Obsah

Prolog

Fibonacciovi králíci a jejich modifikace

Leonardo Pisánský, známější jako Fibonacci, se narodil kolem roku 1170 v italské Pise a zemřel roku 1250. Vzdělání získal v severní Africe, kde jeho otec Guilielmo Bonacci působil jako diplomat. Svoje vědomosti sepsal do knihy *Liber abaci*. Toto dílo publikované roku 1202 má hlavní zásluhu na tom, že v Evropě byl přijat poziční systém zápisu čísel (pomocí indických symbolů, kterým dnes říkáme arabské číslice). Ve třetí části knihy Fibonacci zformuloval a řešil úlohu:

> Kdosi umístil pár králíků na určitém místě, se všech stran ohrazeném zdí, aby poznal, kolik párů králíků se při tom zrodí průběhem roku, jestliže u králíků je tomu tak, že pár králíků přivede na svět měsíčně jeden pár a že králíci počínají rodit ve dvou měsících svého věku.[1]

Tuto úlohu a její řešení lze považovat za jeden z prvních matematických modelů růstu populace. Budeme ji řešit s použitím současné symboliky.

Ze zadání úlohy plyne, že králíky můžeme rozdělit do dvou kategorií (tříd) — na ty, kteří jsou mladší než dva měsíce a tedy dosud „nerodí“ potomky, a na ty staré aspoň dva měsíce a tedy plodné. Označme $x(t)$, resp. $y(t)$, počet párů juvenilních (mladých, dosud neplodných), resp. dospělých (plodných), králíků v t-tém měsíci. Z poněkud vágního Fibonacciova popisu však není jasné, co přesně má vyjadřovat „počet párů králíků v t-tém měsíci“. Budeme si tedy představovat, že každý měsíc v určený den proběhne sčítání králíků, kterým získáme hodnoty $x(t)$ a $y(t)$. Nyní je potřeba vyjasnit, kdy se nové páry rodí. Jedna z možností je, že také k porodům dochází určitý den v měsíci. Abychom úvahy dále zjednodušili (a zreprodukovali Fibonacciův výsledek) budeme předpokládat, že králíci se rodí první den a jejich sčítání provádíme poslední den měsíce. Při sčítání mají tedy novorození králíci věk již jeden měsíc. Při sčítání následujícího měsíce mají tito králíci již věk dva měsíce a patří tedy mezi plodné. Poněvadž pár plodných králíků „zrodí“ (tj. zplodí a porodí) jeden pár mladých, bude počet párů mladých v t-tém měsíci stejný jako počet párů plodných v měsíci předchozím,

$$x(t) = y(t-1). \tag{1}$$

Králíci jsou na místě ohrazeném zdí. Tomu můžeme rozumět tak, že jsou chráněni před predátory a tedy neumírají, a také, že nemohou nikam utéci. Proto bude počet plodných v t-tém měsíci roven jejich počtu v předchozím měsíci zvětšenému o počet mladých, kteří se v předchozím měsíci narodili a během měsíce dospěli,

$$y(t) = y(t-1) + x(t-1). \tag{2}$$

[1] Překlad E. Čecha. Citováno dle J. Bečvář a kol., Matematika ve středověké Evropě. Praha: Prometheus 2001, str. 277.

měsíc	t	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
počet juvenilních párů	$x(t)$	0	1	1	2	3	5	8	13	21	34	55	89	144
počet plodných párů	$y(t)$	1	1	2	3	5	8	13	21	34	55	89	144	233
celkový počet párů	$z(t)$	1	2	3	5	8	13	21	34	55	89	144	233	377

Tabulka 1: Řešení Fibonacciovy úlohy o králících za předpokladu, že k rození dochází na začátku měsíce, počty zjišťujeme na konci měsíce, tj. používáme model (3).

Rovnice (1) a (2) můžeme považovat za model růstu populace králíků; její aktuální velikost počítáme z velikosti v minulosti. Při matematickém modelování nějakých procesů je ovšem obvyklé usuzovat na budoucnost z přítomnosti. V rovnicích (1) a (2) budeme psát $t+1$ místo t, rovnice tedy přepíšeme do tvaru

$$\begin{aligned} x(t+1) &= \phantom{x(t)+{}} y(t), \\ y(t+1) &= x(t) + y(t), \end{aligned}$$

nebo ve vektorovém zápisu

$$\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}(t+1) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}(t). \tag{3}$$

Měsíc, ve kterém „kdosi umístil pár králíků na určitém místě“, budeme považovat za nultý, onen „umístěný pár“ za dospělé. Máme tedy počáteční podmínku $x(0) = 0$, $y(0) = 1$. Odtud již můžeme postupně počítat počty $x(t)$ a $y(t)$ pro libovolné $t = 1, 2, 3, \ldots$ a z nich celkový počet párů $z(t) = x(t) + y(t)$. Výpočet je shrnut v tabulce 1. Výsledek 377 párů odpovídá výsledku v *Liber abaci.*[2]

Jiná z možností, jak zadání porozumět, je mírně realističtější představa, že králíci se rodí kdykoliv, ale opět je sčítáme v určitý den měsíce. Při sčítání tedy mohou mít novorozenci, tj. králíci narození od předchozího sčítání, věk z intervalu $[0, 1)$ a starší, ale dosud neplodní králíci věk z intervalu $[1, 2)$. Při této interpretaci rozdělíme třídu juvenilních párů na dvě a označíme $x_0(t)$ počet novorozených párů a $x_1(t)$ počet neplodných párů věku alespoň jeden měsíc, ale méně než dva měsíce. Poněvadž novorozenci jsou bezprostředními potomky plodných párů, mladí jsou ti, kteří se v předchozím měsíci narodili, a počet plodných je počtem plodných z předchozího měsíce zvětšeným o počet mladých, kteří dosáhli věku aspoň dva měsíce, dostaneme model

$$\begin{aligned} x_0(t+1) &= \phantom{x_0(t) + x_1(t)+{}} y(t) \\ x_1(t+1) &= x_0(t) \\ y(t+1) &= \phantom{x_0(t)+{}} x_1(t) + y(t), \end{aligned}$$

který opět můžeme přepsat do vektorového tvaru

$$\begin{pmatrix} x_0 \\ x_1 \\ y \end{pmatrix}(t+1) = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 1 \\ 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_0 \\ x_1 \\ y \end{pmatrix}(t). \tag{4}$$

Při počátečních podmínkách $x_0(0) = 0$, $x_1(0) = 0$, $y(0) = 1$ a označení celkového počtu párů jako $z(t) = x_0(t) + x_1(t) + y(t)$, dostaneme počty králíků, jak je uvedeno v tabulce 2. Výsledný počet párů králíků za rok je při této interpretaci téměř třikrát menší, než původní

[2] To nemusí znamenat, že by si Fibonacci představoval rození na začátku měsíce a sčítání na jeho konci. Pravděpodobnější je, že si neuměl představit nulový věk a proto jeho novorozenci měli hned věk 1 a v následujícím měsíci tak byli dvouměsíční a tedy již plodní.

měsíc t	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
počet novorozených párů $x_0(t)$	0	1	1	1	2	3	4	6	9	13	19	28	41
počet neplodných párů $x_1(t)$	0	0	1	1	1	2	3	4	6	9	13	19	28
počet plodných párů $y(t)$	1	1	1	2	3	4	6	9	13	19	28	41	60
celkový počet párů $z(t)$	1	2	3	4	6	9	13	19	28	41	60	88	129

Tabulka 2: Řešení Fibonacciovy úlohy o králících za předpokladu, že k rození dochází kdykoliv v průběhu měsíce a králíky sčítáme v pevně určený den měsíce, tj. používáme model (4).

Fibonacciův výsledek.

Prvním obecným poučením tedy může být to, že sestavení modelu růstu populace je potřebné věnovat pozornost, přesně formulovat a zdůvodnit předpoklady, za kterých je model sestaven. Různé modely téhož procesu mohou totiž dávat různé výsledky.

Druhým závěrem je pozorování, že vývoj populace králíků můžeme popsat matematickým modelem (3) nebo (4), které jsou zvláštními případy obecného modelu ve tvaru

$$\boldsymbol{n}(t+1) = \mathsf{A}\boldsymbol{n}(t); \tag{5}$$

přitom složky vektoru $\boldsymbol{n}(t)$ vyjadřují časově závislé velikosti jednotlivých tříd, do kterých je populace strukturována (rozdělena) a A je nějaká matice.

Fibonacciův model je krásný matematicky, není ovšem příliš realistický biologicky. Králíci neumírají, dospívají v přesně určených časech, plodí přesně určený počet potomků v pravidelných intervalech. Fibonacci samozřejmě nepředstíral, že popisuje vývoj populace králíků, vytvořil jakousi umělou skutečnost — jeho králíci žijí a množí se na „místě ohraženém zdí". Myšlenka modelovat pomocí rovnice (5) vývoj populace rozdělené na několik disjunktních tříd, přičemž čas plyne v diskrétních krocích, je však velmi plodná.

Pokusíme se modelovat vývoj populace za realističtějších předpokladů. Ponecháme původní představu času plynoucího v diskrétních krocích (nejedná se tedy o čas fyzikální) a zvolíme nějakou časovou jednotku (ve Fibonacciově úloze jí byl jeden měsíc). Populaci si budeme představovat jako tvořenou velkým počtem jedinců (v případě organismů rozmnožujících se pohlavně budeme za „jedince" považovat páry nebo samice). Každý z jedinců může být jednoho z typů — *juvenilní* (nedospělý, neplodný) nebo *plodný* (dospělý, dospělec, jedinec schopný rozmnožování). Jinak jsou jedinci nerozlišitelní.

Populaci budeme uvažovat jako uzavřenou, tj. takovou, že z ní žádní jedinci neemigrují, ani do ní žádní neimigrují; v tomto užžším smyslu tedy interpretujeme Fibonacciův požadevek, že populace se vyvíjí „na místě ohraženém zdí". V takové populaci probíhají tři procesy — rozmnožování (rození nebo produkce potomků, tj. vznik nových jedinců), dospívání (maturace, přeměna juvenilního jedince na plodného) a umírání (nebo z jiného pohledu přežívání). Narození jedince, jeho přeměnu na plodného a jeho úmrtí považujeme za náhodné jevy. O umírání (přežívání) a dospívání budeme předpokládat, že se jedná o jevy stochasticky nezávislé. Označme

σ_1 ... pravděpodobnost, že juvenilní jedinec přežije jedno období,
σ_2 ... pravděpodobnost, že plodný jedinec přežije jedno období,
γ ... pravděpodobnost, že juvenilní jedinec během období dospěje,
φ ... střední počet potomků plodného jedince za jedno období.

O pravděpodobnostech přežití σ_1 a σ_2, pravděpodobnosti maturace γ a fertilitě φ budeme předpokládat

$$0 < \sigma_1 < 1, \quad 0 \le \sigma_2 < 1, \quad 0 < \gamma \le 1, \quad 0 < \varphi; \tag{6}$$

v reálně existující populaci totiž musí být možné, že se juvenilní jedinec dožije plodnosti ($\sigma_1 > 0$, $\gamma > 0$) a že se nějací noví jedinci rodí ($\varphi > 0$), přežití nikdy není jisté ($\sigma_1 < 1$, $\sigma_2 < 1$). Nevylučujeme možnost $\sigma_2 = 0$, tj. že jedinci po „produkci potomků“ (porodu, nakladení vajíček a podobně) hynou; taková populace se nazývá *semelparní.* Nevylučujeme však ani možnost $\sigma_2 > 0$, tj. že dospělí jedinci plodí po delší úsek života; taková populace se nazývá *iteroparní.* Jedinci mohou dospívat bezprostředně po narození, tj. v čase kratším, než je zvolené období. V období po narození tedy takový jedinec, pokud nezemře, jistě dospěje, $\gamma = 1$. Jedinci z populace mohou dospívat i s jistým zpožděním, $\gamma < 1$. Zhruba řečeno, při délce časového kroku jeden rok jsou jednoleté organismy semelparní s bezprostředním dospíváním, drobní ptáci a savci jsou iteroparní s bezprostředním dospíváním, lososi nebo cikády jsou semelparní se zpožděným dospíváním, velcí ptáci a savci (včetně člověka) jsou iteroparní se zpožděným dospíváním. Snažíme se tedy modelovat dosti obecnou populaci.

Označme dále $n_1(t)$, resp. $n_2(t)$, velikost (počet jedinců, populační hustotu, celkovou biomasu a podobně) části populace tvořené juvenilními, resp. plodnými, jedinci v t-tém časovém kroku. Juvenilní část populace je tvořena jedinci, kteří se za poslední období narodili, a jedinci, kteří již tuto třídu populace tvořili, přežili období a nedospěli v něm. Očekávaná velikost juvenilní části populace v následujícím období tedy bude

$$n_1(t+1) = \sigma_1(1-\gamma)n_1(t) + \varphi n_2(t). \tag{7}$$

Plodná část populace bude tvořena jedinci, kteří byli juvenilní, nezemřeli a dospěli, a jedinci, kteří již dospělí byli a přežili. Očekávaná velikost plodné části populace v následujícím období tedy bude

$$n_2(t+1) = \sigma_1\gamma n_1(t) + \sigma_2 n_2(t). \tag{8}$$

Tyto rovnice opět můžeme přepsat ve vektorovém (maticovém) tvaru

$$\boldsymbol{n}(t+1) = \begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \end{pmatrix}(t+1) = \begin{pmatrix} \sigma_1(1-\gamma) & \varphi \\ \sigma_1\gamma & \sigma_2 \end{pmatrix}\begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \end{pmatrix}(t) = \mathsf{A}\boldsymbol{n}(t), \tag{9}$$

kde jsme označili

$$\mathsf{A} = \begin{pmatrix} \sigma_1(1-\gamma) & \varphi \\ \sigma_1\gamma & \sigma_2 \end{pmatrix}.$$

Poznamenejme ještě, že kdybychom připustili $\sigma_1 = \sigma_2 = 1$ a položili $\gamma = \varphi = 1$ (jedinci jistě přežívají, tj. neumírají, jistě během období dospějí a dospělí vždy vyprodukují právě jednoho potomka), dostaneme původní Fibonacciův model (3).

Leslieho model růstu populace

Patrick Holt Leslie (1900–1972) absolvoval bakalářské studium fyziologie na Christ Church College oxfordské university. Zdravotní problémy mu však neumožnily dokončit studium medicíny. Několik let pracoval v bakteriologické laboratoři na katedře patologie, pak ale svůj zájem obrátil k matematické statistice a přijal místo v nově založeném Odboru populací živočichů (Bureau of Animal Population). Za druhé světové války se toto centrum zabývalo metodami regulace hlodavců v zásobárnách obilí. Roku 1945 publikoval Leslie v časopisu *Biometrika* svůj nejslavnější článek *On the use of matrices in certain population mathematics.* V něm sestavil a analyzoval model růstu počtu samic v populaci potkanů (*Rattus norvegicus*); jeho model ovšem může být stejně dobře použit pro lidskou populaci.

Za jedinou charakteristiku samice budeme považovat její věk. Ten je při narození nulový a postupně narůstá s plynutím času. Fyzikální čas považujeme za kontinuum, lze ho vyjádřit reálným číslem. Věk ovšem obvykle vyjadřujeme číslem přirozeným; u lidí v novorozeneckém věku počtem dní, poté počtem týdnů, ještě později počtem měsíců, a nakonec počtem let od narození. U praxe vyjadřovat věk přirozeným číslem zůstaneme i při sestavování modelu růstu populace.

Nejprve je tedy potřeba stanovit časovou jednotku. Může to být den, týden, měsíc, rok, pět let nebo desetiletí; záleží na tom, jak přesně (jemně) chceme věkovou strukturu populace popisovat. Spojitou veličinu *věk* rozdělíme na diskrétní *věkové třídy* — v první třídě budou samice ve věku od narození do jedné (časové jednotky), ve druhé samice od věku jedna do věku dvě, atd. Aby bylo přiřazení samic do věkové třídy jednoznačné, dohodneme se, že obecně v i-té věkové třídě jsou zařazeny samice, jejichž věk je aspoň $i-1$ a méně než i, tj. samice, jejichž věk je z intervalu $[i-1, i)$.[3]

Označme nyní $n_i(t)$ množství samic v i-té věkové třídě v čase t (v časovém okamžiku t). Čas vyjadřujeme ve stejných jednotkách jako věk a uvažujeme ho pouze s celočíselnými hodnotami, $t = 0, 1, 2, \ldots$. „Množství samic“ může být vyjádřeno počtem jedinců nebo nějakou jinou jednotkou, např. počtem desetitisíců jedinců, počtem jedinců vztaženým na jednotku plochy a podobně.

Ze všech procesů, které probíhají v populaci se omezíme na dva nejdůležitější z hlediska jejího růstu — rození a umírání. Budeme předpokládat, že z hlediska těchto procesů se samice v jedné věkové třídě neliší jedna od druhé.

Označme P_i pravděpodobnost jevu, že samice, která v čase t patřila do i-té věkové třídy, přežije interval jednotkové délky, tedy bude žít i v čase $t+1$; veličinu P_i stručně nazýváme pravděpodobnost přežití. V dostatečně velké populaci bude tato pravděpodobnost rovna relativní četnosti samic z i-té věkové třídy, které přežily jedno období, tedy

$$P_i = \frac{n_{i+1}(t+1)}{n_i(t)}.$$

Pokud bychom proces umírání považovali za deterministický, lze parametr P_i interpretovat jako podíl samic, které během časového intervaly $(t, t+1]$ nezemřely, mezi všemi samicemi, které v čase t patřily do i-té věkové třídy. Hodnoty P_i se nazývají *projekční koeficienty* — promítají totiž aktuální množství samic na jejich množství v následujícím časovém období. Budeme předpokládat, že parametr P_i nezávisí na čase, že přežití jednoho období závisí pouze na věku, nikoliv na nějakých vnějších vlivech.

Dále budeme předpokládat, že existuje nějaký maximální možný věk, kterého se lze dožít, ale který není možné překročit. Tedy že existuje přirozené číslo k takové, že $P_i > 0$ pro každé $i = 1, 2, 3, \ldots, k-1$ a $P_k = 0$. To znamená, že uvažujeme právě k věkových tříd. Z předchozí rovnosti nyní vyjádříme

$$n_{i+1}(t+1) = P_i n_i(t), \qquad i = 1, 2, 3, \ldots, k-1. \tag{10}$$

Poněvadž samice z i-té věkové třídy může (ale nemusí) uhynout během časového intervalu

[3]Uvedené rozdělení do věkových tříd samozřejmě není jediné možné. Stejně dobře by v první věkové třídě mohly být samice věku z intervalu $[0, 1]$, ve druhé samice věku z intervalu $(1, 2]$; obecně v i-té věkové třídě by byly samice věku z intervalu $(i-1, i]$, $i = 2, 3, \ldots$. Jiná možnost třídění podle věku by mohla být $[0, \frac{1}{2}]$, $(\frac{1}{2}, \frac{3}{2}]$, $(\frac{3}{2}, \frac{5}{2}]$, atd. Věkové třídy uvažované v t textu mají jistou „estetickou přednost“ — intervaly věku v každé třídě jsou stejného typu, jsou polouzavřené zleva.

jednotkové délky, platí $n_{i+1}(t+1) \le n_i(t)$. Projekční koeficienty P_i tedy splňují podmínky

$$0 < P_i \le 1, \qquad i = 1, 2, 3, \dots, k-1. \tag{11}$$

O procesu rození budeme předpokládat, že počet dcer, které se narodí samicím z i-té věkové třídy během jednotkového časového intervalu je úměrný počtu těchto samic. Formálněji: počet novorozených samiček, tj. samic z první věkové třídy, které se narodí v časovém intervalu $(t.t+1]$ a jejichž matky patřily v čase t do i-té věkové třídy je roven $F_i n_i(t)$, kde F_i je nějaká nezáporná konstanta. Hodnotu F_i lze považovat za očekávaný počet živých dcer jedné typické samice z i-té věkové třídy za jednotkový časový interval; někdy se nazývá *míra reprodukce ve věku i*. Celkový počet novorozených samic v čase $t+1$ tedy bude

$$n_1(t+1) = F_1 n_1(t) + F_2 n_2(t) + \cdots + F_k n_k(t) = \sum_{i=1}^{k} F_i n_i(t). \tag{12}$$

V přirozené populaci nebudou mít potomky samice velmi mladé (nedospělé) a samice po menopauze[4]. Existují tedy jisté hodnoty $m, M \in \{1, 2, \dots, k\}$ takové, že $m \le M$ a

$$\begin{gathered} 0 = F_1 = F_2 = \cdots = F_{m-1} = F_{M+1} = F_{M+2} = \cdots = F_k, \\ F_m > 0, F_{m+1} > 0, F_{m+2} > 0, \dots, F_{M-1} > 0, F_M > 0; \end{gathered} \tag{13}$$

m označuje věk dosažení pohlavní dospělosti, M věk menopauzy; jsou-li samice plodné celý život, je $M = k$.

Model vývoje populace je tedy dán rovnostmi (10), (12), tj.

$$\begin{aligned} n_1(t+1) &= F_1 n_1(t) + F_2 n_2(t) + F_3 n_3(t) + \cdots + F_{k-1} n_{k-1}(t) + F_k n_k(t) \\ n_2(t+1) &= P_1 n_1(t) \\ n_3(t+1) &= \qquad\quad P_2 n_2(t) \\ &\ \vdots \\ n_k(t+1) &= \qquad\qquad\qquad\qquad\qquad P_{k-1} n_{k-1}(t). \end{aligned} \tag{14}$$

Při označení

$$\mathsf{A} = \begin{pmatrix} F_1 & F_2 & F_3 & \dots & F_{k-1} & F_k \\ P_1 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \dots & P_{k-1} & 0 \end{pmatrix}, \qquad \boldsymbol{n}(t) = \begin{pmatrix} n_1(t) \\ n_2(t) \\ n_3(t) \\ \vdots \\ n_{k-1}(t) \\ n_k(t) \end{pmatrix}$$

lze rovnosti (14) zapsat v maticovém tvaru

$$\boldsymbol{n}(t+1) = \mathsf{A}\boldsymbol{n}(t),$$

tedy ve tvaru stejném, jako model Fibonacciových králíků (5). Matice A uvedeného tvaru se nazývá *Leslieho matice*.

Na závěr ještě shrneme předpoklady, za kterých byl model vývoje populace (14) sestaven:

[4]Poznamenejme, že menopauza je známa pouze u lidí, kosatek a primátů chovaných v zajetí

- je adekvátní klasifikovat jedince podle věku,
- informace o věku jedinců uvnitř věkové třídy je irelevantní,
- plodnosti a úmrtnosti závisí pouze na věku.

Ještě poznamenejme, že stejným způsobem lze modelovat nejen populaci savců, ale i populace jiných obratlovců, u nichž plodnost a přežívání závisí především na věku. Vždy je důležité zvolit časové měřítko (u velkých savců roky až desetiletí, u drobných savců měsíce až roky) a vhodnou jednotku velikosti populace (může to být počet jedinců, populační hustota, celková biomasa a podobně).

Příklad

Uvažujme jednoduchý Leslieho model populace strukturované do tří věkových tříd, kde jsou plodní jedinci druhé a třetí věkové třídy. Jedná se tedy o model (14) s $k = M = 3$, $m = 2$. Položme konkrétně $F_2 = 1$, $F_3 = 5$, $P_1 = 0{,}3$, $P_2 = 0{,}5$. Budeme předpokládat, že na počátku se populace skládala pouze z jednotkového množství jedinců třetí věkové třídy. Jedná se tedy o model

$$\begin{pmatrix} n_1(t+1) \\ n_2(t+1) \\ n_3(t+1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 5 \\ 0{,}3 & 0 & 0 \\ 0 & 0{,}5 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_1(t) \\ n_2(t) \\ n_3(t) \end{pmatrix}, \qquad \begin{pmatrix} n_1(0) \\ n_2(0) \\ n_3(0) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \end{pmatrix}. \tag{15}$$

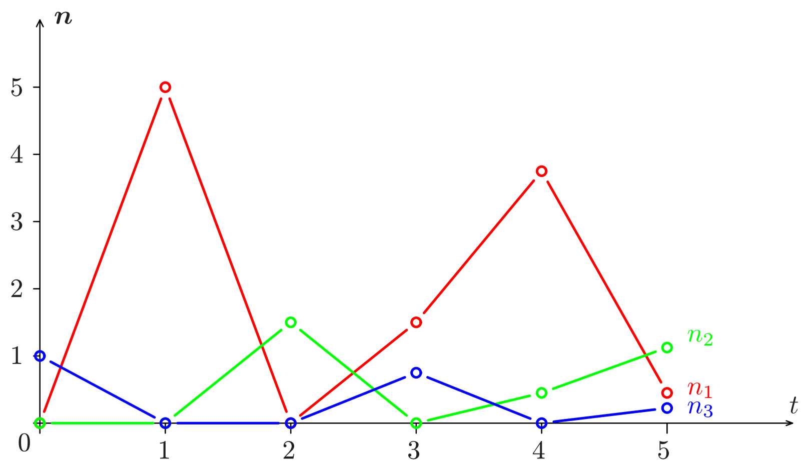
Snadno spočítáme, že

$$\begin{pmatrix} n_1(1) \\ n_2(1) \\ n_3(1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 5 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}, \quad \begin{pmatrix} n_1(2) \\ n_2(2) \\ n_3(2) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0{,}0 \\ 1{,}5 \\ 0{,}0 \end{pmatrix}, \quad \begin{pmatrix} n_1(3) \\ n_2(3) \\ n_3(3) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1{,}50 \\ 0{,}00 \\ 0{,}75 \end{pmatrix},$$

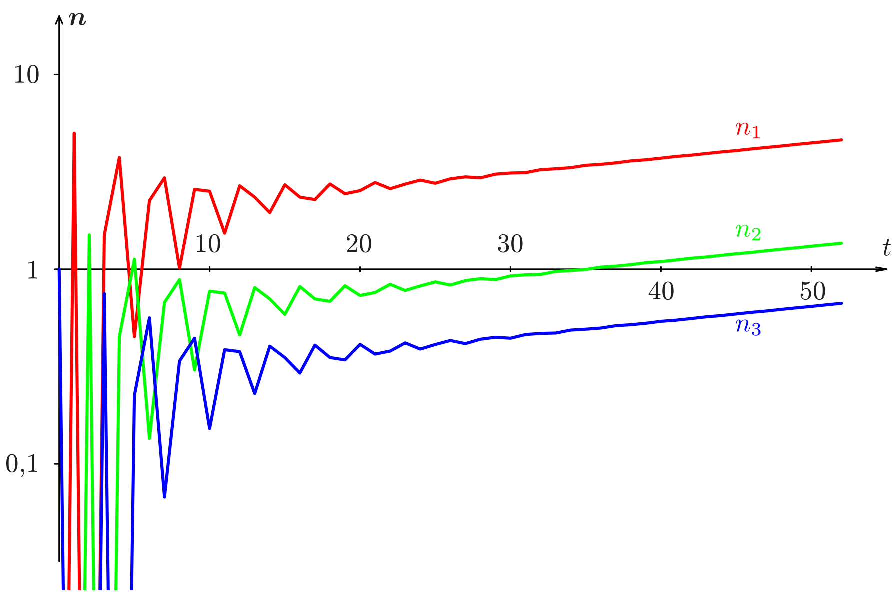
$$\begin{pmatrix} n_1(4) \\ n_2(4) \\ n_3(4) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 3{,}75 \\ 0{,}40 \\ 0{,}00 \end{pmatrix}, \quad \begin{pmatrix} n_1(5) \\ n_2(5) \\ n_3(5) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0{,}450 \\ 1{,}125 \\ 0{,}225 \end{pmatrix}$$

a tak můžeme pokračovat dále. Tento výsledek nám ovšem neposkytuje žádnou souhrnnou informaci, která by umožnila nějaký vhled do vývoje populace. A to ani v případě, že ho zobrazíme graficky, viz obr. 1.

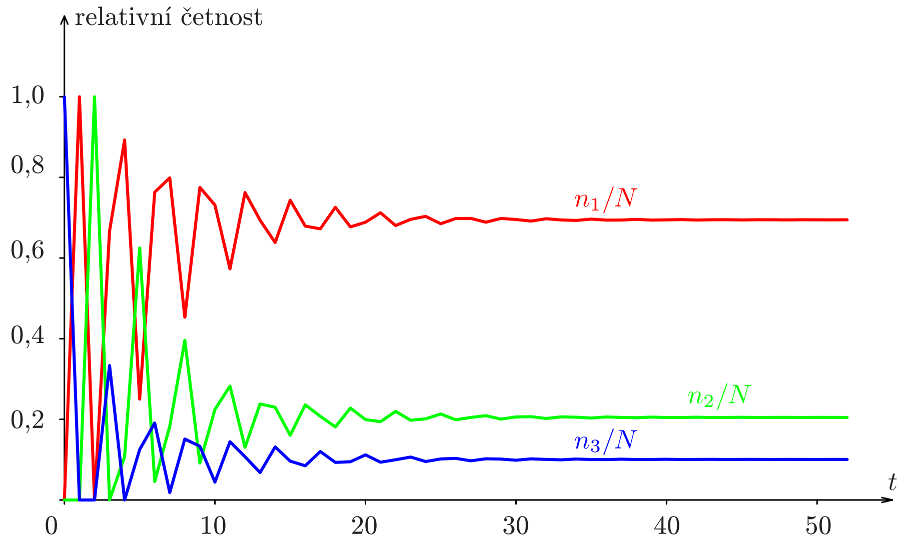
Vypočítáme proto vývoj populace podle modelu (15) na delším časovém úseku. Výsledek je prezentován graficky na obr. 2, na svislé ose (velikosti složek populace) je logaritmická stupnice. Vidíme, že kolísání velikostí jednotlivých věkových tříd se po jisté době (asi po 30 časových jednotkách) ustálí a velikost populace roste exponenciálně, velikosti jednotlivých věkových tříd rostou stejně rychle. To znamená, že po jisté době vývoje se věková struktura populace stabilizuje, relativní zastoupení jednotlivých věkových tříd zůstává konstantní. Tuto úvahu potvrzuje i grafické znázornění vývoje relativních velikostí jednotlivých věkových tříd na obr. 3. Ještě poznamenejme, že velikost populace modelovaná rovnostmi (15) s časem roste. Zastoupení jednotlivých věkových tříd ve věkově stabilizované populaci (tj. v populaci po dostatečně dlouhém vývoji) je takové, že relativní abundance třídy s nejmladšími jedinci je největší, relativní abundance třídy s nejstaršími jedinci je největší.



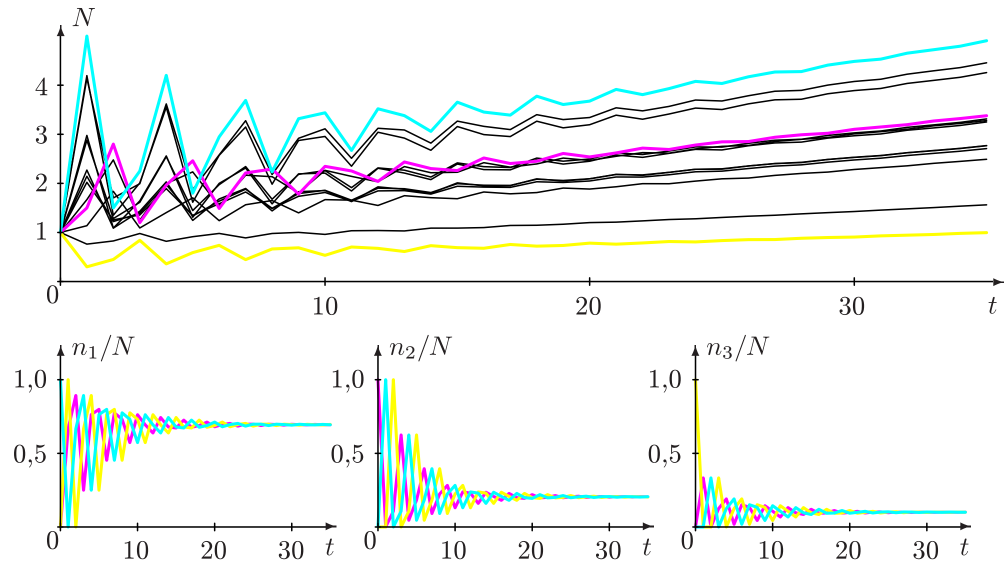
Obrázek 1: Vývoj populace podle modelu (15).



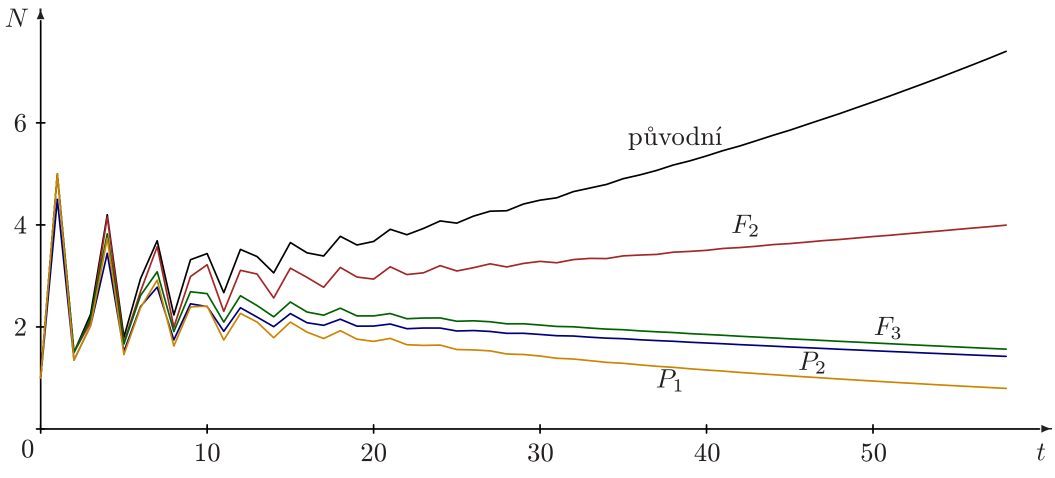
Obrázek 2: Vývoj populace podle modelu (15). Na svislé ose je logaritmická stupnice.



Obrázek 3: Vývoj věkové struktury populace podle modelu (15), $N = n_1 + n_2 + n_3$



Obrázek 4: Vliv počátečních podmínek na vývoj populace. Populace je modelována první rovnicí (15) s některou ze čtyř počátečních podmínek (16). Průběh řešení s první počáteční podmínkou je znázorněn tyrkysově, s druhou fialově a se třetí žlutě. Čtvrtá z počátečních podmínek byla volena náhodně a bylo provedeno 10 simulací, výsledky jsou na horním obrázku zobrazeny černě.



Obrázek 5: Vývoj celkové velikosti populace ($N = n_1 + n_2 + n_3$) podle modelu (15), ve kterém je právě jeden z parametrů zmenšen o 10%.

Vliv počátečních podmínek

V modelu (15) budeme měnit počáteční podmínky. Postupně budeme předpokládat, že na počátku se populace skládala z jednotkového množství jedinců právě jedné ze tří věkových tříd, nebo že v populaci jednotkové velikosti mohly být zastoupeny všechna věkové třídy. Uvažujme tedy první rovnost z modelu (15) spolu s některou z počátečních podmínek

$$\begin{pmatrix} n_1(0) \\ n_2(0) \\ n_3(0) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}, \quad \begin{pmatrix} n_1(0) \\ n_2(0) \\ n_3(0) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \\ 0 \end{pmatrix}, \quad \begin{pmatrix} n_1(0) \\ n_2(0) \\ n_3(0) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \end{pmatrix}, \quad \begin{pmatrix} n_1(0) \\ n_2(0) \\ n_3(0) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \xi_1 \\ \xi_2 \\ \xi_3 \end{pmatrix}, \qquad (16)$$

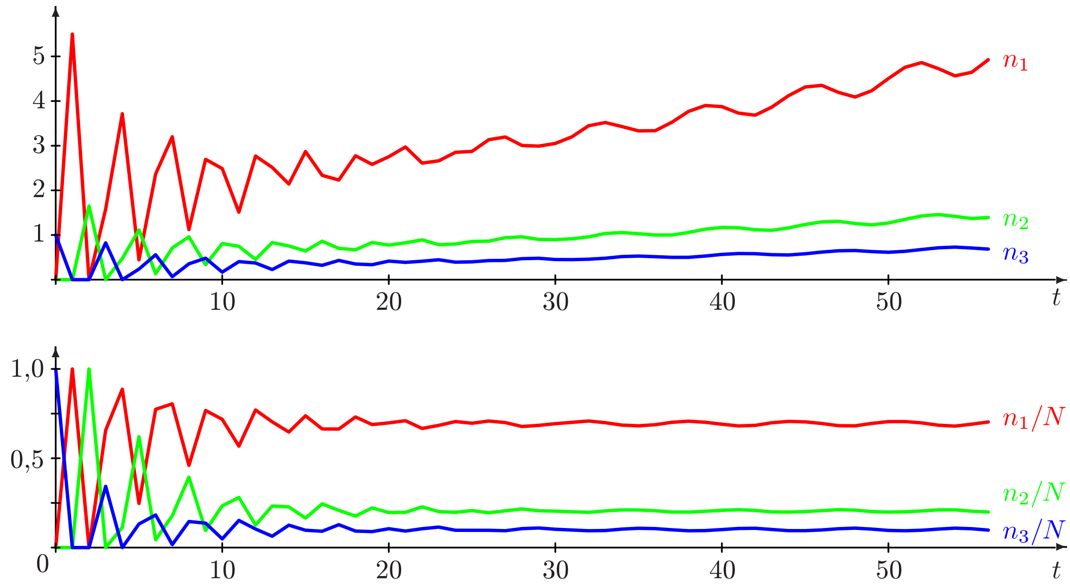
kde $\xi_1 \geq 0$, $\xi_2 \geq 0$, $\xi_3 \geq 0$, $\xi_1 + \xi_2 + \xi_3 = 0$.

První tři z počátečních podmínek (16) představují jakési extrémní hodnoty, ve čtvrté z nich můžeme zvolit hodnoty ξ_1, ξ_2, ξ_3 náhodně a výpočet několikrát zopakovat. Výsledky jsou graficky znázorněny na obr. 4. Vidíme, že ve všech případech po asi 25 časových jednotkách velikost populace roste exponenciálně a že relativní velikosti jednotlivých věkových tříd se ustálí na stejných hodnotách. Počáteční struktura populace tedy neovlivňuje ani rychlost růstu populace, ani její stabilizovanou strukturu. Ovlivňuje pouze celkovou velikost populace v daném čase.

Vliv změny parametrů

V modelu (15) postupně zmenšíme každý z parametrů o 10%. Vývoj celkové velikosti populace v takových případech vidíme na obr. 5. Zmenšení plodnosti ve druhé věkové třídě zpomalí růst populace, ale celková velikost populace stále roste exponenciálně. Zmenšení plodnosti nejstarších jedinců nebo zmenšení některé z pravděpodobností přežití však způsobí, že populace bude vymírat; vymírání je nejrychlejší v případě zvětšení úmrtnosti (omezení přežití) nejmladší věkové třídy.

Z těchto výsledků vidíme, že rychlost růstu populace je nejcitlivější na změny novorozenecké úmrtnosti, nejméně je citlivá na změny plodnosti střední věkové třídy.



Obrázek 6: Vývoj populace podle modelu (17). Nahoře velikosti jednotlivých věkových tříd, dole relativní zastoupení jednotlivých věkových tříd v populaci.

Vliv kolísání velikosti parametrů

Z předchozího výpočtu víme, že zmenšení plodnosti třetí věkové třídy vede k vymření populace, zmenšení plodnosti druhé věkové třídy vede ke zpomalení růstu populace. Podívejme se nyní, jak se bude vyvíjet velikost populace, pokud se plodnosti mění v průběhu času. Uvažujme tedy model

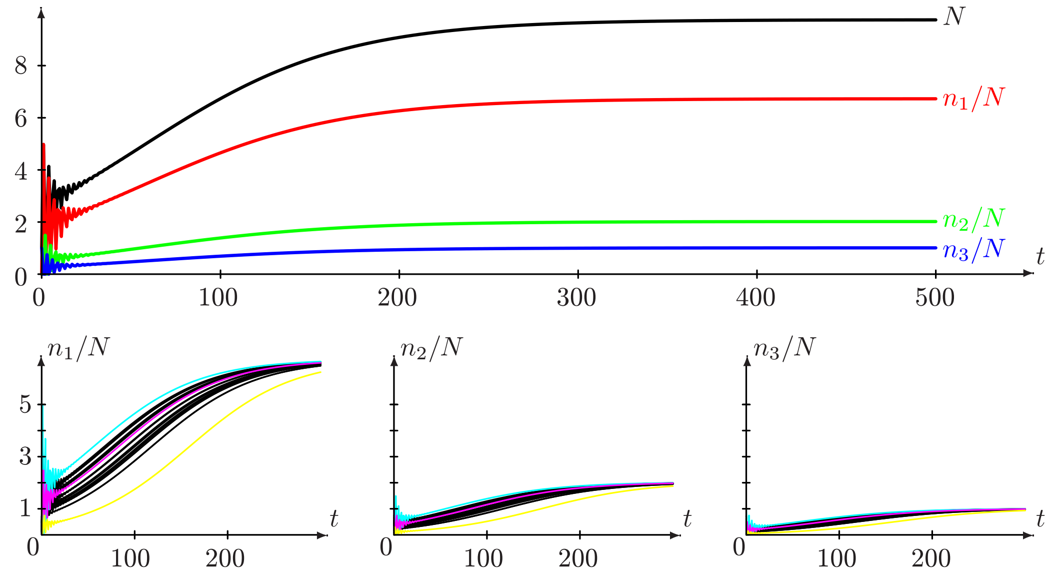
$$\begin{pmatrix} n_1(t+1) \\ n_2(t+1) \\ n_3(t+1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & h(t) & 5h(t) \\ 0{,}3 & 0 & 0 \\ 0 & 0{,}5 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_1(t) \\ n_2(t) \\ n_3(t) \end{pmatrix}, \tag{17}$$

kde $h(t) = 1 + \frac{1}{10}\cos t$. Plodnosti tedy kolísají kolem původních hodnot v rozmezí $\pm 10\%$. Vývoj populace budeme opět vyšetřovat pro různé počáteční hodnoty (16). Výsledný růst populace je znázorněn na obr. 6. Nyní vidíme, že struktura populace se neustálí na nějakých hodnotách relativního zastoupení jednotlivých věkových tříd, ale kolem těchto hodnot kolísají.

Populace s parametry závislými na její velikosti

Zdroje všech přirozených populací jsou omezené, a proto žádná nemůže růst neomezeně, dříve či později narazí na horní mez svého růstu. Budeme pro jednoduchost předpokládat, že velká populace spotřebovává více zdrojů a že jejich následný nedostatek způsobí zmenšení plodností jednotlivých věkových tříd. Označme tedy $N = n_1 + n_2 + n_3$ a uvažujme model

$$\begin{pmatrix} n_1(t+1) \\ n_2(t+1) \\ n_3(t+1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & g(N) & 5g(N) \\ 0{,}3 & 0 & 0 \\ 0 & 0{,}5 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_1(t) \\ n_2(t) \\ n_3(t) \end{pmatrix}, \qquad \begin{pmatrix} n_1(0) \\ n_2(0) \\ n_3(0) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \end{pmatrix}. \tag{18}$$



Obrázek 7: Nahoře: Vývoj populace s interní variabilitou podle modelu (18) s $g(N) = \mathrm{e}^{-0{,}005N}$. Dole: Vývoj velikosti jednotlivých věkových tříd populace podle první rovnosti modelu (18) s různými počátečními podmínkami (16), ty jsou v grafech rozlišeny barvami: označuje první, druhou, třetí a čtvrtou podmínku, se kterou bylo provedeno 20 simulací.

Přitom funkce g je nezáporná, klesající a taková, že $g(0) = 1$; pokud by tedy nedocházelo k uvažované vnitrodruhové konkurenci, populace by se vyvíjela podle modelu (15).

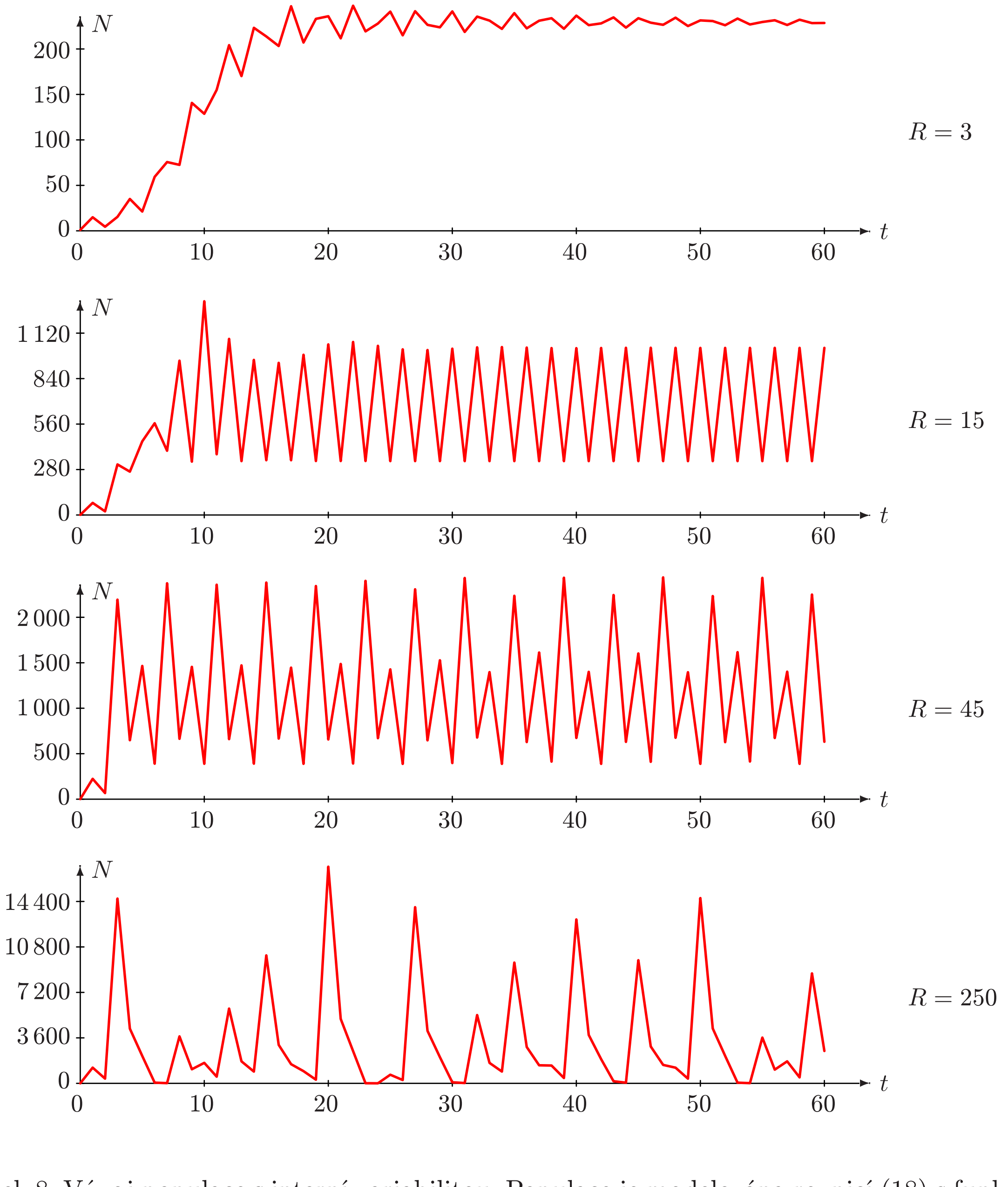
Zvolme pro určitost $g(N) = \mathrm{e}^{-bN}$, kde $b > 0$. Vývoj celkové velikosti populace i jejích jednotlivých složek při použití modelu (18) s touto funkcí g a s parametrem $b = 0{,}005$ je znázorněn na obr. 7 nahoře. Vidíme, že (absolutní) velikosti jednotlivých věkových tříd se ustálí na jistých hodnotách a také celková velikost populace naroste do jisté limitní hodnoty. Tato mezní velikost populace představuje kapacitu (úživnost) prostředí pro modelovanou populaci.

Na obr. 7 dole jsou zobrazeny průběhy velikostí jednotlivých složek takto modelované populace pro různé počáteční podmínky (16). Tento výsledek naznačuje, že limitní velikosti jednotlivých věkových tříd populace nezávisí na počátečních podmínkách. Ty ovlivňují pouze rychlost konvergence.

Uvažujme ještě populaci, v níž plodnost jedinců druhé věkové třídy může být větší než jednotková. Vývoj populace budeme tedy modelovat rovnostmi (18), funkce g však bude dána rovností

$$g(N) = R\mathrm{e}^{-bN},$$

kde $R \geq 1$. Vývoj celkové velikosti populace pro různé hodnoty parametru R vidíme na obr. 8. Pro $R = 3$ se velikost populace ustálí na hodnotě kapacity prostředí a velikost populace konverguje k této limitní hodnotě s tlumenými oscilacemi. Pro $R = 15$ a pro $R = 45$ populace po jisté době vývoje začne kolem mezní hodnoty pravidelně oscilovat (velikost populace je od jistého času periodická, v případě $R = 15$ je perioda rovna 2, v případě $R = 45$ je rovna 4), pro $R = 250$ začne kolísat a v tomto kolísání již není žádná pravidelnost vidět.



Obrázek 8: Vývoj populace s interní variabilitou. Populace je modelována rovnicí (18) s funkcí $g(N) = R\mathrm{e}^{-0{,}005}$ a různými hodnotami parametru R.

