

营养动力学为基础的 生物残体分解的数学模型研究*

崔启武 宋波 何芳良 李文灿 李小竹

(中国科学院应用生态研究所)

STUDY ON THE MATHEMATICAL MODELS OF DECOMPOSITION OF ORGANIC RESIDUE BASED ON THE THEORY OF NUTRITION KINETICS

Cui Qiwu, Song Bo, He Fangliang, Li Wencan
and Li Xiaozho

(Institute of Applied Ecology, Academia sinica)

生物残体是由活的生物(包括动物和植物)死亡后形成,如森林砍伐后遗留的树桩,温带森林中每年一度集中产生的枯枝落叶,森林和草原中大型动物死亡遗留的尸体,这些生物残体一般都独自形成一个实体,不与土壤进行均匀的混合,它们的分解,一般主要不是依靠贮积在土壤中的酶或微生物的作用,它们的分解要经过一个在残体内重新滋长微生物的过程,使残体逐渐腐烂变质,进行分解。因此,生物残体的分解,与其说是分解过程,还不如说是一个微生物的培养过程,或者说是这两个过程相互交错,一方面是微生物种群的增长,另一方面是残体中有机物质被微生物分解、转化、利用和复合成新的有机体,对于这样一个复杂的过程,通常适用于土壤有机质分解过程的 Stanford-Smith 方程^[2]就不适用了,而建立在营养动力学基础上的单种群模型(崔-Lawson 方程^[3-5])却可加以转化用来描述这个过程。

一、由崔-Lawson 单种群增长模型导出生物残体的分解模型

以营养动力学为基础的崔-Lawson 单种群模型通常的形式^[3-5]为:

$$\frac{dx}{x dt} = \mu_c \frac{1 - x/x_m}{1 - x/x'_m} \quad (1)$$

式中 x 为微生物种群密度, x'_m 为生物残体全部被微生物利用后微生物种群可能达到的

* 国家自然科学基金资助项目。

最大种群密度, $x'_m = x_m + k/\alpha$, $\mu_c = \frac{x'_m}{x_m} \mu_m$, 这里 μ_m 是微生物种群增长的内禀增长率, k 为米氏常数 (Michaëlis-Menten 常数), 是微生物种群增长率 $\left(\frac{dx}{x dt}\right)$ 达到 $1/2 \mu_m$ 时的生物残体数量, α 为生物残体转化为微生物菌体的“当量”, 并有

$$S_m - S = \alpha x, \quad S_m = \alpha x_m,$$

这里 S_m 为最初的生物残体数量; S 为残留的生物残体数量, $S_m - S$ 为已被微生物分解利用的生物残体数量。

如果将公式 (1) 中的变量 x (微生物种群密度) 改用 S (生物残体数量), 则崔-Lawson 模型可以改写为:

$$\frac{ds}{dt} = \mu_m \frac{S_m - S}{K + S} \quad (2)$$

或

$$\frac{K + S}{(S_m - S)S} ds = \mu_m dt$$

分离变量后得

$$\frac{K}{S_m} \left[\frac{1}{S} + \frac{1}{S_m - S} \right] ds + \frac{ds}{S_m - S} = - \mu_m dt$$

经积分后得

$$\frac{K}{S_m} \ln \frac{S}{S_0} - \frac{K}{S_m} \ln \frac{S_m - S}{S_m - S_0} - \ln \frac{S_m - S}{S_m - S_0} = - \mu_m (t - t_0) \quad (3)$$

这就是以营养动力学为基础的有机残体生物分解模型。

二、两种特例

以营养动力学为基础的有机残体生物分解模型 (公式 3) 在两种特殊情况下, 可以转化为比较简单, 也是易为人们所理解的形式

(1) 当 $K/S_m \rightarrow 0$ 时, 公式 (3) 化为

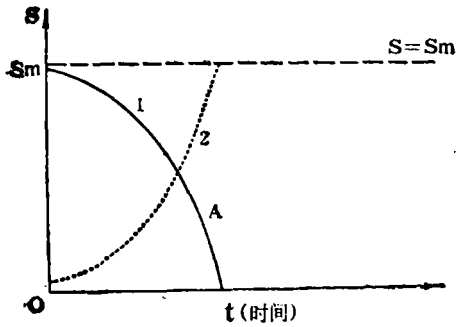
$$\frac{S_m - S}{S_m - S_0} = e^{\mu_m (t - t_0)}$$

