

複数パッチ環境下における個体群存続に対する閾パッチ数問題

Critical patch number problem for the population persistence in multi-patchy environment

瀬野裕美

東北大学大学院情報科学研究科情報基礎科学専攻

Hiromi SENO

Research Center for Pure and Applied Mathematics, Department of Computer and Mathematical Sciences,
Graduate School of Information Sciences, Tohoku University, Japan
seno @ math.is.tohoku.ac.jp

In this paper, after previous works Allen (1987), Seno (1988a,b), and Matsumoto & Seno (1995), we shall discuss some of new problems about the corresponding spatially discrete system for population dynamics within a multi-patchy environment. We consider a spatially discrete system which governs the dynamics of population within a multi-patchy habitat, focusing the effect of total number of patches M on the dynamical nature, including population persistence or successful invasion into it. In framework of our model, dispersion of population among patches is introduced by parameters P_i and P_{ij} , where P_i means the emigration rate from patch i , and P_{ij} the migration rate from patch j to i . Since the dispersing population is exposed to a dispersion-related risk of death, its death probability with failure of migration is introduced by μ_{ij} for migrant from patch j to i . With analytical results for our models, we give some arguments about the contribution of total number of patches M on the population persistence, which significantly depends on the relation of dispersion characteristics to spatial configuration of patches. Further we try to discuss the design of human operation on patchy habitat to conserve or control a population inhabiting in it.

1 Introduction

閾パッチ数

生物個体群にとっての生息環境は、空間的に、しばしば、モザイク状、あるいは、パッチ（斑）状であると考えられる。特に、生息にとって好適な領域と不適な領域がモザイク状に分布した環境では、ある好適領域から他の好適領域への個体の移動は不適領域を通過することが必要であり、このことが、個体の移動分散にかかるコスト（死亡率の上昇や繁殖率の低下など）に寄与する要因であるとみなせる。それ故、複数の好適パッチから成る生息環境で移動分散する個体群の存続は、この移動分散のコストにも依存している (Pickett & Thompson, 1978)。

本稿で述べる研究は、複数のパッチから成る環境で移動分散しながら生息する個体群動態を与える基礎的な数理モデルの解析を主題とし、とりわけ、生息環境を成すパッチの総数に対する個体群動態特性の依存性に焦点をおく。基礎的な数理モデルの解析による先行研究 (Allen, 1987; Seno, 1988a,b; Matsumoto & Seno, 1995) によって、ある条件下では、生息環境を成すパッチの総数に対して閾値 (critical patch number) が存在し、その閾条件によって、個体群が絶滅に向かうか存続できるかが定まる場合があることが示された。同類の議論は、以降の研究によってもしばしば行われてきた。(たとえば, Padrón & Trevisan (2000); Bascompte *et al.* (2002))

Fich 型拡散の空間離散化モデル

Allen (1987) では、1次元拡散方程式モデルの空間離散化に対応する次のパッチ状環境下の個体群動態モデルについて閾パッチ数問題を考察した ($i = 1, 2, \dots, M$) :

$$\frac{dn_i}{dt} = f_i(n_i)n_i + D_{i,i+1}(n_{i+1} - n_i) + D_{i,i-1}(n_{i-1} - n_i)$$

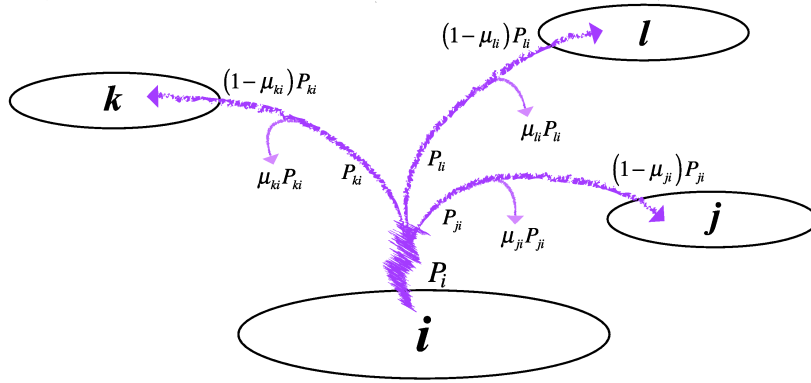


図 1: パッチ分散移動モデル (1) の数理モデリング (詳細は本文参照)

ここで、考えている個体群は M 個のパッチから成る生息域をもち、 $n_i = n_i(t)$ ($i = 1, 2, \dots, M$) を時刻 t におけるパッチ i の個体群サイズとする。 n_i の関数 f_i は、パッチ i における個体あたりの正味の増加率を与える。 D_{ij} は、パッチ j からパッチ i への分散移動の拡散係数であり、 $D_{ij} = D_{ji}$ を満たすものとする。ただし、「境界条件」として、任意の $t \geq 0$ に対して、 $n_0 = n_{M+1} = 0$ とした。この数理モデルについて、数学的な議論により、次の閾パッチ数が導き出された：

$$M_c := \frac{\pi}{\text{Arccos } \tilde{\beta}} - 1$$

ただし、任意の i について $f_i(0) = r > 0$ 、 $\tilde{\beta} := [\min\{D_{i,i+1} + D_{i,i-1}\} - r] / [2 \max\{D_{i,i+1}, D_{i,i-1}\}]$ である (上式は Allen (1987) での表式とは異なるが数学的には同等)。Allen (1987) では、パッチ総数 M に関して、上記の M_c に対して $M < M_c$ ならば局所漸近安定になることを証明している (このとき、条件 $0 < \tilde{\beta} < 1$ が必要である)。 $M > M_c$ であるとしても、自明解 $n_i(t) \equiv 0$ ($i = 1, 2, \dots, M$) が不安定とは必ずしもいえない。閾パッチサイズ M_c は、個体群の絶滅可能性についての十分条件を与えるものである。ただし、拡散係数がどのパッチ間でも等しい場合、すなわち、任意の i ($= 1, 2, \dots, M$) について、 $D_{i,i+1} = D_{i,i-1}$ の場合には、上記の閾パッチサイズ M_c は必要十分となり、 $M > M_c$ ならば、自明解 $n_i(t) \equiv 0$ ($i = 1, 2, \dots, M$) が不安定である。

パッチ分散移動モデル

一方、Seno (1988a,b) や Matsumoto & Seno (1995) では、複数のパッチから成る環境で移動分散しながら生息する個体群の動態を与える次の数理モデルに関する閾パッチ数問題について考察した ($i = 1, 2, \dots, M$):

$$\frac{dn_i}{dt} = f_i(n_i)n_i - P_i n_i + \sum_{j=1}^M (1 - \mu_{ij}) P_{ij} n_j \quad (1)$$

