

الگوهای پوشش گیاهی خودتنظیم: علایم پیش‌آگاهی در پیش‌بینی گذرهای اکوسیستمی

ندا محسنی^۱، عادل سپهر^{۲*}

۱ دانشجوی دکتری ژئومورفولوژی، گروه جغرافیای طبیعی، دانشگاه فردوسی مشهد neda.mohseni@stu.um.ac.ir

۲ استادیار گروه مدیریت مناطق خشک و بیابانی، دانشکده منابع طبیعی و محیط‌زیست، دانشگاه فردوسی مشهد

تاریخ پذیرش مقاله: ۱۳۹۳/۸/۱۱

تاریخ وصول مقاله: ۱۳۹۳/۲/۱۶

چکیده

فرایندهای خودتنظیمی به ظهور الگوهای منظم متفاوتی در ساختار اکوسیستم‌ها منجر می‌شوند، به طوری که دینامیک این الگوها از قدرتمندترین شاخص‌ها برای پیش‌بینی گذرهای بحرانی است. به دلیل اهمیت پیش‌بینی وقوع گذرهای بیابانی در اکوسیستم‌های خشک، در دهه‌های اخیر مدل‌های پیوسته، متشکل از معادلات دیفرانسیل مشتق جزئی برای تحلیل دینامیک الگوهای پوشش گیاهی با توجه به نوع مکانیزم مسلط در این اکوسیستم‌ها ارائه شده‌اند. در مقاله حاضر با نگاهی اجمالی به برخی از این مدل‌ها، با تأکید بر مدل جیلاد، روند تغییر الگوهای پوشش گیاهی در اکوتون‌های خشک بررسی شده است. هدف از این مقاله بررسی ارتباط بین تحول ژئوسیستم‌ها، آستانه‌ها و دینامیک‌های غیرخطی الگوهای پوشش گیاهی برای پیش‌بینی پاسخ سیستم‌ها به تنش‌های محیطی، از طریق مدل‌های دینامیک پوشش گیاهی است. نتایج بر اساس مدل جیلاد بیانگر این واقعیت است که گذرهای بیابانی لزوماً ناشی از تغییرات کاتاستروف نبوده، بلکه تغییر از وضعیت‌های همگن پوششی به شرایط همگن فاقد پوشش یا گذرهای بیابانی، فرایندی تدریجی و مرحله‌ای است. گواه این ادعا بر اساس کالیبراسیون خروجی‌های مدل با مشاهدات تجربی، شکل‌گیری الگوهای حدواسط و ترکیبی در محدوده‌های پایداری دوجانبه در حین گذر از یک وضعیت پایدار به سایر وضعیت‌های پایدار متناوب است. همچنان‌که اکوسیستم‌ها به نقاط گذر نزدیک‌تر می‌شوند، به دلیل تشدید تنش‌های محیطی، میزان انعطاف‌پذیری آن‌ها کمتر می‌شود به طوری که به تدریج، الگوها نظم خود را از دست می‌دهند و به صورت الگوهای نامنظمی از خطی، مارپیچ، درزی و نقطه‌ای در سیستم ظاهر می‌شوند.

کلیدواژه

الگوهای پوشش گیاهی، علایم پیش‌آگاهی، گذرهای بیابانی، محدوده پایداری دوجانبه، مدل‌های پیوسته.

۱. سرآغاز

الگوهای پوششی متفاوت در سیستم‌های اکولوژیکی منجر می‌شود. عبارت الگو به ساختارهای دوره‌ای پوشش گیاهی اشاره دارد که همراه درختان چندساله، بوته‌ها، علفزارها یا انواع پوشش‌های متضاد شکل می‌گیرد (Thompson, 2010). این الگوها که به صورت خطی (پوست ببری)، نقطه‌ای^۱، درزی^۲ (به صورت بخش‌های عریان در حفاصل فضاهای پوششی) یا الگوهای مارپیچ^۳ دیده می‌شوند، به نوعی واکنش اکوسیستم‌ها نسبت به تغییر شرایط محیطی اند (شکل ۱).

مفهوم هتروژنیته^۱ (ناهمگنی) مکانی در شناخت فرایندهای اکولوژیکی از مدت‌ها پیش شناخته شده است. یکی از اولین اصطلاحات به‌کاررفته در این زمینه، تئوری هتروژنیته زیستگاه‌هاست که با هتروژنیته مکانی در راستای شکل‌گیری الگوهای پوشش گیاهی و همزیستی انواع گونه‌ها ارتباط دارد. واکنش جوامع گیاهی به شرایط محیطی، به ایجاد هتروژنیته‌های خودتنظیم یا شکل‌گیری



شکل ۱. اشکال مختلفی از الگوهای پوششی گیاهی در اکوسیستم‌های خشک (الف) الگوی درزی. (ب) الگوی ماریچ. (ج) الگوی خطی (Rietkerk, et al., 2004).

پوشش ظاهر شده‌اند (Thompson, 2010). هیلرلمبرز و همکاران (۲۰۰۱)، اثبات کردند که مکانیزم رواناب- نفوذ (مکانیزم تجمع منابع)، همراه توزیع مجدد رواناب و همبستگی مثبت بین تراکم بایومس و نفوذ آب، مهم‌ترین عامل شکل‌گیری انواع الگوهای پوشش گیاهی در اکوسیستم‌های خشک و نیمه‌خشک بوده است. این در حالی است که سایر عوامل، نظیر توپوگرافی و ناهمگنی‌های حاصل از آن، بارش، پراکنندگی پوشش گیاهی، مقاوت گیاهان در برابر خشکی، بدون وجود مکانیزم مذکور، فاکتورهای کافی برای شکل‌گیری الگوها نیستند. به طوری که الگوهای پوشش گیاهی در این اکوسیستم‌ها نتیجه قطعی فرایندهایی چون، ناپایداری ناشی از مکانیزم‌های کنشی- انتشاری^۷ در خصوص توزیع مجدد منابع (مکانیزم تجمع منابع)، همبستگی مثبت بین گیاهان، فرایندهای فرسایش و رسوب‌گذاری و در نهایت فرایند رقابت- تسهیل^۸ بین گیاهان به شمار می‌روند.

در اکوسیستم‌های خشک و نیمه‌خشک، تغییرات تدریجی یا ناگهانی حاصل از تنش‌های انسانی و اقلیمی، زمینه وقوع گذرهای بحرانی از وضعیت‌های همگن پوششی به وضعیت‌های فاقد پوشش را فراهم می‌آورند. ماهیت برگشت‌ناپذیر این گذرها بسیار مسئله‌ساز است و در مقیاس جهانی نقش کلیدی در بیابان‌زایی دارد (Siteur, 2011). در این راستا می‌توان خطر وقوع گذرهای نزدیک را از طریق بررسی روند تغییرات در متغیرهای سیستم مانند فراوانی جمعیت‌ها، تجمع منابع یا میزان پوشش گیاهی و نوع الگوها در اکوسیستم‌های خشک، پیش‌بینی کرد

مهم‌ترین ویژگی مناطق خشک، ظهور پهنه‌های پوششی در میان بخش‌های فاقد پوشش است که زمینه اعمال مکانیزم رواناب- نفوذ^۵ (مکانیزم تجمع منابع^۶) را فراهم می‌آورد. این مکانیزم با تجمع رواناب در قسمت‌های فاقد پوشش گیاهی به علت نفوذناپذیری خاک و حرکت آن به سمت پهنه‌های پوششی و نفوذ در این محدوده، مهم‌ترین عامل شکل‌گیری انواع الگوها در اکوسیستم‌های خشک است (Saco et al., 2007). مطالعات ویل کوکس و همکاران (۲۰۰۳)، حاکی از آن است که مقدار رواناب نفوذیافته در پهنه‌های پوششی ناشی از جریان آب از قسمت‌های فاقد پوشش، می‌تواند بیش از ۲۰۰ درصد نسبت به بارش‌های واقعی آب موردنیاز گیاه را تأمین کند (Dunkerley, 2002).

باربیر و همکاران (۲۰۰۶)، مهم‌ترین فاکتورهای دخیل در تغییر الگوهای پوشش گیاهی را تنش‌های اقلیمی (نظیر خشکی مداوم) و فشارهای انسانی (نظیر چرا) می‌دانند. آن‌ها با مقایسه عکس‌های هوایی پوشش گیاهی در شمال نیجریه طی یک دوره ۴۵ ساله، روند تغییر الگوها را بررسی کردند. طی این دوره، پوشش گیاهی، دوره‌های خشکی را تجربه کرده است و بسیاری از آن‌ها با افزایش چرا مواجه بوده‌اند. در همه سایت‌ها، پوشش همگن سابق، شواهدی از نابودی و انقطاع الگوها به صورت محدوده‌های عریان را طی دوره ۴۵ ساله نشان داده‌اند. بیشترین تغییرات در مناطقی که تحت چرای سنگین همراه خشکی مداوم بوده‌اند، دیده می‌شد، به طوری که پوشش گیاهی به صورت الگوهای ماریچ همراه بخش‌های پوششی و فاقد

همگن پوششی، در نزدیکی آستانه‌های بحرانی، ناپایدار می‌شوند. این فرایند به منزله‌ی اصل اولیه‌ی شکل‌گیری الگوها، با عنوان ناپایداری تورینگ^{۱۲} شناخته می‌شود (Turing, 1952). این اصل بیانگر آن است که شکل‌گیری الگوهای پوشش گیاهی زمانی اتفاق می‌افتد که وضعیت تعادلی موجود نسبت به آشوب‌های همگن، پایدار و در برابر تنش‌های ناهمگن، ناپایدار شود.

