

多物种相互作用下植物群落的耐旱性

摘要: 干旱条件对植物生长有显著影响,不同物种对干旱的反应不同。群落中的种群相互作用会影响干旱条件下群落的进化。为了研究多物种相互作用下植物群落对干旱的响应,以种群密度、生物量、净初级生产力(净 NPP)和土壤含水量为 4 个评价指标,综合考虑降水、蒸发、种间相互作用、污染和生境减少对植物群落的影响。

在传统 Logistic 模型的基础上,修改了生长率项、最大环境持水量和其中的水分利用效率,增加了种间相互作用项。其中,构建土壤含水量模型,考虑干旱胁迫阈值响应,应用于上述三项;构建种间相互作用模型,分析两种植物之间的竞争,应用于群落内多个种群;将种间相互作用项加入种群密度模型并进行修正。在建立种群密度模型的基础上,利用 Michaelis-Menten 方程从种群密度出发构建生物量模型,进而计算群落单位面积净初级生产力(净 NPP)。我们的拟合结果接近真实值,证明了我们模型的合理性。

为了探索各种不规则天气周期对植物群落的影响,我们模拟了三种不同的降水模式,并使用我们的模型预测了上面提到的四个指标。结果发现,适度、稳定的湿度有利于植物的生长,高耐旱性植物对干燥环境的适应能力更好。

为了探索物种丰富度和不同物种多样性对群落的长期影响,我们选择了不同类群组合(按耐旱性分类)的物种,并计算了每个物种数量下的平均总 NPP。我们发现,当至少有 4 种物种时,植物群落对不规则天气周期的抵抗力更高,但在更严重的干旱情况下,影响较小。此外,抗旱性较差的植物在一个群落中贡献了更多的 NPP。

为探讨污染和生境减少对植物群落的影响,在种群密度模型中加入新的因子,对模型进行修正,预测自然降水条件下植物群落总 NPP 的变化。

最后,基于这些结论,提出了植物群落保护的建議,并讨论了这些措施对更广泛环境的影响。

关键词:干旱胁迫;种间关系;生物多样性

目录

多物种相互作用下植物群落的耐旱性 1

1 介绍 4

 1.1 问题背景 4

 1.2 问题的重述 4

 1.3 文献综述 4

 1.3.1 生物多样性与生态系统稳定性 4

 1.3.2 关于物种作用的假设 4

 1.3.3 生物多样性的作用机制 5

 1.4 我们的工作 5

2 术语表 5

3 假设和理由 6

4 符号 7

5 分析与建模 7

 5.1 分析 7

 5.2 植物群落干旱响应模型的构建 8

 5.2.1 土壤含水量模型 8

 5.2.2 种间相互作用模型 8

 5.2.3 人口密度模型 9

 5.2.4 生物量模型 10

 5.2.5 NPP 模型 11

 5.3 模型解和结果 11

 5.3.1 数据 11

 5.3.2 结果和模型论证 12

6 各种不规则天气周期下的预测 13

 6.1 种群密度 14

 6.2 总生物量及比例 14

 6.3 总 NPP 及比例 14

 6.4 土壤含水量 15

7 应用:长期分析 15

 7.1 物种丰富度和干旱频率的影响 15

 7.2 植物物种的影响 16

 7.3 污染与生境减少的影响 16

8 建议及对大环境的影响 17

9 敏感性分析 17

10 模型评价与进一步讨论 18

 10.1 优点 18

 10.2 缺点 18

 10.3 未来的工作 18

11 结论 18

参考文献 20

1 介绍

1.1 问题背景

不同种类的植物对胁迫的反应方式不同。干旱是许多地区的植物需要适应的严酷条件。研究表明，生物多样性在植物群落如何适应连续几代的干旱循环中起着关键作用。具体来说，在只有一种植物的群落中，接下来的几代植物对干旱的适应程度不如连续几代的植物。具体来说，在只有一种植物的群落中，接下来的几代植物对干旱的适应程度不如拥有四种或更多物种的群落中的植物。

为了提出确保植物群落长期生存能力的计划，我们需要研究生物多样性对植物群落适应干旱的影响。例如，找到一个植物群落从这种局部生物多样性中受益所需的最小物种数量，例如，找到一个植物群落从这种局部生物多样性中受益所需的最小物种数量，以及预测不同程度的干旱对植物适应的影响。

1.2 问题的重述

为了更好地理解植物群落的干旱适应性与物种数量之间的关系，我们需要建立一个数学模型，在考虑到我们的模型应该解决以下问题的同时，我们需要建立一个数学模型来预测植物群落在暴露于不规则天气周期时是如何变化的：

- 问题 1:预测群落需要多少种不同的植物物种才能受益，以及如果物种数量增加会发生什么。
- 问题 2:解释群落中物种的类型如何影响你的结果。
- 问题 3:预测未来天气周期中干旱发生频率更高、变化范围更广的影响。如果干旱不那么频繁，物种的数量对总体种群的影响是否相同？
- 问题 4:考虑污染和栖息地减少等其他因素对我们结论的影响。
- 问题 5:根据该模型，应该做些什么来确保植物群落的长期生存能力，对更大的环境有什么影响？

1.3 文献综述

1.3.1 生物多样性与生态系统稳定性

对多样性和稳定性的研究大致经历了三个大的过程。在以 Elton(1958)和 MacArthur(1955)为代表的 20 世纪 50 年代和 60 年代，人们认为演替期间生物多样性的增加会导致物种多样性的增加生态系统稳定性[9]。随着研究的进展，这一观点受到了挑战。根据 Gardner(1970)和 May(1974)等人在 20 世纪 70 年代的研究[6]，增加物种数量，从而增加它们的接触和相互作用的强度，会降低它们的稳定性。

最近，新的实验证据表明，增加的多样性增强了生态系统的稳定性，Tilman 发现，具有高多样性的群落对大干旱的抵抗力更强，恢复得更快。

1.3.2 关于物种作用的假设

关于生物多样性和生态系统功能之间关系的复杂性，生态学家提出了许多假设。这些假设一般可以归纳为三类：

1.第一类强调物种对生态系统功能的重要性，包括铆接假说(Ehrlich, 1981)和单调/驼峰模型假说(Huston & DeAngelis, 1994);

2.第二类是基于冗余物种假说，包括冗余物种假说(Walker, 1992; Lawton & Brown, 1993)、零假说和弱相互作用假说(Paine, 1992; Wootton, 1997);

3.第三类强调物种的不同作用和关键物种在生态系统功能中的作用，包括补偿/关键物种假说(Lauenroth 等)。， 1978;Sala etal.;， 1981)，非线性假设(Schulze & Mooney, 1993)和不确定性假设(Schindler, 1990; Frost etal.)。 , 1994)。补偿/关键物种假说认为，物种丰富度在影响生态系统功能过程中的作用存在一个阈值。当多样性低于该阈值时，生态系统功能随着多样性的降低而降低，高于该阈值时，物种丰富度的变化对生态系统功能的影响不大。

1.3.3 生物多样性的作用机制

生物效应方面提出的多样性机制主要有两种类型。

一组认为每个物种对生态系统功能都有“独特的贡献”。其中包括生态位互补假说、物种之间的积极相互作用假说和“保险”假说。

生态位互补假说认为，同一群落中不同物种之间的生态位存在差异，物种之间可以通过生态位相互补充，从而导致物种数量较多的群落中生物占据更多的“功能空间”。物种间的积极相互作用机制假说认为，生态系统中某些物种之间存在着积极的相互作用，某些物种可能会从其他物种身上受益(Bertness & Leonard, 1997)。保险假说认为，当生态系统遭受剧烈的环境变化时，物种之间生态位的差异可能允许物种之间的“风险扩散”。

