

高寒草甸生态系统消费者亚系统 生物量动态模型的研究

II. 消费者亚系统生物量动态模型的构造

魏善武 周立 王祖望 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、模型概述

消费者亚系统是整个高寒草甸生态系统的一个重要组成部分, QHB是通过数学模型定量地描述消费者亚系统的结构、功能及该系统与其他亚系统, 如生产者、分解者和非生物环境之间的关系, 对系统进行模拟试验, 进而为生产实践服务. 利用系统分析方法考察生态系统, 特别是探讨全系统是一种强有力的有效方法 (Bledsoe 等, 1971; Anway 等, 1972; Anway, 1978; Cole, 1976; Grodzinski 等, 1975; Innis, 1975).

QHB模型的研究对象是6种消费者(藏系绵羊、高原鼠兔、高原麝鼠、香鼬、角百灵和毛虫)的生物量动态变化. 对四类植物(禾草、莎草、杂类草、金露梅)及它们的凋落物生物量的动态变化此处不拟深入研究, 只假定其生物量为阶段性的线性变化, 即根据每年四月至十月各月的现存量进行代数插值, 求得初级生产者的瞬时现存量.

动物生物量可以分解为密度和体重两个因子. 影响密度变化的直接因素是出生率、死亡率及初始种群密度. 被捕食者的数量及捕食者的数量间接影响种群密度. 体重的变化是模型的重要组成部分(图1), 由图1可以看出, 影响消费者体重变化的因素可以简单地归结为食物摄取及与之有关的外界因子如食物充足与否, 此为输入部分; 动物的呼吸代谢



图1 消费者模型简图

Fig. 1 Diagram of the consumer model.

(From Forrester, 1961)

* 现在西安市陕西省动物研究所.

等各项消耗则是系统之输出。

QHB 模型中有相当部分公式是围绕消费者的食物摄入和代谢构成的，其主要意思可简述如下：

能量需要 = 基础代谢速率 × 环境温度效应 × 2

需摄入食物量 = (能量需要 / 食物热值) / 同化率 + 饥饿量

总代谢 = 基础代谢 × 环境温度效应 + 运动、繁殖等代谢

体重变化 = 实际食物摄入 - 总代谢

另外还有一些与计算种群密度有关的公式，如动物的自然出生率，死亡率以及被捕食率等。

综合前述，在消费者亚系统动态模型建造过程中，主要考虑下列问题：第一，植物性食物多少被一级消费者摄入，以及一级消费者多少被二级消费者捕食，同化；代谢作用如何进行？这两方面作用的结果影响消费者生物量的变化。第二，种群密度被用于表示动物的数量动态，它是如何变化的？密度、体重和生物量是系统的基本状态变量。第三，系统的动态如何受控于外界因子或驱动变量，诸如气温、地温、日照及非日照时间等？它们的数值是海北高寒草甸定位站气象观测点的实际观测数据资料加以数学处理而瞬时化给出来的，其方法与对初级生产者所用的相近，也是使用代数插值。第四，为使模型更接近于实际情况，考虑了食物的可利用性、喜食性、采食顺序以及饥饿程度等。这些项目，对进一步研究系统的灵敏性，稳定性也是不可缺少的。

模型中的独立变量是时间。为计算方便，在不同场合，时间单位可能取为天、秒，或按年、月、周取模。但基本时间单位取为天，一天算作 24 小时。

此外，模型中还引用了相当数量的中间变量和参数。所谓中间变量，通常是指一些与基本状态变量有关的具有生物学意义的过渡变量，在构造动态方程时要直接或间接地用到它们。中间变量一般都由具有生物学或生态学背景的机制公式表示。所谓参数，是指一些特定的量，它们的值由实测或经计算得到。参数的数值在模型的一次运行中不变，但在不同的模拟过程中可能改变，例如出生率，一经确定后，是不再改变的，但有时为了进行模拟试验，可能人为地改变其数值，以便了解产生的后果。在各种情况下，参数都有明确的生物学含义。

动态模型 QHB 使用非线性微分方程组描述基本状态变量，即密度、体重、粪便和尸体生物量的瞬时变化，生物量是用密度和体重的乘积表示。这个确定性模型含有：14 个微分方程；20 个基本状态变量；26 种中间变量及对应的生物学机制公式；13 个参数；21 个初始数据和一些给定的参数值。QHB 应用 FORTRAN 77 语言编制程序，并在 IBM-PC/XT 微机上模拟运算。

二、动态方程的结构分析

消费者密度是指任一时刻单位面积（如每平方米）上消费者种群的平均个体数目。体重是指种群个体的平均鲜重，以克为单位。消费者生物量密度为单位面积上的鲜重（克/米²）。但植物（地上和地下部分）生物量密度则是以单位面积上的干物质重（克/米²）表示。

1. 消费者密度方程

为方便计,将六种消费者排序编号,即藏羊、鼠兔、鼢鼠、角百灵、毛虫和香鼬依次为1、2、3、4、5、6号。它们的密度在任一时刻的变化,用下面的微分方程组给出:

$$\frac{dpn_i}{dt} = p n_i (b_i - d_i) \left(1 - \frac{p n_i}{k e_i} \right) - (h a_{i+7} + h m k_i) / w_i + x i m_i - e m_i$$

$$i = 1, \dots, 6 \quad (1)$$

式中所用的符号介绍如下,有些以后还要不时用到:

- $p n_i$: 第 i 种消费者的密度 (只/米²)
- w_i : 第 i 种消费者的个体平均体重 (克/只)
- b_i : 第 i 种消费者的瞬时出生率 (1/天)
- d_i : 第 i 种消费者的瞬时死亡率 (1/天)
- $k e_i$: 第 i 种消费者的密度阈值 (只/米²)
- $h a_{i+7}^*$: 第 i 种消费者的被收获率 [克/(天·米²)]
- $h m k_i$: 第 i 种消费者被灭杀率 [克/(天·米²)]
- $x i m_i$: 第 i 种消费者的迁入率 [只/(天·米²)]
- $e m_i$: 第 i 种消费者的迁出率 [只/(天·米²)]
- t : 时间变量 (天)

上面六个微分方程表明,第 i 种消费者的密度,随着消费者平均个体出生率及迁入率的增加而增长;随着死亡率,被收获率、被捕杀率及迁出率的增加而减少。模型中假定: $x i m_i = e m_i = h m k_i = 0$ ($i = 1, 2, \dots, 6$)。实际上,藏羊由牧工定点放牧,两种鼠及香鼬均有较固定的活动范围(生境),角百灵为留鸟,毛虫的活动领域相对有限,所以可以认为无迁入和迁出。由于不考虑对羊只的屠宰和对害鼠(虫)的灭杀,故可取 $h m k_i = 0$ 。由此可见,密度方程比通常的 Logistic 增长方程多了一项 $h a_{i+7}$, 这一项的添加是必要的,它体现了处于不同营养水平的种间关系, May (1973) 曾在研究时滞方程的稳定性时从另一侧面讨论过此问题。本模型中,具体体现在捕食与被捕食关系上,这种多级消费,如鸟食虫,香鼬捕食鸟等,直接影响到种群密度变化。当然,若某种动物不被别种动物捕食,则其相应的被捕获率就是零,例如羊和香鼬即是。当地大型食肉动物很少,亦值得注意。

2. 消费者体重方程

下面的微分方程组用于刻画 6 种消费者体重的瞬时变化:

$$\frac{d w_i}{d t} = r b f_i \cdot e f f_i - r e_i$$

$$i = 1, \dots, 6 \quad (2)$$

式中

$r b f_i$: 第 i 种消费者的实际日食量,即每天真正吃到的食物量 (克/天)

* 出生率 b_i 的单位实际上是只/(只·天),意即每只成体每天繁殖的新个体数,简化为 1/天,死亡率也具同意。

** 若将 7 种生产者与 6 种消费者统一编号,则 8—13 号为 6 种消费者。若一种消费者(如鼠兔)被另一种消费者(如香鼬)捕食时,其被收获记为 $h a_{i+7} = h a_8$, 1 代表第 1 种消费者的序号。

eff_i : 第 i 种消费者的同化率 (无量纲)

rc_i : 第 i 种消费者的总代谢率 (克/天)

由上述 6 个方程可见, 当分析消费者的体重变化时, 进入系统的是被消费者同化了的食量; 流出的是消费者维持其生命活动 (包括增长新组织等) 的代谢值. 这二者之差决定着体重这一状态变量在每一时刻的变化: 当此差值为正时, 体重增长, 当此差值为负时, 体重下降, 该差值为零时, 体重将保持不变.