تئوری تورینگ به خوبی نشان می‌دهد که چگونه افزایش تنش‌های محیطی و انسانی با نابودی گیاهان سبب شکل‌گیری انواع الگوها در اکوسیستم‌های نیمه‌خشک می‌شود. مرگ و میر گیاهان در این قبیل اکوسیستم‌ها، به طور گسترده‌ای تحت تأثیر تغییرات فشار چرا نیز بوده است که رایج‌ترین کاربری ارضی در این اکوسیستم‌ها به شمار می‌رود. افزایش فشار چرا به ظهور خاک‌های فاقد پوشش و در نتیجه افزایش فشردگی خاک و نفوذپذیری کمتر، تشدید فرسایش از طریق رواناب و توزیع نامتقارن آب و در نتیجه ظهور ساختارهای متفاوتی از الگوهای پوشش گیاهی منجر می‌شود (Rietkerk et al., 2002). شکل‌گیری الگوهای منظم خطی روی دامنه‌ها و الگوهای نامنظم در سطوح هموار از مشخصه‌های اصلی اکوسیستم‌های نیمه‌خشک است. زمانی که دینامیک‌های ژئومورفولوژیکی سبب افزایش تغییرات در توپوگرافی‌های کوچک‌مقیاس شوند، الگوهای نامنظم به تدریج افزایش می‌یابند.

مطالعات نظری نشان داده‌اند که ارتباط متقابل گیاهان در مقیاس‌های کوچک همراه پراکنش آن‌ها، سبب توزیع ناهمگن الگوهای پوشش گیاهی می‌شود (Sherratt, 2005). رایج‌ترین الگوها در این اکوسیستم‌ها، الگوهای نقطه‌ای و خطی همراه تراکم متفاوتی از پوشش گیاهی‌اند که از نظر شکل نامنظم‌اند و از طریق بخش‌های فاقد پوشش احاطه شده‌اند (Lavee et al., 1998; Aguiar and Sala, 1999). سایر الگوهای موجود در این اکوسیستم‌ها، نواری بوده‌اند که در افریقا و مکزیک با عنوان الگوهای

(Dakos et al., 2011). از آنجا که دینامیک الگوهای پوشش گیاهی از قدرتمندترین شاخص‌ها برای پیش‌بینی گذرهای بیابانی در اکوسیستم‌های خشک به شمار می‌رود، در دهه‌های اخیر، مدل‌های پیوسته^۹ مختلفی با توجه به نوع مکانیزم مسلط در اکوسیستم‌های خشک، برای بررسی دینامیک این الگوها طراحی شده‌اند (Dakos et al., 2010). در واقع هدف از بررسی این مدل‌ها، این است که چرا و چگونه در نزدیکی گذرهای بحرانی، پوشش گیاهی به صورت الگوهای خاصی ظاهر می‌شوند. در مقاله حاضر ارتباط بین دینامیک غیرخطی پوشش گیاهی، تنش‌های محیطی و شکل‌گیری انواع الگوها، به منزله‌ی شاخص پیش‌آگاهی برای پیش‌بینی گذرهای بحرانی از طریق مدل‌های پیوسته با تأکید بر مدل جیلاد^{۱۰} بررسی شده است. آنالیز این الگوها به ما در فهم فرایندهای بیابان‌زایی کمک بسیار زیادی می‌کند. لذا قبل از بررسی مدل مذکور، مفاهیم شکل‌گیری الگوها و دینامیک آن‌ها بررسی می‌شود.

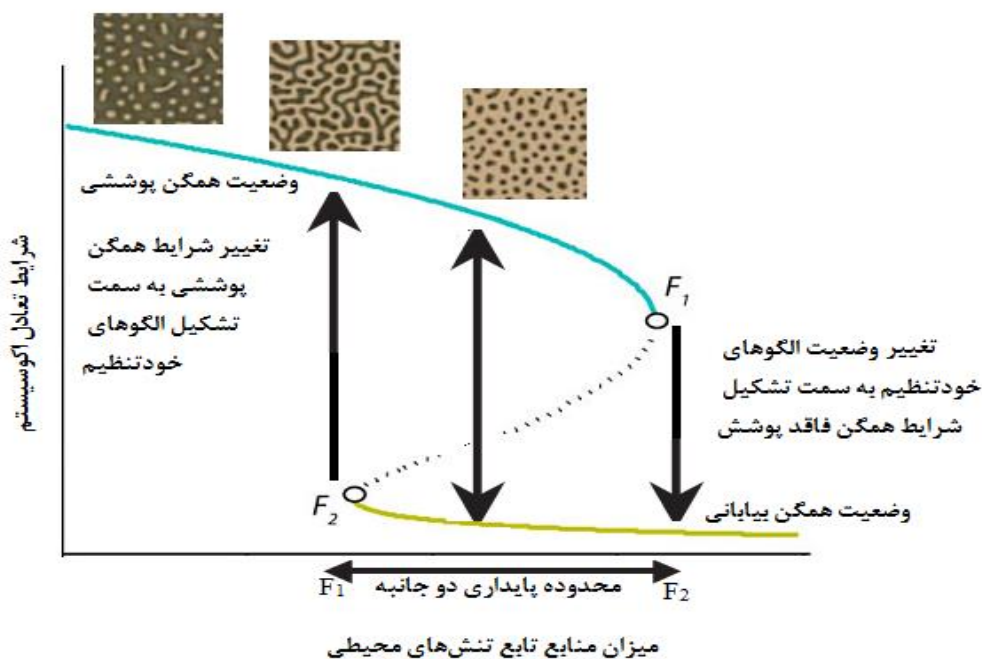
۱.۱. انواع الگوهای پوشش گیاهی و اهمیت بررسی آن‌ها در اکوسیستم‌های خشک

در سال‌های اخیر، ساختار مکانی اکوسیستم‌ها به منزله‌ی شاخصی تأثیرگذار برای بررسی وقوع تغییرات و گذرهای احتمالی مورد توجه قرار گرفته است (Kefi et al., 2010a,b). در این میان تنش‌های آب و هوایی و انسانی در دینامیک پوشش گیاهی بسیار تأثیرگذارند. پوشش گیاهی اکوسیستم‌های خشک در نزدیکی گذرهای بیابانی به صورت الگوهای منظمی شکل می‌گیرد که ناشی از ناپایداری‌های حاصل از شکست تقارن^{۱۱} است. ناپایداری حاصل از شکست تقارن مکانیزمی است که همبستگی مثبت و منفی بین گیاهان و منابع در مقیاس‌های متفاوت، سبب ایجاد دینامیک‌های پوشش گیاهی می‌شود، به طوری که در این شرایط، وضعیت همگن سیستم ناپایدار به توزیع ناهمگن پوشش گیاهی و بنابراین شکل‌گیری الگوهای متفاوت منجر می‌شود. با افزایش تنش‌ها، شرایط الگوهای

و تأثیر چشمگیری روی دامنه‌ها ندارند. در واقع این سیستم‌ها مثال روشنی از این موضوع‌اند که چگونه مکانیزم‌های غیرخطی سبب ایجاد ساختارهای مکانی-زمانی خاص در جوامع گیاهی می‌شوند (Scheffer et al., 2009). به همین دلیل، روند تغییر الگوهای پوشش گیاهی در اکوسیستم‌های نیمه‌خشک می‌تواند به منزله قدرتمندترین علائم پیش‌آگاهی در وقوع گذرهای بحرانی شناخته شود (Rietkerk et al., 2002). الگوهای پوششی به غیر از خودتنظیمی زیبا و جذاب، به سه دلیل، حائز اهمیت‌اند:

۱. ساختار این الگوها، بیانگر بسیاری از ویژگی‌های مهم اکوسیستمی و هیدرولوژیکی‌اند.
۲. ظهور الگوهای متنوع پوششی، شاخصی برای شناسایی محدوده‌های با پایداری دوجانبه^{۱۳} است، به طوری که، این شرایط به خوبی نقاط آستانه را در رفتار دینامیکی اکوسیستم‌ها نشان می‌دهند (شکل ۲).
۳. این الگوها به منزله علائم پیش‌آگاهی، می‌توانند زمینه‌ی پیش‌بینی تغییرات در مورفولوژی و ساختار اکوسیستم‌ها و وقوع گذرهای غیرخطی را فراهم کنند.

