

DOI: 10.5846/stxb201806091293

吴晓慧, 单熙凯, 董世魁, 高晓霞, 许驭丹, 张曦, 武胜男, 胡樱, 温璐, 刘世梁, 董全民, 王文颖. 基于改进的 Lotka-Volterra 种间竞争模型预测退化高寒草地人工恢复演替结果. 生态学报, 2019, 39(9): - .

Wu X H, Shan X K, Dong S K, Gao X X, Xu Y D, Zhang X, Wu S N, Hu Y, Wen L, Liu S L, Dong Q M, Wang W Y. Prediction of alpine artificial grassland restoration based on an improved Lotka-Volterra interspecific competition model. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(9): - .

基于改进的 Lotka-Volterra 种间竞争模型预测退化高寒草地人工恢复演替结果

吴晓慧¹, 单熙凯², 董世魁^{1,*}, 高晓霞¹, 许驭丹¹, 张曦¹, 武胜男³, 胡樱⁴, 温璐³, 刘世梁¹, 董全民⁵, 王文颖⁴

1 北京师范大学环境学院, 北京 100875

2 北京师范大学天文系, 北京 100875

3 内蒙古大学生态与环境学院, 呼和浩特 010021

4 青海师范大学生命科学院, 西宁 810008

5 青海大学畜牧兽医科学院, 西宁 810016

摘要:结合青藏高原地区黑土滩型退化高寒草甸改建成人工草地后恢复过程中植物群落组分数量特征变化, 基于中心差分法、相对误差热图、ODE 算法等研究方法进行计算机模拟, 对 Lotka-Volterra 种间竞争模型进行非线性化改进, 建立了适于高寒草地人工恢复演替过程中的竞争效应预测模型, 与经典的 Lotka-Volterra 种间竞争模型进行对比验证, 实证了改进模型的可解性和准确性。并分析了改进的 Lotka-Volterra 模型的系统动力学行为, 预测人工恢复植物群落各组分竞争结局, 判断人工草地恢复演替状况。结果表明: (1) 随着恢复年限的增加, 栽培植物(垂穗披碱草或草地早熟禾)与原生植物在经历一个激烈的竞争阶段后逐渐趋于动态平衡, 表明人工种植的垂穗披碱草、草地早熟禾等本土植物, 可以促进青藏高原地区“黑土滩”型退化高寒草甸的有效恢复; (2) 综合各分组的恢复演替阶段特征, 可食牧草、栽培植物和顶极植物均从第 7 年开始竞争力呈现明显下降的趋势, 因此建议在对人工草地的恢复管理中, 7—10 年间进行适度的人为干预, 如施肥、灭鼠害以及适当去除有毒有害杂草等; (3) 综合各类植物的竞争演替预测情况, 均从第 20 年左右开始逐渐趋于动态平衡。因此, 根据该模型分析, 从生态恢复的角度来看, “黑土滩”型退化草地进行人工恢复至少需要 20 年以上, 才能获得较为稳定的植物群落。

关键词:高寒人工草地; 种间竞争模型; 计算机模拟; 恢复预测

Prediction of alpine artificial grassland restoration based on an improved Lotka-Volterra interspecific competition model

WU Xiaohui¹, SHAN Xikai², DONG Shikui^{1,*}, GAO Xiaoxia¹, XU Yudan¹, ZHANG Xi¹, WU Shengnan³, HU Ying⁴, WEN Lu³, LIU Shiliang¹, DONG Quanmin⁵, WANG Wenying⁴

1 School of Environment, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

2 Astronomy Department, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

3 College of Ecology and Environment, Inner Mongolia University, Hohhot 010021, China

4 College of Life Sciences, Qinghai Normal University, Xining 810008, China

5 Qinghai Academy of Animal Science and Veterinary Medicine, Qinghai University, Xining 810016, China

基金项目:科技部国家重点研发计划专项(2016YFC0501906); 水环境模拟国家重点实验室重点项目(17L03ESPC); 青海省创新平台建设专项(2017-ZJ-Y20)

收稿日期: 2018-06-08; 网络出版日期: 2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: dongshikui@sina.com; dsk03037@bnu.edu.cn

Abstract: Combining the quantitative characteristic changes of plant community components in the restoration process of the “black soil patch” degraded alpine meadow in the Qinghai-Tibet Plateau after being converted into artificial grassland, computer simulations based on methods, such as the central difference method, relative error thermography, and ODE algorithm were conducted. A prediction model of competitive effects suitable for alpine meadow restoration succession was established through the nonlinear improvement of the Lotka-Volterra interspecific competition model. The model was compared with the classical Lotka-Volterra interspecific competition model, and the solvability and accuracy of the improved model were demonstrated. Furthermore, the dynamic behavior of the improved Lotka-Volterra model system was analyzed, the competitive outcome of the plant community components in the artificial restoration was predicted, and the restoration succession of the artificial grassland was judged. The results showed that: (1) With the increasing length of vegetation recovery, cultivated plants (*Elymus nutans* or *Poa pratensis*) and original plants will gradually tend to be dynamically balanced after undergoing a fierce competition phase. Accordingly, cultivated plants — *Elymus nutans* or *Poa pratensis* can promote the effective restoration of the “black soil patch” degraded alpine meadow in the Qinghai-Tibet Plateau; (2) Synthesizing the characteristics of the restoration succession stage of each group, the competitiveness of edible forage, cultivated plants, and climax plants all showed an obvious downward trend since the 7th year. In the restoration management of the artificial grassland, we recommend that moderate human interventions, such as fertilization, rodent control, poisonous and harmful weed removal be carried out in the next 7—10 years; (3) Analyzing the prediction results on competition succession of each group synthetically, all of tend to be dynamically balanced from the 20th year. Consequently, according to the model, from the perspective of ecological restoration, it will take at least 20 years for the artificial restoration of the “black soil patch” degraded grassland to obtain a relatively stable plant community.

Key Words: alpine artificial grassland; interspecific competition model; computer simulations; restoration prediction

青藏高原的草地面积约占全国草地总面积的 $1/3$ ^[1], 提供了牧业生产基地和生态屏障等生态服务功能。但是, 由于受到气候条件的变化和人类活动的影响, 该区 50%—70% 的天然草地已经退化^[2]。为了有效遏制天然草地退化、提高草地生产能力, 行之有效的办法之一, 就是在失去牧用价值, 难以自我恢复的极度退化草地上建植和培育高产、优质、稳定的人工草地^[2], 降低天然草地放牧压力, 并通过人工草地植被逐渐恢复退化的天然草地。自 20 世纪 80 年代以来大面积的“黑土型”次生裸地的出现^[3], 人为干预下的高寒草甸恢复演替过程成为生态学家研究的热点问题, 目前的研究主要集中在人工恢复与其他恢复措施间的差异性^[4]、播种牧草的优化组合^[5]及混播机理^[6]、水肥调控^[7]、群落生产力及稳定性变化^[8]等, 但对人工草地植物群落种间竞争关系及其生态效应的研究较为少见。在人工草地的演替过程中, 竞争是塑造植被群落结构和动态特征的动力^[9]。尤其是在青藏高原的人工草地植物群落中, 由于各组分生态位高度重叠, 种间竞争尤为激烈, 植物群落稳定性难以维持, 植物群落演替何时趋于稳定难以预测, 各组分之间的竞争成为控制群落演替的主导因子^[2]。因此, 对人工草地各植物组分的竞争效应进行研究, 将有助于我们厘清植被恢复过程、预测植物群落演替的方向, 可以为退化高寒草地的人工恢复管理提供科学依据。