Vektory, matice a operace s nimi

Vektory budeme chápat jako sloupcové. Budeme je označovat tučnými malými písmeny, jejich složky budeme převážně značit stejným písmenem jako je označen vektor, doplněným dolním indexem, nebo znakem vektoru v kulaté závorce s dolním indexem. Tedy

$$\boldsymbol{v} = \begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \\ \vdots \\ v_k \end{pmatrix}, \qquad (\boldsymbol{v})_i = v_i.$$

Symbolem $\mathbf{1}$ označíme vektor, jehož všechny složky jsou rovny jedné, symbolem $\boldsymbol{o}$ vektor, jehož všechny složky jsou rovny 0,

$$\mathbf{1} = \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}, \qquad \boldsymbol{o} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix}.$$

Matice budeme převážně označovat velkými bezpatkovými písmeny, jejich složky stejným písmenem malým s dvojicí indexů, případně znakem matice v kulatých závorkách s dvojicí indexů; první index je řádkový, druhý sloupcový. Matice typu $m \times n$ je

$$\mathsf{A} = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \dots & a_{2n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{m1} & a_{m2} & \dots & a_{mn} \end{pmatrix}, \qquad (\mathsf{A})_{ij} = a_{ij}.$$

Vektor s k složkami (k-rozměrný vektor) je tedy matice typu $k \times 1$. Symboly O a I označíme nulovou a jednotkovou matici,

$$\mathsf{O} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & 0 \end{pmatrix}, \qquad \mathsf{I} = \begin{pmatrix} 1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 1 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & 1 \end{pmatrix}, \qquad (\mathsf{O})_{ij} = 0, \quad (\mathsf{I})_{ij} = \delta_{ij} = \begin{cases} 1, & i = j, \\ 0, & i \neq j; \end{cases}$$

přitom δ_{ij} je Kroneckerův symbol. Bude-li potřebné zdůraznit, že nulová nebo jednotková matice je současně čtvercovou maticí dimense n, budeme psát O_n nebo I_n.

Součet matic A, B stejného typu je definován po složkách, tj.

$$\begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \dots & a_{2n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{m1} & a_{m2} & \dots & a_{mn} \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} b_{11} & b_{12} & \dots & b_{1n} \\ b_{21} & b_{22} & \dots & b_{2n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ b_{m1} & b_{m2} & \dots & b_{mn} \end{pmatrix} =$$

$$= \begin{pmatrix} a_{11}+b_{11} & a_{12}+b_{12} & \dots & a_{1n}+b_{1n} \\ a_{21}+b_{21} & a_{22}+b_{22} & \dots & a_{2n}+b_{2n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{m1}+b_{m1} & a_{m2}+b_{m2} & \dots & a_{mn}+b_{mn} \end{pmatrix},$$

$(\mathsf{A}+\mathsf{B})_{ij} = a_{ij} + b_{ij}$.

Násobek matice skalárem γ je matice $\gamma\mathsf{A}$ stejného typu,

$$\gamma \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \dots & a_{2n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{m1} & a_{m2} & \dots & a_{mn} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \gamma a_{11} & \gamma a_{12} & \dots & \gamma a_{1n} \\ \gamma a_{21} & \gamma a_{22} & \dots & \gamma a_{2n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \gamma a_{m1} & \gamma a_{m2} & \dots & \gamma a_{mn} \end{pmatrix}, \qquad (\gamma\mathsf{A})_{ij} = \gamma a_{ij}.$$

Pro *lineární kombinaci matic* A, B stejného typu platí $(\alpha\mathsf{A}+\beta\mathsf{B})_{ij} = \alpha a_{ij} + \beta b_{ij}$. Také platí $\big((\alpha+\beta)\mathsf{A}\big)_{ij} = (\alpha+\beta)a_{ij}$.

Násobení matic: Násobením matice A typu $m \times n$ maticí B typu $n \times p$ (zprava) dostaneme matici $\mathsf{C} = \mathsf{AB}$ typu $m \times p$, pro jejíž složky platí

$$c_{ij} = \sum_{\iota=1}^{n} a_{i\iota} b_{\iota j}.$$

Pro násobení matice A typu $m \times n$ vektorem $\boldsymbol{v}$ o n složkách platí

$$(\mathsf{A}\boldsymbol{v})_i = \sum_{j=1}^{n} a_{ij} v_j.$$

Transpozice matice: Matice transponovaná k matici A typu $m \times n$ je matice A^T typu $n \times m$, pro niž platí

$$\left(\mathsf{A}^\mathsf{T}\right)_{ij} = a_{ji}.$$

Pro násobení matic platí $(\mathsf{AB})^\mathsf{T} = \mathsf{B}^\mathsf{T}\mathsf{A}^\mathsf{T}$.

Skalární součin vektorů $\boldsymbol{v}$, $\boldsymbol{w}$ o k složkách je definován jako maticový součin

$$\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\boldsymbol{w} = \sum_{i=1}^{k} v_i w_i.$$

Hadamardův součin matic A, B stejného typu je „součin po složkách“, tj.

$$\begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \dots & a_{2n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{m1} & a_{m2} & \dots & a_{mn} \end{pmatrix} \circ \begin{pmatrix} b_{11} & b_{12} & \dots & b_{1n} \\ b_{21} & b_{22} & \dots & b_{2n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ b_{m1} & b_{m2} & \dots & b_{mn} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_{11}b_{11} & a_{12}b_{12} & \dots & a_{1n}b_{1n} \\ a_{21}b_{21} & a_{22}b_{22} & \dots & a_{2n}b_{2n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{m1}b_{m1} & a_{m2}b_{m2} & \dots & a_{mn}b_{mn} \end{pmatrix},$$

$$(\mathsf{A} \circ \mathsf{B})_{ij} = a_{ij} b_{ij}.$$

Čtvercovou diagonální matici, která má v diagonále složky vektoru $\boldsymbol{v}$ značíme $\operatorname{diag}\boldsymbol{v}$. Je tedy

$$\operatorname{diag} v = \begin{pmatrix} v_1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & v_2 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & v_k \end{pmatrix}.$$

Pro vektory $\boldsymbol{v}$, $\boldsymbol{w}$ stejné dimenze platí

$$\boldsymbol{v} \circ \boldsymbol{w} = \boldsymbol{v} \operatorname{diag} \boldsymbol{w} = (\operatorname{diag} \boldsymbol{v})\boldsymbol{w}.$$

Kroneckerův součin matic: Nechť matice $\mathsf{X} = (x_{ij})$ je typu $\mu \times \nu$ a matice $\mathsf{Y} = (y_{ij})$ je typu $\kappa \times \lambda$. Jejich Kroneckerův součin $\mathsf{X} \otimes \mathsf{Y}$ je matice typu $\mu\kappa \times \nu\lambda$, kterou lze blokově zapsat ve tvaru

$$\mathsf{X} \otimes \mathsf{Y} = \begin{pmatrix} x_{11}\mathsf{Y} & x_{12}\mathsf{Y} & \dots & x_{1\nu}\mathsf{Y} \\ x_{21}\mathsf{Y} & x_{22}\mathsf{Y} & \dots & x_{2\nu}\mathsf{Y} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ x_{\mu 1}\mathsf{Y} & x_{\mu 2}\mathsf{Y} & \dots & x_{\mu\nu}\mathsf{Y} \end{pmatrix}.$$

Například tedy

$$\begin{pmatrix} 2 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & -1 \\ 0 & 3 & 0 \end{pmatrix} \otimes \begin{pmatrix} 3 & 1 \\ -2 & 2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 6 & 2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ -4 & 4 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 3 & 1 & 0 & 0 & -3 & -1 \\ -2 & 2 & 0 & 0 & 2 & -2 \\ 0 & 0 & 9 & 3 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & -6 & 6 & 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

Operace vec „poskládá sloupce matice nad sebe“, přesněji: z matice A typu $m \times n$ vytvoří mn-rozměrný vektor $\operatorname{vec} \mathsf{A}$,

$$\operatorname{vec} \mathsf{A} = \operatorname{vec} \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \dots & a_{2n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{m1} & a_{m2} & \dots & a_{mn} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_{11} \\ a_{21} \\ \vdots \\ a_{m1} \\ a_{12} \\ a_{22} \\ \vdots \\ a_{m2} \\ \vdots \\ a_{1n} \\ a_{2n} \\ \vdots \\ a_{mn} \end{pmatrix}, \qquad (\operatorname{vec} \mathsf{A})_k = a_{ij}$$

kde $i = 1 - \left[\frac{k}{m}\right]$, $j = \left[\frac{k}{m}\right]$; přitom $[\xi]$ označuje celou část z reálného čísla ξ.

S využitím operací vec a $\otimes$ můžeme přepsat součin matice A typu $m \times n$ a n-rozměrného vektoru:

$$\mathsf{A}\boldsymbol{v} = \begin{pmatrix} a_{11}v_1 + a_{12}v_2 + \cdots + a_{1n}v_n \\ a_{21}v_1 + a_{22}v_2 + \cdots + a_{2n}v_n \\ \vdots \\ a_{m1}v_1 + a_{m2}v_2 + \cdots + a_{mn}v_n \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} v_1a_{11} + v_2a_{12} + \cdots + v_na_{1n} \\ v_1a_{21} + v_2a_{22} + \cdots + v_na_{2n} \\ \vdots \\ v_1a_{m1} + v_2a_{m2} + \cdots + v_na_{mn} \end{pmatrix} =$$

$$= \begin{pmatrix} v_1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & v_1 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & v_1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a_{11} \\ a_{21} \\ \vdots \\ a_{m1} \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} v_2 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & v_2 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & v_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a_{12} \\ a_{22} \\ \vdots \\ a_{m2} \end{pmatrix} + \cdots$$

$$\cdots + \begin{pmatrix} v_n & 0 & \dots & 0 \\ 0 & v_n & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & v_n \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a_{1n} \\ a_{2n} \\ \vdots \\ a_{mn} \end{pmatrix} =$$

$$= v_1\mathsf{I}_\mathsf{m} \begin{pmatrix} a_{11} \\ a_{21} \\ \vdots \\ a_{m1} \end{pmatrix} + v_2\mathsf{I}_\mathsf{m} \begin{pmatrix} a_{12} \\ a_{22} \\ \vdots \\ a_{m2} \end{pmatrix} + \cdots + v_n\mathsf{I}_\mathsf{m} \begin{pmatrix} a_{1n} \\ a_{2n} \\ \vdots \\ a_{mn} \end{pmatrix} = (\boldsymbol{v}^\mathsf{T} \otimes \mathsf{I}_\mathsf{m}) \operatorname{vec} \mathsf{A}.$$

Symbolem $|\mathsf{A}|$ označíme matici, jejíž složky jsou absolutními hodnotami složek matice A, $\big(|\mathsf{A}|\big)_{ij} = |a_{ij}|$. Podobně $|\boldsymbol{v}|$ označuje vektor se složkami $\big(|\boldsymbol{v}|\big)_i = |v_i|$.

Euklidovská norma k-rozměrného vektoru $\boldsymbol{v}$ je definována vztahem

$$\|\boldsymbol{v}\|_2 = \sqrt{\sum_{i=1}^{k} v_i^2} = \sqrt{\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\boldsymbol{v}}\,,$$

součtová (taxíkařská) norma k-rozměrného vektoru $\boldsymbol{v}$ je definována vztahem

$$\|\boldsymbol{v}\|_1 = \sum_{i=1}^{k} |v_i| = \mathbf{1}^\mathsf{T}|\boldsymbol{v}|.$$

Kapitola 1

Konstrukce modelů

1.1 Stavové proměnné

„Stav“ nějakého systému určuje jeho „chování“. Například v mechanice je stav systému definován pomocí poloh a hybností všech částic, které ho tvoří; v etologii je stav jedince vyjádřen jeho „motivací“; stav ekosystému je popsán množstvím hmoty a energie, kterou si jeho jednotlivé složky vyměňují; v demografii je stav populace dán velikostí jednotlivých tříd (např. věkových), do nichž můžeme jedince rozdělit a podobně.

1.1.1 Zadehova teorie stavové proměnné

Výchozím bodem teorie je pojem abstraktního objektu $\mathcal{O}$, který interaguje s okolím pomocí *stimulů* (podnětů, buzení; excitation), které na něho působí, a *odezev* (response), kterými se projevuje navenek.

Předpokládejme, že stimuly i odezvy lze nějak kvantifikovat. Přesněji: nechť objekt $\mathcal{O}$ pozorujeme v časovém intervalu $[t_0, t_1)$, kde $t_0 < t_1 \leq \infty$, a stimuly a odezvy objektu v tomto časovém intervalu lze popsat funkcemi $\boldsymbol{e} : [t_0, t_1) \to E$ a $\boldsymbol{r} : [t_0, t_1) \to R$, kde E a R jsou nějaké podmnožiny Banachova prostoru. Pak lze objekt $\mathcal{O}$ ztotožnit s pozorovanými stimuly a odezvami, tj.

$$\mathcal{O} = \Big\{ \big\{ \big(t, \boldsymbol{e}(t)\big) : t_0 \leq t < t_1 \big\}, \big\{ \big(t, \boldsymbol{r}(t)\big) : t_0 \leq t < t_1 \big\} \Big\}.$$

Pro zjednodušení zápisu zavedeme pro podmnožinu Y Banachova prostoru, pro interval I reálných čísel a pro funkci $\boldsymbol{y} : \mathbb{R} \to Y$ označení

$$\boldsymbol{y}_I = \big\{ \big(t, \boldsymbol{y}(t)\big) : t \in I \big\}.$$

Pak můžeme psát $\mathcal{O} = \big\{ \boldsymbol{e}_{[t_0,t_1)}, \boldsymbol{r}_{[t_0,t_1)} \big\}$. Při tomto pojetí představuje experiment vyvolání určitých stimulů $\boldsymbol{e}_{[t_0,t_1)}$ a pozorování odezev $\boldsymbol{r}_{[t_0,t_1)}$ objektu $\mathcal{O}$.

Základním předpokladem je, aby objekt $\mathcal{O}$ byl *determinovaný*[1], tj. aby odezva byla stimulem jednoznačně určena. Požadujeme tedy, aby existovalo zobrazení φ z množiny $2^{\mathbb{R}\times E}$ do množiny $2^{\mathbb{R}\times R}$ takové, že

$$\boldsymbol{r}_{[t_0,t_1)} = \varphi\left(\boldsymbol{e}_{[t_0,t_1)}\right);$$

[1] *Determinovaný* objekt není totéž, co *deterministický*. Pozorované funkce $\boldsymbol{e}$ a $\boldsymbol{r}$ mohou být realizací nějaké náhodné funkce.

symbol 2^Y označuje potenční množinu (množinu podmnožin) množiny Y.

Funkce $\boldsymbol{e}$ a $\boldsymbol{r}$ je obtížné získat (pozorovat, měřit), a pokud se to podaří, obtížně se s nimi pracuje. Jedno z nabízejících se zjednodušení spočívá v uvažování okamžitých stimulů $\boldsymbol{e}(t)$ a odezev $\boldsymbol{r}(t)$ pro $t \in [t_0, t_1)$. Determinovanost objektu by pak znamenala, že existuje zobrazení $\psi : E \to R$ převádějící stimulus v okamžiku t na okamžitou odezvu $\boldsymbol{r}$,

$$\boldsymbol{r}(t) = \psi\big(\boldsymbol{e}(t)\big).$$

Stejný stimulus v různých časových okamžicích však často vyvolá různou odezvu, což znamená, že mezi stimulem a odezvou je nějaká *zprostředkující* proměnná $\boldsymbol{x}$, která se v průběhu času mění. Tato proměnná nemusí být pozorovatelná, může, ale nemusí nějak odpovídat struktuře objektu; představuje jakousi hypotézu o uvažovaném objektu $\mathcal{O}$, nějak vyjadřuje jeho stav. Nazývá se *stavová proměnná.*

Stavovou proměnnou chápeme jako funkci času, $\boldsymbol{x} : \mathbb{R} \to X$, kde X je opět nějaká podmnožina Banachova prostoru. Tato funkce je obecně náhodná, její hodnoty jsou dány rozložením pravděpodobnosti. V tomto textu však budeme uvažovat pouze *deterministické objekty,* tj. takové, že stavová proměnná má v každém čase $t \in [t_0, t_1)$ nulový rozptyl a proto ji lze považovat za funkci klasickou (nenáhodnou). Na stavovou proměnnou $\boldsymbol{x}$ klademe dva požadavky:

1. Odezva v časovém okamžiku $t \in [t_0, t_1)$ je jednoznačně určena stavem a stimulem v tomto čase t, tj. existuje zobrazení $G : X \times E \to R$ (stimulus-state-response function) takové, že
$$\boldsymbol{r}(t) = G\big(\boldsymbol{x}(t), \boldsymbol{e}(t)\big). \tag{1.1}$$

2. Stav v nějakém časovém okamžiku je jednoznačně určen stavem v nějakém předchozím čase a stimuly, které objekt od té doby dostal, tj. existuje takové zobrazení F z množiny $X \times 2^{\mathbb{R}\times E}$ do množiny X, že
$$\boldsymbol{x}(t + \Delta t) = F\big(\boldsymbol{x}(t), \boldsymbol{e}_{[t,t+\Delta t)}\big). \tag{1.2}$$
Zobrazení F se nazývá *přechodová funkce* (state-transition function).

Požadavek 1. říká, že ke znalosti objektu stačí znát jeho stav a stimuly, které na něho působí. Je splněn zejména tehdy, když jsou stavové proměnné přímo pozorovatelné. V takovém případě lze okamžitou odezvu přímo ztotožnit se stavem a rovnost (1.1) má tvar $\boldsymbol{r}(t) = \boldsymbol{x}(t)$. Požadavek 2. je omezující; u skutečných objektů může stav $\boldsymbol{x}(t + \Delta t)$ záviset také na historii, tj. hodnotách $\boldsymbol{x}(\tau)$ pro $\tau < t_0$, nebo na budoucnosti[2], tj na hodnotách $\boldsymbol{x}(\tau)$ pro $\tau > t_0$. Budeme se tedy zabývat pouze *neanticipativními systémy bez paměti.*

Rovnice (1.2) pro neznámou funkci $\boldsymbol{x}$ spolu s počáteční podmínkou $\boldsymbol{x}(t_0) = \boldsymbol{x}_0$ představuje model časového vývoje objektu $\mathcal{O}$. Základním problémem matematického modelování je tedy nalezení (nebo konstrukce) přechodové funkce F.

Speciální třídu modelů tvoří *maticové modely.* Jsou to modely, pro něž $X = \mathbb{R}^k$ a existuje matice A typu $k \times k$ taková, že přechodová funkce má tvar

$$F\big(\boldsymbol{x}(t), \boldsymbol{e}_{[t,t+\Delta t)}\big) = \mathsf{A}\boldsymbol{x}(t).$$

To neznamená, že by funkce F byla lineární v první proměnné. Matice A může záviset na stavu $\boldsymbol{x}(t)$. Je-li navíc $\Delta t > 0$ pevně zvoleno, dostaneme *diskrétní maticový model.* Prvky

[2] Taková závislost nemusí znamenat porušení kauzality, neboť přechodová funkce nevyjadřuje příčinnost ale pouze funkční závislost

matice A pak vyjadřují stimuly, které působí v časovém intervalu $[t, t + \Delta t)$ na objekt $\mathcal{O}$, který byl v čase t ve stavu $\boldsymbol{x} = \boldsymbol{x}(t)$. Prvky matice A tedy závisí na stavu $\boldsymbol{x}$ a čase t, tj. $\mathsf{A} = \mathsf{A}(\boldsymbol{x}, t)$. Při vhodné volbě časové jednotky lze dosáhnout toho, že $\Delta t = 1$ a rovnici (1.2) lze zapsat ve tvaru

$$\boldsymbol{x}(t+1) = \mathsf{A}\big(\boldsymbol{x}(t), t\big)\boldsymbol{x}(t). \tag{1.3}$$

Časová jednotka Δt se nazývá *projekční interval,* rovnice (1.3) se nazývá *projekční rovnice.*

Pokud závislost matice A na čase t je nekonstantní, tj. pro nějaký stav $\boldsymbol{x}_0 \in \mathbb{R}^k$ existují časy $\tau_1, \tau_2 \in [t_0, t_1 - 1]$ takové, že $\tau_1 \neq \tau_2$ a $\mathsf{A}(\boldsymbol{x}_0, \tau_1) \neq \mathsf{A}(\boldsymbol{x}_0, \tau_2)$, mluvíme o maticových modelech *s externí variabilitou.* Pokud matice A skutečně závisí na stavu $\boldsymbol{x}$, tj. pro nějaký čas $t \in [t_0, t_1 - 1]$ existují stavy $\boldsymbol{x}_1, \boldsymbol{x}_2 \in \mathbb{R}^k$ takové, že $\boldsymbol{x}_1 \neq \boldsymbol{x}_2$ a $\mathsf{A}(\boldsymbol{x}_1, t) \neq \mathsf{A}(\boldsymbol{x}_2, t)$, mluvíme o maticových modelech *s interní variabilitou.*

1.1.2 Stavové proměnné v populačních modelech

Populaci můžeme chápat jako objekt složený z jiných objektů. Jinak řečeno, každá populace je tvořena jedinci a každý jedinec je v nějakém stavu. Stav jedince (individua) budeme nazývat *i-stav.* Může jím být např. věk, velikost, vývojové stadium, obývaná lokalita, využitelná energie (tukové zásoby) a podobně. I-stav určuje odezvu jedince na stimulus. Ovšem v populačních modelech není zkoumaným objektem jedinec, ale populace. Stav populace nazveme *p-stav.*

Pokud jsou splněny následující podmínky,

1. všichni jedinci jsou ovlivňováni týmž prostředím,

2. vliv populace na prostředí je součtem vlivů jedinců,

pak lze p-stav vyjádřit jako rozložení i-stavů. Například, je-li jediným uvažovaným i-stavem vývojové stadium hmyzu, p-stavem v čase t může být čtyřrozměrný vektor, jehož složky jsou počty vajíček, larev, kukel a dospělců; je-li i-stavem věk, může být p-stavem v čase t integrovatelná funkce $u : \overline{\mathbb{R}_+} \to \overline{\mathbb{R}_+}$, přičemž $u(a)$ vyjadřuje hustotu jedinců věku a, tj. takovou funkci, aby množství jedinců ve věku od a_1 do a_2 bylo rovno integrálu

$$\int_{a_1}^{a_2} u(a)\mathrm{d}a$$

(v tomto případě by však nemohlo jít o maticový model).

Typickými stimuly působícími na populaci jsou rození, umírání, dospívání, migrace a podobně. Tyto stimuly jsou také projevy i-stavů. Je-li například i-stavem věk jedince, pak staří jedinci umírají s jinou pravděpodobností než mladí, v jistém věku jsou jedinci plodnější než ve stáří nebo bezprostředně po narození atd. Avšak u některých organismů plodnost nezávisí na věku, ale na velikosti (u rostlin, korýšů) nebo na věku i velikosti (u ryb); někdy přežití stejně starých jedinců závisí na jejich původu (např. zda rostlina vyrostla ze semene nebo je klonem mateřské rostliny); přechod z jednoho stadia do následujícího u všech ektotermních organismů (např. některých hmyzů) nezávisí na věku, ale na teplotě okolního prostředí (v tomto případě by p-stav „teplota okolního prostředí“ nebyl součtem nebo rozložením nějakých i-stavů) a podobně. Tyto skutečnosti ukazují, že výběr i-stavových proměnných je kritickým krokem při tvorbě modelu.

Uvažujme nyní pro určitost jako stimulus proces rození. Ten lze kvantifikovat jako počet potomků za jednotku času (tedy veličinu nabývající nezáporných celočíselných hodnot), nebo

		i-stavová proměnná	
		spojitá	diskrétní
stimulus	spojitý	regresní analýza	analýza variance
	diskrétní	logistická regrese	kontingenční tabulky

Tabulka 1.1: Statistické metody pro vyhodnocení závislosti stimulu na i-stavu

celkovou biomasu potomků za jednotku času (nezáporné reálné číslo). Plodnost může být projevem i-stavu věk nebo velikost (kladné reálné číslo), ale také např. postavením v hierarchii skupiny (přirozené číslo) atd. Stimulus i i-stav tedy mohou být spojité i diskrétní veličiny. Jako vhodná i-stavová veličina určující stimulus by měla být vybrána ta, která na základě experimentů nebo pozorování vykazuje statisticky průkazný vliv na uvažovaný stimulus. Možnost volby statistické metody k vyhodnocení vlivu i-stavu na stimulus podle charakteru i-stavové veličiny a příslušného stimulu je shrnuta v tabulce 1.1.

1.2 Maticové modely s jedním i-stavem

Uvažujme populaci strukturovanou podle jediného kriteria. Tím může být např. věk jedince (vyjádřený nezáporným celým číslem), vývojové stadium (vajíčko – larva – kukla – imago), reprodukční stav (juvenilní – plodný) a podobně. Jinak řečeno, představujeme si že jedinci z populace jsou roztříděni do několika několika *tříd.* Tato populace se v čase nějak vyvíjí. Časovou jednotku zvolíme tak, že během ní se libovolný jedinec může nejvýše jednou přesunout do nějaké jiné třídy (zestárne o rok, zakuklí se, dospěje . . .), nebo může „vyprodukovat“ jedince nějaké jiné třídy (naklade vajíčka, zplodí potomka . . .). Budeme předpokládat, že podíl jedinců z jedné (určité) třídy, kteří se přesunou do jiné (určité) třídy je v čase konstantní, a že počet nových jedinců v jisté třídě, které vyprodukovali jedinci z jiné (určité) třídy, se v čase také nemění.

Poněkud formálněji: populace (množina jedinců) je v čase t roztříděna na k disjunktních tříd. V průběhu projekčního intervalu, tj. jednotkového časového intervalu, se jistá část jedinců z j-té třídy přemístí do i-té třídy, nebo každý jedinec z j-té třídy dá vzniknout jistému počtu jedinců z i-té třídy; toto množství nazveme *specifickým příspěvkem* j-té třídy do třídy i-té. Situaci můžeme vyjádřit graficky.

Graf životního cyklu je hranově ohodnocený orientovaný graf.

- Množina uzlů $\{\mathcal{N}_1, \mathcal{N}_2, \dots, \mathcal{N}_k\}$ je množinou i-stavů; každý uzel odpovídá jedné třídě. Uzel $\mathcal{N}_i$ budeme jednoduše zobrazovat jako i.
- Z uzlu $\mathcal{N}_j$ vede hrana (šipka) do uzlu $\mathcal{N}_i$, pokud specifický příspěvek j-té třídy do i-té je nenulový.
- Hrana z uzlu $\mathcal{N}_j$ do uzlu $\mathcal{N}_i$ je ohodnocena specifickým příspěvkem třídy j-té do i-té.

Nevylučujeme možnost, že některá třída, řekněme i-tá, přispívá do sebe samé, tj. část jedinců z i-té třídy se nikam nepřesune nebo vyprodukuje potomky své vlastní třídy. V takovém případě je ve vrcholu $\mathcal{N}_i$ smyčka.

Z grafu životního cyklu již snadno sestavíme *maticový populační model.* Označme $n_i = n_i(t)$ velikost (počet jedinců) i-té třídy v čase t a a_{ij} specifický příspěvek j-té třídy do i-té. Pak velikost i-té třídy v čase $t+1$ je rovna součtu příspěvků všech tříd do třídy i-té během projekčního intervalu. Přitom celkový příspěvek j-té třídy do i-té je roven specifickému příspěvku vynásobenému počtem jedinců v i-té třídě. Tedy

$$n_i(t+1) = \sum_{j=1}^{k} a_{ij} n_j(t).$$

Stejný vztah platí pro každou třídu $i = 1, 2, \ldots, k$. Předchozí rovnosti tedy můžeme zapsat vektorově (maticově) a dostaneme projekční rovnici tvaru

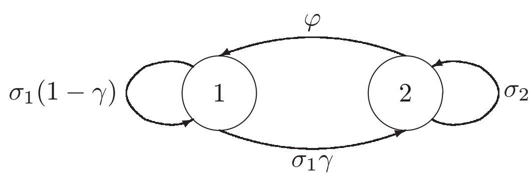
$$\boldsymbol{n}(t+1) = \mathsf{A}\boldsymbol{n}(t).$$

1.2.1 Příklady

1. Populace rozdělená na juvenily a dospělce.

Předpokládejme, že jedinci jsou roztříděni podle plodnosti; v první třídě jsou jedinci juvenilní, ve druhé jsou jedinci plodní. V tomto případě tedy je $k = 2$. Předpokládejme, že jedinci ve třídě mladých neplodných buď uhynou nebo přežijí. Pokud přežijí, mohou dospět nebo zůstat neplodnými. Přitom předpokládáme, že dospívání a přežívání jsou stochasticky nezávislé procesy. Ve třídě dospělých jedinci buď přežijí nebo uhynou. Před tím však „vyprodukují“ nějaké potomky. Časová jednotka je tedy volena tak, aby během projekčního intervalu měl jeden plodný jedinec nejvýše jednu „várku“ potomstva (vrh, snůšku a podobně).

Označme σ_1, resp. σ_2, podíl juvenilních, resp. plodných, jedinců, kteří přežijí jednotkový časový interval, γ podíl přežívajících juvenilních jedinců, kteří během tohoto časového intervalu dospějí a φ počet potomků plodného jedince během jednotkového časového intervalu. Specifický příspěvek první třídy do sebe samé představují juvenilní jedinci, kteří během projekčního intervalu neuhynuli a nedospěli, z předpokládané nezávislosti přežívání a dospívání je tento příspěvek roven $\sigma_1(1-\gamma)$. Podobně specifický příspěvek první třídy do druhé představují jedinci, kteří projekční interval přežili a během něho dospěli, je tedy roven $\sigma_1\gamma$. Příslušný graf životního cyklu tedy je:



Projekční matice v tomto případě je tvaru

$$\mathsf{A} = \begin{pmatrix} \sigma_1(1-\gamma) & \varphi \\ \sigma_1\gamma & \sigma_2 \end{pmatrix}.$$

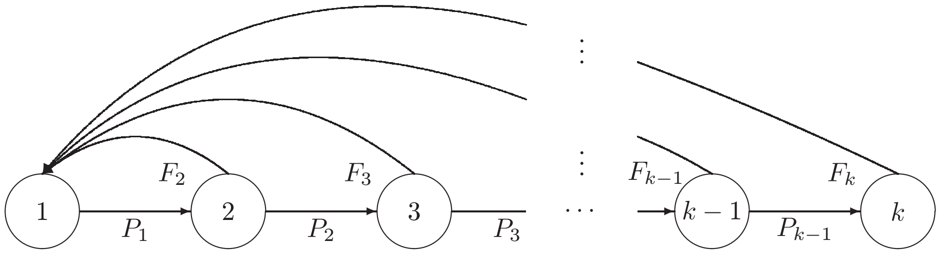
Jedná se tedy o modifikovaný model Fibonacciových králíků (9).

2. Věkově strukturovaná populace.

Nejprve zvolíme délku projekčního intervalu, tj. časovou jednotku (pro lidskou populaci je obvyklou jednotkou jeden rok, pro populace velkých savců by vhodnou jednotkou byl rok až desetiletí, pro drobné savce týden až měsíc). Za tuto časovou jednotku jedinec, který přežije, zestárne o stejnou hodnotu. Předpokládejme, že žádný jedinec se nemůže dožít věku k

vyjádřeného v příslušných jednotkách (volíme $k \in \mathbb{N}$), tj. že nejvyšší možný věk je $k-1$. Jedince rozdělíme do k věkových tříd: v i-té třídě jsou jedinci věku z intervalu $[i-1, i)$, $i = 1, 2, \ldots, k$. Označme P_i podíl jedinců z i-té třídy, kteří jednotkový interval přežijí; ekvivalentně, P_i je (klasická) pravděpodobnost, že jedinec věku i přežije jednotkový časový interval.

Dále budeme předpokládat, že jedinci od věku 2 mohou „produkovat“ potomky, tj. že jedinci třídy i pro $i \geq 2$ přispívají do třídy 1, třídy novorozenců. Označme F_i počet potomků jedince i-té třídy. Příslušný graf životního cyklu je:



V tomto případě je projekční matice tvaru

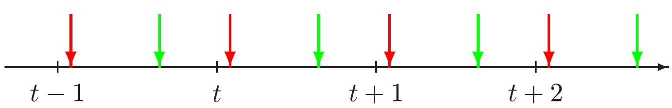
$$\mathsf{A} = \begin{pmatrix} 0 & F_2 & F_3 & \ldots & F_{k-1} & F_k \\ P_1 & 0 & 0 & \ldots & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & \ldots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \ldots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \ldots & P_{k-1} & 0 \end{pmatrix}.$$

To je Leslieho matice s parametrem $F_1 = 0$ a model věkově strukturované populace je klasickým Leslieho modelem (14).

1.2.2 Nestrukturovaná populace v prostoru

Představme si populaci vzájemně nerozlišitelných jedinců, kteří obývají několik lokalit (plošky, potravní nebo stanovištní ostrůvky, anglicky *patches*); ekvivalentně si můžeme představit souhrn malých lokálních populací, neboli metapopulaci. Budeme předpokládat, že jedinci mohou mezi ploškami migrovat, přitom se samozřejmě také rodí a umírají.

Uvažujeme tedy populaci, která je roztříděna podle příslušnosti k lokalitě. Tyto lokality můžeme očíslovat přirozenými čísly $1, 2, \ldots, k$. V populaci dochází k rození a přirozenému úhynu jedinců (těmto procesům budeme říkat demografické) a k migraci jedinců mezi lokalitami (tomu budeme říkat disperse). Zvolíme časovou jdnotku takovou, že v jejím průběhu dojde k jedné demografické události a k jedné dispersi. Budeme předpokládat, že k demografické události i k dispersi dochází v pravidelných a vzájemně oddělených časových okamžicích. Můžeme si např. představovat populaci, v níž se noví jedinci rodí a staří umírají na jaře, na podzim jedinci migrují. Abundanci populace na jednotlivých stanovištích budeme zaznamenávat před demografickou událostí. Plynutí času a události v něm tedy můžeme znázornit následujícím obrázkem,



ve kterém jsou červenými šipkami znázorněny demografické události a zelenými disperse.

Budeme předpokládat, že během migrace se jedinci mohou přemístit z libovolné lokality na kteroukoliv jinou, nebo zůstat na původní. Graf životního cyklu je v takovém případě úplným grafem.

Označme $n_i = n_i(t)$ abundanci populace na i-té lokalitě v čase t. Změna této abundance během demografické události je vyjádřena rozdílem porodnosti a úmrtnosti na příslušné lokalitě, tedy růstovým koeficientem, který označíme r_i; předpokládáme samozřejmě $r_i > 0$.

Dále označme d_i pravděpodobnost, že jedinec při dispersi opustí i-tou lokalitu (relativní četnost emigrantů v celé místní populaci). Budeme předpokládat, že

$$0 < \sum_{i=1}^{k} d_i \leq k,$$

tj. že k nějaké emigraci jistě dojde, ale setrvání na stanovišti není vyloučeno. Pro $i \neq j$ označme κ_{ij} pravděpodobnost, že jedinec, který opustil j-tou lokalitu se živý dostane na lokalitu i-tou. Budeme předpokládat

$$0 \leq \sum_{\substack{i=1\\ i\neq j}}^{k} \kappa_{ij} \leq 1 \text{ pro } j = 1, 2, \ldots, k \text{ a } \sum_{\substack{i,j=1\\ i\neq j}}^{k} \kappa_{ij} > 0,$$

tj. při migraci může jedinec uhynout, ale některý ji jistě přežije.

Při uvedeném označení dostaneme, že

$$r_i n_i(t)$$

vyjadřuje velikost populace na i-té lokalitě po demografické události,

$$d_i r_i n_i(t)$$

vyjadřuje velikost části populace, která z i-té lokality během disperse emigrovala,

$$\kappa_{ij} d_j r_j n_j(t)$$

vyjadřuje velikost části populace, která emigrovala z j-té lokality a živá se dostala na lokalitu i-tou, takže

$$\sum_{\substack{j=1\\ j\neq i}}^{k} \kappa_{ij} d_j r_j n_j(t)$$

vyjadřuje množství všech imigrantů na i-tou lokalitu. Celkem tak dostáváme

$$n_i(t+1) = r_i n_i(t) - d_i r_i n_i(t) + \sum_{\substack{j=1\\ j\neq i}}^{k} \kappa_{ij} d_j r_j n_j(t).$$

Položíme $\kappa_{ii} = -1$ a předchozí rovnost přepíšeme:

$$n_i(t+1) = r_i n_i(t) + \sum_{j=1}^{k} \kappa_{ij} d_j r_j n_j(t). \tag{1.4}$$

Tato rovnost představuje model vývoje lokální populace na i-tém stanovišti. Při standardním označení

$$\boldsymbol{r} = \begin{pmatrix} r_1 \\ r_2 \\ \vdots \\ r_k \end{pmatrix}, \quad \boldsymbol{d} = \begin{pmatrix} d_1 \\ d_2 \\ \vdots \\ d_k \end{pmatrix}, \quad \mathsf{K} = \begin{pmatrix} -1 & \kappa_{12} & \dots & \kappa_{1k} \\ \kappa_{21} & -1 & \dots & \kappa_{2k} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \kappa_{k1} & \kappa_{k2} & \dots & -1 \end{pmatrix}$$

ji můžeme přepsat ve vektorovém tvaru

$$\boldsymbol{n}(t+1) = \boldsymbol{r} \circ \boldsymbol{n}(t) + \mathsf{K}\big(\boldsymbol{d} \circ \boldsymbol{r} \circ \boldsymbol{n}(t)\big) = \operatorname{diag} \boldsymbol{r}\, \boldsymbol{n}(t) + \mathsf{K} \operatorname{diag} \boldsymbol{d} \operatorname{diag} \boldsymbol{r}\, \boldsymbol{n}(t).$$

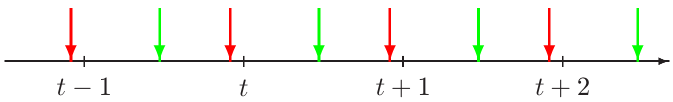
Dostáváme tak maticový model

$$\boldsymbol{n}(t+1) = \big[(\mathsf{I} + \mathsf{K} \operatorname{diag} \boldsymbol{d}) \operatorname{diag} \boldsymbol{r} \big] \boldsymbol{n}(t) \tag{1.5}$$

s maticí

$$\mathsf{A} = (\mathsf{I} + \mathsf{K} \operatorname{diag} \boldsymbol{d}) \operatorname{diag} \boldsymbol{r} = \begin{pmatrix} (1-d_1)r_1 & \kappa_{12} d_2 r_2 & \dots & \kappa_{1k} d_k r_k \\ \kappa_{21} d_1 r_1 & (1-d_2) r_2 & \dots & \kappa_{2k} d_k r_k \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \kappa_{k1} d_1 r_1 & \kappa_{k2} d_2 r_2 & \dots & (1-d_k) r_k \end{pmatrix}.$$

Ještě si můžete promyslet, že pokud budeme abundanci populace zjišťovat po demografické události, tj. pokud budou události v čase rozmístěny podle obrázku,



pak dostaneme model ve tvaru

$$\boldsymbol{n}(t+1) = \big[\operatorname{diag} \boldsymbol{r}\, (\mathsf{I} + \mathsf{K} \operatorname{diag} \boldsymbol{d}) \big] \boldsymbol{n}(t).$$

Speciální případy

• Pokud jsou jednotlivé lokality stejně kvalitní, jsou na nich stejné růstové koeficienty i pravděpodobnosti emigrace, tedy $r_1 = r_2 = \cdots = r_k$, $d_1 = d_2 = \cdots = d_k$. Označme společný růstový koeficient symbolem r a pravděpodobnost emigrace symbolem d. Model (1.5) nabude tvaru

$$\boldsymbol{n}(t+1) = r(\mathsf{I} + d\mathsf{K})\boldsymbol{n}(t) = \begin{pmatrix} r(1-d) & rd\kappa_{12} & \dots & rd\kappa_{1k} \\ rd\kappa_{21} & r(1-d) & \dots & rd\kappa_{2k} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ rd\kappa_{k1} & rd\kappa_{k2} & \dots & r(1-d) \end{pmatrix} \boldsymbol{n}(t).$$

Je-li navíc prostor svým způsobem izotropní, tj. nezáleží na tom, zda jedinec migruje z lokality j na lokalitu i nebo naopak, pak pro všechny dvojice indexů platí $\kappa_{ij} = \kappa_{ji}$ a projekční matice je symetrická.

• „Prostor“ může být „jednodimensionální“. Například za prostor považujeme potok, který rozdělíme na stejně dlouhé úseky a každý z úseků budeme považovat za jednu lokalitu. V takovém případě může být růstový koeficient i pravděpodobnost emigrace v každém úseku stejná;

označme je opět r a d. Pravděpodobnost úspěšné migrace z jednoho úseku do jiného bude záviset pouze na vzdálenosti úseků a případně na směru pohybu (voda v potoce může proudit). Pokud úseky očíslujeme vzestupně, můžeme psát

$$\kappa_{ij} = K(i-j);$$

pro funkci K definovanou na celých číslech platí $K(0) = -1$ a

$$0 \leq \cdots \leq K(-3) \leq K(-2) \leq K(-1), \quad K(1) \geq K(2) \geq K(3) \geq \cdots \geq 0,$$

tj. pravděpodobnost úspěchu při migraci na větší vzdálenost nepřevýší pravděpodobnost úspěchu při migraci na vzdálenost menší. Model (1.4) je nyní tvaru

$$n_i(t+1) = rn_i(t) + rd\sum_{j=1}^{k} K(i-j)n_j(t).$$

Pokud „oba konce prostoru (potoka) jsou v nedohlednu“, můžeme psát

$$n_i(t+1) = r\left(n_i(t) + d\sum_{j=-\infty}^{\infty} K(i-j)n_j(t)\right);$$

nebo při označení $l_s = K(s)$ můžeme položit $n_i(t) = 0$ pro každé $i > k$ a $i < 1$ a všechna t. Pak je

$$n_i(t+1) = r\left(n_i(t) + d\sum_{j=-\infty}^{\infty} l_{i-j}n_j(t)\right).$$

Druhý výraz na pravých stranách těchto rovností je diskrétní konvoluce.

Funkce K vlastně vyjadřuje pravděpodobnost úspěšné migrace na určitou (celočíselnou) vzdálenost. Proto za ni můžeme volit nějakou pravděpodobnostní funkci diskrétního rozdělení nebo její násobek. Zejména:

(i) Násobek Poissonova rozdělení s parametrem $\dfrac{1}{q}$,

$$K(s) = \begin{cases} \alpha q^{-s}, & s \geq 1, \\ 0, & s < 0, \end{cases} \quad \text{kde } q > 1,\ 0 < \alpha \leq q-1,$$

lze interpretovat tak, že jedinci se mohou v jednom směru (doprava) dostat libovolně daleko, v opačném směru se nepohybují. Může se např. jednat o nějaké organismy unášené proudem.

(ii) Násobek diskrétní analogie dvojitě exponenciálního (Laplaceova) rozdělení s parametrem $b > 0$,

$$K(s) = \alpha \exp\left(-\frac{|s|}{b}\right), \quad \text{kde } 0 < \alpha \leq \tfrac{1}{2}\left(\exp\left(-\tfrac{1}{b}\right) - 1\right),$$

lze interpretovat podobně; jedinci se však mohou pohybovat oběma směry.

(iii) Násobek rovnoměrného rozdělení

$$k(s) = \begin{cases} q, & \alpha \le s \le \beta, \\ 0, & \text{jinak}, \end{cases}, \quad \text{kde } \alpha \le 0 \le \beta,\ \beta - \alpha > 0,\ 0 < q \le \frac{1}{\beta - \alpha},$$

vyjadřuje, že organismy se mohou přemístit kamkoliv do vzdálenosti nejvýše α v záporném směru (doleva), nebo kamkoliv do vzdálenosti nejvýše β v kladném směru (doprava). Je-li $|\alpha| = \beta$, nepreferují žádný ze směrů, je-li $|\alpha| < \beta$, resp. $|\alpha > \beta$, pohybují se častěji v kladném, resp. záporném, směru.

1.3 Maticové modely disperse

Budeme se zabývat modely populace, u níž rozlišujeme dva i-stavy, z nichž jeden vyjadřuje místo výskytu jedince. Předpokládejme tedy, že populace strukturovaná podle nějakého kritéria (věku, velikosti, hmotnosti, plodnosti, stadia a podobně) je rozptýlena mezi několik lokalit (regionů, stanovišť, potravních ostrůvků a podobně). Mezi těmito lokalitami se jedinci z populace mohou přemisťovat. V takovém případě se mluví o *metapopulacích* (v ekologii) nebo o *multiregionálních modelech* (v demografii). Nejjednodušší případ disperse (migrace, šíření, rozptylu) mezi lokalitami je *difúze*. Při ní je množství jedinců přecházejících z jedné lokality na jinou úměrné velikosti populace na výchozí lokalitě, tj. existuje pravděpodobnost, že jedinec svou lokalitu opustí. V tomto oddílu budeme předpokládat, že tato pravděpodobnost nezávisí ani na velikosti populace, ani na nějakých vnějších vlivech.

Nechť je tedy populace strukturována do s stadií a rozptýlena na p lokalit. Označme $n_i^{(\ell)}$ velikost části populace tvořené jedinci i-tého stadia na ℓ-té lokalitě. Zavedeme vektory

$$\boldsymbol{n}^{(\ell)} = \begin{pmatrix} n_1^{(\ell)} \\ n_2^{(\ell)} \\ \vdots \\ n_s^{(\ell)} \end{pmatrix}, \qquad \boldsymbol{n}_i = \begin{pmatrix} n_i^{(1)} \\ n_i^{(2)} \\ \vdots \\ n_i^{(p)}. \end{pmatrix}$$

Vektor $\boldsymbol{n}^{(\ell)}$ vyjadřuje strukturu populace na ℓ-té lokalitě, vektor $\boldsymbol{n}_i$ vyjadřuje rozdělení jedinců i-tého stadia mezi lokalitami. Vektor popisující velikost celé populace můžeme vyjádřit dvěma způsoby — buď nejprve všechna stadia na jedné lokalitě, pak na druhé atd., nebo nejprve jedinci prvního stadia na jednotlivých lokalitách, pak jedinci druhého stadia atd. Struktura populace tedy může být vyjádřena buď vektorem

$$\boldsymbol{n} = \begin{pmatrix} \boldsymbol{n}^{(1)} \\ \boldsymbol{n}^{(2)} \\ \vdots \\ \boldsymbol{n}^{(p)} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} n_1^{(1)} \\ n_2^{(1)} \\ \vdots \\ n_s^{(1)} \\ n_1^{(2)} \\ n_2^{(2)} \\ \vdots \\ n_s^{(2)} \\ \vdots \\ n_1^{(p)} \\ n_2^{(p)} \\ \vdots \\ n_s^{(p)} \end{pmatrix} \quad \text{nebo vektorem } \boldsymbol{n} = \begin{pmatrix} \boldsymbol{n}_1 \\ \boldsymbol{n}_2 \\ \vdots \\ \boldsymbol{n}_s \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} n_1^{(1)} \\ n_1^{(2)} \\ \vdots \\ n_1^{(p)} \\ n_2^{(1)} \\ n_2^{(2)} \\ \vdots \\ n_2^{(p)} \\ \vdots \\ n_s^{(1)} \\ n_s^{(2)} \\ \vdots \\ n_s^{(p)} \end{pmatrix}. \tag{1.6}$$

1.3.1 Jednoduchý model difúze

Vyjdeme ze zjednodušujících předpokladů:

1. Jednotlivé lokality jsou stejně kvalitní, tj. „demografické parametry“ jsou na všech stejné.

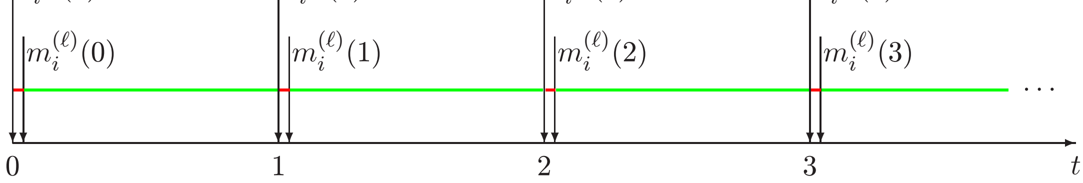
2. Pravděpodobnost emigrace z lokality závisí pouze na stadiu emigrujícího jedince, nikoliv na lokalitě.

3. Pravděpodobnost, že migrující jedinec přežije cestu závisí pouze na výchozí a cílové lokalitě, nikoliv na stadiu jedince.

4. Emigrace a přežití při migraci jsou jevy stochasticky nezávislé.

Velikosti částí populace $n_i^{(\ell)}$ budeme vyjadřovat v časech $t = 0, 1, 2, \ldots$. Pro popis struktury populace zvolíme první z možností (1.6). Dále budeme pro jednoduchost předpokládat, že k „demografické události“, tj. k rození, k přechodu mezi stadii nebo k úmrtí, dochází bezprostředně po uvedených časech, nebo realističtěji řečeno, v časových intervalech $(t, t+\varepsilon)$, kde ε je kladné malé číslo. K difúzi bude poté docházet v průběhu časových intervalů $(t+\varepsilon, t+1)$.

Označme $m_i^{(\ell)}(t)$ velikost části populace tvořené jedinci i-tého stadia na ℓ-té lokalitě v čase $t+\varepsilon$, tedy bezprostředně po „demografické události“. Vývoj populace tedy můžeme schematicky vyjádřit následujícím obrázkem.



Přitom červené úsečky vyjadřují „demografické události“, zelené difúzi.

