

**A Mathematical Modelling Considerations  
on  
Optimal Size of Feeding Territory  
with Food Density Recruitment**

1999

Sachiko Kunii

95251579

*Department of Information and Computer Sciences, Faculty of Science  
Nara Women's University  
Kita-uoya-nishi-machi, Nara, 630-8506  
JAPAN*

## 論文概要

### 餌密度の更新過程と最適採餌縄張りサイズの関係 に関するモデル解析

奈良女子大学 理学部 情報科学科  
95251579 國井 佐知子

縄張り *territory* とは、個体あるいは個体のグループが朗かな防衛行為や誇示によって多少とも排他的に占有する地域のことである。縄張りは、以下のように分類される [1]。

- A 型 ねぐら、求愛、交尾、採餌などあらゆる活動がその中で行なわれるような広い縄張り。ウタスズメ *Melospiza*、モズ *Lanius bucephalus* などの多くの鳥で見られる。
- B 型 交尾、営巣など繁殖に関係した活動がその中で行なわれるような縄張り。採餌活動は主に縄張りの外で行なわれる。スズメ *Passer montanus*、ツバメ *Hirundo rustica* などで見られる。
- C 型 巣のまわりの狭い空間だけの縄張り。ウミネコ *Larus crassirostris* などのカモメ類をはじめとしたコロニー性の多くの海鳥で見られる。
- D 型 求愛や交尾のためだけの縄張り。エリマキシギ *Philomachus pugnax*、ソウゲンライチョウ *Tympanuchus cupido* などで見られる。
- E 型 休息場所やかくれ場所としての縄張り。ホシムクドリ *Sturnus vulgaris* などの集団で休息する鳥で見られる。
- F 型 非繁殖縄張り。冬など非繁殖期の採餌縄張りや、繁殖期でも繁殖場所以外の場所における採餌縄張り。カモメ類が採餌のために一時的に海岸線を防衛することがあるがそれなどはこの型に含まれる。

また、花蜜を餌とするハチドリ *Trochilidae* も F 型の縄張りを持つ。全長 6cm、体重 2g のマメハチドリ *Calypte helenae* などの短いくちばしをもった小型のハチドリは、花冠の短い蜜量の少ない花を利用する。このような花は短期間に一気に咲いてしまうが、一面にびっしりと生えている。そこで、一羽が必要とする蜜量をまかなえるだけの一定の小地域を、他の同種および異種のハチドリから防衛し、その花々が枯れると、再び新たな場所へと移動する。一方、トケイソウ属の花の一種パッシフロラ・ミクスタ *Passiflora mixta* とヤリハチドリ *Ensifera ensifera* の関係に見られるように、特定の種類の花と特異的な共進化を果たし、長いくちばし、あるいは曲がったくちばしを持つようなハチドリは一定の縄張りを持たない。彼らが利用する植物は長期にわたって時期をずらしながら、蜜量の多い花を咲かせるからである。そのため、この種のハチドリは広い範囲を周期的に飛び回る [2]。

縄張りを持つ場合、他個体の侵入、もしくは、他個体による資源の利用を防ぐことによって縄張り内の資源を独占的に使うことができる。ゆえに、縄張りを持たない時に得られるエネルギーよりも獲得できるエネルギー量が増加すると期待できる。しかし、縄張りを守るためには、他個体に注意を向けたり、追跡したりというような行動をとらなくてはならず、生きていくために最低限必要なエネルギー以上の出費も伴わざるを得ない。このような縄張り保持が経済的に成り立つためには、利得（縄張りをもたない時にえられるエネルギー + 縄張りを持つことによって得られるエネルギー）が出費（生きていくための基本的なコスト + 縄張り防衛のために必要なコスト）よりも多くなければならない。また、最適な縄張りの大きさは、利得 - 出費が最大になるように決まるはずである [3]。繁殖には直接関係しない F 型の採餌縄張りの場合には、毎日のエネルギー収支だけで利得と損失が議論できる。また、蜜を餌とするハチドリのような場合は、餌蜜度の回復によっても最適な縄張りの大きさが変わってくると思われる。なぜなら、餌蜜度の更新速度が速ければ、小

さな縄張りでも十分な量の資源が獲得でき、逆に餌の更新速度が遅ければ大きな縄張りを持たないと十分な量の資源を獲得できないと考えられるからである。

本研究では、このような餌の更新過程に着目し、縄張りを持つ個体について、単位時間あたりの期待獲得資源量を最大にする最適パッチ総数と、パッチ内の資源の生成速度率、資源の自然減衰率、パッチ内の資源の消費率、パッチ間の移動時間、縄張りをまもるためのコストの関係に関する数理モデルの解析により、一般的な最適採餌縄張りの大きさについて議論を試みた。