3. 粪便及死亡物质方程

对 6 种消费者排出的粪便及其死亡物质 (尸体) 的生物量变化予以统一处理, 即不针对每种消费者分别计算. 两者的变化率分别由如下 2 个微分方程描述之:

$$\frac{dfc}{dt} = \left(\sum_{i=1}^6 (1 - eff_i) \cdot af_i \right) - hs \quad (3)$$

$$\frac{dad}{dt} = \left(\sum_{i=1}^6 xc_{i+7} \cdot d_i \right) - ha \quad (4)$$

式中

fc : 六种消费者的粪便生物量密度 (克/米²)

ad : 六种消费者的尸体生物量密度 (克/米²)

af_i : 单位面积上, 第 i 种消费者在实际可利用食物条件下的日食量 [克/(米²·天)]

xc_j : 第 j ($j=1, \dots, 13$) 种食物的可利用生物量密度, 当 $j=8, \dots, 13$, 即式 (4) 中的 $i=1, \dots, 6$ 时, xc_j (xc_{i+7}) 代表 6 种消费者生物量密度 (克/米²)

hs, ha : 分别是消费者之粪便和尸体的微生物收获率 [克/(天·米²)]

这两个方程的含义是清楚的: 动物排泄粪便生物量之变化取决于食物摄入量中未被同化的部分; 尸体生物量的变化取决于动物本身生物量及死亡率. 这二者都和微生物的分解作用有关, 两个常数 hs 和 ha 就代表相应的分解作用.

关于消费者的生物量 (c_i), 前面交代过, 是用体重和密度的乘积形式给出的, 因此是一简单的代数方程:

$$c_i = w_i \cdot pn_i \quad (5)$$

$i = 1, \dots, 6$

由此可见, 只要从密度及体重的微分方程解出体重和密度在每一时刻的数值, 即可通过上式算得相应的生物量数值. 当然, 如想了解生物量的瞬时变化, 亦可将式 (5) 的两端对时间求导数, 再结合式 (1) 和 (2) 得到生物量的变化率.

应该指出, 上面所列各微分方程的右端粗看起来是简单的, 但欲求得它们, 还要经过比较复杂的推算过程. 下面一段将针对方程右端各项构造有关的生物学机制公式.

三、机制公式的组成及其生物学解释

前面用一系列微分方程从不同侧面描述了消费者亚系统中各消费者的动态变化. 这意味着, 利用数学的抽象性特点, 可把系统中各个量之间的关系和变化以简明的数字形式总结之, 也就是可以将通过研究实践认为是重要的众多信息组成一个具有有机联系的

整体。为使构造的模型能满意地解释已获得的资料，表达系统的结构和功能，进而起到分析和预测等作用，应该阐明方程右端每一项的具体含义和来源，这正是构造机制公式的出发点。

1. 密度方程中的有关机制公式

首先给出出生率 b_i 的诸式：

$$b_1 = 0 \quad (6)$$

$$b_2 = \begin{cases} 0.033 & \text{当 } 115 \leq t \leq 175 \\ 0.02 & \text{当 } 175 \leq t \leq 205 \end{cases} \quad (7)$$

$$b_3 = 0.017 \quad \text{当 } 115 \leq t \leq 175 \quad (8)$$

$$b_4 = 0.0174 \quad \text{当 } 115 \leq t \leq 237 \quad (9)$$

$$b_5 = 0.03 \times [1 - 0.0145 \times (t - 162)] \quad \text{当 } 162 \leq t < 190 \quad (10)$$

$$b_6 = 0.0104 \quad \text{当 } 115 \leq t \leq 175 \quad (11)$$

上列的 b_1 到 b_6 依次代表羊、鼠兔、鼯鼠、角百灵、毛虫和香鼬的瞬时出生率，在非繁殖时期出生率为零。式中 t 表示时间，以天计数。由于藏羊为人工在天然草场放牧，人为地控制其数量，在模型运行期间也已过了繁殖期，故假定其出生率为零；由于人为地保持畜群无大的变动，因此令其死亡率为零。毛虫出生率为估算值。

鼠兔、鼯鼠和香鼬的出生率据有关的公式 (Golley, 1975) 加以修正，而按

$$b = \frac{L \cdot f \cdot S}{T} \quad (12)$$

计算之，上式中

L : 种群个体平均胎仔数

f : 妊娠(有胚胎)雌体占全部雌体的比例

S : 雌性比，即雌体在种群中的比例

T : 种群繁殖期

具体地说，平均胎仔数除以繁殖期，即 L/T 表示每一妊娠雌体平均每日新生个体数，再乘以 f ，得到每个雌体平均每日新生个体数，最后 LfS/T 即为在繁殖期间种群中每个个体每日的新生个体数，就是出生率 b 。

根据野外工作及有关结果 (梁杰荣, 1981)，鼠兔每年繁殖二次，其出生率亦分二个阶段计算。从4月下旬至6月下旬为繁殖盛期，此时 $T=60$ 天，将表1有关数据代入

表1 高原鼠兔繁殖参数

Table 1 Reproduction parameters for Plateau Pikas.

月 份 Month	繁殖情况 Reproduction		
	S: 雌兔/总数 Female/total (%)	L: 胎仔数 No. of embryos	f: 妊娠率(%) Pregnancy rate
Apr 4月	52.00	4.263	86.36
May 5月	66.00	5.190	59.76
Jun 6月	69.00	4.910	55.36
Mean 平均	62.30	4.788	67.16

(12)式, 得

$$b'_2 = \frac{4.788 \times 67.2\% \times 62.3\%}{60} = 0.0334$$

6月下旬至7月下旬的一个月期间, 种群中有30%左右参加繁殖, 再利用表1及 $T=30$, 得

$$b''_2 = \frac{4.788 \times 67.2\% \times 62.3\%}{30} \times 30\% = 0.020$$

生活在海北定位站地区的麝鼠的繁殖情况与鼠兔颇不同(郑生武, 1980), 每年繁殖一次, 繁殖时间是4月中到6月中. 从表2可见, 麝鼠繁殖盛期为4月下旬至5月中旬,

表2 高原麝鼠繁殖参数*

Table 2 Reproduction parameters for Plateau Zokors.

时 间 Time	繁殖情况 Reproduction		
	S: 雌鼠/总数 Female/total (%)	L: 胎仔数 No. of embryos	f: 妊娠率(%) Pregnancy rate
Apr. 4月 中旬 下旬	53.65	3.00	40.91
		2.89	
May 5月 中旬 下旬	68.23	2.81	92.92
		2.70	92.86
Jun. 6月 中旬 下旬	62.64	2.60	25.00
		2.00	
Mean 平均	61.25	1.50	
		2.74	62.92

* 此表据郑生武(1980)表2.4.5改制。

* From Zheng Shengwu (1980).

6月中旬前后有少量繁殖, 但妊娠鼠比例及胎仔数都已大幅度下降. 据此, 只取4月中至6月上旬计算, 繁殖期为60天. 将表2中 S , L , f 的平均值代入公式(12), 得 $b_3 = 0.0174$.

计算角百灵出生率的公式为:

$$b_4 = (\text{窝卵数} \times \text{孵化率} \times \text{雏鸟成活率} \times \text{繁殖率}) / \text{繁殖期}$$

据张晓爱(1982a)报道, 4月底至8月底为角百灵繁殖期(共122天), 其间两次繁殖率依次为40%和30%. 为简便计, 取两次繁殖率的平均值(35%)为整个繁殖期的繁殖率. 此时窝卵数要按二窝考虑, 即假定两次繁殖具相同的窝卵数, 并且孵化率和雏鸟成活率也一样, 按上式计算之, 得

$$b_4 = (4.56 \times 2 \times 78.3\% \times 85.1\% \times 35\%) / 122 = 0.0174$$

据 Moors(1977); 郑生武(1983); 梁杰荣等(1985)估算的香鼬数据为:

$$L = 5.25, f = 0.25, S = 0.5, T = 60$$

再按(12), 可求出

$$b_5 = \frac{5.25 \times 0.5 \times 0.25}{60} \times 0.95 = 0.0104$$

式中的0.95是香鼬幼体成活率(估计值).

消费者中除羊外皆为野生动物,为简便计,设它们的自然死亡率为负指数型式 (Picou, 1969), 即在不考虑出生时, 种群变化率为:

$$-\frac{dN}{dt} = aN$$

这里的 a 为死亡率, N 为种群密度. 上式蕴含着 $a = -\frac{1}{N} \frac{dN}{dt}$, 即 $a = -\frac{d \ln N}{dt}$, 将此微商用差商运算近似地估算之, 可得:

$$a = \frac{\ln N_0 - \ln N_t}{\Delta t} \quad (13)$$

以下就用此式计算死亡率, 其中 N_t , N_0 分别为时间 t 和 t_0 时种群的密度值, $\Delta t = t - t_0$ 为时间间隔.

