

## 基于模拟的多重真菌生态系统建模

这项工作建立了一个多重真菌模型，通过真菌在不同生态系统中的活动来分析地面垃圾和木质纤维的分解，并利用该模型来研究生物多样性在不同环境中的重要性。

对于问题 1，我们首先区分直接影响分解速率 ( $DR$ ) 的因素，即温度、湿度和真菌的生物量，与间接因素，如环境能力和竞争因素。然后我们建立了一个改进的 logistic 竞争模型，得到了一组分解速率和真菌生物量生长的常微分方程，每个方程都代表了对真菌群落生态系统的直接和间接影响。

对于问题 2，我们将 Lustenhouwer 等人的数据应用到我们的模型中，以量化模型中定义的因素，并确定菌丝延伸速率 ( $ER$ ) 和耐湿性 ( $MT$ ) 对模拟结果的影响。在分析因素对实验结果的影响时，采用假设检验的方法来确定微分方程的显式表达式，并得到各个系数的值。为了模拟真菌生长的动力学和有机化合物的质量损失，我们使用了数值积分，因为我们的微分方程是不可积的。我们模拟的  $DR-ER$  曲线与 Lustenhouwer 等人工作的图 1C 非常一致。我们发现  $MT$  近似与  $ER$  成反比，其中斜率为  $-0.154$ ，截距为  $2.96$ 。将这种相关性应用到我们的模型中，我们可以得出结论，当多个真菌物种在一个系统中竞争时，从长远来看，具有中等扩展速率的真菌可能会击败其他真菌物种。

对于问题 3，我们使用源自问题 2 的多真菌生态系统模型的表达式来运行模拟。将因子分为真菌性状、竞争因子和天气变化后，采用定性分析和定量分析相结合的方法，分析各因子对生态系统的短期和长期影响。以下是我们的主要结论：

- 竞争影响对真菌生物量的增长有直接的负面影响，但对总分解效率有间接的正面影响。
- 在天气变化不是很剧烈的情况下，与单一真菌生态系统相比，多重真菌生态系统的分解速度更慢，但更稳定。
- 真菌群落中每个物种之间的最佳湿度差异越大，生态系统对环境变化的抵抗力就越高；两种真菌之间的竞争能力差异越大，这种组合就越有可能持久。
- 适度的环境变化会加快分解速度，但较高的变化可能会造成优先效应。从长期来看，这样的生态系统更有可能达到优先效应。
- 当面对快速的环境波动时，多重真菌生态系统比单一真菌生态系统更稳定。

对于问题 4，我们将我们的模型应用于五种不同的天气模式。因此，除了在热带雨林和温带气候中，多物种系统在所有环境中比单物种系统更稳定，并且比简单物种系统更有效。

对于问题 5，我们发现在波动较大的环境中，生物多样性通常较高，在维持当地生态系统的稳定方面发挥着至关重要的作用。

关键词: 真菌联合体, 木材分解, 多重真菌模型, 生物多样性

## 内容

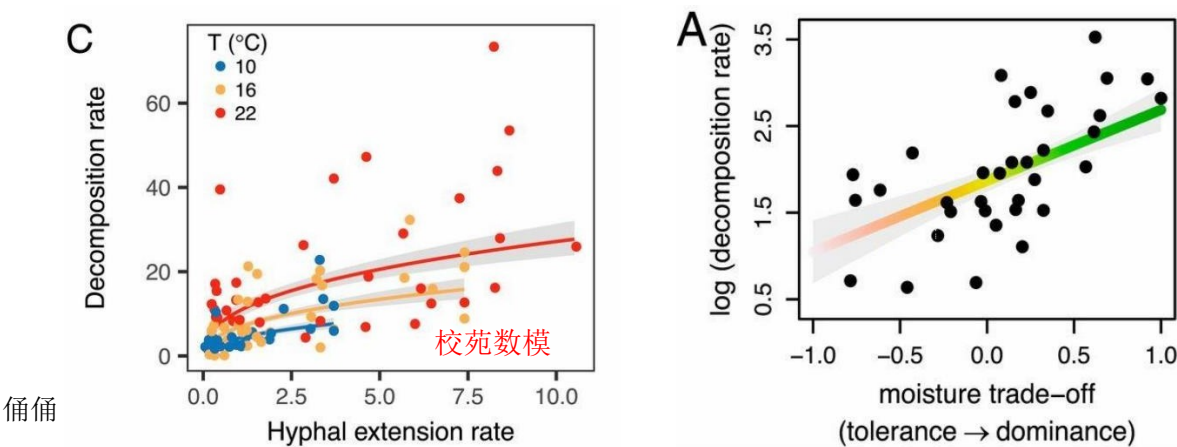
|       |   |    |
|-------|---|----|
| 1     | Introduction.....   | 2  |
| 1.1   | Problem Background  |    |
| 1.2   | Restatement of the Problems.....  | 2  |
| 2     | Overview.....   | 3  |
| 3     | Model Preparation.....  | 3  |
| 3.1   | Notations.....  | 3  |
| 3.2   | Basic Assumptions   |    |
| 3.3   | Glossary.....   | 4  |
| 4     | Solution to problem 1: Model Construction.....                                  | 4  |
| 4.1   | The Influencing Factors of the Decomposition Process                            |    |
| 4.2   | The Differential Equation of Decomposition Rate                                 |    |
| 4.3   | The Differential Equation of Fungal Biomass                                     |    |
| 4.4   | The Final Expression of the Multiple Fungi Model                                |    |
| 5     | Solution to Problem 2: Model Application on the Experiment.....                 | 6  |
| 5.1   | Applicability of the model to the single fungus condition                       |    |
| 5.1.1 | Quantified Analysis of Fungal Biomass' s Change                                 |    |
| 5.1.2 | Quantified Analysis of Decomposition Rate' s Change                             |    |
| 5.2   | Quantification of the Environmental Capacity                                    |    |
| 5.3   | Classification of fungi   |    |
| 5.4   | The Result of Model Application on the Experiment                               |    |
| 6     | Solution to Problem 3: Model Application to General Multiple Fungal Ecosystem.. | 12 |
| 6.1   | Qualitative Analysis  |    |
| 6.2   | Quantitative Analysis   |    |
| 6.2.1 | Multiple Fungal Ecosystem Performance in General Condition                      |    |
| 6.2.2 | The Impact of Competition in the Multiple Fungal Ecosystem                      |    |
| 6.2.3 | The Impact of Weather Pattern Variation in the Multiple Fungal Ecosystem        |    |
| 7     | Solution to Problem 4.....  | 18 |
| 8     | Solution to Problem 5.....  | 20 |
| 9     | Model Evaluation.....   | 21 |
| 9.1   | Strength.....   | 21 |
| 9.2   | Weakness.....   | 21 |
|       | References.....   | 21 |
|       | Our Article: A Humble Hero in the Ecosystem——Fungi.....                         | 22 |
|       | Appendix.....   | 24 |

校苑数模  
公众号

# 1 介绍

## 1.1 问题背景

化合物的分解是碳循环中至关重要的一部分，允许碳以其他形式更新和使用。这一过程的一个关键组成部分是植物材料和木质纤维的分解，真菌是其中的关键因素。最近的研究表明，已确定的真菌特性决定了分解速度，并指出两个特性之间的联系，即生长速度和耐湿性。为了更好地理解这一过程并将其应用于生态平衡，我们需要弄清分解速率、菌丝性状和环境条件之间的内在联系。



1.2e 1C: 给定增长率时分解率的估计。  
1A: 给定相对湿度容限，对分解速率的估计。

- 建立一个数学模型，描述在多种真菌存在的情况下，通过真菌活动分解地面枯枝落叶和木质纤维，并纳入不同真菌之间的相互作用，这些真菌具有不同的生长速度和不同的耐湿性，如图1和2所示。
- 提供模型分析，并描述不同类型真菌之间的相互作用。应该对相互作用的动态进行描述，包括短期和长期趋势。你的分析应该检查对环境快速波动的敏感性，你应该确定不断变化的大气趋势的总体影响，以评估当地天气模式变化的影响。
- 包括对每个物种和可能持续存在的物种组合的相对优势和劣势的预测，并针对不同的环境进行预测，包括干旱、半干旱、温带、树栖和热带雨林。
- 描述系统中真菌群落的多样性如何影响系统分解地面垃圾的整体效率。在当地环境存在不同程度的可变性的情况下，预测生物多样性的的重要性和作用。

## 2 概观

下图展示了我们在这项研究中的方法。

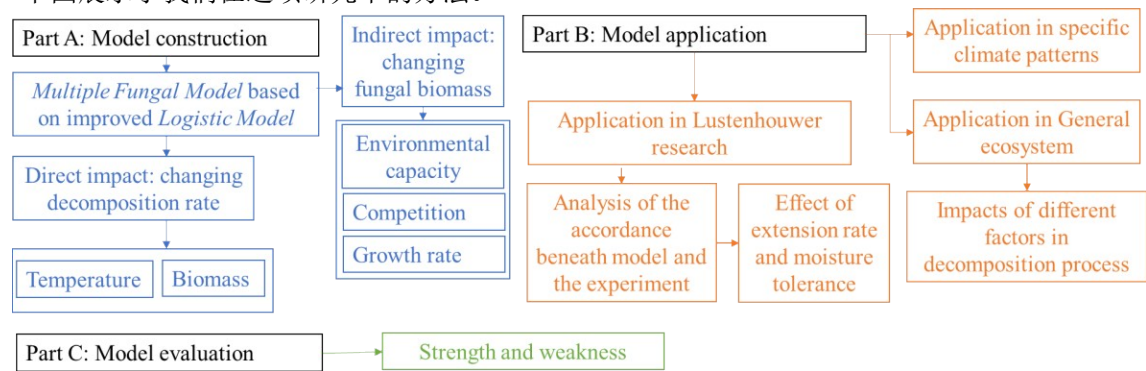


图 2:这项工作的概述

## 3 模型准备

### 3.1 记号

| 标志         | 描述                                  |
|------------|-------------------------------------|
| $\eta D$   | 分解速度 公众号 校 T 苑能力 1。普通数旋转模           |
| $M$        | 水分                                  |
| $x_k$      | kth 真菌的相对菌丝面积 ( $k = 1, \dots, n$ ) |
| $x_{km}$   | 一片固定土地上真菌的最大携带量                     |
| $ER_k$     | kth 菌的延伸速度                          |
| $MT_k$     | kth 真菌的耐湿性                          |
| $Rate_k$   | kth 菌的生长系数                          |
| $Env_k$    | kth 菌的环境能力项                         |
| $Com_{ki}$ | i th 菌对 kth 菌的竞争因素。                 |

