t) - D_{PO} Q^2 \epsilon_Q(\mathbf{x}, t) \\ \frac{\partial \psi_Q(\mathbf{x}, t)}{\partial t} &= g_P \epsilon_Q(\mathbf{x}, t) + g_W \psi_Q(\mathbf{x}, t) + g_O \theta_Q(\mathbf{x}, t) - D_{WO} Q^2 \psi_Q(\mathbf{x}, t) \\ \frac{cg_{max}}{\alpha} \frac{\partial \theta_Q(\mathbf{x}, t)}{\partial t} &= h_P \epsilon_Q(\mathbf{x}, t) + h_W \psi_Q(\mathbf{x}, t) + h_O \theta_Q(\mathbf{x}, t) - Q^2 \theta_Q(\mathbf{x}, t) = 0 . \end{aligned}$$

Da quest'ultima equazione e sfruttando ancora l'approssimazione di stato quasi-stazionario  $\partial(\theta_Q(\mathbf{x}, t))/\partial t = 0$ , si trova la seguente uguaglianza

$$\theta_Q(\mathbf{x}, t) = - \frac{h_P}{h_O - Q^2} \epsilon_Q(\mathbf{x}, t)$$

che permette di ridurre il sistema alle due equazioni differenziali

$$\begin{pmatrix} \epsilon_Q(\mathbf{x}, t) \\ \psi_Q(\mathbf{x}, t) \end{pmatrix}_t = \underbrace{\begin{pmatrix} f_P & f_W \\ g_P - \frac{h_P}{h_O - Q^2} g_O & g_W \end{pmatrix}}_{A_i} \begin{pmatrix} \epsilon_Q(\mathbf{x}, t) \\ \psi_Q(\mathbf{x}, t) \end{pmatrix} - \underbrace{\begin{pmatrix} D_{PO} & 0 \\ 0 & D_{WO} \end{pmatrix}}_D \begin{pmatrix} \epsilon_Q(\mathbf{x}, t) \\ \psi_Q(\mathbf{x}, t) \end{pmatrix} Q^2 . \quad (2.13)$$

Il sistema (2.13) è dunque risolto se  $\lambda$  è soluzione del problema agli autovalori  $\lambda \tilde{\mathbf{w}}_Q(\mathbf{x}, t) = A_i \tilde{\mathbf{w}}_Q(\mathbf{x}, t) - D Q^2 \tilde{\mathbf{w}}_Q(\mathbf{x}, t)$  che fornisce i seguenti risultati:

$$|\lambda \mathbb{1} - A_i + D Q^2| = 0 \quad \Rightarrow \quad \lambda^2 + \lambda b(Q^2) + h(Q^2) = 0$$

$$\text{con } b(Q^2) = Q^2(D_{WO} + D_{PO}) - tr A_i = Q^2(D_{WO} + D_{PO}) + kA + r \quad \text{e}$$

$$h(Q^2) = Q^4 D_{WO} D_{PO} - Q^2(D_{WO} f_P + D_{PO} g_W) + |A_i| = D_{PO} Q^2(kA + r + D_{WO} Q^2) - A \left( \frac{Q^2 B}{C + Q^2} - kb \right)$$

$$\text{in cui si sono posti } A = \frac{\bar{P}}{(\bar{W} + 1)^2} > 0, \quad B = \frac{1 - W_0}{(\bar{P} + 1)^2} \cdot \bar{O} > 0, \quad C = \frac{\bar{P} + W_0}{\bar{P} + 1} > 0 .$$

Dal momento che  $tr A_i = tr A_s < 0$  si ottiene che  $b(Q^2) > 0$ , la condizione di instabilità  $Re(\lambda(Q^2)) > 0$  si traduce dunque come visto in  $h(Q^2) < 0$ . La validità di tale disequazione dipende sia dai valori di  $Q^2$  che dai valori che i parametri assumono ed essa determina sotto quali condizioni possano emergere strutture spaziali regolari su larga scala. Una condizione necessaria ma non sufficiente è data da  $|A_i| < 0$  che è possibile riscrivere come:

$$Q^2 > \frac{kbC}{B - kb} \quad \text{valida per } B - kb > 0 .$$

### 2.2.3 Spazio di Turing

Per valutare sotto quali condizioni  $Re(\lambda(Q^2)) > 0$  è dunque necessario studiare l'andamento di  $h(Q^2)$  di cui se ne considerano ora la derivata prima  $h'(Q^2)$  e la derivata seconda  $h''(Q^2)$  rispetto a  $Q^2$ :

