

Modélisation des motifs de végétation macroscopique en milieu aride à l'aide d'un modèle de particules stochastiques

S. Buré, L. Paruit, J. Velluet

May 15, 2025

Table des matières

| | | |
|----------|--|-----------|
| 1 | Introduction | 1 |
| 1.1 | Les motifs de végétation | 1 |
| 1.2 | Motivations | 2 |
| 1.3 | Objectifs du projet | 2 |
| 2 | Le modèle déterministe expliquant la formation de motifs macroscopiques | 3 |
| 2.1 | Un aperçu historique de la modélisation déterministe des motifs de végétation réguliers : réaction diffusion et modèles à noyaux | 3 |
| 2.1.1 | La théorie de Turing et les premiers modèles de réaction-diffusion | 3 |
| 2.1.2 | Les modèles à noyaux | 4 |
| 2.2 | Le modèle de Gilad et al., un modèle de référence | 5 |
| 2.2.1 | Équation de la densité de biomasse | 6 |
| 2.2.2 | Équation de la densité d'eau dans le sol | 7 |
| 2.2.3 | Équation de l'eau de surface | 7 |
| 3 | Modèle macroscopique et système de particule associé | 8 |
| 3.1 | Modèle | 8 |
| 3.2 | Existence et unicité d'une solution | 8 |
| 3.3 | Système de particule associé | 9 |
| 3.4 | Simulation du système de particules | 11 |
| 4 | Méthodes et résultats | 12 |
| 4.1 | Quantifier l'organisation spatiale d'un écosystème | 12 |
| 4.1.1 | Structure spatiale et fonction K de Ripley | 12 |
| 4.1.2 | Définition et détection d'un groupe de plantes | 13 |
| 4.2 | Quels scénarios pour expliquer l'organisation spatiale des plantes ? | 15 |
| 4.2.1 | Scénario 1.0 : Compétition et facilitation | 15 |
| 4.2.2 | Scénario 1.1 : Impact de l'échelle d'influence | 16 |
| 4.2.3 | Scénario 1.2 : Impact de l'échelle de naissance | 17 |
| 4.2.4 | Scénario 2 : Écosystème pluvieux | 18 |
| 4.2.5 | Scénario 3 : Avec des conditions initiales structurées | 19 |
| 4.2.6 | Simulation à plus grande échelle | 20 |
| 4.3 | L'organisation spatiale de la végétation comme indicateur de la santé d'un écosystème | 21 |
| 4.4 | Conclusion sur les résultats des simulations | 21 |
| 5 | Conclusion | 22 |

| | | |
|----------|---|-----------|
| A | Annexes | 24 |
| A.1 | Codes liés au projet | 24 |
| A.2 | Détails sur les paramètres du modèle de Gilad et al | 24 |
| A.2.1 | Le noyau de consommation | 24 |
| A.2.2 | Équations de l'eau de surface en eau peu profonde | 24 |
| A.3 | Pistes d'amélioration du noyau d'intégration | 25 |
| A.4 | Simulation de processus de Poissons non homogènes | 26 |
| A.5 | Modèle Jouet | 26 |
| A.6 | Simulation du système d'EDP par différences finies | 28 |
| A.7 | Preuves | 30 |

1 Introduction

1.1 Les motifs de végétation

Une organisation spatiale de la végétation très spectaculaire Dans les milieux arides et semi-arides, on peut observer une organisation très géométrique de la végétation. Sur plusieurs dizaines de kilomètres, arbres, arbustes et buissons forment des bandes, des patches ou encore des formes labyrinthiques constituées de longues bandes de végétation souples entrecoupées de sol nu. On observe aussi des formes plus arbitraires de taille variable. La Figure 1 illustre la diversité de ces motifs.

L'explication biologique de cette organisation spatiale Dans les écosystèmes arides où la compétition pour l'eau est rude, les forces évolutives ont dû favoriser les plantes ancestrales qui étaient capables de tirer le mieux parti du peu d'eau présent dans leur environnement. Les plantes sont d'ailleurs loin d'être des organismes passifs. Elles modifient sans cesse l'environnement dans lequel elles évoluent pour l'adapter à leurs besoins. Dans un écosystème aride, le système physico-chimique (feuilles, racines et molécules) permet de créer une zone autour dans laquelle l'eau est plus facilement retenue et disponible pour la plante. Par exemple, le système racinaire creuse le sol sur lequel pousse la plante, le rendant plus perméable à l'eau de pluie et augmentant ainsi l'eau disponible pour la plante. *In fine*, ceci explique pourquoi les plantes s'auto-organisent proches les unes des autres : les zones à forte densité de plantes sont aussi les zones où l'eau est la plus présente car mieux captée et mieux retenue. Au delà d'une certaine limite, en périphérie du groupe, les plantes se retrouvent à nouveau en compétition pour l'eau, ce qui engendre une action répulsive entre les groupes déjà formés. La formation d'une structure à grande échelle est donc le résultat d'un mécanisme de facilitation et de compétition.

Cette auto-organisation des plantes dans l'espace a poussé les biologistes et les mathématiciens à créer des modèles capables de retranscrire le comportement des plantes.

Une modélisation mathématique historiquement dichotomique Historiquement, les scientifiques ont marqué une distinction entre les motifs réguliers dits *périodiques* et les motifs plus erratiques appelés *sans-échelle*. Cette dichotomie a conduit à une division du champ de recherche en deux écoles de modélisation : la modélisation déterministe, largement héritière des travaux de Turing, qui offrait de bonnes représentations des motifs périodiques ; et la modélisation aléatoire dont la flexibilité permet de mieux représenter les motifs sans échelle, moins réguliers.

Les modèles de réaction-diffusion, puis les modèles à noyaux, sont aujourd'hui bien établis et permettent de traduire finement les mécanismes d'auto-organisation de la végétation à partir de règles d'interaction locales. Les motivations derrière la modélisation sont multiples.

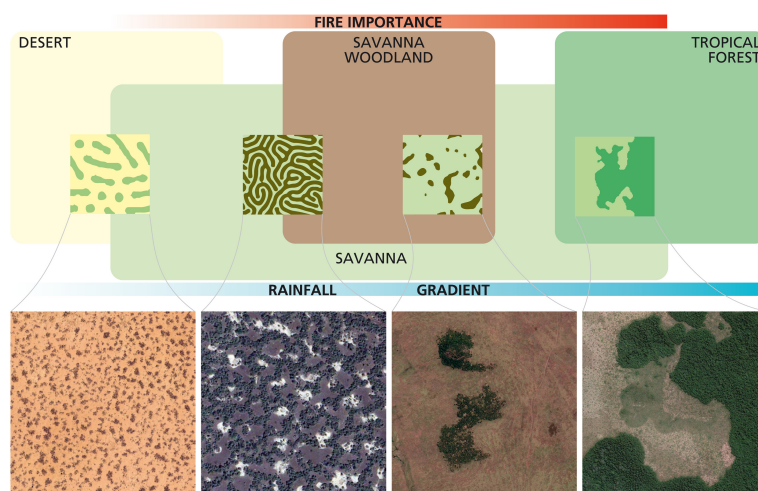


Figure 1: Exemples de motifs de végétation selon un gradient de disponibilité de l'eau. On peut observer une transition nette des motifs quasi périodiques (à gauche) aux motifs sans échelle (à droite). ([Rietkerk et al., 2021](#))

1.2 Motivations

Comprendre les mécanismes qui sous-tendent l'organisation spatiale du système La formation de ces structures est universelle dans les milieux soumis à un climat aride ou semi-aride. Ainsi, parvenir à modéliser le phénomène à partir de règles d'interaction entre les différentes composantes de l'écosystème peut être un moyen de comprendre la mécanique qui régit son organisation spatiale. C'est ce à quoi se sont attachés les premiers travaux sur le sujet parmi lesquels on cite [Barbier et al. \(2008\)](#), [Gilad et al. \(2007\)](#), [Manor and Schnerb \(2008\)](#), ou encore [Baudena et al. \(2013\)](#). Les mathématiques peuvent également apporter des éclaircissements sur des phénomènes difficiles à expliquer à l'œil biologique. Par exemple, les travaux théoriques sur les systèmes de réaction-diffusion permettent d'expliquer la présence des motifs labyrinthiques, là où les justifications biologiques peuvent être plus difficiles.

Mieux comprendre le fonctionnement des écosystèmes est intéressant en soi, mais leur modélisation nourrit des applications pratiques pour leur protection.

Établir l'état de santé des écosystèmes et caractériser leur résilience Les milieux arides et semi-arides sont des milieux soumis à de fortes pressions extérieures. Avec le changement climatique et les fortes sollicitations des milieux naturels pour l'exploitation des ressources (cultures, pâturages, bois), la stabilité de ces écosystèmes en vient à être menacée. Nous assistons parfois à de brutales transitions vers des états de dégradation avancée, où de petits ajouts d'une pression externe entraîne la désertification de tout un écosystème.

Grâce à une modélisation réaliste des motifs de végétation, il est possible de déterminer des symptômes avant-coureurs de l'atteinte de points de bascule et prévenir l'avancée du front de désertification voire d'établir l'état de santé et de résilience des écosystèmes arides. Plusieurs travaux comme [Rietkerk et al. \(2021\)](#), [Kéfi et al. \(2007\)](#) ou encore [Kéfi et al. \(2010\)](#), s'inscrivent dans la continuité des travaux précédents en s'interrogeant sur ces problématiques.

Les objectifs de ce projet sont donc multiples.

1.3 Objectifs du projet

Modélisation stochastique d'un modèle déterministe Nous cherchons à établir un modèle stochastique réaliste à partir d'un modèle déterministe déjà largement étudié, qui fait l'objet de l'article de [Gilad et al. \(2007\)](#). À partir de ce système, nous définirons trois processus stochastiques pour remplacer les variables dont il est question dans [Gilad et al. \(2007\)](#). Un processus décrira l'évolution de la population de plantes, un autre décrira celle de l'eau en surface et le dernier celle de l'eau dans le sol. Le système d'Équations aux Dérivées Partielles (EDP) sera perçu comme la limite de notre système de particules lorsque le nombre initial de particules de plantes tend vers l'infini. Notre modèle de particules que nous allons créer devra être capable de reproduire les caractéristiques présentes dans les écosystèmes arides, notamment l'organisation spatiale et la distribution des motifs.

Simulation et analyse En parallèle, nous proposerons un algorithme permettant de simuler notre modèle. Cet algorithme sera basé sur la simulation des processus de Poisson inhomogènes, que nous présenterons dans la section 3.4. Nous allons également développer des méthodes pour analyser les résultats de nos simulations, afin de pouvoir tirer des conclusions relatives à la structuration spatiale de nos particules. Cela fera l'objet de la section 4.1. Cette approche nous aidera à mieux comprendre l'émergence des structures végétales et à tester différents scénarios influençant la répartition des plantes dans l'espace. Nous allons pouvoir tester différentes conditions de simulation, différentes conditions initiales et différentes valeurs des paramètres. Nos simulations devront pouvoir étayer de la pertinence du modèle par rapport à la réalité biologique.

Apport théorique Nous souhaitons également que ce projet ait une contribution théorique. Le modèle stochastique que nous proposons a été construit pour converger en théorie vers la solution d'un système d'EDP régissant les interactions entre les plantes et l'eau. Nous avons ainsi proposé une preuve d'unicité de cette solution ainsi qu'une esquisse de preuve de son existence, garantissant que notre problème est bien posé. Enfin, bien que nous n'ayons pas eu le temps d'établir la preuve de la convergence du système de particules, le prochain objectif théorique serait de pouvoir établir cette preuve, en utilisant des critères de tensions des semi-martingales associés à nos processus, le théorème d'Aldous-Rebolledo etc.

Commençons par introduire le modèle déterministe qui fut le point de départ de notre modélisation.

2 Le modèle déterministe expliquant la formation de motifs macroscopiques

Introduction Les propriétés auto-organisatrices des motifs de végétation ont conduit les chercheurs à adopter une approche déterministe de type *réaction-diffusion* qui s'inscrit dans la continuité des travaux de Turing sur la morphogenèse. Plus tard, une approche individu-centrée qui faisait de plus en plus son entrée en écologie, a conduit au développement de modèles à noyaux dont le modèle de Gilad et al. fait partie.

Nous présenterons ici l'idée générale de ces modèles en présentant brièvement les premiers modèles de réaction-diffusion puis nous attarderons davantage sur les modèles à noyau qui leur succèdent.

Dans un second temps, nous présenterons le modèle de Gilad et al. de façon exhaustive en justifiant chacune des hypothèses du modèle selon leur interprétation biologique.

2.1 Un aperçu historique de la modélisation déterministe des motifs de végétation réguliers : réaction diffusion et modèles à noyaux

2.1.1 La théorie de Turing et les premiers modèles de réaction-diffusion

Les motifs de Turing Les motifs de Turing apparaissent avec la combinaison d'un mécanisme de diffusion, ainsi qu'un mécanisme de réaction, impliquant au moins deux quantité d'un système en interaction. Ceci se traduit analytiquement par un système qui présente des solutions stable par perturbation homogène mais instable par perturbation périodiques ou irrégulières (*symmetry-breaking instability* ou instabilité de Turing). Les motifs formés sont relativement variés et évoluent dans le temps et selon la paramétrisation du système. La figure Figure 2a présente un diagramme de bifurcation dans lequel on peut observer la variabilité des motifs périodiques formés lorsque le paramètre d'aridité du système est modifié ¹.

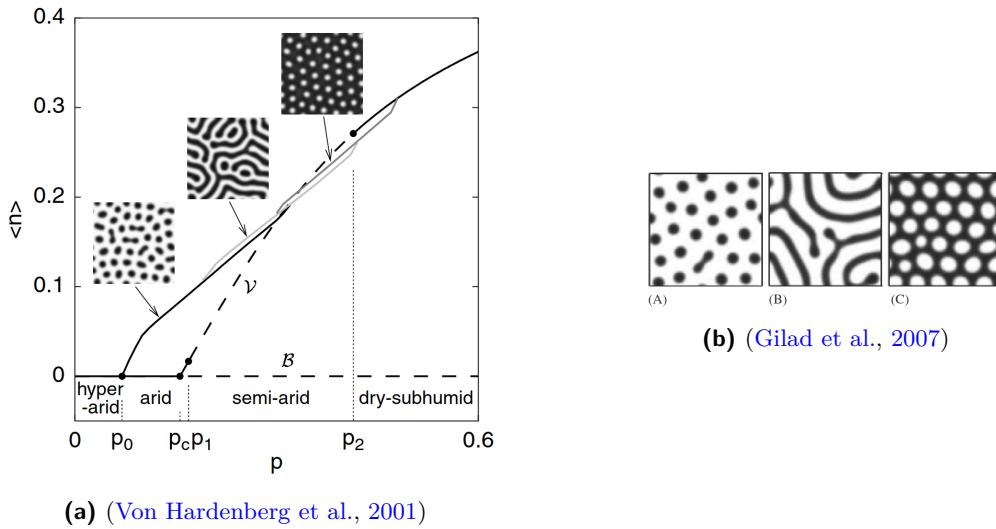


Figure 2: (a) Diagramme de bifurcation qui présente la stabilité des solutions du système de réaction-diffusion selon le gradient d'aridité. (b) Séquence de motifs dans une instabilité de type Turing le long du gradient d'humidité. Les aplats noirs représentent la végétation tandis que les aplats blancs correspondent au sol nu.

Les modèles de réaction-diffusion Ce type de résultat correspond à un modèle dit de *réaction-diffusion* de type

$$\begin{cases} \partial_t \rho = D_\rho \Delta \rho + f(\rho, c) \\ \partial_t c = D_c \Delta c + g(\rho, c) \end{cases} \quad (1)$$

¹D'autres types de stabilité sont présents sur ce schéma mais on ne les décrira pas. Cette image n'est utilisée qu'à titre illustratif.

où ρ et c sont les deux grandeurs en interaction, D_ρ et D_c leurs coefficients de diffusion respectifs dans le milieu et f et g des fonctions de réaction qui modélisent l'interaction entre ρ et c .

Application du modèle de Turing à notre contexte d'étude Turing a introduit cette notion dans le cadre de la morphogénèse. Dans ce contexte, ρ et c représentent les concentrations de deux molécules inductrices qui diffusent dans les tissus primordiaux et ont des actions inhibitrices à faible concentration mais activatrices à forte concentration ². C'est ce cas de figure type d'une interaction positive à courte distance et négative à plus longue distance qui occasionne les instabilités de Turing et la formation de motifs périodiques (Borgogno et al., 2009).

