Advance in Microbiology 微生物前沿, 2013, 2, 49-52
http://dx.doi.org/10.12677/amb.2013.22010 Published Online June 2013 (http://www.hanspub.org/journal/amb.html)

Substrate-Revised Monod Equation*

—A New Model on Microorganism Growth

Junbo Wang[1], Lihe Chai[1], Yu Zhang[2]

[1]School of Environmental Science and Engineering, Tianjin University, Tianjin
[2]School of Environmental Science and Engineering, Nankai University, Tianjin
Email: lhchai@tju.edu.cn

Received: Feb. 8th, 2013; revised: Mar. 25th, 2013; accepted: Apr. 6th, 2013

Abstract: As an empirical equation of describing microorganism growth feature, Monod equation has found wide spectrum of applications in engineering practices. Since classical Monod equation is restricted for the solution with high microorganism concentration and low substrate concentration, the substrate-revised Monod equation is proposed in the paper. Theoretical analyses and simulation results show that it can better describe the microorganism growth in situations of the high microorganism concentration and the low substrate concentration.

Keywords: Microorganism; Original Monod Equation; Revised Monod Equation

经过基质修正的 Monod 方程*

——一个微生物生长的新模型

王俊博[1]，柴立和[1]，张　宇[2]

[1]天津大学环境科学与工程学院，天津
[2]南开大学环境科学与工程学院，天津
Email: lhchai@tju.edu.cn

收稿日期：2013 年 2 月 8 日；修回日期：2013 年 3 月 25 日；录用日期：2013 年 4 月 6 日

摘　要：Monod 方程作为一个描述微生物生长规律的经验方程，在工程实践中有着广泛的应用。本文针对经典 Monod 方程在微生物浓度较高，而基质浓度较低时，表现出的局限性，提出了经过基质修正的 Monod 方程。理论分析和模拟结果表明，此方程能够较好地描述高菌体低基质条件下的微生物生长规律。

关键词：微生物；经典 Monod 方程；修正 Monod 方程

1. 引言

动力学数学模型是模拟微生物动力学行为和系统结构演化的一种有力工具，也是将微生物动力学现象和大规模工艺运行的宏观指标联系起来的关键工具[1,2]。迄今为止，微生物动力学数学模型的使用已在研究领域占主导地位[3]。在各种关于微生物动力学的数学模型中，最有特色之一的便是 Monod 方程。1942 年，Monod 发现均衡生长的细菌的生长曲线与活性酶催化的系列化反应曲线类似。1949 年，Monod 发表了一项在静态反应器中经过系统研究得出的结果。该研究将细胞比生长速度和限制生长的基质浓度功能性地关联起来[4]。这种关系与 Michaelis-Menten 有关酶促反应的动力学模型是一致的。因此，Monod 认为，可以通过经典的 Michaelis-Menten 方程式来描述底物

*基金项目：国家自然科学基金(71071110、71273185)。

浓度与微生物比增殖速度之间的关系，由此提出了 Monod 方程[5]

$$\frac{1}{X}\frac{\mathrm{d}X}{\mathrm{d}t}=\mu=\mu_{\max}\frac{S}{K_S+S} \tag{1}$$

其中，$\mu_{\max}$ 表示微生物最大比增殖速度，只与细胞本身及其生长介质的成分有关，而与生长介质的浓度无关；K_S 为饱和常数，是当 $\mu = 1/2\ \mu_{\max}$ 时，对应的营养底物浓度值，也称之为半速度常数；S 为有机底物浓度；X 表示微生物的浓度。Monod 方程的曲线如图 1 所示[5]，这条曲线通常又称之为饱和曲线，或上升-饱和曲线。

本文对 Monod 方程进行了分析，指出经典 Monod 方程在微生物浓度较高，而基质浓度较低时具有较大的局限性，由此提出基质修正的 Monod 方程。通过理论解析和模拟计算证实了修正的方程能够较好地描述高菌体低基质条件下的微生物生长规律。

2. Monod 方程的局限性

在工业界，我们经常用生物膜法作为一种高效的废水处理方法。生物膜废水处理系统的性能在很大程度上取决于微生物的形成及其动力学过程[6]。最近三十年来，各国学者围绕生物膜的形成、发展、结构以及动力学特性等从数学模型、数值模拟和实验研究等方面进行了大量的研究，取得了许多重要进展[6]。为揭示 Monod 方程的局限性，让我们以工程中常用的间歇式反应器中的微生物生长情形为例展开讨论。利用 Monod 方程(1)，我们可以写出在间歇式反应器中，微生物增殖及营养底物降解方程(2)

$$\begin{aligned}\frac{\mathrm{d}X}{\mathrm{d}t}&=\frac{S}{K_S+S}X\\ \frac{\mathrm{d}S}{\mathrm{d}t}&=-\frac{\mathrm{d}X}{Y\mathrm{d}t}\end{aligned} \tag{2}$$