$$h'(Q^2) = D_{PO}(kA + r + 2D_{WO}Q^2) - \frac{BCA}{(C + Q^2)^2} \quad ,$$

$$h''(Q^2) = 2D_{PO}D_{WO} + \frac{2BCA}{(C + Q^2)^3} \quad .$$

Essendo  $h''(Q^2) > 0$  sempre verificata, la  $h(Q^2)$  sarà una funzione convessa per la quale è possibile determinare i valori di biforcazione dei vari parametri ossia per i quali  $h(Q^2)$  assume il valore minimo  $h_{min}$  proprio pari a  $h_{min} = 0$ . Dunque la situazione di soglia che delimita il passaggio da uno stato in cui è possibile la formazione di pattern spaziali a uno in cui non risultano possibili è data dalla combinazione di parametri che soddisfano contemporaneamente le condizioni di biforcazione  $h(Q^2) = 0$  e  $h'(Q^2) = 0$ . In particolare si è scelto di considerare tali condizioni in termini dei parametri  $D_P$  (coefficiente di diffusione della densità di piante) e  $\beta$  (coefficiente di mortalità della vegetazione per il pascolo degli erbivori) mantenendo fissi gli altri, è comunque possibile scegliere arbitrariamente anche altre coppie di parametri. Si è riportato in figura 2.2 un andamento generico di  $Re(\lambda(Q^2))$  al variare di  $D_P$ . L'area delimitata da queste combinazioni è definita spazio di Turing ed è stata valutata

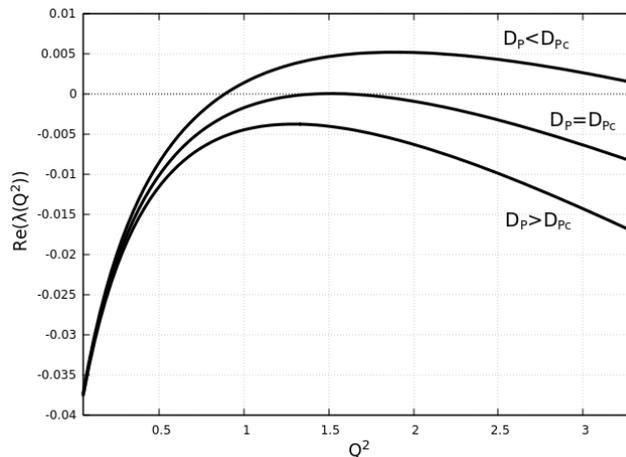


Figura 2.2: *Plot di  $Re(\lambda(Q^2))$  per differenti valori di  $D_P$  per un fissato valore  $\beta = 0.13 \text{ d}^{-1}$ . Con  $D_{Pc}$  si è indicato il valore critico di biforcazione di  $D_P$ .*

numericamente; considerando un insieme discreto di  $Q^2 < 8$  fittamente distribuiti, per ogni  $Q^2$  si sono determinate le coppie di valori  $(\beta, D_P)$  per le quali fossero rispettate contemporaneamente entrambe le condizioni di biforcazione. Un'ulteriore condizione sotto la quale i parametri devono sottostare affinché la vegetazione possa sopravvivere deriva dalle disequazioni riportate nella (2.8). In particolare lo stato stazionario  $\bar{P}$  diventa impossibile quando non è positivo e dunque l'equilibrio desertico  $(P_d, W_d, O_d)$  risulta l'unico accettabile. In termini di  $\beta$  tale condizione si traduce in

$$\bar{P} > 0 \quad \Rightarrow \quad \beta < \frac{Rcg_{max}}{r_w k_1 + R} - d \quad . \quad (2.14)$$

Si riportano ora i risultati ottenuti per lo spazio di Turing, in figura 2.3 è presentato il piano dei parametri  $(\beta, D_P)$  dove vengono riportate le combinazioni di valori per i quali si ha un'instabilità di Turing e dunque per i quali risulta possibile l'emergere di strutture spaziali regolari. Dei valori plausibili per i parametri fissi sono stati scelti a partire da quelli considerati da Rietkerk M. nel 2002 [5] e vengono riportati nella didascalia della figura. La linea curva rappresenta i valori critici ricavati alla biforcazione tramite l'analisi numerica descritta: al disotto di tale curva l'equilibrio riportato in (2.7) è instabile per le perturbazioni con determinati valori di  $Q$ , dunque risultano soddisfatte le condizioni affinché si possa avere formazione di pattern spaziali su larga scala, al di sopra di essa invece l'equilibrio è