目前, 利用生态数学方法构建的诸多数学模型在草地植被研究中的应用越来越广泛。其中, 反应竞争-密度效应的数学表达模型以 Logistic 模型较为常见, 但是该模型仅适用于实验室控制条件的竞争试验结果预测, 对自然环境中的种间竞争关系预测较为困难。因此出现了许多改进模型, 如 Hallam 模型^[10]、Smith 模型^[11]等。从多物种竞争的角度出发, Lotka-Volterra 种间竞争模型(简称 LVM)是 Logistic 模型的一种延伸, 其应用较为广泛。例如, 王慧忠^[12]等利用 LVM 求解牧草种群与放牧家畜种群的变化规律, 林慧龙^[2]等建立了适合高寒地区 3 组分禾草混播种间竞争机制的 LVM 模型。但是, 由于青藏高原高寒地区植物群落演替的长期追踪监测较为困难, 长时间序列的植物群落演替过程中的种间竞争关系鲜有报道。对于植物群落中种间关系的预测, 也需要对传统的 LVM 模型进行修正, 才能应用于自然条件下植物群落演替过程中的种间竞争关系

预测。

本研究旨在通过野外调查和模型模拟,建立适合黑土滩型高寒人工草地植物竞争效应的 LVM 修正模型,从畜牧业生产和生态功能两个角度出发,将高寒草地植物群落的组分植物进行归类,结合不同恢复年限人工草地的实测组分植物的数量特征,通过计算机模拟研究改进后 Lotka-Volterra 系统的动力学行为,刻画不同恢复年限高寒草地植物群落各组分的时间演替特征,分析高寒草地不同组分植物的竞争结局,预测退化高寒草地人工恢复所需的时间限值,从而为退化高寒草地的人工恢复管理提供科学依据。

1 研究方法

1.1 研究区域概况

研究区域位于青海省果洛藏族自治州玛沁县大武镇,属于典型的高原山地类型。地理位置为 34°21′—34°29′N,100°12′—100°29′E,平均海拔 3800 m。气候类型为高原大陆性气候,春季干旱多风,冬季寒冷漫长,年均温约-3.9℃,年均降水量 423—565 mm,降水多集中在 6 月—9 月份,占年降水量 60.0%。牧草生长季约 156 d,无绝对霜期^[13]。全年日照时间 2313—2607 h,太阳辐射强,昼夜温差大。

土壤类型为高山草甸土,85%的草地为高寒草甸,植被多样性程度高,为发展畜牧业提供了重要资源。但受到人类活动诸如超载放牧、过度开垦等影响,加之气候变化带来的影响,大部分天然草地出现不同程度的退化,黑土滩问题突出^[3]。黑土滩退化草地给区域生态、生产、社会经济等带来负面效应^[14]。已有研究结果表明,黑土滩退化草地使用围栏封育自然恢复方法难以达到恢复标准,且最终会形成越来越稳定的毒杂草群落^[15],而人工草地措施在一定程度上促进了黑土滩退化草地植物群落的恢复演替^[16]。为了解决草地退化问题,该地区建植了大片人工草地,目前已有不同建植年限的人工草地。

1.2 数据来源

于 2017 年 7—8 月进行野外采样工作。在选取的研究区域内,选择 13 块不同建植年限的研究样地,均为冬春草场。这 13 块样地均为禾本科——垂穗披碱草(*Elymus nutans*)或草地早熟禾(*Poa pratensis*)单播的人工草地,建植期分别为 17a、15a、13a、12a、11a、10a、9a、8a、7a、5a、3a、2a、0a(春季新翻撒播地)。我们采用空间分布代替时间演替^[17]的方法研究人工草地恢复演替过程中各组分的动态竞争。样地信息见表 1。

表 1 样地基本信息

Table 1 The basic situation of plots

样地编号 Serial number of plots	恢复年限 Recovery period/a	海拔高度 Altitude/m	经度 Longitude	纬度 Latitude
Y1	0	3914—3920	100°29′46.3″E	34°21′34.4″N
Y2	2	3911—3959	100°29′37.3″E	34°21′22.1″N
Y3	3	3909—3918	100°29′38.3″E	34°21′22.9″N
Y4	5	3760—3769	100°16′07.5″E	34°28′17.9″N
Y5	7	3739—3750	100°12′36.1″E	34°28′21.4″N
Y6	8	3698—3707	100°14′22.3″E	34°26′35.2″N
Y7	9	3759—3779	100°16′46.9″E	34°27′45.6″N
Y8	10	3776—3780	100°16′52.7″E	34°27′47.8″N
Y9	11	3477—3757	100°12′29.3″E	34°27′37.4″N
Y10	12	3743—3747	100°12′39.4″E	34°26′48.5″N
Y11	13	3714—3733	100°12′48.9″E	34°28′05.9″N
Y12	15	3822—3961	100°29′51.3″E	34°21′38.8″N
Y13	17	3725—3738	100°12′59.2″E	34°28′05.3″N

在上述 13 个样地中,分别随机选取 5 个 1 m×1 m 的样方,统计各样方中每一个物种的物种数量(多度)。

1.3 数据处理

本文选取物种的种群数量来表征物种竞争力。将样地上的所有物种按不同的目的进行分组,基于统计的多样方中每一个物种的种群数量,利用 Python 计算出每一组分的种群数量之和。采用 3σ 准则对每个样地上的五个样方的数据进行综合,将数据取平均值作为该样地上各组分的种群数量之和。

2 模型的建立

LVM 是研究种群对某些公共资源的竞争动态的简单模型,是经典的单种群增长的 Logistic 方程在种间竞争上的直接推广,因此又被称为种间竞争的 Logistic 方程^[18]。已知 LVM 如下:

$$\text{LVM} = \begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(1 - \frac{1}{K_1} N_1 - \frac{\alpha}{K_1} N_2 \right) \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(1 - \frac{1}{K_2} N_2 - \frac{\beta}{K_2} N_1 \right) \end{cases} \quad (1)$$

式中, N_1 、 N_2 分别为两个物种的种群数量; K_1 、 K_2 分别为两个物种的环境容纳量; r_1 、 r_2 分别为两个物种的种群增长率; α 为物种 2 对物种 1 的竞争系数,即每个 N_2 个体所占用的空间相当于 α 个 N_1 个体所占用空间; β 为物种 1 对物种 2 的竞争系数,即每个 N_1 个体所占用的空间相当于 β 个 N_2 个体所占用空间。并且, N_2 种群中每个个体对 N_1 种群的影响为 α/K_1 , N_1 种群中每个个体对 N_2 种群的影响为 β/K_2 。

