

高寒草甸生态系统消费者亚 系统生物量动态模型(QHB)的研究

I. 消费者亚系统的主要组成成分 及建模代表种的选择

王祖望 魏善武 周立 皮南林

梁杰荣 刘季科 郑生武 张晓爱

(中国科学院西北高原生物研究所)

一、绪言

青藏高原畜牧业发展依赖的物质基础,绝大部分为天然草场,高寒草甸是草场中的主要类型,仅青海一省,即占面积1633万公顷,为全省草场总面积的49%,占全国牧区可利用草场的8.7%。该类草场草质优良,素有“三高一低”(粗蛋白、粗脂肪、无氮浸出物均高,纤维素低)之说,但产草量低,以分布较广的一种高寒草甸类型:矮嵩草(*Kobresia humilis*)草甸为例,其地上净初级生产量仅为 $312.76\text{克}\cdot\text{米}^{-2}\cdot\text{年}^{-1}$ (杨福圃等,1985)、枯草期长,并存在过牧、鼠虫害严重,草场退化,季节草场不平衡,畜群结构不合理等问题,影响了畜牧业的发展。

1976年,我们在青海省海北藏族自治州,门源马场的风匣口,建立了高寒草甸生态系统定位站,应用系统论的原理和方法,研究高寒草甸生态系统内各组成成分的基本特征及其相互关系,系统内能量流动和物质循环的过程及其基本规律,以及系统的结构、功能调控基本机制,为提高高寒草甸生态系统的生物生产力及经济效益和生态效益,提出系统的合理利用与提高生产力的科学方案,并用模型来预测畜牧业的发展变化,提出改进管理意见。通过9年的努力,已经取得了一批研究成果(夏武平,1982),为建造有关的模型奠定了基础。

从70年代开始,美国、苏联、法国、日本和加拿大等国即着手进行草原模型的建造,取得了一定的进展。例如:苏联科学家在1974—1976年先后建立了以碳的动态描述物质流和能流的模型,草场水分平衡模型和草甸草原生态系统模型(包括有相互联系的物质流和能流),后者模拟与实测结果相当吻合(Lyapunov和Titlyanova, 1974; Bazilevich和Titlyanova, 1980)。日本科学家在1975年曾建造了两个草地模拟模型,一个是针对未放牧系统的,另一个是针对放牧系统的。前者为一种线性的变系数系统,有6个参数,微分方程是通过模拟求解,后者为非线性的变系数微分方程,引入了许多非线性函数来表示系统的状态变量,试验程序复杂,使得模型结果难以与观察结果比较

(Numata, 1975)。法国科学家在1974年建造并发展了一个植物生长和水分利用的模拟模型,并应用于加拿大草地生态系统。它包括有辐射、能量平衡、小气候、水分、土壤温度、光合作用、呼吸作用和生产量的亚模型。一些学者认为,该模型对了解气候对植物生产的影响是有用的,但正确地模拟植物生长还需要更多的生长过程机理的模型(Gounot和Bouche, 1974; Saugier, Ripley和Leuke, 1974)。美国IBP草地生态系统研究的成果,集中反映在建造三个主要的生态模拟模型:PAWNEE模型(Bledsoe, Francis等, 1971), PATTEN模型(Patten, 1972)以及ELM模型(Cole, 1976; Innis, 1978; Anway等, 1972; Anway等, 1976)。学者们公认ELM模型是目前世界上较为完善的草地模拟模型,它是非线性的差分方程模型,具有120个状态变量,用于管理或确定科研规划的方向。建造这一模型主要是用来回答以下几个问题:

(1) 对净的和总的初级生产,下列扰动有什么影响:(a)食草动物的类型和层次的变化;(b)温度、降雨及灌水的变化;(c)N和P的补充。

(2) 在这些扰动影响下草地载畜量将发生什么变化?

(3) 作为这些扰动的结果,生产者的组成有什么变化?ELM模型的许多参数是野外实测或由实验室研究确定,有些参数从文献中查出,还有一些是根据直接观察或专家的意见,最后一些参数是在调整模型输出与观察结果一致时调整得来。经过调整后,模型预测的许多非生物变量结果很好,预测的某些生物量变量也是合理的,其他的预测也得到了令人满意的结果(Van Dyne, 1978; Innis, Noy-Meir, Godron和Van Dyne, 1980)。

近年国内在系统分析和模型建造应用于生态学研究进展较快,如:崔启武和D. Lawton (1982)从化学动力学角度出发,认为种群的增长与资源限制从本质来说不是线性关系,他们引进了第三个参数以表示种群中的种对营养物质的利用效率,并推导出一个新的种群增长数学模型。随后,马钦彦(1985)对该模型提出了不同看法,引起了同行们的兴趣和关注。王如松、兰仲雄、丁岩钦(1982)建造了昆虫发育速率与温度关系的数学模型。李超、丁岩钦、马世骏(1982)将在自然条件下观察到的草间小黑蛛对棉铃虫幼虫的捕食作用过程分解为若干成分,并研究各成分在不同条件下的变化。然后将这些定量的研究结果合并为描述捕食作用的数学模型。为了探讨和分析生物种群的空间格局,徐汝梅、刘来福等(1984)提出了改进的IWAO M-M模型。该模型不但能提供有关分布的基本成分及其分布情况,而且能提供有关基本成分的分布随密度而变化的信息。

