

温度和湿度影响下的真菌竞争作用研究

邓雯予, 王浩辰, 郭旷然, 热米拉·吐鲁洪江, 詹 玥, 刘晓光*

西南民族大学数学学院, 四川 成都

收稿日期: 2021年12月11日; 录用日期: 2022年1月1日; 发布日期: 2022年1月14日

摘 要

本文研究真菌间的竞争作用, 首先在真菌种群Logistic模型的基础上, 添加温度、湿度等环境因素的影响及其他真菌种群的抑制作用, 针对真菌的数量增长速率建立微分方程模型。其次, 将两种真菌的数据利用SPSS数学软件进行回归分析, 得出真菌在独立生长时两种真菌的生长速率表达式。将两个表达式代入模型后求解, 即可得出这两种真菌在相同环境的竞争下真菌数量变化的表达式。对此模型进行适当应用, 可以在工业、农业等方面合理推测多种真菌共同作用时各真菌的生长情况。最后, 本文选择两种分布较为广泛的真菌, 研究其数量随时间的变化规律, 得到真菌之间相互作用的长短期动态描述。

关键词

种间竞争, Logistic模型, 微分方程, 环境因素, 抑制作用

Study on the Competition between Fungi under the Influence of Temperature and Humidity

Wenyu Deng, Haochen Wang, Kuangran Guo, Remila·Tuluhongjiang, Yue Zhan, Xiaoguang Liu*

School of Mathematics, Southwest University for Nationalities, Chengdu Sichuan

Received: Dec. 11th, 2021; accepted: Jan. 1st, 2022; published: Jan. 14th, 2022

Abstract

When studying the competition among fungi, this paper firstly established a differential equation model for the growth rate of fungi by adding the influence of environmental factors such as tem-

*通讯作者。

文章引用: 邓雯予, 王浩辰, 郭旷然, 热米拉·吐鲁洪江, 詹玥, 刘晓光. 温度和湿度影响下的真菌竞争作用研究[J]. 应用数学进展, 2022, 11(1): 71-77. DOI: 10.12677/aam.2022.111011

perature and humidity and the inhibition of other fungi populations on the basis of the Logistic model of fungi population. Secondly, the data of the two kinds of fungi were analyzed by using SPSS mathematical software for regression analysis, and the expressions of the growth rates of the two kinds of fungi were obtained when the fungi were growing independently. By substituting the two expressions into the model and solving them, we can get the expression of the change of the number of fungi when the two fungi compete in the same environment. The model can be used in industry and agriculture to predict the growth of various fungi. Finally, this paper selects two kinds of fungi which are widely distributed, and studies the change rule of their quantity with time, so as to obtain the long-term and short-term dynamic description of the interaction between fungi.

Keywords

Interspecific Competition, Logistic Model, Differential Equation, Environmental Factors, Inhibition

Copyright © 2022 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

多种循环系统在地球生物圈中维持着地球的生态平衡，它们之间密不可分，碳循环就是其中不可缺少的部分之一。有机碳的变化途径和土壤中真菌群落的变化密切相关[1] [2] [3]。碳通过化合物的分解作用转化为其他形式，从而得以重新利用。木质纤维的分解在碳分解中占主要部分，而菌类正是影响木质纤维分解的关键因素。大自然中生物种类繁多，一个区域内存在着各种各样的真菌，菌种间的相互作用会影响其分解速率的快慢。同样，环境的多样性、气候的变化、环境的温度和湿度等也都是影响真菌分解的条件因素[4]。且在真菌分解时，细菌与真菌间存在着相互作用，这将在它们所参与的土壤微生物分解中产生影响[5]。在日常工业化生产中，往往不可能在生产前对所有真菌进行模拟实验，然后再制定所需真菌种类和数量的生产计划。所以需要借助数学模型预测多种真菌相互作用时，在不同环境温度和湿度的情况下，真菌的短期和长期的生长趋势，以便在实际应用时提前做好准备和随时根据环境因素改变策略。

