

## 还有空间容纳更多吗?干旱周期植物生长的时空偏微分方程模型

**摘要:** 干旱对植物群落的生存构成重大威胁。尽管单个植物可能难以适应干旱造成的缺水,但现有文献表明,植物群落的生物多样性与其在干旱循环中生存的能力之间存在正相关关系。我们的任务是验证这一说法,并建立一个广义的生物群系独立模型,通过干旱循环预测植物群落的变化。

我们的方法是基于可用水量开发一个参数化的偏微分方程模型,用于多种植物物种随时间的生长。至关重要,我们还将空间维度和分析纳入模型,这使我们能够考虑植物扩散和水跨物理边界的扩散。为了支持这一增长模型,我们还实现了一个降雨子模型,该模型可以通过改变干旱时间和严重程度来模拟各种干旱的影响。将此整合到植物生长模型中,我们在 **Mathematica** 中使用偏微分方程的数值分析来模拟植物生长。我们对模型的参数进行敏感性分析,从只控制一个物种开始,通过稳定地增加独特物种的数量来模拟生物多样性的影响。我们还分析了不同类型干旱的影响,以及不同类型的植物,通过它们的抗性和恢复力来衡量。我们通过研究外部因素(如污染或栖息地减少)的影响来得出结论。

最终,我们发现,虽然增加特定群落中独特植物的数量会产生种间竞争,但它通过增加长期植物生物量的总量,累计使整个系统受益。然而,边际效益随着独特物种总数的增加而降低:从 1 种到 2 种独特物种对总生物量产生显著的效益,但从 2 种到 3 种时变化较小,从 3 种到 4 种的过渡实际上减少了总生物量。同时,我们的敏感性分析发现,弹性和抗性的变化相应影响了植物的总生物量,但不影响模型的一般行为。此外,我们确定由于空间竞争的增加,栖息地破坏可能导致单个物种主导植物群落。我们发现,在某些极端条件下,给定的植物物种可以长期生存并占据主导地位,也可以根据其初始条件走向灭绝。

与传统的、只依赖于时间的、与空间无关的模型(如经典的 Lotka-Volterra 模型)相比,我们独特的空间方法的主要优势是能够解释植物和地下水的基本物理行为,即在二维空间上的扩散和扩散。如果没有空间上的考虑,人们就无法准确地模拟这样一个事实,即通常情况下,植物和水只能传播到邻近的位置。这也使我们能够对特定地点的居住或水竞争等现象进行建模。最后,空间方法还提供了模拟随机初始位置的能力,反映了现实世界环境的随机性,以及轻松预测栖息地减少的影响。结合降雨数据和干旱条件的现实模型,我们的模型可以作为一个全面的一般现象学模型,用于模拟干旱周期下任何给定群落的植物生长。

**关键词:**偏微分方程, 时空分析, 干旱建模

目录

还有空间容纳更多吗?干旱周期植物生长的时空偏微分方程模型 ..... 1

1 介绍 .....3

    1.1 背景 .....3

    1.2 问题重述 ..... 3

    1.3 现有文献 ..... 3

2 植物群落模型的发展 ..... 4

    2.1 假设 .....4

    2.2 模型概述和论证 ..... 5

    2.3 变量和符号 .....6

    2.4 植物生物量 .....6

    2.5 水和降雨 ..... 7

    2.6 物种竞争 ..... 7

    2.7 降雨、干旱、物种类型和污染 ..... 7

    2.8 初始条件和边界条件 .....8

    2.9 模型分析 ..... 8

3 降雨和干旱模型 .....8

    3.1 一般降雨模型 .....8

    3.2 旱灾调整模型 .....9

4 结果 .....10

    4.1 独特植物物种数量 ..... 10

    4.2 不同类型的干旱 ..... 13

5 敏感性分析 ..... 15

    5.1 物种类型 ..... 15

    5.2 阻力与污染 .....16

    5.3 栖息地减少 .....17

6 优势与劣势 ..... 19

    6.1 优势 ..... 19

    6.2 缺点 ..... 19

7 结论 ..... 19

参考文献 .....21

# 1 介绍

## 1.1 背景

研究干旱周期如何影响植物群落对于理解气候变化对生态系统和农业的影响至关重要。干旱可以显著改变植物的生长、分布和生产力，这可能会对生态系统功能和服务产生级联效应，如养分循环、土壤稳定性和碳储存。此外，干旱还会影响农业生产力，因为干旱会降低作物产量，增加灌溉需求，加剧土壤侵蚀和土地退化[1]。通过研究干旱如何影响植物群落，科学家可以制定有效的管理策略来减轻干旱对生态系统的影响。这包括开发抗旱作物品种，提高水资源利用效率，以及实施可持续的土地管理实践。最终，了解干旱对植物群落的影响对于在气候变化的情况下维持生态系统健康和支撑可持续农业至关重要。

为了更好地理解物种之间的相互作用和关系，植物物种通常在地理上被分成群落[2]。群落内物种的相对组成不是静态的，而是随着对刺激和胁迫的响应而变化的。特别是，一个常见的压力来源，可以急剧改变群落的组成是一段时期的干旱[3]。

由于不同的生物具有不同的特征，它们对极端条件的反应和适应也不同。弹性(在极端条件下恢复的能力)和抵抗力(在极端条件下持续和生长的能力)的概念很好地描述了这种反应[4]。过去的研究表明，相对于更同质的群落，这些群落内的局部生物多样性增强了群落适应干旱时期的整体能力。研究表明，多样性群落提供的遗传多样性为物种多样性群落提供了更高的机会，即使在长时间少雨或无雨的情况下也能有效地茁壮成长[5]。然而，很少有研究探索生物多样性在多大程度上增强了群落在干旱中持续和生长的能力，以及这种生存能力如何随着特定物种数量的变化而变化。

## 1.2 问题重述

为了解决这个问题，我们的团队的任务是开发一个模型来预测植物群落的组成如何通过干旱周期变化。该模型及其分析必须：

- 1.考虑到干旱期间物种的相互作用，包括竞争和相互支持
- 2.评估需要多少物种才能从生物多样性现象中受益，并评估群落内物种增加的影响。
- 3.考虑干旱发生频率和严重程度变化的影响
- 4.考虑一个群落中不同种类物种的影响
- 5.考虑污染和栖息地破坏的影响

## 1.3 现有文献

在开发定制模型之前，我们研究和分析了几个现有模型。下面是两个重要的例子。

首先，我们研究了经典的 Lotka-Volterra 模型，作为考虑植物物种之间竞争及其对生长影响的基础[6]。捕食者-猎物方程的抽象版本为:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= \alpha x - \beta xy \\ \frac{dy}{dt} &= \delta xy - \phi y\end{aligned}$$

其中 $\alpha$ 和 $\delta$ 分别表示每一个被捕食者物种的生长速度，而 $\beta$ 和 $\phi$ 则表示两个物种之间的竞争相互作用。

虽然 Lotka-Volterra 模型提供了一种考虑竞争因素的方法，但我们认为它对捕食者-猎物关系的特异性使得很难准确地模拟植物相互作用，因为这些相互作用也可能是互利的。与此同时，对于我们的任务来说，关于模型最重要的问题可能是恒定生长速率的假设。它没有考虑到增长率和水资源短缺之间的关系。

为了解决植物建模中资源利用方面的问题，我们还考虑了 Monod 方程来模拟微生物生长速率[7]。

$$\mu = \mu_{max} \frac{S}{K_S + S}$$

其中，生长速率，即生长速率，由最大生长速率和分数的乘积决定，其中 S 表示限制底物的浓度，或者资源和 K 是常数。

这两个模型为我们的工作提供了一个基本的起点，但最终不足以解决手头的问题。特别是，我们希望能够解释这些系统中没有考虑到的以下因素:

- 1.多物种相互作用
- 2.地下水的储存
- 3.群落的空间维度，影响植物和水的扩散
- 4.不同类型的干旱
- 5.植物的韧性和抗性
- 6.外部因素，如污染和栖息地减少

## 2 植物群落模型的发展

### 2.1 假设

为了简化建模，我们建立了一些基本假设，并为它们提供了理由:

假设:植物生物量仅通过植物生长而增加。

论证:问题陈述围绕分析植物生长与天气条件的关系展开。因此，我们发现有必要只讨论植物生物量如何根据植物生长或死亡而变化，而忽略其他外部因素，如人类发育，捕食者等。

假设:在给定的模拟过程中，新的植物物种不会突然出现在环境中。

理由:与上述假设类似,我们不考虑可能导致植物在生态系统中突然出现的外部影响。相反,我们将重点分析生态系统中现有的植物,并研究它们的生物量如何随时间变化。

假设:植物的区别仅仅取决于它们的抵抗力(它们死亡的容易程度)和恢复力(它们生长的容易程度)。

在分析极端天气条件下植物生长的背景下,最重要的考虑因素是植物如何在这些条件下生存。因此,我们不考虑植物的结构、形状或大小等因素,而是假设给定植物的抗性和弹性能够封装其其他决定性品质。

