

高寒草甸生态系统分解者亚 系统模型的研究*

李家藻 杨 涛 孙希春

(中国科学院西北高原生物研究所)

张志忠 张连堂

(河南大学)

一、前 言

草地生物群落研究, 是国际生物群落规划陆地生产力委员会 (IBP-PT), 于 1966 年华沙国际会议上首次提出来的. 与会科学家认为, 草地是最重要的陆地生态系统之一, 在各主要国家内陆占有很大面积, 在谷物和肉食生产上给人类提供了主要的食物来源. BP 规划的目的在于提高有机物质产品的产量和了解全球草地区域的总的能流, 以便对全世界草地利用提供可靠的生态学建议.

IBP 陆地生态系统的研究主要集中在以下六个方面: ①测定各主要类型生态系统的初级生产力, 研究诸因素如植物的成分、土壤条件、温度和日光等对初级生产力的影响. ②计算食草动物, 特别是优势脊椎动物的种群和对食物的消费. ③测定各生态系统内主要植被类群的分解作用速率及影响分解作用速率的主要因素. ④检查人类活动对生态系统的影响. ⑤用分室数学模型、文字模型 (word model) 和活动框图等描述生态系统中物质流、碳流和能流. ⑥少数定位站测定了土壤微生物的数量和主要生理群的活性, 测定了土壤动物和土壤微生物区系之间的定量关系及它们和土壤条件、气候、初级生产力和分解作用的关系.

IBP 草地生物群落研究比冻原生物群落研究起步早, 所获得的研究成果较多. 首先在系统水平上试建了 PRONG 模型 (Van Dyne, 1969), 该模型包括非生命分室和自养生物分室, 但功能机理和状态变量过于简单化. 总结前人的研究, 产生了 PAWNEE (Bledsoe 等, 1971) 和 LINEAR-1 模型. LINEAR 1 经过改进后产生了 LINEAR-2 (Cale, 1975). LINEAR 模型对植物地上部分的描述不如 PAWNEE 模型详细, 但其植物地下部分的状态变量却扩展较多.

与此同时, 另外的模型学家开始推出了 ELM 模型 I (Anway 等, 1972), 经改进后, 又相继建立了 ELM 模型 II (Cole, 1976), 二者相比, 后者对程序指令和参数作了较多的变动, 但其本质基本相同.

在草地生态系统模型中, PAWNEE 模型和 ELM 模型较为人们所熟知. PAWNEE

* 魏善武同志参加了部分工作.

模型在分解者亚系统中将土壤有机质分为有机碳和有机氮两个分室, 分别由纤维素分解微生物和氮素代谢微生物进行分解和转化, 这是可取的. 但总的来看, 该模型未经实验科学家的验证, 大量机理是由模型建造者的直观猜想得出, 不符合生物学原理. ELM模型是以碳流为主的动态模拟模型, 是较好的草地生态系统模型. 由于有机质主要由氮、碳两种成分组成, 分解作用不仅是有机碳的分解, 还包括有机氮的分解, 这是植物赖以生存的重要营养来源之一. ELM模型未能将氮流纳入分解者亚系统中. 因而尚待进一步完善和深化.

国内在生态学系统分析和计算机模拟方面起步较晚, 但近年有逐渐发展的趋势. 崔启武等 (1982) 对逻辑斯谛方程和指数方程加以扩充, 建造了一个新的种群增长数学模型. 王如松等 (1982) 建造了昆虫发育速率与温度关系的数学模型. 李超等 (1982) 发表了草间小黑蛛对棉铃虫捕食作用过程的数学模型. 1986年以来, 我国的生态学工作者在生态学报等刊物上, 又发表了不少系统分析和计算机模拟方面的论文 (苏详瑶等, 1986; 李超, 1986; 周电辉等, 1986; 裴纲文等, 1986; 刘季科等, 1986).

但总的看来, 我国目前生态学研究在系统分析方面尚处于种群 (群落) 水平, 且多集中在动物学方面. 微生物学特别是土壤微生物学方面有关论文则尚未见有报道. 至于生态系统总体模型及亚系统模型, 迄今均未见有正式报道.

在夏武平教授的倡导下, 我所1976年在海北藏族自治州门源县境内建立了高寒草甸生态系统定位站, 充分利用我所多学科的优势, 用系统论和控制论的原理和方法, 以高寒草甸生态系统的结构、功能及草场生产力的提高为主要研究目标, 对系统的基本特征、相互关系、能量和物质在各亚系统间及亚系统内各分室间的流动、传递和分配等进行深入的定点研究. 在建立各亚系统模型的基础上, 进而建立全系统总体模型, 通过计算机模拟, 预测畜牧业发展变化, 以期提出提高高寒草甸生态系统畜牧业生产力的优化方案及决策, 为国民经济发展作出贡献. 在生态系统研究中, 我们承担了高寒草甸土壤微生物生态学研究及分解者亚系统数学模型建造的科研任务. 经过多年野外和室内的分析实验工作, 基本摸清了高寒草甸生态系统中微生物分解者的基本特征, 取得了大量的参数 (李家藻等, 1986), 为建造分解者亚系统数学模型打下基础.

海北高寒草甸生态系统定位站 (以下简称海北定位站) 地势高寒, 海拔3 000—3 600米, 年平均温度为 -2°C , 年降水量为532毫米, 年降雪期长达276天. 从现有资料 (Coupland, 1979a) 看, 海北定位站是世界上海拔最高的一个草甸定位站. 定位站土壤有机质贮量丰富, 不同类型土壤 (0—10厘米) 中含量达63—198吨/公顷. 但微生物分解者数量低, 活性弱, 有机质分解缓慢, 可供植物利用的速效养分低.

二、建模型所依据的生物学原理及机制公式

高寒草甸生态系统分解者亚系统数学模型 (简称AMDE) 的建造中, 参考了ELM分解者亚模型的合理部分. 但由于海北定位站和美国科罗拉多 (Colorado) 州IBP定位站无论在土壤、植被、气候和海拔高度上均有较大差异, 因而在AMDE模型中作了相应的修正和一些改进, 以符合高寒草甸的特点. 模型采用分室结构, 以微分方程和差分方程描述系统变量动态. 模型的总体框图见图1.

AMDE 模型用于模拟高寒草甸分解者动态和分解基质动态. 分解基质由植物立枯、凋落的枯枝落叶、死根、动物的粪等物质组成. 分解基质又依生物化学特性分为容易分解的软基质和不易分解的硬基质两部分. 分解基质中软基质所占的份额取决于基质物质中的初始氮含量. 基质分解率大小直接受温度、土壤中水分含量, 无机氮含量的影响. 而这些参数随土壤层的深度改变, 为此我们将基质在土壤中的分布集约划分为三层.

分解者的处理, 模型不区分不同种群的影响. 而是依据分解者在基质分解过程中的行为, 如呼吸、死亡率等不同, 集约化为活跃状态分解者和不活跃状态分解者两部分. 模型中只有活跃分解者可进行基质分解作用.

模型输出分解者呼吸排放二氧化碳.

模型描述了尼龙袋试验基质分解动态, 基质分解率随土壤深度变化规律, 分解者生物量动态.

基于上述原则, 如图 1 AMDE 分室结构模型, 系统状态变量共 15 个. 系统驱动变量 3 个, 输出变量 3 个.