——由于到 7 月份仍有少量鼠兔有繁殖现象, 故取 1980 年 8 月份数量为种群的最大稳定密度 (N_0), 而取 1981 年 4 月份数量为 N_t , 即在繁殖前夕的密度, $\Delta t = 273$ 天, 代入前式, 得鼠兔的死亡率 (记为 d_2):

$$d_2 = \frac{\ln 107.18 - \ln 22.55}{273} = 0.0057$$

类似地可算出麝鼠死亡率:

$$d_3 = 0.0033$$

据 1980, 1981 年间角百灵实测资料, 因 1980 年 12 月份观测值为繁殖后的最大数量, 故取 $N_0 = 3.61$, 4 月份 (繁殖前) 数做为 N_t ($= 2.48$), $\Delta t = 244$ 天, 算得 $d_4 = 0.00154$. 模型运行中, 毛虫死亡率 d_5 被设置成零, 目的是在模型中留一位置, 待取到较精确数值时代入之. 香鼬的死亡率取一经验数为 $d_6 = 0.002$.

前面曾提及, 模型中有时要将初级生产者和消费者统一编号. 其主要原因是, 不仅植物被动物啃食, 由于动物间存在有捕食与被捕食的关系, 有的动物可能是别种动物的食物, 如虫被鸟啄食, 鼠被鼬捕食等. 在研究消费者密度和摄食, 同化和代谢等涉及体重变化的机制时都要涉及到上述这种多层次的营养结构.

所谓第 j 种食物的被收获率 ha_j , 是指第 j 种食物被所有以其为食的消费者的每日采食量或收获量之和. 七种植物性食物的被收获率是 ha_1, ha_2, \dots, ha_7 . 当 $i = 1, \dots, 6$, ha_{i+7} 就依次代表第 1 至第 6 种动物性食物的被收获率, 接着统一编号, 即 $ha_8 (ha_{1+7}), \dots, ha_{13} (ha_{6+7})$. 考虑到羊除了被屠宰外, 不被别的动物捕杀, 其被收获率应为零; 又因模型未涉及捕食香鼬的动物, 故香鼬之被捕收获率亦为零.

为求得 ha_j , 先给出第 i 种动物对 j 种食物之收获率, 即:

$$ha_{i,j} = (af_i \cdot ak_{i,j}) \times 1.2 \quad (14)$$

$$i = 1, \dots, 6; j = 1, \dots, 13$$

式中 af_i ($i = 1, \dots, 6$) 表示第 i 种动物在单位面积上, 在实际可利用食物条件下的日食量; $ak_{i,j}$ ($i = 1, \dots, 6; j = 1, \dots, 13$) 表示在实际可利用食物条件下, 第 j 种食物在第 i 种动物的食物组成中上的比例. 由于动物采食过程中不可避免地出现漏食, 践踏、废弃等现象, (14) 中的因子 1.2 就包含有 20% 的食物浪费率. 再据定义, 可推得第 j 种食物的被收获率如下式所示:

$$ha_j = \sum_{i=1}^6 ha_{i,j} \quad (15)$$

$j=1, \dots, 13$

为求得 af_i 和 ak_i , j , 还需要一系列运算. 因为这两个量很难从野外或实验室工作中直接获取, 中间需要经过一些从生物学角度考虑能够实现的过程去求得它们. 后面在讨论与体重微分方程有关的机制公式时将给出其计算公式.

六种动物密度的阈值或最大环境容纳量是从野外观测资料中总结出来的 (表 3).

表 3 消费者密度阈值 (ke_i)

Table 3 Density threshold for consumers (ke_i).

消费者 Consumer	藏羊 Sheep	鼠兔 Pika	鼯鼠 Zokor	角百灵 Horned lark	毛虫 Insect	香鼬 Weasel
(只/米 ²) (Ind./m ²)	1.02×10^{-4}	240×10^{-4}	2.5×10^{-4}	7.0×10^{-4}	1.0	0.2×10^{-4}

体重变化过程复杂, 涉及到很多情况, 例如, 在各种条件下的摄食, 代谢状况, 运动, 竞争等, 其中与藏羊有关的问题已有初步研究 (皮南林, 1982). 这些内容都是通过生物学机制公式体现出来的.

(1) 食物摄入 不同动物有着各不相同的取食方式和手段, 对于四种哺乳动物采取类似的处理方式, 就是以其对能量的需要为基础, 确定对食物的摄入. 具体地说, 就是从计算基础代谢、静止代谢及运动代谢等, 并据之估算动物的总能量需要, 再求得对食物的需求 (Anway, 1978; Anway 等, 1972; Cole, 1976).

形如 aw^b 的幂函数, 已被认为是计算基础代谢率的合适公式, 本模型中将它用于计算能量需要及代谢等, 在研究能流时也将起着重要作用. 根据与四种哺乳动物有关的气体代谢数据, 可以导出它们的基础代谢公式, 表 4 列出了相应的 a (系数) 和 b (指数) 的数值.

表 4 函数 aw^b 的 a, b 值

Table 4 Values of a, b in function aw^b .

动物名称 Consumer	a	b	体 重 Weight	代 谢 单 位 (Unit)
藏羊 Sheep	82.46	0.76	千克 kg	千卡/日 kcal/day
鼠兔 Pika	4.705	0.75	克 g	毫升氧/小时 ml O ₂ /h
鼯鼠 Zokor	4.420	0.75	克 g	毫升氧/小时 ml O ₂ /h
香鼬 Weasel	31.85	0.94	克 g	毫升氧/日 ml O ₂ /day

由于实验动物取自海北定位站, 所得结果基本上反映高寒草甸的特点. 有了基础代谢, 可以计算环境温度对代谢的影响, 得到静止代谢或维持体温代谢 med (Kleiber, 1961; 王祖望等, 1979; 郑生武等, 1983). 先确定动物的临界温度 T_c (critical temperature) 当环境温度 T_e 大于或等于 T_c 时, med 等于基础代谢率 BM ; 当 T_e 小于或等于 0°C 时, med 等于 BM 的某个倍数; 而当 $0 < T_e < T_c$ 时, med 随温度的增加而减少, 写出表达式是:

$$med = BM \cdot cl \quad (16)$$

式中的 BM 是基础代谢, cl 是环境温度的函数, (图 2).

羊和香鼬的临界温度皆为 25°C , 在 0°C 时, 维持体温代谢率为基础代谢率的 2.1 倍 (Kleiber, 1961), 即当 $T_e = 25$ 时, $cl = 1$, 当 $T_e = 0$ 时, $cl = 2.1$, 由此推知 cl 的斜率

为 0.044, 即:

$$cl = 2.1 - 0.044 \times Te \quad (17)$$

从而

$$med_1 = 82.46 \cdot W^{0.76} \cdot cl \quad (18)$$

$$med_6 = 31.85 \cdot W^{0.94} \cdot cl \quad (19)$$

根据对海北地区鼠类气体代谢的研究 (王祖望等, 1979), 鼠兔和鼯鼠的临界温度分别为 27°C 和 25°C, 此时可由基础代谢公式算出单位代谢体重的代谢率是 $BM_2 = 4.765$ 和 $BM_3 = 4.42$. 又在 0°C 时, 平均代谢率为 11.595 和 10.446, 因此可导出 cl 的斜率分别是 0.253 和 0.241, 故有:

$$med_2 = (11.595 - 0.523 \cdot Te) \cdot W_2^{0.75} \quad (20)$$

$$med_3 = (10.446 - 0.241 \cdot Te) \cdot W_3^{0.75} \quad (21)$$

med_3 的右端中的环境温度 Te 是地温, 因鼯鼠在地下活动. 这两个公式与羊和香鼬在形式上稍有不同, 但实质上是一样的. 实际上, 当 $Te \leq 0$ 或 $Te \geq T_c$ 时, 代谢率分别为两个常数; 当 $0 < Te < T_c$ 时, 代谢与环境温度成一线性关系. 据 1980 年海北定位站气象观测报告, 当年 4 月至 10 月, 最低和最高温度分别为 0.94°C 和 15°C, 可见环境温度基本在 0°C 和 T_c 之间.

