

东北羊草草原微生物在能流中作用的研究*

——常微分方程稳定性在能流上的应用

杨靖春 祖元刚** 倪平 祝廷成

(东北师范大学生物系, 长春)

王大珍

(中国科学院微生物研究所, 北京)

摘 要

在东北地区天然羊草(*Leymus chinensis*)草原上测定了羊草凋落物生物量、热值含量和分解速率以及土壤微生物生物量的呼吸作用速率,并将测定结果换算成能量。结果指出,在土壤微生物的能量流动过程中,羊草凋落物中的能量含量为206.57千卡/平方米·年;土壤微生物分解羊草凋落物中的能量为83.79千卡/平方米·年;土壤微生物在呼吸作用中消耗的能量为20.64千卡/平方米·年;土壤微生物自身贮存的能量为63.15千卡/平方米·年。据此推算,每年积累在地表上的羊草凋落物约需2.5—3年的时间可全部分解完。用电子计算机对土壤微生物的能量流动进行了稳定性分析表明,其能量流动过程中的平衡态是渐近稳定的,说明该地土壤微生物能量流动过程中平衡态稳定性机制为负反馈机制。即当土壤微生物的能量流动过程受到干扰时,土壤微生物具有抵抗干扰和保持平衡态的自我调节能力,以确保能量流动的正常进行。

东北羊草草原主要分布于我国东北的松辽平原,是我国草原植被的重要组成部分,素以草质优良、产草量高而著称,是我国优良的天然放牧场和割草场之一。在东北的畜牧业生产中占有十分重要的地位(祝廷成等,1981)。在草原生态系统中,能量流动是生态系统的基本功能之一。其中分解者亚系统的能量流动是该系统能量流动的重要组成部分。它在促进草原生态系统中各种有机残体的分解,维持该系统的再生功能方面起着十分重要的作用。因此,研究草原生态系统中分解者亚系统的能量流动过程,对于深入了解草原生态系统能量流动的全部过程具有十分重要的意义,亦是不可缺少的一个重要方面。

目前,有关分解者亚系统能量流动的研究报道:森林生态系统中分解枯枝落叶过程中能量流动及其营养动力学特点(Reiners W.A 等 1970);粪生微生物在免粪分解过程中能量流动的重要作用(Wicklow D.T 等,1974);森林中落叶层中能量流动的研究(Brucl.H, 1977)。我国有关生态系统能量流动的研究起步较晚,目前关于羊草草原土壤微生物能量流动的研究尚未见报道。本文对羊草草原土壤微生物能量流动进行了初步研究,并应用电子计算机对其进行了稳定性分析,试图探讨土壤微生物在分解羊草凋落物过程中的能量流动的特

* 本文是中国科学院科学基金资助的课题。

**现工作单位是东北林业大学林学系。

本文于1987年1月17日收到。

点和作用, 以便提高东北羊草草原的生物生产力, 并为维持生态平衡提供科学依据。

一、研究地点和方法

研究地点: 此项研究是在吉林省长岭种马场进行。其地理位置是东经 $120^{\circ}31'$ — $124^{\circ}10'$, 北纬 $44^{\circ}30'$ — $44^{\circ}45'$ 。该地区尚有一片30余万亩天然草场, 是松嫩平原中保留最大和最好的草原之一。该区地势平坦, 海拔高度约为140—160米之间, 年平均气温为 4.6 — 6.4°C $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 的年积温 $2,545$ — $3,374^{\circ}\text{C}$, 无霜期为136—163天。年平均降雨量为434.8毫米, 主要集中在6—9月间, 年蒸发量为1368毫米, 约为年降雨量的三倍。土壤属黑钙土区, 但由于小地形的起伏, 土壤多呈复合体存在, 在广大的低平地, 由于排水不良, 地下水的矿化度较高, 因此, 主要呈碱性。微地形的顶部为苏打草甸碱土, 表土层为5—15厘米。