\*文本中将给出其他符号说明。

### 3.2 基本假设

为了简化问题，我们做了以下基本假设，每一个假设都是合理的。

- 假设 1: 在恒定的外部条件下，同一真菌分解木质纤维的速率与真菌生物量呈正相关。
- 假设 2: 真菌对环境变化的适应性是由其耐湿性决定的。
- 假设 3: 真菌的伸展率和耐湿性是两个恒定值，不随其余营养资源的变化而变化。
- 假设 4: 将水分生态位最小值 ( $M_{min}$ ，水分生态位宽度下限) 和水分生态位最大值 ( $M_{max}$ ，水分生态位宽度上限) 的平均值作为真菌的最优值分解水分 ( $M$ )，也就是  $M = \frac{M_{min} + M_{max}}{2}$ 。
- 假设 5: 从 Lustenhouter 的实验 [1] 得到的规则适用于一般情况。

### 3.3 词汇表

- 耐湿性:用于表示真菌生长对湿度条件变化的鲁棒性。
- ER-优势真菌:伸展率高于平均水平,耐湿性低于平均水平的一组真菌。
- MT-优势真菌:伸展率低于平均水平,耐湿性高于平均水平的一组真菌。
- 分解速度:分解速度对时间的导数。
- 最小存活种群:在实践中,当一个物种的生物量小于一个阈值时,就会失去生长能力而灭绝。这个阈值被称为最小存活种群。
- 控制变量法:将一个多因素问题转化为一些单因素问题的研究方法。
- 多重真菌生态系统:多种真菌在同一环境中共存的生态系统。
- 单一真菌生态系统:环境中只存在一种真菌的生态系统。
- 优先效应:多真菌生态系统随着环境变化而退化为单一真菌生态系统的情况。

## 4 问题 1 的解决方案:模型构建

### 4.1 分解过程的影响因素

分解率是代表地面垃圾和木质纤维分解的标准。在含有  $n$  种真菌的多重真菌生态系统中,第  $k$  种真菌的分解速率是  $\eta Dk(t)$ .  $\eta Dk(t)$  的变化率)由  $k$ th 型真菌 ( $xk(t)$  的生物量和当前的环境因素 (温度  $T$  和湿度  $M$ ).) 决定那就是:

$$\frac{d\eta Dk(t)}{dt} = F(x_k(t), T, M) \quad (4-1)$$

$k$ th 型真菌的生物量也是因变量,由环境因素、与其他物种的竞争因素 ( $Com$ ) 和自身生物量 (环境容量) 决定:

$$\frac{dxk(t)}{dt} = G(x_k(t), T, M, Com) \quad (4-2)$$

总分解率是所有真菌分解率的总和,所以

$$\frac{d\eta D(t)}{dt} = \sum_{i=1}^n \frac{d\eta Di(t)}{dt} = \sum_{i=1}^n F(x_i(t), T, M) \quad (4-3)$$

Edmundo Acevedo 的研究表明,在相同的真菌生态系统中(生物量没有变化),  $\eta Dk(t)$  随温度的升高而明显增加,但随湿度的升高而无明显变化

水分增加[2]。Garrido-Jurado 的研究表明,随着水分的增加,  $\eta Dk(t)$  首先上升然后下降,但  $\eta Dk(t)$  没有那么明显的变化时,温度变化[3]。因此,忽略这些因素几乎没有影响:

$$\frac{d\eta D(t)}{dt} = \sum_{i=1}^n F(x_i(t), T) \quad (4-4)$$

$$\text{For } k = 1, \dots, n, \quad \frac{dxk(t)}{dt} = G(x_k(t), M, Com)$$

## 4.2 分解率的微分方程

假设1显示分解率与真菌生物量呈线性正相关( $F(x_i(t), T) = f(T)x_i(t)$ ). 所以温度对每个物种都有同样的促进作用:

$$\frac{d\eta D(t)}{\sum_{i=1}^n x_i(t)} = \frac{f(T)}{dt} \cdot \quad (4-5)$$

$f(T)$ 很大程度上取决于当前的温度。

## 4.3 真菌生物量的微分方程

在分析和模拟真菌的生长时, Logistic 模型是一种常见且相对准确的模型[4]。然而, 当生态系统中存在多个物种时, 传统的 logistic 模型没有考虑竞争的影响。在这种情况下, M. Javed A. Choudhury 分析了竞争对真菌生物量生长的影响, 并获得了一个改进的真菌生长逻辑模型[5]。将乔德里的结论应用到我们的条件中, 得到真菌生物量的微分方程:

$$\text{For } k = 1, \dots, n, \quad \frac{dx_k(t)}{dt} = \text{Rate}_k x_k(t) \cdot (1 - x_k(t) - \sum_{i=1, i \neq k}^n \text{Com}_{ik}) \quad (4-6)$$

$\text{Rate}_k$ 和 $\text{Env}_k$ 是继承了经典 logistic 模型的因素, 所以 $\text{Rate}_k$ 是由 kth 真菌的扩展速率决定的,  $\text{Env}_k$ 是 kth 真菌的环境容量。根据 logistic 模型的性质,  $\text{Env}_k$ 是真菌在一定环境条件下无竞争生长的最大生物量[6]。

$\text{Com}_{ik}$ 是 ith 菌对 kth 菌的竞争因素。

竞争的发生是因为不同类型的真菌隐藏化学物质来排斥他人, 争夺当地资源和空间[7]。所以竞争只发生在两个物种重叠的地方。

因此, 假设在没有  $ST$  总面积的一块固定的土地上, 有两组被命名为真菌 1 (有  $S_1$  地区) 和真菌 2 (有  $S_2$  地区) 的物种,  $\text{Com}_{12}$  与两种真菌的重叠面积成正比 ( $S_{12}$ )。

$$\text{Com}_{12} \propto S_{12} \quad (4-7)$$

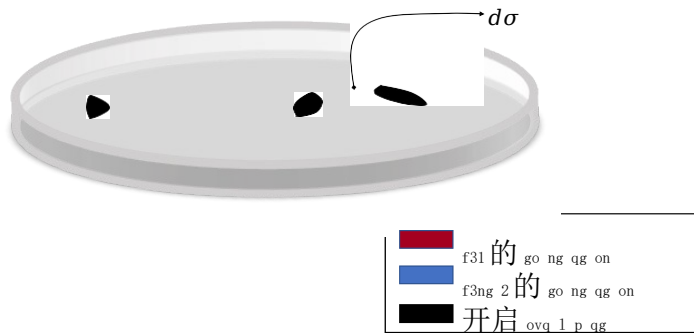


图 3: 同一片土地上两种真菌的图解

将土地的每个单位表示为  $d\sigma$ , 然后应用概率论中的几何方案, 可以得到  $S_{12}$  的数学期望

$$E(S_1) = \frac{S_1}{2} \quad (4-8)$$

因为  $S_1 \times 1$ ,  $S_2 \times 2$ ,

$$S_2$$

$$ST$$

$$\text{Com}_{12} \propto x_1 \cdot x_2 \quad (4-9)$$

因为真菌 2 对真菌 1 施加的竞争因子是由真菌 2 决定的, 所以定义  $\text{Com}_{12}$  和  $x_1 \cdot x_2$  作为  $c_2$ , 这是真菌 2 的竞争能力:

$$\text{Com}_{12} = x_1 \cdot c_2 x_2 \quad (410)$$



将公式(4-10)代入公式(4-6):

$$\text{For } k = 1..n, \frac{dx_k(t)}{dt} = \text{Rate}_k x_k(t) \cdot (1 - \sum_{\substack{1 \leq i \leq n \\ i \neq k}} c_i x_i(t) - \text{Env}_k) \quad (4-11)$$

## 4.4 多重真菌模型的最终表达

结合 4.1~4.3 的结果, 我们可以得到一个数学模型的基本方程, 该方程描述了在多种真菌存在的情况下, 通过真菌活动分解地面凋落物和木质纤维, 称为多真菌模型:

$$\frac{d\eta D(t)}{dt} = f(T) \cdot \sum_{k=1}^n x_k(t)$$

$$\frac{dx_k(t)}{dt} = \text{Rate}_k x_k(t) \cdot (1 - \sum_{\substack{i=1 \\ i \neq k}}^n c_i x_i(t) - \text{Env}_k) \quad (4-12)$$

初始条件:

$$\left\{ \begin{array}{l} \eta D|_{t=0} = 0 \\ \text{For } k = 1..n, x_k|_{t=0} = x_{k0} \end{array} \right. \quad (4-13)$$

制约因素:

$$\left\{ \begin{array}{l} \eta D|_{t=0} = 0 \\ \text{For } k = 1..n, x_k|_{t=0} = x_{k0} \end{array} \right. \quad (4-13)$$

$$\eta D \leq 100\% \quad (4-14)$$

$\text{Rate}_k$ 是由  $k$ th 真菌的延伸率决定的, 也就是  $\text{Rate}_k = \text{Rate}_k(\text{ER}_k)$

$\text{Env}_k$ 是由  $k$ th 真菌的耐湿性决定的, 也就是  $\text{Env}_k = \text{Env}_k(\text{MT}_k)$

$c_i$ 是由真菌的竞争力决定的。 $i$

## 5 问题 2 的解决方案: 模型在实验中的应用

为了检验模型的可靠性, 并通过实验数据指定模型的项目和参数, 将模型应用于问题 a 的图 1 和图 2 所示的实验结果。为了讨论不同种类真菌之间的相互作用, 基于真菌延伸速率和耐湿性之间的权衡, 我们将真菌分为两类。这两种真菌在同一环境中共生时, 其分解速率如何变化, 表明了它们之间的相互作用。

### 5.1 该模型对单一真菌条件的适用性

为了解决  $f(T)$ 、 $\text{Rate}_k$  和  $x_{k0}$  的问题, 首先, 我们应用该模型来模拟 Nicky Lustenhouwer 原始实验的环境参数和条件, 即在标准实验室环境中用单一真菌进行的实验, 从而达到简化模型的目的。当只有  $k$ th 菌时, 生长速率模型中的竞争部分消失, 模型变成:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{d\eta D(t)}{dt} = f(T) \cdot x_k(t) \\ \frac{dx_k(t)}{dt} = \text{Rate}_k x_k(t) \cdot (1 - \text{Env}_k) \end{array} \right. \quad (5-1)$$

