

高寒草甸生态系统消费者亚系统 生物量动态模型的研究

Ⅲ. 消费者亚系统生物量动态模型的 模拟过程与结果讨论

周立 王祖望 魏善武 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、模拟过程

(一) 计算方法

消费者亚系统模型是由一组非线性常微分方程混合代数方程来描述的解释性模型。所考虑的6种消费者的密度、体重及全部消费者的死亡物质、粪便生物量是通过求解相应生态量的14维常微分方程组的初值问题来获得的。尔后,再利用代数方程求得作为状态变量的各消费者种群的生物量;因此,模型模拟的关键计算方法是常微分方程组初值问题的数值积分方法。若采用向量形式,该微分方程组初值问题可以简洁地写为

$$\begin{cases} \frac{d\tilde{V}}{dt} = f(V, P, D, t) \\ \tilde{V}(t_0) = \tilde{V}_0 \end{cases} \quad (1)$$

其中:

\tilde{V} : 部分状态向量

P : 参数向量

D : 外界驱动向量

f : 函数向量

t : 时间变量

t_0 : 模型模拟的初始时间

\tilde{V}_0 : 部分状态向量 \tilde{V} 在 t_0 时的值,即部分状态向量 \tilde{V} 的初始值

V : 系统的状态向量, \tilde{V} 是由 V 的部分分量组成的

在这组常微分方程中,时间 t 是唯一的独立变量。状态变量 V 是时间 t 的函数,确定系统的每时每刻的状态,是可以实际测量的生态量;它的分量包括各消费者的数量、个体平均体重及全部消费者的死亡物质、粪便生物量(这些变量构成了部分状态向量 \tilde{V}),

还有各消费者的生物量，各初级生产者的生物量和时间标志。参数向量 P 是描述消费者的特定环境和特定消费者种群的一组输入参数，不同的值代表不同的环境和不同的消费者种群，一般说来，它也是时间 t 的函数。 D 的分量是气温，0—20 毫米地温，日照时间等描述气候条件的量，作为输入参数是模型的边界量，它是处于系统最外围的系统驱动量。在本模型中只是利用这些量的历史记录值，并不研究产生这些量的过程和机制规律。函数向量 f 表示部分状态向量 \tilde{V} 随时间 t 的变化率，它的分量是依赖于繁多因素的多变量函数，其非线性可以在机制公式中发现。由于状态向量 V 实质上还是 P, D 的函数，增加了函数关系的复杂性，甚至无法用一个明显的解析式把 f 表示出来。求解初值问题 (1)，无论使用什么样的计算方法，必须计算函数向量 f 。为了得到 f 的一个向量值，需要进行繁琐、冗长并按一定的逻辑顺序地对机制公式进行计算，这使得定性分析十分困难，解析解几乎不可能得到。因此，我们只能借助于电子计算机计算其离散数值解，在此基础上进行某些定性和定量的分析。从这个意义来说，消费者亚系统模型是一个计算机模型。

由于只知道初值 \tilde{V}_0 ，而其他时刻的 \tilde{V} 值难以估计，故采用显式单步数值积分方法，即只用前一时间节点的 \tilde{V} 值，推算当前时间节点上 \tilde{V} 值。为了减小数值解的误差，要求截断误差是高阶的。为保证精度和尽可能地减少计算量，所采用的数值积分方法应该有局部误差估计表达式，并以此根据精度控制变步长，使得在解的平滑区域上有较大的步长。综合以上考虑，我们选用四阶 Runge-Kutta 方法的变形 Runge-Kutta-Merson 四阶单步显式带精度控制变步长数字积分方法求解初值问题 (1)。

已知初值 $\tilde{V}(t_0) = \tilde{V}_0$ ，计算 (1) 的解 $\tilde{V}(t)$ 在 $t = t_0 + h$ 时刻的近似值，Runge-Kutta-Merson 方的推算公式为：

$$\begin{aligned}
 K_1 &= \frac{1}{3} hf(V_0, P(t_0), D(t_0), t_0) \\
 V_1 &= V_0 + K_1 \\
 K_2 &= \frac{1}{3} hf\left(V_1, P\left(t_0 + \frac{h}{3}\right), D\left(t_0 + \frac{h}{3}\right), t_0 + \frac{h}{3}\right) \\
 V_2 &= V_0 + \frac{1}{2} K_1 + \frac{1}{2} K_2 \\
 K_3 &= \frac{1}{3} hf\left(V_2, P\left(t_0 + \frac{h}{3}\right), D\left(t_0 + \frac{h}{3}\right), t_0 + \frac{h}{3}\right) \\
 V_3 &= V_0 + \frac{3}{8} K_1 + \frac{9}{8} K_3 \\
 K_4 &= \frac{1}{3} hf\left(V_3, P\left(t_0 + \frac{h}{2}\right), D\left(t_0 + \frac{h}{2}\right), t_0 + \frac{h}{2}\right) \\
 V_4 &= V_0 + \frac{3}{2} K_1 - \frac{9}{2} K_3 + 6K_4 \\
 K_5 &= \frac{1}{3} hf\left(V_4, P(t_0 + h), D(t_0 + h), t_0 + h\right) \\
 V_5 &= V_0 + \frac{1}{2} K_1 + 2K_4 + \frac{1}{2} K_5 \\
 \tilde{V}(t_0 + h) &\approx V_5
 \end{aligned}$$

其中, h 是计算数值解的时间步长 (时间间隔), $K_1, K_2, K_3, K_4, K_5, V_1, V_2, V_3, V_4$ 是过渡向量, V_5 是 (1) 式的解 $\tilde{V}(t)$ 在时刻 $t = t_0 + h$ 的近似值, 若 $\tilde{V}(t)$ 充分光滑, 则有:

$$V_5 = \tilde{V}(t_0 + h) + O(h^5) \quad (3)$$

$O(h^5)$ 表示截断误差为步长 h 的 5 阶同阶量.

重复地执行这样一组计算公式, 可以推算出 $\tilde{V}(t)$ 在任何节点 $t = t_0 + nh$ ($n = 1, 2, \dots$) 上的近似值.

Runge-Kutta-Merson 方法有如下的绝对误差估计:

$$E = \frac{1}{5}(V_4 - V_5) = \frac{1}{5}K_1 - \frac{9}{10}K_3 + \frac{4}{5}K_4 - \frac{1}{10}K_5 \quad (4)$$

引入相对误差向量 ER

$$ER_i = \frac{E_i}{V_{5i}} \quad (i = 1, 2, \dots, m) \quad (5)$$

其中:

E_i : 向量 E 的第 i 个分量

V_{5i} : 向量 V_5 的第 i 个分量

m : 初值问题 (1) 的维数 (这里等于 14)

E 及 ER 是步长 h 的函数. 步长变化是这样由精度控制: 对于事先给定的数值解精度 ϵ , 当

$$\|ER\|_m \geq \epsilon \quad (6)$$

时 ($\|\cdot\|_m$ 表示向量 m 模), 则将时间步长 h 缩小一半, 重新按 Runge-Kutta-Merson 方法计算 (1) 在 $t = t_0 + h/2$ 点的数值解, 由 (4), (5) 式得到的误差向量 ER 如仍不满足精度要求, 即 (6) 式成立, 将 $\frac{h}{2}$ 再缩小一半重新计算, 直到某一步长 $\frac{h}{2^l}$ 时 (l 是某一正整数)

$$\|ER\|_m < \epsilon \quad (7)$$

则说明 (1) 在 $t = t_0 + h/2^l$ 点的数值解的精度满足要求. 在此基础上重复上述过程再去计算在下一时刻 $t = (t_0 + h/2^l) + h/2^l$ 的解的近似值, 此时仍需用精度控制步长. 若当步长为 h 时

$$\|ER\|_m < \epsilon/32 \quad (8)$$

则说明步长 h 过小, 采用二倍步长计算下一时刻 $t = t_0 + h + 2h$ 的近似值, 以减少运算时间, 此时仍要求精度 ϵ 控制步长.

在用 (2) 式求解 (1) 的过程中, 步长随着解的平滑程度在变化, 但数值解的误差始终满足精度 ϵ 要求.