然而, LVM 存在一定的局限性。模型中种群数量的改变与环境资源之间呈线性关系,不一定符合自然条件下的逻辑关系^[19]。且实际情况中种群增长速度分布形式众多,一般不对称,与模型的预期存在较大的差别。只有当环境资源与种群所需要的资源供应数量相差很大时,才会出现方程中所描述的种群增长率随种群密度的增加呈线性递减的趋势^[19]。为了使模型对于种群竞争规律具有更大的包容性,借鉴张大勇^[20]、李新运^[21]等人对 Logistic 方程提出的改进,我们对 LVM 进行非线性化,提出以下改进:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(1 - \frac{1}{K_1} N_1^i - \frac{\alpha}{K_1} N_2^j \right) \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(1 - \frac{1}{K_2} N_2^i - \frac{\beta}{K_2} N_1^j \right) \end{cases} \quad (2)$$

式中, i, j 均为密度制约参数,取值范围为 $0 < i, j < +\infty$ 。

2.1 模型解的存在唯一性

模型改进后,为求得微分方程组的数值解,首先需要证明该方程解的存在唯一性。为此,我们给出以下证明过程:

将方程(2)写成矩阵形式即:

$$\frac{d\vec{N}}{dt} = f(\vec{N})$$

在 $[0, Q)$ (Q 存在上确界)上任取两组数据: $\begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix}$ 和 $\begin{pmatrix} y_1 \\ y_2 \end{pmatrix}$, 其中 $\begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix}$ 为 t_1 时刻 $\begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \end{pmatrix}$ 的值, $\begin{pmatrix} y_1 \\ y_2 \end{pmatrix}$ 为 t_2 时刻 $\begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \end{pmatrix}$ 的值。

利用 Lipschitz 条件,得到以下证明:

因为

$$\|f(\vec{x}) - f(\vec{y})\|_2 = \left\| \begin{pmatrix} r_1 x_1 \left(1 - \frac{1}{K_1} x_1^i - \frac{\alpha}{K_1} x_2^j \right) \\ r_2 x_2 \left(1 - \frac{1}{K_2} x_2^i - \frac{\beta}{K_2} x_1^j \right) \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} r_1 y_1 \left(1 - \frac{1}{K_1} y_1^i - \frac{\alpha}{K_1} y_2^j \right) \\ r_2 y_2 \left(1 - \frac{1}{K_2} y_2^i - \frac{\beta}{K_2} y_1^j \right) \end{pmatrix} \right\|_2$$

$$= \left\| \begin{pmatrix} \frac{r_1(x_1 - y_1)}{r_2(x_2 - y_2)} + \frac{\frac{r_1}{K_1}(-x_1^{i+1} + y_1^{i+1})}{\frac{r_2}{K_2}(-x_2^{i+1} + y_2^{i+1})} + \frac{\frac{\alpha r_1}{K_1}(-x_1 x_2^j + y_1 y_2^j)}{\frac{\beta r_2}{K_2}(-x_2 x_1^j + y_2 y_1^j)} \end{pmatrix} \right\|_2$$

$$\leq \left\| \begin{pmatrix} \frac{r_1}{0} \frac{0}{r_2} \frac{(x_1 - y_1)}{(x_2 - y_2)} \end{pmatrix} \right\|_2 + \left\| \begin{pmatrix} \frac{r_1}{K_1} \frac{0}{r_2} \frac{(y_1^{i+1} - x_1^{i+1})}{(y_2^{i+1} - x_2^{i+1})} \end{pmatrix} \right\|_2 + \left\| \begin{pmatrix} \frac{\alpha r_1}{K_1} \frac{0}{\beta r_2} \frac{(y_1 y_2^j - x_1 x_2^j)}{(y_2 y_1^j - x_2 x_1^j)} \end{pmatrix} \right\|_2$$

令

$$M_1 = \max \left\{ r_1, r_2, \frac{r_1}{K_1}, \frac{r_2}{K_2}, \frac{\alpha r_1}{K_1}, \frac{\beta r_2}{K_2} \right\}$$

所以

$$\|f(\vec{x}) - f(\vec{y})\|_2 \leq \left(\frac{M_1 0}{0 M_1} \right) \left[\|\vec{x} - \vec{y}\|_2 + \left\| \frac{(y_1^{i+1} - x_1^{i+1})}{(y_2^{i+1} - x_2^{i+1})} \right\|_2 + \left\| \frac{(y_1 y_2^j - x_1 x_2^j)}{(y_2 y_1^j - x_2 x_1^j)} \right\|_2 \right]$$

因为

$$a^{n+1} - b^{n+1} = (a - b)(a^n + a^{n-1}b + \cdots + ab^{n-1} + b^n)$$

令

$$g(a, b) = (a^n + a^{n-1}b + \cdots + ab^{n-1} + b^n)$$

所以

$$\left\| \frac{(y_1^{i+1} - x_1^{i+1})}{(y_2^{i+1} - x_2^{i+1})} \right\|_2 = \left\| \frac{(g(y_1, x_1) 0)}{(0 g(y_2, x_2))} \frac{(y_1 - x_1)}{(y_2 - x_2)} \right\|_2$$

因为在模型应用中, $\vec{x}$ 和 $\vec{y}$ 有上限, 所以令 $M_2 = \sup\{\max\{g(y_1, x_1), g(y_2, x_2)\}\}$, $\vec{x}, \vec{y} \in \Omega$ 。

所以

$$\left\| \frac{(y_1^{i+1} - x_1^{i+1})}{(y_2^{i+1} - x_2^{i+1})} \right\|_2 \leq \left(\frac{M_2 0}{0 M_2} \right) \|\vec{y} - \vec{x}\|_2$$

因为

$$\left\| \frac{(y_1 y_2^j - x_1 x_2^j)}{(y_2 y_1^j - x_2 x_1^j)} \right\|_2 \leq \left\| \frac{(y_1 (y_2^j - x_2^j))}{(y_2 (y_1^j - x_1^j))} \right\|_2 + \left\| \frac{(x_2^j (y_1 - x_1))}{(x_1^j (y_2 - x_2))} \right\|_2$$

$$M_3 = \sup\{\max\{y_1, y_2\}\}, M_4 = \sup\{\max\{x_2^j, x_1^j\}\}, \vec{x}, \vec{y} \in \Omega$$

所以

$$\left\| \frac{(y_1 y_2^j - x_1 x_2^j)}{(y_2 y_1^j - x_2 x_1^j)} \right\|_2 \leq \left(\frac{M_3 0}{0 M_3} \right) \left\| \frac{(y_2^j - x_2^j)}{(y_1^j - x_1^j)} \right\|_2 + \left(\frac{M_4 0}{0 M_4} \right) \left\| \frac{(y_1 - x_1)}{(y_2 - x_2)} \right\|_2$$

同理可证

$$\left\| \frac{(y_1 y_2^j - x_1 x_2^j)}{(y_2 y_1^j - x_2 x_1^j)} \right\|_2 \leq M \|\vec{y} - \vec{x}\|_2$$

所以上式满足 Lipschitz 条件, 因此微分方程(2)存在唯一解, 故改进后的模型在数学理论上可行。

2.2 模型的求解

在实际应用中, 密度制约参数 i, j 的确定方法如下:

第一步: 令 $i=0.5, 1, 1.5 \cdots 4, j=0.5, 1, 1.5 \cdots 4$, 采用中心差分法拟合出在不同 i 和 j 的组合下所对应的系