Dans le cas de notre étude, ρ et c représentent respectivement la densité de biomasse et la teneur en eau du sol. La fonction f décrit la croissance de la biomasse en fonction de la teneur en eau tandis que la fonction g décrit la consommation de la ressource par les plantes. L'eau diffuse dans le sol et les plantes dispersent leurs graines dans le milieu ³ à taux D_c et D_ρ , respectivement. Par souci de réalisme, il faudrait d'ailleurs prendre $D_c \gg D_\rho$.

La Figure 3 illustre les interactions locales entre les compartiments de biomasse et de l'eau capillaire dans les milieux arides. On y remarque bien une rétroaction positive de la végétation à courte distance (on parle de *facilitation*) et une *compétition* qui se met en place à plus longue distance. Ce second phénomène est mieux décrit par les modèles à noyaux que nous allons maintenant présenter.

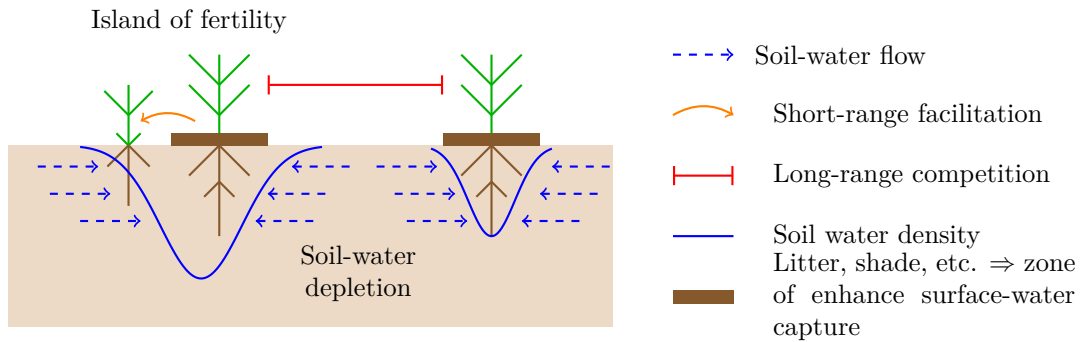


Figure 3: Conditions écologiques amenant des instabilités

2.1.2 Les modèles à noyaux

Principe général Les modèles à noyaux (ou modèles individu-centrés) sont une catégorie de modèles où un noyau d'intégration est utilisé pour représenter l'effet des mécanismes de facilitation et de compétition sur une plante. Dans notre cadre, le **noyau** de convolution $\mathcal{K}(x)$ représente l'effet de la compétition / facilitation de toutes les plantes en y sur celle localisée en x .

$$\frac{\partial p}{\partial t}(x, t) = \underbrace{r p(\mathbf{x}, t)}_{\text{croissance}} \left[1 - \underbrace{\int \mathcal{K}(\|\mathbf{x} - \mathbf{y}\|) p(\mathbf{y}, t) d\mathbf{y}}_{\text{interactions non locale}} \right] \quad (2)$$

La forme des noyaux d'intégration est un élément essentiel de la construction de ce type de modèles. Nous allons donc présenter les quelques formes pertinentes.

Choix du noyau d'intégration Il existe plusieurs formes de noyau d'intégration qui capturent des réalités différentes des interactions entre les plantes et leur environnement biotique ou abiotique. La figure Figure 4 montre la forme d'un noyau dont la forme permet de capturer à la fois l'effet (positif) de la facilitation à courte

²Une molécule inductrice (ou morphogène) est une molécules régulatrices de la différenciation cellulaire au cours du développement embryonnaire. Le différentiel de concentration de ces molécules diffusives perçu par les cellules embryonnaires est à l'origine du plan d'organisation des êtres vivants. La théorie de Turing a largement contribué à l'adoption de cette vision de la morphogénèse les biologistes, qui ont ensuite établi une théorie du développement embryonnaire et une cartographie des molécules inductrices et de leurs effets sur les tissus primordiaux. Si le sujet vous intéresse, le site bcgdevelop.fr est particulièrement bien renseigné.

³La dispersion des graines dans les milieux désertiques est très souvent anémochore, c'est-à-dire assurée par le vent.

distance et celui (négatif) de la compétition à plus longue distance. D'autres noyaux d'interactions gaussiens ou exponentiels inverses ont également été proposé dans Barbier et al. (2008), Gilad et al. (2007).

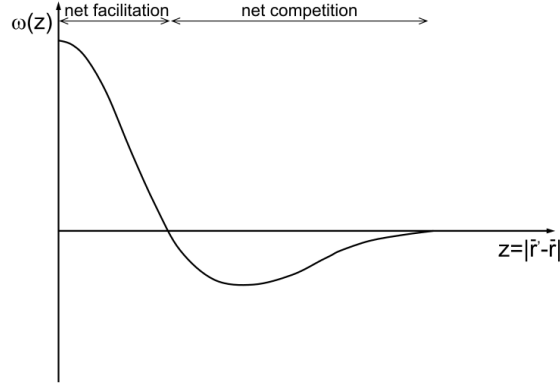


Figure 4: Allure d'un noyau qui capture à la fois l'effet de facilitation (partie positive de la courbe) et de compétition (partie négative). (Borgogno et al. (2009))

2.2 Le modèle de Gilad et al., un modèle de référence

Un modèle de référence Le modèle de Gilad et al. (2007) est celui qui capture aujourd'hui le mieux les mécanismes de réponse (ou *feedbacks*) des plantes en milieu aride aux fluctuations des paramètres du système, ce qui en fait un modèle de référence pour de nombreuses études qui restent cependant très focalisées sur les motifs périodiques (Von Hardenberg et al. (2010)).

Ce modèle s'inscrit dans la classe des modèles à noyaux et comprend 3 variables environnementales dont nous cherchons à modéliser la dynamique : la densité de biomasse (ρ en kg/m^2), la teneur en eau du sol (c en kg/m^2) et la hauteur d'eau de surface (h en mm). Cette dernière variable est introduite dans le modèle car la facilitation y est vue comme l'accroissement de la capacité d'infiltration de l'eau déposée à la surface des sols par les précipitations. Les arbustes agissent comme des puits pour le flux d'eau de surface. Dans les milieux arides, le sol est recouvert d'une croûte de battance – une couche de sol très rigide et imperméable – qui favorise le ruissellement de l'eau déposée par la pluie. L'accumulation de litière sous les arbres et arbustes retient cette eau de surface directement issue des précipitations tout en limitant son évaporation. Ces *îlots de fertilité* sont caractérisés par des taux plus élevés d'eau, de matière organique et de nutriments par rapport aux zones nues environnantes.⁴

$$\begin{cases} \partial_t \rho = G_\rho \times \rho(1 - \frac{\rho}{K}) - M\rho + D_\rho \nabla^2 \rho \\ \partial_t c = Ih - \mathcal{L}c - G_c c + D_c \nabla^2 c \\ \partial_t h = P - Ih + D_h \nabla^2 (h^2) \end{cases} \quad (3)$$

⁴Cette idée a ensuite été approfondie par Baudena et al. (2013) qui étudie plus en détail le lien entre les motifs de végétation et les flux de surface terrestre. Leurs résultats de modélisation révèlent que les flux de transpiration dans les jours suivant un événement de pluie dépendent du type de motif de végétation et que les flux provenant de la végétation fixe (représentant par exemple des zones cultivées) peuvent être très différents de ceux issus d'une végétation plus fluctuante.

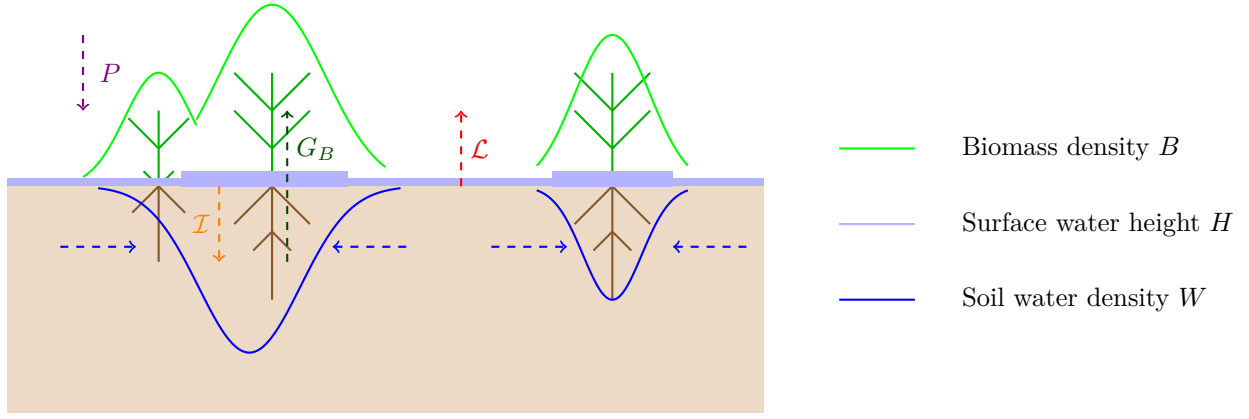


Figure 5: Représentation schématisques des trois variables

Paramètres du modèle

- La densité de biomasse végétative ρ en kg/m^2 . C'est la densité de plante présente à un point donné du sol ($\rho = 0 \Rightarrow$ sol nu ; $\rho = 1 \Rightarrow$ la plante a atteint sa taille maximale en un point donné).
- La densité d'eau souterraine c qui décrit le stock d'eau disponible pour les plantes en kg/m^2 .
- La hauteur d'eau de surface h qui correspond à une fine couche d'eau pas encore infiltrée dans le compartiment c après un épisode due pluie. Son unité est le mm.

| Symbole | Paramètre | Unité |
|---------------|---|---|
| G_ρ | Taux de croissance de la biomasse ρ | $\text{kg}.\text{m}^{-2}.\text{u.t.}^{-1}$ |
| M | Taux de mortalité | $\text{kg}.\text{m}^{-2}.\text{u.t.}^{-1}$ |
| I | Taux d'infiltration de l'eau de surface dans le sol | $\text{kg}.\text{m}^{-2}.\text{mm}^{-1}.\text{u.t.}^{-1}$ |
| \mathcal{L} | Taux d'évaporation | $\text{kg}.\text{m}^{-2}.\text{u.t.}^{-1}$ |
| G_c | Taux de consommation d'eau par les plantes | $\text{kg}.\text{m}^{-2}.\text{u.t.}^{-1}$ |
| D_ρ | Coefficient de diffusion des plantes (= taux de dispersion) | $\text{m}^2.\text{u.t.}$ |
| K | Taille maximale d'une plante en un point | $\text{kg}.\text{m}^{-2}$ |
| P | Précipitations | $\text{mm}.\text{u.t.}^{-1}$ |

Table 1: Paramètres du modèles. *u.t.* correspond à l'unité temporelle du modèle que l'on définira plus tard.

2.2.1 Équation de la densité de biomasse

$$\partial_t \rho(t, x) = \underbrace{G_\rho \times \rho \left(1 - \frac{\rho}{K}\right)}_{\text{croissance logistique}} - \underbrace{M\rho}_{\text{mort}} + \underbrace{D_\rho \nabla^2 \rho}_{\text{dispersion}}$$

Définition du taux de croissance Ici, G_ρ représente le taux de croissance des plantes au dessus du sol. Il est défini de la façon suivante, en utilisant le modélisme avec noyau :

$$G_\rho(x, t) = \Lambda \int_{\Omega} \mathcal{K}_c(x, y, t) c(y, t) dy,$$

Λ correspond au taux de croissance des plantes par unité d'eau capillaire disponible pour leur consommation. L'intégrale $\int_{\Omega} \mathcal{K}_c(x, y, t) c(y, t) dy$ doit donc représenter la quantité d'eau souterraine capturée par le système racinaire des plantes au point x .

Choix du noyau Nous avons vu que le noyau \mathcal{K}_c est censé capturer l'interaction entre les plantes et l'eau. Cette interaction se fait au niveau des racines. Les auteurs [Gilad et al. \(2007\)](#) ont ainsi proposé un noyau gaussien, dont la forme représenterait le réseau racinaire des plantes. La forme explicite du noyau est donnée en annexe A.2.

2.2.2 Équation de la densité d'eau dans le sol

$$\partial_t c(t, x) = \underbrace{Ih}_{\text{infiltration}} - \underbrace{\mathcal{L}c}_{\text{évaporation}} - \underbrace{G_c c}_{\text{consommation}} + \underbrace{D_c \nabla^2 c}_{\text{diffusion latérale}}$$

Fonction d'infiltration La fonction d'infiltration I est particulièrement importante car c'est à travers elle que s'exprime le mécanisme de facilitation (racines et sols, rétention d'eau par la litière et l'ombrage). Elle s'exprime de la façon suivante :

$$I = A \frac{\rho + Qf}{\rho + Q}$$

La figure 6 donne l'allure de cette fonction. Soit Q un paramètre constant. On remarque que quand $B \ll Q \Rightarrow I \rightarrow Af$ et de même, $B \gg Q \Rightarrow I \rightarrow A$. Ainsi, A correspond au taux d'infiltration maximal en condition optimale et f à la différence d'infiltration entre sol nu et sol couvert.

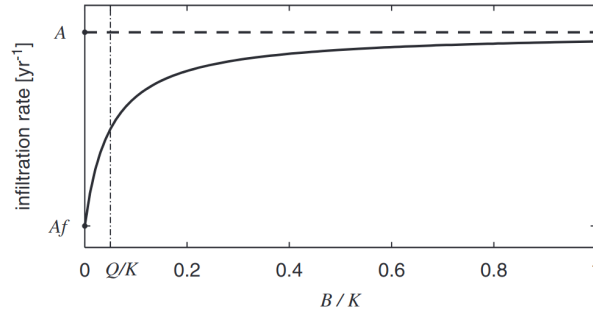


Figure 6: Taux d'infiltration en fonction de la densité de biomasse d'après [Gilad et al. \(2007\)](#).

Terme d'évaporation Le terme \mathcal{L} représente la disparition de l'eau du sol. Bien que nous ne l'ayons pas modélisé avec ce degré de complexité, le modèle de [Gilad et al. \(2007\)](#) prenait en compte la réduction de cette évaporation grâce à l'ombre créée par le feuillage des plantes. Ils avaient ainsi :

$$\mathcal{L}(c, \rho) = N \left(1 - \frac{R\rho}{K}\right) c.$$

Cette fonction correspond à une réduction logistique de la perte en eau du sol par évaporation grâce à la couverture du sol qui se traduit par le paramètre d'ombrage R . N correspond ici au taux d'évaporation basal pondéré par le terme logistique qui lui est adjacent. Celui-ci est défini comme une constante mais [Baudena et al. \(2013\)](#) propose une interprétation plus fine des mécanismes de régulation qui s'avèrent être très importants en milieu aride.

Taux de consommation

$$G_W = \Gamma \int_{\Omega} \mathcal{K}_W(x, y, t) \rho(y, t) dy$$

A l'instar de G_ρ , on a Γ la quantité d'eau souterraine consommée par unité de biomasse et $\mathcal{K}_c(x, y, t)$ le noyau d'interaction plante-eau identique à celui défini précédemment.

2.2.3 Équation de l'eau de surface

$$\partial_t h(t, x) = P - Ih + D_h \nabla^2 (h^2)$$

avec $h(x, t)$ la hauteur d'eau de surface au point x , P le taux de précipitation, I le coefficient d'infiltration décrit plus haut et D_H le coefficient de diffusion de l'eau de surface associé au ruissellement de surface.

Cette équation, issue de la physique des fluides en eau peu profonde, peuvent être beaucoup plus complexe que cela, mais nous n'entrerons pas dans les détails ici (détails en annexe).

Ce qu'il faut retenir, c'est que la couche d'eau de surface h varie dans le temps à mesure des dynamiques de précipitation, d'infiltration et diffuse dans l'espace.

Voyons désormais la modélisation que nous proposons pour transformer le système précédent en système de particules de trois types, en interaction.