高寒草甸长期以来缺乏科学管理,生产相当落后,畜群结构和屠宰方案很不合理,在生态学上表现出“低生产性”。为了解决这一落后状况,董全(1984)大胆地提出了海北藏系绵羊种群结构及其出栏方案最优化的模型。这一方案如能实施,按现有羊只生产能力,出栏率可提高到52.79%,平均从每百公斤牧草中收获合49059.92千焦耳(kJ)能量或3.65公斤活重的羊产品。

上述研究成果对我们考虑某一种生产者的种群增长,以及消费者中天敌与草原害虫的相互作用,某种消费者的空间格局等方面无疑是有参考价值的,但直接涉及草原生态系统某个分室的模型研究,迄今尚未见有报道。

我们在总结国内外模型建造和系统分析方面的经验和教训的基础上,从1979年开始着手进行模型建造的探索。高寒草甸生态系统由四个主要分室组成,即:非生物环境、生产者、消费者和分解者等,这些分室代表了营养物质和能流的贮存库或隔室,虽然

我们是在同一总体设计的指导下收集建造各个分室模型的有关参数,但其进度不一,因而不可能同步进入模型建造阶段.为此,对各个分室先建造分室(或亚系统)模型,待各个分室模型在实践中经过反复验证,比较成熟后再建造全系统的动态模型,这样较为合理.

我们建造高寒草甸生态系统消费者亚系统生物量动态模型(简称:QHB模型)的目的,是模拟某一特定观察时刻,某一空间范围内现有消费者个体的多少,即丰盛度的定量.这种丰盛度的定量与食物条件的关系;一级消费者之间的竞争关系;一级消费者和二级消费者之间的关系,进而为建造消费者亚系统能量动态模型奠定基础.

二、高寒草甸生态系统消费者的主要组成成分

对系统内的消费者只考虑放牧食物链(grazing food chain),而忽略腐屑食物链(detritus food chain)的有关种类.放牧食物链主要组成成分如下:

一级消费者:可直接从生产者—绿色植物中获得能量和物质.属于这一类的消费者的家畜有门源马、牦牛、藏系绵羊;在野生哺乳动物中有偶蹄目的西藏原羚(*Procapra picticaudata*)和麝子(*Capreolus capreolus*);兔形目的高原鼠兔(*Ochotona curzoniae*)、甘肃鼠兔(*Ochotona cansa*)、啮齿目的喜马拉雅旱獭(*Marmota himalayana*)、长尾仓鼠(*Cricetulus longicaudatus*)、高原鼯鼠(*Myospalax baileyi*)和根田鼠(*Microtus oeconomus*).在野生哺乳动物中,高原鼠兔和高原鼯鼠广布于除沼泽草甸以外的所有草甸类型中,且数量众多,对高寒草甸生态系统影响最大(肖云峰,1981;刘季科、梁杰荣等,1982).

高寒草甸真正食草鸟类仅两种:黄嘴朱顶雀(*Carduelis flavirostris*)和朱鹀(*Urocynchramus pylzowi*),大部分为杂食性鸟类,主要有:高寒草甸的优势种角百灵(*Eremophila alpestris*)、小云雀(*Alauda gulgula*),亚优势种长嘴百灵(*Melanocorypha maxima*)和常见种:白腰雪雀(*Montifringilla taczanowskii*)和棕颈雪雀(*M. ruficollis ruficollis*);以及部分夏候鸟:红脚鹬(*Tringa totanus*)、白腰草鹬(*T. ochropus*)等,它们以草籽为食,但在育雏期则以昆虫为食(肖云峰,1981;张晓爱,1982a;张晓爱,1982b).

食草昆虫种类繁多,占昆虫总种数的47.8%(吴亚、金翠霞,1980).双翅目的实蝇科、杆蝇科、潜蝇科的多数种、直翅目的褐色雏蝗(*Chorthippus brunneus*)、异色雏蝗(*Chorthippus biguttulus*)、小翅雏蝗(*Chorthippus fallax*)、牧场雏蝗(*Chorthippus dorsatus*)等9种;鳞翅目的幼虫;半翅目的长蝽科的种类,如高地小长蝽(*Nysium ericae obscuratus*)、高山小长蝽(*N. ericae alticola*)、盲蝽科大部分,如草盲蝽(*Lugus pratensis*)和叶盲亚科的*Chlamydatus* sp., *Plagionathus* sp.等都是食草性的.其中草原毛虫[金绿古毒蛾(*Orgyia aurollimbia*)和黄斑草毒蛾(*Gynaephora alpherakii*)]曾有过大发生的记录,对高寒草甸生态系统的影响最大(吴亚、金翠霞,1980;肖云峰,1981;吴亚、金翠霞,1982).