研究方法: 本研究开始于1985年5月, 样地设在施以围栏保护的天然羊草草原上。羊草凋落物生物量的样地面积为1平方米, 测定采用收获法, 于1983年10月上旬一次性收集了6个样地内的羊草凋落物样品, 在室内烘干后, 称其平均干重。并用GR-3500型氧弹式热量计测定其热值含量, 重复3次。羊草凋落物的分解速率用称重法测定。尼龙袋的规格为 20×25 厘米, 网眼为 2×2 毫米, 其内放入50克干重的羊草凋落物, 于1984年6月14日埋入样地内的土壤中。共60个样品, 分为3组, 每组重复20次。样品于1984年10月29日取出, 除去泥土和杂质, 烘干后称重, 计算羊草凋落物的平均失重; 土壤微生物生物量的测定采用土壤悬浮液法, 重复20次; 土壤微生物呼吸速率用SKW-2型微量呼吸检压仪测定, 重复3次。将土壤微生物呼吸作用中释放的二氧化碳含量换算成能量, 其换算公式为:

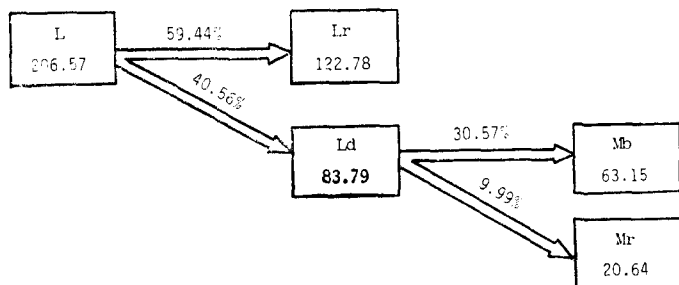
能量含量 = $\frac{\text{CO}_2 \text{ 含量} \times 114 \text{ 千卡}}{44}$, 土壤微生物生物量中的能量含量则由能量平衡公式估算, 即:

$$\text{Mb} = \text{L} - \text{Ld} - \text{Lr} - \text{Mr}$$

二、结果和分析

1. 东北羊草草原土壤微生物的能量流动过程

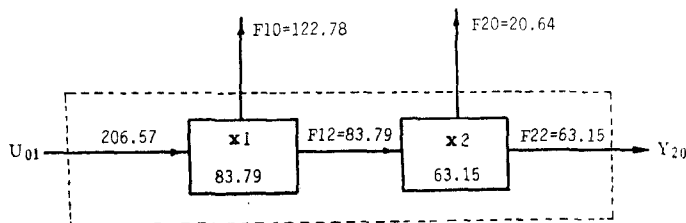
在草原生态系统中, 羊草通过光合作用固定太阳能贮存于干物质中, 其中凋落物干物质中的能量含量, 是土壤微生物能量流动的主要能量来源。测定结果表明, 东北羊草草原每年积累的羊草凋落物为50克干重/平方米。每克羊草凋落物中的热值含量为4131.42千卡/克干重。因此, 东北羊草草原每年通过羊草凋落(L)作为能源可提供给土壤微生物的能量为206.57千卡/平方米·年。在土壤微生物的能量流动过程中, 经实测残存物29.7克干重/平方米被土壤微生物分解了20.3克干重/平方米的羊草凋落物(Ld)。按原燃烧值计算, 相当于83.79千卡/平方米·年, 占L的40.56%。经实测存留下来的羊草凋落物(Lr)为29.7克干重/平方米, 按原燃烧值计算相当于122.78千卡/平方米·年, 占L的59.44%。在土壤微生物分解羊草凋落物的过程中, 土壤微生物吸收Ld中的全部能量用以维持自身代谢活动。其中有63.15千卡/平方米·年的能量用以构成土壤微生物的生物量(Mb), 占L的30.57%; 而其余的20.64千卡/平方米·年的能量消耗于土壤微生物的呼吸作用之中(Mr), 占L的9.99%(图1)。

图 1 东北羊草草原土壤微生物的能量流动过程 (kcal/m²·Yr)Fig.1 Process of energy flow by soil Microorganisms (kcal/m²·Yr).

