

パッチ状環境内での移住における
好みの効果を導入した個体群動態モデル

Population Dynamics Introduced the Effect of Biased Migration in Patchy Environment

2003

緒方 直美 (Naomi OGATA)

M1478503

*Department of Mathematical and Life Sciences
Graduate School of Science
Hiroshima University
Kagamiyama 1-3-1, Higashi-hiroshima 739-8526
JAPAN*

1 Introduction

本研究では、パッチ状環境内に生息する単一集団について、パッチに対する嗜好性が集団サイズに及ぼす影響について考察する。ここで、パッチ状環境とは小さな生息場所が環境中に散在し、1つの小生息場所内で集団が成長すると共に、分布した生息場所間を個体が移動しながら生活している環境である。嗜好性とは、環境パッチへの移入傾向を表す、生物個体の環境パッチへの好みを意味する。

パッチ状環境に生息する集団が存在しているとき、全てのパッチに生息している地域全体の集団をメタ集団といい、現在、メタ集団動態の研究は数理モデルによる研究についても少なくないが、初期の数理モデル研究は、Levins [6] によるものとされる。

次に示す Levins [6] の数理モデルでは、個体は地域全体のいかなるパッチ間でも移動可能で、パッチ内の相互作用によるパッチの質的变化は、地域全体のパッチ頻度の変化より、はるかに短い時間スケールで起きるという仮定の下に作られたものである：

$$\frac{dp(t)}{dt} = mp(t)\{1 - p(t)\} - ep(t).$$

$p(t)$ は、時刻 t における全てのパッチの中で、考えている生物種が生息しているパッチの割合（頻度）を表し、 m は、生息しているパッチから生息していないパッチへの個体の移入により新たに生息パッチが生成される率、 e は、生息しているパッチの消滅率である。安定平衡頻度は、

$$p^* = \frac{m - e}{m}$$

で与えられる。

分断された生息域（パッチ）に生息し、移住する生物の集団動態の数理モデルとして最も基本的なもの1つは、「空間的なパッチの分布は無視し」、「パッチの質、パッチからパッチへの移住率はパッチに依存しない。」という仮定のもとで考えられるものである [9]。前者の仮定、パッチの空間的構造を無視することは、移住の際の空間構造以外の因子の集団動態への影響について考察する研究においてしばしば用いられる理論的な仮定である。

Vance [9] の数理モデルはその代表的なものの一つである：

$$\frac{dN_i}{dt} = (r - \beta N_i)N_i - (a + bN_i)N_i + f_i(N_1, N_2, \dots, N_n) \sum_{j=1}^n (a + bN_j)N_j.$$

N_i はパッチ i の集団サイズ、 r は各パッチにおける内的自然増加率、 β は各パッチにおける集団増加に対する密度抑制効果の強さ、 a は各パッチにおける最小移出率、 b は各パッチからの移出に対する密度促進効果の強さ、 f_i は移出者のパッチ i に移入してくる割合である。 f_i は、パッチ i が混み合っ

ているときは小さく，他のパッチが混み合っているときは大きくなるという性質をもっている。個体群サイズの平衡状態は，

$$N_i^* = \frac{r}{\beta}$$

で与えられる。

本研究では，Vance [9] の数理モデルをもとに，パッチ質的な違いがあり，生物個体の移入率にパッチ依存性のある場合を解析する。特に，どのようなパッチ偏好性が，考えているパッチ状環境内に生息する生物個体群の総個体群サイズを最大にするのかに焦点を置き，個体群の移住性向がどのように総個体群サイズに反映されうるものかについて考察する。

2 Model

We consider the following population dynamics in a multi-patchy environment with m patches (Fig.1):

$$\begin{aligned} \frac{dN_i(t)}{dt} = & \{r_i - \beta_i N_i(t)\} N_i(t) - E_i(N_i(t)) \\ & + F_i(N_1(t), N_2(t), \dots, N_m(t)) (1 - \sigma) \sum_{k=1}^m E_i(N_k(t)) \quad (1) \\ & (i = 1, 2, \dots, n - 1, m), \end{aligned}$$

where $N_i(t)$ is the local population size in patch i at time t , m (≥ 2) the total number of patches in the considered environment, r_i the intrinsic growth rate within patch i , β_i the Verhulst coefficient within patch i which represents such density effect that the growth rate gets smaller as the population size increases. $E_i(N_i)$ gives the emigration rate from patch i . In this paper, we assume the following function of N_i for $E_i(N_i)$:

$$E_i(N_i) = (a_i + b_i N_i) N_i, \quad (2)$$

where $a_i + b_i N_i$ is the per capita emigration rate from patch i with local population size N_i . Parameters a_i and b_i are positive constants. In (1), any disperser is assumed to be able to access any patch evenly. σ ($0 \leq \sigma < 1$) is the death rate for dispersers. $F_i(N_1, N_2, \dots, N_m)$ indicates the fraction of dispersers which immigrate into patch i , given by

$$F_i(N_1, N_2, \dots, N_m) = \frac{\frac{\rho_i}{N_i}}{\sum_{k=1}^m \frac{\rho_k}{N_k}} \quad (3)$$

when ρ_i is a positive constant which means the density-independent disperser's preference according to which patch it tends to immigrate into.