ここで、 P_i は、パッチ i からの移出率、 P_{ij} は、パッチ j からパッチ i への分散移動率であり、特に、 P_{ii} は、移出した個体が再移入する率である (図 1)。 μ_{ij} ($0 \leq \mu_{ij} \leq 1$) は、パッチ j からパッチ i への分散個体に対する死亡確率である。これらのパラメータの定義に基づき、次の関係式が成り立っている：

$$P_i = \sum_{j=1}^M P_{ji} \quad (2)$$

この数理モデルのモデリングでは、分散個体群の特性が移出元パッチに起因して定められている。すなわち、個体群の移出特性は、その個体群が属しているパッチの特性 (環境条件など) によって定まり、分散移

動過程における死亡確率も、同様に、移出元パッチの特性によって定まるものと仮定されている。これは、個体の移出しやすさが生息しているパッチの特性によって定まること、分散個体にとって、他パッチの特性についての情報は一般的には得難いものであること、分散移動中の生理的状態が元々の生息パッチ環境に強く依存すると考えられることを考慮に入れたものである。

個体群の絶滅に対するパッチ状環境条件の寄与を考えるために、(1)の自明解 $n_i(t) \equiv 0$ ($i = 1, 2, \dots, M$) の周りでの線形化系

$$\frac{dx_i}{dt} = f_i(0)x_i - P_i x_i + \sum_{j=1}^M (1 - \mu_{ij}) P_{ij} x_j \quad (3)$$

を考える。ここで、任意の i と $t > 0$ に対して、 $0 < x_i(t) \ll 1$ である。 $M \times M$ 行列 Q を $q_{ii} = f_i(0) - P_i + (1 - \mu_{ii})P_{ii}$, $q_{ij} = (1 - \mu_{ij})P_{ij}$ ($i, j = 1, 2, \dots, M; i \neq j$) によって定義すれば、 M 次元ベクトル $\mathbf{x} = (x_1, x_2, \dots, x_M)^T$ を用いて、線形化系 (3) を次のように表すこともできる：

$$\frac{d\mathbf{x}}{dt} = Q\mathbf{x} \quad (4)$$

もしも、ある i について $f_i(0) > P_i - (1 - \mu_{ii})P_{ii}$ ならば、任意の $t > 0$ において $dx_i/dt > 0$ であることが (3) から容易にわかり、この場合には、任意の i について、 $x_i(t) \rightarrow \infty$ ($t \rightarrow \infty$) である。したがって、ある i について $f_i(0) > P_i - (1 - \mu_{ii})P_{ii}$ ならば、自明解 $n_i(t) \equiv 0$ ($i = 1, 2, \dots, M$) は、不安定である。

一方、総個体群サイズ $X := \sum_{i=1}^M x_i$ を定義し、線形化系 (3) について、すべてのパッチについての両辺の和をとれば、等式

$$\frac{dX}{dt} = \sum_{i=1}^M \left\{ f_i(0) - \sum_{j=1}^M \mu_{ji} P_{ji} \right\} x_i \quad (5)$$

が得られる。よって、もしも、すべての i について $f_i(0) < \sum_{j=1}^M \mu_{ji} P_{ji}$ ならば、任意の $t > 0$ において、 $dx_i/dt < 0$ であることが容易にわかるので、この場合には、任意の i について、 $x_i(t) \rightarrow 0$ ($t \rightarrow \infty$) である。したがって、すべての i について $f_i(0) < \sum_{j=1}^M \mu_{ji} P_{ji}$ ならば、自明解 $n_i(t) \equiv 0$ ($i = 1, 2, \dots, M$) は、局所漸近安定である。これらの議論は、自明解 $n_i(t) \equiv 0$ ($i = 1, 2, \dots, M$)、すなわち $\mathbf{x}(t) \equiv \mathbf{0}$ の局所安定性についての十分条件を導出しているにすぎない。より精緻な局所安定性条件については、 $M \times M$ 行列 Q の固有値解析によって議論できる。

自明解 $n_i(t) \equiv 0$ ($i = 1, 2, \dots, M$) が局所漸近安定であることは、考えている個体群サイズが十分に小さくなる状況が生じた場合、個体群が絶滅に向かうことを意味する。逆に、自明解 $n_i(t) \equiv 0$ ($i = 1, 2, \dots, M$) が不安定であることは、考えている個体群サイズが相当に小さくなる状況が生じたとしても、個体群が絶滅に向かいにくいことを意味している。また、考えているパッチ状環境に当該の個体群が (小さな個体群サイズで) 侵入した場合、その侵入が成功しやすいと解釈することもできる。この文脈では、自明解 $n_i(t) \equiv 0$ ($i = 1, 2, \dots, M$) が局所漸近安定である場合には、当該の個体群の侵入が成功し難いと解釈でき、考えているパッチ状環境に当該の侵入個体群に対する排除性があることを意味する。

すべてのパッチが同質である飛び石モデル： すべてのパッチが同等、すなわち、

$$f_i(0) = R; \quad P_i = P; \quad P_{ij} = \delta_{|i-j|,1} \frac{P}{2}; \quad \mu_{ij} = \delta_{|i-j|,1} \mu$$

である場合を考える。ここで、 $\delta_{|i-j|,1}$ はクロネッカーのデルタであり、 $|i-j| = 1$ の場合のみ 1 であり、 $|i-j| \neq 1$ の場合には 0 である。この数理モデルは、前出の Allen (1987) の数理モデルと同類であり、飛び石 (stepping-stone) モデルと呼ばれるものの一つである。ここでは、各パッチから移出した個体群の移

動分散は、近接するパッチに等分に行われる場合を考えている。ただし、 M 個のパッチのうち、 k 番目のパッチから移出した個体群についてのみ、帰属する移出率、移住率、分散時死亡確率が他のパッチからの移出個体群のそれらとは異なることが仮定されている。パッチが1次元鎖状に配列している生息環境を想定できる。

閾パッチ数 M_c は、(4)における $M \times M$ 行列 Q の固有値解析によって、次のように陽に導出できる：

$$M_c = \frac{\pi}{\text{Arccos } \beta} - 1 \quad (6)$$

ここで、 β は、パッチを特徴づけるパラメータ値 $\beta := (P - R)/\{(1 - \mu)P\}$ である。この結果から、自明解 $n_i(t) \equiv 0$ ($i = 1, 2, \dots, M$) は、 $\beta \geq 1$ の場合には、総パッチ数に依らず局所漸近安定、 $\beta < 1$ の場合には総パッチ数に依らず不安定であるが、 $0 < \beta < 1$ が成り立つ場合には、総パッチ数 M が $M < M_c$ ならば局所漸近安定、 $M > M_c$ ならば不安定である。この数理モデルは、(1)の特殊な場合にあたるが、本質的には、前出の Allen (1987) の数理モデルにおいて、任意の i ($= 1, 2, \dots, M$) について、 $D_{i,i+1} = D_{i,i-1}$ の場合と同等である。ただし、数理モデリングの違いにより、ここで現れたパラメータ β は、次に述べるように、明確な意味をもつものとして扱うことができる。