Nechť „demografické události“ na každé z lokalit popisuje matice $\mathsf{A} = (a_{ij})$. To znamená, že

$$\boldsymbol{m}^{(\ell)}(t) = \mathsf{A}\boldsymbol{n}^{(\ell)}(t), \quad \text{tj. } m_i^{(\ell)}(t) = \sum_{j=1}^{s} a_{ij} n_j^{(\ell)}(t) = \left(\mathsf{A}\boldsymbol{n}^{(\ell)}(t)\right)_i \tag{1.7}$$

pro každé $\ell = 1, 2, \dots, p$ a každé $i = 1, 2, \dots, s$, tedy

$$\boldsymbol{m}(t) = \begin{pmatrix} \boldsymbol{m}^{(1)}(t) \\ \boldsymbol{m}^{(2)}(t) \\ \vdots \\ \boldsymbol{m}^{(p)}(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathsf{A}\boldsymbol{n}^{(1)}(t) \\ \mathsf{A}\boldsymbol{n}^{(2)}(t) \\ \vdots \\ \mathsf{A}\boldsymbol{n}^{(p)}(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathsf{A} & \mathsf{O} & \dots & \mathsf{O} \\ \mathsf{O} & \mathsf{A} & \dots & \mathsf{O} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \mathsf{O} & \mathsf{O} & \dots & \mathsf{A} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \boldsymbol{n}^{(1)}(t) \\ \boldsymbol{n}^{(2)}(t) \\ \vdots \\ \boldsymbol{n}^{(p)}(t) \end{pmatrix} = \left(\mathsf{I} \otimes \mathsf{A}\right)\boldsymbol{n}(t);$$

přitom O označuje nulovou a I jednotkovou čtvercovou matici řádu s.

Označme dále d_i pravděpodobnost, že jedinec i-tého stadia opustí svou lokalitu a $\kappa_{\ell j}$ pravděpodobnost, že jedinec, který opustil j-tou lokalitu se do konce projekčního intervalu dostane na lokalitu ℓ-tou, $\ell \neq j$; při tomto označení musí platit

$$\sum_{\substack{\ell=1 \\ \ell \neq j}}^{p} \kappa_{\ell j} \leq 1$$

(tento součet vyjadřuje pravděpodobnost, že jedinec, který opustil j-tou lokalitu, migraci přežije a dostane se na nějakou jinou lokalitu). Pravděpodobnost, že jedinec i-tého stadia opustí j-tou lokalitu a skončí na ℓ-té je tedy podle předpokladu 4. rovna $d_i \kappa_{\ell j}$. Položme $\kappa_{ii} = -1$ (s tímto označením je $\sum\limits_{i=1}^{p} \kappa_{ij} \leq 0$) a

$$\mathsf{K} = \begin{pmatrix} \kappa_{11} & \kappa_{12} & \dots & \kappa_{1p} \\ \kappa_{21} & \kappa_{22} & \dots & \kappa_{2p} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \kappa_{p1} & \kappa_{p2} & \dots & \kappa_{pp} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -1 & \kappa_{12} & \dots & \kappa_{1p} \\ \kappa_{21} & -1 & \dots & \kappa_{2p} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \kappa_{p1} & \kappa_{p2} & \dots & -1 \end{pmatrix}, \qquad \mathsf{D} = \begin{pmatrix} d_1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & d_2 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & d_s \end{pmatrix}.$$

Po „demografické události“ dojde během projekčního intervalu k „dispersní události“. Velikost $n_i^{(\ell)}$ subpopulace tvořené jedinci i-tého stadia na ℓ-té lokalitě na konci projekčního intervalu (neboli na začátku následujícího projekčního intervalu) před další „demografickou událostí“ bude sestávat z těch jedinců i-tého stadia, kteří na ℓ-té lokalitě byli na začátku uvažovaného projekčního intervalu a neemigrovali z ní (střední velikost takové subpopulace je $(1-d_i)m_i^{(\ell)}$), a z těch jedinců, kteří na ℓ-tou lokalitu během projekčního intervalu imigrovali z ostatních lokalit (střední velikost takové subpopulace je $\sum\limits_{\substack{j=1 \\ j\neq\ell}}^{p} d_i k_{\ell j} m_i^{(j)}$). Tedy s využitím (1.7) dostaneme

$$
\begin{aligned}
n_i^{(\ell)}(t+1) &= (1-d_i)m_i^{(\ell)}(t) + \sum_{\substack{j=1\\ j\neq\ell}}^{p} d_i\kappa_{\ell j}m_i^{(j)}(t) = d_i\sum_{j=1}^{p}\kappa_{\ell j}m_i^{(j)}(t) + m_i^{(\ell)}(t) = \\
&= \sum_{j=1}^{p}\kappa_{\ell j}d_i\left(\mathsf{A}\boldsymbol{n}^{(j)}(t)\right)_i + \left(\mathsf{A}\boldsymbol{n}^{(\ell)}(t)\right)_i = \sum_{j=1}^{p}\kappa_{\ell j}\left(\mathsf{DA}\boldsymbol{n}^{(j)}(t)\right)_i + \left(\mathsf{A}\boldsymbol{n}^{(\ell)}(t)\right)_i = \\
&= \left(\sum_{j=1}^{p}\kappa_{\ell j}\mathsf{DA}\boldsymbol{n}^{(j)}(t) + \mathsf{A}\boldsymbol{n}^{(\ell)}(t)\right)_i .
\end{aligned}
$$

To znamená, že

$$
\begin{aligned}
\boldsymbol{n}^{(\ell)}(t+1) &= \kappa_{\ell 1}\mathsf{DA}\boldsymbol{n}^{(1)}(t) + \kappa_{\ell 2}\mathsf{DA}\boldsymbol{n}^{(2)}(t) + \cdots + \kappa_{\ell p}\mathsf{DA}\boldsymbol{n}^{(p)}(t) + \mathsf{A}\boldsymbol{n}^{(\ell)}(t) = \\
&= \begin{pmatrix}\kappa_{\ell 1}\mathsf{DA} & \kappa_{\ell 2}\mathsf{DA} & \cdots & \kappa_{\ell p}\mathsf{DA}\end{pmatrix}\begin{pmatrix}\boldsymbol{n}^{(1)}(t)\\ \boldsymbol{n}^{(2)}(t)\\ \vdots\\ \boldsymbol{n}^{(p)}(t)\end{pmatrix} + \mathsf{A}\boldsymbol{n}^{(\ell)}(t) = \left((\mathsf{K}\otimes\mathsf{DA})\boldsymbol{n}(t)\right)_\ell + \mathsf{A}\boldsymbol{n}^{(\ell)}(t)
\end{aligned}
$$

a dále

$$
\boldsymbol{n}(t+1) = (\mathsf{K}\otimes\mathsf{DA})\boldsymbol{n}(t) + \begin{pmatrix}\mathsf{A} & \mathsf{O} & \dots & \mathsf{O}\\ \mathsf{O} & \mathsf{A} & \dots & \mathsf{O}\\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots\\ \mathsf{O} & \mathsf{O} & \dots & \mathsf{A}\end{pmatrix}\begin{pmatrix}\boldsymbol{n}^{(1)}(t)\\ \boldsymbol{n}^{(2)}(t)\\ \ddots\\ \boldsymbol{n}^{(p)}(t)\end{pmatrix} = (\mathsf{K}\otimes\mathsf{DA})\boldsymbol{n}(t) + (\mathsf{I}\otimes\mathsf{A})\boldsymbol{n}(t).
$$

Odtud vidíme, že model difúze populace lze zapsat ve tvaru

$$
\boldsymbol{n}(t+1) = (\mathsf{K}\otimes\mathsf{DA} + \mathsf{I}\otimes\mathsf{A})\boldsymbol{n}(t)
$$

nebo podrobněji

$$
\begin{pmatrix}\boldsymbol{n}^{(1)}\\ \boldsymbol{n}^{(2)}\\ \vdots\\ \boldsymbol{n}^{(p)}\end{pmatrix}(t+1) = (\mathsf{K}\otimes\mathsf{DA} + \mathsf{I}\otimes\mathsf{A})\begin{pmatrix}\boldsymbol{n}^{(1)}\\ \boldsymbol{n}^{(2)}\\ \vdots\\ \boldsymbol{n}^{(p)}\end{pmatrix}(t). \tag{1.8}
$$

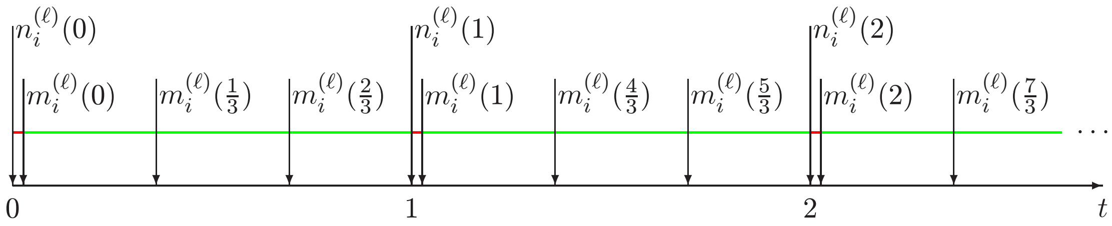
1.3.2 Obecnější model difúze

Pro popis struktury populace nyní zvolíme druhou z možností (1.6). Nebudeme požadovat splnění zjednodušujících předpokladů z oddílu 1.3.1 a pohyb jedinců mezi lokalitami budeme popisovat podrobněji. Lze totiž předpokládat, že migrace je proces rychlejší než „demografie“.

Budeme si tedy představovat, že během projekčního intervalu dojde k více „migračním událostem“ — přesunům z jedné lokality na jinou; počet „migračních událostí“ během projekčního intervalu označíme r. Budeme předpokládat, že

$$
\frac{1}{r} \gg 0.
$$

Schematicky můžeme nyní znázornit vývoj populace na ℓ-té lokalitě pro $r = 3$ obrázkem:



Opuštění předpokladů 2.–4. vede k uvažování pravděpodobnosti, že jedinec i-tého stadia opustí j-tou lokalitu a během časového intervalu délky $1/r$ se dostane na lokalitu ℓ-tou. Označme tuto pravděpodobnost $c_i^{(\ell j)}$. Hodnota $c_i^{(\ell\ell)}$ nyní vyjadřuje pravděpodobnost přežití a setrvání jedinců i-tého stadia na ℓ-té lokalitě po „demografické události“. (Ve zjednodušené situaci z oddílu 1.3.1 je $r = 1$, $c_i^{(\ell\ell)} = 1 - d_i$ a $c_i^{(\ell j)} = d_i k_{\ell j}$ pro $j \neq \ell$.)

Střední množství jedinců i-tého stadia na ℓ-té lokalitě po jedné „migrační události“ tedy bude

$$m_i^{(\ell)}\left(t + \frac{1}{r}\right) = \sum_{j=1}^{p} c_i^{(\ell j)} m_i^{(j)}(t); \tag{1.9}$$

čas t označuje levý krajní bod projekčního intervalu, $i = 1, 2, \ldots, s$, $\ell = 1, 2, \ldots, p$. Položme

$$\mathsf{C}_i = \begin{pmatrix} c_i^{(11)} & c_i^{(12)} & \ldots & c_i^{(1p)} \\ c_i^{(21)} & c_i^{(22)} & \ldots & c_i^{(2p)} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ c_i^{(p1)} & c_i^{(p2)} & \ldots & c_i^{(pp)} \end{pmatrix}, \quad \mathsf{C} = \begin{pmatrix} \mathsf{C}_1 & \mathsf{O} & \ldots & \mathsf{O} \\ \mathsf{O} & \mathsf{C}_2 & \ldots & \mathsf{O} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \mathsf{O} & \mathsf{O} & \ldots & \mathsf{C}_s \end{pmatrix};$$

nyní O označuje čtvercovou nulovou matici řádu p. Rovnosti (1.9) můžeme také přepsat maticově:

$$\boldsymbol{m}_i\left(t + \frac{1}{r}\right) = \begin{pmatrix} m_i^{(1)} \\ m_i^{(2)} \\ \vdots \\ m_i^{(p)} \end{pmatrix}\left(t + \frac{1}{r}\right) = \mathsf{C}_i \begin{pmatrix} m_i^{(1)} \\ m_i^{(2)} \\ \vdots \\ m_i^{(p)} \end{pmatrix}(t) = \mathsf{C}_i \boldsymbol{m}_i(t), \quad i = 1, 2, \ldots, s,$$

celkem tedy

$$\boldsymbol{m}\left(t + \frac{1}{r}\right) = \begin{pmatrix} \boldsymbol{m}_1 \\ \boldsymbol{m}_2 \\ \vdots \\ \boldsymbol{m}_s \end{pmatrix}\left(t + \frac{1}{r}\right) = \mathsf{C} \begin{pmatrix} \boldsymbol{m}_1 \\ \boldsymbol{m}_2 \\ \vdots \\ \boldsymbol{m}_s \end{pmatrix}(t) = \mathsf{C}\boldsymbol{m}(t).$$

Strukturu populace po $q + 1$ „migračních událostech“ lze analogicky vyjádřit ve tvaru

$$\boldsymbol{m}\left(t + \frac{q+1}{r}\right) = \mathsf{C}\boldsymbol{m}\left(t + \frac{q}{r}\right), \quad q = 0, 1, 2, \ldots, r - 2. \tag{1.10}$$

Stejnou úvahou dostaneme, že struktura populace před další „demografickou událostí“ (tj. na konci projekčního intervalu) je

$$\boldsymbol{n}(t + 1) = \mathsf{C}\boldsymbol{m}\left(t + \frac{r-1}{r}\right).$$

S využitím (1.10) odtud dostaneme

$$\boldsymbol{n}(t+1) = \mathsf{C}\boldsymbol{m}\left(t + \frac{r-1}{r}\right) = \mathsf{C}\mathsf{C}\boldsymbol{m}\left(t + \frac{r-2}{r}\right) = \mathsf{C}^2\boldsymbol{m}\left(t + \frac{r-2}{r}\right) = \cdots = \mathsf{C}^r\boldsymbol{m}(t). \tag{1.11}$$

Bez předpokladu 1. bude „demografické události“ na každé lokalitě popisovat jiná matice. Označme proto

$$\mathsf{A}^{(\ell)} = \left(a_{ij}^{(\ell)}\right)_{i,j=1}^{s}, \quad \ell = 1, 2, \dots, p$$

matici popisující rození a přežívání na ℓ-té lokalitě. Stejnou úvahou jako v případě rovnosti (1.7) odvodíme, že

$$m_i^{(\ell)}(t) = \sum_{j=1}^{s} a_{ij}^{(\ell)} n_j^{(\ell)}(t). \tag{1.12}$$

Tuto rovnost můžeme přepsat v maticovém tvaru

$$\begin{pmatrix} m_1^{(1)} \\ m_1^{(2)} \\ \vdots \\ m_1^{(p)} \\ m_2^{(1)} \\ m_2^{(2)} \\ \vdots \\ m_2^{(p)} \\ \vdots \\ \vdots \\ m_s^{(1)} \\ m_s^{(2)} \\ \vdots \\ m_s^{(p)} \end{pmatrix}(t) = \begin{pmatrix}
a_{11}^{(1)} & 0 & \dots & 0 & a_{12}^{(1)} & 0 & \dots & 0 & \dots\dots & a_{1s}^{(1)} & 0 & \dots & 0 \\
0 & a_{11}^{(2)} & \dots & 0 & 0 & a_{12}^{(1)} & \dots & 0 & \dots\dots & 0 & a_{1s}^{(1)} & \dots & 0 \\
\vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\
0 & 0 & \dots & a_{11}^{(p)} & 0 & 0 & \dots & a_{12}^{(p)} & \dots\dots & 0 & 0 & \dots & a_{1s}^{(p)} \\
a_{21}^{(1)} & 0 & \dots & 0 & a_{22}^{(1)} & 0 & \dots & 0 & \dots\dots & a_{2s}^{(1)} & 0 & \dots & 0 \\
0 & a_{21}^{(2)} & \dots & 0 & 0 & a_{22}^{(1)} & \dots & 0 & \dots\dots & 0 & a_{2s}^{(1)} & \dots & 0 \\
\vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\
0 & 0 & \dots & a_{21}^{(p)} & 0 & 0 & \dots & a_{22}^{(p)} & \dots\dots & 0 & 0 & \dots & a_{2s}^{(p)} \\
\vdots & \vdots & & \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots & & \vdots & \vdots & & \vdots \\
\vdots & \vdots & & \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots & & \vdots & \vdots & & \vdots \\
a_{s1}^{(1)} & 0 & \dots & 0 & a_{s2}^{(1)} & 0 & \dots & 0 & \dots\dots & a_{ss}^{(1)} & 0 & \dots & 0 \\
0 & a_{s1}^{(2)} & \dots & 0 & 0 & a_{s2}^{(1)} & \dots & 0 & \dots\dots & 0 & a_{ss}^{(1)} & \dots & 0 \\
\vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\
0 & 0 & \dots & a_{s1}^{(p)} & 0 & 0 & \dots & a_{s2}^{(p)} & \dots\dots & 0 & 0 & \dots & a_{ss}^{(p)}
\end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_1^{(1)} \\ n_1^{(2)} \\ \vdots \\ n_1^{(p)} \\ n_2^{(1)} \\ n_2^{(2)} \\ \vdots \\ n_2^{(p)} \\ \vdots \\ \vdots \\ n_s^{(1)} \\ n_s^{(2)} \\ \vdots \\ n_s^{(p)} \end{pmatrix}(t).$$

Označme nyní

$$\mathsf{B}_{ij} = \begin{pmatrix} a_{ij}^{(1)} & 0 & \dots & 0 \\ 0 & a_{ij}^{(2)} & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & a_{ij}^{(p)} \end{pmatrix}, \qquad \mathsf{B} = \begin{pmatrix} \mathsf{B}_{11} & \mathsf{B}_{12} & \dots & \mathsf{B}_{1s} \\ \mathsf{B}_{21} & \mathsf{B}_{22} & \dots & \mathsf{B}_{2s} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \mathsf{B}_{s1} & \mathsf{B}_{s2} & \dots & \mathsf{B}_{ss} \end{pmatrix}.$$

Rovnosti (1.12) pro $i = 1, 2, \dots, s$, $\ell = 1, 2, \dots, p$ tedy můžeme zapsat ve tvaru

$$\begin{pmatrix} \boldsymbol{m}_1 \\ \boldsymbol{m}_2 \\ \vdots \\ \boldsymbol{m}_s \end{pmatrix}(t) = \begin{pmatrix} \mathsf{B}_{11} & \mathsf{B}_{12} & \dots & \mathsf{B}_{1s} \\ \mathsf{B}_{21} & \mathsf{B}_{22} & \dots & \mathsf{B}_{2s} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \mathsf{B}_{s1} & \mathsf{B}_{s2} & \dots & \mathsf{B}_{ss} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \boldsymbol{n}_1 \\ \boldsymbol{n}_2 \\ \vdots \\ \boldsymbol{n}_s \end{pmatrix}(t)$$

nebo stručně $\boldsymbol{m}(t) = \mathsf{B}\boldsymbol{n}(t)$. Odtud a z rovnosti (1.12) nyní dostaneme model difúze

$$\boldsymbol{n}(t+1) = \mathsf{C}^r\mathsf{B}\boldsymbol{n}(t)$$

nebo podrobněji

$$\begin{pmatrix} \boldsymbol{n}_1 \\ \boldsymbol{n}_2 \\ \vdots \\ \boldsymbol{n}_s \end{pmatrix} (t+1) = \mathsf{C}^r \mathsf{B} \begin{pmatrix} \boldsymbol{n}_1 \\ \boldsymbol{n}_2 \\ \vdots \\ \boldsymbol{n}_s \end{pmatrix} (t). \tag{1.13}$$

1.3.3 Příklad

Uvažujme metapopulaci na dvou lokalitách strukturovanou do tří věkových tříd, tj. $s = 3$, $p = 2$. Obě lokality považujeme za stejně kvalitní, tedy specifické plodnosti i pravděpodobnosti přežití jsou na obou lokalitách stejné. Nechť plodní jsou jedinci druhé a třetí věkové třídy se specifickými fertilitami f_2 a f_3. Pravděpodobnost, že jedinci první, resp. druhé, věkové třídy přežijí projekční interval označíme p_1, resp. p_2. Jedinci třetí věkové třídy uhynou.

O době migrace budeme předpokládat, že je stejná jako délka projekčního intervalu. Novorozenci nemigrují a pravděpodobnost opuštění lokality závisí pouze na věkové třídě. Náročnost cesty z první lokality na druhou může být jiná než cesty naopak; může jít např. o migraci vodních organismů proti proudu a po proudu. Pro jedince z různých věkových tříd se však neliší.

Za těchto předpokladů můžeme vývoj uvažované metapopulace popisovat oběma uvedenými způsoby. V modelu popsaném v pododdílu 1.3.1 bude $d_1 = 0$, takže

$$\mathsf{A} = \begin{pmatrix} 0 & f_2 & f_3 \\ p_1 & 0 & 0 \\ 0 & p_2 & 0 \end{pmatrix}, \quad \mathsf{D} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 0 & d_2 & 0 \\ 0 & 0 & d_3 \end{pmatrix}, \quad \mathsf{K} = \begin{pmatrix} -1 & \kappa_{12} \\ \kappa_{21} & -1 \end{pmatrix}.$$

Projekční matice je tedy tvaru

$$\mathsf{K} \otimes \mathsf{DA} + \mathsf{I} \otimes \mathsf{A} = \begin{pmatrix} -1 & \kappa_{12} \\ \kappa_{21} & -1 \end{pmatrix} \otimes \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ d_2 p_1 & 0 & 0 \\ 0 & d_3 p_2 & 0 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix} \otimes \begin{pmatrix} 0 & f_2 & f_3 \\ p_1 & 0 & 0 \\ 0 & p_2 & 0 \end{pmatrix} =$$

$$= \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ -d_2 p_1 & 0 & 0 & \kappa_{12} d_2 p_1 & 0 & 0 \\ 0 & -d_3 p_2 & 0 & 0 & \kappa_{12} d_3 p_2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \kappa_{21} d_2 p1 & 0 & 0 & -d_2 p1 & 0 & 0 \\ 0 & \kappa_{21} d_3 p_2 & 0 & 0 & -d_3 p_2 & 0 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 0 & f_2 & f_3 & 0 & 0 & 0 \\ p_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & p_2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & f_2 & f_3 \\ 0 & 0 & 0 & p_1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & p_2 & 0 \end{pmatrix} =$$

$$= \begin{pmatrix} 0 & f_2 & f_3 & 0 & 0 & 0 \\ (1-d_1)p_1 & 0 & 0 & \kappa_{12} d_2 p_1 & 0 & 0 \\ 0 & (1-d_3)p_2 & 0 & 0 & \kappa_{12} d_3 p_2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & f_2 & f_3 \\ \kappa_{21} d_2 p_1 & 0 & 0 & (1-d_2)p_1 & 0 & 0 \\ 0 & \kappa_{21} d_3 p_2 & 0 & 0 & (1-d_3)p_2 & 0 \end{pmatrix}.$$

Při označení

$$\tilde{\mathsf{A}} = \begin{pmatrix} 0 & f_2 & f_3 \\ (1-d_2)p_1 & 0 & 0 \\ 0 & (1-d_3)p_2 & 0 \end{pmatrix},$$

$$\mathsf{M}_{12} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ \kappa_{12}d_2p_1 & 0 & 0 \\ 0 & \kappa_{12}d_3p_2 & 0 \end{pmatrix}, \qquad \mathsf{M}_{21} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ \kappa_{21}d_2p_1 & 0 & 0 \\ 0 & \kappa_{21}d_3p_2 & 0 \end{pmatrix}$$

můžeme model (1.13) zapsat ve tvaru

$$\begin{pmatrix} \boldsymbol{n}^{(1)} \\ \boldsymbol{n}^{(2)} \end{pmatrix}(t+1) = \begin{pmatrix} \tilde{\mathsf{A}} & \mathsf{M}_{12} \\ \mathsf{M}_{21} & \tilde{\mathsf{A}} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \boldsymbol{n}^{(1)} \\ \boldsymbol{n}^{(2)} \end{pmatrix}(t);$$

matice $\tilde{\mathsf{A}}$ popisuje plodnosti a přežívání nemigrujících jedinců, matice M_{12} a M_{21} popisují migrace.

V modelu popsaném v pododdílu 1.3.2 bude $r = 1$, $\mathsf{A}^{(1)} = \mathsf{A}^{(2)} = \mathsf{A}$, $c_1^{21} = c_1^{12} = 0$, $c_1^{11} = c_1^{22} = 1$, $c_2^{12} = d_2\kappa_{12}$, $c_2^{21} = d_2\kappa_{21}$, $c_2^{11} = c_2^{22} = 1 - d_2$, $c_3^{12} = d_3\kappa_{12}$, $c_3^{21} = d_3\kappa_{21}$, $c_3^{11} = c_3^{22} = 1 - d_3$, takže

$$\mathsf{B}_{11} = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}, \quad \mathsf{B}_{12} = \begin{pmatrix} f_2 & 0 \\ 0 & f_2 \end{pmatrix}, \quad \mathsf{B}_{13} = \begin{pmatrix} f_3 & 0 \\ 0 & f_3 \end{pmatrix},$$

$$\mathsf{B}_{21} = \begin{pmatrix} p_1 & 0 \\ 0 & p_1 \end{pmatrix}, \quad \mathsf{B}_{22} = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}, \quad \mathsf{B}_{23} = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix},$$

$$\mathsf{B}_{31} = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}, \quad \mathsf{B}_{32} = \begin{pmatrix} p_2 & 0 \\ 0 & p_2 \end{pmatrix}, \quad \mathsf{B}_{33} = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix},$$

$$\mathsf{C}_1 = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}, \quad \mathsf{C}_2 = \begin{pmatrix} 1-d_2 & d_2\kappa_{12} \\ d_2\kappa_{21} & 1-d_2 \end{pmatrix}, \quad \mathsf{C}_3 = \begin{pmatrix} 1-d_3 & d_3\kappa_{12} \\ \kappa_{21}d_3 & 1-d_3 \end{pmatrix}$$

a projekční matice je tvaru

$$\begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1-d_2 & d_2\kappa_{12} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & d_2\kappa_{21} & 1-d_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1-d_3 & d_3\kappa_{12} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & d_3\kappa_{21} & 1-d_3 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 & 0 & f_2 & 0 & f_3 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & f_2 & 0 & f_3 \\ p_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & p_1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & p_2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & p_2 & 0 & 0 \end{pmatrix} =$$

$$= \begin{pmatrix} 0 & 0 & f_2 & 0 & f_3 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & f_2 & 0 & f_3 \\ (1-d_2)p_1 & d_2\kappa_{12}p_1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ d_2\kappa_{21}p_1 & (1-d_2)p_1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & (1-d_3)p_2 & d_3\kappa_{12}p_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & d_3\kappa_{21}p_2 & (1-d_3)p_2 & 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

Při označení

$$\mathsf{F}_2 = \begin{pmatrix} f_2 & 0 \\ 0 & f_2 \end{pmatrix}, \quad \mathsf{F}_3 = \begin{pmatrix} f_3 & 0 \\ 0 & f_3 \end{pmatrix},$$

$$\mathsf{P}_1 = \begin{pmatrix} (1-d_2)p_1 & d_2\kappa_{12}p_1 \\ d_2\kappa_{21}p_1 & (1-d_2)p_1 \end{pmatrix}, \quad \mathsf{P}_2 = \begin{pmatrix} (1-d_3)p_2 & d_3\kappa_{12}p_1 \\ d_3\kappa_{21}p_2 & (1-d_3)p_2 \end{pmatrix}$$

můžeme model (1.13) zapsat ve tvaru

$$\begin{pmatrix} \boldsymbol{n}_1 \\ \boldsymbol{n}_2 \\ \boldsymbol{n}_3 \end{pmatrix}(t+1) = \begin{pmatrix} \mathsf{O} & \mathsf{F}_2 & \mathsf{F}_3 \\ \mathsf{P}_1 & \mathsf{O} & \mathsf{O} \\ \mathsf{O} & \mathsf{P}_2 & \mathsf{O} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \boldsymbol{n}_1 \\ \boldsymbol{n}_2 \\ \boldsymbol{n}_3 \end{pmatrix}(t).$$

Matice F_2, resp. F_3, vyjadřuje plodnosti druhé, resp. třetí, věkové třídy, matice P_1, resp. P_2, popisuje přežívání migrujících i nemigrujících jedinců druhé, resp. třetí, věkové třídy; $(\mathsf{P}_i)_{\ell j}$ je pravděpodobnost úspěšné migrace jedinců $(i+1)$-té věkové třídy migrujících z j-té lokality na ℓ-tou, tj. v případě $\ell = j$ pravděpodobnost přežití a setrvání na lokalitě. Projekční matice modelu je v tomto případě blokově Leslieho typu.

Pokud budeme předpokládat, že náročnost cesty mezi lokalitami nezávisí na směru, tj. $\kappa_{12} = \kappa_{21} = \kappa$, dostaneme

$$\mathsf{M}_{12} = \mathsf{M}_{21} = \mathsf{M} = \kappa \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ d_2 p_1 & 0 & 0 \\ 0 & d_3 p_2 & 0 \end{pmatrix}$$

První model můžeme zapsat ve tvaru

$$\begin{pmatrix} \boldsymbol{n}^{(1)} \\ \boldsymbol{n}^{(2)} \end{pmatrix}(t+1) = \left[\begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 0 \end{pmatrix} \otimes \mathsf{M} + \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix} \otimes \tilde{\mathsf{A}} \right] \begin{pmatrix} \boldsymbol{n}^{(1)} \\ \boldsymbol{n}^{(2)} \end{pmatrix}(t)$$

a druhý

$$\begin{pmatrix} \boldsymbol{n}_1 \\ \boldsymbol{n}_2 \\ \boldsymbol{n}_3 \end{pmatrix}(t+1) = \left[\mathsf{M} \otimes \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 0 \end{pmatrix} + \tilde{\mathsf{A}} \otimes \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix} \right] \begin{pmatrix} \boldsymbol{n}_1 \\ \boldsymbol{n}_2 \\ \boldsymbol{n}_3 \end{pmatrix}(t).$$

Kapitola 2

Modely s konstantní projekční maticí

2.1 Příklad — populace rozdělená na juvenily a dospělce

Maticový populační model $\boldsymbol{n}(t+1) = \mathsf{A}\boldsymbol{n}(t)$ je vlastně vektorová lineární diferenční rovnice neboli systém lineárních autonomních diferenčních rovnic. Její řešení ukážeme nejprve na jednoduchém příkladu — na modelu populace rozdělené na juvenilní a plodné jedince, tj. na rovnici (9), nebo rozepsané do složek (7) a (8). Místo podmínek (6) budeme uvažovat mírně slabší podmínky

$$0 < \sigma_1 \leq 1, \quad 0 \leq \sigma_2 \leq 1, \quad 0 < \gamma \leq 1, \quad 0 < \varphi, \tag{2.1}$$

abychom z úvah nevyloučili „klasické Fibonacciovy králíky“.

Z rovnice (7) vyjádříme

$$n_2(t) = \frac{1}{\varphi}\big(n_1(t+1) - \sigma_1(1-\gamma)n_1(t)\big) \tag{2.2}$$

a dosadíme do (8)

$$n_2(t+1) = \sigma_1\gamma n_1(t) + \frac{\sigma_2}{\varphi}\big(n_1(t+1) - \sigma_1(1-\gamma)n_1(t)\big).$$

V rovnici (7) dosadíme $t+1$ za t a dále do ní dosadíme z předchozí rovnosti:

$$\begin{aligned} n_1(t+2) &= \sigma_1(1-\gamma)n_1(t+1) + \varphi n_2(t+1) = \\ &= \sigma_1(1-\gamma)n_1(t+1) + \varphi\sigma_1\gamma n_1(t) + \sigma_2\big(n_1(t+1) - \sigma_1(1-\gamma)n_1(t)\big) = \\ &= \big(\sigma_1(1-\gamma) + \sigma_2\big)n_1(t+1) + \big(\varphi\sigma_1\gamma - (1-\gamma)\sigma_1\sigma_2\big)n_1(t). \end{aligned}$$

První složka řešení systému (9) diferenčních rovnic prvního řádu je tedy řešením lineární diferenční rovnice druhého řádu

$$n_1(t+2) = \big(\sigma_1(1-\gamma) + \sigma_2\big)n_1(t+1) + \big(\varphi\sigma_1\gamma - (1-\gamma)\sigma_1\sigma_2\big)n_1(t). \tag{2.3}$$

Její charakteristickou rovnicí je kvadratická rovnice

$$\lambda^2 - \big(\sigma_1(1-\gamma) + \sigma_2\big)\lambda + \big((1-\gamma)\sigma_1\sigma_2 - \varphi\sigma_1\gamma\big) = 0, \tag{2.4}$$

která má diskriminant

$$D = \big(\sigma_1(1-\gamma)+\sigma_2\big)^2 - 4\big((1-\gamma)\sigma_1\sigma_2 - \varphi\sigma_1\gamma\big) = \big(\sigma_1(1-\gamma)-\sigma_2\big)^2 + 4\varphi\sigma_1\gamma. \tag{2.5}$$

Vzhledem k předpokladům (2.1) je $D > \big(\sigma_1(1-\gamma)-\sigma_2\big)^2 \geq 0$, takže charakteristická rovnice (2.4) má dva reálné různé kořeny

$$\lambda_1 = \frac{\sigma_1(1-\gamma)+\sigma_2+\sqrt{D}}{2}, \qquad \lambda_2 = \frac{\sigma_1(1-\gamma)+\sigma_2-\sqrt{D}}{2}. \tag{2.6}$$

Kořeny λ_1 a λ_2 zřejmě splňují nerovnosti

$$\lambda_1 > 0, \qquad \lambda_1 \geq |\lambda_2|, \qquad \lambda_1 - \lambda_2 > 0. \tag{2.7}$$

Poznamenejme, že rovnost $\lambda_1 = |\lambda_2|$, tj. $\lambda_1 = -\lambda_2$ nastane právě tehdy, když $\sigma_1(1-\gamma) = -\sigma_2$, tedy vzhledem k (2.1) právě tehdy, když $\sigma_2 = 0$ a $\gamma = 1$. Lineární diferenční rovnice druhého řádu (rekurentní formule) (2.3) má obecné řešení

$$n_1(t) = a\lambda_1^t + b\lambda_2^t.$$

Konstanty a, b získáme z počátečních podmínek. Předpokládejme, že známe počáteční hodnoty $n_1(0)$ a $n_2(0)$. Velikost složek populace nemůže být záporná a celková velikost existující populace je kladná, platí

$$n_1(0) \geq 0, \quad n_2(0) \geq 0, \quad n_1(0) + n_2(0) > 0. \tag{2.8}$$

Z rovnosti (2.2) dostaneme $n_1(1) = \sigma_1(1-\gamma)n_1(0) + \varphi n_2(0)$. Známe tedy hodnoty $n_1(0)$ a $n_1(1)$, které musí splňovat rovnosti

$$\begin{aligned} n_1(0) &= a + b \\ n_1(1) &= a\lambda_1 + b\lambda_2. \end{aligned}$$

Řešením tohoto systému rovnic pro neznámé parametry a, b je

$$a = \frac{n_1(1) - \lambda_2 n_1(0)}{\lambda_1 - \lambda_2}, \quad b = \frac{\lambda_1 n_1(0) - n_1(1)}{\lambda_1 - \lambda_2},$$

takže

$$n_1(t) = \frac{n_1(1) - \lambda_2 n_1(0)}{\lambda_1 - \lambda_2}\lambda_1^t + \frac{\lambda_1 n_1(0) - n_1(1)}{\lambda_1 - \lambda_2}\lambda_2^t.$$

Druhou složku řešení systému (9) dostaneme dosazením vypočítané první složky do rovnosti (2.2):

$$n_2(t) = \frac{\big(n_1(1) - \lambda_2 n_1(0)\big)\big(\lambda_1 - \sigma_1(1-\gamma)\big)}{\varphi(\lambda_1 - \lambda_2)}\lambda_1^t + \frac{\big(\lambda_1 n_1(0) - n_1(1)\big)\big(\lambda_2 - \sigma_1(1-\gamma)\big)}{\varphi(\lambda_1 - \lambda_2)}\lambda_2^t.$$

Řešení systému (9) tedy je

$$n_1(t) = \frac{\sigma_1(1-\gamma)n_1(0) + \varphi n_2(0) - \lambda_2 n_1(0)}{\lambda_1 - \lambda_2}\lambda_1^t + \frac{\lambda_1 n_1(0) - \sigma_1(1-\gamma)n_1(0) - \varphi n_2(0)}{\lambda_1 - \lambda_2}\lambda_2^t,$$

$$n_2(t) = \frac{\big(\sigma_1(1-\gamma)n_1(0) + \varphi n_2(0) - \lambda_2 n_1(0)\big)\big(\lambda_1 - \sigma_1(1-\gamma)\big)}{\varphi(\lambda_1 - \lambda_2)}\lambda_1^t +$$

$$+\frac{\big(\lambda_1 n_1(0)-\sigma_1(1-\gamma)n_1(0)-\varphi n_2(0)\big)\big(\lambda_2-\sigma_1(1-\gamma)\big)}{\varphi(\lambda_1-\lambda_2)}\lambda_2^t,$$

kde λ_1 a λ_2 jsou dány rovnostmi (2.5) a (2.6). Řešení systému (9) lze také stručně zapsat ve tvaru

$$\boldsymbol{n}(t)=\alpha\lambda_1^t\boldsymbol{w}^{(1)}+\beta\lambda_2^t\boldsymbol{w}^{(2)}=\lambda_1^t\left(\alpha\boldsymbol{w}^{(1)}+\beta\left(\frac{\lambda_2}{\lambda_1}\right)^t\boldsymbol{w}^{(2)}\right), \tag{2.9}$$

kde

$$\alpha=\frac{\big(\sigma_1(1-\gamma)-\lambda_2\big)n_1(0)+\varphi n_2(0)}{\lambda_1-\lambda_2},\quad \beta=\frac{\big(\lambda_1-\sigma_1(1-\gamma)\big)n_1(0)-\varphi n_2(0)}{\lambda_1-\lambda_2},$$

$$\boldsymbol{w}^{(1)}=\begin{pmatrix}w_1^{(1)}\\ w_2^{(1)}\end{pmatrix}=\frac{1}{\varphi}\begin{pmatrix}\varphi\\ \lambda_1-\sigma_1(1-\gamma)\end{pmatrix},\quad \boldsymbol{w}^{(2)}=\begin{pmatrix}w_1^{(2)}\\ w_2^{(2)}\end{pmatrix}=\frac{1}{\varphi}\begin{pmatrix}\varphi\\ \lambda_2-\sigma_1(1-\gamma)\end{pmatrix}.$$

Přímým výpočtem můžeme ověřit, že λ_1, λ_2 jsou vlastními hodnotami matice A a vektory $\boldsymbol{w}^{(1)}$, $\boldsymbol{w}^{(2)}$ jsou příslušné vlastní vektory. Z rovností (2.5), (2.6) a nerovností (2.1) dostaneme

$$\lambda_1-\sigma_1(1-\gamma)=\frac{-\sigma_1(1-\gamma)+\sigma_2+\sqrt{\big(\sigma_2-\sigma_1(1-\gamma)\big)^2+4\varphi\sigma_1\gamma}}{2}>0,$$

$$\sigma_1(1-\gamma)-\lambda_2=\frac{\sigma_1(1-\gamma)-\sigma_2+\sqrt{\big(\sigma_1(1-\gamma)-\sigma_2\big)^2+4\varphi\sigma_1\gamma}}{2}>0.$$

Z těchto nerovností plyne

$$w_1^{(1)}>0,\quad w_2^{(1)}>0,\qquad w_1^{(2)}>0,\quad w_2^{(2)}<0. \tag{2.10}$$

Ze druhé z nich spolu s nerovnostmi (2.7) a (2.8) plyne

$$\alpha>0. \tag{2.11}$$

Z vyjádření řešení (2.9) dostaneme

$$\frac{1}{\lambda_1^t}\boldsymbol{n}(t)-\alpha\boldsymbol{w}^{(1)}=\beta\left(\frac{\lambda_2}{\lambda_1}\right)^t\boldsymbol{w}^{(2)}. \tag{2.12}$$

Označme dále

$$q(t)=\frac{n_1(t)}{n_2(t)}=\frac{\alpha w_1^{(1)}\lambda_1^t+\beta w_1^{(2)}\lambda_2^t}{\alpha w_2^{(1)}\lambda_1^t+\beta w_2^{(2)}\lambda_2^t}=\frac{w_1^{(1)}+\dfrac{\beta}{\alpha}w_1^{(2)}\left(\dfrac{\lambda_2}{\lambda_1}\right)^t}{w_2^{(1)}+\dfrac{\beta}{\alpha}w_2^{(2)}\left(\dfrac{\lambda_2}{\lambda_1}\right)^t}$$

poměr velikostí složek populace (daných rovností (2.9)) v čase t. Nerovnosti (2.7), (2.10) a (2.11) ukazují, že veličina $q(t)$ je definována korektně.

Nechť $\lambda_1\neq|\lambda_2|$, tj. $\sigma_2>0$ nebo $\gamma=1$. Podle nerovností (2.7) je $\lambda_1>|\lambda_2|$ a tedy

$$\lim_{t\to\infty}\left(\frac{\lambda_2}{\lambda_1}\right)^t=0.$$

V tomto případě je

$$\lim_{t\to\infty}\left(\frac{1}{\lambda_1^t}\boldsymbol{n}(t)-\alpha\boldsymbol{w}^{(1)}\right)=0, \tag{2.13}$$

tj. funkce $\boldsymbol{n}(t)$ a $\alpha\lambda_1^t\boldsymbol{w}^{(1)}$ jsou asymptoticky ekvivalentní, a

$$\lim_{t\to\infty} q(t)=\frac{w_1^{(1)}}{w_2^{(1)}}.$$

Pokud navíc $\lambda_2=0$, což podle (2.5) a (2.6) nastane právě tehdy, když $\sigma_2(1-\gamma)=\varphi\gamma$, pak

$$\boldsymbol{n}(t)=\alpha\lambda_1^t\boldsymbol{w}^{(1)} \quad \text{pro } t=1,2,3,\ldots \tag{2.14}$$

a

$$q(t)=\frac{w_1^{(1)}}{w_2^{(1)}} \quad \text{pro } t=1,2,3,\ldots.$$

Je-li $\lambda_1=|\lambda_2|$, tj. $\lambda_1=-\lambda_2$ podle (2.7), pak $\dfrac{\lambda_1}{\lambda_2}=-1$, takže

$$q(t)=\frac{w_1^{(1)}+\dfrac{\beta}{\alpha}w_1^{(2)}(-1)^t}{w_2^{(1)}+\dfrac{\beta}{\alpha}w_2^{(2)}(-1)^t}, \qquad q(t+2)=q(t).$$

Dále

$$\frac{1}{\lambda_1^t}\boldsymbol{n}(t)-\alpha\boldsymbol{w}^{(1)}=\beta(-1)^t\boldsymbol{w}^{(2)}.$$

Pro velikost vektoru na pravé straně této rovnosti vzhledem k (2.10) platí

$$\left\|\frac{1}{\lambda_1^t}\boldsymbol{n}(t)-\alpha\boldsymbol{w}^{(1)}\right\|_1=\beta\left\|\boldsymbol{w}^{(2)}\right\|_1=\beta\left(w_1^{(2)}-w_2^{(2)}\right). \tag{2.15}$$

Velikost vektoru $\boldsymbol{n}(t)$ řešení rovnice (9) tedy v každém případě podle rovností (2.13), (2.14) a (2.15) splňuje asymptotickou rovnost

$$\|\boldsymbol{n}(t)\|_1=O(\lambda_1^t); \tag{2.16}$$

velikost populace se „po dostatečně dlouhém vývoji chová jako geometrická posloupnost s kvocientem λ_1“.

Dosud provedené výpočty můžeme shrnout:

- Matice A v rovnici (9) má dvě reálné různé vlastní hodnoty λ_1, λ_2 takové, že

$$\lambda_1>0, \qquad \lambda_1\geq|\lambda_2|.$$

- Vlastní vektor $\boldsymbol{w}^{(1)}$ příslušný k vlastní hodnotě λ_1 má obě složky kladné.
- Řešení rovnice (9) je dáno formulí (2.9). Přitom $\boldsymbol{w}^{(1)}$ a $\boldsymbol{w}^{(2)}$ jsou vlastní vektory příslušné k vlastním hodnotám λ_1 a λ_2 matice A, parametry $\alpha>0$ a β závisí na počátečních podmínkách $n_1(0)$, $n_2(0)$.

- Řešení $\boldsymbol{n}(t)$ rovnice (9) je asymptoticky ekvivalentní s geometrickou posloupností s kvocientem λ_1.
- Pokud $\lambda_1 > |\lambda_2|$, pak poměr složek vektoru řešení $\boldsymbol{n}(t)$ konverguje k poměru složek vlastního vektoru $\boldsymbol{w}^{(1)}$ příslušného k vlastní hodnotě λ_1.
  Pokud $\lambda_1 = -\lambda_2$, pak poměr složek vektoru řešení $\boldsymbol{n}(t)$ se periodicky mění, perioda je rovna 2.

Kladná vlastní hodnota λ_1 matice A (dominantní vlastní hodnota) tedy představuje růstový koeficient populace. V případě populace iteroparní ($\sigma_2 > 0$) nebo populace se zpožděným dospíváním ($\gamma < 1$) se poměr velikostí jednotlivých tříd v průběhu vývoje ustálí; složky normovaného vlastního vektoru příslušného k dominantní vlastní hodnotě, tj. vektoru

$$\frac{1}{\left\|\boldsymbol{w}^{(1)}\right\|_1}\boldsymbol{w}^{(1)} = \frac{1}{w_1^{(1)} + w_2^{(1)}}\boldsymbol{w}^{(1)}$$

představují relativní zastoupení jednotlivých tříd, tedy stabilizovanou strukturu populace.

Výsledky lze také ilustrovat několika konkrétními případy. Za jednotku času (délku projekčního intervalu) zvolíme dobu potřebnou k „vyprodukování“ jednoho potomka. Bude tedy $\varphi = 1$. Za počáteční hodnoty zvolíme $n_1(0) = 0$, $n_2(0) = 1$, tedy stejně jako v případě Fibonacciových králíků začínáme s jedním plodným párem. Platí tedy

$$\alpha = \frac{1}{\lambda_1 - \lambda_2} = -\beta$$

a řešení je tvaru

$$\begin{aligned}
n_1(t) &= \frac{1}{\lambda_1 - \lambda_2}\left(\lambda_1^t - \lambda_2^t\right),\\
n_2(t) &= \frac{1}{\lambda_1 - \lambda_2}\left(\lambda_1^t\big(\lambda_1 - \sigma_1(1-\gamma)\big) - \lambda_2^t\big(\lambda_2 - \sigma_1(1-\gamma)\big)\right),
\end{aligned}$$

kde

$$\lambda_{1,2} = \frac{\sigma_1(1-\gamma) + \sigma_2 \pm \sqrt{D}}{2}, \qquad D = \big(\sigma_1(1-\gamma) - \sigma_2\big)^2 + 4\sigma_1\gamma.$$

Výsledky pro několik zvolených hodnot parametrů jsou shrnuty v tabulce 2.1. Vidíme, že celková velikost populace může neomezeně růst, klesat k nule (populace vymírá), konvergovat k nějaké hodnotě, případně této hodnoty bezprostředně dosáhnout. V případě, že populace není semelparní s bezprostředním dospíváním, struktura populace (relativní zastoupení jednotlivých složek) konverguje k nějaké hodnotě; k této hodnotě struktura konverguje monotonně nebo s tlumenými oscilacemi, případně jí dosáhne hned v prvním časovém kroku.