或

$$S = S_m - (S_m - S_0) e^{\mu_m (t - t_0)} \quad (4)$$

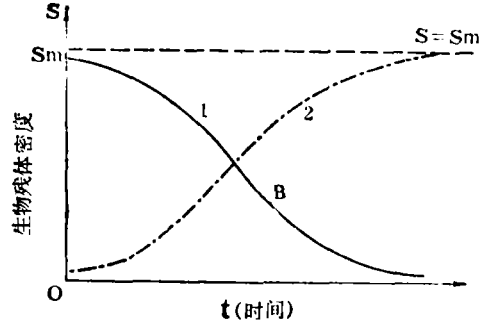
这里公式右边的第二项 $(S_m - S_0) e^{\mu_m (t - t_0)}$ 显然是随时间呈指数增长, 这是表明生物残体被减少的速度, 也就是被微生物所分解、利用的速度是指数增长的, 因而生物残体 S 的变化呈现一种与指数增长互补的趋势, 故可称为指数互补型。这种模型的变化曲线如图 1 的实线所示, 图中的虚线正好是微生物种群增长吸收营养物质的指数曲线; 两条曲线互补 (总和为 S_m)。

指数互补型的条件是 $K/S_m \rightarrow 0$, 也就是生物残体的初始量 S_m 非常大 (充分满足微生物种群的初始数量 S_m 非常大), 充分满足微生物种群的指数增长的要求, 这在很多情况下是符合实际情况的 (图 1)。



1. 生物残体分解模型曲线 A
2. 微生物种群的指数型生长曲线

图 1 以营养动力学为基础的生物残体分解模型曲线 A 及微生物种群的指数型生长曲线



1. 生物残体分解模型曲线 B
2. Logistic 型生长曲线

图 2 以营养动力学为基础的生物残体分解模型曲线 B 及微生物种群的 Logistic 型生长曲线

(2) 当 $K/S_m \rightarrow \infty$, 公式 (3) 可转化为:

$$S = \frac{S_m}{1 + \frac{S_m - S_0}{S_0} \exp \left[\frac{S_m}{K} \mu_m (t - t_0) \right]}$$

此时, 微生物种群增长(吸收营养物质)呈 Logistic 曲线型, 所以生物残体的分解模型呈与 Logistic 曲线互补型(图 2)

但在一般的条件下, 公式 (3) 更具普遍意义。随着 K/S_m 的变化, 公式 (3) 可用一组曲线来表示, 这组曲线介于曲线 A 与 B 之间, 另外当 $K/S_m = 1$ 时有曲线 C 如图 3 所示, 可称为崔-Lawson 生长曲线互补型。

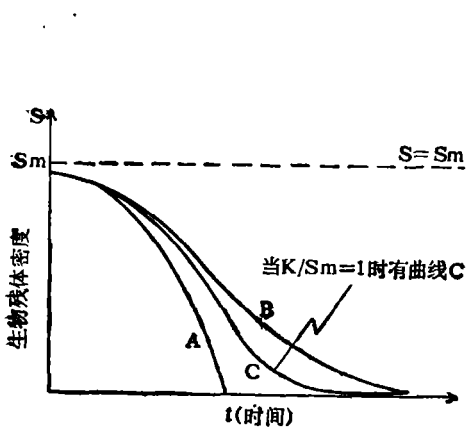


图 3 以营养动力学为基础的生物残体分解模型的不同形式 A, B, C

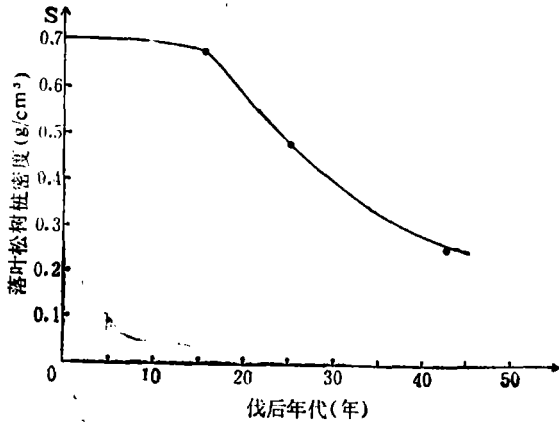


图 4 落叶松树桩分解过程 (引自 O. W. Heal)

