

橙足负泥虫种群系统的灵敏度分析*

李典谟

(中国科学院动物研究所)

R.L. Tummala

(美国密执安州立大学)

摘 要

灵敏度分析应用到密度制约和非密度制约种群系统。输入扰动是通过在计算机程序里增加或降低20%的早春成虫来进行的。参数扰动是通过在模拟一百天中变动20%早期、中期、晚期的温度来进行的。结果列在表1。结果表明具有密度制约成活率的系统比非密度制约的系统更稳定, 文内进行了进一步讨论。

一、

灵敏度分析在系统分析中有很重要的作用, 它对于理解和分析一个系统的行为, 以及在设计一个系统时确定系统的参数值都有很大的帮助。按照Tomovic(1963)的定义: 灵敏度是系统的状态, 对系统参数扰动的反应。设系统的状态方程为:

$$F(\dot{x}, x, t, P_0) = 0, \quad x = x(t, P_0)$$

如果参数有一个扰动 ΔP 于是有

$$F(\dot{x}, x, t, P_0 + \Delta P) = 0$$

如果我们令

$$\Delta S = (x(t, P_0 + \Delta P) - x(t, P_0)) / \Delta P$$

那么系统的灵敏度系数, $S(P_0, t)$ 定义为

$$S(P_0, t) = \lim_{\Delta P \rightarrow 0} \Delta S = \frac{\partial x(t, P_0)}{\partial P_0}$$

灵敏度分析在生态系统分析中尤其重要, 这是因为生态系统的模型多半很复杂, 由多个方程所组成, 从直观上看不易理解某一参数的变化对系统行为的影响, 需要通过灵敏度分析来洞察这些关系, 此外, 生态系统模型多半包含气象、环境等因素, 而这些因素是随机的, 且易变的。事先对这些参数的灵敏度分析, 可以在预测系统的行为时, 做到胸中有数。例如, 经过灵敏度分析, 发现参数甲对系统行为的影响极不灵敏, 而参数乙对系统行为的影响极其灵敏, 为了得到较准确的系统行为的预测值, 我们必须花更多的人力和物力得到参数乙的较为精确的信息, 而可以少花一点人力和物力去得到参数甲的相对粗略的信息。

要进行系统的灵敏度分析, 首要的条件是要建立一个系统的模型, 而在现代害虫管理系统中, 害虫的动态模型的建立则是管理决策的基础。过去已经存在一些描述种群动态的模型, 例如Lotka(1925)和Volterra(1931)用微分方程来描述种群的变动, 而Lewis(1942)和

* 此工作是作者李典谟在美国密执安州立大学昆虫系作为访问学者期间研究工作的一部分, 所使用的计算机是该校计算中心的 PDP 6500 计算机。本文承陈永林和丁岩钦同志审阅文稿提出宝贵修改意见, 承肖跃同志绘图, 在此一并致谢。

Leslié(1945)则独立发展了一种矩阵差分方程,在这模型里,种群分成相等的年龄组,每组可有不同的死亡率和繁殖率,这种模型后来被人称为Leslié矩阵模型。Lefkovitch(1965)指出Leslié矩阵模型的问题,认为对每一个个体(尤其是昆虫)来估计它的年龄是很困难的,而相反,从生物学知识上,估计它的发育阶段是比较容易的。他建议以发育阶段建组以代替年龄组,并在这基础上建立了一个模型。作者发展了Leslié矩阵和Lefkovitch的模型,建立了一个既有年龄组又有发育阶段组的新的模型,利用这个新模型来模拟种群变动,将比原有的模型更为精确。此外,作者已为这个模型建立了一套计算机子程序,当用户要在计算机上实现这个模型时,只要事先输入特定的参数,每次调用这套子程序就会较容易地得到模拟结果,关于这个模型的建立和推导,请参考作者的另一篇文章(Tummala and Li Dianmo, 1984),在那篇文章里,因篇幅关系,作者没能列出所有的子程序,而本文为方便读者使用,将列出全部的子程序,而略去所有的原理和推导。本文将以此种群模型为基础来进行橙足负泥虫种群系统的灵敏度分析。对象虽然是橙足负泥虫(*Oulema melanopus*),但方法和结论却是有普遍意义的。