بررسی شناخته (در عکس‌های هوایی به صورت الگوهای موجود در پوست بره‌ها دیده می‌شوند) و به صورت لکه‌های پوششی متراکم همراه فرم‌های خطی یا قوسی ظاهر می‌شوند (Aguiar and Sala, 1999; D'herbes et al., 2001). الگوهای نواری غالباً در امتداد شیب شکل می‌گیرند و نقشی تأثیرگذار در محدودیت فرسایش دامنه‌ها دارند. این الگوها به صورت سیستم‌های هیدرولوژیکی بسته عمل می‌کنند (Valentine and D'herbas, 1999) که همراه شبکه‌های کوچکی از جریانات خروجی و رسوبات ورودی‌اند. الگوهای نواری در طیف وسیعی از دامنه‌های کم‌شیب تا نسبتاً پرشیب دیده می‌شوند، اما شرط اصلی برای ظهور این الگوها، توانایی چشم‌اندازها (شرایط توپوگرافی و نوع خاک) برای تجمع رواناب به صورت جریانات ورقه‌ای است (Tongwa and Ludwig, 2001). اما تأثیر الگوهای نقطه‌ای روی فرسایش بسیار پیچیده است و به هدایت آب در پهنه‌های فاقد پوشش بستگی دارد. در این الگوها توزیع مجدد رواناب و فرسایش در مقیاس بین پهنه‌های پوششی و فاقد پوشش صورت می‌گیرد (از پهنه‌های عریان به سمت پهنه‌هایی با تراکم بالای بایومس)



شکل ۲. منحنی تعادل پوشش گیاهی تابع میزان تنش‌های محیطی و ظهور الگوهای خودتنظیم قبل از وقوع گذرهای بحرانی از وضعیت پوششی به وضعیت بیابانی

بنابراین این مدل‌ها مستقیماً قادر به ارزیابی آثار تغییرات آب و هوایی یا فشار چرا در تغییر الگوها نیستند (Saco et al., 2007).

دومین گروه از مدل‌ها که اصطلاحاً مدل‌های پیوسته (چندمتغیره) نامیده می‌شوند، بر خلاف مدل‌های بالا، منحصر به ساختار گیاهان نبودند، بلکه به بررسی فرایندهای اکوفیزیکی (جریان آب‌های سطحی، پتانسیل آب خاک (رطوبت خاک)، فرایندهای جذب و نفوذ، فرسایش و رسوب‌گذاری) تأثیرگذار در شکل‌گیری الگوهای پوشش گیاهی نیز می‌پردازند. این مدل‌ها از طریق معادلات دیفرانسیل مشتق جزئی (PDE)^{۱۶} قادرند شکل‌گیری الگوهای پوشش گیاهی در اکوسیستم‌های نیمه‌خشک را تشریح و بررسی کنند. این در حالی است که ریاضیات دیفرانسیل در مدل‌های گسسته کاربرد ندارد. مدل‌هایی که از طریق روابط PDE تعریف و تحلیل می‌شوند، مدل‌های کنشی-انتشاری‌اند. در واقع این مدل‌ها ترکیبی از انتشارات خطی همراه روابط متقابل غیرخطی بین متغیرها محسوب می‌شوند و نشان می‌دهند که چگونه پراکندگی و واکنش ناشی از ارتباط بین متغیرها سبب ظهور الگوهای خاص در اکوسیستم‌ها می‌شود. به عبارت دیگر، این مدل‌ها به بررسی مکانیزم اصلی ظهور الگوها و منشأ خودتنظیمی آن‌ها در اکوسیستم‌های خشک و نیمه‌خشک می‌پردازند (Dunkerley, 1997; Klausmeier, 1999; HilleRisLambers et al., 2001; Reitkerk et al., 2002).

از طرف دیگر، از آنجا که مکانیزم فرسایش-رسوب‌گذاری، پارامتری تأثیرگذار در توپوگرافی (که خود در توزیع مجدد آب‌های سطحی و الگوهای رطوبت خاک تأثیر می‌گذارد) و تغییر الگوهای پوششی در درازمدت است، مدل‌های مذکور همچنین قادرند آثار دینامیکی فرایندهای فرسایش-رسوب‌گذاری و تأثیر الگوها روی مسیریابی جریان‌ات و رطوبت خاک را بررسی کنند. بررسی دینامیک‌های غیرخطی این فرایندها با کمک معادلات دیفرانسیلی مذکور، در پیش‌بینی وقوع گذرهای بیابانی

خطوط پیوسته، وضعیت‌های پایدار متناوب که از طریق وضعیت ناپایدار (نقطه چین‌ها) (حوزه جذب یا محدوده پایداری دوجانبه، محدوده بین نقاط انشعاب F_1 و F_2) از یکدیگر جدا شده‌اند. نقاط F_1 و F_2 ، نقاط ناتعادلی یا همان آستانه‌های گذر در سیستم‌اند. در پنل‌ها نیز روند تغییر شکل الگوها در محدوده پایداری دوجانبه (نقطه چین) به تناسب تغییر وضعیت سیستم از شرایط همگن پوششی به بیابانی دیده می‌شود: به ترتیب از بالا به پایین: الگوهای درزی، ماریچ و نقطه‌ای (فضای تیره بخش‌هایی با تراکم بالای پوشش و فضای روشن، بخش‌های فاقد پوشش‌اند) (Dakos, et al., 2012; Rietkerk, et al., 2004).

۲.۱. مدل‌های دینامیک الگوهای پوشش گیاهی در اکوسیستم‌های خشک

از دهه ۱۹۹۰ مدل‌های متعددی برای شبیه‌سازی دینامیک پوشش گیاهی و هیدرولوژی در اکوسیستم‌های خشک طراحی شده‌اند (Sherratt, 2005). در حالی که هیچ‌یک از مدل‌ها قادر به بررسی روابط متقابل بین توزیع مجدد آب و دینامیک الگوهای پوششی نبودند، مدل‌های اخیر علاوه بر لحاظ کردن متغیرهای گذشته، به بررسی ارتباط متقابل بین دینامیک توزیع مجدد آب تحت تأثیر توپوگرافی و فرایندهای فرسایش-رسوب‌گذاری و الگوهای پوششی پرداختند (Saco et al., 2007). این مدل‌ها به دو گروه تقسیم می‌شوند:

گروه اول، اصطلاحاً، مدل‌های تک‌متغیره^{۱۴} (گسسته) نامیده می‌شوند که فقط به توصیف گیاهان و بررسی توزیع مجدد آب‌های سطحی^{۱۵} برای یک الگوی پوششی ثابت می‌پردازند (Puigdefabregas et al., 1999). این مدل‌ها تأثیر الگوها روی فرسایش را نادیده و فقط توزیع مجدد آب را در مقیاس‌های زمانی کوتاه (برای مثال، تأثیر سیلاب در مقیاس‌های سالانه) در نظر می‌گیرند. این در حالی است که تحول الگوهای پوشش گیاهی در مقیاس‌های زمانی متفاوت از چندین سال تا چندین دهه اتفاق می‌افتد،

نواری پایدار) و توزیع مجدد آب با استفاده از معادلات دیفرانسیل مشتق جزئی محاسبه شده است. این مدل، دینامیک سه متغیر را در قالب مجموعه‌ای از معادلات دیفرانسیل مشتق جزئی شرح می‌دهد (Rietkerk et al., 2002):

الف) تراکم بایومس (P)، برحسب گرم بر متر مکعب که معرف میزان تغییر تراکم بایومس ناشی از رشد، نابودی و تکثیر پوشش گیاهی از طریق پراکنش بذر (معادله ۳) است:

(۳)

$$\frac{\partial P}{\partial t} = C \times g_{max} \times \frac{W}{W+K_1} \times P - d \times P + D_p \Delta P$$

ب) آب خاک (رطوبت موجود در خاک) (W)،

برحسب میلی‌متر در معادله ۴:

(۴)

$$\frac{\partial W}{\partial t} = \alpha \times O \frac{P+K_2 \times W_0}{P+K_2} - g_{max} \times \frac{W}{W+K_1} \times P - r_w \times W + D_w \Delta W$$

ج) جریان رواناب (O)، برحسب میلی‌متر، که توزیع مجدد جریان سطحی را در معادله ۵ نشان می‌دهد:

$$\frac{\partial O}{\partial t} = R - \alpha \times O \frac{P+K_2 \times W_0}{P+K_2} + D_0 \Delta O \quad (5)$$

در این معادله، C، رشد گیاه به نسبت میزان جذب آب، g_{max} ، حداکثر جذب آب (مقدار تقریبی جذب آب در هر واحد از تراکم بایومس، همراه افزایش رطوبت خاک)، K_1 ، مقدار نیمه‌اشباع ناشی از جذب آب (با کاهش مقدار K_1 توانایی گیاهان برای افزایش رشد، تحت تنش‌های آبی (کاهش رطوبت خاک) کاهش می‌یابد)، K_2 ، مقدار اشباع ناشی از نفوذ آب، d، کاهش تراکم گیاه ناشی از مرگ و میر، D_p ، ضریب پراکنش گیاه (برای فرایندهای ایزوتروپیک (فرایندهای فیزیکی مشابه) نظیر باد و فعالیت حیوانات (موربانه‌ها، فاکتور مهمی برای انتشار بذرها در مناطق خشک و نیمه‌خشک‌اند)، α ، حداکثر میزان نفوذ، W_0 ، میزان نفوذ در شرایط نبود پوشش گیاهی، r_w تلفات رطوبت خاک ناشی از تبخیر و زهکشی، D_w ، ضریب انتشار آب در خاک، R، میزان بارش، D_0 ، ضریب انتشار جریان سطحی.