パッチを特徴付けるパラメータ値 β は、以後の議論でも対応するパラメータ値が現れた際にわかるように、個体群の特性を決定付けるパッチ環境の劣悪度を表す指標である。より大きな β は、パッチ環境がより劣悪であることを意味する。 $\beta > 0$ の場合に限って考えれば、逆数 $1/\beta$ は、パッチ環境の好適度を表す指標と考えることもできる。

交互に配置された異なる2種類のパッチから成る飛び石モデル： Matsumoto & Seno (1995) では、次の条件下での飛び石モデルにおける閾値パッチ数問題を考察している：

$$\begin{aligned} f_i(0) &= \begin{cases} R_e & (i: \text{even}) \\ R_o & (i: \text{odd}) \end{cases} ; \quad P_i = \begin{cases} P_e & (i: \text{even}) \\ P_o & (i: \text{odd}) \end{cases} ; \\ P_{ij} &= \begin{cases} \delta_{|i-j|,1} \frac{P_e}{2} & (j: \text{even}) \\ \delta_{|i-j|,1} \frac{P_o}{2} & (j: \text{odd}) \end{cases} ; \quad \mu_{ij} = \begin{cases} \delta_{|i-j|,1} \mu_e & (j: \text{even}) \\ \delta_{|i-j|,1} \mu_o & (j: \text{odd}) \end{cases} \end{aligned} \quad (7)$$

すなわち、1次元鎖状に配列した複数パッチからなる生息地において、2種類の異なる特性をもつパッチが交互に配置する場合の飛び石モデルを考える。かなり人工的な設定ではあるが、たとえば、個体群サイズの制御（増殖促進や害虫防除など）を行うための人工的な環境条件改変操作を行う場合を想定すれば、設定としてありえるかもしれない。

この場合にも、(4)における $M \times M$ 行列 Q の固有値解析によって、閾パッチ数 M_c が次のように導出できる：

$$M_c = \frac{\pi}{\text{Arccos } \langle \beta \rangle} - 1 \quad (8)$$

ここで、 $\langle \beta \rangle$ は、2種類のパッチの特性を表すパラメータ値 $\beta_o := (P_o - R_o)/\{(1 - \mu_o)P_o\}$ 、 $\beta_e := (P_e - R_e)/\{(1 - \mu_e)P_e\}$ の相乗平均

$$\langle \beta \rangle := \sqrt{\beta_o \beta_e}$$

であり、 $0 < \langle \beta \rangle < 1$ のときに限り、閾パッチ数 M_c が存在することを明示している。一方、自明解 $n_i(t) \equiv 0$ ($i = 1, 2, \dots, M$) は、 $R_o < P_o$ 、 $R_e < P_e$ 、 $\langle \beta \rangle \geq 1$ の場合には総パッチ数に依らず局所漸近安定、 $R_o \geq P_o$ または $R_e \geq P_e$ の場合には総パッチ数に依らず不安定である。

特異パッチの存在する飛び石モデル： Seno (1988a,b) では、次のような条件の下での飛び石モデルにおける閾パッチ数問題を考察した ($i, j = 1, 2, \dots, M$; k は $1 \leq k \leq M$ なる定数)：

$$f_i(0) = \begin{cases} R & (i \neq k) \\ \hat{R} & (i = k) \end{cases}; \quad P_i = \begin{cases} P & (i \neq k) \\ \hat{P} & (i = k) \end{cases};$$

$$P_{ij} = \begin{cases} \delta_{|i-j|,1} \frac{P}{2} & (j \neq k) \\ \delta_{|i-j|,1} \frac{\hat{P}}{2} & (j = k) \end{cases}; \quad \mu_{ij} = \begin{cases} \delta_{|i-j|,1} \mu & (j \neq k) \\ \delta_{|i-j|,1} \hat{\mu} & (j = k) \end{cases} \quad (9)$$

Seno (1988a,b) では、この数理モデルについて、(4)における行列 Q の固有値解析により、パッチを特徴づけるパラメータ値 $\hat{\beta} := (\hat{P} - \hat{R}) / \{(1 - \hat{\mu})\hat{P}\}$, $\beta := (P - R) / \{(1 - \mu)P\}$ に関する条件、 $\min\{\beta, \hat{\beta}\} < 1$ かつ $\max\{\beta, \hat{\beta}\} > 0$ が満たされれば、そのときに限り、パッチ総数 M に対して、ある閾値 $M_c > 1$ が存在し、自明解 $n_i(t) \equiv 0$ ($i = 1, 2, \dots, M$) が、 $M < M_c$ ならば局所漸近安定、 $M > M_c$ ならば不安定となることが示された。 $\min\{\beta, \hat{\beta}\} \geq 1$ である場合には、総パッチ数に依らず、自明解 $n_i(t) \equiv 0$ ($i = 1, 2, \dots, M$) は局所漸近安定である。また、 $\max\{\beta, \hat{\beta}\} < 0$ である場合には、総パッチ数に依らず、自明解 $n_i(t) \equiv 0$ ($i = 1, 2, \dots, M$) は不安定である。

閾値 M_c は、特異パッチの位置に依存している。 $\hat{\beta} < \beta$ の場合、特異パッチの位置 k が系の中央 ($\approx M/2$) により近いほど閾値 M_c は小さくなる。 $\hat{\beta} > \beta$ の場合には、特異パッチの位置 k が系の中央 ($\approx M/2$) により近いほど閾値 M_c は大きくなる。すなわち、特異パッチ環境の他パッチ環境との差の効果は系の中央 ($\approx M/2$) により近いほど顕著になることが結論された。

上で挙げた数理モデルによる考察は、いずれも、1次元鎖状に配列した複数パッチからなる生息地において、再近接パッチ間のみ移住が限定されている場合の閾パッチ数問題を取り扱っていた。一方、近接領域への分散に加えて、近接領域を越えた長距離分散（あるいは拡散）(long-distance dispersal, diffusion) が生物個体群の生態において重要な役割を果たしていることは20世紀以降の生態学研究で明らかになり、関連する理論・数理的研究が行われてきた。しかしながら、そのような長距離分散をも視野に入れた複数パッチ状生息地における個体群動態の数理モデル研究は希有である。

本稿では、そのような長距離分散をも視野に入れた関連する数学的設定による複数パッチ環境下における個体群動態モデルについての閾パッチ数問題を論じる。

2 環状配列パッチ分散移動モデル

線形化系 (3) を次の仮定の下で考える ($i, j = 1, 2, \dots, M$)：

$$f_i(0) = R; \quad P_i = P; \quad P_{ij} = \begin{cases} p_{|i-j|} & (|i-j| \leq \lfloor \frac{M}{2} \rfloor) \\ p_{M-|i-j|} & (|i-j| > \lfloor \frac{M}{2} \rfloor) \end{cases}; \quad \mu_{ij} = \begin{cases} \mu_{|i-j|} & (|i-j| \leq \lfloor \frac{M}{2} \rfloor) \\ \mu_{M-|i-j|} & (|i-j| > \lfloor \frac{M}{2} \rfloor) \end{cases} \quad (10)$$