将羊、两种鼠的维持代谢都乘以 2, 香鼬的维持代谢乘以 1.4, 即为它们各自的基本能量需要 (Anway 等, 1972):

$$me_1 = med_1 \times 2 \quad (22)$$

$$me_2 = \begin{cases} med_2 \times 2 \times 1.6 & \text{当 } 115 \leq t < 163 \\ med_2 \times 2 & \text{当 } 163 \leq t < 223 \\ med_2 \times 2 \times 1.25 & \text{当 } t \geq 223 \end{cases} \quad (23)$$

$$me_3 = \begin{cases} med_3 \times 2 \times 1.35 & \text{当 } 115 \leq t < 180 \\ med_3 \times 2 & \text{当 } 180 \leq t < 223 \\ med_3 \times 2 \times 1.55 & \text{当 } t \geq 223 \end{cases} \quad (24)$$

$$me_6 = \begin{cases} med_6 \times 1.4 \times 1.4 & 130 < t < 190 \\ med_6 \times 1.4 \times 1.4 & t > 223 \\ med_6 \times 1.4 & \text{其他时间} \end{cases} \quad (25)$$

在式 (23) 中, 时间被分成了三段, 这是针对海北地区气候特点确定的. 高原上只有冷暖季之分, 四季不分明, 其周年变化一般按牧草生长节律分为三个物候期, 即草返青期 (相当春季, 115—162 天)、草生长盛期 (相当夏季, 163—223 天) 和草枯黄期 (相当秋冬季, 224—次年 114 天). 限于 10 月以后的气候条件, 有些野外工作难于进行, 故模拟时间至第 289 天 (即 10 月下旬) 为止.

此外, 在鼠兔公式中, 返青期多乘了一个常数 1.6, 这是考虑到在返青期鼠兔处于繁殖阶段, 加之成体换毛及草生长的尚不茂盛, 为了觅食等, 其活动量增加, 能量需要相应加大. 在枯黄期, 式中乘了一个常数 1.25, 因为此时鼠兔为了适应越冬保暖需要而换

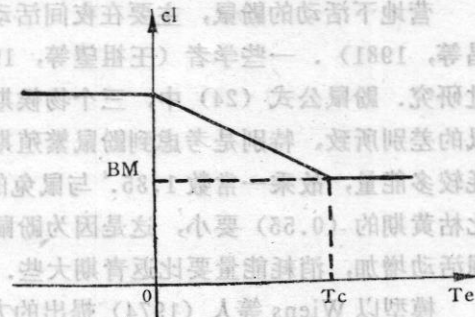


图2 环境温度对代谢率的影响

Fig. 2 Relationship between Metabolism rate and environment temperature.

毛, 由于牧草枯萎, 觅食逐渐困难, 都要消耗更多能量。

营地下活动的鼯鼠, 主要在夜间活动, 昼间只有少量活动(曾缙祥等, 1981a; 樊乃昌等, 1981)。一些学者(王祖望等, 1973)曾就鼯鼠数量, 食物同化及气体代谢进行过研究。鼯鼠公式(24)中, 三个物候期的划分与鼠兔的有所不同, 这是地下鼠与地面鼠的差别所致, 特别是考虑到鼯鼠繁殖期和哺乳等要延到6月底(第180天), 需要消耗较多能量, 故乘一常数1.35。与鼠兔的另一不同点是, 鼯鼠在返青期的系数(0.35)比枯黄期的(0.55)要小, 这是因为鼯鼠在枯黄期要大量贮存过冬食物, 构筑洞穴, 挖掘活动增加, 消耗能量要比返青期大些。

模型以Wiens等人(1974)提出的方法计算角百灵在30°C和0°C时的代谢公式:

$$am_1 = 1.572w_4^{0.62} \quad (26)$$

$$am_2 = 4.337w_4^{0.53} \quad (27)$$

再通过对上述两式算得的值进行线性插值求出角百灵的基础能量需要为:

$$me_4 = (am_2 + \frac{(am_1 - am_2)}{30} Tc) \times 1.4 \quad (28)$$

容易看出, 这个公式实际上与前面几个是完全相似的。

对有关昆虫的计算, 在后面统一处理(54)。香鼯公式(25)中两个补偿系数(同为0.4)的解释与鼠兔相似, 不再赘述。

下面的一些算式((29)-(35))都是用于计算动物的日食量的。显然, 动物在采食过程中, 对所碰到的食物不是平等对待的, 故有研究各种食物组成之必要。此处用 $ak_{i,j}$, 从一个侧面反映动物的食性, 前曾述及, 它的含义是在可利用食物条件下, 第 j 种食物在第 i 种消费者的食物组成中所占的比例, 则有:

$$ak_{i,j} = yk_{i,j} / \sum_{j=1}^{13} yk_{i,j} \quad (29)$$

$$i = 1, \dots, 6; j = 1, \dots, 13$$

式中 $yk_{i,j}$ 是一计算 $ak_{i,j}$ 之中间变量, 其定义为:

$$yk_{i,j} = \begin{cases} xk_{i,j}, & \text{当 } xc_j \leq \tau_j \\ xk_{i,j} \times (xc_j / \tau_j), & \text{当 } xc_j > \tau_j \\ 0, & \text{当 } xc_j \leq \theta_{hoj} \end{cases} \quad (30)$$

即在食物资源受限制时, 动物之食物组成。上式中几个符号的定义如下:

$xk_{i,j}$: 在理想食物条件下, 第 j 种食物在第 i 种消费者食物组成中占的百分比, 据实测估算(图3)。理想食物条件可理解为食物不受限制。

xc_j : 第 j 种食物的可利用生物量密度。

τ_j, θ_{hoj} : xc_j 的上下界限, 据实测值估算。

7种植物性食物的生物量密度, 即 j 等于1至7时的 xc_j , 实测值只能给出一些特定时刻的值, 然后采用拉格朗日(Lagrange)二次代数插值多项式计算出 xc_j 的瞬时值, 即令

$$xc_j = (CHV(N_j, X_j, Y_j, t) 0.456 - \theta_{hoj}) \times L_j \times (1 - pc) \quad (31)$$

这里的CHV(...)代表插值公式, 这种计算方法及线性插值法可在一般书中查到(胡祖焯, 1959; 清华大学等, 1974)。上式右端括号内各项为有关的变量: N_j 是插值变

量个数, x_i 自变量, y_j 因变量, t 时间变量. 初级生产者可利用生物量计算中还有两点要说明. 第一, 现存量都乘了一个常数 0.456 (据实测估算), 这是因为数据取自矮嵩

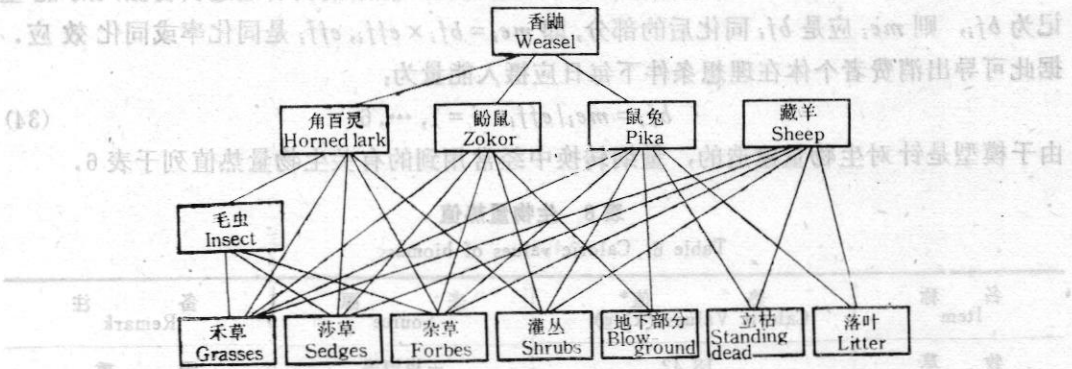


图3 消费者—生产者食物链及食物组成

Fig.3 The chain of food from producers to consumers and food components.

草草场, 而消费者多生活在灌丛草场, 故其生物量应按比例降低; 第二, 对于地上的牧草, 只有达到一定高度才能被动物利用, 因而要从地面生物量中减去不能被动物吃到的那部分, 称之为起始啃食高度, 模型中取生物量下限 tho_j 作为该高度下的生物量值. 式中的 L_j 为食物利用系数, 和资源条件有关 (表 5).

表5 植物性食物利用系数 (L_j)

Table 5 Availability coefficients of plant food.

