

**A Mathematical Model
for
Population Persistence under Habitat Fragmentation**

1999

Sayuri URA

95251497

*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

環境の分断化と生物個体群の存続性に関する数理モデル解析

奈良女子大学理学部情報科学科
95251497 浦 佐由理

環境の分断化とは、全体の総面積は相対的に変化は少ないが、環境全体がより小さな小領域の集まりと化していくことである。例えば、北米の国立公園の原生林領域が長年の調査の結果、年を追うごとに細かく分かれていく具体例が報告されている [1]。環境の分断化がそこに生息する生物個体群に及ぼす影響は様々であるが、例えば、次のような保護区の問題を考えることができる。大きな保護区を1つ設定する場合と、小さな保護区をいくつか設定する場合とでは、どちらが生物個体群の存続性が高いかという問題である。すなわち、大きな保護区を1つ設定するといった、分断化が少ない場合、パッチ状環境での生物個体群全体の増殖率が繁殖機会の増加により高くなる可能性もあるが、得られるエネルギー量が減少する可能性がある。また、小さな保護区をいくつか設定するといった、分断化が著しい場合、パッチ状環境での生物個体群の得られるエネルギー量は増加するが、繁殖機会の減少により、個体群全体の増殖率が減少する可能性もある。本研究では、このような分断化と生物個体群の存続性について考察するための数理モデルを構築し、その解析結果をもとに議論を試みた。

まず、はじめに、パッチ状環境を考える。パッチ状環境とは、小さな生息場所が環境中に散在し、各々の小生息場所内で個体群が成長するとともに、モザイク状に分散した生息場所間を個体が移動分散しながら生活している環境である [4]。考える生息領域に、 M 個のパッチがあると仮定する。そして、そのパッチ状環境に生息する個体群にとっての環境許容量が、存在するすべてのパッチに対する占拠パッチ比、すなわち、生物個体群が存在するパッチの割合に比例して変化すると仮定する。また、個体群全体の大きさが大きくなればなるほど、1つのパッチから空パッチ、すなわち、生物個体群の存在しないパッチへ移住する確率が高くなると仮定する。

これらの仮定をもとに数理モデルを構築するために、利用パッチ数の時間変化のダイナミクスとして、メタ個体群ダイナミクスのモデルとして有名な Levins [2] のモデルを応用する。また、考える生物個体群全体の個体群サイズ成長のダイナミクスとしては、本論文での式 (6) から導かれるロジスティック方程式 [3, 5] を応用する。結果、上記の仮定を組み込んだモデルとして、本論文での式 (7) と (8) から成る系を考察した。

本論文では、式 (7) と (8) を一般化を失わない範囲で無次元化した式 (10) と (11) から成る系について、領域 (12) で与えられる、invariant range におけるダイナミクス特性に着目する。invariant range とは、Fig. 1 が示すように、この領域内に、パッチ数と個体群サイズ (X, U) の初期状態が与えられると、 (X, U) の時間変動の軌跡は、どんなに時間がたってもこの領域から出ることはなく、また、この領域外で (X, U) の初期状態が与えられた場合も、 (X, U) の軌跡は必ずこの領域内に入り、出ることはないという領域のことである。

この領域について、式 (10) (11) から成るダイナミクスを考えると、Appendix B で述べた議論により、常に絶滅の平衡点が存在し、局所安定であることが分かった。これは、パッチ数と個体群サイズ (X, U) の初期状態が絶滅の平衡点 $(0, 0)$ の近傍で与えられた場合、その生物個体群は絶滅するということを意味する。

また、アイソクライン法を用いると、存続可能な平衡点が存在する場合のみがあり、その場合、一方が局所安定で、他方が不安定であることが分かった。そして、これらの存続可能な平衡点が存在するときでも、必ず絶滅の平衡点が存在し、これは先に述べたように常に局所安定であるので、初期値に依存して、いずれかの平衡点に漸近収束するかが決まる。よって、生物個体群の存続性は、パッチ数と個体群サイズの初期状態に依存して決まることが分かった。

このような生物個体群の存続が初期状態に依存してはいるが、可能となる状況が実現されるパラメータ領域を求める解析を行った。数学的解析の結果、生物個体群が絶滅するための十分条件として (13) もしくは (14)、生物個体群が存続するための必要条件として、(15) を求めることができた。さらに、生物個体群が存続可能なパラメータ領域を、 B と $1/\Gamma$ のパラメータ空間において、数値計算により求めた。結果は Fig. 3 に示されている。上記の絶滅の十分条件 (13)、 $\Gamma \leq 4$ より、 $1/\Gamma$ が十分に大きい場合には、生物個体群は絶滅するので、生物個体群の存続可能性が存在するためには、 $1/\Gamma$ が十分小さくなければならない。Appendix D の議論より、 $E > R_0$ の場合、 $1/\Gamma$ が十分小さな場合には、Fig. 3(a) に示すように、 $B < A/E$ なる範囲においてのみ個体群は存続可能であることが分かり、また、 $E \geq R_0$ の場合には、任意の B の値に対して、 $1/\Gamma$ が十分小さいならば、Fig. 3(b) に示すように、個体群は存続可能であることが分かった。

