

Dynamique de Formation des Motifs de Végétation dans les Écosystèmes Arides

Amaury Laridon

Université catholique de Louvain, École de Physique,
Chemin de Cyclotron 2, 1340 Louvain-la-Neuve, Belgique*

La végétation peut arborer des motifs à la fois complexes et réguliers au sein de certains écosystèmes arides tels que le désert ou la savane. Étonnamment, la meilleure compréhension de ces phénomènes nous vient du mathématicien *A. Turing* (1952) [1] et de sa fameuse théorie de la morphogénèse biologique par une dynamique particulière de réaction-diffusion. Dans ce document, nous allons essayer de comprendre en quoi la dynamique de certains écosystèmes s'apparente à cette théorie qui en tire son nom, la bifurcation de *Turing*. En outre nous évaluerons quantitativement en guise d'exemple d'application, les critères d'instabilité du système de végétation modélisé par *Lejeune et al.* [2] (2004).

INTRODUCTION

DE nombreuses études telles que celle réalisée par *Rietkerk et al.* [3] ont montré que l'état d'un écosystème aride est étroitement lié à celui des motifs de végétation qu'il contient. Les écosystèmes étant des éléments clés qui interagissent fortement au sein du système climatique, comprendre finement les mécanismes de formation des motifs de végétation (voir Fig.1) est dès lors fondamental. Par ailleurs, les motivations empiriques sont nombreuses et il ne faut pas chercher loin dans l'histoire du climat pour constater que des phénomènes tels que la désertification soudaine de la région du Sahara durant l'Holocène ne sont pas des singularités isolées. Étudier les motifs ainsi que les manquements de végétation dans ces écosystèmes permet de plus, de fournir des outils d'analyse quant à l'utilisation durable des ressources limitées dans ces régions arides. [4] Une compréhension plus subtile de l'évolution de ces schémas de végétation permettrait, en outre, une étude quantitative sur les risques d'effondrement à relativement long terme de certains biomes arides du globe. [3]

BIFURCATION DE TURING ET FORMATION DES MOTIFS DE VÉGÉTATION

Les systèmes dynamiques de réaction-diffusion qui décrivent les structures de végétation dans les écosystèmes arides sont omniprésents au sein de la nature. Ces systèmes sont constitués d'un processus où la réaction du système est sensible à une compétition entre un agent inhibiteur et un agent activateur. Au delà de ce processus de réaction, de production locale, a lieu un phénomène de diffusion qui répartit dans l'espace la substance considérée. L'étendue phénoménologique qu'a engendrée la conceptualisation de *Turing* (1952) [1] au sujet de la dynamique des formes de certains de ces systèmes est remarquable.

De fait, même si l'auteur avait pour but de décrire la formation biologique de structures complexes à partir de la diffusion de simples constituants, il s'avère que son explication du processus d'apparition de non uniformité

au sein d'un milieu à distribution homogène et uniforme à l'état initial répond à des questions relatives à des domaines d'application bien plus vastes que ceux de la biologie. En effet, cela explique entre autres comme nous allons le voir, l'apparition de structures spatiales dans les écosystèmes arides.

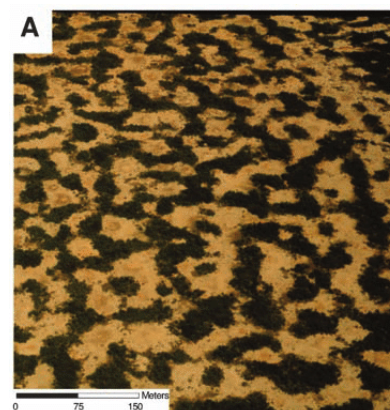


FIGURE 1: Observation de terrain : labyrinthe de végétation sous forme de buissons au Niger [[5], ©University of Chicago 2002]

Si on considère un système de réaction-diffusion à l'état initial stationnaire, homogène et linéairement stable en l'absence de diffusion, l'idée contre-intuitive mais féconde de *Turing* [1] énonce que, sous certaines conditions (cfr *Murray* [6] pour le formalisme mathématique complet), un nouvel état d'équilibre stable doté de motifs spatiaux inhomogènes peut se développer à cause d'une instabilité transportée par la diffusion. De fait, l'idée est contre-intuitive car il semble qu'*a priori*, un processus de diffusion a pour effet de stabiliser un système puisque celui-ci est associé à une homogénéisation de ses constituants. Cependant, ce concept brillamment formalisé par *Turing* en 1952 a été depuis lors soumis au réel à moult reprises et nombreuses sont les simulations reproduisant les phénomènes observés.