通过以上分析得知,在东北羊草草原生态系统中,由于土壤微生物的活动使羊草凋落物分解并将其中的能量释放于环境。根据我们测得的土壤微生物分解释放羊草凋落物中能量推算,在正常的自然条件下,每年积累在地表上的羊草凋落物约需要 2.5—3 年即可全部分解完。同时,土壤微生物约需要羊草凋落物中 30.57% 的能量才能维持其正常的生理代谢活动。

2. 土壤微生物能量流动的稳定性和分析

我们把土壤微生物能流作为一个系统,研究其能量流动过程。该系统由两个组分构成。组分 1 (X_1) 为土壤微生物所分解的羊草凋落物部分中的能量 Lb , 组分 2 (X_2) 为土壤微生物自身积累能量的部分 Mb 。每个组分均具有输入变量 (U), 状态变量 (X) 和输出变量 (Y)。将组分 1、2 的输入端和输出端依次连接,就构成了土壤微生物能量流动的分室模型 (见图 2)

图 2 土壤微生物能量流动的框图模型 (kcal/m²d)Fig.2 Compartment model of energy flow by soil Microorganisms (kcal/m², d)

根据图 2, 令由第 1 组分定向流入第 2 个组分的能流参数为 a , 由各组分流向环境的能流参数为 b , 逐项计算这些参数, 则有:

$$a_1 = \frac{F_{12}}{x_1} = \frac{83.79}{83.79} = 1 \quad (1)$$

$$a_2 = \frac{F_{22}}{x_2} = \frac{63.15}{63.15} = 1$$

$$b_1 = \frac{F_{10}}{x_1} = \frac{122.78}{83.79} = 1.47 \quad b_2 = \frac{F_{20}}{X_2} = \frac{20.64}{63.15} = 0.33 \quad (2)$$

根据图 2 中表示能量流动的箭头方向, 将 (1) 和 (2) 式的参数代入下式, 即可构成表示具有 2 个组分的土壤微生物能量流动一阶常微分方程组:

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= U_{01} - (a_1 + b_1)x_1 = U_{01} - (1 + 1.47)x_1 = 206.57 - 2.47x_1 \\ \frac{dx_2}{dt} &= a_1x_1 - (a_2 + b_2)x_2 = x_1 - (1 + 0.33)x_2 = x_1 - 1.33x_2 \end{aligned} \quad (3)$$

引入矩阵表达式, (3) 式的一阶常微分方程组, 即可写成一个连续定常的线性系统模型, 即土壤微生物能量流动的数学模型:

$$\begin{cases} \frac{dX(t)}{dt} = FX(t) + GU(t) \\ Y(t) = HX(t) \end{cases} \quad (4)$$

式中的矩阵算符之具体形式为:

$$\text{输入向量} \quad U(t) = \begin{bmatrix} U_1(t) \\ U_2(t) \end{bmatrix} \quad (5)$$

$$\text{状态向量} \quad X(t) = \begin{bmatrix} x_1(t) \\ x_2(t) \end{bmatrix} \quad (6)$$

$$\text{输出向量} \quad Y(t) = X(t) \quad (7)$$

$$\text{系数矩阵} \quad F = \begin{bmatrix} -2.47 & 0 \\ 1 & -1.33 \end{bmatrix} \quad (8)$$

$$\text{单位矩阵} \quad G = H = \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{bmatrix} \quad (9)$$

在该系统模型中, 矩阵 F 、 G 、 H 的元素均为常数, 在其他情况下, 可能是时间 t 的函数。因为 H 是单位矩阵, 所以, 该系统的状态向量本身也是输出向量。