3 Modèle macroscopique et système de particule associé

3.1 Modèle

On se propose modéliser l'interaction entre trois variables sur une surface donnée : la densité de biomasse végétale, la densité d'eau en surface et la densité d'eau souterraine. Les dynamiques que l'on cherche à modéliser sont les suivantes : Lors des précipitations, l'eau de pluie se répartit de deux façons : une partie se disperse horizontalement à la surface tandis que l'autre s'infiltre dans le sol. L'eau souterraine suit également un processus de diffusion dans son milieu, tout en étant absorbée par les racines des plantes ou en s'évaporant naturellement. La végétation connaît sa propre dynamique spatiale : les plantes se propagent dans l'espace, peuvent subir une mortalité naturelle ou mourir par compétition lorsque leur densité locale devient excessive. Leur croissance est favorisée par la disponibilité en eau de sous sol. On peut modéliser ce phénomène par le système d'EDP suivant :

$$\begin{cases} \frac{d\rho}{dt}(t, x) = d_1 \Delta \rho(t, x) + \left(\int G(t, x, y) \star c(t, y) dy \right) \rho(t, x) \left(1 - \frac{\rho(t, x)}{K} \right) - \lambda \rho(t, x), \\ \frac{dc}{dt}(t, x) = d_2 \Delta c(t, x) + I(\rho(t, x)) h(t, x) - L c(t, x) - \left(\int G(t, x, y) \star \rho(t, y) dy \right) c(t, x), \\ \frac{dh}{dt}(t, x) = d_3 \Delta (h^2(t, x)) + P - I(\rho(t, x)) h(t, x), \end{cases} \quad (4)$$

Où

- ρ représente la densité de biomasse, c d'eau dans le sous sol, et h d'eau en surface.
- d_1, d_2, d_3 constantes de diffusion strictement positives, $K > 0$ une constante de saturation, $P > 0$ la pluviométrie (supposée aussi être une constante dans un premier temps), $L > 0$ modélisant l'évaporation de l'eau du sous-sol.
- En première approximation on suppose G gaussien et $I(x) = \alpha x + \beta$, avec $\alpha, \beta > 0$.

3.2 Existence et unicité d'une solution

Afin de montrer que l'équation (4) admet une unique solution, on peut faire - sans trop de perte de généralité - les hypothèses suivantes.

Hypothèse 1. Les paramètres du modèle satisfont :

- Le noyau G est de classe C^1 et satisfait $0 \leq G(t, x, y) \leq G_{\max} < \infty$
- La fonction d'interaction I est de classe C^1 , avec $0 \leq I(\rho) \leq I_{\max} < \infty$ et $|I'(\rho)| \leq L_I$ (lipschitzienne)

Hypothèse 2. Les conditions initiales satisfont :

- $\rho_0(x) = \rho(0, x) \in H^1(\Omega)$, $0 \leq \rho_0(x) \leq K$
- $c_0(x) = c(0, x) \in H^1(\Omega)$, $c_0(x) \geq 0$
- $h_0(x) = h(0, x) \in H^2(\Omega)$, $h_0(x) \geq 0$

Nous travaillons dans les espaces de Sobolev habituels :

$$X = L^2(0, T; H^1(\Omega)) \cap H^1(0, T; L^2(\Omega)), \quad (5)$$

$$(6)$$

Proposition 3 (Unicité de solution). *Sous les hypothèses 1 et 2, le système d'EDP admet au plus une solution dans X^3 .*

Preuve. voir Annexe A.7. □

L'existence de solution peut être quand à elle montrée en utilisant la méthode de Galerkin.

Proposition 4 (Existence de solution). *Sous les hypothèses 1 et 2, le système d'EDP admet au moins une solution faible dans X^3 .*

Preuve. L'idée de la preuve est de se ramener en dimension finie par la méthode de Galerkin. On montre que la suite des fonctions est bornée uniformément (par coercivité de l'opérateur, l'Inégalité d'Young et le lemme de Gronwall). On peut donc en extraire une sous-suite qui converge faiblement dans X^3 . On montre ensuite que la limite de cette suite est solution faible. □

Simulations du système d'EDP. Nous avons simulé numériquement le système d'EDP par la méthode des différences finies. On discrétise le domaine et l'on projette les solutions sur un espace de dimension finie, ce qui permet d'approcher les solutions de ce système. Les détails de la méthode et l'algorithme sont présentés en Annexe A.6. L'algorithme ayant une complexité temporelle en $O(N_t \times N_{grid}^4)$, il devient en pratique rapidement trop coûteux numériquement dès lors que la taille de la grille N_{grid} devient trop importante.

3.3 Système de particule associé

Le système d'EDP 4 décrit la densité (de plantes par exemple) $\rho_t(x)$ à la position $x \in \mathbb{R}^2$ et à l'instant $t \geq 0$, dans un système infini de plantes soumises à la diffusion, naissant ou mourant à différents taux. On choisit une plante typique au hasard, à l'instant 0, sa position X_0 est une variable aléatoire dans \mathbb{R}^2 , et pour $t \geq 0$, $X_t = X_0 + \sqrt{2}d_1 B_t^{(1)}$ où $B_t^{(1)}$ est un brownien. De plus, chaque particule de plante X meurt à taux $d^{(X)} := \lambda + \int G(t, x, y) \star c(t, y) dy \frac{\rho(x, t)}{K}$ où λ correspond au taux de mort spontanée et $\int G(t, x, y) \star c(t, y) dy \frac{\rho(x, t)}{K}$ correspond au taux de mort liée à la compétition entre les plantes. Les plantes donnent naissance à un taux $b^{(X)}(i, t) := \int G(t, x, y) \star c(t, y) dy$, avec la position de la plante fille distribuées selon une mesure $D(x, dz)$. Pour formaliser cette idée pour les trois types de particules, nous avons besoin de définir les notations et de faire certaines hypothèses.

Hypothèses et notations :

- On Note $\nu_t := \sum_{i=1}^{N_t^X} \delta_{X_i}$, $\mu_t := \sum_{i=1}^{N_t^Y} \delta_{Y_i}$ et $\kappa_t := \sum_{i=1}^{N_t^Z} \delta_{Z_i}$ les mesures empiriques associées à chaque type de particule (respectivement plantes, eau dans le sous sol, eau de surface).
- On note $H = (H_1, \dots, H_k, \dots)$ la fonction à valeur dans $(\mathbb{R}^d)^{\mathbb{N}}$ définie par :

$$H\left(\sum_{i=1}^n \delta_{x_i}\right) = (x_{\sigma(1)}, \dots, x_{\sigma(n)}, 0, \dots, 0, \dots)$$

où $x_{\sigma(1)} \leq \dots \leq x_{\sigma(n)}$ pour un certain ordre arbitraire (lexicographique par exemple). Cette fonction H nous permet de résoudre le problème suivant : supposons qu'une population de plantes soit décrite par une mesure ponctuelle ν . Choisir une plante uniformément parmi toutes les plantes consiste à choisir i uniformément dans $\{1, \dots, N_t^X\}$, puis à choisir le numéro de la plante i (du point de vue de l'ordre arbitraire). L'emplacement d'une telle plante est donc $H_i(\nu)$

On peut résumer le comportement du système de particule en disant que chaque type de particule se diffuse sur le plan avec un coefficient de diffusion propre, et que :

- Chaque particule de plante X meurt à taux $d^{(X)} := \lambda + \int G(t, x, y) \star \mu_t(y) dy \frac{\nu_t(x)}{K}$ où λ correspond à un terme de mort spontanée tandis que $\int G(t, x, y) \star \mu_t(y) dy \frac{\nu_t(x)}{K}$ correspond à la mort liée à la compétition entre les plantes. Les plantes donnent naissance à un taux $b^{(X)}(i, t) := \int G(t, x, y) \star \nu_t(y) dy$, avec la position de la plante fille distribuées selon une mesure $D(x, dz)$.
- Chaque particule d'eau du sous sol Y meurt à taux $d^{(Y)} := L + \int G(t, x, y) \star \mu_t(y) dy$
- Chaque particule d'eau de surface Z meurt à taux $d^{(Z)} := I(\mu_t(x))$ ce qui donne naissance à une particule Y au même endroit. On a aussi une "immigration" à taux constant P , qui correspond à la pluie tombant sur l'environnement.
- On suppose que les taux sont bornées par des constantes, avec les notations suivantes : pour le noyau d'interaction plantes-eau $U(x) = \int U(x, y) dy = \int G(t, x, y) \star \mu_t(y) dy \leq \bar{U}$ et $\frac{\mu_t(x)}{K} \leq \bar{\alpha}$, $b^{(X)}(i, t) \leq \bar{\gamma}$, $d^{(Y)} \leq \bar{d}^Y$, $d^{(Z)} \leq \bar{d}^Z$ et que $D(x, dz) \leq C\bar{D}(z)dz$ où C est une constante et \bar{D} est une mesure de probabilité.

Définition 5. Soient ν_0 la distributions initiale de plantes. Soit $N(ds, di, dz, d\theta)$ une mesure de poisson d'intensité $\bar{\gamma}ds(\sum_{k \geq 1} \delta_k(di))C\bar{D}(z)dzd\theta$, $M(ds, di)$ une mesure de poisson d'intensité $\lambda ds \sum_{k \geq 1} \delta_k(di)$ et $Q(ds, di, dj, d\theta, d\theta')$ une mesure de Poisson d'intensité $\bar{U}\bar{\alpha}ds \sum_{k \geq 1} \delta_k(di)d\theta d\theta'$. On définit le processus $(\nu_t)_{t \geq 0}$ par

$$\begin{aligned} \nu_t &= \nu_0 + \sqrt{2}d_1 \int_0^t \sum_{i=1}^{N_s} \nabla_x \delta_{X_s^i} \cdot dB_s^{i,1} \\ &+ \int_0^t \int_{\mathbb{N}^*} \int_{\mathbb{R}^d} \int_0^1 \mathbb{1}_{i \leq N_t^Y} \delta_{(H_i(\nu_t)+z)} \mathbb{1}_{\theta \leq \frac{\gamma(H_i(\nu_t))D(H_i(\nu_t),z)}{\bar{\gamma}C\bar{D}(z)}} N(ds, di, dz, d\theta) \\ &- \int_0^t \int_{\mathbb{N}^*} \mathbb{1}_{i \leq N_t^X} \delta_{(H_i(\nu_t))} M(ds, di) \\ &- \int_0^t \int_{\mathbb{N}^*} \int_{\mathbb{N}^*} \int_0^1 \int_0^1 \mathbb{1}_{i \leq N_t^X} \mathbb{1}_{j \leq N_t^X} \delta_{(H_i(\nu_t))} \mathbb{1}_{\theta' \leq \frac{U(H_i(\nu_t), H_j(\nu_t))}{\bar{U}}} \mathbb{1}_{\theta \leq \alpha(H_i(\nu_t))} \bar{\alpha} Q(ds, di, dz, d\theta, d\theta'). \end{aligned}$$

Où $(B_t^{i,1})_{t \geq 0, i \geq 1}$ est une famille de mouvements browniens indépendants dans \mathbb{R}^2 , où chaque $B_t^{i,1}$ correspond au mouvement brownien associé à la particule i .

De même, on peut définir,

$$\begin{aligned} \mu_t &= \mu_0 + \sqrt{2}d_2 \int_0^t \sum_{i=1}^{N_s^Y} \nabla_x \delta_{Y_s^i} \cdot dB_s^{i,2} \\ &+ \int_0^t \int_{\mathbb{N}^*} \int_0^1 \mathbb{1}_{i \leq N_t^Z} \delta_{(H_i(\kappa_t))} \mathbb{1}_{\theta \leq \frac{I(\nu_t(H_i(\kappa_t)))}{\bar{d}^Z}} P_1(ds, di, d\theta) \\ &- \int_0^t \int_{\mathbb{N}^*} \int_0^1 \mathbb{1}_{i \leq N_t^Y} \delta_{(H_i(\mu_t))} \mathbb{1}_{\theta \leq \frac{L}{\bar{d}^Y}} P_2(ds, di, d\theta) \\ &- \int_0^t \int_{\mathbb{N}^*} \int_{\mathbb{N}^*} \int_0^1 \mathbb{1}_{i \leq N_t^Y} \mathbb{1}_{j \leq N_t^X} \delta_{(H_i(\mu_t))} \mathbb{1}_{\theta \leq \frac{G(t, H_i(\mu_t), H_j(\nu_t))}{\bar{U}}} P_3(ds, di, dj, d\theta) \end{aligned}$$

et

$$\begin{aligned} \kappa_t &= \kappa_0 + \sqrt{2}d_3 \int_0^t \sum_{i=1}^{N_s^Z} \nabla_x \delta_{Z_s^i} \cdot dB_s^{i,3} \\ &+ \int_0^t \int_{\mathbb{R}^d} \int_0^1 \delta_z \mathbb{1}_{\theta \leq \frac{P}{\bar{P}}} P_4(ds, dz, d\theta) \\ &- \int_0^t \int_{\mathbb{N}^*} \int_0^1 \mathbb{1}_{i \leq N_t^Z} \delta_{(H_i(\kappa_t))} \mathbb{1}_{\theta \leq \frac{I(\nu_t(H_i(\kappa_t)))}{\bar{d}^Z}} P_1(ds, di, d\theta) \end{aligned}$$

Où:

- $(B_t^{i,2})_{t \geq 0, i \geq 1}$ et $(B_t^{i,3})_{t \geq 0, i \geq 1}$ sont des familles de mouvements browniens indépendants dans \mathbb{R}^2 , chacune associée aux particules de type Y et Z respectivement.
- $P_1(ds, di, d\theta)$ est une mesure de Poisson d'intensité $\bar{d}^Z ds \sum_{k \geq 1} \delta_k(di) d\theta$ qui représente la mort des particules de type Z et la naissance simultanée de particules de type Y au taux $I(\nu_t(x))$.
- $P_2(ds, di, d\theta)$ est une mesure de Poisson d'intensité $\bar{d}^Y ds \sum_{k \geq 1} \delta_k(di) d\theta$ qui représente la mort des particules de type Y due au terme constant L .
- $P_3(ds, di, dj, d\theta)$ est une mesure de Poisson d'intensité $\bar{U} ds \sum_{k \geq 1} \delta_k(di) \sum_{l \geq 1} \delta_l(dj) d\theta$ qui représente la mort des particules de type Y due à l'interaction avec les particules de type X (plantes).
- $P_4(ds, dz, d\theta)$ est une mesure de Poisson d'intensité $\bar{P} ds dz d\theta$ qui représente l'immigration (pluie) des particules de type Z .

Il faudrait en toute rigueur montrer l'existence de tels processus, puis la tension des mesures pour ensuite s'attaquer à la convergence étroite des mesures empiriques vers la solution de l'EDP 4 (voir [Fontbona and Méléard \(2016\)](#) par exemple). Ce travail n'est pas réalisé dans ce rapport, qui se concentre principalement sur la partie liée à modélisation.

3.4 Simulation du système de particules

Par souci de simplicité, on présente le principe de l'algorithme utilisé pour la simulation du système de particules sur un modèle plus simple : le modèle de Keller-Segel avec naissance-mort présenté en Annexe 11. On rappelle ici simplement les équations du modèle. On considère le processus $(Z_1^N(t), \dots, Z_N^N(t), t \in [0, T])$ défini $\forall 1 \leq i \leq N$ comme solutions du système d'EDS :

$$Z_t^i = Z_0^i + \sqrt{2} B_t^{(i)} - \frac{\chi}{2\pi N} \sum_{j \neq i} \int_0^t \frac{Z_s^i - Z_s^j}{|Z_s^i - Z_s^j|^2} ds.$$

Et chaque particule meurt à des instants poissonniens d'intensité $d_r(t, x) := d_r \times (u \star G)(t, x)$ et donnent naissance à une autre particule avec un taux b_r . On se donne C une constante positive telle que pour tout $t \geq 0, x \in \mathbb{R}^2, (u \star G)(t, x) \leq C$. Le majorant C est important car c'est lui qui va contrôler la majoration de l'intensité du processus total de poisson. Par conséquent, plus C est grand, plus les pas de temps de la simulation seront petits et donc plus la simulation prendra de temps. Pour simuler un tel processus, nous nous sommes inspirés de l'algorithme de rejet présenté en annexe 22, qui permet de simuler des processus de poissos non-homogènes .