## 2.2 模型概述和论证

为了探索这个问题,我们的模型将尝试预测地下的水量以及每种植物的总生物量将如何变化——这些因素将作为因变量。具体来说,因为我们对研究这些量的转换速率感兴趣,我们将开发一个基于微分方程的模型,该模型可以自然地表征随时间的变化。

然而,我们认为,单独分析跨时间的系统是不够的,因为生态群落的物理维度对其发展有很大的影响。首先,与动物或微生物的模型不同,植物通常不会移动,因此限制了它们在非相邻位置的水消耗和与其他植物的相互作用。例如,由于该特定位置的水资源短缺,不同种类的植物可能无法占据栖息地中相同的物理位置,并且栖息地的大小将限制植物的生长。

此外,水的扩散受到其在空间和浓度梯度上的扩散的高度激励。对给定区域内水的空间运动进行建模也使我们能够使用更精确的测量给定位置的水量,而不是系统中的总水量,后者对植物生长的准确性要低得多。例如,植物在给定位置的生长并不依赖于整个系统的水量,而是依赖于它所占据的特定位置。

因此,除了时间,我们的模型将考虑空间维度作为自变量,指出需要偏微分方程而不是常微分方程;这也将使我们能够在以后的敏感性分析中研究栖息地减少的影响。

在模型中,我们将纳入允许我们探索和捕获以下条件的参数:

独特植物物种的数量

每个物种的恢复力和抵抗力

每周降雨量

干旱的频率和程度

注意,整体来看,除了时间这个自变量外,模型都是无量纲的;也就是说,我们没有测量具体的生物量、地下水、降雨量等。之所以这样做,是因为本研究的目的是确定不同因素对植物生长的更广泛的定性和相对影响,而不是一组精确的参数值下预测特定地区存在的植物的精确数量。后一项调查很可能无法用现象学的、机械性的数学模型来进行,这种模型可以深入了解植物与其群落相互作用的性质和行为,而这正是本研究的最终目标和总体问题陈述。因此,我们认为,建立一个可以适用于任何给定植物群落的无量纲模型更有意义,其结果提供了关于物种在不同条件下如何相互作用的基本信息,包括内部条件(如植物的复原力和抵抗力)和外部条件(如干旱、污染或栖息地减

少)。时间的自变量被量纲化是为了参数值计算的目的，并为我们的发现提供一些基本的背景，但即使是它也可以在不改变模型潜在有效性的情况下被非量纲化。

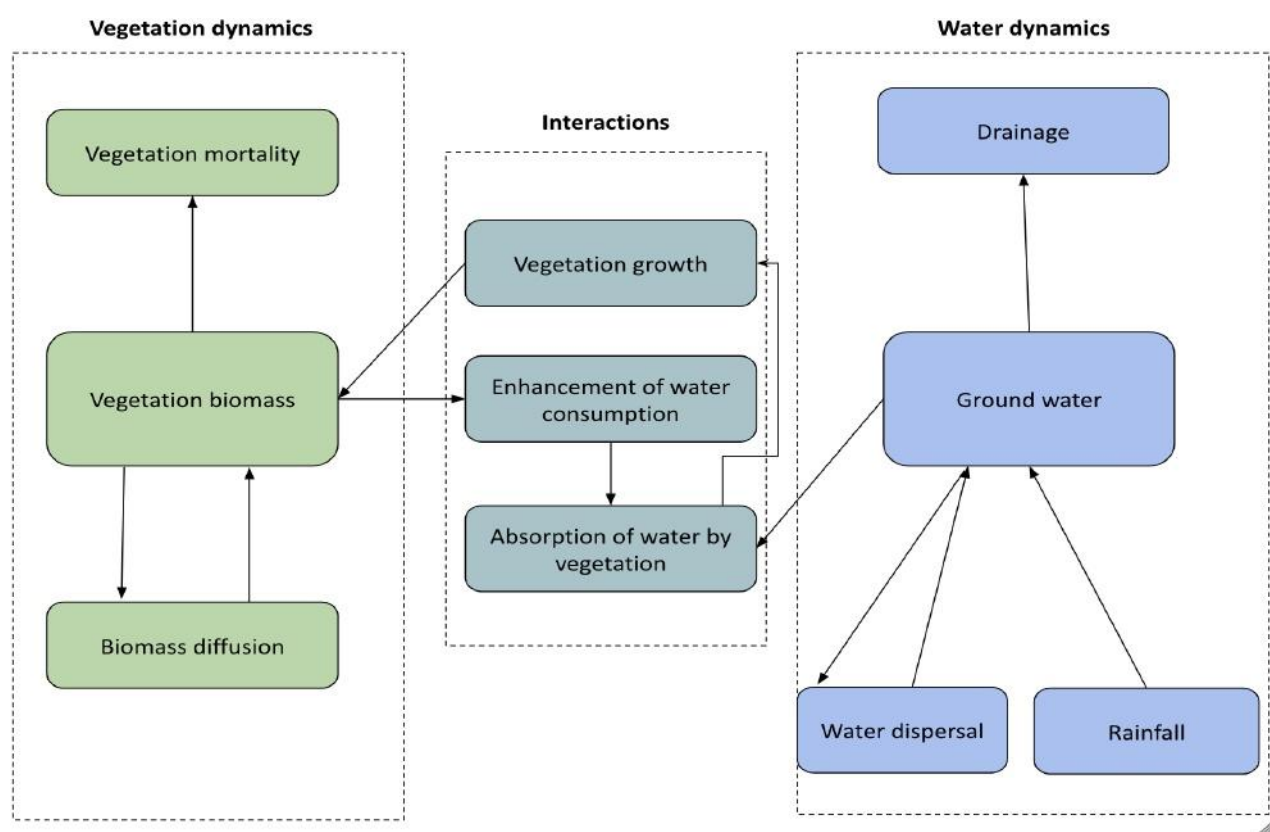


图 1:模型及其动态的可视化表示

2.3 变量和符号

在模型中，我们将引入几个变量和参数。这里提供一个总结：

Variable	Notation	Meaning
number of species	$k$	the number of unique species in the system
species biomass	$n_i$	the total plant biomass of species $i$
total plant biomass	$N$	total plant biomass of all species
water	$w$	total ground water
spatial dimensions	$x, y$	the 2D space being modeled
time	$t$	time, measured in week
plant growth rate	$c_i$	the growth rate of species $i$
plant mortality rate	$m_i$	the mortality rate of species $i$
water flow from concentration differences	$v$	speed of water in moving from high to low concentration
water flow from diffusion	$d$	speed of water along flat terrain
rainfall	$a_t$	rainfall per week at time $t$
habitat size	$L$	length and width of the (square) habitat

表 1:将在模型中引入的变量和参数摘要。

2.4 植物生物量

我们首先推导了一个模拟每个物种 的总生物量的方程，由  $n_i(x, y, t)$  表示，它可以受到三个因素的影响：植物生长、植物死亡和植物在整个栖息地的扩散。

植物生长是由给定物种的生长速度、可用水量和目前存在的植物数量决定的。文献表明，植物生长不是线性的，在给定的区域内，同一种植物的丰度会促进植物的进一步生长[8]。因此，我们提出了一个由植物生长率、当前植物生物量的二次型和水分可用性定义的相互作用项。植物生物量仅通过植物死亡而损失，这取决于当前植物生物量和物种的死亡率， $mi$ 。最后，植物的扩散可以通过跨  $x$  和  $y$  的一般扩散方程来建模。综合起来，这将产生以下 PDE：

$$\frac{\partial n_i}{\partial t} = c_i w n_i^2 - m n_i + \frac{\partial^2 n_i}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 n_i}{\partial y^2} \quad (1)$$

## 2.5 水和降雨

接下来，我们推导出一个模拟地下水量的方程，地下水量受降雨、排水(包括蒸发)和整个栖息地的分散影响。

水通过土壤进入系统，随时间变化的降雨， $at$ ，由于与地面当前水量成正比的排水而流失。水也会由于植物的消耗而损失，这也应该用植物总生物量 and 水分利用率的二次相互作用来模拟，因为更高的生物量会进一步促进未来的生长。

关于扩散，水以  $v$  的速度从高浓度流向低浓度，在  $v$  和  $w$  的梯度之间引入了一个相互作用项。水也可以以  $d$  的速度在平地上流动，引入了  $w$  的缩放扩散方程。因此，我们提出：

$$\frac{\partial w}{\partial t} = a_t - w - w N^2 + v \left( \frac{\partial w}{\partial x} + \frac{\partial w}{\partial y} \right) + d \left( \frac{\partial^2 w}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 w}{\partial y^2} \right) \quad (2)$$