数: $r_1, r_2, \frac{1}{K_1}, \frac{1}{K_2}, \frac{\alpha}{K_1}, \frac{\beta}{K_2}$;

第二步: 根据 ODE 算法求得微分方程(2)在不同 i, j 下的数值解;

第三步: 求出实测数据与 ODE 数值解的相对误差: $\frac{1}{2m} \left(\sum_{n=1}^m \frac{|N'_{1n} - N_{1n}|}{N_{1n}} + \sum_{n=1}^m \frac{|N'_{2n} - N_{2n}|}{N_{2n}} \right)$;

第四步: 循环 Step 1—Step 3 直至取遍所给定的所有 i, j 的组合;

第五步: 画出不同 i 和 j 的组合对应的相对误差热图;

第六步: 找出相对误差最小的情况下所对应的 i, j 组合, 并画出此组合下的模型数值解 $N_1(t), N_2(t)$ 趋势图。

3 模型的验证

为了全面反映人工恢复草地植物的竞争格局, 将人工草地植物物种组分为以下几组: (1) 可食牧草与毒杂草; (2) 栽培植物(垂穗披碱草、草地早熟禾)与原生植物; (3) 先锋植物与顶极植物^[22]。基于 13 块不同恢复年限人工草地的样地实测数据, 用 Python 进行样条插值扩充数据量以保证拟合微分方程式系数时的稳定性, 并得到建植 17 年内的实际恢复演替图。通过循环 Step 1—Step 3 得到确定的密度制约参数后, 对以上改进的模型和 LVM 分别进行数值求解, 得到改进的模型和 LVM 模拟的建植 17 年内的竞争演替图。分别与实际恢复演替图对比, 得出改进模型对减小模型误差的贡献及其合理性。

需要注意的是, 为了使相对误差热图中误差最小的部分(颜色最深处)得以突出体现, 本文将该部分的误差数值进行了适当调整。因此, 相对误差热图仅作对比参考以确定密度制约参数, 具体的相对误差数值在文中各个具体验证部分展示。

3.1 可食牧草与毒杂草的竞争关系

对比图 1 可食牧草与毒杂草模型的相对误差热图中不同密度制约参数 i 和 j 下的误差大小可以看出, 在该分组中, $i=0.5, j=1.5$ 时, 模型模拟值的平均相对误差最小。利用 Python 求得计算机实验模拟模型:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = -0.08N_1(1 + 0.074N_1^{0.5} - 0.0013N_2^{1.5}) \\ \frac{dN_2}{dt} = 1.67N_2(1 - 0.035N_2^{0.5} - 4.40 \times 10^{-5}N_1^{1.5}) \end{cases} \quad (3)$$

利用 ODE 算法求解微分方程(3), 模拟建植 17 年内可食牧草与毒杂草的竞争情况并与实际恢复演替图进行对比(图 2 第一行)。同时对 LVM 进行求解, 与实际恢复演替图进行对比(图 2 第二行), 可以看出, 改进后的模型模拟的结果比 LVM 模拟的结果更接近于实际恢复演替的情况。LVM 模拟数值的平均相对误差为 30.98%, 改进后模型模拟值的平均相对误差为 29.40%。其中, 改进后模型对毒杂草的模拟值误差仅为 25.31%, 优于对可食牧草的模拟。模型改进后将平均相对误差降低了 5.10%。由此可见, 对 LVM 进行非线性化的改进, 可以实现可食牧草与毒杂草的竞争及演替结局的有效预测。

3.2 栽培植物与原生植物的竞争关系

对比图 3 栽培植物与原生植物模型的相对误差热图中不同密度制约参数 i 和 j 下的误差大小, 在该分组

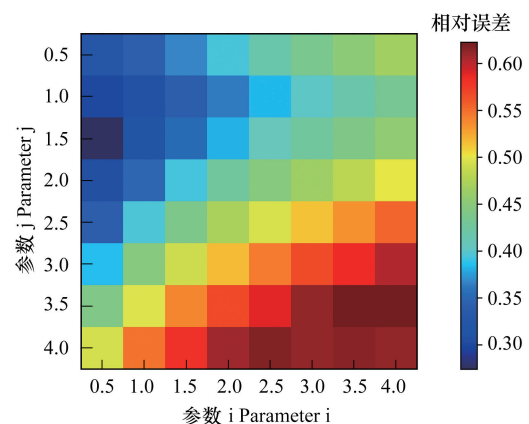


图 1 可食牧草与毒杂草模型相对误差热图

Fig. 1 Relative error thermography of edible forage and poisonous weed model

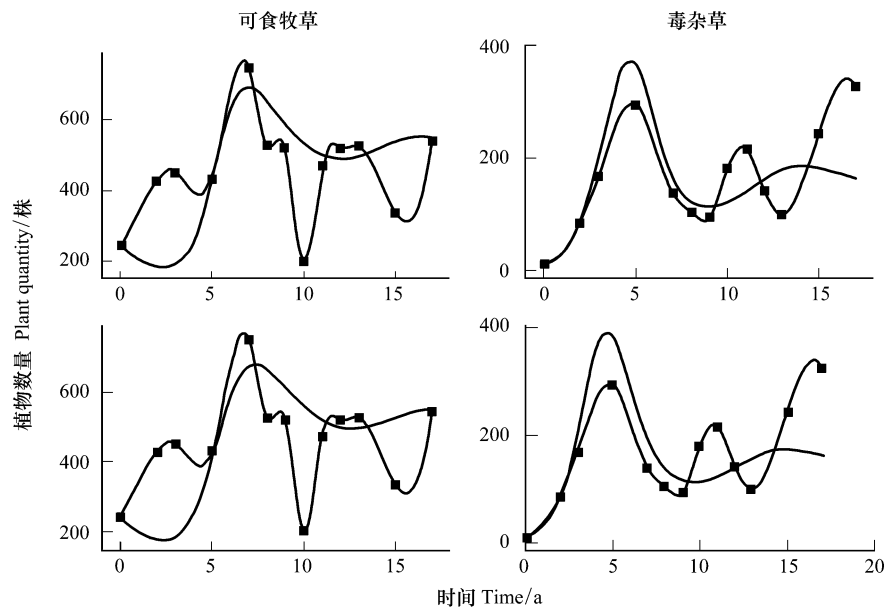


图2 建植 17 年内可食牧草与毒杂草的模型预测与实际恢复演替对比图

Fig.2 A comparison between model predictions and actual restoration successes of edible forage and poisonous weed within 17 years

上下两行分别为改进后的模型和 LVM 的对比结果。图中带有数据点的趋势线为实际恢复演替图,光滑的趋势线为模型模拟的结果。X 轴为恢复时间(年),Y 轴为种群数量(株)

中, $i=2.0, j=2.5$ 时,模型模拟值相对误差最小。利用 Python 求得计算机实验模拟模型:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = -0.465N_1(1 - 2.11 \times 10^{-6}N_1^{2.0} - 1.96 \times 10^{-7}N_2^{2.5}) \\ \frac{dN_2}{dt} = 0.361N_2(1 - 1.98 \times 10^{-6}N_2^{2.0} - 6.20 \times 10^{-7}N_1^{2.5}) \end{cases} \quad (4)$$