Nicky Lustenhouwer 的实验保持了相对恒定的标准实验室环境条件[1]。因此, 认为对于任何  $k$ th 真菌,  $\text{Env}_k$ 在实验期间是恒定值。同时, 我们认为对于  $k$ th 真菌, 环境值(温度、湿度等。)在实验过程中被调整到最适合其生长的值, 因此  $\text{Env}_k$ 取最大值。假设  $\text{Env}_k$ 在不同环境条件下的最大值是  $x_{km}$ , 那么:

$$Envk = xkm (5 - 2)$$

因此，公式(15)变为：

$$\frac{dx_k(t)}{dt} = Rate_k \cdot (1 - \frac{x_k(t)}{xkm}) \quad (5 - 3)$$

只有  $x_k$  会随着时间而改变。当  $t \rightarrow \infty$ ,  $x_k$  取最大值  $xkm$ . 根据 M. Javed A. Choudhury 的研究,  $xkm$  的物理意义是一块土地上能够容纳的单个真菌的最大数量,  $xkm$  是由空间中的资源总量决定的[5]。求解公式(17)：

$$x_k(t) = \frac{xkm}{1 + (\frac{xkm}{x_{k0}} - 1) \cdot e^{-Rate_k t}} \quad (5 - 4)$$

### 5.1.1 真菌生物量变化的量化分析

在等式中,  $Rate_k$ 、 $x_{k0}$  和  $xkm$  都是未知的。然后, 根据 Nicky Lustenhouwer 的实验数据求解上述未知参数。考虑到在 Nicky Lustenhouwer 的实验中, 不同真菌的实验环境是  $10\text{ mm} \times 10\text{ mm} \times 5\text{ mm}$  的木块, 营养成分是固定的。因此, 根据控制变量的原理, 认为在实验中, 不同菌株的初始生物量和最大生物量是相同的。

$$x_{k0} = x_0, xkm = xm \quad (5 - 5)$$

尼奇·卢斯登霍夫实验的实验数据表显示了

20 种桑黄真菌对回肠下木霉的延伸率和分解率。在 Nicky Lustenhouwer 的实验中, 菌丝延伸速率是在 2 周后(14 天)测量的, 因为  $x_k$  太大了, 可能会在很长的时间跨度内(超过 14 天)影响延伸速率数据的正常结果[1]。

这证实了单一真菌的生长遵循我们的模型。因为  $x_k$  在应变增长的早期阶段很小, 所以方程可以转化为:

校苑数模

求解微分方程:

$$\frac{dx_k(t)}{dt} = Rate_k \cdot (1 - \frac{x_k(t)}{xkm}) \quad (5 - 6)$$

因此, 在菌株生长的早期阶段(14 天内),  $x_k$  的变化率大致恒定。所以  $x_k$  的变化率就是这个时候的扩展率:

$$ER_k = \frac{dx_k(t)}{dt} \approx Rate_k \quad (5 - 8)$$

如果时间跨度超过 14 天, ( $x_k(t)$ )

不能再被忽视, 而  $\frac{dx_k(t)}{dt}$  会减少。这

此时测得的  $x_k$  变化率不能再视为扩展率。上述分析表明, 尼基·卢斯登霍夫的实验结果与菌丝逻辑模型高度匹配。

将(5-4)代入(5-8), 我们得到

$$x_k(t) = \frac{xm}{1 + (\frac{xm}{x_0} - 1) \cdot e^{-ER_k t}} \quad (5 - 9)$$

设定  $ts = 14\text{ (day)}$ . 根据(5-7)和(5-8):

$$x_{ks} = \frac{xm}{1 + (\frac{xm}{x_0} - 1) \cdot e^{-ER_k ts}} \quad (5 - 10)$$

因此

$$x_k(ts) \approx x_0(1 + Rate_k ts) = x_0 + ER_k ts \quad (5 - 11)$$



$$1 + \frac{(m-1)e}{x_0 s}$$

$$\frac{1}{1 + \frac{(m-1)e}{x_0 s}}$$

由于 $x_0$ 和 $x_m$ 不随真菌的变化而变化,因此将5-11中的 $ER_k$ 作为参与实验的菌丝的平均延伸率是安全的。根据的实验数据表

20种真菌的平均延伸率: $ER_{mean} = 2.96\text{mm/day}$ . 将其代入等式:

$$x + ER \frac{xm}{1 + (xm - 1) \cdot e^{-\frac{ER_{mean}}{x_0} ts}} \quad (5 - 12)$$

设置 $x_0 = 50.0\text{mm}$ , 因为我们发现这个值可以使模型得到的曲线在模型调优过程中最佳拟合 1C 中的曲线。代入方程, 用求解隐函数的二分法求解:

$$xm = 217.6\text{mm} \quad (5 - 13)$$

### 5.1.2 分解率变化的量化分析

如果环境中只有  $k$ th 真菌,

$$\frac{d\eta D(t)}{dt} = f \cdot x_k(t) \quad (5 - 14)$$

$$x_k(t) = \frac{xm}{1 + \left(\frac{xm - 1}{x_0}\right) e^{-ER_k t}}$$

在相同的温度下,  $f$  是常数。所以,

$$\frac{d\eta D(t)}{dt} = f \cdot \frac{xm}{1 + \left(\frac{xm - 1}{x_0}\right) e^{-ER_k t}} \quad (5 - 15)$$

用差分法求解上述方程。设置差值步长  $\delta t = 1 \text{小时} = 0.04167 \text{天}$ , 设置  $tend = 122 \text{days}$ , 这是观察分解速率的实验总持续时间。差分方法的伪码如下:

```

 $\eta D(0) = 0;$ 
for  $n = 0 \rightarrow \frac{tend}{\Delta t}$  [ $tend$ ]:
     $\eta D((n + 1) \cdot \Delta t) = \eta D(n \cdot \Delta t) + f \cdot \frac{xm \cdot \Delta t}{1 + \left(\frac{xm - 1}{x_0}\right) e^{-ER_k n \cdot \Delta t}}$ 
end
```

将已知的参数和条件代入程序, 可以得到不同的最终分解率

$\eta D_{end}$  对应  $ER_k$ . 因此, 给定  $f$  的指定值, 一个独特的关系曲线  $\eta D_{end}(ER_k)$  分解率-延伸率。根据图 1C 中的曲线和数据, 最佳

不同温度条件下的  $f$  如下:

| 表 2: 10°C、16°C、22°C 下的 $f$ 值 |                      |
|------------------------------|----------------------|
| $T/^\circ\text{C}$           | $f/\text{mm}^{-1}$   |
| 10                           | $3.5 \times 10^{-4}$ |
| 16                           | $5.5 \times 10^{-4}$ |
| 22                           | $7.9 \times 10^{-4}$ |

因为生长速度较快的菌株往往对环境变化的鲁棒性较差, 当生长速度过快时,  $Env_k$  不能被视为恒定值。此时经典的 Logistic 模型不成立, 模型得到的关系曲线与实际情况有一定程度的偏差。因此

我们只考虑  $ER \in [0, 3]$  的条件。下图显示了模型对图 1C 的拟合效果。

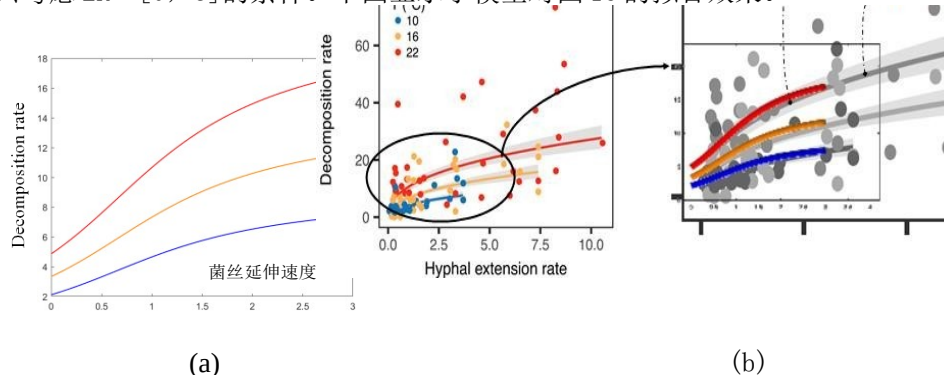


图 4: (a) 由我们的模型得到的菌丝延伸速率-分解速率关系曲线  
(b) 模型结果与实验结果的比较

从表 2 可以看出,  $f$  与  $T$  大致成线性关系用最小二乘法拟合:

$$f(T) = \kappa_1 T + \kappa_2 \quad (5 - 16)$$

其中  $\kappa_1 = 3.7 \times 10^{-5} \text{ } ^\circ\text{C}^{-1} \cdot \text{mm}^{-1}$ ,  $\kappa_2 = 2.3 \times 10^{-5} \text{ mm}^{-1}$  ( $r = 0.9986$ )

## 5.2 环境容量的量化

Garrido-Jurado 的研究[3]显示了真菌  $k$  的环境容量  $Env_k$  的性质, 这符合常识:

- (1)  $Env_k$  与真菌最佳湿度  $\Delta M = M - M_{ks}$  的湿度偏差有关, 其中  $M_{ks}$  是真菌  $k$  的最佳湿度。当  $\Delta M \rightarrow 0$ ,  $Env_k \rightarrow x_m$ . 时  $Env_k$  与  $|\Delta M|$  负相关, 后者关于  $M = M_{ks}$  近似对称
- (2)  $Env_k$  与耐湿性有关 ( $MT_k$ ).  $MT_k$  较高的真菌可以减缓  $Env_k$  的减少当  $|\Delta M|$  增加时
- (3)  $Env_k$  是积极的。当  $\Delta M \rightarrow \infty$ ,  $Env_k \rightarrow 0$ .