مؤثرند. کلاسمیر (۱۹۹۹) در قالب معادلات دیفرانسیل مشتق جزئی، مدلی را ارائه کرد که بر اساس دینامیک آب و گیاه، روند شکل‌گیری و پایداری الگوهای پوششی منظم خطی روی دامنه‌ها و الگوهای نامنظم در سطوح هموار (ناشی از فرسایش تدریجی توپوگرافی) را توضیح داده است. نتایج شبیه‌سازی‌های مدل کلاسمیر بیانگر آن است که الگوهای پوششی در سیستم‌های اکولوژیکی از دو عامل خودتنظیمی و هتروژنیسی (ناهمگنی) اکوسیستم‌ها سرچشمه می‌گیرند. در این مدل، عامل زیستی مؤثر در تشکیل الگوها، شرایط نفوذ آب ناشی از ناهمگنی‌های موجود در تراکم پوشش گیاهی است. مدل کلاسمیر نشان می‌دهد که الگوهای خطی قادرند روی دامنه‌های کم‌شیب نیز شکل‌گیرند. این مدل شامل دو متغیر اصلی، آب‌های سطحی (W) و پوشش گیاهی (N) است که در معادلات ۱ و ۲ بیان شده‌اند.

$$\frac{\partial W}{\partial t} = A - LW - RWN^2 + V \frac{\partial W}{\partial T} \quad (1)$$

$$\frac{\partial N}{\partial t} = RJWN^2 - MN + D \left(\frac{\partial^2}{\partial X^2} + \frac{\partial^2}{\partial Y^2} \right) N \quad (2)$$

در این روابط، A، میزان آب در دسترس گیاه، LW، میزان تلفات ناشی از تبخیر، JW، پاسخ گیاهان به دریافت آب، D، ضریب پراکنندگی گیاهان، I، میزان رشد بایومس در هر واحد آب مصرفی و X, Y، مختصات یک محدوده دوبعدی است.

هیلرزلمبرز و همکاران (۲۰۰۱) با در نظر گرفتن مکانیزم انتشار آب در خاک به دو متغیر قبلی (آب سطحی و پوشش گیاهی)، مدل کلاسمیر را توسعه دادند. پس از آن وان کوپل و همکاران (۲۰۰۲)، روند تغییر الگوها تحت تأثیر تنش‌های چرا را به مدل کلاسمیر افزودند، اما در سال ۲۰۰۲، ریتکرک و همکاران، با اعمال تغییرات در مدل هیلرزلمبرز، به بررسی روند شکل‌گیری الگوهای خودتنظیم در مناطق خشک پرداختند. در این مدل، بر خلاف مدل‌های قبلی، تأثیر توپوگرافی در جریان رواناب، دینامیک جریان‌ات سطحی و پراکنندگی بذر از طریق جریان‌ات (به‌منزله مکانیزمی تأثیرگذار در ظهور الگوهای

همبستگی مثبت بین بایومس سطح خاک و زیر خاک است که اصطلاحاً واکنش گسترش ریشه^{۱۸} نامیده می‌شود. این عامل مرتبط با نسبت رشد ریشه به اندام هوایی است. همزمان با رشد گیاه، منطقه ریشه نیز توسعه می‌یابد و قادر به جذب آب بیشتری خواهد بود. این فرایند به افزایش رشد گیاه منجر می‌شود.

برخلاف مدل‌های پیوسته که در بالا بدان‌ها اشاره شد، جیلاد، تنها مدلی است که دو فیدبک بالا را همزمان، در بررسی الگوها در نظر می‌گیرد. این مدل، دینامیک سه متغیر را بررسی می‌کند، تراکم بایومس (B) در معادله ۶ برحسب Kg/m^2 ، نشان‌دهنده مقدار بایومس گیاه در هر واحد از سطح زمین، تراکم آب در خاک (W) در معادله ۷ برحسب Kg/m^2 ، بیانگر مقدار رطوبت در دسترس گیاه و متغیر آب سطحی (H) در معادله ۸، نشان‌دهنده مقدار ضخامت آب‌های سطحی در هر واحد از سطح زمین برحسب mm (Gilad et al., 2007).

(۶)

$$B_T = G_B B \left(1 - \frac{B}{K}\right) - MB + D_B \nabla^2 B,$$

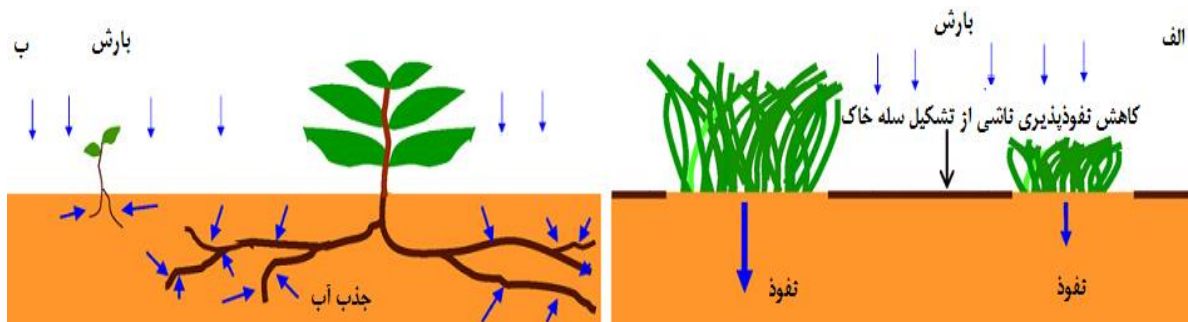
(۷)

$$W_T = IH - N \left(1 - \frac{RW}{K}\right) W - G_W W + D_W \nabla^2 W,$$

$$H_T = P - IH + D_H \nabla^2 (H^2) +$$

$$2D_H \nabla H \cdot \nabla Z + 2D_H H \nabla^2 Z$$

(۸)



شکل ۳. نمایی از بازخوردهای نفوذ (الف) و رشد ریشه (ب)

۲. مواد و روش‌ها

۱.۲. تئوری شکل‌گیری الگوهای پوشش گیاهی بر

اساس مدل جیلاد

جیلاد و همکاران (۲۰۰۷) بر اساس مکانیزم همبستگی مثبت بین گیاهان در مقیاس کوچک و میزان تنش‌های حاصل از خشکی (کاهش بارندگی) به توضیح شکل‌گیری انواع الگوها در اکوسیستم‌های نیمه‌خشک پرداختند. این مدل، دو بازخورد مهم را شامل می‌شود (شکل ۳). اولین واکنش، همبستگی مثبت بین بایومس و آب است که بازخورد نفوذ^{۱۷} نامیده می‌شود. عوامل مؤثر در توزیع آب در خاک به دو دسته زیستی و غیرزیستی تقسیم می‌شوند. فاکتورهای غیرزیستی شامل رسوبات حاصل فرایندهای فرسایشی و فاکتورهای زیستی، شامل سله‌های بیولوژیکی و تجمع مواد حاصل از تجزیه پسماندهای آلی‌اند. خاک‌های فاقد پوشش گیاهی در مناطق خشک اغلب به وسیله سله‌های بیولوژیکی (سیانوباکترها یا جلبک‌های سبز-آبی) پوشیده شده‌اند که سبب کاهش نفوذ آب‌های سطحی به داخل خاک می‌شوند. از طرفی تجمع مواد آلی و نهشته‌های فرسایشی در زیر بوته‌های گیاهی به صورت یک منبع عمل کرده است که زمینه نفوذ رواناب و هدایت آب‌های جمع‌شده روی سله‌ها به سمت گیاهان (فرایند تجمع) را فراهم می‌آورد. در نتیجه با ایجاد تضاد نفوذ در پهنه‌های مختلف و اعمال مکانیزم رواناب-نفوذ، زمینه جذب آب از طریق گیاه فراهم می‌شود. دومین واکنش،

بارش متوسط و شرایط نیمه‌خشک و P_c را معرف بارش زیاد در شرایط محیطی نیمه‌مرطوب در نظر بگیریم، سه الگوی متفاوت در امتداد شیب خشکی در توپوگرافی‌های هموار قابل پیش‌بینی‌اند. در شرایط $P=P_2$ ، شرایط همگن پوششی ناپایدار و به تدریج الگوهای درزی همراه پوشش همگن ظاهر می‌شوند. در شرایط $P < P_2$ ، الگوهای منظم خطی نمایان می‌شوند که در این حالت بسته به شرایط اولیه، الگوهای خطی همراه الگوهای مارپیچ شکل می‌گیرند. در میزان بارش‌های کمتر، $P < P_c$ ، الگوهای نقطه‌ای ظاهر می‌شوند، اما روی دامنه‌ها و توپوگرافی‌های شیب‌دار، ساختارهای مشابه با الگوهای موجود در مناطق هموار، با دو تفاوت عمده شکل می‌گیرند. اول اینکه الگوهای خطی در این مناطق عمود بر شیب دامنه شکل می‌گیرند که این عامل مانع ایجاد رواناب می‌شود و زمینه نفوذ بارش را در بالادست، به علت وجود پوشش‌های خطی فراهم می‌آورد. دوم اینکه این عامل بازدارنده (الگوهای خطی)، زمینه تجمع بیشتر پوشش گیاهی در بالای دامنه و کاهش الگوهای خطی در پایین‌دست، به علت حرکت نکردن رواناب در امتداد شیب را فراهم می‌آورد. این شرایط سبب می‌شود که در پایین‌دست دامنه، رواناب کمتر و الگوی خطی محدودتری شکل گیرد. این در حالی است که در توپوگرافی‌های هموار، الگوی خطی در شرایط بارشی کمتر، ناپایدار و به تدریج به صورت الگوهای مارپیچ ظاهر می‌شود (شکل ۴). بنابراین، در امتداد گرادیان بارش غالباً پنج الگوی اصلی در سطوح هموار به ترتیب شکل می‌گیرد: الگوی همگن پوششی، الگوهای درزی، خطی، نقطه‌ای و الگوی همگن فاقد پوشش. مدل جیلاد، بهتر از سایر مدل‌های پیوسته قادر به پیش‌بینی طیف وسیعی از الگوهای پوشش گیاهی به تناسب افزایش خشکی در محدوده‌های پایداری دو جانبه (جایی که دو وضعیت پایدار به طور متناوب در کنار یکدیگر ظاهر می‌شوند و تنش‌های محیطی ممکن است سیستم را به سمت پایداری و سکون در یکی از این شرایط سوق دهند) است.