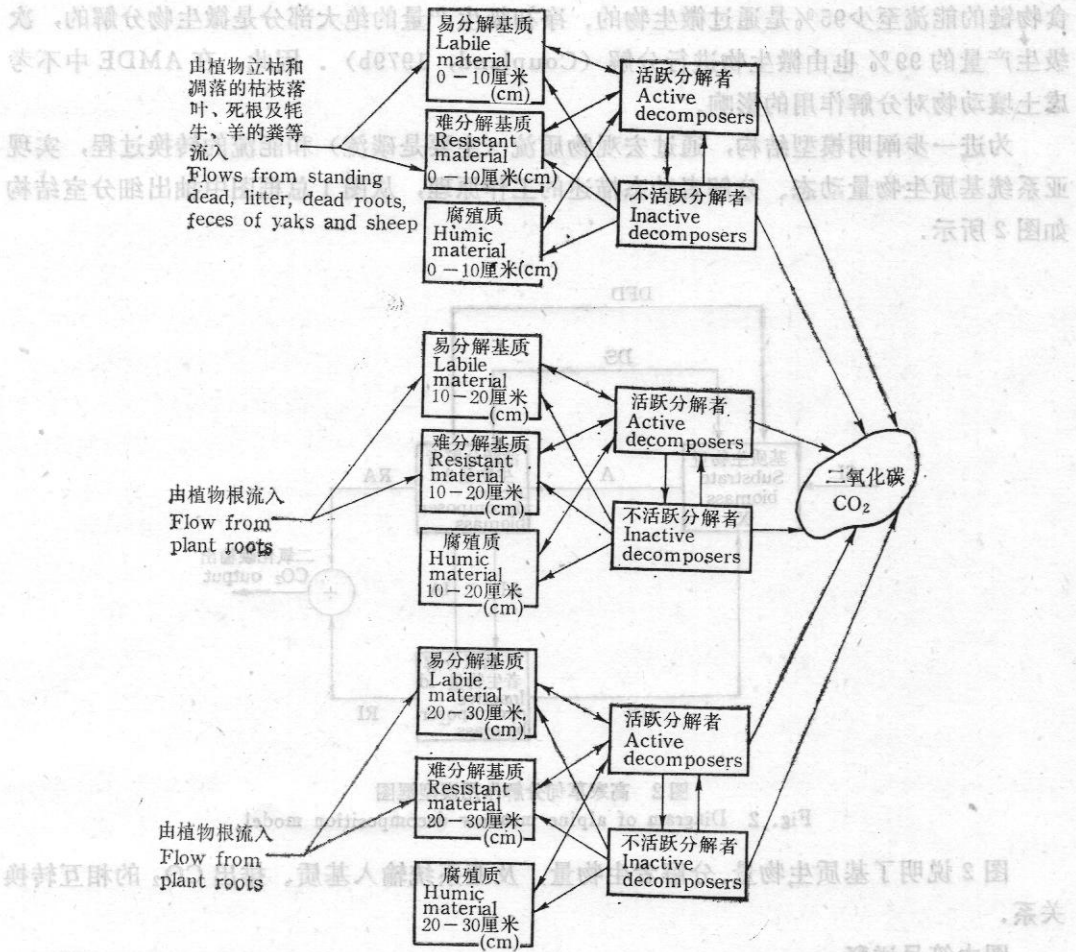


图 1 高寒草甸分解者亚系统模型 (AMDE) 分室框图
 Fig. 1 Compartment diagram for decomposition submodel of alpine meadow (MADE).

其中：基质生物量（克碳/米²）分3层共9个
 分解者生物量（克碳/米²）分3层共6个
 输出变量为二氧化碳排放量[克CO₂/(米²·天)]，1个
 驱动变量为温度、土壤湿度、土壤含氮量共3个

AMDE 模型结构是以基质生物量和微生物生物量做为分室结构的结点，图中以方框表示。分室结点相互关联，是以物质流和能量流转换关系相联的。图中以箭头表示。基质物质的输入是来自草甸生态系统中初级生产者亚系统和消费者亚系统。基质分解作用由基质分室到活跃分解者分室的箭头表示。活跃分解者与非活跃分解者经呼吸作用排放的 CO₂ 用箭头指向大气。分解者分室至基质的反向箭头表示分解者死亡产生的物质转移。

AMDE 模型结构设计的基本依据是高寒草甸的下述生态特点。

高寒草甸植物根系主要分布在 0—30 厘米土层中，其中 90 % 多集中在 0—10 厘米土壤中，且根系盘根错结。由于根系致密，水流动困难，地表的易分解基质很难到达 10 厘米以下的土层，因此不考虑 10 厘米以下层间的淋溶和机械传输效应。

土壤中参与分解作用的有机体主要是微生物。Andrew 等 (1974) 报道，通过碎屑食物链的能流至少 95 % 是通过微生物的。净初级生产量的绝大部分是微生物分解的，次级生产量的 99 % 也由微生物进行分解 (Coupland, 1979b)。因此，在 AMDE 中不考虑土壤动物对分解作用的影响。

为进一步阐明模型结构，通过宏观物质流（主要是碳流）和能流的转换过程，实现亚系统基质生物量动态、分解者动态描述的工作原理，从图 1 总框图中抽出细分室结构如图 2 所示。

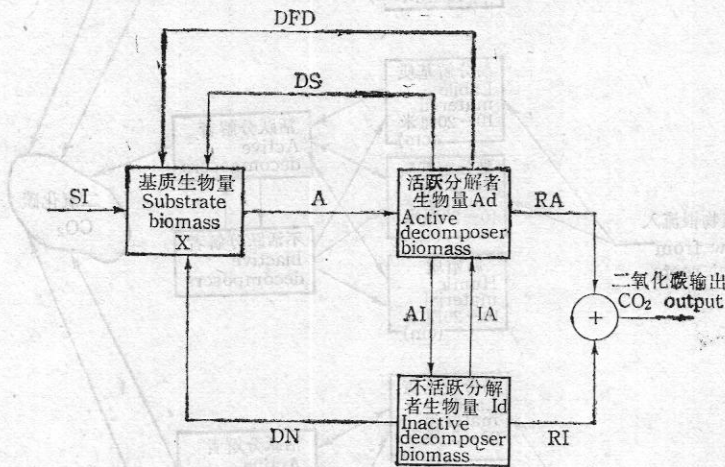


图 2 高寒草甸分解作用模型框图
 Fig. 2 Diagram of alpine meadow decomposition model.

图 2 说明了基质生物量、分解者生物量，及亚系统输入基质、排出 CO₂ 的相互转换关系。

图中符号详释：

X：被分解基质生物量[克碳/米²]，状态变量

Ad：活跃分解者生物量[克碳/米²]，状态变量

I_d : 非活跃分解者生物量(克碳/米²), 状态变量

SI : 由生产者和消费者输入基质的生物量流量[克碳/(米²·天)]

A : 已分解基质生物量流量[克碳/(米²·天)]

DS : 活跃分解者因饥饿死亡转化为基质的流量[克碳/(米²·天)]

DFD : 活跃分解者因冷冻死亡转化为基质的流量[克碳/(米²·天)]

DN : 非活跃分解者死亡转化为基质的生物量流量[克碳/(米²·天)]

AI : 活跃分解者因饥饿转化为非活跃分解者生物量流量[克碳/(米²·天)]

IA : 非活跃分解者在有利的环境条件下转化为活跃分解者生物量流量 [克碳/(米²·天)]

RA : 活跃分解者维持活性, 呼吸排放 CO₂ 数量[克CO₂/(米²·天)]

RI : 非活跃分解者维持生命呼吸排放 CO₂ 数量[克CO₂/(米²·天)]

⊕: 活跃分解者与非活跃分解者维持生命排放 CO₂ 的总和

众所周知, 在一定的环境温度和土壤湿度条件下, 分解基质的分解率, 是和现时分解基质生物量的总量成比例的, 这一过程可以用微分方程描述:

$$\frac{dX(t)}{dt} = -KX(t)$$

其中: $X(t)$ 为 t 时刻分解基质生物量(克碳/米²)

t : 时间(天)

就是说, 纯基质的分解规律是符合指数曲线的. 事实上, 生态环境中的分解基质都是复杂的多成分的物质. 这样就出现了复合基质的分解不符合简单的指数规律的情况. 为此, Eckenfelder (1970) 提出了将分解基质划分为两种成分, 即易分解的软成分和不易分解的硬成分. 并且两种基质的分解都符合简单的指数规律, 即符合上式微分方程, 只是它们分解比例常数不同而已.