众多研究表明，部分真菌在入侵其他真菌时会形成互惠共生体，这将改变土壤中真菌的优势种类，进而改变真菌分解木质纤维的速率[6]。部分菌落间还会形成竞争关系，但在自然选择的作用下，这种关系往往会促进各菌落的生长及进化，起到促进分解的作用[5]。在温度发生变化(升温或降温)时，温度会影响土壤中各营养成分的含量，从而影响生物多样性，且种群间相互作用的改变会影响真菌的分解速率[7] [8]。升温会提高土壤微生物活性及呼吸速率[9]，促进部分稀有真菌生长，增加群落多样性，改变种间关系[10]。湿度(降水)的改变会影响温度，进而影响微生物代谢活性[11]。并且长时间干燥会使微生物群落结构发生改变，导致微生物呼吸和生物量降低[12]，从而在一定程度上影响各真菌间的相互作用及分解情况。

以上研究结果均表明，真菌与真菌间存在相互作用，并且在不同环境条件下相互作用所产生的效果并不相同，这和真菌对环境的敏感度有关。但已有的研究均为基于实验室实验后所得出的结果，本文为方便后续研究及成果推广，利用已有的数据整理后，建立 Logistic 模型，将两种具有相互作用的真菌联系起来，在考虑到真菌对环境敏感性(温度、湿度)的前提下，得到在一定的环境条件下，可预测多种真菌

同时作用时所产生效果的模型。

2. 预备知识

2.1. Logistic 种间竞争模型

当两个种群为争夺同一食物来源和生存空间而相互竞争时,经常出现的结果是竞争力弱的种群灭亡,竞争力强的种群达到环境容纳量后保持在最大容量。使用种群竞争模型可以描述两个种群相互竞争的过程,分析产生各种结局的条件。基本模型如下所示:

模型假设有甲、乙两个种群,它们在没有其他真菌的竞争作用影响时,数量变化均服从 Logistic 规律,如公式(1)所示。

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = r_1 x \left(1 - \frac{x}{n_1}\right) \\ \frac{dy}{dt} = r_2 y \left(1 - \frac{y}{n_2}\right) \end{cases} \quad (1)$$

x 、 y 分别表示甲、乙两种群的种群数量; r_1 、 r_2 分别表示两种群的自然增长率; n_1 、 n_2 分别表示两种群的环境容纳量; $\frac{x}{n_1}$ 和 $\frac{y}{n_2}$ 可以分别理解为两种群已使用的空间。当两种群在一起生存时,乙对甲增长的阻滞作用与乙的数量成正比;甲对乙有同样作用,故两种群的数量变化如模型(2)所示。

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = r_1 x \left(1 - \frac{x}{n_1} - s_1 \frac{y}{n_2}\right) \\ \frac{dy}{dt} = r_2 y \left(1 - \frac{y}{n_2} - s_2 \frac{x}{n_1}\right) \end{cases} \quad (2)$$

其中 s_1 表示乙对甲的竞争系数,即每个乙个体所占用的空间相当于 s_1 个甲个体所占用空间; s_2 表示甲对乙的竞争系数,即每个甲个体所占用的空间相当于 s_2 个乙个体所占用空间。

2.2. 湿(温)度生态位宽度

生态位宽度是指生物所能利用的各种资源的总和,即生物利用资源多样性的一个指标。一个物种生态位越宽,该物种的特化程度就越小,也就是说它更倾向于是一个泛化物种。

湿(温)度生态位宽度则是指生物所能利用的湿(温)度,故本文中认为真菌的湿(温)度生态位越宽,则该种真菌所能生存的湿(温)度越宽,对湿(温)度的适应能力越强。

3. 真菌种群基于 Logistic 模型的微分方程模型

3.1. 样本回归模型

为达到探索不同类型的真菌之间相互作用的目的,本文建立了样本回归模型来解决问题。不同类型的真菌在相同环境下生长速率不同,在经历一定时间后会出现营养成分供给不足的情况。当一种真菌侵入另一种真菌时会形成共生体,这两种真菌间会持续一段时间的竞争关系。因此,本文将真菌之间的种间关系考虑为竞争关系。

为了直观表示真菌的数量变化,本文使用菌丝密度变化来表示真菌的数量变化,这是由于在自然界中真菌往往以群落的形式呈现,因此其个数难以统计。但真菌在繁殖时产生的繁殖菌丝与真菌的数量变化具有正相关意义,误差微小,故真菌的数量变化可以通过菌丝密度变化来量化表示。在探究真菌间的