در این روابط T ، بیانگر دینامیک متغیرها در سری‌های زمانی است. در معادله بایومس، G_B ، میزان رشد بایومس، k ، حداکثر مقاومت بایومس در برابر تنش‌ها، M ، میزان تلفات بایومس ناشی از مرگ و میر و سایر آشوب‌ها مثل چرا و رابطه $D_B \nabla^2 B$ ، معرف انتشار بذر است.

در معادله رطوبت، I ، مقدار نفوذ آب‌های سطحی به داخل خاک، N ، میزان تبخیر رطوبت، R ، کاهش میزان تبخیر رطوبت ناشی از سایه، G_w ، میزان مصرف رطوبت از طریق گیاه، رابطه $D_w \nabla^2 W$ ، میزان جابه‌جایی رطوبت در خاک اشباع است.

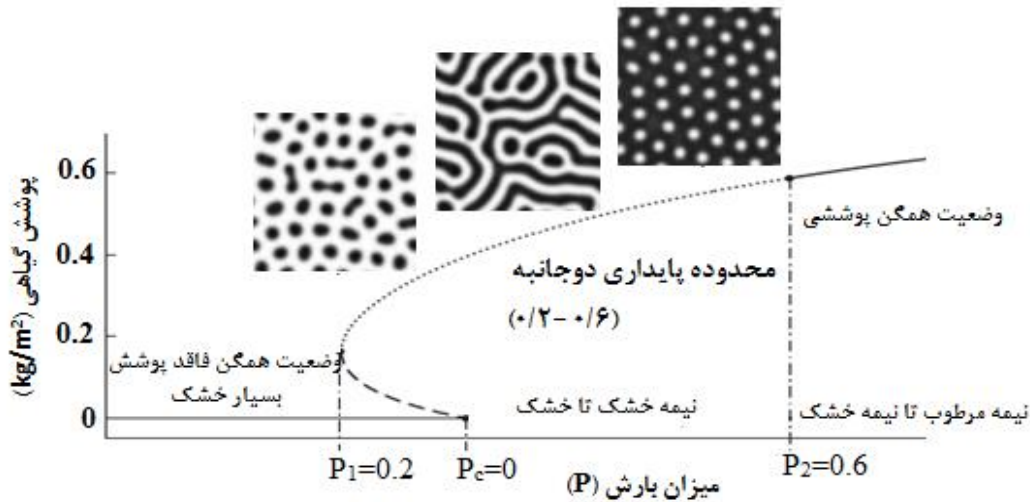
در معادله آب سطحی، P ، میزان بارش، Z ، تابع توپوگرافی در خصوص شیب و D_H ، ضریب اصطکاک بین آب سطحی و زیرزمینی.

۳. نتایج

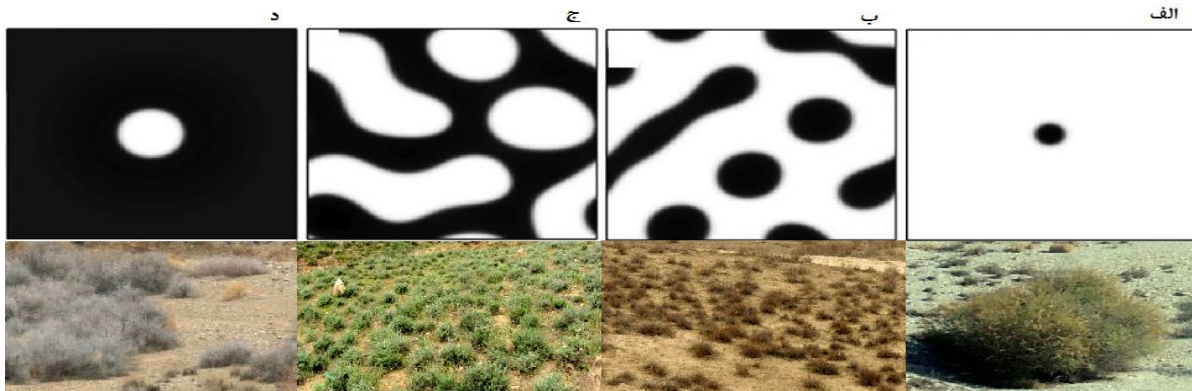
۱.۳. تحلیل الگوهای پوشش گیاهی در امتداد شیب بارش بر اساس مدل جیلاد

بر اساس شبیه‌سازی‌های مدل جیلاد، دو وضعیت همگن پوششی و فاقد پوشش در سری‌های زمانی در اکوسیستم‌های خشک ظاهر می‌شوند. در شرایطی که میزان نوسان تنش‌ها (مانند خشکی) طی زمان صفر باشد، وضعیت‌های همگن، پایداری خطی خواهند داشت، اما با افزایش میزان تنش‌ها، شرایط همگن موجود به سمت ناپایداری‌های خطی پیش می‌روند. در واقع کاهش اختلالات در سیستم، دلالت بر پایداری خطی وضعیت‌های همگن دارد. بررسی الگوهای پوشش گیاهی در اکوتون‌های خشک ایران بر اساس مدل جیلاد، بیانگر این واقعیت است که الگوهای ایجادشده در امتداد گرادیان بارش، لزوماً الگوهای منظم متناوب نیستند.

در شکل ۴، تغییر الگوها در اکوسیستم‌های خشک متناسب با تغییرات بارش در توپوگرافی‌های هموار نشان داده شده است. اگر P را معرف شرایط بارشی منطقه، P_1 را معرف بارش بسیار کم و شرایط بسیار خشک، P_2 را معرف



شکل ۴. دیاگرام انشعاب برای وضعیت‌های همگن پوششی و فاقد پوشش در امتداد شیب بارش بر اساس مدل جیلاد



شکل ۵. الگوهای ترکیبی در محدوده‌های پایداری دوجانبه بر اساس مدل جیلاد و تطابق آن با الگوهای موجود در اکوسیستم‌های خشک ایران (الف) وضعیت فاقد پوشش همراه الگوی نقطه‌ای، (ب) الگوی نقطه‌ای و خطی، (ج) خطی و درزی، (د) الگوی درزی و وضعیت همگن پوششی. نقاط تیره بیانگر تراکم بایومس است (نویسندگان اثر این تصاویر را در سال ۱۳۹۲ از اکوسیستم‌های خراسان رضوی تهیه کرده‌اند).

در این نمودار روند تغییر الگوها متناسب با گرادیان بارش نشان داده شده است. خطوط پیوسته و خط‌چین‌ها، به ترتیب بیانگر شرایط پایدار خطی و نقطه‌چین‌ها، محدوده گذر از یک وضعیت پایدار به دومین وضعیت پایدار متناوب و نشانه ناپایداری سیستم، تحت تأثیر آشوب‌های محیطی (کاهش بارش) هستند (محدوده پایداری دوجانبه). همان‌طور که خطوط پیوسته نشان می‌دهند، وضعیت همگن پوششی فقط در میزان بارش زیاد ($P > P_2$) پایدار است. در پنل‌ها نقاط سیاه بیانگر تراکم بایومس است. در گذر از وضعیت پوششی همگن به سمت وضعیت همگن فاقد پوشش، در محدوده پایداری دوجانبه (نقطه‌چین) به تناسب کاهش بارش و افزایش خشکی، الگوهای متفاوتی به ترتیب از بالا به پایین، الگوهای درزی ($P = P_2$)، الگوی خطی - ماریپچ ($P < P_2$) و الگوی نقطه‌ای ($P < P_c$) شکل می‌گیرند و در نهایت زمانی که بارش منطقه به نقطه P_1 (شرایط بسیار خشک و حداقل بارش) برسد، شرایط همگن فاقد پوشش در سیستم ظاهر خواهد شد (Von Hardenberg et al., 2001; Gilad et al., 2007).