## 2.6 物种竞争

我们的模型的一个关键组成部分是研究系统中多个独特物种之间的相互作用的能力。这就是为什么我们将植物总生物量 分成每个植物物种 的生物量，这允许我们为每个植物物种编写单独的方程和总生物量作为这些方程的总和。在数学上，这就产生了这个系统：

$$\begin{aligned} \frac{\partial n_1}{\partial t} &= c_1 w n_1^2 - m n_1 + \frac{\partial^2 n_1}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 n_1}{\partial y^2} \\ &\vdots \\ \frac{\partial n_k}{\partial t} &= c_k w n_k^2 - m n_k + \frac{\partial^2 n_k}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 n_k}{\partial y^2} \\ \frac{\partial N}{\partial t} &= \frac{\partial n_1}{\partial t} + \dots + \frac{\partial n_k}{\partial t} \\ \frac{\partial w}{\partial t} &= a_t - w - w N^2 + v \left( \frac{\partial w}{\partial x} + \frac{\partial w}{\partial y} \right) + d \left( \frac{\partial^2 w}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 w}{\partial y^2} \right) \end{aligned}$$

为了研究独特物种如何相互作用、竞争、合作，并最终影响植物群落的干旱适应性的现象，我们可以增加物种总数， $k$ 。

## 2.7 降雨、干旱、物种类型和污染

通过时间依赖参数 ，我们可以改变系统在给定时间内接收的降雨量。通过这样做，我们可以考虑干旱时期（即降雨减少），以及调整这种干旱的长度、频率和程度。最后，通过参数 和 ，

分别控制植物的弹性和抗性，我们可以模拟不同类型的植物属性的属性，以及不同的污染，会影响植物的生长能力和死亡的趋势。我们将在模型分析过程中对这些参数进行敏感性分析。

### 2.8 初始条件和边界条件

与所有偏微分方程系统一样，我们还必须建立初始条件和边界条件。每个植物物种的初始生物量将取为栖息地内随机位置的 1 值，代表在模拟开始时随机分散的一小簇种子或孢子。地面的初始水量将是  $t=0$  时的降雨量。

我们将对每种植物物种的生物量和地下的水分都施加周期性的边界条件。这是数学建模中一个公平且常用的条件陈述，因为我们正试图通过使用单位细胞来近似一个大型的半无限系统。拓扑学上，二维周期边界条件构成的空间可以被认为是映射到一个紧致空间上。综上所述，并回顾参数  $L$ ，这产生：

$$\begin{aligned} n_1(x, y, 0) &= n_{10}(x, y) \\ &\vdots \\ n_k(x, y, 0) &= n_{k0}(x, y) \\ N(x, y, 0) &= n_{10}(x, y) + \dots + n_{k0}(x, y) \\ w(x, y, 0) &= a_0 \end{aligned} \tag{4}$$

对于初始条件，和

$$\begin{aligned} n_1(0, y, t) &= n_1(L, y, t) \\ n_1(x, 0, t) &= n_1(x, L, t) \\ &\vdots \\ n_k(0, y, t) &= n_k(L, y, t) \\ n_k(x, 0, t) &= n_k(x, L, t) \\ N(0, y, t) &= N(L, y, t) \\ N(x, 0, t) &= N(x, L, t) \\ w(0, y, t) &= w(L, y, t) \\ w(x, 0, t) &= w(x, L, t) \end{aligned} \tag{5}$$

对于边界条件。

### 2.9 模型分析

由于其高度非线性的性质，所开发的偏微分方程没有解析解。因此，为了研究(3)给出的系统，我们在 Mathematica 中对偏微分方程进行数值分析。具体地说，我们使用直线的数值方法，它通过在除一维以外的所有维度上离散方程来解决偏微分方程，然后将半离散问题积分为常微分方程(ode)或微分代数方程(DAEs)的系统。

## 3 降雨和干旱模型

### 3.1 一般降雨模型



除了植物群落模型，我们还开发了一个降雨模型来模拟自然降雨和干旱和恢复时期。为此，我们从一个一般的降雨模型开始，具有平均降雨机会和降雨量。在对降雨机会进行均匀随机化以确定每周降雨的机会之后，对平均降雨量进行另一层随机化。

然后，我们用季节性变异指数对这两个值进行了修正，该指数代表了季节变化的幅度。例如，某些群落可能会经历季节性季风，而其他群落(如沙漠)可能只有最小的季节变异。由于季节的周期性，我们将这种季节变异性应用于正弦函数，以适当地模拟应用于每周降雨量的季节系数：

$$V * (\sin(\frac{2\pi}{52}(d \bmod 52)) + \frac{51}{52})$$

式中，V 为季节变异性指数，d 为周数，其中  $\sin(2\pi \pm 1)$  的周期为 52 周。

3.2 旱灾调整模型

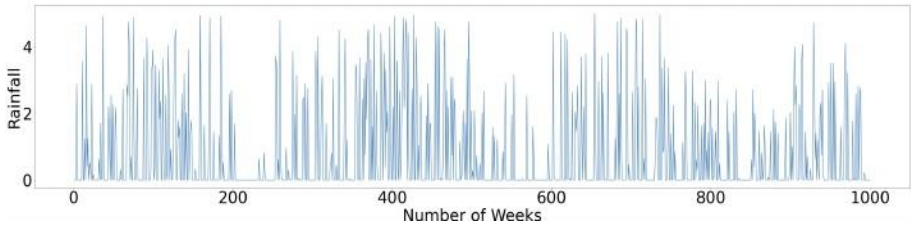


图 2:1000 周的周降雨量数据包含三个独立的。具体来说，干旱发生在  $t= 200$  到  $t= 250$ ， $t= 500$  到  $t= 600$ ， $t= 750$  到  $t= 900$

在开发了降雨模型之后，我们将干旱时期叠加在 1000 周的一般降雨模型上。一些干旱还被故意放置在雨季，以解决问题陈述的任务，即在降水充足的时候包括干旱。

我们还创建了参数来限制干旱的长度和严重程度范围(如下雨时降雨量减少的百分比)。有了干旱的外观、长度和严重程度这三个参数，我们就可以生成独特的“干旱情景”，这比使用统一的长而严重的干旱提供了一个更全面的干旱模型。

一旦我们确定了参数，我们就可以将我们的干旱模型与一般降雨模型一起应用于随机的千周降雨期。我们在 4.2 节中分析了由不同参数得出的不同干旱情景的影响。

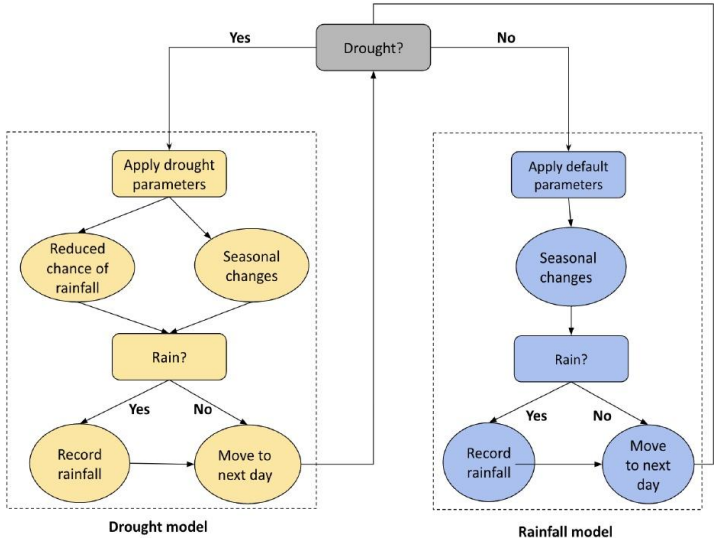


图 3:降雨和干旱图

第一行圆圈代表改变以下条件——是否会下雨的机会的修饰语。每次迭代代表一周的决策树，循环发生 1000 周。

## 4 结果

### 4.1 独特植物物种数量

本研究的一个主要目的是研究干旱周期中不同物种之间的相互作用，这些相互作用是不可否认的[9,10,11]。因此，我们首先研究系统如何根据独特物种的数量而变化，首先从 $k=1$ (即只有一种植物的植物群落)开始，这将作为对照组和模型性能的验证。