We may regard such preference as depending on the quality of patch or on some characteristics attracting the disperser to the patch. It is satisfied that $\sum_{k=1}^m F_k = 1$ for any t . With this function (3), dispersers tend to avoid crowded patches, and to be attracted to less crowded, while such tendency is modified by the patch preference $\{\rho_1, \rho_2, \dots, \rho_m\}$. Only when $\rho_1 = \rho_2 = \dots = \rho_m$ and $N_1 = N_2 = \dots = N_m$,

$$F_i = \frac{1}{m} \text{ for any } i. \quad (4)$$

3 Analysis

3.1 Case of Identical Patches

In this case, the environment of every patch is identical, so that $r_i = r$, $\beta_i = \beta$, $a_i = a$ and $b_i = b$ for any i .

3.1.1 Case without patch preference

When the population has no patch preference in dispersion, that is, in the case when $\rho_1 = \rho_2 = \dots = \rho_m$, the equilibrium population distribution of (N_1, N_2, \dots, N_m) for (1) is $(0, 0, \dots, 0)$ or (N^*, N^*, \dots, N^*) , where $N^* = (r - a\sigma)/(\beta + b\sigma)$. The latter exists only when $\sigma < r/a$.

Eigenvalues for the zero equilibrium $(0, 0, \dots, 0)$ are given by the following two:

$$\lambda_{01} = r - a\sigma; \quad (5)$$

$$\lambda_{0*} = r - a \left(1 + \frac{1 - \sigma}{n - 1} \right). \quad (6)$$

On the other hand, as for the non-zero even equilibrium (N^*, N^*, \dots, N^*) , eigenvalues λ_{+0} and λ_{+*} are obtained as follows:

$$\lambda_{+1} = a\sigma - r; \quad (7)$$

$$\lambda_{+*} = \frac{1}{(n-1)(\beta + b\sigma)} \times [\{nbr + (2n-1)a\beta + (n-1)ab\}\sigma - (n-1)r\beta - na\beta + (2n-1)br]. \quad (8)$$

With fundamental analysis for the above eigenvalues, we can derive the following necessary and sufficient condition for the local stability of each

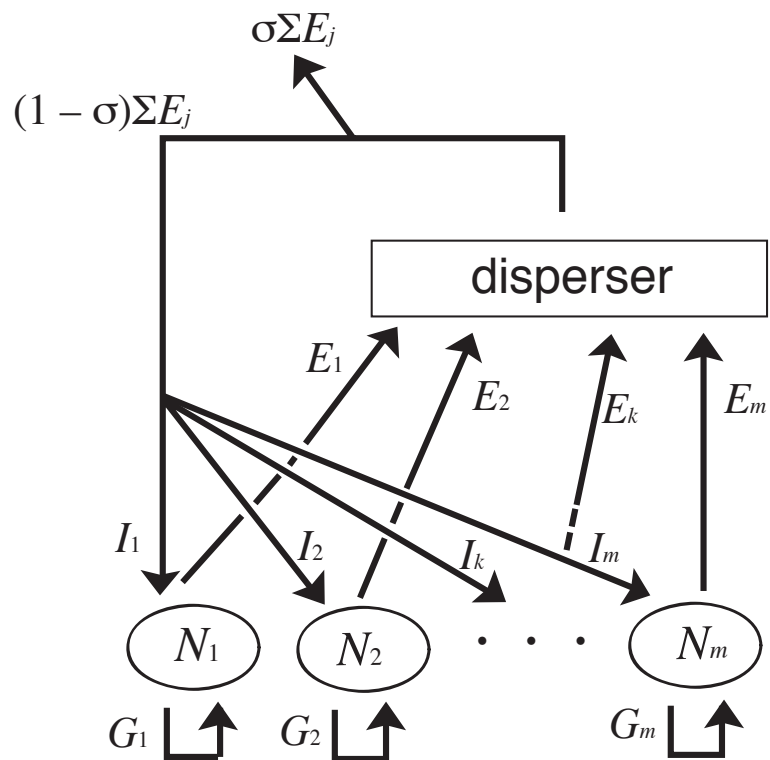


図 1: 数理モデリング。

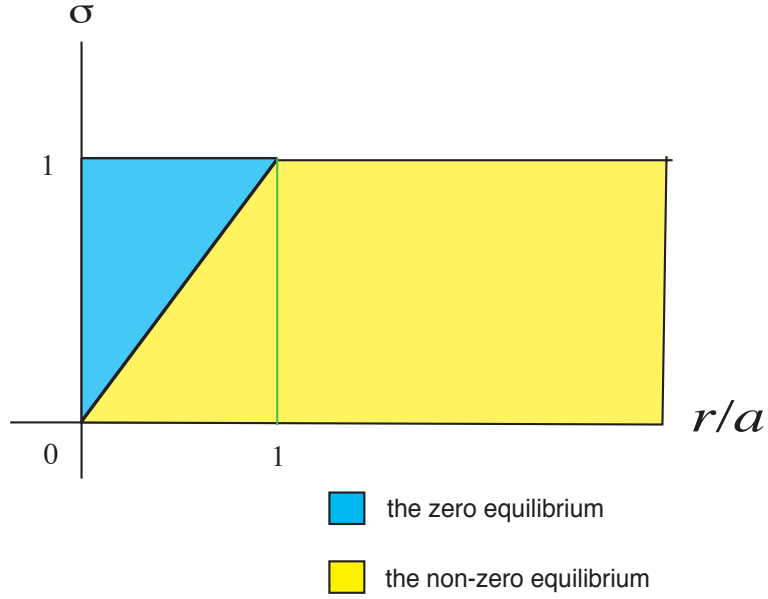


図 2: パッチの質が全て均質で, 偏好性がない場合の平衡点の局所安定性。

equilibrium(Fig.2):