نتایج این مدل به خوبی قابل انطباق با روند تغییر الگوها در اکوسیستم‌های خشک ایران است (شکل ۵).

در این نمودار روند تغییر الگوها متناسب با گرادیان بارش نشان داده شده است. خطوط پیوسته و خط‌چین‌ها، به ترتیب بیانگر شرایط پایدار خطی و نقطه‌چین‌ها، محدوده گذر از یک وضعیت پایدار به دومین وضعیت پایدار متناوب و نشانه ناپایداری سیستم، تحت تأثیر آشوب‌های محیطی (کاهش بارش) هستند (محدوده پایداری دوجانبه). همان‌طور که خطوط پیوسته نشان می‌دهند، وضعیت همگن پوششی فقط در میزان بارش زیاد ($P > P_2$) پایدار است. در پنل‌ها نقاط سیاه بیانگر تراکم بایومس است. در گذر از وضعیت پوششی همگن به سمت

ترمیم ساختارهای موضعی نیست، زیرا مکانیزم تجمع منابع به دلیل فقدان پوشش گیاهی با شکست مواجه خواهد شد (Rietkerk et al., 2004). ظهور الگوهای ناشی از این مکانیزم، بیانگر این واقعیت است که گیاهان، همبستگی مثبتی با افزایش منابع در مقیاس‌های کوچک دارند، به طوری که با افزایش این همبستگی، تغییر الگوها از نقطه‌ای به سمت ماریپیچ و درزی اتفاق می‌افتد، اما برعکس در مقیاس‌های بزرگ این همبستگی منفی می‌شود و سیر نزولی الگوها قابل مشاهده است. بنابراین، مهم‌ترین عامل گسترش موضعی الگوهای پوششی، همبستگی مثبت بین گیاه و منابع در مقیاس کوچک است که به این مکانیزم در اصطلاح، همبستگی وابسته به مقیاس گفته می‌شود.

این فرایند (همبستگی مثبت بین گیاهان و منابع در مقیاس کوچک) شرط اصلی شکل‌گیری الگوهای خودتنظیم است. فرایند مؤثر دیگر در شکل‌گیری الگوها، همبستگی بین تسهیل کوچک مقیاس و رقابت بزرگ مقیاس (ناشی از همبستگی متقابل بین گیاهان و توزیع مجدد آب) بین گیاهان است (Lejeune et al., 2002). طی فرایند رقابت-تسهیل، در اکوسیستم‌هایی که با محدودیت منابع روبه‌رو هستند، گیاهان در نقش مهندسان اکوسیستم ظاهر شده‌اند، به طوری که می‌توانند آثار مثبتی بر خود و سایر گیاهان مجاورشان داشته باشند. این فرایند به دلیل تجمع موقتی منابع در قسمت‌های پوششی و توانایی ریشه‌های سطحی و طولانی برای جذب منابع اطرافشان است. از طرفی فرایند رقابت-تسهیل سبب نگهداشت منابع به وسیله اتصال ذرات خاک از طریق ریشه، جلوگیری از فرسایش پاشمانی قطرات باران و جذب بیشتر رواناب می‌شود که همه این فرایندها در نهایت مانع فرسایش خاک می‌شوند. الگوهای ناشی از این فرایند، بیانگر افزایش ساختارهای موضعی در محدوده‌های پایداری دوجانبه بین شرایط همگن فاقد پوشش و شرایط تشکیل الگوهای خودتنظیم‌اند. همچنان که میزان دسترسی گیاهان به منابع کاهش می‌یابد، تناوبی از الگوهای متنوع ظاهر می‌شود (Rietkerk et al., 2004).

همان‌طور که در شکل ۵ دیده می‌شود، الگوهای موجود در محدوده پایداری دوجانبه، به صورت ترکیبی از الگوهای همگن و نامنظم مانند الگوهای فاقد پوشش و نقطه‌ای، نقطه‌ای و خطی، خطی و درزی و درزی و همگن پوششی قابل مشاهده‌اند. شکل‌گیری الگوهای ترکیبی در محدوده‌های پایداری دوجانبه، نشان از برهم خوردن تعادل اکوسیستم‌ها و نزدیک شدن به آستانه‌های بحرانی و وقوع احتمالی گذر دارد.

۴. بحث و نتیجه‌گیری

در اکوسیستم‌های خشک و نیمه‌خشک، به طور معمول دو وضعیت پایدار متناوب از لکه‌های پوششی همراه بخش‌های فاقد پوشش در مقیاس‌ها و اشکال متفاوت، بسته به گرادیان شیب و بارش شکل می‌گیرد. زمانی که گرادیان شیب کمتر از ۰/۲ درصد و میانگین بارش سالانه بین ۲۰۰ تا ۵۵۰ میلی‌متر در سال باشد، الگوهای پوشش گیاهی شامل الگوهای نقطه‌ای، ماریپیچ همراه نوارهای پوششی و الگوهای درزی همراه نقاط فاقد پوشش‌اند (Bromley et al., 1997; Aguiar and Sala, 2001; Couteron and Lejeune, 1999). روی دامنه‌هایی با شیب بیش از ۰/۲ درصد، الگوهای نواری منظم قابل مشاهده‌اند (Klausmeier, 1999; Leprun, 1999; d'Herbes et al., 2001).

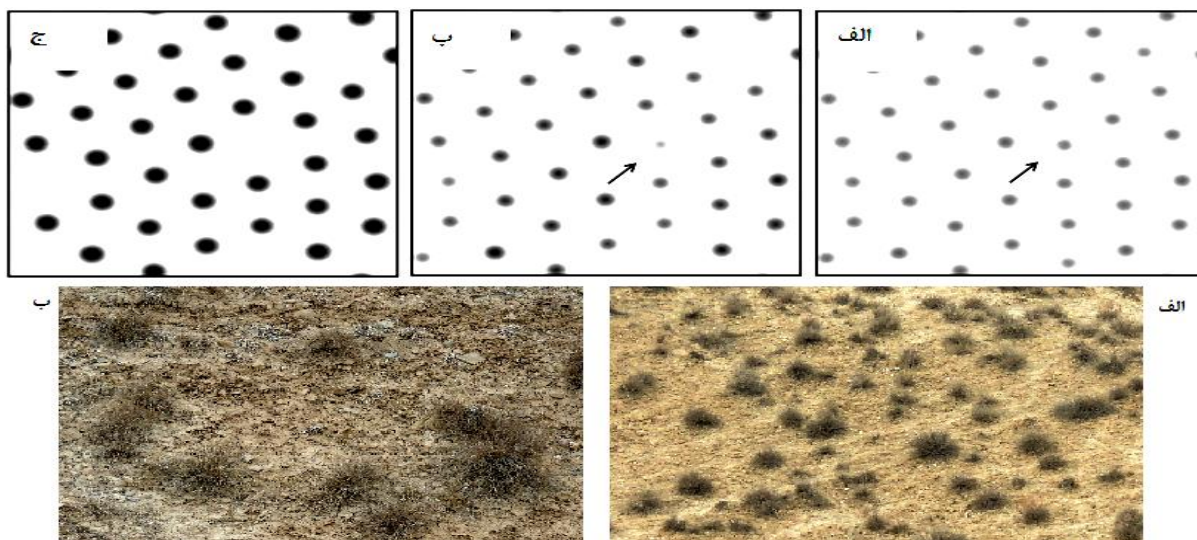
رویکردهای مدل‌سازی مطرح در این مقاله، این فرضیه را به خوبی اثبات کرده‌اند که تشکیل الگوهای منظم ناشی از کاهش منابع در اکوسیستم‌های خشک و نیمه‌خشک ارتباط مستقیمی با مکانیزم تجمع منابع دارند. این مکانیزم در نتیجه همبستگی مثبت بین گیاه و آب اتفاق می‌افتد که به افزایش تجمع محلی منابع و کاهش آن‌ها به سمت مناطق دورتر منجر می‌شود. به طوری که افزایش نقصان منابع، زمینه تغییر ساختار الگوها در این اکوسیستم‌ها را فراهم می‌کند. زمانی که کاهش منابع به نقطه آستانه می‌رسد، سیستم به سمت وضعیت همگن فاقد پوشش تغییر می‌کند. در این شرایط حتی افزایش منابع نیز قادر به

همگن پوششی به سمت سایر وضعیت‌های پایدار متناوب، الگوهای حدواسط پیچیده‌ای با ساختارهای متفاوت (که در بالا بدان‌ها اشاره شد)، شکل می‌گیرند. این الگوهای حدواسط در محدوده‌های پایداری دوجانبه در نزدیکی گذرهای بیابانی، بین وضعیت‌های متناوب الگوی همگن فاقد پوشش و الگوی نقطه‌ای دیده می‌شوند. در واقع این الگوها بیانگر این واقعیت‌اند که بیابان‌زایی لزوماً پدیده‌ای کاتاستروف و ناگهانی نبوده، بلکه گذر از وضعیت همگن پوششی به سمت شرایط همگن فاقد پوشش و بیابانی فرایندی تدریجی و مرحله‌ای است. شکل ۶ بر اساس شبیه‌سازی‌های عددی الگوهای پوشش گیاهی در محدوده پایداری دوجانبه بین دو وضعیت همگن فاقد پوشش و الگوی نقطه‌ای و انطباق آن با مشاهدات تجربی، به خوبی ادعای بالا را اثبات می‌کند (Von Hardenberg et al., 2001).