种间竞争对真菌生长速率的影响时, 本文引入 Logistic 种间竞争模型, 得出在真菌间相互作用的前提下, 不同时间段真菌的数量(菌丝密度)变化, 并与理想状态下的数据进行比较, 得出真菌间相互作用的影响因子。

根据 Logistic 种间竞争模型, 已知 A_1 、 A_2 两种真菌, 它们独自生存时的数量变化均服从下式(3)。

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = r_1 \cdot \left(1 - \frac{x}{n_1}\right) \cdot x \\ \frac{dy}{dt} = r_2 \cdot \left(1 - \frac{y}{n_2}\right) \cdot y \end{cases} \quad (3)$$

其中 x 、 y 表示 A_1 、 A_2 两种真菌在 t 时刻的菌丝密度(因真菌的数量难以计算, 本文选择使用菌丝密度代替真菌的数量), r_1 、 r_2 表示菌丝密度的固有增长率, n_1 、 n_2 表示 A_1 、 A_2 两种真菌在某种环境下的最大容纳量。上述式子中的 $\left(1 - \frac{x}{n_1}\right)$ 、 $\left(1 - \frac{y}{n_2}\right)$ 分别表示 A_1 、 A_2 两种真菌由于自身对资源的消耗导致其对本身的阻滞作用。

当 A_1 、 A_2 两种真菌生存的空间、时间重叠时, A_1 、 A_2 两种真菌会消耗相同资源, 所以会对对方的生长造成影响。分析认为 A_2 对 A_1 的增长的阻滞作用(此处的阻滞作用主要考虑营养消耗)与 A_2 的数量成正比, A_1 对 A_2 同理。由此, 对上述模型进行延伸得到下式(4),

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = r_1 \cdot \left(1 - \frac{x}{n_1} - s_1 \frac{y}{n_2}\right) \cdot x \\ \frac{dy}{dt} = r_2 \cdot \left(1 - \frac{y}{n_2} - s_2 \frac{x}{n_1}\right) \cdot y \end{cases} \quad (4)$$

其中 $s_1 = \frac{r_1}{r_2}$, $s_2 = \frac{r_2}{r_1}$, s_1 表示 A_2 种真菌对 A_1 种真菌的阻滞作用与 A_2 种真菌的菌丝长度的关系, s_2 同理。此模型可以很好的描述不同类型真菌之间的相互作用。

3.2. 在模型中添加环境对其的影响

本文考虑的影响是在假设真菌的多样性与其湿度生态位宽度、温度生态位宽度有关的前提下, 研究环境对于上述 Logistic 种间竞争模型的影响; 在考虑了环境对初始条件的影响后, 将初始环境因素加入模型, 进而辅助评估天气变化对模型的影响。并且基于已有的数据, 得出其在最佳温度和最佳湿度下的生长速率的关系式:

$$R = f(t)$$

R 表示不同类型真菌在最佳温度和最佳湿度下的生长速率(单位: mm/天), $f(t)$ 表示两种真菌在虽家温度和最佳湿度的情况下分解速率与时间的关系式, 其中 t 表示为时间。

将 R_1 和 R_2 的表达式带入 Logistic 种间竞争模型中, 得到环境因素对该模型产生影响后的新型模型 A, 如下所示。 R_1 和 R_2 分别为 A_1 、 A_2 两种真菌在最佳温度和最佳湿度下的生长速率。

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = R_1 \cdot \left(1 - \frac{x}{n_1} - s_1 \frac{y}{n_2}\right) \cdot x \\ \frac{dy}{dt} = R_2 \cdot \left(1 - \frac{y}{n_2} - s_2 \frac{x}{n_1}\right) \cdot y \end{cases} \quad (5)$$

3.3. 模型求解

对已有数据进行重新整理并计算, 利用 SPSS 数学统计软件对最佳温度和最佳湿度下的真菌生长速率进行回归分析[12], 得出两种真菌在最佳温度和最佳湿度下的生长速率的关系式, 将 R_1 和 R_2 的表达式求得后, 带入模型中, 即可得到天气变化对上述模型影响后的模型 B :

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = f_1(t)x \cdot \left(1 - \frac{x}{n_1} - \frac{s_1 y}{n_2}\right) \\ \frac{dy}{dt} = f_2(t)y \cdot \left(1 - \frac{y}{n_2} - \frac{s_2 x}{n_1}\right) \end{cases} \quad (6)$$