式 (22) と (31) に関する数値計算による解析を用いて、考えている個体が、複数個のパッチを縄張りにした時に、平衡状態において単位時間あたりに得られる獲得資源量の、パッチ総数、つまり、縄張りの大きさに対する依存性を調べ、パッチ総数が定められた時、平衡状態において単位時間あたりに得られる期待資源量を最大にするようなパッチ滞在時間が得られることがわかった (Fig. 2(a))。この時の滞在時間を最適な滞在時間とする。さらに、これより平衡状態において、与えられた各パッチ総数に対して最適な滞在時間をとった時、単位時間あたりに得られる期待資源量を最大にする最適なパッチ総数を唯一決めることができることがわかった (Fig. 2(b))。

また、最適なパッチ総数は各パラメータに依存しているので各パラメータと最適パッチ総数との関係も調べた。

まず、縄張りを持つ個体によるパッチ内の資源の消費率が大きくなると、平衡状態において単位時間あたりに得られる期待資源量を最大にする最適なパッチ総数が大きくなることがわかった (Fig. 3(a))。この結果より、餌を獲得する能力が高い場合は縄張りが大きく、餌を獲得する能力が低い場合は、縄張りが小さいという結論が導かれる。

また、パッチ内の資源の自然減衰率が大きくなると、最適なパッチ総数は、小さくなっていくことがわかった (Fig. 3(b))。これより質の良いパッチが多い時は縄張りが大きく、質の悪いパッチが多い時は、縄張りが小さいと示唆される。結局、消費率が大きく、自然減衰率が小さい場合は、最適なパッチ総数は大きい (Fig. 4(a))。

縄張りを守るためのコストが大きくなると、最適なパッチ総数は、小さくなる (Fig. 3(c))。これより、資源を狙う他個体が多いとき縄張りは小さく、そのような他個体が少ないときは、縄張りは、大きいことがわかった。消費率が大きく、縄張りを持つためのコストが小さい時最適なパッチ総数は大きい (Fig. 4(b))。

さらに、パッチ間の移動時間  $T$  が大きくなると、最適なパッチ総数は、小さくなる (Fig. 3(d))。これより、パッチの密度が大きい時は縄張りは小さく、パッチの密度が小さい時には縄張りは大きいことが示唆される。

以上の結果から、質の良いパッチが高密度で分布する、もしくは、個体のパッチ間の移動能力が高く、縄張り内の資源を狙う他個体が少なく、個体の餌の獲得能力が優れている時、最適な縄張りのサイズは最も大きくなることが示唆される。一方、質の悪いパッチが疎らにあり、もしくは、個体のパッチ間の移動能力が低く、縄張り内の資源を狙う他個体が多く、個体の餌の獲得能力が劣っている時、最適な縄張りのサイズは最も小さくなることが示唆される。

以上の結果に基づいて、花の蜜を資源とするハチドリの場合を考えてみる。縄張りの特性として二通り考える。一つ目は、花が枯死し、その場所に新規に花をつけることによって蜜量が回復されるという縄張りの場合である。この場合、資源の回復に時間がかかるので縄張りにできる花の数は少なくなる。さらに、この場合、花の間の移動時間や、花に滞在する時間も長くなるので、縄張りとする花の数は少ないが空間的に大きな縄張りを持つことが示唆される (Fig. 5 参照)。もう一つは、花自体は枯れずに蜜が失われると蜜が生産され、資源を蜜として回復する花を縄張りにする場合である。この場合、縄張り内の資源は、速い速度で回復するので、縄張りとする花の数は多いと考えられる。さらに、この場合はパッチ間の移動時間や、パッチに滞在する時間が短くても資源の利用が効率的にできるので、縄張りとする花の数は多いが空間的に小さな縄張りを持つことが示唆される。また、ハチドリのくちばしの形と、縄張りとする花の花冠の形がうまく一致する場合は、単位時間あたりに獲得できる蜜量が多いので縄張りとする花の数は多く、一致しない場合は単位時間あたりに獲得できる蜜量が少ないので、縄張りとする花の数が少なくなることを示唆される。