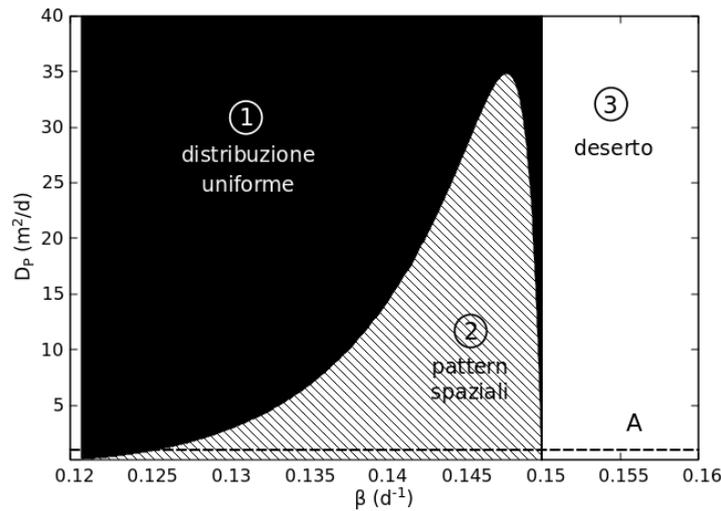


Figura 2.3: Spazio di Turing per i parametri  $(\beta, D_P)$  per i seguenti valori fissati  $c = 10 \cdot g \cdot mm^{-1} \cdot m^{-2}$ ,  $g_{max} = 0.05 \cdot g \cdot mm^{-1} \cdot m^2 \cdot d^{-1}$ ,  $d = 0.1 \cdot d^{-1}$ ,  $k_1 = 5 \cdot mm$ ,  $k_2 = 5 \cdot g/m^2$ ,  $\alpha = 0.2 \cdot d^{-1}$ ,  $W_0 = 0.2$ ,  $D_W = 0.1 \cdot m^2/d$ ,  $D_O = 100 \cdot m^2/d$ ,  $r_w = 0.2 \cdot d^{-1}$  e  $R = 1 \cdot mm/d$ . Per le coppie di valori scelti nella zona 1 è attesa una distribuzione omogenea della vegetazione, nella zona 2 invece la formazione di pattern spaziali e nella zona 3 uno stato desertico. La linea tratteggiata A raffigura il caso di valori relativi ad una bassa diffusione della vegetazione.

stabile e il sistema se perturbato tenderà nel tempo ad esso disponendosi dunque ad una densità di piante omogenea. La linea verticale rappresenta invece il limite fornito dalla (2.14); in questo modo il piano dei parametri risulta separato in tre regioni con comportamenti differenti: la zona ① nella quale è prevista una distribuzione fitta e omogenea di vegetazione, la zona ② nella quale si attende un emergere di pattern spaziali e la zona ③ invece dove è previsto uno stato desertico del sistema. Come si può osservare dalla linea tratteggiata A, ad un valore fissato di  $D_P$  sufficientemente basso, un aumento nella quantità di erbivori porta ad un passaggio dalla zona ① alla zona ② e successivamente alla zona ③.

#### 2.2.4 Effetti della variazione dei parametri

Questo tipo di modello permette di fare alcune considerazioni qualitative sul comportamento dell'ecosistema al variare dei parametri che regolano le interazioni tra le variabili di stato. In figura 2.4 viene ad esempio riportato lo spazio di Turing relativo a differenti valori di  $R$  e  $W_0$ . All'aumentare di  $R$  cresce il valore di  $\beta$  per il quale la (2.14) risulta soddisfatta e, oltre certi valori, diminuisce invece l'area relativa alla zona ② associata alla formazione di pattern spaziali. Quest'ultimo comportamento si verifica anche all'aumentare del parametro  $W_0$ . Una analisi analoga può essere effettuata considerando i parametri  $k_1$  e  $k_2$ . Il parametro  $k_2$  rappresenta ad esempio la predisposizione della vegetazione a migliorare il terreno nella sua capacità di assorbire l'acqua superficiale. In particolare a valori maggiori di  $k_2$  (tipici per le piante annuali) corrisponde una minore infiltrazione dell'acqua superficiale, viceversa a valori minori (tipici per piante perenni) tale processo sarà facilitato. In figura 2.5 è riportato il variare dell'area dei parametri all'aumentare di  $k_2$ . Considerando ora invece il parametro  $k_1$  si osserva che, a parità di  $W(\mathbf{x}, t)$  disponibile, a valori maggiori di  $k_1$  corrispondono vegetazioni che assorbono meno acqua dal suolo e che crescono lentamente (comportamento delle piante non adattate alla siccità), viceversa per valori minori di  $k_1$  la vegetazione avrà un comportamento opposto. Anche in questo caso sono riportate in figura 2.6 le differenti aree dei parametri nelle quali è atteso l'emergere di strutture spaziali su larga scala.