Algorithm 1 Simulation Keller-Segel avec naissance mort $Z_t = (X_t, Y_t)$

```
1:  $X_t, Y_t \leftarrow X_0, Y_0$ 
2:  $N_0 \leftarrow \text{length}(X_0)$ 
3:  $t, n_{it} \leftarrow 0, 0$ 
4: while  $t \leq T_{max}$  and  $n_{it} \leq N_{max}$  do
5:    $N_t \leftarrow \text{Nombre de particules}$ 
6:    $\tau \sim \mathcal{E}((b_r + d_r \times C)N_t)$ 
7:    $t \leftarrow t + \tau$ 
8:    $Z \sim \mathcal{U}([0, 1])$ 
9:   for  $k \in \{1, \dots, N_t\}$  do
10:     $N_1^{(i)}, N_2^{(i)} \sim \mathcal{N}(0, 1), \mathcal{N}(0, 1)$ 
11:     $X_t[i] \leftarrow X_t[i] + \sqrt{2\tau}N_1^{(i)} + \tau \times \text{interactions}_x^i$ 
12:     $Y_t[i] \leftarrow Y_t[i] + \sqrt{2\tau}N_2^{(i)} + \tau \times \text{interactions}_y^i$ 
13:   end for
14:    $I \leftarrow \mathcal{U}(\{1, \dots, N_t\})$ 
15:    $a = b_r / (b_r + d_r C)$ 
16:    $b = a + (dr \times \sum_{k=1}^{N_t} \delta_{Z_k} \star G(t, Z_t^I)) / (br + drC)$ 
17:   if  $Z \leq a$  then
18:     Naissance d'une particule à un endroit donné par une loi gaussienne centrée en  $Z_t^I$ .
19:   else if  $Z > a$  and  $Z \leq b$  then
20:     Mort de la particule  $I$ .
21:   end if
22: end while
```

En pratique, un seul processus de Poisson est donc simulé, correspondant au processus global avec une intensité plus importante et consiste à ajouter la possibilité de rejeter certains temps de saut. En effet, l'objectif ici est de d'abord choisir la particule concernée par l'événement puis de définir le type d'événement. Pour ce faire, une variable uniforme sur les entiers compris entre $\{1, \dots, N_t\}$ est utilisée. Or, en fonction des valeurs des densités, les cellules n'ont pas toutes les mêmes probabilités qu'un événement ait lieu. Pour compenser ce fait, il faut rajouter à chaque cellule un événement "rien ne se passe", de sorte que la somme des probabilités des trois événements pour toutes les cellules soient les mêmes. Le majorant utilisé doit donc être au moins supérieur à l'intensité totale du processus, le choisir supérieur à $(b_r + d_r C) \times N_t \forall t \geq 0$ suffit.

Le même principe a été appliqué au système de particules correspondant au modèle décrit dans la section 3.3. Dans la prochaine partie, nous allons enfin présenter les résultats du modèle que nous venons de formaliser. Différentes configurations seront testées, que ce soit en terme de paramètres ou de conditions initiales. Nous présenterons aussi brièvement les méthodes essentielles pour donner du sens à nos résultats.

4 Méthodes et résultats

4.1 Quantifier l'organisation spatiale d'un écosystème

4.1.1 Structure spatiale et fonction K de Ripley

Dans cette partie, nous allons introduire les outils et méthodes utilisés pour analyser quantitativement l'organisation dans l'espace de nos particules de plantes après la simulation. Ces outils sont issus de la physique statistique et de la géophysique avec les Point Pattern Analysis (PPA). Pour ce faire, nous introduisons la fonction K de Ripley adaptée à notre modèle, historiquement développée dans [Ripley \(1976\)](#),

$$K(s) = \frac{1}{\lambda(N_t^P - 1)} \sum_{p \in \mathcal{P}} \sum_{p' \in \mathcal{P}, p' \neq p} \mathbf{1}(d(p, p') \leq s),$$

où s est une distance, $\lambda = \frac{N_t^P}{A}$ la densité de plantes sur notre domaine, \mathcal{P} l'ensemble de nos particules à la fin de la simulation et $d(p, p')$ la distance entre les coordonnées de la plante p et celles de la plante p' .

La théorie précise que $K(s) \approx \pi s^2$ sur des points distribués au hasard sur le domaine spatial.

L'étude des valeurs de $K(s)$ permet de tirer différentes conclusion sur l'organisation des plantes. Ainsi, en regardant à une distance s autour des plantes, $K(s) > \pi s^2$ traduit un regroupement des plantes dans l'espace. À l'inverse, $K(s) < \pi s^2$ signifie que, les plantes sont régulièrement espacées les unes des autres. La figure 7 illustre l'allure de la fonction K dans différents scénarios jouets.

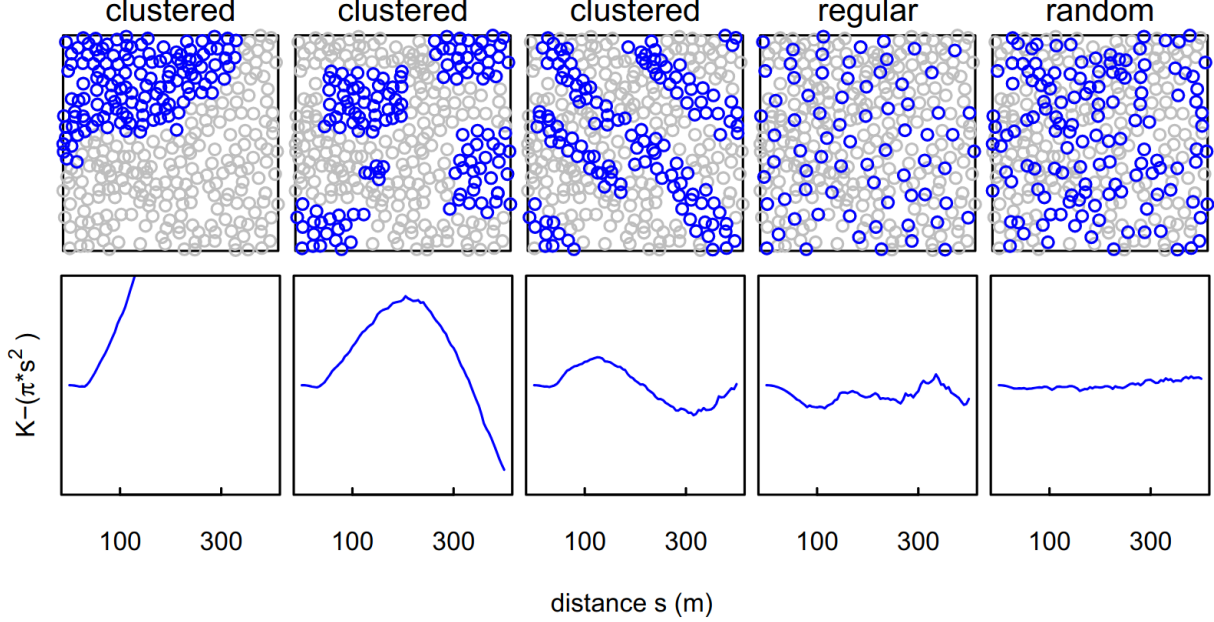


Figure 7: Allure de K dans différents scénarios, tirée de [Wilschut et al. \(2015\)](#).

Pour pouvoir conclure correctement sur la présence ou l'absence de structure dans notre écosystème, il est nécessaire de comparer la fonction K obtenue sur notre écosystème avec la valeur de la fonction K que l'on obtiendrait si nos plantes étaient distribuées aléatoirement dans l'espace.

La simulation terminée, nous allons disperser le même nombre $\#\mathcal{P}$ de plantes de façon aléatoire sur le domaine spatial puis calculer la fonction K pour différentes valeurs de s fixées. Enfin, nous répéterons cette procédure cent fois pour créer un intervalle de confiance autour de ces valeurs. Ainsi, si la courbe associée à notre écosystème se trouve hors de cette “zone neutre”, nous pourrions conclure sur la présence de structure spatiale dans notre écosystème.

4.1.2 Définition et détection d'un groupe de plantes

Définition d'un groupe de plante Nous considérons qu'une plante forme un groupe avec une autre plante si elle se trouve dans la zone de facilitation de cette dernière, c'est-à-dire proche d'une distance $d \leq r_{influence}$. On peut ensuite ajouter d'autres plantes à ce groupe si elles sont dans la zone de facilitation d'au moins une des deux plantes précédentes. Par ailleurs, nous définissons par convention que les plantes qui n'appartiennent à aucun groupe forment des groupes de taille 1.

Formellement, nous définissons un “cluster” de plantes C_n , d'indice n (pour différencier les groupes) et de taille $S_n = \#C_n$ comme

$$C_n = \{\mathcal{P} : \#\mathcal{P} \geq 2, \forall p \in \mathcal{P}, \exists p' \in \mathcal{P}, d(p, p') \leq r_{influence}\}.$$

Détection automatique des groupes avec DBSCAN Ainsi, nous allons détecter les groupes C_n et leur taille S_n automatiquement grâce à l'algorithme de clustering Density Based Spatial Clustering of Applications with Noise (DBSCAN). La figure 8 explique synthétiquement le fonctionnement de l'algorithme sur des points

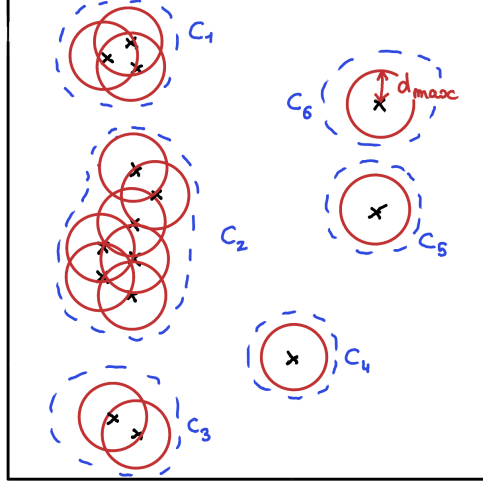


Figure 8: Fonctionnement de l'algorithme de DBSCAN sur des points de \mathbb{R}^2 . Les clusters sont formés de tous les points étant à une distance inférieure ou égale à d_{max} d'au moins un autre point du cluster.

disposés sur \mathbb{R}^2 . Pour que l'algorithme considère deux particules comme appartenant à un même groupe, la distance qui les sépare devra être inférieure à une distance maximale, notée d_{max} , qui est un hyperparamètre de l'algorithme.

Dans notre cas, d_{max} sera égale à $r_{influence}$.

La figure 9 illustre le résultat de DBSCAN sur des plantes placées au hasard dans l'espace.

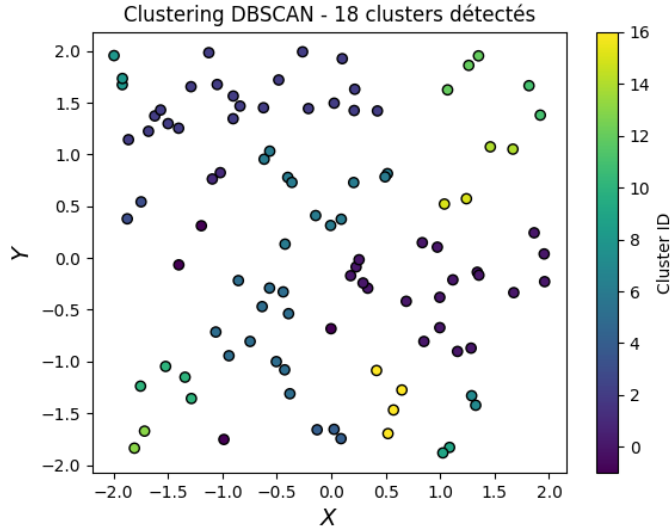


Figure 9: Illustration du résultat de DBSCAN sur 100 plantes disposées uniformément sur $[-2, 2] \times [-2, 2]$. Ici $d_{max} = r_{infiltration} = 0.4$.

Nous avons choisi DBSCAN car c'est un algorithme non-supervisé qui convenait particulièrement à la tâche générale de détection des patches sans précision du nombre de cluster à trouver. Nous pourrions ainsi compter automatiquement le nombre de patches, ainsi que leur taille, deux variables qui peuvent être utilisées comme indicateur de la santé d'un écosystème aride, comme présenté dans Kéfi et al. (2007).

Nous allons à présent étudier maintenant différents scénarios ou modèles et leurs conséquences sur l'organisation spatiale.

4.2 Quels scénarios pour expliquer l'organisation spatiale des plantes ?

Pour simplifier les simulations, nous considérons que les plantes ont un rayon limité dans lequel leur présence a une influence (facilitation, consommation ou compétition). Nous définissons ainsi $r_{influence}$ comme le rayon du cercle dans lequel les plantes peuvent consommer de l'eau, augmenter l'infiltration de l'eau ou bien être en compétition avec une autre plante. Nous verrons dans les simulations que c'est un paramètre crucial. Ainsi, nous redéfinissons un modèle plus simple pour lequel le taux de mort d'une plante cible p est calculé de la manière suivante :

$$d^{(p)} = \lambda + \frac{1}{K} \frac{1}{\#\mathcal{P}} \sum_{p' \in \mathcal{P}, p' \neq p} \mathbf{1}_{p' \in \mathbf{B}(P, r_{influence})}$$

où \mathcal{P} représente l'ensemble des plantes dans l'écosystème simulé, $\mathbf{B}(P, r_{influence})$ est la boule centrée sur la plante P et de rayon $r_{influence}$ et K la capacité limite de notre écosystème. Le taux de naissance de p est :

$$b^{(p)} = \frac{1}{\#\mathcal{Y}} \sum_{y \in \mathcal{Y}} \mathbf{1}_{y \in \mathbf{B}(p, r_{influence})}$$

avec \mathcal{Y} l'ensemble des particules d'eau dans le sous-sol. Nous appliquons la même mentalité pour calculer les taux de naissance et de mort pour l'eau de sous-sol et l'eau de surface.

La graine du générateur pseudo-aléatoire a été fixée pour pouvoir comparer au mieux les différents scénarios entre eux. Sauf précision de modification, la table 2 contient toutes les valeurs des paramètres et conditions initiales utilisées pour les simulations.

| Paramètre | Valeur | Interprétation |
|-------------------------------------|-------------------|---|
| $N_{X_0}, N_{Y_0}, N_{Z_0}$ | 100 | Nombres initiaux de particules plantes, eaux de sous-sol, eaux de surface |
| L | 2 | Taille de la boîte initiale : $[-2, 2] \times [-2, 2]$ |
| $D_{plantes}, D_{sol}, D_{surface}$ | $[0.001, 0.8, 3]$ | Coefficients de diffusion pour chaque type de particules |
| λ | 0.15 | Taux de mort naturelle des plantes |
| K | 15 | Capacité limite |
| λ_{pluie} | 1 | Intensité du processus de Poisson simulant la pluie sur l'environnement |
| P | 100 | Nombre de particules ajoutées par un événement de pluie |
| e_{sol} | 1 | Paramètre d'évaporation pour l'eau dans le sous-sol |
| $e_{surface}$ | 10 | Paramètre d'évaporation pour l'eau en surface |
| C_1, C_2, C_3, C_4 | 3, 6, 3, 130 | Majorants du processus de poisson inhomogène. |
| $r_{naissance}$ | 0.3 | Rayon dans lequel une plante fille peut éclore autour d'une plante mère |
| $\delta_{naissance}$ | 0.15 | Rapport entre $r_{naissance}$ et L |
| $r_{influence}$ | 0.5 | Rayon d'influence des plantes. |
| $\delta_{influence}$ | 0.25 | Échelle d'influence : rapport entre $r_{influence}$ et L |
| a, b | $[200, 10]$ | Pente et ordonnée à l'origine pour la fonction infiltration de l'eau |

Table 2: Paramètres de simulation et leur interprétation

4.2.1 Scénario 1.0 : Compétition et facilitation

Dans ce premier scénario, les plantes se trouvent en compétition pour la ressource en eau mais ils existent également un mécanisme de facilitation. Comme expliqué précédemment, les plantes augmentent l'infiltration de l'eau dans le sol dans un rayon $r_{influence} = 0.5$ autour d'elles. Par simplicité, nous prenons ici une fonction d'infiltration affine :

$$I(\rho) = a\rho + b,$$

avec a et b des paramètres du modèle. Ici nous avons pris $a = 50$ et $b = 2$. À $t = 0$, nous répartissons 100 plantes au hasard sur la boîte $L \subset \mathbb{R}^2$, $L = [-2, 2] \times [-2, 2]$.