植物 Plant	禾草 Grasses	莎草 Sedges	杂草 Forbes	灌丛 Shrubs	地下部分 Underground	立枯 Standing dead	落叶 Litter	来源 Source
L_j	0.5	0.5	0.25	0.08	0.30	0.25	0.20	估测 Estimation

式中的 pc 是用来表示鼯鼠对草场植被破坏程度的参数, 与鼠的密度有直接关系. 鼯鼠造成的危害主要指其掘洞形成的土丘覆盖植被、使之退化, 并啃断植物根部, 造成死亡, 生长层被洞道破坏等的累计效应. 模型对此采取了一种近似方法, 即将每公顷有 120 只鼠时定为严重危害, 此时食物利用率要降低 90%; 每公顷有 12 只鼠时, 定为轻度危害, 食物利用率要降低 10%, 同时假定破坏作用与密度成一幂函数关系, 则破坏作用可写成:

$$pc = 4 \times 10^5 \times N^{0.954} \quad (32)$$

而 $(1 - pc)$ 就表示去掉破坏作用后的可利用比例. 例如, 莎草的可利用生物量密度可用下式计算之:

$$xc_2 = (CHV(12, ax_1, ay_1, t) \times 0.456 - tho_2) \times 0.5 \times (1 - pc) \quad (33)$$

式中 ax_1 是时间节点, ay_1 是对应的生物量, t 为时间变量, 12 是节点数.

从 $YK_{i,j}$ 的构造 (式 (30)) 看出, 在食物资源充足时, 即 $xc_j > th_j$, 因子 xc_j / th_j 大于 1, 即动物可多吃些; 在一般食物条件下, 即 $xc_j \leq th_j$ 时, $YK_{i,j}$ 就是 $XK_{i,j}$; 而当 $xc_j \leq tho_j$ 时, 可供食用部分已小于食物下限 [式 (30)], 动物吃不到该种食物, 应转

吃别种食物或产生饥饿现象。注意到式 (29)，可知 $ak_{i,j}$ 表示在实际可利用条件下的食物组成。

如前所述， me_i 为第 i 种消费者的基本能量需要，如果消费者通过食物摄入的能量记为 bf_i ，则 me_i 应是 bf_i 同化后的部分，即 $me_i = bf_i \times eff_i$ ， eff_i 是同化率或同化效应。据此可导出消费者个体在理想条件下每日应摄入能量为：

$$bf_i = me_i / eff_i; \quad i = 1, \dots, 6 \quad (34)$$

由于模型是针对生物量建造的，量纲转换中经常用到的有关生物量热值列于表 6。

表 6 生物量热值
Table 6 Caloric values of biomass

名称 Item	热值* Caloric Values (kJ/g)	来源 Source	备注 Remark
牧草 Herbage	18.42 (4.4)	王祖望等 1980	干重 Dry weight
藏羊 Sheep	26.62 (6.3598)	皮南林等 1980	干重 Dry weight
鼠兔 Pika	6.91 (1.6510)	普绍祥等 (1981) ^b	鲜重 Fresh weight
鼯鼠 Zokor	6.61 (1.5779)	曾绍祥等 (1981) ^b	鲜重 Fresh weight
角百灵 Horned lark	22.87 (5.464)	张晓爱 (1982) ^b	干重 Dry weight

* 括号内为千卡 (kcal) 值，按 1 千卡等于 4.186 千焦耳 (kJ) 进行换算。

现在可得到每种消费者个体在理想食物条件下应有的日食量 (克/天) 的计算公式：

$$bt_i = bf_i / 4.4, \quad i = 1, 2, 3 \quad (35)$$

$$bt_4 = bf_4 / 6.2 \quad (36)$$

$$bt_5 = xf_5^* \cdot w_5 \quad (37)$$

$$bt_6 = bf_6 / 1.61645 \quad (38)$$

这些都是在不考虑诸如种群密度、种间竞争、食物选择、食物资源等情况下导出来的，以下将根据这些因素研究消费者在实际条件下的摄食问题。

动物在单位面积上的采食量与密度相联系，如果由于某种原因发生饥饿现象，则将当天的饥饿量加到下一天的日食量上去。此时，第 i 种动物在可利用食物条件下对所有可食用的食物应具有日食量是：

$$aha_i = \sum_{j=1}^{13} ak_{i,j} \times (bt_i + hun_i) \times pn_j, \quad i = 1, \dots, 6 \quad (39)$$

由于 $\sum_{j=1}^{13} ak_{i,j} = 1$ ，所以上式又可改写为

$$aha_i = (bt_i + hun_i) \times pn_i \quad (40)$$

式中 hun_i 是第 i 种动物的饥饿量 (克/天) [见式 (55)]，进一步要考虑的是动物的喜

* xf_5 为毛虫在理想食物条件下单位体重日食量，该量由输入参数给出估计值。

食性问题, 为此设置一个中间变量 $cf_{i,j}$, 它的含义是联系到喜食性时, 第 i 种消费者在可利用食物条件下对第 j 种食物的日食量, 即:

$$(61) \quad cf_{i,j} = \begin{cases} ak_{i,j} \times (bt_i + hun_i) \times pn_i & \text{当 } xc_k \geq thok, xc_k \leq tk \\ ak_{i,j} \times (bt_i + hun_i) \times pn_i \times Q & \text{当 } xc_k < thok \\ ak_{i,j} \times (bt_i + hun_i) \times pn_i \times Q1 & \text{当 } xc_k > tk \end{cases}$$

$$i = 1, 6; j = 1, \dots, 13 \quad (41)$$

$$(62) \quad cf_{i,j} = ak_{i,j} \times (bt_i + hun_i) \times pn_i \quad (42)$$

$$i = 2, 3, 4, 5; j = 1, \dots, 13 \quad (43)$$

上式中的几个符号交代如下:

xc_k : 一般地, xc_j ($j = 1, \dots, 13$) 代表第 j 种食物的可利用生物量, 已如前述, 而带脚标 k 者, 用于表示最喜食的食物, 就是动物首先食用的那种, 若其不足, 则转吃别种, 根据六种消费者的食性特点及资源情况, 它们的喜食性规定为: 羊、鼠兔及昆虫皆最喜食禾草, 鼢鼠喜食杂类草根, 角百灵喜食杂类草籽, 香鼬喜食鼠兔。

$$Q = \begin{cases} xc_k / thok & (xc_k / thok) < 0.6 \\ 0.6 & (xc_k / thok) < 0.6 \end{cases} \quad (43)$$

$$(82) \quad Q1 = \begin{cases} xc_k / tk & (xc_k / tk) < 1.2 \\ 1.2 & (xc_k / tk) < 1.2 \end{cases} \quad (44)$$

Q ($Q1$) 是据喜食性给出的调整因子, 将最喜食之食物生物量密度与该食物之下 (上) 界限进行比较, Q ($Q1$) 就等于两者的比值, 模型中取下限为上限的十分之一. 当 $xc_k < thok$ 时, 食量要减少; 当 $xc_k > tk$ 时, 食量要增加. 但这样的增加或减少实际上不能是无限制的, 所以对 Q 和 $Q1$ 规定了取值范围. 喜食性在本模型中对羊和香鼬的影响比其他动物大些, 因为羊喜食的食物也是鼠喜食的, 即鼠为羊的竞争者. 又香鼬喜食鼠兔, 当鼠兔数量变动时, 要影响香鼬的食量. 至于其余四种消费者, 可认为其喜食食物比较充足, 故未添加调节因子.

草场的可食牧草生物量是经常变化的, 当草场贮草量低于某一阈限值时, 消费者将产生饥饿, 随之体重也跟着下降, 把这个阈限称之为“临界贮草量”, 根据甘肃省武威地区高山草原改良中间试验的结果, 取为 537 公斤/公顷或 5.36×10^{-4} 克/厘米². 七种植物性食物中, 地下部分羊不能取食, 应从全部生物量 $DSUM$ 中减掉, 即:

$$DSUM1 = DSUM - xc_5 \quad (45)$$

如果剩余部分 ($DSUM1$) 少于临界贮草量, 则羊对除地下部分外的每种食物的食量 $cf_{i,j}$ 要按比例

$$DD = DSUM1 / 5.36 \times 10^{-4} \quad (46)$$

减少, 即摄食量为 $cf_{i,j} \times DD$, 由于 $DD < 1$, 显然比前少吃. 总结 (41) 和 (42), 可以写出 6 种消费者对每种食物的摄入公式:

$$(83) \quad cf_{i,j} = \begin{cases} cf_{i,j} & \text{当 } DD \geq 1 \text{ 时} \\ cf_{i,j} \times DD & \text{当 } DD < 1 \text{ 时} \end{cases} \quad (47)$$

$$i = 1, \dots, 6; j = 1, \dots, 13$$

现在考察鼠与羊争食牧草, 这是涉及鼠害的重要问题, 模型通过取食顺序体现之. 基本假设是鼠兔首先采食, 鼢鼠次之, 最后轮到藏羊, 也就是有

$$ab_j = xc_j - cf_{2,j} - cf_{3,j}; \quad j=1, \dots, 7 \quad (48)$$

即 ab_j 是第 j 种食物被两种鼠取食后剩余的部分。设 df_j 是据 (47) 确定的羊应吃到的第 j 种食物量，再用 $cf_{1,j}$ 代表羊能吃到的量，则：

$$cf_{1,j} = \begin{cases} ab_j, & ab_j > 0 \\ 0, & ab_j \leq 0 \end{cases} \quad (49)$$

$$j=1, \dots, 7$$

即羊是在两种鼠之后采食，但有时摄入的量 $cf_{1,j}$ 可能达不到需要量 df_j ，设其差额为

$$gf = df_j - cf_{1,j}, \quad j=1, \dots, 7 \quad (50)$$

即第 j 种食物不能完全满足羊的需求，这个不足量，将在取食下种食物量时得到补充，即把

$$cf_{1,j+1} = cf_{1,j+1} + gf \quad (51)$$

做为实际的 $cf_{1,j+1}$ ，也就是说，由于鼠的争食，羊若吃不足第 j 种食物，就在吃第 $j+1$ 种食物时将不足部分 (gf) 补上。如果可利用食物不能满足要求，就产生饥饿。