由常微分方程的数值积分理论 (Gear, 1971) 可知, Runge-Kutta-Merson 方法是一个收敛的数值方法, 其截断误差为 $O(h^5)$, 即当 $h \rightarrow 0$, (1) 的数值解收敛于解析解; 因此, 随着步长按对分的办法缩小, 总能使误差满足精度要求 [(7) 式成立.]

注意 (2) 式, 用 Runge-Kutta-Merson 方法求 (1) 的解在时刻 $t = t_0 + h$ 的近似值时, 即使步长 h 使得近似值满足精度要求, 也要 5 次计算右端函数向量 $f(V, P, D, t)$ 的值, 当 h 不满足解的精度要求时, 计算右端函数向量的次数就要成倍增加. 函数

向量 $f(V, P, D, t)$ 没有一个明显直观的解析表达式, 而是一系列生物学机制公式的组合, 必须从参数 (包括驱动变量参数) 和状态向量出发, 按一定的顺序逐个计算机制公式, 才能得到其在一点的值. 这就意味着模型的模拟必然伴随着庞大的计算量, 而且随着对数值解的精确程度的提高, 计算量将成倍的增加.

在本模型的计算机模拟过程中, 为了减小计算量而又不损失太多的数值解精度, 我们选取精度控制 $\varepsilon = 0.01$, 初始时间步长 $h = 0.5$ 天. 由于宏观的生物学测试手段的限制, 输入参数和初始值的误差比较大, 这种误差对初值问题 (1) 的解的扰动是显著的, 因此, 即使精度控制 ε 取的很小, 也未必能获得更准确的数值解. 为了提高运算速度, 在编制程序时, 还限制步长 h 的对分次数 $l \leq 10$, 即积分的最小步长为 $h/2^{10} = 0.5 \text{ 天} / 2^{10} = 42.16$ 秒. 一般说来, 只有在解的个别不光滑点, 精度不能满足才达到该最小步长, 大多数情况下, 满足精度的步长远大于该最小步长, 也就是说, 牺牲的只是个别的精度而换取的是普遍的运算速度的提高.

鉴于 $f(V, P, D, t)$ 的复杂性, 特列出它的计算顺序表, 该表列出了各消费者机制公式主要计算顺序:

1. 估计第 i 种消费者的个体每日能量需要 $MET_i = \text{基础代谢} \cdot (\text{温度效应} \cdot \text{热增量}) \cdot \text{运动系数}$
2. 计算各种可利用食物在第 i 种消费者食物组成中所占百分比 AK_{ij}
3. 计算第 i 种消费者的食物同化率 EFF_i
4. 计算第 i 种消费者在单位面积上的理想日食量 AHA_i
5. 计算第 i 种消费者的喜食性指标 Q 及在喜食性影响之下在单位面积上对每种食物的日食量 CFD_{ij}
6. 计算由于食物资源限制及高原鼠兔、高原麝鼠、藏羊对食物的竞争之下, 在单位面积上第 i 种消费者对第 j 种食物的实际日食量 CF_{ij}
7. 计算在单位面积上第 i 种消费者对各种食物的实际总日食量 $AF_i = \sum_{j=1}^{13} CF_{ij}$
8. 计算第 i 种消费者个体饥饿量
 $HUN_i = (\text{单位面积理想日食量 } AHA_i - \text{单位面积实际日食量 } AF_i) \div \text{密度 } Pn_i$
 $HUN_i = 0$; 当上式算出 $HUN_i < 0$ 时
9. 计算第 j 种食物的收获率 HA_j
10. 计算第 i 种消费者的出生率 B_i , 死亡率 D_i
11. 计算第 i 种消费者的迁入率 XIM_i 和迁出率 EM_i
12. 计算第 i 种消费者个体的运动代谢和繁殖代谢 MA_i
13. 通过能量平衡, 计算第 i 种消费者个体的食物结余 $ADSB_i$ 和合成组织代谢
14. 计算第 i 种消费者个体全部代谢之和 RE_i
 $RE_i = \text{静止代谢} + \text{运动代谢} + \text{繁殖代谢} + \text{组织代谢}$
15. 计算 $f(V, P, D, t)$

由于在消费者亚系统模型中没有构造与其紧密相连的初级生产者子模型, 作为初级消费者食物资源的各种植物的生物量, 也以输入参数的形式输入到本模型. 各种植物的生物量密度用每月一次的野外观测值以离散形式给出, 并通过二次多项式插值获得瞬时

生物量密度。

日照时间相对稳定，每5天给出一个观测值作为输入参数，再通过二次多项式插值得到各天的日照时间。

采用Lagrange二次插值多项式进行插值，对于插值点 t ，在时间节点中选取最靠近 t 的三个相邻节点 t_{i-1} ， t_i ， t_{i+1} ，设该三个节点的函数值分别为 y_{i-1} ， y_i ， y_{i+1} ，构造多项式：

$$y = \frac{(t-t_i)(t-t_{i+1})}{(t_{i-1}-t_i)(t_{i-1}-t_{i+1})} \cdot y_{i-1} + \frac{(t-t_{i-1})(t-t_{i+1})}{(t_i-t_{i-1})(t_i-t_{i+1})} \cdot y_i + \frac{(t-t_{i-1})(t-t_i)}{(t_{i+1}-t_{i-1})(t_{i+1}-t_i)} \cdot y_{i+1} \quad (9)$$

计算在插值点 t 处的 y 值。

(二) 程序设计

根据模型结构的特点及采用的计算方法，采用结构式程序设计方法，程序文件由若干模块连结而成。首先把机制公式按着生物学含意分成若干组，每组的计算由一个子程序实现。随后编制计算部分状态向量变化率 $f(V, P, D, t)$ 的带参数子程序DER，它按着计算的顺序依次调用机

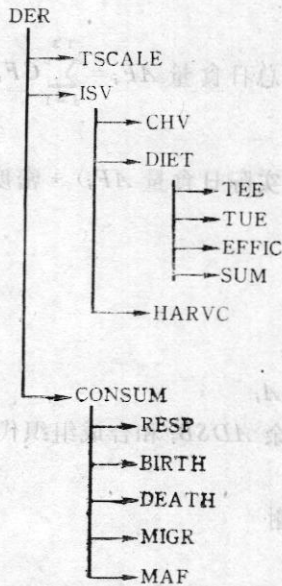


图1 主子程序 DER 调用其他子程序流程图

Fig. 1 A flow chart of basic subroutine DER calling other subroutines.

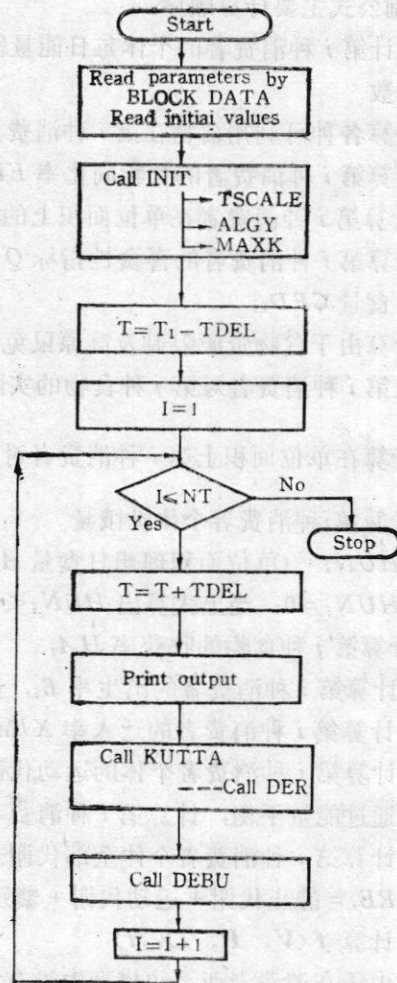


图2 主程序流程图

Fig. 2 A flow chart of main program.

制公式子程序及其他服务性子程序；这个子程序称为主子程序。由于 Runge-Kutta-Merson 数值积分方法要多次调用该主子程序，并且在每次调用时状态变量和时间变量的值均不相同，所以安排该主子程序是带参数的子程序。带参数的主子程序 DER 调用其他子程序的流程图见图 1。各子程序功能说明见表 1。此后再编制 Runge-Kutta-

表 1 各子程序功能说明

Table 1 Description of subroutines.