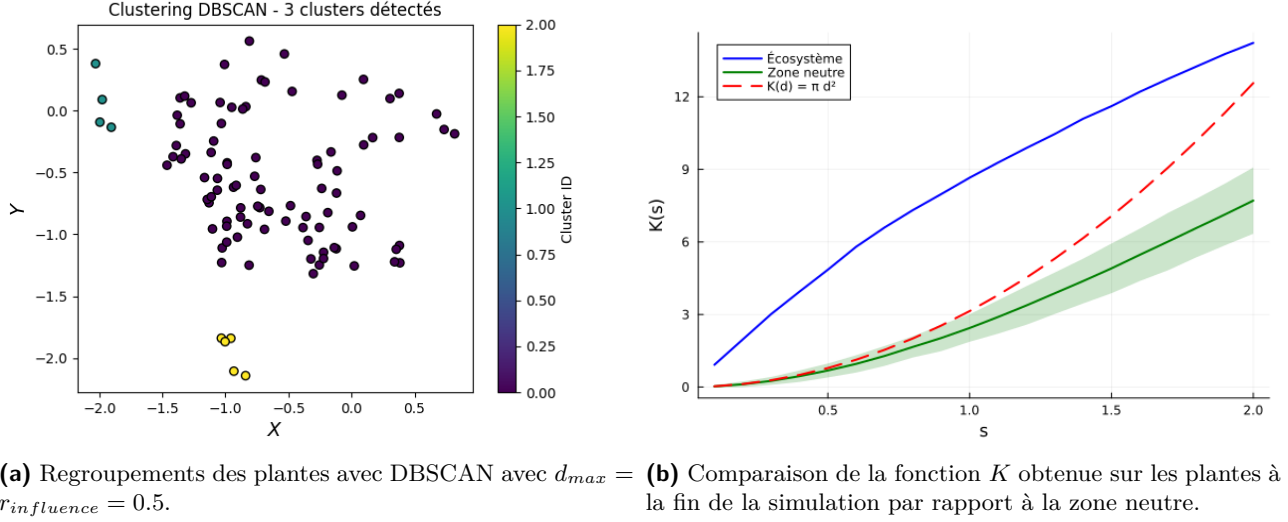


Figure 10: Résultats de la simulation pour le scénario 1.

Grâce à la figure ??, nous voyons que ce scénario permet l'émergence d'un regroupement des plantes ($K_{ecosysteme}$ au dessus de la zone neutre) grâce au phénomène de facilitation. La figure 10a montre la disposition finale des particules de plantes après la simulation, et leur regroupement automatique avec DBSCAN.

4.2.2 Scénario 1.1 : Impact de l'échelle d'influence

Dans ce nouveau scénario, nous allons tester des valeurs différentes du paramètre $\delta_{influence}$, qui est la valeur du rapport entre $r_{influence}$ et la taille de la boîte initiale où sont initialement placées les particules. Les autres paramètres restent identiques. Dans le scénario précédent, les plantes étaient initialement réparties sur $[-2, 2] \times [-2, 2]$, donnant $\delta_{influence} = 0.25$, ce qui est beaucoup. Nous allons désormais faire une simulation avec $\delta_{influence} = 0.05$, soit $r_{influence} = 0.1$. Nous prenons aussi $\lambda = 0.028$. En effet, avec la même valeur $\lambda = 0.15$ que précédemment, la population de plantes s'éteint systématiquement, illustrant l'importance vitale de la portée de la facilitation pour la survie de toutes les plantes.

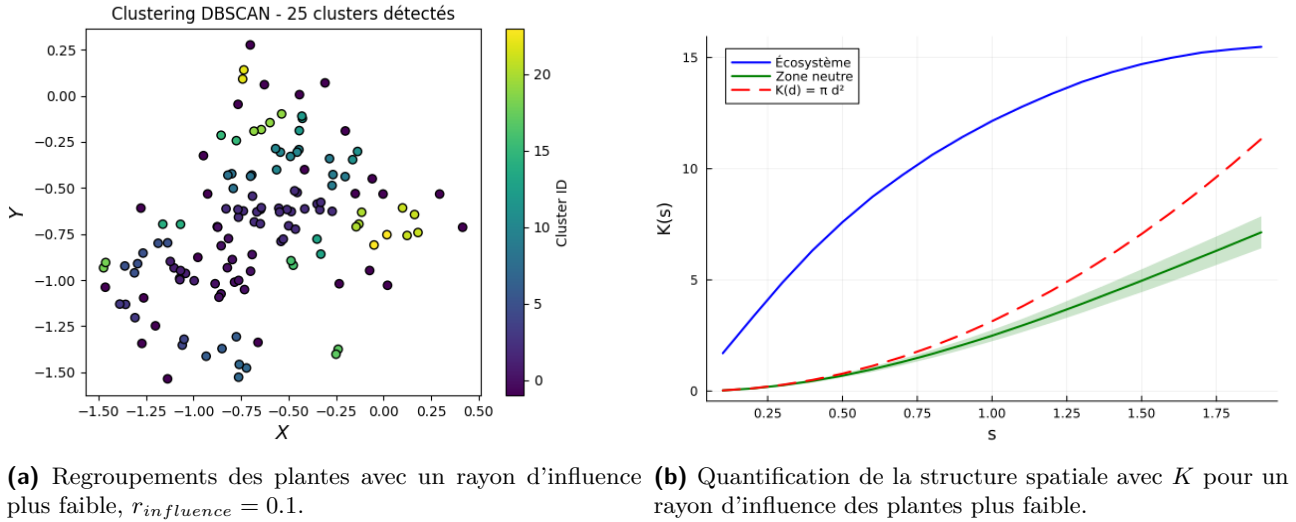


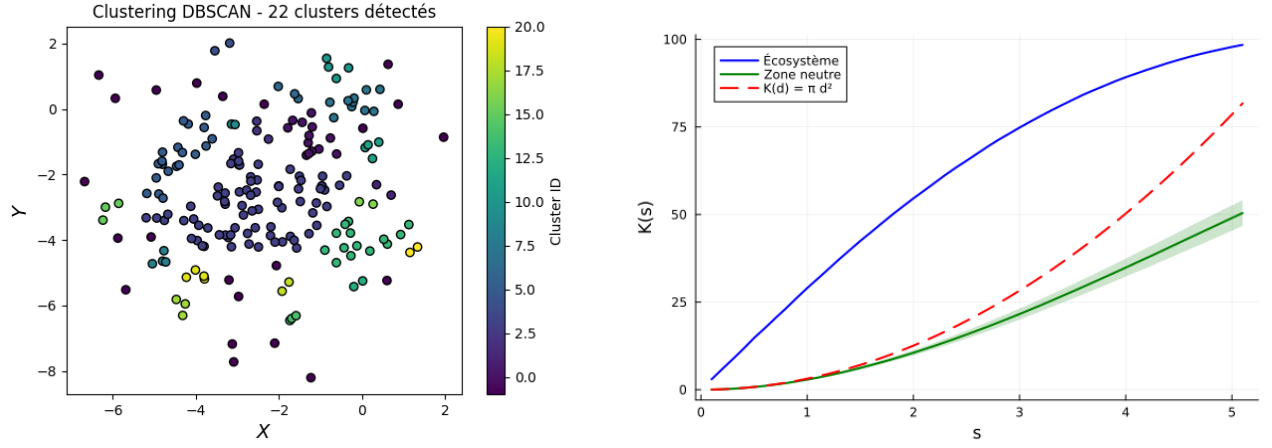
Figure 11: Résultats de la simulation pour le scénario 1.1.

La figure 11 nous montre alors qu'avec un rayon d'influence plus faible, les plantes finissent par former de plus

nombreux groupes.

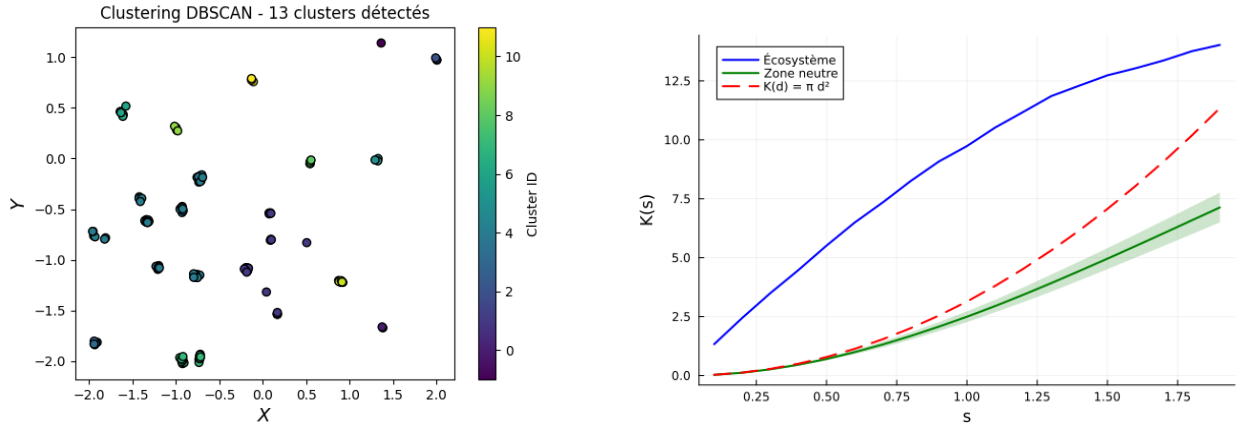
4.2.3 Scénario 1.2 : Impact de l'échelle de naissance

Nous allons ici étudier l'impact de $\delta_{naissance}$ sur la structuration spatiale des plantes. Dans les deux scénarios précédents, nous avions $\delta_{naissance} = 0.15$. Nous allons tester ici $\delta_{naissance} = 1.0$ soit un $r_{naissance} = 2$ puis un $\delta_{naissance} = 0.01$ donnant $r_{naissance} = 0.02$.



(a) Regroupements des plantes après une simulation avec un rayon $r_{naissance} = 2$. (b) Quantification de la structure spatiale avec K pour un rayon $r_{naissance} = 2$.

Figure 12: Résultats de la simulation pour le scénario 1.2. pour un rayon $r_{naissance} = 2$.



(a) Regroupements des plantes après une simulation avec un rayon $r_{naissance} = 0.02$. (b) Quantification de la structure spatiale avec K pour un rayon $r_{naissance} = 0.02$.

Figure 13: Résultats de la simulation pour le scénario 1.2. pour un rayon $r_{naissance} = 0.02$.

Les figures 12 et 13 montre l'impact du paramètre $r_{naissance}$ sur la structure spatiale des plantes. Lorsqu'il est élevé, les plantes se diffusent plus loin dans l'espace et les plantes filles peuvent former de nouveaux groupes éloignés des plantes mères.

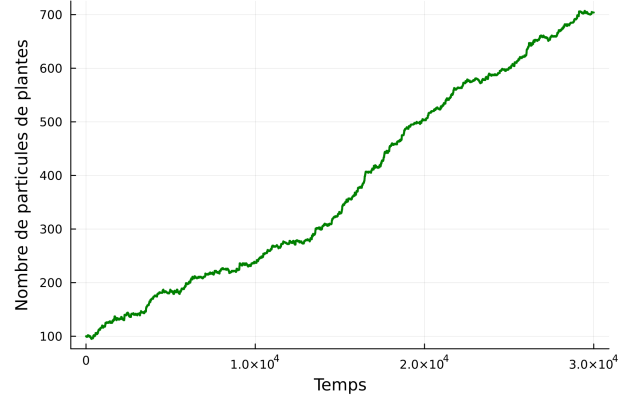
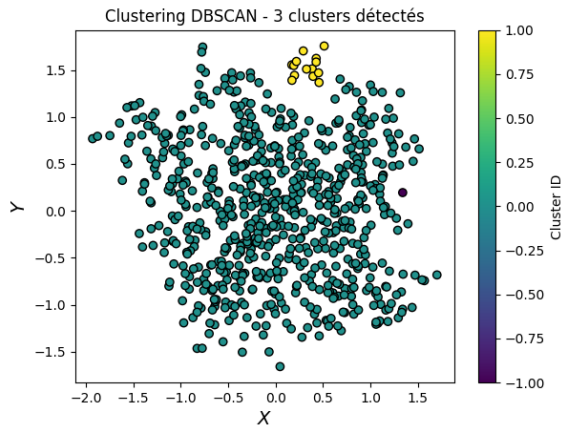
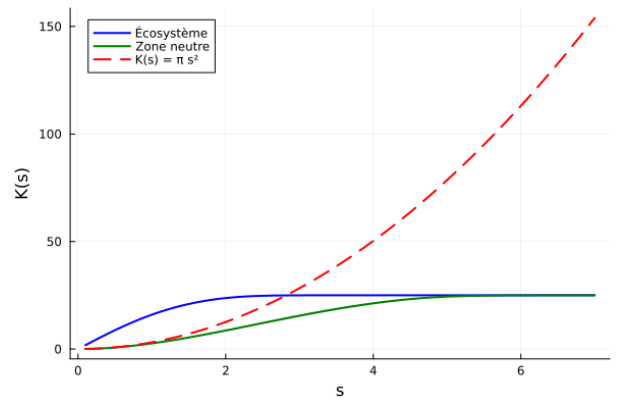


Figure 14: Évolution du nombre de plantes au cours de la simulation



(a) Regroupements des plantes avec beaucoup de pluie.



(b) Fonction K de l'écosystème pluvieux à la fin de la simulation.

Figure 15: Résultat de la simulation pour un écosystème où la pluie y est abondante.

4.2.4 Scénario 2 : Écosystème pluvieux

Dans ce troisième scénario, nous fournissons énormément d'eau à l'écosystème en mettant $\lambda_{pluie} = 100$. La figure 14 montre, comme on pourrait s'y attendre, les plantes se multiplient rapidement, et envahissent l'espace. Elles finissent par former un très grand groupe.

4.2.5 Scénario 3 : Avec des conditions initiales structurées

Dans cette partie, nous allons partir de conditions initiales déjà ordonnées, et ainsi pouvoir attester de leur évolution au cours de la simulation. La figure 16a montre l'allure de l'écosystème à $t = 0$. La figure 16b affiche la fonction K associé à un tel écosystème, et montre qu'il est effectivement structuré (fonction K bien en dessous de la valeur théorique sous distribution aléatoire).

Nous prenons ici $\lambda = 0.1$, $r_{influence} = 0.2$ et $r_{naissance} = 0.3$.

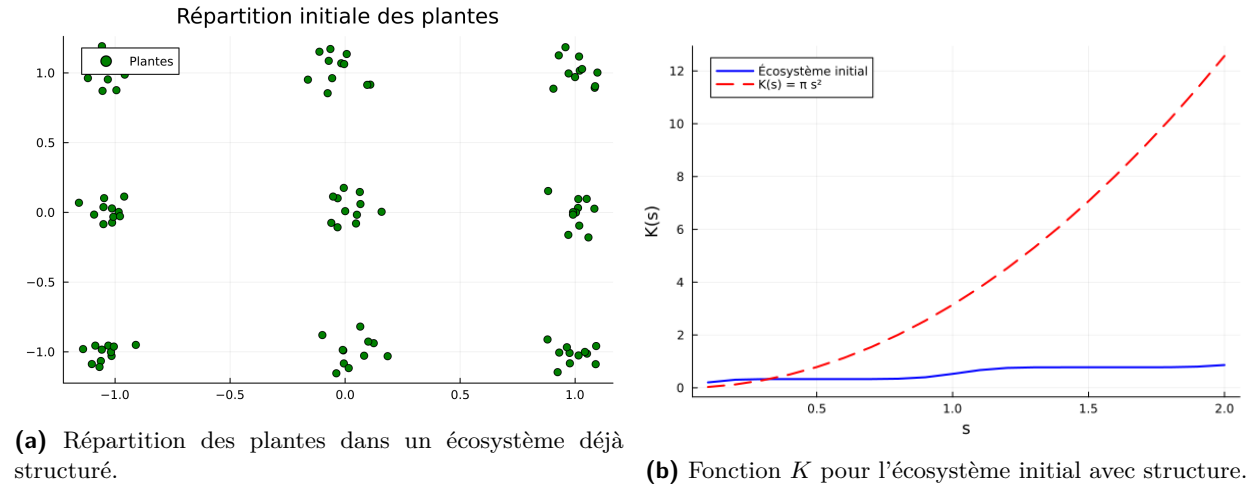


Figure 16: Conditions initiales.