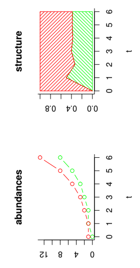
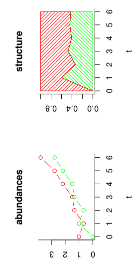
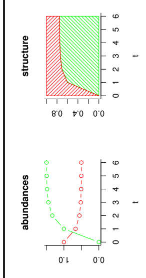
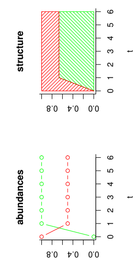
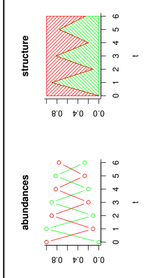
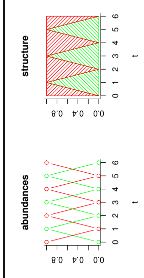
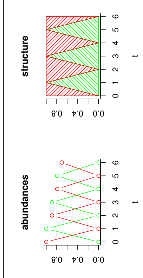
2.2 Řešení projekční rovnice

Budeme řešit projekční rovnici

$$\boldsymbol{n}(t+1) = \mathsf{A}\boldsymbol{n}(t) \tag{2.17}$$

s konstantní projekční maticí A typu $k \times k$. Předpokládejme, že známe počáteční strukturu populace $\boldsymbol{n}(0)$. Pak platí

$$\begin{aligned}
\boldsymbol{n}(1) &= \mathsf{A}\boldsymbol{n}(0),\\
\boldsymbol{n}(2) &= \mathsf{A}\boldsymbol{n}(1) = \mathsf{A}\mathsf{A}\boldsymbol{n}(0) = \mathsf{A}^2\boldsymbol{n}(0),\\
\boldsymbol{n}(3) &= \mathsf{A}\boldsymbol{n}(2) = \mathsf{A}\mathsf{A}^2\boldsymbol{n}(0) = \mathsf{A}^3\boldsymbol{n}(0),
\end{aligned}$$

σ_1	σ_2	γ	A	λ_1	λ_2	$\boldsymbol{n}(t)$	$\lim\limits_{t\to\infty} \lVert\boldsymbol{n}(t)\rVert_1$	$\lim\limits_{t\to\infty} \frac{n_1(t)}{n_2(t)}$	
1	1	1	$\begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 1 \end{pmatrix}$	$\frac{1+\sqrt{5}}{2}$	$\frac{1-\sqrt{5}}{2}$	$n_1(t) = \frac{\sqrt{5}}{5}\left(\left(\frac{1+\sqrt{5}}{2}\right)^t - \left(\frac{1-\sqrt{5}}{2}\right)^t\right)$ $n_2(t) = \frac{\sqrt{5}}{5}\left(\left(\frac{1+\sqrt{5}}{2}\right)^{t+1} - \left(\frac{1-\sqrt{5}}{2}\right)^{t+1}\right)$	∞	$\frac{\sqrt{5}-1}{2}$	
$\frac{8}{9}$	$\frac{2}{3}$	1	$\begin{pmatrix} 0 & 1 \\ \frac{8}{9} & \frac{2}{3} \end{pmatrix}$	$\frac{4}{3}$	$\frac{2}{3}$	$n_1(t) = \left(\frac{2}{3}\right)^{t-1}\left(2^t - 1\right)$ $n_2(t) = \left(\frac{2}{3}\right)^{t}\left(2^{t+1} - 1\right)$	∞	$\frac{3}{4}$	
$\frac{7}{9}$	$\frac{2}{3}$	$\frac{1}{7}$	$\begin{pmatrix} \frac{2}{3} & 1 \\ \frac{1}{9} & \frac{2}{3} \end{pmatrix}$	1	$\frac{1}{3}$	$n_1(t) = \frac{3}{2}\left(1 - \left(\frac{1}{3}\right)^t\right)$ $n_2(t) = \frac{1}{2}\left(1 + \left(\frac{1}{3}\right)^t\right)$	2	3	
$\frac{3}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{3}$	$\begin{pmatrix} \frac{1}{2} & 1 \\ \frac{1}{4} & \frac{1}{2} \end{pmatrix}$	1	0	$n_1(t) = \begin{cases} 0, & t = 0 \\ 1, & t \geq 1 \end{cases}$ $n_2(t) = \begin{cases} 1, & t = 0 \\ \frac{1}{2}, & t \geq 1 \end{cases}$	$\frac{3}{2}$	2	
$\frac{8}{9}$	$\frac{1}{9}$	1	$\begin{pmatrix} 0 & 1 \\ \frac{8}{9} & \frac{1}{9} \end{pmatrix}$	1	$-\frac{8}{9}$	$n_1(t) = \frac{9}{17}\left(1 - (-\frac{8}{9})^t\right)$ $n_2(t) = \frac{9}{17}(1 - (-\frac{8}{9})^{t+1})$	$\frac{18}{17}$	1	
1	0	1	$\begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 0 \end{pmatrix}$	1	-1	$n_1(t) = \frac{1}{2}(1 - (-1)^t)$ $n_2(t) = \frac{1}{2}(1 + (-1)^t)$	1	neexistuje	
$\frac{8}{9}$	0	1	$\begin{pmatrix} 0 & 1 \\ \frac{8}{9} & 0 \end{pmatrix}$	$\frac{2\sqrt{2}}{3}$	$-\frac{2\sqrt{2}}{3}$	$n_1(t) = \frac{\sqrt{2}}{4}\left(\frac{2\sqrt{2}}{3}\right)^t(1 - (-1)^t)$ $n_2(t) = \frac{\sqrt{2}}{4}\left(\frac{2\sqrt{2}}{3}\right)^{t+1}(1 + (-1)^t)$	0	neexistuje	

Tabulka 2.1: Speciální případy modelu (9) a jejich řešení. Ve všech modelech jsou počáteční podmínky $n_1(0) = 0$, $n_2(0) = 1$ a plodnost $\varphi = 1$. Graf nalevo zobrazuje průběh velikostí složek populace; velikost skupiny juvenilních jedinců n_1 je vyznačena zeleně, velikost skupiny plodných jedinců n_2 je vyznačena červeně. Graf napravo zobrazuje vývoj relativního zastoupení jednotlivých složek populace; juvenilní zeleně, plodná červeně.

atd. Obecně $\boldsymbol{n}(t) = \mathsf{A}\mathsf{A}^{t-1}\boldsymbol{n}(0)$ a tedy

$$\boldsymbol{n}(t) = \mathsf{A}^t\boldsymbol{n}(0). \tag{2.18}$$

Přímým dosazením do rovnice (2.17) se lze přesvědčit, že $\boldsymbol{n}(t)$ dané rovností (2.18) je skutečně řešením projekční rovnice (2.17).

Dále budeme předpokládat, že matice A v rovnici (2.17) má k různých vlastních hodnot. Z hlediska aplikací tento předpoklad není omezující. Aby totiž matice A měla násobnou vlastní hodnotu, musí její prvky splňovat určitou rovnost. Jinak řečeno, množina všech matic typu $k \times k$ majících násobné vlastní hodnoty tvoří varietu dimenze menší než k^2 v prostoru $\mathbb{R}^{k^2}$; poněvadž k^2-rozměrná míra takové variety je nulová, je (geometrická) pravděpodobnost jevu, že matice A bude mít násobné vlastní hodnoty, také nulová.

Nechť různé vlastní hodnoty $\lambda_1, \lambda_2, \ldots, \lambda_k$ projekční matice A jsou uspořádány tak, že

$$|\lambda_1| \geq |\lambda_2| \geq \cdots \geq |\lambda_k|;$$

poněvadž matice A je nezáporná platí $\lambda_1 \in \mathbb{R}$, $\lambda_1 \geq 0$, a tedy $|\lambda_1| = \lambda_1$. Označme $\boldsymbol{w}^{(j)}$ vlastní vektor matice A příslušný k vlastní hodnotě λ_j, $j = 1, 2, \ldots, k$. Z předpokládané různosti vlastních hodnot plyne, že vektory $\boldsymbol{w}^{(1)}, \boldsymbol{w}^{(2)}, \ldots, \boldsymbol{w}^{(k)}$ tvoří bázi prostoru $\mathbb{R}^k$. Existují tedy konstanty $c_1, c_2, \ldots, c_k$ takové, že

$$\boldsymbol{n}(0) = c_1\boldsymbol{w}^{(1)} + c_2\boldsymbol{w}^{(2)} + \cdots + c_k\boldsymbol{w}^{(k)}.$$

Dosazením tohoto vyjádření do rovnosti (2.18) dostaneme

$$\begin{aligned}\boldsymbol{n}(t) = \mathsf{A}^t\boldsymbol{n}(0) &= \sum_{j=1}^{k} \mathsf{A}^t c_j\boldsymbol{w}^{(j)} = \sum_{j=1}^{k} c_j\mathsf{A}^{t-1}\mathsf{A}\boldsymbol{w}^{(j)} = \sum_{j=1}^{k} c_j\mathsf{A}^{t-1}\lambda_j\boldsymbol{w}^{(j)} = \\ &= \sum_{j=1}^{k} c_j\lambda_j\mathsf{A}^{t-2}\mathsf{A}\boldsymbol{w}^{(j)} = \sum_{j=1}^{k} c_j\lambda_j\mathsf{A}^{t-2}\lambda_j\boldsymbol{w}^{(j)} = \sum_{j=1}^{k} c_j\lambda_j^2\mathsf{A}^{t-2}\boldsymbol{w}^{(j)} = \cdots = \sum_{j=1}^{k} c_j\lambda_j^t\boldsymbol{w}^{(j)}.\end{aligned}$$

Dostáváme tedy řešení rovnice (2.17) ve tvaru

$$\boldsymbol{n}(t) = \sum_{j=1}^{k} c_j\lambda_j^t\boldsymbol{w}^{(j)}. \tag{2.19}$$

Položme nyní

$$\mathsf{W} = \left(\boldsymbol{w}^{(1)}, \boldsymbol{w}^{(2)}, \ldots, \boldsymbol{w}^{(k)}\right)^{\mathsf{T}},$$

$$\Lambda = \operatorname{diag}(\lambda_1, \lambda_2, \ldots, \lambda_k) = (\delta_{ij}\lambda_j) = \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 & \ldots & 0 \\ 0 & \lambda_2 & \ldots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \ldots & \lambda_k \end{pmatrix};$$

W je matice, jejíž sloupce jsou vlastní vektory matice A, Λ je diagonální matice s vlastními hodnotami matice A na diagonále. Pak platí

$$(\mathsf{A}\mathsf{W})_{ij} = \left(\mathsf{A}\boldsymbol{w}^{(j)}\right)_i = \left(\lambda_j\boldsymbol{w}^{(j)}\right)_i = \lambda_j w_i^{(j)},$$

$$(\mathsf{W\Lambda})_{ij} = \sum_{l=1}^{k} w_i^{(l)} \delta_{lj} \lambda_j = \lambda_j w_i^{(j)},$$

a tedy

$$\mathsf{AW} = \mathsf{W\Lambda}. \tag{2.20}$$

Poněvadž sloupce matice W tvoří bázi prostoru $\mathbb{R}^k$, jsou lineárně nezávislé a tedy matice W je regulární. Z předchozí rovnosti proto dostaneme

$$\mathsf{A} = \mathsf{W\Lambda W}^{-1}, \tag{2.21}$$

dále $\mathsf{W}^{-1}\mathsf{A} = \mathsf{\Lambda W}^{-1}$ a po transpozici

$$\mathsf{A}^\mathsf{T}\mathsf{W}^{T-1} = \mathsf{W}^{T-1}\mathsf{\Lambda};$$

symbol W^{T-1} označuje matici $\left(\mathsf{W}^{-1}\right)^\mathsf{T} = \left(\mathsf{W}^\mathsf{T}\right)^{-1}$. Porovnáním s rovností (2.20) vidíme, že sloupce matice W^{T-1} jsou vlastní vektory transponované matice A^T, která má stejné vlastní hodnoty jako původní matice A. Je-li tedy $\mathsf{W}^{T-1} = \left(\boldsymbol{v}^{(1)}, \boldsymbol{v}^{(2)}, \ldots, \boldsymbol{v}^{(k)}\right)$, pak

$$\mathsf{A}^\mathsf{T}\boldsymbol{v}^{(j)} = \lambda_j \boldsymbol{v}^{(j)},$$

neboli

$$\boldsymbol{v}^{(j)\mathsf{T}}\mathsf{A} = \lambda_j \boldsymbol{v}^{(j)\mathsf{T}};$$

jinak řečeno, řádky matice W^{-1} jsou transponované levé vlastní vektory matice A. Platí tedy

$$\boldsymbol{v}^{(i)\mathsf{T}}\boldsymbol{w}^{(j)} = \delta_{ij}.$$

Označme nyní $\boldsymbol{c} = \mathsf{W}^{-1}\boldsymbol{n}(0)$. Vyjádření matice A ve tvaru (2.21) nyní dosadíme do řešení (2.18) rovnice (2.17):

$$\begin{aligned}
\boldsymbol{n}(t) &= \mathsf{A}^t\boldsymbol{n}(0) = \left(\mathsf{W\Lambda W}^{-1}\right)^t \boldsymbol{n}(0) = \mathsf{W\Lambda W}^{-1}\mathsf{W\Lambda W}^{-1}\cdots\mathsf{W\Lambda W}^{-1}\boldsymbol{n}(0) = \mathsf{W\Lambda}^t\mathsf{W}^{-1}\boldsymbol{n}(0) = \\
&= \mathsf{W\Lambda}^t\boldsymbol{c} = \left(\boldsymbol{w}^{(1)}, \boldsymbol{w}^{(2)}, \ldots, \boldsymbol{w}^{(k)}\right)
\begin{pmatrix} \lambda_1^t & 0 & \ldots & 0 \\ 0 & \lambda_2^t & \ldots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \ldots & \lambda_k^t \end{pmatrix}
\begin{pmatrix} c_1 \\ c_2 \\ \vdots \\ c_k \end{pmatrix} = \\
&= \left(\boldsymbol{w}^{(1)}, \boldsymbol{w}^{(2)}, \ldots, \boldsymbol{w}^{(k)}\right)
\begin{pmatrix} \lambda_1^t c_1 \\ \lambda_2^t c_2 \\ \vdots \\ \lambda_k^t c_k \end{pmatrix} = \sum_{j=1}^{k} c_j \lambda_j^t \boldsymbol{w}^{(j)}.
\end{aligned}$$

Dostáváme tedy stejné vyjádření řešení rovnice (2.17) jako bylo v rovnosti (2.19). Navíc ale vidíme, že pro konstanty $c_1, c_2, \ldots, c_k$ platí $c_j = \boldsymbol{v}^{(j)\mathsf{T}}\boldsymbol{n}(0)$, $j = 1, 2, \ldots, k$. Provedené úvahy lze shrnout do věty:

Věta 1. *Nechť nezáporná matice* A *má různé vlastní hodnoty* $\lambda_1, \lambda_2, \ldots, \lambda_k$ *takové, že*

$$\lambda_1 \geq |\lambda_2| \geq \cdots \geq |\lambda_k|.$$

Označme $\boldsymbol{w}^{(j)}$, resp. $\boldsymbol{v}^{(j)}$, (pravý) vlastní vektor, resp levý vlastní vektor, matice A *příslušný k vlastní hodnotě λ_j, $j = 1, 2, \ldots, k$. Nechť vektory $\boldsymbol{v}^{(i)}$, $\boldsymbol{w}^{(j)}$ jsou takové, že ${\boldsymbol{v}^{(i)}}^{\mathsf{T}}\boldsymbol{w}^{(j)} = \delta_{ij}$. Pak řešení projekční rovnice* (2.17) *je tvaru*

$$\boldsymbol{n}(t) = \sum_{j=1}^{k} c_j \lambda_j^t \boldsymbol{w}^{(j)}, \tag{2.22}$$

kde $c_j = {\boldsymbol{v}^{(j)}}^{\mathsf{T}}\boldsymbol{n}(0)$.

Poznamenejme, že z předpokladu různosti vlastních hodnot plyne, že $\lambda_1 > 0$. V opačném případě by totiž bylo $|\lambda_2| = |\lambda_3| = \cdots = |\lambda_k| = 0$. Pro ireducibilní matici A podle Perronovy-Frobeniovy věty (aplikované na matici A^{T}) platí pro ireducibilní matici A nerovnost $\boldsymbol{v}^{(1)} > 0$. Má-li tedy počáteční struktura populace $\boldsymbol{n}(0)$ v takovém případě alespoň jednu složku nenulovou (tj. je-li populace na začátku sledování přítomna), pak je $c_1 = {\boldsymbol{v}^{(1)}}^{\mathsf{T}}\boldsymbol{n}(0) > 0$.

Řekneme, že rovnice (2.17) je *ergodická,* pokud průběh jejího řešení v okolí nekonečna (tj. pro dostatečně velké t) nezávisí na počáteční podmínce $\boldsymbol{n}(0)$. Populaci, jejíž vývoj je popsán ergodickou rovnicí, nazveme také ergodickou.

2.2.1 Matice A primitivní

Tento případ se v praxi objevuje výrazně nejčastěji.

Řešení (2.22) projekční rovnice (2.17) přepíšeme na tvar

$$\boldsymbol{n}(t) = \lambda_1^t \left(c_1 \boldsymbol{w}^{(1)} + \sum_{j=2}^{k} c_j \left(\frac{\lambda_j}{\lambda_1} \right)^t \boldsymbol{w}^{(j)} \right).$$

V tomto případě je podle Perronovy-Frobeniovy věty $\lambda_1 > |\lambda_j|$ pro $j = 2, 3, \ldots, k$ a tedy

$$\lim_{t\to\infty} \left(\frac{1}{\lambda_1^t} \boldsymbol{n}(t) - c_1 \boldsymbol{w}^{(1)} \right) = \sum_{j=2}^{k} \left(c_j \lim_{t\to\infty} \left(\frac{\lambda_j}{\lambda_1} \right)^t \right) \boldsymbol{w}^{(j)} = \boldsymbol{o}.$$

Řešení $\boldsymbol{n}(t)$ projekční rovnice (2.17) s primitivní maticí A je tedy pro libovolnou počáteční hodnotu $\boldsymbol{n}(0)$ asymptoticky ekvivalentní s funkcí $c_1\lambda_1^t\boldsymbol{w}^{(1)}$. To znamená, že pro dostatečně velké t nezávisle na počáteční struktuře $\boldsymbol{n}(0)$ populace (pokud je alespoň jedna její složka na začátku nenulová) roste velikost populace exponenciálně a relativní zastoupení jejich jednotlivých složek je úměrné složkám kladného vlastního vektoru $\boldsymbol{w}^{(1)}$ příslušného k dominantní vlastní hodnotě λ_1. Populace s primitivní projekční maticí A je tedy ergodická.

Dominantní vlastní hodnotu λ_1 matice A lze interpretovat jako Malthusovský koeficient růstu. Pokud tedy $\lambda_1 > 1$, populace roste, pokud $\lambda_1 < 1$, populace vymírá.

2.2.2 Matice A ireducibilní a imprimitivní

Podle Perronovy-Frobeniovy věty je v tomto případě $\lambda_1 > 0$ a existuje přirozené číslo d takové, že $1 < d \le k$, $\lambda_j = \lambda_1 \mathrm{e}^{2\pi \mathrm{i}(j-1)/d}$ pro $j = 1, 2, \ldots, d$ a $\lambda_1 > |\lambda_{d+1}|$ pokud $d < k$. Přitom $\dim\big(\ker(\mathsf{A} - \lambda_j \mathsf{I})\big) = 1$ pro $j = 1, 2, \ldots, d$. Řešení (2.22) rovnice (2.17) přepíšeme na tvar

$$\boldsymbol{n}(t) = \lambda_1^t \left(\sum_{j=1}^{d} c_j \mathrm{e}^{2\pi\mathrm{i}(j-1)t/d} \boldsymbol{w}^{(j)} + \sum_{j=d+1}^{k} c_j \left(\frac{\lambda_j}{\lambda_1} \right)^t \boldsymbol{w}^{(j)} \right);$$

při zápisu používáme konvenci $\sum\limits_{j=p}^{p-1} \gamma_j = 0$. Platí tedy

$$\lim_{t\to\infty} \left(\frac{1}{\lambda_1^t} \boldsymbol{n}(t) - \sum_{j=1}^{d} c_j \mathrm{e}^{2\pi \mathrm{i}(j-1)t/d} \boldsymbol{w}^{(j)} \right) = \sum_{j=d+1}^{k} \left(c_j \lim_{t\to\infty} \left(\frac{\lambda_j}{\lambda_1} \right)^t \right) \boldsymbol{w}^{(j)} = \boldsymbol{o}. \tag{2.23}$$

Vidíme, že řešení $\boldsymbol{n}(t)$ projekční rovnice (2.17) s ireducibilní a imprimitivní maticí A je tedy pro libovolnou počáteční hodnotu $\boldsymbol{n}(0)$ asymptoticky ekvivalentní s funkcí $\lambda_1^t \boldsymbol{s}(t)$, kde

$$\boldsymbol{s} = \sum_{j=1}^{d} c_j \mathrm{e}^{2\pi \mathrm{i}(j-1)t/d} \boldsymbol{w}^{(j)}$$

je d-periodická funkce.

Nechť j je index takový, že $1 < j \leq \frac{1}{2}(d+1)$. Pak $d - j + 2 \leq d$ a pro vlastní hodnotu λ_{d-j+2} platí

$$\lambda_{d-j+2} = \lambda_1 \mathrm{e}^{2\pi \mathrm{i}(d-j+1)/d} = \lambda_1 \mathrm{e}^{2\pi \mathrm{i}} \mathrm{e}^{-2\pi \mathrm{i}(j-1)/d} = \lambda_1 \mathrm{e}^{-2\pi \mathrm{i}(j-1)/d} = \overline{\lambda_j},$$

tj. vlastní hodnoty λ_j a λ_{d-j+2} jsou komplexně sdružené. Matice A je reálná a proto pro vlastní vektor $\boldsymbol{w}^{(j)}$ příslušný k vlastní hodnotě λ_j platí

$$\mathsf{A}\overline{\boldsymbol{w}^{(j)}} = \overline{\mathsf{A}}\overline{\boldsymbol{w}^{(j)}} = \overline{\mathsf{A}\boldsymbol{w}^{(j)}} = \overline{\lambda_j \boldsymbol{w}^{(j)}} = \overline{\lambda_j}\,\overline{\boldsymbol{w}^{(j)}} = \lambda_{d-j+2} \overline{\boldsymbol{w}^{(j)}}.$$

Vektor $\overline{\boldsymbol{w}^{(j)}}$ je tedy vlastním vektorem matice A příslušným k vlastní hodnotě λ_{d-j+2}. Poněvadž $\dim\big(\ker(\mathsf{A} - \lambda_{d-j+2}\mathsf{I})\big) = 1$, existuje konstanta α_j taková, že $\boldsymbol{w}^{(d-j+2)} = \alpha_j \overline{\boldsymbol{w}^{(j)}}$. Podobně lze ukázat, že existuje konstanta β_j taková, že pro levé vlastní vektory $\boldsymbol{v}^{(j)}$ a $\boldsymbol{v}^{(d-j+2)}$ platí $\boldsymbol{v}^{(d-j+2)} = \beta_j \overline{\boldsymbol{v}^{(j)}}$. Dále platí

$$1 = {\boldsymbol{v}^{(d-j+2)}}^{\mathsf{T}} \boldsymbol{w}^{(d-j+2)} = \beta_j {\overline{\boldsymbol{v}^{(j)}}}^{\mathsf{T}} \alpha_j \overline{\boldsymbol{w}^{(j)}} = \alpha_j \beta_j \overline{{\boldsymbol{v}^{(j)}}^{\mathsf{T}} \boldsymbol{w}^{(j)}} = \alpha_j \beta_j.$$

Poněvadž počáteční struktura populace $\boldsymbol{n}(0)$ je reálný vektor, platí

$$c_{d-j+2} = {\boldsymbol{v}^{(d-j+2)}}^{\mathsf{T}} \boldsymbol{n}(0) = \beta_j {\overline{\boldsymbol{v}^{(j)}}}^{\mathsf{T}} \boldsymbol{n}(0) = \beta_j \overline{{\boldsymbol{v}^{(j)}}^{\mathsf{T}} \boldsymbol{n}(0)} = \beta_j \overline{c_j}$$

a dále

$$\begin{aligned} c_j \mathrm{e}^{2\pi \mathrm{i}(j-1)t/d} \boldsymbol{w}^{(j)} + c_{d-j+2} \mathrm{e}^{2\pi \mathrm{i}(d-j+1)t/d} \boldsymbol{w}^{(d-j+2)} &= \\ = c_j \mathrm{e}^{2\pi \mathrm{i}(j-1)t/d} \boldsymbol{w}^{(j)} + \beta_j \overline{c_j} \mathrm{e}^{-2\pi \mathrm{i}(j-1)t/d} \alpha_j \overline{\boldsymbol{w}^{(j)}} &= \\ = c_j \mathrm{e}^{2\pi \mathrm{i}(j-1)t/d} \boldsymbol{w}^{(j)} + \overline{c_j \mathrm{e}^{2\pi \mathrm{i}(j-1)t/d} \boldsymbol{w}^{(j)}} &= 2\Re\left(c_j \mathrm{e}^{2\pi \mathrm{i}(j-1)t/d} \boldsymbol{w}^{(j)} \right); \end{aligned}$$

symbol $\Re$ označuje reálnou část komplexního čísla (vektoru).

Je-li číslo d sudé, pak pro $j = \dfrac{d}{2} + 1$ platí

$$c_j \mathrm{e}^{2\pi \mathrm{i}(j-1)t/d} = c_{\frac{d}{2}+1} \mathrm{e}^{\pi \mathrm{i} t} = c_{\frac{d}{2}+1} (-1)^t.$$

Položme nyní

$$\boldsymbol{r}(t) = \begin{cases} (-1)^t c_{\frac{d}{2}+1} \boldsymbol{w}^{\left(\frac{d}{2}+1\right)}, & d \text{ sudé}, \\ \boldsymbol{o}, & d \text{ liché}. \end{cases}$$

Poznamenejme, že řeálné vlastní hodnotě $\lambda_{\frac{d}{2}+1}$ matice A odpovídá reálný levý i pravý vlastní vektor. Proto je funkce $\boldsymbol{r}$ reálná. Dále platí $\sum\limits_{l=0}^{d-1} \boldsymbol{r}(t+l) = 0$.

Vektorovou funkci

$$\boldsymbol{s}(t) = \sum_{j=1}^{d} c_j \mathrm{e}^{2\pi\mathrm{i}(j-1)t/d} \boldsymbol{w}^{(j)}$$

nyní přepíšeme na tvar

$$\boldsymbol{s}(t) = c_1 \boldsymbol{w}^{(1)} + \sum_{j=2}^{\left[\frac{d+1}{2}\right]} \left(c_j \mathrm{e}^{2\pi\mathrm{i}(j-1)t/d} \boldsymbol{w}^{(j)} + c_{d-j+2} \mathrm{e}^{2\pi\mathrm{i}(d-j+1)t/d} \boldsymbol{w}^{(d-j+2)} \right) + \boldsymbol{r}(t) =$$
$$= c_1 \boldsymbol{w}^{(1)} + 2 \sum_{j=2}^{\left[\frac{d+1}{2}\right]} \Re \left(c_j \mathrm{e}^{2\pi\mathrm{i}(j-1)t/d} \boldsymbol{w}^{(j)} \right) + \boldsymbol{r}(t);$$

symbol $[\gamma]$ označuje celou část z reálného čísla γ. Z tohoto vyjádření vidíme, že funkce $\boldsymbol{s}(t)$ je reálná.

Pro průměr hodnot d-periodické funkce $\boldsymbol{s}$ na intervalu délky periody platí

$$\frac{1}{d} \sum_{l=0}^{d-1} \boldsymbol{s}(t+l) = c_1 \boldsymbol{w}^{(1)} + \frac{1}{d} \sum_{l=0}^{d-1} 2 \sum_{j=2}^{\left[\frac{d+1}{2}\right]} \Re \left(c_j \mathrm{e}^{2\pi\mathrm{i}(j-1)(t+l)/d} \boldsymbol{w}^{(j)} \right) + \boldsymbol{o} =$$
$$= c_1 \boldsymbol{w}^{(1)} + \frac{2}{d} \Re \left(\sum_{j=2}^{\left[\frac{d+1}{2}\right]} c_j \mathrm{e}^{2\pi\mathrm{i}(j-1)t/d} \boldsymbol{w}^{(j)} \sum_{l=0}^{d-1} \mathrm{e}^{2\pi\mathrm{i}(j-1)l/d} \right) =$$
$$= c_1 \boldsymbol{w}^{(1)} + \frac{2}{d} \Re \left(\sum_{j=2}^{\left[\frac{d+1}{2}\right]} c_j \mathrm{e}^{2\pi\mathrm{i}(j-1)t/d} \boldsymbol{w}^{(j)} \frac{1 - \mathrm{e}^{2\pi\mathrm{i}(j-1)d/d}}{1 - \mathrm{e}^{2\pi\mathrm{i}(j-1)/d}} \right) = c_1 \boldsymbol{w}^{(1)}.$$

To vzhledem k (2.23) znamená, že pro dostatečně velký čas t nezávisle na počáteční struktuře $\boldsymbol{n}(0)$ populace (pokud je ovšem alespoň jedna z jejích složek nenulová) roste populace tak, že její velikost kolísá kolem exponenciální funkce a dlouhodobý průměr zastoupení jednotlivých složek je úměrný složkám vlastního vektoru $\boldsymbol{w}^{(1)}$ příslušného k dominantní vlastní hodnotě λ_1.

Populace je opět ergodická a dominantní vlastní hodnotu λ_1 matice A lze opět interpretovat jako Malthusovský koeficient růstu.

2.2.3 Matice A reducibilní

Věta 2. *Matice A je reducibilní právě tehdy, když její řádky a sloupce lze přeskládat tak, že ji lze blokově zapsat ve tvaru*

$$\mathsf{A} = \begin{pmatrix} \mathsf{B}_1 & \mathsf{O} \\ \mathsf{B}_{12} & \mathsf{B}_2 \end{pmatrix}$$

kde B_1 *je ireducibilní matice typu* $k_1 \times k_1$*,* B_2 *je matice typu* $(k-k_1)\times(k-k_1)$ *a* B_{12} *je matice typu* $(k-k_1)\times k_1$*; přitom* $1 \le k_1 < k$*.*

Bez újmy na obecnosti lze tedy matici A přepsat v blokovém tvaru

$$\mathsf{A} = \begin{pmatrix} \mathsf{B}_1 & \mathsf{O} \\ \mathsf{B}_{12} & \mathsf{B}_2 \end{pmatrix}$$

kde B_1 je ireducibilní matice typu $k_1 \times k_1$. Pak

$$\mathsf{A}^2 = \begin{pmatrix} \mathsf{B}_1 & \mathsf{O} \\ \mathsf{B}_{12} & \mathsf{B}_2 \end{pmatrix}\begin{pmatrix} \mathsf{B}_1 & \mathsf{O} \\ \mathsf{B}_{12} & \mathsf{B}_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathsf{B}_1^2 & \mathsf{O} \\ \mathsf{B}_{12}\mathsf{B}_1 + \mathsf{B}_2\mathsf{B}_{12} & \mathsf{B}_2^2 \end{pmatrix},$$

$$\mathsf{A}^3 = \begin{pmatrix} \mathsf{B}_1^2 & \mathsf{O} \\ \mathsf{B}_{12}\mathsf{B}_1 + \mathsf{B}_2\mathsf{B}_{12} & \mathsf{B}_2^2 \end{pmatrix}\begin{pmatrix} \mathsf{B}_1 & \mathsf{O} \\ \mathsf{B}_{12} & \mathsf{B}_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathsf{B}_1^3 & \mathsf{O} \\ (\mathsf{B}_{12}\mathsf{B}_1 + \mathsf{B}_2\mathsf{B}_{12})\mathsf{B}_1 + \mathsf{B}_2^2\mathsf{B}_{12} & \mathsf{B}_2^3 \end{pmatrix},$$

atd. Obecně

$$\mathsf{A}^t = \begin{pmatrix} \mathsf{B}_1^t & \mathsf{O} \\ \mathsf{B}_{12}^{(t)} & \mathsf{B}_2^t \end{pmatrix},$$

kde $\mathsf{B}_{12}^{(t)}$ je nezáporná matice typu $(k-k_1)\times k_1$. Vektor $\boldsymbol{n}$ popisující strukturu populace vyjádříme jako

$$\boldsymbol{n} = \begin{pmatrix} \boldsymbol{q} \\ \boldsymbol{p} \end{pmatrix},$$

kde vektor $\boldsymbol{q}$ je k_1-rozměrný a vektor $\boldsymbol{p}$ je $(k-k_1)$-rozměrný. Řešení (2.18) projekční rovnice (2.17) je nyní tvaru

$$\boldsymbol{n}(t) = \begin{pmatrix} \mathsf{B}_1^t & \mathsf{O} \\ \mathsf{B}_{12}^{(t)} & \mathsf{B}_2^t \end{pmatrix}\begin{pmatrix} \boldsymbol{q}(0) \\ \boldsymbol{p}(0) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathsf{B}_1^t\boldsymbol{q}(0) \\ \mathsf{B}_{12}^{(t)}\boldsymbol{q}(0) + \mathsf{B}_2^t\boldsymbol{p}(0) \end{pmatrix}.$$

Modelovanou populaci tedy můžeme rozdělit na „ireducibilní“ část $\boldsymbol{q}$ a „zbytek“ $\boldsymbol{p}$ (ten je tvořen např. postreprodukčními stadii nebo subpopulací na stanovišti, na něž vedou migrační cesty z „hlavního areálu“ ale nikoliv zpět v případě prostorově strukturovaných modelů ap.). „Ireducibilní“ část populace se vyvíjí způsobem popsaným v 2.2.1 nebo v 2.2.2 podle toho, zda je matice B primitivní nebo imprimitivní.

2.2.4 Stabilizovaná struktura a reprodukční hodnota

Buď A ireducibilní matice, λ_1 její dominantní vlastní hodnata a $\boldsymbol{w} = (w_1, w_2, \ldots, w_k)^\mathsf{T}$ příslušný vlastní vektor takový, že $\sum\limits_{j=1}^{k} w_j = 1$. Poznamenejme, že podle Perronovy-Frobeniovy věty je $\boldsymbol{w} > 0$. Buď dále $\boldsymbol{v} = (v_1, v_2, \ldots, v_k)^\mathsf{T}$ levý vlastní vektor matice A příslušný k vlastní hodnotě λ_1 takový, že $\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\boldsymbol{w} = 1$. Opět je $\boldsymbol{v} > 0$.

Nechť $\boldsymbol{n} = \boldsymbol{n}(t)$ je řešení projekční rovnice (2.17) a $c_1 = \boldsymbol{v}^\mathsf{T}\boldsymbol{n}(0)$. Podle 2.2.1 a 2.2.2 existuje $\tau \in \mathbb{N}$, že platí

$$\lim_{t\to\infty}\left(\sum_{i=0}^{\tau-1}\frac{1}{\lambda_1^i}\boldsymbol{n}(t+i) - c_1\lambda_1^t\boldsymbol{w}\right) = \boldsymbol{o};$$

v případě primitivní matice $\boldsymbol{A}$ stačí volit $\tau = 1$, v případě imprimitivní matice A stačí volit $\tau = d$. Po dostatečně dlouhém vývoji populace tedy jsou průměrné velikosti jejích jednotlivých složek úměrné složkám vektoru $\boldsymbol{w}$, tento vektor vyjadřuje *stabilizovanou strukturu populace.*

Uvažujme nyní strukturně stabilizovanou populaci, tj. populaci po dostatečně dlouhém vývoji, jejíž průměrná struktura se dále vyvíjí podle (přibližné) rovnosti

$$\bar{\boldsymbol{n}}(t) = \frac{1}{\tau}\sum_{i=0}^{\tau-1}\frac{1}{\lambda_1}\boldsymbol{n}(t+i) = c_1\lambda_1^t\boldsymbol{w} = \lambda_1^t\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\boldsymbol{n}(0)\boldsymbol{w}$$

a jejíž celková průměrná velikost je tedy (přibližně) rovna

$$\sum_{j=1}^{k}\bar{n}_j(t) = \sum_{j=1}^{k}\lambda_1^t\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\boldsymbol{n}(0)w_j = \lambda_1^t\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\boldsymbol{n}(0)\sum_{j=1}^{k}w_j = \lambda_1^t\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\boldsymbol{n}(0) = \lambda_1^t\sum_{j=1}^{k}v_jn_j(0).$$

Při označení $\xi_j = v_j \Big/ \sum_{l=1}^{k} v_l$ je celková průměrná velikost populace (přibližně) rovna

$$\sum_{j=1}^{k}\bar{n}_j(t) = \left(\lambda_1^t\sum_{l=1}^{k}v_l\right)\sum_{j=1}^{k}\xi_jn_j(0).$$

Poněvadž $\sum_{j=1}^{k}\xi_j = 1$, představuje výraz $\sum_{j=1}^{k}\xi_jn_j(0)$ váženým průměr velikostí složek počáteční populace. Výsledek lze tedy interpretovat tak, že ξ_j vyjadřuje váhu, s jakou přispívá j-tá složka počáteční populace k velikosti populace po dostatečně dlouhém vývoji. Hodnota ξ_j se proto nazývá *reprodukční hodnota j-té složky populace,* vektor

$$\frac{1}{\sum_{l=1}^{k}v_l}\begin{pmatrix}v_1\\v_2\\\vdots\\v_k\end{pmatrix}$$

se nazývá *vektor reprodukčních hodnot složek populace.*

Pokud ve struktuře populace je jediná třída novorozenců, může být užitečné vyjadřovat reprodukční hodnotu jednotlivých tříd populace relativně vzhledem k reprodukční hodnotě novorozenců. Je-li tedy v takovém případě první třída třídou novorozenců, uvažujeme vektor reprodukčních hodnot ve tvaru

$$\frac{1}{v_l}\begin{pmatrix}v_1\\v_2\\\vdots\\v_k\end{pmatrix};$$

při čtení literatury je tedy potřebné dávat pozor, kterou z „variant“ definice vektoru reprodukčních hodnot autor používá.

2.3 Transientní dynamika

V celém oddílu bude A ireducibilní matice typu $k \times k$, $(k \geq 2)$, $\lambda_1 > 0$ její dominantní vlastní hodnota (růstový koeficient), $\boldsymbol{w} = (w_1, w_2, \ldots, w_k)^\mathsf{T}$ příslušný (pravý) vlastní vektor takový, že

$$\sum_{j=1}^{k} w_j = 1$$

(stabilizovaná struktura populace) a $\boldsymbol{v}$ příslušný levý vlastní vektor takový, že $\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\boldsymbol{w} = 1$. Vektor $\boldsymbol{n} = \boldsymbol{n}(t) = \big(n_1(t), n_2(t), \ldots, n_k(t)\big)^\mathsf{T}$ bude řešením rovnice (2.17) v čase t. Budeme dále používat označení $c_1 = \boldsymbol{v}^\mathsf{T}\boldsymbol{n}(0)$ a

$$\bar{\boldsymbol{n}}(t) = \frac{1}{d}\sum_{l=0}^{d-1}\frac{1}{\lambda_1^i}\boldsymbol{n}(t+l),$$

kde d je počet vlastních hodnot matice A které mají modul rovný hodnotě λ_1.

Symbolem $\|\cdot\|_1$ budeme označovat „taxíkářskou“ normu na $\mathbb{R}^k$, tj. pro libovolný vektor $\boldsymbol{\xi} = (\xi_1, \xi_2, \ldots, \xi_k)^\mathsf{T} \in \mathbb{R}^k$ klademe

$$\|\boldsymbol{\xi}\|_1 = \sum_{j=1}^{k}|\xi_j|.$$

Norma $\|\boldsymbol{n}(t)\|_1$ vyjadřuje celkovou velikost populace v čase t; absolutní hodnoty v součtu není třeba psát, neboť vektor $\boldsymbol{n}(0)$ je nezáporný.

2.3.1 Rychlost konvergence ke stabilizované struktuře

Buď μ největší z modulů vlastních hodnot matice A menších než λ_1; v případě $d = k$ klademe $\mu = 0$.

Koeficient tlumení (dumping ratio) definujeme jako

$$\varrho = \frac{\lambda_1}{\mu},$$

pro $\mu = 0$ klademe $\varrho = \infty$. Zřejmě je $\varrho > 1$. Porovnáním s výsledky oddílu 2.2 vidíme, že existuje konstanta K taková, že

$$\left\|\frac{1}{\lambda_1^t}\bar{\boldsymbol{n}}(t) - c_1\boldsymbol{w}\right\| \leq K\varrho^{-t} \tag{2.24}$$

pro libovolnou normu $\|\cdot\|$ na $\mathbb{R}^k$ ekvivalentní s euklidovskou. Koeficient tlumení tedy vyjadřuje rychlost konvergence ke stabilizované struktuře.

V případě primitivní matice A lze nerovnost (2.24) přepsat na tvar

$$K\varrho^{-t} > \left\|\frac{1}{\lambda_1^t}\boldsymbol{n}(t) - \boldsymbol{w}c_1\right\| = \left\|\left(\frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A}\right)^t\boldsymbol{n}(0) - \boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\boldsymbol{n}(0)\right\| = \left\|\left[\left(\frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A}\right)^t - \boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\right]\boldsymbol{n}(0)\right\|.$$

Ke každému nezápornému vektoru $\boldsymbol{x}$ tedy existuje konstanta $K = K(\boldsymbol{x})$ taková, že

$$\left\|\left[\left(\frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A}\right)^t - \boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\right]\boldsymbol{x}\right\| < K\varrho^{-t}.$$

Odtud dále plyne, že existuje kladná konstanta C taková, že

$$\left(\left|\left(\frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A}\right)^t - \boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\right|\right)_{ij} < C\varrho^{-t} \tag{2.25}$$

pro všechna $i, j = 1, 2, \ldots, k$. Tato vlastnost umožňuje zformulovat a dokázat jeden výsledek z teorie primitivních matic:

Věta 3. *Buď A primitivní matice typu $k \times k$, $\lambda_1 > 0$ její dominantní vlastní hodnota, $\boldsymbol{w}$, resp. $\boldsymbol{v}$, její pravý, resp. levý, vlastní vektor příslušný k dominantní vlastní hodnotě, tj.*

$$\mathsf{A}\boldsymbol{w} = \lambda_1\boldsymbol{w}, \qquad \boldsymbol{v}^\mathsf{T}\mathsf{A} = \lambda_1\boldsymbol{v}^\mathsf{T}$$

a nechť platí $\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\boldsymbol{w} = 1$. Pak matice $\mathsf{I} + \boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T} - \frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A}$ je regulární a řada $\sum_{i=1}^{\infty}\left(\left(\frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A}\right)^i - \boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\right)$ absolutně konverguje. Přitom platí

$$\left(\mathsf{I} + \boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T} - \frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A}\right)^{-1} = \mathsf{I} + \sum_{i=1}^{\infty}\left(\left(\frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A}\right)^i - \boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\right). \tag{2.26}$$

Důkaz. Buďte $i, j \in \mathbb{N}$, $i \geq j$ libovolné indexy. Pak platí

$$\begin{aligned}
\left(\frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A}\right)^{i-j}\left(\boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\right)^j &= \left(\frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A}\right)^{i-j-1}\left(\frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A}\boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\right)\left(\boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\right)^{j-1} = \\
&= \left(\frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A}\right)^{i-j-1}\left(\boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\right)^j = \cdots = \left(\frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A}\right)^0\left(\boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\right)^j = \left(\boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\right)^j = \\
&= \left(\boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\right)\left(\boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\right)\cdots\left(\boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\right) = \boldsymbol{w}\left(\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\boldsymbol{w}\right)\left(\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\boldsymbol{w}\right)\cdots\left(\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\boldsymbol{w}\right)\boldsymbol{v}^\mathsf{T} = \\
&= \boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T},
\end{aligned}$$

a tedy s využitím binomické věty dostaneme

$$\begin{aligned}
\left(\frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A} - \boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\right)^i &= \sum_{j=0}^{i}\binom{i}{j}\left(\frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A}\right)^{i-j}(-1)^j\left(\boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\right)^j = \\
&= \left(\frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A}\right)^i + \sum_{j=1}^{i}\binom{i}{j}\left(\frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A}\right)^{i-j}(-1)^j\left(\boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\right)^j = \\
&= \left(\frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A}\right)^i + \sum_{j=1}^{i}\binom{i}{j}(-1)^j\boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T} = \\
&= \left(\frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A}\right)^i + \left(\sum_{j=0}^{i}\binom{i}{j}(-1)^j - 1\right)\boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T} = \\
&= \left(\frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A}\right)^i + \left((1-1)^i - 1\right)\boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T} = \\
&= \left(\frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A}\right)^i - \boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}.
\end{aligned}$$

Řada $\sum\limits_{i=1}^{\infty}\left(\left(\frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A}\right)^i - \boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\right)$ konverguje absolutně, neboť podle nerovnosti (2.25) je majorizována konvergentní řadou. Z předchozího výpočtu plyne, že absolutně konverguje ke stejnému součtu také geometrická řada $\sum\limits_{i=1}^{\infty}\left(\frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A} - \boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\right)^i$. Platí tedy

$$\mathsf{I} + \sum_{i=1}^{\infty}\left(\left(\frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A}\right)^i - \boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\right) = \mathsf{I} + \sum_{i=1}^{\infty}\left(\frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A} - \boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\right)^i = \sum_{i=0}^{\infty}\left(\frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A} - \boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\right)^i =$$
$$= \left(\mathsf{I} - \left(\frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A} - \boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\right)\right)^{-1},$$

což je dokazovaná rovnost (2.26). □

2.3.2 Vzdálenost od stabilizované struktury

Označme
$$\boldsymbol{x}(t) = \frac{\boldsymbol{n}(t)}{\|\boldsymbol{n}(t)\|_1} = \frac{1}{\sum\limits_{j=1}^{k} n_j(t)}\boldsymbol{n}(t).$$

Keyfitzova vzdálenost populace od stabilizované struktury je definována jako

$$\Delta\big(\boldsymbol{n}(t), \boldsymbol{w}\big) = \frac{1}{2}\left\|\boldsymbol{x}(t) - \boldsymbol{w}\right\|_1 = \frac{1}{2}\sum_{j=1}^{k}|x_j(t) - w_j|\,;$$

jedná se o standardní vzdálenost pravděpodobnostních vektorů. Poněvadž všechna $x_j(t)$ jsou nezáporná a všechna w_j jsou kladná, je $|x_j(t) - w_j| \leq |x_j(t)| + |w_j| = x_j(t) + w_j$ a tedy

$$0 \leq \Delta\big(\boldsymbol{n}(t), w\big) \leq \frac{1}{2}\sum_{j=1}^{k}\big(x_j(t) + w_j\big) = 1.$$

Rovnost $\Delta\big(\boldsymbol{n}(t), w\big) = 0$ přitom nastane právě tehdy, když $x_j(t) = w_j$ pro všechny indexy $j = 1, 2, \ldots, k$, tedy právě tehdy, když $\boldsymbol{x}(t) = \boldsymbol{w}$.

Keyfitzova vzdálenost od vektoru $\boldsymbol{w}$ závisí pouze na hodnotě $\boldsymbol{n}(t)$, nikoliv na trajektorii, po níž se struktura populace $\boldsymbol{n}(t)$ ke stabilizované struktuře $\boldsymbol{w}$ přibližuje. Pro jemnější hodnocení odchylky populace od stabilizované struktury je potřebné tuto trajektorii zohlednit. Položme proto

$$\boldsymbol{s}\big(\mathsf{A}, \boldsymbol{n}(0), t\big) = \sum_{i=0}^{t}\left(\frac{1}{\lambda_1^i}\bar{\boldsymbol{n}}(i) - c_1\boldsymbol{w}\right).$$

Tento vektor kumuluje rozdíly aktuální „průměrné struktury populace“ od struktury stabilizované. *Cohenova kumulativní vzdálenost počáteční struktury populace* $\boldsymbol{n}(0)$ *od struktury stabilizované* je definována jako

$$D\big(\mathsf{A}, \boldsymbol{n}(0)\big) = \sum_{j=1}^{k}\lim_{t\to\infty}\big|s_j\big(\mathsf{A}, \boldsymbol{n}(0), t\big)\big| = \left\|\lim_{t\to\infty}\boldsymbol{s}\big(\mathsf{A}, \boldsymbol{n}(0), t\big)\right\|_1.$$

Nechť matice A je primitivní, tedy $d = 1$, $\bar{\boldsymbol{n}}(t) = \boldsymbol{n}(t) = \mathsf{A}^t\boldsymbol{n}(0)$ podle (2.18). V tomto případě tedy s využitím Věty 3 dostaneme

$$\lim_{t\to\infty} \boldsymbol{s}\big(\mathsf{A}, \boldsymbol{n}(0), t\big) = \sum_{i=0}^{\infty}\left(\frac{1}{\lambda_1^i}\boldsymbol{n}(i) - \boldsymbol{w}c_1\right) = \sum_{i=0}^{\infty}\left(\left(\frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A}\right)^i \boldsymbol{n}(0) - \boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\boldsymbol{n}(0)\right) =$$
$$= \sum_{i=0}^{\infty}\left(\left(\frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A}\right)^i - \boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\right)\boldsymbol{n}(0) = \left(\mathsf{I} - \boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T} + \sum_{i=1}^{\infty}\left(\left(\frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A}\right)^i - \boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\right)\right)\boldsymbol{n}(0) =$$
$$= \left(\left(\mathsf{I} + \boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T} - \frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A}\right)^{-1} - \boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\right)\boldsymbol{n}(0).$$

Označme

$$\mathsf{Z} = \left(\mathsf{I} + \boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T} - \frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A}\right)^{-1}.$$

Pak Cohenovu vzdálenost $\boldsymbol{n}(0)$ od stabilizované struktury můžeme vyjádřit vztahem

$$D\big(\mathsf{A}, \boldsymbol{n}(0)\big) = \left\|\left(\mathsf{Z} - \boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\right)\boldsymbol{n}(0)\right\|_1.$$

2.3.3 Setrvačnost populace

Předpokládejme, že populace v čase $t = 0$ má stabilizovanou strukturu, ale nikoliv stabilizovanou velikost, tj. populace roste nebo vymírá. V čase $t = 0$ se nějakým vnějším zásahem změní projekční matice tak, aby její dominantní vlastní hodnota byla rovna 1, tj. aby se stabilizovala i velikost populace. Označme A_{old} projekční matici populace v čase $t < 0$ a A_{new} projekční matici populace v čase $t \geq 0$. *Setrvačnost populace* (nebo populační moment, anglicky population momentum) definujeme jako

$$M = \lim_{t\to\infty}\frac{\|\boldsymbol{n}(t)\|_1}{\|\boldsymbol{n}(0)\|_1}, \tag{2.27}$$

pokud tato limita existuje. Poněvadž struktura populace $\boldsymbol{n}(t)$ v čase $t \geq 0$ závisí pouze na matici A_{new} a na počáteční struktuře populace $\boldsymbol{n}(0)$, setrvačnost populace závisí na $\boldsymbol{n}(0)$ a A_{new}, $M = M\big(\boldsymbol{n}(0), \mathsf{A}_{\text{new}}\big)$. V případě $M > 1$ velikost populace po stabilizaci vzroste, v případě $M < 1$ se zmenší.

Dominantní vlastní hodnota matice A_{new} je rovna 1. Pravý, resp. levý, vlastní vektor matice A_{new} příslušný k vlastní hodnotě 1 označíme $\boldsymbol{w}_{\text{new}}$, resp. $\boldsymbol{v}_{\text{new}}$. Nechť $\|\boldsymbol{w}_{\text{new}}\|_1 = 1$, $\boldsymbol{v}_{\text{new}}^\mathsf{T}\boldsymbol{w}_{\text{new}} = 1$ a matice A_{new} je primitivní. V tomto případě podle 2.2.1 je

$$\lim_{t\to\infty}\boldsymbol{n}(t) = \boldsymbol{v}_{\text{new}}^\mathsf{T}\boldsymbol{n}(0)\boldsymbol{w}_{\text{new}}.$$

Odtud zejména plyne, že limita v definici setrvačnosti populace (2.27) existuje. Platí tedy

$$M = \frac{\left\|\boldsymbol{v}_{\text{new}}^\mathsf{T}\boldsymbol{n}(0)\boldsymbol{w}_{\text{new}}\right\|_1}{\|\boldsymbol{n}(0)\|_1} = \boldsymbol{v}_{\text{new}}^\mathsf{T}\boldsymbol{n}(0)\frac{\|\boldsymbol{w}_{\text{new}}\|_1}{\|\boldsymbol{n}(0)\|_1} = \frac{\boldsymbol{v}_{\text{new}}^\mathsf{T}\boldsymbol{n}(0)}{\|\boldsymbol{n}(0)\|_1}.$$

Nechť matice A_{old} je také primitivní a $\boldsymbol{w}_{\text{old}}$ je vlastní vektor příslušný k dominantní vlastní hodnotě matice A_{old} takový, že $\|\boldsymbol{w}_{\text{old}}\|_1 = 1$. V takovém případě je $\boldsymbol{n}(0) = c_1\boldsymbol{w}_{\text{old}}$ a

$$M = \frac{\boldsymbol{v}_{\text{new}}^\mathsf{T}c_1\boldsymbol{w}_{\text{old}}}{\|c_1\boldsymbol{w}_{\text{old}}\|_1} = \boldsymbol{v}_{\text{new}}^\mathsf{T}\boldsymbol{w}_{\text{old}}.$$

Jsou-li tedy obě matice A_{old}, A_{new} primitivní, je setrvačnost populace těmito maticemi jednoznačně určena, $M = M(\mathsf{A}_{\text{old}}, \mathsf{A}_{\text{new}})$.