同样的,利用 ODE 算法求解微分方程(4),模拟建植 17 年内栽培植物与原生植物的竞争情况并与实际恢复演替图进行对比(图 4 第一行)。同时对 LVM 进行求解,与实际恢复演替图进行对比(图 4 第二行),结果表明,改进后的模型模拟的结果比 LVM 模拟的结果更接近于实际恢复演替,尤其是在第 8 年后的效果十分明显。LVM 模拟值的平均相对误差为 65.27%,改进后模型模拟值的平均相对误差为 55.24%。其中,改进后的模型对于原生植物的模拟误差为 30.33%,效果优于栽培植物。模型改进后将相对误差降低了 15.37%。由此可见,对 LVM 进行非线性化的改进以预测栽培植物与原生植物未来的竞争结局并分析演替规律优于 LVM,对于较长时间尺度的预测是可行的,但仍需结合实际恢复演替图综合分析。

3.3 先锋植物与顶极植物竞争关系

由图 5 先锋植物与顶极植物模型的相对误差热图得出,在该分组中,密度制约参数 $i=0.5, j=1.0$ 时,模型模拟值相对误差最小。同样利用 Python 求得计算机实验模拟模型:

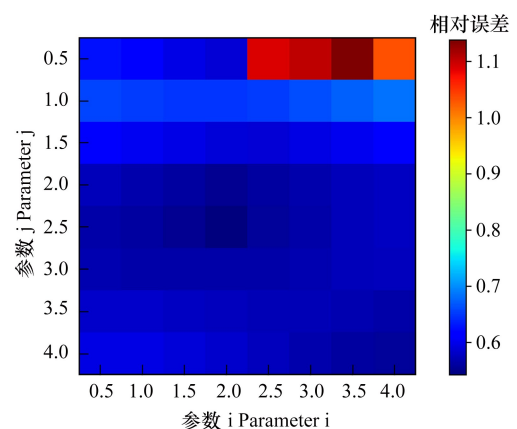


图3 栽培植物与原生植物模型相对误差热图

Fig.3 Relative error thermography of cultivated plants and native plants

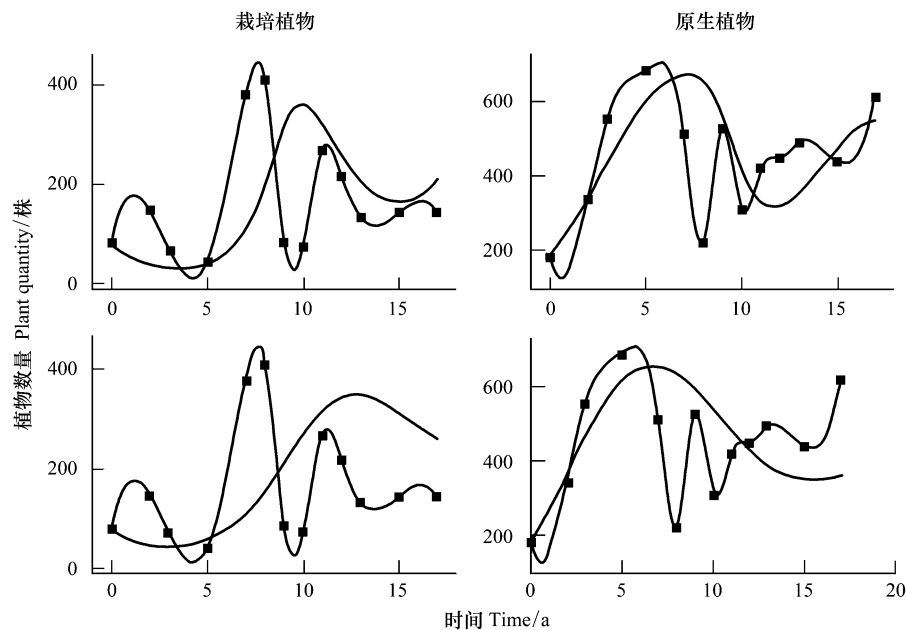


图4 建植 17 年内栽培植物与原生植物的模型预测与实际恢复演替对比图

Fig.4 A comparison between model predictions and actual restoration successes of cultivated plants and native plants within 17 years

上下两行分别为改进后的模型和 LVM 的对比结果。图中带有数据点的趋势线为实际恢复演替图,光滑的趋势线为模型模拟的结果。X 轴为恢复时间(年),Y 轴为种群数量(株)

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = -0.0426N_1(1 + 0.0877N_1^{0.5} - 0.0529N_2^{1.0}) \\ \frac{dN_2}{dt} = 2.02N_2(1 - 0.0219N_2^{0.5} - 0.00139N_1^{1.0}) \end{cases} \quad (5)$$

求解微分方程(5),模拟建植 17 年内先锋植物与顶极植物的竞争情况并与实际恢复演替图进行对比(图 6 第一行)。同时对 LVM 进行求解,与实际恢复演替图进行对比(图 6 第二行)。结果表明,改进后的模型模拟的结果比 LVM 模拟的结果更接近于实际恢复演替。LVM 模拟值的平均相对误差为 60.98%,改进后模型模拟值的平均相对误差为 52.88%。其中,对于顶极植物的模拟误差为 23.74%,效果优于先锋植物。模型改进后将相对误差降低了 13.28%。由此可见,对 LVM 进行非线性化的改进以预测先锋植物与顶极植物未来的竞争结局并分析演替规律优于 LVM,对于较长时间尺度的趋势预测是可行的。

4 竞争结果预测

4.1 可食牧草与毒杂草竞争结果

将模型模拟的预测年限延长至 50 年,得到自建植栽培植物后 50 年内可食牧草和毒杂草的竞争演替预测图 7。图 8 为实际恢复演替图。结合图 7、8 可以看出,可食牧草在建植前 7 年内竞争力较强,呈直线上升,而 7—10 年急剧下降,在第 10 年达到最低,10 年后呈现波动式上升;毒杂草在建植 5 年内种群数量不断上升,