若初始时刻 t_0 的状态给定为 $X(t_0) = X_0$ 则 (4) 式有唯一确定的解, 其解的表达式为:

$$X(t) = X(t)X^{-1}(X_0 - Xe) + Xe \quad (10)$$

式中各项的定义为:

$$(4) \text{ 式的解} \quad X(t) = \begin{bmatrix} X_1(t) \\ X_2(t) \end{bmatrix} \quad (11)$$

$$\text{基本解矩阵} \quad X(t) = \begin{bmatrix} (\lambda_1 - \lambda_2) & 0 \\ e^{\lambda_1 t} & e^{\lambda_2 t} \end{bmatrix} \quad (12)$$

$$\text{逆矩阵} \quad X^{-1} = \begin{pmatrix} \frac{1}{\lambda_1 - \lambda_2} & 0 \\ \frac{1}{\lambda_2 - \lambda_1} & 1 \end{pmatrix} \quad (13)$$

$$\text{初始值} \quad X_0 = \begin{bmatrix} 83.79 \\ 63.15 \end{bmatrix} \quad (14)$$

$$\text{系统的平衡态} \quad Xe = -206.57 \begin{pmatrix} \frac{1}{\lambda_1} \\ -\frac{1}{\lambda_1 \lambda_2} \end{pmatrix} \quad (15)$$

$$\lambda_1 = -2.47 \quad ; \quad \lambda_2 = -1.33$$

土壤微生物能量流动的平衡态 (15) 式, 在数学上意味着微商取零, 即:

$$\frac{dx_i}{dt} = 0 \quad (16)$$

由 (16) 式可知, 系统的平衡态是不依赖于时间的状态, 这样, 平衡态就相当于系统的常数解, 即对于所有的 t , Xe 不变。在几维状态空间中, 通过坐标变换, 平衡态还可以划到坐标原点。

将 (10) 式用 BASIC 语言编写成电子计算机程序。确定模拟时间为 10 年, 步长为 1 年, 然后在 PC-8000 型微型电子计算机上对土壤微生物能量流动的过程进行了模拟运算 (Spain J.D, 1982)。

模拟运算结果表明: 土壤微生物的能量流动过程处于平衡状态时, 其解为: x_1 (能量吸收部分) 为 83.63 千卡/平方米·年, x_2 (能量积累部分) 为 62.88 千卡/平方米·年。当系统受到初值干扰时, 系统中以各组份均发生收敛振荡。随着时间的推移, 系各组份的状态轨迹在状态空间上均趋向于平衡状态, 最终收敛于平衡态。根据李雅普诺夫的稳定性原理, 土壤微生物能量流动过程中的平衡态是渐近稳定的 (图 3)。

进一步研究 (8) 式, 该系统矩阵 F 的特征方程式为:

$$|F - \lambda I| = \begin{vmatrix} -2.47 - \lambda & 0 \\ 1 & -1.33 - \lambda \end{vmatrix} = 0 \quad (17)$$

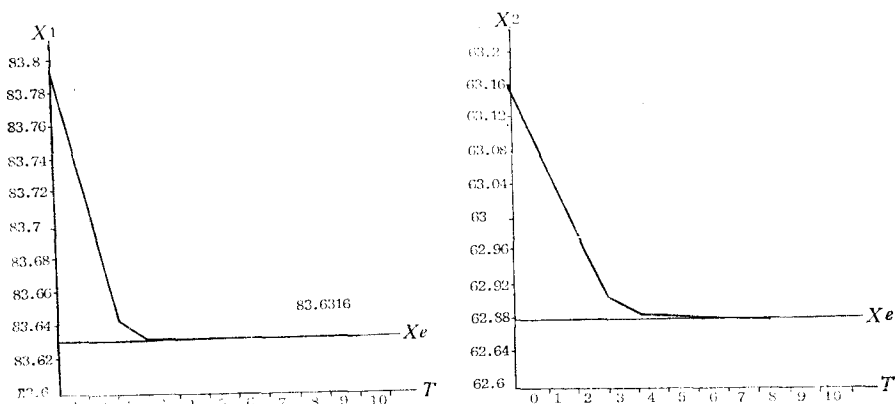


图 3 土壤微生物能量流动过程中的稳定性分析 (kcal/m² Yr, Xe——平衡态, T——年)

Fig.3 Stability analysis for the process of energy flow by soil Microorganisms (kcal/m²·Yr where Xe is equilibrium state and T is Year).