در شکل ۶، وضعیت اولیه سیستم (شکل الف)، شامل تعداد زیادی الگوی نقطه‌ای است که به تدریج تحت تأثیر آشوب‌های محیطی و حذف بایومس، تراکم نقاط از بین می‌رود (در تصویر به صورت گسترش فضای روشن نشان داده شده است). در واقع پاسخ سیستم به تنش‌های محیطی به صورت کاهش نقاط (کاهش تراکم پوشش) ظاهر می‌شود. این روند کاهشی، سبب نزدیک‌تر شدن نقاط به یکدیگر و تداوم این روند سبب ظهور الگوی چاله‌ای^{۱۹} (شکل ب) می‌شود. در واقع سیستم به منظور ترمیم و تطابق خود با تنش‌های موجود به صورت الگوی جدیدی ظاهر می‌شود. در نتیجه، نابودی تدریجی بایومس طی زمان و ظهور الگوی چاله‌ای در محدوده پایداری دوجانبه بین الگوی نقطه‌ای و همگن فاقد پوشش، به ترمیم سیستم در برابر تنش‌ها و اختلالات حاکم بر اکوسیستم منجر می‌شود. در این شرایط حتی افزایش بارش نیز نمی‌تواند سبب ترمیم الگوهای نقطه‌ای شود، زیرا مکانیزم تجمع منابع به علت نقصان پوشش گیاهی با شکست مواجه خواهد شد. به همین دلیل سیستم به جای بازسازی الگوی نقطه‌ای اولیه از طریق ظهور الگویی متفاوت، در برابر تنش‌ها به آرامش و پایداری می‌رسد.

سؤال مهمی که همچنان مطرح است، این است که آیا شکل‌گیری این الگوها، ناشی از وجود هتروژنیتهی (ناهمگنی) محیطی یا به دلیل خودتنظیمی‌های پوشش گیاهی یا ترکیبی از هر دو عامل است؟ نتایج بسیاری از مدل‌های دینامیک مطرح در این مقاله از جمله مدل ریتکرک، حاکی از آن است که الگوهای متفاوت پوشش گیاهی در اکوسیستم‌های خشک می‌توانند ناشی از خودتنظیمی مکانی باشند. در واقع پوشش گیاهی در اکوسیستم‌های خشک به منظور مقابله با تنش‌های محیطی از جمله خشکی و در نتیجه کمبود دسترسی به آب، به صورت الگوهای خودتنظیم سازمان‌دهی می‌شود و از این طریق به بقای خود ادامه می‌دهد (Rietkerk and Van de Koppel, 1997). این فرایند در نتیجه نفوذ بیشتر آب در محدوده‌های پوششی نسبت به لکه‌های فاقد پوشش از طریق اعمال مکانیزم رواناب-نفوذ (جابه‌جایی آب‌های سطحی از خاک‌های عریان به سمت محدوده‌هایی با تراکم پوشش گیاهی) است.

نتایج تئوری تشکیل الگوها، پاسخی روشن به ماهیت گذر بین وضعیت‌های پایدار متناوب، ارائه می‌دهد. اینکه آیا گذر از یک وضعیت به سایر وضعیت‌ها به صورت تغییرات تدریجی یا تغییرات کاتاستروف و ناگهانی اتفاق می‌افتد؟ دیدگاه رایج در این زمینه، آن است که یک انتقال ناگهانی بین دو وضعیت متوالی، در پاسخ به تغییرات تدریجی محیط رخ می‌دهد. این دیدگاه در زمینه پوشش گیاهی مناطق خشک را می‌توان در تحلیل پدیده بیابان‌زایی به کار گرفت. البته این موضوع قابل تعمیم نیست، زیرا وضعیت‌های همگن پوششی و فاقد پوشش، دو وضعیت متناوب در امتداد گرادیان بارش یا سایر تغییرات محیطی نیستند. بر اساس نتایج مدل جیلاد و تطابق آن با مشاهدات تجربی در اکوسیستم‌های خشک ایران (اکوسیستم‌های خشک خراسان رضوی)، گذر از شرایط همگن پوششی به سمت شرایط همگن فاقد پوشش، احتمالاً از الگوی نقطه‌ای حاصل می‌شود. در نتیجه برای گذر از وضعیت



شکل ۶. گذر از الگوی متناوب نقطه‌ای (عکس الف) به الگوی چاله‌ای (عکس ب) در محدوده پایداری دوجانبه بین الگوی نقطه‌ای و وضعیت همگن فاقد پوشش

است. برخلاف مدل‌های گسسته و تک‌متغیره، این مدل‌ها مجموعه‌ای از فرایندهای مؤثر در شکل‌گیری الگوها مانند، جریان آب، نسبت جوامع گیاهی، پراکندگی بذر تحت تأثیر جریانات سطحی، نسبت رشد بایومس سطح و زیر خاک، فرایندهای فرسایش-رسوب‌گذاری را در پیش‌بینی روند تغییر الگوها بررسی می‌کنند. در واقع این فرایندها در قالب معادلات دیفرانسیل مشتق جزئی به توضیح دینامیک این متغیرها در زمان و مکان می‌پردازند.

تئوری شکل‌گیری الگوها روی سه عامل عمده تأکید می‌کند: اول اینکه الگوهای پوشش گیاهی هر چند در مقیاس کوچک شکل می‌گیرند، اما تأثیری گسترده در مقیاس‌های مکانی و زمانی وسیع، به دلیل ارتباطشان با ناپایداری‌های سیستمی دارند، دوم اینکه، این الگوها، بیانگر بسیاری از فرایندها و مکانیزم‌های مسلط در مقیاس‌های متفاوت در اکوسیستم‌های خشک‌اند به طوری که تغییرات سیستمی و ژئومورفیک در شکل این الگوها نمود بارزی می‌یابند. سوم اینکه، الگوهای پوشش گیاهی چارچوبی یکپارچه برای پیش‌بینی فروپاشی‌ها و ناتعادلی‌های ناشی از آشوب‌ها در سیستم‌های اکولوژیکی ارائه می‌دهند. در نتیجه، شکل‌گیری الگوهای پوششی در این قبیل

فضای روشن بیانگر بایومس کم و نقاط تیره مؤید تراکم بایومس‌اند. از راست به چپ، گذر زمان در تغییر الگوها ناشی از وقوع تنش‌ها و نابودی پوشش دیده می‌شود (نویسندگان اثر این تصاویر را در سال ۱۳۹۲ از اکوسیستم‌های خراسان رضوی تهیه کرده‌اند).

۵. جمع‌بندی

سیستم‌های ژئومورفیک، سیستم‌هایی غیرخطی وابسته به مکان و زمان‌اند که آستانه‌های بحرانی زیادی را متحمل شده‌اند و رفتارهای پیچیده‌ای ناشی از ناپایداری‌های دینامیکی و آشوب‌های (بی‌نظمی) جبری از خود بروز می‌دهند. به طوری که ارزیابی پاسخ آن‌ها به تغییرات (هر چند به صورت پاسخ پیچیده غیرخطی) زمینه پیش‌بینی وقوع بسیاری از گذرهای بحرانی را فراهم می‌آورد. از آنجا که اکوسیستم‌های خشک حساس‌ترین اکوسیستم‌ها نسبت به تنش‌های اقلیمی و انسانی‌اند، پیش‌بینی نزدیکی وقوع گذرهای بیابانی در این سیستم‌ها بسیار مهم است. تئوری شکل‌گیری الگوها از طریق مدل‌های ریاضیاتی و شبیه‌سازی‌های عددی بر اساس مدل‌های پیوسته، رویکردی نو در بررسی روند تغییر الگوها در اکوسیستم‌های خشک

محدوده‌های پایداری دوجانبه (مرز گذر از وضعیت‌های همگن پوششی به شرایط همگن فاقد پوشش)، می‌تواند شاهدهی بر این ادعا باشد. بر اساس مدل جیلاد، قبل از وقوع گذرهای بیابانی، الگوی نقطه‌ای در سیستم ظاهر شده است، به طوری که ظهور چنین الگوی پوشش گیاهی در اکوسیستم‌های نیمه‌خشک، می‌تواند نشانه‌ای از وقوع حتمی پدیده بیابان‌زایی باشد.