综合上述，就可得到每单位面积上，第 i 种消费者在实际可利用食物条件下的日食量为：

$$af_i = \sum_{j=1}^{13} cf_{i,j} \quad (52)$$

$$i=1, \dots, 6$$

由此即可算出，第 i 种消费者每个个体在实际可利用食物条件下的日食量是

$$rbf_i = af_i / pn_i, \quad i=1, 2, 3, 4, 6 \quad (53)$$

毛虫的公式增加了对体重的一点限制：

$$rbf_5 = \begin{cases} af_5 / pn_5 \\ (af_5 / pn_5) \times (twu_5 / w_5) \end{cases} \quad \text{当 } w_5 \geq twu_5 \quad (54)$$

上式中的 twu_5 是体重 w_5 的上限值。

至此，已经完成了对日食量的计算推导。现在需要计算饥饿和同化效应的公式。食物资源不能提供足够食物给消费者时，即产生饥饿，此时，消费者个体每日应摄入量 aha_i (式 (39)) 要大于其实际摄入量 af_i [式 (52)]，两者之差，就定义为饥饿量。计算中把头一天产生的饥饿量累加到第二天的日食量上，则饥饿时次日的日食量要增加。个体饥饿的表达式为：

$$hun_1 = \begin{cases} (aha_1 - af_1) / pn_1 \\ 0.025 \times w_1 \end{cases} \quad \text{当 } (aha_1 - af_1) / pn_1 \geq 0.025 \times w_1 \quad (55)$$

$$hun_i = \begin{cases} (aha_i - af_i) / pn_i \\ 0.01 \times w_i \end{cases} \quad \text{当 } (aha_i - af_i) / pn_i \geq 0.01 \times w_i \quad (56)$$

$$i=2, \dots, 6$$

显然，当 $aha_i \leq af_i$ 时，不产生饥饿。上面二个表达式右端第二部分的条件，是对饥饿量加的限制，羊在六种动物中算大型动物，其饥饿限折算成体重与另外五种有所不同。

消费者 (对食物) 的同化率是根据每种食物的 (被) 同化率计算的。限于技术上的困难，假定一种食物对所有消费者都具有相同的同化率 (表 7)，这是一种简单化的处理方式。由此可推算出第 i 种消费者的同化率：

$$eff_i = \sum_{j=1}^{13} (ak_{i,j} \cdot ef_j) \quad (57)$$

$$eff_4 = (ef_3 \cdot 1.3) \times ak_{4,3} + \sum_{j=3}^{13} ak_{4,j} \times ef_j \quad (58)$$

表7 食物同化率 (ef_j)

Table 7 Efficiency of food assimilation (ef_j).

No.	1	2	3	4	5	6
食物名称 Food name	禾草 Grasses	莎草 Sedges	杂草 Forbes	灌丛 Shrubs	地下部分 Under ground	立枯 Standing dead
同化率 (ef _j)	0.66	0.66	0.60	0.60	0.53	0.60
No.	7	8	9	10	11	
食物名称 Food name	落叶 Litter	鼠兔 Pika	鼯鼠 Zokor	角百灵 Horneo lark	毛虫 Insect	
同化率 (ef _j)	0.60	0.78	0.79	0.87	0.79	

注: 表中数据由实测及经验估计得到。

容易看出, 消费者的同化率等于所有食物同化率与相应的食物组成比例之积的总和。由于角百灵的主要食物是昆虫和杂类草的草籽, 而作为输入量的 ef_3 是牧草的同化率, 一般认为草籽的同化率大于牧草同化率, 所以给 ef_3 乘一个常数 1.3, 它是由经验估算的。

(2) 总代谢量的计算 体重方程 [式 (2)] 右端共有两项, 第一项是日食量和同化率的乘积, 即 $rbf_i \times eff_i$, 就是第 i 种消费者同化摄入量, 动物依靠这部分能量维持其生命活动, 包括各种代谢需要及增长新组织等。现在要计算方程的第二项, 即总的代谢量 re_i 。总代谢量被分成四个部分分别讨论: 静止代谢率, 运动代谢率, 组织合成代谢率和繁殖代谢率。

羊及两种鼠的静止代谢有如下形式:

$$al_i = me_i / 2 / 4.4, \quad i = 1, 2, 3 \quad (59)$$

根据前面对 me_i 的计算, 可知此三种食草动物的静止代谢实际上是基本能量需要的一半, 另一除数 4.4 为牧草生物量热值。

角百灵和香鼯分别为杂食性和食肉动物, 基本能量需要的 1/1.4 作为静止代谢率 (Anway 等, 1972), 由于两者食物热值不同, 故其代谢公式分别写出:

$$al_4 = me_4 / 1.4 / 6.2 \quad (60)$$

$$al_6 = me_6 / 1.4 / 6.145 \quad (61)$$

运动代谢在动物的能量代谢中占有重要比例, 其一般公式可简记为:

$$ma = ac \times s \times w \quad (62)$$

式中 ac 为运动能量系数, 单位是千焦耳/(体重·距离), s 为运动距离, w 为体重。距离 $s = \bar{v}t$, \bar{v} 是平均速度, t 是运动时间。运动代谢和速度大小有直接关系, 但瞬时速度难以获得, 此处只好采用每天的运动距离。在定位站地区, 羊的啃食活动主要在坡地, 假

定在平地 and 登高活动间占的比为 6:4, 则可推得羊的运动代谢是:

$$ma_1 = (0.6 \cdot 0.59 + 0.4 \cdot 6.45) \times 10^{-3} \times veg_1 \times cv \times w_1 / 4.4 \quad (63)$$

式中 0.59 和 6.45 分别是羊在平地及登高运动时的能耗系数 (Blaxter, 1962), 平均速度 V_{eg} 为实测值, 活动时间 cv 与日照时间相同, 由内插公式算出.

类似地, 可以计算鼠兔, 麝鼠的运动代谢如下:

$$ma'_2 = 6.78 \times 10^{-3} \times veg_2 \times cv \times w_2 / 4.4 \quad (64)$$

$$ma'_3 = 8.17 \times 10^{-3} \times veg_3 \times (24 - cv) \times w_3 / 4.4 \quad (65)$$

在研究小哺乳动物的代谢模型时, 提出除位移运动消耗能量外, 保持各种姿态也要付出能量, 它是基础代谢率的 0.7 至 1.3 倍, 对鼠兔和麝鼠分别使用了 0.8 和 1.0, 由此两种鼠的修正后的运动代谢率为:

$$ma_2 = ma'_2 + 0.8 \times 0.124 \times w_2^{0.75} \quad (66)$$

$$ma_3 = ma'_3 + 1.0 \times 0.112 \times w_3^{0.75} \quad (67)$$

鸟、虫和香鼬的运动代谢率分别是:

$$ma_4 = (mc_4 / 1.4 / 6.2) \times 0.4 \quad (68)$$

$$ma_5 = 0 \quad (69)$$

$$ma_6 = 9.00 \cdot 10^{-3} \times veg_6 \times cv \times w_6 / 1.6145 \quad (70)$$

鼠和羊公式中的常数 4.4 为食物量热值, 这样得到的代谢值已由能量单位 (千卡) 转换为生物量 (克). 因毛虫资料不全, 假定 $ma_5 = 0$. 角百灵的运动代谢取其静止代谢的百分之四十 (Wunder 等, 1975), 而静止代谢又为基本能量需要的 1/1.4 (式 (28)). 麝鼠的活动时间主要是夜间, 故用 $(24 - cv)$ (曾绍祥等, 1981a).