结合图2, 我们可以简单的叙述模型的工作原理如下:

一般情况下, 消费者亚系统和初级生产者亚系统输入的基质, 在合适的环境条件(温度, 湿度、土壤中无机氮含量)下, 通过微生物生命的代谢活动将基质分解转化为生物生长所需的养分, 并经过微生物的呼吸排出 CO₂. 这是生物学观点基础上描述的生态过程. 依此建模型将带来许多困难. AMDE 模型避开这些生物学、化学、生理学等多学科专门论述, 从宏观上利用生物过程中物质流和能量流相互转换的观点, 描述亚系统的基质生物量、微生物生物量的动态变化. 基本思路是, 由消费者亚系统、初级生产者亚系统提供分解基质, 在驱动变量温度、湿度、土壤中无机氮含量的作用下分解. 已分解的基质作为微生物维持活性、生长增殖等生命代谢活动的物质基础. 按照微生物维持活性的能量需求, 描述微生物生物量的动态变化. 图(2)中的箭头描述了这一动态过程以及它们之间的量的关系.

AMDE 模型中, 分解基质中新鲜基质是由生产者亚系统和消费者亚系统补充的. 其主要成分是植物立枯和凋落物、死根及动物粪便等. 另一部分来自分解者在不利环境条件下死亡的尸体. 它是一种混合物质. 模型中, 为便于处理, 将混合基质划分为易分解的软成分(主要包括糖、淀粉、蛋白质等)和难分解的硬成分(主要包括纤维素、木质

素、丹宁、蜡质等) Eckenfelder(1970). 在环境条件不变的情况下基质分解满足下列方程:

$$A_t = S e^{-kt} + (1-S) e^{-ht} \quad (1)$$

式中: A_t 表示模型运行第 t 天残留未分解基质与初始基质的比 (无量纲)

S 新鲜基质软成分比 (无量纲)

$1-S$ 新鲜基质硬成分比 (无量纲)

k 软成分分解速率常数

h 硬成分分解速率常数

分析分解过程不难理解, 一方面基质不断被分解, 使软成分减少; 另一方面不断有新鲜基质从初级生产者和次级生产者亚系统输入, 使基质软成分增加. 因此, (1) 式中 S 不是一个常数. 为得到分解过程中基质软成分比 S 随时间的动态变化, AMDE 做了如下处理, 按亚系统分室结构, 设第 J ($J=1, 2, 3$) 层第 t 天每米² 基质生物量为 $H_j(t)$, 相应软成分比为 $S_j(t)$, 当天分解量为 $\Delta H_j(t)$; 第 J 层第 $t+1$ 天每米² 基质生物量为 $H_j(t+1)$, 相应软成分比为 $S_j(t+1)$, 当天新鲜基质补充量为 $\Delta^* H_j(t+1)$. 根据物质守恒定律, 建立如下一阶差分方程:

$$H_j(t+1) - H_j(t) = \Delta^* H_j(t+1) - \Delta H_j(t)$$

由此差分方程可得:

$$H_j(t+1) = \Delta^* H_j(t+1) + H_j(t) - \Delta H_j(t)$$

其中 $H_j(t) - \Delta H_j(t)$ 为第 J 层第 t 天分解后的剩余基质生物量, 用 $H_{rj}(t)$ 表示.

$$H_j(t+1) = \Delta^* H_j(t+1) + H_{rj}(t) \quad (2)$$

又设分解量 $\Delta H_j(t)$ 中软成分含量为 $\Delta H_{sj}(t)$, 则第 t 天剩余基质中软成分比用 $S_{rj}(t)$ 表示.

$$S_{rj}(t) = \frac{H_j(t) \cdot S_j(t) - \Delta H_{sj}(t)}{H_{rj}(t)}$$

用 S_{oj} 表示第 J 层新补充基质的初始软成分比, $H_{sj}(t+1)$ 表示 $H_j(t+1)$ 中的软成分含量, 得到:

$$H_{sj}(t+1) = S_{rj}(t) \cdot H_{rj}(t) + S_{oj} \cdot \Delta^* H_j(t+1) \quad (3)$$

其中 $S_{rj}(t) \cdot H_{rj}(t)$ 为第 t 天剩余基质中的软成分含量, $S_{oj} \cdot \Delta^* H_j(t+1)$ 为第 $t+1$ 天新补充的基质中软成分含量.

由此, 第 J 层第 $t+1$ 天基质中软成分比例为:

$$S_j(t+1) = \frac{H_{sj}(t+1)}{H_j(t+1)}$$

将 (2)、(3) 两式代入得:

$$S_j(t+1) = \frac{S_{rj}(t) \cdot H_{rj}(t) + S_{oj} \cdot \Delta^* H_j(t+1)}{\Delta^* H_j(t+1) + H_{rj}(t)} \quad (4)$$

可见, 基质中软成分比并不是随分解过程而下降, 而是按差分方程推得的 (4) 式所描述的动态曲线变化. 其中差分方程步长 t 以天为单位, 层次 J 为 AMDE 的分层结构.

Pinck 等 (1950) 指明了在一定的温、湿度条件下, 植物基质中木质素含量与基质中碳含量和氮含量的比值 (C/N) 因分解作用随时间的变化率是相关的. 并确定了基质中易分解成分比 S_o 与碳氮比 C/N 的相关关系. 但是, S_o 与 C/N 之间的关系是非线性

个呈平几... 小呈向... 的率... 合... 候... 同

的, 为此, 我们将 C/N 转化为 $\sqrt[3]{N/C}$, 这样建立了 S_0 与 $\sqrt[3]{N/C}$ 线性关系, 如方程:

$$S_0 = 0.058 + 1.252 \sqrt[3]{N/C} \quad (5)$$

$(R^2 = 0.98, P < 0.001)$

式中, S_0 : 新鲜基质易分解成分的比 (无量纲)

N : 基质每克干重含氮克数 (克氮/克干重)

C : 基质每克干重含碳克数 (克碳/克干重)

因此, 就基质中的植物残体 (立枯, 凋落物、死根) 而言, 可用其 C/N 比, 预估 S_0 值。

对于像粪之类已经过一定程度分解的物质, S_0 与 C/N 关系并不符合方程 (5). Floate (1970) 指出粪的软成分比范围远小于植物基质的软成分比. 模型中根据实测值确定羊粪的 S_0 为 0.1655, 牛粪的 S_0 为 0.1840.

方程 (1) 描述的分解率是在恒定的温度和湿度的条件下产生的. Jenny 等 (1949), Minderman (1968), 以及 Witkamp (1966) 等实验数据证明了基质分解率因环境因素改变而发生变化.