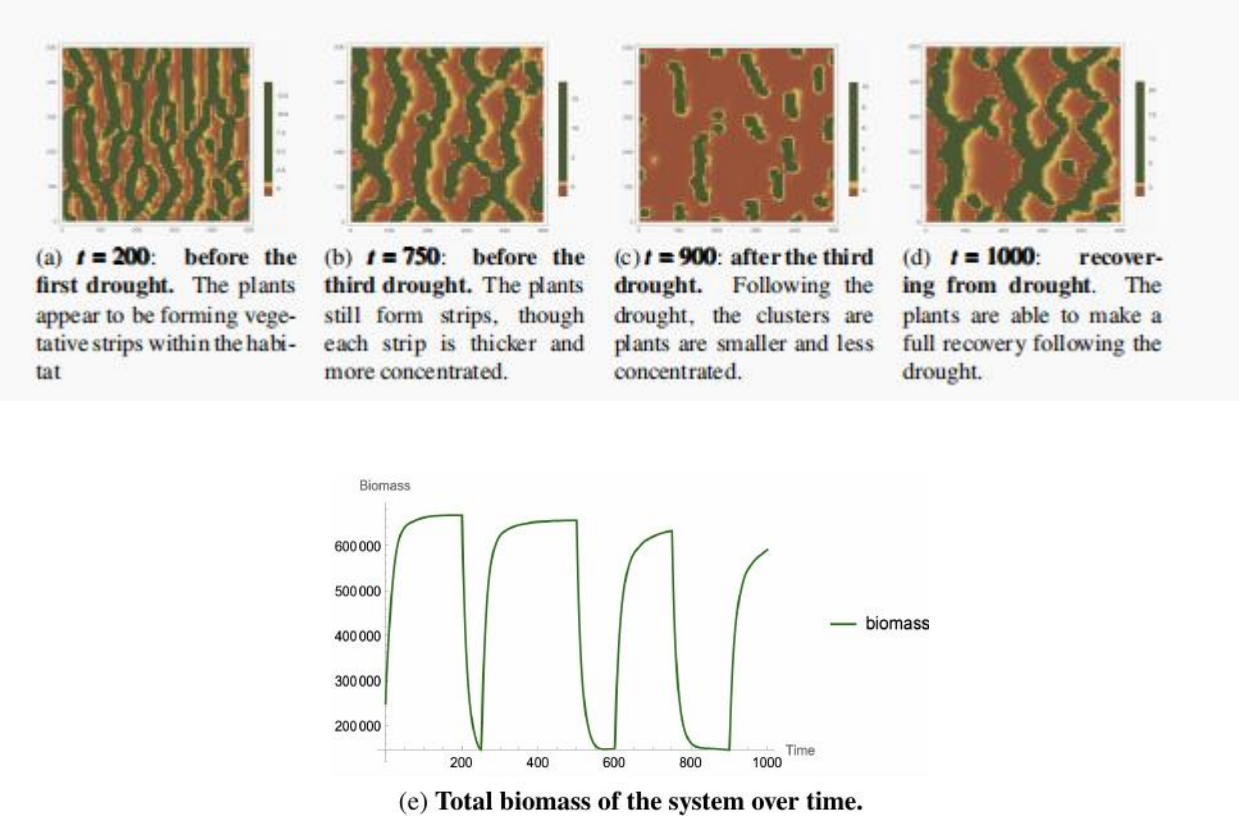


图 4:只有一种植物的群落随时间的变化。

图 4a-4d 为给定时间点植物群落的空间密度分布图;也就是说，对于栖息地中任何给定的空间坐标，该位置的颜色代表该给定位置在指定时间点的植物生物量。图 4e 表示 1000 周内植物总生物量的曲线图。请注意，突然下降的时期与图 2 中所示的干旱时期是如何对应的。

图 4 所示的结果验证了模型的有效性。实际上，图 4a-4d 中显示的模式与现实世界中只有一种植物的群落结构相匹配(见图 5)。

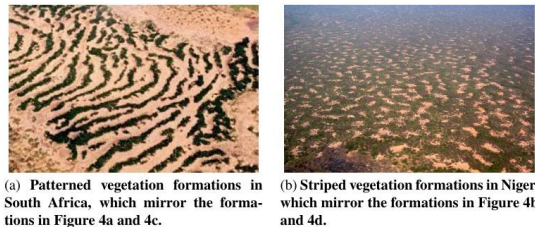


图 5:反映模型结果的真实世界植物形态[12]

有了这个功能模型，我们然后将模型扩展到包括两个独特的物种( $k=2$ )。

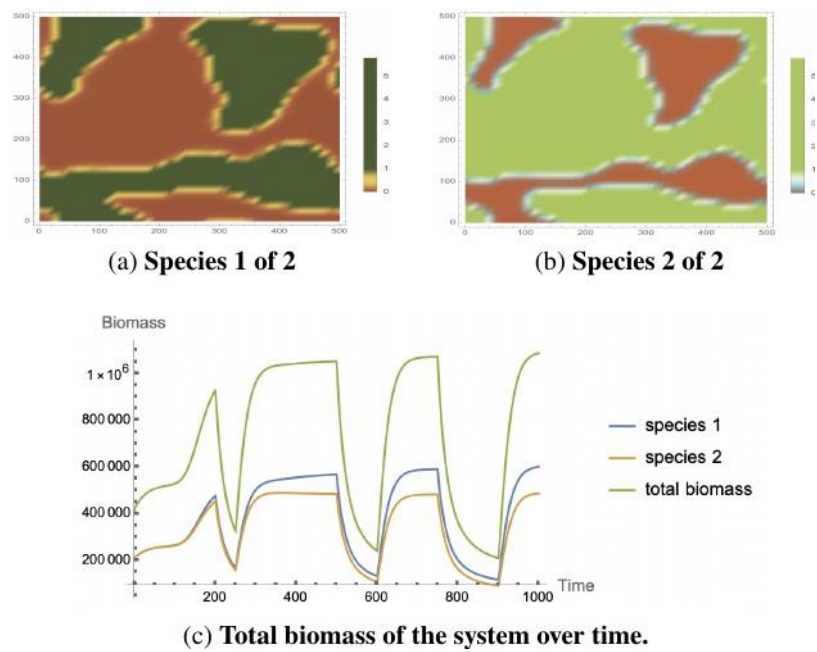


图 6:一个拥有两种植物的群落随时间的变化。所有快照都是在 $t=1000$ 处拍摄的。

图 6a 和 6b 为两种植物的行为提供了迷人的视角，这两种植物似乎是在直接竞争空间。事实上，在任何给定的位置，要么是第一种物种，要么是第二种物种茁壮成长，但永远不会两者都茁壮成长——这在模型的定义下是有道理的，因为从长远来看，只有一种植物最终能够在任何给定的空间坐标上利用水。

与图 4e 相比，图 6c 显示，尽管存在物种竞争，但总生物量仍显著增加——实际上增加了两倍多。这表明物种合作的存在，这可以机械地解释为系统中更多的植物通过优化水分利用来保存水分；也就是说，更少的水被允许通过排水离开系统，因为它在植物内部被保存。此外，观察到，在两种情景中，植物物理上占据了整个系统，而在一种情景中，植物形成集群和条状，未能占据整个栖息地。这反映了多样化的过程:随着植物种类的多样化，栖息地内可以占据更多的空间域。

随着独特植物物种数量的持续增加，我们现在将探索这些结果是否成立。特别是，我们希望研究物种竞争模式是如何变化和进化的，因为在任何给定的时间和空间坐标上，在空间和水发生了多种竞争相互作用。因此，我们首先将系统设置为 $k=3$ ，它模拟了一个具有三种独特物种的植物群落。