生物個体群が絶滅する場合については、上記の議論におけるパラメータ Γ は、 $\Gamma \equiv \beta\gamma/e$ であったから、個体群の移住傾向の強さを表すと考えられるパラメータ β が小さすぎると生物個体群の存続性が低いという結論が導かれる。また、パラメータ γ は個体群によるパッチ利用によって個体群が獲得できる環境許容量の程度を表すパラメータであり、パッチの利用効率を反映していると考えられる。よって、パッチの利用効率が低すぎる場合についても生物個体群の存続性は低いという結論になる。

つまり、生物個体群の存続には、個体群が十分に強い移住傾向を持つか、パッチを十分に高い効率で利用できることが必要である。

一方、 $B \equiv bM$ であり、個体群の内的自然増加率 $r(x) = (r_0 + ax)/(1 + bx)$ から、パラメータ b は利用パッチ数と個体群の内的自然増殖率との関係の特性を反映するパラメータである。Fig. 4 が示すように、 b が十分大きい場合、利用するパッチ数が増えるほど内的自然増殖率が小さくなる特性をもつ個体群であると考えられ、 b が十分小さい場合、利用するパッチ数が増えるほど内的自然増殖率が大きくなる個体群であると考えられる。Fig. 3 より、 $1/\Gamma$ と B が十分小さい場合は個体群は存続する可能性があるが、 B が十分に大きい場合には $1/\Gamma$ が十分小さい場合でなければ、個体群は存続できないことが結果として導かれている。 $E > R_0$ の場合、Fig. 3(a) が示すように、 $B \leq A/E$ においてのみ個体群は存続可能であり、 $E \leq R_0$ の場合、Fig. 3(b) が示すように、任意の B の値について、 $1/\Gamma$ が十分に小さければ、個体群は存続可能であった。パラメータについて、 $E \equiv \delta/e$ 、 $R_0 \equiv r_0/e$ であることから、Fig. 3(a) の場合は、利用するパッチが十分少ないときの内的自然増殖率 r_0 よりも自然死亡率 δ が大きい場合であり、Fig. 3(b) の場合、利用するパッチが十分少ないときの内的自然増殖率 r_0 よりも自然死亡率 δ が小さい場合であることが分かる (Fig. 4 参照)。 $B \leq A/E$ の場合、

パラメータの対応により、 $a/b > \delta$ であるので、利用するパッチ数が十分大きい場合の内的自然増殖率 a/b より自然死亡率 δ が小さい場合であり、Fig. 4(a) が示すように、利用しているパッチ数が十分大きい場合にのみ生物個体群は存続できる可能性があるということになる。

利用パッチ数の増加に伴って個体群の内的自然増殖率が低下する特性を持つ個体群については、Fig. 3(a) の場合には、Fig. 4(a) が示すように個体群の自然死亡率 δ が、利用しているパッチ数に依らず、常に、個体群の内的自然増殖率 r よりも大きいので、個体群は絶滅する。Fig. 3(b) の場合には、Fig. 4(b) が示すように、個体群の存続のためには利用するパッチの数が十分少なければならない。

次に、利用パッチ数の増加に伴って個体群の内的自然増殖率が上昇する特性をもつ個体群については、Fig. 3(a) の場合には、Fig. 4(a) が示すように、利用するパッチの数が十分大きい場合に個体群は存続できる可能性がある。Fig. 3(b) の場合には、Fig. 4(b) が示すように、個体群の自然死亡率は、利用するパッチ数に関係なく、常に、内的自然増殖率よりも小さいので、個体群は存続できる可能性をもつ。

以上の結果に基づいて、環境の分断化が進行した場合の生物個体群の存続性について考察を試みる。分断化が進むと各々のパッチは小さくなると考えられる。個体群がパッチに滞在する時間は短くなり、個体群の移住傾向を表すパラメータ β は上昇するだろう。また、パッチから獲得できる平均資源量が減少するので、個体群のパッチの利用効率を表すパラメータ γ は減少すると考えられる。上でパラメータ Γ に関する解析結果について考察したように、積 $\beta\gamma$ が大きい場合、個体群の存続性、高くなる可能性があるので、分断化が進んだ場合には、パッチの利用効率の減少より移住傾向の上昇が大きくなれば、個体群が存続できる可能性があるといえる。

また、分断化進行によるパッチの矮小化により、各々のパッチ内の資源が減少すると考えられ、各々のパッチにおける個体群の内的自然増殖率は小さくなると考えられるので、利用パッチ数が十分大きい場合に期待される内的自然増殖率 a/b も低下するだろう。Fig. 4 より、 a/b の低下に伴い、生物個体群は、利用するパッチが増えるほど内的自然増殖率を下げる特性をもつものになると考えることができる。よって、上記の考察に基づけば、この場合、個体群が存続していくためには、利用パッチの数が小さくても、パッチの利用効率が高ければよいということになる。