2.4 Analýza citlivosti a pružnosti

Vývoj populace podle rovnice (2.17) je charakterizován demografickými charakteristikami — např. růstovým koeficientem λ_1, stabilizovanou věkovou strukturou $\boldsymbol{w}$, reprodukční hodnotou složek populace a podobně. Tyto charakteristiky závisí na projekční matici A. Určitou charakteristiku však jednotlivé složky matice A neovlivňují stejnou měrou: charakteristika je více či méně citlivá na změny nějaké složky projekční matice; charakteristika reaguje na změny složky matice A více či méně pružně.

Citlivost charakteristiky $\chi = \chi(\mathsf{A})$ *na složku* a_{ij} *projekční matice* A (sensitivity of χ to a_{ij}) je definována jako

$$\frac{\partial \chi}{\partial a_{ij}},$$

pružnost charakteristiky $\chi = \chi(\mathsf{A})$ *vzhledem ke složce* a_{ij} *projekční matice* A (elasticity of χ with respect to a_{ij}) je definována jako

$$\frac{a_{ij}}{\chi}\frac{\partial \chi}{\partial a_{ij}} = \frac{\partial \ln \chi}{\partial \ln a_{ij}}.$$

2.4.1 Citlivost a pružnost růstového koeficientu

Nechť λ je vlastní hodnota matice A, $\boldsymbol{w}$, resp. $\boldsymbol{v}$ je pravý, resp. levý, vlastní vektor příslušný k vlastní hodnotě λ. Rovnost $\mathsf{A}\boldsymbol{w} = \lambda\boldsymbol{w}$ zderivujeme podle a_{ij}, vynásobíme zleva vektorem $\boldsymbol{v}^\mathsf{T}$ a upravíme pomocí vztahu $\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\mathsf{A} = \lambda\boldsymbol{v}^\mathsf{T}$. Tímto způsobem dostaneme

$$\begin{aligned}
\mathsf{A}\boldsymbol{w} &= \lambda\boldsymbol{w},\\
\frac{\partial \mathsf{A}}{\partial a_{ij}}\boldsymbol{w} + \mathsf{A}\frac{\partial \boldsymbol{w}}{\partial a_{ij}} &= \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}}\boldsymbol{w} + \lambda\frac{\partial \boldsymbol{w}}{\partial a_{ij}}\\
\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\frac{\partial \mathsf{A}}{\partial a_{ij}} + \boldsymbol{v}^\mathsf{T}\mathsf{A}\frac{\partial \boldsymbol{w}}{\partial a_{ij}} &= \boldsymbol{v}^\mathsf{T}\frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}}\boldsymbol{w} + \lambda\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\frac{\partial \boldsymbol{w}}{\partial a_{ij}}\\
v_i w_j &= \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\boldsymbol{w},
\end{aligned}$$

tedy

$$\frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{v_i w_j}{\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\boldsymbol{w}}. \tag{2.28}$$

V případě, že matice A je ireducibilní, λ_1 je dominantní vlastní hodnota projekční matice A (Malthusovský koeficient růstu), $\boldsymbol{w}$ a $\boldsymbol{v}$ jsou pravý a levý vlastní vektor příslušný k dominantní vlastní hodnotě, které splňují rovnost $\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\boldsymbol{w} = 1$, dostaneme

$$\frac{\partial \lambda_1}{\partial a_{ij}} = v_i w_j.$$

Nyní můžeme položit $s_{ij} = v_i w_j$ a definovat matici citlivosti S růstového koeficientu λ_1 na složky projekční matice A jako

$$\mathsf{S} = (s_{ij}) = \left(\frac{\partial \lambda_1}{\partial a_{ij}}\right) = (v_i w_j) = \boldsymbol{v}\boldsymbol{w}^\mathsf{T}.$$

Matice citlivosti vyjadřuje vliv změn populačních prametrů na růstový koeficient. A to včetně změn těch parametrů. které se v reálné populaci měnit nemohou, neboť jsou nutně nulové (např. nelze přeskočit některé vývojové stadium hmyzu). Citlivost tedy vyjadřuje, *co by se stalo, kdyby* se jistý parametr změnil nebo mohl změnit. I tento hypotetický výsledek může být v některých situacích zajímavý (např. jaký vliv na evoluční zdatnost populace by měla mutace způsobující přechod ze stadia larvy přímo v dospělce bez stadia kukly).

Pružnost e_{ij} růstového koeficientu λ_1 vzhledem ke složce a_{ij} je nyní dána rovností

$$e_{ij} = \frac{a_{ij}}{\lambda_1}\frac{\partial \lambda_1}{\partial a_{ij}} = \frac{1}{\lambda_1}a_{ij}s_{ij} = \frac{1}{\lambda_1}a_{ij}v_i w_j,$$

matice pružnosti růstového koeficientu je definována jako

$$\mathsf{E} = (e_{ij}) = \frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A} \circ \boldsymbol{v}\boldsymbol{w}^{\mathsf{T}},$$

kde $\circ$ označuje Hadamardův součin matic (součin „po složkách“).

Lemma 1 (Eulerova věta o homogenních funkcích)**.** *Je-li funkce* $f = f(x_1, x_2, \ldots, x_m)$ *homogenní řádu* κ*, tj.*

$$f(cx_1, cx_2, \ldots, cx_m) = c^{\kappa} f(x_1, x_2, \ldots, x_m) \tag{2.29}$$

pro libovolnou konstantu c*, pak*

$$\sum_{i=1}^{m} x_i \frac{\partial f(x_1, x_2, \ldots, x_m)}{\partial x_i} = \kappa f(x_1, x_2, \ldots, x_m).$$

Důkaz. Rovnost (2.29) zderivujeme podle c, tj.

$$\sum_{i=1}^{m} \frac{\partial f(cx_1, cx_2, \ldots, cx_m)}{\partial cx_i}\frac{\partial cx_i}{\partial c} = \kappa c^{\kappa-1} f(x_1, x_2, \ldots, x_m).$$

Poněvadž $\dfrac{\partial cx_i}{\partial c} = x_i$, stačí položit $c = 1$ abychom dostali dokazovanou rovnost. □

Pro růstový koeficient $\lambda_1 = \lambda_1(a_{11}, \ldots, a_{ij}, \ldots, a_{kk})$ platí $\mathsf{A}\boldsymbol{w} = \lambda_1\boldsymbol{w}$ a také $c\mathsf{A}\boldsymbol{w} = c\lambda_1\boldsymbol{w}$ pro libovolnou konstantu c. To znamená, že c-násobek vlastní hodnoty λ_1 je vlastní hodnotou matice $c\mathsf{A}$,

$$c\lambda_1(a_{11}, \ldots, a_{ij}, \ldots, a_{kk}) = \lambda_1(ca_{11}, \ldots, ca_{ij}, \ldots, ca_{kk}),$$

jinak řečeno, růstový koeficient λ_1 je homogenní funkcí řádu 1 složek projekční matice A. Podle Eulerovy věty o homogenních funkcích tedy platí

$$\sum_{i,j=1}^{k} e_{ij} = \frac{1}{\lambda_1}\sum_{i,j=1}^{k} a_{ij}\frac{\partial \lambda_1}{\partial a_{ij}} = \frac{1}{\lambda_1}\lambda_1 = 1.$$

Z tohoto důvodu bývá pružnost růstového koeficientu e_{ij} vzhledem ke složce a_{ij} interpretována jako relativní příspěvek složky a_{ij} projekční matice k růstovému koeficientu.

2.5 Analýza věkově strukturované populace

Projekční maticí věkově strukturované populace je Leslieho matice

$$\mathsf{A} = \begin{pmatrix} F_1 & F_2 & F_3 & \dots & F_{k-1} & F_k \\ P_1 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \dots & P_{k-1} & 0 \end{pmatrix}.$$

Parametry $P_1, P_2, \dots, P_{k-1}$, $F_1, F_2, \dots, F_k$ jsou nezáporné; F_j označuje specifickou fertilitu jedinců j-té věkové třídy, P_j pravděpodobnost přežití projekčního intervalu jedincem j-té věkové třídy. Budeme předpokládat, že $0 < P_j < 1$ pro $j = 1, 2, \dots, k-1$ (je možné dosáhnout maximálního věku $k-1$, tj. být v k-té věkové třídě, a v libovolném věku je možné uhynout). Pro zjednodušení zápisu zavedeme symbol P_k a položíme $P_k = 0$.

Nejprve (v pododdílech 2.5.1 a 2.5.2) provedeme pravděpodobnostní úvahy, které nevychází z teorie nezáporných matic. Pomocí nich odvodíme některé standardní demografické charakteristiky populace. Ty bývají používány nejen v demografii, ale i v pojistné matematice. Některé z nich umožní zpřehlednit vyjadřévání.

Pokud budeme předpokládat, že $F_k > 0$ (i nejstarší jedinci jsou plodní), pak je matice A ireducibilní. Kdyby se v populaci vyskytovali i jedinci v postreprodukčním věku, byla by taková matice A projekční maticí reproduktivní části populace.

2.5.1 Čistá míra reprodukce

Označme $m_j(t_0)$ počet novorozených potomků rodičů z j-té věkové třídy v jistém čase t_0, tj. $m_j(t_0) = F_j n_j(t_0 - 1)$. Pak $m_j(t_0 + i)$ je počet jedinců věku i, kteří se narodili v čase t_0 a jejichž rodiče měli v čase t_0 věk j. Úmrtí v různých časových okamžicích považujeme za stochasticky nezávislé jevy. Za tohoto předpokladu je klasická pravděpodobnost, že se jedinec dožije věku j svých rodičů v době svého narození, rovna

$$\frac{m_j(t_0 + j)}{m_j(t_0)} = \prod_{q=1}^{j-1} P_q.$$

Odtud

$$m_j(t_0 + j) = m_j(t_0) \prod_{q=1}^{j-1} P_q = \left(F_j \prod_{q=1}^{j-1} P_q \right) n_j(t_0 - 1).$$

Hodnota

$$F_j \prod_{q=1}^{j-1} P_q \tag{2.30}$$

tedy vyjadřuje počet potomků jednoho jedince věku j, kteří se dožili alespoň věku svého rodiče v době narození. Tato hodnota se nazývá *fertilitní funkce*. Součet

$$R_0 = \sum_{j=1}^{k} F_j \prod_{q=1}^{j-1} P_q. \tag{2.31}$$

se nazývá *čistá míra reprodukce* (net reproduction rate). Vyjadřuje poměr, v jakém nahradí generace potomků generaci svých rodičů; je-li tedy tento poměr menší než 1, nestačí následující generace nahradit generaci předcházející a populace vymírá.

Fertilitní funkci (2.30) lze interpretovat i jiným způsobem. Výraz $\prod_{q=1}^{j-1} P_q$ vyjadřuje pravděpodobnost, že se jedinec dožije věku $j-1$, vstoupí do j-té věkové třídy. Jinak řečeno, v čase t představuje podíl živých jedinců mezi všemi, kteří se narodili v čase $t-j$. Fertlitní funkce násobená počtem jedinců narozených v čase $t-j$ vyjadřuje množství potomků, kteří se těmto jedincům v čase t narodili. To znamená, že fertilitní funkce (2.30) představuje očekávaný (střední) počet potomků jedince v čase j po jeho narození. Při této interprataci čistá míra reprodukce (2.31) je očekávaný počet potomků jedince během jeho celého života.

2.5.2 Očekávaná doba dožití

Nechť náhodná veličina T vyjadřuje celkovou dobu života nějakého jedince z uvažované populace. Uvažujme kohortu (skupinu jedinců, kteří se narodili ve stejném čase t_0) o počáteční velikosti N_0. Velikost kohorty v čase t označíme $N(t)$; je tedy $N(t_0) = N_0$. Úmrtí v různých časových okamžicích považujeme za stochasticky nezávislé jevy. Klasická pravděpodobnost jevu, že jedinec z kohorty bude žít ještě ve věku j je proto dána výrazem

$$\frac{N(t_0+j)}{N_0} = P_1 P_2 \cdots P_j = \prod_{q=1}^{j} P_q.$$

Odtud $N(t_0+j) = N_0 \prod_{q=1}^{j} P_q$. Klasická pravděpodobnost, že doba života jedince je právě j, tj. že se jedinec dožije věku j a věku $j+1$ se nedožije, je rovna

$$\mathrm{P}(T=j) = \frac{N(t_0+j) - N(t_0+j+1)}{N_0} = \frac{N_0 \prod\limits_{q=1}^{j} P_q - N_0 \prod\limits_{q=1}^{j+1} P_q}{N_0} = (1-P_{j+1}) \prod_{q=1}^{j} P_q$$

pro $j = 1, 2, \ldots, k-1$. Dále $\mathrm{P}(t=k) = 0$, poněvadž k je věk, kterého již není možné dosáhnout. *Střední délka života* (očekávaná doba dožití, life expectancy) je definována jako střední hodnota náhodné veličiny T a je tedy dána formulí

$$\begin{aligned}
\mathrm{E}\,T &= \sum_{j=1}^{k-1} j(1-P_{j+1}) \prod_{q=1}^{j} P_q = \sum_{j=1}^{k} (j-1)(1-P_j) \prod_{q=1}^{j-1} P_q = \\
&= \sum_{j=1}^{k} (j-1) \prod_{q=1}^{j-1} P_q - \sum_{j=1}^{k-1} (j-1) \prod_{q=1}^{j} P_q = \sum_{j=1}^{k-1} j \prod_{q=1}^{j} P_q - \sum_{j=1}^{k-1} (j-1) \prod_{q=1}^{j} P_q = \\
&= \sum_{j=1}^{k-1} \prod_{q=1}^{j} P_q = \sum_{j=2}^{k} \prod_{q=1}^{j-1} P_q. \qquad (2.32)
\end{aligned}$$

Určíme ještě rozptyl náhodné veličiny T. K tomu nejprve vypočítáme

$$\begin{aligned}\mathrm{E}\,T^2 &= \sum_{j=1}^{k-1} j^2\,\mathrm{P}(T=j) = \sum_{j=1}^{k-1} j^2(1-P_{j+1})\prod_{q=1}^{j}P_q = \sum_{j=1}^{k}(j-1)^2(1-P_j)\prod_{q=1}^{j-1}P_q = \\ &= \sum_{j=1}^{k}(j-1)^2\prod_{q=1}^{j-1}P_q - \sum_{j=1}^{k}(j-1)^2\prod_{q=1}^{j}P_q = \sum_{j=1}^{k-1}j^2\prod_{q=1}^{j}P_q - \sum_{j=1}^{k}(j-1)^2\prod_{q=1}^{j}P_q = \\ &= \sum_{j=1}^{k-1}\left(j^2-(j-1)^2\right)\prod_{q=1}^{j}P_q = \sum_{j=1}^{k-1}(2j-1)\prod_{q=1}^{j}P_q = 2\sum_{j=1}^{k-1}j\prod_{q=1}^{j}P_q - \sum_{j=1}^{k-1}\prod_{q=1}^{j}P_q.\end{aligned}$$

Rozptyl doby života tedy je

$$\operatorname{var} T = \mathrm{E}\,T^2 - (\mathrm{E}\,T)^2 = 2\sum_{j=1}^{k-1}j\prod_{q=1}^{j}P_q - \sum_{j=1}^{k-1}\prod_{q=1}^{j}P_q - \left(\sum_{j=1}^{k-1}\prod_{q=1}^{j}P_q\right)^2.$$

Označme dále T_a délku života, který má před sebou jedinec ve věku a. Pak je

$$\mathrm{P}(T_a=j) = \frac{N(t_0+a+j)-N(t_0+a+j+1)}{N(t_0+a)} = \frac{\prod\limits_{q=1}^{a+j}P_q - \prod\limits_{q=1}^{a+j+1}P_q}{\prod\limits_{q=1}^{a}P_q} = (1-P_{a+j+1})\prod_{q=a+1}^{a+j}P_q$$

pro $j=0,1,\ldots,k-a-1$ a *střední délka života ve věku* a (očekávaná doba dožití ve věku a) označovaná symbolem e_a je dána výrazem

$$e_a = \mathrm{E}\,T_a = \sum_{j=0}^{k-a-1} j(1-P_{a+j+1})\prod_{q=a+1}^{a+j}P_q = \sum_{j=2}^{k-a}\prod_{q=a+1}^{a+j-1}P_q;$$

použili jsme analogické úpravy jako při odvození (2.32). Poznamenejme, že $T_0 = T$ a tedy očekávaná doba dožití je střední délkou života při narození.

V demografických studiích se kromě střední délky života také udávají dvě další charakteristiky přežití. *Pravděpodobná délka života ve věku* a označovaná ϵ_a je doba, po jejímž uplynytí zůstane na živu polovina jedinců z původního rozsahu. Přesněji řečeno, ϵ_a splňuje nerovnosti $N(t_0+a+\epsilon_a) \le \frac{1}{2}N(t_0+a) < N(t_0+a+\epsilon_a-1)$, neboli

$$\prod_{q=1}^{a+\epsilon_a}P_q \le \frac{1}{2}\prod_{q=1}^{a}P_q < \prod_{q=1}^{a+\epsilon_a-1}P_q, \quad \text{po úpravě} \prod_{q=a+1}^{a+\epsilon_a}P_q \le \frac{1}{2} < \prod_{q=a+1}^{a+\epsilon_a-1}P_q,$$

takže pravděpodobnou délku života ve věku a můžeme vyjádřit formulí

$$\epsilon_a = \min\left\{ j : j=0,1,\ldots,k-a, \prod_{q=a+1}^{a+j}P_q \le \frac{1}{2}\right\}.$$

Normální délka života ve věku a označovaná $\backepsilon_a$ je doba, po jejímž uplynutí je úmrtí nejpravděpodobnější, tj.

$$\backepsilon_a = \arg\max\left\{\mathrm{P}(T_a=j) : j=0,1,\ldots,k-a-1\right\}.$$

2.5.3 Růstový koeficient populace

Najdeme vlastní hodnoty matice A. Označme

$$\Delta_k = \det(\mathsf{A} - \lambda \mathsf{I}) = \begin{vmatrix} F_1 - \lambda & F_2 & F_3 & \dots & F_{k-1} & F_k \\ P_1 & -\lambda & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & -\lambda & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & -\lambda & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \dots & P_{k-1} & -\lambda \end{vmatrix}.$$

Determinant Δ_k rozvineme podle posledního sloupce,

$$\Delta_k = (-1)^{k+1} F_k \prod_{q=1}^{k-1} P_q - \lambda \Delta_{k-1}. \tag{2.33}$$

Odtud je vidět, že pro $\lambda = 0$ je

$$\Delta_k = (-1)^{k+1} F_k \prod_{q=1}^{k-1} P_q \neq 0,$$

pokud předpokádáme $F_k \neq 0$, a tedy matice A v souladu s Perronovou-Frobeniovou větou nemá nulové vlastní hodnoty.

Rovnost (2.33) lze považovat za lineární diferenční rovnici (rekurentní formuli) prvního řádu pro neznámou posloupnost $\{\Delta_k\}$. Jejím řešením je

$$\Delta_k = (-\lambda)^{k-1} \Delta_1 - (-1)^k \sum_{p=2}^{k} \lambda^{k-p} F_p \prod_{q=1}^{p-1} P_q.$$

Poněvadž $\Delta_1 = F_1 - \lambda$, dostaneme

$$\Delta_k = (-\lambda)^k + (-\lambda)^{k-1} F_1 - (-1)^k \sum_{p=2}^{k} \lambda^{k-p} F_p \prod_{q=1}^{p-1} P_q = (-\lambda)^k \left(1 - \sum_{p=1}^{k} \lambda^{-p} F_p \prod_{q=1}^{p-1} P_q \right).$$

Vlastní hodnoty matice A tedy jsou řešením rovnice

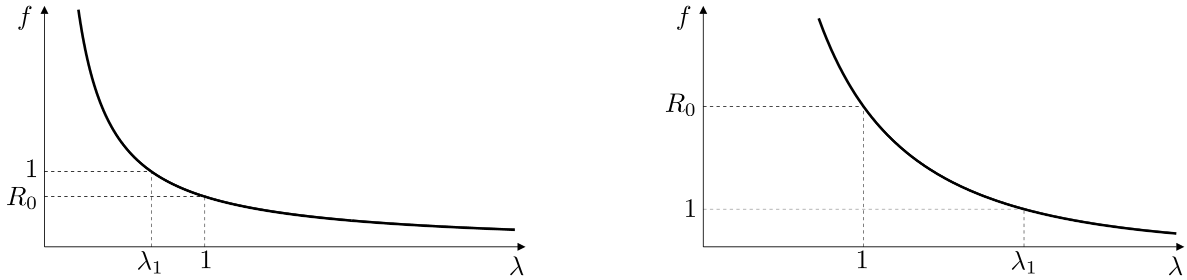
$$\sum_{p=1}^{k} \left(F_p \prod_{q=1}^{p-1} P_q \right) \lambda^{-p} = 1. \tag{2.34}$$

Levou stranu této rovnice můžeme považovat za funkci proměnné λ,

$$f(\lambda) = \sum_{p=1}^{k} \left(F_p \prod_{q=1}^{p-1} P_q \right) \lambda^{-p}.$$

Při tomto označení je $f(1) = R_0$ podle (2.31). Dále $\lim\limits_{\lambda \to 0+} f(\lambda) = \infty$, $\lim\limits_{\lambda \to \infty} f(\lambda) = 0$ a

$$f'(\lambda) = -\sum_{p=1}^{k} \left(pF_p \prod_{q=1}^{p-1} P_q \right) \lambda^{-p-1} < 0$$



Obrázek 2.1: Grafické řešení rovnice (2.34) — charakteristické rovnice Leslieho matice. Vlevo: čistá míra reprodukce $R_0 < 1$ (vymírající populace), vpravo: $R_0 > 1$ (rostoucí populace).

pro $\lambda > 0$. To znamená, že na intervalu $(0, \infty)$ funkce klesá od nekonečna k nule, takže rovnice (2.34) má jediné kladné řešení, označme ho λ_1. Hodnota λ_1 je dominantní vlastní hodnotou matice A, tedy Malthusovským koeficientem růstu populace. Pokud $R_0 = f(1) > 1$, pak $\lambda_1 > 1$; pokud $R_0 = f(1) < 1$, pak $\lambda_1 < 1$. Situace je znázorněna na obrázku 2.1.

Můžeme tedy formulovat závěr:

Je-li $R_0 = \sum_{p=1}^{k} \left(F_p \prod_{q=1}^{p-1} P_q \right) > 1$*, pak populace roste, je-li* $R_0 < 1$*, pak populace vymírá. Pokud* $R_0 = 1$ *a populace je strukturně stabilizovaná, pak se její velikost nemění.*

Tento výsledek, k němuž jsme dospěli s využitím Perronovy-Frobeniovy teorie, je stejný, jako závěr pravděpodobnostní úvahy provedené v oddíle 2.5.1.

Generační doba γ je definována jako doba, po jejímž uplynutí jsou rodiče vystřídáni potomky stejně starými, jako byli rodiče při jejich narození. Tedy poměr velikosti generace potomků a generace rodičů je roven R_0. Tento poměr je však u strukturně stabilizované populace s růstovým koeficientem λ_1 roven hodnotě λ_1^γ. Z rovnosti $R_0 = \lambda_1^\gamma$ pro generační dobu dostaneme vyjádření

$$\gamma = \frac{\ln R_0}{\ln \lambda_1}.$$

2.5.4 Stabilizovaná věková struktura

Stabilizovanou věkovou strukturu populace, tj. vlastní vektor $\boldsymbol{w} = (w_1, w_2, \ldots, w_k)^\mathsf{T}$ příslušný k dominantní vlastní hodnotě λ_1 matice A, získáme řešením homogenní soustavy lineárních rovnic

$$\begin{pmatrix} F_1 & F_2 & F_3 & \ldots & F_{k-1} & F_k \\ P_1 & 0 & 0 & \ldots & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & \ldots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \ldots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \ldots & P_{k-1} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} w_1 \\ w_2 \\ w_3 \\ \vdots \\ w_{k-1} \\ w_k \end{pmatrix} = \lambda_1 \begin{pmatrix} w_1 \\ w_2 \\ w_3 \\ \vdots \\ w_{k-1} \\ w_k \end{pmatrix}.$$

Poněvadž $\dim\big(\ker(\mathsf{A}-\lambda_1\mathsf{I})\big)=1$, musí být jedna z rovnic lineární kombinací ostatních. Druhá až k-tá rovnice této soustavy jsou

$$\begin{aligned} P_1w_1 &= \lambda_1w_2,\\ P_2w_2 &= \lambda_1w_3,\\ P_3w_3 &= \lambda_1w_4,\\ &\vdots\\ P_{k-1}w_{k-1} &= \lambda_1w_k. \end{aligned}$$

Tyto rovnice jsou lineárně nezávislé a jejich řešení je

$$\begin{aligned} w_2 &= \frac{w_1}{\lambda_1}P_1\\ w_3 &= \frac{w_2}{\lambda_1}P_2=\frac{w_1}{\lambda_1^2}P_1P_2 \qquad \vdots \qquad w_j=w_1\lambda_1^{1-j}\prod_{q=1}^{j-1}P_q \qquad \vdots \qquad w_k=w_1\lambda_1^{1-k}\prod_{q=1}^{k-1}P_q.\\ w_4 &= \frac{w_3}{\lambda_1}P_3=\frac{w_1}{\lambda_1^3}P_1P_2P_3 \end{aligned}$$

Odtud je vidět, že pokud $\lambda_1\geq 1$, pak $w_1\geq w_2\geq\cdots\geq w_k$. Tyto nerovnosti jsou nutnou podmínkou k tomu, aby strukturně stabilizovaná populace nevymírala. Dostáváme tak závěr: *je-li některá věková třída ve strukturně stabilizované populaci početnější než věková třída mladších jedinců, pak populace vymírá.*

Z požadavku, aby složky vektoru $\boldsymbol{w}$ vyjadřovaly relativní zastoupení věkových tříd ve strukturně stabilizované populaci, tj. $\|\boldsymbol{w}\|_1=1$, plyne podmínka

$$1=\sum_{p=1}^{k}w_p=w_1\sum_{p=1}^{k}\lambda_1^{1-p}\prod_{q=1}^{p-1}P_q,$$

tedy

$$w_j=\frac{\lambda_1^{1-j}\prod\limits_{q=1}^{j-1}P_q}{\sum\limits_{p=1}^{k}\lambda_1^{1-p}\prod\limits_{q=1}^{p-1}P_q}=\frac{\prod\limits_{q=1}^{j-1}P_q}{\sum\limits_{p=1}^{k}\lambda_1^{j-p}\prod\limits_{q=1}^{p-1}P_q}.$$

2.5.5 Reprodukční hodnota věkových tříd

Reprodukční hodnotu věkových tříd, tj. levý vlastní vektor $\boldsymbol{v}=(v_1,v_2,\ldots,v_k)^\mathsf{T}$ příslušný k dominantní vlastní hodnotě λ_1 matice A, získáme řešením homogenní soustavy lineárních rovnic $\mathsf{A}^\mathsf{T}\boldsymbol{v}=\lambda_1\boldsymbol{v}$:

$$\begin{pmatrix} F_1 & P_1 & 0 & \ldots & 0 & 0\\ F_2 & 0 & P_2 & \ldots & 0 & 0\\ F_3 & 0 & 0 & \ldots & 0 & 0\\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots\\ F_{k-1} & 0 & 0 & \ldots & 0 & P_{k-1}\\ F_k & 0 & 0 & \ldots & 0 & 0 \end{pmatrix}\begin{pmatrix} v_1\\ v_2\\ v_3\\ \vdots\\ v_{k-1}\\ v_k \end{pmatrix}=\lambda_1\begin{pmatrix} v_1\\ v_2\\ v_3\\ \vdots\\ v_{k-1}\\ v_k \end{pmatrix}. \tag{2.35}$$

Tuto soustavu přepíšeme na tvar

$$\begin{aligned}
F_1v_1 + P_1v_2 &= \lambda_1 v_1,\\
F_2v_1 + P_2v_3 &= \lambda_1 v_2,\\
&\vdots\\
F_{k-2}v_1 + P_{k-2}v_{k-1} &= \lambda_1 v_{k-2},\\
F_{k-1}v_1 + P_{k-1}v_k &= \lambda_1 v_{k-1},\\
F_kv_1 &= \lambda_1 v_k.
\end{aligned}$$

Z poslední až druhé rovnice postupně vypočítáme

$$\begin{aligned}
v_k &= \frac{F_k}{\lambda_1}v_1,\\
v_{k-1} &= \frac{1}{\lambda_1}(F_{k-1}v_1 + P_{k-1}v_k) = \left(F_{k-1}\lambda_1^{-1} + F_kP_{k-1}\lambda_1^{-2}\right)v_1,\\
v_{k-2} &= \frac{1}{\lambda_1}(F_{k-2}v_1 + P_{k-2}v_{k-1}) = \left(F_{k-2}\lambda_1^{-1} + F_{k-1}P_{k-2}\lambda_1^{-2} + F_kP_{k-1}P_{k-2}\lambda_1^{-3}\right)v_1 =\\
&= \sum_{p=k-2}^{k}\left(F_p\prod_{q=k-2}^{p-1}P_q\right)\lambda_1^{k-3-p}v_1,\\
&\vdots\\
v_i &= \sum_{p=i}^{k}\left(F_p\prod_{q=i}^{p-1}P_q\right)\lambda_1^{i-1-p}v_1\\
&\vdots\\
v_2 &= \sum_{p=2}^{k}\left(F_p\prod_{q=2}^{p-1}P_q\right)\lambda_1^{1-p}v_1.
\end{aligned}$$

Dosazením vypočítaného v_2 do první rovnice dostaneme

$$v_1 = \frac{1}{\lambda_1}\left(F_1 + P_1\sum_{p=2}^{k}\left(F_p\prod_{q=2}^{p-1}P_q\right)\lambda_1^{1-p}\right)v_1 = v_1\sum_{p=1}^{k}\left(F_p\prod_{q=1}^{p-1}P_q\right)\lambda_1^{-p};$$

poněvadž vlastní hodnota λ_1 splňuje charakteristickou rovnici (2.34), vidíme, že první rovnice soustavy (2.35) je závislá na druhé až k-té (což odpovídá tomu, že $\dim\left(\ker(\mathsf{A} - \lambda_1\mathsf{I})\right) = 1$).

Bývá vhodné volit $v_1 = 1$, tj. vyjadřovat reprodukční hodnotu věkové třídy relativně k reprodukční hodnotě novorozenců. V takovém případě je

$$v_i = \sum_{p=i}^{k}\left(F_p\prod_{q=i}^{p-1}P_q\right)\lambda_1^{i-1-p} = \sum_{p=i}^{k}\left(F_p\prod_{q=1}^{p-1}P_q\right)\frac{\lambda_1^{i-1-p}}{\prod_{q=1}^{i-1}P_q}.$$

Porovnáním s (2.30) vidíme, že *reprodukční hodnota i-té věkové třídy je součtem fertilitních funkcí do nejvzdálenějšího možného konce života jedinců této věkové třídy „diskontovaných“ růstovým koeficientem a pravděpodobností přežívání.*

Předpokládejme nyní, že jedinci z uvažované populace jsou plodní až od jistého věku, tj. že existuje index m, $1 < m < k$, takový, že $F_1 = F_2 = \cdots = F_m = 0 < F_{m+1}$. Dále předpokládejme, že populace nevymírá, tj. $\lambda_1 \geq 1$. V takovém případě pro $i \leq m$ platí

$$v_i = \sum_{p=m+1}^{k} \left(F_p \prod_{q=i}^{p-1} P_q \right) \lambda_1^{i-1-p} v_1 < \sum_{p=m+1}^{k} \left(F_p \prod_{q=i+1}^{p-1} P_q \right) \lambda_1^{i-p} v_1 = v_{i+1}.$$

Z tohoto výsledku můžeme zformulovat závěr: *V nevymírající populaci se stabilizovanou věkovou strukturou reprodukční hodnota nedospělých jedinců s věkem roste.*

2.5.6 Citlivost růstového koeficientu na plodnost a přežívání

Nechť λ_1 je dominantní vlastní hodnota Leslieho matice A (kladné řešení charakteristické rovnice (2.34)), $\boldsymbol{w}$ a $\boldsymbol{v}$ příslušný pravý a levý vlastní vektor. Podle rovnosti (2.28) platí

$$\frac{\partial \lambda_1}{\partial F_j} = \frac{v_1 w_j}{\boldsymbol{v}^\mathsf{T} \boldsymbol{w}}, \qquad \frac{\partial \lambda_1}{\partial P_j} = \frac{v_{j+1} w_j}{\boldsymbol{v}^\mathsf{T} \boldsymbol{w}}. \tag{2.36}$$

Z první rovnosti a s využitím výsledků pododdílu 2.5.4 dostaneme

$$\frac{\dfrac{\partial \lambda_1}{\partial F_j}}{\dfrac{\partial \lambda_1}{\partial F_{j+1}}} = \frac{w_j}{w_{j+1}} = \frac{\lambda_1^{1-j} \prod\limits_{q=1}^{j-1} P_q}{\lambda_1^{-j} \prod\limits_{q=1}^{j} P_q} = \frac{\lambda_1}{P_j}. \tag{2.37}$$

Pokud $\lambda_1 \geq 1$ (populace nevymírá), pak je pravá strana poslední rovnosti větší než 1, tedy

$$\frac{\partial \lambda_1}{\partial F_j} > \frac{\partial \lambda_1}{\partial F_{j+1}}.$$

V nevymírající populaci citlivost růstového koeficientu na plodnost klesá s věkem.

S využitím rovnosti (2.37) a výsledků pododdílu 2.5.5 z druhé rovnosti (2.36) plyne

$$\frac{\dfrac{\partial \lambda_1}{\partial P_j}}{\dfrac{\partial \lambda_1}{\partial P_{j+1}}} = \frac{v_{j+1} w_j}{v_{j+2} w_{j+1}} = \frac{v_{j+1}}{v_{j+2}} \frac{\lambda_1}{P_j} = \frac{\sum\limits_{p=j+1}^{k} \left(F_p \prod\limits_{q=j+1}^{p-1} P_q \right) \lambda_1^{j-p}}{\sum\limits_{p=j+2}^{k} \left(F_p \prod\limits_{q=j+2}^{p-1} P_q \right) \lambda_1^{j+1-p}} \frac{\lambda_1}{P_j} =$$
$$= \frac{F_{j+1} + \sum\limits_{p=j+2}^{k} \left(F_p \prod\limits_{q=j+1}^{p-1} P_q \right) \lambda_1^{j-p}}{\sum\limits_{p=j+2}^{k} \left(F_p \prod\limits_{q=j+2}^{p-1} P_q \right) \lambda_1^{j+1-p}} \frac{\lambda_1}{P_j} = \frac{\dfrac{F_{j+1}}{P_{j+1}} + \sum\limits_{p=j+2}^{k} \left(F_p \prod\limits_{q=j+2}^{p-1} P_q \right) \lambda_1^{j-p}}{\sum\limits_{p=j+2}^{k} \left(F_p \prod\limits_{q=j+2}^{p-1} P_q \right) \lambda_1^{j-p}} \frac{P_{j+1}}{P_j} \geq \frac{P_{j+1}}{P_j}, \tag{2.38}$$

v případě $F_{j+1} > 0$ je poslední nerovnost ostrá. Předpokládejme, že pravděpodobobnost přežití nedospělých jedinců roste s věkem, tj. největší úmrtnost mají novorozenci a úmrtnost s věkem až do dosažení plodnosti klesá, takže $P_1 < P_2 < \cdots < P_m$. V takovém případě je

$$\frac{\partial \lambda_1}{\partial P_j} > \frac{\partial \lambda_1}{\partial P_{j+1}} \quad \text{pro } j = 1, 2, \ldots, m-1.$$

Pokud úmrtnost nedospělých jedinců klesá s věkem, pak citlivost růstového koeficientu na pravděpodobnost přežití u nedospělých jedinců s věkem klesá.

Poněvadž $\lambda_1 > 0$, lze nerovnost (2.38) přepsat na tvar

$$\frac{P_j}{\lambda_1}\frac{\partial\lambda_1}{\partial P_j} \geq \frac{P_{j+1}}{\lambda_1}\frac{\partial\lambda_1}{\partial P_{j+1}},$$

rovnost nastane právě tehdy, když $F_{j+1} = 0$. Porovnáním s definicí pružnosti v oddílu 2.4 vidíme, že *pružnost růstového koeficientu vzhledem k pravděpodobobnosti přežití s věkem neroste, u nedospělých jedinců tato pružnost na věku nezávisí.*

Uvažujme ještě jeden důsledek rovností (2.36), a to

$$\frac{\dfrac{\partial\lambda_1}{\partial P_j}}{\dfrac{\partial\lambda_1}{\partial F_j}} = \frac{v_{j+1}w_j}{v_1 w_j} = \frac{v_{j+1}}{v_1}.$$

Růstový koeficient je citlivější na přežívání nějaké věkové třídy než na její plodnost právě tehdy, když reprodukční hodnota následující věkové třídy je větší než reprodukční hodnota novorozenců.

Volíme-li $v_1 = 1$, lze uvést další interpretaci reprodukční hodnoty: *reprodukční hodnota věkové třídy vyjadřuje poměr citlivosti růstového koeficientu na přežívání a plodnost věkové třídy předchozí.*

2.5.7 Očekávaný věk při úmrtí

Uvažujme populaci, která je strukturně stabilizovaná, tj. populaci, jejíž vyvoj je popsán rovností

$$\boldsymbol{n}(t) = c\lambda_1\boldsymbol{w},$$

kde λ_1 je dominantní vlastní hodnota matice A a $\boldsymbol{w}$ je příslušný vlastní vektor. Nechť V je náhodná veličina vyjadřující věk nějakého jedince z populace, který zemřel během časového intervalu $(t, t+1)$.

Počet všech jedinců, kteří měli v čase t věk $j-1$ a zemřeli během intervalu $(t, t+1)$, je podle výsledků pododdílu 2.5.4 roven

$$\begin{aligned} n_j(t) - n_{j+1}(t+1) = c\lambda_1^t w_j - c\lambda_1^{t+1}w_{j+1} = c\lambda_1^t\left(\lambda_1^{1-j}\prod_{q=1}^{j-1}P_q - \lambda_1\lambda_1^{1-(j+1)}\prod_{q=1}^{j}P_q\right)w_1 = \\ = cw_1\lambda_1^{t+1}\lambda_1^{-j}(1-P_j)\prod_{q=1}^{j-1}P_q \end{aligned}$$

pro $j = 1, 2, \ldots, k-1$. Počet všech jedinců, kteří měli v čase t věk $k-1$, a tedy všichni během intervalu $(t, t+1)$ zemřeli, je

$$n_k(t) = c\lambda_1^t w_k = cw_1\lambda_1^{t+1-k}\prod_{q=1}^{k-1}P_q.$$

Při zavedené konvenci $P_k = 0$ je počet všech jedinců, kteří měli v čase t věk $j-1$ a zemřeli během časového intervalu $(t, t+1)$ roven

$$cw_1\lambda_1^{t+1}\lambda_1^{-j}(1-P_j)\prod_{q=1}^{j-1}P_q$$

pro $j = 1, 2, \ldots, k$. Počet všech jedinců, kteří zemřeli během intervalu $(t, t+1)$, je tedy roven

$$\sum_{p=1}^{k} cw_1\lambda_1^{t+1}\lambda_1^{-p}(1-P_p)\prod_{q=1}^{p-1}P_q = cw_1\lambda_1^{t+1}\sum_{p=1}^{k}\lambda_1^{-p}(1-P_p)\prod_{q=1}^{p-1}P_q.$$

Považujeme-li pravděpodobnost za klasickou, můžeme psát

$$\mathrm{P}(V = j-1) = \frac{cw_1\lambda_1^{t+1}\lambda_1^{-j}(1-P_j)\prod\limits_{q=1}^{j-1}P_q}{cw_1\lambda_1^{t+1}\sum\limits_{p=1}^{k}\lambda_1^{-p}(1-P_p)\prod\limits_{q=1}^{p-1}P_q} = \frac{\lambda_1^{-j}(1-P_j)\prod\limits_{q=1}^{j-1}P_q}{\sum\limits_{p=1}^{k}\lambda_1^{-p}(1-P_p)\prod\limits_{q=1}^{p-1}P_q}.$$

Pravděpodobnost, že jedinec ze strukturně stabilizované populace uhynulý během projekčního inervalu má určitý věk tedy nezávisí na čase. Střední hodnota věku při úmrtí je

$$\mathrm{E}\,V = \frac{\sum\limits_{j=1}^{k}(j-1)\lambda_1^{-j}(1-P_j)\prod\limits_{q=1}^{j-1}P_q}{\sum\limits_{p=1}^{k}\lambda_1^{-p}(1-P_p)\prod\limits_{q=1}^{p-1}P_q} = \frac{\sum\limits_{j=1}^{k}j\lambda_1^{-j}(1-P_j)\prod\limits_{q=1}^{j-1}P_q}{\sum\limits_{j=1}^{k}\lambda_1^{-j}(1-P_j)\prod\limits_{q=1}^{j-1}P_q} - 1. \tag{2.39}$$

Pro zjednodušení zápisu označme na chvíli $\alpha_j = (1-P_j)\prod\limits_{q=1}^{j-1}P_q$, $\beta_j = j\sqrt{\lambda_1^{-j}\alpha_j}$, $\gamma_j = \sqrt{\lambda_1^{-j}\alpha_j}$.

Pak $\mathrm{E}\,V = \left(\sum\limits_{j=1}^{k}j\lambda_1^{-j}\alpha_j \Big/ \sum\limits_{j=1}^{k}\lambda_1^{-j}\alpha_j\right) - 1$, takže

$$\begin{aligned}
\frac{\partial\,\mathrm{E}\,V}{\partial\lambda_1} &= \frac{\left(-\sum\limits_{j=1}^{k}j^2\lambda_1^{-j-1}\alpha_j\right)\left(\sum\limits_{j=1}^{k}\lambda_1^{-j}\alpha_j\right) - \left(\sum\limits_{j=1}^{k}j\lambda_1^{-j}\alpha_j\right)\left(-\sum\limits_{j=1}^{k}j\lambda_1^{-j-1}\alpha_j\right)}{\left(\sum\limits_{j=1}^{k}\lambda_1^{-j}\alpha_j\right)^2} = \\
&= \frac{\left(\sum\limits_{j=1}^{k}j\lambda_1^{-j}\alpha_j\right)^2 - \left(\sum\limits_{j=1}^{k}j^2\lambda_1^{-j}\alpha_j\right)\left(\sum\limits_{j=1}^{k}\lambda_1^{-j}\alpha_j\right)}{\lambda_1\left(\sum\limits_{j=1}^{k}\lambda_1^{-j}\alpha_j\right)^2} = \\
&= \frac{\left(\sum\limits_{j=1}^{k}\beta_j\gamma_j\right)^2 - \left(\sum\limits_{j=1}^{k}\beta_j^2\right)\left(\sum\limits_{j=1}^{k}\gamma_j^2\right)}{\lambda_1\left(\sum\limits_{j=1}^{k}\gamma_j^2\right)^2} < 0
\end{aligned}$$

podle Cauchyovy-Buňakovského-Schwartzovy nerovnosti. Tedy *s klesajícím růstovým koeficientem roste očekávaný věk při úmrtí.*

Upravme nyní jmenovatel zlomku v rovnosti (2.39):

$$\sum_{j=1}^{k}\lambda_1^{-j}(1-P_j)\prod_{q=1}^{j-1}P_q=\sum_{j=1}^{k}\lambda_1^{-j}\prod_{q=1}^{j-1}P_q-\sum_{j=1}^{k}\lambda_1^{-j}\prod_{q=1}^{j}P_q=\sum_{j=1}^{k}\lambda_1^{-j}\prod_{q=1}^{j-1}P_q-\sum_{j=1}^{k-1}\lambda_1^{-j}\prod_{q=1}^{j}P_q=$$

$$=\frac{1}{\lambda_1}+\sum_{j=2}^{k}\lambda_1^{-j}\prod_{q=1}^{j-1}P_q-\sum_{j=2}^{k}\lambda_1^{1-j}\prod_{q=1}^{j-1}P_q=\frac{1}{\lambda_1}+\sum_{j=2}^{k}\lambda_1^{-j}(1-\lambda_1)\prod_{q=1}^{j-1}P_q.$$

Očekávaný věk při úmrtí tedy můžeme vyjádřit jako

$$\mathrm{E}\,V=\lambda_1\frac{\sum\limits_{j=1}^{k}(j-1)\lambda_1^{-j}(1-P_j)\prod\limits_{q=1}^{j-1}P_q}{1+\sum\limits_{j=2}^{k}\lambda_1^{1-j}(1-\lambda_1)\prod\limits_{q=1}^{j-1}P_q}. \tag{2.40}$$

Poněvadž $\mathrm{E}\,V$ je klesající funkcí proměnné λ_1, porovnáním výrazů (2.32) a (2.40) vidíme, že $\mathrm{E}\,V=\mathrm{E}\,T$ právě tehdy, když $\lambda_1=1$. *Očekávaný věk při úmrtí a střední délka života jsou stejné jedině v populaci se stabilizovanou velikostí. V rostoucí populaci je střední věk při úmrtí nižší než střední délka života, ve vymírající populaci naopak vyšší.*

2.6 Události v životním cyklu

Za životní cyklus jedince považujeme období od narození (vylíhnutí, vyklíčení) do smrti. Události, které ho v té době potkají, mohou být dosažení dospělosti, přeměna do dalšího vývojového stadia, vykvetení, ztráta plodnosti, emigrace, imigrace a podobně. Událost v životním cyklu je vyjádřena jako přechod do jiného i-stavu v průběhu projekčního intervalu, je tedy charakterizována nenulovou složkou v projekční matici A. V té jsou ovšem zahrnuty také „objevení se“ nových jedinců. Abychom odlišili události v životním cyklu od rození, provedeme *dekompozici projekční matice,* tj. vyjádříme ji ve tvaru součtu dvou matic, z nichž jedna vyjadřuje přechody mezi jednotlivými i-stavy, druhá reprodukci:

$$\mathsf{A}=\mathsf{T}+\mathsf{F}.$$

Přitom složka t_{ij} matice T je pravděpodobnost, že jedinec z j-té třídy přejde během projekčního intervalu do třídy i-té; složka f_{ij} matice F je střední počet potomků jedince z j-té třídy, kteří se během projekčního intervalu objeví ve třídě i-té. Poznamenejme, že tříd, v nichž mohou být „noví“ jedinci, může být více. Mohou to být novorozenci na různých lokalitách u metapopulací, dormantní a klíčící semena u rostlin a podobně.

Část populace tvořenou jedinci stejného věku, tj. jedinci „vzniklými“ (narozenými, vylíhnutými, vyklíčenými, ...) ve stejném okamžiku, nazýváme *kohorta.* Složení kohorty vzniklé v čase t je dáno součinem $\mathsf{F}\boldsymbol{n}(t-1)$, kohorta se vyvíjí jako populace s projekční maticí T.

Ke k třídám, do nichž je populace strukturovaná, přidáme $k+1$-ní třídu, v níž jsou jedinci mrtví. Zavedeme parametry

$$m_j=1-\sum_{i=1}^{k}t_{ij},\quad j=1,2,\ldots,k$$

vyjadřující pravděpodobnost, že jedinec z j-té třídy během projekčního intervalu zemře. Pak lze životní cyklus interpretovat jako Markovův řetězec s maticí pravděpodobností přechodu

$$\mathsf{P} = \begin{pmatrix} \mathsf{T} & \mathsf{O} \\ \boldsymbol{m}^\mathsf{T} & 1 \end{pmatrix}.$$

O matici T je rozumné předpokládat:

- Dominantní vlastní hodnota λ nezáporné matice T je menší než 1, tj. celková velikost populace, v níž „nevznikají“ noví jedinci se v průběhu času zmenšuje.

- Ke každému indexu $j \in \{1, 2, \ldots, k\}$ existuje konečná posloupnost indexů $i_1, i_2, \ldots, i_s$ taková, že $t_{i_1,j} > 0, t_{i_2,i_1} > 0, \ldots, t_{i_s,i_{s-1}} > 0, m_{i_s} > 0$, tj. jedinec z jakékoliv třídy se v konečném čase může dostat do třídy zemřelých, neexistuje nějaká třída nesmrtelných.