L'instabilité initiale qui se répand par la diffusion provient d'une boucle de rétroaction du système considéré

dont l'effet global dépend de l'échelle spatiale prise en compte. Cette asymétrie entre une boucle de rétroaction à l'effet positif à courte distance et négatif pour des plus grandes distances induit ainsi une dynamique qui sera enrichie par les caractéristiques du régime de diffusion considéré et permettra la formation de motifs. Par ailleurs, le rapport entre ces effets positifs/activateurs et ces effets négatifs/inhibiteurs apparaît au travers de termes non-linéaires, c'est une quantité dynamique puisque elle dépend de l'état du système. On parle dès lors d'*instabilité de Turing* pour décrire un système de réaction-diffusion instable par diffusion de petites perturbations spatiales.

Dans le cas des écosystèmes arides, la croissance de la végétation est localement favorisée au travers d'un mécanisme de concentration local des ressources engendré par les végétaux. De fait il y a localement un effet d'*autocatalyse* pour la formation de végétation, si l'on reprend la grammaire propre à la chimie utilisée par *Turing*[1, 7] dans son article. À savoir que la présence de végétation existante va favoriser le développement de celle-ci dans son voisinage immédiat via des processus tels que l'accumulation de nutriments ou encore la capacité des racines plus denses et longues d'aller chercher les rares substrats organiques aux alentours. En opposition à cela, l'accumulation locale des ressources développées ci dessus va entrer en compétition avec les autres distributions de végétation environnantes sur des échelles plus grandes, engendrant dès lors un amenuisement des ressources disponibles. Autrement dit, nous retrouvons une asymétrie dans l'effet général de ces boucles de rétroactions sur la végétation, notre réactif, qui est fonction de la distance effective considérée.

Par ailleurs, la végétation peut se propager dans l'espace. Dès lors, lorsque l'on couple à cette boucle de rétroaction une certaine diffusion des végétaux, transparaît la structure qui mène à l'instabilité de *Turing* décrite formellement en amont. Il est cependant important de noter, et il s'avèrera qu'il s'agit d'une condition nécessaire à l'instabilité de *Turing* démontrée par la suite, que les consommateurs doivent se diffuser moins rapidement que le flux de ressources pour garantir une domination de l'inhibition à plus large échelle. Physiquement, ceci peut se comprendre par le fait que l'eau, qui constitue une des ressources clés pour les végétaux, se diffuse bien plus rapidement que les végétaux eux-mêmes. La biomasse, de par les effets coopératifs précédemment décrit, agit ainsi comme un activateur là où le manque de ressources est considéré comme un inhibiteur.[8]

Ainsi la formation des motifs de végétation se base sur une boucle de rétroaction positive localement. Celle-ci engendre au travers de sa diffusion, l'auto-organisation de la végétation en motifs jugulée par l'inhibition à plus grande distance. De nombreux modèles de réaction-diffusion expliquent de même la formation de motifs de végétation sur base de ce mécanisme de brisure de symétrie et nous allons nous atteler à l'analyse de l'un d'eux.[9]

LE MODÈLE VÉGÉTATION-HYDROLOGIE

Dans leur article, *Lejeune et al.*[2] décrivent l'organisation de la végétation en terme de la densité totale de phytomasse, adimensionnalisée de façon à ce qu'elle soit définie sur un intervalle $[0, 1]$. En faisant l'hypothèse d'un environnement isotrope ils considèrent la modélisation spatio-temporelle de cette densité déjà établie dans le papier [10] en terme d'une équation aux dérivées partielles :

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} = (1 - \mu)\rho + (\Lambda - 1)\rho^2 - \rho^3 + \frac{1}{2}(L^2 - \rho)\Delta\rho - \frac{1}{8}\rho\Delta^2\rho. \quad (1)$$