根据中心极限定理, 当样本量接近无穷大时, 分布规律

真菌  $k$  的  $Env_k$  接近正态分布。因此, 遵循  $Env_k$  的这些性质, 构造公式:

$$Env_k = x_m \left( \frac{M - M_{ks}}{MT_k} \right)^{-\lambda_m} \quad (5 - 17)$$

$\lambda_m$  是衰减系数。

让  $M_{mink}$  成为真菌群落生物量可以增长到  $x_m$  一半的最低湿度水平, 让  $M_{maxk}$  成为真菌群落生物量可以增长到  $x_m$  一半的最高湿度水平所以  $MT_k = M_{maxk} - M_{mink}$ .  
根据假设 4,

$$M_{sk} = \frac{(M_{mink} + M_{maxk})}{2} \quad (5 - 18)$$

所以, 当  $M = M_{maxk}$  时, 我们有

$$\frac{M - M_{sk}}{MT_k} = \frac{M_{maxk} - M_{sk}}{MT_k} = 1 \quad (5 - 19)$$

因为  $\frac{dx_k(t)}{dt} = Rate_k(t) \cdot (1 - x_k(t))$ , 当真菌群落达到最快生长速度时,  $x_k(t) = \frac{MT_k}{MT_k + 2}$  (因为算术和几何平均的不等式)。

$$\left( \frac{dx_k(t)}{dt} \right)_{\max} = 4 Rate_k Env_k \propto Env_k$$

当  $Env_k = x_m$  时, 所有的真菌群落都能保持其最快的生长速度。当一半的真菌社区可以保持其最快的增长速度:

$$\frac{dx_k(t)}{dt} = \frac{1}{\max_k \left( \frac{dx_k(t)}{dt} \right)} \Rightarrow \frac{x}{m} \quad (5-20)$$

所以我们有

$$\frac{dx}{dt} = \frac{1}{\max_k \left( \frac{dx_k(t)}{dt} \right)} \Rightarrow \frac{x}{m} = \frac{1}{\max_k \left( \frac{dx_k(t)}{dt} \right)} \quad (5-21)$$

∴

$$Env_k = x m k e^{\left( \frac{4 \ln 2}{M - M k s} \right)} \quad (5-22)$$

### 5.3 真菌分类

根据 Nicky Lustenhouwer 的实验，在标准的实验室环境中，有一种真菌的延伸速率和耐湿性之间存在权衡现象[1]。基于原始实验数据的拟合结果也在一定程度上证实了这种权衡的存在。当一种真菌的延伸速度上升到一定水平时，其耐湿性必然会受到权衡的限制而呈现较低的水平，从而使真菌无法在多变的环境条件下很好地生存。这表明几乎没有延伸率高于平均水平和耐湿性高于平均水平的真菌物种。因此我们可以将大多数真菌分为两类。第一类是延伸率高于平均水平、耐湿性低于平均水平的真菌。它被称为 ER 优势真菌。这种真菌在相对适宜的水分条件下生长更快，对分解速度有很大贡献，但当环境波动时，其生长速度受影响更大。第二类是延伸率低于平均水平，耐湿性高于平均水平的真菌。它被称为 MT 优势真菌。这种真菌生长缓慢，但在环境变化的情况下往往能够更好地生存和生长。

$$f(T) = \mu_1 T + \mu_2 \quad (5-23)$$

在哪里

$$\mu_1 = -0.154, \mu_2 = 2.96$$

回归系数:  $r = 0.63255$  公众号

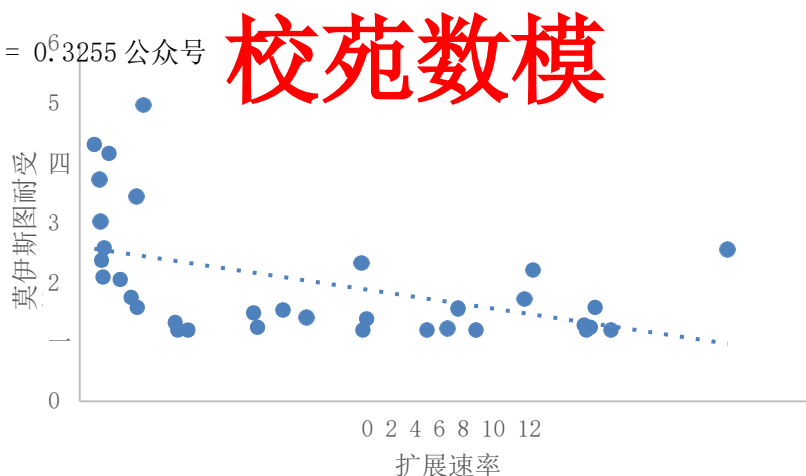


图 5: 原始数据点及 ER 和 MT 的拟合曲线

## 5.4 模型在实验中的应用结果

结合 5.1 和 5.2 的结论, 得到该模型的指定通用微分方程:

$$\frac{dx_k(t)}{dt} = \frac{1}{k} \left( \sum_{i=1}^n c_i x_i(t) - \sum_{i=1}^n c_i x_i(t) \right) \cdot \left( 1 - e^{-\frac{M-M_{k2}}{M_{k1}}} \right) \cdot \left( 1 - e^{-\frac{T-T_{k1}}{T_{k2}}} \right) \quad (5-24)$$

初始条件:  $x_k(0) = x_0$

$$\text{For } k = 1, \dots, n, \quad x_k|_{t=0} = x_0 \quad (5-25)$$

$$\eta D \leq 100\% \quad (5-26)$$

参数:

表 3: 模型中提到的参数值

| Parameter  | Value  |
|------------|--|
| $x_0$      | 50.0mm   |
| $x_m$      | 217.6mm  |
| $\kappa_1$ | $3.7 \times 10^{-5} \text{ } ^\circ\text{C}^{-1} \cdot \text{mm}^{-1}$ |
| $\kappa_2$ | $-2.3 \times 10^{-5} \text{ mm}^{-1}$                                  |

从方程中可以看出, 分解速度取决于真菌的内部因素, 延伸速度和耐湿性, 以及外部环境条件温度  $T$  和湿度  $M$ , 这是四个因素。在方程中,  $c_i$  测量每种真菌排斥其他类型真菌的能力,  $c_i$  由  $i$ th 真菌的竞争能力决定, 这表达了不同种类真菌共存时的种间竞争。在多重真菌模型中,  $c_i$  通过影响其他种类真菌的生物量来改变它们对分解速率的贡献, 从而间接影响总分解速率。

以 ER 优势真菌 A 和 MT 优势真菌 B 共生的案例为例。首先, a 的生长速度高于 b, 短期内, a 的生物量大于 b 的生物量, 因此对 a 分解速度的贡献大于 b, 当环境波动到一定程度时, 由于 a 的  $MT$  小于 b 的  $MT$ , 环境波动对 A 生长的负面影响会比 B 更剧烈, 如果环境水分条件变得非常不利于 A 的生长, 那么 B 的生物量会逐渐超过 A 的生物量, 从而在对总分解率的贡献上占据优势地位。此外, 在整个分解过程中, A 和 B 之间的竞争对两者的生长都有一定程度的抑制作用。最后, 当有机物完全分解时, 即分解率达到 100% 时, A 和 B 都不生长。因此, 当多个真菌物种在一个低波动系统中竞争时, 雌激素受体占优势的真菌可能会击败其他真菌, 而在一个高变异系统中, 雌激素受体占优势的真菌占优势。一般情况下, 延伸率低的和延伸率高的都有可能落选, 所以长期来看, 延伸率中等的有可能战胜其他的。

## 6 问题3的解决方案:模型在一般多重真菌生态系统中的应用

对多重真菌模型进行动态模拟,得出变量随时间变化的规律。大多数论文在分析模型时使用两种真菌的相互作用来代表多种真菌的相互作用。因此,考虑在固定的一块土地上有两种类型的真菌,它们构成了一个生态系统。分别将真菌表示为物种1和物种2。

设定真菌生态系统的初始总生物量不变,并且两个物种具有相同的初始生物量,所以 $x_1(0) = x_2(0) = 2 \times x_0 = 25.0mm$ 。在这种情况下,这个多重真菌生态系统具有相同的初始条件为单一真菌生态系统,因此它们的结果具有可比性。将等式(5-24)转换为差分方程:

$$\begin{cases} \eta'(t) = d\eta D(t) = (\kappa_1 T + \kappa_2) \cdot (x_1(t) + x_2(t)) \\ \frac{dx_i(t+\Delta t)}{dt} = x_i(t) + \Delta t \cdot \left[ \frac{1 \cdot x_i(t) \cdot (1 - x_i(t)) \cdot (M - Ms)}{x_m} - x_i(t) \cdot c \cdot x_i(t) \right] \\ \frac{dx_1(t+\Delta t)}{dt} = x_1(t) + \Delta t \cdot \left[ \frac{1 \cdot x_1(t) \cdot (1 - x_1(t)) \cdot (M - Ms)}{x_m} - x_1(t) \cdot c \cdot x_1(t) \right] \\ \frac{dx_2(t+\Delta t)}{dt} = x_2(t) + \Delta t \cdot \left[ \frac{1 \cdot x_2(t) \cdot (1 - x_2(t)) \cdot (M - Ms)}{x_m} - x_2(t) \cdot c \cdot x_2(t) \right] \\ x_1(0) = x_2(0) = 25 \end{cases} \quad (6-1)$$

其中 $MTk = \mu_1 ERk + \mu_2$  (而湿度)由 $ERk$ 确定知道了真菌的 $ER$ (延伸率),就可以确定其生长和耐受特性,所以 $ER$ 是真菌的特征性状。在(6-1)中,常数参数 $x_0$ 、 $x_m$ 、 $\kappa_1$ 、 $\kappa_2$ 、 $\mu_1$ 、 $\mu_2$ 的值可以在表3的5.4中找到。

表示 $\eta D'(t)$ 作为分解速度。一个好的生态系统意味着 $\eta D'(t)$ 很高。

在实践中,当一个物种的生物量小于一个阈值时,就会失去生长能力而灭绝。

这个阈值被称为最小存活种群[8]。在多重真菌模型的模拟中,将真菌的合理值设置为 $x_{min} = 5.0mm$ 。如果 $x(t) < x_{min}$ ,它就不会成长。

使用递归方法获得等式(6-1)中与时间 $t$ 相关的 $x_1(t)$ 、 $x_2(t)$ 和 $\eta D'(t)$ 函数

通过附录中的程序,并使用定性分析和定量分析两种方法来分析不同条件下每个单因素对方程(6-1)结果的影响。

### 6.1 定性分析

动态模拟的结果由真菌的特性(内部因素)、环境(外部因素)和两个物种之间的竞争(相互作用因素)决定:

#### (a) 竞争

竞争影响对真菌的生长有直接的负面影响,但对总分解效率有间接的正面影响,因为它会自动剔除执行 $bas$ 的物种,使执行良好的物种可以获得更多的资源来促进其分解过程。

#### (b) 水分变化

如果水分度接近两类真菌的最佳水分,则整体分解速度相对较高,否则分解速度较低。水分变化直接影响真菌的生长,从而间接影响分解速度。如果当前湿度更偏离最佳湿度,真菌( $x_1(t)$ 和 $x_2(t)$ )的生物量将减速甚至减少。此外,水分变化的长期波动与短期波动具有不同的影响。因为生态系统需要时间来响应和适应,长期波动的负面影响小于短期波动。



