

## 对抗干旱的勇士:植物群落

**摘要:** 自全球变暖以来,随着严重干旱的增加,许多植物群落因缺水而死亡,而其他植物群落可以在干旱后恢复。为了探索这一现象,我们建立了 **GIID 模型**来描述群落对干旱的响应,并分析物种多样性是否有助于群落抵御干旱。

在所有模型建立之前,我们选择了五种典型的植物物种,并根据其固有生长速度和最适土壤湿度将其分为三类。此外,我们对模型中使用的参数进行了估计。

对于任务 1:为了模拟植物生长和种间竞争,我们首先开发了 Lotka-Volterra 竞争模型。然后,考虑每个物种的最佳土壤湿度,我们将它们的环境容量设置为土壤湿度的函数。最后,我们建立了土壤湿度变化模型来描述植物与环境之间的相互作用。我们考虑了植物的吸水、不规则降雨和其他因素。我们总结了这些分析并设计了我们的 GIID 模型。然后,验证了模型的正确性。结果如图 7 所示。

对于 Task 2:首先,我们进行定性分析,发现五种群落在干旱条件下更加稳定。为了量化群落如何从物种多样性中获益,我们计算了总生物量、总生物量变异系数和 S-W 指数,分别评价了生态系统的活力、稳定性和均匀性。实验结果表明,随着物种数量的增加,群落的总生物量先增加后减少,而稳定性和均匀性则不断增加。此外,群落需要两个物种才能受益。结果如图 10- 13 所示。

对于 Task 3:探索物种类型的影响,我们选择了三种典型的物种组合,每种组合分别进行模拟。我们发现,最适土壤湿度差异适中的组合增加了群落的总生物量和稳定性。而如果物种间最适土壤水分差异过小或过大,则对群落不利。

对于任务 4:我们调整干旱的大小和频率,实验结果表明:当干旱变得更强、更频繁时,物种之间的互补效应也变得更强。并且随着物种数量的增加,群落的生物量也会增加。当干旱发生频率较低时,物种之间的竞争更强,物种数量的增加导致总生物量的减少。物种数量的增加总是会增强群落的稳定性。

对于任务 5 和任务 6:我们将栖息地丧失和环境污染的影响归因于环境容量的减少。因此,我们建立了一个阶跃函数来模拟这一过程。我们发现,栖息地丧失和环境污染会导致群落总生物量减少,而多物种群落在这一过程中仍具有较高的稳定性。接下来,我们阐述了确保群落长期生存能力的措施。我们还根据上述发现描述了社区对环境的影响。

最后,我们改变了植物竞争强度、吸水率和气候模式,以便对这些参数进行敏感性分析。我们发现,我们的模型对所有这些参数都很敏感。我们还分析了模型的优缺点,并讨论了如何改进模型。

**关键词:**Lotka-Volterra 模型,生物多样性,不规则干旱,互补效应

目录

对抗干旱的勇士:植物群落 ..... 1

1 介绍 ..... 4

    1.1 问题背景 ..... 4

    1.2 问题重述(Restatement of the Problem ..... 4

    1.3 文献综述 ..... 4

    1.4 我们的工作 ..... 5

2 模型准备 ..... 5

    2.1 假设和论证 ..... 5

    2.2 符号 ..... 6

    2.3 植物分类 ..... 6

    2.4 数据收集和参数估计 ..... 7

3 任务 1:GIID 模型 ..... 8

    3.1 植物的生长和竞争 ..... 8

    3.2 植物与水的相互作用 ..... 9

        3.2.1 水与环境容量的关系 ..... 9

        3.2.2 土壤湿度的变化 ..... 9

    3.3 不规则天气的模拟 ..... 10

    3.4 模型实现 ..... 10

        3.4.1 单物种群落 ..... 11

        3.4.2 五种群落 ..... 11

4 任务 2 和任务 3:物种多样性的影响 ..... 12

    4.1 任务 2:物种数量的影响 ..... 12

        4.1.1 定性分析 ..... 12

        4.1.2 定量分析 ..... 13

        4.1.3 模型实现与验证 ..... 14

    4.2 任务 3:物种类型的影响 ..... 15

        4.2.1 三种具有代表性的物种组合 ..... 16

        4.2.2 我们的结论 ..... 17

5 任务 4,5 和 6:环境变化对物种的影响 ..... 17

    5.1 任务 4:干旱的幅度和频率的变化 ..... 17

    5.2 任务 5:栖息地减少和环境污染的影响 ..... 19

    5.3 任务 6:关于群落生存能力的进一步讨论 ..... 20

        5.3.1 确保社区生存能力 ..... 20

        5.3.2 群落对大环境的影响 ..... 21

6 敏感性分析 .....21

    6.1 植物吸水率 $\beta$ ..... 21

    6.2 植物竞争强度 $\alpha$ ..... 22

    6.3 气候条件 .....22

7 模型评价 .....23

    7.1 优势 .....23

    7.2 弱点和可能的改进 .....23

参考文献 .....25

# 1 介绍

## 1.1 问题背景

近年来，由于全球变暖，全球极端天气事件的频率急剧增加。干旱是会对我们的生活产生巨大影响的极端天气事件之一。下图来自美国干旱监测网站 **drought**。它反映了 2023 年 2 月 8 日到 2023 年 2 月 14 日之间美国的干旱状况。

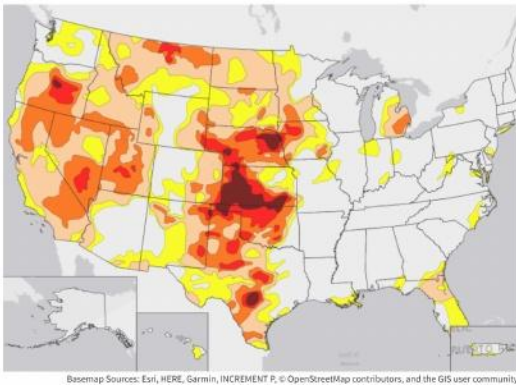


图 1:美国干旱的分布情况

来源:<https://www.drought.gov/current-conditions>

从图中我们可以看到，34.55%的美国领土面临干旱，影响了 2.529 亿英亩的农作物和 7430 万人。在极端干旱期间，我们可以很容易地发现，不同的植物群落表现不同。草原和农田中的植物几乎死亡，而多物种群落受影响较小，干旱后还能茁壮成长。基于以上分析，研究植物如何应对干旱，植物群落的物种多样性如何帮助植物抵御干旱，是必要和迫切的。

## 1.2 问题重述

- 根据要求，我们首先应该开发一个数学模型来预测植物群落在暴露于各种不规则天气周期时如何随时间变化。我们还需要考虑干旱周期中不同植物物种之间的相互作用。
- 其次，我们应该将我们的模型扩展到一个长期的时间和更大的环境。
- 第三，我们需要进一步讨论植物物种数量与植物群落所获得的利益之间的关系，并探索当物种数量增加时会发生什么。此外，我们应该注意物种类型对我们之前得到的结果的影响。
- 我们还需要研究在干旱条件下，物种数量对植物总种群的影响是否相同，频率更高或更低，变化更大。然后，我们应该考虑其他因素，如污染和栖息地减少等。
- 最后，基于以上所有结果，我们应该弄清楚需要做些什么来确保群落的生存能力，以及植物群落对更大环境的影响是什么。

## 1.3 文献综述

为了研究干旱环境下的植物群落，我们需要了解现有的植物群落模拟方法和相应的生态学原理。根据文献[1,2,3,4]，对于模拟，主要有三种方法，对于原理，主要有两种我们需要使用的原理。如下图所示：

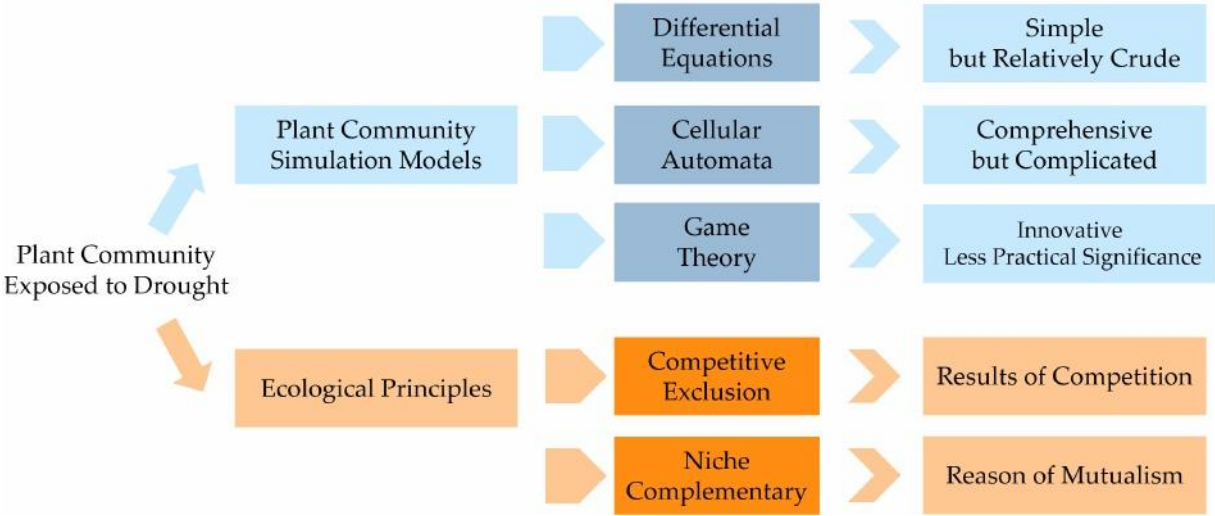


图 2:Literature review

1.4 我们的工作

这个问题要求我们探索植物与环境之间的相互作用，并测量物种多样性的影响。我们主要开展以下工作。

- 在分析植物生长、种间竞争、水资源竞争等几个因素的基础上，建立了 GIID 模型。
- 探索物种数量和物种类型的影响
- 探索其他因素的影响，如干旱频率、栖息地减少和环境污染的变化。