一方、利用パッチ数が十分小さい場合に期待される内的自然増殖率 r_0 について、分断化進行により、パッチ内の資源量が減少することによって、 r_0 が低下するとすれば、Fig. 4(b) が示すように、 r_0 が低下すれば、利用パッチ数が大きくなるほど、内的自然増殖率が増加する特性を持つ個体群となり、個体群の存続可能性は高くなる。つまり、生物個体群の存続のためには、1つのパッチあたりの内的自然増殖率が小さくても、利用パッチの数が大きく、高い移住傾向を持たなければならないことになる。

1 MODELLING

1.1 Metapopulation Dynamics

In our mathematical modelling, we use the idea of the following model by Levins [2], well-known as a mathematical model for metapopulation dynamics:

$$\frac{dx(t)}{dt} = m \left\{ 1 - \frac{x(t)}{M} \right\} x(t) - ex(t), \quad (1)$$

where $x(t)$ is the number of patches utilized by the considered population, m the colonization rate of empty patches, e the de-occupation rate of occupied patches, and M the carrying capacity for the considered patches, that is, the maximal number of patches in the habitat region.

1.2 Population Dynamics

For population dynamics in our mathematical modelling, in order to develop the mathematical linkage with the metapopulation dynamics, we at first consider the following population dynamics in a multi-patchy environment. The total number of patches is n . We assume that the migration of population among patches is rapid enough to make the population distribution in the multi-patchy environment uniform, so that the population size in any patch is identical at any moment. In contrast, the dispersion of resource is assumed to be sufficiently slow relatively to the population migration process. With these assumptions, we consider the following basic mathematical model of population-resource dynamics within a multi-patchy environment:

$$\frac{dz(t)}{dt} = a\varepsilon_i(t)z(t) \quad (2)$$

$$\frac{d\varepsilon_i(t)}{dt} = -b\varepsilon_i(t)z(t) - p\varepsilon_i(t) + \sum_{j=1}^n \frac{p(1-s)}{n-1} \varepsilon_j(t) - \frac{p(1-s)}{n-1} \varepsilon_i(t), \quad (3)$$

where $z(t)$ is the population size in any patch at time t , $\varepsilon_i(t)$ the amount of resource in patch i at time t , p the dispersion rate of resource out of patch, $1-s$ the leakage rate of resource out of the considered environment. Parameter a is the coefficient of population growth, which is the growth rate per unit amount of resource, b the coefficient of consumption of resource, which is the consumption rate per unit population size. We ignore the spatial structure of the patch location, and assume that the resource dispersed out of a patch goes into all the other patches evenly with the ratio $1/(n-1)$.

Now we turn to consider the dynamics of total population and resource. Since the population size z in each patch is assumed to be common among all patches, the total population size Z is given by $Z(t) = n \cdot z(t)$. As for the total

amount $E(t)$ of resource at time t over n patches, it can be given by the sum of the amounts of resource over all patches in the habitat region:

$$E(t) = \sum_{i=1}^n \varepsilon_i(t).$$

With the sum in terms of i from 1 to n for both sides of (2) and (3), we can derive the following dynamics about $Z(t)$ and $E(t)$:

$$\frac{dZ(t)}{dt} = \frac{a}{n} E(t) Z(t) \quad (4)$$

$$\frac{dE(t)}{dt} = -\frac{b}{n} E(t) Z(t) - pE(t) + \frac{nps}{n-1} E(t) - \frac{ps}{n-1} E(t). \quad (5)$$

From (4) and (5), we can derive the following autonomous ordinary differential equation of $Z(t)$ (see Appendix A):

$$\frac{dZ(t)}{dt} = \frac{a}{n} \left\{ \frac{b}{a} E_0 + Z_0 - Z(t) \right\} Z(t) - psZ(t) \log \left(\frac{Z(t)}{Z_0} \right), \quad (6)$$

where E_0 is the initial value of the total amount of resource, $E_0 = E(0)$, Z_0 the initial value of the total population, $Z_0 = Z(0)$.

For the total population dynamics by (6), the resource consumption (5) implicitly works. Especially if no resource leakage out of the considered environment occurs, that is, if $s = 0$, the total population dynamics (6) corresponds to a kind of logistic growth.

1.3 Population - Metapopulation Dynamics

To develop some mathematical linkage between the metapopulation dynamics given by (1) and the population dynamics given by (6), we consider the following assumptions about the population and metapopulation dynamics: The total number of patches is M in the considered habitat region. The carrying capacity K for the considered population is proportional to the ratio of the number $x(t)$ of utilized patches to the total number M of patches in the habitat region: $K = \gamma x(t)/M$, where γ is a positive constant. We assume in addition that, as the total population size $u(t)$ increases, the migration rate m of the considered population into non-utilized patches is given by $m = \beta \cdot u$, where β is a positive constant. We assume that, as the number $x(t)$ of utilized patches increases, the intrinsic growth rate for the total population gets larger.

