

# Landschapspatronen door zelforganisatie

Zelforganisatie Patronen Schaalafhankelijke terugkoppeling Indicator van milieucatastrofe

Ruimtelijke patronen kunnen het gevolg zijn van zelforganisatie. Er is een algemeen geldend mechanisme dat hieraan ten grondslag ligt: de schaalafhankelijke terugkoppeling. In dit artikel laten we voorbeelden zien van landschappen die zichzelf kunnen organiseren in wonderlijk mooie regelmatige ruimtelijke patronen. Het belang van deze patronen is niet louter esthetisch. Recent onderzoek geeft aan dat de patronen een indicator kunnen zijn voor potentiële catastrofes: het plotseling instorten van ecosystemen onder invloed van geleidelijke veranderingen in klimaat en milieu

Patronen in het landschap kunnen ontstaan door heterogeniteit in de bodem, door landgebruik of beheer. Maar er zijn ook patronen die ontstaan los van de heterogeniteit van het abiotische milieu, door zelforganisatie van het landschap. Uit modelstudies aan deze laatstgenoemde landschappen komt naar voren dat een enkel algemeen geldend mechanisme deze patronen veroorzaakt. Door interacties tussen de biotische en abiotische componenten ontstaan gradiënten in zowel de biotiek als abiotiek die zich weerspiegelen als patronen in het landschap.

Deze modelstudies wijzen echter ook op een ander fenomeen: landschappen met ruimtelijke patronen kunnen erg kwetsbaar zijn voor verstoringen, en kunnen in een andere toestand raken door slechts kleine veranderingen in milieucondities. Verondersteld wordt dat ecosystemen vaak niet-lineair reageren op geleidelijke veranderingen. Ze kunnen van de ene stabiele toestand plotseling in een andere stabiele toestand terechtkomen. Dit soort meervoudige stabiele toestanden is bijvoorbeeld gevonden in de Sahara. Aan het begin van het holoceen was er een stabiel begroeide groene Sahara, die door een kleine verandering in een stabiele woestijn is veranderd (Brovkin et al., 1998). Ook is er veel onderzoek gedaan naar de stabiliteit van ondiepe meren (Scheffer et al., 2001), waarbij twee stabiele toestanden gevonden zijn: een helder meer met waterplanten en een troebel meer gedomineerd door in het water drijvende (planktonische) eencellige algen. De algemene geldigheid van alternatieve aquatisch stabiele toestanden is overigens recent weer ter discussie gesteld (McGowan et al., 2005; Schroder et al., 2005).

In dit artikel laten we zien dat ecosystemen met ruimtelijke zelforganiserende patronen eenzelfde soort meervoudige stabiliteit vertonen.

# Zelforganisatie

We spreken van zelforganisatie wanneer ruimtelijke patronen spontaan ontstaan zonder dat dit van buitenaf wordt opgelegd door abiotische verschillen in bodem of klimaat. Het zijn dus puur de interne dynamische interacties tussen de verschillende biotische en abiotische ecosysteemcomponenten die kunnen leiden tot regelmatige ruimtelijke patronen. Het gaat hierbij bijvoorbeeld om terugkoppelingen tussen vegetatie en bodem. Het is niet noodzakelijk dat biotische ecosysteemcomponenten altijd betrokken zijn bij ruimelijke zelforganisatie maar in dit artikel laten we voorbeelden zien waar dat wel het geval is. Het is de afwisseling van positieve en negatieve terugkoppelingen op verschillende schalen die ten grondslag ligt aan ruimtelijke zelforganisatie. Zeer kleine verschillen kunnen door positieve terugkoppeling vergroot worden, waarna een ruimtelijke reorganisatie van het hele systeem volgt. De negatieve terugkoppeling resulteert uiteindelijk in een stabiel en regelmatig ruimtelijk patroon. Dat ruimtelijk patroon kunnen we waarnemen in de natuur, maar het inzicht in het ontstaan ervan berust vaak nog volledig op computersimulaties.