Le symbole Δ représente ici un Laplacien à deux dimensions. Cette équation a pour domaine de représentation des écosystèmes dont la disponibilité en eau est limitée, avec une densité de végétation faible et ce, lorsque la taille des motifs est bien plus grande que celle des plantes. La dynamique du système est encodée au travers de trois paramètres. Le rapport entre le taux de mortalité et de croissance des plantes noté μ , dépend de l'aridité du milieu. Le paramètre Λ exprime la qualité coopérative ($\Lambda > 0$) ou bien anti-coopérative ($\Lambda < 0$) de la propagation des plantes. Seuls les systèmes coopératifs sont étudiés dans ce cas étant donné qu'il a déjà été fait mention que des motifs de végétation ne peuvent se former dans le cas contraire[11]. Finalement, $L = \frac{L_1}{L_2}$ représente le rapport entre les échelles spatiales pour lesquelles les interactions de coopération(L_1)/compétition(L_2) s'opèrent.

Le terme clé de diffusion est bien sur le quatrième avec le Laplacien, jugulant par là le transport de végétation avec la caractéristique importante que le signe du coefficient de diffusion dépend crucialement de l'effet rétro-actif dominant. De fait, il y aura respectivement activation ou inhibition en fonction de l'état du rapport de force entre les effets de coopération et de compétition encodés dans L . Un coefficient de diffusion négatif aura pour effet de déstabiliser l'uniformité spatiale et permet, comme nous allons le voir, l'émergence d'une *bifurcation de Turing* et donc, de motifs de végétation. Le dernier facteur multipliant le double Laplacien filtrant davantage les petites longueurs d'onde est, quant à lui, toujours négatif et assure que la croissance illimitée d'hétérogénéité petite et locale soit impossible.

Bien que la logique activateur/inhibiteur ne transparaît pas directement sur base de cette modélisation, celle-ci est bien présente. De fait, nous pouvons considérer la biomasse comme agent activateur face à une aridité représentée, entre autre par le paramètre μ qui peut jouer le rôle d'agent inhibiteur car il favorise la rareté des ressources. Cependant, les dépendances explicites entre les différents paramètres dynamiques sont omises dans l'Eq(1) et il faut comprendre les paramètres L et Λ comme des quantificateurs des effets de synergie ou de compétition.

SOLUTIONS STATIONNAIRES ET UNIFORMES

Analysons dans un premier temps le cas plus simple, à savoir un champ spatial uniforme, noté ρ_s . Les dérivées spatiales étant alors nulles on se ramène à l'équation différentielle ordinaire suivante,

$$\frac{d\rho_s(t)}{dt} = (1 - \mu)\rho_s + (\Lambda - 1)\rho_s^2 - \rho_s^3 \quad (2)$$

Si on considère un état stationnaire, l'annulation de la dérivée temporelle fait correspondre trois solutions représentées sur la Figure 2,

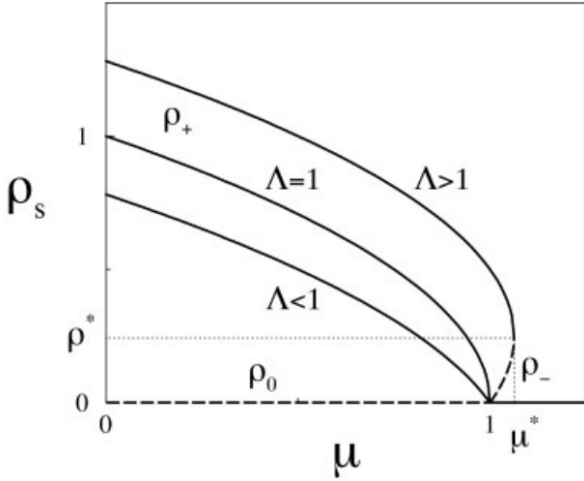


FIGURE 2: Distribution uniforme et stationnaire de la densité de phytomasse ρ_s ainsi que sa stabilité en fonction d'une perturbation homogène encodée par l'aridité au travers de μ . Différentes valeurs de Λ ont été calculées. Les états instables sont représentés par des lignes discontinues et les états stables par des traits continus. À noter que de part l'approximation de faible densité, de larges valeurs de ρ_s sont obtenues au voisinage de l'origine $\mu = 0$ pour $\Lambda > 1$ et sont fallacieuses. Graphique issu de Lejeune et Al.[2]

$$\rho_0 = 0 \quad (3)$$

$$\rho_{\pm} = \frac{\Lambda - 1 \pm \sqrt{(\Lambda - 1)^2 + 4(1 - \mu)}}{2} \quad (4)$$