设反应器中初始营养底物浓度为 S_0，接种微生物浓度为 X_0，我们得出的微生物增殖曲线及底物降解曲线如图 2(a)，比增殖速度曲线如图 2(b)，与图 1 直接用 Monod 方程描述的比增长速率曲线完全一致。

根据大量实验做出的间歇反应器中的微生物增长曲线以及营养底物降解曲线如图 3 所示[7]，将图 2(a)与图 3 对比可以看出 Monod 方程只能较好地描述间歇式反应器中对数增殖期及减速增长期的微生物增长及底物降解过程。在稳定期，增殖与死亡的微生物大致相等，$\mu = 0$，而在内源呼吸期微生物由于得不到充足的营养物质，而开始利用自身体内储存的物质，进行内源代谢以营生理活动，此时测得的比增长速率 $\mu < 0$，这是 Monod 方程所不能描述的[7]。并且从图 3 可以看出最后营养底物浓度最终的渐近线并非 $S = 0$，而 Monod 方程最终底物浓度必然完全消耗至 0，这也与实验结果不符。

而对于连续式反应器，我们假设微生物种类及基质种类一定，此时 $\mu_{\max}$、K_S 为常数，并且假定通过外界的营养输入能够保证反应器中的底物浓度为一定值，故整个 Monod 方程右边为一常数

$$\frac{1}{X}\frac{\mathrm{d}X}{\mathrm{d}t}=\mu=const \tag{3}$$

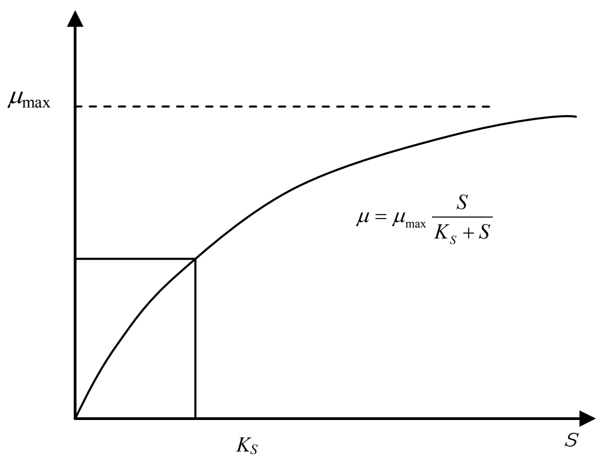


Figure 1. Monod equation and the curve of $\mu = f(S)$[5]
图 1. Monod 方程与其 $\mu = f(S)$ 曲线[5]

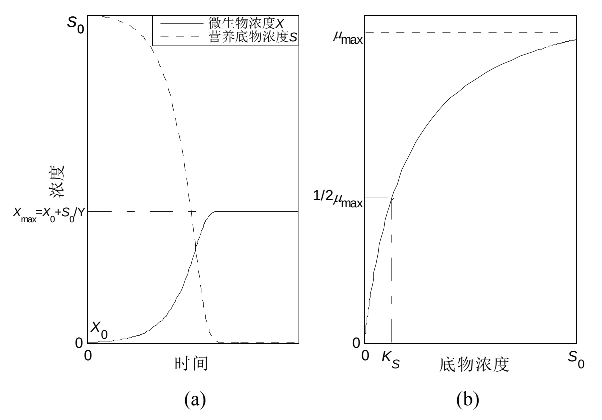


Figure 2. (a) The curves of microorganism growth and substrate decomposition for batch reactor; (b) The curve of specific growth rate
图 2. (a) 间歇式反应器中微生物增殖曲线及底物降解曲线；(b) 比增殖速度曲线

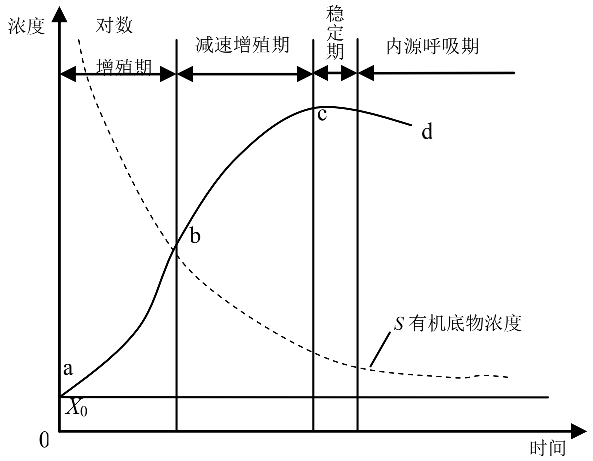


Figure 3. The curve of microorganism proliferation and organic substrate decomposition[7]
图 3. 微生物增殖曲线以及有机底物降解曲线[7]