### (c) 温度

温度 $T$ 对真菌( $x_1(t)$ 和 $x_2(t)$ )的生物量影响不大,但它影响分解速率的梯度。 $T$ 越高, $\eta D(t)$ 增长越快。

### (d) 生长速度和耐湿性

在5.3中,我们得到了延伸率和耐湿性之间的线性关系。所以真菌的耐湿性( $MT$ )很大程度上取决于延伸速率( $ER$ )。因此,我们把 $ER$ 看作是真菌内部因素的唯一自变量。扩展速率 $ER$ 影响真菌的生长,扩展速率对真菌的生长有双重影响:

- 积极效果:  $ER$  优势真菌生长更快,所以分解速度可以很快达到很高的水平。此外, $ER$  优势真菌的生物量可以比其他物种更快地扩大和阻止生态位,因此这种类型的真菌在与其他真菌的竞争中具有优势。
- 负面影响:  $ER$ 's 增量伴随着  $MT$ 's 减量,所以  $ER$  优势真菌比  $MT$  优势真菌对相同的水分变化更敏感。 $er$ -优势真菌的  $MT$  (耐湿性) 较低,

所以 “ $x_{1(t)} = \frac{4 \ln 2 \cdot (M - M_s)}{M_s^2} \cdot \frac{1}{MT_1}$ ” 第(6-1)项较大,这使得真菌的生物量有增加的趋势减少。

### (e) 物种最佳环境的偏差

如果一种真菌适合低水分环境,另一种真菌适合高水分环境,当我们把两个物种都放入生态系统中时,生态系统会随着水分的变化而更加稳定。这是因为在低水分和高水分时期,存在着一群适应水分程度高、生物量大的物种在分解过程中工作。因此,生态系统的分解效率在较大的湿度范围内保持稳定。两个物种的最佳环境差异越大,生态系统能够保持稳定的环境变化就越大。诚然,这两个物种的最佳环境的差值不能太高,因为如果它们的最佳环境环境大不相同。

校苑数模  
公众号

## 6.2 定量分析:

我们的定量分析方法:

当分析一个特定因素时,我们采用控制变量法来消除另一个因素的方差。要量化两种真菌生态系统的影响,请设定两个评估标准:

- (1)  $e(\eta D'(t))$ : 分解速度的数学期望。
- (2)  $d(\eta D'(t))$ : 分解速度的方差。

$e(\eta D'(t))$  显示了生态系统的平均分解效率。更高的  $e(\eta D'(t))$  意味着更好的生态系统效率。根据等式(6-1),  $e(\eta D'(t))$  与时间跨度中  $(x_1(t) + x_2(t))$  的平均值成正比。 $d(\eta D'(t))$  显示了分解效率的变化程度。更高的  $d(\eta D'(t))$  意味着生态系统更加稳定。

用递推方法求解方程(6-1)得到 $x_1(t)$ 的量化模拟结果), $x_2(t)$ 和 $\eta D'(t)$ 曲线。附录中显示了使用的程序。在模拟天气模式变化时,我们用  $\sin$  函数表示周期变化,用随机脉冲函数表示快速环境波动:

$$M(t) = M_0 + M_1 \cdot \sin\left(\frac{2\pi}{T}t\right) + M_2 \cdot \delta(t - t_{rand}) \quad (6-2)$$

### 6.2.1 一般条件下多种真菌生态系统的表现

在阐明每个单一因素的特殊影响之前,我们应该分析多重真菌生态系统的两个基本特性:

- 多重真菌生态系统的可能结果。
- 多重真菌生态系统和单一真菌生态系统的本质区别。

调整控制变量的值，即竞争因子适中，温度正常(16℃)，水分波动适中，两种真菌的延伸速率相同。多重真菌生态系统有两种可能的情况。在一种情况下，这两种真菌可以共存，这就是我们想要的。在另一种情况下，一种真菌因为竞争和环境而灭绝，生态系统退化为单一真菌生态系统，后续条件与单一真菌模式相同，但不是多真菌模式，所以这种情况不是我们想要的，这就是所谓的作为优先效应[5]。

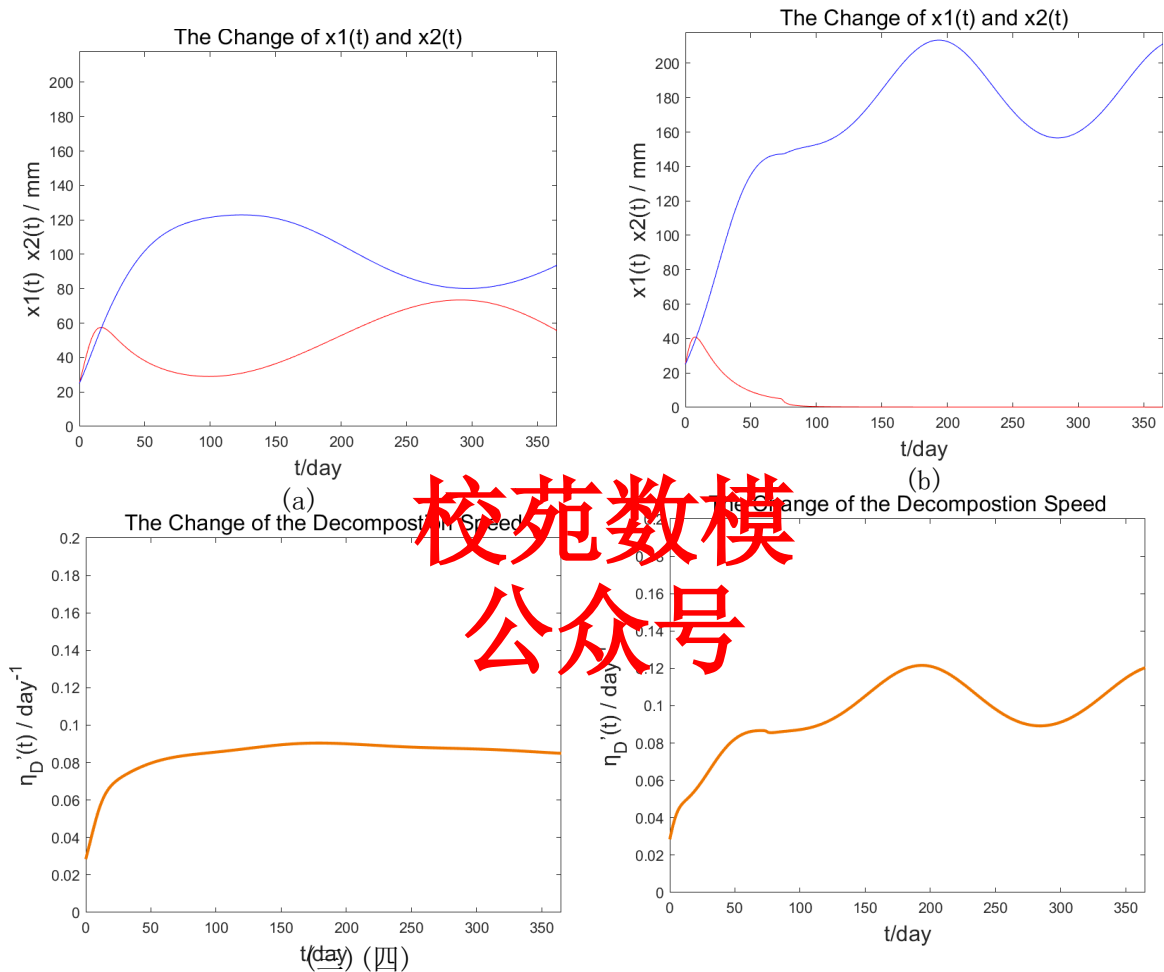


图 6: (a) 多重真菌生态系统中生物量的变化, (b) 多重真菌生态系统中分解速度的变化, (c) 多重真菌生态系统中生物量的变化, (d) 多重真菌生态系统中分解速度的变化,

表 4: 多种和单一条件下评估标准的比较

| 情况           | $e(\eta D'(t)) / 10-2day-1$ | $d(\eta D'(t)) / 10-4day-2$ |
|--------------|-----------------------------|-----------------------------|
| 共存条件(多种真菌)   | 8.43                        | 0.892                       |
| 优先效果条件(单一真菌) | 8.75                        | 3.84                        |

- 在这两种情况下都有 3 个显著的现象：
  - (1) 在共存条件下，两个物种的消长规律相反，而在优先条件下，一个物种消失，另一个物种繁荣。优先条件下存活的真菌比共存条件下存活的真菌具有更多的生物量。优先效应条件下存活的真菌比共存条件下波动更大。
  - (2)  $e(\eta D'(t))$  在优先效果条件中更高。
  - (3)  $d(\eta D'(t))$  在共存条件下较小。
- 结论：
  - (1) 与单一真菌生态系统相比，在多重真菌生态系统中，每种真菌的生物量都较少。
  - (2) 当经历相同的环境波动时，多重真菌生态系统中的每一种真菌都有生物量随时间的波动小于单一真菌生态系统。
  - (3) 在环境波动不是很剧烈的情况下，多重真菌生态系统的分解速度比单一真菌生态系统慢。这是因为多重真菌生态系统具有限制各物种生物量的竞争因素，减缓了总分解。
  - (4) 在分解过程中，多重真菌生态系统比单一真菌生态系统更稳定。

## 6.2.2 竞争对多重真菌生态系统的影响

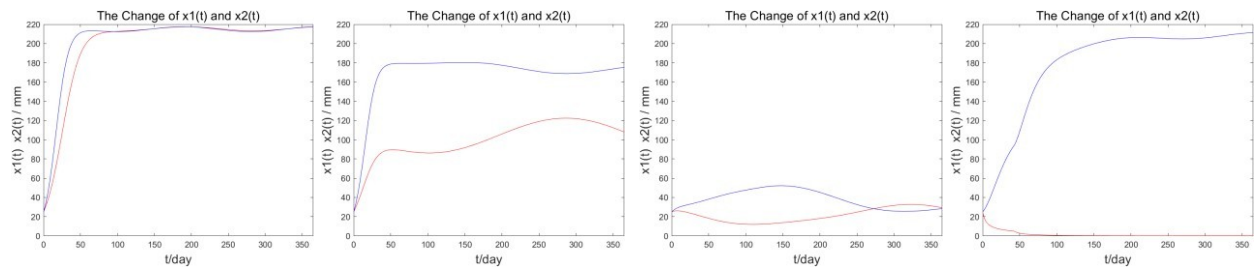
在等式(6-1)中，竞争力量是“ $-x_1(t) \cdot c_2 x_2(t)$ ”，这由三项决定：