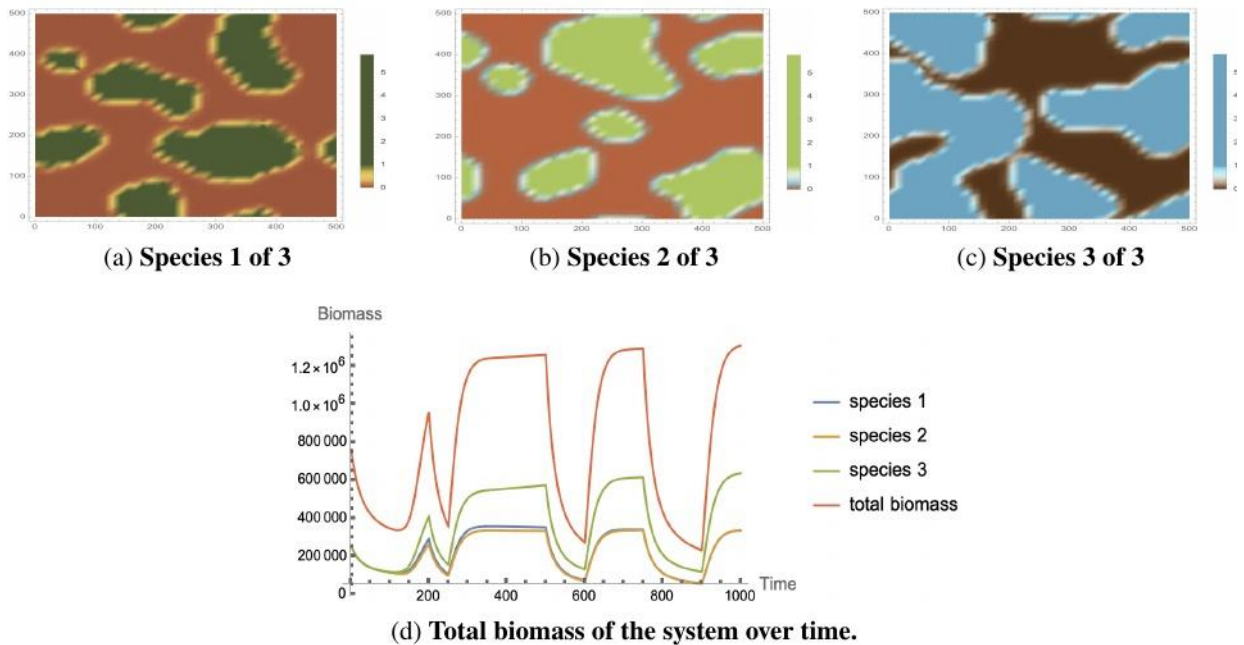


图 7:一个有三种植物的群落随时间的变化。所有快照都是在 $t=1000$ 处拍摄的。

与 $k=2$ 的例子不同，在任何给定的空间坐标上，只有一种植物能够茁壮成长，而在 $k=3$ 的情况下，物种竞争不那么容易观察到。然而，三种植物相互竞争水的现象仍然可以被识别出来:例如，考虑一个小区域，大致定义为 $(0,100)$ ， $(100,200)$ ，其中占据大部分栖息地的物种 3 无法生长，如图 7c 所示。在这个区域内，上半部分被物种 1 占据，而左下部分被物种 2 占据——边界根本不像在两种情况下那样明确。此外，人们可以观察到，在任何给定的空间坐标上，并不是所有的三种物种都能茁壮成长。

然而，我们再次对测量整个系统的成功和增长感兴趣，用植物总生物量来衡量。图 7c 再次显示，尽管物种间存在竞争，但系统中的生物量总量仍在增加——尽管增幅明显小于从一个物种增加到两个物种。事实上，总生物量现在的峰值比干旱之间的两种植物情景高出约 20%，这是显著的，但远不如从一种植物增加到两种植物的显著性。这表明，该系统不会无限期地从更多的生物多样性中受益，并且随着独特物种数量的增加，物种间竞争的增加对系统的总生物量产生越来越不利的影响。

为了进一步研究这一现象，我们用 $k=4$ 进行实验。



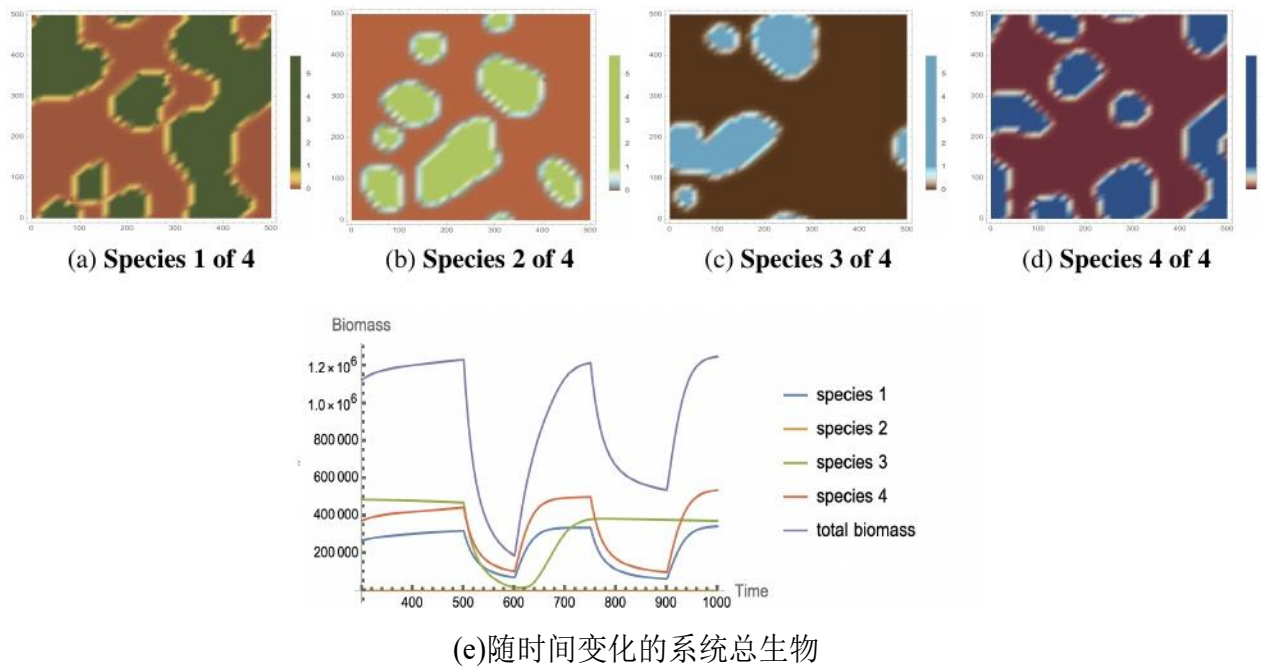


图 8:一个拥有四种植物的群落随时间的变化

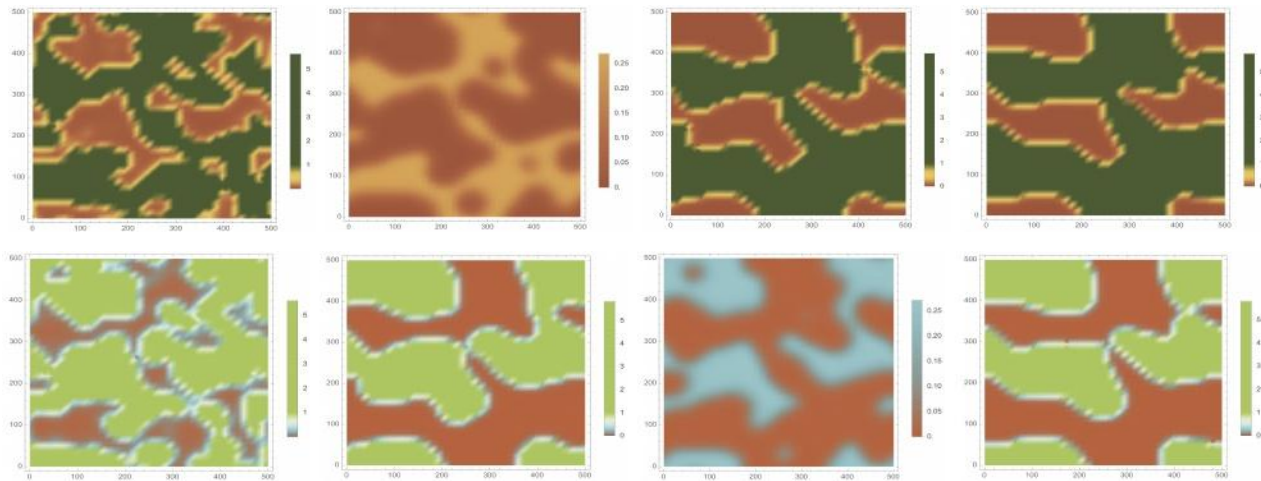
所有快照都是在 $t=1000$ 处拍摄的。

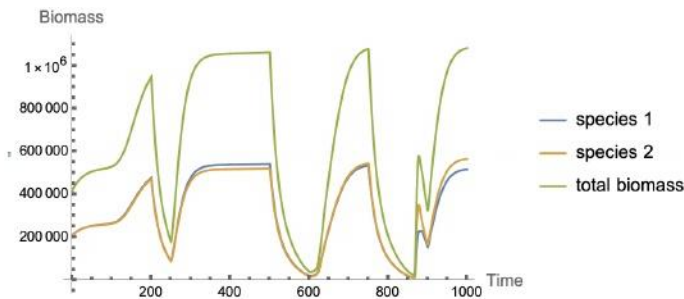
这一情景也引发了对物种间竞争本质的迷人见解。如图 8 所示，在四种情况下，模拟结束时的总生物量低于三种情况，这表明在整个系统受益的情况下，独特植物物种的数量不可能无限增加。的确，在某一点上，植物物种之间产生的争夺水的数量，会抵消系统内由于植物而保存的总水量。这个阈值并不是四个物种所必需的，并且可以取决于随机初始条件和参数;然而，这一洞见揭示了一个事实，即从现象学上讲，无限增加独特植物物种的数量并不一定有利于整个系统。

#### 4.2 不同类型的干旱

我们还可以考虑影响系统的不同类型的干旱;特别是，我们检查它们的严重程度(降雨量下降有多显著)、持续时间(干旱持续多久)和频率(模拟中发生了多少次干旱)。为了确保干旱的质量会影响模型的结果，我们将保持所有其他参数不变。为了减少计算时间，同时仍考虑物种间竞争的影响，我们选择 $k=2$ 。