现在推导组织合成代谢率, 为此令:

$$met_i = al_i + ma_i \quad (71)$$

$$i = 1, 2, 3, 4, 6$$

$$met_5 = 0.132 \times w_5^{0.84} \quad (72)$$

可见 met_i 是静止代谢与运动代谢之和. 再设一个中间变量为:

$$ads_i = rbf_i \times eff_i - met_i \quad (73)$$

$$i = 1, \dots, 6$$

易知 ads_i 是动物将食物同化后的能量与 met_i 之差, 称之为增益量. 它被用于生长动物的新组织. 但并非全部 ads_i 都用于此, 因为还要考虑在组织生长过程中也要消耗能量, 这部分消费即为合成代谢, 与动物类型有关, 具体形式是:

$$mog_i = \begin{cases} ads_i \times (1 - 4.4/7.78), & \text{当 } ads_i \geq 0 \\ ads_i \times (1 - 4.4/6), & \text{当 } ads_i < 0 \end{cases} \quad (74)$$

$$i = 1, 2, 3$$

这是食草动物的合成代谢率. 其中 7.78 千卡 (32.57 千焦耳) 是增长 1 克体重所需之能量 (Anway 等, 1972), 由此可知 $4.4/7.78 \times ads_i$ 即为合成组织的生物量, 从 ads_i 中除去这部分, 剩下的就是组织合成代谢. 此外, $ads_i < 0$ 意味着动物的摄入和输出量相比“入不敷出”, 此时动物的新陈代谢活动也要相应地降低. 这时动物生物量热值为 6 千卡, 即体重减少 1 克相当于 6 千卡 (25.12 千焦耳) 能量.

角百灵与香鼬之合成代谢为

$$mog_4 = \begin{cases} ads_4 \times (1 - 6.2/7.78) & \text{当 } ads_4 \geq 0 \\ ads_4 \times (1 - 5.7/6) & \text{当 } ads_4 < 0 \end{cases} \quad (75)$$

$$mog_6 = \begin{cases} ads_6 \times (1 - 1.6145/7.78) & \text{当 } ads_6 \geq 0 \\ ads_6 \times (1 - 1.6145/6) & \text{当 } ads_6 < 0 \end{cases} \quad (76)$$

最后考虑用于繁殖及哺乳的支出。模拟开始时（4月下旬），藏羊产羔期刚过，但哺乳要延至5月中旬，这期间取运动代谢的一半做为对繁殖代谢的估计，此种估计来自模拟计算：

$$mrp_1 = 0.5 \times ma_1, \quad \text{当 } 115 \leq t \leq 135 \quad (77)$$

啮齿动物雌体在繁殖期间的繁殖代谢一般认为是其静止代谢的50%左右（Grodzinski, 1967），种群成体平均繁殖代谢约为20—25%。而种群平均繁殖代谢涉及到种群的成体比及种群密度，如对鼠兔有：

$$mrp_2 = 0.20 \times (me_2/2) \times 0.24 \times 10^{-6} / pn_2 \quad \text{当 } 115 \leq t \leq 205 \quad (78)$$

式中0.20是种群成体平均繁殖代谢系数， 0.24×10^{-6} 是种群初始密度，头三项乘积得到种群成体的繁殖代谢总合，再除以瞬时密度 pn_2 ，即得到包括新生个体在内的种群平均个体繁殖代谢。类似地，可求得鼯鼠的繁殖代谢：

$$mrp_3 = 0.25 (me_3/2) \times 0.11 \times 10^{-6} / pn_3 \quad \text{当 } 115 \leq t \leq 175 \quad (79)$$

其中的有关参数和常数与鼠兔相似，鼯鼠的繁殖代谢起作用时间是4月下旬到6月下旬，鸟的繁殖代谢取其基本能量需要的20%即：

$$mrp_4 = me_4 \times 0.2 \quad (115 \leq t \leq 237) \quad (80)$$

鼯和毛虫因资料不足，其繁殖代谢暂取为零。

总结以上过程，消费者的代谢率可用下式概括之：

$$re_i = al_i + ma_i + mog_i + mrp_i \quad i = 1, 2, 3, 4, 6 \quad (81)$$

$$re_5 = 0.132 \times w_5^{0.84} \quad (82)$$

全部微分方程及其右端有关的主要机制公式的组建至此结束，从而完成了消费者亚系统动态模型的构造。进一步的工作是，根据已构造的模式提出相应的解算方法，编制程序，在计算机上进行动态模拟计算，并对所得结果进行分析讨论。这些将有另文予以叙述。

四、小 结

QHB模型应用非线性微分方程（组）刻画了消费者生物量（基本状态变量）在特定的空间——海北高寒草甸定位站和特定时间——草生长期内的动态变化。

由于海北地区日照时间长（年日照时数达到2600小时左右），太阳辐射强，雨热同季，日温差大（达 14.3°C ），有利于牧草光合作用，牧草的营养成分较高。据分析，夏季草场青草含粗蛋白质11—15%左右（杨福圃，1981；刘振魁，1982）。此时，食草动物的食物在质量和数量上都得到满足；但该地区同时具有气温偏低（年均温低于 0°C ），寒冷期长，暖季短等不利气候条件，造成天然食物供应的季节性不平衡。草畜

之间这种供需矛盾以及鼠类的破坏作用造成了草场过牧,特别表现在羊只的“春乏”现象上,这在模型中都已有所反映.此外,结合模拟结果,除了可以了解动物种群的数量和体重等动态变化外,还可以深入认识草场上生物群落的内部结构、机理等,也为构造物质循环和能流模型提供基础.

QHB是研究生物量的模型,但在考虑具体机制时,如研究动物的日食量,实际上是围绕动物的能量需求进行分析的,这是一个尝试.

在分析能量平衡时,随动物排出粪便损失的能量,动物尸体腐败过程中能量的转换等,在总的能量平衡中都占有相当的比重,模型中只列出了二个微分方程给予解释性计算,没有多加探讨.其他一些工作,诸如研究草畜关系的放牧强度试验,动物的年龄结构分析等,限于条件也暂未顾及,对系统的认识有待进一步深入.

参 考 文 献

- 王祖望,李俊荣,梁杰荣 1973 中华鼯鼠的数量变动与繁殖特点.灭鼠和鼠类生物学研究报告,第一集:61—72.科学出版社.
- 王祖望,梁杰荣,李俊荣 1975 鼯鼠数量与地面痕迹的关系.灭鼠和鼠类生物学研究报告,第二集:83—93.科学出版社.
- 王祖望,曾缙祥,韩永才 1979 高原鼠兔和中华鼯鼠气体代谢的研究.动物学报 25(1): 75—84.
- 王祖望,曾缙祥,韩永才,张晓爱,1980,高山草甸生态系统——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—194.
- 皮南林 1973 高原鼠兔的食性及食量研究.灭鼠和鼠类生物学研究报告,第一集:91—102.科学出版社.
- 皮南林,曾缙祥 1980 藏系绵羊产肉性能及体组织热值的研究.中国畜牧杂志,第5期.
- 皮南林 1982 高寒草甸生态系统绵羊种群能量动态的研究. I. 藏系绵羊日食量及粪、尿量测定.高寒草甸生态系统,甘肃人民出版社.
- 刘季科,张云占,辛光武 1980 高原鼠兔数量与危害程度的关系.动物学报 26(4): 378—385.
- 刘振魁 1982 试论青海高寒草原保持畜草平衡的主要措施.中国草原 1: 17—19.
- 张晓爱 1982a 高寒草甸十种雀形目鸟类繁殖生物学研究.动物学报 28(2): 189—199.
- 张晓爱 1982b 高寒草甸鸟体热值及其季节变化.高寒草甸生态系统.甘肃人民出版社.
- 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(2): 156—166.
- 孙儒泳,王祖望 1982 陆地生态系统次级生产力的研究(II) 生殖生产量和生长生产量估计法.动物学杂志 1: 55—59.
- 肖云峰,梁杰荣,乐炎舟,谢文忠 1981 木格滩地区中华鼯鼠的分布及其对草场植被的影响.兽类学报, 1(1): 57—66.
- 郑生武 1980 中华鼯鼠的繁殖研究.动物学研究 1(4): 465—477.
- 郑生武,曾缙祥,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.
- 杨福园 1981 高山嵩草草地的生态学特点及其利用问题.中国草原.
- 施银柱,樊乃昌,王学高,何新桥 1978 高原鼠兔种群年龄及繁殖的研究.灭鼠和鼠类生物学研究报告,第三集:107—117.科学出版社.
- 梁杰荣,肖云峰 1978 鼯鼠和鼠兔数量的相互关系及其对草场植被的影响.灭鼠和鼠类生物学研究报告,第三集:118—124.科学出版社.
- 梁杰荣,1981 高原鼠兔的家庭结构.兽类学报 1(2): 159—165.
- 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,第4集,85—90页.科学出版社.
- 胡祖焯 1959 计算方法.高等教育出版社.
- 清华大学,北京大学《计算方法》编写组,1974,计算方法(上册).科学出版社.
- 曾缙祥,王祖望,韩永才 1981a 五种小哺乳动物活动节律的初步研究.兽类学报 1(2): 189—197.
- 曾缙祥,王祖望,韩永才,何海菊 1981b 高山草甸小哺乳动物身体热值、水分和脂肪,含量的季节变化.动物学报 27(3): 292—298.
- 樊乃昌,谷守勤 1981 中华鼯鼠的洞道结构.兽类学报 1(1): 67—72.
- Anway, J. C., and Brittain, E. G., Hunt, H. W., Innis, G. S., Parton, W. J., Rodell, C. F., Sauer, R. H., 1972. ELM: Version 1. 0. US/IBP Grassland Biome Tech. Rep. No. 156. Fort Collins: Colorado State Univ., 285pp.
- Anway, J. C., 1978, A mammalian consumer model for Grassland. In: Innis, G. S. (ed.), Grassland