Considerando i tre grafici riportati è possibile osservare che l'ingrandirsi di tali zone è associato a sistemi nei quali la vegetazione è molto affaticata sia per le condizioni climatiche (precipitazioni più scarse,  $R$  minori), sia per quelle del suolo (per terreni più argillosi,  $W_0$  minori) che per le proprietà delle piante stesse (per  $k_1$  e  $k_2$  elevati). Ciò è in linea con le osservazioni sperimentali secondo cui le

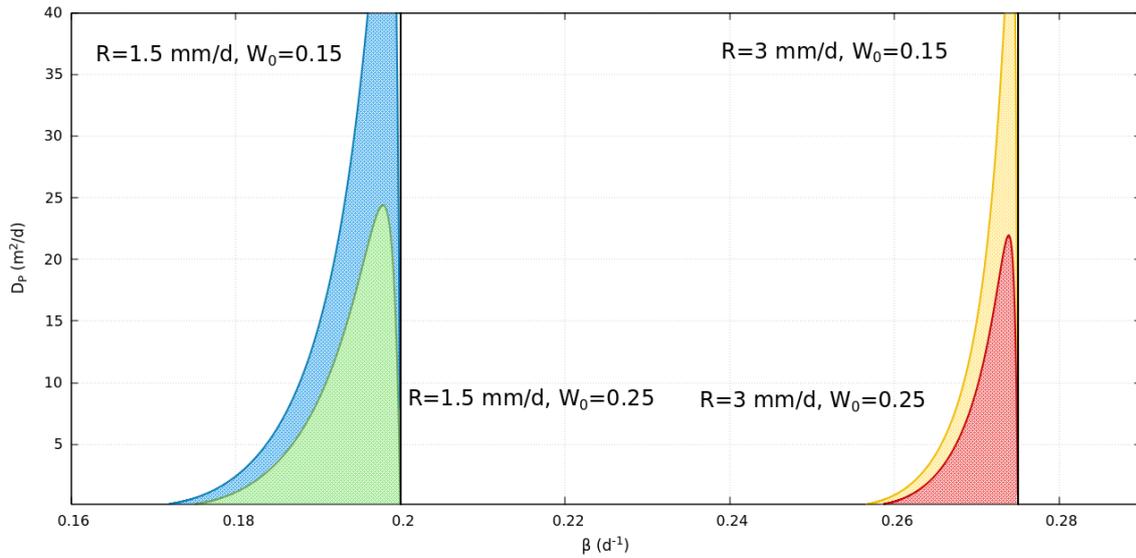


Figura 2.4: Spazio di Turing per i parametri  $(\beta, D_P)$  per i seguenti valori fissati  $c = 10 \cdot g \cdot \text{mm}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ ,  $g_{max} = 0.05 \cdot g \cdot \text{mm}^{-1} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{d}^{-1}$ ,  $d = 0.1 \cdot \text{d}^{-1}$ ,  $k_1 = 5 \cdot \text{mm}$ ,  $k_2 = 5 \cdot \text{g}/\text{m}^2$ ,  $\alpha = 0.2 \cdot \text{d}^{-1}$ ,  $D_W = 0.1 \cdot \text{m}^2/\text{d}$ ,  $D_O = 100 \cdot \text{m}^2/\text{d}$  e  $r_w = 0.2 \cdot \text{d}^{-1}$ . Le zone colorate corrispondono alle aree di valori  $(\beta, D_P)$  per le quali è attesa la formazione di pattern spaziali, i differenti colori sono associati a diversi valori (riportati nel grafico) di  $R$  e  $W_0$ .