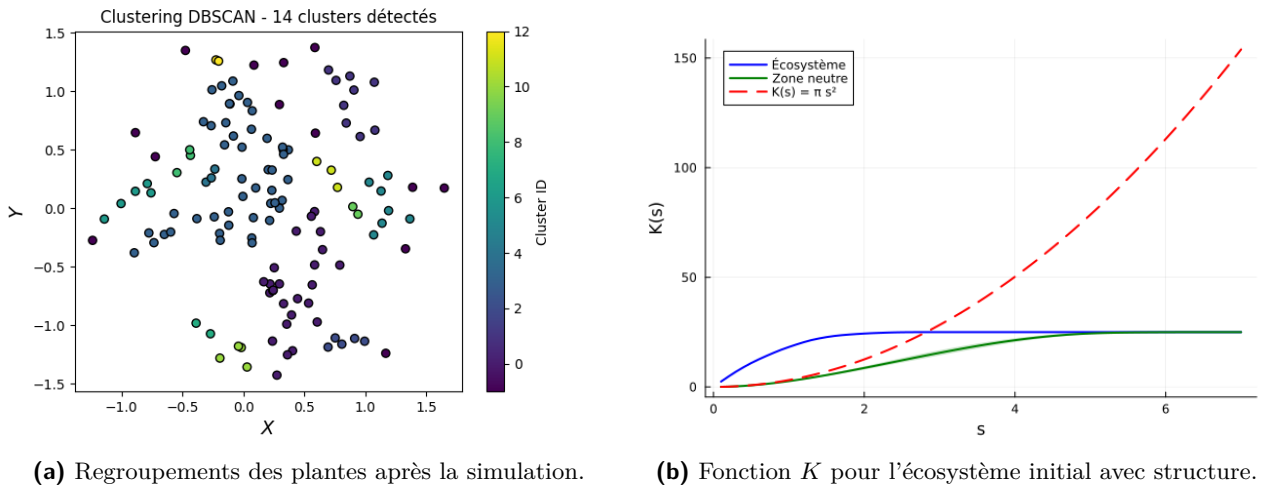


Figure 17: Résultats de la simulation avec une structuration initiales des plantes.

La figure 17a montre ensuite que les motifs réguliers initiaux disparaissent au cours de la simulation. Les groupes initiaux ont fusionné, certain ont disparu et la structure globale des plantes retrouvent sa dominante agrégée d'après 17b.

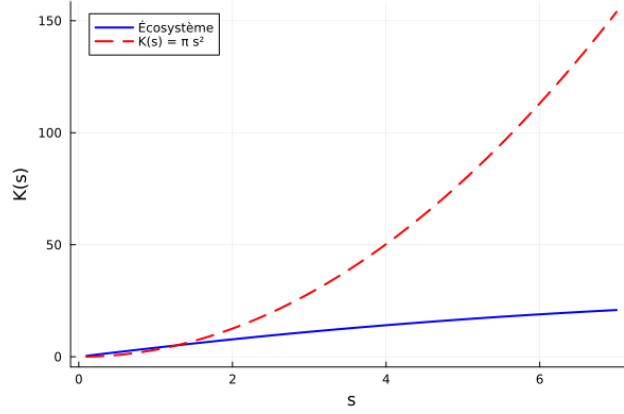


Figure 18: Fonction K .

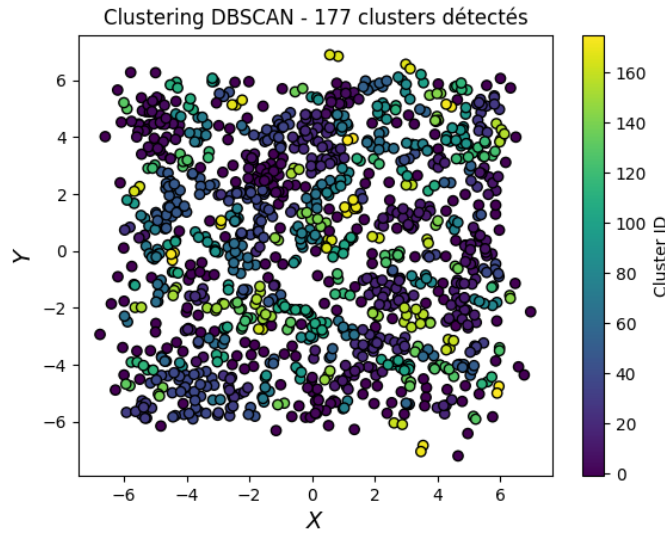


Figure 19: Regroupements des plantes.

4.2.6 Simulation à plus grande échelle

Pour ce dernier scénario, nous allons réaliser une simulation à plus grande échelle. Nous partirons avec un nombre initial de 1000 plantes, réparties aléatoirement sur la boîte $L = [-6, 6]^2$. Nous prenons également $r_{influence} = 0.3$ et $r_{naissance} = 1$. Pour contrebalancer le grand nombre de plantes, nous augmentons également la fréquence et l'intensité des événements de pluie en prenant $\lambda_{pluie} = 2$ et $P = 200$.

Grâce à cette simulation à plus grande échelle, il semblerait que nous voyons apparaître une structuration plus régulière de l'écosystème. En effet la fonction K associée à notre écosystème (cf figure 18) se situe toujours en dessous de la valeur correspondant à une répartition aléatoire. En regardant plus en détail la figure 19, nous pouvons également voir apparaître des formes qui ressemblent déjà plus à celles observées dans la nature, comme des bandes de végétation, des groupes circulaires, comme montré sur la figure .

Grâce à cette simulation à plus grande échelle, nous pouvons aussi tester si notre modèle permet de retrouver la loi de puissance liant le nombre de patch à leurs tailles. Ceci fait l'objet de la partie suivante.

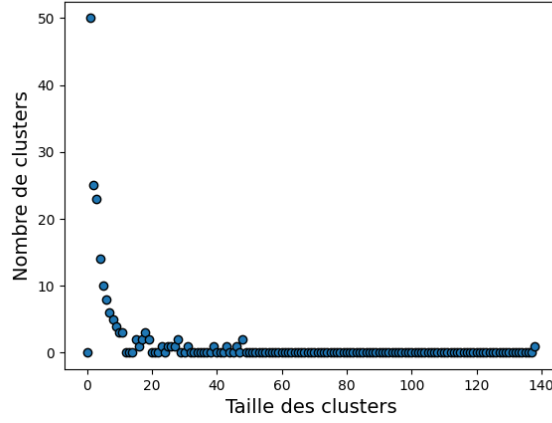


Figure 20: Loi de puissance retrouvé grâce à notre simulation à grande échelle.

4.3 L'organisation spatiale de la végétation comme indicateur de la santé d'un écosystème

Les écosystèmes soumis à des pressions extérieures trop importantes peuvent se dégrader subitement. Comme nous l'avons expliqué dans la section 1.2, ces transitions sont discontinues et généralement irréversibles. Pouvoir prédire l'avènement de ces bifurcations avant qu'elles ne surviennent seraient d'une grande utilité pour aider à préserver les écosystèmes. Dans la lettre [Kéfi et al. \(2007\)](#), les auteurs montrent qu'il est possible d'utiliser le nombre et la taille des patches de végétation comme un signal avant-coureur de la désertification des écosystèmes méditerranéens soumis à des pressions anthropiques trop importantes.

Empiriquement, il a été remarqué que la loi de puissance était un modèle permettant de représenter fidèlement l'évolution du nombre de patches en fonction de leur taille. Formellement, si s la taille d'un patch et $n(s)$ le nombre de patches de cette taille, alors on peut écrire

$$n(s) = cs^{-\beta},$$

où c est une constante et β le coefficient de puissance du modèle. Lorsque l'écosystème est soumis à des pressions extérieures dégradantes, $n(s)$ dévie de sa loi de puissance originelle, pour s'approcher d'une loi de puissance tronquée, notée

$$n(s) = cs^{-\beta} \exp\left(\frac{s}{\sigma}\right),$$

où σ représente la taille critique à partir de laquelle $n(s)$ commence à dévier de la loi de puissance. $n(s)$ montre les signes de déviation juste avant que l'écosystème ne subisse la bifurcation catastrophe. La fonction n peut donc être utilisée comme un signal précédant la dégradation permanente des écosystèmes, et ainsi alerter et contribuer à protéger les écosystèmes méditerranéens de la surexploitation.

Sur la figure 20 nous voyons que la distribution du nombre de groupes en fonction de leur taille ressemble à une loi de puissance, ce qui pourrait confirmer la validité de notre modèle à grande échelle.

4.4 Conclusion sur les résultats des simulations

À petite échelle Notre modèle est capable de rendre compte de formes d'agrégation des plantes à petite échelle, avec un faible nombre de particules de plantes. Néanmoins, les formes qui apparaissent semblent arbitraires. Les groupes formés ne ressemblent pas à ceux que les biologistes peuvent observer sur le terrain et les motifs labyrinthiques, de bandes, ou même les simples agrégats circulaires ne se sont pas manifestés.

À grande échelle Cependant, avec des simulations à plus grande échelle, l'écosystème semble pouvoir faire apparaître des motifs plus réguliers (cf la figure ??). L'augmentation de la population initiale des plantes serait la clé pour faire apparaître une organisation en espace plus fidèle à celle des écosystèmes arides, mais il n'est pas possible de conclure à ce stade.

Ce résultat irait également dans le sens du résultat théorique de convergence en loi de notre modèle stochastique vers le système EDP qui permet, lui, de rendre compte de toute une gamme des motifs réguliers.

5 Conclusion

Pour récapituler, durant ces quelques pages nous avons présenté et justifié la création d'un modèle à particules à partir d'un modèle déterministe. Grâce à un algorithme que nous avons conçu pour simuler nos processus, nous avons pu présenter les résultats de nos simulations, tester différents scénarios et ainsi attester des mécanismes qui permettent l'émergence d'une organisation spatiale. Pour analyser ces résultats, nous avons également implémenté plusieurs routines. Tous les codes sont consignés en annexe.

Notre modèle a pu retrouver et expliquer les mécanismes sous-tendant la formation de motifs d'agrégation dans l'espace. Cependant, il a échoué à exprimer les motifs périodiques qui sont documentés dans la nature et qu'un modèle déterministe est capable de retrouver. Une approche intéressante en écologie consiste à nouer plus intimement les modèles probabilistes et déterministes, afin de pouvoir retrouver plus précisément ce continuum de motifs dont nous avons parlé dans ce rapport.

Vers une compréhension unifiée des motifs de végétation En introduction, nous avons dit que deux écoles s'étaient historiquement formées pour modéliser les deux types de motifs : l'école déterministe capable de bien retranscrire les motifs réguliers et l'école aléatoire. Plus récemment, de nombreux travaux s'intéressent à la formalisation d'un continuum entre ces deux typologies de motifs. Dans les travaux de [Kästner et al. \(2024\)](#), les chercheurs montrent que les motifs rencontrés dans la nature ne sont pas strictement périodiques, ce qui appuierait la thèse d'un continuum de *régularité* pour lequel ils construisent un indice permettant de caractériser la régularité des motifs de végétation.

Implémenter un modèle mêlant stochastique et déterministe La formation de motifs périodiques dans notre modèle pourrait potentiellement émerger lorsqu'un équilibre précis est atteint entre les processus de diffusion des plantes, de compétition et de facilitation. Cependant, cet équilibre reste difficile à obtenir en pratique, en raison du grand nombre de paramètres impliqués et de la sensibilité du système à leurs variations. La complexité des interactions entre ces mécanismes rend délicate l'émergence de telles structures spatiales. Pour cela, il pourrait être intéressant de créer et simuler un modèle hybride, incluant des dynamiques micro comme macro dans son implémentation.

Nos processus de particules ont été conçus pour converger en loi vers l'unique solution existante du système d'EDP présenté en première partie du rapport. La preuve a été donnée pour l'unicité de la solution, et nous avons donné les étapes nécessaires à la réalisation de celle de l'existence de cette solution. Cependant, une étape théorique techniquement complexe et que nous n'avons pas eu le temps de traiter serait d'établir la preuve de la convergence de notre processus.

Avancer sur la preuve de convergence en grande population de nos processus Il serait important de pouvoir établir la preuve de la convergence en loi de nos processus stochastiques vers les solutions du système EDP de [Gilad et al. \(2007\)](#). Pour réaliser cette preuve, les grandes étapes consisteraient en montrer la tension de semi-martingales associées à nos processus (en utilisant, par exemple, le théorème d'Aldous-Rebolledo), des caractériser les valeurs d'adhérence et encore bien d'autres points techniques.

Perspectives d'améliorations du modèle de base Comme nous l'avons expliqué dans la section 1.3, nous avons construit notre modèle particulière à partir du modèle bien étudié de [Gilad et al. \(2007\)](#). Des améliorations ont été suggérées par d'autres chercheurs, pour intégrer un raffinement des règles locales ([Baudena et al., 2013](#)) ou pour intégrer un certain degré d'aléatoire ([Manor and Schnerb, 2008](#)) au sein même du modèle déterministe. Nous avons fourni en annexe des pistes de réflexions plus poussées pour la complexification de

ces noyaux.

Étudier la stationnarité de l'écosystème Enfin, pour donner également des pistes d'amélioration d'un point de vue des simulations, nous pensons qu'il serait pertinent de puiser dans la théorie du signal et des séries temporelles afin d'avoir des critères quantitatifs de stationnarité de notre écosystème simulé. En l'état les simulations sont arrêtées après un nombre fixé d'itérations, ou lorsque le nombre de particules de plantes tombent à 0. Pour augmenter la robustesse des conclusions, il serait préférable de pouvoir arrêter la simulation lorsque le système se trouve "à l'équilibre". L'équilibre, dans notre cas de figure, se traduirait par certaine stabilité du nombre des plantes au cours du temps. Nous pourrions analyser la série temporelle du nombre de plantes et arrêter la simulation lorsque certains critères de stationnarité sont respectés, comme par exemple celui de premier ordre (moyenne constante) ou de second ordre (variance constante) ou encore utiliser des tests statistiques comme le test de Dickey-Fuller.

A Annexes

A.1 Codes liés au projet

Le code de l'algorithme utilisé pour notre simulation ainsi que les scripts des analyses ont été consignés sur un dépôt GitHub accessible sur [ce lien](#).

A.2 Détails sur les paramètres du modèle de Gilad et al

A.2.1 Le noyau de consommation

Le noyau suivant est la forme explicite du noyau présenté dans [Gilad et al. \(2007\)](#) pour représenter l'interaction entre les plantes et l'eau :

$$\mathcal{K}_c(x, y, t) = \frac{1}{2\pi S_0^2} \exp\left\{-\frac{\|x - y\|^2}{2[S_0(1 + EB(x, t))]^2}\right\}.$$

$S_0(1 + EB(x))$ représente l'augmentation de la croissance racinaire en réponse à la croissance végétative au delà d'une taille de racine minimale S_0 . E est un terme d'allocation des ressources végétatives à la croissance racinaire. On a donc bien une gaussienne d'argument $\|x - y\|$, le rayon d'extension du système racinaire, qui représente la densité racinaire autour d'un point x et qui croît en largeur avec la densité de biomasse en surface. On notera bien que $\mathcal{K}_W(x, y, t) \neq \mathcal{K}_W(y, x, t)$ et que Ω représente le domaine d'étude tout entier.

A.2.2 Équations de l'eau de surface en eau peu profonde

$$\partial_t h(t, x) = P - Ih + D_h \nabla^2(h^2) + 2D_h \nabla h \cdot \nabla Z + 2D_h h \nabla^2 Z$$

avec $h(x, t)$ la hauteur d'eau de surface au point x , $Z(x)$ la pente en ce même point, P le taux de précipitation, I le coefficient d'infiltration décrit plus haut et D_H le coefficient de diffusion de l'eau de surface associé au ruissellement de surface.

Théorie des écoulements en eau peu profonde Cette équation est motivée par la théorie des écoulements en eau peu profonde qui découle des équations de Barré de Saint-Venant permettant de modéliser la dynamique d'un écoulement pour une fine couche d'eau où les variations de pression sont supposées négligeables et le déplacement devient quasiment bidimensionnel ([Von Hardenberg et al. \(2010\)](#)).

Ce modèle peut être vu comme une simplification de Navier-Stokes lorsque l'échelle verticale est négligeable devant l'échelle horizontale. Il est donc totalement approprié dans le cas de la dynamique hydraulique de h . Les hypothèses principales du modèle sont que l'accélération verticale du fluide est négligeable (ou que la vitesse du fluide est uniforme le long de la colonne d'eau) et que la profondeur est négligeable devant la longueur caractéristique du système sur le plan (x, y) .