子程序名 Subroutine name	目的 Purpose
KUTTA	四阶单步 Runge-Kutta-Merson 数值积分 4-order single-step Runge-Kutta-Merson method of numerical integration
INIT	模型程序初始化并打印模型参数 Initialize the model and print parameters
ISV	计算中间系统变量的值 Calculate values of intermediate variables
ISECDAY	计算以秒为单位的时间自变量的整数天值 Calculate integer days from time as unit as second
SECDAY	将一天转换成秒 Translate day into seconds
DER	主子程序，完成变量传递，并计算各状态变量的一阶导数 Basic subroutine
ALG	计算由代数方程确定的状态变量的值 Calculate values of state variables determined by algebraic equations
TSCALE	将以秒为单位的时间自变量转换为年、月、日 Translate time as unit as second into calendar
MAXK	寻找数组中最大数的下标 Search the subscript of maximum value in an array
CONSUM	计算状态变量的一阶导数 Calculate first-order derivatives of state variables
DIET	计算各消费者的食物摄入 Calculate the intake of consumers
HARVC	计算各消费者对初级生产者的收获率 Calculate harvested rates of primary producers by consumers
SUM	求一个数组各元素之和 Calculate the sum of elements in an array
EFFIC	计算各消费者的同化率 Calculate assimilation rates of consumers
RESP	计算各消费者的呼吸率 Calculate respiration rates of consumers
BIRTH	计算各消费者的出生率 Calculate birth rates of consumers
DEATH	计算各消费者的死亡率 Calculate death rates of consumers
MIGR	计算各消费者的迁入和迁出率 Calculate immigration and emigration rates for consumers
DEBU	调试程序 Debugging subroutine
BLODAT	数据块子程序 The subroutine of data block
CHV	插值子程序 Interpolation subroutine
TEE	计算天平均气温 Calculate average daily air temperature
MAF	计算各消费者的运动代谢 Calculate the metabolism rates of activity for consumers
TUE	计算地表层 (0—20厘米) 平均地温 Calculate soil average temperature in top 20 cm

Merson 数值积分子程序, 这个子程序带有诸如步长、积分区间、状态变量、精度要求等积分参数, 并且要多次调用外部过程 DER, 故该子程序也编制成带参数子程序. 主程序的主要任务是每天调用一次数值积分子程序, 获得状态变量的值. 框图绘于图 2, 其中子程序 DEBU 是调试子程序, 打印非状态变量或过渡变量的值, 以便在调试阶段与实际观测值相比较, 校准模型; 模型正式运行时可不调用 DEBU, 只输出状态变量. 子程序 INIT 用来对模型初始化.

模型程序的输入项目中有数值积分参数, 驱动变量值, 各种植物生物量的离散值, 状态向量的初始值. 除数值积分参数和状态向量初始值采用 DATA 语句在主程序赋值外, 其余各项输入统一在公共数据块中赋值, 生态学输入量主要取自中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站的野外调查和试验. 限于篇幅, 省略所有这些输入量的定义表及在公式和 FORTRAN 程序中的符号对照表.

模型的输出有: 标志模拟时间的天、月, 各种植物的生物量, 各个消费者种群生物量、密度、平均体重和全部消费者总的死亡物质的生物量、总的粪便生物量. 输出顺序及符号定义见表 2.

鉴于模型中变量和参数繁多, 并且多次重复运算, 为了便于安排变量和加快运算速度, 选用 IBM 微型计算机 FORTRAN77 语言编写程序. 源程序共有 1000 余条语句(程序行), 限于篇幅, 省略源程序清单及程序变量定义表和计算公式表.

模型程序在 IBM PC/XT 微型计算机上运行, 源程序的编译、链接大约需要 40 分钟, 目标程序约占 71K 字节(byte) 存贮空间, 计算一天的模拟结果, 平均需要 2 分钟机器运行时间. 逐日模拟输出结果, 由于篇幅过大, 在此省略.

二、模拟结果

消费者亚系统模型是针对有观测或试验数据的第 115 天(4月25日) — 289 天(10月16日)草生长期设计的; 在动态模拟时, 进行部分外推, 从第 115 天模拟到 315 天(11月11日), 以考察模型的预测能力.

将模拟数字结果分别按各消费者种群绘制数量、平均体重和生物量动态曲线于图 3 至图 7. 青海高原海拔高, 寒冷

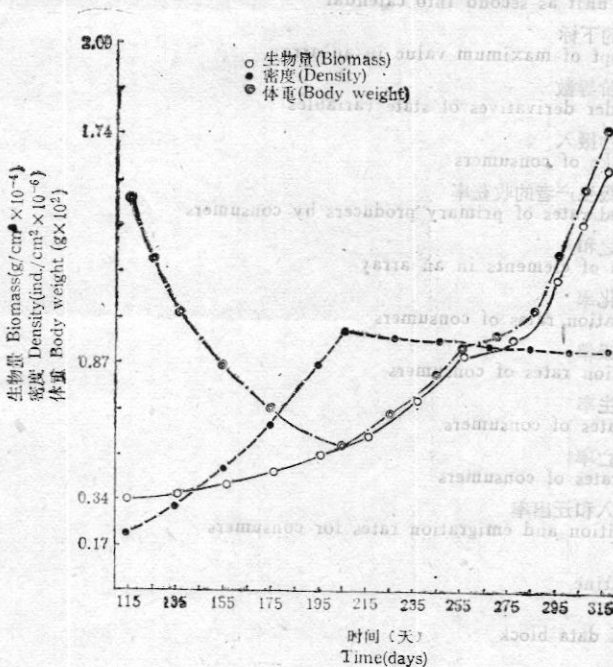


图 3 高原鼠兔生物量、密度和体重动态模拟曲线

(图 4—7 图例同于图 3)

Fig. 3 Simulated curves for biomass, density and average body weight of plateau pikas. (The legends of Fig. 4—Fig. 7 are same as the legend of Fig. 3)

表2 输出变量登记表

Table 2 List of outputs.

符 号 Symbol	单 位 Unit	说 明 Description
V(1)	日(day)	时 间 (time)
V(2)	月(Month)	时 间 (time)
V(3)	—	(retaining)
V(4)	—	保 留 (retaining)
V(5)	—	(retaining)
V(6)	克/厘米 ² (g/cm ²)	禾草生物量 (biomass of grasses)
V(7)	克/厘米 ² (g/cm ²)	莎草生物量 (biomass of sedges)
V(8)	克/厘米 ² (g/cm ²)	杂草生物量 (biomass of forbs)
V(9)	克/厘米 ² (g/cm ²)	灌丛生物量 (biomass of shrubs)
V(10)	克/厘米 ² (g/cm ²)	地下根系生物量 (biomass of roots)
V(11)	克/厘米 ² (g/cm ²)	立枯生物量 (biomass of standing dead)
V(12)	克/厘米 ² (g/cm ²)	枯枝落叶生物量 (biomass of litter)
V(13)	克/厘米 ² (g/cm ²)	高原鼠兔生物量 (biomass of plateau pikas)
V(14)	克/厘米 ² (g/cm ²)	藏系绵羊生物量 (biomass of Tibetan sheeps)
V(15)	克/厘米 ² (g/cm ²)	香鼬生物量 (biomass of alpine weasels)
V(16)	克/厘米 ² (g/cm ²)	角百灵生物量 (biomass of horned larks)
V(17)	克/厘米 ² (g/cm ²)	草原毛虫生物量 (biomass of <i>Orgyia aurolimbata</i> and <i>Gynaephera alpherakii</i>)
V(18)	克/厘米 ² (g/cm ²)	高原鼯鼠生物量 (biomass of plateau zokors)
V(19)	只/厘米 ² (ind./cm ²)	高原鼠兔密度 (density of plateau pikas)
V(20)	只/厘米 ² (ind./cm ²)	藏系绵羊密度 (density of Tibetan sheeps)
V(21)	只/厘米 ² (ind./cm ²)	香鼬密度 (density of alpine weasels)
V(22)	只/厘米 ² (ind./cm ²)	角百灵密度 (density of horned larks)
V(23)	只/厘米 ² (ind./cm ²)	草原毛虫密度 (density of <i>Orgyia aurolimbata</i> and <i>Gynaephera alpherakii</i>)
V(24)	只/厘米 ² (ind./cm ²)	高原鼯鼠密度 (density of plateau zokors)
V(25)	克(g)	高原鼠兔平均体重 (average body weight of plateau pikas)
V(26)	克(g)	藏系绵羊平均体重 (average body weight of Tibetan sheeps)
V(27)	克(g)	香鼬平均体重 (average body weight of alpine weasels)
V(28)	克(g)	角百灵平均体重 (average body weight of horned larks)
V(29)	克(g)	草原毛虫平均体重 (average body weight of <i>Orgyia aurolimbata</i> and <i>Gynaephera alpherakii</i>)
V(30)	克(g)	高原鼯鼠平均体重 (average body weight of plateau zokors)
V(31)	克/厘米 ² (g/cm ²)	动物死亡物质生物量 (total biomass of death materials from animals)
V(32)	克/厘米 ² (g/cm ²)	动物粪便生物量 (total biomass of animal feces)