相当于没有任何生长限制的宏观生态中的 Malthus 方程，方程的解行为表明微生物浓度将随时间无限指数增长，这种情况显然是不合理的。

3. 经过基质修正的 Monod 方程

基于 Monod 方程存在的以上问题，本文给出更普适化的经过基质修正的 Monod 方程

$$\frac{1}{X}\frac{\mathrm{d}X}{\mathrm{d}t} = \mu = \mu_{\max}\frac{S - mX}{K_S + S - mX} \tag{4}$$

即

$$\frac{\mathrm{d}X}{\mathrm{d}t} = \mu_{\max}\frac{S - mX}{K_S + S - mX}X = g\left(X\right) \tag{5}$$

这里，m 为维持系数，是与微生物的内源代谢率相关的一个经验常数。S/m 表示现有营养底物浓度维持 S 时，所能维持的最大微生物浓度 X_m。从而经过基质修正的 Monod 方程(4)亦可表示为

$$\frac{1}{X}\frac{\mathrm{d}X}{\mathrm{d}t} = \mu = \mu_{\max}\frac{X_m - X}{K_S/m + X_m - X} \tag{6}$$

4. 理论分析

为证实修正方案的合理性，首先让我们对经过基质修正的 Monod 方程进行理论分析。我们令方程(5)等于 0，得到方程(5)的两个平衡点，$X_1 = 0$，$X_2 = S/m$。对 $g(x)$求导我们得到

$$g'\left(x\right) = \mu_{\max}\frac{SK_S + S^2 - 2mK_SX - 2mSX + m^2X^2}{\left(K_S + S - mX\right)^2} \tag{7}$$

将 $X_1 = 0$，代入公式(7)得

$$g'\left(x\right) = \mu_{\max}\frac{SK_S + S^2}{\left(K_S + S\right)^2} > 0,$$

故为不稳定平衡点。将 $X_2 = S/m$，代入公式(7)得

$$g'\left(x\right) = -\frac{\mu_{\max}S}{K_S} < 0,$$

故为稳定平衡点。

显然，方程(7)中的动力学平衡特征暗示了经过基质修正的 Monod 方程更复杂的动力学行为，可反映更广泛的基质浓度及操作条件微生物生长的实际情况。

5. 数值模拟

除了进行方程式的理论分析外，为证实经过基质修正的 Monod 方程在实践应用中的合理性，我们仍以间歇式反应器中的微生物生长情形为例，展开进一步的数值模拟研究。首先研究间歇式反应器中，经过基质修正的 Monod 方程表现为微生物增殖及营养底物降解方程

$$\begin{aligned}&\frac{\mathrm{d}X}{\mathrm{d}t} = \mu_{\max}\frac{S - mX}{K_S + S - mX}X\\&\frac{\mathrm{d}S}{\mathrm{d}t} = -\frac{\mathrm{d}X}{Y\mathrm{d}t}\end{aligned} \tag{8}$$

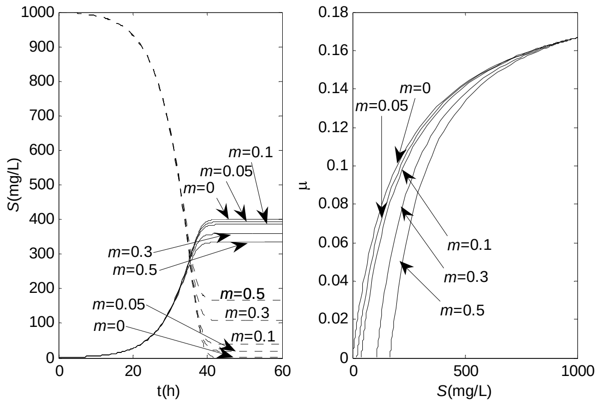
由于文献中已有大量实验数据，我们直接根据工程实践中的数据进行模拟验证。根据文献[7]，设$\mu_{\max} = 0.2\ \mathrm{h}^{-1}$，$K_S = 200$ mg/L，$Y = 0.4$ mg/mg，初始值 $X = 1$ mg/L，$S = 1000$ mg/L，取 $m = 0$，0.05，0.1，0.3，0.5 时，我们做出了不同 m 时，方程(8)的微生物增殖及底物降解曲线如图 4(a)所示，比增殖速度曲线如图 4(b)所示。