### STEFAN DEKKER, Johan van de koppel & Max Rietkerk

Dr. S.C. Dekker Universiteit Utrecht, Environmental Sciences, Copernicus Instituut. Postbus 80115, 3508 TC Utrecht s.dekker@geo.uu.nl Dr. J. van de Koppel Instituut voor Ecologie, NIOO-KNAW, Centrum voor Estuaria en Marine Ecology Dr. M. Rietkerk Universiteit Utrecht

Foto **Yolanda Pueyo** Patches in Spanje. De kleine foto's zijn van **W. Bleuten** en **M. Wassen.** 

### Voorbeelden van patronen Aride systemen

Zelforganiserende regelmatige vegetatiepatronen zijn in aride ecosystemen prominent aanwezig, zie bijvoorbeeld Klausmeier (1999), Rietkerk et al. (2002) en Von Hardenberg et al. (2001). Ze komen voor op plekken waar nog net geen woestijn is ontstaan in landen als Niger, Mali, Senegal, Burkina Faso en Somalië. Deze patronen bestaan uit de afwisseling van regelmatig gevormde kale en begroeide plekken in de vegetatie, resulterend in labyrintstructuren (tiger bush) en strepen (figuur 1, foto's A en B). Het veronderstelde onderliggende mechanisme van deze zelforganiserende vegetatiepatronen is een positieve terugkoppeling tussen plantengroei en bodemwater. Daar waar geen vegetatie aanwezig is infiltreert het regenwater niet of moeizaam en is er dus weinig bodemwater beschikbaar. Daar waar wel vegetatie is en een goede doorworteling infiltreert het regenwater sneller. Dit proces versterkt zichzelf door positieve terugkoppeling. De vegetatie concentreert zich op de plekken waar het regenwater efficiënt benut kan worden. Tegelijkertijd vindt laterale herverdeling van regenwater plaats ten koste van de beschikbaarheid op kale plekken verder weg van de vegetatie. Verschillende ecohydrologische modellen - voor een overzicht, zie Rietkerk et al. (2004a) – tonen een overeenkomstige ontwikkeling van vegetatiepatronen bij afnemende regenval: van een homogeen vegetatiedek, naar een gatenpatroon, labyrintstructuur en uiteindelijk naar regelmatig begroeide vlekken. Ook blijkt uit deze modellen dat er een kale bodem ontstaat als de regenval beneden een bepaalde drempelwaarde komt. En als die kale bodem er eenmaal is, voldoet een toename van de regenval tot boven de drempelwaarde niet om het vlekkenpatroon weer terug te krijgen. Het mechanisme waarbij meer water onder de vegetatie kan infiltreren werkt nog niet. Tevens blijkt dat deze patronen op verschillende schalen voorkomen. Zo komt het patroon

in Niger op een schaal van enkele honderden meters voor (foto A) omdat runoff een grote rol speelt, maar als het water wel infiltreert en in de onverzadigde zone wordt herverdeeld komt hetzelfde patroon ook voor op een schaal van één meter. Een gedetailleerde uitleg van het model wordt in het kader gegeven.

# Hoogveengebieden

In zowel Eurazië als Noord-Amerika komen in hoogveengebieden regelmatige patronen voor van vaatplanten in banden of honingraatachtige structuren, zie bijvoorbeeld Foster et al. (1983). De foto's (C en D) tonen deze banden met berken en dennen in Siberië. Deze bomen hebben een hogere productiviteit en dus ook een hoger watergebruik dan de veenmossen. Bomen verlagen de grondwaterstand meer dan veenmossen, waardoor een convectief transport van water met nutriënten plaatsvindt vanuit de zone van de veenmossen naar die van de bomen. Deze nutriëntaccumulatie bij de boomwortels leidt tot een hogere productie van de bomen, meer transpiratie en dus weer meer nutriëntaccumulatie, kortom tot een positieve terugkoppeling. Voor de individuele boom is het voordelig om bij andere bomen te staan, omdat daardoor van deze nutriëntaccumulatie kan worden geprofiteerd. Op korte afstand vindt dus facilitatie plaats - bomen profiteren van elkaar's aanwezigheid -, en over een grotere afstand: concurrentie om nutriënten. Dit mechanisme is gemodelleerd (Rietkerk et al., 2004b) en met behulp van deze ecohydrologische modellen is aangetoond dat vanuit een initiële random situatie, regelmatige patronen van veenmossen en vaatplanten kunnen ontstaan zoals waargenomen in Siberië.