期长, 暖季短, 牧草的生长期亦短. 我们按着牧草的生长节律, 将每年划分为3个物候期: 草返青期(第115天—162天, 即4月25日—6月11日)、草盛期(第163天—223天, 即6月12日—8月11日)和草枯黄期(第224天—一次年的第114天, 即8月12日—一次年的4月24日). 环境条件, 尤其是食物条件对消费者的影响很大, 因此, 下面结合三个物候期来叙述各消费者的模拟结果.

模拟结果表明, 4月下旬至7月下旬(第115天—205天), 跨越整个草返青期和草盛期的大部分, 是高原鼠兔的繁殖期, 其数量沿着逻辑斯蒂曲线(Logistic curve)的下弯段增长(图3). 高原鼠兔的数量在7月下旬达到高峰值(108.34个体/公顷), 为4月下旬开始繁殖时的数量(23.75个体/公顷)的4.56倍, 亦即相当于4月下旬

的每只成体平均繁殖 3.56 只成活的幼仔。若考虑到二级消费者对高原鼠兔的捕食，这个繁殖数字还要高些。经过漫长严寒的冬季，越冬后的高原鼠兔都是成体；到繁殖季节时，其平均体重为 151.46 克。进入繁殖期以后，新生的幼体不断加入种群，使种群的平均体重不断下降。种群平均体重下降的速度，不但与繁殖速度有关，而且与新生幼体的平均体重、原来种群的平均体重和密度、以及食物的摄入有关。在数量高峰的 7 月下旬（第 205 天），种群平均体重降到最低值 58 克。虽然在繁殖期种群的平均体重不断下降，但从局部来看，每个幼体的体重却在一天天上升，而且种群的密度也一直在增加，因此，种群的生物量也一直在增大。进入 8 月份以后（草盛期后期以后），高原鼠兔的繁殖基本结束。由于种群的固有死亡率的影响，有部分鼠兔死亡；加之香鼬的捕食，种群的数量缓慢下降。10 月中旬（第 285 天）高原鼠兔的密度（79.43 个体/公顷）降为繁殖开始时（第 115 天）密度的 3.34 倍，11 月中旬（第 315 天）降为 2.94 倍。由于没有新的幼体出生，原来的幼体逐渐长大，种群的平均体重开始回升。草盛期后期，青海高原气温适宜，牧草充足且质地优良，食物摄入增多，种群平均体重快速增长，种群生物量

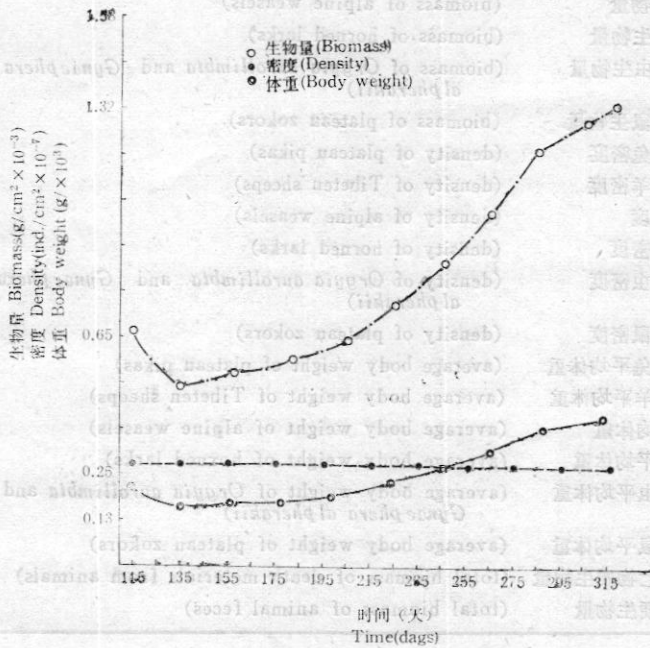


图 4 藏系绵羊生物量、密度和体重动态模拟曲线

Fig. 4 Simulated curves for biomass, density and average body weight of Tibetan sheep.

亦快速增长。草枯黄期前期（9 月中旬以前），气温虽然有所降低，但仍较适宜，牧草尚未全部枯黄，牧草丰富且质量下降不多，高原鼠兔的食物摄入仍较多；类似于草盛期后期，高原鼠兔种群平均体重仍增长较快。到 9 月中旬（第 255 天），种群平均体重已从 7 月下旬的 58 克上升为 98 克。但严酷的冬季即将来临，9 月中旬以后，高原鼠兔进行越冬准备，活动增多，又加之换毛，能量消耗较大，种群平均体重增长缓慢。到 10 月中旬（第 285 天），平均体重为 110 克。10 月中旬以后的延展模拟表明，高原鼠兔的平均体重在 10 月中旬至 11 月中旬，仍以较快的速度增长，11 月中旬（第 315 天）的种群平均体重达 178 克，高于越冬后 4 月下旬的平均体重约 27 克。草盛期后期以后，由于数量变化不大，种群生物量变化趋势类似于平均体重的变化趋势。

在 4 月下旬到 11 月中旬的整个模拟时间内，高原鼠兔的种群平均体重曲线呈“U”字型，密度曲线近似倒“V”字型，生物量曲线呈横“S”型（图 3）。

高原麝鼠是一种地下鼠，模型的模拟结果表明（图7），它的种群数量（密度），平均体重和生物量的变化趋势完全类似于高原鼠兔。其差别在于，高原麝鼠活动于地下，外界环境条件相对比地面稳定，出生率、被捕食率和死亡率均小于地面上的高原鼠兔，因而，其数量变化的倒“V”字型曲线波动幅度较小；由于繁殖期较短，数量的高峰时间较高原鼠兔提前约30天。高原麝鼠在6月下旬（第175天）达到数量高峰（19.94个体/公顷）约为4月下旬（第115天）繁殖开始时的数量（11.20个体/公顷）的1.8倍，可见其繁殖力远低于高原鼠兔。此外，高原麝鼠有贮食越冬的习性，严寒冬季到来之前，挖掘洞穴，贮备食物的活动量很大，因而其种群平均体重在9月中旬至10月中旬约一个月的时间内基本没有增加。

藏系绵羊是青海高原的本地品种，体质坚实，抵抗力强，适于高寒地带生长。藏系绵羊的数量、平均体重和生物量的动态模拟曲线见图4。在模拟开始时（4月下旬），藏系绵羊的繁殖已结束，但由于幼仔加入种群，种群的平均体重较低（22.7公斤）。藏羊是在人工管理下的经济动物，因此可以认为种群数量即密度在模拟时间内不变。藏羊在青海天然草场上实行传统的冬季草场和夏季草场轮牧制度，中国科学院海北定位站地区的门源马场可利用草场的总面积为44.91万亩，总载畜量（羊）为41309只左右，故平均约10亩草场放牧一只羊。但由于实行轮牧，实际冬季或夏季草场在放牧期间的放牧密度为平均密度的2倍，即2只/10亩=0.2只/亩=3只/公顷。

在草返青期的初期，天气尚冷，青草刚刚破土而出，还达不到羊的采食高度，藏羊只能以粗纤维多、蛋白质和脂肪少又不喜食的立枯草和落叶为主要食物，因此藏羊处于饥饿状态。为了寻找喜食的青草，藏羊的运动量和活动范围都增大，身体消耗增多，平均体重以较大的幅度持续下降。从模拟开始的4月下旬（第115