二级消费者:主要靠猎获食草动物获取能量和物质的动物群.属于这一级的小型食肉哺乳动物有鼬科的香鼬(*Mustela altaica*)、艾虎(*M. eversmanni*),主要捕食鼠类和小型鸟类;犬科的红狐(*Vulpes vulpes*)、藏狐(*V. ferrilatus*)主要捕食鼠类、鸟、

兔、旱獭和昆虫等。另据郑生武 (1985) 报道：藏狐有时尾随雪豹 (*Panthera uncia*)，吃其残剩食物，如：鹿 (*Cervus sp.*)、麝 (*Moschus sifanicus*)、岩羊 (*Pseudois nayaur*)、家山羊 (*Capra hircus*)、藏系绵羊、牦牛等，并发现它偶尔也吃部分牧草：糙喙苔草 (*Carex scabrostris*) 和喜马拉雅嵩草 (*Kobresia royleana*) 等；猫科的兔狲 (*Felis manul*) 主要捕食鼠、鸟等。这一类动物中以鼬科数量最多，其次为犬科，它们均为鼠类的主要天敌 (肖云峰, 1981; 郑生武、鲁缙祥等, 1983; 郑生武, 1985)。

属于二级消费者的鸟类共计11种，其中以鼠类为食的有鵟 (*Aquila chrysaetos*)、红隼 (*Falco tinnunculus*) 和纵纹小鸮 (*Athene noctua*)。其中，以鵟类数量较多，以食草昆虫为食的鸟类尚有褐背地鸦 (*Podoces humilis*) 和部分夏候鸟：灰沙燕 (*Riparia riparia*)、黄头鹡鸰 (*Motacilla citreola*)、灰鹡鸰 (*M. alba*)、粉红胸鹟 (*Anthus roseatus*)、赭红尾鹟 (*Phoenicurus ochruros*) 和小黄莺 (*Locustella certhiola*) 等 (肖云峰, 1981; 张晓爱, 1982)。

属于二级消费者的昆虫也较多，如：食蚜蝇科、食虫虻科、步甲科、猎蝽科的种类均捕食食草昆虫；姬蝽科、跳蝽科和食蚜盲蝽亚科的多数种，是蚜虫、叶蝉和许多鳞翅目幼虫的天敌。蛛形纲的真蛛目和盲蛛目都是捕食食草昆虫的 (吴亚、金翠霞, 1980; 肖云峰, 1981; 吴亚、金翠霞, 1982)。

三级消费者：主要靠捕食上述肉食动物 (二级消费者) 获得主要能量的动物群。属于这一级的大型哺乳动物有狼 (*Canis lupus*)、豺 (*Cuon alpinus*) 它们主要捕食红狐、藏狐、兔狲等，也捕食一些小中型食草动物，如：西藏原羚、高原兔和鼠类等，狼除了在冬季偶尔伤害马驹、牛犊和羊外，其余时间很少危害家畜。这类动物由于人们滥捕，数量已大为减少，在高寒草甸食物链 (网络) 中的地位已不甚重要。属于三级消费者的猛禽有鵟类和大鸮 (*Buteo hemilasius*) 等，以二级消费者昆虫为食的尚有爬虫类沙蜥 (*Phrynocephalus vlangalii*)，蜘蛛也属此类 (肖云峰, 1981)。

现将上述三类消费者的食物网绘制成示意图 (图1)，可以更清楚地反映出不同消费者在不同营养层次中的地位及其错综复杂的关系。

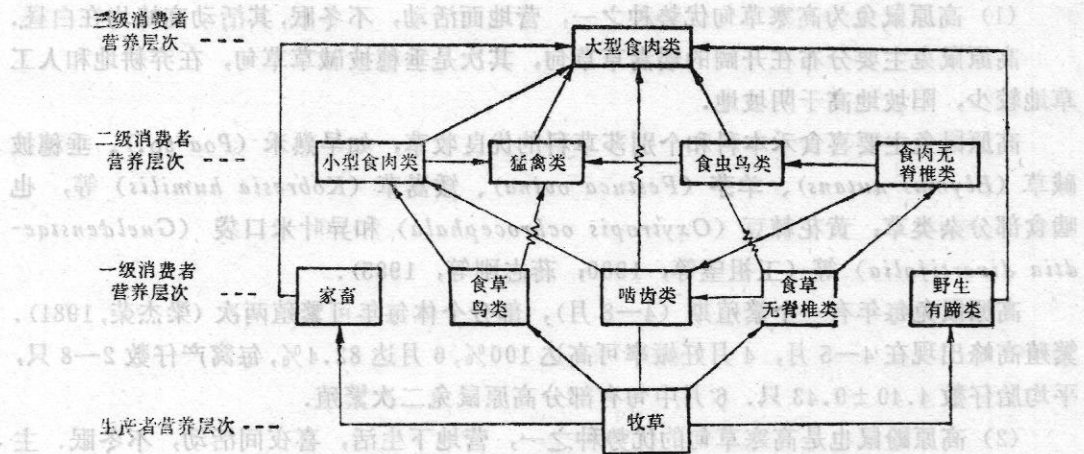


图1 高寒草甸生态系统放牧食物链示意图 (根据肖云峰, 1981, 原图修改)

Fig. 1 Schematic diagram of the grazing food web in alpine meadow ecosystem

(modified from Xiao Yunfeng, 1981).