为了避免复杂的文字描述，我们使用流程图来展示我们的工作，如图 3 所示。

2 模型准备

2.1 假设和论证

为了简化给定的问题，我们做出以下基本假设:

假设 1:每种植物的吸水率与其生物量成正比。理由:根据文献[7]，当植物之间发生激烈竞争时，植物获得的每种资源与其生物量成正比。

假设 2:影响植物生长的主要因素是土壤湿度。而不同植物生长的最佳土壤湿度是不同的。

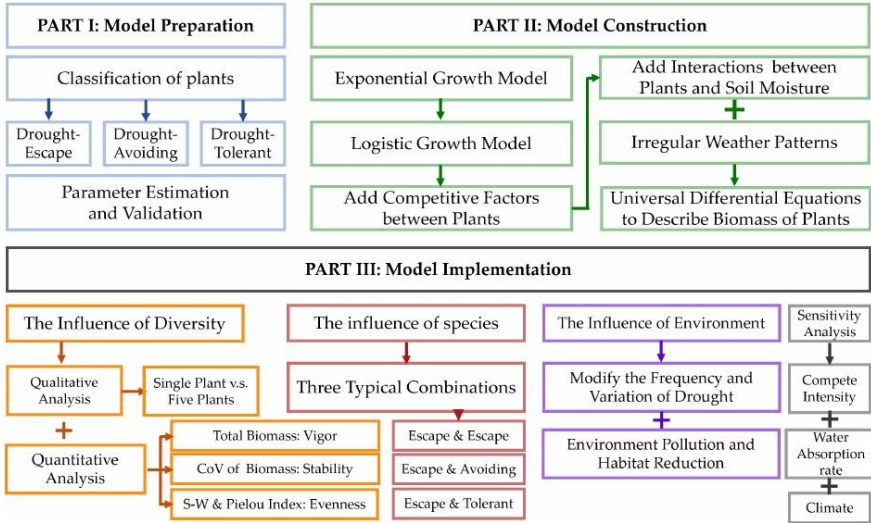


图 3:我们的工作

理由:影响植物生长的因素，如温度、湿度和阳光，在现实世界中是相互关联的。然而，我们只关注极端干旱下植物群落的生长情况。因此，为了简化我们的模型，我们忽略了其他因素，只考虑土壤湿度。植物在土壤湿度适中的情况下生长，会生长得很快，但在缺水或淹水的情况下就不能生长了。所以有一个最适土壤湿度。

假设 3:在适当的条件下，所有植物都有一个共同的环境容量。

理由:大多数植物都是生产者，以同样的方式获得能量(都来自光合作用)。在适当的条件下，它们都有机会吸收栖息地中所有的太阳能。因此它们可以达到相同的最大生物量，这意味着它们共享相同的环境容量。

假设 4:在我们的研究中，没有考虑植物入侵和气候模式突然变化等意外事件的影响。

理由:虽然植物生长在自然环境中，但为了简化我们的模型，我们假设植物群落处于相对封闭的环境中。因此没有入侵物种，也没有气候模式的大而快速的变化。

假设 5:在植物群落中，水的唯一来源是降水。

论证:群落获得水的方式可能有多种，比如露水、雾和降水。由于露水和雾携带的水分很少，我们忽略了它们的影响，只考虑降水。

2.2 符号

关键符号如表 1 所示。

表 1:表示法

Symbol	Unit	Description
$r_i$	$day^{-1}$	the inherent growth rate of the $i$ -th plant
$x_i$	$kg$	the biomass of the $i$ -th plant
$Env_i$	$kg$	the environmental capacity of the $i$ -th plant
$W$	—	the soil moisture
$bestW_i$	—	the optimum soil moisture of the $i$ -th plant
$\alpha$	—	the intensity of competition
$\beta$	—	the intensity of water absorption

2.3 植物分类

我们需要研究植物群落物种多样性与植物群落对干旱的响应之间的关系，因此我们必须在模型中包括几种不同的植物。然而，由于这些模型由几个耦合的微分方程和一堆参数组成，求解多个植物种群随时间变化的模型是很困难的。为了平衡计算效率和我们模型的准确性，我们根据植物应对干旱的不同策略将其分为三类，并在每一类中选择一到两种植物作为代表。

基于高晓燕[4]的研究，我们将植物分为以下三类:

- 抗旱植物:这类植物具有较高的内在生长速率，这使得它们有能力在干旱发生之前完成自己的生命周期。作为快速生长的代价，这些植物并不擅长应对干旱。一旦干旱来临时，它们的地上部分就会迅速枯萎，以减少水的消耗。典型的抗旱植物是黑德拉尼泊尔树和女贞树。



•抗旱植物:这些植物有一个适度的固有生长速度，然而，他们通常有能力抵御干旱。当土壤湿度下降时，这些植物可以通过关闭气孔或其他方式减少水分流失[7]，使其在干旱中生长一段时间。典型的抗旱植物包括马尾松和白杨。

•耐旱植物:这些植物具有相当低的固有生长速度。有些植物一整年甚至只长几厘米。这类植物的体内通常有特殊的结构来储存水分，这使它们能够从一年中很少的降雨中吸收大量的水分，从而保持生长。我们选择荒漠蒿作为代表品种。

基于以上分析，我们发现植物生长速度与抗旱能力之间存在权衡关系。然后，我们可以通过植物的固有生长速度和最适土壤湿度来区分这些植物。以固有生长率为横轴，以最佳土壤湿度为纵轴，我们可以标记出三种植物的位置，如图 4 所示。

2.4 数据收集和参数估计

在上文中，我们将植物物种分为三类，选取了 5 种具有代表性的植物。为了模拟它们在不同土壤湿度下的生长，我们需要收集或估算它们的固有生长速率和最适宜的土壤湿度。通过对[5]的研究，我们可以得到相关数据，如表 2 所示。

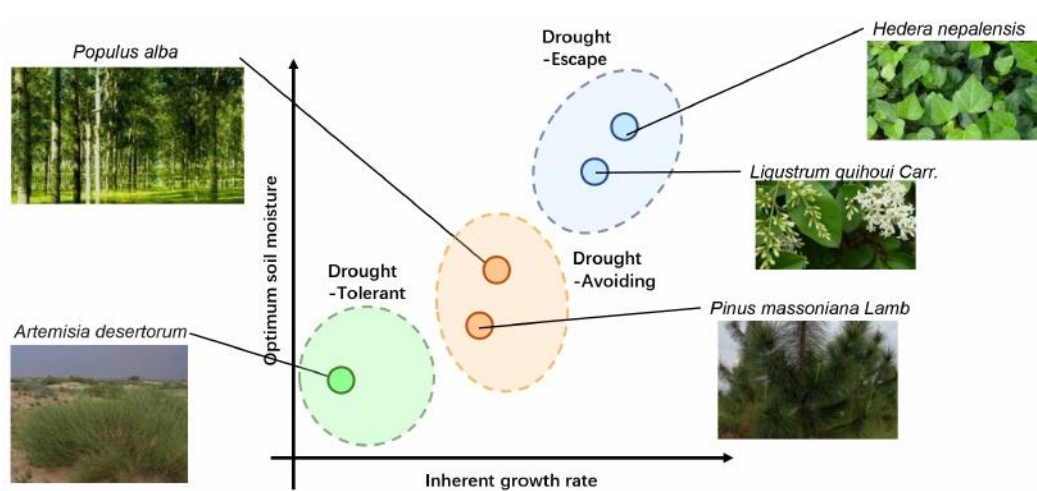


图 4:内在增长率和最佳湿度之间的权衡

表 2:内在生长率和最佳生存湿度

Species	Optimum Soil Moisture	Inherent Growth Rate
Hedera nepalensis	69%	$4.57 \times 10^{-3} \text{day}^{-1}$
Ligustrum quihoui Carr.	62%	$3.79 \times 10^{-3} \text{day}^{-1}$
Pinus massoniana Lamb	45%	$9.33 \times 10^{-4} \text{day}^{-1}$
Populus alba	53%	$1.15 \times 10^{-3} \text{day}^{-1}$
Artemisia desertorum	25%	$3.15 \times 10^{-4} \text{day}^{-1}$

我们无法直接从文献中得到固有生长率，所以需要对其进行估算。下面以马尾松 (Pinus massoniana Lamb)为例，阐明估算过程，讨论结果的合理性。文献[6]表明，这棵树高度为 2.5m，树干半径为 0.09m，在树干半径没有任何变化的情况下，在一个月内存长到了 7cm 高。考虑木材密度为常数，马尾松松的固有生长率可由下式估算：

$$r_{pop.al.} = \frac{\text{Increased Biomass}}{\text{Initial Biomass} \times 30\text{days}} = \frac{\text{Increased Volume}}{\text{Initial Volume} \times 30\text{days}} = \frac{7}{250 \times 30} = 9.33 \times 10^{-4} \text{day}^{-1} \quad (1)$$

表 2 中这 5 种植物的固有生长率和最佳土壤湿度与我们在 3.2 节阐述的特征一致:耐旱植物生长最慢, 避旱植物生长最快。而固有生长率越高, 对于干旱的耐受性越低。这说明我们估计的参数是合理的。

### 3 任务 1:GIID 模型

在本节中, 我们将建立 GIID 模型, 以描述植物的生长、植物与环境的相互作用以及不规则干旱的影响。

#### 3.1 植物的生长和竞争

考虑到植物种群往往难以直接计数, 最好选择植物生物量来开发植物生长方程。

首先, 我们考虑理想的情况, 植物可以在无限空间和其他资源的情况下无限生长。设  $r_i$  表示第  $i$  株植物的固有生长速率, 其生物量  $x_i$  应满足以下式:

$$\frac{dx_i(t)}{dt} = x_i(t)r_i \quad (2)$$

由于生长环境有限, 根据假设 3, 所有植物共享一个共同的环境容量  $Env$ , 因此固有生长率将线性下降, 即  $r_i(t) = r_i - x_i/Env$ 。因此, 我们引入 Logistic 增长模型, 那么植物生长方程应该改写如下:

$$\frac{dx_i(t)}{dt} = x_i(t)r_i(1 - \frac{x_i(t)}{Env}) \quad (3)$$

此外, 我们应该选择植物的初始生物量。我们假设各种植物的初始生物量是相同的, 也就是  $x_0$ :

$$x_i(0) = x_0 \quad (4)$$

最后, 我们得到如下一阶非线性微分方程:

$$\begin{cases} \frac{dx_i(t)}{dt} = x_i(t)r_i(1 - \frac{x_i(t)}{Env}) \\ x_i(0) = x_0 \end{cases} \quad (5)$$