二、

橙足负泥虫原分布于欧洲和中亚,1962年首次在美国南密执安州发现,很快扩散到宾夕法尼亚州、威斯康星州、肯塔基州、密执安州,变成了一种重要的经济害虫。这种害虫在美国主要危害小麦、大麦和燕麦,而这些作物的播种面积在美国约有四千多万公顷,橙足负泥虫以成虫越冬,通常躲在枯枝落叶层、草丛、树叉或裂缝里以避免严寒。在密执安州,成虫通常在4月份开始活动,产卵前主要取食青草和冬小麦,产卵期大约要延续45—60天,在这期间,每个雌虫平均约产卵50—150粒,成虫密度在60天内由于老死将减少到可以忽略不计的水平。过了几天后,卵即开始孵化,幼虫取食于多汁的小麦或燕麦新叶。幼虫一共有四龄,第四龄幼虫将在地下2.5—5.0厘米深处化蛹,化蛹后几天,蛹即羽化为成虫,成虫集中取食青草,然后转移到越冬场所。这些成虫只到来年的春天才产卵,对作物最重要的危害,是由于幼虫取食早期发育的作物而引起的。

对橙足负泥虫所在生态系统的研究,目的在于得到最优的管理决策,因此3个主要的分量必须包含在这个生态系统之中,除掉橙足负泥虫本身之外,它所危害的对象——作物,以及天敌,都是重要的分量。橙足负泥虫的天敌主要有4种:卵的寄生天敌黄脚缨小蜂(*Anaphes flavipes*),和3种幼虫的寄生天敌:毛啮小蜂(*Tetrastichus julis*)、*Diaparsis carinifer*和短负泥姬蜂(*Lemophagus curtus*)。在这3种幼虫的寄生天敌中,毛啮小蜂(*T. julis*)比其他两种与橙足负泥虫更具同步效应,所以我们在研究橙足负泥虫所在生态系统时,着重研究毛啮小蜂(*T. julis*)的作用(参看图1)。图1表示了生态系统各分量之间的关系,本文的工作则是整个密执安州橙足负泥虫管理计划中的一个部分。主要研究在橙足负泥虫的生活期内早期、中期、晚期温度的变化,以及春天越冬成虫数量的变化对秋天成虫数量的影响。同时,也比较了密度制约和非密度制约条件下,种群系统抗干扰的能力。根据Helgesen和Haynes(1972)的文章,我们知道橙足负泥虫的一龄和四龄的幼虫的成活率,依赖于卵期的密度。这种密度制约现象,尤其在燕麦寄主植物上更为显著,为了研究密度制约机理对种群变动的自调节原理,灵敏度分析是在密度制约条件和非密度制约条件两种情形下进行的,模拟