# Mosselbanken in de Waddenzee

Nu is het niet echt nodig om naar verre oorden te reizen om ecosystemen met regelmatige patronen te onderzoe-

ken. Mosselbanken in de Waddenzee kunnen, in rustige jaren zonder veel stormen, regelmatige bandpatronen vormen (foto E). Deze banden lijken loodrecht op de gemiddelde stroomrichting te liggen en zijn ongeveer zeven meter breed. Het is bekend dat mosselen minder gevoelig zijn voor golfslag, stroming en predatie door zeesterren of meeuwen wanneer ze zich met hun byssusdraden aan andere soortgenoten vastmaken en dichte banken vormen. Maar in een dichte en aaneengesloten bank zullen de mosselen in het midden niet over voldoende voedsel kunnen beschikken. Ook hier spelen facilitatie en concurrentie om voedsel weer een bepalende rol. Wanneer we deze twee factoren in een wiskundig model stoppen, worden bandpatronen voorspeld, precies zoals we observeren in de Waddenzee. De twee factoren opereren op een verschillend schaalniveau: facilitatie vindt op korte afstand, tussen mosselen, plaats, concurrentie over een grotere afstand onder invloed van de waterstroming.

De modellen voorspellen dat de bandpatronen belangrijke consequenties hebben voor het functioneren van een mosselbank. De aanwas van mosselen in een bank met bandpatronen is groter dan in een homogene bank. Ook herstelt een bank met banden zich sneller van verstoringen zoals een toevallige storm. De bandpatronen lijken dus een belangrijk effect te hebben op het functioneren van het mosselbankecosysteem (Van de Koppel *et al.*, 2005).

# Andere ecosystemen

Er zijn sterke aanwijzingen dat er meer ecosystemen zijn met zelforganiserende patronen bijvoorbeeld savannesystemen (met regelmatige vlekpatronen van bomen) en koraalriffen. Ook hier zou de terugkoppeling tussen organismen en nutriënten een cruciale rol kunnen spelen. Dit vermoeden is gebaseerd op waarneming en computersimulatie van de regelmatige patronen in deze ecosystemen.

# Schaalafhankelijke terugkoppeling

Uit de beschrijving van bovenstaande voorbeelden komt één algemeen mechanisme naar voren dat de zelforganiserende patronen kan verklaren: de schaalafhankelijke terugkoppeling (zie kader). Terugkoppelingen zijn negatief als ze leiden tot (meer) concurrentie om voedsel en positief als ze leiden tot zelffacilitatie van organismen en verandering van het abiotische milieu in voor hen gunstige zin. Als de afstanden, waarop positieve en negatieve terugkoppelingen plaatsvinden, verschillen, kunnen er complexe ruimtelijke patronen ontstaan in ecosystemen, zelfs zonder heterogene verstoring. De positieve terugkoppeling speelt zich af op kortere afstand dan de negatieve. Facilitatie vindt dichtbij plaats en concurrentie verder weg. Organismen zullen dus dicht bij elkaar gaan zitten en dat heeft scherpe ruimtelijke grenzen tot gevolg.