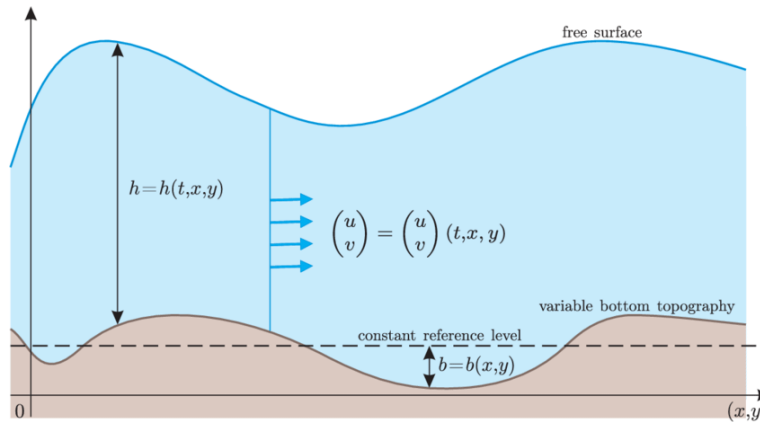


Figure 21: ([Bihlo and Popovych \(2020\)](#)) Représentation schématique des équations de Barré de Saint-Venant.

Description des termes Dans l'équation précédente, on a donc $D_h \nabla^2(h^2)$ le flux diffusif horizontal de l'eau de surface des zones d'accumulation vers les zones moins irriguées. Le terme H^2 apparaît du fait que l'écoulement soit selon les deux axes x et y du plan horizontal dans l'approximation en eau peu profonde. $D_H \nabla H \cdot \nabla Z + 2D_H H \nabla^2 Z$ correspond alors à l'effet de la topographie sur les écoulements de surface.

La couche d'eau de surface h varie dans le temps à mesure des dynamiques de précipitation, d'infiltration et diffuse dans l'espace ou s'accumule à différents points de l'espace étudié en réponse aux gradients de hauteur d'eau et les caractéristiques topographiques du système.

A.3 Pistes d'amélioration du noyau d'intégration

Barbier et al. (2008) suggèrent qu'une meilleure considération du système racinaire dans les modèles de végétation est un élément clef de leur amélioration étant donné que les racines sont à l'interface des plantes et de la ressource limitante en milieu aride : l'eau. Bien que le modèle de Gilad et al. (2007) représente une amélioration substantielle de la prise en compte des interactions plante-eau par l'intermédiaire des racines, on peut discuter de la pertinence du noyau d'intégration choisi et des potentielles améliorations que l'on peut y apporter.

Le noyau d'intégration représente l'amplitude de l'interaction entre différentes variables, ici la densité de biomasse ρ et la densité d'eau capillaire c . Il doit donc être symétrique afin de traduire l'isotropie de la dynamique racinaire mais également continu afin d'être intégrable sur l'ensemble de l'espace étudié.

Prise en compte des interactions plantes-plantes Dans notre modèle – suivant celui de Gilad et al. (2007) – nous considérons l'effet de compétition comme une conséquence de la déplétion en eau au voisinage des zones fortement couvertes. On pourrait cependant choisir de modéliser explicitement la compétition en ajoutant un terme d'interaction plante-plante qui traduirait par exemple un phénomène d'alopathie. Une diversité de noyaux peuvent être envisagés pour décrire ces phénomènes de communication entre les plantes dans un écosystème et qui sont de mieux en mieux compris et recensés par la communauté scientifique. Une telle extension pourrait s'avérer particulièrement pertinente dans le cadre de modèles multi-espèces où les effets alopathiques seraient alors différenciables entre plantes d'une même espèce et d'espèces différentes.

Prise en compte des différentes stratégies de croissance racinaire une piste d'amélioration de la prise en compte de la dynamique racinaire serait également de moduler les allocations de la ressource végétative à la croissance racinaire en fonction du stage d'avancement de la croissance totale de la plante. En milieu aride, les plantes adoptent des stratégies d'implantation des racines très contrastées : certaines vont favoriser un enracinement profond alors que d'autres favorisent plutôt la croissance adventive dans les premiers horizons du sol. Ces différentes morphologies racinaires conduisent à des interactions modifiées des variables ρ et c . Une plante au système racinaire pivotant a par exemple davantage consommé d'eau localement à l'inverse d'une plante au système racinaire étalé, ce qui modifie *in fine* la compétition pour la ressource entre plantes voisines et permettrait l'avènement de patches plus rapprochés.

A.4 Simulation de processus de Poissons non homogènes

Algorithm 2: (Lewis and Shedler, 1979, p.7, Algorithm 1) Simulation of an Inhomogeneous Poisson Process with Bounded Intensity Function $\lambda(t)$, on $[0, T]$.

```

Input:  $\lambda(t)$ ,  $T$ 
1 Initialize  $n = m = 0$ ,  $t_0 = s_0 = 0$ ,  $\bar{\lambda} = \sup_{0 \leq t \leq T} \lambda(t)$ ;
2 while  $s_m < T$  do
3   Generate  $u \sim \text{uniform}(0,1)$ ;
4   Let  $w = -\ln u / \bar{\lambda}$ ; // so that  $w \sim \text{exponential}(\bar{\lambda})$ 
5   Set  $s_{m+1} = s_m + w$ ; //  $\{s_m\}$  are points in the homo. Poisson process
6   Generate  $D \sim \text{uniform}(0,1)$ ;
7   if  $D \leq \lambda(s_{m+1}) / \bar{\lambda}$  then // accepting with probability  $\lambda(s_{m+1}) / \bar{\lambda}$ 
8      $t_{n+1} = s_{m+1}$ ; //  $\{t_n\}$  are points in the inhom. Poisson process
9      $n = n + 1$ ; // updating  $n$  to the index of last point in  $\{t_n\}$ 
10  end
11   $m = m + 1$ ; // updating  $m$  to the index of last point in  $\{s_m\}$ 
12 end
13 if  $t_n \leq T$  then
14   return  $\{t_k\}_{k=1,2,\dots,n}$ 
15 else
16   return  $\{t_k\}_{k=1,2,\dots,n-1}$ 
17 end

```

Figure 22: Algorithme de rejet pour simuler des processus de Poissons inhomogènes

A.5 Modèle Jouet

On considère le modèle de Keller-Segel, très utilisé en chimiotaxie qui permet de modéliser l'équilibre entre l'attraction et la diffusion des particules, ce qui permet d'observer des motifs différents pour la densité des particules en fonction du paramètre χ . Ce modèle est décrit dans l'équation 7 suivante :

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = \Delta u - \chi \nabla \cdot (u \nabla c), \\ \nu \frac{\partial c}{\partial t} = \Delta c + u. \end{cases} \quad (7)$$

où :

- $u(x, t)$ représente la densité des plantes à la position x et au temps t ,
- $c(x, t)$ représente la concentration de la substance attractante (eau par exemple),
- χ est l'intensité de l'attraction et ν le ratio entre la vitesse de diffusion des plantes et celle de l'eau.

Hypothèse : On fait l'hypothèse simplificatrice suivante: on considère la vitesse de diffusion de la substance attractrice très rapide : $\nu = 0$. Ainsi, $\Delta c = -u$ et l'équation se résout explicitement:

$$\partial_t u(t, x) = \Delta u(t, x) - \chi \nabla \cdot (u(t, x)(K \star u)(t, x)) \quad (8)$$

où $K(x) = \frac{x}{2\pi|x|^2}$

On cherche à écrire une formulation faible de l'équation 8 afin de "deviner" le système de particule associé.

Formulation faible On multiplie l'équation par $\phi \in \mathcal{C}_c^2(\mathbb{R}^d)$, et on intègre, on a :

$$\int_{\Omega} \partial_t u(t, x) \phi(x) dx = - \int_{\Omega} \Delta u(t, x) \phi(x) dx - \chi \int_{\Omega} \nabla \cdot (u(t, x)(K \star u)(t, x)) \phi(x) dx$$

En faisant des IPPs il vient ($\Omega = R^d$, il n'y a pas de terme de bords.) :

$$\begin{aligned}\int_{\Omega} \Delta u(t, x) \phi(x) dx &= - \int_{\Omega} \nabla u(t, x) \cdot \nabla \phi(x) dx + \int_{\partial\Omega} \nabla u(t, x) \cdot \mathbf{n} \phi(x) d\sigma \\ &= \int_{\Omega} u(t, x) \Delta \phi(x) dx\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\int_{\Omega} \nabla \cdot (u(t, x) (K \star u)(t, x)) \phi(x) dx &= - \int_{\Omega} u(t, x) (K \star u)(t, x) \cdot \nabla \phi(x) dx - \int_{\partial\Omega} u(t, x) (K \star u)(t, x) \cdot \mathbf{n} \phi(x) d\sigma \\ &= - \int_{\Omega} \int_{\Omega} u(t, x) u(t, y) K(x - y) \cdot \nabla \phi(x) dx dy \\ &= - \frac{1}{2} \int_{\Omega} \int_{\Omega} u(t, x) u(t, y) K(x - y) \cdot (\nabla \phi(x) - \nabla \phi(y)) dx dy\end{aligned}$$

En utilisant le fait que K est anti-symétrique dans la dernière ligne. On a donc :

$$\partial_t \int_{\Omega} u(t, x) \phi(x) dx = \int_{\Omega} u(t, x) \Delta \phi(x) dx - \frac{\chi}{2} \int_{\Omega} \int_{\Omega} u(t, x) u(t, y) K(x - y) \cdot (\nabla \phi(x) - \nabla \phi(y)) dx dy \quad (9)$$

On peut montrer (Lax-Milgram) qu'il existe une unique solution.

Système de Particule associé On définit le processus $(X_t)_{t \geq 0}$ solution de l'EDS suivante.

$$dX_t = \sqrt{2} dB_t - \int_{\Omega} K(X_t - x) u(t, dx) dt$$

où $(B_t)_t$ est un mouvement brownien standard et $u(t, \cdot)$ la densité de X_t . En intégrant par rapport au temps, on a aussi de manière équivalente :

$$X_t = X_0 - \chi \int_0^t (K \star u(s, \cdot))(X_s) ds + \sqrt{2} B_t \quad (10)$$

En prenant une fonction test ϕ comme définie ci dessus, on a d'après le lemme d'Ito :

$$\begin{aligned}\frac{d\phi(X_t)}{dt} &= \nabla \phi(X_t) dX_t + \Delta \phi(X_t) dt \\ &= \sqrt{2} \nabla \phi(X_t) dB_t - \chi (K \star u(t, \cdot))(X_t) \cdot \nabla \phi(X_t) dt + \Delta \phi(X_t) dt\end{aligned}$$

En intégrant entre 0 et t , on a :

$$\phi(X_t) - \phi(X_0) = \sqrt{2} \int_0^t \nabla \phi(X_s) dB_s - \chi \int_0^t (K \star u(s, \cdot))(X_s) \cdot \nabla \phi(X_s) ds + \int_0^t \Delta \phi(X_s) ds$$

D'où, en prenant l'espérance:

$$\int_{\Omega} \phi(x) u(t, dx) = \int_{\Omega} \phi(x) u(0, dx) - \chi \int_0^t \int_{\Omega} (K \star u(s, \cdot))(x) \cdot \nabla \phi(x) u(s, ds) dx + \int_0^t \int_{\Omega} \Delta \phi(x) u(s, dx) ds ds$$

i.e. la densité u de X est une solution faible de (11).

Propagation du chaos : Soit N la taille de la population. On considère $(X_1^N(t), \dots, X_N^N(t), t \in [0, T])$ définis $\forall 1 \leq i \leq N$ comme solutions du système d'EDS suivant :

$$X_t^i = X_0^i + \sqrt{2} B_t^{(i)} - \frac{\chi}{2\pi N} \sum_{j \neq i} \int_0^t \frac{X_s^i - X_s^j}{|X_s^i - X_s^j|^2} ds$$

où les $(B^{(i)})_{1 \leq i \leq N}$ sont des browniens indépendants. On peut montrer que il y a propagation du chaos et que le mesure empirique converge faiblement vers une mesure déterministe μ qui vérifie l'équation 8. On a ainsi

une manière simple de simuler ce modèle. On voit sur les figures 27 une simulation où la densité empirique semble converger vers un dirac.

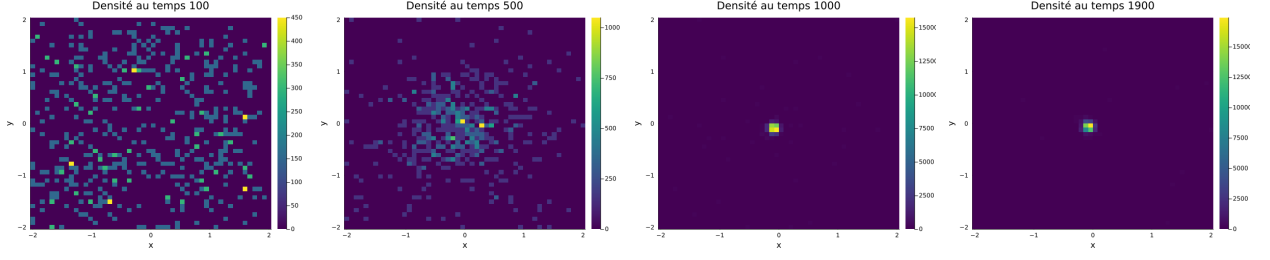


Figure 23: Temps 100

Figure 24: Temps 500

Figure 25: Temps 1000

Figure 26: Temps 1900

Figure 27: Simulation de la densité empirique des particules à différents instants

Keller-Segel avec processus de naissance mort : On peut complexifier le modèle en considérant que les particules peuvent mourir si elles sont trop proches (compétitions entre les particules), et qu'elle peuvent naître spontanément. Ainsi, on introduit un terme l'équation modifiée de Keller-Segel :

$$\partial_t u(t, x) = \Delta u(t, x) - \chi \nabla \cdot (u(t, x)(K \star u)(t, x)) - d_r(u \star G)(t, x)u(t, x) + b_r u(t, x) \quad (11)$$

où $K(x) = \frac{x}{2\pi|x|^2}$.

Le système de particules associés reste le même que précédemment, mais chaque particule meure à des instants poissonniens d'intensité $(u \star G)(t, x)$ et donnent naissance à une autre particule avec un taux b_r .

A.6 Simulation du système d'EDP par différences finies

Discrétisation du domaine Nous discrétisons le domaine spatial $[0, L_x] \times [0, L_y]$ en une grille de points (x_i, y_j) avec :

$$x_i = i\Delta x \quad \text{pour } i = 0, 1, 2, \dots, N_x, \quad \Delta x = \frac{L_x}{N_x}, \quad (12)$$

$$y_j = j\Delta y \quad \text{pour } j = 0, 1, 2, \dots, N_y, \quad \Delta y = \frac{L_y}{N_y}. \quad (13)$$

Pour la discrétisation temporelle, nous définissons :

$$t_n = n\Delta t \quad \text{pour } n = 0, 1, 2, \dots, N_t, \quad (14)$$

où Δt est le pas de temps.

Nous utilisons les notations suivantes pour les approximations des fonctions inconnues :

$$\rho_{i,j}^n \approx \rho(t_n, x_i, y_j), \quad (15)$$

$$c_{i,j}^n \approx c(t_n, x_i, y_j), \quad (16)$$

$$h_{i,j}^n \approx h(t_n, x_i, y_j). \quad (17)$$

Discrétisation des opérateurs différentiels Pour le laplacien en 2D, nous utilisons la formule standard aux différences finies :

$$\begin{aligned} \Delta \rho(t_n, x_i, y_j) &\approx \frac{\rho_{i+1,j}^n - 2\rho_{i,j}^n + \rho_{i-1,j}^n}{\Delta x^2} + \frac{\rho_{i,j+1}^n - 2\rho_{i,j}^n + \rho_{i,j-1}^n}{\Delta y^2} \\ &= \delta_x^2 \rho_{i,j}^n + \delta_y^2 \rho_{i,j}^n, \end{aligned} \quad (18)$$

où δ_x^2 et δ_y^2 sont les opérateurs de différence seconde dans les directions x et y , respectivement.