通过求解上述微分方程, 我们可以得到植物生物量与时间的关系。

$$x_i(t) = \frac{Env}{1 + (\frac{Env}{x_i(0)} - 1) \exp(-r_i t)} \quad (6)$$

当不同种类的植物生活在同一地区时, 不同物种之间的相互作用是不可避免的。这是因为多种植物的生态位存在重叠。它们争夺营养和阳光等自然资源。在这种情况下, 一种植物的生长和繁殖受到其他植物的影响。



Lotka-Volterra 模型在处理物种间竞争问题时很有用。其基本思想是，一个物种(第 i 种植物)在生长过程中会受到所有其他物种的抵抗。假设一块土地上生长着 n 种植物，那么描述第 i 种植物生物量的方程将被改写为:

$$\frac{dx_i(t)}{dt} = x_i(t)r_i(1 - \frac{x_i(t)}{Env} - \alpha \sum_{j=1, j \neq i}^n \frac{c_j}{c_i} x_j(t)) \quad (7)$$

其中， $\alpha$  为竞争的强度。 $c_i$  是第 i 个植物的竞争力，它是一个归一化到[0,1]范围的常数。方程中的  $c_j/c_i$  项表示第 j 个植物对第 i 个植物的影响。因此，工厂的竞争力越高，它在竞争中获胜的可能性就越大。

### 3.2 植物与水的相互作用

#### 3.2.1 水与环境容量的关系

上面，我们设计了模型来描述环境约束下的植物生长，以及物种之间的相互作用。然而，植物与更大环境之间的相互作用对竞争也有重要作用。根据假设 2，在干旱条件下，土壤湿度是决定植物生死的最重要因素。

其中， $\alpha$  为竞争的强度。 $c_i$  是第 i 个植物的竞争力，它是一个归一化到[0,1]范围的常数。方程中的  $c_j/c_i$  项表示第 j 个植物对第 i 个植物的影响。因此，工厂的竞争力越高，它在竞争中获胜的可能性就越大。

$Env_i$  有几个重要的特性:

- 当 W 等于  $bestW_i$  时， $Env_i$  将等于  $Env$ ;
- 当 W 和  $bestW_i$  之间存在巨大差异时，这意味着  $|W - bestW_i| \rightarrow +\infty$ ， $Env_i$  将接近于零。

根据中心极限定理，当植物种类的数量趋于无穷大时，每个植物的环境容量应该遵循正态分布，因此我们可以将环境容量表示为:

$$Env_i = Env \times \exp(-\frac{(W - bestW_i)^2}{MNW_i}) \quad (8)$$

其中  $MNW_i$  是控制衰减速率的常数，称为生态学中第 i 株植物的水分生态位宽度。根据[5]的研究，当土壤湿度下降到其最佳水平的 20%时，植物很难存活。所以当  $W=0.2bestW_i$  时，我们假设第 1 株植物的生物量只能达到  $0.01Env$ :

$$0.01Env = Env \times \exp(-\frac{(0.8bestW_i)^2}{MNW_i}) \quad (9)$$

通过解上述方程，我们可以得到  $MNW_i = 0.14bestW$

#### 3.2.2 土壤湿度的变化

在植物生长过程中，土壤湿度不是一个常数。由于植物吸收、降雨和蒸发的综合作用，土壤水分 W 会随时间变化。W 的变化与各植物吸收的水分有关，也受降水  $p(t)$  和蒸发速率的影响。因此，我们可以用下面的微分方程来描述土壤水分的变化:

$$\frac{dW(t)}{dt} = -\beta \sum_i x_i(t)W(t) - \gamma W(t) + p(t) \quad (10)$$

$\beta W(t)x_i(t)$ 为第  $i$  株的吸水率。

根据假设 1，每株植物吸收的水分与其生物量成正比。此外，相关研究[7]表明，当土壤湿度变高时，植物的吸水率也会增加。为了简化模型，我们假设吸水率也与土壤湿度  $W(t)$ 成正比。因此,第  $i$  株的吸水率可写成 $\beta W(t)x_i(t)$ ，  $\beta$ 为吸水强度。

$\gamma W(t)$ 为蒸发速率。

文献[7]表明，亚热带或温带地区土壤的蒸发速率与土壤湿度成正比。因此，蒸发速率可表示为 $\gamma W$ ，而 $\gamma$ 是描述蒸发强度的常数。根据草地蒸发速率的监测数据，我们可以估计出 $\gamma=0.12\text{day}^{-1}$ 。

• $p(t)$ 表示降水量

根据假设 3，这是为植物群落供水的唯一途径。它可以从天气记录中获得。

### 3.3 不规则天气的模拟

为了预测当植物群落暴露于各种不规则的天气周期和降水应该充足的干旱时间时物种是如何变化的，我们需要模拟天气条件。因此，我们设计了一个函数来描述植物群落中的周期性和非周期性降水，如下所示：

$$p(t) = \left[ A_0 + A_1 \cdot \left| \sin\left(\frac{\pi}{T}t\right) \right| + A_2 \cdot \delta(t - t_0) \right] \times \frac{1+I}{2} \quad (11)$$

这里

• $A_0$  为全年最小降水量，也代表旱季降水量。

• $A_1 \cdot \left| \sin\left(\frac{2\pi}{T}t\right) \right|$ 是一个周期为  $t$  的函数，表示降水的周期性变化。为了使模拟更逼真，我们设  $T=1$  年。

• $A_2 \cdot \delta(t-t_0)$ 表示随机发生的极端天气。这  $0$  是极端天气发生的时间。

• $(1+I)/2$  表示随机发生的干旱。一年内， $I$  只能设置为  $0$  或  $1$ 。当我取  $0$  时，这一年的降水量是正常年的一半。这就意味着发生了严重的干旱。我们假设每年发生干旱的概率是  $30\%$ 。

### 3.4 模型实现

基于上述植物生物量生长、竞争以及植物与更大环境相互作用的模型，我们最终可以得到该模型的通用微分方程：

$$\begin{cases} \frac{dx_i(t)}{dt} = x_i(t)r_i\left(1 - \frac{x_i(t)}{Env}\right) - \alpha \sum_{j=1, j \neq i}^n \frac{c_j}{c_i} x_j(t) \\ \frac{dW(t)}{dt} = -\beta \sum_i x_i(t)W(t) - \gamma W(t) + p(t) \end{cases} \quad (12)$$

因为我们无法直接得到方程的解析解，所以需要使用一些数值方法。但是，这个方程集不适合在 Matlab 中使用 4 -5 阶龙格-库塔解算器，因为  $p(t)$ 项受到一些随机因素的影响。

响。考虑到这只是一个 1 阶系统，我们通过将微分方程转化为差分方程来离散它。接下来，我们以时间间隔 $\Delta t= 5\text{days}$  递归求解。因此，得到的结果如下：

3.4.1 单物种群落

为了观察周期性天气波动和非周期性干旱条件下各种植物生物量随时间的变化，我们首先选择了避旱型的马尾松(*Pinus massoniana* Lab)和避旱型的尼泊尔黑德拉(*Hedera nepalensis*)。然后，我们单独种植它们，不考虑它们与其他植物的竞争。最后，结果如下：

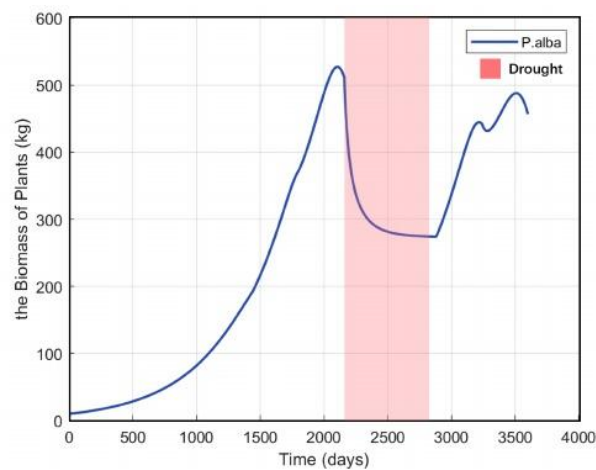


Figure 5: Biomass of *Pinus massoniana* Lab

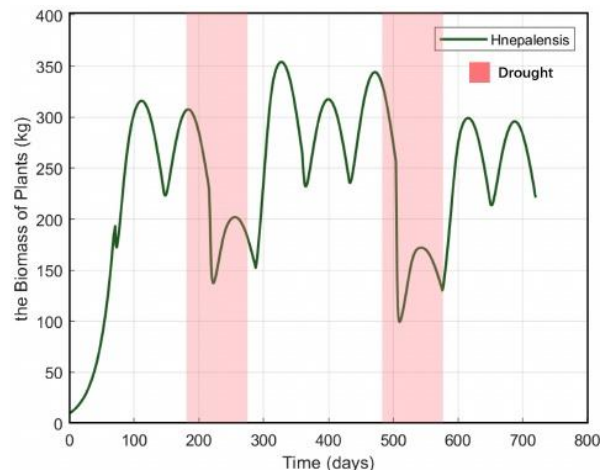


Figure 6: Biomass of *Hedera nepalensis*

有了这两个图的结果，我们可以发现几个显著的现象：

- 两种植物的生物量都受到周期性天气变化的影响，从而产生波动。马尾松的消长比尼泊尔树要小。这主要是因为马尾松属抗旱植物，对土壤水分不太敏感。相反，尼泊尔树作为一种抗旱植物，只有在高土壤湿度的条件下才能生长。因此，当干旱发生时，尼泊尔树更容易受到影响。
- 在干旱恢复过程中，尼泊尔树恢复相对较快。因为它具有较大的固有生长率，这使得它在土壤湿度适合其生长时，能够迅速恢复其生物量。