$$\frac{r}{a} < \sigma \quad \text{for } (0, 0, \dots, 0); \quad (9)$$

$$\frac{r}{a} > \sigma \quad \text{for } (N^*, N^*, \dots, N^*). \quad (10)$$

3.1.2 Two patches case with preference

In this section, we consider the population dynamics in the environment with two patches:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1(t)}{dt} = & \{r - \beta N_1(t)\}N_1(t) - E(N_1(t)) \\ & + F_1(N_1(t), N_2(t))(1 - \sigma) \sum_{k=1}^2 E(N_k(t)) \end{aligned} \quad (11)$$

$$\begin{aligned} \frac{dN_2(t)}{dt} = & \{r - \beta N_2(t)\}N_2(t) - E(N_2(t)) \\ & + F_2(N_1(t), N_2(t))(1 - \sigma) \sum_{k=1}^2 E(N_k(t)), \end{aligned} \quad (12)$$

where E and F_i ($i = 1, 2$) are given by (2) and (3) with $m = 2$. Equilibrium population distribution for (N_1, N_2) is $(0, 0)$ or (N_1^*, N_2^*) .

When $\rho_1 = \frac{1}{2} + \epsilon$ and $\rho_2 = \frac{1}{2} - \epsilon$ with $\epsilon \ll 1$, that is, when the patch preference is much weak, let

$$N_1^* = N^* + \epsilon n_1 + O(\epsilon^2) \quad (13)$$

$$N_2^* = N^* + \epsilon n_2 + O(\epsilon^2). \quad (14)$$

(13), (14) を (11), (12) 式に代入して, ϵ の 2 乗以上の項を無視すると,

$$n_1 + n_2 = 0 \quad (15)$$

を得る。次に, より高次の ϵ について考え,

$$N_1^* = N^* + \epsilon n_1 + \epsilon^2 m_1 + O(\epsilon^3) \quad (16)$$

$$N_2^* = N^* + \epsilon n_2 + \epsilon^2 m_2 + O(\epsilon^3). \quad (17)$$

と置く。(16), (17) を (11), (12) 式に代入し, ϵ の 3 乗以上の項を無視した上で (15) を用いれば,

$$m_1 + m_2 = -\frac{2(\beta + \sigma b)n_1^2}{r - \sigma a} < 0. \quad (18)$$

を得る。この結果より, ρ_1, ρ_2 が, $\rho_1 = \rho_2 = 1/2$ から微小に異なる値をとるときには, $N_1^* + N_2^* < 2N^*$ となることがわかる。Lastly, it is shown that $N_1^* + N_2^*$ is locally maximum when $\rho_1 = \rho_2 = 1/2$.

Next, we consider the case when $\rho_1 = \epsilon$ and $\rho_2 = 1 - \epsilon$, where $0 < \epsilon \ll 1$. This is the case that almost all dispersers immigrate into patch 2, and only a certain small portion immigrates into patch 1.

If $\epsilon = 0$, the non-trivial equilibrium (N_{10}^*, N_{20}^*) is given by

$$N_{10}^* = \frac{r - a\sigma}{2(\beta + b\sigma)} + \frac{[(r - a\sigma)^2(\beta + b)^2 + 4(1 - \sigma)(\beta + b\sigma)(\beta a + rb)(r - a)]^{\frac{1}{2}}}{2(\beta + b\sigma)(\beta + b)} \quad (19)$$

$$N_{20}^* = \frac{r - a}{\beta - b}. \quad (20)$$

When $\epsilon > 0$, to consider the non-trivial equilibrium, put

$$N_1^* = N_{10}^* + \epsilon n_1 + O(\epsilon^2) \quad (21)$$

$$N_2^* = N_{20}^* + \epsilon n_2 + O(\epsilon^2). \quad (22)$$

(21), (22) を (11), (12) 式に代入して, ϵ の 2 乗以上の項を無視すると,

$$n_1 = \frac{(1 - \sigma) \frac{N_{10}^*}{N_{20}^*} \{(a + bN_{10}^*)N_{10}^* + (a + bN_{20}^*)N_{20}^*\} \left\{ \frac{(1 - \sigma)(a + 2bN_{20}^*)}{(r - 2\beta N_{20}^*) - (a + 2bN_{20}^*)} - 1 \right\}}{(r - 2\beta N_{20}^*) - \sigma(a + 2bN_{20}^*)} \quad (23)$$

$$n_2 = \frac{-(1 - \sigma) \frac{N_{10}^*}{N_{20}^*} \{(a + bN_{10}^*)N_{10}^* + (a + bN_{20}^*)N_{20}^*\}}{(r - 2\beta N_{10}^*) - \sigma(a + 2bN_{10}^*)} \quad (24)$$