首先，我们检查了最初使用的更严重的干旱，其中干旱期间的降雨量甚至低于图 2 所示的水平。



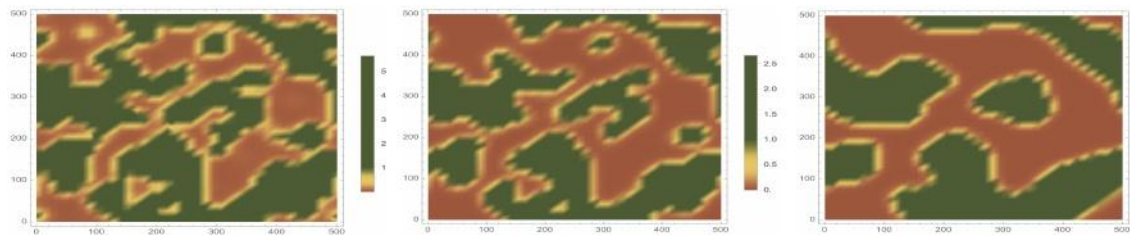


(i) Total biomass of the system over time

图 9:严重干旱周期下双植物系统的动态。

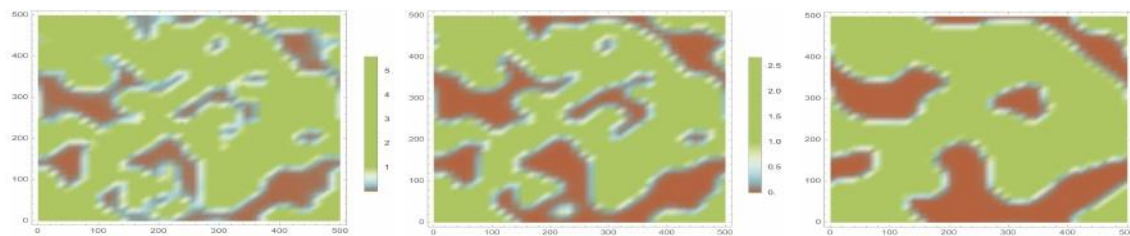
图 9c 显示了严重程度增加的影响:接下来的干旱时期，几乎没有植物存活，尽管植物的集群形状仍然存在。然而，这些植物能够从这些干旱时期迅速恢复，因为它们并没有完全灭绝，如图 9e-9h 所示。图 9i 突出显示了由于严重干旱而出现的剧烈高峰和低谷，系统的总生物量在某些点几乎降至零。

接下来，我们考虑更频繁的干旱，其中干旱的严重程度较低，但发生的频率更高。具体来说，我们扩展了图 2 所示的降雨模型，并纳入了  $t=200$  到  $t=300$ ， $t=400$  到  $t=500$ ， $t=600$  到  $t=700$ ， $t=800$  到  $t=900$  的干旱。

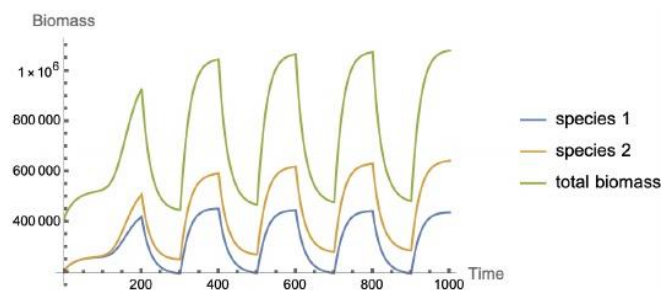


(a) $t=200$ :物种 1 在第一次(b) $t=650$ 次干旱之前。

650:第二次干旱后的物种 1 (c) $t=1000$ :恢复性干旱中的物种 1。从干旱



(d) $t=200$ :第一次前的物种 2 (e) $t=650$ :第二次后的物种 2 (f) $t=1000$ :恢复性干旱中的物种 2



(g) Total biomass of the system over time

图 10:干旱周期更频繁的双植物系统动态。

图 10 显示，与更严重的干旱不同，更频繁的干旱不会威胁到植物群落的整体存在。事实上，图 10c 和 10d 显示，在干旱期之后，植物仍然相当活跃，而图 10g 表明，干旱期和非干旱期之间的差异并不那么极端。这表明，通常情况下，更频繁但不那么严重的干旱比它们的替代方案更可取。

5 敏感性分析

我们也有兴趣研究系统内植物物种的类型，以及污染和栖息地减少等其他因素。

5.1 物种类型

生长率和死亡率的参数化使我们能够研究不同类型的植物——特别是，我们关注生态分类中常见的两个主要特征:恢复力和阻力。弹性被定义为植物作为一个物种在干旱后的恢复能力;也就是它的繁殖能力，使其恢复到以前的生物量。抗性被定义为一个物种内单个植物在环境胁迫下生存的能力

因此，我们可以使用生长速率参数*casi*作为代理来衡量植物物种抗逆性的影响。具体来说，回顾  $c=1$  的基线值*i*，我们研究了两种情况: $ic=0.8$ ，其中植物的弹性较差， $ic=1.2$ ，其中植物的弹性较强。

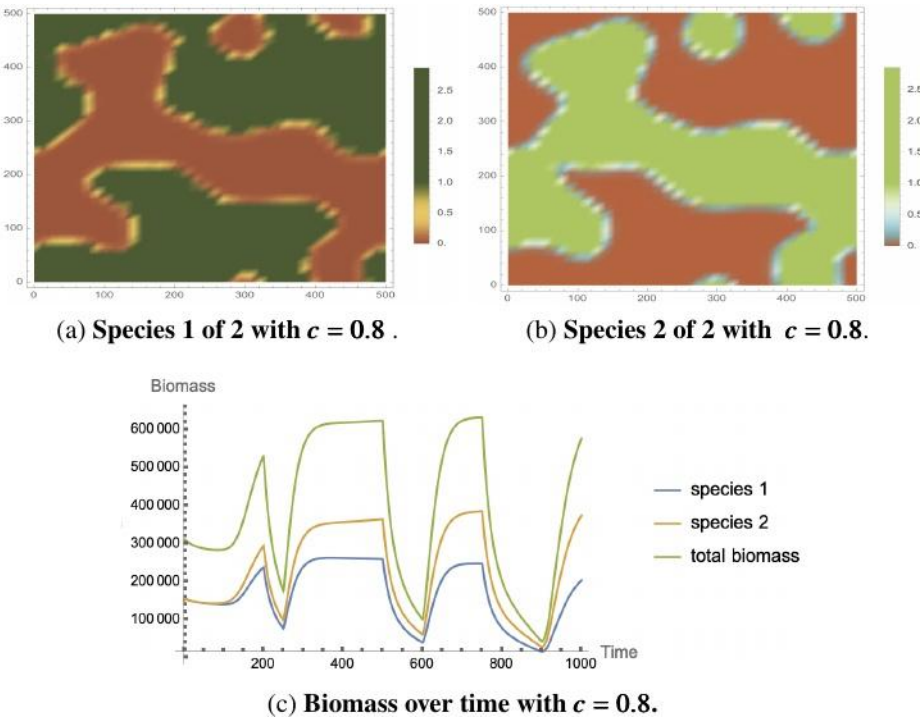


图 11:弹性水平较低的双植物群落

引入具有较低恢复力(即较低生长速率)的植物物种，产生的结果与图 6 所示的原始模拟相似。然而，正如预期的那样，观察到每个植物物种的总生物量已经显著减少。特别是，尽管生长因子仅减少了 20%，但与图 6c 所示的结果相比，该系统的总生物量增加了更多，这表明植物恢复力不仅仅以线性方式驱动生长。当对模型本身进行检查时，这是有意义的，其中 *pde* 系统由几个相互作用项组成，这些相互作用项在参数和因变量之间产生复杂的非线性关系。