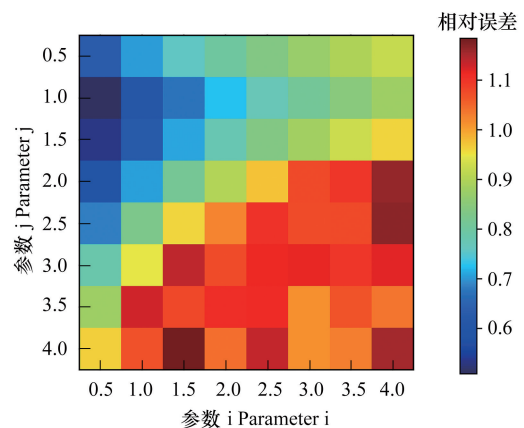


图5 先锋植物与顶极植物模型相对误差热图

Fig. 5 Relative error thermography of pioneer plants and climax plants

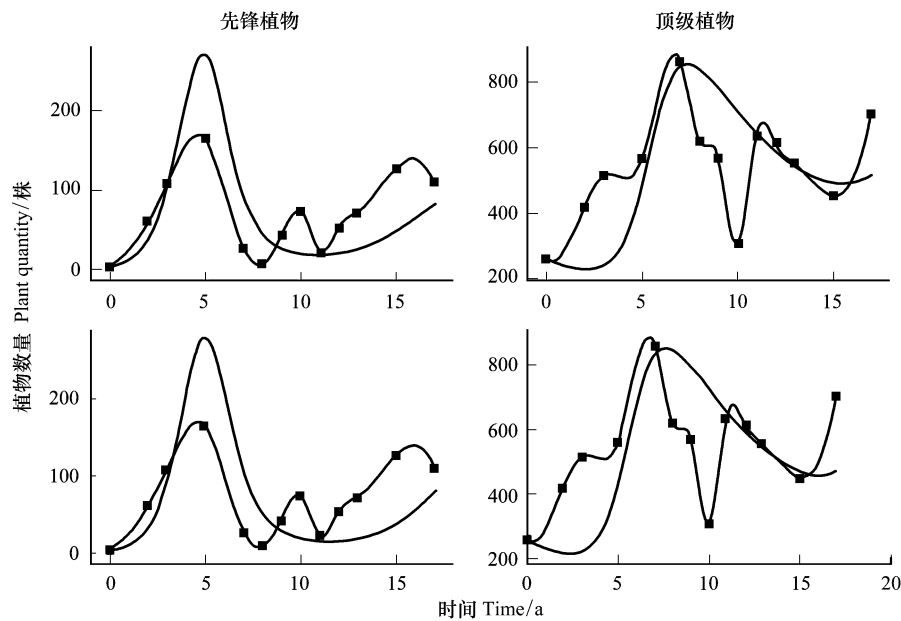


图6 建植 17 年内先锋植物与顶级植物的模型预测与实际恢复演替对比图

Fig.6 A comparison between model predictions and actual restoration successes of pioneer plants and climax plants within 17 years

上下两行分别为改进后的模型和 LVM 的对比结果。图中带有数据点的趋势线为实际恢复演替图,光滑的趋势线为模型模拟的结果。X 轴为恢复时间(年),Y 轴为种群数量(株)

5 年后下降,后期呈小幅度波动式上升,总体竞争力弱于可食牧草。从畜牧生产的角度出发,我们建议在建植 7 年后进行一定的人为干预,如施肥、灭鼠害以及适当去除杂草^[23]等,以保证可食牧草持久的竞争力。从模型模拟预测图 7 来看,建植第 20 年可食牧草与毒杂草的竞争开始逐渐趋于平衡,可恢复放牧生产,进行适度放牧。此外,通过 Mathematica 求解模型平衡点有: $(0,0)$, $(540.15,163.58)$, $(0,816.33)$ 。其中,满足实际条件的稳态平衡点为 $(540.15,163.58)$ 。通过该平衡点对应预测演替数据得知在人工草地建植后第 28 年,可食牧草与毒杂草的竞争达到平衡。

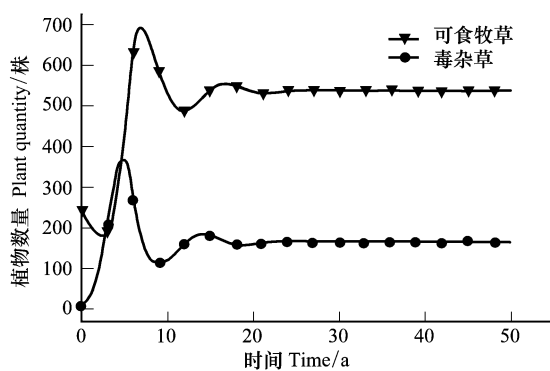


图7 可食牧草与毒杂草竞争演替预测图

Fig.7 Competition succession prediction of edible forage and poisonous weed

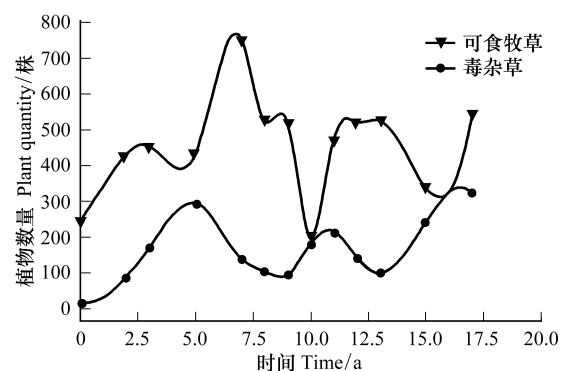


图8 可食牧草与毒杂草实际恢复演替图

Fig.8 Actual restoration succession of edible forage and poisonous weed

4.2 栽培植物与原生植物竞争结果

人工恢复草地中的栽培植物与原生植物的竞争结果预测如图 9 所示。从实际恢复演替图 10 可以看出,起初栽培植物的竞争力较弱,呈现一定的下降趋势,但在第 5 年开始上升并与自然植物发生激烈的竞争,且二者之间的竞争比可食牧草与毒杂草之间的竞争更为激烈,尤其是在建植后 5-8 年之间栽培植物竞争力明显

强于原生植物。人工草地建植 8 年后,栽培植物的竞争力下降,原生植物的竞争力上升;人工草地建植 10 年后二者协同生长。人工草地建植 20 年后,二者之间的竞争逐渐趋于动态平衡。因此,人工草地建植最初 2—4a,要进行施肥、除杂草等人工辅助措施。

模型预测平衡点有 $(0,0)$ 、 $(0,\pm 710.70)$ 、 $(-262.60\pm 128.02i,-390.39\pm 247.50i)$ 、 $(-211.65\pm 224.46i,-371.22\pm 316.86i)$ 、 $(297.55\pm 47.91i,-352.43\pm 272.22i)$ 、 $(\pm 688.43,0)$ 、 $(245.83,456.46)$ 、 $(-189.48\pm 147.01i,477.03\pm 23.03i)$ 。其中满足实际条件的稳态平衡点为 $(245.83,456.46)$ 。通过该平衡点对应预测演替数据得知,在人工草地建植第 41 年时,栽培植物和原生植物的竞争可以达到平衡。