Het ligt voor de hand dat schaalafhankelijke terugkoppeling in Nederland ook bij andere ecosystemen voorkomt dan alleen mosselbanken. Zo hebben wij in poldersystemen met zoute kwel vegetatiepatronen gevonden met lage biomassa dichtheden midden op de percelen. Of dit het gevolg is van schaalafhankelijke terugkoppeling is nog onduidelijk, maar dat dit zo is, kunnen wij ons goed voorstellen. Zoute kwel die in de wortelzone doordringt, doodt de vegetatie, waardoor de infiltratie van regenwater bemoeilijkt wordt. Het water stroomt lateraal af naar de randen van het perceel, waar het infiltreert, zoetere omstandigheden creëert en dus leidt tot hogere biomassaproductie.

# Voorspellen van milieucatastrofes

Ecosystemen met zelforganiserende patronen hebben als bijkomend voordeel dat ze een relatief grote veerkracht hebben tegen verstoringen. Dat is bijna intuïtief te begrijpen als we het voorbeeld van de aride systemen bekijken. Het water daar verzamelt zich onder de begroeide plekken, waar het de lokale vegetatie kans op overleving biedt. Zou het water

- (A) Labyrint van vegetatie (*Tiger Bush*) in Niger
- (A) Labyrint van Vegetatie (Liga Each) in Viget
  (A) Labyrinth of bushy vegetation in Niger
  © 2002 The University of Chicago

- (D) Regelmatige structuur van berken en dennen in hoogveen in Siberië.
- (D) Regular maze patterns of shrubs and trees in West Siberia.
  (C) Regular maze patterns of shrubs and trees in West Siberia.
  (C) Regular maze patterns of shrubs and trees in West Siberia.
  Photo's W. Bleuten and M. Wassen © 2004 The University of Chicago







 (E) Mosselbanken in de Waddenzee.
 (E) Mussel bank in the Wadden Sea. Photo N. Dankers © 2005 The University of Chicago (B) Regelmatige strepen van vegetatie in Niger
 (B) Regular striped pattern of bushy vegetation in Niger
 © 2002 The University of Chicago



# Mechanisme en model van patronen

Het ontstaan van patronen in de biologie wordt al decennialang onderzocht. De wiskundige Turing (1952) verklaarde hoe chemische stoffen zichzelf zodanig ruimtelijk kunnen verspreiden, dat regelmatige patronen ontstaan. In zijn boek The Algorithmic Beauty of Sea Shells laat Meinhardt (1995) zien dat regelmatige kleurpatronen bij schelpen ontstaan door de reactie en diffusie-eigenschappen van chemische stoffen. De strepen van zebra's en de vlekken van luipaarden kunnen eveneens op deze manier beschreven worden. Turing neemt aan, dat de chemische stof A - via een autokatalytische reactie - niet alleen meer van zichzelf produceert, maar ook de stof I. Ook al zijn beide stoffen homogeen verdeeld in de ruimte, dan nog kan de situatie instabiel zijn en zullen bij een kleine verstoring regelmatige patronen ontstaan. De stoffen klonteren als het ware samen. Het contra-intuïtieve van deze theorie is dat de diffusie-eigenschappen van de stoffen de verklaringsgrond zijn. Normaal zorgt diffusie voor homogenisatie. Alleen als I een snellere diffusiesnelheid heeft dan A zullen complexe patronen ontstaan.