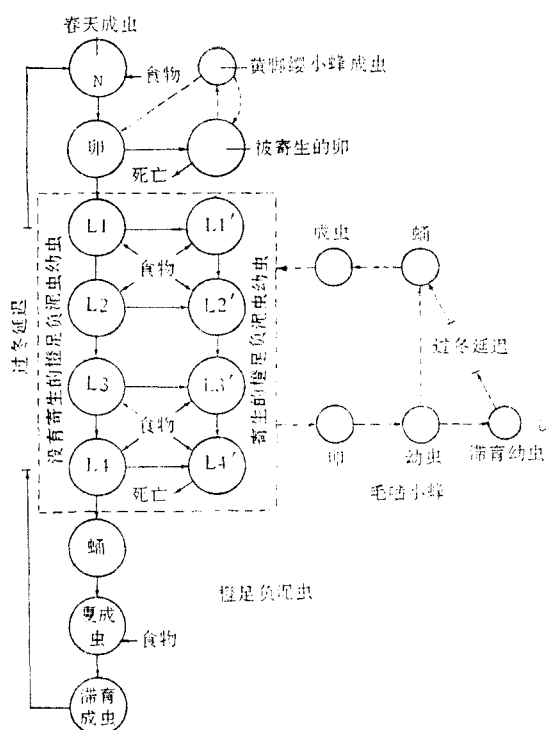


图1 橙足负泥虫种群系统各分量之间的关系

Fig.1 The relationship between different components in cereal leaf beetle population system

时间以天为单位,模拟长度共100天。越冬成虫出现活动在模型里是用一个子程序 **EMERGE** 来实现的,考虑到温度对昆虫的影响,在模型里是用昆虫的生理学时间即有效积温来代替天文学时间,按照田间观察所得到的资料,它的出现规律近似于正态分布,所以在 **EMERGE** 子程序里是用正态分布来模拟成虫出现的规律的。模型里所用的气象数据是密执安州 Kalamazoo 气象站所记录的真实气象资料。

越冬的成虫数量是用下面的模型来表示的:

$$x_1(t+1) = e^{-0.12} x_1(t) + n(t)$$

这儿, $n(t)$ 是新出现的成虫数, $x_1(t)$ 是已开始活动的越冬的成虫数量。

产卵量是用下面的方程来描述的:

$$E(t) = (0.4\sigma(t) - 18) \times x_1(t) \times SR$$

SR 表示性比,对橙足负泥虫来说,近似为0.5, $\sigma(t)$ 表示 t 天的最高温度。

卵期的发育率是日最高温度 $\sigma(t)$ 的函数,按照 Casagrande (1975) 的实验资料,得到发育率 P_2 的经验公式为:

$$P_2 = \frac{0.25}{1 + e^{(7.50 - 150\sigma(t))}}$$

橙足负泥虫的幼虫期有四龄,按照 Yun (1967) 的研究报告,4个龄期的发育率几乎相同,它是由下面的经验公式来决定的:

$$P_3 = \frac{0.533}{1 + e^{(7.81 - 0.114\sigma(t))}}$$

同样,蛹期的发育率的经验公式为:

$$P_4 = \frac{0.102}{1 + e^{(11.37 - 0.164\sigma(t))}}$$

我们假定,各个阶段的存活率发生在蜕皮时期(即从一个龄期到另一个龄期的转变时刻)。根据过去的研究报道(Yun, 1967)它们有的是密度制约的,有的是与密度无关的。如果我们用1、2、3、4、……分别依次表示越冬成虫、卵、一龄、二龄、……则成活率可表示为:

$$S_{2,3} = 0.9$$

$$S_{4,5} = 0.62$$

$$S_{5,6} = 0.6$$

$$S_{3,4} = 1.85 - 0.46 \log E, \text{ 且 } 0 \leq S_{3,4} \leq 1.0$$

$$S_{6.7} = 1.18 - 0.28 \log E, \text{ 且 } 0 \leq S_{6.7} \leq 1.0$$

这儿 E 是卵的密度。

三、

本文所用的种群动态模型, 共包括 3 个计算机子程序:

- (1) 子程序 I, 模拟同一发育阶段内的变化;
- (2) 子程序 II, 对一个给定的发育阶段, 此子程序既模拟了此阶段内的不同年龄组间的变化, 也模拟了前一阶段进入此阶段的数量。子程序 II 中调用了子程序 I;
- (3) 子程序 III, 用于发育的最后一个阶段。

这些子程序, 连同主程序均列在图 2。所用的语言是 Fortran IV。由于篇幅关系, 作者略去了 EMERGE 子程序, 如前所述这个子程序只是产生一个正态分布, 稍微熟悉计算机的读者不难自己写出这个程序。