因此, 模型中基质分解比例系数是 e_t (土壤温度变化对分解比例系数的影响)、 e_m (土壤湿度对分解比例系数的影响)、 e_N (土壤中无机氮含量对分解比例系数的影响)、 r_k (基质中软成分分解比例常数) 和 r_h (基质中硬成分分解比例常数) 综合效应的一个系数。

AMDE 模型用一个差分方程, 计算基质分解比率. 每一步长 d_t 的分解比例按下式计算:

$$p_k = k' \cdot d_t \quad (6 \cdot 1)$$

$$p_h = h' \cdot d_t \quad (6 \cdot 2)$$

其中 $k' = r_k \cdot e_m \cdot e_t \cdot e_N$

$$h' = r_h \cdot e_m \cdot e_t \cdot e_N$$

p_k 是每个时间间隔 (步长 = 1天) 从基质软成分中因分解损失的比例; p_h 是每个时间间隔从基质硬成分中因分解损失的比例。

分解速率 k' 与 h' 是温度影响、湿度影响、土壤中无机氮影响和基质最大分解比例常数的乘积. 最大分解比例常数 r_k 与 r_h 的选择, 是通过使模型输出适合试验实测数据, 因此它是调整模型的重要参数. 模型经过多次模拟运行, 确定 r_k 数值为 0.3500, r_h 数值为 0.0117.

模型中温度对分解比例系数的影响 e_t 按下式确定 (Drobnik, 1962)

$$e_t = \exp(-5.66 + 0.240T - 0.00239 T^2) \quad (7)$$

式中, T 为温度 ($^{\circ}\text{C}$, $0 < T < 38^{\circ}\text{C}$)

土壤湿度变化对基质分解的影响用 e_m 表示, e_m 称为湿度 (土壤含水量百分比) 对基质分解比例的影响系数, 规律如图 3 所示。

图 3 的建立是参照 ELM 模型非生命亚系统模型 (Bhaumik 和 Clark (1947) 提供的数据. 由于露水及雨水的截流作用, 在土壤 1.5 厘米深度层中的水含量, 对基质分解比例产生一定的影响. 并且当土壤中水百分含量从零开始到 67% 时, 含水量对分解比例系数的影响成比例增加. 根据高寒草甸土壤水含量的实际情况, 其土壤水含量在 35—55%

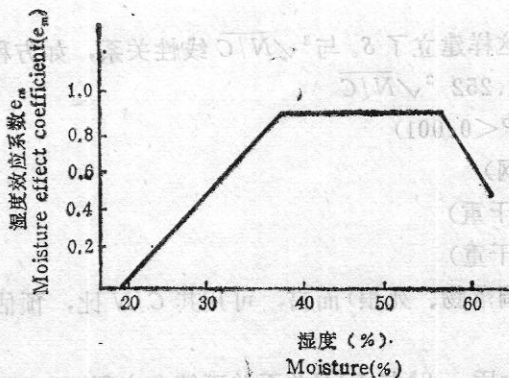


图3 湿度和湿度效应系数的关系
Fig. 3 Relationship between soil moisture (%) and moisture effect coefficient.

分解率随土壤深度增加而降低, 是因为随深度增加, 土壤温度, 土壤湿度、土壤无机氮含量等改变所引起的。

AMDE模型中只考虑微生物的总体行为, 不区分微生物种属的个别影响。其目前尚缺少对土壤中微生物种属行为的了解; 其二即使通过现有学科的知识能够区分微生物种属的影响, 那么将会产生很多问题并使模型复杂化。为此, 模型从能量代谢的角度描述微生物的总体行为, 并选用大肠杆菌维持活性的能量需要来描述土壤微生物维持活性的能量需要 (Giese, 1968)。

这样分解者生物量的动态描述就转化为, 在给定的基质分解损失率的情况下, 按照微生物活性 (呼吸、

生长增殖等) 所需能量计算估计微生物生物量。也就是从物质流和能量流相互转化的观点描述基质分解与微生物活性之间的相互关系。当然这是一个简化近似模型。Giese (1968) 指出维持微生物的活性所需的能量, 只与环境温度有关并服从 Arrhenius 方程:

$$E = C \cdot \exp(-10000/Ta)$$

其中 Ta : 环境的绝对温度

c : 比例常数

E : 维持微生物活性最小需能量 (克葡萄糖/克细胞)

Schulze等 (1964) 给出了在30°C环境温度条件下每天维持1克重量的大肠杆菌活性的能量需要消耗1.32克葡萄糖, 由此确定常数 $C = 2.82 \times 10^{14}$ 。

由此导出:

$$E = 2.82 \times 10^{14} e^{-10000/Ta} \quad (8)$$

间, 对分解率的影响很小, e_m 几乎是个常数, 并接近于1。

需要指出的是在有机物质的分解过程中, 微生物群体对氮的要求有明显的实际重要性。因为氮的供应显然可以限制可能存在的微生物的最高数量, 要是氮的供应太低, 则生物活性更受限制。氮对分解率的影响有如下规律 (Clark, 1970) (图4)。海北定位站土壤无机氮含量约为0.082克氮/(米²·厘米)。氮对基质分解比例的影响系数 e_N 近似常数, 在模型中确定为0.7。

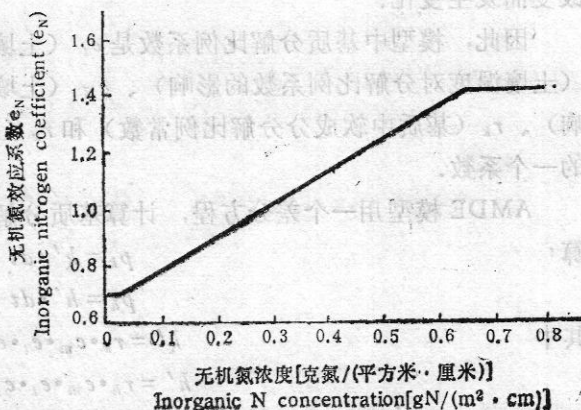


图4 无机氮浓度及其效应系数的关系
Fig. 4 Relationship between concentration of soil inorganic nitrogen and its effect coefficient.

因此方程(8)可以计算每克细胞碳, 每天维持其生物活性所需基质碳的克数。

维持微生物活性的能量通过微生物的呼吸, 氧化转化为 CO_2 排到大气。

Reus (1971) 指出土壤中微生物经常处于不活跃状态, 不活跃微生物仍有代谢呼吸作用, 只是比较微弱。根据Lamanna等(1965)的数据, 模型选择不活跃微生物的呼吸是活跃微生物呼吸的0.07%。

从上述碳物质流与能量流相互转换的观点, 对微生物量的增殖、活性的维持以及微生物活性改变从活跃转换为不活跃或相反的过程进行描述。除了环境因素影响之外, 最重要因素取决于分解基质能提供的碳元素物质的数量。

因此当微生物的增殖比率受到基质提供碳素营养的限制时, 微生物生物量将按较低的增殖比率增加 (Herber, 1958; Pirt, 1965)。

模型中用下列方程计算微生物排放 CO_2 量:

$$r_m = E \cdot b \times (1 - Y) (d - E \cdot b) \quad (9)$$

其中: r_m 微生物呼吸排放的 CO_2 量 [克碳 / (米²·天)]

E 每天维持活跃微生物活性的最小需能量 [克基质碳 / (克细胞碳·天)]

b 活跃微生物生物量 [克细胞碳 / (米²·天)]

Y 微生物最大增殖比例系数 0.60

d 已分解的基质总生物量 [克碳 / (米²·天)]

从上式可知微生物的呼吸作用的动态变化, 由两部分组成: 一部分是由活跃分解者维持活性的呼吸作用, 由 $E \cdot b$ 表示; 另一部分是由新增殖的活跃分解者维持活性的呼吸作用, 用 $(1 - Y) (d - E \cdot b)$ 表示。根据已分解基质总生物量数值的大小, 呼吸作用可分为三种情况:

其一, 当 $d \gg E \cdot b$, d 的 $(1 - Y)$ 倍已分解基质被新增殖的分解者因呼吸而消耗掉, 则分解者生物量具有较高的增殖率。

其二, 当 $d \approx E \cdot b$ 时, 分解基质为维持活跃分解者活性经呼吸消耗掉, 则分解者生物量只有较低增殖率。

其三, 当 $d < E \cdot b$ 时, 已分解基质生物量不能满足活跃分解者维持活性的能量需求, 活跃分解者将处于饥饿状态。饥饿分解者仍能靠消耗自身物质进行呼吸维持活性。当消耗量超过自身重量1%时, 一部分活跃分解者将转化为非活跃分解者。饥饿分解者的存活比例取决于微生物生存的环境条件 (Harrison, 1970; Enson, 1970)。因此模型中假定土壤中处于饥饿状态下, 那部分活跃分解者的85%死亡, 15%转化为非活跃分解者。

不活跃分解者向活跃分解者的转化, 只有在 $d > E \cdot b$ 的条件下才能实现。所以在 $d > E \cdot b$ 的条件下, 不活跃分解者按一个常数比例向活跃状态转化。这个转变与环境温度、湿度、土壤中无机氮含量、基质总生物量以及活跃微生物的生物量有关。

三、计算机仿真及程序实现

分解者亚系统和生态系统中其他子系统以及外部环境或分解者亚系统各组成环节之间, 存在着一定的数学的和逻辑的关系。上述两部分中, 我们参考国内外学者的成功经验, 运用我们积累的数据资料, 采用定性分析和定量分析的方法, 建立了AMDE数学

模型。它反映了解析者亚系统和生态系统及其中内部环节的数学逻辑关系，体现了系统的本质。

由于AMDE模型比较复杂，使用常规的数学分析方法，无法寻找系统运行的答案。这时，我们就需要借助于模拟来解决问题。计算机仿真就是在建立AMDE数学模型的基础上，通过计算机实验，对系统按照一定季节变化规则由一个状态变换为另一个状态的动态行为进行描述和分析。系统模型是对一个现实存在的系统的某种形式的表达。建立和运用系统模型的目的在于指明系统的主要组成部分以及它们之间的主要关系。

计算机程序实现就是在AMDE模型的基础上，运用FORTRAN77程序设计语言编写的AMDE系统计算机程序，它是计算机模拟运行的主要工具。模拟模型即计算机仿真在描述和分析解析者亚系统中充分显示了它的作用，具体说有下列的几个方面：

- (1) 作为解释的手段，它说明了解析者亚系统的功能及存在的一些问题。
- (2) 作为分析工具，它确定了解析者亚系统的关键的组成部分。
- (3) 作为预测方法，用它去预报和辅助计划未来系统的发展。

建立解析者亚系统模型(AMDE)的目的，就是希图以模型作为实际系统的代替物，对系统行为进行研究。计算机模拟就是实现对模型行为研究的重要手段。

根据AMDE模型的结构规模及要求处理信息量的大小，我们选择了IBM PC/XT系列微型计算机系统，配以高分辨率彩色CRT显示器，内存512KB；双驱动器，5英寸软盘，容量360KB；10MB硬盘，24针2024打字机作为计算机仿真的硬件环境。CCDOS_{2.0}汉字操作系统，FORTRAN77高级语言作为仿真程序设计的软件支持。

1. 计算机仿真程序设计思想

鉴于AMDE模型运行具有下述特点：①亚模型既是可独立运行的系统，又是大系统中的—个子系统。②亚模型的驱动变量、输入量、输出量的数据容量大。③生态系统本身动态研究的特点是周期长，亚模型运行要求可容纳多年的资料。④能较方便地适应随研究的深入，不断调整结构或扩大规模的要求。因此，计算机仿真程序采用自顶而下的结构化设计。主程序由基本数据输入，数据处理、数据输出三个模块组成，每个模块又有多个功能独立的子模块。整个系统设计合理，逻辑性强，便于阅读、调试、维护。仿真程序运行采用菜单式汉字提示，操作方便、灵活。

2. 仿真程序的结构和功能

根据AMDE模型运行的要求，程序结构如图5所示。程序的功能是：

- (1) 仿真程序自治运行。
- (2) 程序自动显示、打印流程图。
- (3) 输入、输出数据文件管理。
- (4) 输出数据表格打印。
- (5) 输出动态曲线打印。
- (6) 汉字菜单提示。
- (7) 参与大系统运行。