另一组认为，生态系统中确实存在一定数量的冗余物种，主要理论是冗余假说[4]。冗余物种是指那些可以从生态系统中移除而不影响其整体功能的物种(Lawton & Brown, 1993)。

1.4 我们的工作

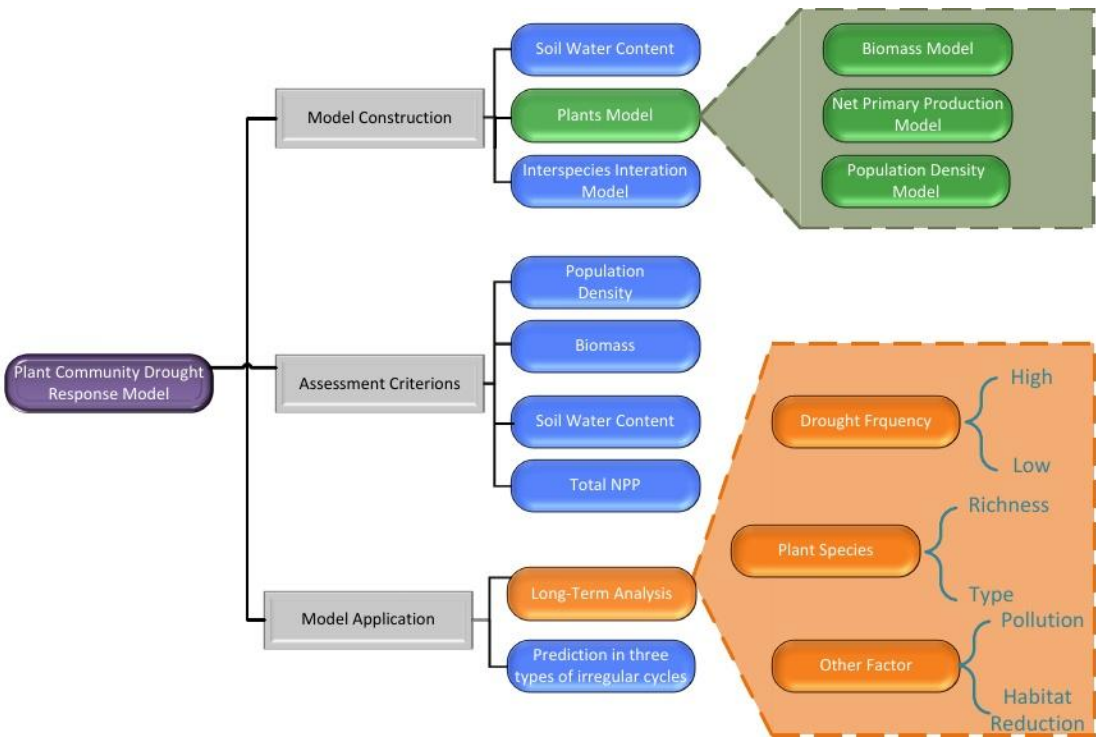


图 1:我们的工作

2 术语表

•生物多样性:生物多样性是地球上生命的多样性和可变性。可变性的程度可以从三个层面来考察:遗传变异、物种多样性和生态系统多样性。对生物多样性构成威胁的因素有很多,包括栖息地破坏、气候变化、入侵物种、污染、人类人口过剩和过度采伐。[2]

•干旱胁迫:由于干旱导致的缺水严重抑制植物生长的现象。

•土壤含水量:含水量(也称为水分含量)是材料中的水分含量。它是土壤所占的水的体积与土壤的总体积之比。定义为 $\theta = \frac{V_w}{V_{wet}}$, 其中 V_w 为水的体积, V_{wet} 为土壤的总体积。土壤的总体积。

•群落:群落是在同一时间聚集在同一地区或环境中的各种生物种群的集合。生物群落的基本特征包括物种的多样性、群落的生长形式和结构、优势种(群落中起决定性作用的物种)在群落特征上,以及营养结构等。

种群:种群是指同一物种的所有个体同时生活在一定的自然区域内。

种群密度:种群密度是指单位面积或体积内的种群中个体的数量。

种间关系:不同物种种群之间的相互作用。它可以分为三类:中性相互作用、积极相互作用(优先共存和互利)和消极相互关系(竞争、捕食、寄生)。

物种丰富度:群落中物种的数量。

净初级生产(NPP):初级生产过程中光合作用固定的能量,从呼吸消耗的能量中扣除,剩余的能量可用于植物生长和繁殖。

水利用效率(Water use efficiency):植物消耗单位质量水所产生的干物质量,反映了植物生产过程中的能量转换效率。

3 假设和理由

1. 土壤水分的唯一来源是降水,唯一的消耗是土壤的蒸发和植物的用水。

与大气降水相比,地下水等水源更为稳定。我们的研究区域属于降水变异性较大的亚热带季风气候带,因此可以忽略其他土壤水分补给方式的影响,将大气降水视为土壤水分的全部来源。

在植物群落中,植物占总生物量的绝大部分,动物一般不会直接从土壤中获取水分,因此只考虑植物消耗和土壤蒸发。并且将土壤水分的蒸发速率近似为一个常数。

2. 同一植物物种在很长一段时间内的净光合速率和水分利用效率被视为常数。

在更大的时间尺度上,我们可以忽略植物生长和繁殖的不同阶段,将与生长相关的数量视为常数,并使用为该物种找到的平均净光合速率和水分利用效率来求解模型。

3. 在考虑环境因素时,只考虑土壤含水量、污染和生境减少对植物生长的影响,不考虑相关的胁迫。

频繁的环境波动是不可避免的,光、温度、 CO_2 浓度等诸多环境因素的变化都会导致植物生长状态的变化,但在各种胁迫条件中,干旱是最严重的威胁[8],而在较为干燥的气候条件下,水分往往是植物生长的决定因素。

4. 只有当土壤含水量低于某一阈值时,才会对植物生长产生影响,表现为生长率下降,种群密度达到最大值。

植物对干旱和缺水有一个“适应”的过程,干旱和缺水并不一定会导致生长性能变差。[3]

5. 群落中的每个物种对其他物种都有影响，只是程度不同。

在生态系统中，每种生物都扮演着特定的角色，各种生物之间或多或少存在着竞争或互利的共生关系。

4 符号

符号见表 1:

表 1:注记

Symnbol	Description	Unit
A	Soil water content per unit area	mm/m^2
V_s	Soil evaporation rate	$mm/(m^2 \cdot s)$
V_l	Net photosynthetic rate (NPP)	$\mu mol/(m^2 \cdot s)$
WUE	Water use efficiency	$\mu molCO_2/mm olH_2O$
P	Population density	$plants/m^2$
P_m	Maximum population density	$palnts/m^2$
S	Average total leaf size per plant	m^2
V_p	Precipitation rate	$mm/(m^2 \cdot s)$
θ	Soil Water Content	%
γ	Drought stress threshold	%
r	Growth rate	$plants/(m^2 \cdot month)$
a_{ij}	Interspecies interaction factor	.
F	Biomass per plant	kg
Y_m	Maximum biomass per unit area	kg/m^2
N	Average biomass of individual plants	kg

5 分析与建模

5.1 分析

为了构建一个集气候变化效应和植物种间关系于一体的群落生长评估模型，我们需要开发描述土壤含水量变化及其对植物生长的影响、环境对群落的影响和群落对环境的反应、不同种群之间的相互作用、种群中个体生物量与其种群密度之间关系的函数。具体来说，土壤含水量低于阈值将引发植物的干旱压力。群落对环境的反应反映在土壤含水量的变化上。