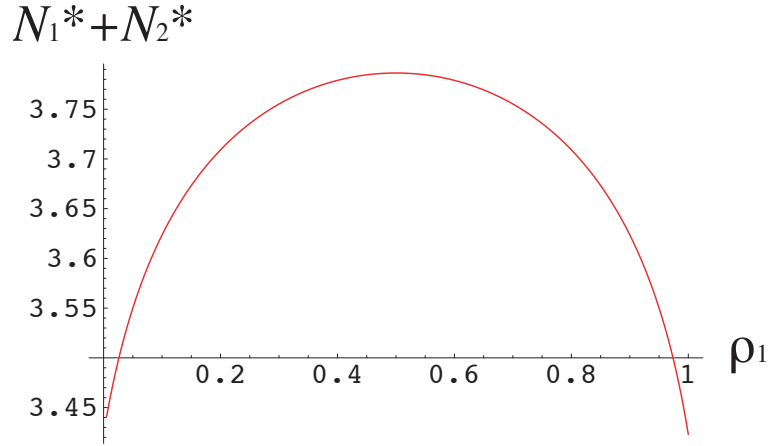


図 3: 均質なパッチが 2 個の環境についての, ρ_1 と $N_1^* + N_2^*$ の関係。数値計算。
 $r = 2.0; \beta = 1.0; a = 0.5; b = 0.0; \sigma = 0.9; N_1(0) = N_2(0) = (r - a)/(\beta + b)$.

を得る。(23), (24) より, $n_1 + n_2 > 0$ であることを示すことができる。従って, ρ_1, ρ_2 が, $\rho_1 = 0, \rho_2 = 1$ から少しずれた値をとるとき, $N_1^* + N_2^* > N_{10}^* + N_{20}^*$ となることがわかる。It is shown that $N_1^* + N_2^*$ is locally minimum when $\rho_1 = 1$ and $\rho_2 = 0$.

数値計算により得られる, ρ_1 と $N_1^* + N_2^*$ の関係を Fig.3 に示す。解析的に得られる ρ_1 に対する局所的な $N_1^* + N_2^*$ の最大値, 最小値が大域的にも最大, 最小であることが示唆されている。

3.1.3 Four patch case with preference

環境を成すパッチが 4 個のとき, $\{\rho_1, \rho_2, \rho_3, \rho_4\}$ の分散 と $\sum_{k=1}^4 N_k^*$ の関係を数値計算により調べた (Fig.4)。ここで, 分散は以下のように定義される:

- (1) $\{\rho_1, \rho_2, \rho_3, \rho_4\}$ に乱数を振る;
- (2) $\sum_{i=1}^4 \rho_i = 1$ となるように規格化する;
- (3) $\{\rho_i\}$ の (2 乗平均) - (平均)² を計算し, これを分散とする。

Fig.4 が示すように, 分散が小さい場合に, $\sum_{k=1}^4 N_k^*$ は大きい値をとり, 分散が大きい場合に, $\sum_{k=1}^4 N_k^*$ は小さい値をとる傾向にあることがわかる。従って, ρ_i ($i = 1, \dots, 4$) の値がすべて等しく, パッチの嗜好性がない場合に, $\sum_{k=1}^4 N_k^*$ は最大値をとることが示唆される。

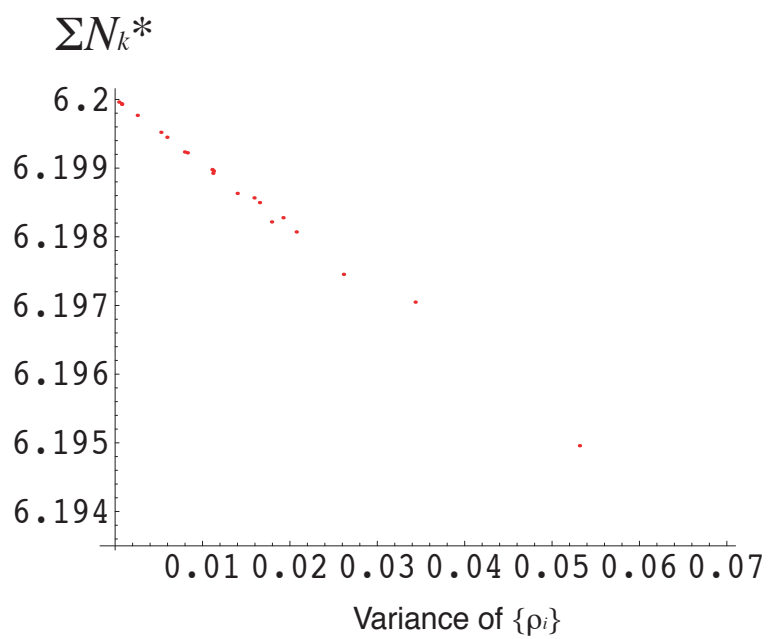


図 4: パッチが 4 個の環境内についての, $\{\rho_1, \rho_2, \rho_3, \rho_4\}$ の分散 と $\sum_{k=1}^4 N_k^*$ の関係。数値計算。 $r = 2.0$; $\beta = 1.0$; $a = 0.5$; $b = 0.0$; $\sigma = 0.9$; $N_i(0) = (r - a)/(\beta + b)$.