- 一种真菌的竞争能力 $c$ 影响另一种真菌的生长。这意味着越高 $c_1$ 是， $x_2(t)$ 发展得越慢。如果两个物种最初的生物量相同，那么生物量较大的物种 $Com$ 将通过更快地减少另一个来取胜。
- 真菌自身的生物量与作用于自身的竞争力量成正比。这是基于 4.3 中的分析。
- 另一种真菌的生物量越多，一种真菌承受的竞争力量就越大。

在分析竞争影响时，控制其他因素的值。影响多重真菌生态系统的竞争有两个特征：

### (a) 竞争强度

设置 $c_1 = c_2 = c$ ，观察模型在不同 $c$ 值下的结果(蓝色曲线为物种 1，红色曲线为物种 2。)



$c \rightarrow 0 \quad c = 10^{-4} \quad c = 10^{-3} \quad c = 10^{-2}$   
图 7: 模型在不同 $c$ 值下的结果

- 结论: 根据上述模拟结果，随着竞争强度的变化，生态系统有 4 种不同的表现：
  - (1) 当没有竞争强度时( $c \rightarrow 0$ )，两个物种都能达到最大生物量，并随着环境的变化而适度波动。他们对彼此没有影响。
  - (2) 当有一些竞争强度( $c = 10^{-4}$ )时，就会发生变化。最初，两个物种的生物量都很小，所以竞争并不激烈。因此，在短期趋势中，一种真菌的生物量和分解速度只取决于它的延伸速度。拥有更高

延伸速度增长更快，因此它可以通过其巨大的生物量阻止生态位，并阻止竞争中其他物种的生长。因此，在长期趋势中，延伸率较低的物种只能保持较低的生物量，而延伸率较高的物种并没有受到竞争的很大影响。

- (3) 当竞争变得更加激烈时 ( $c = 10^{-3}$ )，即使初始生物量很小，由于  $Com$  系数很大，两个物种从一开始就一直承受着激烈的竞争所以这两个物种都没有机会达到大的生物量。因此，它们相互竞争，并围绕低水平的生物量波动。
- (4) 当竞争变得极其激烈时 ( $c = 10^{-2}$ )，一个物种灭绝，因此优先效应发生，多重真菌生态系统被破坏。

$e(\eta D' (t$  的变化)随着  $c$  的变化如下所示：

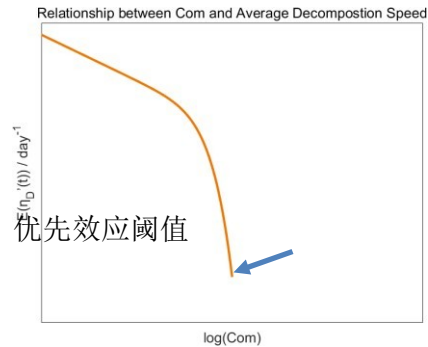


图 8:  $e(\eta D' (t$  的变化)随着  $c$  的变化

该图显示， $c$  越高， $e(\eta D' (t$  越低。因此，为了提高多重真菌生态系统的效率，应该尽可能降低不同物种的竞争强度。

#### (b) 竞争能力偏差的影响

现在我们考虑  $c_1 \neq c_2$  的条件下图显示了  $c_1 = c_2$  条件和  $c_1 \neq c_2$  条件。(蓝色曲线为物种 1，红色曲线为物种 2)

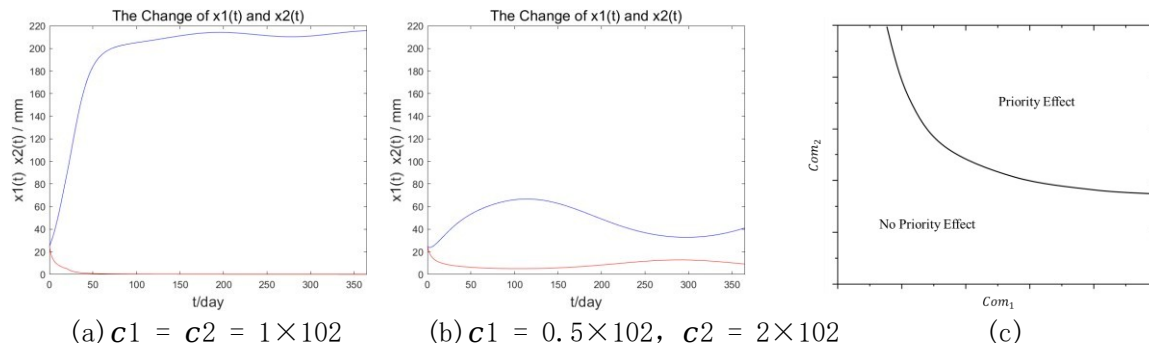


图 9: (a) 竞争能力相同，(b) 竞争能力不同，(c) 结果

不同  $c_1$  和  $c_2$  values. 的生态系统优先效应区意味着物种不能共存，无优先效应区意味着物种可以共存。

- 结论: 考虑到竞争强度不变，如果竞争能力不同，多种真菌的组合更容易持久。

6.2.3 天气模式变化对多重真菌生态系统的影响

根据 4.1，当天气模式改变时，真菌的生长主要受到湿度波动的影响 [3]。在分析环境变化的影响时，控制其他因素的值。影响多重真菌生态系统的环境变化有两个特征：

(a) 变化的幅度

下图显示了环境波动较低、中等或较高时生态系统的结果。

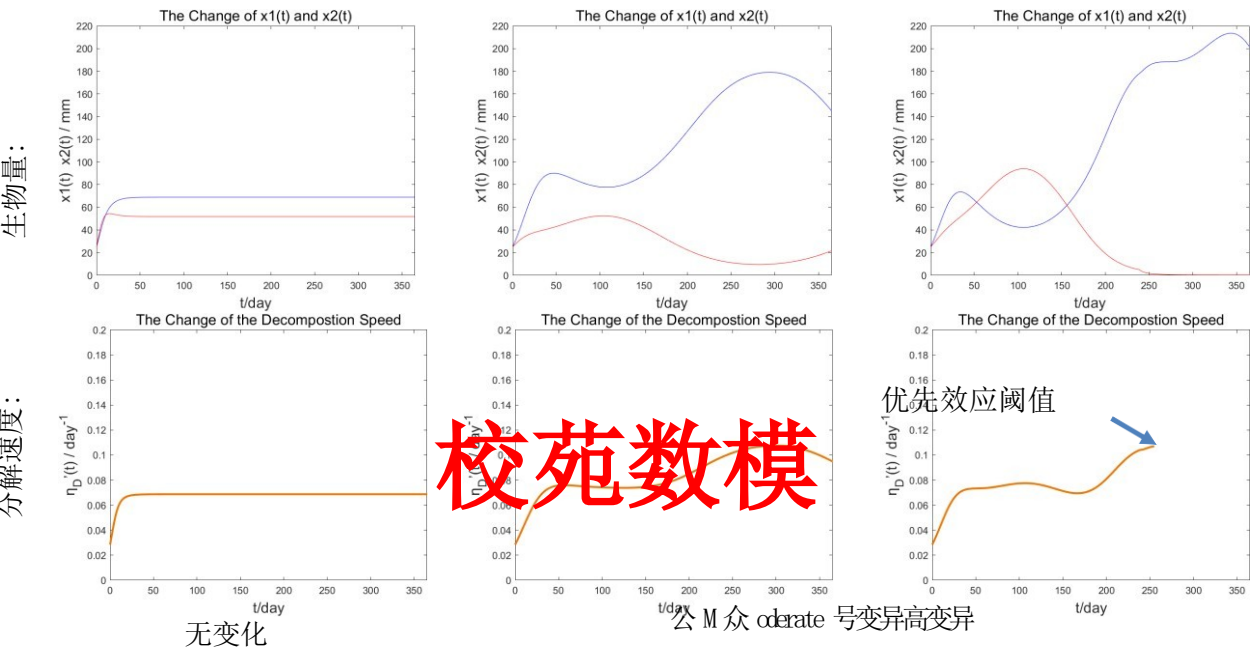


图 10:环境变化低、中、高时生态系统的反射表 5:不同条件下 $\eta D'$  的期望和变化

| 情况   | $e(\eta D'(t))/10-2day-1$ | $d(\eta D'(t))/10-4day-2$ |
|------|---------------------------|---------------------------|
| 无变化  | 6.79                      | 0.184                     |
| 中度变异 | 8.50                      | 2.95                      |

- 有 3 个显著的现象：
- (1)  $e(\eta D'(t))$  在中等变异条件下更高。这是因为环境变异有助于降低在环境中表现优异的物种的生物量，使表现优异的物种拥有更多的资源，承担更少的竞争力量。因此，这种物种消耗和拥有更多的生物量来促进其分解过程。
  - (2)  $d(\eta D'(t))$  在无变化条件下较小，这符合常识，因为环境波动必然引起分解过程的动态变化。
  - (3) 在变异较大的情况下，物种可以在短期内共存，但一种真菌在长期内会灭绝。（优先效应发生。）

- 结论:
- (1) 适度的环境变化会加快分解速度。然而，变异不能太高，因为担心极高的变异可能导致优先级效应，从而恶化生态系统的性能。这个结论类似于 Ylva K. Toljander 的实验[9]。
  - (2) 生态系统更有可能在长期而非短期内达到优先级效应。因此，从长期来看，生态系统不太可能稳定。然而，“短期”和“长期”的定义与变化或波动的频率有关。对于同样的观测时间跨度  $t_{total}$  (在本文的模型中， $t_{total} = 365days$ )，如果变化频率高 (比如  $1/30day^{-1}$ )， $t_{total}$  是长期的，它遵循长期趋势的规律。然而，如果频率低 (比如  $1/1000day^{-1}$ )， $t_{total}$  就是短期的。因此，对于相同的时间跨度，变化频率越高，条件越有可能达到长期趋势，生态系统越有可能变得不稳定。