この場合には、すべてのパッチの特性は同等である。そして、各パッチからの移出個体群は、他のすべてのパッチに移住する。ただし、環状に配列した複数パッチの設定になっており、再近接の両隣のパッチへは p_1 、さらにその隣のより遠いパッチへは p_2 、さらにより遠い次のパッチへは p_3 という移出率をもつように、環状の配置に応じた相対位置による移出率が仮定されている (図2)。また、それに対応する分散時死亡確率が与えられる。これは、環状の配列におけるパッチ間の距離に依存した移出率、分散時死亡確率のモデリングである。環状に配列した M 個のパッチを考えるこのモデルでは、パッチ1の再近接パッチ2つはパッチ2とパッチ M である。

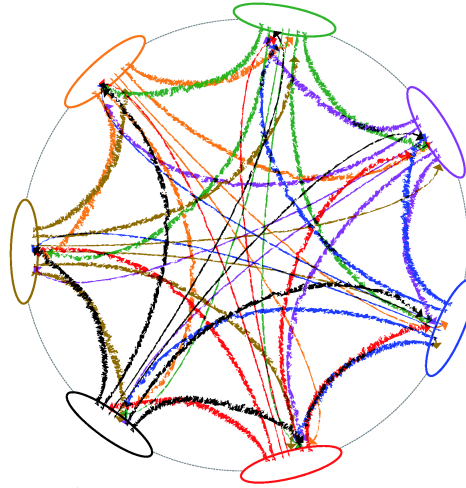


図 2: 環状配列パッチ分散移動モデル (10) の概念図 (詳細は本文参照)

環状配列パッチ分散移動モデル (10) の場合, (4) における行列 Q の固有値 λ_j ($j = 1, 2, \dots, M$) を次のようにすべて異なる実数値として得ることができる (たとえば, May (1974) Appendix II 参照):

$$\lambda_j = \begin{cases} R - P + (1 - \mu_0)p_0 + \sum_{l=1}^k (1 - \mu_l)p_l(\omega_j^l + \omega_j^{-l}) & (M = 2k + 1) \\ R - P + (1 - \mu_0)p_0 + \sum_{l=1}^k (1 - \mu_l)p_l(\omega_j^l + \omega_j^{-l}) + (1 - \mu_{k+1})p_{k+1}\omega_j^{k+1} & (M = 2(k + 1)) \end{cases}$$

$$= \begin{cases} R - \mu_0 p_0 - 2 \sum_{l=1}^k p_l \left\{ 1 - (1 - \mu_l) \cos \frac{2\pi j l}{M} \right\} & (M = 2k + 1) \\ R - \mu_0 p_0 - 2 \sum_{l=1}^k p_l \left\{ 1 - (1 - \mu_l) \cos \frac{2\pi j l}{M} \right\} - p_{k+1} \{ 1 - (-1)^j (1 - \mu_{k+1}) \} & (M = 2(k + 1)) \end{cases}$$

ここで, $\omega_j := e^{2\pi i(j-1)/M}$ ($j = 1, 2, \dots, M$; i は虚数単位) である。関係式 (2) も利用している。したがって,

$$\Lambda_M := \max_j \lambda_j = \begin{cases} R - \mu_0 p_0 - 2 \sum_{l=1}^k \mu_l p_l & (M = 2k + 1) \\ R - \mu_0 p_0 - 2 \sum_{l=1}^k \mu_l p_l - \mu_{k+1} p_{k+1} & (M = 2(k + 1)) \end{cases} \quad (11)$$

であることがわかる。自明解 $n_i(t) \equiv 0$ ($i = 1, 2, \dots, M$) は, $\Lambda_M < 0$ ならば局所漸近安定, $\Lambda_M > 0$ ならば不安定である。

この条件は次のようにしても導出できる。総個体群サイズ $X := \sum_{i=1}^M x_i$ についての式 (5) は, ここで考えている環状配列パッチ分散移動モデルの場合には,

$$\begin{aligned} \frac{dX}{dt} &= RX - PX + \sum_{i=1}^M \left\{ \sum_{j=1}^M (1 - \mu_{ij}) P_{ij} x_j \right\} \\ &= RX - PX + \sum_{j=1}^M \left\{ \sum_{i=1}^M (1 - \mu_{ij}) P_{ij} \right\} x_j \end{aligned}$$

となるが、仮定 (10) により、

$$\Phi_M := \sum_{i=1}^M (1 - \mu_{ij}) P_{ij} \quad (12)$$

は、任意の j について等しい (j に依存しない) 値であるから、結果として、総個体群サイズ X は、微分方程式

$$\frac{dX}{dt} = (R - P + \Phi_M)X \quad (13)$$

に従うことがわかる。そして、関係式 (2) と仮定 (10) を用いれば、

$$P - \Phi_M = \begin{cases} \mu_0 p_0 + 2 \sum_{l=1}^k \mu_l p_l & (M = 2k + 1) \\ \mu_0 p_0 + 2 \sum_{l=1}^k \mu_l p_l + \mu_{k+1} p_{k+1} & (M = 2(k + 1)) \end{cases} \quad (14)$$

が成り立つ。微分方程式 (13) から、 $t \rightarrow \infty$ において $R - P + \Phi_M < 0$ ならば $X \rightarrow 0$ 、 $R - P + \Phi_M > 0$ ならば $X \rightarrow \infty$ であることがわかるが、これは、自明解 $n_i(t) \equiv 0$ ($i = 1, 2, \dots, M$) が $R - P + \Phi_M < 0$ ならば局所漸近安定、 $R - P + \Phi_M > 0$ ならば、不安定であることを意味する。式 (14) を用いれば、この結果は、前記の (11) で示された最大固有値 Λ_M から導出される条件と同等である。

また、(12)、(13) から明らかなように、 $R \geq P$ ならば、任意の M に対して、 $R - P + \Phi_M > 0$ であり、 $t \rightarrow \infty$ において $X \rightarrow \infty$ である。つまり、 **$R \geq P$ ならば、総バッチ数に依らず、個体群は絶滅せず、閾バッチ数も存在しない。**そこで、以下では、 $R < P$ の場合のみを考える。