3.2 Case of Qualitatively Different Patches

3.2.1 m patch case with $1 - \sigma = \epsilon \ll 1$

パッチが m 個の環境について、 $1 - \sigma = \epsilon \ll 1$ とおいた解析を行なう。この場合、dispenser は、ほとんどが死滅する。

$$N_i^* = (r_i - a_i)/(\beta_i + b_i) + \epsilon n_i + o(\epsilon^2) \quad (25)$$

とおくと、 $\sum n_k$ が最大となるのは、 $(r_i - a_i)/(\beta_i + b_i)$ が最小となるパッチに、移住者全てが移入するときであることが示される。また、 $\sum n_k$ が最小となるのは、 $(r_i - a_i)/(\beta_i + b_i)$ が最大となるパッチに、移住者全てが移入するときである (Appendix.A)。

3.2.2 Two patch case

パッチが2個の環境について、数値計算により、 ρ_1 と $N_1^* + N_2^*$ の関係を調べた (Fig.5)。 σ の値が十分大きい場合、パッチ m 個の場合と同様に、 $N_1^* + N_2^*$ が最大となるのは、 $(r_i - a_i)/(\beta_i + b_i)$ がより小さいパッチに、移住者全てが移入するときである。 $N_1^* + N_2^*$ が最小となるのは、 $(r_i - a_i)/(\beta_i + b_i)$ がより大きいパッチに、移住者全てが移入するときである。しかし、 σ の値が小さい場合には、 $N_1^* + N_2^*$ が最大となる $\{\rho_1, \rho_2\}$ は、中庸な正值の組となることが示されており、ある唯一の最適な嗜好性 $\{\rho_1, \rho_2\}$ によって、 $N_1^* + N_2^*$ が最大値をとることが示されている。

3.2.3 Four patch case

パッチが4個の環境について、ランダムに選んだ $\{\rho_i\}$ に対する $\sum N_k^*$ の頻度分布を数値計算によって調べると、Fig.6の結果が得られる。パッチが2個の場合と同様に、 σ の値が十分に大きいときには、 $(r_i - a_i)/(\beta_i + b_i)$ が最も大きなパッチに全移住者が移入する場合に $\sum N_k^*$ が最大となることが示唆されるが、相対的に小さな σ の場合には、むしろ、全てのパッチに等分に移住する場合の方が $\sum N_k^*$ がより大きくなり、また、ある特殊な嗜好性が $\sum N_k^*$ を最大にすることが示されている。このことは、 $\{\rho_i\}$ の分数に対する $\sum N_k^*$ の依存性に関する数値計算の結果 (Fig.6) から示されている。

σ と $\sum N_k^*$ の関係についてさらに詳細に、数値計算によって調べた結果を Fig.7 に示す。 σ の値が十分に大きい場合、 $1 - \sigma = \epsilon$ とおいた場合に解析的に得られる最大値、最小値の範囲に数値計算による $\sum N_k^*$ が収まる。しかしながら、 σ がある程度小さくなると、 $1 - \sigma = \epsilon$ の場合について解析的に得られる最大値を超える最大値が、ある $\{\rho_i\}$ について実現しうることが明示された。