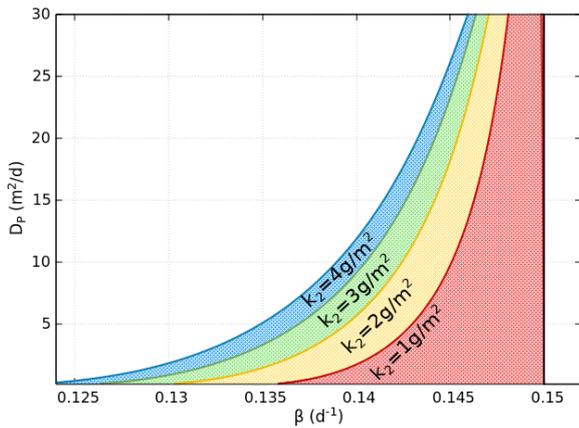


Figura 2.5: Spazio di Turing per i parametri  $(\beta, D_P)$  per i seguenti valori fissati  $c = 10 \cdot g \cdot \text{mm}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ ,  $g_{max} = 0.05 \cdot g \cdot \text{mm}^{-1} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{d}^{-1}$ ,  $d = 0.1 \cdot \text{d}^{-1}$ ,  $k_1 = 5 \cdot \text{mm}$ ,  $\alpha = 0.2 \cdot \text{d}^{-1}$ ,  $W_0 = 0.2$ ,  $D_W = 0.1 \cdot \text{m}^2/\text{d}$ ,  $D_O = 100 \cdot \text{m}^2/\text{d}$ ,  $r_w = 0.2 \cdot \text{d}^{-1}$  e  $R = 1 \cdot \text{mm}/\text{d}$ . Le zone colorate corrispondono alle aree di valori  $(\beta, D_P)$  per le quali è attesa la formazione di pattern spaziali, i differenti colori sono associati a diversi valori (riportati nel grafico) di  $k_2$ .

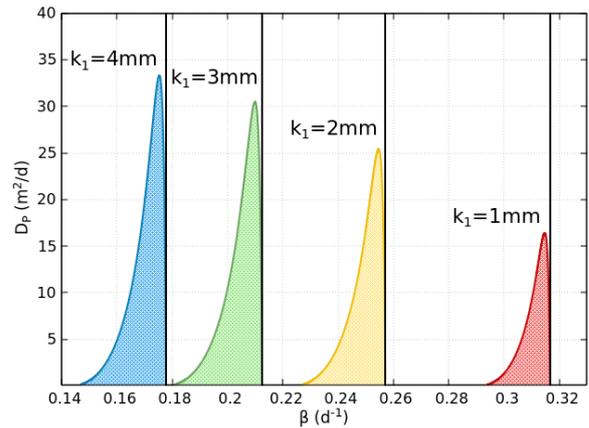


Figura 2.6: Spazio di Turing per i parametri  $(\beta, D_P)$  per i seguenti valori fissati  $c = 10 \cdot g \cdot \text{mm}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ ,  $g_{max} = 0.05 \cdot g \cdot \text{mm}^{-1} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{d}^{-1}$ ,  $d = 0.1 \cdot \text{d}^{-1}$ ,  $k_2 = 5 \cdot \text{g}/\text{m}^2$ ,  $\alpha = 0.2 \cdot \text{d}^{-1}$ ,  $W_0 = 0.2$ ,  $D_W = 0.1 \cdot \text{m}^2/\text{d}$ ,  $D_O = 100 \cdot \text{m}^2/\text{d}$ ,  $r_w = 0.2 \cdot \text{d}^{-1}$  e  $R = 1 \cdot \text{mm}/\text{d}$ . Le zone colorate corrispondono alle aree di valori  $(\beta, D_P)$  per le quali è attesa la formazione di pattern spaziali, i differenti colori sono associati a diversi valori (riportati nel grafico) di  $k_1$ .

regioni che mostrano strutture regolari su larga scala condividono condizioni climatiche e ambientali molto avverse. Inoltre il modello presentato suggerisce che in tali regioni lo sviluppo dei meccanismi di interazione presentati risultano vitali per lo sviluppo della vegetazione.