De ecosystemen uit dit artikel kunnen op een zelfde manier beschreven worden. Als organismen zich lokaal meer van een limiterende voedingsstof weten toe te eigenen (positieve terugkoppeling), heeft dat automatisch een negatieve terugkoppeling tot gevolg. Bij gelijkblijvende hoeveelheid voedingsstof zal elders immers minder aanwezig zijn. De organismen zuigen als het ware de voedingsstoffen uit hun omgeving weg. Zolang de voedingsstoffen sneller naar de organismen getransporteerd worden dan de individuele organismen kunnen bewegen, zullen er complexe patronen ontstaan. Het aride model wordt beschreven door drie gekoppelde partiële differentiaalvergelijkingen, zie figuur 2. Het compartiment oppervlaktewater (0) wordt gevuld door regenwater. Dit oppervlaktewater kan infiltreren in het bodemwater (W). Planten nemen bodemwater op door evapotranspiratie en groeien, waardoor het biomassa compartiment (B) groter wordt. Een deel van de aanwas verdwijnt door bijvoorbeeld begrazing. Als de biomassa groeit, zal de beworteling toenemen, de infiltratiesnelheid groter worden en de biomassa nog meer toenemen. Dit is de positieve terugkoppeling in het model. De drie differentiaal vergelijkingen zijn voor elke gridcel berekend. In de ruimtelijke structuur kunnen oppervlaktewater en bodemwater van de ene naar de andere cel stromen en verspreidt de biomassa zich door dispersie.



De dikke lijn in figuur 3 geeft aan dat met afnemende regenval tot punt T (het Turing bifurcatiepunt) de biomassadichtheid lineair afneemt, terwijl de bedekking homogeen blijft. Vanaf punt T splitst (bifurcatie) de dikke lijn zich in tweeën, één lijn geeft de maximale biomassa weer, de andere de minimale. Op dit punt ontstaat het gatenpatronen in de vegetatie en vindt een lokale herverdeling van het regenwater plaats. De vegetatie profiteert van een lokaal hoge dichtheid en concurreert juist om water op een grotere afstand daarvan. Bij afnemende regenval in het traject tussen T en LP<sub>1</sub> ontwikkelt het vegetatiepatroon zich van een gaten-, via een labyrint- naar een vlekkenpatroon. Wanneer de regenval onder de drempelwaarde LP<sub>1</sub> komt ontstaat een kale bodem. En als die kale bodem er éénmaal is, is een toename van de

Vlekken Labyrint Gaten Biomassa dichtheid (gr/m<sup>2</sup>) 30 20 10 Biomassa  $LP_2$ hysterese 0 0.2 0.3 0.4 0.5 0.6 0.1 Regen (m/j)

**Figuur 3** Modelresultaten van aride model (Rietkerk *et al.*, 2002). Tussen limietpunt LP<sub>1</sub> en T simuleert het model vegetatie met verschillende patronen . De hystereselijn tussen LP<sub>1</sub> en LP<sub>2</sub> geeft de drempelwaarden aan tussen alternatieve stabiele toestanden. De pijlen geven richting van verandering aan.

Figure 3 Model results of the arid model (Rietkerk *et al.*, 2002). Between limit point LP<sub>1</sub> and T the model simulates vegetation, which goes through a variety of vegetation patterns. Dotted line between LP<sub>1</sub> and LP<sub>2</sub> (hystereses) represents breakpoint values indicating alternative stable equilibria. The arrows indicate direction of change.

regenval tot boven de drempelwaarde  $LP_1$  onvoldoende om het vlekkenpatroon weer terug te krijgen. De hysterese lijn tussen  $LP_1$  en  $LP_2$  geeft de drempelwaarden aan tussen alternatieve stabiele toestanden: homogeen stabiel evenwicht zonder biomassa en niet-homogeen stabiel evenwicht waar planten kunnen overleven in patronen. Als er geen biomassa meer is, dan moet de regenval toenemen tot  $LP_2$  voordat er weer biomassa ontstaat en kan gaan groeien. evenredig over het gebied verdeeld zijn dan zou de vegetatie minder ter beschikking hebben en eerder afsterven.