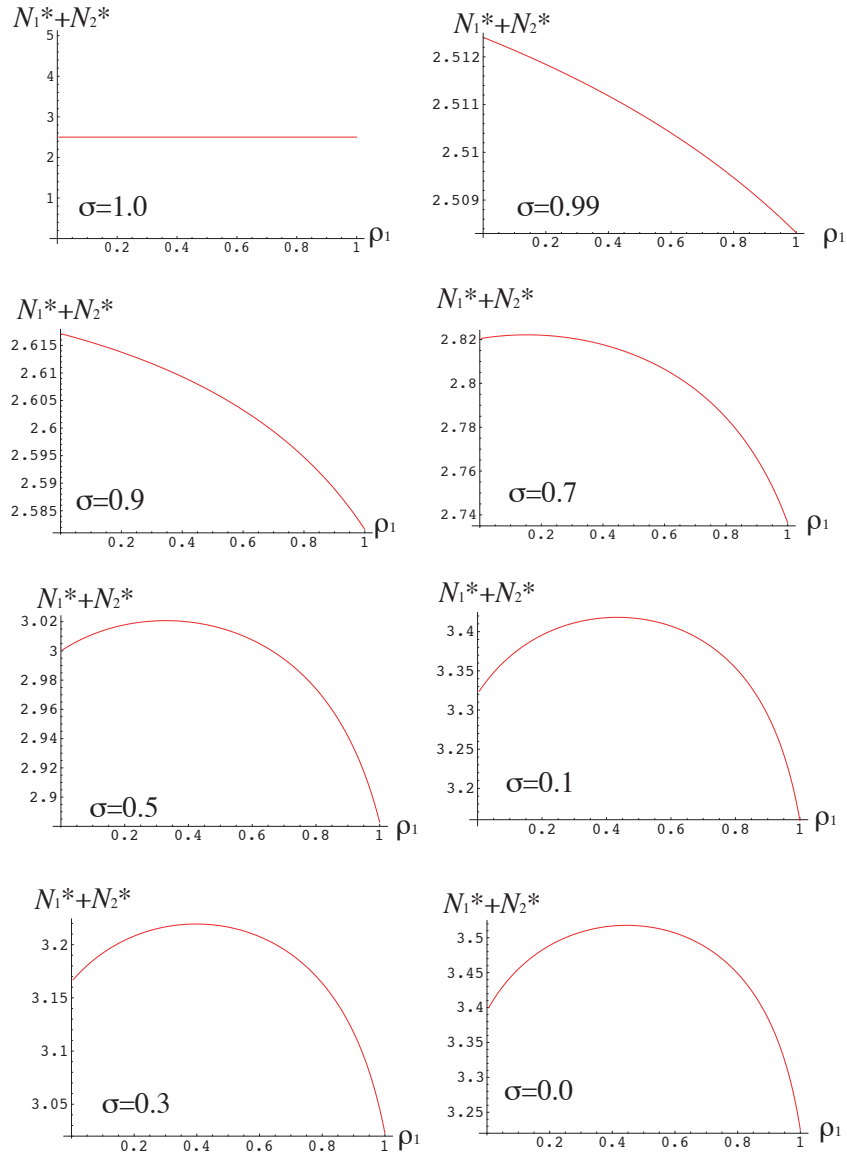


図 5: パッチが 2 個の環境について, ρ_1 と $N_1^* + N_2^*$ の関係。数値計算。 $r_1 = 2.0$; $r_2 = 1.5$; $\beta_1 = \beta_2 = 1.0$; $a_1 = a_2 = 0.5$; $b_1 = b_2 = 0.0$; $N_i(0) = (r_i - a_i) / (\beta + b_i)$.

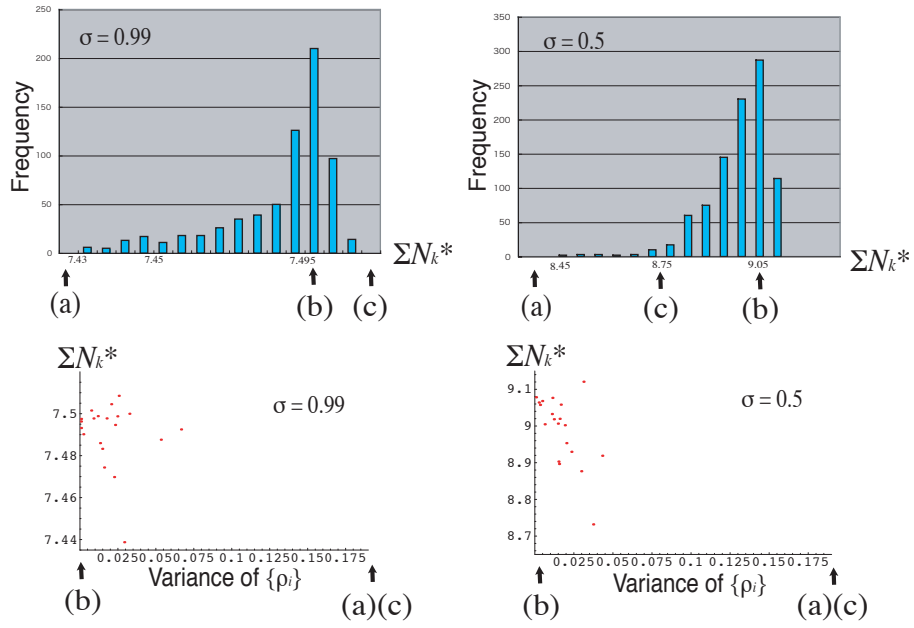


図 6: パッチが 4 個の環境について, $\{\rho_i\}$ をランダムにとった場合の $\sum N_k^*$ の頻度分布。数値計算。矢印は, 各々, (a) $(r_i - a_i)/(\beta_i + b_i)$ が最も大きいパッチに移住者全てが移入する $\{\rho_i\}$ を選んだ場合; (b) $\{\rho_i\}$ が等しい場合 ($\rho_i = 1/4$ for any i); (c) $(r_i - a_i)/(\beta_i + b_i)$ が最も小さいパッチに移住者全てが移入する $\{\rho_i\}$ を選んだ場合に得られる $\sum N_k^*$ の値を示す。 $r_1 = 5.0$; $r_2 = 2.5$; $r_3 = 1.25$; $r_4 = 0.625$; $\beta_1 = \beta_2 = \beta_3 = \beta_4 = 1.0$; $a_1 = a_2 = a_3 = a_4 = 0.5$; $b_1 = b_2 = b_3 = b_4 = 0.0$; $N_i(0) = (r_i - a_i)/(\beta + b_i)$.