天）到5月中旬（第135天），这20天里种群的平均体重从22.7公斤下降到17.2公斤，平均每天体重下降0.275公斤。随着天气变暖，青草逐渐长高，藏羊可以采食部分喜食的青草，饥饿状况有所缓解；但青草的生物量尚小，加之高原鼠兔亦喜食青草（生物量部分重叠）且数量较多，在食物竞争中藏羊处于劣势，藏羊仍有一定程度的饥饿。此时摄入的食物能量除去维持正常的生命活动外，还略有剩余，因此，藏羊的平均体重从5月中旬开始缓慢地回升。进入草盛期后，气候条件较好，牧草的生物量大幅度增

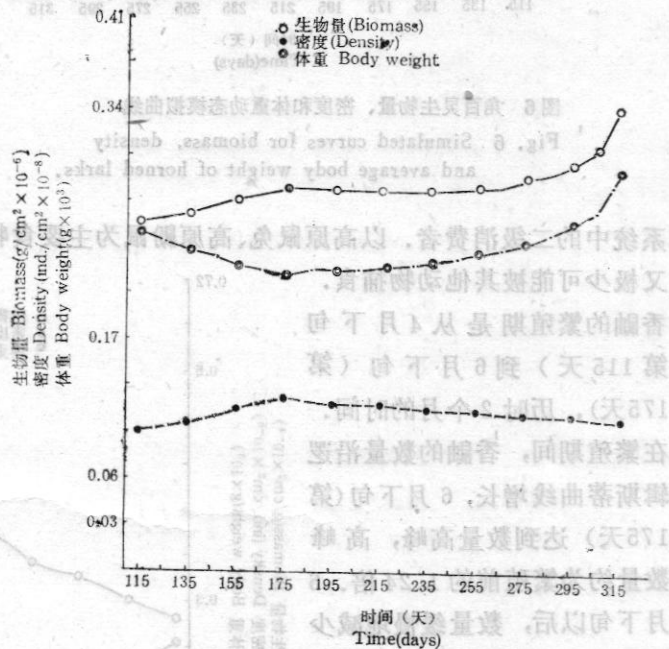


图5 香鼯生物量、密度和体重动态模拟曲线
Fig.5 Simulated curves for biomass, density and average body weight of alpine weasels.

加, 基本解除了饥饿状态. 但由于气温增高且觅食容易, 藏羊的活动量减少, 食物需要

量相对减少. 加之牧草含水量较高, 虽然饱食但实际的干物质摄入量也较少, 因此, 藏羊的平均体重上升较缓慢. 草枯黄初期, 气温适宜, 牧草繁茂, 藏羊平均体重增长较快. 草枯黄期藏羊的平均体重增长曲线呈逻辑斯蒂曲线, 其中以 8, 9 月份体重增长最快. 10 月中旬以后, 牧草逐渐全部枯黄, 质量和适口性均降低, 体重增长速度明显减慢. 10 月中旬 (第 285 天) 藏羊的平均体重为 40.4 公斤, 11 月中旬 (第 315 天) 的平均体重为 44.4 公斤. 因数量保持不变, 藏羊的生物量曲线与平均体重曲线形状一样, 也呈“S”形.

香鼬是海北高寒草甸生态

系统中的二级消费者. 以高原鼠兔、高原麝鼠为主要食物, 同时捕食部分鸟类; 食物充足又极少可能被其他动物捕食.

香鼬的繁殖期是从 4 月下旬 (第 115 天) 到 6 月下旬 (第 175 天), 历时 2 个月的时间.

在繁殖期间, 香鼬的数量沿逻辑斯蒂曲线增长, 6 月下旬 (第 175 天) 达到数量高峰, 高峰数量约为繁殖前的 1.24 倍. 6 月下旬以后, 数量缓慢地减少

(图 5), 在繁殖期间, 新生的幼体不断加入种群, 使种群的平均体重下降, 但由于出生率较低, 平均体重的下降幅度不大; 在达到数量高峰的 6 月下旬的平均体重, 下降为 221 克, 较繁殖开始时 (第 115 天) 下降了 29 克. 繁殖期过后, 平均体重逐渐回升, 10 月中

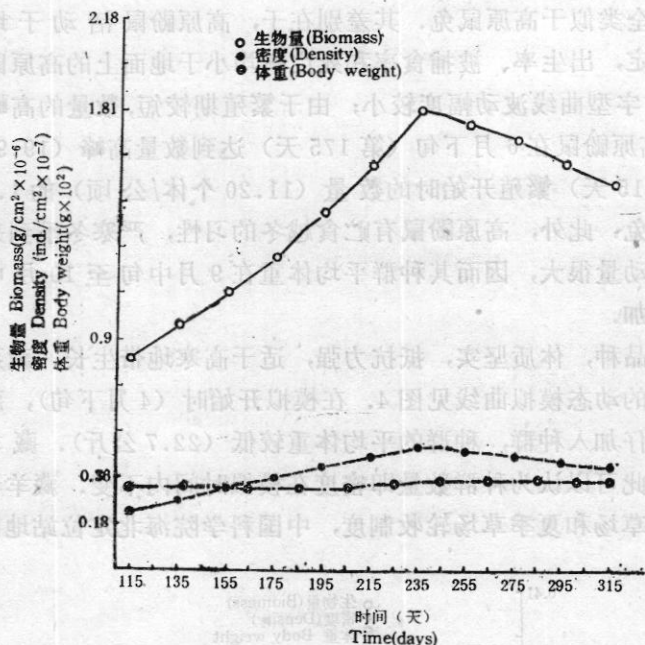


图 6 角百灵生物量、密度和体重动态模拟曲线

Fig. 6 Simulated curves for biomass, density and average body weight of horned larks.

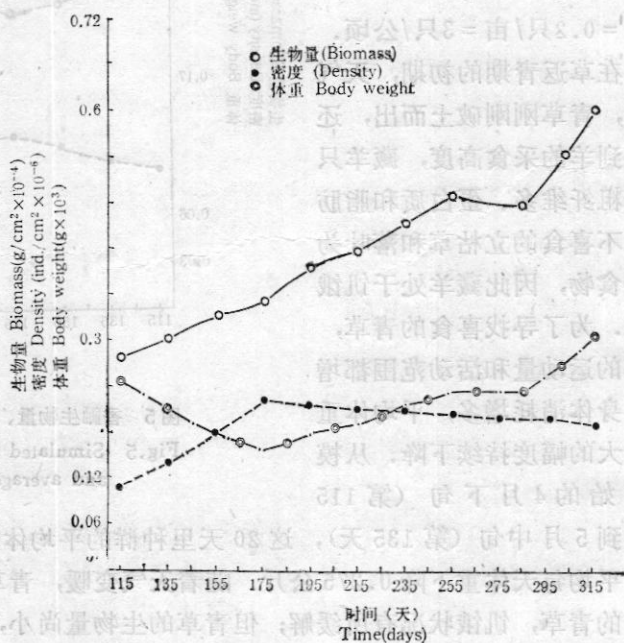


图 7 高原麝鼠生物量、密度和体重动态模拟曲线

Fig. 7 Simulated curves for biomass, density and average body weight of plateau zokors.