La solution triviale ρ_0 représente un écosystème sans végétation. Cet état existe pour toutes valeurs de μ mais passe d'un état instable à stable pour des valeurs de μ plus grandes ou égales à 1.

Deux régimes de distribution stationnaires et uniformes sont à distinguer vis-à-vis de la valeur de Λ . Pour des valeurs $0 < \Lambda \leq 1$, seule la solution ρ_+ est physique pour $0 \leq \mu \leq 1$. Pour $\Lambda > 1$, la solution ρ_+ atteint un point de bifurcation (μ^*, ρ^*) fold au delà duquel le système change drastiquement d'état et rencontre la branche instable ρ_- qui possède, dans ce cas, une signification physique pour

des valeurs de μ telles que $1 \leq \mu \leq \mu^*$.

Naturellement, à mesure que l'aridité augmente, la végétation disparaît. Cependant, il existe une distinction importante dans la nature de cette disparition qui dépend de la valeur de Λ , car dans le premier régime $0 < \Lambda \leq 1$, cette extinction est continue alors qu'un effondrement a lieu au point de bifurcation du second régime. Grâce à une forte coopération entre les plantes $\Lambda > 1$, la solution ρ_+ montre qu'il est possible pour la végétation de survivre face à une très forte aridité et ce jusqu'à une valeur μ^* . Finalement, il est à noter que, comme l'expliquent *Rietker et al*[3], une bistabilité caractéristique de ces écosystèmes décrit la coexistence de deux états d'équilibre stables pour la végétation ρ_0 et ρ_+ séparés par un état intermédiaire instable ρ_- est modélisée ici ainsi qu'un phénomène d'hystérésis pour les valeurs de μ telles que $1 \leq \mu \leq \mu^*$.

INSTABILITÉ DE TURING

Regardons à présent les conditions pour lesquelles des perturbations dans l'espace à une solution stationnaire homogène engendrent un équilibre stable inhomogène spatialement. Par facilité, nous considérons ici un espace unidimensionnel i.e $\rho = \rho(x, t)$ et que seul l'état stationnaire homogène non nul ρ_+ peut devenir instable sous certaines perturbations inhomogènes. Considérons des perturbations spatiales de la forme des modes de Fourier suivant $\delta\rho = e^{(\omega_k t + i k x)}$. Ces perturbations évoluent par l'Eq.(1) linéarisée par rapport à ρ_+ . En prenant en compte la condition sur l'équilibre stationnaire homogène $\mu = 1 + (\Lambda - 1)\rho_+ - \rho_+^2$ dérivée de l'Eq.(4), on obtient la relation de dispersion suivante qui laisse transparaître la dépendance explicite entre le nombre d'ondes $k = \frac{2\pi}{\lambda}$ et la pulsation ω_k qui, de part l'hypothèse d'isotropie, est un nombre réel,

$$\omega_k = \rho_+(\Lambda - 1 - 2\rho_+) - \frac{1}{2}(L^2 - \rho_+)k^2 - \frac{1}{8}\rho_+k^4. \quad (5)$$

Il y a *instabilité de Turing* pour des modes ω_k bien précis pour lesquels des perturbations vont croître et faire basculer le système dans un nouvel équilibre à inhomogénéité spatiale. De fait, la stabilité des modes de Fourier dépend du signe de ω_k . Il est clair que pour $\omega_k < 0$, la perturbation voit son amplitude décroître dans le temps exponentiellement là où pour des valeurs $\omega_k > 0$, la perturbation va pouvoir augmenter exponentiellement. Il est à noter que cette croissance *a priori* exponentielle de l'amplitude des perturbations sera *in fine* jugulée par les termes non linéaires de l'Eq.(1). Cette transition entre le signe de ω_k , qui mène à une brisure de symétrie entre les deux états du système, a lieu lorsqu'il existe une valeur critique du