解析者亚模型仿真程序使用说明，另附。

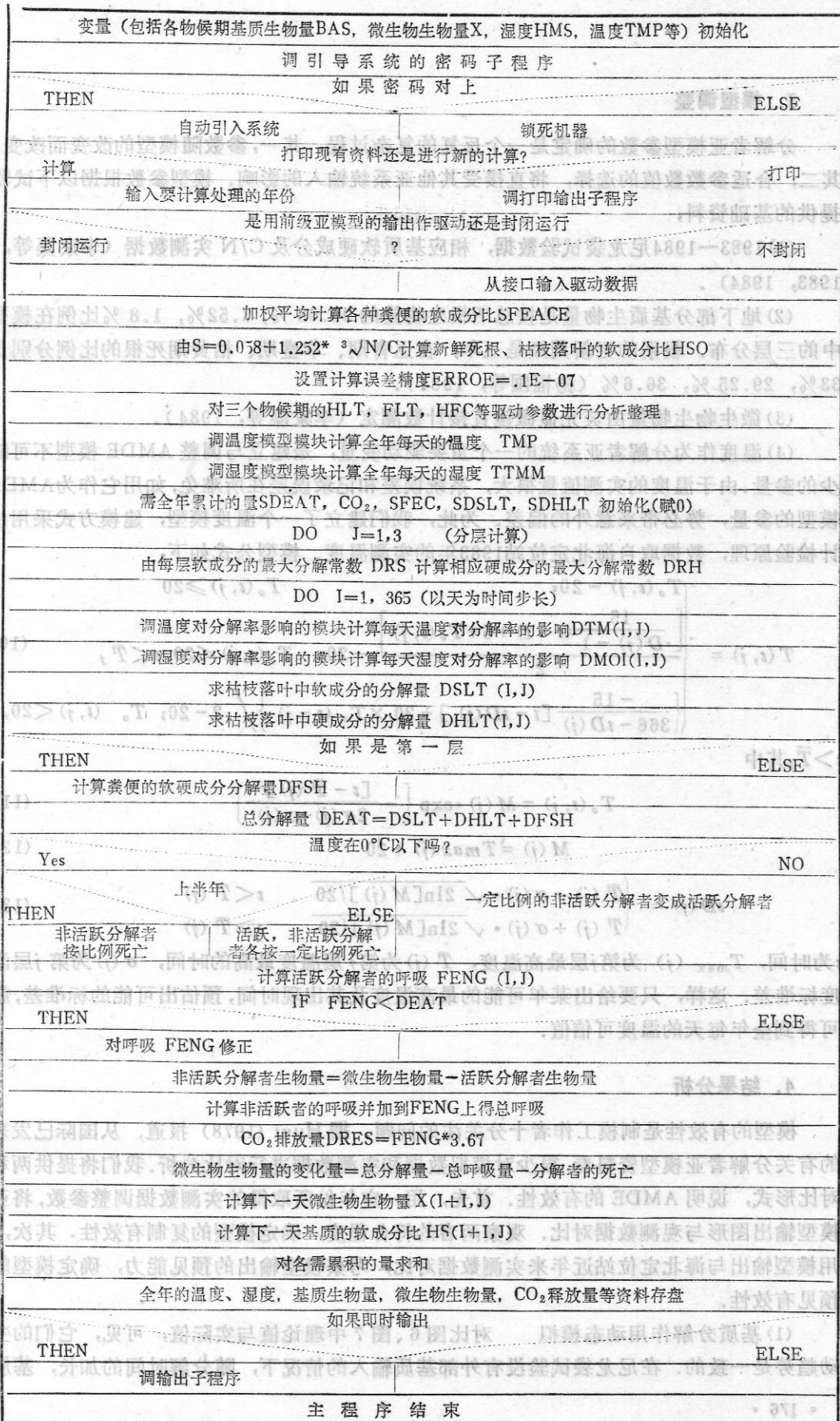


图5 分解者亚系统模型结构化流程图

Fig.5 Constractive flow chart for model of decomposer subecosystem,

3. 模型调整

分解者亚模型参数的确定是一个反复的复杂过程。其一，参数随模型的改变而改变，其二，合适参数数值的选择，将直接受其他亚系统输入的影响。模型参数根据以下试验提供的基础资料：

(1) 1983—1984 尼龙袋试验数据，相应基质软硬成分及 C/N 实测数据（李家藻等，1983，1984）。

(2) 地下部分基质生物量是按总活根生物量的 90.68%，7.52%，1.8% 比例在模型中的三层分布。根系的更新周期是三年，在返青期、草盛期、枯黄期死根的比例分别是 33%，29.25%，36.6%（杨福囤等，1984）。

(3) 微生物生物量由荧光显微镜直接计数测定（李家藻等，1984）。

(4) 温度作为分解者亚系统的一个重要驱动变量，是建立与调整 AMDE 模型不可缺少的参量。由于温度的实测值量很大，系统误差和记录误差在所难免，如用它作为 AMDE 模型的参量，势必带来意外的偏差。为此，我们建立了一个温度模型，建模方式采用统计检验原理，数据取自海北定位站 1983 年的实测温度。模型公式如下：

$$T(t, j) = \begin{cases} T_o(t, j) - 20; & T_o(t, j) \geq 20 \\ \left[\frac{15}{iD(j) - 1} (t - 1) + 5 + T_o(t, j) \right] / 2 - 20; & T_o(t, j) < 20, t < \bar{T}_j \\ \left\{ \frac{-15}{366 - iD(j)} [t - iD(j)] + 20 \times T_o(t - j) \right\} / 2 - 20; & T_o(t, j) < 20, \\ & t > \bar{T}_j \end{cases} \quad (10)$$

$t > \bar{T}_j$ 其中

$$T_o(t, j) = M(j) \cdot \exp \left\{ - \frac{[t - \bar{T}(j)]^2}{2\sigma(j) \cdot \sigma(j)} \right\} \quad (11)$$

$$M(j) = T_{\max}(j) + 20 \quad (12)$$

$$iD(j) = \begin{cases} \bar{T}(j) - \sigma(j) \cdot \sqrt{2 \ln[M(j)] / 20} & t < \bar{T}(j) \\ \bar{T}(j) + \sigma(j) \cdot \sqrt{2 \ln[M(j)] / 20} & t \geq \bar{T}(j) \end{cases} \quad (13)$$

t 为时间， $T_{\max}(j)$ 为第 j 层最高温度， $\bar{T}(j)$ 为第 j 层温度最高的时间， $\sigma(j)$ 为第 j 层温度标准差。这样，只要给出某年可能的最高温度及其出现时间，预估出可能的标准差，就可得到全年每天的温度可信值。

4. 结果分析

模型的有效性是制模工作者十分关注的问题。据 Hunt (1978) 报道，从国际已发表的有关分解者亚模型资料看，很少对模拟数据和实测数据进行对比分析。我们将提供两种对比形式，说明 AMDE 的有效性。首先，用一定年份所取得的实测数据调整参数，将亚模型输出图形与观测数据对比。观察两者的符合程度，确定模型的复制有效性。其次，用模型输出与海北定位站近年来实测数据对比，考察模型输出的预见能力，确定模型的预见有效性。

(1) 基质分解作用动态模拟 对比图 6、图 7 中理论值与实际值，可见，它们的变动趋势是一致的。在尼龙袋试验没有外部基质输入的情况下，随分解时间的加长，基质

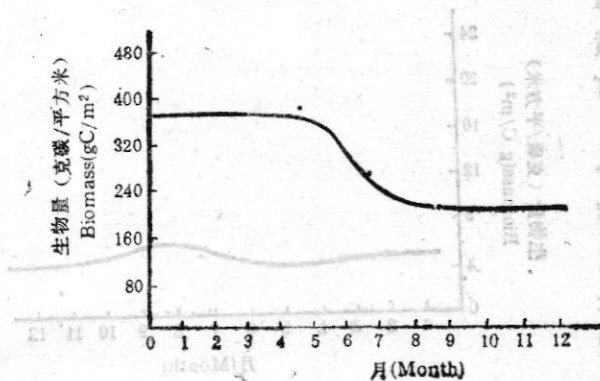


图6 基质分解作用动态 (-模拟值, ·实测值)
Fig.6 The dynamics of decomposition of substrates.
(-simulated value, · Observed value)

变化比较平稳。产生这种动态的原因是在不同的土层、温度、湿度及营养成分有较大差异。

(3) 二氧化碳释放量动态模拟 土壤微生物学者, 通常用土壤呼吸强度作为土壤微生物总的活性指标。对比图11与图8可见, 二氧化碳释放量动态与微生物生物量, 在相同的温度驱动变量影响下, 表现出相似的变化趋势。说明土壤中微生物数量和呼吸强度间存在密切关系。二氧化碳释放量动态及年排放总量均符合海北定位站实测值。

(4) 模型输出基质生物量动态 如图12—14所示, 模型输出基质生物量动态, 反映出基质生物量的季节性变化。从返青期到枯黄期之前, 基质生物量逐渐减少, 从枯黄期开始, 又呈现逐渐增大的趋势。

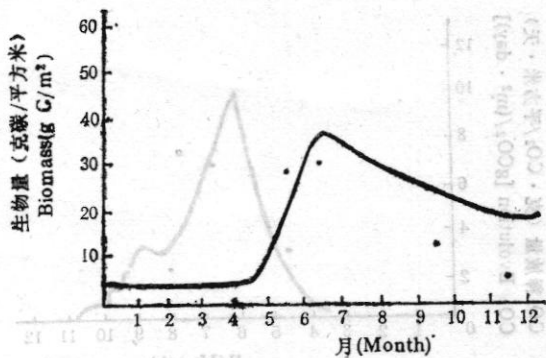


图8 0—10厘米土壤微生物生物量 (-模拟值, ·实测值)
Fig.8 Microbial biomass in soil of 0-10 cm depth.
(-Simulated value, · Observed value)

的生物量减少。分解率在前三个月达到最大, 这与分解初期易分解基质首先被分解的现象是一致的。

(2) 分解者生物量模拟 如图8—10所示的模型输出, 反映了在模型三个层次上微生物生物量的动态。表明在不同分层上分解者生物量有不同的变化规律, 基本上符合海北定位站实测数据。从图中曲线可以看出, 表层(0—10厘米)微生物生物量的变化呈现S型曲线的趋势, 而下面两个土层中微生物生物量变