解上式中的 λ , 则有:

$$-(\lambda + 2.47)(\lambda + 1.33) = 0$$

(17) 式方程的特征根为: $\lambda_1 = -2.47$, $\lambda_2 = -1.33$ 显然, 方程的所有特征根均具有负的实部, 因而证明该系统平衡态的渐近稳定性是由系统特征根的性质决定的。

东北羊草草原土壤微生物能量流动过程中平衡态的渐近稳定性, 说明了土壤微生物能量流动过程平衡态的稳定性机制为负反馈机制, 即当土壤微生物的能量流动过程受到干扰时, 该系统具有抵抗干扰和保持系统平衡态的自我调节能力, 以确保能量在系统内的正常流动。

从生态学角度上看, 能量流动的平衡态意味着系统的能量输入与输出的相等, 即:

$$\text{输入} - \text{输出} = 0 \quad (18)$$

根据图 2, 令能量输入为 U_{01} , 能量输出为 F_{io} , 则有:

$$U_{01} - \sum_{i=1}^n F_{io} = 206.57 - 143.42 = 63.15 \text{ kcal/m}^2 \text{ d} \quad (19)$$

显然, 土壤微生物能量流动的现状是输入大于输出, 系统积累能量。因此, 我们认为东北羊草草原土壤微生物的能量流动过程尚未达到生态平衡, 该系统目前的平衡态, 只不过是能量流动过程中的一种稳定, 由于这种稳定具有渐近稳定性质, 即具有负反馈的自我调节机制, 因此, 向着能量输入与输出相等的生态平衡方向发展。

参 考 文 献

- Zhu Tingcheng, et al 1981 A Study of the Ecology of Yang-Cao Grassland in Northeast China. Proceedings of the XIV International Grassland Congress. 429—431.
- Bruce, H. et al 1977 Energy flow through litter in a Panamanian forest. *Journal of Ecology*. 65 (1): 147—150.
- Reiners, W.A. et al 1970 Energy and nutrient dynamics of forest floors in three minnesota forests. *J. Ecol.* 58: 497—519.
- Spain, J.D. 1982 BASIC Microcomputer Model in Biology, 339—340.
- Wicklow, D.T. et al 1974 Decomposition of rabbit faeces. An indication of the significance of the coprophilous microflora in energy flow schemes. *Journal of Ecology*. 62 (2): 429—437.

STUDIES ON ENERGY FLOW BY EDAPHON ON *LEYMUS CHINENSIS* GRASSLAND IN NORTHEAST CHINA

Yang Jingchun Zu Yuangang Ni Ping Zhu Tingcheng

(*Northeast Normal University, Changchun*)

Wang Dazhen

(*Institute of Microbiology, Academia Sinica, Beijing*)

The biomass and calorie value as well as the decomposition rate of witherer and even the biomass and respiration rate of edaphon on the *Leymus Chinensis* Grassland in Northeast China, were examined. The results were furthermore calculated for energy contents. In the energy flow of edaphon, the energy content of *Leymus Chinensis* is $206.57 \text{ kcal/m}^2 \cdot \text{Yr}$ and the energy content original from *Leymus Chinensis* decomposed by edaphon is $83.99 \text{ kcal/m}^2 \cdot \text{Yr}$. The consumed energy for respiration of edaphon is $20.64 \text{ kcal/m}^2 \cdot \text{Yr}$. It can be calculated that the time about 2.5—3 years is necessary for decomposition of all contents of the *Leymus Chinensis* litter which has accumulated on the soil surface per year. Stability analysis were taken for the energy flow of edaphon by computer. The equilibrium state appears asymptotic stability during the process of the energy flow, i.e. in the process of energy flow of edaphon, the stability mechanism is a negative feedback one, if it is at equilibrium state. It means the edaphon pocesses have the abilities to resist perturbation and to maintain equilibrium for regulating itself and keeping its energy flow at normal state usually.