如上所述，这两种植物的生物量随时间的变化差异明显。此外，它们与植物自身的最佳土壤湿度和固有生长速率一致。这表明我们的模型是合理的。

3.4.2 五种群落

为了研究多物种植物群落如何应对干旱，我们模拟了五种植物相互作用时生物量随时间的变化。

从图 7 中，我们可以得出以下结论：

- 在我们设定的条件下，两种抗旱植物(尼泊尔树和基胡树)成为群落的优势种。然而，耐旱植物(*a.d ortonum*)的生物量很少，只有在出现干旱和其他植物种群减少的情况下才能生长。这主要是由于耐旱植物的固有生长率非常低，竞争能力较弱。
- 同一类型植物的生物量随时间的变化相似，而不同类型植物的生物量则存在较大差异。

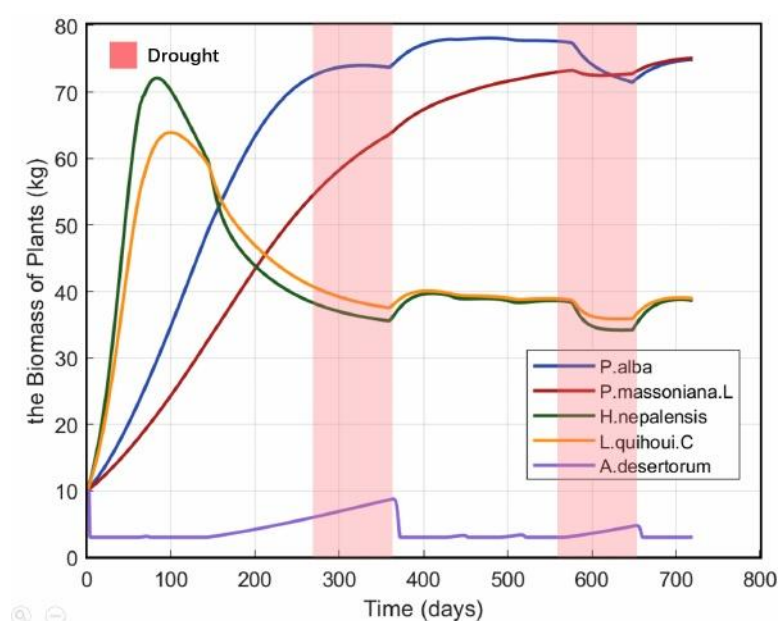


图 7:五种物种生物量随时间的变化

在模拟过程中，该植物群落经历了演替过程:开始时，两种抗旱植物的生物量快速增长并占优势;然而，随着抗旱植物的生长(P。随着抗旱植物(p . alba 和 p.a massoniana. l)的生长，抗旱植物的生物量逐渐下降。这是因为避旱植物竞争能力弱，对土壤水分的要求高。

在五种植物群落中，总生物量比单一植物群落挥发性小得多。

4 任务 2 和任务 3:物种多样性的影响

通过上述植物群落的建模，我们发现气候的周期性变化和不规律的干旱都会导致植物生物量的变化。从上面的图 6 和图 7 中，我们可以得出结论，当五个物种共存时，生物量的变化要比只有一个物种生存时窄得多。因此，探索物种多样性的影响是很重要的。

4.1 任务 2:物种数量的影响

4.1.1 定性分析

为了定性分析物种数量的影响，我们模拟了单一植物群落和五种植物群落。然后我们观察了这些群落中每个物种的生物量。为了使我们的模拟更有效地描述群落的长期变化，我们将模拟时间设置为 50 年。得到的结果如下：

从图 8 和图 9 中，我们可以清楚地看到气候周期和不规律干旱的发生对不同社区的影响。

- 周期性气候和不规则干旱都会给生物量带来波动:周期性气候会给各种植物的生物量带来较小的波动，而不规则干旱则会因为持续时间更长而带来较大的波动。

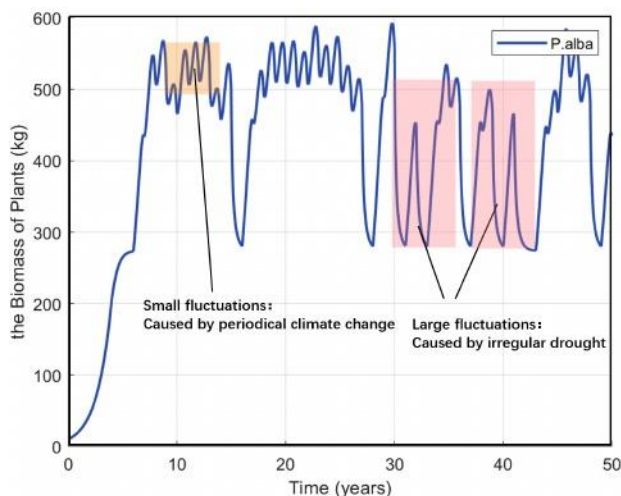


图 8:单一植物群落生物量

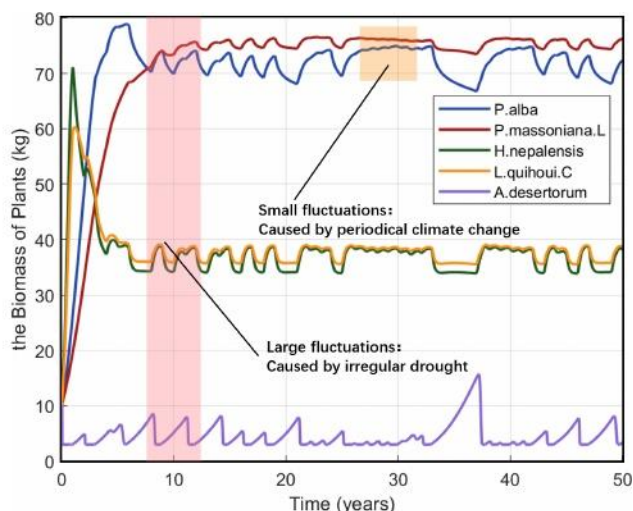


图 9:五种植物群落生物量

•五种植物群落的总生物量低于单一植物群落，这是由于物种之间对水和其他资源的竞争。

•五种植物共存时总生物量波动较小，表明五种植物群落比单一植物群落具有更大的稳定性。

#### 4.1.2 定量分析

为了验证群落实际上是受益于植物共存，我们应该定量描述其特征。受西北地区群落研究的启发，我们将使用几个易于计算的具有代表性的指标来评价群落。

一个群落最重要的指标是总生物量，它反映了群落内的植物是否生长旺盛。若第  $i$  个植物的生物量记为  $x_i$ ，则群落的总生物量  $TB$  为所有植物的生物量之和。由于群落的总生物量随时间不断变化，因此我们取总生物量的平均值作为衡量群落繁荣程度的指标。

$$\overline{TB} = \frac{1}{T_{\max}} \int_0^{T_{\max}} \sum_{i=1}^n x_i(t) dt \quad (13)$$

式中的  $T_{\max}$  为运行模拟程序所需的总时间。

我们知道群落总生物量随时间的变化与群落的稳定性有关。总生物量变化越小，当群落面临不规律的干旱时，生物量损失越小，这意味着群落更稳定。一般来说，我们可以用总生物量的标准差来衡量其变化，但标准差受到数据均值和维数(测量单位)的影响。为了消除这种影响，我们定义了一个无量纲指标:总生物量的变异系数( $CoV$ )。我们可以用总生物量的标准差除以平均值来计算这个指标:

$$CoV = \frac{\text{std}(TB)}{\overline{TB}} = \frac{\sqrt{\int_0^{T_{\max}} (TB(t) - \overline{TB})^2 dt}}{\overline{TB}} \quad (14)$$

在物理学中，我们通常用“熵”来衡量一个系统的无序程度。

Shannon-Wiener 指数[9]是一种衡量的物种均匀度，灵感源自熵的概念：在一个群落中，每个物种的平均数量为  $\bar{x}_i = \frac{1}{T_{\max}} \int_0^{T_{\max}} x_i(t) dt$ ，上面已经定义的总平均生物量为  $TB$ 。那么第  $i$  个物种的比例为  $\bar{x}_i / TB$ 。香农维纳指数（香农指数）的定义为：

$$H = \sum_{i=1}^n -\frac{\bar{x}_i}{TB} \log \frac{\bar{x}_i}{TB} \tag{15}$$

由其表达式可知，当各物种所占比例相同时，S-W 指数达到最大值，即  $\bar{x} = TB/n$ 。各物种分布越不均匀，S-W 指数越小。

S-W 指数衡量的是群落的绝对均匀度，由于其最大值为  $\log n$ ，所以定义 Pielou 指数来衡量群落的相对均匀度：

$$J = \frac{H}{\log n} \tag{16}$$

Pielou 指数是一个介于 [0,1] 之间的值，用来衡量社区当前的均匀度与社区所能达到的最大均匀度之间的关系。

### 4.1.3 模型实现与验证

我们在第 2.4 节中收集了 5 种植物的数据，其中 2 种是抗旱植物，2 种是抗旱植物，1 种是耐旱植物。现在，我们将通过在群落中分别种植 1 到 5 种植物来改变群落中的植物数量。然后，我们将模拟不同植物的生物量随时间的变化，并利用计算结果计算上述定义的指标。我们将尝试所有可能的植物组合，例如，当物种数量为  $n = 2$  时，总共有  $C_5^2 = 10$  组合。

我们首先确定了总生物量与物种数量之间的关系，如图 10 所示。然后我们观察了群落稳定性之间的关系(以生物量的 CoV 来衡量)，如图 11 所示。图中的每个点代表一个物种组合。而直线将每种物种组合的指标平均值与群落中不同的物种数量联系起来。