三、建模代表种的选择

人们通常认为高寒地区生物群落的结构比较简单,但从以上所述来看,高寒草甸消费者亚系统的主要组成成分,对我们建造模型来说已经相当复杂了.我们不可能将每个主要成员都放入模型,而只能选择那些对高寒草甸生态系统起着重要作用,且在消费者亚系统中具有一定代表性的种类编入模型,使之在一定程度上起着“代表”的作用.这样既不影响模型的真实性和准确性,又可使模型的结构大为简化,从而使得计算和调整较为灵活,运行较为方便.

编入模型的代表性动物由属于不同营养层次的六个种组成:

(一级消费者:家畜——藏系绵羊;食草性兔形目和啮齿目动物——高原鼠兔和高原麝鼠;食草性昆虫——草原毛虫.

介乎于一级消费者和二级消费者之间的杂食性鸟类——角百灵.

二级消费者:香鼬.

三级消费者在高寒草甸生态系统中数量极低,对该系统影响甚小,故未编入模型.

现将建模代表种选择的原理及其主要生态学依据分述于后:

家畜:藏系绵羊为青海高原上的地方品种,由于生长在高寒地区,仰赖天然草场放牧,终年露宿,形成了坚实的体质,为本地区重要的畜产品来源之一.以门源马场为例,据1980年统计,藏系绵羊的总数达14000余头,占全部牲畜总数70%以上.在模型建造中,我们特别注意反映藏系绵羊的“春乏”问题,即:在暖季牧草处于“盈供”状态,藏系绵羊大多肥硕健壮,此时能量流失虽大,但不为人们注意.冷季牧草处于“亏供”状态,家畜往往因乏弱减重甚至死亡,这就是青藏高原“原始”放牧状态下,长期遗留的历史问题.根据任继周等(1978)的研究,我国西北地区“春乏”死亡率的平均值,至少占家畜总数的6%,减重所造成的能量损失比死亡多6倍.

两种草食性啮齿动物:

(1)高原鼠兔为高寒草甸优势种之一,营地面活动,不冬眠,其活动高峰均在白昼.

高原鼠兔主要分布在开阔的矮嵩草草甸,其次是垂穗披碱草草甸,在弃耕地和人工草地较少,阳坡地高于阴坡地.

高原鼠兔主要喜食禾本科和个别莎草科的优良牧草,如早熟禾(*Poa* sp.)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、羊茅(*Festuca ovina*)、矮嵩草(*Kobresia humilis*)等,也啮食部分杂类草:黄花棘豆(*Oxytropis ochrocephala*)和异叶米口袋(*Gueldenstaedtia diversifolia*)等(王祖望等,1980;蒋志刚等,1985).

高原鼠兔每年有一个繁殖期(4—8月),部分个体每年可繁殖两次(梁杰荣,1981).繁殖高峰出现在4—5月,4月妊娠率可高达100%,6月达82.4%,每窝产仔数2—8只,平均胎仔数 4.40 ± 0.43 只.6月中旬有部分高原鼠兔二次繁殖.

(2)高原麝鼠也是高寒草甸的优势种之一,营地下生活,喜夜间活动,不冬眠.主要分布在高寒草甸、高寒灌丛、沼泽化草甸边缘和撩荒地等处.尤其喜栖息于过度放牧的草地,优良牧草遭到破坏,杂类草繁衍滋生,为它提供了良好的食物来源.根据食性研究,它取食48种植物,但最嗜食根茎肥厚,多汁液的杂类草,如美丽风毛菊(*Saus-*

surea superba)、平车前 (*Plantago depressa*)、珠芽蓼 (*Polygonum viviparum*)、达乌里龙胆 (*Gentiana dahurica*) 和蕨麻 (*Potentilla anserina*) 等。

高原麝鼠每年只繁殖一次，繁殖期从4月中旬至6月中旬，繁殖率达81.3%，平均胎仔数 2.74 ± 0.05 只。根据样地捕尽法所得密度资料：5月为 11.20 ± 2.34 只/公顷，以后迅速上升，至6月为 20.00 ± 1.26 只/公顷，7月为全年最高峰，可达 26.40 ± 1.56 只/公顷，其后种群数量开始下降，8月为 24.80 ± 3.20 只/公顷，9、10月密度分别降至 18.40 ± 2.04 只/公顷和 12.40 ± 1.60 只/公顷 (郑生武, 1980)。

杂食性鸟类：角百灵为高寒草甸的优势种，平均密度为 2.403 只/公顷，相对多度为 31.44%。平均体重为 34.3 克。每年4月下旬开始繁殖，至8月下旬终止。每年约繁殖两次，第一次繁殖率为 40%，第二次约为 30%。平均窝卵数为 2.28 ± 0.06 只/窝，孵卵期为 11 天，雏期 9—10 天，孵化率 78.3%，成活率 85.1%，死亡率 26.9%。初雏体重 2.4 克，幼鸟体重 26.1 克 (张晓爱, 1982a)。