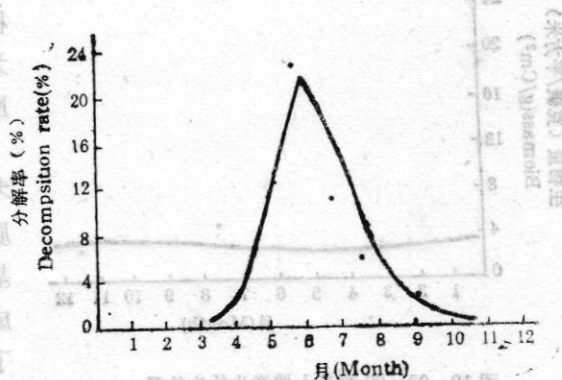


图7 尼龙袋基质分解率 (-模拟值, ·实测值)
Fig.7 The decomposition rate(%) of substrates in nylon bag. (-Simulated value, · Observed value)

四、AMDE 模型的估价

AMDE模型是在充分研究国际国内生态学领域中, 关于分解者亚系统模型研究的基础上, 结合我国高寒草甸特点, 综合分析自1976年以来, 海北定位站积累的大量试验数据而建立起来的。经过计算机仿真与实测数据对比, 基质生物量动态, 微生物生物量动态, CO₂释放量动态指标, 均取得较满意的结

果. 并为进一步完善AMDE模型, 计算机仿真还提供了基质分解率动态, 基质软成分比动态, 驱动变量动态等输出打印图表, 便于调整模型结构和参数.

AMDE模型采用以碳流为主的分室结构. 模型中将分解基质分为易分解的软基质、不易分解的硬基质及腐殖质三个分量. 将微生物分解者区分为活跃分解者与非活跃分解者两个分量. 模型共有15个状态变量. 模型参数的选择, 是经过海北定位站实测数据验证及计算机仿真运行而确定的.

AMDE模型具有两个明显的特点:

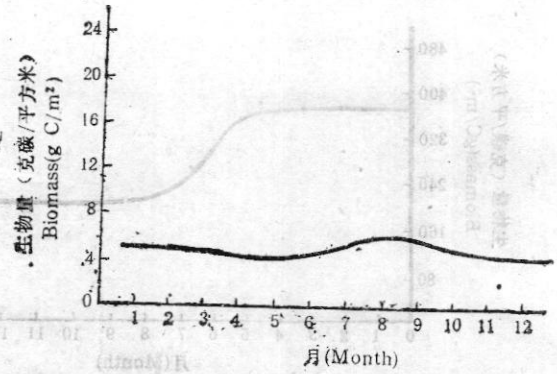


图9 10—20厘米土壤微生物生物量 (-模拟值, ·实测值)
Fig.9 Microbial biomass in soil of 10-20 cm depth. (-Simulated value, · Observed value)

(1) 根据高寒草甸土壤物理性质和植物根系分布的特点, 将土壤层次划分为0—10厘米, 10—20厘米, 20—30厘米三层次.

(2) 模型在描述基质分布动态时, 考虑到当前基质生物量是由已分解的基质生物量和随时间变化随时补充的新的基质生物量两部分组成, 分解基质的软成分比是随时间动态变化的. 我们建立了描述基质分解动态的差分方程机理模型. 计算机仿真模拟运行验证了该模型的有效性.

显然AMDE模型是一个分量经过集约化处理的简化模型. 模型中考虑到基质中腐殖质分量的行为, 但无充分的试验数据验证.

其他, 如冷冻和干燥对微生物的影响也需要进一步通过实验确定. 尽管如此, AMDE模型还是成功地描述了高寒草甸分解者亚系统的动态行为. 为进一步提高模型的分辨率, 增加模型结构的有效性, 更深入地研究分解者亚系统内部相互作用的机理, 需对以下几个方面进行深入研究. 其一, 进一步考虑分解者微生物不同生理群的特性及其相互影响. 其二, 进一步考虑和营养亚模型的密切关系, 尤其是氮

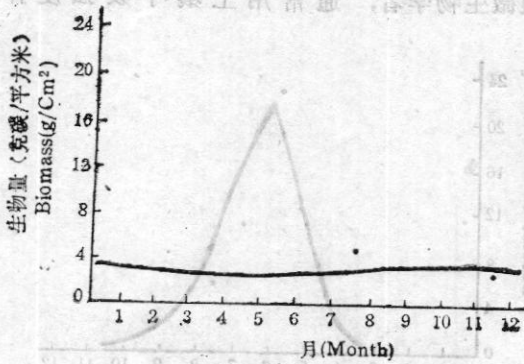


图10 20—30厘米土壤微生物生物量 (-模拟值, ·实测值)
Fig. 10 Microbial biomass in soil of 20-30 cm depth. (- Simulated value, · Observed value)

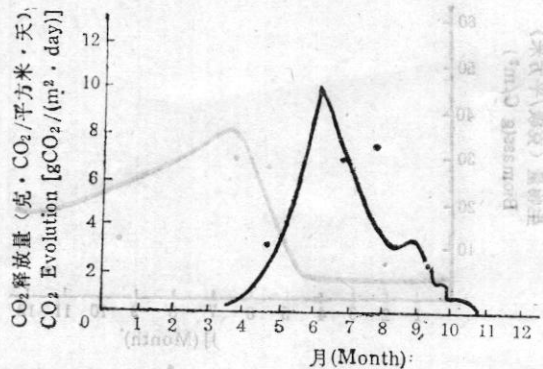


图11 0—10厘米土壤CO₂释放量 (-模拟值, ·实测值)
Fig.11 Carbon dioxide evolution in soil of 0-10cm depth. (-Simulated value, · Observed value)

素流动的影响。

科 考 考 考

AMDE模型的建立及计算机仿真程序的运行,为进一步开展高寒草甸微生物生态学
研究及系统分析,创造了良好的条件。

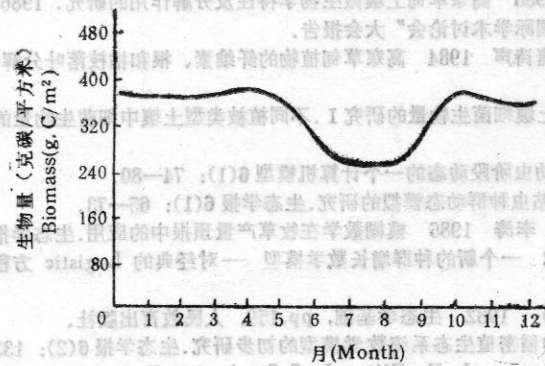


图 12 0—10 厘米土壤基质生物量
Fig.12 Model output of biomass of substrates in soil of 0-10 cm depth.

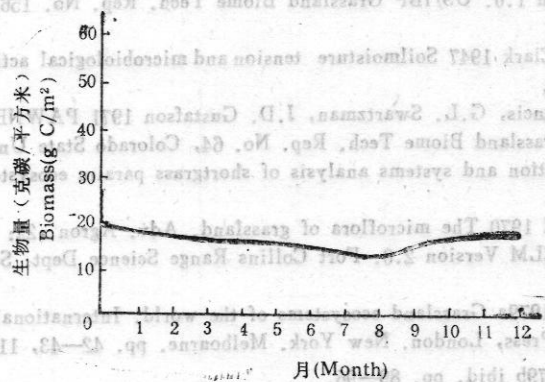


图 13 10—20 厘米土壤基质生物量
Fig.13 Model output of biomass of substrates in soil of 10-20 cm depth.