从这些图中，我们可以注意到两个显著的现象：

- 随着物种数量的增加，总生物量的平均值先增大后减小。

当种数为 2 时，总生物量最大。进一步，当物种数量从 1 个增加到 2 个时，总生物量也变得更高。这是由于某些物种之间的互补效应，其机制将在下面讨论。而当物种数量从 2 个增加到 5 个时，总生物量就会变低。这是因为群落中有太多的物种，这加强了对水和其他资源的竞争，这种竞争缩小了每个植物物种的生存空间。

- 随着物种数量的增加，总生物量的 CoV 呈下降趋势。

这表明物种数量越多的群落，总生物量的波动越小。也就是说，它们更稳定，抗旱能力更强。



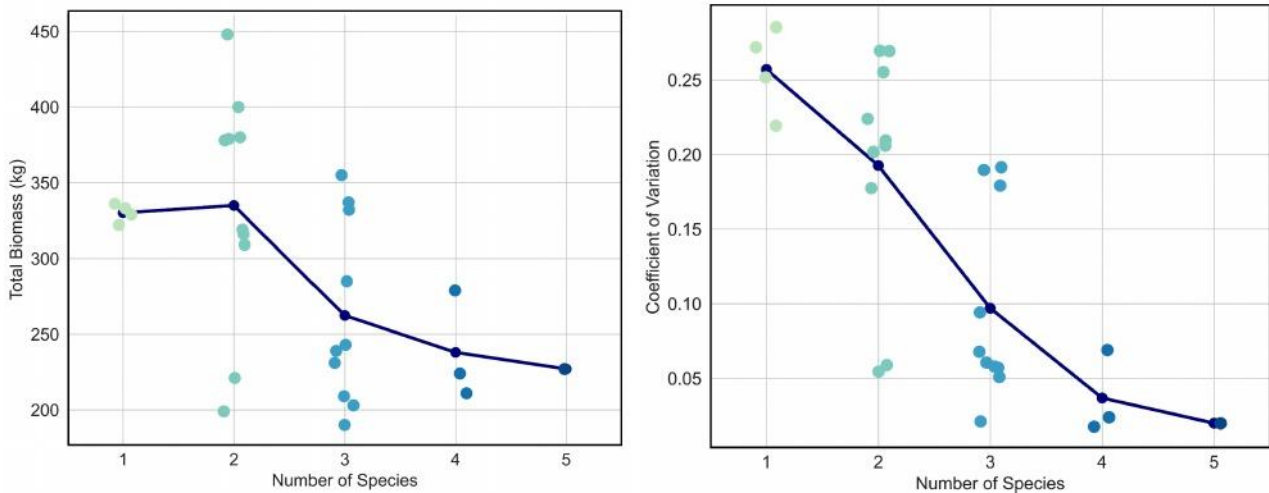


图 10:总生物量关系图 11:总冠状病毒与种数生物量与种数关系图

S-W 指数与物种数量的关系如图 12 所示。Pielou 指数与物种数量的关系如图 13 所示:

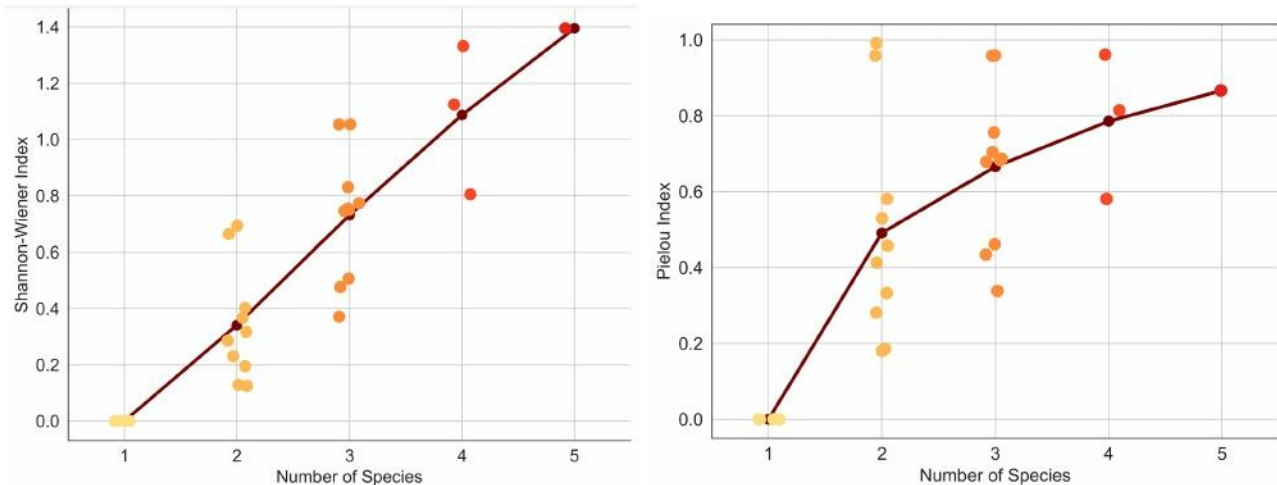


图 12:S-W 指数与图 13:Pielou 指数与物种数的关系

从图中可以看出，随着物种数量的增加，S-W 指数和 Pielou 指数的值呈增加趋势。当种数达到 5 种时，Pielou 指数达到 0.87。这说明物种在群落中的分布已经非常接近于均匀分布。因此，我们得出群落中物种数量越高，各物种的平衡发展越好。这是因为当物种数量越高时，种间竞争就越激烈，这使得任何一种植物都很难拥有远远超过其他植物的生物量。

根据我们的结论，虽然较高的物种数量可能导致群落的总生物量减少，但总生物量的变异会减小。此外，群落的抗旱能力也会增强。同时，群落内的物种分布也会更加均匀，每一株植物都有足够的生存和发展空间。它们与相关研究的结果是一致的，因此体现了我们模型的合理性。与单植物群落的情况相比，有两种植物时总生物量略有增加，抗旱性显著增加，因此至少有两种不同的植物可以使群落受益。

#### 4.2 任务 3:物种类型的影响

上面，我们探讨了物种数量与总生物量之间的关系，我们还描述了物种数量与稳定性之间的关系。然而，从图 10 和图 11 也可以明显看出，不同物种组合的总生物量和冠状病毒有显著差异。例如，如果群落中有两个不同的物种，则总生物量最低为 200kg，



总生物量最高为 400kg。由此可见，物种的类型也会对我们的模型产生很大的影响。为了分析这种影响，我们选择了三种典型的物种组合，每种组合由两个不同的物种组成，我们将分别模拟每种物种组合。

4.2.1 三种具有代表性的物种组合

如果一个群落中的两个物种具有相同的固有增长率、耐旱性和竞争能力，那么它们的生物量将以相同的模式变化。正是这两个物种的不同属性，导致了它们生物量趋势的差异。在此基础上，我们选择了 3 种具有代表性的物种组合:(a)尼泊尔石竹(*H.nepalensis*)和 *L.quihoui.C*，它们都属于抗旱植物，各属性差异不大;(b)尼泊尔石竹属避旱植物， *alba* 属避旱植物。两种植物的最佳土壤湿度存在适度差异。(c)尼泊尔石竹和荒漠石竹分别属于抗旱植物和耐旱植物，它们的最适土壤湿度差异较大。图 14 显示了每一种物种组合的生物量随时间的变化规律:

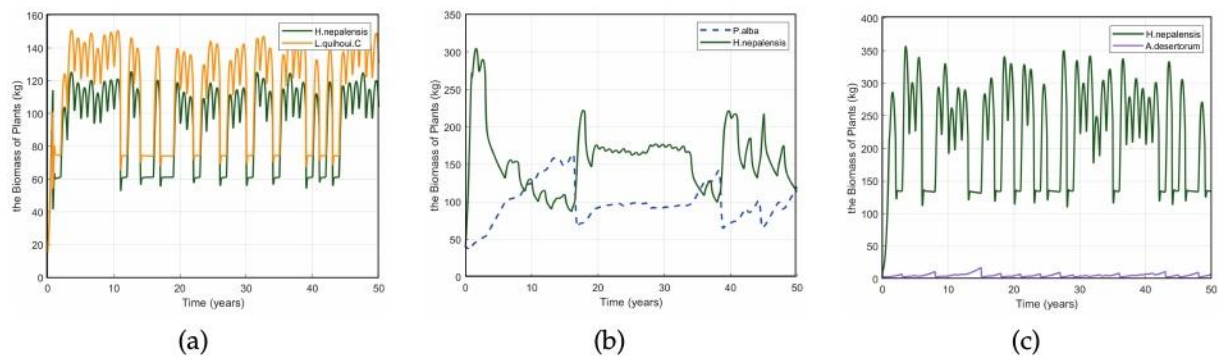


图 14:不同组合间的生物量比较

从图 14 中，我们可以总结出这三种不同物种组合的生长格局。

- 在两种抗旱植物组合形成的群落(a)中，两种植物的生物量同步变化:均在干旱来临时急剧下降，在干旱结束后迅速恢复。这是因为两种植物具有相似的最适土壤湿度，因此两者都受到干旱的显著影响。
- 在避旱植物和避旱植物组合形成的群落(b)中，两种植物的生物量也受到干旱的显著影响。但两种植物的生物量表现出相反的趋势。这是因为在降水充足时期，土壤湿度较高，适合抗旱植物生长，可以成为优势种，而抗旱植物由于竞争的限制，生长非常缓慢。在干旱期，环境不适合避旱植物生长，因此其生物量明显减少，竞争压力减小

面对抗旱植物，使抗旱植物能在干旱中生长。

- 在抗旱植物和耐旱植物组合形成的群落(c)中，几乎只有抗旱植物在生长。而耐旱植物在该群落中几乎绝种。这可能是因为这两种植物生长所需的条件差异太大，在同一群落中共存是非常困难的。而耐旱植物的竞争能力较低，导致其灭绝。