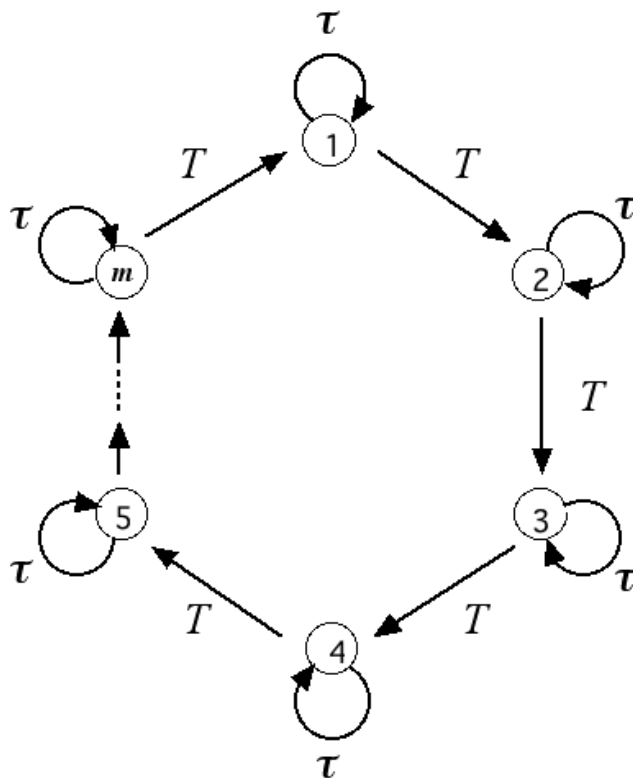


Figure 1: Scheme of patch utilization in the territory. The individual utilizes its territory, staying at each patch for a fixed duration  $\tau$  and travelling between two patches for a fixed duration  $T$ .

## 1 Mathematical Modelling

### 1.1 Territory and Its Utilization

We consider an individual defending its territory of  $m$  patches. The individual utilizes its territory, staying at each patch for a fixed duration  $\tau$  and travelling between two patches for a fixed duration  $T$ . We assume that the territorial individual cyclically utilizes every patches in its territory as indicated in Fig. 1.

Let  $t = 0$  at the moment when the territorial individual arrives at a patch, say, patch 1 in its territory. For mathematical convenience, we define time  $t_{i,k}$  at which the individual arrives at patch  $i$  at the  $k$ th visit. It is now given by

$$t_{i,k} = \{(i - 1) + m(k - 1)\}(\tau + T). \quad (1)$$

### 1.2 Temporal Variation of Resource

Let us denote by  $E_i(t)$  the amount of resource in patch  $i$  at time  $t$ , and by  $E_i^{consume}(t)$  that consumed up to time  $t$ . In our mathematical modelling, for infinitesimally short duration  $\Delta t$ , we assume that the amount of consumed resource from  $t$  to  $t + \Delta t$  ( $t_{i,k} \leq t < t + \Delta t \leq t_{i,k} + \tau$ ) is given by

$$E_i^{consume}(t + \Delta t) - E_i^{consume}(t) = \sigma E_i(t) \cdot \Delta t, \quad (2)$$

where  $\sigma$  means the consumption rate of resource per unit time and is assumed to be a positive constant. Therefore, the amount of resource under its consumption in patch  $i$  at time  $t$  ( $t_{i,k} \leq t \leq t_{i,k} + \tau$ ) is consumed at the following speed:

$$\frac{dE_i^{consume}(t)}{dt} = \sigma E_i(t). \quad (3)$$

Moreover, we assume the recruitment of resource in patch  $i$ , and denote by  $E_i^{recover}(t)$  the recruited amount of resource up to time  $t$  ( $t_{i,k} + \tau < t \leq t_{i,k+1}$ ):

$$\frac{dE_i^{recover}(t)}{dt} = r_0 - \delta E_i(t), \quad (4)$$

where  $r_0$  is the speed of the recruitment of resource when there is no resource in the patch  $i$ , and  $\delta$  is the coefficient of natural decay of the resource. When patch  $i$  is utilized by the territorial individual, the consumption and the recruitment of resource simultaneously occur, so that the net amount of resource in patch  $i$  at time  $t$ ,  $E_i(t)$ , is subjected to the following dynamics of temporal variation:

$$\begin{aligned} \frac{dE_i(t)}{dt} &= \frac{dE_i^{recover}(t)}{dt} - \frac{dE_i^{consume}(t)}{dt} \\ &= r_0 - \delta E_i(t) - \sigma E_i(t). \end{aligned} \quad (5)$$

When patch  $i$  is not utilized by the territorial individual, only the recruitment of resource occurs, so that the amount of resource in patch  $i$ ,  $E_i(t)$ , is subjected to the following dynamics of temporal variation:

$$\frac{dE_i(t)}{dt} = r_0 - \delta E_i(t). \quad (6)$$

Therefore, when patch  $i$  is utilized at the  $k$  th visit from  $t_{i,k}$  to  $t$  ( $t_{i,k} \leq t \leq t_{i,k} + \tau$ ), the temporal variation of  $E_i(t)$  is obtained from (5) as follows:

$$E_i(t) = \frac{r_0 - \{r_0 - (\delta + \sigma)E_i(t_{i,k})\}e^{-(\delta + \sigma)(t - t_{i,k})}}{\delta + \sigma}. \quad (7)$$

In contrast, when patch  $i$  is not utilized, the temporal variation of  $E_i(t)$  ( $t_{i,k} \leq t \leq t_{i,k+1}$ ) is obtained from (6) as follows:

$$E_i(t) = \frac{r_0 - \{r_0 - \delta E_i(t_{i,k} + \tau)\}e^{-\delta\{t - (t_{i,k} + \tau)\}}}{\delta}. \quad (8)$$