Poněvadž $\|\mathsf{T}\|_2 = \lambda < 1$, platí

$$\lim_{t\to\infty} \left\|\mathsf{T}^t\right\|_2 \leq \lim_{t\to\infty} \lambda^t = 0,$$

$$\lim_{t\to\infty} \left\| \sum_{p=0}^{t} \mathsf{T}^p \right\|_2 \leq \lim_{t\to\infty} \sum_{p=0}^{t} \|\mathsf{T}\|_2^p = \lim_{t\to\infty} \sum_{p=0}^{t} \lambda^p = \lim_{t\to\infty} \frac{1-\lambda^{t+1}}{1-\lambda} = \frac{1}{1-\lambda},$$

takže $\lim\limits_{t\to\infty} \mathsf{T}^t = \mathsf{O}$ a řada $\sum\limits_{t=0}^{\infty} \mathsf{T}^t$ konverguje. Označme dále

$$\mathsf{N} = \sum_{t=0}^{\infty} \mathsf{T}^t = (\mathsf{I} - \mathsf{T})^{-1};$$

matice N se nazývá fundamentální matice uvažovaného Markovova řetězce. Poněvadž

$$\mathsf{P}^2 = \begin{pmatrix} \mathsf{T} & \mathsf{O} \\ \boldsymbol{m}^\mathsf{T} & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \mathsf{T} & \mathsf{O} \\ \boldsymbol{m}^\mathsf{T} & 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathsf{T}^2 & \mathsf{O} \\ \boldsymbol{m}^\mathsf{T}(\mathsf{T}+\mathsf{I}) & 1 \end{pmatrix},$$

$$\mathsf{P}^3 = \begin{pmatrix} \mathsf{T}^2 & \mathsf{O} \\ \boldsymbol{m}^\mathsf{T}(\mathsf{T}+\mathsf{I}) & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \mathsf{T} & \mathsf{O} \\ \boldsymbol{m}^\mathsf{T} & 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathsf{T}^3 & \mathsf{O} \\ \boldsymbol{m}^\mathsf{T}(\mathsf{T}^2+\mathsf{T}+\mathsf{I}) & 1 \end{pmatrix}, \ldots$$

$$\ldots, \mathsf{P}^t = \begin{pmatrix} \mathsf{T}^t & \mathsf{O} \\ \boldsymbol{m}^\mathsf{T} \sum\limits_{p=0}^{t-1} \mathsf{T}^p & 1 \end{pmatrix},$$

vidíme, že $(\mathsf{T}^t)_{ij}$ vyjadřuje pravděpodobnost, že jedinec, který byl na počátku ve třídě j bude v čase t ve třídě i. Dále z uvedeného výpočtu plyne, že

$$\lim_{t\to\infty} P^t = \begin{pmatrix} \mathsf{O} & \mathsf{O} \\ \boldsymbol{m}^\mathsf{T}\mathsf{N} & 1 \end{pmatrix},$$

takže stav $k+1$ je jediným absorbujícím stavem Markovova řetězce.

2.6.1 Čas strávený v jedné třídě

Uvažujme populaci, která je strukturovaná do k tříd. Předpokládejme, že do jednotlivých tříd vstupují jedinci na začátku projekčního intervalu. Pokud považujeme délku projekčního intervalu za jednotkový čas, lze celkový čas, po který je jedinec příslušníkem i-té třídy vyjádřit jako celkový počet přechodů z nějaké třídy j-té do třídy i-té; přitom připouštíme i možnost $j = i$, tedy setrvání jedince v i-té třídě.

Zavedeme náhodnou veličinu $\mu_{ij}(t)$, který indikuje, zda jedinec, který byl na počátku ve třídě j, je v čase t ve třídě i, tj.

$$\mu_{ij}(t) = \begin{cases} 1, & \text{jedinec, který byl v čase 0 ve třídě } j\text{, je v čase } t \text{ ve třídě } i, \\ 0, & \text{jinak.} \end{cases}$$

Její střední hodnota je

$$\mathrm{E}\,\mu_{ij}(t) = 1(\mathsf{T}^t)_{ij} + 0\big(1 - (\mathsf{T}^t)_{ij}\big) = (\mathsf{T}^t)_{ij}.$$

Náhodná veličina ν_{ij} vyjadřující celkový čas, po který je ve třídě i jedinec, který byl na počátku ve třídě j, je dána součtem všech jeho „pobytů ve třídě j“,

$$\nu_{ij} = \sum_{t=0}^{\infty} \mu_{ij}(t).$$

Očekávaný čas, po který je ve třídě i jedinec, který byl na počátku ve třídě j je tedy

$$\mathrm{E}\,\nu_{ij} = \mathrm{E}\sum_{t=0}^{\infty} \mu_{ij}(t) = \sum_{t=0}^{\infty} \mathrm{E}\,\mu_{ij}(t) = \sum_{t=0}^{\infty} (\mathsf{T}^t)_{ij} = (\mathsf{N})_{ij}.$$

Dostáváme tak interpretaci fundamentální matice: $\mathsf{N} = (\mathrm{E}\,\nu_{ij})_{i,j=1}^{k}$.

2.6.2 Očekávaná doba dožití

Za dobu dožití jedince ze třídy j považujeme čas, za který se jedinec z této třídy dostane do absorpční třídy $k+1$ mrtvých jedinců. Označme jako τ_j náhodnou veličinu, která tento čas vyjadřuje. Pak pravděpodobnost $\mathrm{P}(\tau_j > t)$, že jedinec, který byl na počátku ve třídě j, bude v čase t ještě naživu, je vlastně pravděpodobností jevu, že tento jedinec nebude ve třídě $k+1$, tj. že bude v nějaké jiné třídě. Tato pravděpodobnost je dána součtem

$$\mathrm{P}(\tau_j > t) = \sum_{i=1}^{k} (\mathsf{T}^t)_{ij}.$$

Pravděpodobnostní funkci náhodné veličiny τ_j lze vyjádřit jako

$$\mathrm{P}(\tau_j = t) = \mathrm{P}(\tau_j > t-1) - \mathrm{P}(\tau_j > t) = \sum_{i=1}^{k} (\mathsf{T}^{t-1} - \mathsf{T}^t)_{ij},$$

neboť podle principu inkluze a exkluze platí

$$\begin{aligned} 1 = \mathrm{P}(\tau_j > t-1 \vee \tau_j \le t) = \mathrm{P}(\tau_j > t-1) + \mathrm{P}(\tau_j \le t) - P(\tau_j > t-1 \wedge \tau_j \le t) = \\ = \mathrm{P}(\tau_j > t-1) + 1 - \mathrm{P}(\tau_j > t) - \mathrm{P}(\tau_j = t). \end{aligned}$$

Tuto pravděpodobnostní funkci můžeme také přepsat ve tvaru

$$\mathrm{P}(\tau_j = t) = \sum_{i=1}^{k} (\mathsf{T}^{t-1} - \mathsf{T}^t)_{ij} = \left(\left(\boldsymbol{1}^\mathsf{T} (\mathsf{T}^{t-1} - \mathsf{T}^t) \right)^\mathsf{T} \right)_j = \left((\mathsf{T}^{t-1} - \mathsf{T}^t)^\mathsf{T} \boldsymbol{1} \right)_j .$$

Ze známé pravděpodobností funkce můžeme vypočítat střední hodnotu i rozptyl náhodné veličiny. *Očekávaná doba dožití (specifická střední délka života)* jedince j-té třídy je střední hodnota náhodné veličiny τ_j, kterou můžeme vyjádřit jako

$$\begin{aligned}
\mathrm{E}\,\tau_j &= \sum_{t=0}^{\infty} t\,\mathrm{P}(\tau_j = t) = \sum_{t=1}^{\infty} t \sum_{i=1}^{k} (\mathsf{T}^{t-1} - \mathsf{T}^t)_{ij} = \sum_{i=1}^{k} \left(\sum_{t=1}^{\infty} t\mathsf{T}^{t-1} - \sum_{t=1}^{\infty} t\mathsf{T}^t \right)_{ij} = \\
&= \sum_{i=1}^{k} \sum_{t=0}^{\infty} \left((t+1)\mathsf{T}^t - t\mathsf{T}^t \right)_{ij} = \sum_{i=1}^{k} \sum_{t=0}^{\infty} (\mathsf{T}^t)_{ij} = \sum_{i=1}^{k} \left((\mathsf{I} - \mathsf{T})^{-1} \right)_{ij} = (\mathsf{N}^\mathsf{T} \boldsymbol{1})_j .
\end{aligned}$$

Vektor specifických středních délek života tedy je $(\mathrm{E}\,\tau_1, \mathrm{E}\,\tau_2, \ldots, \mathrm{E}\,\tau_k)^\mathsf{T} = \mathsf{N}^\mathsf{T} \boldsymbol{1}$, neboli

$$(\mathrm{E}\,\tau_1, \mathrm{E}\,\tau_2, \ldots, \mathrm{E}\,\tau_k) = \boldsymbol{1}^\mathsf{T} \mathsf{N}.$$

Nyní vypočítáme rozptyl náhodné veličiny τ_j. Poněvadž

$$\mathsf{N} = \sum_{t=0}^{\infty} \mathsf{T}^t = \sum_{t=0}^{\infty} \left((t+1)\mathsf{T}^t - t\mathsf{T}^t \right) = \sum_{t=1}^{\infty} \left(t\mathsf{T}^{t-1} - t\mathsf{T}^t \right) = \sum_{t=1}^{\infty} t\mathsf{T}^{t-1} (\mathsf{I} - \mathsf{T}) = \sum_{t=1}^{\infty} t\mathsf{T}^{t-1} \mathsf{N}^{-1},$$

můžeme vyjádřit $\mathsf{N}^2 = \sum\limits_{t=1}^{\infty} t\mathsf{T}^{t-1}$ a dále

$$\sum_{t=0}^{\infty} t\mathsf{T}^t = \sum_{t=1}^{\infty} (t\mathsf{T}^{t-1} - t\mathsf{T}^{t-1} + t\mathsf{T}^t) = \mathsf{N}^2 - \sum_{t=1}^{\infty} t\mathsf{T}^{t-1}(\mathsf{I} - \mathsf{T}) = \mathsf{N}^2 - \sum_{t=1}^{\infty} t\mathsf{T}^{t-1}\mathsf{N}^{-1} = \mathsf{N}^2 - \mathsf{N},$$

takže

$$\begin{aligned}
\mathrm{E}\,\tau_j^2 &= \sum_{t=0}^{\infty} t^2\,\mathrm{P}(\tau_j = t) = \sum_{t=0}^{\infty} t^2 \sum_{i=1}^{k} (\mathsf{T}^{t-1} - \mathsf{T}^t)_{ij} = \sum_{i=1}^{k} \left(\sum_{t=0}^{\infty} t^2 (\mathsf{T}^{t-1} - \mathsf{T}^t) \right)_{ij} = \\
&= \sum_{i=1}^{k} \left(\sum_{t=1}^{\infty} t^2\mathsf{T}^{t-1} - \sum_{t=0}^{\infty} t^2\mathsf{T}^t \right) = \sum_{i=1}^{k} \left(\sum_{t=0}^{\infty} \left((t+1)^2\mathsf{T}^t - t^2\mathsf{T}^t \right) \right)_{ij} = \\
&= \sum_{i=1}^{k} \left(\sum_{t=0}^{\infty} (2t+1)\mathsf{T}^t \right)_{ij} = \sum_{i=1}^{k} \left(2(\mathsf{N}^2 - \mathsf{N}) + \mathsf{N} \right)_{ij} = \sum_{i=1}^{k} (2\mathsf{N}^2 - \mathsf{N})_{ij} = \left((2\mathsf{N}^2 - \mathsf{N})^\mathsf{T} \boldsymbol{1} \right)_j .
\end{aligned}$$

Pro rozptyl náhodné veličiny τ_j tedy dostáváme

$$\operatorname{var} \tau_j = \mathrm{E}\,\tau_j^2 - (\mathrm{E}\,\tau_j)^2 = \left((2\mathsf{N}^2 - \mathsf{N})^\mathsf{T} \boldsymbol{1} \right)_j - \left((\mathsf{N}^\mathsf{T} \boldsymbol{1})_j \right)^2$$

a řádkový vektor rozptylů dob dožití můžeme psát ve tvaru

$$(\operatorname{var} \tau_1, \operatorname{var} \tau_2, \ldots, \operatorname{var} \tau_k) = \boldsymbol{1}^\mathsf{T} (2\mathsf{N}^2 - \mathsf{N}) - \boldsymbol{1}^\mathsf{T} \mathsf{N} \circ \boldsymbol{1}^\mathsf{T} \mathsf{N}.$$

Pokud jsou ve třídě i novorozenci (tedy jedinci věku 0), je očekávaný věk při úmrtí těchto jedinců roven $\mathrm{E}\,\tau_i - 1$.

2.6.3 Věkově specifická plodnost

Připomeňme, že složka $(\mathsf{T}^a)_{lj}$ vyjadřuje pravděpodobnost, že jedinec, který byl na počátku (tj. v čase 0) ve třídě j bude v čase a ve třídě l; je-li $l \neq k+1$, je to pravděpodobnost, že tento jedinec je ve třídě l a žije. To znamená, že $\sum\limits_{l=1}^{k}(\mathsf{T}^a)_{lj}$ vyjadřuje pravděpodobnost, že jedinec, který byl na počátku ve třídě j bude v čase a ještě naživu, tj. v nějaké jiné třídě než $k+1$-ní.

Označme nyní $\sigma_{lj}(a)$ podmíněnou pravděpodobnost, že jedinec, který byl na počátku ve třídě j bude v čase a ve třídě l za podmínky, že dosud žije. Tato pravděpodobnost je dána vztahem

$$\sigma_{lj}(a) = \frac{(\mathsf{T}^a)_{lj}}{\sum\limits_{l=1}^{k}(\mathsf{T}^a)_{lj}} = \Big(\mathsf{T}^a(\mathrm{diag}\,\boldsymbol{1}^\mathsf{T}\mathsf{T}^a)^{-1}\Big)_{lj}.$$

Nechť i-tá třída je třídou „nově vzniklých“ jedinců (novorozenců, semen ap.), tj. $f_{il} \neq 0$ pro nějaký index l. Uvažujme jedince, který byl na počátku ve třídě j, dožije se věku o a většího a v něm bude ve třídě l. Očekávaný počet jeho potomků, kterým přispěje v čase a do třídy i je dán součinem $f_{il}\sigma_{lj}(a)$. Očekávaný počet potomků ve třídě i všech jedinců, kteří byli na počátku ve třídě j a v čase a jsou ještě naživu, je

$$\varphi_{ij}(a) = \sum_{l=1}^{k} f_{il}\sigma_{lj}(a) = \Big(\mathsf{F}\mathsf{T}^a(\mathrm{diag}\,\boldsymbol{1}^\mathsf{T}\mathsf{T}^a)^{-1}\Big)_{ij};$$

$\varphi_{ij}(a)$ se nazývá *věkově specifická plodnost (age-specific fertility)* jedinců třídy j. Věkově specifické plodnosti můžeme zapsat do matice

$$\mathsf{\Phi}(a) = \big(\varphi_{ij}(a)\big)_{i,j=1}^{k} = \mathsf{F}\mathsf{\Sigma}(a) = \mathsf{F}\mathsf{T}^a(\mathrm{diag}\,\boldsymbol{1}^\mathsf{T}\mathsf{T}^a)^{-1},$$

kde $\mathsf{\Sigma}(a) = \big(\sigma_{ij}(a)\big)_{i,j=1}^{k}$.

Pokud je populace strukturovaná podle věku a jediná třída novorozenců je první, pak $\varphi_{11}(a)$ je věkově specifická plodnost jedince ve věku a v obvyklém demografickém smyslu.

2.6.4 Čistá míra reprodukce a generační doba

Čistá míra reprodukce (net reproductive rate) R_0 je definována jako očekávaný počet potomků jedince během jeho života.

Střední hodnota doby, kterou jedinec, který byl na počátku ve třídě j, stráví ve třídě l je $\mathrm{E}\,\nu_{lj} = (\mathsf{N})_{lj}$. Očekávaný počet nových jedinců „vzniklých“ ve třídě i, které vyprodukuje během doby strávené ve třídě l jedinec, který byl na počátku ve třídě j, je dán součinem $f_{il}\,\mathrm{E}\,\nu_{lj}$. Očekávaný počet všech potomků jedince, který byl na počátku ve třídě j, objevivších se ve třídě i je tedy

$$\sum_{l=1}^{k} f_{il}\,\mathrm{E}\,\nu_{lj} = (\mathsf{FN})_{ij}.$$

Pokud tedy je první třída jedinou třídou, v níž jsou novorozenci (obecně: nově vzniklí jedinci), můžeme položit

$$R_0 = (\mathsf{FN})_{11}.$$

Pokud ale jsou novorozenci ve více třídách, je situace komplikovanější. Označme $\boldsymbol{y}(0)$ složení populace na počátku. Její vývoj jako generace, tj. bez potomků, je projektován maticí T,

$$\boldsymbol{y}(t+1) = \mathsf{T}\boldsymbol{y}(t),$$

kde $\boldsymbol{y}(t)$ označuje složení generace v čase t. Tedy

$$\boldsymbol{y}(t) = \mathsf{T}^t\boldsymbol{y}(0).$$

Očekávané složení potomků uvažované generace v čase t je $\mathsf{F}\boldsymbol{y}(t)$, takže všichni očekávaní potomci iniciální generace, tj. následující generace, má složení

$$\sum_{t=0}^{\infty} \mathsf{F}\boldsymbol{y}(t) = \sum_{t=0}^{\infty} \mathsf{F}\mathsf{T}^t\boldsymbol{y}(0) = \mathsf{F}\left(\sum_{t=0}^{\infty} \mathsf{T}^t\right)\boldsymbol{y}(0) = \mathsf{F}\mathsf{N}\boldsymbol{y}(0).$$

Tento výsledek lze interpretovat tak, že matice FN projektuje jednu generaci na následující. To nás opravňuje vzít za čistou míru reprodukce R_0 dominantní vlastní hodnotu matice FN.

Generační doba T je definována jako doba, po jejímž uplynutí je populace právě R_0-krát větší, tj.

$$\|\boldsymbol{n}(T)\|_1 = R_0 \|\boldsymbol{n}(0)\|_1 .$$

Má-li populace stabilizovanou strukturu, tj. $\boldsymbol{n}(t) = \lambda_1^t\boldsymbol{n}(0)$, kde λ_1 je dominantní vlastní číslo projekční matice A a vektor $\boldsymbol{n}(0)$ je úměrný příslušnému vlastnímu vektoru, pak $\|\boldsymbol{n}(T)\|_1 = \lambda_1^T \|\boldsymbol{n}(0)\|_1$, tedy $R_0 = \lambda_1^T$, neboli

$$T = \frac{\log R_0}{\log \lambda_1}.$$

2.6.5 Rozložení věku v jednotlivých třídách stabilizované populace

Uvažujme populaci, která se vyvíjí dostatečně dlouho, takže její složení v čase t je dáno vztahem

$$\boldsymbol{n}(t) = \alpha\lambda_1^t\boldsymbol{w},$$

kde λ_1 je dominantní vlastní číslo projekční matice A, vektor $\boldsymbol{w}$ je příslušný vlastní vektor a $\alpha > 0$ je vhodná konstanta. Složení kohorty vzniklé v čase t je tedy

$$\mathsf{F}\boldsymbol{n}(t-1) = \alpha\lambda_1^{t-1}\mathsf{F}\boldsymbol{w}$$

a složení kohorty vzniklé v čase $t-a$ je $\alpha\lambda_1^{t-a-1}\mathsf{F}\boldsymbol{w}$. Kohorta vzniklá v čase $t-a$ má v čase t složení

$$\mathsf{T}^a\left(\alpha\lambda_1^{t-a-1}\mathsf{F}\boldsymbol{w}\right) = (\alpha\lambda_1^{t-1})\lambda_1^{-a}\mathsf{T}^a\mathsf{F}\boldsymbol{w}.$$

Označme

$$\boldsymbol{x}(a) = \lambda_1^{-a}\mathsf{T}^a\mathsf{F}\boldsymbol{w}.$$

Tento vektor je úměrný složení kohorty stáří a, tj. složení, jaké má v čase t kohorta vzniklá v čase $t-a$. V poli (matici s neomezeným počtem sloupců)

$$\mathsf{X} = \big(\boldsymbol{x}(0), \boldsymbol{x}(1), \boldsymbol{x}(2), \dots\big) = \big(\mathsf{F}\boldsymbol{w}, \lambda_1^{-1}\mathsf{T}\mathsf{F}\boldsymbol{w}, \lambda_1^{-2}\mathsf{T}^2\mathsf{F}\boldsymbol{w}, \dots\big)$$

odpovídají sloupce věku a řádky třídě. Tedy zlomek

$$\frac{\big(\boldsymbol{x}(a)\big)_j}{\|\boldsymbol{x}(a)\|_1} = \frac{\big(\lambda_1^{-a}\mathsf{T}^a\mathsf{F}\boldsymbol{w}\big)_j}{\big\|\lambda_1^{-a}\mathsf{T}^a\mathsf{F}\boldsymbol{w}\big\|_1} = \frac{(\mathsf{T}^a\mathsf{F}\boldsymbol{w})_j}{\|\mathsf{T}^a\mathsf{F}\boldsymbol{w}\|_1}, \qquad a = 0, 1, 2, \dots,$$

vyjadřuje relativní zastoupení jedinců třídy j mezi všemi jedinci věku a, tedy pravděpodobnostní funkci náhodné veličiny „třída, z níž je jedinec věku a“; zlomek

$$\frac{\big(\boldsymbol{x}(a)\big)_j}{\sum\limits_{s=0}^{\infty}\big(\boldsymbol{x}(s)\big)_j} = \frac{\big(\lambda_1^{-a}\mathsf{T}^a\mathsf{F}\boldsymbol{w}\big)_j}{\sum\limits_{s=0}^{\infty}\big(\lambda_1^{-s}\mathsf{T}^s\mathsf{F}\boldsymbol{w}\big)_j} = \frac{(\mathsf{T}^a\mathsf{F}\boldsymbol{w})_j}{\sum\limits_{s=0}^{\infty}\big(\lambda_1^{a-s}\mathsf{T}^s\mathsf{F}\boldsymbol{w}\big)_j}, \qquad j = 1, 2, \dots, k,$$

vyjadřuje relativní zastoupení jedinců věku a mezi všemi jedinci třídy j, tj. pravděpodobnostní funkci náhodné veličiny „věk jedince z j-té třídy“. Střední hodnotu věku jedinců j-té třídy je nyní dána výrazem

$$\beta_j = \sum_{a=0}^{\infty} a\frac{(\mathsf{T}^a\mathsf{F}\boldsymbol{w})_j}{\sum\limits_{s=0}^{\infty}\big(\lambda_1^{a-s}\mathsf{T}^s\mathsf{F}\boldsymbol{w}\big)_j} = \frac{\sum\limits_{a=0}^{\infty} a\lambda_1^{-a}(\mathsf{T}^a\mathsf{F}\boldsymbol{w})_j}{\sum\limits_{a=0}^{\infty}\lambda_1^{-a}(\mathsf{T}^a\mathsf{F}\boldsymbol{w})_j}.$$

Připomeňme, že $m_j = 1 - \sum\limits_{i=1}^{k} t_{ij}$ vyjadřuje pravděpodobnost, že jedinec z j-té třídy během projekčního intervalu zemře. Očekávaný počet jedinců třídy j, kteří zemřou, je tedy

$$m_j n_j(t) = m_j \alpha\lambda_1^t w_j = \alpha\lambda_1^t m_j w_j$$

a celkový počet umírajících jedinců je

$$\sum_{j=1}^{k} m_j n_j(t) = \alpha\lambda_1^t \sum_{j=1}^{k} m_j w_j = \alpha\lambda_1^t \boldsymbol{m}^\mathsf{T}\boldsymbol{w}.$$

To znamená, že pravděpodobnost, že umírající jedinec je z třídy j je dána podílem

$$\frac{m_j w_j}{\boldsymbol{m}^\mathsf{T}\boldsymbol{w}}.$$

Průměrný věk γ jedinců umírajících během projekčního intervalu nyní vyjádříme jako vážený průměr středních hodnot věků umírajících jedinců ve všech třídách,

$$\gamma = \sum_{j=1}^{k}\frac{m_j w_j}{\boldsymbol{m}^\mathsf{T}\boldsymbol{w}}\beta_j = \frac{1}{\boldsymbol{m}^\mathsf{T}\boldsymbol{w}}\sum_{j=1}^{k} m_j w_j \frac{\sum\limits_{a=0}^{\infty} a\lambda_1^{-a}(\mathsf{T}^a\mathsf{F}\boldsymbol{w})_j}{\sum\limits_{a=0}^{\infty}\lambda_1^{-a}(\mathsf{T}^a\mathsf{F}\boldsymbol{w})_j}.$$

2.7 Úlohy a cvičení

1. Uvažujte model s projekční maticí

$$\mathsf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 5 \\ 0.3 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5 & 0 \end{pmatrix}.$$

Jedná se o model populace strukturované do tří věkových tříd, pravděpodobnost přežití z první věkové třídy do druhé je $P_1 = 0.3$ a pravděpodobnost přežití ze druhé třídy do třetí je $P_2 = 0.5$. Během projekčního intervalu vyprodukují jedinci ze druhé třídy $F_2 = 1$ živého potomka a jedinci ze třetí třídy $F_3 = 5$ živých potomků.

a) Aplikujte projekční matici A na počáteční populační vektor

$$\boldsymbol{n}(0) = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}. \tag{2.41}$$

Zobrazte vývoj jednotlivých věkových tříd během 15 časových intervalů a během 50 časových intervalů; ve druhém případě použijte na svislé ose logaritmickou stupnici. Dále zobrazte průběh relativního zastoupení jednotlivých tříd v celkové populaci pro stejné hodnoty času.

b) **Vliv počátečních podmínek.** Zobrazte vývoje celkové velikosti populace a vývoj relativního zastoupení jednotlivých tříd v celkové populaci pro 10 náhodně zvolených počátečních vektorů $\boldsymbol{n}(0)$ o celkové velikosti $\|\boldsymbol{n}(0)\|_1 = 1$ pro 50 časových kroků. Pro celkovou velikost populace volte na svislé ose logaritmickou stupnici.

c) **Vliv změny projekční matice.** Zobrazte průběh celkové velikosti populace s maticí A a počátečním vektorem (2.41) pro 40 časových kroků. Poté postupně zmenšujte jednotlivé nenulové prvky projekční matice A o 10% jeho velikosti a zobrazte průběh celkové velikosti populace s takto změněnou maticí a stejným počátečním vektorem. Na svislé ose volte logaritmickou stupnici.

d) **Vliv náhodných perturbací parametrů.** Uvažujte model s časově závislou projekční maticí

$$\mathsf{A}(t) = \begin{pmatrix} 0 & h(t) & 5h(t) \\ 0.3 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5 & 0 \end{pmatrix},$$

kde $h(t)$ je realizace náhodné veličiny, která nabývá hodnot 2 (v příznivých obdobích mají jedinci velkou plodnost) a $\frac{1}{2}$ (v nepříznivých obdobích se plodnost redukuje) se stejnou pravděpodobností. Proveďte více simulací (alespoň 20) vývoje celkové velikosti populace s počátečním vektorem (2.41) a pro každý čas vypočítejte průměr a rozptyl ze všech simulovaných hodnot. Zobrazte průběh této průměrné velikosti populace a jejího rozptylu. (Na svislé ose volte logaritmickou stupnici a vývoj počítejte aspoň pro 60 časových kroků.)

e) **Vliv velikosti populace.** Uvažujte model s projekční maticí závislou na populačním vektoru

$$\mathsf{A}(\boldsymbol{n}) = \begin{pmatrix} 0 & g(N) & 5g(N) \\ 0.3 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5 & 0 \end{pmatrix},$$

kde $N = n_1+n_2+n_3$ je celková velikost populace a $g(N) = R\mathrm{e}^{-bN}$ (velká populace spotřebovává více zdrojů a tím zmenšuje plodnost).
Nejprve zvolte $b = 0.005$, $R = 2$ a zobrazte průběh velikosti populace pro 20 náhodně zvolených počátečních vektorů (nemusí být splněna podmínka jednotkové počáteční velikosti populace). Opět volte na svislé ose logaritmickou stupnici a vývoj počítejte pro alespoň 150 časových kroků.
Zvolte $b = 0.005$ a zobrazte vývoj celkové velikosti populace s počátečním vektorem (2.41) postupně pro $R = 2, 20, 100, 500$. Stupnici na svislé ose tentokrát volte rovnoměrnou.

2. Uvažujme tři projekční matice pro věkově strukturovanou populaci

$$\mathsf{A}_1 = \begin{pmatrix} 0.3063 & 0.6094 & 0.0913 \\ 0.9924 & 0 & 0 \\ 0 & 0.9826 & 0 \end{pmatrix}, \qquad \mathsf{A}_2 = \begin{pmatrix} 0 & 0.8784 & 0.1316 \\ 0.9924 & 0 & 0 \\ 0 & 0.9826 & 0 \end{pmatrix},$$

$$\mathsf{A}_3 = \begin{pmatrix} 0 & 0.0641 & 0.9603 \\ 0.9924 & 0 & 0 \\ 0 & 0.9826 & 0 \end{pmatrix}.$$

Pro všechny tyto matice vypočítejte růstový koeficient (dominantní vlastní číslo) a stabilizovanou věkovou strukturu $\boldsymbol{w}$. Dále pro ně spočíteje vzdálenosti $\Delta(\boldsymbol{n}(0), \boldsymbol{w})$ a $D\big((\mathsf{A}_i, \boldsymbol{n}(0)\big)$ zavedené v 2.3.2 vektoru $\boldsymbol{n}(0) = (0.4304, 0.3056, 0.2640)^\mathsf{T}$ od stabilizované věkové struktury příslušné populace.

3. Pro následující populace vypočítejte růstový koeficient λ_1, stabilizovanou strukturu populace $\boldsymbol{w}$ a reprodukční hodnoty jednotlivých tříd $\boldsymbol{v}$. Dále vypočítejte koeficient tlumení, citlivosti růstového koeficientu λ_1 na jednotlivé složky projekční matice a pružnosti tohoto koeficientu vzhledem k jednotlivým složkám projekční matice. Analyzujte události v životním cyklu jednotlivých populací.

a) Populace amerických žen mladších než 50 let byla v roce 1971 rozdělena do věkových tříd po pěti letech. Pro jednotlivé třídy i byly určeny plodnosti F_i a pravděpodobnosti přežívání P_i:

i	F_i	P_i
1	0	0.99670
2	0.00102	0.99837
3	0.08515	0.99780
4	0.30574	0.99672
5	0.40002	0.99607
6	0.28061	0.99472
7	0.15260	0.99240
8	0.06420	0.98867
9	0.01483	0.98274
10	0.00089	

(N. Keyfitz, W. Flieger. Population: facts and methods of demography. W. H. Freeman, San Francisco, CA, 1971)

b) Populaci samic kosatky dravé (*Orcinus orca*) lze rozdělit do čtyř tříd: novorozenci, mladé, dospělé a postmenopauzní samice. Vývoj populace je popsán projekční maticí

$$\mathsf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 0.0043 & 0.1132 & 0 \\ 0.9775 & 0.9111 & 0 & 0 \\ 0 & 0.0736 & 0.9534 & 0 \\ 0 & 0 & 0.0452 & 0.9804 \end{pmatrix}.$$

Délka projekčního intervalu je jeden rok. (S. Brault, H. Caswell. Pod-specific demography of killer whales (*Orcinus orca)*. Ecology, 74:1444-1454, 1993.)

c) Populaci karety obecné (*Caretta caretta*) lze rozdělit do sedmi tříd: 1 – vajíčka, 2 – malé juvenilní, 3 – velké juvenilní, 4 – subadultní, 5 – poprvé plodící, 6 – jednoroční remigranti, 7 – dospělé. Z dat, která byla sbírána více než dvacet let na ostrově Little Cumberland, Georgia, USA, byla získána projekční matice pro projekční interval populace délky jednoho roku:

$$\mathsf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 127 & 4 & 80 \\ 0.6747 & 0.737 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.0486 & 0.6610 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.0147 & 0.6907 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.0518 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.8091 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.8091 & 0.8089 \end{pmatrix}.$$

(D. T. Crouse, L. B. Crowder, H. Caswell. A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. Ecology, 68:1412–1423, 1987.)

d) Populaci štětky lesní (*Dipsacus sylvestris*) lze rozdělit do šesti tříd: 1 – semena dormantní jeden rok, 2 – semena dormantní dva roky, 3 – malé růžice, 4 – střední růžice, 5 – velké růžice, 6 – kvetoucí rostlina. Vývoj populace je pro projekční interval 1 rok popsán projekční maticí:

$$\mathsf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 322.38 \\ 0.966 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.013 & 0.010 & 0.125 & 0 & 0 & 3.448 \\ 0.007 & 0 & 0.125 & 0.238 & 0 & 30.170 \\ 0.008 & 0 & 0.038 & 0.245 & 0.167 & 0.862 \\ 0 & 0 & 0 & 0.023 & 0.750 & 0 \end{pmatrix}.$$

(P. A. Werner, H. Caswell. Population growth rates and age versus stage distribution models for teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds.). Ecology 58:1103–1111, 1977.)

4. Události v životním cyklu věkově strukturované populace odvoďte metodami popsanými v oddílu 2.6 a výsledky porovnejte s výsledky oddílu 2.5.

Kapitola 3

Identifikace parametrů modelu

3.1 Inversní metody časových řad

V tomto oddílu budeme předpokládat, že z pozorování nebo experimentu známe strukturu populace v $T+1$ po sobě následujících časových okamžicích, tedy že máme vektory

$$\boldsymbol{n}(0), \boldsymbol{n}(1), \boldsymbol{n}(2), \ldots, \boldsymbol{n}(T).$$

Přitom je populace složena z k tříd, tj. vektory $\boldsymbol{n}(t)$, $t = 0, 1, \ldots, T$ jsou k-rozměrné.

U prvních dvou metod — regresní a maximální věrohodnosti — obecně nebudeme nic předpokládat o projekční matici A kromě její nezápornosti. Budeme se tedy snažit z pozorovaných dat identifikovat (odhadnout) všech k^2 prvků této matice. To může být užitečné například v situacích, kdy nevíme, zda některé věkové skupiny jsou plodné či nikoliv, zda některé stadium může přežít projekční interval a podobně. Těmito metodami pak ale odhadujeme i parametry, které musí být nulové, například ty, které vyjadřují nemožný přechod mezi stadii; z kukly již nemůže vzniknout vajíčko. To zvyšuje nároky na výpočetní kapacitu, zanáší do výpočtu chyby a také může vytvářet obtížně řešitelné problémy při interpretaci výsledků.

Třetí metoda využívající kvadratického programování naopak vyžaduje znalost tvaru projekční matice. Je tedy potřebné „a priori“ vědět, které prvky projekční matice vyjadřují pravděpodobnost možných jevů a jsou tedy z intervalu $(0, 1]$, které vyjadřují plodnost a mohou být větší než 1 a podobně. U naprosté většiny zvířat se přitom jedná o triviální informaci.

3.1.1 Regresní metody

Budeme předpokládat, že pozorované složení populace v časovém okamžiku $t+1$ je projekcí jejího složení v okamžiku t, a navíc se na něm projevují nějaké náhodné vlivy nebo chyby pozorování. Tedy

$$n_i(t+1) = \sum_{j=1}^{k} a_{ij} n_j(t) + \varepsilon_i(t), \qquad i = 1, 2, \ldots, k, \ t = 0, 1, 2, \ldots, T-1.$$

Hodnota $\varepsilon_i(t)$ je přitom realizací nějaké náhodné veličiny; je rozumné předpokládat, že její střední hodnota je 0. Předchozí rovnosti můžeme pro každé i přepsat maticově,

$$\begin{pmatrix} n_i(1) \\ n_i(2) \\ \vdots \\ n_i(T) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} n_1(0) & n_2(0) & \dots & n_k(0) \\ n_1(1) & n_2(1) & \dots & n_k(1) \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ n_1(T-1) & n_2(T-1) & \dots & n_k(T-1) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a_{i1} \\ a_{i2} \\ \vdots \\ a_{ik} \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \varepsilon_i(0) \\ \varepsilon_i(1) \\ \vdots \\ \varepsilon_i(T-1) \end{pmatrix}, \qquad i = 1, 2, \dots, k.$$

Označíme

$$\mathsf{N} = \begin{pmatrix} n_1(0) & n_2(0) & \dots & n_k(0) \\ n_1(1) & n_2(1) & \dots & n_k(1) \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ n_1(T-1) & n_2(T-1) & \dots & n_k(T-1) \end{pmatrix}$$

a přepíšeme všechny rovnosti jako jednu rovnost maticovou,

$$\begin{pmatrix} n_1(1) \\ \vdots \\ n_1(T) \\ n_2(1) \\ \vdots \\ n_2(T) \\ \vdots \\ n_k(1) \\ \vdots \\ n_k(T) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathsf{N} & \mathsf{O} & \dots & \mathsf{O} \\ \mathsf{O} & \mathsf{N} & \dots & \mathsf{O} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \mathsf{O} & \mathsf{O} & \dots & \mathsf{N} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a_{11} \\ \vdots \\ a_{1k} \\ a_{21} \\ \vdots \\ a_{2k} \\ \vdots \\ a_{k1} \\ \vdots \\ a_{kk} \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \varepsilon_1(0) \\ \vdots \\ \varepsilon_1(T-1) \\ \varepsilon_2(0) \\ \vdots \\ \varepsilon_2(T-1) \\ \vdots \\ \varepsilon_k(0) \\ \vdots \\ \varepsilon_k(T-1) \end{pmatrix}.$$

Vektor na levé straně rovnosti označíme $\boldsymbol{y}$, vektor chyb (vektor za znakem +) označíme $\boldsymbol{\varepsilon}$. Předchozí rovnost nyní můžeme přepsat do tvaru

$$\boldsymbol{y} = (\mathsf{I} \otimes \mathsf{N}) \operatorname{vec}(\mathsf{A}^\mathsf{T}) + \boldsymbol{\varepsilon},$$

nebo při označení $\mathsf{X} = \mathsf{I} \otimes \mathsf{N}$, $\boldsymbol{\beta} = \operatorname{vec}(\mathsf{A}^\mathsf{T})$ ještě stručněji

$$\boldsymbol{y} = \mathsf{X}\boldsymbol{\beta} + \boldsymbol{\varepsilon}. \tag{3.1}$$

Vektor $\boldsymbol{y}$ a matici X známe z pozorování. Vektor $\boldsymbol{\beta}$ je vektorem neznámých parametrů, složek projekční matice A, který chceme identifikovat. Tvar rovnosti sugeruje, že vektor parametrů $\boldsymbol{\beta}$ bychom mohli odhadnout metodami lineární regrese. „Klasickou“ metodou nejmenších čtverců tak dostaneme odhad parametrů ve tvaru

$$\hat{\boldsymbol{\beta}} = (\mathsf{X}^\mathsf{T}\mathsf{X})^{-1}\mathsf{X}^\mathsf{T}\boldsymbol{y}. \tag{3.2}$$

Tato formule byla ovšem odvozena za předpokladu, že nezávisle proměnné (tj. složky „matice plánu“ X) jsou nenáhodné veličiny (nejsou zatíženy chybou). To však v rovnosti (3.1) neplatí, matice X obsahuje tytéž složky, které jsou také složkami vektoru $\boldsymbol{y}$. Z tohoto důvodu není korektní parametry $\boldsymbol{\beta}$ odhadovat výrazem na pravé straně rovnosti (3.2), ale metodami orthogonální regrese (total least squares).

Další potíž spočívá v tom, že některé parametry mohou vyjít jako záporné, nebo že parametry, které by měly vyjadřovat pravděpodobnosti, mohou vyjít větší než 1. V takovém případě nahradíme nerealistické hodnoty nulami, respektive jedničkami.

3.1.2 Metoda maximální věrohodnosti

Stejně jako u regresních metod budeme předpokládat, že pozorované složení populace v čase $t+1$ je projekcí jejího složení v čase t a náhodné odchylky. Nyní však budeme předpokládat, že náhodná odchylka je multiplikativní,

$$n_i(t+1) = \mathrm{e}^{\delta_i(t)} \sum_{j=1}^{k} a_{ij} n_j(t), \qquad i = 1, 2, \ldots, k, \ t = 0, 1, 2, \ldots, T-1. \tag{3.3}$$

O chybách budeme předpokládat, že v jednom každém časovém okamžiku jsou realizací náhodného vektoru z k-rozměrného normálního rozdělení se střední hodnotou $\boldsymbol{o}$ a varianční maticí Σ,

$$\boldsymbol{\delta}(t) = \begin{pmatrix} \delta_1(t) \\ \delta_2(t) \\ \vdots \\ \delta_k(t) \end{pmatrix} \sim N(\boldsymbol{o}, \Sigma) \tag{3.4}$$

a že jsou v jednotlivých časových okamžicích nezávislé, tj. $\boldsymbol{\delta}(t_1)$ a $\boldsymbol{\delta}(t_2)$ jsou nezávislé náhodné vektory pro $t_1 \neq t_2$. Poznamenejme, že varianční matice Σ nemusí být diagonální; např. podmínky, které jsou dobré pro mladé jedince, mohou být dobré i pro staré nebo naopak.

Dále budeme předpokládat, že všechny pozorované hodnoty jsou kladné. Můžeme je tedy zlogaritmovat, tj. položit

$$m_i(t) = \ln n_i(t), \qquad i = 1, 2, \ldots, k, \ t = 0, 1, 2, \ldots, T,$$

neboli

$$\boldsymbol{m}(t) = \ln \boldsymbol{n}(t), \quad t = 0, 1, 2, \ldots, T.$$

Poněvadž podle (3.3) platí

$$m_i(t) = \ln n_i(t) = \delta_i(t-1) + \ln \sum_{j=1}^{k} a_{ij} n_j(t-1),$$

je při daných hodnotách $\boldsymbol{n}(t-1)$ vektor $\boldsymbol{m}(t)$ realizací náhodného vektoru z k-rozměrného normálního rozdělení se střední hodnotou $\boldsymbol{\mu}(t)$,

$$\big(\boldsymbol{\mu}(t)\big)_i = \ln \sum_{j=1}^{k} a_{ij} n_j(t-1), \qquad t = 1, 2, \ldots, T \tag{3.5}$$

a varianční maticí Σ. Z předpokládané nezávislosti chyb v různých časových okamžicích nyní plyne, že věrohodnostní funkce je tvaru

$$\mathcal{L}(\mathsf{A},\Sigma) = \mathrm{P}\left(\boldsymbol{m}(1),\boldsymbol{m}(2),\ldots,\boldsymbol{m}(T)|\mathsf{A},\Sigma,\boldsymbol{m}(0)\right) = \prod_{t=1}^{T}\mathrm{P}\left(\boldsymbol{m}(t)|\mathsf{A},\Sigma,\boldsymbol{m}(t-1)\right) =$$

$$= \prod_{t=1}^{T}\frac{1}{\sqrt{(2\pi)^k\det\Sigma}}\exp\left\{-\frac{1}{2}\big(\boldsymbol{m}(t)-\boldsymbol{\mu}(t)\big)^{\mathsf{T}}\Sigma^{-1}\big(\boldsymbol{m}(t)-\boldsymbol{\mu}(t)\big)\right\}.$$

Odtud dostaneme

$$-\ln\mathcal{L}(\mathsf{A},\Sigma) = \sum_{t=1}^{T}\frac{1}{2}\Big(\ln(2\pi)^k + \ln\det\Sigma + \big(\boldsymbol{m}(t)-\boldsymbol{\mu}(t)\big)^{\mathsf{T}}\Sigma^{-1}\big(\boldsymbol{m}(t)-\boldsymbol{\mu}(t)\big)\Big) =$$

$$= \frac{Tk}{2}\ln 2\pi + \frac{1}{2}\Big(-T\ln\det\Sigma^{-1} + \sum_{t=1}^{T}\Big(\boldsymbol{m}(t)-\boldsymbol{\mu}(t)\big)^{\mathsf{T}}\Sigma^{-1}\big(\boldsymbol{m}(t)-\boldsymbol{\mu}(t)\big)\Big).$$

Poněvadž první člen, tj. výraz $\frac{1}{2}Tk\ln 2\pi$, nezávisí na matici A ani na matici Σ, můžeme maximálně věrohodný odhad parametrů, tj. složek matic A a Σ^{-1}, vypočítat jako

$$(\hat{\mathsf{A}},\hat{\Sigma}^{-1}) = \operatorname{argmin}\left(\sum_{t=1}^{T}\big(\boldsymbol{m}(t)-\boldsymbol{\mu}(t)\big)^{\mathsf{T}}\Sigma^{-1}\big(\boldsymbol{m}(t)-\boldsymbol{\mu}(t)\big)\right),$$

kde složky vektorů $\boldsymbol{\mu}(t)$, $t=1,2,\ldots,T$ jsou dány rovnostmi (3.5) (a závisí tedy na matici A). Minimum hledáme nějakou iterační metodou, jako výchozí aproximaci můžeme použít odhad (3.2).

Pokud jsou pozorované hodnoty $\boldsymbol{n}(t)$, $t=0,1,\ldots,T$ získány opakovaným měřením, můžeme spočítat jejich výběrový rozptyl, varianční matici Σ nahradit výběrovou kovarianční maticí S a odhadovat pouze složky matice A,

$$\hat{\mathsf{A}} = \operatorname{argmin}\left(\sum_{t=1}^{T}\big(\boldsymbol{m}(t)-\boldsymbol{\mu}(t)\big)^{\mathsf{T}}\mathsf{S}^{-1}\big(\boldsymbol{m}(t)-\boldsymbol{\mu}(t)\big)\right).$$

Ještě poznamenejme, že předpoklad o nezávislosti náhodných odchylek od deterministického modelu v jednotlivých časových okamžicích je dost silný, ve skutečné populaci nemusí být splněn; např. pokud byla populace v jednom časovém okamžiku díky příznivým podmínkám v dobrém fyziologickém stavu, může být její růst do dalšího okamžiku větší než obvykle, i když podmínky se nezávisle změní na nějaké méně příznivé.

3.1.3 Metoda kvadratického programování

Tuto metodu nejprve ukážeme na konkrétním příkladu. Uvažujme populaci strukturovanou do tří tříd (stadií), přičemž v první třídě jsou novorozenci a ve třetí jsou plodní jedinci. Vývoj populace je tedy popsán projekční rovnicí

$$\begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{pmatrix}(t+1) = \begin{pmatrix} 0 & 0 & F \\ P_1 & Q_2 & 0 \\ 0 & P_2 & Q_3 \end{pmatrix}\begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{pmatrix}(t). \tag{3.6}$$

Tuto rovnici můžeme přepsat v jednotlivých složkách jako systém

$$
\begin{array}{llll}
n_1(t+1) = & \qquad\qquad\quad F\ n_3(t) = & & n_3(t)F \\
n_2(t+1) = P_1 n_1(t) + Q_2 n_2(t) & & = n_1(t)P_1 + n_2(t)Q_2 & \\
n_3(t+1) = & P_2 n_2(t) + Q_3 n_3(t) = & & n_2(t)P_2 \qquad + n_3(t)Q_3
\end{array}
$$

nebo v jiném maticovém tvaru

$$
\begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{pmatrix}(t+1) = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & n_3(t) & 0 \\ n_1(t) & n_2(t) & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & n_2(t) & 0 & n_3(t) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} P_1 \\ Q_2 \\ P_2 \\ F \\ Q_3 \end{pmatrix}. \tag{3.7}
$$

Matici na pravé straně této rovnice označíme $\mathsf{M}(t)$, vektor označíme $\boldsymbol{p}$ a rovnici zapíšeme stručně jako

$$
\boldsymbol{n}(t+1) = \mathsf{M}(t)\boldsymbol{p}, \qquad t = 0, 1, 2, \ldots, T-1.
$$

Tyto rovnice můžeme zapsat jako jednu

$$
\begin{pmatrix} \boldsymbol{n}(1) \\ \boldsymbol{n}(2) \\ \vdots \\ \boldsymbol{n}(T) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathsf{M}(0) \\ \mathsf{M}(1) \\ \vdots \\ \mathsf{M}(T-1) \end{pmatrix} \boldsymbol{p};
$$

$3T$-rozměrný vektor na levé straně označíme $\boldsymbol{z}$, matici typu $3T \times 6$ na pravé straně označíme M a dostaneme

$$
\boldsymbol{z} = \mathsf{M}\boldsymbol{p}.
$$

Složky vektoru $\boldsymbol{z}$ a složky matice M jsou měřené hodnoty, vektor $\boldsymbol{p}$ je tvořen parametry, které chceme odhadnout. Pokud by se populace vyvíjela přesně podle modelu (3.6) a pozorování by nebyla zatížena chybou, platilo by podle předchozí rovnosti $\boldsymbol{z} - \mathsf{M}\boldsymbol{p} = \boldsymbol{o}$, neboli $\|\boldsymbol{z} - \mathsf{M}\boldsymbol{p}\| = 0$. Proto za odhady parametrů $\boldsymbol{p}$ vezmeme takové, které minimalizují normu vektoru $\boldsymbol{z} - \mathsf{M}\boldsymbol{p}$; konkrétně použijeme normu euklidovskou.