三种物种组合的总生物量随时间变化趋势如图 15 所示。并且我们还分别计算了三种组合生物量的总生物量和 CoV，如表 3 所示。

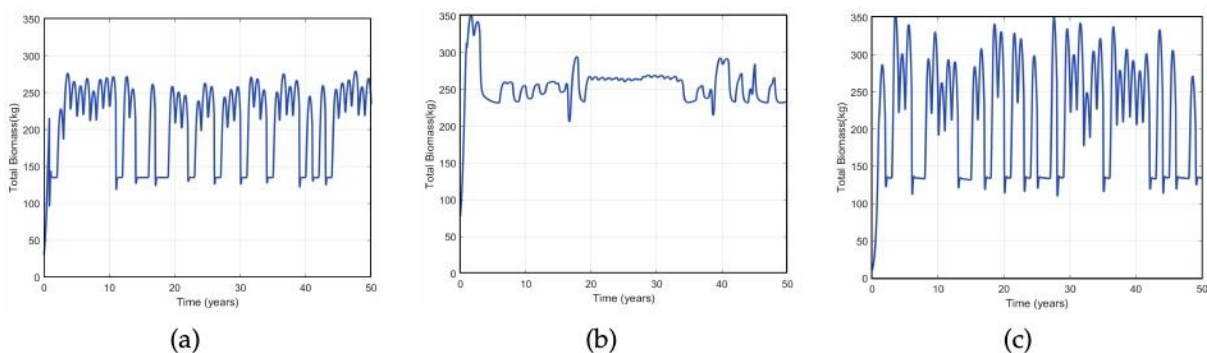


图 15:不同物种组合的总生物量

表 3:总生物量和变异系数

Combination	Total Biomass(kg)	CoV of Biomass
(a)	206.5	0.1526
(b)	250.3	0.0632
(c)	220.8	0.1051

4.2.2 我们的结论

从图 15 和表 3 中我们可以发现，物种组合(a)和(c)的生物量波动相当大，甚至在干旱发生时损失了近一半的总生物量。相反，物种组合(b)的生物量波动较小，总生物量也高于其他两种物种组合。这是因为物种组合(b)是由抗旱植物和抗旱植物组成的，它们的最适土壤湿度不同，使得这两个物种的优势可以互补。在降水充足期和干旱期，群落中存在不同的优势种，导致群落总生物量相对稳定。相比之下，在物种组合(c)中，两种植物差异太大，无法共存。因此，我们得出结论，物种组合对总生物量和群落稳定性都有很大的影响。一般来说，群落内植物间土壤湿度差异越显著，植物群落越容易在急剧变化的环境中生存。群落的稳定性和总生物量一般也较高。当然，每种植物之间的差异不应该太大，因为太大的差异可能导致其中一个物种的灭绝。

5 任务 4,5 和 6:环境变化对物种的影响

在本节中，我们将讨论外部环境变化对群落的影响，这些变化可能表现为干旱频率或程度的变化、栖息地侵占、环境污染等。

5.1 任务 4:干旱的幅度和频率的变化

现在，我们讨论干旱强度和频率的变化对社区的影响。在上面用于模拟降水的方程 11 中，我们将干旱的概率设置为 30%，并将干旱年的降水量设置为正常年的 1/2。当干旱发生的频率增加时，我们将干旱发生的概率调整为 50%;当干旱程度增加时，我们将干旱年的降水量调整为正常年的 1/3。在改变干旱的频率和程度后，我们模拟了一个五植物群落内每个物种的生物量随时间的变化，并绘制了该群落的总生物量曲线;

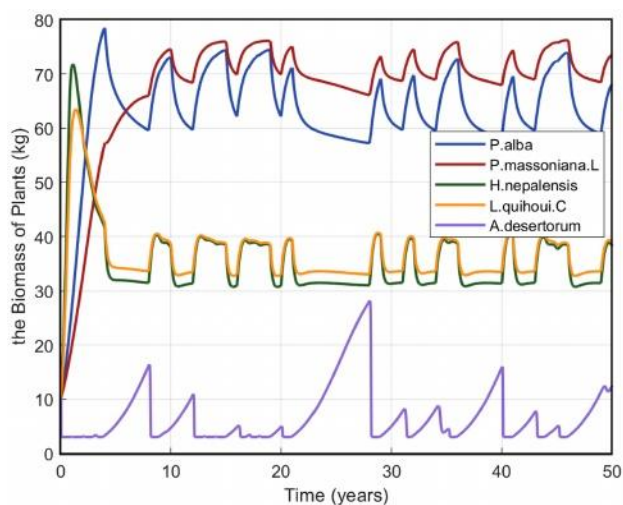


图 16:更严重干旱时每种植物的生物量

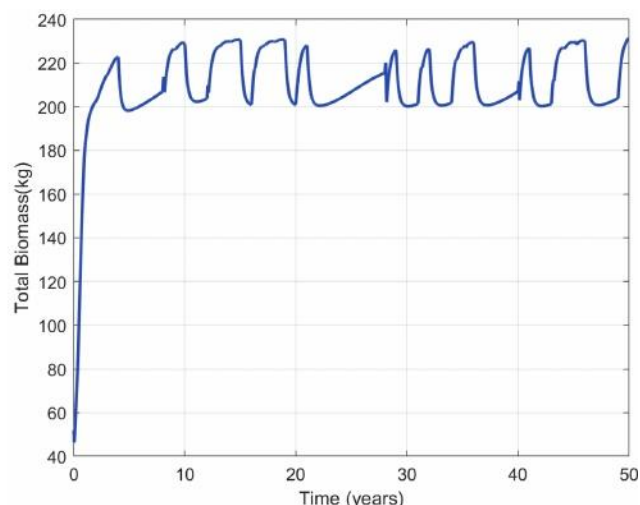


图 17:群落的总生物量

可以看出，遭受更严重干旱的群落与之前的有很大的不同。从图 16 和图 17 中，我们可以得出两个结论：

- 干旱程度和频率的增加导致群落中物种分布的变化

抗旱植物和耐旱植物的生物量都减少，而它们的减少为耐旱植物的生存留下了空间。因此，耐旱植物的生物量在干旱期间显著增加。

- 在极端干旱气候下，群落生物量波动保持较小(不超过 10%)。

这是由于干旱期间耐旱植物的生长，说明五植物群落的稳定性较强。

然后，我们应该量化干旱强度和频率的增加实际上是如何影响群落的总生物量和稳定性的，以及物种多样性的增加是否真的能帮助群落抵御干旱。所以我们改变群落中植物的数量，分别放入 1 到 5 个物种到群落中。我们通过计算总生物量来衡量群落的活力，以及总 CoV 用生物量来描述稳定性。下面的图 18 和图 19 是我们的计算结果。在这个模拟中，我们也尝试了所有的物种组合，每个点代表一个物种组合，直线连接了所有物种组合的平均值。

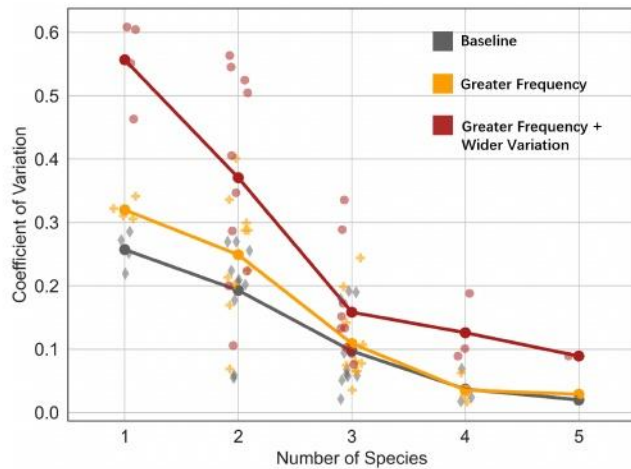
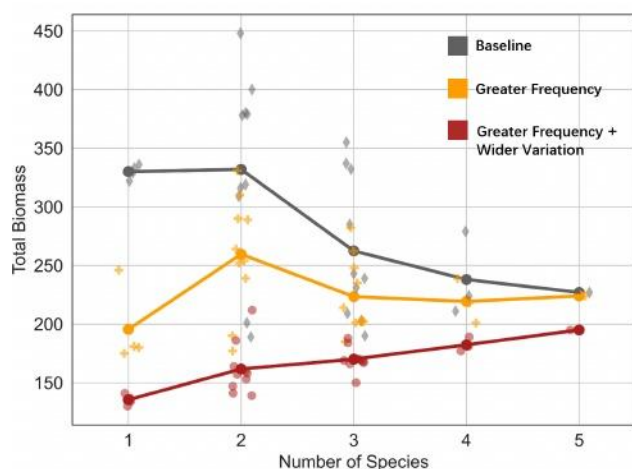


图 18 不同干旱条件下总生物量图 19 不同干旱条件下总生物量冠状病毒

从上图中我们可以发现：

- 随着干旱的加剧，群落的总生物量必然会减少。当干旱条件取初始值(干旱概率 30%，干旱年降水量减少到 1/2)时，群落总生物量最大;当干旱发生频率增加时，群落总

生物量减小;同时增加干旱发生频率和干旱程度时，群落总生物量进一步减少。这是因为干旱环境不适合大多数植物的生长，可能会增加群落内部对水资源的竞争。

- 干旱越严重，物种多样性对群落的贡献越大。

从总生物量曲线的趋势来看，当干旱条件取初始值时，随着物种数量的增加，总生物量先增加后减少。当干旱频次增加时，总生物量仍呈先增加后减少的趋势，但增加幅度变大，减少幅度变小。当干旱频率和干旱强度同时增加时，总生物量随物种数量的增加而增加。这可以用上面提到的互补效应来解释:在干旱发生期间，耐旱植物可以生长来补偿其他植物的生物量损失，而且干旱越强烈，这种互补效应就越显著。