通过将环境因素与 Logistic 种间竞争模型相结合得到该微分方程模型, 可以直观得出在最佳温度、湿度的环境下, 两种真菌生长速率与时间的关系。

例如, 现有两种真菌: A_1 (*Armillaria_gallica_FP102531_C6D*)的最佳温度为 25°C , 最佳湿度为 0.89 MPa , A_2 (*Merulius_tremulosus_FP102301_C3E*)的最佳温度为 30.4°C , 最佳湿度为 0.26 MPa [13]。利用文献中所整理出的数据, 并用 SPSS 进行整合后运算, 得出两种真菌在最佳温度和最佳湿度的情况下分解速率与时间的关系式为: $f_1(t) = -3.804 \times 10^{-6}t^2 + 0.002t + 0.165$, $f_2(t) = 6.848 \times 10^{-5}t^2 - 0.056t + 11.284$ 。

假设 A_1 、 A_2 两种真菌在某种环境下的最大容纳量 n_1 、 n_2 均为 100, 故此时的模型可化为:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = (-3.804 \times 10^{-6}t^2 + 0.002t + 0.165) \cdot x \cdot \left(1 - \frac{x}{100} - \frac{-3.804 \times 10^{-6}t^2 + 0.002t + 0.165}{6.848 \times 10^{-5}t^2 - 0.056t + 11.284} \cdot \frac{y}{100}\right) \\ \frac{dy}{dt} = (6.848 \times 10^{-5}t^2 - 0.056t + 11.284) \cdot y \cdot \left(1 - \frac{y}{100} - \frac{6.848 \times 10^{-5}t^2 - 0.056t + 11.284}{-3.804 \times 10^{-6}t^2 + 0.002t + 0.165} \cdot \frac{x}{100}\right) \end{cases}$$

解出该方程组, 即可得出这两种真菌在相同环境下竞争时的真菌数量变化的表达式。

通过此模型可以确定在多种真菌存在的情况下, 真菌间的相互作用会影响真菌的生长速度。对此模型进行适当应用, 可以在工业、农业等方面合理推测多种真菌共同作用时各真菌的生长情况。

4. 不同类型真菌相互作用的动态特征以及短期与长期趋势

在研究不同类型真菌相互作用的过程中, 本文选择分析外生菌根(ECM)和丛枝菌根(AM)两种真菌的动态特征及短期与长期趋势。

调查发现, 研究菌根有效提高了人们在生物多样性和生态影响等方面对真菌的认识。菌根是广泛存在于植物根系和土壤真菌之间的互惠共生体, 通过该两种共生体之间的细胞接触, 菌根真菌通过进行光合作用的寄主获得固定的碳, 交换磷和氮等矿物质营养, 这对植物生长有正面作用。外生菌根(ECM)主要涉及树木和灌木, 丛枝菌根(AM)涉及范围则更为广泛。在丛枝菌根(AM)中, 植物通过光合作用固定的有机碳会被转移到真菌体内, 并从中交换土壤中的水分及其它含磷、氮、硫和其它必需营养素的无机化合物[14]。

本文根据对中国温带森林中 35 种不同菌根类型的木本植物(指根和茎因增粗生长形成大量的木质部, 细胞壁也多数木质化的植物)的一级根和叶凋落物进行了 6 年以上的分解数据得知: 第一, 一级根分解较慢, 在野外暴露 6 年后, 平均损失质量为初始质量的 35%; 与叶凋落物相比, 非木质素根占一级根分解的 82%。第二, 外生菌根(ECM)真菌叶片凋落物的分解速度比丛枝菌根(AM)真菌分解速度慢, 而(ECM)真菌的一级根在 2 年后的分解速度比(AM)真菌快。综上所述, 一级根系分解的动态特征和控制机制与叶凋落物的基本不同, 这对现有生态系统的模型提出了挑战[15]。