以上、環状配列バッチ分散移動モデル (10) について導出された自明解 $n_i(t) \equiv 0$ ($i = 1, 2, \dots, M$) の局所安定性条件では、閾バッチ数 M_c について議論することはできない。数理モデリングによる条件 (2) により、各バッチからの移出率 P に対して、他バッチへの移住率 $\{p_i \mid i = 1, 2, \dots, [M/2]\}$ の分布は、総バッチ数 M に依存するからである。すなわち、他バッチへの移住率 $\{p_i \mid i = 1, 2, \dots, [M/2]\}$ の総バッチ数 M への依存性が与えられなければ、閾バッチ数 M_c について議論することはできない。そこで、引き続き、他バッチへの移住率と分散時死亡確率により具体的な仮定を加えたモデルについて議論する。

Example 1: 全域公比分散

ここでは、環状配列バッチ分散移動モデル (10) における他バッチへの移住率 $\{p_i \mid i = 1, 2, \dots, [M/2]\}$ について、次のようなものを考える ($i = 1, 2, \dots, [M/2]$; $0 < q < 1$):

$$p_i = \begin{cases} P \frac{1-q}{2-2q^k} q^{i-1} & (M = 2k + 1) \\ P \frac{1-q}{2-q^k - q^{k+1}} q^{i-1} & (M = 2(k + 1)) \end{cases}$$

パラメータ q は、分散個体が他バッチに到達した場合の (移住過程における) 再分散確率と解釈することができる。この場合、分散個体は、元の生息バッチから近接バッチを経て、遠方のバッチまで順に巡る経路をとり、確率 $1 - q$ で到達したバッチに移入・定着するという設定となる。なお、 $p_0 = 0$ とする。

一方、分散時死亡確率 $\{\mu_i \mid i = 1, 2, \dots, [M/2]\}$ は、 $\mu_i = 1 - \sigma^i$ ($0 < \sigma < 1$) とする。パラメータ q を分散個体が他バッチに到達した場合の (移住過程における) 再分散確率と解釈する場合には、 σ は、近接バッチ間での移動時の生存確率に相当する。

このとき、与えられたパラメータ R , P , q , σ に対して、(11) で示された最大固有値 Λ_M は、 M について単調減少であることを容易に示すことができる (Appendix A 参照)。したがって、ある与えられたパラ

メータ R, P, q, σ に対して, $R < P$ が成り立つ場合に, 「 $\lambda_M \geq 0$ かつ $\lambda_{M+1} < 0$ 」もしくは「 $\lambda_M > 0$ かつ $\lambda_{M+1} \leq 0$ 」なるパッチ総数 M (閾パッチ数 M_c) が存在しうる。すなわち, この数理モデルに関しては, ある条件下では, 総パッチ数が十分に大きいと, 自明解 $n_i(t) \equiv 0$ ($i = 1, 2, \dots, M$) が局所漸近安定であり, 総パッチ数が閾パッチ数 M_c を下回るだけ小さいならば, 不安定である。この数理モデルに関しては, 総パッチ数が大きいほど個体群の存続性がより低くなる。

Example 2: 有限定域分散

閾パッチ数問題に関して, 前節で議論した全域公比分散によるモデルと対比させるために, ここで, 次の仮定を入れ替えた有限定域分散による環状配列パッチ分散移動モデル (10) について議論する ($i = 1, 2, \dots, [M/2]$; $0 < q < 1$):

$$P_{ij} = \begin{cases} p_{|i-j|} & (|i-j| \leq D) \\ 0 & (D < |i-j| < M-D) \\ p_{M-|i-j|} & (|i-j| \geq M-D) \end{cases}$$

ここで, $D < [M/2]$ とする。このモデルでは, あるパッチから移出した分散個体は, 最大 D だけ位置の異なる (ある最大距離までの) パッチにのみ移入・定着できると仮定されている。

式 (11) で示された最大固有値 Λ_M は,

$$\Lambda_M = R - \mu_0 p_0 - 2 \sum_{i=1}^D \mu_i p_i$$

となり, 一般的に μ_i や p_i は総パッチ数 M には依存しないと仮定するのが合理的であるから, 結果として, 最大固有値 Λ_M は総パッチ数 M には依存しない。たとえば, $D = 1$ とすれば, 飛び石分散を仮定することになり, $p_i = (P/2)\delta_{i,1}$ が仮定され, 移出した分散個体は近接する 2 つの他パッチのいずれかに確率 $1/2$ で移動する。分散時死亡確率は, 近接パッチ間の移動時にかかるもののみであり, $\mu_i = \mu_1 \delta_{i,1}$ で表される。このとき, $\Lambda_M = R - 2\mu_1 p_1 = R - \mu_1 P$ であり, 総パッチ数 M には依存しない。

したがって, 有限定域分散による環状配列パッチ分散移動モデル (10) については, 閾パッチ数 M_c は存在せず, この複数のパッチからなる生息環境における総パッチ数は個体群の存続性には寄与しない。

3 全パッチ均等分散移動モデル

線形化系 (3) を次の仮定の下で考える ($i, j = 1, 2, \dots, M; i \neq j$):

$$f_i(0) = R_i; \quad P_{ij} = \begin{cases} 0 & (i = j) \\ \frac{P_j}{M-1} & (i \neq j) \end{cases}; \quad \mu_{ij} = \mu_j \quad (15)$$

この節で議論する数理モデルでは, パッチ i の個体群は, パラメータ R_i, P_i, μ_i で特徴付けられる。各パッチからの移出率は, 各パッチ毎に定まっておき, 移出した分散個体は, 当確率で他パッチへ移動する。すなわち, 分散個体群は均等に他パッチに配分される。ただし, 分散個体は他パッチへの移動にあたり, 元の生息パッチによって定まる死亡確率 μ_i ($0 < \mu_i < 1$), すなわち, 生存確率 $1 - \mu_i$ をもつ。

この数理モデルの場合には, 前節で議論した環状配列パッチ分散移動モデルのように (4) における行列 Q の固有値を陽に導出することはできないが, 全ての固有値は実数であり, 最大固有値が負になる次の必要十分条件を導出できる (導出については Appendix B を参照):

$$\sum_{i=1}^M \frac{1}{1 + \beta_i(M-1)} < 1 \quad \text{かつ} \quad \beta_i > 0 \quad (i = 1, 2, \dots, M) \quad (16)$$

ここで、 $\beta_i := (P_i - R_i) / \{(1 - \mu_i)P_i\}$ ($i = 1, 2, \dots, M$) は、パッチ i を特徴づけるパラメータ値である。ある i について $\beta_i \leq 0$ ならば、条件 (16) は成り立たない。

もしも、任意の $i = 1, 2, \dots, M$ について $\beta_i > 1$ ならば、

$$\sum_{i=1}^M \frac{1}{1 + \beta_i(M-1)} < \sum_{i=1}^M \frac{1}{1 + (M-1)} = 1$$