从图 4 可以看出，经典的 Monod 方程是我们提出的经过基质修正方程(4)$m \to 0$ 的极限情况，并且经过基质修正的 Monod 方程(4)可以较好地描述高菌体低基质情况下微生物的增长规律。

而在维持基质浓度恒定的连续式反应器中，微生物增殖方程为

$$\frac{\mathrm{d}X}{\mathrm{d}t} = \mu_{\max}\frac{S - mX}{K_S + S - mX}X \tag{9}$$

根据文献[7]，设$\mu_{\max} = 0.2\ \mathrm{h}^{-1}$，$K_S = 200$ mg/L，$Y =$



(a) (b)

Figure 4. Solution curve at different sustention coefficients for batch reactor: (a) the curve of microorganism growth and substrate decomposition; (b) the curve of specific growth rate
图 4. 间歇式反应器中不同维持系数 m 时的数值模拟结果：(a) 微生物增殖及底物降解曲线；(b) 比增殖速度曲线

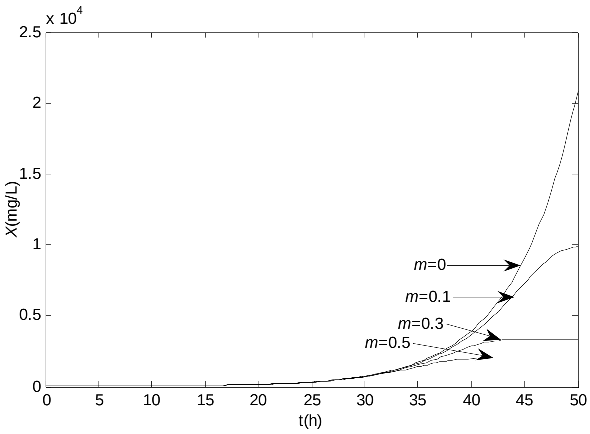


Figure 5. The curve of microorganism growth at different sustention coefficients m for continuous reactor
图 5. 连续反应器中不同维持系数 m 时微生物增殖曲线

0.4 mg/mg，S 始终维持 1000 mg/L，初始值 $X = 1$ mg/L，取 $m = 0$，0.1，0.3，0.5 时，我们做出了不同 m 时，方程(9)的微生物增殖曲线如图 5 所示。从图 5 可以看出，$m = 0$ 时，即为经典 Monod 方程描述的微生物增殖曲线，微生物将随时间指数增长，显然这种情况与实验事实是相违背的，不同的微生物会有不同的 m 值，当 m 取 0.1，0.3，0.5 时，可以看出对于不同种的微生物在同样的基质浓度下最终浓度会有很大差别。并且在增殖开始的相当一段时间内，各种微生物的增殖曲线几乎是完全一致，用 $m = 0$ 时的经典 Monod 方程来描述并不会出现明显误差，这也是经典 Monod 方程能较好地被普遍接受的原因。

6. 结论

本文针对 Monod 方程在微生物浓度较高、而基质浓度较低时表现出的局限性，提出了经过基质修正的 Monod 方程。针对工程实践的模拟结果论证了经典 Monod 方程是新模型的一种极限情况，经过基质修正的 Monod 方程能够较好地描述高菌体低基质条件下的微生物生长规律。

参考文献 (References)

[1] J. B. Wang, L. H. Chai, Y. Zhang and L. M. Chen. Microbial ecological model of filamentous bulking and mechanisms. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2006, 22(12): 1313-1320.

[2] 陈黎明, 柴立和. 生物膜动力学的研究现状与展望[J]. 力学进展, 2005, 35(3): 411-416.

[3] L. M. Chen, L. H. Chai. A theoretical analysis on self-organized formation of microbial biofilms. Physica A: Statistical Mechanics and its Applications, 2006, 370(2): 793-807.

[4] L. M. Chen, L. H. Chai. Mathematical model and mechanisms for biofilm wastewater treatment system. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2005, 21(8-9): 1455-1460.

[5] 张锡辉. 高等环境化学与微生物学原理及应用[M]. 北京: 化学工业出版社, 2001.

[6] J. Zhang, Y. Zheng, C. Y. Li and L. H. Chai. A confined DLA model of microbial biofilm in wastewater treatment systems. International Conference on Electrical and Control Engineering (ICECE), Yichang, 16-18 September 2011: 4234-4237.

[7] 臧荣春, 夏凤毅. 微生物动力学模型[M]. 北京: 化学工业出版社, 2004.