食草性昆虫种类繁多，我们在模型中选择了草原毛虫为代表，主要理由是 1970 年曾有过大发生，持续达三年之久，受害面积达三万亩，最高密度为 63.5 只/米²，一般为 8.6—13.0 只/米²。青海省曾用飞机喷洒六六六进行防治，但在我们工作的 7 年中，数量一直十分低，未能掌握大发生的第一手资料，因此只在模型中占据一个位置，待今后不断地补充资料。

据调查，毛虫的幼虫最喜食莎草科的小嵩草 (*Kobresia pygmaea*)、矮嵩草 (*K. humilis*) 和藏嵩草 (*K. tibetica*)，这三种草均为高寒草甸的重要牧草。此外，它们也取食禾本科的垂穗披碱草 (*Elymus nutans*)、早熟禾 (*Poa* sp.)、双叉细柄茅 (*Ptilagrostis dichotoma*)、紫羊茅 (*Festuca rubra*) 和莎草科的黑褐苔草 (*Carex atrofusca*) 等 (青海省生物研究所, 1972)。

毛虫的生活史大体如下：幼虫期是毛虫取食的营养阶段，也是大量取食牧草造成危害阶段。幼虫成熟后，潜入草叶下 [一般以平铺地面的风毛菊 (*Saussurea* sp.) 叶下最多] 和牛粪块、土块及灌木丛中，停止取食，进入蛹期。成虫期为交配繁殖后代的阶段，成虫性比随草场食物条件不同而异，雌雄性比由 1:4 至 4:1 不等，食物条件愈丰富，雌性比例愈大，反之，雄性比例变大 (青海省生物研究所, 1972)。

草原毛虫的天敌主要有鸟类、寄生蝇、寄生蜂、红蜘蛛和菌类等，其中尤以鸟类和寄生蝇为主要天敌。捕食毛虫的鸟类有角百灵、长嘴百灵、小云雀、褐背地鸦、棕颈雪雀和白腰雪雀等。除角百灵和褐背地鸦为留鸟外，其他均为夏候鸟。当地食虫留鸟仅褐背地鸦一种，且数量较少，密度为 0.17—0.50 只/公顷。每年 6 月上、中旬至 7 月上、中旬恰是角百灵哺育雏鸟及雏鸟群飞觅食时期，往往可见约百头左右的角百灵捕食毛虫。经饲养观察，一只角百灵幼鸟每日可吃百多只毛虫，由此可见角百灵对毛虫有一定的抑制作用 (青海省生物研究所, 1972; 张晓爱, 1982b)。

二级消费者中对高寒草甸生态系统起重要作用的，主要是鼬科动物——香鼬和艾虎。两者均为食肉类中的优势种，但前者数量比后者更多一些，此外已获得部分参数，故在模型中选择了香鼬作为代表。

香鼬属昼行性动物，白天活动较频繁，以捕食高原鼠兔和麝鼠为主，密度约为 10⁻¹ 公顷。每年 5—6 月产仔，年产一胎，平均胎仔数约为 5.25 只 (梁杰荣等, 1985)。