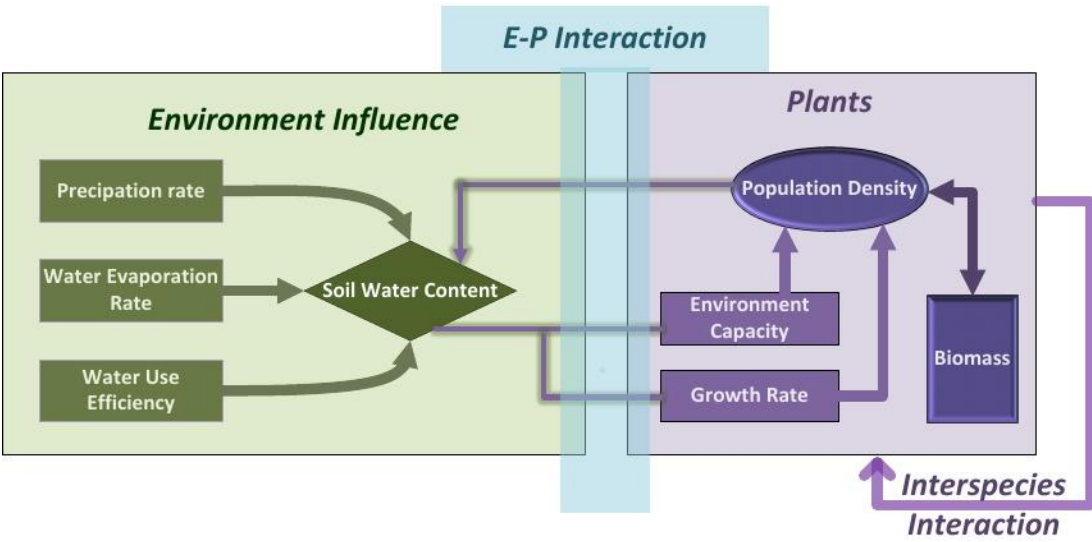


图 2:植物群落发展的机制

为了评估植物群落的生长状况，我们考虑了以下指标:种群密度和每个种群的比例，群落总生物量。单位面积净初级产量和土壤含水量。人口密度和人口占比反映了群落人口的增长情况，群

落总生物量和净初级生产量反映了群落的健康状况，土壤含水量反映了植物对群落生态环境的响应。



图 3:植物群落的综合评价

5.2 植物群落干旱响应模型的构建

5.2.1 土壤含水量模型

考虑到单位面积土壤含水量受土壤蒸发、植物用水量和降水的影响，我们构建了以下模型：

$$A(t) = A(t-1) - V_s \cdot \Delta t - \left[\sum_{i=1}^n \frac{V_l^i \cdot S_i}{WUE_i} \cdot P_i(t) \right] \Delta t + V_P \Delta t \tag{1}$$

Transpiration rate of the current plant community

其中 A (t)为单位面积土壤含水量，Vs 为土壤蒸发率，即单位时间单位面积蒸发水量，Vl为净光合速率（NPP），Si为种群 i 的平均叶片大小，WUEi 为种群的水分利用效率。pi (t)为种群密度，Vp 为降水率。

图 13 显示了导致土壤含水量随时间变化的三个主要因素。

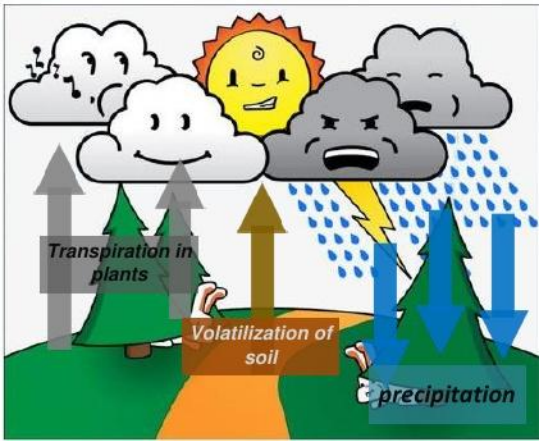


图 4:影响土壤含水量的因素

在干旱时，植物会通过减少蒸腾作用来提高水分利用效率，因此 WUE 会随着干旱程度的增加而增加。因此，我们将 WUE 修改为：

$$WUE^* = WUE \cdot e^{mD(t)} \tag{2}$$

式中，WUE 为供水充足时的水分利用效率(不考虑干旱胁迫)，m 为干旱响应系数。

土壤含水率的计算公式为：

$$\theta(t) = \frac{A^*(t) \cdot \rho_{water}}{1000 \cdot \rho_{soil} + A^*(t)}, \tag{3}$$

式中，θ (t)为土壤含水量，ρ water 为水密度，ρ soil 为土壤密度。

5.2.2 种间相互作用模型

在我们研究的植物群落中，水分是植物生长的限制因素，植物之间存在着争夺水分的竞争。我们以 A 和 B 两种植物之间的竞争为例，对不同植物种群之间的相互作用进行建模。

假设两种植物在合适的条件下都符合逻辑生长，即

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) \quad (4)$$

其中 K 是环境持水量，N 是植物的生物量。

在共享的资源空间中，植物 a 的生长消耗了部分水资源，造成根系土层的水量减少，从而抑制了植物 B 的生长，反之亦然。设 λ_1 , λ_2 分别为两种植物的水分利用系数。 $\lambda_1 + \lambda_2 = 1$ 。

假设植物生长率与土壤湿度成正比，与生物量成正比，则 A 对水分的有效利用为

$$L_1(N_1) = \lambda_1 \frac{V}{V_2} N_1 \quad (5)$$

而由此产生的对 B 的抑制作用可以表示为 $\alpha_1 L(N_1)N_2$ 。同样，B 对水的有效利用为

$$L_2(N_2) = \lambda_2 \frac{V}{V_1} N_2 \quad (6)$$

由此产生的对 A 的抑制作用可表示为 $\beta_2 L(N_2)N_1$ 。

V_1, V_2 分别表示 A 和 B 的个体资源代谢池，V 表示两种资源重叠时重叠池的大小。[1]

A 在竞争中的增长方程就变成了：

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) - \beta \lambda_2 \frac{V}{V_1} N_2 N_1 \quad (7)$$

B 在竞争中的增长方程变成：

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2}\right) - \alpha \lambda_1 \frac{V}{V_2} N_1 N_2 \quad (8)$$

其中 α , β 为比例因子。

让 $P_1 = \beta \lambda_2 (V/V_1)$ 和 $P_2 = \alpha \lambda_1 (V/V_2)$ 。则上述方程式变为：

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = N_1 r_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) - N_1 P_1 N_2 \\ \frac{dN_2}{dt} = N_2 r_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2}\right) - N_2 P_2 N_1 \end{cases} \quad (9)$$

这个模型可以推广到 n 个不同种群之间的相互作用。

5.2.3 人口密度模型

基于 Logistic 增长模型，我们有：

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{x_m}\right) \\ x(0) = x_0 \end{cases} \quad (10)$$

其中 x 为生物数量，r 为生长速率，受土壤含水量影响。

定义种群 i 的耐旱函数为:

$$D(t) = \max\left(0, \frac{\gamma_i - \theta(t)}{\gamma_i}\right), \theta(t) < \gamma_i \tag{11}$$