Parametry jsou nezáporné, P_1, P_2, Q_2, Q_3 vyjadřují pravděpodobnosti, součet pravděpodobnosti P_2 přežití a přechodu ze druhé do třetí třídy a Q_2 přežití ve druhé třídě nemůže převýšit hodnotu 1. Parametry tedy musí splňovat nerovnosti

$$
0 \le F, \quad 0 \le P_1 \le 1, \quad 0 \le P_2 \le 1, \quad 0 \le Q_2 \le 1, \quad 0 \le Q_3 \le 1, \quad P_2 + Q_2 \le 1.
$$

Tyto nerovnosti přepíšeme v maticovém tvaru

$$
\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & -1 & 0 \\ -1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & -1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & -1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & -1 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \\ 0 & 1 & 1 & 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} P_1 \\ Q_2 \\ P_2 \\ F \\ Q_3 \end{pmatrix} \le \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \\ 0 \\ 1 \\ 0 \\ 1 \\ 0 \\ 1 \\ 1 \end{pmatrix}. \tag{3.8}
$$

Matici na levé straně označíme C, vektor na pravé straně označíme $\boldsymbol{b}$ a dostaneme podmínky ve tvaru

$$\mathsf{C}\boldsymbol{p} \le \boldsymbol{b}.$$

Celkem tak dostáváme, že odhad parametrů $\boldsymbol{p}$ můžeme hledat tak, že najdeme minimum normy vektoru $\boldsymbol{z} - \mathsf{M}\boldsymbol{p}$ za podmínky (3.8), stručně

$$\hat{\boldsymbol{p}} = \operatorname{argmin} \left\{ \|\boldsymbol{z} - \mathsf{M}\boldsymbol{p}\|_2^2 : \mathsf{C}\boldsymbol{p} \le \boldsymbol{b} \right\}.$$

V obecném případě uvažujeme populaci vyvíjející se podle rovnice

$$\boldsymbol{n}(t+1) = \mathsf{A}\boldsymbol{n}(t), \tag{3.9}$$

která odpovídá rovnici (3.6) z úvodního příkladu a kterou můžeme přepsat ve tvaru

$$\boldsymbol{n}(t+1) = \left(\boldsymbol{n}(t)^{\mathsf{T}} \otimes \mathsf{I}\right) \operatorname{vec} \mathsf{A}, \tag{3.10}$$

kde I je jednotková matice řádu k (viz výpočet na str. 18). Označíme-li $\mathsf{N}(t) = \boldsymbol{n}(t)^{\mathsf{T}} \otimes \mathsf{I}$, můžeme tuto rovnost zapsat stručněji,

$$\boldsymbol{n}(t+1) = \mathsf{N}(t) \operatorname{vec} \mathsf{A}. \tag{3.11}$$

Předpokládáme, že známe strukturu matice A, takže víme, že mezi jejími složkami je právě l nenulových a zbývajících $k^2 - l$ je nulových; v úvodním příkladu bylo $l = 5$, $k = 3$ a tedy $k^2 - l = 4$. Vektor $\operatorname{vec} \mathsf{A}$ tedy obsahuje pouze l nenulových prvků. Je-li j-tá složka vektoru $\operatorname{vec} \mathsf{A}$ rovna nule, pak každý prvek z j-tého sloupce matice $\mathsf{N}(t)$ je při násobení v předchozí rovnosti násoben nulou. To znamená, že j-tý sloupec matice $\mathsf{N}(t)$ k výsledku ničím nepřispívá, je zbytečný. Tato úvaha vede k tomu, že můžeme snížit dimenzi problému. Vektor $\operatorname{vec} \mathsf{A}$ nahradíme vektorem $\boldsymbol{p}$, který obsahuje nenulové prvky vektoru $\operatorname{vec} \mathsf{A}$, matici $\mathsf{N}(t)$ nahradíme maticí $\mathsf{M}(t)$, která vznikne z matice $\mathsf{N}(t)$ tak, že v ní vynecháme všechny sloupce, které odpovídají nulovým prvkům vektoru $\operatorname{vec} \mathsf{A}$; v úvodním příkladu se jednalo o rovnici (3.7). Rovnosti (3.11) tedy přepíšeme ve tvaru

$$\boldsymbol{n}(t+1) = \mathsf{M}(t)\boldsymbol{p}, \qquad t = 0, 1, 2, \ldots, T-1, \tag{3.12}$$

nebo souhrnně

$$\begin{pmatrix} \boldsymbol{n}(1) \\ \boldsymbol{n}(2) \\ \vdots \\ \boldsymbol{n}(T) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathsf{M}(0) \\ \mathsf{M}(1) \\ \vdots \\ \mathsf{M}(T-1) \end{pmatrix} \boldsymbol{p}.$$

Vektor na levé straně označíme $\boldsymbol{z}$, matici na pravé straně označíme M a dostaneme

$$\boldsymbol{z} = \mathsf{M}\boldsymbol{p}. \tag{3.13}$$

Vektor $\boldsymbol{z}$ i matice M jsou složeny z pozorovaných hodnot, vektor $\boldsymbol{p}$ je l-ticí parametrů, které chceme odhadnout. Pokud by se vývoj populace přesně řídil modelem (3.9), pak by podle rovnosti (3.13) platilo $\boldsymbol{z} - \mathsf{M}\boldsymbol{p} = \boldsymbol{o}$. Tato úvaha vede k tomu, že za odhady parametrů $\boldsymbol{p}$ vezmeme takové hodnoty, aby norma vektoru $\boldsymbol{z} - \mathsf{M}\boldsymbol{p}$ byla co nejmenší.

Platí

$$\|\boldsymbol{z} - \mathsf{M}\boldsymbol{p}\|_2^2 = (\boldsymbol{z} - \mathsf{M}\boldsymbol{p})^\mathsf{T}(\boldsymbol{z} - \mathsf{M}\boldsymbol{p}) = \boldsymbol{z}^\mathsf{T}\boldsymbol{z} - \boldsymbol{z}^\mathsf{T}\mathsf{M}\boldsymbol{p} - \boldsymbol{p}^\mathsf{T}\mathsf{M}^\mathsf{T}\boldsymbol{z} + \boldsymbol{p}^\mathsf{T}\mathsf{M}^\mathsf{T}\mathsf{M}\boldsymbol{p} =$$
$$= \boldsymbol{z}^\mathsf{T}\boldsymbol{z} - 2\boldsymbol{z}^\mathsf{T}\mathsf{M}\boldsymbol{p} + \boldsymbol{p}^\mathsf{T}\mathsf{M}^\mathsf{T}\mathsf{M}\boldsymbol{p} = \boldsymbol{z}^\mathsf{T}\boldsymbol{z} + 2\left(\frac{1}{2}\boldsymbol{p}^\mathsf{T}\mathsf{M}^\mathsf{T}\mathsf{M}\boldsymbol{p} - \boldsymbol{z}^\mathsf{T}\mathsf{M}\boldsymbol{p}\right).$$

Hodnota $\boldsymbol{z}^\mathsf{T}\boldsymbol{z}$ nezávisí na parametrech, proto stačí minimalizovat výraz v závorce. Označíme

$$\mathsf{G} = \mathsf{M}^\mathsf{T}\mathsf{M}, \quad \boldsymbol{q} = \mathsf{M}^\mathsf{T}\boldsymbol{z}.$$

Pak je matice G typu $l \times l$ a je symetrická. Hledáme vektor $\boldsymbol{p}$ s nezápornými složkami tak, aby

$$\frac{1}{2}\boldsymbol{p}^\mathsf{T}\mathsf{G}\boldsymbol{p} - \boldsymbol{q}^\mathsf{T}\boldsymbol{p} \;\to\; \min. \tag{3.14}$$

Kromě nezápornosti musí složky vektoru $\boldsymbol{p}$ splňovat i další podmínky — pravděpodobnosti nemohou překročit hodnotu 1, součet všech pravděpodobností vyjadřujících přechod z nějakého stadia do jiných také nemůže být větší než 1 a podobně. Všechna taková omezení jsou lineární, můžeme je tedy podobně jako nerovnosti (3.8) z úvodního příkladu obecně zapsat ve tvaru

$$\mathsf{C}\boldsymbol{p} \le \boldsymbol{b}, \tag{3.15}$$

kde C je vhodná matice a $\boldsymbol{b}$ je vhodný vektor; matice C má l sloupců, počet jejích a řádků je roven dimenzi vektoru $\boldsymbol{b}$.

Úloha (3.14), (3.15) je úlohou kvadratického programování v základním tvaru.

3.2 Parametry populace se stabilizovanou věkovou strukturou

Uvažujme věkově strukturovanou populaci, tj. populaci která se vyvíjí podle Leslieho modelu po dostatečně dlouhou dobu. Taková populace má v nějakém čase t strukturu

$$\boldsymbol{n}(t) = N(t)\boldsymbol{w},$$

kde $N(t) = \sum_{j=1}^{k} n_j(t)$ je celková velikost populace a $\boldsymbol{w}$ je normovaný vlastní vektor příslušný k dominantní vlastní hodnotě λ (růstovému koeficientu); norma v tomto případě používáme součtovou,

$$\|\boldsymbol{w}\|_1 = \sum_{j=1}^{k} w_j = 1.$$

3.2.1 Odhad růstového koeficientu

Předpokládejme, že máme změřenu velikost populace v časech t_i, $i = 1, 2, \ldots, m$, tj. že známe hodnoty

$$N(t_1), N(t_2), \ldots, N(t_m)$$

a všechny tyto hodnoty jsou kladné. Při stabilizované věkové struktuře platí

$$N(t_i) = N(t_1)\lambda^{t_i - t_1},$$

tedy po zlogaritmování

$$\ln N(t_i) = t_i \ln \lambda + \ln N(t_1) - t_1 \ln \lambda.$$

Tuto rovnost lze považovat za zobecněný lineární regresní model a hodnotu růstového koeficientu odhadnout jako

$$\hat{\lambda} = \exp \left\{ \frac{m \sum\limits_{i=1}^{m} t_i \ln N(t_i) - \sum\limits_{i=1}^{m} t_i \sum\limits_{i=1}^{m} \ln N(t_i)}{m \sum\limits_{i=1}^{m} t_i^2 - \left(\sum\limits_{i=1}^{m} t_i \right)^2} \right\}. \tag{3.16}$$

Pokud bychom měli nepřerušenou časovou řadu pozorování velikosti populace, tj. znali všechny hodnoty $N(0), N(1), \ldots, N(T)$, lze výpočet odhadu růstového koeficientu zjednodušit na tvar

$$\hat{\lambda} = \exp \left\{ \frac{(T+1) \sum\limits_{t=0}^{T} t \ln N(t) - \sum\limits_{t=0}^{T} t \sum\limits_{t=0}^{T} \ln N(t)}{(T+1) \sum\limits_{t=0}^{T} t^2 - \left(\sum\limits_{t=0}^{T} t \right)^2} \right\} =$$

$$= \exp \left\{ \frac{6}{T(T+1)(T+2)} \sum_{t=0}^{T} (2t - T) \ln N(t) \right\}.$$

3.2.2 Odhady pravděpodobností přežití a fertilit

Předpokládejme nyní, že navíc máme změřené velikosti jednotlivých věkových tříd v jednom časovém okamžiku, tj. známe hodnoty

$$n_1(t), n_2(t), \ldots, n_k(t)$$

pro nějaký čas t. Z tohoto měření můžeme odhadnout složky vektoru $\boldsymbol{w}$,

$$\hat{w}_i = \frac{n_i(t)}{N(t)} = \frac{n_i(t)}{\sum\limits_{j=1}^{k} n_j(t)}, \qquad i = 1, 2, \ldots, k. \tag{3.17}$$

V populaci se stabilizovanou věkovou strukturou platí

$$P_i w_i = \lambda w_{i+1}, \quad \text{tj. } P_i = \lambda \frac{w_{i+1}}{w_i}, \qquad i = 1, 2, \ldots, k-1.$$

Za odhad pravděpodobností P_i tedy můžeme vzít

$$\hat{P}_i = \hat{\lambda} \frac{\hat{w}_{i+1}}{\hat{w}_i} = \hat{\lambda} \frac{n_{i+1}(t)}{n_i(t)}, \qquad i = 1, 2, \ldots, k; \tag{3.18}$$

odhad $\hat{\lambda}$ růstového koeficientu je přitom dán rovností (3.16).

K odhadu věkově specifických plodností F_1,F_2, ..., F_k využijeme charakteristickou rovnici (2.34) Leslieho matice. Dosadíme do ní odhady růstového koeficientu i pravděpodobností přežití,

$$1 = \sum_{j=1}^{k} F_j \hat{\lambda}^{-j} \prod_{q=1}^{j-1} \hat{P}_q = \sum_{j=1}^{k} F_j \hat{\lambda}^{-j} \prod_{q=1}^{j-1} \hat{\lambda} \frac{n_{q+1}(t)}{n_q(t)} = \frac{1}{\hat{\lambda} n_1(t)} \sum_{j=1}^{k} F_j n_j(t).$$

Dostaneme tak rovnost

$$\hat{\lambda} n_1(t) = \sum_{j=1}^{k} F_j n_j(t). \tag{3.19}$$

Označíme Φ součet plodností a zavedeme relativní věkově specifické plodnosti vztahy

$$f_j = \frac{F_j}{\Phi} = \frac{F_j}{\sum\limits_{q=1}^{j} F_j}, \qquad j = 1, 2, \ldots, k.$$

Pokud bychom znali hodnoty f_j například z nějaké teorie nebo z dalšího pozorování, můžeme dosadit do rovnosti (3.19),

$$\hat{\lambda} n_1(t) = \Phi \sum_{j=1}^{k} f_j n_j(t)$$

a součet plodností odhadovat vztahem

$$\hat{\Phi} = \frac{\hat{\lambda} n_1(t)}{\sum\limits_{j=1}^{k} f_j n_j(t)}. \tag{3.20}$$

Nejjednodušší předpoklad o plodnostech je ten, že jsou na začátku života nulové, v plodném věku, tj. ve věku od menarche po menopauzu (ve věkových kategoriích m, $m+1$, …, M) jsou konstantní a v postreproduktivním období jsou opět nulové. Můžeme tedy předpokládat

$$f_1 = f_2 = \cdots = f_{m-1} = f_{M+1} = f_{M+2} = \cdots = f_k = 0,$$
$$f_m = f_{m+1} = \cdots = f_M = \frac{1}{M - m + 1}.$$

Za tohoto předpokladu odhadneme sumární plodnost Φ vztahem

$$\hat{\Phi} = \hat{\lambda} n_1(t) \frac{M - m + 1}{\sum\limits_{j=m}^{M} n_j(t)}. \tag{3.21}$$

Také lze například předpokládat, že plodnost od m-té věkové kategorie narůstá, dosahuje maxima $F_{\max}$ v p-té věkové třídě, a pak klesne až na nulovou hodnotu po menopauze. Pokud nárůst a pokles budeme považovat za lineární, specifické plodnosti vyjádříme ve tvaru

$$F_j = \begin{cases} F_{\max} \dfrac{j - m + 1}{p - m + 1}, & m \le j \le p, \\[2ex] F_{\max} \dfrac{M - j + 1}{M - p + 1}, & p < j \le M, \\[2ex] 0, & \text{jinak.} \end{cases}$$

V tomto případě dostaneme z rovnosti (3.19) pro maximální plodnost odhad

$$\hat{F}_{\max} = \hat{\lambda} n_1(t) \frac{(p - m + 1)(M - p + 1)}{(M - p + 1) \sum\limits_{j=m}^{p} (j - m + 1) n_j(t) + (p - m + 1) \sum\limits_{j=p+1}^{M} (M - j + 1) n_j(t)}. \tag{3.22}$$

V populaci se stabilizovanou věkovou strukturou platí

$$\sum_{j=1}^{k} F_j n(t) = n_1(t+1) = \lambda n_1(t).$$

Pokud tedy budeme znát hodnotu $n_1(t+1)$, tj. počet novorozenců v čase $t+1$, lze v rovnostech (3.20), (3.21), (3.22) výraz $\hat{\lambda} n_1(t)$ nahradit výrazem $n_1(t+1)$.

Kapitola 4

Modely s externí variabilitou

4.1 Sezónní variabilita

Budeme se zabývat populací tvořenou jedinci, jejichž životní *cyklus* je tvořen několika *fázemi* navazujícími na sebe v průběhu času. V jedné fázi je populace strukturována do několika tříd, přitom se počty tříd mohou v jednotlivých fázích životního cyklu lišit. Dobu trvání životního cyklu budeme považovat za jednotkovou, doby trvání jednotlivých fází mohou být různé.

Typickým příkladem může být vývoj jednoletých bylin: projekčním intervalem je jeden rok, jednotlivými fázemi jsou roční období. V každé fázi svého vývoje může populace být rozdělena do různého počtu tříd. V případě jednoletých rostlin můžeme na jaře rozlišit malé a velké sazenice, v létě malé, střední a velké rostliny, na podzim je populace tvořena pouze vyprodukovanými semeny a v zimě semeny přezimujícími nebo vyklíčenými rostlinkami.

Nechť konkrétně je životní cyklus rozdělen na m fází. Předpokládejme, že počáteční (nultá) fáze prvního cyklu začíná v čase $t = 0$ a i-tá fáze prvního cyklu trvá od času τ_i do času τ_{i+1}, kde $\tau_0, \tau_1, \dots, \tau_m$ jsou reálná čísla taková, že

$$0 = \tau_0 < \tau_1 < \tau_2 < \cdots < \tau_{m-1} < \tau_m = 1.$$

Předpokládejme dále, že v i-té fázi je populace strukturována do k_i tříd, $k_0, k_1, \dots, k_{m-1}$ jsou přirozená čísla. Velikost populace v i-té fázi t-tého cyklu je tedy vyjádřena k_i-rozměrným vektorem $\boldsymbol{n}(t + \tau_i)$. Nechť nakonec nezáporná matice B_i typu $k_{i+1} \times k_i$ projektuje velikost populace v i-té fázi na její velikost v $i + 1$-ní fázi (popisuje přechod populace z i-té fáze do následující), $i = 0, 1, \dots, m - 2$, nezáporná matice B_{m-1} typu $k_0 \times k_{m-1}$ projektuje velikost populace v poslední fázi na její velikost v počáteční fázi následujícího cyklu.

Vývoj populace budeme tedy modelovat rovnicemi

$$\boldsymbol{n}(t + \tau_{h+1}) = \mathsf{B}_h \boldsymbol{n}(t + \tau_h), \quad h = 0, 1, \dots, m - 1, \; t = 0, 1, 2, \dots . \tag{4.1}$$

Podle této rovnice platí

$$\begin{aligned}
\boldsymbol{n}(t + 1 + \tau_h) &= \mathsf{B}_{h-1} \boldsymbol{n}(t + 1 + \tau_{h-1}) = \\
&= \mathsf{B}_{h-1}\mathsf{B}_{h-2} \boldsymbol{n}(t + 1 + \tau_{h-2}) = \mathsf{B}_{h-1}\mathsf{B}_{h-2}\mathsf{B}_{h-3} \boldsymbol{n}(t + 1 + \tau_{h-3}) = \cdots \\
&\cdots = \mathsf{B}_{h-1}\mathsf{B}_{h-2} \cdots \mathsf{B}_0 \boldsymbol{n}(t + 1 + \tau_0) = \mathsf{B}_{h-1}\mathsf{B}_{h-2} \cdots \mathsf{B}_0 \boldsymbol{n}(t + \tau_m) = \\
&= \mathsf{B}_{h-1}\mathsf{B}_{h-2} \cdots \mathsf{B}_0\mathsf{B}_{m-1} \boldsymbol{n}(t + \tau_{m-1}) = \mathsf{B}_{h-1}\mathsf{B}_{h-2} \cdots \mathsf{B}_0\mathsf{B}_{m-1}\mathsf{B}_{m-2} \boldsymbol{n}(t + \tau_{m-2}) = \cdots \\
&\cdots = \mathsf{B}_{h-1}\mathsf{B}_{h-2} \cdots \mathsf{B}_0\mathsf{B}_{m-1}\mathsf{B}_{m-2} \cdots \mathsf{B}_h \boldsymbol{n}(t + \tau_h).
\end{aligned}$$

Pro $h \in \{0, 1, \ldots, m-1\}$ nyní položíme

$$\mathsf{A}_h = \mathsf{B}_{h-1}\mathsf{B}_{h-2}\cdots\mathsf{B}_0\mathsf{B}_{m-1}\mathsf{B}_{m-2}\cdots\mathsf{B}_h, \quad \text{zejména } \mathsf{A}_0 = \mathsf{B}_{m-1}\mathsf{B}_{m-2}\cdots\mathsf{B}_0.$$

Abychom zjednodušili zápis výpočtů, označíme ještě $\mathsf{A}_m = \mathsf{A}_0$. Každá z matic A_h je čtvercová řádu k_h. Předchozí výsledek můžeme nyní zapsat ve tvaru

$$\boldsymbol{n}(t + \tau_h + 1) = \mathsf{A}_h\boldsymbol{n}(t + \tau_h)$$

a z tohoto zápisu je vidět, že

$$\boldsymbol{n}(t + \tau_h) = \mathsf{A}_h^t\boldsymbol{n}(\tau_h) = \mathsf{A}_h^t\mathsf{B}_{h-1}\mathsf{B}_{h-2}\cdots\mathsf{B}_1\mathsf{B}_0\boldsymbol{n}(0) = \mathsf{B}_{h-1}\mathsf{B}_{h-2}\cdots\mathsf{B}_1\mathsf{B}_0\mathsf{A}_0^t\boldsymbol{n}(0). \tag{4.2}$$

Budeme ještě používat označení

$$\mathsf{D}_h = \mathsf{B}_{h-1}\mathsf{B}_{h-2}\cdots\mathsf{B}_0\mathsf{B}_{m-1}\mathsf{B}_{m-2}\cdots\mathsf{B}_{h+1}, \quad h = 0, 1, \ldots, m_1.$$

Matice D_h je typu $k_h \times k_{h+1}$ a platí

$$\mathsf{A}_h = \mathsf{D}_h\mathsf{B}_h, \quad \mathsf{A}_{h+1} = \mathsf{B}_h\mathsf{D}_h, \qquad h = 0, 1, \ldots, m-1. \tag{4.3}$$

Tvrzení 1. Všechny matice $\mathsf{A}_0, \mathsf{A}_1, \ldots, \mathsf{A}_{m-1}$ mají stejné nenulové vlastní hodnoty.

Důkaz: Nechť $h \in \{0, 1, 2, \ldots, m-1\}$ je libovolné číslo. Označme pro stručnost $r = k_h$, $s = k_{h+1}$. Matice B_h je typu $s \times r$, matice D_h je typu $r \times s$. Poněvadž podle (4.3) je

$$\begin{pmatrix} \mathsf{A}_h & \mathsf{O} \\ \mathsf{B}_h & \mathsf{O} \end{pmatrix}\begin{pmatrix} \mathsf{I} & \mathsf{D}_h \\ \mathsf{O} & \mathsf{I} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathsf{D}_h\mathsf{B}_h & \mathsf{O} \\ \mathsf{B}_h & \mathsf{O} \end{pmatrix}\begin{pmatrix} \mathsf{I} & \mathsf{D}_h \\ \mathsf{O} & \mathsf{I} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathsf{D}_h\mathsf{B}_h & \mathsf{D}_h\mathsf{B}_h\mathsf{D}_h \\ \mathsf{B}_h & \mathsf{B}_h\mathsf{D}_h \end{pmatrix} =$$
$$= \begin{pmatrix} \mathsf{I} & \mathsf{D}_h \\ \mathsf{O} & \mathsf{I} \end{pmatrix}\begin{pmatrix} \mathsf{O} & \mathsf{O} \\ \mathsf{B}_h & \mathsf{B}_h\mathsf{D}_h \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathsf{I} & \mathsf{D}_h \\ \mathsf{O} & \mathsf{I} \end{pmatrix}\begin{pmatrix} \mathsf{O} & \mathsf{O} \\ \mathsf{B}_h & \mathsf{A}_{h+1} \end{pmatrix}$$

a matice $\begin{pmatrix} \mathsf{I} & \mathsf{D}_h \\ \mathsf{O} & \mathsf{I} \end{pmatrix}$ je regulární, platí

$$\begin{pmatrix} \mathsf{I} & \mathsf{D}_h \\ \mathsf{O} & \mathsf{I} \end{pmatrix}^{-1}\begin{pmatrix} \mathsf{A}_h & \mathsf{O} \\ \mathsf{B}_h & \mathsf{O} \end{pmatrix}\begin{pmatrix} \mathsf{I} & \mathsf{D}_h \\ \mathsf{O} & \mathsf{I} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathsf{O} & \mathsf{O} \\ \mathsf{B}_h & \mathsf{A}_{h+1} \end{pmatrix},$$

což znamená, že matice

$$\mathsf{P}_1 = \begin{pmatrix} \mathsf{A}_h & \mathsf{O} \\ \mathsf{B}_h & \mathsf{O} \end{pmatrix} \quad \text{a} \quad \mathsf{P}_2 = \begin{pmatrix} \mathsf{O} & \mathsf{O} \\ \mathsf{B}_h & \mathsf{A}_{h+1} \end{pmatrix}$$

jsou podobné a tedy mají stejná vlastní čísla[1]. Charakteristický polynom první matice je

$$\det(\mathsf{P}_1 - \lambda\mathsf{I}) = \det\begin{pmatrix} \mathsf{A}_h - \lambda\mathsf{I}_r & \mathsf{O} \\ \mathsf{B}_h & -\lambda\mathsf{I}_s \end{pmatrix} = \det\left(\mathsf{A}_h - \lambda\mathsf{I}\right)(-\lambda)^s,$$

[1]Matice M a N jsou podobné, pokud existuje regulární matice P taková, že $\mathsf{P}^{-1}\mathsf{M}\mathsf{P} = \mathsf{N}$. Číslo λ je vlastní hodnotou matice M právě tehdy, když $\mathsf{M} - \lambda\mathsf{I} = \mathsf{S}$ a matice S je singulární. Vynásobením této rovnosti maticí P^{-1} zleva a maticí P zprava dostaneme ekvivalentní rovnost $\mathsf{N} - \lambda\mathsf{I} = \mathsf{P}^{-1}\mathsf{S}\mathsf{P}$. Přitom matice $\mathsf{P}^{-1}\mathsf{S}\mathsf{P}$ je singulární, což znamená, že λ je vlastním číslem matice N.

charakteristický polynom druhé matice je

$$\det(\mathsf{P}_2 - \lambda\mathsf{I}) = \det\begin{pmatrix} -\lambda\mathsf{I}_r & \mathsf{O} \\ \mathsf{B}_h & \mathsf{A}_{h+1} - \lambda\mathsf{I}_s \end{pmatrix} = (-\lambda)^r \det\left(\mathsf{A}_{h+1} - \lambda\mathsf{I}_s\right).$$

To znamená, že vlastní hodnoty matice P_1 jsou stejné, jako vlastní hodnoty matice A_h plus s nul; vlastní hodnoty matice P_2 jsou stejné, jako vlastní hodnoty matice A_{h+1} plus r nul. A poněvadž matice P_1 a P_2 mají stejné vlastní hodnoty, mají matice A_h a A_{h+1} stejné nenulové vlastní hodnoty. □

Tvrzení 2. Nechť všechny matice $\mathsf{A}_0, \mathsf{A}_1, \ldots, \mathsf{A}_{m-1}$ jsou primitivní a λ je jejich společná dominantní vlastní hodnota. Pak pro každé $h \in \{0, 1, \ldots, m-1\}$ platí

$$\lim_{t\to\infty} \frac{\boldsymbol{n}(t+\tau_h)}{\lambda^t \left\|\boldsymbol{n}(\tau_h)\right\|_1} = \boldsymbol{w}_h,$$

kde $\boldsymbol{w}_h$ je (pravý) vlastní vektor matice A_h příslušný k vlastní hodnotě λ.

Důkaz: Tvrzení plyne z první rovnosti (4.2) a z 2.2.1. □

Vývoj populace směřuje ke stavu, že se její struktura (relativní zastoupení jednotlivých tříd) v jednotlivých fázích nemění; struktura populace se periodicky mění (s periodou délky populačního cyklu).

Předpokládejme, že matice A_0 má vlastní hodnotu λ, která je větší než absolutní hodnota všech ostatních vlastních hodnot. V takovém případě je λ společná dominantní vlastní hodnota matic A_h, $h = 0, 1, \ldots, m-1$, tj. λ je růstový koeficient populace. Označme $\boldsymbol{w}_h$ pravý normovaný vlastní vektor matice A_h příslušný k této dominantní vlastní hodnotě λ. Pak podle (4.3) platí

$$\lambda\boldsymbol{w}_h = \mathsf{A}_h\boldsymbol{w}_h = \mathsf{D}_h\mathsf{B}_h\boldsymbol{w}_h.$$

Vynásobením této rovnosti maticí B_h zleva a s novým využitím vztahů (4.3) dostaneme

$$\lambda\left(\mathsf{B}_h\boldsymbol{w}_h\right) = \mathsf{B}_h\mathsf{D}_h\mathsf{B}_\mathsf{h}\boldsymbol{w}_h = \mathsf{A}_{h+1}\left(\mathsf{B}_h\boldsymbol{w}_h\right).$$

To znamená, že vektor $\mathsf{B}_h\boldsymbol{w}_h$ je vlastním vektorem matice A_{h+1} příslušný k dominantní vlastní hodnotě λ. Platí tedy

$$\boldsymbol{w}_{h+1} = \frac{\mathsf{B}_h\boldsymbol{w}_h}{\left\|\mathsf{B}_h\boldsymbol{w}_h\right\|_1}, \qquad h = 0, 1, \ldots, m-1;$$

přitom klademe $\boldsymbol{w}_m = \boldsymbol{w}_0$. Známe-li tedy normovaný pravý vlastní vektor matice A_0 příslušný k vlastní hodnotě λ, pak můžeme snadno spočítat normované pravé vlastní vektory matic A_1, A_2, …, A_{m-1}.

Nechť $\boldsymbol{v}_h$, $h = 0, 1, 2, \ldots, m-1$ je levý vlastní vektor matice A_h takový, že $(\boldsymbol{v}_h)_1 = 1$ (reproduktivní hodnoty vyjadřujeme relativně k reproduktivní hodnotě první třídy). Pak platí

$$\boldsymbol{v}_{h+1}^\mathsf{T}\mathsf{A}_{h+1} = \boldsymbol{v}_{h+1}^\mathsf{T}\mathsf{B}_h\mathsf{D}_h = \lambda\mathsf{v}_{h+1}^\mathsf{T}.$$

Vynásobením této rovnosti zprava maticí B_h dostaneme

$$\left(\boldsymbol{v}_{h+1}^\mathsf{T}\mathsf{B}_h\right)\mathsf{D}_h\mathsf{B}_h = \lambda\left(\boldsymbol{v}_{h+1}^\mathsf{T}\mathsf{B}_h\right),$$

což znamená, že vektor $\mathsf{B}^{\mathsf{T}}\boldsymbol{v}_{h+1}$ je levým vlastním vektorem matice $\mathsf{D}_h\mathsf{B}_h = \mathsf{A}_h$ příslušným k vlastní hodnotě λ. Známe-li tedy levý vlastní vektor $\boldsymbol{v}_m = \boldsymbol{v}_0$ matice A_0, pak můžeme spočítat levé vlastní vektory matic A_{m-1}, A_{m-2}, $\ldots$, A_1 pomocí vztahů

$$\boldsymbol{v}_{h-1} = \frac{\mathsf{B}_{h-1}^{\mathsf{T}}\boldsymbol{v}_h}{\left(\mathsf{B}_{h-1}^{\mathsf{T}}\boldsymbol{v}_h\right)_1}, \qquad h = m, m-1, \ldots, 2.$$

Upozorněme ještě na skutečnost, že společné dominantní vlastní číslo matic A_h (tj. rychlost růstu populace se sezónní variabilitou) v případě, že všechny matice B_h, $h = 0, 1, \ldots, m-1$ jsou čtvercové (tj. populace je v každé fázi členěna do stejných tříd), nemusí nijak souviset s vlastními hodnotami jednotlivých matic B_h. Například pro $m = 2$ uvažujme matice

$$\mathsf{B}_0 = \begin{pmatrix} 0{,}2 & 0{,}2 \\ 0{,}9 & 0 \end{pmatrix}, \qquad \mathsf{B}_1 = \begin{pmatrix} 0{,}1 & 3 \\ 0{,}2 & 0 \end{pmatrix}.$$

Dominantní vlastní hodnota matice B_0, resp. matice B_1, je 0,5359, resp. 0,8262. Z toho by se mohlo zdát, že populace vymírá. Ale dominantní vlastní hodnota matice

$$\mathsf{A}_0 = \begin{pmatrix} 0{,}1 & 3 \\ 0{,}2 & 0 \end{pmatrix}\begin{pmatrix} 0{,}2 & 0{,}2 \\ 0{,}9 & 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2{,}72 & 0{,}02 \\ 0{,}04 & 0{,}04 \end{pmatrix}$$

je rovna 2,7203, takže populace dosti rychle roste. Tento příklad není nějak umělý, může popisovat populaci, která se v nepříznivém období roku (například období sucha) soustřeďuje na přežívání, v příznivém období na rozmnožování. Uvedený jev tedy může sloužit k analýze strategie dormance semen nebo spor.

Na závěr ještě vyšetříme citlivost růstového koeficientu λ na složky matice B_h. Poněvadž podle (4.3) je

$$\frac{\partial(\mathsf{A}_h)_{pq}}{\partial(\mathsf{B}_h)_{ij}} = \frac{\partial}{\partial(\mathsf{B}_h)_{ij}}\sum_{l=1}^{k_{h+1}}(\mathsf{D}_h)_{pl}(\mathsf{B}_h)_{lq} = \delta_{qj}(\mathsf{D}_h)_{pi} = \delta_{qj}(\mathsf{D}_h^{\mathsf{T}})_{ip},$$

platí podle řetězového pravidla pro derivování složené funkce

$$\frac{\partial\lambda}{\partial(\mathsf{B}_h)_{ij}} = \sum_{p=1}^{k_h}\sum_{q=1}^{k_h}\frac{\partial\lambda}{\partial(\mathsf{A}_h)_{pq}}\frac{\partial(\mathsf{A}_h)_{pq}}{\partial(\mathsf{B}_h)_{ij}} = \sum_{p=1}^{k_h}\sum_{q=1}^{k_h}\frac{\partial\lambda}{\partial(\mathsf{A}_h)_{pq}}\delta_{qj}(\mathsf{D}_h^{\mathsf{T}})_{ip} =$$

$$= \sum_{p=1}^{k_h}\frac{\partial\lambda}{\partial(\mathsf{A}_h)_{pj}}(\mathsf{D}_h^{\mathsf{T}})_{ip} = \left(\mathsf{D}_h^{\mathsf{T}}\frac{\partial\lambda}{\partial\mathsf{A}_h}\right)_{ij}.$$

Označíme-li

$$\mathsf{S}(\mathsf{A}_h) = \left(\frac{\partial\lambda}{\partial(\mathsf{A}_h)_{ij}}\right) = \frac{(\boldsymbol{v}_h)_i(\boldsymbol{w}_h)_j}{\boldsymbol{v}_h^{\mathsf{T}}\boldsymbol{w}_h}$$

matici citlivosti růstového koeficientu λ na složkách matice A_h (sr. 2.4.1) a

$$\mathsf{S}(\mathsf{B}_h) = \left(\frac{\partial\lambda}{\partial(\mathsf{B}_h)_{ij}}\right)$$

matici citlivosti růstového koeficientu λ na složkách matice B_h, můžeme psát

$$\mathsf{S}(\mathsf{B}_h) = \mathsf{D}_h^{\mathsf{T}}\mathsf{S}(\mathsf{A}_h).$$

Matici pružnosti $\mathsf{E}(\mathsf{B}_h)$ růstového koeficientu λ vzhledem ke složkám matice B_h můžeme zapsat ve tvaru

$$\mathsf{E}(\mathsf{B}_h) = \left(\frac{(\mathsf{B}_h)_{ij}}{\lambda}\frac{\partial\lambda}{\partial(\mathsf{B}_h)_{ij}}\right) = \frac{1}{\lambda}\mathsf{B}_h \circ \mathsf{S}(\mathsf{B}_h).$$

4.2 Periodická variabilita

Představme si populaci, jež je strukturovaná do k tříd a vyvíjí se v prostředí, které se periodicky mění. To může například být způsobeno sezónními změnami klimatu a podobně. Takovou populaci můžeme modelovat rovnicí

$$\boldsymbol{n}(t+1) = \mathsf{A}(t)\boldsymbol{n}(t), \tag{4.4}$$

kde o časově závislé projekční matici $\mathsf{A}(t)$ předpokládáme, že je pro všechna $t = 0, 1, 2, \dots$ nezáporná a má periodu m, tj. $\mathsf{A}(t+m) = \mathsf{A}(t)$ a m je kladné celé číslo.

Změníme časové měřítko tak, aby délka periody byla jednotková, tj. zavedeme novou nezávisle proměnnou

$$s = \frac{1}{m}t$$

a položíme $\boldsymbol{\nu}(s) = \boldsymbol{n}(ms)$. Pak pro $h \in \{0, 1, 2, \dots, m-1\}$ a s nezáporné celé číslo platí

$$\boldsymbol{\nu}\left(s + \frac{h+1}{m}\right) = \boldsymbol{n}(ms+h+1) = \mathsf{A}(ms+h)\boldsymbol{n}(ms+h) =$$
$$= \mathsf{A}(h)\boldsymbol{n}\left(m\left(s+\frac{h}{m}\right)\right) = \mathsf{A}(h)\boldsymbol{\nu}\left(s+\frac{h}{m}\right).$$

Model tedy můžeme zapsat ve tvaru

$$\boldsymbol{\nu}\left(s + \frac{h+1}{m}\right) = \mathsf{A}(h)\boldsymbol{\nu}\left(s+\frac{h}{m}\right), \qquad h = 0, 1, \dots, m-1,\ s = 0, 1, 2, \dots,$$

což je model (4.1) s $\tau_h = \dfrac{h}{m}$, $\mathsf{B}_h = \mathsf{A}(h)$. Model (4.4) můžeme považovat za speciální případ modelu se sezónní externí variabilitou.

Alternativu k uvedenému přístupu k modelům s externí periodickou variabilitou představuje využití Fourierovy analýzy.

Prvky $a_{ij}(t)$ matice $\mathsf{A}(t)$ v modelu (4.4) jsou periodické funkce s periodou m. Můžeme je tedy vyjádřit ve tvaru Fourierovy řady

$$a_{ij}(t) = c_{ij} + \sum_{l=1}^{\infty} b_{ij}\cos\left(\frac{2\pi}{m}t + \varphi_{ij}\right).$$

O koeficientech budeme předpokládat, že

$$|a_{ij}| \geq |b_{ij}|, \quad i, j = 1, 2, \dots, k; \tag{4.5}$$

tento předpoklad zaručí, že matice $\mathsf{A}(t)$ je nezáporná pro všechna t. Je-li nerovnost v podmínce (4.5) ostrá, pak matice $\mathsf{A}(t)$ je primitivní, resp. ireducibilní, pro všechna t právě tehdy, když $\mathsf{A}(0)$ je primitivní, resp. ireducibilní.

4.3 Aperiodická variabilita

Uvažujme model vývoje populace strukturované do k tříd s časově závislou projekční maticí $\mathsf{A}(t)$

$$\boldsymbol{n}(t+1) = \mathsf{A}(t)\boldsymbol{n}(t); \tag{4.6}$$

přitom matice $\mathsf{A}(t)$ je pro každé $t = 0, 1, 2, \ldots$ nezáporná. Řešením této rovnice s počáteční hodnotou $\boldsymbol{n}(0)$ je

$$\boldsymbol{n}(t) = \mathsf{A}(t-1)\mathsf{A}(t-2)\cdots\mathsf{A}(1)\mathsf{A}(0)\boldsymbol{n}(0). \tag{4.7}$$

Abychom mohli model (4.6) nějak analyzovat, potřebujeme zavést několik dalších pojmů z teorie nezáporných matic.

Hilbertova projektivní pseudometrika d je definována pro každou dvojici $(\boldsymbol{x}, \boldsymbol{y})$ nezáporných vektorů se stejným nosičem, tj. takových, že $x_i = 0$ právě tehdy, když $y_i = 0$. Pseudometrika d je definována vztahem

$$d(\boldsymbol{x}, \boldsymbol{y}) = \begin{cases} \ln \dfrac{\max\left\{\dfrac{x_i}{y_i} : y_i > 0\right\}}{\min\left\{\dfrac{x_i}{y_i} : y_i > 0\right\}}, & \boldsymbol{x} \neq \boldsymbol{o}, \\[2ex] 0, & \boldsymbol{x} = \boldsymbol{o}. \end{cases}$$

Tvrzení 3. Pseudometrika d má vlastnosti:

1. $d(\boldsymbol{x}, \boldsymbol{y}) \geq 0$ pro všechny přípustné vektory $\boldsymbol{x}$, $\boldsymbol{y}$.
2. $d(\boldsymbol{x}, \boldsymbol{y}) = d(\boldsymbol{y}, \boldsymbol{x})$ pro všechny přípustné vektory $\boldsymbol{x}$, $\boldsymbol{y}$.
3. $d(\boldsymbol{x}, \boldsymbol{z}) \leq d(\boldsymbol{x}, \boldsymbol{y}) + d(\boldsymbol{y}, \boldsymbol{z})$ pro všechny přípustné vektory $\boldsymbol{x}$, $\boldsymbol{y}$.
4. $d(\boldsymbol{x}, \boldsymbol{y}) = 0$ právě tehdy, když $\boldsymbol{x} = a\boldsymbol{y}$ pro nějaké $a > 0$.
5. $d(\boldsymbol{x}, \boldsymbol{y}) = d(a\boldsymbol{x}, b\boldsymbol{y})$ pro všechny přípustné vektory $\boldsymbol{x}$, $\boldsymbol{y}$ a kladná čísla a, b.
6. Pro každou nezápornou čtvercovou matici A a všechny přípustné vektory $\boldsymbol{x}$, $\boldsymbol{y}$ platí $d(\mathsf{A}\boldsymbol{x}, \mathsf{A}\boldsymbol{y}) \leq d(\boldsymbol{x}, \boldsymbol{y})$. Je-li $d(\boldsymbol{x}, \boldsymbol{y}) > 0$, je tato nerovnost ostrá.

Důkaz:

1. Tvrzení plyne přímo z definice zobrazení d.
2. Pro nulové vektory je symetrie zřejmá z definice. Pokud $\boldsymbol{y} \neq \boldsymbol{o}$, platí

   $$\left\{\frac{x_i}{y_i} : y_i > 0\right\} = \left\{\frac{x_i}{y_i} : x_i > 0\right\}$$

   neboť vektory $\boldsymbol{x}$ a $\boldsymbol{y}$ mají stejné nosiče. Dále

   $$\max\left\{\frac{x_i}{y_i} : y_i > 0\right\} = \frac{1}{\min\left\{\dfrac{y_i}{x_i} : y_i > 0\right\}}, \quad \min\left\{\frac{x_i}{y_i} : y_i > 0\right\} = \frac{1}{\max\left\{\dfrac{y_i}{x_i} : y_i > 0\right\}}$$

   a z toho již plyne tvrzení.

3. Je-li některý z vektorů $\boldsymbol{x}$, $\boldsymbol{y}$, $\boldsymbol{z}$ nulový, jsou nulové všechny a nerovnost je triviální. V opačném případě

$$d(\boldsymbol{x},\boldsymbol{y})+d(\boldsymbol{y},\boldsymbol{z})=\ln\frac{\max\left\{\frac{x_i}{y_i}:\,y_i>0\right\}}{\min\left\{\frac{x_i}{y_i}:\,y_i>0\right\}}+\ln\frac{\max\left\{\frac{y_i}{z_i}:\,y_i>0\right\}}{\min\left\{\frac{y_i}{z_i}:\,z_i>0\right\}}=$$

$$=\ln\frac{\max\left\{\frac{x_i}{y_i}:\,y_i>0\right\}\max\left\{\frac{y_i}{z_i}:\,z_i>0\right\}}{\min\left\{\frac{x_i}{y_i}:\,y_i>0\right\}\min\left\{\frac{y_i}{z_i}:\,z_i>0\right\}}\geq\ln\frac{\max\left\{\frac{x_i}{y_i}\frac{y_i}{z_i}:\,y_iz_i>0\right\}}{\min\left\{\frac{x_i}{y_i}\frac{y_i}{z_i}:\,y_iz_i>0\right\}}=d(\boldsymbol{x},\boldsymbol{z}).$$

4. Je-li $d(\boldsymbol{x},\boldsymbol{y})=0$, pak

$$\max\left\{\frac{x_i}{y_i}:\,y_i\neq 0\right\}=\min\left\{\frac{x_i}{y_i}:\,y_i\neq 0\right\},$$

a z toho dále plyne, že všechny hodnoty $\frac{x_i}{y_i}$ jsou stejné, a tedy rovny nějaké konstantě a. Opačná implikace je zřejmá.

5. $\max\left\{\frac{ax_i}{by_i}:\,by_i\neq 0\right\}=\frac{a}{b}\max\left\{\frac{x_i}{y_i}:\,y_i\neq 0\right\}$ a podobně pro minimum.

6. Nechť i je libovolný index takový, že $(\mathsf{A}\boldsymbol{y})_i\neq 0$. Pak platí

$$\frac{(\mathsf{A}\boldsymbol{x})_i}{(\mathsf{A}\boldsymbol{y})_i}=\frac{\sum\limits_j a_{ij}x_j}{\sum\limits_p a_{ip}y_p}=\sum_j\frac{a_{ij}y_j}{\sum\limits_p a_{ip}y_p}\frac{x_j}{y_j},$$

a poněvadž

$$\sum_j\frac{a_{ij}y_j}{\sum\limits_p a_{ip}y_p}=1,\qquad \frac{a_{ij}y_j}{\sum\limits_p a_{ip}y_p}\geq 0 \text{ pro všechna } i,j,$$

je hodnota $\frac{(\mathsf{A}\boldsymbol{x})_i}{(\mathsf{A}\boldsymbol{y})_i}$ váženým průměrem hodnot z množiny $\left\{\frac{x_j}{y_j}:\,y_j\neq 0\right\}$. To znamená, že

$$\min\left\{\frac{x_j}{y_j}:\,y_j\neq 0\right\}\leq\frac{(\mathsf{A}\boldsymbol{x})_i}{(\mathsf{A}\boldsymbol{y})_i}\leq\max\left\{\frac{x_j}{y_j}:\,y_j\neq 0\right\}\tag{4.8}$$

pro všechny indexy i takové, že $(\mathsf{A}\boldsymbol{y})_i\neq 0$. Odtud dále plyne, že

$$\min\left\{\frac{x_j}{y_j}:\,y_j\neq 0\right\}\leq\min\left\{\frac{(\mathsf{A}\boldsymbol{x})_j}{(\mathsf{A}\boldsymbol{y})_j}:\,(\mathsf{A}\boldsymbol{x})_j\neq 0\right\}\leq$$
$$\leq\max\left\{\frac{(\mathsf{A}\boldsymbol{x})_j}{(\mathsf{A}\boldsymbol{y})_j}:\,(\mathsf{A}\boldsymbol{x})_j\neq 0\right\}\leq\max\left\{\frac{x_j}{y_j}:\,y_j\neq 0\right\},$$

což je ekvivalentní s dokazovanou nerovností.
Pokud je $d(\boldsymbol{x},\boldsymbol{y})>0$, pak podle již dokázané vlastnosti 4. je alespoň jedna z nerovností v (4.8) ostrá. □

Vlastnosti 1., 2., a 3. jsou axiomy pseudometriky. Vlastnosti 4. a 5. říkají, že pseudometrika d nerozlišuje (stotožňuje) vektory, které se liší pouze velikostí, nikoliv směrem. Z vlastnosti 6. plyne, že pro všechny přípustné vektory $\boldsymbol{x}$, $\boldsymbol{y}$ a nezáporné matice A platí nerovnost

$$\frac{d(\mathsf{A}\boldsymbol{x}, \mathsf{A}\boldsymbol{y})}{d(\boldsymbol{x}, \boldsymbol{y})} \leq 1,$$

neboli, že násobení nezápornou maticí A nezvětšuje Hilbertovu pseudovzdálenost vektorů. To nám dále umožňuje pro nezápornou matici A definovat *Birkhoffův kontrakční koeficient*

$$\tau(\mathsf{A}) = \sup\left\{\frac{d(\mathsf{A}\boldsymbol{x}, \mathsf{A}\boldsymbol{y})}{d(\boldsymbol{x}, \boldsymbol{y})} : d(\boldsymbol{x}, \boldsymbol{y}) > 0\right\}.$$

Tvrzení 4. Koeficient $\tau(\mathsf{A})$ má vlastnosti:

1. $0 \leq d(\mathsf{A}\boldsymbol{x}, \mathsf{A}\boldsymbol{y}) \leq \tau(\mathsf{A})d(\boldsymbol{x}, \boldsymbol{y})$, $\tau(\mathsf{A}) \leq 1$ pro všechny přípustné vektory $\boldsymbol{x}$, $\boldsymbol{y}$ a všechny nezáporné matice A.

2. Pro nezáporné čtvercové matice A, B platí $\tau(\mathsf{AB}) \leq \tau(\mathsf{A})\tau(\mathsf{B})$.

3. Pro nezápornou nenulovou matici A platí, že $\tau(\mathsf{A}) = 0$ právě tehdy, když $\mathsf{A} = c\boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}$, kde c je nějaká konstanta a $\boldsymbol{w}$, $\boldsymbol{v}$ jsou levý a pravý vlastní vektor matice A příslušné k její dominantní vlastní hodnotě.

4. Je-li $\mathsf{A} > 0$, pak $\tau(\mathsf{A}) < 1$.

Důkaz:

1. Plyne přímo z definice koeficientu τ a z vlastností pseudometriky d.

2. Poněvadž podle tvrzení 3.6. platí $d(\mathsf{AB}\boldsymbol{x}, \mathsf{AB}\boldsymbol{y}) \leq d(\mathsf{B}\boldsymbol{x}, \mathsf{B}\boldsymbol{y})$, je

$$\tau(\mathsf{AB}) = \sup\left\{\frac{d(\mathsf{AB}\boldsymbol{x}, \mathsf{AB}\boldsymbol{y})}{d(\boldsymbol{x}, \boldsymbol{y})} : d(\boldsymbol{x}, \boldsymbol{y})\right\} \leq \sup\left\{\frac{d(\mathsf{B}\boldsymbol{x}, \mathsf{B}\boldsymbol{y})}{d(\boldsymbol{x}, \boldsymbol{y})} : d(\boldsymbol{x}, \boldsymbol{y})\right\} = \tau(\mathsf{B}).$$

   Z toho, že $\tau(\mathsf{A}) \leq 1$ dále dostaneme $\tau(\mathsf{AB}) \leq \tau(\mathsf{B}) \leq \tau(\mathsf{B})\tau(\mathsf{A})$.