With these assumptions, we consider the following 2-dimensional dynamical system composed with the metapopulation and the population dynamics:

$$\frac{dx(t)}{dt} = \beta u(t) \left\{ 1 - \frac{x(t)}{M} \right\} x(t) - ex(t) \quad (7)$$

$$\frac{du(t)}{dt} = r(x(t)) \left\{ 1 - \frac{u(t)}{\gamma x(t)/M} \right\} u(t) - \delta u(t), \quad (8)$$

where e is the de-occupation rate of occupied patches, and

$$r(x(t)) = \left\{ \frac{r_0 + ax(t)}{1 + bx(t)} \right\} \quad (9)$$

is the intrinsic growth rate depending on the number $x(t)$ of utilized patches, δ the natural death rate for the considered population.

With some appropriate non-dimensionized parameters and variables, the system given by (7) and (8) can be rewritten as follows:

$$\frac{dX}{d\tau} = \Gamma U (1 - X) X - X \quad (10)$$

$$\frac{dU}{d\tau} = \left(\frac{R_0 + AX}{1 + BX} \right) \left(1 - \frac{U}{X} \right) U - EU, \quad (11)$$

where

$$\begin{aligned} \frac{\beta\gamma}{e} &\equiv \Gamma; \\ \frac{r_0}{e} &\equiv R_0; \\ \frac{aM}{e} &\equiv A; \\ bM &\equiv B; \\ \frac{\delta}{e} &\equiv E. \end{aligned}$$

2 ANALYSIS

2.1 Invariant Range for Population Size and Patch Number

In this paper, we consider only the following range of (X, U) :

$$\left\{ \begin{array}{l} 0 < X < 1 \\ U > 0 \\ U > X. \end{array} \right. \quad (12)$$

This is because, as indicated for instance in Fig. 1, with the isocline method in the phase space, we can easily see that the range (12) is invariant for the dynamics given by (10) and (11). In other words, if the initial condition is given in the range (12), the trajectory of (X, U) remains in it at any finite time. Moreover, with the isocline method in the phase space, we can see also that the trajectory from any initial point out of the range (12) eventually enters it.

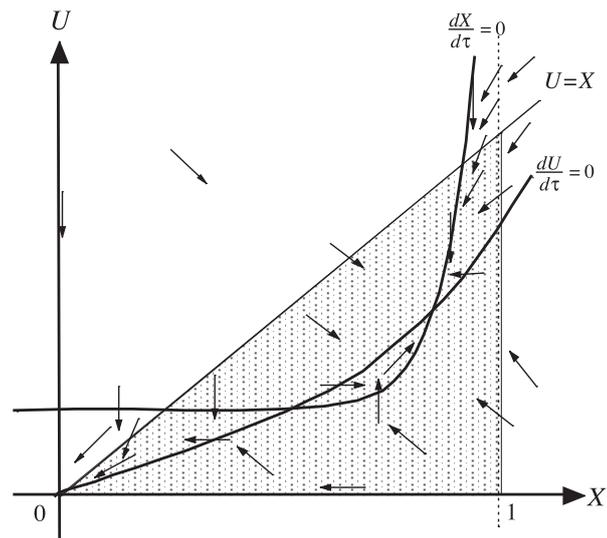


Figure 1: Phase plane (X, U) for the dynamics of (10) and (11). Vector flows are schematically shown. Three equilibrium states coexist. Two of them are locally stable, and one is unstable. For sufficiently small initial population size or for sufficiently small initial number of utilized patches, the population becomes extinct. Dark region is an invariant set for the considered dynamics.

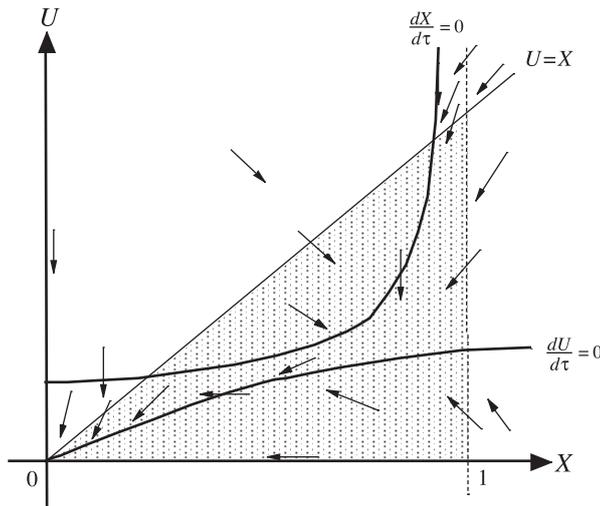


Figure 2: Phase plane (X, U) for the dynamics of (10) and (11). Vector flows are schematically shown. There is only one equilibrium point, and any initial condition leads to the extinction of population.