From (7), we can derive the following recurrent equation:

$$E_i(t_{i,k} + \tau) = \frac{r_0 - \{r_0 - (\delta + \sigma)E_i(t_{i,k})\}e^{-(\delta + \sigma)\tau}}{\delta + \sigma}. \quad (9)$$

Similarly, from (8),

$$E_i(t_{i,k+1}) = \frac{r_0 - \{r_0 - \delta E_i(t_{i,k} + \tau)\}e^{-\delta\{(m-1)\tau + T\}}}{\delta}. \quad (10)$$

From (9) and (10), we can easily derive the following recurrent equation that determines the sequence  $\{E_i(t_{i,k}) | k = 0, 1, 2, \dots\}$  for patch  $i$ :

$$\begin{aligned} E_i(t_{i,k+1}) &= \frac{r_0}{\delta} \left[ 1 - e^{-\delta\{(m-1)\tau + mT\}} \right] \\ &\quad + \frac{r_0}{\delta + \sigma} \left[ e^{-\delta\{(m-1)\tau + mT\}} - e^{-(\delta m + \sigma)\tau - \delta mT} \right] \\ &\quad + E_i(t_{i,k}) \cdot e^{-(\delta m + \sigma)\tau - \delta mT}. \end{aligned} \quad (11)$$

This recurrent equation can be easily solved as follows:

$$\begin{aligned}
E_i(t_{i,k}) &= E_i(t_{i,0}) \cdot e^{\{-(\delta m + \sigma)\tau - \delta m T\}k} \\
&+ r_0 \left\{ \frac{e^{(\delta m + \sigma)\tau + \delta m T} - e^{(\delta + \sigma)\tau}}{\delta} + \frac{e^{(\delta + \sigma)\tau} - 1}{\delta + \sigma} \right\} \frac{e^{\{-(\delta m + \sigma)\tau - \delta m T\}k} - 1}{1 - e^{(\delta m + \sigma)\tau + \delta m T}}.
\end{aligned} \tag{12}$$

### 1.3 Stationary State

From (12), as  $k \rightarrow \infty$ ,  $E_i(t_{i,k})$  converges to the following positive  $E_{\infty,0}$  independent of  $i$ :

$$\begin{aligned}
E_i(t_{i,k}) &\rightarrow E_{\infty,0} \\
&= r_0 \left[ \frac{1 - e^{-\delta\{(m-1)\tau + mT\}}}{\delta(1 - e^{-(\delta m + \sigma)\tau - \delta m T})} + \frac{e^{(\delta + \sigma)\tau} - 1}{(\delta + \sigma)(e^{(\delta m + \sigma)\tau + \delta m T} - 1)} \right].
\end{aligned} \tag{13}$$

Thus, as  $k \rightarrow \infty$ , from (9) and (13), we can obtain the following, too:

$$\begin{aligned}
E_i(t_{i,k} + \tau) &\rightarrow E_{\infty,\tau} \\
&= \frac{r_0(1 - e^{-(\delta + \sigma)\tau})}{\delta + \sigma} \\
&+ r_0 \cdot \frac{e^{(\delta m + \sigma)\tau + \delta m T} - e^{(\delta + \sigma)\tau}}{\delta} \cdot \frac{e^{-(\delta m + \delta + 2\sigma)\tau - \delta m T}}{1 - e^{(\delta m + \sigma)\tau + \delta m T}} \\
&+ r_0 \cdot \frac{e^{(\delta + \sigma)\tau} - 1}{\delta + \sigma} \cdot \frac{e^{-(\delta m + \delta + 2\sigma)\tau - \delta m T}}{1 - e^{(\delta m + \sigma)\tau + \delta m T}},
\end{aligned} \tag{14}$$

which is obviously positive.

### 1.4 Amount of Utilized Resource

Now we consider how much resource the territorial individual gets per unit time. When the territorial individual is utilizing patch  $i$  at the  $k$  th visit, we denote by  $g_{i,k}(t)$  ( $t_{i,k} \leq t \leq t_{i,k} + \tau$ ) the total amount of resource which the individual gets from patch  $i$  at time  $t$  ( $t_{i,k} \leq t \leq t_{i,k} + \tau$ ) after the arrival of the  $k$  th visit at the patch that is, after time  $t_{i,k}$ . The amount of resource gotten by the territorial individual from  $t$  to  $t + \Delta t$  ( $t_{i,k} \leq t < t + \Delta t \leq t_{i,k} + \tau$ ), that is,  $g_{i,k}(t + \Delta t) - g_{i,k}(t)$ , is equal to the amount of resource consumed from  $t$  to  $t + \Delta t$  ( $t_{i,k} \leq t < t + \Delta t \leq t_{i,k} + \tau$ ) in patch  $i$ . Therefore, from (2),

$$\begin{aligned}
g_{i,k}(t + \Delta t) - g_{i,k}(t) &= E_i^{\text{consume}}(t + \Delta t) - E_i^{\text{consume}}(t) \\
&= \sigma E_i(t) \cdot \Delta t.
\end{aligned}$$