## 2.3 Simulazioni numeriche

A complemento dell'analisi di Turing sono state effettuate delle simulazioni numeriche bi-dimensionali attraverso le quali si sono integrate le equazioni alle derivate parziali (2.1), (2.2) e (2.3). Si è sfruttato a tale scopo il metodo di Eulero esplicito in cui la derivata seconda spaziale del termine diffusivo è stata valutata attraverso l'approssimazione alle differenze finite centrate. Si è utilizzata una griglia spaziale di  $200 \times 200$  celle con condizioni a contorno periodiche, ciascuna cella dalle dimensioni di  $2 \times 2 \text{ m}^2$ . Si sono considerate delle condizioni iniziali casuali, le simulazioni sono state fatte iniziare infatti a partire dallo stato desertico opportunamente dimensionalizzato ( $P_d, W_d, O_d$ ) aggiungendo nel 1% degli elementi della griglia dei picchi nella densità di piante del valore di  $P = 50 \text{ g/m}^2$ . Tali integrazioni numeriche sono state interrotte dopo un tempo di 3000 giorni corrispondenti a 600000 iterazioni temporali della durata di  $0.005 \cdot d$ , un tale intervallo è sufficientemente piccolo da non rendere instabile l'algoritmo. I risultati delle simulazioni hanno confermato quanto atteso in riferimento alle tre zone numerate nella figura 2.3. Considerando dei valori dei parametri corrispondenti alla zona ① la vegetazione si è disposta omogeneamente al valore di equilibrio dimensionalizzato riportato nella (2.7), nella zona ② si è verificato l'emergere di vari tipi di strutture spaziali regolari come quella riportata in figura 2.7. Per quanto riguarda la zona ③ invece si sono ottenuti quelli che possono essere definiti come *non-Turing pattern*, ossia delle strutture spaziali regolari presenti al di fuori dello spazio di Turing a causa della non linearità del modello che non è stata presa in considerazione nell'analisi matematica riportata. I non-Turing pattern prolungano dunque le aree di parametri in cui risulta possibile la presenza di vegetazione, oltre certi valori dei parametri ad ogni modo le simulazioni numeriche hanno confermato una tendenza del sistema all'equilibrio desertico come era previsto. Una ulteriore possibile

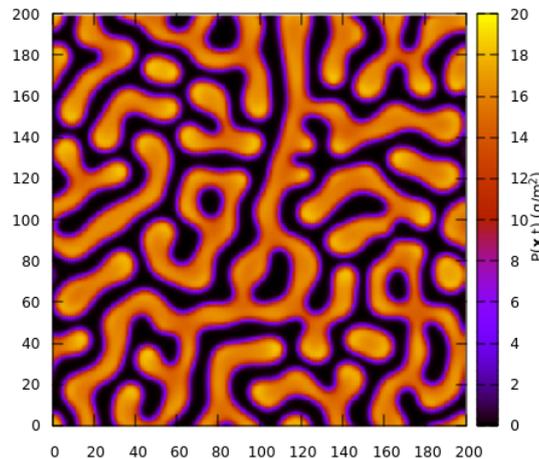


Figura 2.7: Simulazione numerica del modello che presenta una distribuzione a labirinti con macchie per i seguenti valori dei parametri  $c = 10 \cdot \text{g} \cdot \text{mm}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ ,  $g_{max} = 0.05 \cdot \text{g} \cdot \text{mm}^{-1} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{d}^{-1}$ ,  $d = 0.1 \cdot \text{d}^{-1}$ ,  $k_1 = 5 \cdot \text{mm}$ ,  $k_2 = 5 \cdot \text{g/m}^2$ ,  $\alpha = 0.2 \cdot \text{d}^{-1}$ ,  $W_0 = 0.2$ ,  $D_W = 0.1 \cdot \text{m}^2/\text{d}$ ,  $D_O = 100 \cdot \text{m}^2/\text{d}$ ,  $r_w = 0.2 \cdot \text{d}^{-1}$ ,  $R = 1 \cdot \text{mm}/\text{d}$ ,  $\beta = 0.148 \cdot \text{d}^{-1}$  e  $D_P = 0.1 \cdot \text{m}^2/\text{d}$ .