消费者亚系统 6 个代表种之间的相互关系以及与 7 种植物性食物的关系如图 2 所示。

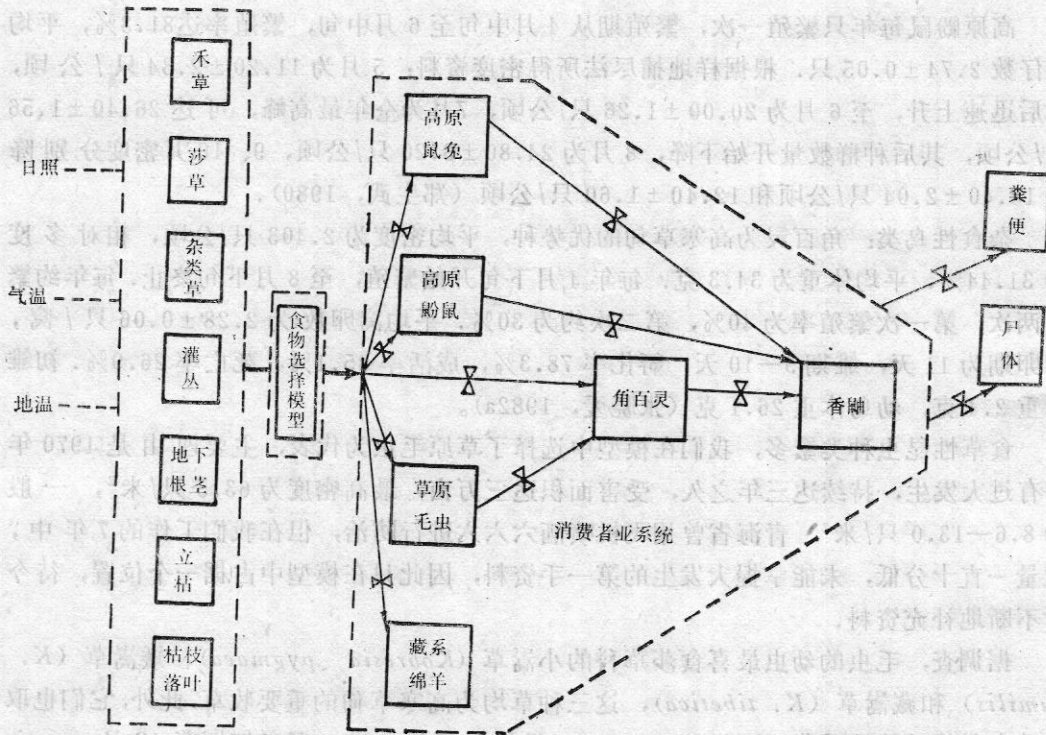


图 2 高寒草甸生态系统消费者亚系统代表种之间相互关系示意图

Fig.2 Schematic diagram of the relationship between main components of consumer subsystem in alpine meadow ecosystem.

四、模型建造的分工和协作

建造高寒草甸生态系统消费者亚系统生物量动态模型在国内还是初次尝试，也是不同学科、不同专业科技人员通力协作的结果。通过这次实践为建造各分室（亚系统）的模型，进而为建造系统的能流和物质流模型，以及最终为建立最佳放牧方案等模型积累了宝贵的经验。

本模型的建造自始至终都是在夏武平教授的关怀和指导下进行的。

参加模型建造有关人员的分工如下：

模型的总体设计和协作负责人：王祖望

模型的结构设计：魏善武、周立、王祖望

模型的模拟过程与结果分析：周立、王祖望、魏善武

提供有关参数並参与协作者：

家畜（藏系绵羊）：皮南林

两种食草啮齿动物：王祖望、刘季科、梁杰荣、郑生武、刘阳

肉食动物（香鼬）：郑生武、梁杰荣

鸟类（角百灵）：张晓爱

昆虫(草原毛虫): 翟志刚

在模型建造过程中, 还得到杨福国、周兴民、王启基、赵新全等同志的大力帮助, 没有他们的无私的协助, 难以想像模型会顺利建成。

在模型初步建立后又承蒙中国科学院生态中心马世骏研究员、北京师范大学生物系孙儒泳教授、中国科学院上海植物生理研究所王天铎研究员提出宝贵意见, 使模型更臻完善。

参 考 文 献

- 马钦彦, 1985 对崔-Lawson 氏种群增长模型的探讨. 生态学报5(3): 282—290.
- 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—52.
- 王祖望, 曾绍祥, 韩永才, 张晓爱 1980 高山草甸生态系——小哺乳动物能量动态的研究 I. 高原鼠兔和中华鼯鼠对天然食物的消化率和同化水平的测定. 动物学报26(2): 184—195.
- 兰仲雄, 丁岩钦, 陈玉平 1985 天敌-害虫系统中两种天敌与一种害虫相互作用形式的几个数学模型. 生态学报5(1): 43—53.
- 刘季科, 梁杰荣, 周兴民, 李建华 1982 高寒草甸生态系统定位站地区的啮齿动物群落与数量. 夏武平主编: 高寒草甸生态系统文集 I: 34—43, 甘肃人民出版社.
- 任继周 1978 草原生产流程及草原季节畜牧业. 中国农业科学, 农业出版社.
- 张晓爱 1982a 高寒草甸十种雀形目鸟类繁殖生物学的研究. 动物学报28(2): 190—199.
- 张晓爱 1982b 高寒草甸繁殖鸟类的群落结构. 夏武平主编: 高寒草甸生态系统论文集 I 117—128, 甘肃人民出版社.
- 杨福国, 陆国泉, 史顺海 1985 高寒矮嵩草草甸结构特征及其生产量. 高原生物学集刊(4): 49—56.
- 吴亚, 金翠霞 1980 草甸昆虫群落及其空间与时间结构. 昆虫学报 23(1): 156—166.
- 吴亚, 金翠霞 1982 草场植被与昆虫. 夏武平主编: 高寒草甸生态系统文集 I: 110—116, 甘肃人民出版社.
- 李超, 丁岩钦, 马世骏 1982 草间小黑蛛对棉铃虫幼虫的捕食作用及其模拟模型的研究 I. 捕食者—单种猎物系统的研究. 生态学报 2(3): 239—254.
- 肖云峰 1981 青海省门源县高寒草甸生态系统的初步调查. 植物生态学与地植物学丛刊 5(2): 121—130.
- 郑生武, 曾绍祥, 崔瑞贤 1983 青海海北地区艾虎的某些生态学特征及种群能量动态资料. 兽类学报 3(1): 35—46.
- 郑生武 1980 中华鼯鼠的繁殖研究. 动物学研究 1(4): 466—477.
- 郑生武 1985 藏狐的食性资料. 兽类学报 5(3): 222.
- 青海省生物研究所 1972 草原毛虫及其防治, 青海人民出版社.
- 夏武平 1982 高寒草甸生态系统, 甘肃人民出版社.
- 徐汝梅, 刘来福, 丁岩钦 1984 改进的 IWAO M-M 模型. 生态学报 4(2): 111—117.
- 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.
- 梁杰荣 1981 高原鼠兔的家庭结构. 兽类学报 1(2): 159—416.
- 梁杰荣, 金菊香, 叶润蓉 1985 高寒草甸生态系统艾虎种群能量动态的研究. 生态学报 5(1): 86—92.
- 梁杰荣, 程永年 1985 艾虎和香鼬活动节律的初步研究. 高原生物学集刊 4: 83—88.
- 蒋志刚, 夏武平 1985 高原鼠兔食物资源利用的研究. 兽类学报 5(4): 251—262.
- 董全, 皮南林, 许新宜, 孙儒泳 1984 海北藏系绵羊种群结构及其出栏方案最优化的探讨. 生态学报 4(2): 1—12.
- Anway J. C., Brittain G., Hunt H. W., Innis G. S., Parton W. J., Rodell C. F. and R. H. Sauer 1972 Technical Report No.15f ELM Version 1.0 Grassland Biome U. S. International Biological Program.
- Anway J. C., Cole G. W., Hunt H. W., Parton W. J., Rodell C. F. and Ronald H. Sauer 1976 Science Series No.20A ELM Version 2.0. Range Science Department Science No.20 Colorado State University, Fort Collins.
- Bazilevich N. I. and A. A. Titlyanova 1980 Comparative studies of ecosystem function. In Breymer A. I. and G. M. Van Dyne (ed.) International Biological Programme 19. Grassland, system analysis and man, pp. 713—758 Cambridge University Press.
- Bledsoe L. J., Francis R. C., Swartzman G. L. and J. D. Gustafson 1971 PWNNE: A grassland ecosystem model, Technical Report No. (4), Grassland Biome, U.S. International Biological Program.
- Cole G. W. (ed.) 1976 ELM; version 2.0. Range Science Series 20. Range Science Department, Colorado