三、模型的初步验证

以营养动力学为基础的有机残体生物分解模型所描述的是生物残体分解的一个完整过程, 要取得这样一个完整过程的数据是很困难的, 需要几年甚至数十年的时间, 特

别是树桩的分解过程极其缓慢,不易获得完整的资料。但是,英国陆地生态所的 Dr. Heal 在 1981 年访问我国长白山时,通过在长白山区的广泛调查,根据林区砍伐的历史档案记载和残留树桩的有机物质分析,得到了一套比较理想的数据,这套资料后来发表在我国长白山定位站出版的“森林生态系统研究”刊物上^[1],这套数据以砍伐后的树桩年龄为计时单位,提供了 40 多年的树桩分解资料(图 4),这套资料表明,在砍伐后的最初十几年,树桩的分解是极其缓慢的,有机物数量几乎没有减少(图中几乎是平行的直线),在 15 年以后的分解速度急剧加大,这种趋势一直持续到 40 多年,以后分解速度又变缓慢,这个趋势是与微生物种群在树桩中的增长过程相一致的,这也与本文中所建立的数学模型相一致。因此认为用本文所提供的以营养动力学为基础的崔-Lawson 互补模型比较合适(图 3)。

四、讨 论

经典的有机质分解模型 Stanford-Smith 模型不适用于生物残体的分解,这是因为生物残体自成一体,不与土壤混合,必须靠在残体内滋生微生物种群,使残体逐渐腐烂变质的缘故。但一般土壤有机质的分解并不与生物残体的分解相同,如有机肥料,在施肥时就能使肥料与土壤得到比较均匀的混合,这时候影响分解的限制因子仅仅只是有机肥中的有机物数量,因而建立在一般化学动力学基础上的 Stanford-Smith 方程正好表明分解速度(也就是矿化速率)是正比于有机物的数量,即有机物数量与分解速度成正比关系。从而有机物的变化呈指数衰减的规律是完全正确的。本文中所提供的以营养动力学为基础的生物残体模型的曲线(图 3)的后半段,其形式与指数衰减的 Stanford-Smith 模型很为相似,这也表明当残体中微生物种群建立起来后,分解的速度的确只受有机物数量的限制,因而呈现指数衰减规律。从这个意义上来说,以营养动力学为基础的本文模型对一般土壤有机质的分解也应该是可用,而且它还应该是包涵了 Stanford-Smith 模型具有描述分解全过程的功能,而经典的 Stanford-Smith 模型不过是描述了这个过程的后一阶段,因而应用时可能会受到一定限制。此点可供有关从事土壤有机质分解工作的专家们参考和进一步讨论。

参 考 文 献

- [1] O. W. 希尔等, 1983: 长白山落叶松和红松树桩的分解过程, 森林生态系统研究, 225—234 页, 中国林业出版社。
- [2] 陈伦寿等 1984: 农田施肥原理与实践。农业出版社。
- [3] Cui Qiwu and Lawson G. J., 1982: Study on models of single populations: An expansion of the logistic and exponential equations *J. Theor. Biol.* 98: 645—659.
- [4] Cui Qiwu Lawson G. J., and Gao Deen 1984: Study of models of single populations: Development of equations used in microorganism cultures. *Biotechnology and Bioengineering*, Vol XXVI. pp. 682—686.
- [5] Cui Qiwu and Lu Fengyong., 1985: A mathematical model of predation based upon the theory of nutrition kinetics. *Ecological Modelling*, 28: 155—164.