PROGRAM CLBTST (INPUT, OUTPUT, TAPE5, TAPE10)

```

.....
. THIS PROGRAM SIMULATES CLB LIFE CYCLE .
. USING THE MODELS DEVELOPED IN THE PAPER .
. NOTATION USED .
. YO=EMERGENCE SPRING ADULTS .
. Y(I,J)=DEN OF I AGE CLASS OF J STAGE .
. .... J= 1 REPRESENTS EGG STAGE .
. .... J= 2 TO 5 REPRESENTS LARVA STAGES .
. .... J= 6 REPRESENTS PUPA STAGE .
. Y7=DEN OF SUMMER ADULTS .
. TOT(J)=TOTAL DEN OF STAGE J .
. TMAX=DAILY MAXIMUM TEMPERATURE .
. N(T)=NEWLY EMERGENCE SPRING ADULTS AT TIME T .
.....
      DIMENSION Y(10, 6), AUX(10), TOT(15), TMAX(100), N(30), TOTEG(100)
      REAL N
.  INITIALIZATION
      YO= 0.
      Y7= 0.
      DO 15 J= 1, 6
      DO 15 I= 1, 10
15  Y(I,J)= 0.
      DO 16 I= 1, 15
16  TOT(I)= 0
      GO TO 66
46  S3=1.85-0.46 * ALOG10(TOTEG(J-7))
      IF(S3.GT.1.) S3=1
      IF(S3.LT.0.) S3= 0
66  IF(J-16) 35,35,36
35  S6=1
      GO TO 77
36  IF(TOTEG(J-16)) 55,55,56
55  S6=1
      GO TO 77
56  S6=1.18-0.28 * ALOG10(TOTEG(J-16))
      IF(S6.GT.1.) S6=1.

```

```

IF(S6,LT,0.) S6=0
77 CALL MODEL1(Y(1,1),AUX,P2,TOTB,TOT(1))
CALL MODEL2(P2,P3,AUX,Y(1,2),S2,TOT(7),TOT(2))
CALL MODEL2(P3,P3,AUX,Y(1,3),S3,TOT(8),TOT(3))
CALL MODEL2(P3,P3,AUX,Y(1,4),S4,TOT(9),TOT(4))
CALL MODEL2(P3,P3,AUX,Y(1,5),S5,TOT(10),TOT(5))
CALL MODEL2(P3,P4,AUX,Y(1,6),S6,TOT(11),TOT(6))
CALL MODEL3(Y7,AUX,P4,0.,S7)
IF(J,GT,30) GO TO 223
224 YO=YO*EXP(-0.12)+N(J)
Y(1,1)=Y(1,1)+(0.4*TMAX(J)-18.)*YO*0.5
GO TO 225
223 YO=YO*EXP(-0.12)
Y(1,1)=Y(1,1)+(0.4*TMAX(J)-18.)*Y0*0.5
225 TOT(1)=TOT(1)+(0.4*TMAX(J)-18.)*Y0*0.5
TOTB=0.
. SURVIVAL RATES
S2=0.9
S4=0.62
S5=0.6
S7=0.7
DO 1 I=1,100
TOTEG(I)=0.
. READ DAILY MAXIMUM TEMPERATURE DATA
READ(10,10)(TMAX(I),I=1,100)
10 FORMAT(30F2.0/30F2.0/30F2.0/10F2.0)
. CALCULATE NEWLY EMERGENCE ADULTS
CALL EMERGE(N)
PRINT 300
300 FORMAT(4X,"EGG",4X,"INSTAR 1",1X,"INSTAR 2",1X,"INSTAR 3",
+ 1X,"INSTAR 4",3X,"PUPA",4X,"ADULT")
DO 60 J=1,100
. DEVELOPMENT RATE CALCULATION
P2=0.25/(1.+EXP(7.5-0.105*TMAX(J)))
P3=0.533/(1.+EXP(7.81-0.114*TMAX(J)))
P4=0.102/(1.+EXP(11.37-0.164*TMAX(J)))
.
IF(J-7) 25,25,26
25 S3=1.
GO TO 66
26 IF(TOTEG(J-7) 45,45,46
45 S3=1
TOTEG(J)=TOT(1)
PRINT 100,(TOT(I),I=1,6),Y7
100 FORMAT(7(2X,F7.1))
60 CONTINUE
END
SUBROUTINE MODEL3(X8,AUX,RATE1,DEC,SURV)
DIMENSION AUX(10),XI8(10)
.
. THIS SUBROUTINE ACCUMALATES THE TRANSFERS FROM THE
. PREVIOUS STAGE. THIS IS USED TYPICALLY AS THE END
. STAGE(ADULT) OF A POPULATION.
. AUX=DENSITY OF THE PREV STAGE AT T-1
. RATE1=DEVELOPMENT RATE OF THE PREV STAGE
. X8=DENSITY OF THE PRESENT STAGE UPDATED AS FOLLOWS.