- State University, Fort Collins.
- Gounot M. and M. Bouche 1974 Modelisation de l'ecosysteme prairial: objectifs et methodes. Bulletin d' Ecologie, 5, -380.
- Innis G. S. 1978 Ecological studies 26 Grassland Simulation Model. Springer-Verlag.
- Innis G. S., Noy-Meir I., Godron M. and G. M. Van Dyne 1980 Total-system simulation models. In Breymeyer A. I. and G. M. Van Dyne (ed.) International Biological Programme 19. Grassland, system analysis and man. 759-798 pp. Cambridge University Press.
- Innis G. S. and E. A. Rexstad 1983 Simulation model simplification techniques. Simulation 41:7-15.
- Lyapunov A. A. and A. A. Titlyanova 1974 Systematic approach to the study of exchange processes in biogeocoenosis. Botanical Journal 59, 1081-1092.
- Numata N. (ed.) 1975 Ecological studies in Japanese grasslands with special reference to the IBP area-productivity of terrestrial communities. IIBP Synthesis Volume 13. University of Tokyo Press, Japan.
- Patten B. C 1972 A simulation of the shortgrass prairie ecosystem. Simulation 19, 177-186.
- Saugier B., Ripley E. A and P. Leuke 1974 Modeling. VIII. A mechanistic model of plant growth and water use for the Matador Grassland. Matador Project Technical Report 65. Canadian Committee for IBP, University of Saskatchewan, Saskatoon.
- Van Dyne G. M. 1978 Foreword; Perspective on the ELM model and modeling efforts. In Innis G. S. (ed.) Ecological Studies 26 Grassland Simulation Model. Springer-Verlag.

STUDIES ON THE SIMULATION MODEL OF BIOMASS DYNAMICS FOR CONSUMER SUBSYSTEM IN THE ALPINE MEADOW ECOSYSTEM

I. THE MAIN COMPONENTS OF CONSUMER SUBSYSTEM AND THE SELECTION OF MODELING SPECIES

Wang Zuwang, Wei Shanwu, Zhou Li, Pi Nanlin, Liang Jierong,
Liu Jike, Zheng Shengwu and Zhang Xiaoi
(Northwest Plateau Institute of Biology, Academia Sinica)

The simulation model of biomass dynamics for consumer subsystem in the alpine meadow ecosystem has been described in this paper, and experiences and lessons, both domestic and international, concerning grassland modeling and system analysis have been discussed.

The objective of this model is to simulate biomass dynamics of consumers, the relationship between consumer abundance and food conditions, the competition among the primary consumers, the relationship between the primary and secondary consumers during a specific time of observation and within the limits of a certain area, as well as to lay a foundation for modeling the energy dynamics of consumer subsystem.

We take into consideration only the consumer of grazing food web (biophagic path way) comprising herbivores feeding on plants, which in turn serve as the food for carnivores, and the consumers of the detritus food web (saprophagic path way) containing the decomposer organisms regardless of the existence of their predators.