Thus, the temporal variation of  $g_{i,k}(t)$  is governed by the following differential equation:

$$\frac{dg_{i,k}(t)}{dt} = \sigma E_i(t). \tag{15}$$

Hence, we get the following result:

$$g_{i,k}(t) = g_{i,k}(t_{i,k}) + \sigma \int_{t_{i,k}}^t E_i(z) dz, \tag{16}$$

and further, from the definition of  $g_{i,k}(t)$ , just when the individual arrives at patch  $i$  at the  $k$  th visit, the amount of resource which it gets from patch  $i$  at the  $k$  th visit must be zero:

$$g_{i,k}(t_{i,k}) = 0. \quad (17)$$

From (16) and (17), we lastly get

$$g_{i,k}(t) = \sigma \int_{t_{i,k}}^t E_i(t) dt. \quad (18)$$

From (13), since  $E_i(t_{i,k})$  converges to a constant  $E_{\infty,0}$  independent of  $i$  as ( $k \rightarrow \infty$ ), we can prove that, as  $k \rightarrow \infty$ ,  $E_i(t)$  ( $t_{i,k} \leq t \leq t_{i,k} + \tau$ ) converges to a function  $E_{\infty}(t)$  ( $0 \leq t \leq \tau$ ) that shows the temporal variation from  $t = 0$  to  $\tau$  of the amount of resource during the patch is utilized by the individual at the stationary state ( $k \rightarrow \infty$ ). At the stationary state, the temporal variation of the amount of resource is identical independently of patch during it is utilized, because the amount of resource at the moment of the arrival of the territorial individual is the same for any patch. Therefore, the amount of resource which the individual gets from a patch converges to a function  $g_{\infty}(t)$  ( $0 \leq t \leq \tau$ ) independent of  $i$ , too. From (7), when the individual utilizes patch  $i$  at the stationary state,

$$E_{\infty}(t) = \frac{r_0 - \{r_0 - (\delta + \sigma)E_{\infty,0}\}e^{-(\delta+\sigma)t}}{\delta + \sigma} \quad (0 \leq t \leq \tau), \quad (19)$$

where time  $t$  is the time passed after the arrival of patch.

The total amount of resource,  $g_{i,k}(t_{i,k} + \tau)$ , which the individual gets from patch  $i$  at time  $t$  after the arrival of the  $k$  th visit at the patch, as ( $k \rightarrow \infty$ ), converges to the following function  $g_{\infty,\tau}$  independent of  $i$ , too:

$$g_{\infty,\tau} = \sigma \int_0^{\tau} E_{\infty,\tau}(z) dz. \quad (20)$$

$g_{\infty,\tau}$  indicates the total amount of resource utilized by the territorial individual per each visit at any patch at the stationary state.

## 1.5 Resource Gain Per Unit Time

With the arguments in the previous sections, we get the temporally averaged amount of resource  $\langle g_m \rangle_{\infty}$  which the territorial individual can get from a patch per unit time at the stationary state as follows:

$$\langle g_m \rangle_{\infty} = \frac{g_{\infty,\tau}}{\tau + T}. \quad (21)$$

Now, we consider the cost  $C$  which the individual must pay to defend a patch in the territory per unit time. Therefore, when the individual keeps its territory of  $m$  patches with paying a cost for defence, the territorial individual must pay the amount of cost  $mC$  per unit time, so that the temporally averaged net gain of resource,  $\langle g_{m,c} \rangle_{\infty}$ , which the territorial individual gets per unit time at the stationary state, is as follows:

$$\langle g_{m,c} \rangle_{\infty} = \frac{g_{\infty,\tau}}{\tau + T} - mC. \quad (22)$$

## 1.6 Case of Immobile Individual

We consider the specific case when the individual remains at patch 1 forever without moving to the other patch. In this case, the duration  $T$  is formally equal to 0, and  $\tau$  is

equal to  $\infty$ . From (5), the net amount of resource in patch 1 at time  $t$  ( $0 \leq t \leq \infty$ ),  $E_1(t)$ , is subjected to the following dynamics of temporal variation:

$$\begin{aligned}\frac{dE_1(t)}{dt} &= \frac{dE_1^{recover}(t)}{dt} - \frac{dE_1^{consume}(t)}{dt} \\ &= r_0 - \delta E_1(t) - \sigma E_1(t).\end{aligned}\quad (23)$$

The temporal variation of  $E_1(t)$  is obtained from (23) as follows:

$$E_1(t) = \frac{r_0 - \{r_0 - (\delta + \sigma)E_1(0)\}e^{-(\delta+\sigma)t}}{\delta + \sigma}.\quad (24)$$