### (b) 快速环境波动的影响

在模型中加入水分随机快速变化，模拟环境的快速波动。分析多重真菌生态系统和单一真菌生态系统的稳定性。结果如下所示：

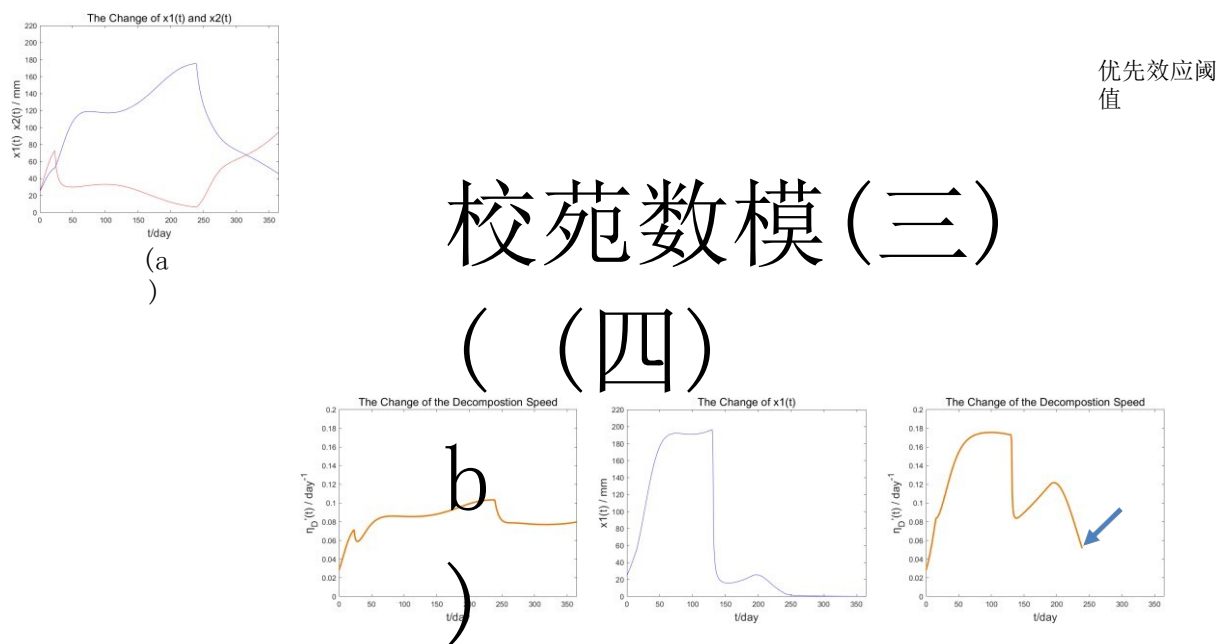


图 11: (a) 多真菌生态系统的生物量变化, (b) 多真菌生态系统的分解速度变化, (c) 单真菌生态系统的生物量变化, (d) 单真菌生态系统的分解速度变化,

在图 11(a) 中，生态系统经历了两次快速的环境变化。尽管由于环境的不稳定，生物量变化很大，但物种仍然共存，并使分解速度尽可能稳定。然而，在图 11(c) 中，当只有一种真菌时，真菌的生物量在第二次快速环境变化中减弱和下降，最终灭绝。

- 结论: 面对快速的环境波动，多重真菌生态系统比单一真菌生态系统更稳定。

## 7 问题 4 的解决方案

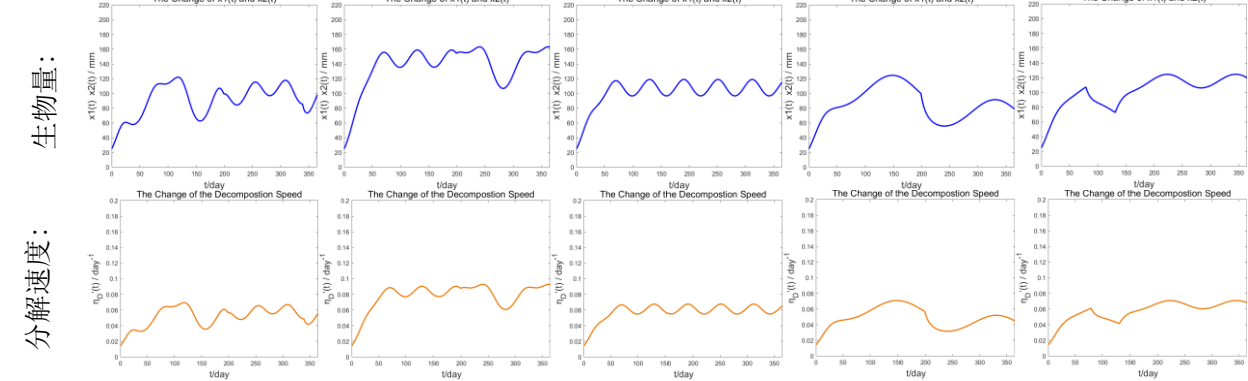
基于全世界主要地区的天气数据[10]，可以获得几个规则：

- (1) 湿度平均值: 热带雨林 > 半干旱 ≈ 温带 ≈ 乔木 > 干旱
- (2) 水分变化幅度: 热带雨林 (10%) < 干旱 (31%) ≈ 温带 (32%) ≈ 树栖 (33%) ≈ 半干旱 (40%)  
因此，雨林中的水分变化较低，其他地区的水分变化较高。
- (3) 水分变化频率: 乔木平均每年有两次波动，其环境平均每年有三次波动。
- (4) 环境快速波动的概率: 温带环境明显减少。

分别将这五种森林类型的特征放入多重真菌模型中进行模拟。然后比较单一真菌生态系统和多重真菌生态系统在不同环境中的性能。

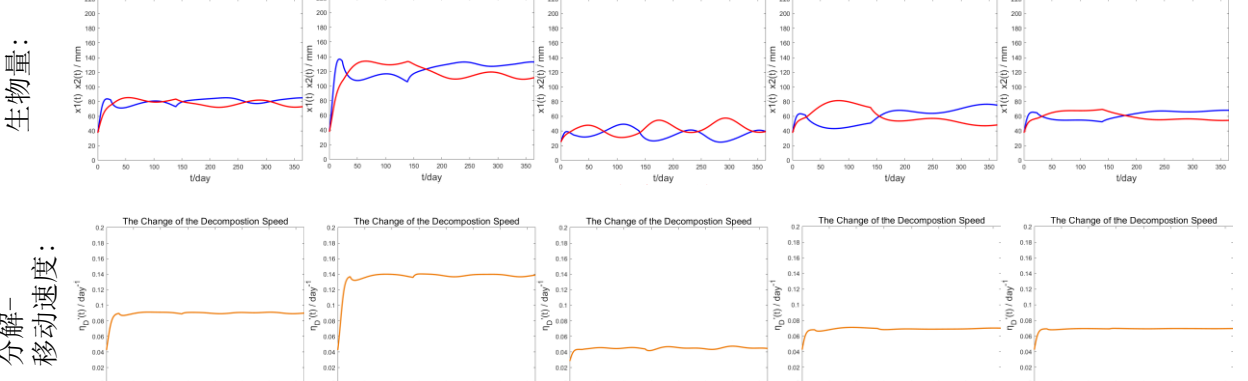


单一真菌生态系统的结果：



干旱半干旱温带树栖热带图 12: 干旱、半干旱、温带、树栖和热带雨林下单一真菌生态系统生物量和分解速度的变化。

多重真菌生态系统的结果：



干旱半干旱温带树栖热带图 13: 干旱、半干旱、温带、树栖和热带雨林下多重真菌生态系统生物量和分解速度的变化。

下表显示了在不同环境中可能持续存在的单一物种和物种组合的优缺点：

表 6: 单一物种和物种组合的优缺点

| 环境   | 分解效率(单一真菌) | 稳定性(单一真菌) | 分解效率(多种真菌) | 稳定性(多种真菌) |
|------|------------|-----------|------------|-----------|
| 不毛的  | 低的         | 低的        | 低的         | 高的        |
| 半干旱的 | 高的         | 低的        | 高的         | 高的        |
| 有节制的 | 温和的        | 高的        | 温和的        | 高的        |
| 树木的  | 低的         | 温和的       | 温和的        | 高的        |
| 热带的  | 温和的        | 低的        | 低的         | 高的        |

- 分析和结论：

- (1) 多物种格局可以全年保持稳定。(与 6.1(e) 相同)
- (2) 由于热带雨林环境的天气变化幅度较低，只有适应这种湿度的物种才能存活。因此，两个物种属于同一生态位，与单一物种模式相比，竞争激烈，总生物量相对较低(与 6.2.2(a) 结论(3) 相同)。

因此，在热带环境中，单一(或简单种类)物种模式具有分解速度更快的相对优势。

- (3) 在大多数环境中(温带除外)，环境变化频繁，因此单一真菌生态系统的波动较大，单一真菌更容易灭绝。因此，在快速的环境波动中，多重真菌模式具有平滑生物量变化的优势。(与 6.2.3(b) 结论相同)
- (4) 在温带环境中，无论是  $e(\eta D'(t))$  还是  $d(\eta D'(t))$  的单真菌生态系统都高于多真菌生态系统，因此在这种环境中，单个物种的相对优势是平均分解速度高，而物种组合的相对优势是分解速度随时间变化不大。(与 6.2.1 结论相同)。
- (5) 在大多数环境中(树栖除外)，天气变化频率高，增加了优先效应的概率(与 6.2.3 结论(2) 相同)，但多重真菌生态系统没有这种风险。因此，在干旱、半干旱、温带和热带雨林环境中，物种的组合具有物种灭绝可能性较小的优势。不过，在树栖环境中，由于变异频率低，这一优势并不明显。
- (6) 最佳水分高的树种在热带雨林中具有相对优势。在干旱环境中，最佳水分含量低的品种相对具有优势。(与 6.1(c) 相同)

## 8 问题 5 的解决方案

真菌系统多样性的影响如下所示：

校苑数模公众号

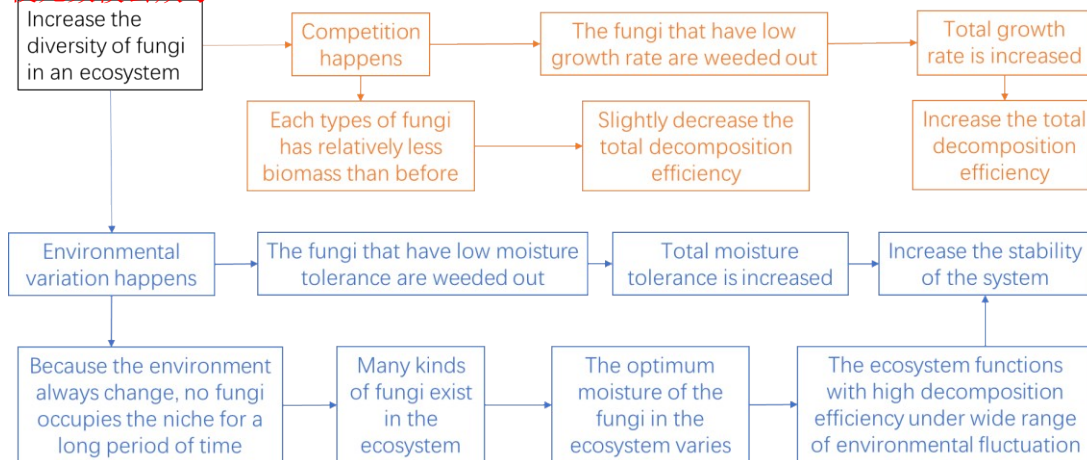


图 14: 真菌系统多样性的影响

根据流程图，生物多样性对当地环境中的生态系统有双重影响。一方面，如果生态系统中的真菌更加多样化，不同物种之间的竞争会变得更加激烈，因此每个物种的生物量都会减少，这对分解过程产生负面影响。另一方面，生物多样性肯定会增加生态系统的稳定性。当环境波动时，生物多样性高的生态系统更有可能保持其分解效率，避免崩溃。