یادداشت

1. Heterogeneity
2. Spot pattern
3. Gap pattern
4. labyrinth pattern
5. Runoff – runoff
6. Resource concentration
7. Reaction-diffusion
8. Competition-facilitation
9. Continuum models
10. Gilad model
11. Symmetry-breaking instability
12. Turing instability
13. Bistability
14. Individual-based models
15. Surface water redistribution
16. Partial differential equations
17. Infiltration feedback
18. Root-augmentation feedback
19. Hole pattern

اکوسیستم‌ها ابزاری توانمند برای پیش‌بینی ظهور احتمالی هتروژنیته‌های مکانی یا پدیده خودتنظیمی است، زیرا در اکوسیستم‌هایی که در معرض آشوب‌ها و تنش‌های محیطی قرار دارند، ساختارهای پوشش گیاهی به منظور سازگاری با تغییرات و جلوگیری از فروپاشی سیستم، غالباً به صورت الگوهای متنوع خودتنظیم ظاهر می‌شوند. این الگوها، بیانگر میزان انعطاف‌پذیری، پیچیدگی و سازگاری سیستم‌ها نسبت به تغییرات محیطی‌اند. از آنجا که توالی الگوهای پوشش گیاهی طی زمان نشانه ترمیم (صعود اکوسیستمی) یا فروپاشی (سقوط) اکوسیستمی است، هدف از ارائه مدل‌های دینامیک پوشش گیاهی، به نوعی بررسی روند تغییرات این الگوها به‌منزله قدرتمندترین علائم پیش‌آگاهی برای پیش‌بینی وقوع بیابان‌زایی است. تئوری تشکیل الگوها بر اساس مدل پیوسته جیلاد و کالیبراسون نتایج با مشاهدات تجربی در اکوسیستم‌های خشک، به خوبی این فرضیه را اثبات می‌کند که بیابان‌زایی، لزوماً پدیده‌ای کاتاستروف و ناگهانی نبوده، بلکه فرایندی تدریجی و مرحله‌ای است، زیرا وضعیت همگن پوششی و شرایط همگن فاقد پوشش، دو وضعیت متوالی در امتداد شیب بارش و سایر تغییرات محیطی نیستند. به طوری که شکل‌گیری انواع الگوهای حدواسط و ترکیبی در

منابع

- Aguiar, M. R., and Sala, O. E. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *J. Trends in Ecology & Evolution*, V. 14. pp.273–277.
- Bromley, J. J., Brouwer, A. P., Barker., Gaze, S. R. and Valentin, C. 1997. The role of surface water distribution in an area of patterned vegetation in a semi-arid environment, south-west Niger, *J. Hydrology*, V. 198, pp. 1– 29.
- Barbier, N., Couteron, P., Lejoly, J., Deblauwe, V. and Lejeune, O. 2006. Self organized vegetation patterning as fingerprint of climate and human impact on semi-arid ecosystems. *J. Ecology*, V. 94, PP. 537-547.
- Couteron, P., and Lejeune, O. 2001. Periodic spotted patterns in semi-arid vegetation explained by a propagation-inhibition model, *J. Ecology*, V. 89, pp. 616 – 628.
- Dakos, V., van Nes, E., Donangelo, R., Fort, H. and Scheffer, M. 2010. Spatial correlation as leading indicator of catastrophic shifts. *J. Theoretical Ecology*, V. 3, PP. 163–174.
- Dakos, V., Kefi, S., Rietkerk, M., Van Nes, E. and Scheffer, M. 2011. Slowing Down in Spatially Patterned Ecosystems at the Brink of Collapse. *J. The American Naturalist*. V. 177. No. 6. pp. 153 – 166.
- Dakos, V., Carpenter, S., Brock, W., Ellison, A., Guttal, V., Ives, A., Kefi, S., Livina, V., Seekell, D., Van Nes, E. and Scheffer, M. 2012. Methods for Detecting Early Warnings of Critical Transitions in Time Series Illustrated Using Simulated Ecological Data, *J. PLoS ONE*, V.7, NO. 7, PP. 1-20.

- d'Herbes, J. M., Valentin, C. and Tongway, D. J. 2001. Banded vegetation patterns and related structures in Banded vegetation patterning in arid and semiarid environments; ecological processes and consequences for management, *Ecological studies* 149, Springer-Verlag, New York, USA, pp.1–19.
- Dunkerley, D. L. 1997. Banded vegetation: development under uniform rainfall from a simple cellular automation model, *J. Plant Ecology*, V. 129, PP. 103–111.
- Dunkerley, D. L. 2002. Infiltration rates and soil moisture in a groved Mulga community near Alice Springs, arid central Australia: evidence for complex internal rainwater redistribution in runoff-runon landscape, *J. Arid Environments*, V. 51, pp. 199 – 219.
- Gilad, E., von Hardenberg, J., Provenzale, A., Shachak, M. and Meron, E. 2007. A mathematical model for plants as ecosystem engineers. *J. Theoretical Biology*, V. 244, PP. 680–691.
- HilleRisLambers, R., Rietkerk, M., van den Bosch, F., Prins, H. H.T. and de Kroon, H. 2001. Vegetation pattern formation in semi-arid grazing systems, *J. Ecology*, V. 82, pp. 50–61.
- Klausmeier, C. A. 1999. Regular and irregular patterns in semiarid vegetation. *J. Science*, V. 284, pp. 1826–1828.
- Kefi, S., Alados, C.L., Chaves, R.C.G., Pueyo, Y. and Rietkerk, M. 2010a. Is the patch size distribution of vegetation a suitable indicator of desertification processes?, *J. Ecology*, V.91(12), PP. 3739 – 3742.
- Kefi, S., Eppinga, M.B. and de Ruitter, P.C. 2010b. Bistability and regular spatial patterns in arid ecosystems, *J. Theoretical Ecology*, V. 3, pp. 257-269.
- Lavee, H., Imeson, A. C. and Sarah, P. 1998. The impact of climate change on geomorphology and desertification along a Mediterranean–arid transect, *J. Land Degradation and Development*, V. 9, pp. 407–422.
- Lepun, J. C. 1999. The influences of ecological factors on tiger bush and dotted bush patterns along a gradient from Mali to northern Burkina Faso. *J. Catena*, V. 37, pp. 25 – 44.
- Lejeune, O., Tlidi, M. and Coutron, P. 2002. Localized vegetation patches: A self-organized response to resource scarcity, *J. physical review*, V. 66, pp. 010901-1 – 010901-4.
- Puigdef´ abregas, J., Sole, A., Gutierrez, L., del Barrio, G. and Boer, M. 1999. Scales and processes of water and sediment redistribution in drylands: results from the Rambla Honda field site in 15 Southeast Spain, *J. Earth science review*, V. 48, pp.39–70.
- Rietkerk, M., and van de Koppel, J. 1997. Alternate stable states and threshold effects in semi-arid grazing systems, *J. Oikos*, V. 79, pp.69–76.
- Reitkerk, M., Boerlijdt, M.C., Langevelde, F.V., Hillerislamberg, R., Van de Koppel, J., Kumar, L., Prins, H.H. and de Roos, A.M. 2002. Self-Organization of Vegetation in Arid Ecosystems. *J. The American Naturalist*, V. 160, NO. 4, PP. 524 -530.
- Rietkerk, M., Dekker, S.C., de Ruitter, P.C. and Van de Koppel, J. 2004. Self-Organized Patchiness and Catastrophic Shifts in Ecosystems, *J. Science*, V. 305, pp. 1926 – 1929 .
- Saco, P.M., Willgoose, G. R. and Hancock, G.R. 2007. Ecogeomorphology and vegetation patterns in arid and semi-arid regions. *J. Hydrology and Earth System Sciences*, V. 3, pp.2559 – 2593.
- Scheffer, M., Bascompte, J., Brock, W.A., Brovkin, V., Carpenter, S .R., Dakos, V., Held, H., Van Nes, E.H., Rietkerk, M. and Sugihara, G. 2009. Early-warning signals for critical transitions. *J. Nature*. V. 461. pp.53-59.
- Sherratt, J.A. 2005. An analysis of vegetation stripe formation in semi-arid landscapes, *J. Mathematical Biology*, V.51, pp.183–197.
- Siteur, K. 2011. Modelling early warning signals for critical transitions in a water-controlled grazing system, MSc Thesis, Utrecht University.
- Thompson, S.E. 2010. Spatial Patterns in Dryland Vegetation and the Significance of Dispersal, Infiltration and Complex Topography, Ph.D thesis, Duke University.

Turing, A. M. 1952. The chemical basis of morphogenesis, *J. Biological Sciences*, V. 237, No. 64, pp.37–72.

Tongway, D. J., and Ludwig, J. A. 2001. Theories on the origins, maintenance, dynamics, and functioning of banded landscapes, in *banded vegetation patterning in arid and semiarid environments: ecological processes and consequences for management*, *J. Ecological studies* 149, Springer-Verlag, New York, USA, pp. 20-31.

Valentin, C., and d'Herbes, J. M. 1999. Niger tiger bush as a natural water harvesting system, *J. Catena*. V.37, pp. 256-231.

van de Koppel, J., Rietkerk, M., van Langevelde, F., Kumar, L., Klausmeier, C. A., Fryxell, J. M., Hearne, J. W., van Andel, J., de Ridder, N., Skidmore, A., Stroosnijder, L. and Prins, H. H. T. 2002. Spatial heterogeneity and irreversible vegetation change in semiarid grazing systems, *J. The American Naturalist*, V. 159(2), PP. 209-218.

von Hardenberg, J., Meron, E., Shachak, M. and Zarmi, Y. 2001. Diversity of vegetation patterns and desertification, *J. physical review Letter*, V. 87, No. 19, PP. 198101 (1–4).

Wilcox, B. P., Breshears, D. D. and Allen, C. D. 2003. Ecohydrology of a resource conserving semi-arid woodland: effects of scale and disturbance, *J. Ecological Monographs*, V.73(2), pp. 223–239.