From (24), as  $t \rightarrow \infty$ ,  $E_1(t)$  converges to the following positive  $E_{1,\infty}$ :

$$\begin{aligned}E_1(t) &\rightarrow E_{1,\infty} \\ &= \frac{r_0}{\delta + \sigma} \quad (t \rightarrow \infty).\end{aligned}\quad (25)$$

We denote by  $g_{1,\infty}(t)$  the total amount of resource which the immobile individual gets from patch 1 from time 0 to  $t$  at the stationary state. From (15), we can obtain the following:

$$\frac{dg_{1,\infty}(t)}{dt} = \sigma E_{1,\infty}.\quad (26)$$

Hence, in this case, we get the following result:

$$g_{1,\infty}(t) = g_{1,\infty}(0) + \sigma E_{1,\infty} \cdot t,\quad (27)$$

and further, from the definition of  $g_{1,\infty}(t)$ ,

$$g_{1,\infty}(0) = 0.\quad (28)$$

From (27) and (28), we lastly get

$$g_{1,\infty}(t) = \sigma E_{1,\infty} \cdot t.\quad (29)$$

Therefore, we get the temporally averaged amount of resource  $\langle g_1 \rangle_\infty$  which the immobile individual can get from patch 1 per unit time at the stationary state as follows:

$$\begin{aligned}\langle g_1 \rangle_\infty &= \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{g_{1,\infty}(t)}{t} \\ &= \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{\sigma E_{1,\infty} \cdot t}{t} \\ &= \sigma E_{1,\infty}.\end{aligned}\quad (30)$$

We consider the cost  $C$  which the immobile individual must pay to defend patch 1 per unit time. Therefore, the temporally averaged net gain of resource,  $\langle g_{1,c} \rangle_\infty$ , which the immobile individual gets per unit time at the stationary state, is as follows:

$$\begin{aligned}\langle g_{1,c} \rangle_\infty &= \sigma E_{1,\infty} - C \\ &= \frac{\sigma r_0}{\delta + \sigma} - C.\end{aligned}\quad (31)$$



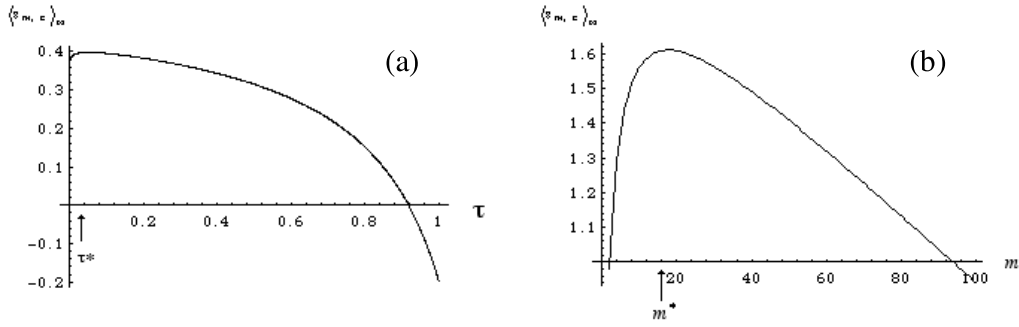


Figure 2: Optimal choice of  $\tau$  and  $m$ . (a) The duration  $\tau^*$  such that the temporally averaged net gain of resource,  $\langle g_{m,c} \rangle_\infty$ , takes its maximum at the stationary state for a fixed other parameters.  $\delta = 0.1$ ;  $\sigma = 0.1$ ;  $T = 1.0$ ;  $C = 0.1$ . (b) The optimal territory size, that is, the optimal number  $m^*$  of patches in the territory, such that  $\langle g_{m,c} \rangle_\infty$  is maximum at the stationary state with  $\tau^*$  for a fixed other parameters.  $\delta = 0.01$ ;  $\sigma = 0.02$ ;  $T = 0.01$ ;  $C = 0.01$ .

## 2 Analysis

From (22) and (31), we consider the dependence of the temporally averaged net gain of resource,  $\langle g_{m,c} \rangle_\infty$ , which the territorial individual could get per unit time at the stationary state with the territory of  $m$  patch on parameters. We numerically analyze the relation between  $m^*$  and parameters.

### 2.1 Optimal duration to stay at each patch

For each given number of patches in the territory, we can get the duration  $\tau^*$  such that the temporally averaged net gain of resource,  $\langle g_{m,c} \rangle_\infty$ , takes its maximum at the stationary state (Fig. 2(a)).

### 2.2 Optimal number of patches in the territory

With the optimal duration  $\tau^*$  to stay at each patch for each given number of patches in the territory, we can get the optimal territory size that is, the optimal number  $m^*$  of patches in the territory, such that  $\langle g_{m,c} \rangle_\infty$  is maximum at the stationary state (Fig. 2(b)).

### 2.3 Effect of resource consumption rate

From our numerical calculations, as the consumption rate of resource per unit time increases, the optimal territory size  $m^*$  gets larger (Fig. 3(a)). Therefore, we could expect that, if the capacity of resource utilization of territorial is higher, the territory size is larger.