The main components of consumer subsystem are as follows:

Primary consumers: This category consists of a number of domestic animals, such as Men Yuan horses, yaks and Tibetan sheep, as well as some wild mammals, such as, *Procapra picticaudata*, *Capreolus capreolus*, *Ochotona curzoniae*, *O. cansa*, *Marmota himalayana*, *Cricetulus longicaudatus*, *Myospalax baileyi* and *Microtus oeconomus*. Of the wild mammals mentioned above, *Ochotona curzoniae* and *Myospalax baileyi* are not only wide spread, but also the most abundant in quantity. Therefore, they both affected the alpine meadow ecosystem greatly. Of the wild birds no more than two species are genuine herbivorous, i.e. *Carduelis flavirostris* and *Urocynchramus pylzowi*. The other birds are omnivorous. They are: *Eremophila alpestris*, a resident bird, holding a dominant position in alpine meadow ecosystem, a subdominant species, *Melanocorypha maxima* and some common species --- *Montifringilla taczanowskii*, *M. ruficollis ruficollis*, and part of the summer migratory birds---*Tringa totanus*, *T. ochropus*, etc., Usually they feed on grass seeds but on insects during brood period.

The herbivorous insects are numerous amounting to 47.8% of the total species, such as *Chorthippus brunneus*, *C. biguttulus*, *C. fallax*, *C. dorsatus*, *Nysium ericae*, *N. ericae alticola*, *Lugus prateusis*, *Chlamydatus* sp. and *Plagionathus* sp. with *Orgyia aurolimbata* and *Gynacphora alpherakii* added to the record for the first time in the late 60s.

Secondary consumers: This category includes small carnivorous mammals, such as *Mustela altaica*, *M. eversmanni*, both of which prey mainly on small rodents and birds. This group also contains *Vulpes vulpes*, *V. ferrilata* and *Felis manul*, etc.. The species of birds belonging to this group are *Aquila chrysaetos*, *Falco tinnunculus*, *Athene noctua*, and some species of birds feeding on insects, such as *Podoces humilis* and part of the summer migratory birds --- *Riparia riparia*, *Motacilla citreola*, *M. alba*, *Anthus roseatus*, *Phoenicurus ochruros* and *Locustella certhiola*, etc.

The third consumers: This category includes *Canis lupus*, *Cuon alpinus*, both of which prey on *Vulpes vulpes*, *Vulpes ferrilatas* and *Felis manul*. They also feed on small-medium size herbivorous mammals, such as *Procapra picticaudata*, *Ochotona curzoniae* and rodents. This group also contains birds of prey, such as *Aquila chrysaetos* and *Buteo hemilasius*, etc.

The main components of consumer subsystem in alpine meadow ecosystem are too complicated for us to build a model of it. It is impossible for us to put each main component into the model, yet we could select some of the main components. They play an important role in the alpine meadow ecosystem and thus can serve as "representatives". This approach does not affect the truthfulness of the model but simplifies its structure greatly, thus we made the calculation and adju-

stment more flexible and movement more convenient.

We have selected six representative species at different nutritional levels and carried them into the model. They are as follows:

Primary consumers: A domestic animal — Tibetan sheep; herbivorous small mammals — *Ochotona curzoniae* and *Myospalax baileyi*; herbivorous insects — *Orgyia aurolimbata* and *Gynaephora alpherakii*.

The mediate species between primary and secondary consumers is an omnivorous bird, *Eremophila alpestris*.

Secondary consumer: *Mustela altaica* is one of the main natural enemies for *Ochotona curzoniae* and *Myospalax baileyi*.

Since the density of the third consumers is quite low and they do not have much impact in alpine meadow ecosystem, therefore, not included in the model.

The herbivorous insects are numerous amounting to 47.8% of the total species, such as *Gnathypus ornatus*, *C. dignitatus*, *C. fallax*, *C. dorsalis*, *Nyctelia* sp. and *Pteronarcys* sp. and *Pteronarcys* sp. with *Orgyia aurolimbata* and *Gynaephora alpherakii* added to the record for the first time in the late 50s.

The third consumers. This category includes small carnivorous mammals, such as *Mustela altaica*, *M. erminea*, both of which prey mainly on small rodents and birds. This group also contains *Vulpes vulpes*, *V. ferrilata* and *Felis manul*. The species of birds belonging to this group are *Halimastur*, *Falco tinnunculus*, *Albucera*, and some species of birds feeding on insects, such as *Pipilo erythrophthalmus* and part of the summer migratory birds — *Riparia riparia*, *Motacilla cinerea*, *M. alba*, *Alcedo atropurpurea*, *Phoenicurus phoenicurus* and *Luscinella sibilatrix*, etc.

The third consumers. This category includes *Canis lupus*, *Canis lupus*, both of which prey on *Vulpes vulpes*, *Vulpes ferrilata* and *Felis manul*. They also feed on small-medium size herbivorous mammals, such as *Procyon lotor* and *Urocyon v. v. baileyi*. This group also contains birds of prey, such as *Halimastur* and *Buteo borealis*, etc.

The main components of consumer subsystem in alpine meadow ecosystem are too complicated for us to build a model of it. It is impossible for us to put each main component into the model, yet we could select some of the main components. They play an important role in the alpine meadow ecosystem and thus can serve as "representatives". This approach does not affect the truthfulness of the model but simplifies its structure greatly; thus we made the calculation and simulation.