旬(第285天)达到252克,11月中旬(第315天)达到275克。香鼯的生物量曲线的特点是两端上升快,中间平坦。

角百灵是高寒草甸鸟类中的优势种,分布很广;是杂食性留鸟,以草籽和昆虫为主要食物。每年繁殖两次,从4月下旬至8月底,繁殖期长达4个月。于繁殖期间,雏鸟不断孵出,随着时间的推移逐渐发育成幼鸟、亚成鸟,使种群数量不断增加,种群数量在8月下旬达到高峰,其值为4.96只/公顷,是繁殖开始时种群密度(2.48只/公顷)的2倍。在高寒草甸鸟类群落能流模拟模型(周立,1986)的研究中,构造了与本模型机制不同的随机繁殖过程数量模型,对各鸟类种群数量模拟的结果表明:角百灵种群的高峰数量为4.75只/公顷,约为繁殖前密度的1.96倍;二者在时间和数量上基本相吻合。繁殖期过后,种群数量缓慢降低,10月中旬的数量约为繁殖前的1.83倍,11月中旬约为1.70倍。角百灵种群的平均体重,在雏鸟和幼鸟相对数量较多的6月初降到最低值32.9克,此后由于亚成鸟数量相对增多,平均体重缓慢上升。9月份以后,雏鸟和幼鸟基本上全部发育成亚成鸟,种群的平均体重达到了稳定值—成鸟(或亚成鸟)体重,其值为36.95克。角百灵种群生物量曲线,于繁殖期间一直上升;繁殖期后,缓慢下降(图6)。

三、讨 论

消费者亚系统是高寒草甸生态系统的一个组成部分,它是与初级生产者、分解者、非生命环境等亚系统互相联系、相互影响的复杂系统;从消费者亚系统内部来看,它的诸因素又互相依赖,互相制约。在本模型中,只考虑牧草食物链,地位次要的碎屑食物链被忽略。

为了把高寒草甸生态系统多年来各个侧面的研究有机地联系起来,从系统的观点得到一个对消费者的概括和全面认识,构造了本消费者亚系统模型。我们的目的是通过这一模型,定量地解释高寒草甸生境中的各消费者的变化规律,诸如体重的增长,数量的波动,进而探讨生物量或能量的流动,消费者的生产力,生态效率等机理及当其他亚系统,外界环境因素对消费者亚系统干扰时的系统响应。模型只考虑了初级生产者对消费者的作用,由于构造本模型时尚未构造初级生产者亚系统模型,没有考虑消费者对初级生产者的反作用。

1. 模型的验证

模型的输出与实测数据的逼近程度以及对环境因素变化所引起的响应的真实性,表明了模型作为消费者亚系统理论抽象的有效性。而模型的验证,一般说来是很困难的,需要积累多年的可靠数据。本模型在有实测数据的4—10月期间进行验证。

(1)高原鼠兔的数量 在海北高寒草甸生态系统定位站地区,对高原鼠兔进行标志流放(标志重捕),将标志流放获得的数据加以统计处理,得到高原鼠兔的每月平均密度。为了便于比较模拟值和观测值,选取每月中旬一天的模拟值代表该月的密度平均值,4月份以初始值代替。4—10月份模拟值的采样时间分别为115天、135天、165天、195天、225天、255天和285天。实测值和模拟值的比较见表3,密度的模拟值均较实测值

表3 高原鼠兔密度实测值与模拟值的比较

Table 3 Comparison of observed and simulated values for densities in Plateau pikas.

(单位:只/公顷)
(Unit: ind./ha)

月 Month	4 Apr	5 May	6 Jun	7 Jul	8 Aug	9 Sept	10 Oct
1980年实测值 Data in 1980	24.96	45.26	90.34	101.54	107.18	115.07	109.99
1981年实测值 Data in 1981	22.55	43.30	152.72	121.57	126.16	133.91	119.53
模拟值 Simulated values	23.75	37.70	70.04	100.02	100.40	89.25	78.68

稍低。为了更清楚地看出二者的近似程度，将1980和1981年的实测值按月平均，然后计算相对误差

$$\text{月相对误差} = \frac{|\text{月平均实测值} - \text{月模拟值}|}{\text{月平均实测值}}$$

计算结果列于表4。除6月相对误差达42%外，其余各月的相对误差均在31%以下，模拟值与实测值比较接近。

表4 高原鼠兔密度实测值与模拟值的相对误差

Table 4 Relative errors of observed and simulated densities for Plateau pikas.

(单位:只/公顷)
(Unit: ind./ha)

月 Month	4 Apr	5 May	6 Jun	7 Jul	8 Aug	9 Sept	10 Oct
1980,1981年平均 实测值 Average values of Data in 1980 & 1981	23.75	44.28	121.53	111.56	116.67	124.49	114.76
模拟值 Simulated values	23.75	37.70	70.04	100.02	100.40	89.25	78.68
相对误差(%) Relative error	0	15	42	10	14	28	31

(2) 高原鼠兔的平均体重 高原鼠兔的个体平均体重实测值，是根据野外标志流放被捕获者的体重数，并考虑到年龄结构和样本数加以统计学处理得到的。代表每月的个体平均体重模拟值的选取方法，同于高原鼠兔密度。平均体重实测值与模拟值的比较，列于表5。高原鼠兔的平均体重模拟值普遍低于实测值，其主要原因是尚未独立活动的幼仔在标志流放中不可能被捕获，使得平均体重的标志流放统计数据比实际种群的平均体重要高；而在模型的模拟中，只要幼仔一出生就参加种群体重的平均。就这点而论，模拟值可能更接近种群的的实际平均体重。高原鼠兔两年实测平均体重的平均值与模拟值的相对误差列于表6。

(3) 高原鼯鼠的数量 高原鼯鼠穴居地下，洞道繁多，很难捕获，因此其密度实测值误差较大。由于4月份在海北定位站地区只是地表解冻，地表以下尚未解冻，所以缺少

表5 高原鼠兔平均体重实测值与模拟值

Table 5 Comparison of observed and simulated values for body weight in plateau pikas. (单位: 克) (Unit: g.)

月 Month	4 Apr	5 May	6 Jun	7 Jul	8 Aug	9 Sept	10 Oct
1980年实测值 Data in 1980	154.60	99.07	89.70	119.68	128.00	128.90	132.28
1981年实测值 Data in 1981	141.31	101.50	96.54	120.13	120.51	129.29	125.85
模拟值 Simulated values	151.46	100.72	66.91	59.26	70.05	97.67	110.36

表6 高原鼠兔平均体重平均实测值与模拟值的相对误差

Table 6 Relative errors of observed and simulated body weight for plateau pikas. (单位: 克) (Unit: g.)

月 Month	4 Apr	5 May	6 Jun	7 Jul	8 Aug	9 Sept	10 Oct
1980、1981年 平均实测值 Average values of Data in 1980 & 1981	151.46	100.29	93.12	119.91	124.25	127.09	128.07
模拟值 Simulated values	151.46	100.02	66.91	59.26	70.05	97.67	110.36
相对误差(%) Relative error	0	0	28	51	44	23	14

4月份的数据。在模型的模拟过程中，以5月份的密度实测值作为模拟开始时间的密度初值。模拟值，实测值和相对误差列于表7。各月的相对误差均在32%以下，若考虑到初值误差的影响，可以认为实测值和模拟值是较接近的。

(4) 高原鼯鼠的平均体重 高原鼯鼠的平均体重实测值，模拟值及相对误差列于表8。除5、6月份相对误差稍大，其余各月的相对误差均在9%以下。而5、6月份高原鼯鼠正处于繁殖期间，不断有新生幼体加入种群，原有成体的平均体重相对稳定，因此，5、6月份种群的平均体重应低于4月份的平均体重；但实测数据5、6月份值高于

表7 高原鼯鼠密度实测值与模拟值比较

Table 7 Comparison of observed and simulated values for densities in zokors. (单位: 只/公顷) (Unit: ind./ha)

月 Month	4 Apr	5 May	6 Jun	7 Jul	8 Aug	9 Sept	10 Oct
1978年实测值 Data in 1978	—	11.20	20.00	26.40	24.80	18.40	12.40
模拟值 Simulated values	11.20	13.75	18.27	18.54	16.81	15.18	13.62
相对误差(%) Relative error	—	23	9	30	32	18	10

表 8 高原鼫鼠平均体重实测值与模拟值比较

Table 8 Comparison of observed and simulated values for body weight in zokors.

(单位:克)
Unit: g

月 Month	4 Apr	5 May	6 Jun	7 Jul	8 Aug	9 Sept	10 Oct
1978年实测值 Data in 1978	252.21	263.22	269.44	193.97	214.50	231.86	243.84
模拟值 Simulated values	252.21	221.12	183.78	195.97	220.60	253.36	252.90
相对误差 Relative error	0	16	32	1	3	9	4

4 月份的值, 可能是由于取样少的随机误差引起的。

(5) 消费者日食量 高原鼠兔, 高原鼫鼠和藏系绵羊的日食量实测值是按三个物候期测定的。为了与实测值进行比较, 分别取各物候期中间时间的模拟值, 即 135 天, 195 天, 255 天的模拟值作为相应物候期的日食量代表值。日食量的实测值与模拟值的比较见表 9。表 9 中单位体重日食量模拟值稍高于实测值, 这是由于实测值是针对个别成体获得的, 而模拟值是整个种群平均个体日食量对平均体重的平均值, 其中包括个体体重较小的非成体。体重小的非成体单位体重日食量相对较大, 非成体在种群中所占的比例越大, 种群的平均单位体重日食量越高。因此, 可以认为日食量的模拟值是合理的。

表 9 主要食植消费者单位体重日食量实测值与模拟值比较

Table 9 Comparison of observed and simulated values for daily intake rates.