が成り立つので、この場合には、総パッチ数 M に依存しないで条件 (16) が成り立つ。すなわち、任意の $i = 1, 2, \dots, M$ について $\beta_i > 1$ ならば、閾パッチ数 M_c は存在せず、総パッチ数に依らず、個体群は絶滅しうる。同様に、もしも、任意の $i = 1, 2, \dots, M$ について $0 < \beta_i < 1$ ならば、

$$\sum_{i=1}^M \frac{1}{1 + \beta_i(M-1)} > \sum_{i=1}^M \frac{1}{1 + (M-1)} = 1$$

が成り立つので、総パッチ数 M に依存しないで条件 (16) が成り立たないため、総パッチ数に依らず、個体群は存続する。したがって、**閾パッチ数 M_c が存在するのは、 $0 < \min_i \beta_i < 1 < \max_i \beta_i$ の場合に限る。**

環境改変による存続性回復： すべてのパッチが同質である場合 ($R_i = R$, $P_i = P$, $\mu_i = \mu$, よって、 $\beta_i = \beta$)、条件 (16) は、 $\beta > 1$ 、すなわち、 $R < \mu P$ となり、総パッチ数 M には依存しないので、閾パッチ数も存在しない。この条件が成り立つとき、自明解 $n_i(t) \equiv 0$ ($i = 1, 2, \dots, M$) が局所漸近安定なので、個体群の絶滅の可能性がある。 $\beta < 1$ の場合には、自明解 $n_i(t) \equiv 0$ ($i = 1, 2, \dots, M$) が不安定であり、個体群は存続する。

今、条件 $\beta > 1$ が成り立つ同質な M 個のパッチからなる生息域において、内 k 個のパッチの環境改変を行う場合を考える。環境改変がなければ、自明解 $n_i(t) \equiv 0$ ($i = 1, 2, \dots, M$) は局所漸近安定であり、系における個体群は絶滅の可能性がある。パッチの環境改変は、改変の対象となるパッチ全てに同等であるとし、改変を受けたパッチ i に起因するパラメータを \hat{R} , \hat{P} , $\hat{\mu}$, $\hat{\beta} := (\hat{P} - \hat{R}) / \{(1 - \hat{\mu})\hat{P}\}$ で表す。もしも、 $\hat{\beta} \leq 0$ であれば、自明解 $n_i(t) \equiv 0$ ($i = 1, 2, \dots, M$) が不安定となることは、既述である。また、もしも、 $\hat{\beta} > 1$ であれば、既述の結果により、自明解 $n_i(t) \equiv 0$ ($i = 1, 2, \dots, M$) は局所漸近安定であり、パッチの環境改変にも係らず、系の個体群が絶滅の可能性をもつことに変わりないことになる。

そこで、以下、 $\beta > 1$ 、かつ $0 < \hat{\beta} < 1$ の場合について議論する。すなわち、パッチの環境改変を $0 < \hat{\beta} < 1$ が満たされる程度に十分に、かつ中庸に行う場合を考える。このとき、条件 (16) は、

$$\frac{M-k}{1 + \beta(M-1)} + \frac{k}{1 + \hat{\beta}(M-1)} < 1$$

となり、次のように表すことができる：

$$k < \frac{(\beta-1)\{1 + \hat{\beta}(M-1)\}}{\beta - \hat{\beta}} \quad (17)$$

今、 k は自然数であるから、不等式 (17) が成り立ちうるためには、右辺が 1 より大きくなければならない。この条件は、

$$M > \frac{1 - \hat{\beta}}{\hat{\beta}(\beta - 1)} + 1 \quad (18)$$

と表すことができる。 M は 2 以上の自然数であるから、右辺が 2 より小さければ、この条件 (18) は常に成り立つ。この十分条件は、 $\langle \beta \rangle := \sqrt{\beta \hat{\beta}} > 1$ である。この条件が成り立つ場合には、(18) は常に成り立つので、2 以上の自然数 M に対して、条件 (17) を満たす自然数 k が存在する。

したがって、 $\langle \beta \rangle > 1$ の場合には、必ず、環境改変パッチ数 k にある閾値 k_c が存在し、その閾値以上の数のパッチに環境改変を施さないと（すなわち、 $k > k_c$ でなければ）個体群の存続性回復は成功しない。環境改変パッチ数の閾値 k_c は、(17) から、

$$k_c := \frac{(\beta - 1)\{1 + \widehat{\beta}(M - 1)\}}{\beta - \widehat{\beta}} \quad (19)$$

で定義できる。総パッチ数に正の線形相関をもつ。総パッチ数 M が1増加しても k_c の増加は1より小さいことは容易に証明できる。

一方、 $\langle \beta \rangle \leq 1$ の場合には、(18) は、十分に小さな M (≥ 2) については成り立たない。その場合には、任意の自然数 k に対して、条件(17)が成り立ち得ないので、自明解 $n_i(t) \equiv 0$ ($i = 1, 2, \dots, M$) は不安定であるから、個体群の存続性回復は任意の自然数 k について成功するので、ただ1つのパッチの環境改変のみによって個体群の存続性回復が可能である。系を成す総パッチ数 M が十分に大きければ、条件(18)が成り立ち、条件(17)が成り立ちうる自然数 k が存在するので、環境改変パッチ数 k に(19)で定義される閾値 k_c が存在し、その閾値以上の数のパッチに環境改変を施さないと個体群の存続性回復は成功しない。

以上の議論をまとめるために、形式的に、次の閾パッチ数 M_c を定義する：

$$M_c := \frac{1 - \widehat{\beta}}{\widehat{\beta}(\beta - 1)} + 1 \quad (20)$$

すると、総パッチ数 M (≥ 2) が $M > M_c$ の場合、 $k < k_c$ ならば個体群の存続性回復は失敗し、 $k > k_c$ ならば成功する。 $M \leq M_c$ が成り立つ場合には、ただ1つのパッチの環境改変のみによって個体群の存続性回復が成功する。ただし、 $M \leq M_c$ が成り立つ場合には、 $\langle \beta \rangle \leq 1$ でなければならないので、環境改変の程度（パラメータ $\widehat{\beta}$ の逆数の値）が十分に大きい場合に限る。 $\langle \beta \rangle \leq 1$ であるとしても、必ずしも $M \leq M_c$ は成り立たないことに注意する。よって、概して、系を成す総パッチ数が大きい場合には、環境改変パッチ数に閾値が存在し、閾値を超える個数のパッチに対して環境改変を施さないと個体群の存続性回復は望めない。

環境改変に関しては、コストに制限がある。コストは、環境改変パッチ数、および環境改変の程度に正の相関をもつだろう。上で議論した数理モデルの場合、たとえば、環境改変にかけることのできるコスト（の上限）を C とすれば、最も単純な拘束条件としての仮定を $C = \gamma k / \widehat{\beta}$ (γ は正定数) ととることができよう。 C が与えられた定数であるとき、個体群の存続性回復に対する k と $\widehat{\beta}$ （環境改変の程度の逆数）の関係について議論することが可能である。コストが小さすぎれば存続性回復は不能であり、十分大きなコストの場合であれば、ある範囲のパッチ数に対する環境改変によってのみ個体群存続回復が成功する、といった結果が得られるが、この議論の詳細については、別途、発表の予定である。