2.2 Local Stability of Extinct Equilibrium

From the local stability analysis for the extinction equilibrium state $(X, U) = (0, 0)$, we can find that the extinct equilibrium state is *always* locally stable, as proved in Appendix B.

2.3 Possibility of Population Persistence

With the isocline method for the dynamics of (10) and (11), we can find coexisting two distinct equilibrium states, at which the considered population can persist: One is stable and another unstable. As shown in Fig. 1, when such persistent equilibria exist, the extinct equilibrium $(X, U) = (0, 0)$ also exists. As we mentioned in the previous section, the extinct equilibrium is locally stable. Hence, this is the bistable case, when the eventually realized equilibrium state depends on the initial state $(X(0), U(0))$. In the case shown in Fig. 1, the population becomes extinct for sufficiently small initial population size or for sufficiently small initial number of utilized patches, while it can persist for sufficiently large initial population or number of utilized patches.

2.4 A Sufficient Condition for Global Population Extinction

From the isocline method, we can find some situations, in which the considered population goes extinct *independently* of the initial condition (see Fig. 2). From

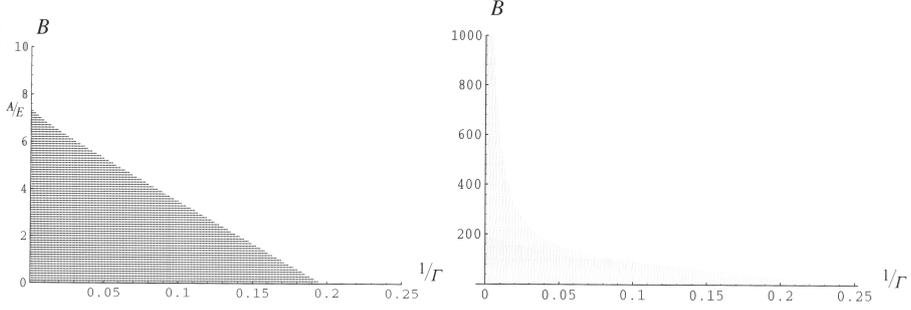


Figure 3: Parameter region for the population persistence. Numerically obtained results. (a) $E > R_0$. $A = 80$, $E = 8$, $R_0 = 5$. (b) $E < R_0$. $A = 800$, $E = 8$, $R_0 = 200$.

the configuration of nullclines, we can find the following sufficient condition for the population extinction (see Appendix C):

$$\Gamma \leq 4 \quad (13)$$

or

$$\begin{cases} \Gamma > 4 \\ \Gamma \leq \frac{4(1 - BE/A)}{\{(1 - BE/A) - E/A(1 - R_0B/A)\}^2} \\ 1 \leq \frac{R_0B}{A}. \end{cases} \quad (14)$$

2.5 A Necessary Condition for Population Persistence

As shown in Fig. 1, with the isocline method, we can find the bistable situation, in which the considered population can persist for some initial conditions. From the arguments about the sufficient condition for population extinction in the previous section and Appendix C, we can find the following necessary condition for the population persistence:

$$\begin{cases} \Gamma > 4 \\ \Gamma > \frac{4(1 - BE/A)}{\{(1 - BE/A) - E/A(1 - R_0B/A)\}^2} \\ 1 \leq \frac{R_0B}{A}. \end{cases} \quad (15)$$

2.6 Parameter Region for Population Persistence

As shown in Fig. 3, we can numerically obtain the parameter region for the possible population persistence. The possible population persistence means that

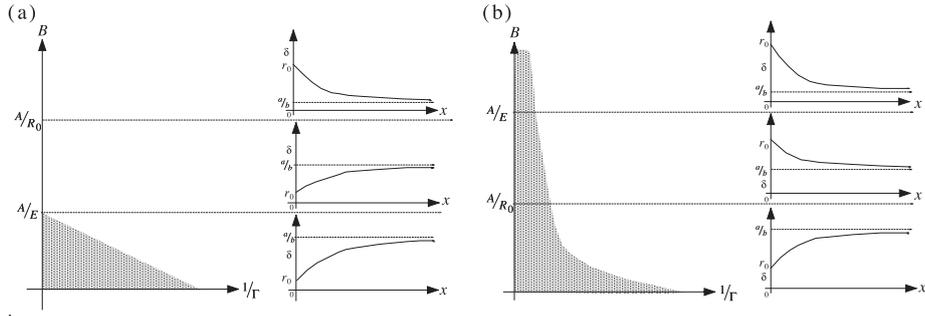


Figure 4: B-dependence of the intrinsic growth rate $r(x)$ given by (9). (a) $E > R_0$; (b) $E \leq R_0$.

the population can persist for some initial conditions. As already mentioned by (13), if $1/\Gamma \geq 1/4$, the population cannot persist. Thus, the parameter region for the population persistence could exist only when $1/\Gamma < 1/4$.