```

```

*      X8(T)=EXP(-DEC)*X8(T-1)+ADIN(T-1)
*      ADIN=NEW ADULTS(DEN OF PRESENT STAGE)ENTERING (T,T-1)
*      DEC=DEATH RATE PER UNIT INTERVAL
*
      ADIN=0.
      DO 10 I=1,10
10     XI8(I)=0.
      DO 160 IM=1,10
      IF(10-IM-10.*RATE1)53,160,160
53     RVAL=RATE1-.1*(10-IM)
      IF(RVAL-.1) 54,55,55
54     XI8(IM)=RVAL*10*AUX(IM)
      GO TO 57
55     XI8(IM)=AUX(IM)
57     ADIN=ADIN+XI8(IM)*SURV
160    CONTINUE
      X8=EXP(-DEC)*X8+ADIN
      RETURN
      END
      SUBROUTINE MODEL1(X,AUX,RATE,AXTOT,TOT)
      DIMENSION X(10),AUX(10)
*
*      THIS SUBROUTINE UPDATES THE INTRA-STAGE TRANSFERS.
*      RATE=DEV RATE OF THE STAGE UNDER CONSIDERATION
*      X= DENSITY OF THE STAGE AT T(AFTER UPDATE)
*      AUX=DENSITY OF THIS STAGE AT T-1 (RETURNED)
*      AUX=X(T-1)
*      AXTOT=TOTAL DEN OF THIS STAGE AT T-1
*      TOT=TOTAL DEN OF THIS STAGE AT T
*
      AXTOT=0.
      DO 10 I=1,10
      AUX(I)=X(I)
      AXTOT=AXTOT+AUX(I)
      X(I)=0.
10     CONTINUE
      DO 15 I=1,10
      DO 9 J=1,I
      YMIN=.1*(J-1)
      YMAX=.1*J
      IF(RATE-YMIN) 9,9,12
12     IF(RATE-YMAX) 13,13,9
13     II=I-J+1
      II1=II-1
      IF(II1) 9,30,31
30     X(I)=10.*(YMAX-RATE)*AUX(II)
      GO TO 9
31     X(I)=10.*((YMAX-RATE)*AUX(II)+(RATE-YMIN)*AUX(II1))
9     CONTINUE
15    CONTINUE
      TOT=0.
      DO 40 I=1,10
40     TOT=TOT+X(I)
      RETURN
      END
      SUBROUTINE MODEL2(A,B,C2,C3,SURV,TRTOT,TOT)