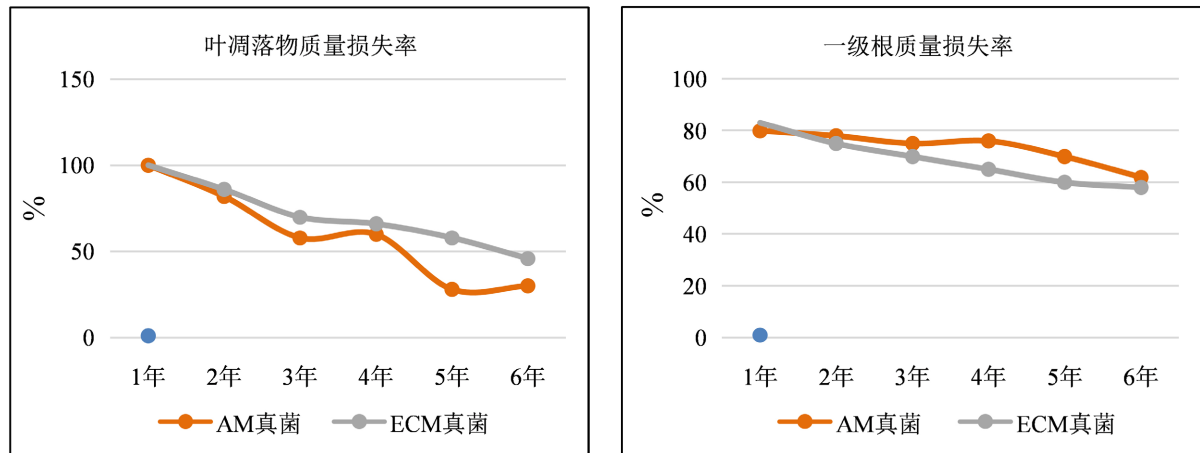


Figure 1. Relationship between mean residual leaf litter and primary root mass and time of temperate forest species
图 1. 温带森林物种的平均剩余叶凋落物和一级根质量与时间的关系

由上述图 1 分析可得, 不同类型真菌相互作用的动态特征为: 菌根型真菌在叶凋落物分解中的作用差异显著, 而在一级根分解中仅有细微作用。短期与长期趋势为: 一级根在野外暴露 6 年后, 与叶凋落物相比, 分解较慢。外生菌根(ECM)真菌叶凋落物的分解速度比丛枝菌根(AM)真菌慢, 而一级根在 2 年后的分解速度与此恰好相反。

当今时代, 菌根真菌被认为是植物微生物的主要组成部分, 生物多样性与多细胞个体紧密联系的微生物群落生态系统对人类的影响, 不亚于植物对人类健康的影响。综上所述, 菌根真菌可以作为微生物革命的驱动者, 是提高植物健康和生产力的有效工具[15]。

5. 结束语

文章主要研究不同类型之间真菌的相互作用, 选择将种间竞争作为主要的相互作用, 在 Logistic 函数基础之上, 增加其他种群的抑制作用以及环境的约束作用, 建立微分方程模型。对搜集的已有数据的两种真菌进行整合、计算, 利用 SPSS 软件对最佳温度和最佳湿度下的生长速率进行回归分析, 得出在真菌间相互作用下, 各真菌的生长速度。在此基础上, 本文重点选择研究两种真菌: 外生菌根(ECM)和丛枝菌根(AM)和一级根、叶凋落物之间的短期和长期生长趋势并得到结论。一级根在野外暴露 6 年后, 与叶凋落物相比, 分解较慢。六年中外生菌根(ECM)真菌在叶凋落物的分解速度都比丛枝菌根(AM)真菌慢, 而在两年后外生菌根(ECM)真菌对一级物的分解速度比丛枝菌根(AM)真菌慢。这结论将可应用于农业或工业生产, 通过控制温度、湿度等因素, 真菌的分解速率将大大提高[16]。

基金项目

西南民族大学大学生创新创业训练计划项目(项目编号: 202110656009)资助。

参考文献

- [1] Lustenhouwer, N., Maynard, D.S., Bradford, M.A., Lindner, D.L., Oberle, B., Zanne, A.E. and Crowther, T.W. (2020) A Trait-Based Understanding of Wood Decomposition by Fungi. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **117**, 11551-11558. <https://doi.org/10.1073/pnas.1909166117>
- [2] 涂庆. 中小样本的拟合优度检验[D]: [硕士学位论文]. 武汉: 华中师范大学, 2007.
- [3] Li, Y.C., Li, Y.F., Chang, S.X., Yang, Y.F., Fu, S.L., Jiang, P.K., Luo, Y., Yang, M., Chen, Z.H., Hu, S.D., Zhao, M.X., Liang, X., Xu, Q.F., Zhou, G.M. and Zhou, J.Z. (2018) Biochar Reduces Soil Heterotrophic Respiration in a Subtropical Plantation through Increasing Soil Organic Carbon Recalcitrancy and Decreasing Carbon-Degrading Mi-