其中 γ_i 为种群 i 发生干旱胁迫的阈值，即当植物处于干旱胁迫时。

修正后的最大种群密度为:

$$\begin{aligned} P_{im}^* &= P_{im} [1 - D(t)] \tag{12} \\ r^* &= \begin{cases} r [1 - D(t)], \left(1 - \frac{P_i(t)}{P_{im}^*}\right) > 0 \\ r \cdot D(t), \left(1 - \frac{P_i(t)}{P_{im}^*}\right) < 0 \end{cases} \tag{13} \end{aligned}$$

则将 Logistic 模型修正如下:

$$\frac{dP_i(t)}{dt} = r^* P_i(t) \left[1 - \frac{P_i(t)}{P_{im}^*}\right] \tag{14}$$

通过添加种间相互作用因子，即添加种间相互作用模型，考虑具有 n 个种群的群落中不同种群的相互作用。然后将完整的种群密度描述为:

$$\frac{dP_i(t)}{dt} = r^* \cdot P_i(t) \left(1 - \frac{P_i(t)}{P_{im}^*}\right) + \left[\sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij} P_j(t)\right] \cdot P_i(t) \tag{15}$$

使用差分法，可以写成矩阵形式:

$$\vec{P}(t+1) = \Delta t \begin{bmatrix} r_1^* P_1(t) \left(1 - \frac{P_1(t)}{P_{1m}^*}\right) \\ r_2^* P_2(t) \left(1 - \frac{P_2(t)}{P_{2m}^*}\right) \\ \vdots \\ r_n^* P_n(t) \left(1 - \frac{P_n(t)}{P_{nm}^*}\right) \end{bmatrix} + \Delta t \cdot \vec{M}(t) \vec{P}(t) \tag{16}$$

Interspecies Competition

其中

$$\vec{P}(t) = [P_1(t), P_2(t) \dots P_n(t)], \vec{M}(t) = [m_{ij}]$$

当 $i=j$ 时, $m_{ij} = \frac{P_i(t)}{\Delta t}$, $m_{ij} = a_{ij} P_j(t)$, 当 $i \neq j$ $m_{ij} = a_{ij} P_j(t)$.

5.2.4 生物量模型

Weiner 等人利用酶促反应与植物生长过程的相似性构建了一个模型[10]，其中植物生物量积累被视为一种化学反应，植物在密度(一种催化剂)的帮助下提取环境中存在的无机营养物质，并通过光合作用将其转化为储存的化学能。该表达式中的自变量为密度，因变量为种群生物量或个体生物量[8]。即利用化学中的 Michaelis-Menten 方程，将单位面积生物量与密度的关系表示为:

$$F(P) = Y_m \left(\frac{P}{P+k} \right) \tag{17}$$

式中 $F(N)$ 为单位面积生物量， Y_m 为单位面积最大生物量， P 为人口密度， k 为达到最大生物量一半时的密度，这个量随着干旱胁迫强度的增加而增加。

$$k = k_n \left[1 + \tan \frac{\pi}{2} D(t) \right] \tag{18}$$

其中 $D(t)$ 为上面定义的耐旱函数， K_n 为适宜条件下的 k 值。

我们可以看到，生物量与种群密度不成正比，这反映了自疏过程，是在种群关闭、水肥供应不足、营养不良等条件下，通过叶片老化脱落、分枝减少甚至部分植物死亡，使作物自然疏化的一种现象。这是作物自动调节的过程，也是对不利生长环境的适应。

5.2.5 NPP 模型

利用上述模型得到的人口密度和生物量，我们可以计算净初级生产力(NPP):

$$V_l = \sum \frac{P_i V_{li} F_{0i}}{F_i} \tag{19}$$

V_l 是社区的总 NPP 单位面积， P_i 是人口密度， V_{li} 是植物的净光合速率，这等于 NPP， F_{0i} 是植物的平均生物量，和 F_i 是生物量我们获得的生物量模型。

5.3 模型解和结果

5.3.1 数据

我们选择了美国佛罗里达州中部的奥卡拉国家森林公园作为我们的研究地点，它占地 607 平方英里，位于奥卡拉以东 3 英里，盖恩斯维尔东南，如地图所示：

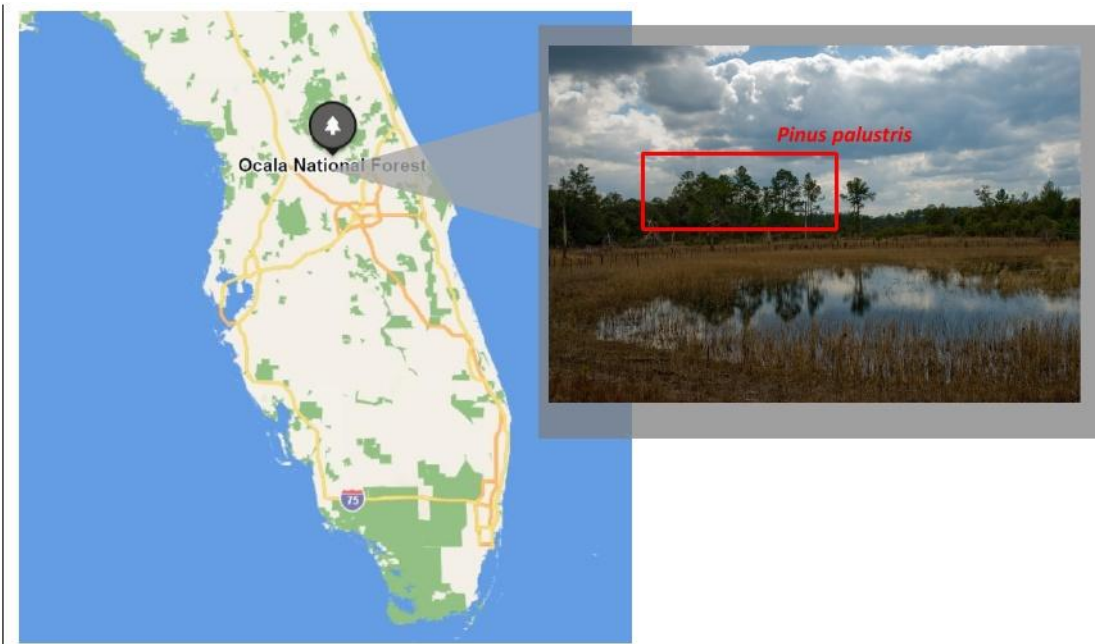


图 5:佛罗里达州的奥卡拉国家森林公园

原因如下：

- 1.根据耐旱程度的不同，植物可分为高度耐旱植物、中度耐旱植物、低耐旱植物和非耐旱植物四大类[7]。该公园包含了所有四种类型的耐旱植物，这有利于我们对不同种群的研究。
- 2.虽然位于亚热带季风气候带，公园经常遭受干燥的天气，这有利于我们研究气候的影响。

我们从奥卡拉国家森林官方网站获得了关于森林公园内 8 种植物的数据，分为以下几类:

高度耐旱植物(HDTP): palustris Pinus、龙舌兰(Agave);

中度耐旱植物(MDTP): 柏树(Quercus fabri)、巨叶槭(Acer macrophyllum);

低抗旱植物(LDTP): 白杨、巨叶槭;

抗旱植物(DIP): 紫杉(Taxodium distichum)、白杨(Populus alba)。它们的参数如下:

表 2:8 种不同植物的参数

	Species	NPP	WUE	ALS	PD	TV	Biomass
HDTP	Pinus palustris	4	6	17.5	0.695	30%-40%	9
	Agave	5.8	2.09	7	0.415	20%-30%	5
MDTP	Quercus fabri	5.5	3.3	10	0.48	40%-50%	23
	Acer macrophyllum	10	3	25	0.097	35.4%	13
LDTP	Populus nigra	8.2	5.1	15	0.335	50.2%	35
	Acer rubrum	5.5	5	10	0.732	55.8%	40
DIP	Taxodium distichum	12	8.1	26	0.21	64.3 %	60
	Populus alba	5.3	5.5	14	0.6	72.9%	200

该地区降水的月变化数据来自附近的奥兰多国际机场天文台。数据如下:

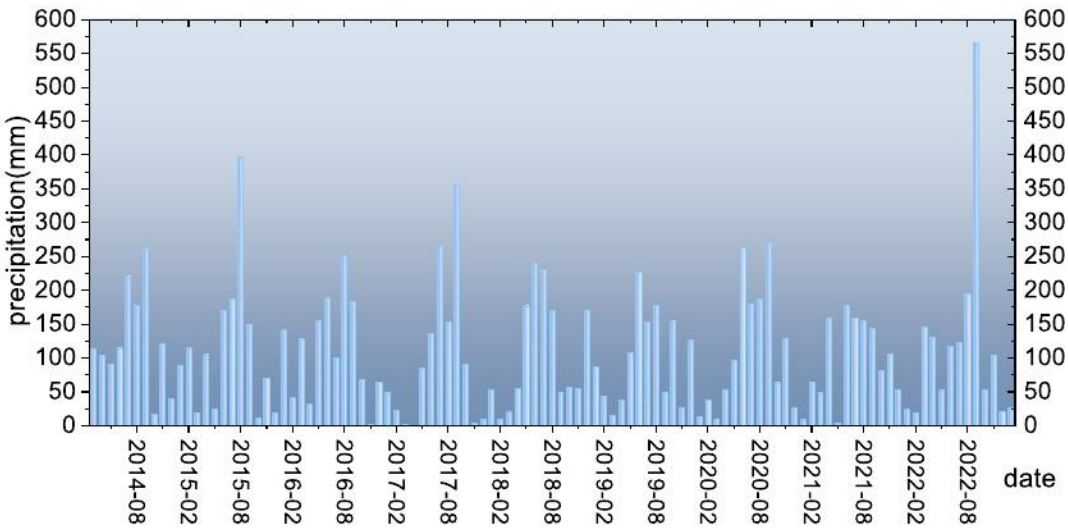


图 6:降水月变化

5.3.2 结果和模型论证

利用 2014 - 2021 年的降水和人口密度数据逐月拟合植物群落干旱响应模型。

对 2022 年各种群的种群密度进行预测，并与实际值进行对比，如下图所示:

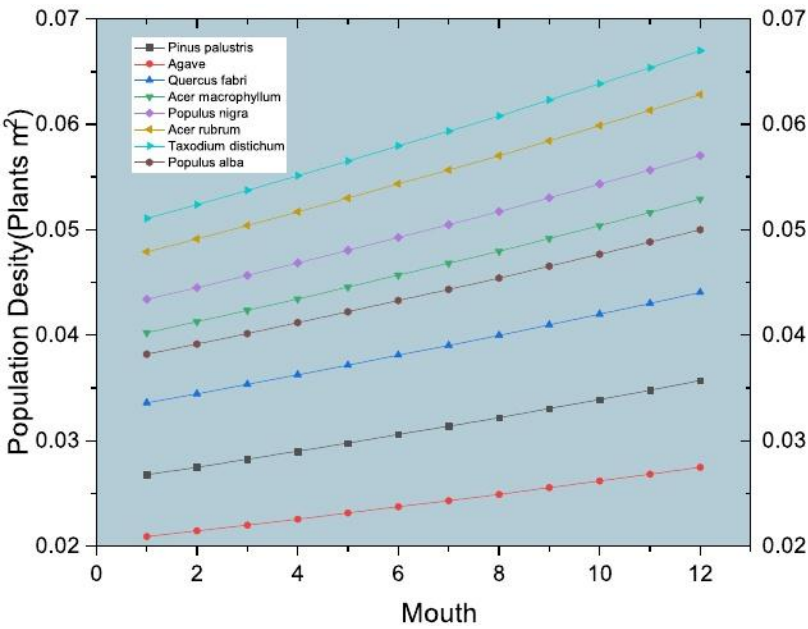


图 7:2020 年人口密度预测

表 3:预测结果与实际值对比

	Pinus palustris	Agave	Quercus fabri	Acer macrophyllum
AVG	0.033	0.026	0.041	0.049
SD	0.33%	0.25%	0.41%	0.49%

	Populus nigra	Acer rubrum	Taxodium distichum	Populus alba
AVG	0.053	0.058	0.063	0.047
SD	0.53%	0.58%	0.62%	0.46%

我们可以看到，预测值接近真实数据，这证明了我们的模型是正确的。

6 各种不规则天气周期下的预测

我们模拟了以下随机降雨模式:

模式 a:干旱响应，在降水充足的情况下突然发生干旱

模式 b:干旱恢复，干旱情况下的突然降

模式 c:完全随机

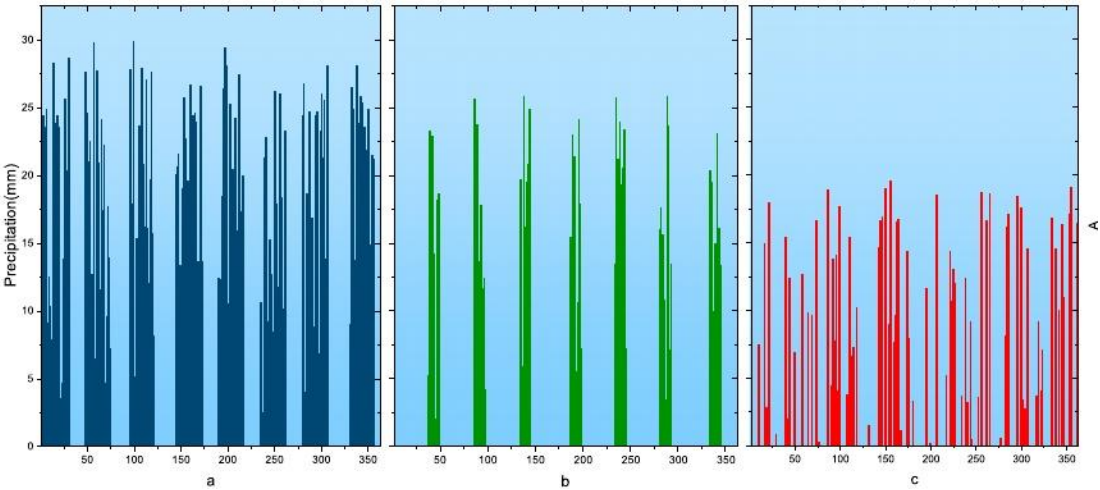


图 8:三种不同的降雨模式

利用上述模型，在考虑种间相互作用影响的情况下，对该模型下 1 年内的种群密度、群落单位面积总生物量和不同物种比例、群落单位面积总 NPP、土壤含水量进行了预测，从而全面反映了不规则气候对群落的影响。

6.1 种群密度

预测了不同降水模式下古松(Pinus palustris)和白杨(Populus alba)(最耐旱和最不耐旱树种)1 年的种群密度。初始种群密度设为相同的 0.1 株/m²。

结果如下所示:

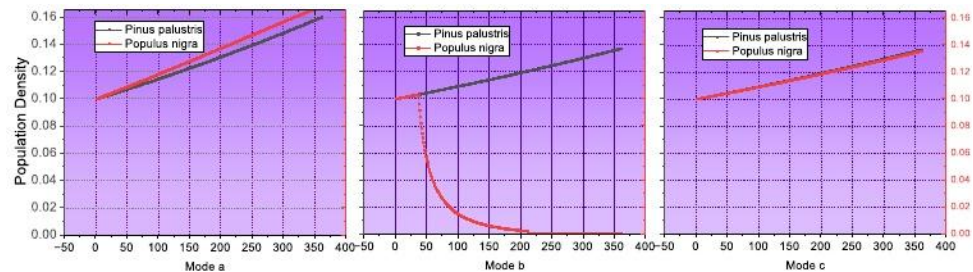


图 9:三种天气模式下的人口密度

在 a 和 c 模式下，两种白杨的种群密度都有所增加，而在 a 模式下，当水分充足时，两种种群的适应能力略好，而在 c 模式下，当降雨量适中时，两种种群的生长情况相似。

在模式 b 中，当土壤中剩余的水分相对充足时，两个种群密度首先经历了类似的增长。然而，随着时间的推移，对白杨来说，水变得不足，导致其迅速衰落。

6.2 总生物量及比例

在种群密度预测的基础上，利用生物量模型计算了古松(Pinus palustris)、布栎(Quercus fabri)、黑杨树(Populus nigra)和双紫杉(Taxodium distichum) 4 种植物的单位面积生物量，并计算了群落总生物量和各种群生物量百分比。

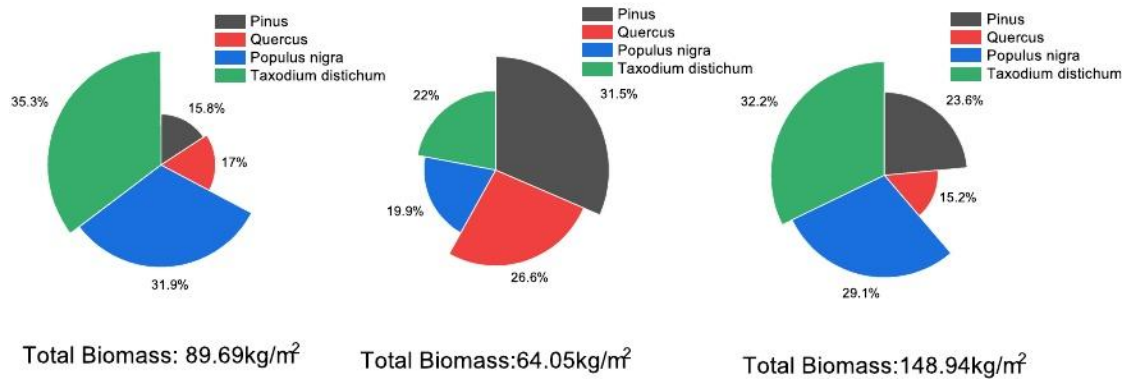


图 10:a、b 和 c 模式下的总生物量和比例

我们可以看到，当降雨量相对温和且更稳定时(模式 c)，单位面积总生物量最高。当经历不规则的天气周期时，降雨频率越高，对植物群落的影响就越好，而干旱频率越高。

此外，每种降雨模式中每种物种的比例也有所不同。在模式 a 中，紫杉（DIP）所占比例最大，而在模式 b 中，棕榈松（HDTP）所占比例最大。这表明 hdtP 对较高的干旱频率适应得更好，而 DIPs 对较高的降雨频率适应得较好。

6.3 总 NPP 及比例

利用 NPP 模型，我们预测了总 NPP 和构成:

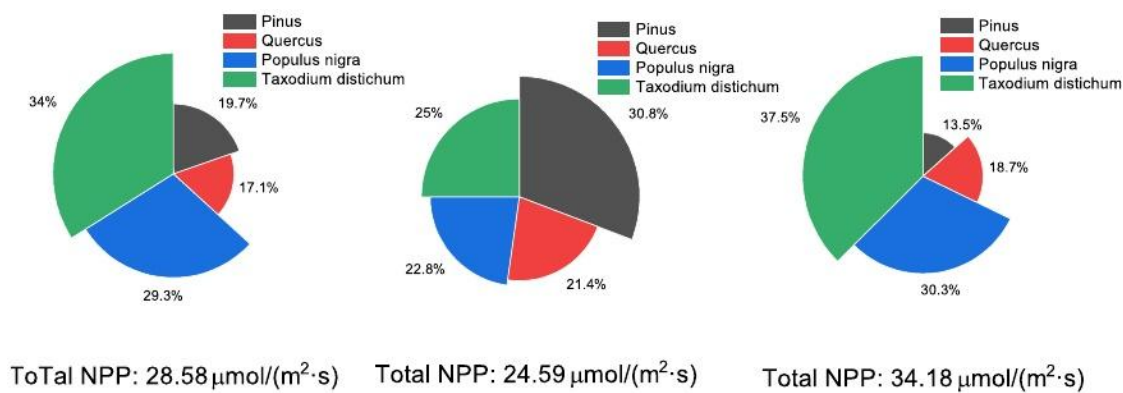


图 11:a、b、c 模式下的总 NPP 和比例

这些模式与生物量的模式相似。

6.4 土壤含水量

为了反映植物群落中植物的环境调节功能，我们计算了五年期间土壤含水量的变化，以反映土壤的蓄水能力。所得结果如下：

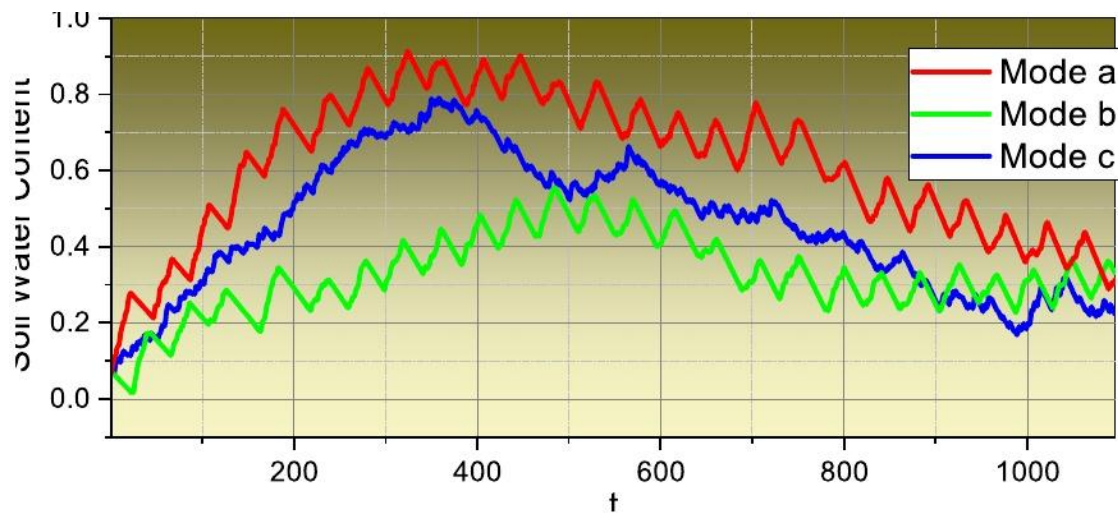


图 12:a、b、c 模式下土壤含水量变化

土壤含水量的变化与降雨的模式是一致的。

7 应用:长期分析

为了在长时间尺度上研究环境对群落演替的影响，我们考虑了群落物种丰富度和物种多样性、干旱事件发生频率、污染和栖息地减少对群落的影响。同时，我们分析了每次干旱事件发生频率的变化对物种丰富度因子的影响。