nombre d'onde k_c ,

$$k_c = \sqrt{2 \left(1 - \frac{L^2}{\rho_c} \right)} \quad (6)$$

où la densité de phytomasse critique associée ρ_c satisfait l'équation $2\rho_c^2(1 - \Lambda + 2\rho_c) = (L^2 - \rho_c)^2$. Par l'Eq.(4) il est aisé de voir que le premier ainsi que le dernier terme de la relation de dispersion Eq.(5) sont toujours négatifs. Cela assure physiquement que les fluctuations aux longueurs d'ondes infiniment petites ou grandes ne sont pas significatives pour le système. Il s'ensuit que la seule façon d'obtenir $\omega_k > 0$ soit que le second terme en $L^2 - \rho_+$ est négatif i.e, $L < \sqrt{\rho_+}$. Cette condition peut toujours être vérifiée puisque ρ_+ ne dépend pas de L . Il est dès lors possible pour le système de diminuer la valeur de L afin de satisfaire cette inégalité. En outre, ρ_+ ne peut dépasser 1 par définition. Donc $L < 1$ i.e, le domaine de compétition des végétaux doit être plus grand que celui de la coopération. Si on se rappelle la forme identique du coefficient de diffusion de l'Eq.(1), nous pouvons déduire de tout ceci une condition nécessaire des instabilités de *Turing*, à savoir que l'inhibiteur doit se diffuser plus rapidement que l'activateur.

La Figure 3 représente le domaine des valeurs des paramètres pour lesquelles le système développe des formations de motif. Ce domaine est aussi appelé *Espace de Turing*[6]. De fait, au delà du point de bifurcation, tous les modes de perturbation dont les nombres d'ondes associés sont compris entre des valeurs $]k_-, k_+[$ sont amplifiés par positivité de ω_k . Ce domaine de nombre d'ondes contient $k_0 = \sqrt{2(1 - L^2/\rho_+)}$, le nombre d'ondes qui maximise ω_k et correspond ainsi au mode de perturbation qui croît le plus rapidement dans le temps. Bien que dans la pratique des termes non linéaires vont mélanger les différents modes possibles et générer un motif plus complexe, on s'attend à ce que ce mode ω_{k_0} domine les autres et ainsi caractérise principalement l'état stationnaire final.

Enfin, comme les observations le suggèrent, il existe un décalage de la gamme des nombres d'ondes instables vers des plus petites valeurs à mesure que l'aridité augmente. Autrement dit, la longueur d'onde des motifs périodiques augmente lorsque l'environnement devient de plus en plus aride.[11]

CONCLUSION

Nous avons, ici, illustré la véracité de l'analyse des motifs de végétation en terme d'instabilité de *Turing*. Il a été montré que la végétation des écosystèmes arides a en soi une boucle de rétroaction dont l'effet qualitatif dépend de la distance effective considérée. Sur base de cela, on observe que les motifs de végétation sont la conséquence de résonances de perturbations d'un état stationnaire homogène spatialement et ce une fois qu'il y a adjonction

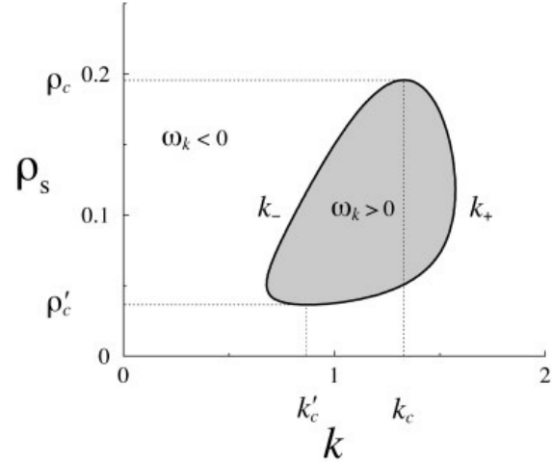


FIGURE 3: *Espace de Turing* pour $\Lambda = 1$ et $L = 0.15$ de la perturbation spatiale dans le plan (k, ρ_s) . Figure issue de Lejeune et Al.[2]