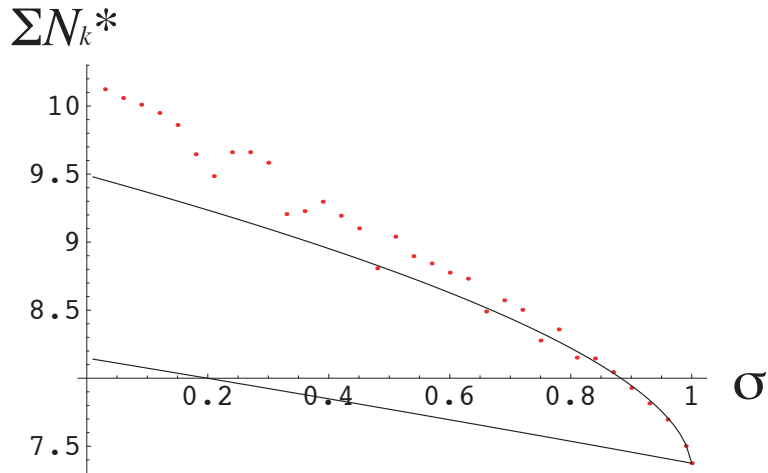


図 7: パッチが 4 個の環境について, $\{\rho_i\}$ をランダムにとった場合の, σ と $\sum N_k^*$ の関係。数値計算。 $1 - \sigma = \epsilon$ のときに解析的に得られた $\sum N_k^*$ の最大値, 最小値を実線で示す。 $r_1 = 5.0; r_2 = 2.5; r_3 = 1.25; r_4 = 0.625;$
 $\beta_1 = \beta_2 = \beta_3 = \beta_4 = 1.0; a_1 = a_2 = a_3 = a_4 = 0.5; b_1 = b_2 = b_3 = b_4 = 0.0;$
 $N_i(0) = (r_i - a_i)/(\beta + b_i).$

4 Conclusion

パッチの質が均等なとき, 最も総個体群サイズが大きくなるのは, 偏好性のない移入の場合であることがわかった。一方, パッチの質が均質でないならば, 移住者の死亡率が高い場合には, 質が最も悪いパッチに全て移入するときに, 総個体群サイズは最も大きくなり, 質が最も良いパッチに全て移入するとき, 総個体群サイズは最も小さくなる。ところが, 移住者の死亡率が低い場合には, 全てのパッチに均質に移入する場合でも, ある唯一のパッチに全ての移住者が移入する場合でもなく, 2 つ以上のパッチにある偏った移入をする偏好性の中に総個体群サイズを最大にするものがある。ただし, このとき, ある唯一のパッチに全てが移入する場合よりも, 全てのパッチに均質に移住する場合の方が個体群サイズはより大きくなる。あるパッチ状環境に生息する稀少な生物の保全において, パッチ間の移住のし易さは, 当然, 結果としての, 各パッチ環境への移入の偏好性に反映されるものであるから, 留意すべき重要な因子である。

Appendix A

Method of determine $\{\rho_i\}$ to maximizes (minimizes) $\sum N_k$ in case of $1 - \sigma = \epsilon \ll 0$.

Assuming $N_i^* = N_{i0}^* + \epsilon n_i + o(\epsilon^2)$ ($N_{i0}^* = \frac{r_i - a_i}{\beta_i + b_i} > 0$), the following is obtained:

$$n_i = \frac{\sum_{k=1}^m (a_k + b_k N_{k0}^*) N_{k0}^* \cdot \frac{\rho_i}{N_{i0}^{*2}}}{\sum \rho_k \frac{1}{N_{k0}^*}}, \quad (26)$$

$$\sum_{k=1}^m n_k = \sum_{k=1}^m (a_k + b_k N_{k0}^*) N_{k0}^* \cdot \frac{\sum_{k=1}^m \rho_i \frac{1}{N_{k0}^{*2}}}{\sum_{k=1}^m \rho_k \frac{1}{N_{k0}^*}}. \quad (27)$$

When $\frac{\sum \rho_i \frac{1}{N_{k0}^{*2}}}{\sum \rho_k \frac{1}{N_{k0}^*}}$ is maximum, so is $\sum_{k=1}^m n_k$. Now, let us define

$$\left(x_1 \quad \cdots \quad x_m \right) = \left(\sqrt{\rho_1 \frac{1}{N_{10}^*}} \quad \cdots \quad \sqrt{\rho_m \frac{1}{N_{m0}^*}} \right), \quad (28)$$

then

$$\frac{\sum \rho_i \frac{1}{N_{k0}^{*2}}}{\sum \rho_k \frac{1}{N_{k0}^*}} = \frac{\left(x_1 \quad \cdots \quad x_m \right) \begin{pmatrix} \frac{1}{N_{10}^*} & & 0 \\ & \ddots & \\ 0 & & \frac{1}{N_{m0}^*} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1 \\ \vdots \\ x_m \end{pmatrix}}{\left(x_1 \quad \cdots \quad x_m \right) \begin{pmatrix} x_1 \\ \vdots \\ x_m \end{pmatrix}} \quad (29)$$

$$= \left(\frac{x_1}{\|x\|} \quad \cdots \quad \frac{x_m}{\|x\|} \right) \begin{pmatrix} \frac{1}{N_{10}^*} & & 0 \\ & \ddots & \\ 0 & & \frac{1}{N_{m0}^*} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \frac{x_1}{\|x\|} \\ \vdots \\ \frac{x_m}{\|x\|} \end{pmatrix} \quad (30)$$