- 干旱增加了群落生物量的波动，但物种数量的增加总能减少这种波动。

从总生物量的冠状病毒变化趋势来看，干旱越严重，冠状病毒越高。这是因为严重的干旱通常伴随着降雨的快速变化，这将导致群落的生物量也发生快速变化。无论干旱程度如何，冠状病毒总是随着群落中物种数量的增加而减少。也就是说，物种数量的增加总是导致群落的稳定性更高。

此外，为了模拟干旱频率的减少，我们将干旱发生的概率设置为 10%，干旱年的降水量仍然设置为 nor-的 50%mal 年。我们绘制了群落总生物量随物种数量的变化图如下：

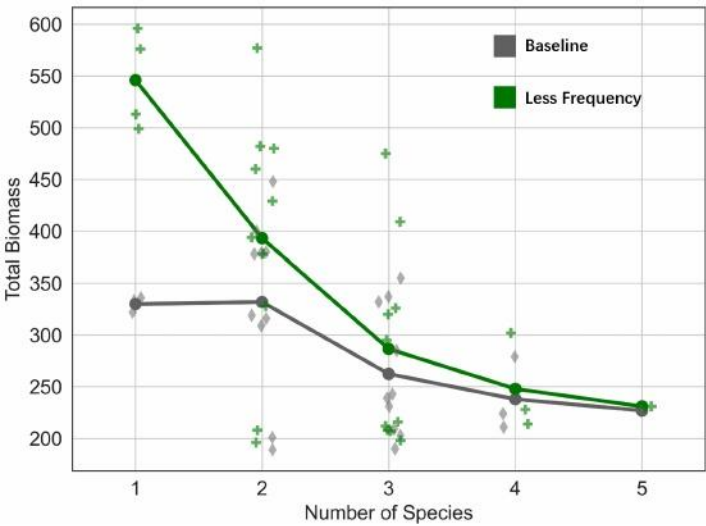


图 20:总生物量与物种数的关系

此时，群落生物量随着物种数量的增加而不断下降，因为此时干旱发生较少，多物种群落的互补效应不显著。相反，多物种间的竞争限制了总生物量的增加。

5.2 任务 5:栖息地减少和环境污染的影响

在本节中，我们将研究栖息地减少和污染的影响。可用于植物生存的总土地一直受到伐木的挤压，因此造成了社区环境容量的减少。此外，由于过度排放，一些土地被污染，这使得植物难以生存。那么社区中实际可供植物使用的土地就会减少，这也会导致环境容量的减少。因此，栖息地减少和污染的后果可以归结为环境容量的减少。

因此，我们将逐渐减少植物群落的环境容量，并在此过程中观察植物生物量的变化。我们将环境容量设置为阶跃函数，模拟栖息地逐渐减少或环境污染的过程：



$$Env = \begin{cases} 1000 & t \in [0, 10](\text{years}) \\ 600 & t \in [10, 20](\text{years}) \\ 500 & t \in [20, 30](\text{years}) \\ 400 & t \in [30, 40](\text{years}) \\ 300 & t \in [40, 50](\text{years}) \end{cases} \tag{17}$$

该函数表示在[0,10]年，栖息地没有减少，环境没有受到污染，而在[10,20]年，环境容量减少到原来的 60%，以此类推。最后，在[40,50]年，环境容量减少到原来的 30%。模拟了单一植物群落和 5 个植物群落中不同植物生物量随时间的变化，并将后 4 个阶段的平均生物量与环境容量为 Env= 1000 时的平均生物量进行了比较(环境没有被污染，栖息地也没有减少)。我们计算了生物量损失率，结果如图 21 和图 22 所示。

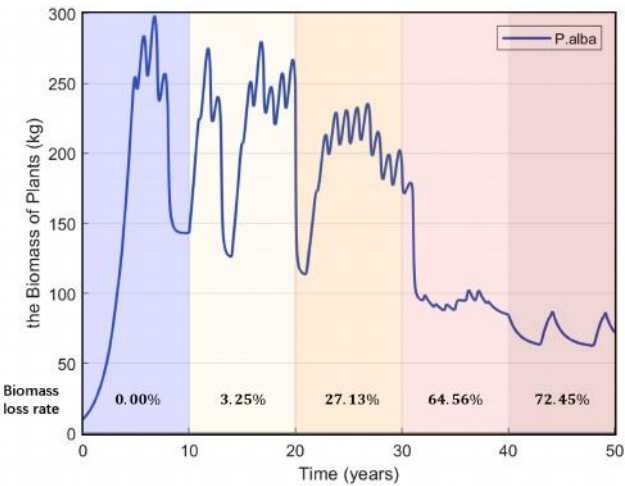


图 21:单一植物群落生物量

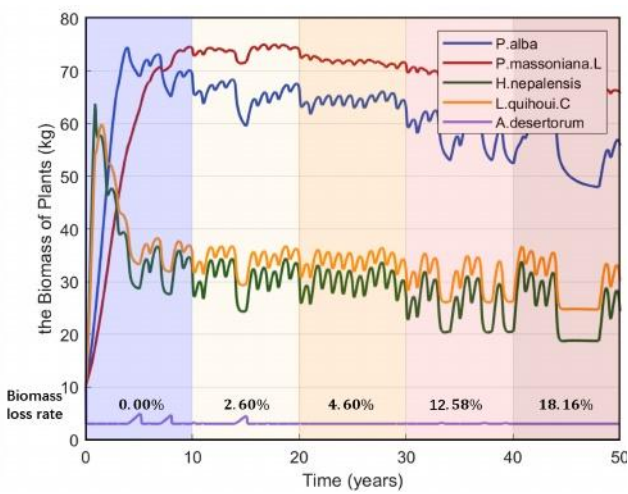


图 22:5 个植物群落生物量

从这些数字中，我们可以得出三个显著的结论：

- 生态系统的总生物量随着环境容量的减少而减少。

当环境容量减少到原来的 70%时，单一植物群落和 5 个植物群落的生物量分别减少 72.45%和 18.16%。

- 物种多样性可以帮助群落抵御环境污染

单一植物群落易受环境污染或生境减少的影响。当环境容量减少到原来的 40%时，生物量已经损失了 60%。当群落遭受干旱时，生物量保持在较低水平，群落几乎失去了从干旱影响中恢复的能力。而 5 个植物群落在环境容量降至初始的 30%时，生物量仅损失 19%，且各物种的生物量在受干旱影响后仍有恢复。这表明，多物种共存不仅使群落具有更好的抗旱能力，而且对环境污染和栖息地减少也有更好的抵抗能力。

### 5.3 任务 6:关于群落生存能力的进一步讨论

#### 5.3.1 确保社区生存能力

在上述分析中，考虑干旱和不规则天气周期的影响，我们获得了描述植物生物量变化的微分方程模型。综合以上所有结论，我们发现植物群落的长期生存能力主要取决于三个层面:种群水平、群落水平和生态系统水平。

- 种群水平我们发现，各种植物的抗旱性是不同的。考虑到未来干旱将不可避免地增加，为了保证植物群落的生存能力，我们最好选择土壤最佳湿度相对较低的植物，比如

耐旱植物。在不同土壤湿度下，优势种从抗旱植物到抗旱植物各不相同。因此，可适度种植耐旱植物，以提高干旱到来时群落的稳定性。

- 群落水平我们发现，多物种群落比单物种群落更稳定。因此，我们应该确保在一个植物群落中至少存在两种不同的植物。同时，我们发现不同植物的特性是存在差异的，所以我们在选择物种的时候要格外注意。我们应该选择差异相对较大的植物，这些植物可以为植物群落提供生态位互补，使其在面对干旱等不利天气时具有弹性。但是，我们应该避免使两个物种之间的差异过大，以防止其中一种植物在竞争中灭绝。

- 生态系统水平我们发现污染和栖息地的减少会对植物群落产生更大的影响，因此我们应该呼吁人们保护环境，减少污染排放，并警惕可能破坏植物栖息地的入侵物种等因素。

**5.3.2 群落对大环境的影响**

- 植物群落是生态系统的一部分，其中物种的数量和类型也会影响生态系统的稳定性。

- 由于许多植物都有很大的根系，当它们茁壮成长时，它们可以起到土壤固结剂的作用，从而预防和控制土壤沙漠化。

- 植物是生态系统的生产者，因此一个稳定的植物群落可以为该地区提供必要的能量，从而维持各种生物在干旱条件下的生存。

因此，植物群落对环境的影响不容忽视。

**6 敏感性分析**

在上面的估计中，有几个未知参数没有得到，我们手工设置。为了说明这些参数的变化是如何影响仿真结果的，我们通过改变这些参数的值并观察仿真结果的变化来进行灵敏度分析。

**6.1 植物吸水率 $\beta$**

我们改变了植物吸水率 $\beta$ 的值，并绘制了群落中每个物种的生物量随时间的变化图如下：

从图 23 可以看出：随着 $\beta$ 的增加，植物群落有两个显著的变化：

- 群落的总生物量不断减少。

在 $\beta$ 从  $10^{-3}$  变为  $2 \times 10^{-2}$  的过程中，总生物量减少约 32%。这是因为随着 $\beta$ 的增加，对水资源的竞争越激烈，环境中可用的水资源越少，因此植物的环境容量不断减少。