### 2.4 Effect of resource recruitment rate

From our numerical calculations, as the speed of the resource recruitment is greater, the optimal territory size is smaller (Fig. 3(b)). When there are many good patches, the territory size would be large. Moreover, for the high resource consumption rate with the low speed of the resource recruitment, the optimal territory size would be small (Fig. 4(a)).

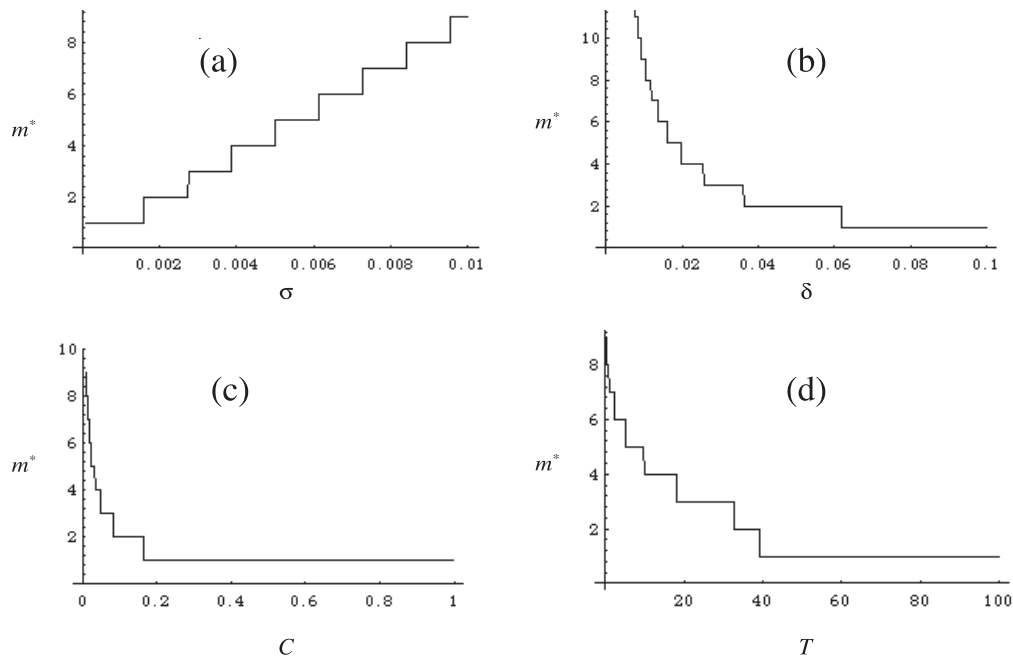


Figure 3: Parameter dependence of the optimal number  $m^*$  of patch in the territory. Numerical calculations. (a) Dependence on the resource consumption rate  $\sigma$ .  $\delta = 0.01$ ;  $T = 0.01$ ;  $C = 0.01$ . (b) Dependence on the resource recruitment rate  $\delta$ .  $\sigma = 0.01$ ;  $T = 0.01$ ;  $C = 0.01$ . (c) Dependence on the cost for territory defence  $C$ .  $\delta = 0.01$ ;  $\sigma = 0.01$ ;  $T = 0.01$ . (d) Dependence on the travelling time  $T$ .  $\delta = 0.01$ ;  $\sigma = 0.01$ ;  $C = 0.01$ .

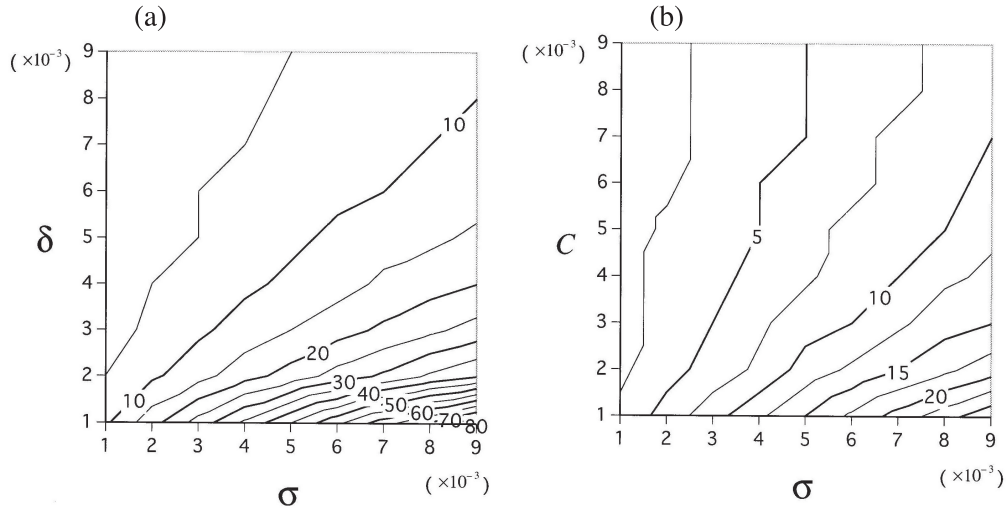


Figure 4: Parameter dependence on the optimal number  $m^*$  of patch in the territory. Numerical calculated isometric graph in terms of  $m^*$ . (a) Dependence on the resource recruitment rate  $\delta$  and the resource consumption rate  $\sigma$ .  $T = 0.01$ ;  $C = 0.01$ . (b) Dependence on the resource consumption rate  $\sigma$  and the cost for territory defence  $C$ .  $\delta = 0.01$ ;  $T = 0.01$ .