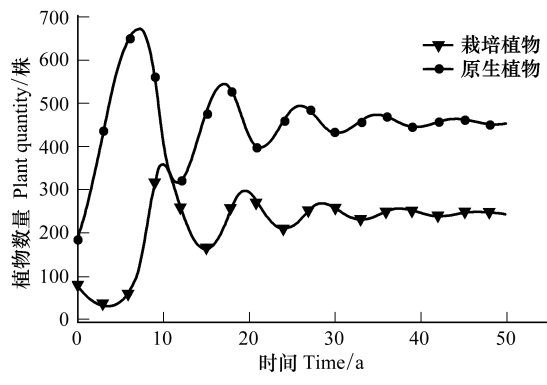


图 9 栽培植物与原生植物竞争演替预测图

Fig.9 Competition succession prediction of cultivated plants and native plants

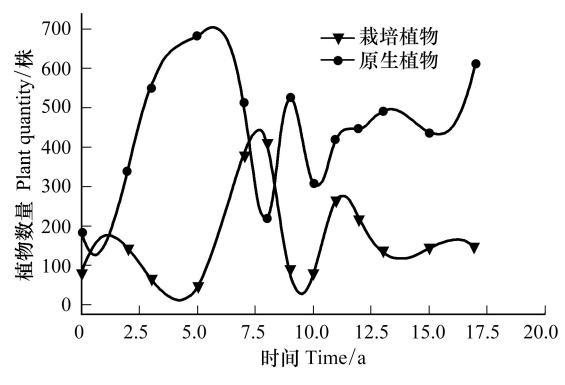


图 10 栽培植物与原生植物实际恢复演替图

Fig.10 Actual restoration succession of cultivated plants and native plants

4.3 先锋植物与顶极植物的竞争结果

先锋植物与顶极植物的竞争结果预测如图 11 所示。竞争预测图 11 和实际恢复演替图 12 可以看出,在种植人工草种后 5 年内,先锋植物和顶极植物协同增长,但在第 5 年后,顶极植物呈现出强烈的竞争优势,先锋植物竞争力直线下降甚至于第 8 年接近于 0,先锋植物几乎被完全替代。因此,在高寒草甸种植栽培植物对先锋植物的生长抑制起到了一定的作用。然而第 8 年后,先锋植物呈现小幅度的波动式上升。相应的,顶极植物竞争力呈现下降趋势,第 10 年后继而呈现波动式上升。从模型预测演替图来看,自第 20 年起,二者之间的竞争逐渐趋于动态平衡,这一点与前文提及的可食牧草与毒杂草、栽培植物与原生植物的演替趋势基本保持一致。

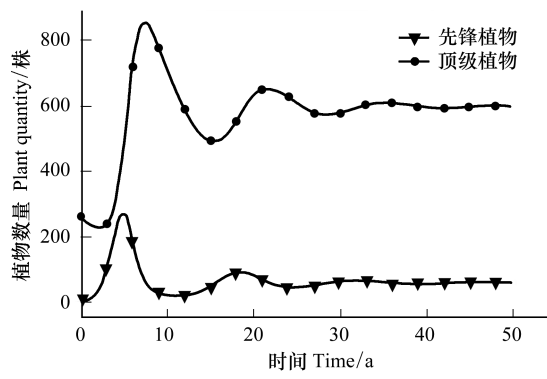


图 11 先锋植物与顶极植物竞争演替预测图

Fig.11 Competition succession prediction of pioneer plants and climax plants

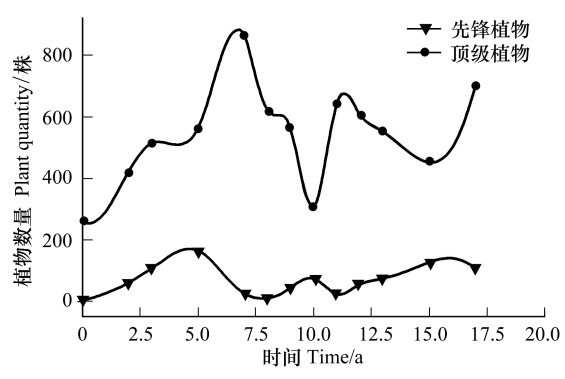


图 12 先锋植物与顶极植物实际恢复演替图

Fig.12 Actual restoration succession of pioneer plants and climax plants

模型预测平衡点有 $(0,0)$ 、 $(597.95,59.44)$ 、 $(0,2085.03)$ 。其中,符合实际条件的稳态平衡点为 $(597.95,59.44)$,通过该平衡点对应预测演替数据得知在建植 45 年时,先锋植物与顶极植物的竞争达到平衡。在人工草地建植、辅助恢复的状态下,顶级植物的竞争力明显高于先锋植物。但预测结果显示,先锋植物在演替过程中保持一定微弱的竞争力,并未完全被顶极植物替代。

5 结论与讨论

退化草地人工措施恢复的实践和研究起步相对较晚,人工措施下草地恢复过程中的牧草群落演替规律尚未被完全探明^[4]。考虑到人工草地的恢复过程较长,因此,构建模型模拟各组分之间的竞争效应成为预测人工恢复结局的有效方法。目前,非线性动力学方法已经成为分析生态系统演变的主要工具^[24]。基于前人对 Logistic 模型的改进,我们对 LVM 模型进行了非线性化,并利用 Lipschitz 条件证明得到其数学数值解的存在唯一性。

本文利用改进的 LVM 模型对青藏高原退化高寒草地人工恢复过程中对植物竞争和演替的结果预测,可以得出以下结论:(1)随着恢复年限的增加,栽培植物(垂穗披碱草和草地早熟禾)与原生植物在经历一个激烈的竞争阶段后逐渐趋于动态平衡后趋于稳定,说明人工种植垂穗披碱草、草地早熟禾等本土植物,可以促进青藏高原地区“黑土滩”型退化高寒草甸的有效恢复。这与冯瑞章^[25]、杨慧茹^[26]等人的研究结果相一致,人工草地的群落组成、多样性、结构特征变化以及植物量动态指标变化基本上趋于稳定,土壤理化性质和种子性状的变化与群落演替相适应,是趋于稳定的动态变化,总体上趋于良性的方向发展^[26];(2)在“黑土滩”型退化草地上,通过多年生人工草地建设,短期内可以恢复草地植被^[27]。但是,王长庭等人研究发现,杂类草(尤其是甘肃马先蒿)在建植 4 年的人工草地群落中开始局部入侵,在 5—6 年时入侵速度、入侵面积达到高峰期^[24]。周华坤等人的研究也表明人工草地在建成后 4 年内植物群落由“生产稳定性”急剧向“生态稳定性”转化,呈现出明显的退化态势^[28]。本文研究则发现可食牧草、栽培植物和顶极植物均从第 7 年开始竞争力出现明显下降的趋势。并且,王启兰等人表明人工草地建植后第 7 年,原群落优势种的丰富度明显下降,主要以杂类草为主,群落处于退化阶段^[29]。因此,人工草地的恢复管理中,建议建植后第 4 年及 7—10 年间进行适度的人为干预,如施肥、灭鼠害以及适当去除有毒有害杂草等^[30];(3)高寒地区“黑土滩”型退化草地的恢复需要较长的时间,王启兰等人在研究中发现,至少在建植后第 14 年,群落呈相对稳定的状态^[29]。本文各植物组分的竞争预测结果则表明,“黑土滩”型退化草地进行人工恢复至少需要 20 年以上,才会获得较为稳定的植物群落。同时,有大量研究表明,放牧干扰对混播人工草地的稳定性^[31]、土壤理化性质^[32]、草地群落特征^[33]和牧草营养^[34]等方面具有显著影响。因此,从畜牧生产和草地恢复的角度出发,应在恢复 20 年时进行适度放牧。

通过对青藏高原退化高寒草地人工恢复过程中植物竞争及演替预测来看,改进后的 LVM 模型存在以下优点:(1)将模型非线性化使之成为了具有自适应性的非线性制约种群竞争模型,对于种群的增长、竞争模式具有更强的包容性;(2)从误差热图可以看出,改进后的竞争模型相对误差降低了 10%以上,更接近于实际恢复演替的情况;(3)对模型的动力学行为的研究有助于预测人工草地各组分间的竞争结果,从而判断其恢复演替状况。但是,改进的模型也具有一定的缺点:(1)与实际演替图相比,模型对短期竞争效应的模拟能力较弱,因此在实际应用中,需将模型预测与实际监测结果相结合综合分析;(2)对于密度制约参数 i 和 j 的确定,由于受到计算机运行速度和算法优化等因素的制约,对 i 和 j 的取值间隔不够密集,应采用更多、更密集的 i 和 j 进行循环模拟以寻求更小的相对误差。在未来的研究中需要进一步发展和完善 LVM 模型,使其更加准确、合理地预测高寒草地人工恢复演替的结果。

参考文献 (References):

- [1] 丁明军, 张懿铨, 刘林山, 王兆锋. 1982—2009 年青藏高原草地覆盖度时空变化特征. 自然资源学报, 2010, 25(12): 2114-2122.
- [2] 林慧龙, 董世魁. 高寒地区多年生禾草混播草地种间竞争效应分析. 草业学报, 2003, 12(3): 79-82.