Without loss of generality, we assume

$$N_{10}^* \geq \cdots \geq N_{m0}^*. \quad (31)$$

For exploring external values of

$$\left(\frac{x_1}{\|x\|} \quad \cdots \quad \frac{x_m}{\|x\|} \right) \begin{pmatrix} \frac{1}{N_{10}^*} & & 0 \\ & \ddots & \\ 0 & & \frac{1}{N_{m0}^*} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \frac{x_1}{\|x\|} \\ \vdots \\ \frac{x_m}{\|x\|} \end{pmatrix}, \quad (32)$$

we use the Lagrange's method. Assuming

$$F\left(\frac{x_1}{\|x\|}, \dots, \frac{x_m}{\|x\|}, \lambda\right) = \left(\frac{x_1}{\|x\|} \quad \dots \quad \frac{x_m}{\|x\|}\right) \begin{pmatrix} \frac{1}{N_{i0}^*} & & 0 \\ & \ddots & \\ 0 & & \frac{1}{N_{m0}^*} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \frac{x_1}{\|x\|} \\ \vdots \\ \frac{x_m}{\|x\|} \end{pmatrix} - \lambda(\|x\|^2 - 1). \quad (33)$$

We consider the solution for $\frac{\partial F}{\partial \frac{x_i}{\|x\|}} = 0$ and $\frac{\partial F}{\partial \lambda} = 0$. From $\frac{\partial F}{\partial \frac{x_i}{\|x\|}} = 0$, we can get the following:

$$\frac{x_i}{\|x\|} = 0 \quad \text{or} \quad \lambda = \frac{1}{N_{i0}^*} \quad (\forall i). \quad (34)$$

From the definition (28), $\frac{x_1}{\|x\|} = \dots = \frac{x_m}{\|x\|} = 0$ is not satisfied, as for at least one, there exists i such that $\frac{x_i}{\|x\|} \neq 0$. Since all of N_{i0}^* are not identical, we have

$$\frac{x_i}{\|x\|} = 1 \quad \text{and} \quad \frac{x_{j \neq i}}{\|x\|} = 0 \quad (\forall i). \quad (35)$$

Lastly, we find m candidates of $\{x_i\}$ for the maximum (minimum) of (27).

Maximum of $\sum n_k$: Since (30) becomes $\frac{1}{N_{i0}^*}$ when (35) is satisfied, $\sum_{k=1}^m n_k$ is maximized when $i = m$ because $\frac{1}{N_{i0}^*}$ is the smallest with it from (31), that is,

$$\left(\frac{x_1}{\|x\|} \quad \dots \quad \frac{x_{m-1}}{\|x\|} \quad \frac{x_m}{\|x\|}\right) = \left(0 \quad \dots \quad 0 \quad 1\right). \quad (36)$$

Using $\rho_1 + \dots + \rho_m = 1$, we can get the following $\{\rho_i\}$ to maximize (27) :

$$\left(\rho_1 \quad \dots \quad \rho_{m-1} \quad \rho_m\right) = \left(0 \quad \dots \quad 0 \quad 1\right). \quad (37)$$

Minimum of $\sum n_k$: Since (30) becomes $\frac{1}{N_{i0}^*}$ when (35) is satisfied, $\sum_{k=1}^m n_k$ is minimized when $i = m$ because $\frac{1}{N_{i0}^*}$ is the largest with it from (31), that is,

$$\left(\frac{x_1}{\|x\|} \quad \frac{x_2}{\|x\|} \quad \dots \quad \frac{x_m}{\|x\|}\right) = \left(1 \quad 0 \quad \dots \quad 0\right), \quad (38)$$

Using $\rho_1 + \dots + \rho_m = 1$, we can get the following $\{\rho_i\}$ to minimize (27) :

$$\left(\rho_1 \quad \rho_2 \quad \dots \quad \rho_m\right) = \left(1 \quad 0 \quad \dots \quad 0\right). \quad (39)$$

参考文献

- [1] Amarasekare, P., 1998. Allee effect in metapopulation dynamics, *Am. Nat.*, **152**, p.p.298-302.
- [2] Burkey, T. V., 1997. Metapopulation extinction in fragmented landscapes: using bacteria and protozoa communities as model ecosystems, *Am. Nat.*, **150**, p.p.568-591.
- [3] Fahrig, L., Merriam, G., 1985. Habitat patch connectivity and population survival, *Ecology*, **66**, p.p.1762-1768.
- [4] Hanski, I., Zhang, D., 1963. Migration, metapopulation dynamics and fugitive co-existence, *J. theor. Biol.*, **163**, p.p.491-504.
- [5] Lefkovich, L. P., Fahrig, L., 1985. Spatial characteristics of habitat patches and population survival, *Ecological Modelling*, **30**, p.p.297-308.
- [6] Levins, R., 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control, *Bull. Entomol. Soc. Amer.*, **15**, p.p.237-240.
- [7] 佐藤一憲, 1999. 人為的攪乱が及ぼす希少種のダイナミクスへの影響, *保全生態学研究*, **4**, p.p.125-133.
- [8] 嶋田正和, 1993. 攪乱を受けるパッチ状環境下でのメタ個体群動態: 植物と植物食昆虫のダイナミクス, *個体群生態学会会報*, **50**, p.p.35-42.
- [9] Vance, R. R., 1984. The effect of dispersal on population stability in one-species population growth models, *Am. Nat.*, **123**, p.p.230-254.