## 2.5 Effect of the cost for territory defence

When the cost  $C$  to be paid for the territorial defence per patch per unit time is large, the optimal territory size would be small (Fig. 3(c)). Therefore, we could expect that, when there are many or frequent invaders, the territory size would be small. Moreover, for the high resource consumption rate with the low cost for territory defence, the optimal territory size would be small (Fig. 4(b)).

## 2.6 Effect of travelling time

As the travelling time between two patches is larger, the optimal territory size is smaller (Fig. 3(d)). Therefore, when the density of patches is high, the territory size would be small.

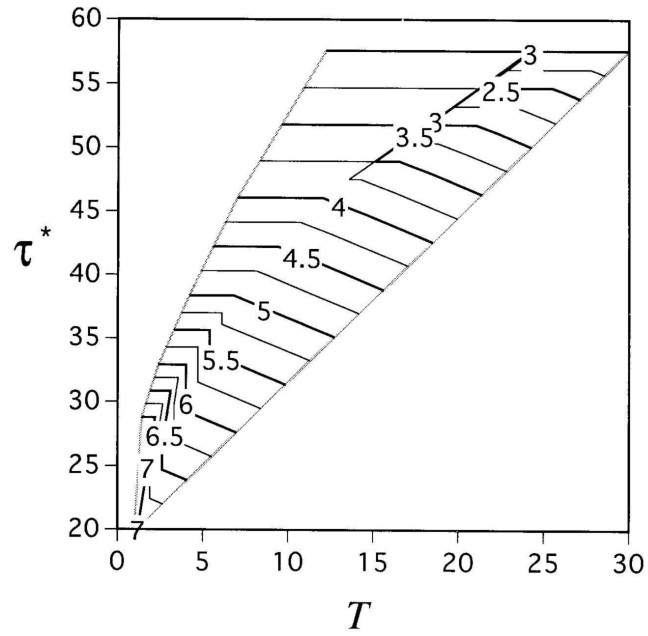


Figure 5: Parameter dependence on the optimal number  $m^*$  of patch in the territory. Numerical calculated isometric graph in terms of  $m^*$ . Dependence on the optimal duration  $\tau^*$  and the travelling time  $T$  between two patches.  $\delta = 0.01$ ;  $\sigma = 0.01$ ;  $C = 0.01$ .

## Acknowledgement

The author greatly thanks to **Prof. Hiromi Seno**

## References

- [1] 長谷川政美, 種村正美, 1986. 「なわばりの生態学 生態モデルと空間パターンの統計」, “動物: その適応戦略と社会” 第一巻, 東海大学出版会, 東京.

|                                    | High                                  | Low   |
|------------------------------------|---------------------------------------|-------|
| Resource consumption rate $\sigma$ | (the optimal territory size)<br>Large | Small |
| Resource recruitment rate $\delta$ | Small                                 | Large |
| Cost for the territory defence $C$ | Small                                 | Large |
| Travelling time $T$                | Small                                 | Large |

Table 1: Tendency of the optimal territory size, depending on the parameter.

- [2] 日野輝明, 1991. 花との共進化. In: “週間朝日百科 動物たちの地球” vol.26, (森岡弘之編), 朝日新聞社, 東京.
- [3] Carpenter, F.L. and MacMillen, R.E., 1976. Threshold model of feeding territoriality and test with a Hawaiian honeycreeper. *Science*, **194**: 639-642.
- [4] Gass, C.L., Angehr, G. and Centa, J., 1976. Regulation of food supply by feeding territoriality in the rufous hummingbird. *Can.J.Zool*, **54**: 2046-2054.
- [5] Gill, F.B. and Wolf, L.L., 1975. Economics of feeding territoriality in the golden-winged sunbird. *Ecology*, **56**: 333-345.
- [6] Kodric-Brown, A. and Brown, J.H., 1978. Influence of economics, interspecific competition, and sexual dimorphism on territoriality of migrant rufous hummingbirds. *Ecology*, **59(2)**: 285-296.
- [7] 上田哲行, 1991. なわばり現象の経済学. In: “週間朝日百科 動物たちの地球” vol.6, (上田哲行編), 朝日新聞社, 東京.