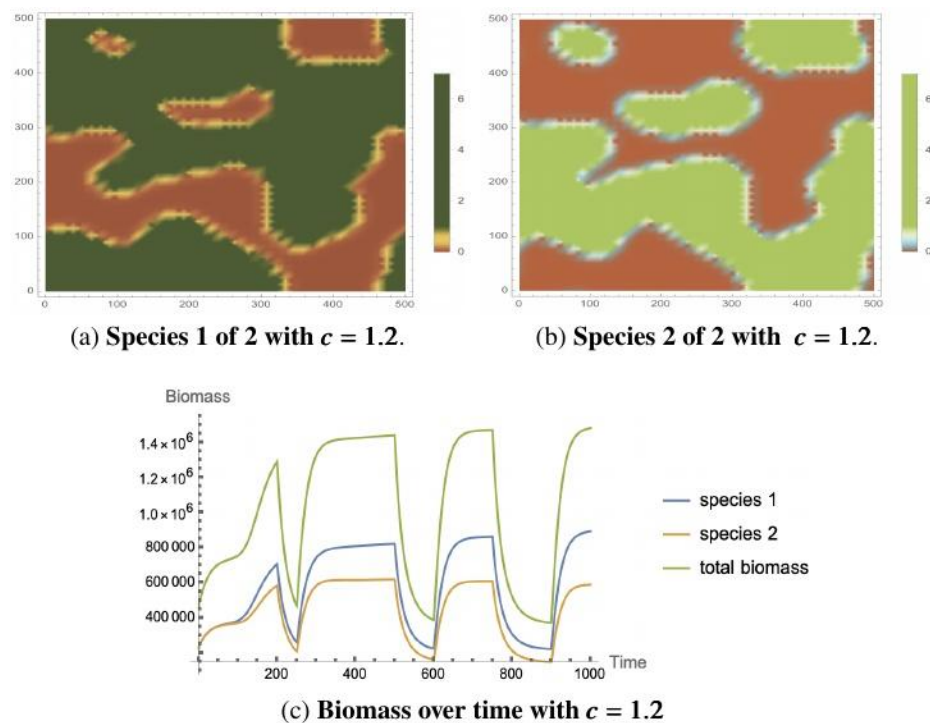


图 12:弹性水平较高的双植物群落。所有快照都是在 $t=1000$ 处拍摄的。

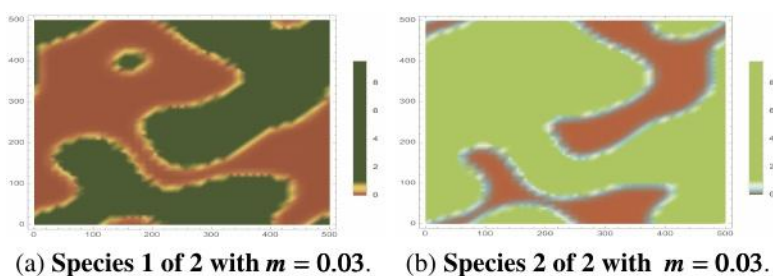
同时，引入具有更强恢复力(更高的生长速率)的植物，也会产生类似的相应效果。虽然图 12c 显示该系统的整体行为与原始示例相对一致，但每个物种的总体生物量明显更高。同样，由此产生的生物量增加大于恢复力的原始增加，这表明由模型的高度互联性质产生的非线性关系。具体来说，随着植物生物量的增加，整个系统中会保存更多的水，这意味着系统中蒸发损失的水更少。

## 5.2 阻力与污染

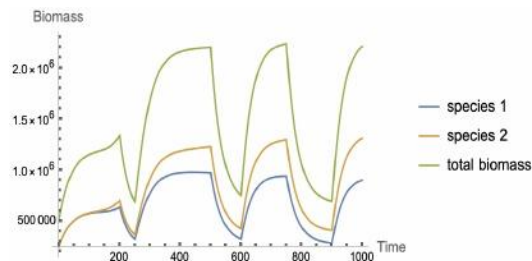
继续我们的分析，考虑植物物种抗性变化的影响，我们可以使用植物死亡率 $im$ 作为抗性的代表。从逻辑上讲，在相似的环境条件下，与抗性较低的植物相比，抗性较高的植物死亡率较低。

我们的模型还可以根据系统内污染的存在来解释系统的变化。我们知道，受污染影响的植物在同等的耗水量水平下表现出更高的死亡率[13]。事实上，衡量植物处理压力能力的恢复力特征也可以应用于污染的环境压力。

因此，我们通过改变植物物种的死亡率，基于植物抗性来模拟是否存在全生境污染的影响。具体来说，给定我们的基线值  $m=0.05$ ，我们模拟了  $m=0.03$ ，污染减少， $m=0.07$ ，污染增加的场



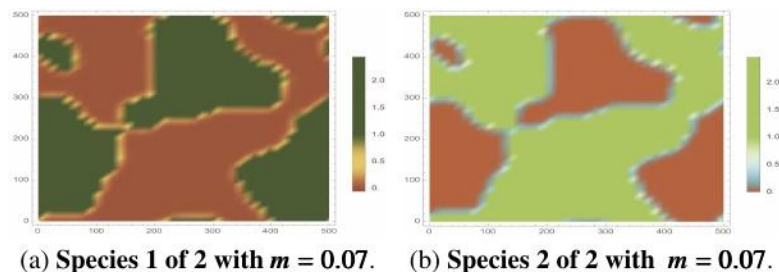




(c) Biomass over time with  $m = 0.03$ .

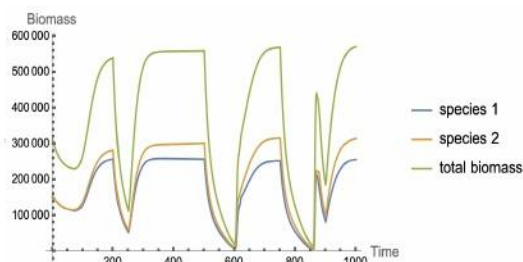
图 13:受较低污染水平影响的双工厂群落，产生较低的死亡率。所有的快照都是在 $t=1000$  处拍摄的。

图 13 显示了减少污染从而降低死亡率的后果。正如预期的那样，植物总生物量随着时间的推移而增加，尽管系统的总体行为保持相似。植物的聚类模式与之前的研究结果相对一致。



(a) Species 1 of 2 with  $m = 0.07$ .

(b) Species 2 of 2 with  $m = 0.07$ .



(c) Biomass over time with  $m = 0.07$ .

图 14:双植物群落受到更高水平污染的影响，产生更高的死亡率。所有的快照都是在 $t=1000$  处拍摄的。

同样，图 14 显示了污染水平增加的后果，从而推高了植物的死亡率。在这种情况下，植物生物量在所有时期都在减少，但整个系统的行为仍然保持一致。请注意，在这两种情况下，系统的总生物量增加或减少的因素都比死亡率的原始变化更大，这强调了 PDE 系统的互联如何等同于参数值的非线性响应。

### 5.3 栖息地减少

栖息地减少是在模拟植物生长时应该考虑的另一个关键因素，在现代气候中变得越来越重要。由于我们模型的空间能力，我们可以通过减少植物可用的总区域，如 $L$ 所控制的，可以轻松地模拟栖息地的减少。

我们探索了两种可能的减少:一个较小的减少，由 $L=300$  给出，一个主要的减少，由 $L=100$  给出。

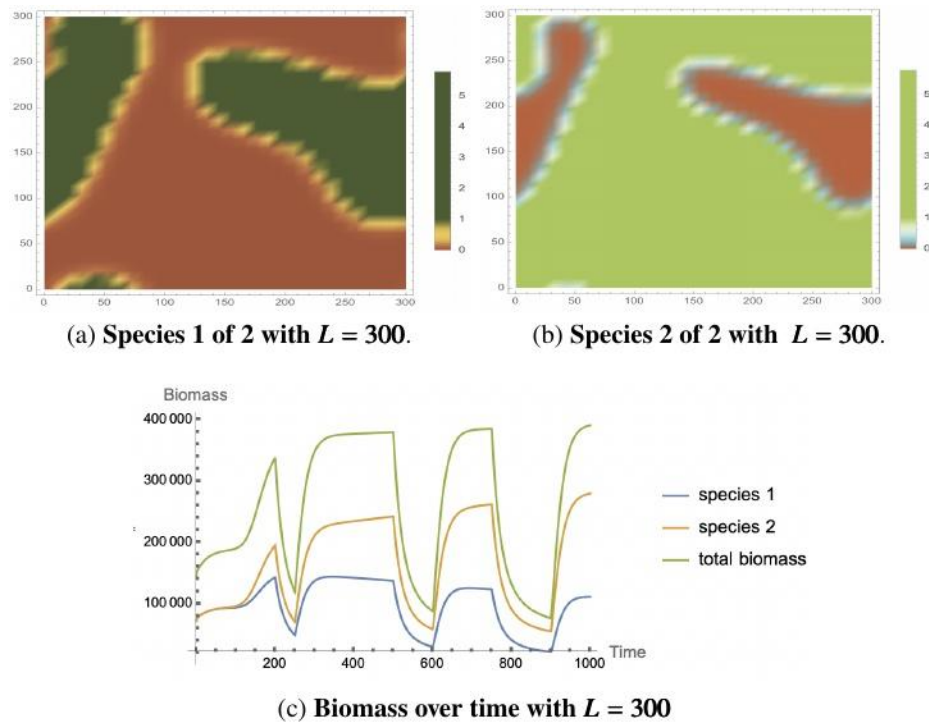


图 15: 栖息地小幅度减少的系统动力学

当栖息地的大小轻微减少时，植物生长的行为看起来相似，尽管独立集群较少，如图 15a 和 15b 所示。这是有道理的，因为植物生长总面积的减少自然会减少它们可以形成的簇的数量。然而，如图 15c 所示，系统的整体动态看起来与原始的相似;唯一不同的是总生物量，如预期的那样减少了。