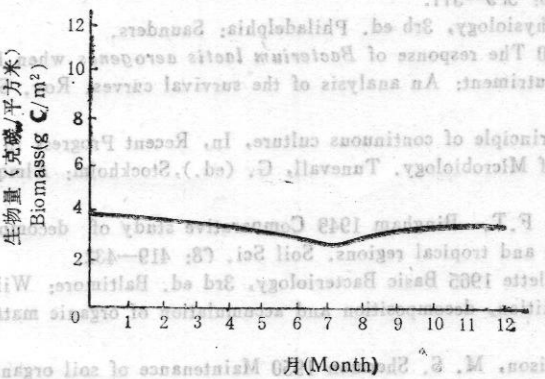


图 14 20—30 厘米土壤基质生物量
Fig.14 Model output of biomass of substrates in soil of 20-30 cm depth.

参 考 资 料

- 王如松, 兰仲雄, 丁岩钦 1982 昆虫发育速率与温度关系的数学模型研究. 生态学报 2(1): 47.
- 刘季科, 魏善武, 周立, 沙渠, 刘阳 1986 植物—高原鼠兔系统动态数学模型的研究. 高原生物学集刊(5): 45—54.
- 李家藻, 杨涛, 朱桂如 1986 高寒草甸土壤微生物学特性及分解作用的研究. 1986年7月26日在西宁召开的“高寒草甸生态系统国际学术讨论会”大会报告.
- 李家藻, 朱桂如, 杨涛, 唐诗声 1984 高寒草甸植物的纤维素、根和枯枝落叶分解作用的研究. 高原生物学集刊(2): 107—180.
- 李家藻 1984 高寒草甸土壤细菌生物量的研究 I. 不同植被类型土壤中细菌生物量的测定. 高原生物学集刊(3) 173—180.
- 李超 1986 棉铃虫卵及幼虫阶段动态的一个计算机模型 6(1): 74—80.
- 苏译谔, 林昌善 1986 粘虫种群动态模拟的研究. 生态学报 6(1): 65—73.
- 周电辉, 罗世杰, 郭永坚, 李涛 1986 模糊数学在牧草产量预报中的应用. 生态学报 6(1): 43—52.
- 崔启武, G. Lawson 1982 一个新的种群增长数学模型——对经典的 Logistic 方程和指数方程的扩充. 生态学报 2(4): 403—416.
- E. P. 奥德姆 (孙儒泳等译) 1982 生态学基础, pp. 159, 人民教育出版社.
- 裴桐文, 陈学良 1986 中稻密植生态系统数学模型的初步研究. 生态学报 6(2): 133—141.
- Andrew, R., D. C. Coleman, J. E. Ellis, J. S. Singh 1974 Energy flow relationship in a shortgrass prairie ecosystem. In, Proceedings of the first international congress of ecology. Centre for Agr. publ. and Doc., pp. 22—28, Wageningen, the Netherlands.
- Anway, J. C., E. G. Brittain, H. W. Hunt, G. S. Innis, W. J. Parton, C. F. Rodel, R. H. Sauer 1972 ELM: Version 1.0. US/IBP Grassland Biome Tech. Rep. No. 156, Colorado State Univ, Fort Collins.
- Bhaumik, H. D., F. E. Clark 1947 Soilmoisture tension and microbiological activity. Soil Sci. Soc. Am., Proc. 12: 234—238.
- Bledsoe, L. J., R. C. Francis, G. L. Swartzman, J. D. Gustafson 1971 PAWNEE: A grassland ecosystem model. US/IBP Grassland Biome Tech. Rep. No. 64, Colorado State Univ. Fort Collins.
- Cale, W. G. 1975 Simulation and systems analysis of shortgrass prairie ecosystem. Ph. D. thesis, Univ. Georgia, Athens.
- Clark, F. E., E. A. Paul 1970 The microflora of grassland. Adv. Agron., 22: 375—435.
- Cole, G. W. (ed.) 1976 ELM Version 2.0. Fort Collins Range Science Dept. Science Series No. 20, Colorado State Univ.
- Coupland, R. T. (ed.) 1979a Grassland ecosystems of the world. International Biological Programme 18, Cambridge Univ. Press, London. New York. Melbourne. pp. 42—43, 11f—121.
- Coupland, R. T. (ed.) 1979b *ibid.* pp. 89—96.
- Eckenfelder, W. W., Jr. 1970 Water quality engineering for practicing engineers. New York: Barnes & Noble.
- Ensign, J. C. 1970 Long term starvation survival of rod and spherical cells of *Arthrobacter crystallopoites*. J. Bact. 103: 569—577.
- Giese, A. C. 1968 Cell Physiology, 3rd ed. Philadelphia: Saunders.
- Harrison, A. P., Jr. 1960 The response of *Bacterium lactis aerogenes* when held at growth temperature in the absence of nutriment: An analysis of the survival curves. Roy. Soc. (Lond.), Proc. B. 152: 418—428.
- Herbert, D. 1958 Some principle of continuous culture, In, Recent Progress in Microbiology. VII International Congress of Microbiology. Tunevall, G. (ed.), Stockholm: Almqvist and Wiksell, pp. 381—396.
- Jenny, H., S. P. Gessel, F. T. Bingham 1949 Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. Soil Sci. 68: 419—432.
- Lamanna, C. M. F. Mallette 1965 Basic Bacteriology, 3rd ed. Baltimore: Williams & Wilkins.
- Minderman, G. 1968 Addition, decomposition and accumulation of organic matter in forests. J. Ecol. 56: 355—362.
- Pinck, L. A., F. E. Allison, M. S. Sherman 1950 Maintenance of soil organic matter II. Losses of carbon and nitrogen from young and mature plant materials during decomposition in soil. Soil Sci. 69: 391—401.
- Pirt, S. J. 1965 The maintenance energy of bacteria in growing cultures. Roy. Soc. (London) Proc. B. 163: 224—231.

- Schulze, K.L., R.S.Lipe 1964 Relationship between substrate concentration, growth rate and respiration rate of *Escherichia coli* in continuous culture. *Archiv. für Mikrobiologie* 48: 1—20.
- Van Dyne, G.M. 1969 Grasslands management research, and training viewed in a systems context. Range Science Dept. Sci. Series No. 3, Colorado State Univ. Fort Collins.
- Witkamp, M. 1966 Decomposition of leaf litter in relation to environment, microflora, and microbial respiration. *Ecology* 47: 194—201.

STUDY ON A SIMULATION MODEL FOR DECOMPOSITION IN AN ALPINE MEADOW

Li Jiazao, Yang Tao and Sun Xichun
(*Northwest Plateau Institute of Biology, Academia Sinica*)

Zhang Zhizhong and Zhang Liantang
(*Henan University*)

A model has been studied and developed to simulate the dynamics of microbial decomposers and substrates in Haibei alpine meadow, Qinghai Province. Substrates represented are feces of Tibetan sheep and yaks, plant remains such as standing dead, litter, roots and humic materials. Except for humic materials, other substrates are further divided into a rapidly and a slowly decomposing fractions or labile and resistant components. The proportion of labile material in a substrate is predicted from its initial nitrogen content. The underground portion of the subsystem is divided into three layers, because soil temperature and soil water content, the most important driving variables for the subsystem, vary with soil depth. Decomposition rates are predicted from these variables in the soil.

The genera and species of microbial decomposers are not distinguished but microbial decomposers are divided into two categories, viz., active and inactive microbes, which differ in respiration, decomposition, and death rates and it is considered that only active microbes assimilate substrates.

The model's prediction compares favorably with data on carbon dioxide evolution, decomposition rates of substrates in nylon bags and microbial biomass, and indicates a profound influence of soil temperature, soil depth on decomposition rates of substrates and on biomass dynamics of microbial decomposers and secondary productivity.