Een ander kenmerk van zelforganiserende patronen is dat ze plotseling kunnen instorten wanneer een bepaalde drempelwaarde overschreden wordt, wanneer bijvoorbeeld regen uitblijft en de vegetatie niet langer in staat is om water vast te houden. Tussen het bereiken van bepaalde drempelwaarden en bijbehorende ecosysteempatronen bestaat een relatie. Bijvoorbeeld de eerder beschreven vlekpatronen in aride systemen duiden op een nakende catastrofale omslag. Tot nu toe waren deze catastrofes onvoorspelbaar. Dankzij de huidige mechanistische kennis is modelmatige extrapolatie van ruimtelijke vegetatiepatronen mogelijk, waardoor voorspeld kan worden hoe het patroon verandert, vlak voordat het ecosysteem instort (Kefi et al., 2007; Rietkerk et al., 2004a). Het is van groot belang om meer onderzoek te doen naar drempelwaarden en veranderingen van zelforganiserende patronen.

#### Summary

Landscape patterns through self-organisation

Stefan Dekker, Johan van de Koppel & Max Rietkerk

Self-organisation, patterns, scale-dependent feedback, model, indicator for sudden shifts

Spatial patterns can be induced by self-organisation. The general mechanism causing this is scale-dependent feedback. In this article we show landscapes with beautiful self-organised spatial patterns which are more than just a feast for the eye. Recent research indicates that spatial patterns can act as indicator for catastrophic shifts.

#### Literatuur

**Brovkin, V., M. Claussen, V. Petoukhov & A. Ganopolski, 1998.** On the stability of the atmosphere-vegetation system in the Sahara/Sahel region. Journal of Geophysical Research-Atmospheres, 103(D24): 31613-31624.

Foster, D.R., G.A. King, P.H. Glaser & H:E: Wright-Jr., 1983. Origin of string patterns in boreal peatlands. Nature, 306: 256–258.

Hardenberg, J. von, E. Meron, M. Shachak & Y. Zarmi, 2001. Diversity of vegetation patterns and desertification. Physical Review Letters, 8719(19): art. no.-198101.

Kefi, S., M. Rietkerk, C.L. Alados, Y. Pueyo, V.P. Papanastasis, A. ElAich & P.C. de Ruiter, 2007. Spatial vegetation patterns and imminent desertification in Mediterranean arid ecosystems. Nature, 449(7159): 213-217.

Klausmeier, C.A., 1999. Regular and irregular patterns in semiarid vegetation. Science, 284(5421): 1826-1828.

Koppel, J. van de, M. Rietkerk, N. Dankers & P.M.J. Herman, 2005. Scale-dependent feedback and regular spatial patterns in young mussel beds. American Naturalist, 165(3): E66-E77.

McGowan, S., P.R. Leavitt, R.I. Hall, N.J. Anderson, E. Jeppesen & B.V. Odgaard, 2005. Controls of algal abundance and community composition during ecosystem state change. Ecology, 86(8): 2200-2211.

Meinhardt, H., 1995. The algorithmic beauty of sea shells. Berlin. Springer.

Rietkerk, M., M.C. Boerlijst, F. van Langevelde, R. HilleRisLambers, J. van de Koppel, L. Kumar, H.H.T. Prins & A.M. de Roos, 2002. Self-organization of vegetation in arid ecosystems. American Naturalist, 160(4): 524-530.

Rietkerk, M., S.C. Dekker, P.C. de Ruiter, & J. van de Koppel, 2004a. Self-organized patchiness and catastrophic shifts in ecosystems. Science, 305: 1926-1929.

Rietkerk, M., S.C. Dekker, M.J. Wassen, A.W.M. Verkroost, & M.F.P. Bierkens, 2004b. A putative mechanism for bog patterning. American Naturalist.

Scheffer, M., S. Carpenter, J.A. Foley, C. Folke & B. Walker, 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. Nature, 413(6856): 591-596.

Schroder, A., L. Persson & A.M. de Roos, 2005. Direct experimental evidence for alternative stable states: a review doi:10.1111/j.0030-1299.2005.13962.x. 0ikos, 110(1): 3-19.

Turing, A.M., 1952. The chemical basis of morphogenisis. Philosophical Transactions of the Royal Societs of London B, 237: 37-72.