(单位: 克干重/克体重/日)

(Unit: g. dry wt./g. body wt./day)

物候期 Phenological phases	草返青期 Green up		草盛期 Exuberance		草枯黄期 Withering	
	模拟值 Simulated values	实测值 Observed values	模拟值 Simulated values	实测值 Observed values	模拟值 Simulated values	实测值 Observed values
高原鼠兔 Pika	0.27	0.24	0.27	0.19	0.26	0.24
高原鼫鼠 Zokor	0.21	0.17	0.18	0.12	0.20	0.18
藏系绵羊 Sheep	0.055	0.053	0.048	0.026	0.055	0.033

2. 能量收支

这部分通过模型的中间输出结果, 即非状态变量的输出, 定量地分析能量从初级生产者流经消费者各营养层次的情况, 以及消费者亚系统内部各消费者的能量分配。

(1) 食草消费者的摄入率 食草消费者的摄入率是指各消费者种群在单位面积草地上每日摄入的牧草量, 各食草消费者的摄入率见表 10。仍取各物候期中间时间第 135 天、195 天、255 天的模拟值代表各物候期的平均值。表 10 显示, 藏系绵羊的摄入率最

高，高原鼠兔次之；藏系绵羊摄入量在草返青期是高原鼠兔的 2.04 倍，在草盛期是 1.87 倍，在草枯黄期是 2.31 倍，平均三期为 2.07 倍。高原鼠兔和藏系绵羊的食物组成近似相

表 10 食草消费者的摄入量 (单位: 克干重/(公顷·日))
Table 10 Daily intake rates of consumers in unit area. (Unit: g. dry wt./ (ha·day))

物候期 Phenological phases	草返青期 Green up	草盛期 Exuberance	草枯黄期 Withering
高原鼠兔 Pika	1037.1	1647.5	2281.3
高原麝鼠 Zokor	660.5	637.0	762.2
藏系绵羊 Sheep	2111.0	3077.1	5268.9
角百灵 Horned lark	22.4	29.3	36.0

同，喜食的品种也基本相同，亦即二者的生态龕重叠较大，因此，二者之间存在着食物竞争，尤其对喜食品种的竞争。藏羊在人工放牧管理下啃食牧草，而高原鼠兔穴居草地，随时可以就地采食喜食的牧草，所以在二者的食物竞争中，高原鼠兔处于优势地位。在模型中，高原鼠兔在食物竞争中的优势地位反映在其采食顺序优先于藏羊，即高原鼠兔采食剩下的牧草再由藏羊采食，如果牧草生物量不足，首先饥饿的是藏羊。模拟结果表明，高原鼠兔采食了藏羊啃食牧草量一半左右的牧草。高原鼠兔不但抢食优良牧草，而且挖土掘洞，严重地破坏草场植被，是加速草场退化的原因之一。因此，消灭鼠害，保护草场，并把流入害鼠的能量节省下来，可以把藏羊的载畜量提高 0.5 倍，即把藏羊的载畜量从模型初值 3 只/公顷提高到 4.5 只/公顷，其生长状况和对草场的作用与 3 只/公顷时一样，而藏羊的生产量亦提高 0.5 倍。这对合理地利用草场，提高畜牧业产值有重要意义。高原麝鼠的采食率，三个物候期平均约为高原鼠兔的一半。高原麝鼠生活于地下，以杂类草的根茎为主要食物，与藏羊、高原鼠兔的生态龕重叠甚小，因此通过食物竞争看对藏羊影响不大。但高原麝鼠的巢穴洞道复杂，平均每只亚成鼠或成鼠每年在地表约形成 120 个土丘，严重地破坏地面的植被和地下的根系，致使草场大面积退化。在模型中，高原麝鼠对草场的破坏程度通过破坏系数来计算的，破坏系数指被破坏的植被面积与植被总面积之比。通过模型模拟，草返青期高原麝鼠的破坏系数为 0.12，随着高原麝鼠的繁殖和幼体长成亚成体，其破坏力增强，草盛期和草枯黄期破坏系数为 0.18。植被破坏后，需要多年的植被演替才能恢复，若将这些年来被破坏而尚未恢复的植被面积积累起来，数量相当可观。在本模型的模拟中，高原麝鼠繁殖前的初始密度为 11.2 只/公顷，如果高原麝鼠的密度有较大幅度的增加，草场的很大一部分将被破坏且多年不能恢复。因此，消灭麝鼠，对保护草场，发展畜牧业也有重要意义。

(2) 消费者对食物的利用 各消费者除摄入维持正常生命活动的食物量外，还有部分食物以咀嚼碎屑，贮存变质，遗弃，食草消费者的践踏等形式被浪费。根据调查，估计藏羊的浪费比例约为 20%，其他几种动物的浪费比例很难做出恰当的估计，故在模型中，无论食草动物或食肉动物、杂食动物，统一粗略估计其浪费系数为 20%。表 11 给

出各种可利用植物性食物和动物性食物（对二级消费者而言）的现存量、被消费量（包括浪费）以及消耗比的模拟值。这里取三个物候期中间时间第 135 天，195 天，255 天的相应模拟值分别代表三个物候期的现存量、被消耗量和消耗比的平均值。值得特别指

表 11 各种食物现存量与消耗量的比较

Table 11 Comparison of food biomass and consumption.

项 目 Item	食物现存量(千克/公顷) Food biomass(kg/ha)			食物消耗量(千克/公顷) Consumption(kg/ha)			消耗比率=消耗量/现存量 Consumption rate=Consumption/ food biomass		
	草返青期 Green up	草盛期 Exuberance	草枯黄期 Withering	草返青期 Green up	草盛期 Exuberance	草枯黄期 Withering	草返青期 Green up	草盛期 Exuberance	草枯黄期 Withering
禾草 Grasses	4.954	46.733	173.24	1.952	2.625	5.927	0.394	0.056	0.034
莎草 Sedges	18.359	46.764	33.315	1.428	1.894	1.330	0.077	0.041	0.040
杂草 Forhs	1.065	51.486	121.29	0.597	0.697	0.752	0.561	0.014	0.006
灌丛 Shrubs	0	7.315	12.161	0	0.868	0.701	0	0.119	0.058
地下部分 Under ground	901.09	757.80	1311.5	0.382	0.355	1.289	4.2×10^{-4}	4.7×10^{-4}	0.001
立枯 Standing dead	0	0	0	0	0	0	0	0	0
枯枝落叶 Litter	4.000	0	0	0.257	0	0	0.064	0	0
高原鼠兔 Pikas	3.771	5.942	8.762	0.004	0.003	0.003	0.001	5.0×10^{-4}	3.4×10^{-4}
高原鼯鼠 Zokors	3.042	3.641	3.883	0.003	0.003	0.003	0.001	0.001	7.7×10^{-4}
角百灵 Larks	0.097	0.143	0.178	0.0002	0.0002	0.0002	0.002	0.001	0.001

出的是，第225天只是模拟草枯黄期的时间范围(223—289天)的中点，而不是整个草枯黄期的时间中点。第255天处于草枯黄期的前期，牧草尚未枯黄，所以表11中立枯的生物量为0。由于本模型是针对草生长期设计和进行模拟的，自然不能反映立枯草在整个草枯黄期的利用情况；因为缺少10月份以后的实测数据，因此10月以后的模拟值很难验证其可信性，故不能引用讨论。表11说明，除地下部分根系食物外，各种食物的消耗比以草返青期最高，藏羊和高原鼠兔喜食的禾草消耗比达39.4%。草返青期由于喜食的食物数量不足，杂草的消耗高达56.1%。草枯黄期各种食物丰富，尽管消耗量较大，消耗比是最小的，而草盛期的消耗比，介于前后两个物候期之间。二级消费者香鼬，对其主要食物高原鼠兔，高原鼯鼠及角百灵的捕食消耗比均在千分之二以下，可以说微乎其微，除非香鼬的数量有成百倍的增加，依靠鼠害的天敌香鼬灭鼠是不现实的。

3. 模型的缺点和改进方向

本模型存在以下不足

(1) 初级生产者的现存量(生物量)只是作为参数输入模型，控制消费者的食物条件；它只能体现初级生产者对消费者的单向正反馈，而不能反映消费者对生产者的逆向

反馈.一般说来,这个逆反馈是负的.于是,当消费者的生物量增大时,初级生产者的生物量不是相应地减少,而是仍然按原来的规律独立地变化,必然不能真实地反映消费者的食物条件,从而消费者的模拟结果有一定的误差.对于真实的生态系统,初级生产者和消费者之间的反馈是双向的,并且是瞬时起作用的.