```

```

DIMENSION C2(10), C3(10), TAUX(10), BU(10)
*
*   THIS SUBROUTINE UPDATES THE DEN OF THE PRESENT STAGE
*   FOR BOTH INTER AND INTRA STAGE MOVEMENTS. LET US CALL
*   THE PRESENT STAGE AS I AND THE PREV STAGE AS I-1.
*   A = DEV RATE OF THE STAGE I-1
*   B = DEV RATE OF THE STAGE I
*   C2 = DEN OF STAGE I-1 AT T-1
*   C3 = DEN OF STAGE I AT T-1. AT THE END OF THE SUBROUTINE
*   THIS WILL BE CHANGED TO DEN OF STAGE I AT T.
*   SURV = SURV OF POP WHILE MOVING FROM STAGE I-1 TO STAGE I
*   TRTOT = THE TOTAL NUMBER TRANSFERRED FROM STAGE I-1 TO
*   STAGE I THROUGH THE ENTIRE SEASON.
*   TOT = TOTAL DEN OF STAGE I AT TIME T.
*
DO 70 I=1,10
70  BU(I)=0.
    CALL MODEL1(C3,TAUX,B,DUMB,DUM)
    DO 300 I=1,10
        YMIN=(1.-(10.-(I-1))/(A*10))*10.*B
        YMAX=(1.-(10.-I)/(A*10))*10.*B
        IF(YMAX.LE,0) GO TO 300
        DO 290 K=1,10
            IF(YMAX-K) 50,100,100
50          IF(YMAX-(K-1)) 290,290,80
80          IF(YMIN-(K-1)) 110,120,120
110         C3(K)=C3(K)+A/B*(YMAX-(K-1))*C2(I)*SURV
            BU(K)=BU(K)+A/B*(YMAX-(K-1))*C2(I)*SURV
            GO TO 290
120        C3(K)=C3(K)+A/B*(YMAX-YMIN)*C2(I)*SURV
            BU(K)=BU(K)+A/B*(YMAX-YMIN)*C2(I)*SURV
            GO TO 290
100        IF(YMIN-K) 150,290,290
150        IF(YMIN-(K-1)) 130,140,140
130        C3(K)=C3(K)+A/B*C2(I)*SURV
            BU(K)=BU(K)+A/B*C2(I)*SURV
            GO TO 290
140        C3(K)=C3(K)+A/B*(K-YMIN)*C2(I)*SURV
            BU(K)=BU(K)+A/B*(K-YMIN)*C2(I)*SURV
290        CONTINUE
300        CONTINUE
        TOT=0.
        DO 60 I=1,10
60          C2(I)=TAUX(I)
        DO 310 I=1,10
            TOT=TOT+C3(I)
310        TRTOT=TRTOT+BU(I)
        RETURN
    END

```

图2 灵敏度分析主程序及其子程序
Fig.2 Main program and subroutine of sensitivity analyses

本文所研究的灵敏度分析, 包括两类扰动: 一类扰动是环境温度的扰动, 这又包括早期、中期和晚期温度的变化, 对最终秋天成虫数量的影响; 第二类扰动是春天越冬的成虫数量的多少对最终秋天成虫数量的影响。结果列在表1上。我们可以看到种群有密度制约的成

表 1 橙足负泥虫种群系统的灵敏度分析
Table 1 Sensitivity analyses of cereal leaf beetle population system

输入扰动 或参数扰动			在100天末的种群密度		变化率(%)	
			非密度制约	密度制约	非密度制约	密度制约
没有扰动时 早春成虫密度 $TOT = 50$			199.9	117.5	100	100
温 度 扰 动	早 期	$TMAX(I) =$ $1.2 \cdot TMAX(I)$ $I = 1, 30$	286.8	172.5	100 + 43	100 + 47.4
		$TMAX(I) =$ $0.8 \cdot TMAX(I)$ $I = 1, 30$	113.0	92.7	100 - 43.5	100 - 21.1
	中 期	$TMAX(I) =$ $1.2 \cdot TMAX(I)$ $I = 31, 60$	225.3	132.5	100 + 12.5	100 + 12.8
		$TMAX(I) =$ $0.8 \cdot TMAX(I)$ $I = 31, 60$	174.5	120.2	100 - 22.7	100 + 2.2
	晚 期	$TMAX(I) =$ $1.2 \cdot TMAX(I)$ $I = 71, 100$	200.1	118.0	100	100
		$TMAX(I) =$ $0.8 \cdot TMAX(I)$ $I = 71, 100$	198.0	113.5	100 - 1	100 - 3.4
	输入 扰动	$TOT = TOT \cdot 1.2 = 60$	239.3	125.9	100 + 20	100 + 7
		$TOT = TOT \cdot 0.8 = 40$	159.9	107.2	100 - 20	100 - 8.8