As indicated by Fig. 3(a), if $E > R_0$, the parameter region for the population persistence exists only for $B < A/E$ and for sufficiently small $1/\Gamma$ (see Appendix D). On the other hand, if $E \leq R_0$, the parameter region exists for sufficiently small $1/\Gamma$ with any given value of parameter B , as shown in Fig. 3(b) and proved in Appendix D.

The feature of intrinsic growth rate $r(x)$ depends on the parameter B as shown in Fig. 4. For the population persistence, the intrinsic growth rate $r(x)$ is convex in terms of x in Fig. 4(a). Also in case of Fig. 4(b), the convex $r(x)$ is more persistent than the concave one, although the concave $r(x)$ could lead to the population persistence with sufficiently small $1/\Gamma$.

Appendix A

From (4) and (5), we can derive the following differential equation:

$$\frac{dE}{dZ} = \frac{-bZ - np + np(1-s)}{aZ}. \quad (16)$$

This differential equation can be easily solved as follows:

$$E = -\frac{b}{a}Z - \frac{snp}{a} \log Z + C, \quad (17)$$

where C is an undetermined constant. Let us denote the initial value by $Z(0) = Z_0$ and $E(0) = E_0$. Then, from (17), we can determine the constant C with the initial condition:

$$C = E_0 + \frac{b}{a}Z_0 + \frac{snp}{a} \log Z_0.$$

Therefore,

$$E = E_0 + \frac{b}{a}(Z_0 - Z) - \frac{snp}{a} \log\left(\frac{Z}{Z_0}\right). \quad (18)$$

From (4) and (18), we derive (6).

Appendix B

To consider the local stability of extinct equilibrium $(X, U) = (0, 0)$, we consider the perturbation around $(0, 0)$. Now, let us consider $(x_0(\tau), u_0(\tau))$ the perturbation such that $0 < x_0(\tau) \ll 1$ and $0 < u_0(\tau) \ll 1$.

We can derive the dynamics of perturbation $(x_0(\tau), u_0(\tau))$, linearized from (10) and (11) as follows:

$$\begin{aligned} \frac{dx_0(\tau)}{d\tau} &= \Gamma u_0(\tau) \{1 - x_0(\tau)\} x_0(\tau) - x_0(\tau) \\ &\approx -x_0(\tau), \end{aligned} \quad (19)$$

$$\begin{aligned} \frac{du_0(\tau)}{d\tau} &\approx \{R_0 + (A - R_0 B) x_0(\tau)\} \left(1 - \frac{u_0(\tau)}{x_0(\tau)}\right) u_0(\tau) - E u_0(\tau) \\ &\approx R_0 u_0(\tau) \left\{1 - \frac{u_0(\tau)}{x_0(\tau)}\right\} - E u_0(\tau) \\ &= \left[R_0 \left\{1 - \frac{u_0(\tau)}{x_0(\tau)}\right\} - E \right] u_0(\tau), \end{aligned} \quad (20)$$

Immediately from (19), we can get the following:

$$x_0(\tau) \approx x_0(0) e^{-\tau}. \quad (21)$$

Hence, as $\tau \rightarrow +\infty$,

$$x_0(\tau) \rightarrow 0. \quad (22)$$

From (20) and (21),

$$\frac{du_0(\tau)}{d\tau} \approx \left\{ R_0 - \frac{R_0}{x_0(0)} e^\tau u_0(\tau) - E \right\} u_0(\tau), \quad (23)$$

where the following linearizing approximation about x_0 is used:

$$\begin{aligned} \frac{R_0 + Ax_0}{1 + Bx_0} &\approx (R_0 + Ax_0)(1 - Bx_0) \\ &\approx R_0 + (A - R_0 B)x_0. \end{aligned} \quad (24)$$

Now, let us consider the following function $\varphi = \varphi(\tau)$:

$$\varphi(\tau) = e^\tau u_0(\tau), \quad (25)$$

thus $\varphi(0) = u_0(0) > 0$. Then, from (24) and (25), we can get the following:

$$\begin{aligned} \frac{d\varphi(\tau)}{d\tau} &= e^\tau u_0(\tau) + e^\tau \frac{du_0(\tau)}{d\tau} \\ &= \varphi(\tau) + e^\tau \frac{du_0(\tau)}{d\tau} \\ &\approx \varphi(\tau) + e^\tau u_0(\tau) \left\{ R_0 - \frac{R_0}{x_0} e^\tau u_0(\tau) - E \right\} \\ &= \varphi(\tau) \left\{ 1 + R_0 - E - \frac{R_0}{x_0(0)} \varphi(\tau) \right\}. \end{aligned} \quad (26)$$