- [3] 曹广民, 杜岩功, 梁东营, 王启兰, 王长庭. 高寒嵩草草甸的被动与主动退化分异特征及其发生机理. 山地学报, 2007, 25(6): 641-648.
- [4] 郭军乐, 郑建宗, 李春宁. 不同退化状态高寒草甸人工恢复与自然恢复比较. 陕西林业科技, 2008, (4): 1-5, 68-68.
- [5] 刘敏, 龚吉蕊, 王忆慧, 张梓榆, 徐沙, 罗亲普. 豆禾混播建植人工草地对牧草产量和草质的影响. 干旱区研究, 2016, 33(1): 179-185.
- [6] Mandimba G R. Contribution of nodulated legumes on the growth of *Zea mays* L. under various cropping systems. Symbiosis, 1995, 19(2/3): 213-222.
- [7] Wilson F E A, Harvey B M R, McAdam J H, Walton D W H. The response of Whitegrass [*Cortaderia pilosa* (D'Urv.) Hack.] to nitrogen nutrition. Grass and Forage Science, 2001, 56(1): 84-91.
- [8] 李里, 刘伟. 退化草地植物功能群和物种丰富度与群落生产力关系的研究. 草地学报, 2011, 19(6): 917-921, 999-999.
- [9] 樊江文, 钟华平, 杜占池, 韩彬, 梁飏. 草地植物竞争的研究. 草业学报, 2004, 13(3): 1-8.
- [10] Hallam T G, Clark C E, Jordan G S. Effects of toxicants on populations: a qualitative approach II. First order kinetics. Journal of Mathematical Biology, 1983, 18(1): 25-37.
- [11] Smith F E. Population dynamics in daphnia magna and a new model for population growth. Ecology, 1963, 44(4): 651-663.
- [12] 王慧忠, 张新全. Lotka—Volterra 数学模型在草地管理中的应用. 草业学报, 2006, 15(1): 54-57.
- [13] 孙飞达, 龙瑞军, 蒋文兰, 郭正刚, 聂学敏. 三江源区不同鼠洞密度下高寒草甸植物群落生物量和土壤容重特性研究. 草业学报, 2008, 17(5): 111-116.
- [14] 尚占环, 董全民, 施建军, 周华坤, 董世魁, 邵新庆, 李世雄, 王彦龙, 马玉寿, 丁路明, 曹广民, 龙瑞军. 青藏高原“黑土滩”退化草地及其生态恢复近 10 年研究进展——兼论三江源生态恢复问题. 草地学报, 2018, 26(1): 1-21.
- [15] 马玉寿. 三江源区“黑土型”退化草地形成机理与恢复模式研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2006.
- [16] 张蕊, 王媛, 马丽娜, 桑潮, 王力, 郭瑞英, 汪海波, 尚占环. 三江源区退化人工草地、“黑土滩”和天然草地植物群落物种多样性. 草地学报, 2014, 22(6): 1171-1178.
- [17] 江小雷, 张卫国, 杨振宇, 杜国祯. 不同演替阶段鼯鼠土丘群落植物多样性变化研究[J]. 应用生态学报, 2004, 15(5): 814-818.
- [18] Sun G W, Cui Q W, Bo S. A new mathematical model of interspecific competition —— an expansion of the classical Lotka-Volterra competition equations. Ecological Modelling, 1990, 58(1/4): 273-284.
- [19] Law R, Murrell D J, Dieckmann U. Population growth in space and time: spatial logistic equations. Ecology, 2003, 84(1): 252-262.
- [20] 张大勇, 赵松岭. 森林自疏过程中密度变化规律的研究. 林业科学, 1985, 21(4): 369-374.
- [21] 李新运, 赵善伦, 尤作亮, 余锦. 一种自适应的种群增长模型及参数估计. 生态学报, 1997, 17(3): 311-316.
- [22] 马玉寿, 尚占环, 施建军, 董全民, 王彦龙, 杨时海. 黄河源区“黑土滩”退化草地群落类型多样性及其群落结构研究. 草业科学, 2006, 23(12): 6-11.
- [23] 王长庭, 龙瑞军, 王启兰, 刘伟, 景增春, 张莉. 三江源区不同建植年代人工草地群落演替与土壤养分变化. 应用与环境生物学报, 2009, 15(6): 737-744.
- [24] Afraimovich V, Tristan I, Huerta R, Rabinovich M I. Winnerless competition principle and prediction of the transient dynamics in a Lotka-Volterra model. Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science, 2008, 18(4): 043103.
- [25] 冯瑞章. 人为扰动对高寒草地土壤有机碳及微生物学特征的影响[D]. 西宁: 中国科学院西北高原生物研究所, 2009.
- [26] 杨慧茹. 青海草地早熟禾人工草地演替规律及群落稳定性研究[D]. 西宁: 青海大学, 2012.
- [27] 曹广民, 龙瑞军. 三江源区“黑土滩”型退化草地自然恢复的瓶颈及解决途径. 草地学报, 2009, 17(1): 4-9.
- [28] 周华坤, 赵新全, 赵亮, 韩发, 古松. 高山草甸垂穗披碱草人工草地群落特征及稳定性研究. 中国草地学报, 2007, 29(2): 13-25.
- [29] 王启兰, 王长庭, 刘伟, 曹广民, 龙瑞军. 三江源区不同建植年限人工草地植物群落与土壤微生物生理类群的变化. 应用生态学报, 2009, 20(11): 2646-2651.
- [30] 马玉寿, 施建军, 董全民, 王彦龙, 盛丽. 人工调控措施对“黑土型”退化草地垂穗披碱草人工植被的影响. 青海畜牧兽医杂志, 2006, 36(2): 1-3.
- [31] 王元素, 蒋文兰, 洪绂曾, 王堃. 人工混播草地群落稳定性研究进展. 中国草地, 2005, 27(4): 58-63, 73-73.
- [32] 张成霞, 南志标. 放牧对草地土壤理化特性影响的研究进展. 草业学报, 2010, 19(4): 204-211.
- [33] 李春刚. 放牧干扰对高寒草甸群落特征的影响. 贵州农业科学, 2010, 38(5): 128-132.
- [34] 董世魁, 丁路明, 徐敏云, 龙瑞军, 胡自治. 放牧强度对高寒地区多年生混播禾草叶片特征及草地初级生产力的影响. 中国农业科学, 2004, 37(1): 136-142.