由于总社区 NPP 反映了植物群落的生产能力，因此用作衡量社区健康状况的指标。

7.1 物种丰富度和干旱频率的影响

物种丰富度和群落结构显著影响群落对干扰的抵抗能力，干旱事件发生频率和程度的差异会影响对这一生物因子的敏感性。为了探究不同天气模式下物种数量对群落的影响，我们首先模拟了两种天气模式，一种干旱频率较高，另一种干旱频率较低。

然后我们根据其抗旱性将该植物群落的物种分为四类，在不同的类群组合下选择物种，相同种数下，计算各种数下的平均总 NPP。结果如下图所示：

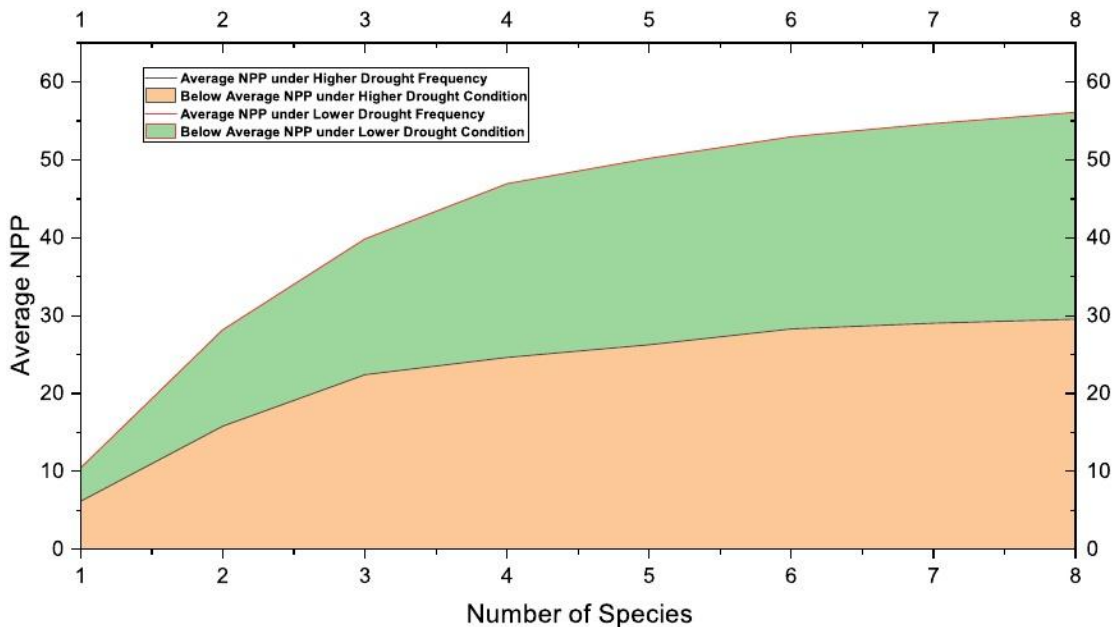


图 13:不同干旱程度下物种丰富度的影响

我们可以看到，当有 4 种以上的物种时，植物群落对不规则天气周期的抵抗力相对较强。

通过对比两种气候模式的数据，我们还发现，在干旱事件越频繁和时间越长的情况下，总 NPP 越低，物种丰富度的影响略不显著，这反映在坡度上。这可能是因为每种植物的 NPP 随着干旱事件的频繁而减少，因此总 NPP 的增加变得不那么明显。

7.2 植物物种的影响

除了物种丰富度的影响外，物种类型也会影响植物群落的 NPP。基于上述结果，我们模拟了一个分别有 4、5 和 6 个物种的植物群落中引入一个新物种会发生什么情况。为了分析增加一个物种的意义，我们计算了单位面积总 NPP 与原始群落平均 NPP 的比例增加，如下图所示：

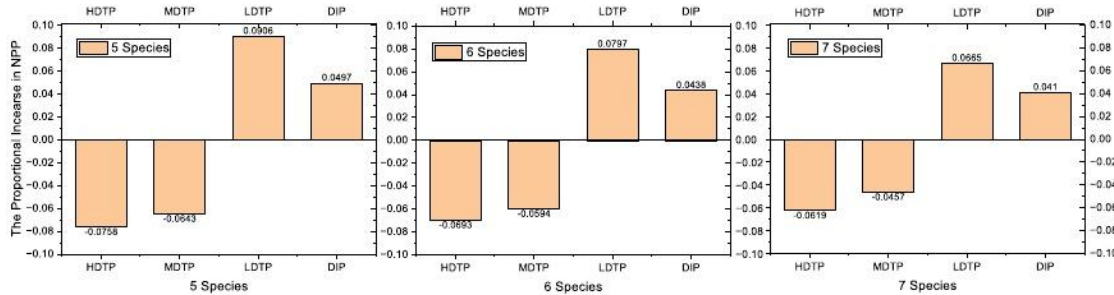


图 14:an Added Plant Species 的影响

其中 HDTP 代表高耐旱植物，MDTP 代表中等耐旱植物，LDTP 代表低耐旱植物，DIP 代表不耐旱植物。

7.3 污染与生境减少的影响

污染会对植物的生长产生不利影响，这反映在种群密度增长的抑制上。为了反映污染的影响，我们在模型中加入了污染抑制项，将其修改为：

$$\frac{dP_i(t)}{dt} = r^* \cdot P_i(t) \left(1 - \frac{P_i(t)}{P_{im}^*}\right) + \left[\sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij} P_j(t) \right] \cdot P_i(t) - \rho P_i(t) \quad (20)$$

correction term

其中， ρ 为污染抑制系数，其大小反映了污染的严重程度。我们将该模型应用于沼泽松和花叶栎。结果如图 15 所示。我们可以看到，污染会抑制植物的生长，在极端情况下，甚至会导致植物种群的灭绝。

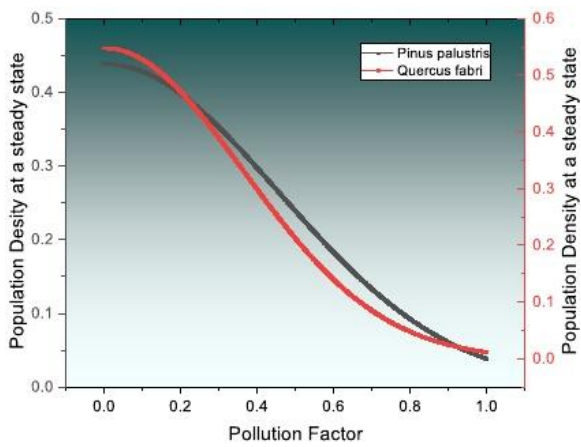


图 15:污染的影响

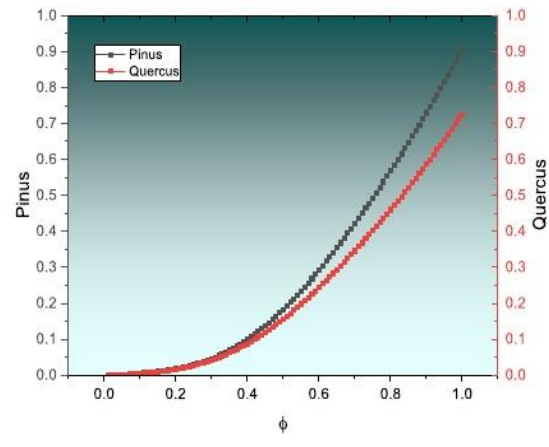


图 16:栖息地减少的影响

植物生存空间的减少直接减少了种群的环境持有能力，因此对于栖息地减少，我们在模型中修正了环境持有能力，即将 P_{im}^* 改为 ψP_{im}^* ，其中， ψ 为栖息地系数， $0 \leq \psi \leq 1$ 。生境越大，其值越大。以上两种的结果如图 16 所示。