- Simulation Model. Springer-Verlag, New York pp. 89-125.
- Blaxter, K. L., 1962, The Energy Metabolism of Ruminants.
- Bledsoe, L. J., Francis, R. C., Swartzman, G. L., Gustafson, J. D., PAWNEE: A grassland ecosystem model, US/IBP Grassland biome Tech. Rep. No. 64. Fort Collins: Colorado State Univ., 1971.
- Cole, G. W. (ed.) 1976, ELM; Version 2. 0. Range Science Department Science Series, No. 20A. Fort Collins: Colorado State University.
- Forrester, J. W., 1961, Industrial Dynamics. MIT Press, Cambridge, Mass.
- Golley F. B., Petruszewicz, K., Ryszkowski, L., 1975, small mammals; their productivity and population dynamics. In Golley, F. B., et. al., (ed.): International Biological Programme 5. pp 153-172. Cambridge University Press.
- Grodzinski, W. and Andrzej Gorecki, 1967, Daily energy of small rodents, In Polish Academy of Science Institute of Ecology: International Biological Programme PT Secondary Productivity of Terrestrial Ecosystem, pp. 295-314.
- Grodzinski, W., Klekowaki, R.Z., Duncan, A., 1975, Methods for Ecological Bioenergetics, (IBP Handbook No. 24). Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Melbourne, pp. 367.
- Innis, G. S., 1975, The role of total system models in the Grassland Biome study. In: System Analysis and Simulation in Ecology, B. C. Patten(ed.), New York: Academic Press, Vol. III. pp. 13-47.
- Innis, G. S. and O'neill, R.V.(eds), 1979, System Analysis of Ecosystems, pp 211-386, International Co-operative Publishing Houses Fairland, Maryland.
- Kleiber, M., 1961, The Fire of Life. John Wiley & Sons, New York, p454.
- May, R. M., 1973, Time-delay versus stability in population models with two and three trophic levels, Ecol. 54, 315-325.
- Moors, P. J., 1977, Study of the metabolism, food consumption and assimilation efficiency of a small carnivore the weasel (*Mustela Nivalis*), Oecologia (Berl.) 27: 185-202.
- Pielou, E. C., 1969, An Introduction to Mathematical Ecology, New York, Wiley.
- Wiens, J. A., and Innis, G. S., 1974, Estimation of energy flow in bird communities: a population bioenergetics model, Ecology, 55: 730-746.
- Wunder, B. A., 1975, A model for Estimating Metabolic Rate of Active or Resting Mammals, J.theor. Biol. 49: 345-354.

STUDY ON THE BIOMASS DYNAMIC MODEL OF CONSUMER SUBSYSTEM OF THE ALPINE MEADOW ECOSYSTEMS

II. A STRUCTURE OF THE BIOMASS DYNAMIC MODEL FOR CONSUMER SUBSYSTEM

Wei Shanwu, Zhou Li, Wang Zuwang, Pi Nanlin

Liang Jierong, Liu Jike, Zheng Shengwu and Zhang Xiao'ai
(Northwest Plateau Institute of Biology, Academia Sinica)

A consumer subsystem biomass dynamic model of the alpine meadow ecosystem (called QHB) is a deterministic mathematical model with a view to understanding its structure and function and to predicting some properties of the system, A simulation calculation has been done successfully at IBM-PC/XT.

In the area of Haibei Research Station, some major consumers, such as Tibetan sheep, plateau pikas (*Ochotona curzoniae* Hodgson), plateau zokors (*Myospalax fontanierii* Milne-Edwards), Horned tarks (*Eremophila alpestris*) and alpine we-

asels (*Mustela altaica*), have been studied to a varying extent from various angles in the previous decade. In the meantime, the principal vegetable types, e. g. major plant communities and their production in that area have been approached. QHB is built with the help of the above mentioned conditions and experiences of other researchers (Bledsoe, *et al.*, 1971; Anway, 1978; Cole, 1975).

The process of solving the problems could be illustrated in Figure 1.

Construction of the model

Objectives: 6 consumers and dynamics of their biomass.

Hypotheses:

1. The instantaneous values of plant biomass are found with an algebraic interpolating function among standing crops per month.
2. The amount food intake and metabolism are both principal factors which have an effect on the body weight of animals.

The amount of food intake per day is determined by energy requirement and it is also affected by the proportion of the diet, food intake order, assimilation efficiency and so on.

Metabolism expenditure is divided into 4 parts: rest, movement, organism growth and reproduction.

3. The density variation of the animals is controlled by birth rate, death rate and harvest rate. A set of nonlinear differential equations is used to describe the dynamic of density and weight:

$$\frac{dpn_i}{dt} = p n_i (b_i - d_i) \left(1 - \frac{p n_i}{k e_i}\right) - [h a_{i+7} + h m k_i] / w_i + x i m_i - e m_i$$

$$i = 1, \dots, 6$$

where

$p n_i$ —density of the animals in group i , $i=1$ to 6 are Tibetan sheep, plateau pikas, plateau zokors, alpine weasels and insects respectively.

w_i —average weight of individual the in i th animal group

b_i —instantaneous birth rate of the i th animal group

d_i —instantaneous death rate of the i th animal group

$k e_i$ —upper weight threshold of the i th animal group

t —time

$h a_{(i+7)}$ —harvest rate of i th animal group

$h m k_i$ —destroy rate of i th animal group

$x i m_i$ [$e m_i$]—immigration [emigration] rate of i th animal group.

Body weight equation:

$$\frac{dw_i}{dt} = rbf_i \cdot eff_i - re_i$$

$$i = 1, \dots, 6$$

where

rbf_i —food intake rate for the i th animal group

eff_i —assimilation efficiency of the i th animal group

re_i —total metabolism rate of the i th animal group.

The dynamic of biomass for the animal group is indicated by a product of weight and density:

$$c_i = w_i \cdot pn_i \quad i = 1, \dots, 6$$

The following are equations for feces and death materials:

$$\frac{dfe}{dt} = \left(\sum_{i=1}^6 (1 - eff_i) \cdot af_i \right) - hs$$

$$\frac{dad}{dt} = \left(\sum_{i=1}^6 xc_{i+7} \cdot d_i \right) - ha$$

$$i = 1, \dots, 6$$

where

fe —total biomass of animal feces

ad —total biomass of death materials from animals

af_i —food intake rate of the i th animal group, per unit area, under actual availability conditions

xc_i —biomass density of consumed species, xc_i will be that of animal as >7

hs, ha —harvest rate of feces and animal death materials by microbes.

Results and discussions

QHB describes dynamic changes of biomass for 6 consumers that occur in Haibei alpine meadow from green-up period to withering. 6 animal species are the representatives of the major consumers only, simulation results, parameters and formula may give an expression to some characteristics of the consumers in the alpine meadow since most of the data are taken from Haibei Research Station.

The model could provide some important informations related to the consumers. First, the amount of food becomes seasonally unsteady due to the climate, soil conditions and so on. By using food composition, grazing level and hunger formation, the model simulated a relationship of "supply and demand" between consumers and its food. The competition between pikas and sheep and damaging level to the grassland done by mice are also simulated according to the mechanism of the grazing priority of pikas over sheep and the similarity of the two animals in their preference to certain food.