This is the well-known logistic equation. If $1 + R_0 - E > 0$, then, as $\tau \rightarrow +\infty$,

$$\varphi(\tau) \rightarrow \frac{1 + R_0 - E}{R_0/x_0(0)}. \quad (27)$$

Therefore, as $\tau \rightarrow +\infty$,

$$u_0(\tau) \rightarrow \frac{1 + R_0 - E}{R_0/x_0} e^{-\tau}, \quad (28)$$

so that, as $\tau \rightarrow +\infty$,

$$u_0(\tau) \rightarrow 0. \quad (29)$$

In contrast, if $1 + R_0 - E \leq 0$, since $d\varphi/d\tau < 0$ for $\forall \varphi > 0$,

$$\varphi(\tau) \rightarrow 0 \text{ as } \tau \rightarrow +\infty. \quad (30)$$

This means that the following is necessary:

$$u_0(\tau) \rightarrow 0 \text{ as } \tau \rightarrow +\infty. \quad (31)$$

These arguments prove the local stability of extinct equilibrium $(X, U) = (0, 0)$, because the arguments hold for any perturbation $(x_0(\tau), u_0(\tau))$ such that $0 < x_0(\tau) \ll 1$ and $0 < u_0(\tau) \ll 1$.

Appendix C

From (10) and (11), we derive the nullclines for $dX/dt = 0$ and $dU/dt = 0$ respectively as follows:

$$\begin{cases} X = 0 \\ U = \frac{-1}{\Gamma(X-1)}, \end{cases} \quad (32)$$

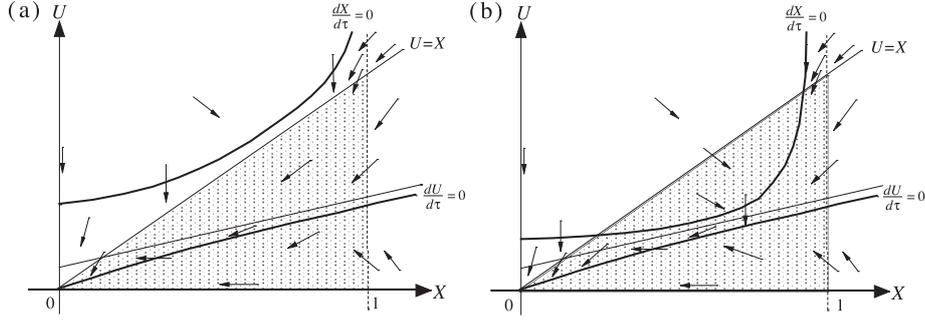


Figure 5: Phase plane (X, U) for the dynamics of (10) and (11). Vector flows are schematically shown. (a) When the nullcline of X has no intersection with $U = X$; (b) When $R_0/BA \geq 1$ and the asymptote for the nullcline of U has no intersection with the nullcline of X .

$$\begin{cases} U = 0 \\ U = \left\{ \left(1 - \frac{BE}{A}\right) X - \frac{E}{A} \left(1 - \frac{R_0B}{A}\right) \right\} + \frac{R_0E/A(1 - R_0B/A)}{A(X + R_0/A)}. \end{cases} \quad (33)$$

The second nullcline of (33) for $dU/dt = 0$ has the following asymptote:

$$U = \left(1 - \frac{BE}{A}\right) X - \frac{E}{A} \left(1 - \frac{R_0B}{A}\right). \quad (34)$$

If the configuration of nullclines is as shown in Fig. 5(a), that is, if the second nullcline of (32) has no intersection with $U = X$, we can easily see from the vector flows that the population always goes extinct. This case is realized if and only if the following equation of X does not have two distinct real roots in $(0, 1)$:

$$\Gamma X^2 - \Gamma X + 1 = 0. \quad (35)$$

This condition corresponds to (13).

Moreover, when $R_0B/A \geq 1$, if the configuration of nullclines is as shown in Fig. 5(b), the considered population always goes extinct. Especially in this case, if the asymptote (34) has no intersection with the second nullclines of (32), so does the second nullcline of (33). In such case, the configuration of nullcline as shown in Fig. 5(b) is sufficiently realized, and the population always goes extinct. The case when the asymptote (34) has no more than one intersection with the second nullcline of (32) is realized if and only if the following equation of X has no real root in $(0, 1)$:

$$\left(1 - \frac{BE}{A}\right) X^2 - \left\{ \left(1 - \frac{BE}{A}\right) + \frac{E}{A} \left(1 - \frac{R_0 B}{A}\right) \right\} X + \frac{E}{A} \left(1 - \frac{R_0 B}{A}\right) + \frac{1}{\Gamma} = 0. \quad (36)$$

This condition corresponds to (14) with $R_0 B/A \geq 1$.