活率时, 系统显得比没有密度制约因素时更稳定, 或更抗干扰。特别是对春天越冬成虫数量的变化, 这种特性更加明显。在这儿考虑的仅是种内竞争所引起的密度制约, 在实际的情况, 各种自然天敌、种间竞争等等, 将远比这复杂得多, 因此可以想象害虫种群系统的这种自调节功能, 将会比描述的更明显。在我们考虑害虫管理问题时, 充分认识这种调节机理是很重要的, 在过去正是人们忽视了这种害虫生态系统的自我调节功能, 在很多情况下, 人们过多地依赖于化学农药, 企图以此压低虫口密度, 其结果事倍功半。自第二次世界大战以来, 农药的销售量增加了10倍, 但由于害虫所引起的作物损失却没有相应地减少, 这就是最好的例证 (Pimentel, 1976)。因此, 历史的发展, 科学的进步, 向我们提出了新的课题: 用系统理论, 计算机模拟来研究害虫所在生态系统的结构和功能, 有可能揭开害虫管理的新的一页。它和传统的方法区别在于: 它着重研究生态系统的分量之间的有机联系, 并把系统看成一个整体, 依赖于逐步改变系统结构的方法来控制害虫, 以代替过多地使用农药, 作者对橙足负泥虫种群系统的研究则是在这方面的一种探索。

参 考 文 献

- Casagrande, R. A. 1975 Behavior and survival of the adult cereal leaf beetle, *Oulema melanopus* (L.) Ph. D. dissertation, Michigan State University.
- Helgesen, R. G. and D. L. Haynes 1972 Population dynamics of the cereal leaf beetle, *Oulema melanopus* (Coleoptera: Chrysomelidae): a model for age-specific mortality. *Can. Entomol.* 104:797-814.
- Lefkovich, L.P. 1965 The study of population growth in organism grouped by stages. *Biometrics* 21(1):1-18.
- Pimentel, D. 1976 World food crisis: energy and pests. *Bull Entomol. Soc. Am.* 22:20-26.
- Tummala, R.L., Li Dianmo and D.L. Haynes 1984 General models for simulating population growth in insects grouped both by stages and age classes. *IEEE Transactions on Systems, Man and Cybernetics*, March 1984.
- Tomovic, R. 1963 Sensitivity Analysis of Dynamic Systems. McGraw-Hill, New York.
- Yun, Y. 1967 Effects of some physical and biological factors on the reproduction, development, survival, and behavior of the cereal leaf beetle, *Oulema melanopus* (L.) under laboratory conditions. Ph.D. dissertation, Michigan state University.

SENSITIVITY ANALYSIS OF CEREAL LEAF BEETLE (*OULEMA MELANOPUS*) POPULATION SYSTEM

Li Dianmo

(Institute of Zoology, Academia Sinica)

R.L.Tummala

(Departments of Entomology and Electrical Engineering and Systems
Science, Michigan State University, U.S.A.)

Sensitivity analysis has been applied to both of density dependant and density independant population system. Input disturbance has been done by increasing and decreasing 20 percent of spring emerging adults in the computer program. Parameters disturbances by increasing and decreasing 20 percent of temperature in the early days, in the middle days, or in the late days of a hundred simulation days. The results are listed in Table 1. The results show that the system which only has density dependant survival rates would be stabler than the system which only has dansity independant survival rates. The further discussion is given in the paper.