4 被食者-捕食者系への応用

前節までに述べられた数理モデル解析は、一見、単一種個体群を扱ったものであるが、数学的には、自明解の局所安静性についての性質を議論したものであり、Matsumoto & Seno (1995) 同様、複数種相互作用系の数理モデル解析に対して応用が可能である。本稿では、閾パッチ数問題のある一般的な被食者-捕食者系モデルへの応用について述べる。

次の一般的な被食者-捕食者系モデルについて考える ($i = 1, 2, \dots, M$)：

$$\begin{aligned} \frac{dv_i}{dt} &= F_i(Q_i(v_i, u_i))v_i - P_i v_i + \sum_{j=1}^M (1 - \mu_{ij}) P_{ij} v_j \\ \frac{du_i}{dt} &= f_i(u_i)u_i - Q_i(v_i, u_i)v_i \end{aligned} \quad (21)$$

$v_i = v_i(t)$, $u_i = u_i(t)$ は、それぞれ、時刻 t におけるパッチ i の捕食者個体群サイズ、被食者個体群サイズである。この数理モデルでは、捕食者はパッチ間分散を行うが、被食者はそれぞれのパッチからの分散はない、あるいは、被食者のパッチ間分散は無視できると仮定されている。捕食者の分散に関わるパラメータ P_i , P_{ij} , μ_{ij} ($0 \leq \mu_{ij} \leq 1$) の意味は前節までと同様である。 u_i の関数 f_i は、パッチ i における被食者個体あたりの正味の増殖率を与える。また、 $Q_i(v_i, u_i)$ は、パッチ i における捕食者あたりの被食者の捕食率、 $F_i(Q_i(v_i, u_i))$ は、パッチ i における捕食者あたりの捕食による正味の増殖率である。

数理モデリングの合理性により、 $Q_i(\bullet, 0) = 0$, $Q_i(0, \bullet) < \infty$, $F_i(0) < 0$ を仮定する。最初の条件は、餌個体が不在の場合には、捕食が行われないこと、最後の仮定は、捕食量が十分に小さい場合には、捕食者の増殖率を死亡率が勝ることを意味している。2番目の仮定は、捕食者個体が少数であり、捕食についての捕食者間競争が非常に弱くても、捕食率は有限であることを意味する。

さて、捕食者が不在の条件の下では、被食者個体群サイズはある平衡状態 $E^* : u_i(t) = u_i^* \geq 0$ ($i = 1, 2, \dots, M$) にあるとする。平衡被食者個体群サイズ u_i^* は $f_i(u_i^*) = 0$ を満たす。このとき、そのような捕食者不在の平衡状態にある系への捕食者の侵入可能性について考える。すなわち、それは、平衡点

$$(v_1, v_2, \dots, v_M, u_1, u_2, \dots, u_M) = (0, 0, \dots, 0, u_1^*, u_2^*, \dots, u_M^*)$$

の局所安定性について解析することである。

上記の平衡点が表す平衡状態 E^* からの系 (21) の摂動 $x_i(t) = v_i(t) - 0$, $y_i(t) = u_i(t) - u_i^*$ ($0 < x_i(t) \ll 1$, $0 < |y_i(t)| \ll 1$) に関して、常套手段として、この摂動の時間発展を考え、上記の平衡点の周りでの (21) の線形化系

$$\begin{aligned} \frac{dx_i}{dt} &= F_i(Q_i(0, u_i^*)) x_i - P_i x_i + \sum_{j=1}^M (1 - \mu_{ij}) P_{ij} x_j \\ \frac{dy_i}{dt} &= f_i'(u_i^*) u_i^* y_i - Q_i(0, u_i^*) x_i \end{aligned} \quad (22)$$

を解析する。この線形化系において、 $t \rightarrow \infty$ に対して、 $x_i(t) \rightarrow 0$ ならば、捕食者不在の平衡状態 E^* にある系への捕食者の侵入は失敗し、 $x_i(t) \rightarrow \infty$ ならば、捕食者の侵入が成功すると考える。

実際、線形化系 (22) の第1式は y_i とは独立であり、(22) の第1式のみで1次元系の性質により、この捕食者の侵入可能性について議論することができる。そして、(22) の第1式は、既出の (3) と数学的には同等である。したがって、前節までの1次元系についての結果が応用でき、捕食者の侵入可能性が各パッチにおける被食者の平衡状態のみならず、系を成すパッチ総数にも依存する場合があることが議論できる。

5 Concluding Remarks

本論文では、いくつかの基本的なパッチ間移動分散個体群動態モデルについて、環境を成すパッチ総数の個体群存続性への寄与に関する解析結果の概説をまとめた。数理モデリングの仮定に依存して、パッチ総数が個体群存続性へ寄与する場合と寄与しない場合があり、また、寄与する場合についても、ある条件であることが必要である場合とどのような条件であっても寄与する場合とがある。このことは、パッチ総数というパラメータの個体群動態特性への関係が一筋縄で理解すべきものではないことを意味しているに他ならない。たとえば、ある生物の保全のために、その生物の生息地を人工的に増やす、つまり、生息パッチを提供することが、その生物の保全に必ずしも効果があるとはいえないのである。また、ある生物の駆除のために、その生物の生息地を狭めるような施策をとっても、施策にかかるコスト (\approx 駆除域の広さ) とその効果の程度の関係については単純には評価できないであろう。

しかしながら、Pickett & Thompson (1978) でも議論されたように、現代において、人間の文化・社会活動の影響の及ばぬ生態系は存在せず、その意味で、生態系の保全や制御の議論においては、変数あるいはパラメータを導入し、人間の文化・社会活動の影響を陽に導入することは自然であり、今後、そのような理論的研究の蓄積の必要性はますます強く認識されることだろう。本論文で述べた結果は、啓蒙的な初段階のものかもしれないが、そこからさらなる課題が見いだされると期待している。

参考文献

- Allen, L.J.S., 1987. Persistence, extinction, and critical patch number for island populations, *J. Math. Biol.*, **24**: 617–625.
- Bascompte, J., Possingham, H. and Roughgarden, J., 2002. Patchy population in stochastic environments: Critical number of patches for persistence, *Am. Natur.*, **159**: 128–137.
- Matsumoto, H. and Seno, H., 1995. On predator's invasion into a multi-patchy environment of two kinds of patches, *Ecol. Modelling*, **79**: 131–147.
- May, R.M., 1974. "Stability and Complexity in Model Ecosystems", 2nd Edition, Princeton University Press, Princeton.
- Padrón, V. and Trevisan, M.C., 2000. Effect of aggregating behavior on population recovery on a set of habitat islands, *Math. Biosci.*, **165**: 63–78.
- Pickett, S.T.A. and Thompson, J.N., 1978. Patch dynamics and the design of nature reserves, *Biol. Conserv.*, **13**: 27–36.
- Seno, H., 1988a. Some mathematical remarks on population persistence in a multi-patch system, in "Cybernetics and Systems '88, part 1", ed. by Trappl, R., Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 391–398.
- Seno, H., 1988b. Effect of a singular patch on population persistence in a multi-patch system, *Ecol. Modelling*, **43**: 271–286.