(2) 模型中没有考虑各消费者种群的年龄结构,只是研究种群的平均效应.因此,某些模拟结果和结论是粗糙的,难以在应用方面提供精确的指导,例如,草场的合理利用方案,及合理的、最大效益的家畜种群结构等.

(3) 模型中假设同化率只与食物组成有关,或者说,每一种食物的同化率对各种消费者是相同的,而且与时间无关(不随时间变化),也不尽合理.事实上,不同物候期的同一种牧草,其纤维和其他营养成分也不相同,同化率自然也不相同.此外,消费者对食物的同化效应,也同消费者的年龄,运动等因素有关.模型忽略了这些细节.

(4) 模型中利用摄入和呼吸的能量平衡,将多余的摄入转化为组织生长的模式也不够合理.任何动物的身体本身和身体各部位的生长,都是有一定规律的,而模型中没有考虑这种规律,无约束地将多余的摄入沉积为组织能量.

(5) 由于本模型是季节性模型,无法获得关于各消费者种群的全年性结果,因而在时间上不能完整地概括和抽象高寒草甸生态系统的消费者亚系统,使消费者亚系统模拟模型在理论和实际应用意义上都受到局限.

(6) 模拟的验证数据不十分充足,某种程度上削弱了本模型可靠性的说服力和建造模型的坚实基础.

针对以上不足,要继续积累数据,特别是完整的冬季数据,在完善本模型的基础上构造年度的消费者亚系统模型.尽快地构造出高寒草甸初级生产者亚系统模型,并与消费者亚系统有机联系起来,真实地反映两者间互相联系,互相制约,互相反馈的关系.

模型的改进要在不断验证的基础上进行,尤其象海北高寒草甸这种脆弱多变的自然生态系统,要在今后几年内继续搜集大量有代表性的数据,来调整和修改模型,特别是模型的内部机制.

参 考 文 献

- 周立. 1986 高寒草甸鸟类群落计算机能流模拟模型及应用程序. 高原生物学集刊 5: 129—174.
Gear, C. W. 1971 Numerical initial value problems in ordinary differential equations. Prentice-Hall Inc,

STUDY ON THE BIOMASS DYNAMIC MODEL OF CONSUMER SUBSYSTEM IN THE ALPINE MEADOW ECOSYSTEM

III. THE SIMULATING PROCESS, SIMULATED RESULTS AND DISCUSSION OF THE BIOMASS DYNAMIC MODEL OF

CONSUMER SUBSYSTEM

Zhou Li, Wang Zuwang, Wei Shanwu, Pi Nanlin, Liang Jierong,

Liu Jike, Zhen Shenwu and Zhang Xiaoi

(Northwest Plateau Institute of Biology, Academia Sinica)

The Simulating Process

1. The computation method

The mathematical structure of the model (called QHB) consists of a set of nonlinear ordinary differential equations and algebraical equations. The key to solve numerically the model is to integrate numerically the initial problem of the nonlinear ordinary differential equations

$$\begin{cases} d\tilde{V}/dt = f(V, P, D, t) \\ \tilde{V}(t_0) = \tilde{V}_0 \end{cases} \quad (1)$$

where

V = the state vector of the consumer subsystem which consists of all state variables; biomass, densities, body weight of every consumer, total death materials, feces, biomass of every plant and time, which determine states of the consumer subsystem at every simulated time.

\tilde{V} = the part state vector which consists of the part of state variables; densities, body weight, total death materials and feces, the values of which are determined by ordinary differential equations.

P = the parameter vector determined by the specific environment and specific population of consumers.

D = the external drive vector which represents climate conditions.

f = the function vector which represents the varying rate (derivative) of \tilde{V} with time.

t = the time independent variable in the subsystem,

t_0 = the time at which the model begins to simulate.

\tilde{V}_0 = the value of the part state vector at t_0 , i. e., the initial value of \tilde{V} .

To decrease the error of numerical solutions and to increase computation speed, we select the 4-order single-step Runge-Kutta-Merson method with control of precision and varying length of integration steps to solve the initial prob-

lem (1). Calculating formulae of the method which calculate the value of the solution $\tilde{V}(t)$ of (1) at $t_0 + h$ (h is step length of time) according to the initial value \tilde{V}_0 at t_0 are written in (2). The cut off error of the method is $O(h^5)$, estimates of both absolute and relative error respectively are given by (4) and (5). The procedure and order in calculating values of the function vector $f(V, P, D, T)$ is shown in the text.

2. The program design
According to characteristics in both the mathematical structure of the model QHB and used numerical integration method, we have selected the method of structured programming. The source program consists of many modules that are subroutines. First, modules completing calculations of biological mechanism formulae are designed. Second, the basic subroutine DER, that calculates values of the function vector $F(V, P, D, T)$ according to the calculation order, is constructed. Then, the subroutine KUTTA is constructed with formulae (2). And finally, the main program (also called QHB) is designed. DER and KUTTA are subroutines with parameter variables because they are called with different values of the parameter variables frequently. A diagram of DER, which calls other subroutines, is drawn up in Fig. 1 and a flow chart of main program is drawn up in Fig2. The source program has written with IBM FORTRAN 77 and has more than 1000 program lines.

The simulated results and discussion

Dynamic curves of biomass, density, body weight (Figs. 3—7) in 5 major consumer population; plateau pikas (*Ochotona curzoniae*), Tibetan sheep, alpine weasels (*Mustela altaica*), horned larks (*Eremophila alpestris elwesi*) and plateau zokors (*Myospalax baileyi*) in the Haibei Alpine Meadow Ecology research Station, Academia Sinica, are drawn with the computer output during the period from April to November.

The subsystem model has been varified for the density and body weight in both plateau pika and plateau zokor population and for the daily body food intake of plateau pikas, plateau zokors and Tibetan sheep per unit body weight (Tables 3—9). That the simulated values of them by the computer output almost approach the observed values in Haibei Research Station indicates that the mathematical model of consumer subsystem is valid as abstract theoretical representation of consumer subsystem in the alpine meadow ecosystems.

Using the model, we can obtain many useful results, for example, the daily intake rate of major herbivorous consumer population; plateau pikas, plateau zokors and Tibetan sheep, and major omnivorous consumer population like horned larks for plant or plant seeds in unit area in each phenology period is obtained (table 10). Table 10 indicates that the food intake of plateau pika population

is more than 47% of food intake of Tibetan sheep population. The two animals not only have almost the same preference for food so there is the competition of food between pikas and sheep, but also pikas (and zokors) damage to grassland. As a result, it is necessary to wipe out plateau pikas and plateau zokors or to decrease numbers of them for developing livestock husbandry. Another example is that the extent biomass, consumed biomass by the consumers and consumed rate of every plant or animals food in each phenology period (Table 11) indicate that the consumed rate of each food except roots's food in Green up period is highest and in Withering period is lowest among 3 phenology periods. Specially, that the consumed rate of gramineae preferred by sheep and pikas in Green up period is highest (39.4%) indicates the sheep are hungry in different degrees in Green up period.

In summary, the model provides us with a lot of information about consumers and their effect on variations in food and environment conditions. But the model is deficient in some aspects, e.g., consumers can not affect primary producers (i. e. consumers do not feed back to primary producers) because a model of primary producer subsystem has not completed, the age structure in all consumer population has not been considered so that some results are rough, etc.

The model will be improved with collecting data, constantly verifying, modifying, and constructing the model of primary producer subsystem.