osservazione a partire dall'analisi numerica è data dallo studio della sequenza dei pattern spaziali che si presentano ad un graduale inasprirsi delle condizioni ambientali esterne. In figura 2.8 è presentato come ad esempio essi varino al diminuire del parametro R; è possibile osservare che tale sequenza è costituita da un'iniziale copertura omogenea, seguita da una struttura a lacune, da una a labirinto e infine, prima dello stato desertico, da una copertura a macchie irregolari di vegetazione. Un ordine di questo

tipo risulta tipico in questo tipo di ecosistemi ed è ormai noto che la formazione di strutture spaziali a macchie possa essere un buon indicatore di un'imminente desertificazione e quindi potenzialmente utile alla prevenzione di questi passaggi catastrofici allo stato desertico. Nonostante ciò è importante considerare che questo tipo di previsioni sono, a questo livello, di natura qualitativa ed è inoltre necessario sempre valutare quale meccanismo soggiace a queste mutazioni dei pattern spaziali. In ultima analisi viene riportata in figura 2.9 una ulteriore sequenza di simulazioni numeriche dei pattern spaziali al variare di  $R$ . In tali simulazioni si sono però considerate come condizioni iniziali i risultati delle simulazioni precedenti corrispondenti a valori maggiori di  $R$ . Dalla figura 2.9 è possibile notare che si osservano pattern anche per valori di  $R$  inferiori per i quali si avrebbe uno stato desertico nel caso di condizioni iniziali casuali. Una possibile considerazione al riguardo può essere fatta sulla possibilità che l'organizzazione spaziale della vegetazione possa risultare vantaggiosa poiché rende l'ecosistema maggiormente resistente al peggioramento delle condizioni ambientali circostanti.

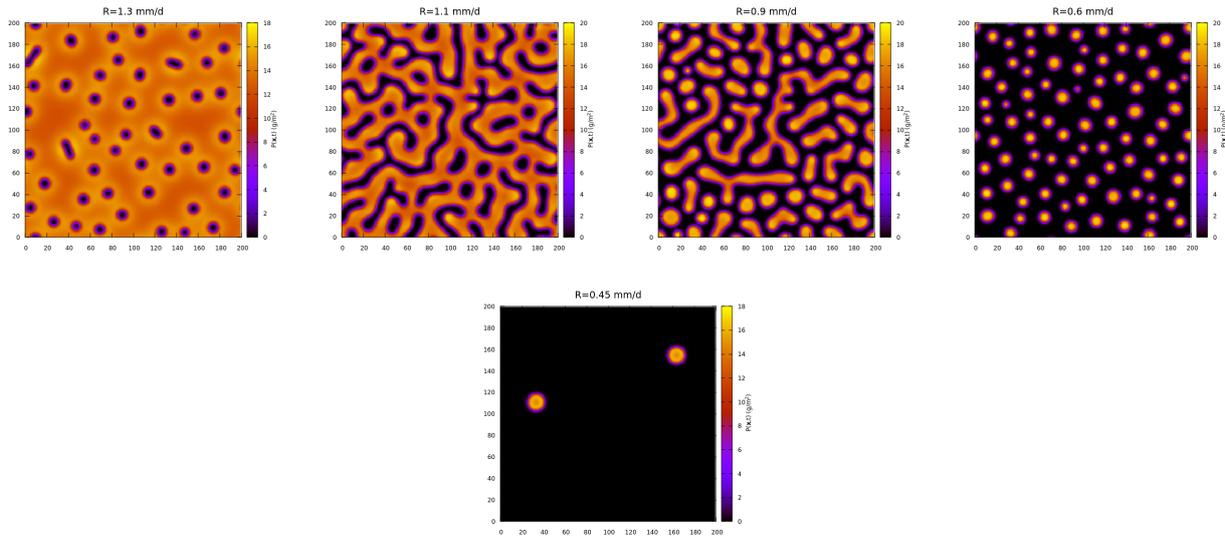


Figura 2.8: Simulazioni numeriche al diminuire del parametro  $R$  (riportato in figura) interrotte dopo una durata equivalente di 2000 giorni a partire da condizioni iniziali casuali con parametri fissati  $c = 10 \cdot g \cdot mm^{-1} \cdot m^{-2}$ ,  $g_{max} = 0.05 \cdot g \cdot mm^{-1} \cdot m^2 \cdot d^{-1}$ ,  $d = 0.1 \cdot d^{-1}$ ,  $k_1 = 5 \cdot mm$ ,  $k_2 = 5 \cdot g/m^2$ ,  $\alpha = 0.2 \cdot d^{-1}$ ,  $W_0 = 0.2$ ,  $D_W = 0.1 \cdot m^2/d$ ,  $D_O = 100 \cdot m^2/d$ ,  $r_w = 0.2 \cdot d^{-1}$ ,  $\beta = 0.15 \cdot d^{-1}$  e  $D_P = 0.1 \cdot m^2/d$ .