因此，生物多样性在当地环境不同程度的变异性中的重要性不同。低变异环境更喜欢低生物多样性，因为在这种情况下，环境是稳定的，所以保持高效率是优先的。随着变异的增加，保持系统的稳定性变得更加重要，因此生物多样性应该更高。因此，在高变异环境中，生物多样性高。

## 9 模型评估

### 9.1 力量

- 对于单一真菌生态系统，代入相应参数后，模型求解的分解曲线与图 1C 曲线吻合较好。这表明我们的模型可以准确地反映和预测特定条件下单一真菌对有机物的分解。
- 我们的模型在 logistic 生长模型的基础上进行了合理的改进，考虑了真菌的环境适应性和耐水性对真菌生长和有机物分解的影响。
- 在问题 4 的分析中，当不同气候类型的环境参数被替代时，该模型可以给出真菌生长和有机物分解的预测，表明该模型对环境参数的变化具有鲁棒性。

### 9.2 弱点

- 我们的模型假设温度对有机物分解速率的影响呈线性增加。虽然模型被简化了，但是模型的真实性是变弱了。
- 本文对不同类型真菌之间竞争的讨论仅限于沿某一趋势调整竞争系数或假设所有类型真菌的竞争系数相等，很难更准确地定量讨论竞争效应。

## 参考

- [1] Nicky Lustenhouwer, Daniel S. Maynard, Mark A. Bradford, Daniel L. 林德纳, Brad Oberle, Amy E. Zanne 和 Thomas W. 克罗泽, “基于特征的真菌对木材分解的理解”, 《美国国家科学院院刊》, 2020 年 5 月 13 日。
- [2] Edmundo Acevedo. “温度和湿度对小麦秸秆分解影响的预测模型的评估”。63.1(2003)
- [3] 加里多-胡拉多和瓦尔夫德-加西亚和克萨达-莫拉加。 “使用多元逻辑回归模型确定土壤湿度和温度对昆虫病原真菌对前想象地中海果蝇的毒力的影响”。59.3(2011):366-372.
- [4] 菲利普·丹提尼等, “真菌萌发的新模型”。146.2(2011):176-181.
- [5] 米 (meter 的缩写) ) 贾比尔·乔杜里、菲利普·杜维廉和格雷姆·博斯韦尔。 “营养对真菌竞争影响的数学模型”。438(2018):9-20.
- [6] 在回顾性研究中使用逻辑模型估计概率。21.5(1988):449-470.
- [7] séBASTIEN GOURBIERE 和 ffran OIS GOURBIERE. “单位限制真菌之间的竞争:集合种群模型”。217.3(2002):351-368.
- [8] 巴里·w·布鲁克等, “最小可行种群规模:不是魔法,而是必要的”。26.12(2011):619-620.
- [9] 环境波动促进了木材腐朽真菌群落的物种共存和分解。148.4(2006):625-631.
- [10] “国家气象科学数据中心” 网址:<http://data.cma.cn/analysis/yearbooks.html>

# 生态系统中卑微的英雄——真菌

众所周知，物质循环和能量流动是维持和发展生态系统的重要功能。物质循环速度随空间和时间而变化，最重要的因素是生物生长速度和有机物分解速度：适宜的环境条件促进了分解者的生存，加快了分解过程，并迅速将生物物质释放回循环中。

高效的物质循环，尤其是高效的碳循环，有助于维持生态系统的稳定，促进生态系统的发展。碳循环的一部分包括化合物的分解，允许碳以其他形式更新和使用。这一过程的一个关键组成部分是植物材料和木质纤维的分解。分解木质纤维的一些关键因素是真菌。

实际上，真菌分解有机物并不像看起来那么简单。影响真菌分解速率的因素可分为内部因素和外部因素。内部因素包括真菌生物量、环境适应性和竞争力，外部因素主要包括温度和湿度水平。

真菌生物量由延伸速率和耐湿性决定。延伸速率和耐湿性均与真菌生物量呈正相关。然而，与此同时，在延伸速率和耐湿性之间存在权衡。对于延伸率较高的真菌，由于权衡限制，其耐湿性水平会较低，使其难以在湿度条件波动较大的环境中生存。从某种意义上说，这种现象也反映了自然生物生长的平衡和稳定。

真菌的环境适应性与其水分生态位宽度和外部水分波动密切相关。环境波动削弱了真菌的适应能力，减缓了生长过程和分解过程。发现负效应随持续时间、振幅和频率而变化。从时间长度上看，长期波动的负面影响小于短期波动。就水分波动幅度而言，适度的环境波动会提高分解速度。从长期来看，多重真菌生态系统比短期更容易退化为单一真菌生态系统。就波动频率而言，波动越频繁，条件越有可能达到长期趋势，使生态系统变得不稳定。

竞争影响主要体现在对养分资源的竞争上。

一种真菌的竞争强度越强，其生物量就越大。

各种类型的真菌生长在整个生物圈中，可以在各种气候类型中生存，即使真菌的体积很小，并且与其他大型动植物相比，真菌的生长区域很窄。



图 1:自然界中生长的真菌图 2:培养皿中生长的真菌

以下是关于真菌在不同气候类型中生长的一些结论:

- 由于热带雨林环境的天气变化幅度较低，只有适应这种湿度的物种才能存活。因此两个物种属于同一个生态位，与单一物种模式相比，竞争激烈，总生物量相对较低。因此，在热带环境中，单一物种模式具有分解速度较高的相对优势。
- 在大多数环境(温带除外)下，环境变化快，频繁发生，因此单个真菌系统的波动较大，单个真菌更容易灭绝。因此，在快速的环境波动中，多重真菌模式具有平滑生物量变化的优势。
- 在温带环境下，单真菌生态系统中的真菌生长和有机物分解都高于多真菌生态系统，因此在这种环境下，单物种的相对优势是平均分解速度高，物种组合的相对优势是分解速度随时间变化小。

最重要的是，在生物圈不同的气候类型下，总有一个多重真菌群落。不同种类的真菌默默地处理自然环境代谢的废物，并为它们赖以生存的生态系统的碳循环做出贡献。一旦人类的知识无法解释自然界中像真菌这样的微生物存在的意义，人们可能只是把它们当成食物，甚至完全忽视它们的存在。然而，随着人类科学的进步，许多对自然的偏见和误解在今天得到了纠正。谁也不能忽视，许多种类的真菌在维持碳循环效率、提高生物多样性和生态系统稳定性方面发挥了重要作用。



# 附录

模拟 m:

```
 $\delta\_t = 1/24;$   
 $xm = 217.6$   
 $Com1 = 0.0002$   
 $Com2 = 0.0002$   
 $tmax = 366$   
 $T = 16$   
 $x10 = 25$   
 $x20 = 25$   
 $ER1 = 5;$   
 $ER2 = 3;$   
 $Ms1 = 14.8$   
 $Ms2 = 15.2$ 
```

```
 $MT1 = -0.154 * ER1 + 2.5953;$   
 $MT2 = -0.154 * ER2 + 2.5953;$   
 $f = 3.7 * 10^{-5} * t - 2.3 * 10^{-5};$   
 $show\_x1 = \text{零}(1, tmax);$   
 $show\_x2 = \text{零}(1, tmax);$ 
```

```
 $k = 0;$   
 $x1 = x10$   
 $x2 = x20$   
 $show\_x1(1) = X10;$   
 $show\_x2(1) = x20;$   
对于  $t=1:\delta\_t:tmax$   
     $env1 = \exp(4 * \log(2) * ((moisture(t) - ms1) / mt1)^2);$   
     $env2 = \exp(4 * \log(2) * ((moisture(t) - ms2) / mt2)^2);$   
    生存时间  $1 = (x1 > 5);$   
    生存时间  $2 = (x2 > 5);$   
     $x1 = x1 + ER1 / X10 * x1 * (survive\_1 - x1 / XM * Env1 - Com2 * x2 * x1) * \delta\_t;$   
     $x2 = x2 + ER2 / X10 * x2 * (survive\_2 - x2 / XM * Env2 - Com1 * x1 * x2) * \delta\_t;$   
     $\delta\_t;$   
    if  $(k * \delta\_t) > 1$   
         $k = 0;$   
         $show\_x1(\text{round}(t)) = x1;$   
         $show\_x2(\text{round}(t)) = x2;$   
    end  
     $k = k + 1;$ 
```

目标

```
图, 绘图  $([0:tmax-1], 1.5 * show\_x1, 'b');$   
轴  $([0:tmax-1 \ 0 \ 220]);$   
 $xlabel('t/day', 'FontSize', 15);$   
依拉贝尔  $(x1(t) \ x2(t) / mm, 'FontSize', 15);$   
标题  $( 'x1(t) \text{和} x2(t) \text{的变化}', 'font size', 15);$   
继续  
图  $([0:tmax-1], 1.5 * show\_x2, 'r');$   
 $DR = 1.5 * f * (show\_x1 + show\_x2);$   
图, 图  $([0:tmax-1], DR, 'color', [238/255 \ 118/255 \ 0], 'LineWidth', 2);$   
轴  $([0:tmax-1 \ 0 \ 0.2]);$   
 $xlabel('t/day', 'FontSize', 15);$   
伊拉贝尔  $(d(t)/day^{-1}, 'fontsize', 15);$   
标题  $( '分解速度的变化', '字体大小', 15);$   
 $e = \text{平均值}(DR);$   
 $d = \text{var}(DR);$ 
```

函数 M =湿度

```
 $m = 15 + 0.2 * \sin(2 * \pi * 3/365 * t) - 0.2 * \sin(2 * \pi/365 * t);$ 
```

目标