Pour le terme $\Delta(h^2)$, nous appliquons l'opérateur laplacien au carré de h :

$$\begin{aligned}\Delta(h^2(t_n, x_i, y_j)) &\approx \frac{(h_{i+1,j}^n)^2 - 2(h_{i,j}^n)^2 + (h_{i-1,j}^n)^2}{\Delta x^2} + \frac{(h_{i,j+1}^n)^2 - 2(h_{i,j}^n)^2 + (h_{i,j-1}^n)^2}{\Delta y^2} \\ &= \delta_x^2 (h_{i,j}^n)^2 + \delta_y^2 (h_{i,j}^n)^2.\end{aligned}\quad (19)$$

Pour l'intégrale de convolution $\int G(t, x, y) \star c(t, y) dy$, nous utilisons une approximation numérique :

$$\int G(t_n, x_i, y) \star c(t_n, y) dy \approx \sum_{k=0}^{N_x} \sum_{l=0}^{N_y} G_{i,j,k,l}^n c_{k,l}^n \Delta x \Delta y, \quad (20)$$

où $G_{i,j,k,l}^n \approx G(t_n, x_i, y_j, x_k, y_l)$.

De façon similaire pour l'intégrale avec ρ :

$$\int G(t_n, x_i, y) \star \rho(t_n, y) dy \approx \sum_{k=0}^{N_x} \sum_{l=0}^{N_y} G_{i,j,k,l}^n \rho_{k,l}^n \Delta x \Delta y. \quad (21)$$

Schémas numériques pour chaque équation Pour l'équation de ρ , nous utilisons un schéma semi-implicite pour assurer la stabilité :

$$\frac{\rho_{i,j}^{n+1} - \rho_{i,j}^n}{\Delta t} = d_1 \Delta \rho_{i,j}^{n+1} + \left(\sum_{k,l} G_{i,j,k,l}^n c_{k,l}^n \Delta x \Delta y \right) \rho_{i,j}^n \left(1 - \frac{\rho_{i,j}^n}{K} \right) - \lambda \rho_{i,j}^{n+1}. \quad (22)$$

En réarrangeant les termes, nous obtenons :

$$\rho_{i,j}^{n+1} - \Delta t \cdot d_1 \cdot \Delta \rho_{i,j}^{n+1} + \Delta t \cdot \lambda \cdot \rho_{i,j}^{n+1} = \rho_{i,j}^n + \Delta t \cdot \left(\sum_{k,l} G_{i,j,k,l}^n c_{k,l}^n \Delta x \Delta y \right) \rho_{i,j}^n \left(1 - \frac{\rho_{i,j}^n}{K} \right). \quad (23)$$

Cette équation peut être résolue par une méthode de type gradient conjugué ou toute autre méthode adaptée à la résolution de systèmes linéaires.

De façon similaire, pour l'équation de c :

$$\frac{c_{i,j}^{n+1} - c_{i,j}^n}{\Delta t} = d_2 \Delta c_{i,j}^{n+1} + I(\rho_{i,j}^{n+1}) h_{i,j}^n - L c_{i,j}^{n+1} - \left(\sum_{k,l} G_{i,j,k,l}^n \rho_{k,l}^{n+1} \Delta x \Delta y \right) c_{i,j}^n. \quad (24)$$

Réarrangée :

$$c_{i,j}^{n+1} - \Delta t \cdot d_2 \cdot \Delta c_{i,j}^{n+1} + \Delta t \cdot L \cdot c_{i,j}^{n+1} = c_{i,j}^n + \Delta t \cdot I(\rho_{i,j}^{n+1}) h_{i,j}^n - \Delta t \cdot \left(\sum_{k,l} G_{i,j,k,l}^n \rho_{k,l}^{n+1} \Delta x \Delta y \right) c_{i,j}^n. \quad (25)$$

Pour cette équation non-linéaire (avec le terme $\Delta(h^2)$), nous utilisons :

$$\frac{h_{i,j}^{n+1} - h_{i,j}^n}{\Delta t} = d_3 \Delta((h_{i,j}^n)^2) + P - I(\rho_{i,j}^{n+1}) h_{i,j}^{n+1}. \quad (26)$$

En isolant $h_{i,j}^{n+1}$:

$$h_{i,j}^{n+1} + \Delta t \cdot I(\rho_{i,j}^{n+1}) \cdot h_{i,j}^{n+1} = h_{i,j}^n + \Delta t \cdot d_3 \cdot \Delta((h_{i,j}^n)^2) + \Delta t \cdot P, \quad (27)$$

d'où :

$$h_{i,j}^{n+1} = \frac{h_{i,j}^n + \Delta t \cdot d_3 \cdot \Delta((h_{i,j}^n)^2) + \Delta t \cdot P}{1 + \Delta t \cdot I(\rho_{i,j}^{n+1})}. \quad (28)$$

L'algorithme complet pour la résolution numérique du système peut être résumé comme suit :

Algorithm 2 Résolution numérique du système d'EDP

- 1: Initialiser $\rho_{i,j}^0$, $c_{i,j}^0$, et $h_{i,j}^0$ selon les conditions initiales
 - 2: **for** $n = 0, 1, 2, \dots, N_t - 1$ **do**
 - 3: Résoudre l'équation implicite pour $\rho_{i,j}^{n+1}$
 - 4: Calculer les termes de convolution pour l'équation de c
 - 5: Résoudre l'équation implicite pour $c_{i,j}^{n+1}$
 - 6: Calculer $h_{i,j}^{n+1}$ explicitement
 - 7: Appliquer les conditions aux limites
 - 8: **end for**
-

Conditions aux limites Pour compléter le schéma, nous spécifions des conditions aux limites de Neumann (flux nul aux bords) :

Pour $i = 0$ et $i = N_x$:

$$\rho_{-1,j}^n = \rho_{1,j}^n, \quad \rho_{N_x+1,j}^n = \rho_{N_x-1,j}^n, \quad (29)$$

$$c_{-1,j}^n = c_{1,j}^n, \quad c_{N_x+1,j}^n = c_{N_x-1,j}^n, \quad (30)$$

$$h_{-1,j}^n = h_{1,j}^n, \quad h_{N_x+1,j}^n = h_{N_x-1,j}^n. \quad (31)$$

Et de façon similaire pour $j = 0$ et $j = N_y$.

A.7 Preuves

Preuve de la proposition 3

Preuve. Soient (ρ_1, c_1, h_1) et (ρ_2, c_2, h_2) deux solutions du système avec les mêmes conditions initiales et aux limites. Nous définissons les différences :

$$\rho = \rho_1 - \rho_2, \quad c = c_1 - c_2, \quad h = h_1 - h_2. \quad (32)$$

Étape 1 : Équation pour ρ .

Nous soustrayons les équations pour ρ_1 et ρ_2 :

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} = d_1 \Delta \rho - \lambda \rho + \left(\int G \star c_1 \right) \rho_1 \left(1 - \frac{\rho_1}{K} \right) - \left(\int G \star c_2 \right) \rho_2 \left(1 - \frac{\rho_2}{K} \right) \quad (33)$$

Pour simplifier la notation, posons $\Phi_i = \left(\int G \star c_i \right)$ et $f(\rho_i) = \rho_i \left(1 - \frac{\rho_i}{K} \right)$. Alors, nous pouvons écrire :

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} = d_1 \Delta \rho - \lambda \rho + \Phi_1 f(\rho_1) - \Phi_2 f(\rho_2) \quad (34)$$

Nous ajoutons et soustrayons $\Phi_1 f(\rho_2)$:

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} = d_1 \Delta \rho - \lambda \rho + \Phi_1 [f(\rho_1) - f(\rho_2)] + [\Phi_1 - \Phi_2] f(\rho_2) \quad (35)$$

Nous multiplions par ρ et intégrons sur Ω :

$$\int_{\Omega} \rho \frac{\partial \rho}{\partial t} dx = \int_{\Omega} \rho (d_1 \Delta \rho) dx - \lambda \int_{\Omega} \rho^2 dx \quad (36)$$

$$+ \int_{\Omega} \rho \Phi_1 [f(\rho_1) - f(\rho_2)] dx + \int_{\Omega} \rho [\Phi_1 - \Phi_2] f(\rho_2) dx \quad (37)$$

En faisant une IPP et avec les conditions aux limites de Neumann, nous obtenons :

$$\int_{\Omega} \rho (d_1 \Delta \rho) dx = -d_1 \int_{\Omega} |\nabla \rho|^2 dx \quad (38)$$

Cela nous donne :

$$\frac{1}{2} \frac{d}{dt} \int_{\Omega} \rho^2 dx = -d_1 \int_{\Omega} |\nabla \rho|^2 dx - \lambda \int_{\Omega} \rho^2 dx \quad (39)$$

$$+ \int_{\Omega} \rho \Phi_1 [f(\rho_1) - f(\rho_2)] dx + \int_{\Omega} \rho [\Phi_1 - \Phi_2] f(\rho_2) dx \quad (40)$$

Analysons séparément les deux derniers termes.

Tout d'abord, comme f est lipschitzienne sur $[0, K]$ avec une constante de Lipschitz L_f , nous avons :

$$\left| \int_{\Omega} \rho \Phi_1 [f(\rho_1) - f(\rho_2)] dx \right| \leq \int_{\Omega} |\rho| \Phi_1 |f(\rho_1) - f(\rho_2)| dx \quad (41)$$

$$\leq \Phi_{\max} L_f \int_{\Omega} |\rho|^2 dx \quad (42)$$

$$= \Phi_{\max} L_f \|\rho\|_{L^2(\Omega)}^2 \quad (43)$$

Pour le second terme, nous utilisons que $|\Phi_1 - \Phi_2| \leq C \|c\|_{L^2(\Omega)}$:

$$\left| \int_{\Omega} \rho [\Phi_1 - \Phi_2] f(\rho_2) dx \right| \leq \int_{\Omega} |\rho| |\Phi_1 - \Phi_2| |f(\rho_2)| dx \quad (44)$$

$$\leq K \int_{\Omega} |\rho| |\Phi_1 - \Phi_2| dx \quad (45)$$

$$\leq CK \|c\|_{L^2(\Omega)} \|\rho\|_{L^2(\Omega)} \quad (46)$$

$$\leq \frac{CK}{2} \|c\|_{L^2(\Omega)}^2 + \frac{CK}{2} \|\rho\|_{L^2(\Omega)}^2 \quad (47)$$

où nous avons utilisé l'inégalité de Young.

Ainsi, nous obtenons :

$$\frac{1}{2} \frac{d}{dt} \|\rho\|_{L^2(\Omega)}^2 \leq -d_1 \|\nabla \rho\|_{L^2(\Omega)}^2 - \lambda \|\rho\|_{L^2(\Omega)}^2 \quad (48)$$

$$+ \Phi_{\max} L_f \|\rho\|_{L^2(\Omega)}^2 + \frac{CK}{2} \|c\|_{L^2(\Omega)}^2 + \frac{CK}{2} \|\rho\|_{L^2(\Omega)}^2 \quad (49)$$

$$\leq C_1 \|\rho\|_{L^2(\Omega)}^2 + C_2 \|c\|_{L^2(\Omega)}^2 \quad (50)$$

où $C_1 = \Phi_{\max} L_f - \lambda + \frac{CK}{2}$ et $C_2 = \frac{CK}{2}$.

Étape 2 : Équations pour c et h .

Par des arguments similaires, nous obtenons pour les équations de c et h :

$$\frac{1}{2} \frac{d}{dt} \|c\|_{L^2(\Omega)}^2 \leq C_3 \|c\|_{L^2(\Omega)}^2 + C_4 \|\rho\|_{L^2(\Omega)}^2 + C_5 \|h\|_{L^2(\Omega)}^2 \quad (51)$$

$$\frac{1}{2} \frac{d}{dt} \|h\|_{L^2(\Omega)}^2 \leq C_6 \|h\|_{L^2(\Omega)}^2 + C_7 \|\rho\|_{L^2(\Omega)}^2 \quad (52)$$

Étape 3 : Combinaison des inégalités.

Nous définissons l'énergie $E(t) = \|\rho\|_{L^2(\Omega)}^2 + \|c\|_{L^2(\Omega)}^2 + \|h\|_{L^2(\Omega)}^2$ et combinons les trois inégalités :

$$\frac{1}{2} \frac{d}{dt} E(t) \leq CE(t) \quad (53)$$

où $C = \max\{C_1 + C_4, C_2 + C_3, C_5 + C_6 + C_7\}$.

Par le lemme de Gronwall, comme $E(0) = 0$ (conditions initiales identiques), nous avons $E(t) = 0$ pour tout $t \in [0, T]$, ce qui implique que $\rho_1 = \rho_2$, $c_1 = c_2$ et $h_1 = h_2$ presque partout. \square

Glossary

DBSCAN Density Based Spatial Clustering of Applications with Noise. 13, 14, 16

EDP Équations aux Dérivées Partielles. 2, 22

PPA Point Pattern Analysis. 12

References

- N. Barbier, P. Couteron, R. Lefever, V. Deblauwe, and O. Lejeune. Spatial decoupling of facilitation and competition at the origin of gapped vegetation patterns. *Ecology*, 89:1521–1531, 2008.
- M. Baudena, J. Von Hardenberg, and A. Provenzale. Vegetation patterns and soil–atmosphere water fluxes in drylands. *Advances in Water Resources*, 53:131–138, 2013.
- A. Bihlo and R. Popovych. Zeroth-order conservation laws of two-dimensional shallow water equations with variable bottom topography. *Studies in Applied Mathematics*, 145, 06 2020. doi: 10.1111/sapm.12320.
- F. Borgogno, P. D’Odorico, F. Laio, and L. Ridolfi. Mathematical models of vegetation pattern formation in ecohydrology. *Reviews of Geophysics*, 47:2007RG000256, 2009.
- J. Fontbona and S. Méléard. Non local Lotka-Volterra system with cross-diffusion in an heterogeneous medium, July 2016. URL <http://arxiv.org/abs/1303.3939>. arXiv:1303.3939 [math].
- E. Gilad, J. Von Hardenberg, A. Provenzale, M. Shachak, and E. Meron. A mathematical model of plants as ecosystem engineers. *Journal of Theoretical Biology*, 244:680–691, 2007.
- K. Kästner, R. C. Van De Vijssel, D. Caviedes-Voullième, and C. Hinz. A scale-invariant method for quantifying the regularity of environmental spatial patterns. *Ecological Complexity*, 60:101104, 2024.
- S. Kéfi, M. Rietkerk, C. Alados, Y. Pueyo, V. Papanastasis, A. El Aich, and P. de Ruiter. Spatial vegetation patterns and imminent desertification in mediterranean arid ecosystems. *Nature*, 449:213–217, 2007.
- S. Kéfi, M. B. Eppinga, P. C. De Ruiter, and M. Rietkerk. Bistability and regular spatial patterns in arid ecosystems. *Theoretical Ecology*, 3(4):257–269, Nov. 2010. ISSN 1874-1738, 1874-1746. doi: 10.1007/s12080-009-0067-z. URL <http://link.springer.com/10.1007/s12080-009-0067-z>.
- A. Manor and N. M. Schnerb. Facilitation, competition, and vegetation patchiness: From scale free distribution to patterns. *Journal of Theoretical Biology*, 253:838–842, 2008.
- M. Rietkerk et al. Evasion of tipping in complex systems through spatial pattern formation. *Science*, 374:eabj0359, 2021.
- B. D. Ripley. The second-order analysis of stationary point processes. *Journal of Applied Probability*, 13(02), 1976. doi: 10.1017/s0021900200094328. URL <https://scholar.archive.org/work/ow2qnvyhjghva4lucvujy54s4>.
- J. Von Hardenberg, E. Meron, M. Shachak, and Y. Zarmi. Diversity of vegetation patterns and desertification. *Physical Review Letters*, 87:198101, 2001.
- J. Von Hardenberg, A. Y. Kletter, H. Yizhaq, J. Nathan, and E. Meron. Periodic versus scale-free patterns in dryland vegetation. *Proceedings of the Royal Society B*, 277:1771–1776, 2010.
- L. I. Wilschut, A. Laudisoit, N. K. Hughes, E. A. Addink, S. M. De Jong, H. A. Heesterbeek, J. Reijnders, S. Eagle, V. M. Dubyanskiy, and M. Begon. Spatial distribution patterns of plague hosts: point pattern analysis of the burrows of great gerbils in Kazakhstan. *Journal of Biogeography*, 42(7):1281–1292, July 2015. ISSN 0305-0270, 1365-2699. doi: 10.1111/jbi.12534. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/jbi.12534>.