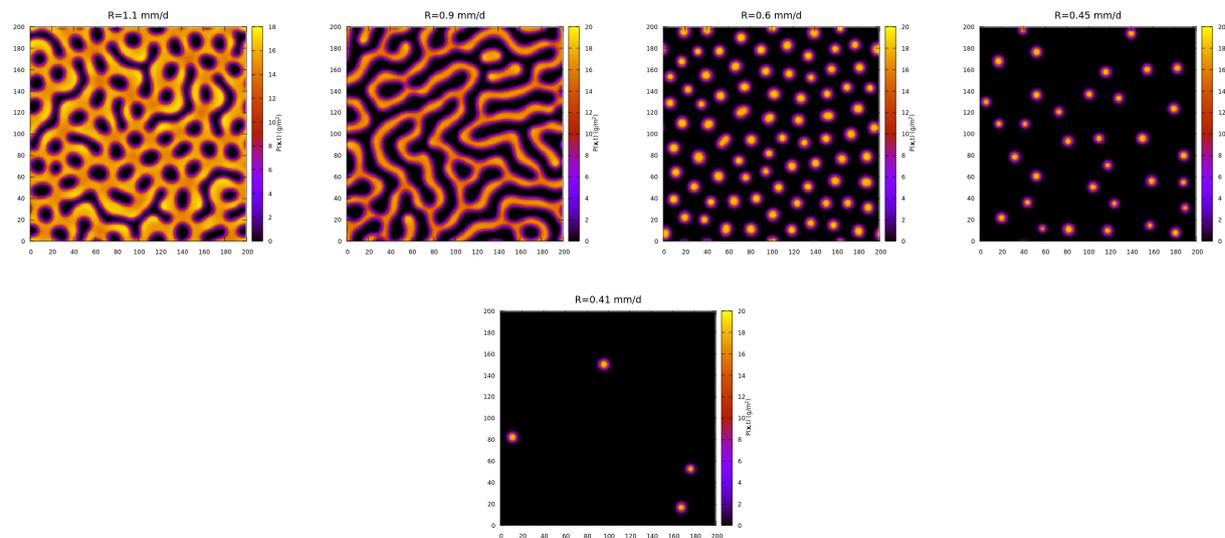


Figura 2.9: Simulazioni numeriche al diminuire del parametro  $R$  (riportato in figura) interrotte dopo una durata equivalente di 2000 giorni a partire da condizioni iniziali fornite dalla simulazione precedente (senza però riportarne tutti gli stati intermedi) con parametri fissati analoghi a quelli per la figura 2.8.

# Bibliografia

- [1] Edelstein-Keshet L., *Mathematical Models in Biology*, Random House, New York, 1988, cap. 11, pp.498-544
- [2] HilleRisLambers R. et al., *Vegetation Pattern Formation in Semi-Arid Grazing Systems*, *Ecology*, vol. 82, no. 1, 2001, pp.50-61
- [3] Kéfi S. et al., *Bistability and Regular Spatial Patterns in Arid Ecosystems*, *Theoretical Ecology*, vol. 3, no. 4, 2010, pp.257-269
- [4] Murray J. D., *Mathematical Biology II: Spatial Models and Biomedical Applications*, Terza edizione, Springer, Berlino-Heidelberg, 2003, cap. 2, pp.71-135
- [5] Rietkerk M. et al., *Self-Organization of Vegetation in Arid Ecosystems*, *The American Naturalist*, vol. 160, no. 4, 2002, pp.524-530
- [6] Rietkerk M. et al., *Self-Organized Patchiness and Catastrophic Shifts in Ecosystems*, *Science*, vol. 305, no. 5692, 2004, pp.1926-1929
- [7] Rietkerk M., van de Koppel J., *Regular Pattern Formation in Real Ecosystems*, *Trends in Ecology & Evolution*, , vol. 23, no. 3, 2008, pp.169-175
- [8] Thomson S., Katul G., McMahon M., *Role of Biomass Spread in Vegetation Pattern Formation within Arid Ecosystems*, *Water Resources Research*, vol. 44, no. 10, 2008
- [9] Turing A.M., *The Chemical Basis of Morphogenesis*, *Philosophical Transaction of the Royal Society*, vol. 237, no. 641, 1952, pp.37-72