Appendix

A 環状配列パッチ全域公比分散移動モデルについての固有値解析

式 (11) で示された最大固有値 Λ_M は,

$$\Lambda_M = \begin{cases} R - P \left\{ 1 - \frac{\sigma(1-q)}{1-\sigma q} \frac{1 - (\sigma q)^k}{1 - q^k} \right\} & (M = 2k + 1) \\ R - P \left\{ 1 - \frac{\sigma(1-q)}{1-\sigma q} \frac{2 - (\sigma q)^k - (\sigma q)^{k+1}}{2 - q^k - q^{k+1}} \right\} & (M = 2(k + 1)) \end{cases} \quad (23)$$

となる。すると,

$$\begin{aligned} \Lambda_{2(k+1)} - \Lambda_{2k+1} &= P \frac{\sigma(1-q)}{1-\sigma q} \frac{1 - (\sigma q)^k}{1 - q^k} \left[\frac{1 + \{1 - (\sigma q)^{k+1}\}/\{1 - (\sigma q)^k\}}{1 + (1 - q^{k+1})/(1 - q^k)} - 1 \right] \\ &= P \frac{\sigma(1-q)}{1-\sigma q} \frac{1 - (\sigma q)^k}{1 - q^k} \frac{1}{1 + (1 - q^{k+1})/(1 - q^k)} \left\{ \frac{1 - (\sigma q)^{k+1}}{1 - (\sigma q)^k} - \frac{1 - q^{k+1}}{1 - q^k} \right\}; \\ \Lambda_{2k+1} - \Lambda_{2k} &= P \frac{\sigma(1-q)}{1-\sigma q} \frac{1 - (\sigma q)^k}{1 - q^k} \left[1 - \frac{\{1 - (\sigma q)^{k-1}\}/\{1 - (\sigma q)^k\} + 1}{(1 - q^{k-1})/(1 - q^k) + 1} \right] \\ &= P \frac{\sigma(1-q)}{1-\sigma q} \frac{1 - (\sigma q)^k}{1 - q^k} \frac{1}{(1 - q^{k-1})/(1 - q^k) + 1} \left\{ \frac{1 - q^{k-1}}{1 - q^k} - \frac{1 - (\sigma q)^{k-1}}{1 - (\sigma q)^k} \right\} \end{aligned}$$

となることより, 関数 $f(x) = (1 - x^{k+1})/(1 - x^k)$ が $x \in (0, 1)$ において単調増加であることを利用すれば, 任意の $M > 1$ に対して, $\Lambda_{M+1} - \Lambda_M < 0$ であることがわかる。よって, 与えられたパラメータ R, P, q, σ に対して, 最大固有値 Λ_M は, M について単調減少である。

B 全パッチ均等分散移動モデルについての固有値解析

式 (15) で定義される全域等分配モデルに関する (4) における行列 Q の固有値 λ についての特性多項式 $G(\lambda) := \det(Q - \lambda E)$ (E は $M \times M$ 単位行列) は,

$$G(\lambda) = (-1)^M \left\{ \prod_{i=1}^M (\lambda - \rho_i) - \sum_{j=1}^M \frac{(1 - \mu_j) P_j}{M - 1} \prod_{i=1, i \neq j}^M (\lambda - \rho_i) \right\} \quad (24)$$

$$\rho_i := R_i - P_i - \frac{(1 - \mu_i) P_i}{M - 1}$$

となる。ここで、一般性を失わず、パッチの番号付けを $\rho_i \leq \rho_{i+1}$ ($i = 1, 2, \dots, M - 1$) を満たすものとする。

式 (24) から、 $\lim_{x \rightarrow -\infty} G(x) > 0$ 、および $G(\rho_1) \geq 0$ である。そして、

$$G(\rho_k) = (-1)^{M+1} \frac{(1 - \mu_k) P_k}{M - 1} \prod_{j=1, j \neq k}^M (\rho_k - \rho_j)$$

であることから、 M が奇数のとき $G(\rho_M) \geq 0$ 、 M が偶数のとき $G(\rho_M) \leq 0$ であることがわかる。さらに、 $G(\rho_k)G(\rho_{k+1}) \leq 0$ ($k = 1, 2, \dots, M - 1$) ということもわかる。また、 M が奇数のとき $\lim_{x \rightarrow \infty} G(x) < 0$ 、 M が偶数のとき $\lim_{x \rightarrow \infty} G(x) > 0$ である。

特性多項式 $G(\lambda)$ は $\lambda \in \mathbf{R}$ について連続であるから、以上の性質により、特性方程式 $G(\lambda) = 0$ の M 個の根、すなわち固有値は、すべて実数であり、 $\lambda_1 \leq \lambda_2 \leq \dots \leq \lambda_M$ と表せば、 $\rho_k \leq \lambda_k \leq \rho_{k+1}$ ($k = 1, 2, \dots, M - 1$) かつ $\rho_M \leq \lambda_M$ を満たすことがわかる。

よって、すべての固有値が負になる必要十分条件は、 $\max_k \rho_k = \rho_M < 0$ かつ

$$G(0) = (-1)^M \left\{ \prod_{i=1}^M (-\rho_i) - \sum_{j=1}^M \frac{(1 - \mu_j) P_j}{M - 1} \prod_{i=1, i \neq j}^M (-\rho_i) \right\} \begin{cases} < 0 & (M : \text{奇}) \\ > 0 & (M : \text{偶}) \end{cases} \quad (25)$$

が満たされることである。 $\max_k \rho_k = \rho_M < 0$ が成り立つとき、条件 (25) は、

$$\sum_{j=1}^M \frac{\{(1 - \mu_j) P_j\} / (M - 1)}{-\rho_j} < 1 \quad (26)$$

と同値である。 $\max_k \rho_k = \rho_M < 0$ が成り立つとき、条件 (26) が成り立つためには、任意の $j = 1, 2, \dots, M$ について、 $\{(1 - \mu_j) P_j\} / (M - 1) / (-\rho_j) < 1$ でなければならない。この条件は、 $R_j < P_j$ と書き直される。ところが、任意の $j = 1, 2, \dots, M$ について $R_j < P_j$ ならば、 $\rho_M < 0$ が成り立つので、結果として、求めるべき条件は、任意の $j = 1, 2, \dots, M$ について、 $R_j < P_j$ 、かつ条件 (26) が成り立つことである。この条件を書き直すと (16) である。