d'une diffusion de la densité végétale. La périodicité spatiale observée est ainsi la synthèse d'un dialogue entre des effets activateurs à courtes distances et inhibiteurs à grandes distances. Des conditions subsidiaires telles que la distance effective des effets coopératifs soit plus petite que celle des effets compétitifs et que le système admet un état stationnaire homogène linéairement stable en l'absence de diffusion ont été requises. À partir d'un écosystème aride homogène et isotrope, il a ainsi été démontré que sous certaines conditions, des perturbations spatiales qui trouvent leurs significations physiques dans n'importe quelle forme d'inhomogénéité de l'écosystème, peuvent briser la symétrie du système et déplacer celui-ci dans un état d'équilibre stable inhomogène spatialement à savoir, les motifs de végétation.

Ces motifs de végétation fascinants peuvent se résumer par une forme d'injustice auto-organisée mais régie par un principe de survie collectif au niveau macroscopique. De fait, la survie des plantes pour des valeurs d'aridité très élevées est seulement possible des suites d'effets coopératifs à courte distance et permet une transition stable entre une distribution de densité de végétation homogène et un effondrement total. Les motifs de végétation sont clairement un comportement collectif bien défini qui permet à la végétation dans son ensemble de survivre malgré des conditions très dures. [11]

Au delà de ces considérations, cette analyse des écosystèmes arides donne la possibilité de prédire l'évolution des motifs de sa végétation[2] et permet, entre autre, de fournir des outils d'analyse quant à l'effondrement potentiel d'écosystèmes dont la vie de millions d'êtres humains ainsi que de la faune et la flore dépend.

Annexe : Dérivation de l'Eq.(5)

On considère

$$\rho(x, t) = \rho_+(x, t) + \delta\rho(x, t)$$

On insère ce développement dans l'Eq.(1), les dépendances sont par la suite omises,

$$\begin{aligned} \frac{\partial(\rho_+ + \delta\rho)}{\partial t} &= (1 - \mu)(\rho_+ + \delta\rho) + (\Lambda - 1)(\rho_+ + \delta\rho)^2 \\ &\quad - (\rho_+ + \delta\rho)^3 + \frac{1}{2}(L^2 - (\rho_+ + \delta\rho))\Delta(\rho_+ + \delta\rho) \\ &\quad - \frac{1}{8}(\rho_+ + \delta\rho)\Delta^2(\rho_+ + \delta\rho) \end{aligned}$$

Après développement de cette expression et puisque par définition ρ_+ est solution de l'équation stationnaire homogène il nous reste,

$$\begin{aligned} \frac{\partial\delta\rho}{\partial t} &= (1 - \mu)\delta\rho + 2\rho_+\delta\rho(\Lambda - 1) + (\Lambda - 1)\delta\rho^2 \\ &\quad - 3\rho_+^2\delta\rho - 3\rho_+\delta\rho^2 - \delta\rho^3 + \frac{1}{2}(L^2 - \rho_+ - \delta\rho)\Delta\delta\rho \\ &\quad - \frac{1}{8}\rho_+\Delta^2\delta\rho - \frac{1}{8}\delta\rho\Delta^2\delta\rho \end{aligned}$$

En gardant seulement explicites les termes au premier ordre en $\delta\rho$ on obtient,

$$\begin{aligned} \frac{\partial\delta\rho}{\partial t} &= (1 - \mu)\delta\rho + 2\rho_+\delta\rho(\Lambda - 1) - 3\rho_+^2\delta\rho \\ &\quad + \frac{1}{2}(L^2 - \rho_+)\Delta\delta\rho - \frac{1}{8}\rho_+\Delta^2\delta\rho + \mathcal{O}(\delta\rho^2) \end{aligned}$$

Puisqu'une perturbation peut se représenter comme une intégrale de Fourier et que l'équation en $\delta\rho$ est linéaire, on regarde la stabilité de l'état stationnaire ρ_+ en raison du mode de Fourier,

$$\delta\rho(x, t) = e^{(\omega_k t + i k x)}$$

En substituant cet ansatz dans l'expression précédente et en linéarisant au premier ordre en $\delta\rho$ il en suit,

$$\begin{aligned} \omega_k &= (1 - \mu) + 2\rho_+(\Lambda - 1) - 3\rho_+^2 \\ &\quad - \frac{k^2}{2}(L^2 - \rho_+) - \frac{k^4}{8}\rho_+ \end{aligned}$$