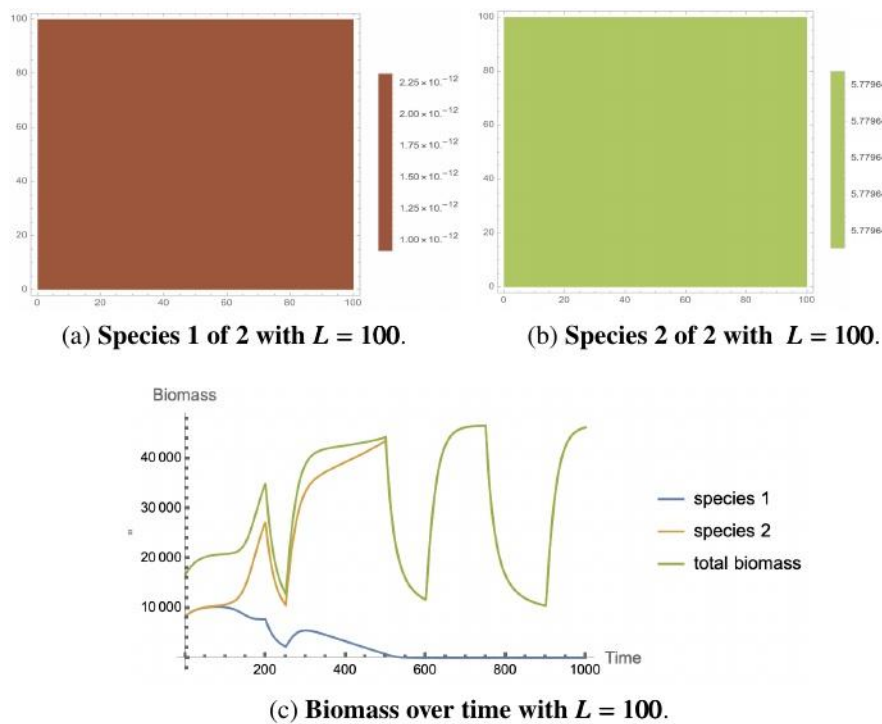


图 16: 主要栖息地减少的系统动力学

图 16 提供了另一组非常有趣的结果。的确，当给定的栖息地足够小时，一种植物完全死亡，而另一种植物设法生存下来，并在整个系统中蔓延。这进一步支持了物种间空间竞争的存在，当栖息地急剧减少时，这种竞争就会得到强调。图 16c 强调了第一种物种如何随着时间的推移逐渐死亡，即

使在降雨充足的时期也无法恢复活力，而第二种物种则完全接管，这可能是由于一组更优化的初始条件。

这两个物种的测试揭示了栖息地破坏的一个至关重要的整体负面影响;存在一个点，当较小的空间栖息地由于对有限资源的激烈竞争而无法再支持两个物种时，导致两个物种中的一个灭绝。这个将栖息地减少和生物多样性减少联系起来的概念，可以应用于任何数量的物种。因此，极端的栖息地破坏的最终结果可以说是一个幸存的物种最擅长与其他物种竞争，但重要的是，不一定是擅长适应干旱等环境压力的物种。

因此，当将栖息地破坏与干旱周期结合起来考虑时，我们从我们的植物群落模型中看到，栖息地破坏导致的物种减少意味着该群落对于干旱变得更加脆弱和不稳定。

## 6 优势与劣势

### 6.1 优势

空间模型的使用是动态和全面的。我们不仅考虑了降雨，还考虑了地下水的扩散，地下水的扩散决定了地面的自然渗透性。特定位置的竞争符合固定植物本地化的现实，以及现实世界干旱情景下植物的自然结块。

我们的两个模型中内置的随机化模拟了现实世界。随机初始播种导致更自然的初始植物分散。在一定范围内的日降雨量的随机化比恒定的降雨函数进一步更符合自然。

我们的参数化降雨和干旱模型可以模拟大范围的不同干旱。在长度、严重程度和外观上的选择使得在分析干旱周期对植物群落模型的影响时具有更大的客观性和控制性。这与现实世界的的数据形成对比，在现实世界中，所有数据都是观察性的，可能是不完整的，并且没有得到有效分离和测试这三个参数的控制。

现象学、机制模型(例如，基于变量之间的理论关系的模型)的发展，而不是数据驱动模型，使我们能够对系统的互联性进行建模，并稳健地评估植物群落各方面之间的关系。

### 6.2 缺点

我们的模型需要使用大量的计算能力，因为我们的模型考虑了 1000 周中每个  $500 \times 500$  空间地图中每个点的水可用性和植物竞争。由于每个物种的建模竞争的复杂性增加，不同物种数量的线性增加导致运行时间的非线性增加。

我们的模型只考虑了水资源短缺可变性的影响及其对植物竞争的相应影响，并假设土壤养分和阳光照射等其他因素对所有植物群落都是恒定的。

## 7 结论

我们的植物生长模型提供了支持最初观察的证据，即增加生物多样性可以支持植物群落在干旱周期中的生存能力。结合模拟多个干旱周期的定制生成的降雨数据，我们解决了最初问题重述中提出的每一个要点:

1.尽管在干旱时期存在物种间竞争，但多种植物相互受益，因为植物总生物量的增加允许通过蒸发或排水更大程度地保持水分。

2.只需要两个物种就能从这种生物多样性现象中受益。这也是产生最大边际效益的地方，每增加一个物种，收益就会递减。随着植物数量的增加，我们看到空间密度图中生物量的空间占用更大。这模拟了不同物种的环境生态位差异如何改善植物覆盖率，从而减少排水造成的水分损失。

3.干旱发生的频率对植物群落整体生物量的损害不如干旱的严重程度大。植物通常会从高频率但低严重程度的干旱中恢复过来，但在严重干旱期间，物种仍有灭绝或接近生物量消失的风险。

4.每个物种的恢复力和抗性特征分别影响物种的生长和死亡率。正如预期的那样，恢复力的下降和更高的污染会导致长期生物量的减少。

5.考虑到我们模型的空间性质，模拟栖息地减少只是减少植物生长的总面积。我们发现，在物种数量相同的情况下，竞争会加剧，在高度受限的地区，物种甚至可以主宰整个系统，或者完全灭绝。

因此，为了确保植物群落的长期生存能力，必须保护和维持生物多样性。植物群落中生物多样性的存在是以物种间竞争为代价的，因此自然会减少环境中每个物种的生物量，但通过增加植物净总生物量和增加生存和适应干旱周期和其他意外压力的机会是有益的。

## 8 未来的探索

我们目前的模型假设，无论环境如何，水的逃逸速度与当前的水量成正比，所有生物群系的比例常数相同。开发一个基于不同生物群系的气候和土壤数据的系统，将允许我们的模型应用于更多样化的一组条件，而无需修改核心模型本身。此外，扩展我们的模型来描述复杂的、非平坦的地形，如山脉和丘陵，可以提供更多的见解，了解哪些地区在干旱条件下最适合植物生存。

## 参考文献

- [1] A. Kaisermann, F. T. de Vries, R. I. Griffiths, and R. D. Bardgett, “Legacy effects of drought on plant–soil feedbacks and plant–plant interactions,” *New Phytologist*, vol. 215, no. 4, pp. 1413–1424, 2017.
- [2] S. Direct. Plant communities. [Online]. Available: <https://www.sciencedirect.com/topics/agricultural-and-biological-sciences/plant-communities>
- [3] F. T. de Vries, M. E. Liiri, L. Bjørnlund, H. M. Setälä, S. Christensen, and R. D. Bardgett, “Legacy effects of drought on plant growth and the soil food web,” *Oecologia*, vol. 170, pp. 821–833, 2012.
- [4] T. S. Writer. Ecological resilience and resistance. [Online].
- [5] S. Yachi and M. Loreau, “Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis,” *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 96, no. 4, pp. 1463–1468, 1999.
- [6] A. J. Lotka, “Contribution to the theory of periodic reactions,” Jan. 1909.
- [7] J. Monod, “The growth of bacterial cultures,” *Annual Review of Microbiology*, vol. 3, no. 1, pp. 371–394, 1949. [Online]. Available: <https://doi.org/10.1146/annurev.mi.03.100149.002103>
- [8] H. H. Elsalahy, S. D. Bellingrath-Kimura, C.-L. Roß, T. Kautz, and T. F. Döring, “Crop resilience to drought with and without response diversity,” *Frontiers in Plant Science*, vol. 11, 2020. [Online].
- [9] D. U. Hooper and P. M. Vitousek, “The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes,” *Science*, vol. 277, no. 5330, pp. 1302–1305, 1997.
- [10] T. D., D. Wedin, and K. J., “Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems,” *Nature*, vol. 379, pp. 718–720, 1996.
- [11] S. Naeem, L. Thompson, and L. S., “Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems,” *Nature*, vol. 368, pp. 734–747, 1994.
- [12] J. A. Sherratt, *Vegetation Stripes in Semi-Arid Environments*. University of Sheffield, 2006.
- [13] G. Tumble. What is the effect of the pollution on plants. [Online].