我们可以看到，这两种物种的种群密度随着 ψ 的增加而增加，这表明栖息地的丧失会对植物群落产生显著的负面影响。

8 建议及对大环境的影响

对于物种数量较少的群落系统，为保护生物群落，改善生态环境，建议人为引入适量其他植物物种进入群落，充分利用局部物种多样性对生态环境的调节作用。

根据我们对植物物种影响的分析，引入不耐干旱的物种对群落的总 NPP 贡献更大，因为不耐干旱的植物往往具有更大的生物量和叶片大小，这有利于光合作用。

这种抗旱性的增强有助于群落在更长的时间跨度内的长期进化。植物多样性可以提高土壤含水量，土壤含水量的增加有助于抗旱性较弱但生产力较高的植物物种在群落中生存，从而促进群落的进化。

稳定的植物群落对调节气候具有重要作用。通过蒸腾作用，水分流失到大气中，增加了空气的湿度，因此增加了降水。此外，通过吸收二氧化碳，植物群落可以减轻温室效应，从而减缓全球变暖。

9 敏感性分析

增长率是我们模型中的一个重要参数。为了探究增长率变化对人口密度的影响，我们在 -5% ~ 5% 的偏差范围内改变了 8 个种群的增长率，得到了种群密度。结果如下所示：

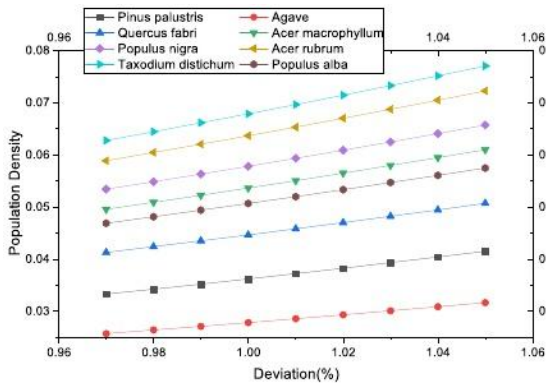


图 17:r .的灵敏度分析

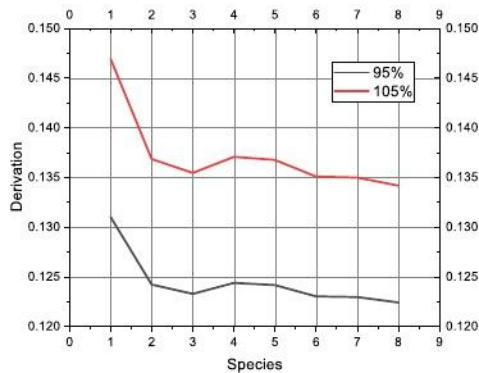


图 18:物种与衍生之间的理性关系

观察左图可以看出，随着 r 的增大，各物种在稳态下的种群密度也随之增大。右图显示了偏差与物种多样性之间的关系。树种 1~8 分别为古松木、龙舌兰、蚕树、巨叶槭、黑杨、巨叶槭、二树杉和黑杨。

10 模型评价与进一步讨论

10.1 优点

- 1.在构建人口密度模型时，创新性地考虑了干旱胁迫，增长率和最大环境承载能力。而且，只有在土壤含水量低于某一阈值时才会触发干旱胁迫，这与实际情况是一致的。
- 2.我们从一个简单的两株模型推导出种间竞争对生长速率的影响，并将其扩展到整个群落，在群落干旱响应模型中增加了种间相互作用项，并拟合了相互作用系数矩阵来显示物种之间的相互关系。
- 3.在评价群落状况时，考虑了人口密度、生物量、净初级生产力和土壤含水量 4 个指标，综合反映了群落的稳定性和健康状况。
- 4.计算生物量时考虑自疏效应，综合单位面积总生物量和种群密度评价种群状况。

10.2 缺点

- 1.我们简单地通过一个线性函数修正了增长率和最大人口密度，这个线性函数只能进行定性分析。
- 2.我们没有考虑干旱对温度、光照等其他环境因素的影响，只考虑了其对土壤含水量的影响。
- 3.在讨论污染与栖息地减少的影响时，没有对污染因子和栖息地因子的来源进行量化，简单地按程度选取数值，难以进行定量分析。

10.3 未来的工作

- 1.获取其他植物群落的数据，利用我们的模型促进不规则气候模式下植物群落的保护。
- 2.在全球变暖的背景下，综合考虑气候变化对全球降水、温度、光照的影响。考虑温度变化对土壤蒸发的影响以及光照变化对植物净光合作用的影响，进一步修正我们的模型。
- 3.量化污染指标，修改污染阶段，定量描述污染对植物生长的影响，寻找耐污染种群。还可以研究植物群落对污染的反作用，为污染防治提供新的思路。

11 结论

我们的植物群落干旱响应模型考虑了干旱频率和种间相互作用对植物群落的影响。主要结论如下:

1.在 3 种不同降水模式下, 干旱响应模式(模式 a)显示不耐干旱的紫杉树(*Taxodium distichum*)对环境的适应性更强, 而在干旱恢复模式(模式 b)中, *palustris* 是优势种。在随机模式(模式 c)下, 植物的生长状况无显著差异。

2.中等湿度有利于群落发育, c 模式群落的总生物量和总 NPP 最高。

3.当种数大于 4 种时, 群落对不规则气候的抵抗能力增强, 反映在单位面积的总 NPP 上。干旱频率越高, 群落多样性的影响越不显著。

4.当物种丰富度大于 4 时, 向群落中添加耐旱性较差的植物比添加耐旱植物更能提高群落生产力。

5.污染和栖息地的丧失抑制了植物群落的种群密度, 甚至可能导致某些物种的灭绝。

参考文献

- [1] Zhang Caiqin and Yang Zhi. Simulation of different plant growth dynamics in inner mongolia typical steppe during the growing season. *Acta ecologica sinica*, 27(9):3618–3629, 2007.
- [2] Jim Chen. Across the apocalypse on horseback: imperfect legal responses to biodiversity loss. *Wash. UJL & Pol’y*, 17:13, 2005.
- [3] Zhao Hong, WANG Runyuan, Shang Yan, WANG Heling, Zhang Kai, ZHAO Funian, Qi Yue, and Chen Fei. Research progress and prospect on the response of grain crops to high temperature and drought stress and its threshold. *Arid weather*, 34(1):1–12, 2016.
- [4] Wang Jiang. Effects of drought stress on the relationship between biodiversity and ecosystem function, 2006.
- [5] Robert MacArthur. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *ecology*, 36(3):533–536, 1955.
- [6] Robert M May. Will a large complex system be stable? *Nature*, 238:413–414, 1972.
- [7] Chaves MM, Maroco JP, and Pereira JS. Understanding plant responses to drought - from genes to the whole plant. *Funct Plant Biol*, 30(3):239–264, Mar 2003.
- [8] Zhu Saiyong. Mathematical model construction and mechanism investigation of drought reducing optimum density of dryland wheat. 2021.
- [9] David Tilman and David Wedin. Dynamics of nitrogen competition between successional grasses. *Ecology*, 72(3):1038–1049, 1991.
- [10] Jacob Weiner and Robert P Freckleton. Constant final yield. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 41:173–192, 2010.