Finalement, en utilisant la condition d'état stationnaire homogène $\mu = 1 + (\Lambda - 1)\rho_+ - \rho_+^2$ dérivée directement de l'Eq.(2), on obtient après un peu d'algèbre,

$$\omega_k = \rho_+(\Lambda - 1 - 2\rho_+) - \frac{1}{2}(L^2 - \rho_+)k^2 - \frac{1}{8}\rho_+k^4$$

* Electronic address: amaurylaridon@student.uclouvain.be

- [1] A.M Turing. *The Chemical Basis of Morphogenesis. Philosophical Transactions of The Royal Society of London*, 237 :37–72, 1952.
- [2] O. Lejeune, M. Tlidi, and R. Lefever. Vegetation spots and stripes : Dissipative structures in arid landscapes. *International Journal of Quantum Chemistry*, 98 :261 – 271, Février 2004.
- [3] M. Rietkerk, S. Dekker, P. de Ruiter, and J. van de Koppel. *Self-Organized Patchiness and Catastrophic Shifts in Ecosystems. Science*, 305 :1926–1929, Septembre 2004.
- [4] P. Gandhi, S. Iams, S. Bonetti, and M. Silber. *Vegetation Pattern Formation in Drylands. In : D'Odorico P., Porporato A., Wilkinson Runyan C.(eds) Dryland Ecohydrology. Springer*, 2019.
- [5] M. Rietkerk, M.C. Boerlijst, F. van Langevelde, R. Hillerislaambers, Jv. de Koppel, L. Kumar, HH. Prins, and AM. de Roos. *Self-organization of vegetation in arid ecosystems. The American Naturalist*, 160 :524–530, Octobre 2002.
- [6] J.D. Murray. *Mathematical Biology II : Spatial Models and Biomedical Applications. Springer*, 3ème édition, 2003.
- [7] P. Ball. *Forging patterns and making waves from biology to geology : a commentary on Turing(1952)'The chemical basis of morphogenesis'. Royal Society Publishing*, 370, Avril 2015.
- [8] E. Meron. *Non linear Physics of Ecosystems. CRC Press*, 1ère édition, 2015.
- [9] J. von Hardenberg, E. Meron, M. Shachak, and Y. Zarmi. *Diversity of Vegetation Patterns and Desertification. Physical Review Letters*, 87, 2001.
- [10] P.K. Maini and H.G. Othmer. *Mathematical Models for Biological Pattern Formation. Springer*, 2000.
- [11] R. Lefever, O. Lejeune, and P. Couteron. *Generic Modeling of Vegetation Patterns. A Case Study of Tiger Bush in Sub-Saharan Sahel. The IMA Volumes in Mathematics and its Applications*, pages 83–112, 2001.
- [12] L. Roques. *Modèle de Réaction-Diffusion pour l'écologie spatiale. Quae*, 1ère édition, 2013.
- [13] V. Brovkin, M. Claussen, V. Petoukhov, and A. Ganopolski. *On the stability of the atmosphere-vegetation system in the Sahara/Sahel region. J.Geophys*, 103 :31613–31624, 1998.
- [14] M. Scheffer, S. Carpenter, J.A. Foley, C. Folke, and B. Walker. *Catastrophic shifts in ecosystems. Nature*, 413 :591–596, 2001.
- [15] M. Scheffer and S. Carpenter. *Catastrophic Regime Shifts in Ecosystems : Linking Theory to Observation. Trends in Ecology and Evolution*, 18 :648–656, 2003.
- [16] M. Rietkerk, F. van den Bosch, and J. van de Koppel. *Site-specific properties and irreversible vegetation changes in semi-arid grazing systems. Oikos*, 79 :241–252, 1997.
- [17] P. Rohani, TJ Lewis, D. Grünbaum, and GD. Ruxton. *Spatial self-organisation in ecology : pretty patterns or robust reality ? Trends in Ecology and Evolution*, 12 :70–74, 1997.