- crobial Activity. *Soil Biology and Biochemistry*, **122**, 173-185. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.04.019>
- [4] 姚世庭, 芦光新, 邓晔, 党宁, 王英成, 张海娟, 颜珲璘. 模拟增温对土壤真菌群落组成及多样性的影响[J]. 生态环境学报, 2021, 30(7): 1404-1411.
- [5] Siciliano, S.D., Palmer, A.S., Winsley, T., Lamb, E., Bissett, A., Brown, M.V., van Dorst, J., Ji, M., Ferrari, B.C., Grogan, P., Chu, H.Y. and Snape, I. (2014) Soil Fertility Is Associated with Fungal and Bacterial Richness, Whereas pH Is Associated with Community Composition in Polar Soil Microbial Communities. *Soil Biology and Biochemistry*, **78**, 10-20. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.07.005>
- [6] 庞芳, 夏维康, 何敏, 祁珊珊, 戴志聪, 杜道林. 固氮菌缓解氮限制环境中丛枝菌根真菌对加拿大一枝黄花的营养竞争[J]. 植物生态学报, 2020, 44(7): 782-790.
- [7] 侯萌, 陈一民, 焦晓光, 孙波, 隋跃宇. 两种气候条件下不同有机质含量农田黑土真菌群落结构特征[J]. 微生物学通报, 2020, 47(9): 2822-2832.
- [8] 张卫建, 许泉, 王绪奎, 卞新民. 气温上升对草地土壤微生物群落结构的影响(英文) [J]. 生态学报, 2004, 24(8): 1746-1751.
- [9] 肖辉林, 郑习健. 土壤变暖对土壤微生物活性的影响(英文) [J]. 土壤与环境, 2001, 10(2): 138-142.
- [10] Looby, C.I., MAltz, M.R. and Tressder, K.K. (2016) Belowground Responses to Elevation in a Changing Cloud Forest. *Ecology and Evolution*, **6**, 1996-2009. <https://doi.org/10.1002/ece3.2025>
- [11] 孔滨, 孙波, 郑宪清, 陈小云, 隋跃宇, 王帘里. 水热条件和施肥对黑土中微生物群落代谢特征的影响[J]. 土壤学报, 2009, 46(1): 100-106.
- [12] Ayerst, G. (1969) The Effects of Moisture and Temperature on Growth and Spore Germination in Some Fungi. *Journal of Stored Products Research*, **5**, 127-141. [https://doi.org/10.1016/0022-474X\(69\)90055-1](https://doi.org/10.1016/0022-474X(69)90055-1)
- [13] Maynard, D.S., Bradford, M.A., Covey, K.R., Lindner, D., Glaeser, J., Talbert, D.A., Tinker, P.J., Walker, D.M. and Crowther, T.W. (2019) Consistent Trade-Offs in Fungal Trait Expression across Broad Spatial Scales. *Nature Microbiology*, **4**, 846-853. <https://doi.org/10.1038/s41564-019-0361-5>
- [14] Genre, A., Lanfranco, L., Perotto, S. and Bonfante, P. (2020) Unique and Common Traits in Mycorrhizal Symbioses. *Nature Reviews Microbiology*, **18**, 649-660. <https://doi.org/10.1038/s41579-020-0402-3>
- [15] Sun, T., Hobbie, S.E., Berg, B., Zhang, H.G., Wang, Q.K., Wang, Z.W. and Hättenschwiler, S. (2018) Contrasting Dynamics and Trait Controls in First-Order Root Compared with Leaf Litter Decomposition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **115**, 10392-10397. <https://doi.org/10.1073/pnas.1716595115>
- [16] Bonner, J.T. (2020) A Study of the Temperature and Humidity Requirements of *Aspergillus niger*. *Mycologia*, **40**, 728-738. <https://doi.org/10.1080/00275514.1948.12017741>