- $\beta$ 值越高，植物对干旱的响应越强。

这是因为植物吸水率越高，干旱时土壤水分越少。那么，干旱会对植物的环境容量产生更大的影响。

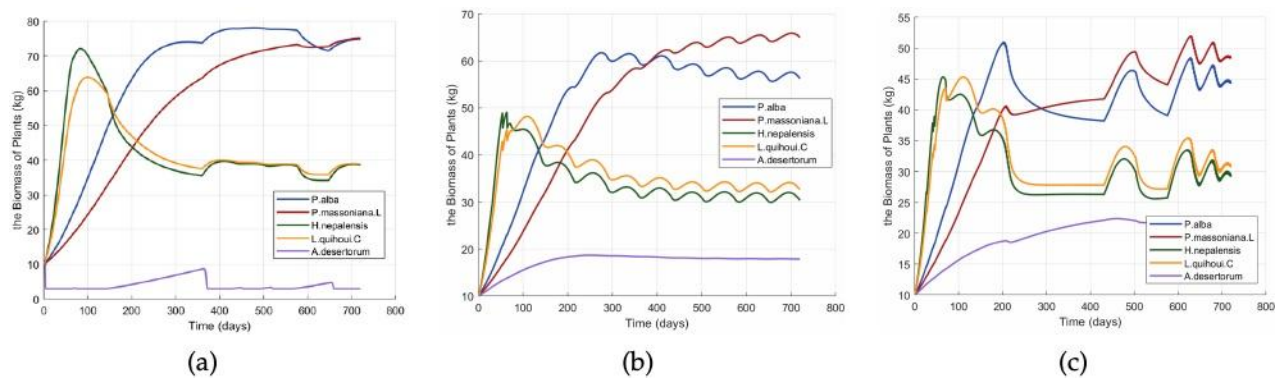


图 23:(a) $\beta=10^{-3}$ (b) $\beta=10^{-2}$ (c) $\beta=2\times10^{-2}$

### 6.2 植物竞争强度 $\alpha$

竞争强度 $\alpha$ 是影响植物亲缘关系的重要因素。我们改变 $\alpha$ 的值，绘制出群落内各物种生物量的变化曲线如下：

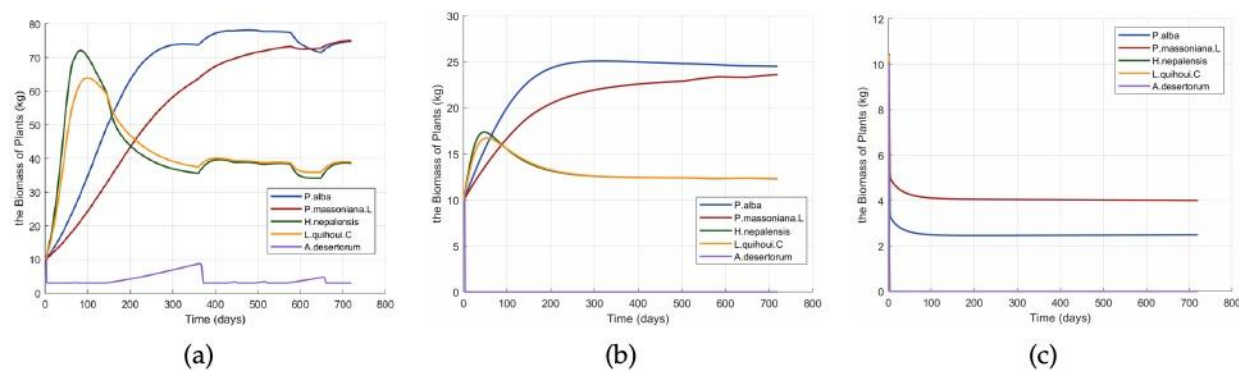


图 24: $\alpha=10^{-4}$ (b) $\alpha=10^{-3}$ (c) $\alpha=10^{-2}$

从图 24 中可以看出，随着 $\alpha$ 的增大，植物群落也有两个显著的变化：

- $\alpha$ 的增加导致生物量显著减少。

这是因为 $\alpha$ 越大，植物之间的竞争就越强，植物之间就会相互抑制。这就导致了生物量的减少。

- 随着 $\alpha$ 的增加，一些植物将无法在群落中生存。

当 $\alpha=10^{-3}$ 时，不能存活的植物为耐旱植物;在 $\alpha=10^{-2}$ 时，抗旱植物也无法存活。这就是生物学中的竞争排斥原理。当竞争强度较小时，物种可以共存，而当竞争强度增大时，不适应环境的物种将逐渐被排除在当前群落之外，直到群落中只剩下一两个“最强的”。

### 6.3 气候条件

在上述所有模拟中，我们使用的是典型亚热带地区的气候条件，因此我们设置  $a1 = 30$ ,  $a2 = 98$ 。事实上，降水参数的取值可能会实质性地影响群落中种群的分布。在这里，我们改变  $A1$ 、 $2A$  的值，绘制出群落生物量随时间的变化图如下：



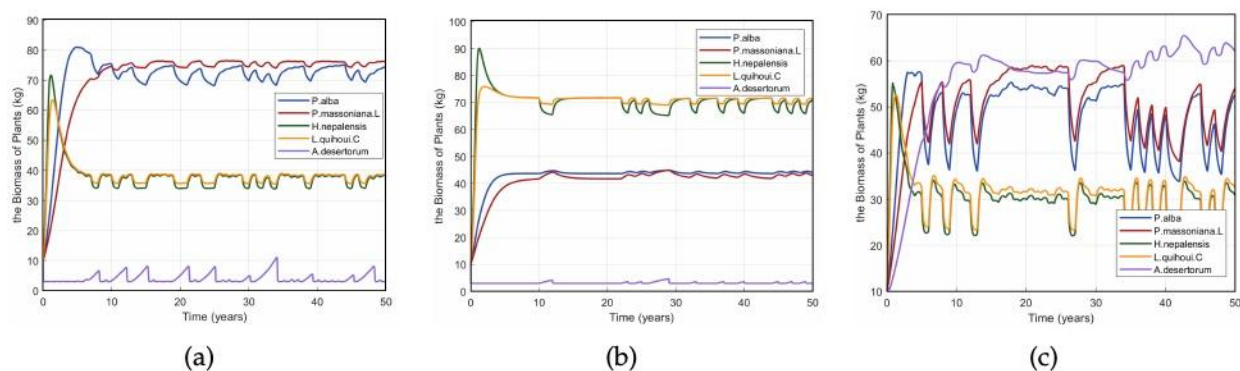


图 25:(a) $A_1=30, A_2=98$  (b) $A_1=150, A_2=30$  (c) $A_1=10, A_2=28$

图 25(a)代表最初的亚热带气候;

图 25(b)代表典型的热带雨林气候，降水较多，波动较小，其中抗旱植物因其极高的生长速度而占主导地位;

图 25(c)代表典型的热带沙漠气候。该群落的总生物量显著减少，耐旱植物占主导地位，因为它们可以在土壤湿度较低的环境中生存。

综上所述，物种间的竞争强度、植物的吸水率、气候格局等都是影响该群落植物生长的关键因素。在将模型应用于实践时，必须对这些参数进行更准确的估计和测量。

## 7 模型评价

### 7.1 优势

我们详细描述了植物与环境相互作用的机制。

我们没有做出过于粗糙的假设，即植物生长速率与降水成正比，而是通过假设不同的植物以不同的速率从土壤中吸收水分，从而导致土壤水分减少，从而对相互作用进行了建模。而土壤水分又会影响植物的生长。这使得我们的模型更真实，更有说服力。

我们对植物群落的分析是在定性和定量两个层面进行的。

我们不仅利用生物量曲线对植物生长过程进行了定性分析，还计算了各种指标，如植物群落的总生物量和总生物量的 CoV，定量地衡量了植物群落的稳定性。这些分析使我们更容易解释为什么群落受益于多样性。

我们对实验结果的解释非常详细。

对于我们进行的每一次模拟，我们不仅描述了结果，而且试图追踪直观结果背后的原因。除此之外，我们还使用了一些生物学理论来解释我们的结论。

### 7.2 弱点和可能的改进

我们对土壤湿度变化的描述过于简单。

我们假设植物的吸收率与土壤湿度成正比，水分的蒸发速率也与土壤湿度成正比，这些假设可能不是很合理。在实践中，这些关系可能还需要用更多的实验或研究结果来进一步探讨。

我们使用自创建的降水函数来模拟天气变化，没有使用真实的气候数据。

我们的自创建降水函数无法模拟真实天气变化的全部细节，这可能会使我们的模型产生偏差。在模型的实际应用中，可以直接找到历史降水数据。

我们忽略了除降水以外的所有因素。

在现实中，植物生长也可能受到温度和日照等其他因素的影响，如果我们希望进一步提高模型的准确性，我们需要仔细考虑这些因素的变化。

## 参考文献

- [1] H. J. W. MUTSAERS, A Dynamic Equation for Plant Interaction and Application to Yield-density-time Relations, *Annals of Botany*, Volume 64, Issue 5, November 1989, Pages 521-531.
- [2] Ehleringer, J.R., Phillips, S.L., Schuster, W.S.F. et al. Differential utilization of summer rains by desert plants. *Oecologia* 88, 430-434 (1991).
- [3] SARAH E. PARK, LAURENCE R. BENJAMIN, ANDREW R. WATKINSON, The Theory and Application of Plant Competition Models: an Agronomic Perspective, *Annals of Botany*, Volume 92, Issue 6, December 2003, Pages 741-748.
- [4] Gao Xiaoyan. Study on drought resistance and its physiological mechanism in several species of *Sedum*[D]. Inner Mongolia Agricultural University, 2009.
- [5] Zhao Xuelin, Wang Taitan, Meng Wenting et al. Soil moisture status and water quantity monitoring of Yang Chai and Black Sagebrush in Mao Wu Su sandy area[J]. *Xinjiang Agricultural Science*, 2021, 58(05): 937-946.
- [6] Li XL, Liu YJ, Sun Fei et al. Spatial and temporal patterns of soil moisture and its response to rainfall variation in the clay layer of the interdune mound of white thorn scrub in the Ulaanbaatar Desert[J]. *Soil and Water Conservation Bulletin*, 2022, 42(06): 39-46.
- [7] Kirschner GK, Xiao TT, Blilou I. Rooting in the Desert: A Developmental Overview on Desert Plants. *Genes*. 2021; 12(5):709.
- [8] Yang XG, Liu CHH, Wang L et al. Ecological restoration and reconstruction of desert grasslands: water-mediated system response, ecological thresholds and reciprocal feedbacks driven by artificial vegetation[J]. *Journal of Ecology*, 2023, 43(01): 95-104.
- [9] Zhang JC, Zhang JX, Yuan HB et al. Plant community types and their diversity in Kumtag Desert[J]. *Grassland Science*, 2012, 29(10): 1581-1588.