Appendix D

From (10) and (11), we can easily find that, if the following equation of X has two distinct real root in $(0, 1)$, then the bistable case shown in Fig. 1 can be realized:

$$X(X - 1) \{(A - BE)X - (E - R_0)\} = -\frac{1}{\Gamma} AX - \frac{1}{\Gamma} R_0. \quad (37)$$

For mathematical convenience, let us use the notations

$$F(X) \equiv X(X - 1) \{(A - BE)X - (E - R_0)\} \quad (38)$$

$$G(X) \equiv -\frac{1}{\Gamma} AX - \frac{1}{\Gamma} R_0. \quad (39)$$

Let us remark that $F(X)$ is independent of Γ .

If and only if

$$\begin{cases} E > R_0 \\ B < \frac{A}{E}, \end{cases} \quad (40)$$

the cubic function $F(X)$ is as shown in Fig. 6(a). The linear function $G(X)$ always takes negative value for any positive X , and its location shown in Fig. 6(a) can be realized for sufficiently small $1/\Gamma$, so that the equation (37) has two distinct real roots in $(0, 1)$ for sufficiently small $1/\Gamma$. This means that, if the condition (40) is satisfied, the equation (37) can have two distinct real roots in $(0, 1)$. On the other hand, if $E > R_0$ and $B > A/E$, the function $F(X)$ is as shown in Fig. 6(b), so that the equation (37) cannot have any real root in $(0, 1)$ for any Γ . This argument indicates the case of Fig. 3(a).

In contrast, if $E \leq R_0$, the function $F(X)$ is as shown in Fig. 7(a) or 6(b). Therefore, with the same argument as for the above case, we can see that the equation (37) has two distinct real roots in $(0, 1)$ for sufficiently small $1/\Gamma$. This case does not depend on the value of parameter B , and indicates the case Fig. 3(b).

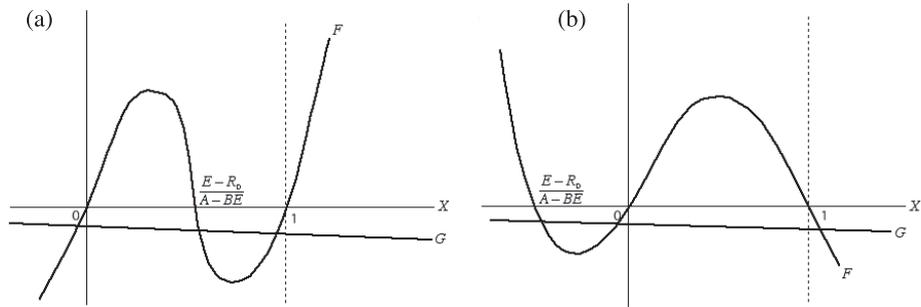


Figure 6: Configurations of (38) and (39) corresponding to Fig. 3(a) when $E > R_0$. (a) $B \leq E/A$ and $1/\Gamma$ is sufficiently small, the equation (38) has two distinct real roots in $(0, 1)$; (b) When $B > E/A$, the equation (38) has no real roots in $(0, 1)$ for any Γ .

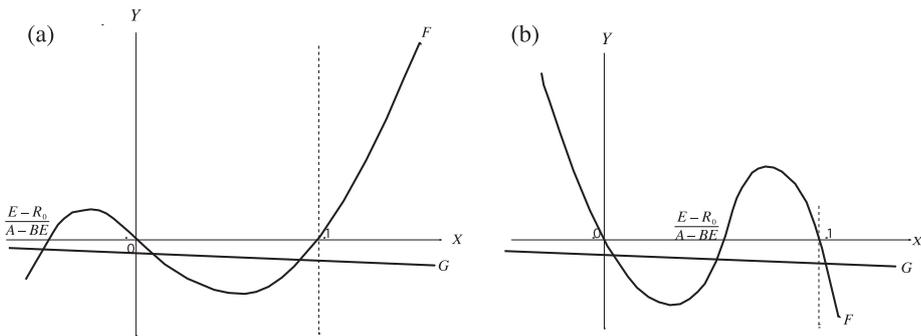


Figure 7: Configurations of (38) and (39) corresponding to Fig. 3(b) when $E \leq R_0$. (a) $B \leq A/E$; (b) $B > A/E$. In both cases, for sufficiently small $1/\Gamma$, the equation (38) has two distinct real roots in $(0, 1)$.

Acknowledgment

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

References

- [1] Larry, D. H., 1986. The Fragmented Forest: Island Biogeography Theory and the Preservation of Biotic Diversity. *The University of Chicago Press*, Chicago.
- [2] Priyanga, A. A., 1998. Allee effects in metapopulation dynamics. *Am. Nat.*, **152**: 298-302.
- [3] 寺本 英, 1997. 「数理生態学」, 朝倉書店, 東京.
- [4] 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**: 35-42.
- [5] 高田 壮則, 1981. resource 利用と密度効果に関する数学モデル - 積分的密度効果の解析, 京都大学院理学研究科修士論文.