3. Nechť $\tau(\mathsf{A}) = 0$. Pak pro všechny vektory $\boldsymbol{x}$ splňující podmínku $d(\boldsymbol{x}, \boldsymbol{y}) > 0$ platí $d(\mathsf{A}\boldsymbol{x}, \mathsf{A}\boldsymbol{y}) = 0$, což vzhledem k vlastnosti 3.4 pseudometriky znamená, že existuje číslo $a > 0$ takové, že $\mathsf{A}\boldsymbol{x} = a\mathsf{A}\boldsymbol{y}$. Násobení maticí A tedy zobrazuje všechny vektory se stejným nosičem do jednorozměrného prostoru a z toho dále plyne, že hodnost matice A je 1. Všechny sloupce matice A jsou tedy násobkem nějakého nezáporného a nenulového vektoru $\boldsymbol{q}$, tj. $\mathsf{A} = \boldsymbol{q}\boldsymbol{p}^\mathsf{T}$. Přitom $\boldsymbol{p} \neq \boldsymbol{o}$, neboť $\mathsf{A} \neq \mathsf{O}$. Nechť nyní $\boldsymbol{w}$ je vlastní vektor matice A příslušný k dominantní vlastní hodnotě λ. Pak

$$\lambda\boldsymbol{w} = \mathsf{A}\boldsymbol{w} = \boldsymbol{q}\boldsymbol{p}^\mathsf{T}\boldsymbol{w} = \left(\boldsymbol{p}^\mathsf{T}\boldsymbol{w}\right)\boldsymbol{q}, \quad \text{tedy } \boldsymbol{q} = \frac{\lambda}{\boldsymbol{p}^\mathsf{T}\boldsymbol{w}}\boldsymbol{w}.$$

   Dále platí

$$\lambda\boldsymbol{v}^\mathsf{T} = \boldsymbol{v}^\mathsf{T}\mathsf{A} = \boldsymbol{v}^\mathsf{T}\boldsymbol{q}\boldsymbol{p}^\mathsf{T} = \boldsymbol{v}^\mathsf{T}\frac{\lambda}{\boldsymbol{p}^\mathsf{T}\boldsymbol{w}}\boldsymbol{w}\boldsymbol{p}^\mathsf{T} = \frac{\lambda\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\boldsymbol{w}}{\boldsymbol{p}^\mathsf{T}\boldsymbol{w}}\boldsymbol{p}^\mathsf{T}, \quad \text{tedy } \boldsymbol{p}^\mathsf{T} = \frac{\boldsymbol{p}^\mathsf{T}\boldsymbol{w}}{\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\boldsymbol{w}}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}.$$

Odtud dostáváme, že $\mathsf{A} = \dfrac{\lambda}{\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\boldsymbol{w}}\boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}$.

Nechť $\mathsf{A} = c\boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}$. Pak pro libovolné vektory $\boldsymbol{x}$, $\boldsymbol{y}$ platí

$$\mathsf{A}\boldsymbol{x} = c\boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\boldsymbol{x} = \left(c\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\boldsymbol{x}\right)\boldsymbol{w}, \quad \mathsf{A}\boldsymbol{y} = c\boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\boldsymbol{y} = \left(c\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\boldsymbol{y}\right)\boldsymbol{w},$$

takže

$$\mathsf{A}\boldsymbol{x} = c\boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\boldsymbol{x} = \left(c\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\boldsymbol{x}\right)\boldsymbol{w} = \frac{c\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\boldsymbol{x}}{c\boldsymbol{v}^\mathsf{T}\boldsymbol{y}}\mathsf{A}\boldsymbol{y},$$

což podle tvrzení 3.4 znamená, že $d(\mathsf{A}\boldsymbol{x}, \mathsf{A}\boldsymbol{y}) = 0$.

4. Např. J. E. Carroll, Birkhoff's contraction coefficient. *Linear Algebra and its Applications* **389** (2004) 227-234. □

Vrátíme se nyní k rovnici (4.6) a jejímu řešení (4.7). Položme

$$\mathsf{H}_t = \mathsf{A}(t-1)\mathsf{A}(t-2)\cdots\mathsf{A}(1)\mathsf{A}(0).$$

Řekneme, že posloupnost matic $\{\mathsf{H}_t\}_{t=0}^{\infty}$ je *slabě ergodická*, pokud $\lim\limits_{t\to\infty}\tau(\mathsf{H}_t) = 0$.

Pro každé dva nezáporné vektory $\boldsymbol{x}$, $\boldsymbol{y}$ se stejným nosičem podle tvrzení 4.1 platí

$$0 \le d(\mathsf{H}_t\boldsymbol{x}, \mathsf{H}_t\boldsymbol{y}) \le \tau(\mathsf{H}_t)d(\boldsymbol{x}, \boldsymbol{y}),$$

takže z věty o třech posloupnostech plyne

$$\lim_{t\to\infty} d(\mathsf{H}_t\boldsymbol{x}, \mathsf{H}_t\boldsymbol{y}) = 0$$

pro slabě ergodickou posloupnost matic $\{\mathsf{H}_t\}$. Pokud je tedy posloupnost matic $\{\mathsf{H}_t\}$ slabě ergodická, pak řešení rovnice (4.6) mají pro libovolné počáteční podmínky asymptoticky ekvivalentní směr. Z vlastnosti 4.3 můžeme usoudit, že slabě ergodická posloupnost matic $\{\mathsf{H}_t\}$ je asymptoticky ekvivalentní s posloupností matic $\left\{\lambda_t\boldsymbol{w}_t\boldsymbol{v}_t^\mathsf{T}\right\}$, kde λ_t je dominantní vlastní hodnota matice H_t a $\boldsymbol{w}_t$, resp. $\boldsymbol{v}_t$, je příslušné levý, resp. pravý, vlastní vektor. Řešení rovnice (4.6) je tedy asymptoticky ekvivalentní s posloupností vektorů

$$\left\{\lambda_t\boldsymbol{w}_t\boldsymbol{v}_t^\mathsf{T}\boldsymbol{n}(0)\right\} = \left\{\left(\lambda_t\boldsymbol{v}_t^\mathsf{T}\boldsymbol{n}(0)\right)\boldsymbol{w}_t\right\}.$$

Slabě ergodická poslupnost matic je tedy jistým zobecněním pojmu primitivní matice. Přesněji:

Pokud je matice $\mathsf{A}(t)$ v rovnici (4.6) konstantní a primitivní, tj. $\mathsf{A}(t) = \mathsf{A}$ pro všechna $t \ge 0$ a existuje $t_0 \le 0$ takové, že $\mathsf{A}^{t_0} > 0$, pak je posloupnost matic $\{\mathsf{H}_t\} = \left\{\mathsf{A}^t\right\}$ slabě ergodická.

Důkaz: Podle tvrzení 4.1 a 4.2 je

$$0 \le \tau(\mathsf{A}^t) = \tau\left(\mathsf{A}^{t-[t/t_0]t_0}\mathsf{A}^{[t/t_0]t_0}\right) \le$$
$$\le \tau\left(\mathsf{A}^{t-[t/t_0]t_0}\right)\tau\left(\mathsf{A}^{[t/t_0]t_0}\right) \le \tau\left(\mathsf{A}^{t-[t/t_0]t_0}\right)\tau(\mathsf{A}^{t_0})^{[t/t_0]} \le \tau(\mathsf{A}^{t_0})^{[t/t_0]}.$$

Poněvadž podle 4.4 je $\tau(\mathsf{A}^{t_0}) < 1$, je $\lim\limits_{t\to\infty}\tau(\mathsf{A}^{t_0})^{[t/t_0]} = 0$, takže také $\lim\limits_{t\to\infty}\tau(\mathsf{A}^t) = 0$. □

Nechť jsou všechny matice $\mathsf{A}(t)$, $t = 0, 1, 2, \dots$, v rovnici (4.6) primitivní a mají stejnou incidenční matici, tj. pro všechna $t, s \geq 0$ a všechny dvojice indexů i, j platí, že $a_{ij}(t) = 0$ právě tehdy, když $a_{ij}(s) = 0$. Pokud existuje konstanta K taková, že

$$\limsup_{t\to\infty} \frac{\max\{a_{ij}(t) : a_{ij}(0) > 0\}}{\min\{a_{ij}(t) : a_{ij}(0) > 0\}} < K, \tag{4.9}$$

pak je posloupnost matic $\{\mathsf{H}_t\}$ slabě ergodická. Podmínka (4.9) říká, že variabilita prostředí není taková, že by některý koeficient projekční matice „téměř vymizel“.

4.4 Úlohy a cvičení

1. Uvažujte model dynamiky populace jednoletých bylin. Rostliny kvetou a produkují semena na konci léta. Některá ze semen na podzim vyklíčí a přezimují jako sazeničky, jiná přezimují a vyklíčí až na jaře. Ozimé rostlinky mají náskok v růstu, takže z nich vyrostou střední nebo velké rostliny, z jarních pouze malé nebo střední. Matice popisující jednotlivé fáze mohou být

$$\mathsf{B}_{\text{jaro}} = \begin{pmatrix} b_{11} & 0 \\ b_{21} & b_{22} \\ 0 & b_{32} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.3 & 0 \\ 0.1 & 0.6 \\ 0 & 0.2 \end{pmatrix}, \quad \mathsf{B}_{\text{léto}} = \begin{pmatrix} c_{11} & c_{12} & c_{13} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 10 & 100 \end{pmatrix},$$

$$\mathsf{B}_{\text{pozdní léto}} = \begin{pmatrix} d_{11} \\ d_{21} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.5 \\ 0.5 \end{pmatrix}, \quad \mathsf{B}_{\text{zima}} = \begin{pmatrix} f_{11} & 0 \\ 0 & f_{22} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.05 & 0 \\ 0 & 0.1 \end{pmatrix}.$$

   Větší sazeničky (ozimé) tedy mají větší šanci vyrůst. Čím větší je rostlina, tím více semen produkuje. Rostlinka je mrazem méně zranitelná, než semeno. Tato populace rostlin je hypotetická, ale je inspirována reálnou populací. (A. R. Watkinson, The population ecology of winter annuals. in H. Synge (ed.) *The biological aspects of rare plant conservation,* Wiley, NY 1981, p. 253–265.)
   Vypočítejte růstový koeficient populace, jeho citlivost na složky matic B_i, $i \in \{$jaro, léto, pozdní léto, zima$\}$, a jeho pružnost vzhledem k těmto složkám.

Kapitola 5

Modely s interní variabilitou

5.1 Příklad — populace rozdělená na juvenily a dospělce

Uvažujme opět model (9) popisující vývoj populace, v níž lze jedince rozlišit na juvenilní a dospělé (plodné). Projekční matice populace je tvaru

$$\mathsf{A} = \begin{pmatrix} \sigma_1(1-\gamma) & \varphi \\ \sigma_1\gamma & \sigma_2 \end{pmatrix},$$

kde σ_1 ... pravděpodobnost přežití juvenilních jedinců do dalšího období;
σ_2 ... pravděpodobnost přežití plodných jedinců do dalšího období;
γ ... pravděpodobnost, že juvenilní jedinec během období dospěje;
φ ... střední počet potomků plodného jedince za jedno období.

Charakteristicky polynom matice A je na levé straně rovnosti (2.4), takže dominantní vlastní hodnota (závisející na všech parametrech) je podle (2.6) rovna

$$\lambda_1 = \lambda_1(\sigma_1, \sigma_2, \gamma, \varphi) = \frac{1}{2}\left(\sigma_1(1-\gamma) + \sigma_2 + \sqrt{\big(\sigma_1(1-\gamma) - \sigma_2\big)^2 + 4\sigma_1\gamma\varphi}\right).$$

Odtud je vidět, že $\lambda_1(\sigma_1, \sigma_2, \gamma, \varphi) \geq 1$ právě tehdy, když

$$\varphi \geq \frac{(1-\sigma_2)\big(1-\sigma_1(1-\gamma)\big)}{\sigma_1\gamma}.$$

Zejména

$$\lambda_1(\sigma_1, \sigma_2, 1, \varphi) = \frac{1}{2}\left(\sigma_2 + \sqrt{\sigma_2^2 + 4\sigma_1\varphi}\right). \tag{5.1}$$

a $\lambda_1(\sigma_1, \sigma_2, 1, \varphi) \geq 1$ právě tehdy, když $\varphi\sigma_1 \geq 1 - \sigma_2$. Jinak řečeno, populace s bezprostředním dospíváním nevymírá právě tehdy, když plodnost násobená pravděpodobností přežití juvenilních jedinců není menší než úmrtnost dospělých.

Každý z ekologických (demografických) parametrů modelu může záviset na velikosti populace nebo na jejím složení (relativním nebo absolutním zastoupením jednotlivých tříd). Velká populace, tj. velká vnitrodruhová konkurence, může omezovat přežití, rychlost dospívání i plodnost:

$$\begin{aligned}\sigma_1 &= \Sigma_1 \mathrm{e}^{-s_{11}n_1 - s_{12}n_2}, &(5.2)\\ \sigma_2 &= \Sigma_2 \mathrm{e}^{-s_{21}n_1 - s_{22}n_2}, &(5.3)\\ \gamma &= \Gamma \mathrm{e}^{-g_1 n_1 - g_2 n_2}, &(5.4)\\ \varphi &= \Phi \mathrm{e}^{-f_1 n_1 - f_2 n_2}. &(5.5)\end{aligned}$$

Parametry Σ_1, Σ_2, Γ, Φ lze interpretovat jako pravděpodobnosti přežití juvenilních jedinců, přežití plodných jedinců, maturace během projekčního intervalu a specifickou plodnost dospělých jedinců (v tomto pořadí) za předpokladu, že se neprojevuje vnitrodruhová konkurence. Parametry s_{ij}, g_i, f_i, $i,j = 1,2$ udávají „velikost vlivu" vnitrodruhové konkurence na přežití, dobu dospívání a plodnost. Všechny parametry jsou nezáporné; pro pravděpodobnosti Γ, Σ_1, Σ_2 platí: $0 < \gamma \le 1$, tj. juvenilní jedinec dospěje v konečném čase, $0 < \Sigma_1 \le 1$, tj. v reálné populaci nemohou všichni jedinci zemřít před dosažením plodnosti, $0 \le \Sigma_2 < 1$, tj. dospělí jedinci nemohou neumírat.

Parametry σ_1, σ_2, γ a φ budeme chápat jako funkce vektoru $\boldsymbol{n} = (n_1, n_2)^\mathsf{T}$. Označme

$$\begin{aligned}\lambda_1^0 &= \lambda_1\big(\sigma_1(0), \sigma_2(0), \gamma(0), \varphi(0)\big),\\ \lambda_1^\infty &= \lim_{\|\boldsymbol{n}\|\to\infty} \lambda_1\big(\sigma_1(\boldsymbol{n}), \sigma_2(\boldsymbol{n}), \gamma(\boldsymbol{n}), \varphi(\boldsymbol{n})\big),\end{aligned}$$

pokud poslední limita existuje. Platí: Je-li $0 \le \lambda_1^\infty < 1 < \lambda_1^0$, pak

$$0 < \inf\{\|\boldsymbol{n}(t)\| : t \in \mathbb{N}_0\} \le \sup\{\|\boldsymbol{n}(t)\| : t \in \mathbb{N}_0\} < \infty,$$

tj. populace dlouhodobě přežívá a její velikost je omezená.

Jsou-li funkce σ_1, σ_2, γ a φ dány rovnostmi (5.2)–(5.5), pak

$$\begin{aligned}\lim_{\|\boldsymbol{n}\|\to\infty} \sigma_1(\boldsymbol{n}) = 0 &\qquad \text{pokud } \min\{s_{11}, s_{12}\} > 0,\\ \lim_{\|\boldsymbol{n}\|\to\infty} \sigma_2(\boldsymbol{n}) = 0 &\qquad \text{pokud } \min\{s_{21}, s_{22}\} > 0,\\ \lim_{\|\boldsymbol{n}\|\to\infty} \gamma(\boldsymbol{n}) = 0 &\qquad \text{pokud } \min\{g_1, g_2\} > 0,\\ \lim_{\|\boldsymbol{n}\|\to\infty} \varphi(\boldsymbol{n}) = 0 &\qquad \text{pokud } \min\{f_1, f_2\} > 0,\end{aligned}$$

dále

$$\begin{aligned}\lim_{\varphi\to 0} \lambda_1(\sigma_1, \sigma_2, \gamma, \varphi) &= \sigma_1(1-\gamma),\\ \lim_{\gamma\to 0} \lambda_1(\sigma_1, \sigma_2, \gamma, \varphi) &= \sigma_1,\\ \lim_{\sigma_1\to 0} \lambda_1(\sigma_1, \sigma_2, \gamma, \varphi) &= \sigma_2,\\ \lim_{\sigma_2\to 0} \lambda_1(\sigma_1, \sigma_2, \gamma, \varphi) &= \frac{1}{2}\left(\sigma_1(1-\gamma) + \sqrt{\sigma_1^2(1-\gamma)^2 + 4\sigma_1\gamma\varphi}\right)\end{aligned}$$

a funkce λ_1 je spojitou funkcí svých proměnných. Odtud plyne:

- pokud plodnost závisí na velikosti populace podle vztahu (5.5) s $\min\{f_1, f_2\} > 0$ a ostatní parametry modelu jsou konstantní, pak velikost populace nemůže růst neomezeně (neboť $\sigma_1(1-\gamma) < 1$) — stabilizace populace zmenšením plodnosti při velké populační hustotě;

- pokud převrácená hodnota doby dospívání závisí na velikosti populace podle vztahu (5.4) s $\min\{g_1, g_2\} > 0$ a ostatní parametry jsou konstantní, přičemž přežívání juvenilních jedinců není jisté ($\sigma_1 < 1$), pak populace nemůže růst neomezeně — stabilizace populace odložením reprodukce při velké populační hustotě[1];
- pokud pravděpodobnost přežití juvenilních jedinců závisí na velikosti populace podle vztahu (5.2) s $\min\{s_{11}, s_{12}\} > 0$ a ostatní parametry jsou konstantní, pak populace nemůže růst neomezeně — stabilizace populace zvětšením úmrtnosti juvenilních jedinců (nebo infanticidou) při velké populační hustotě;
- i když pravděpodobnost přežití dospělých jedinců závisí na velikosti populace podle vztahu (5.3) s $\min\{s_{21}, s_{22}\} > 0$, může populace růst neomezeně; k tomu například dojde, když plodnost je velká,

$$\varphi > \frac{1 - \sigma_1(1-\gamma)}{\sigma_1\gamma}.$$

Stejné úvahy se stejnými závěry lze provést i v případě, že parametry σ_1, σ_2, γ a φ závisí na velikosti populace jiným způsobem, než podle vztahů (5.2)–(5.5), ale stále mají vlastnost

$$\lim_{\|\boldsymbol{n}\|\to\infty} \sigma_1(\boldsymbol{n}) = 0, \qquad \lim_{\|\boldsymbol{n}\|\to\infty} \sigma_2(\boldsymbol{n}) = 0, \qquad \lim_{\|\boldsymbol{n}\|\to\infty} \gamma(\boldsymbol{n}) = 0, \qquad \lim_{\|\boldsymbol{n}\|\to\infty} \varphi(\boldsymbol{n}) = 0.$$

Na obrázku 5.1 vlevo je znázorněna dynamika populace, jejíž ekologické (demografické) charakteristiky σ_1, σ_2, γ, φ nezávisejí na populační hustotě. Na obrázcích 5.1 vpravo, 5.2, 5.3 vlevo jsou příklady populace se stejnými hodnotami parametrů Σ_1, Σ_2, Γ a Φ takových, že právě jeden z ekologických (demografických) parametrů závisí na velikosti (hustotě) populace. U populace na obr. 5.3 vlevo se projevuje vliv vnitrodruhové konkurence na přežití dospělých jedinců (např. vnitrodruhová agresivita rostoucí s populační hustotou); tento vliv však nezajistí regulaci velikosti populace. Vliv vnitrodruhové konkurence na přežití dospělých stabilizuje velikost populace při nižší plodnosti, obr. 5.3 vpravo.

5.2 Konstrukce modelů

Obecný model růstu strukturované populace s interní variabilitou je tvaru

$$\boldsymbol{n}(t+1) = \mathsf{A}\big(\boldsymbol{n}(t)\big)\boldsymbol{n}(t). \tag{5.6}$$

Čtvercová matice $\mathsf{A} = \mathsf{A}(\boldsymbol{n})$ řádu k je pro každý vektor $\boldsymbol{n} \in \bar{\mathbb{R}}_+^k$ nezáporná.

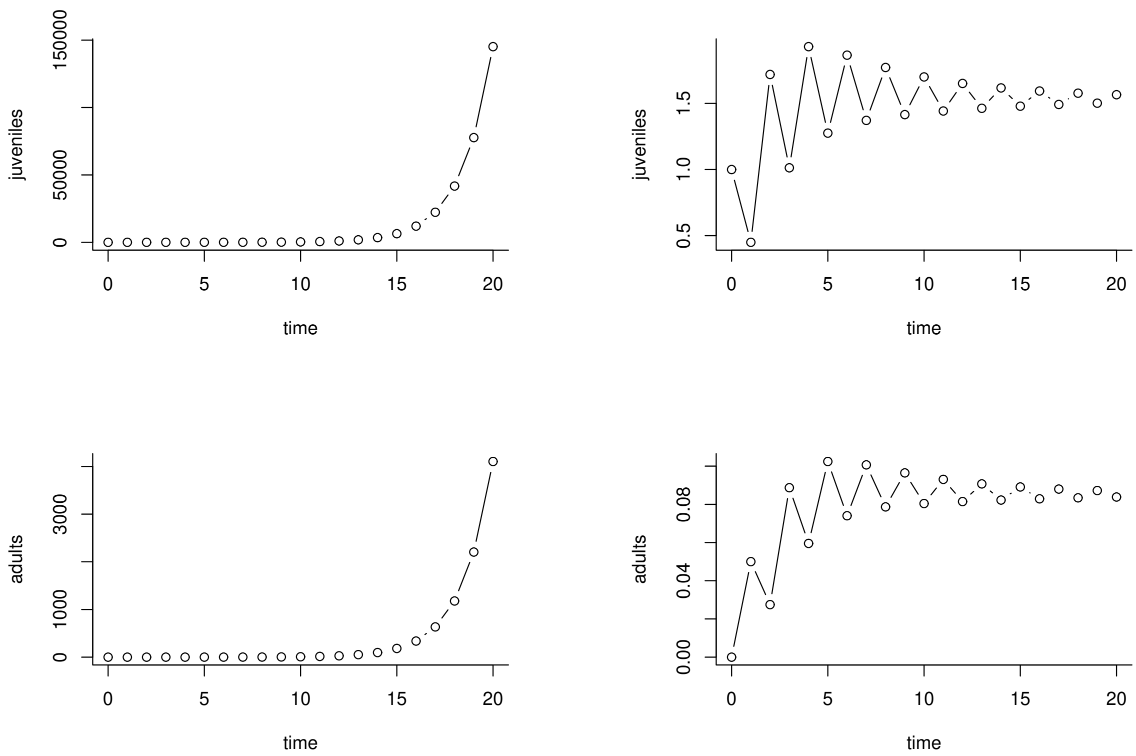
Pokud lze projekční matici A dekomponovat na součet matice přechodů mezi třídami a matice plodností,

$$\mathsf{A}(\boldsymbol{n}) = \mathsf{T}(\boldsymbol{n}) + \mathsf{F}(\boldsymbol{n}),$$

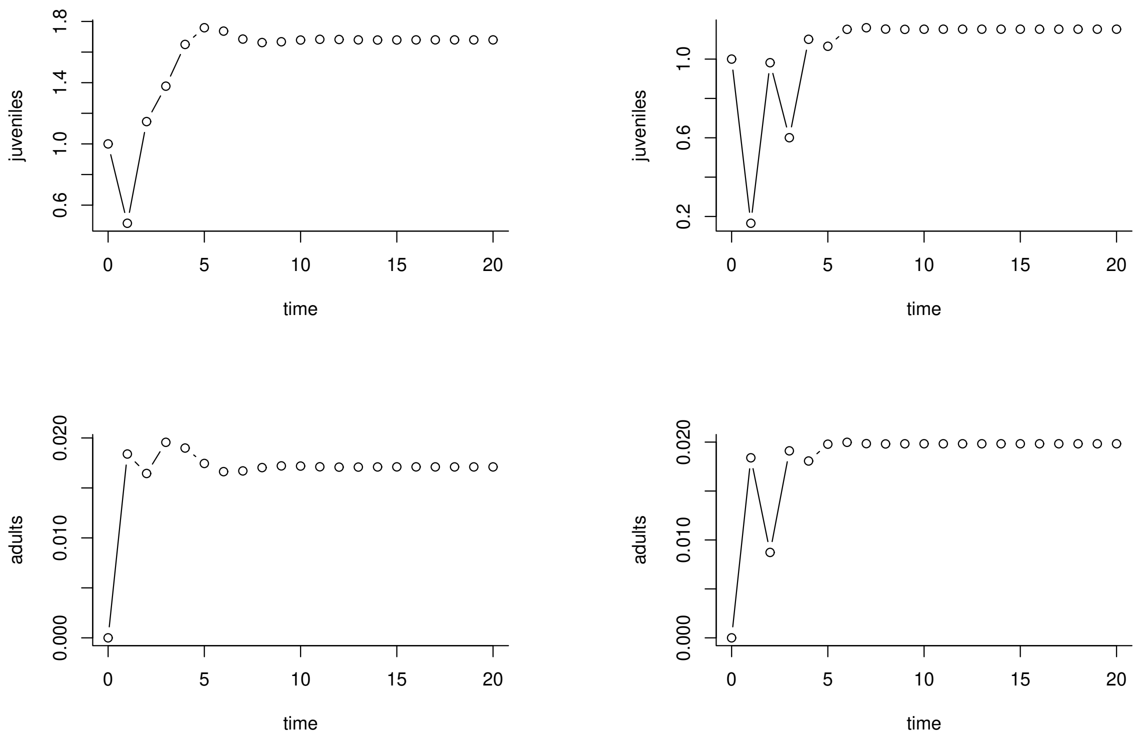
musí prvky $t_{ij} = t_{ij}(\boldsymbol{n})$ a $f_{ij} = f_{ij}(\boldsymbol{n})$ matic T a A splňovat nerovnosti

$$f_{ij}(\boldsymbol{n}) \geq 0, \quad t_{ij}(\boldsymbol{n}) \geq 0, \qquad i, j = 1, 2, \dots, k,$$

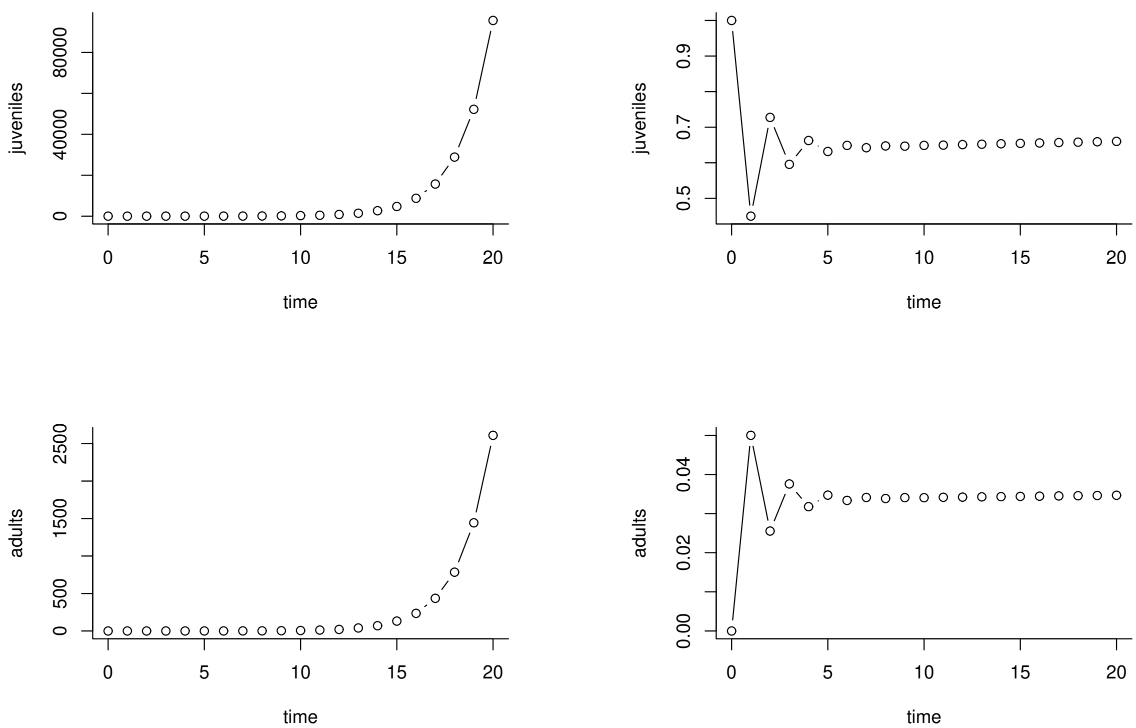
[1] „Odložení reprodukce“ zní jako aktivní schopnost jedince se tak rozhodnout. U mimolidských populací se však většinou jedná o zpomalení růstu a dospívání jedinců, tj. o pasivní odezvu na prostředí.



Obrázek 5.1: Vývoj populace rozdělené na juvenily a dospělce.
Použité parametry: $\Sigma_1 = 0.5$, $\Sigma_2 = 0.1$, $\Gamma = 0.1$, $\Phi = 50$, $n_1(0) = 1$, $n_2(0) = 0$.
Vlevo: Ekologické parametry nezávisí na velikosti populace, tj. $f_1 = f_2 = 0$, $g_1 = g_2 = 0$, $s_{11} = s_{12} = 0$, $s_{21} = s_{22} = 0$ a v důsledku $\lambda_1 = 1.8658$.
Vpravo: Plodnost φ závisí na velikosti populace, ostatní parametry nikoliv, tj. $f_1 = f_2 = 1$, $g_1 = g_2 = 0$, $s_{11} = s_{12} = 0$, $s_{21} = s_{22} = 0$ a v důsledku $\lambda_1^0 = 1.8658$, $\lambda_1^\infty = 0.45$.
Stabilizace populace omezením plodnosti.



Obrázek 5.2: Vývoj populace rozdělené na juvenily a dospělce.
Použité parametry: $\Sigma_1 = 0.5$, $\Sigma_2 = 0.1$, $\Gamma = 0.1$, $\Phi = 50$, $n_1(0) = 1$, $n_2(0) = 0$.
Vlevo: Dospívání γ závisí na velikosti populace, ostatní parametry nikoliv, tj. $f_1 = f_2 = 0$, $g_1 = g_2 = 1$, $s_{11} = s_{12} = 0$, $s_{21} = s_{22} = 0$ a v důsledku $\lambda_1^0 = 1.8658$, $\lambda_1^\infty = 0.5$. Stabilizace populace odložením reprodukce.
Vpravo: Přežití juvenilních σ_1 závisí na velikosti populace, ostatní parametry nikoliv, tj. $f_1 = f_2 = 0$, $g_1 = g_2 = 0$, $s_{11} = s_{12} = 1$, $s_{21} = s_{22} = 0$ a v důsledku $\lambda_1^0 = 1.8658$, $\lambda_1^\infty = 0.1$. Stabilizace populace zvětšením úmrtnosti juvenilních (infanticidou).



Obrázek 5.3: Vývoj populace rozdělené na juvenily a dospělce.
Použité parametry: $\Sigma_1 = 0.5$, $\Sigma_2 = 0.1$, $\Gamma = 0.1$, $n_1(0) = 1$, $n_2(0) = 0$.
Vlevo: Přežití dospělých σ_2 závisí na velikosti populace, ostatní parametry nikoliv a fertilita je velká, tj. $\Phi = 50$, $f_1 = f_2 = 0$, $g_1 = g_2 = 0$, $s_{11} = s_{12} = 0$, $s_{21} = s_{22} = 1$ a v důsledku $\lambda_1^0 = 1.8658$, $\lambda_1^\infty = 1.8221$. Zpomalení růstu zvětšením úmrtnosti dospělých.
Vpravo: Přežití dospělých σ_2 závisí na velikosti populace, ostatní parametry nikoliv a fertilita je malá, tj. $\Phi = 10.5$, $f_1 = f_2 = 0$, $g_1 = g_2 = 0$, $s_{11} = s_{12} = 0$, $s_{21} = s_{22} = 1$ a v důsledku $\lambda_1^0 = 1.0204$, $\lambda_1^\infty = 0.9837$.
Stabilizace populace zvětšením úmrtnosti dospělých.

$$\sum_{i=1}^{k} t_{ij}(\boldsymbol{n}) \leq 1, \qquad j = 1, 2, \ldots, k$$

pro všechny nezáporné vektory $\boldsymbol{n}$. Jako vhodný tvar funkcí t_{ij} navrhli Fujiwara a Caswell

$$t_{ij}(\boldsymbol{n}) = \frac{\exp(\alpha_i + \boldsymbol{\beta_i}^{\mathsf{T}}\boldsymbol{n})}{1 + \sum\limits_{p=1}^{k} \exp(\alpha_p + \boldsymbol{\beta_p}^{\mathsf{T}}\boldsymbol{n})}, \qquad i = 1, 2, \ldots, k. \tag{5.7}$$

Parametry α_i určují pravděpodobnosti přechodu do i-té třídy nebo setrvání v ní při nulové velikosti populace (při tak malé populaci, že se neprojeví vnitrodruhová konkurence ani kooperace). Vektor $\boldsymbol{\beta_i}$ určuje vliv velikostí jednotlivých tříd populace na přechod do i-té třídy nebo přežívání v ní. Pokud budeme ještě uvažovat $(k+1)$-ní třídu (uhynulé jedince) a položíme

$$t_{k+1,j}(\boldsymbol{n}) = \frac{1}{1 + \sum\limits_{p=1}^{k} \exp(\alpha_p + \boldsymbol{\beta_p}^{\mathsf{T}}\boldsymbol{n})},$$

představují funkce t_{ij} hustotu mnohorozměrného logistického rozdělení pravděpodobonosti. Snadno ověříme, že

$$\sum_{i=1}^{k+1} t_{ij}(\boldsymbol{n}) = 1.$$

Často je užitečné uvažovat poněkud specifičtější model, konkrétně takový, že všechny složky matice A závisí na váženém součtu velikostí jednotlivých tříd populace

$$N(t) = \sum_{i=1}^{k} c_i n_i(t) = \boldsymbol{c}^{\mathsf{T}}\boldsymbol{n}(t), \quad \boldsymbol{c} \geq 0;$$

veličina N ve speciálním případě $\boldsymbol{c} = \boldsymbol{1}$ vyjadřuje celkovou velikost populace. Ve vyjádření pravděpodobností přechodu rovnostmi (5.7) bude u těchto modelů $\boldsymbol{\beta_i} = \boldsymbol{c}$ pro všechna $i = 1, 2, \ldots, k$.

Nechť $a_{ij} = a_{ij}(N)$ je diferencovatelná funkce a označme $g_{ij}(N) = N a_{ij}(N)$. Pokud $a'_{ij}(N) > 0$ pro nějaké $N > 0$, řekneme, že vliv N na a_{ij} je *depensující.* Pokud $a'_{ij}(N) \leq 0$ a $g'_{ij}(N) \geq 0$ pro všechna $N \geq 0$, řekneme, že vliv N na a_{ij} je *kompensující;* je-li přitom

$$\lim_{N\to\infty} g_{ij}(N) = \infty,$$

mluvíme o *nedostatečné kompensaci,* je-li

$$\lim_{N\to\infty} g_{ij}(N) = 0,$$

mluvíme o *nadměrné kompensaci.* Často používané závislosti jsou

$$a_{ij}(N) = \alpha_{ij}\frac{1}{1+\beta N}, \quad \text{Beverton-Holt, kompensující}$$

$$a_{ij}(N) = \alpha_{ij}\mathrm{e}^{-\gamma N}, \qquad \text{Ricker, nadměrně kompensující;}$$

parametry α_{ij}, β, γ jsou kladné.

5.3 Asymptotické vlastnosti

Označme $\boldsymbol{n}(t;\boldsymbol{n_0})$ řešení projekční rovnice (5.6) s počáteční podmínkou $\boldsymbol{n}(0)=\boldsymbol{n_0}$.

Definice 1.
• Nechť $\boldsymbol{x_0}\in\bar{\mathbb{R}}^k_+$. Množina

$$\Omega(\boldsymbol{x_0})=\left\{\boldsymbol{x}\in\bar{\mathbb{R}}^k_+ : (\exists\,\{t_i\}_{i=0}^{\infty})\lim_{i\to\infty}t_i=\infty,\ \lim_{i\to\infty}\boldsymbol{n}(t_i;\boldsymbol{x_0})=\boldsymbol{x}\right\}$$

se nazývá *ω-limitní množina bodu $\boldsymbol{x_0}$ vzhledem k rovnici* (5.6).
• Nechť $M\subseteq\bar{\mathbb{R}}^k_+$. Množina

$$\Omega(M)=\bigcup_{\boldsymbol{x}\in M}\Omega(\boldsymbol{x})$$

se nazývá *ω-limitní množina množiny M vzhledem k rovnici* (5.6).
• Nechť $S\subseteq\bar{\mathbb{R}}^k_+$ je taková množina, že

$$\boldsymbol{x}\in S\ \Rightarrow\ (\forall t\in\mathbb{N})\,\boldsymbol{n}(t;\boldsymbol{x})\in S.$$

Pak se S nazývá *invariantní množina rovnice* (5.6).
• Nechť $S\subseteq\bar{\mathbb{R}}^k_+$ je taková invariantní množina rovnice (5.6), že

$$(\forall Q)\big((S\smallsetminus Q)\neq\emptyset\neq Q\subseteq S\big)\Rightarrow(\exists\boldsymbol{x}\in Q)(\exists t\in\mathbb{N})\boldsymbol{n}(t;\boldsymbol{x})\notin Q,$$

tj. neexistuje její neprázdná vlastní podmnožina, která by byla invariantní množinou rovnice (5.6). Pak se množina S nazývá *minimální invariantní množina rovnice* (5.6).

Poznámka 1. Množina S je minimální invariantní množinou rovnice (5.6) právě tehdy, když $S=\Omega(S)$.

Příklad:

Uvažujme rovnici

$$\begin{aligned}n_1(t+1)&=\sigma_1(1-\gamma)\,n_1(t)+\Phi\mathrm{e}^{-n_1(t)-n_2(t)}\,n_2(t),\\ n_2(t+1)&=\sigma_1\gamma\,n_1(t)+\sigma_2\,n_2(t),\end{aligned}\tag{5.8}$$

která je modelem populace strukturované podle plodnosti (9), v němž plodnost závisí na velikosti populace. Jedná se tedy o možnou stabilizaci velikosti takové populace omezením plodnosti při vysoké populační hustotě. O parametrech budeme předpokládat, že $0<\sigma_1,\gamma\le 1$ (juvenilní jedinci mohou přežít a dospět), $0\le\sigma_2<1$ (plodní jedinci nejsou nesmrtelní) a $\Phi>0$ (plodní jedinci nějaké potomky „produkují"). Z těchto předpokladů bezprostředně plyne, že pokud má počáteční podmínka obě složky nezáporné, pak také řešení rovnice (5.8) má obě složky nezáporné pro všechna t. Uzavřený první kvadrant $\bar{\mathbb{R}}^2_+$ je tedy invariantní množinou rovnice (5.8).

Přímým výpočtem se snadno přesvědčíme, že při počáteční hodnotě

$$\boldsymbol{x_0}=\left(\frac{1}{1-\sigma_2+\sigma_1\gamma}\ln\frac{\sigma_1\gamma\Phi}{\big(1-\sigma_1(1-\gamma)\big)(1-\sigma_2)}\right)\begin{pmatrix}1-\sigma_2\\ \sigma_1\gamma\end{pmatrix}$$

je $\boldsymbol{n}(t;\boldsymbol{x_0}) = \boldsymbol{x_0}$ pro všechna t. Je-li

$$\Phi > \frac{\big(1-\sigma_1(1-\gamma)\big)(1-\sigma_2)}{\sigma_1\gamma},$$

pak jsou obě složky vektoru $\boldsymbol{x_0}$ kladné. V takovém případě je tedy množina $\{\boldsymbol{x_0}\}$ invariantní množinou rovnice (5.8). Odtud dále plyne, že množina $\bar{\mathbb{R}}^2_+$ v takovém případě není minimální invariantní množinou, neboť má vlastní podmnožinu $\{\boldsymbol{x_0}\}$, která je invariantní. Jednoprvková množina $\{\boldsymbol{x_0}\}$ již minimální invariantní množinou rovnice (5.8) je. ■

Definice 2 (Typy invariantních množin)**.** Minimální invariantní množina $S \subseteq \bar{\mathbb{R}}^k_+$ rovnice (5.6) se nazývá

stacionární bod (rovnovážný bod, equilibrium), pokud množina S je jednoprvková;

cyklus délky (periody) p, pokud p je celé číslo větší než 1 a množina S má p prvků;

invariantní smyčka, pokud množina S je uzavřenou křivkou v prostoru $\mathbb{R}^k$;

podivná, pokud není žádného z předchozích typů.

Vektor $\hat{\boldsymbol{n}}$ je stacionární bod rovnice (5.6) právě tehdy, když pro každý čas t je $\boldsymbol{n}(t;\hat{\boldsymbol{n}}) = \hat{\boldsymbol{n}}$, tj. vektor $\hat{\boldsymbol{n}}$ je řešením rovnice

$$\mathsf{A}(\hat{\boldsymbol{n}})\hat{\boldsymbol{n}} = \hat{\boldsymbol{n}}. \tag{5.9}$$

Odtud je vidět, že nulový vektor je stacionárním bodem rovnice (5.6). Tento stacionární bod nazýváme *triviální.*

Netriviální stacionární body vyjadřují stálou velikost i složení populace — velikosti jednotlivých tříd se v průběhu času nemění; populace je v dynamické rovnováze se svým prostředím.

Cyklus délky p je množina $S = \{\boldsymbol{x_0}, \boldsymbol{x_1}, \ldots, \boldsymbol{x_{p-1}}\}$ taková, že

$$\mathsf{A}(\boldsymbol{x_i})\boldsymbol{x_i} = \boldsymbol{x_{i+1}}_{(\mathrm{mod}\ p)}.$$

Zejména pro $p=2$ platí $S = \{\boldsymbol{x_0}, \boldsymbol{x_1}\}$ a $\boldsymbol{x_1} = \mathsf{A}(\boldsymbol{x_0})\boldsymbol{x_0}$, $\boldsymbol{x_0} = \mathsf{A}(\boldsymbol{x_1})\boldsymbol{x_1}$, stacionární bod $\boldsymbol{x_0}$ je tedy nenulovým řešením rovnice

$$\mathsf{A}\big(\mathsf{A}(\boldsymbol{x_0})\boldsymbol{x_0}\big)\mathsf{A}(\boldsymbol{x_0})\boldsymbol{x_0} = \boldsymbol{x_0}.$$

Analogicky lze hledat cykly délky větší než 2.

Definice 3 (Stabilita stacionárních bodů)**.** Stacionární bod $\hat{\boldsymbol{n}}$ rovnice (5.6) se nazývá

stabilní, pokud $(\forall\varepsilon > 0)(\exists\delta > 0)(\forall t \geq 1)\ \|\boldsymbol{n_0} - \hat{\boldsymbol{n}}\| < \delta \ \Rightarrow\ \|\boldsymbol{n}(t;\boldsymbol{n_0}) - \hat{\boldsymbol{n}}\| < \varepsilon$;

asymptoticky stabilní, pokud $(\exists\delta > 0)\ \|\boldsymbol{n_0} - \hat{\boldsymbol{n}}\| < \delta \ \Rightarrow\ \lim\limits_{t\to\infty} \boldsymbol{n}(t;\boldsymbol{n_0}) = \hat{\boldsymbol{n}}$;

globálně asymptoticky stabilní, pokud $(\forall \boldsymbol{n_0} \neq \boldsymbol{o})\ \lim\limits_{t\to\infty} \boldsymbol{n}(t;\boldsymbol{n_0}) = \hat{\boldsymbol{n}}$,

repulsivní, pokud $(\exists\varepsilon > 0)\ \boldsymbol{n_0} \neq \hat{\boldsymbol{n}} \ \Rightarrow\ \liminf\limits_{t\to\infty} \|\boldsymbol{n}(t;\boldsymbol{n_0}) - \hat{\boldsymbol{n}}\| > \varepsilon$.

Poznamenejme, že v definici asymptotické stability stacionárního bodu nepožadujeme stabilitu (na rozdíl od Persidského definice asymptotické stability v teorii obyčejných diferenciálních rovnic).

Nechť $\hat{\boldsymbol{n}}$ je stacionární bod rovnice (5.6) a $\boldsymbol{n}$ je její řešení. Označme $\boldsymbol{x}(t) = \boldsymbol{n}(t) - \hat{\boldsymbol{n}}$ odchylku řešení od stacionárního bodu. Pak $\boldsymbol{n}(t) = \hat{\boldsymbol{n}} + \boldsymbol{x}(t)$, a

$$\hat{\boldsymbol{n}} + \boldsymbol{x}(t+1) = \boldsymbol{n}(t+1) = \mathsf{A}\big(\hat{\boldsymbol{n}} + \boldsymbol{x}(t)\big)\big(\hat{\boldsymbol{n}} + \boldsymbol{x}(t)\big). \tag{5.10}$$

Předpokládejme dále, že odchylka $\boldsymbol{x}$ od stacionárního bodu je „malá“ (tj. norma vektoru $\boldsymbol{x}$ je „malá“) a že složky matice A jsou dvakrát spojitě diferencovatelné. Položme

$$\mathsf{B} = \mathsf{A}(\hat{\boldsymbol{n}}) + \left(\left[\frac{\partial \mathsf{A}}{\partial n_1}(\hat{\boldsymbol{n}})\right]\hat{\boldsymbol{n}}, \left[\frac{\partial \mathsf{A}}{\partial n_2}(\hat{\boldsymbol{n}})\right]\hat{\boldsymbol{n}}, \dots, \left[\frac{\partial \mathsf{A}}{\partial n_k}(\hat{\boldsymbol{n}})\right]\hat{\boldsymbol{n}}\right). \tag{5.11}$$

Z rovnosti (5.10) s využitím Taylorovy věty a rovnosti (5.9) nyní dostaneme

$$\begin{aligned}
\hat{n}_i + x_i(t+1) &= \sum_{j=1}^{k} a_{ij}\big(\hat{\boldsymbol{n}} + \boldsymbol{x}(t)\big)\big(\hat{n}_j + x_j(t)\big) = \\
&= \sum_{j=1}^{k}\left(a_{ij}(\hat{\boldsymbol{n}}) + \sum_{l=1}^{k}\left[\frac{\partial a_{ij}}{\partial n_l}(\hat{\boldsymbol{n}})\right] x_l(t) + O\left(\|\boldsymbol{x}(t)\|^2\right)\right)\big(\hat{n}_j + x_j(t)\big) = \\
&= \sum_{j=1}^{k} a_{ij}(\hat{\boldsymbol{n}})\big(\hat{n}_j + x_j(t)\big) + \sum_{j=1}^{k}\sum_{l=1}^{k}\left[\frac{\partial a_{ij}}{\partial n_l}(\hat{\boldsymbol{n}})\right] x_l(t)\big(\hat{n}_j + x_j(t)\big) + O\left(\|\boldsymbol{x}(t)\|^2\right) = \\
&= \big(\mathsf{A}(\hat{\boldsymbol{n}})\hat{\boldsymbol{n}}\big)_i + \sum_{j=1}^{k} a_{ij}(\hat{\boldsymbol{n}})x_j(t) + \sum_{l=1}^{k} x_l(t)\sum_{j=1}^{k}\left[\frac{\partial a_{ij}}{\partial n_l}(\hat{\boldsymbol{n}})\right]\hat{n}_j + O\left(\|\boldsymbol{x}(t)\|^2\right) = \\
&= \hat{n}_i + \sum_{l=1}^{k} a_{il}(\hat{\boldsymbol{n}})x_l(t) + \sum_{l=1}^{k} x_l(t)\left(\left[\frac{\partial \mathsf{A}}{\partial n_l}(\hat{\boldsymbol{n}})\right]\hat{\boldsymbol{n}}\right)_i + O\left(\|\boldsymbol{x}(t)\|^2\right) = \\
&= \hat{n}_i + \sum_{l=1}^{k}\left(a_{il}(\hat{\boldsymbol{n}}) + \left(\left[\frac{\partial \mathsf{A}}{\partial n_l}(\hat{\boldsymbol{n}})\right]\hat{\boldsymbol{n}}\right)_i\right) x_l(t) + O\left(\|\boldsymbol{x}(t)\|^2\right) = \hat{n}_i + \big(\mathsf{B}\boldsymbol{x}(t)\big)_i + O\left(\|\boldsymbol{x}(t)\|^2\right)
\end{aligned}$$

pro libovolné $i = 1, 2, \dots, k$. Odtud

$$\boldsymbol{x}(t+1) = \mathsf{B}\boldsymbol{x}(t) + O\left(\|\boldsymbol{x}(t)\|^2\right).$$

To znamená, že odchylka $\boldsymbol{x}$ od stacionárního bodu $\hat{\boldsymbol{n}}$ se přibližně vyvíjí jako řešení lineárního homogenního systému diferenčních rovnic s maticí B (která nemusí být nezáporná), tj.

$$\boldsymbol{x}(t) \approx \boldsymbol{y}(t),$$

kde $\boldsymbol{y}$ je řešení úlohy

$$\boldsymbol{y}(t+1) = \mathsf{B}\boldsymbol{y}(t), \quad \boldsymbol{y}(0) = \boldsymbol{x}(0),$$

pokud $\|\boldsymbol{x}(t)\|$ je „malá“. Označme

$$\lambda_{\mathsf{B}} = \max\left\{|\lambda| : (\exists \boldsymbol{v} \in \mathbb{R}^k)\mathsf{B}\boldsymbol{v} = \lambda\boldsymbol{v}\right\}. \tag{5.12}$$

Je-li $\lambda_{\mathsf{B}} < 1$, pak $\lim\limits_{t\to\infty} \boldsymbol{y}(t) = \boldsymbol{o}$, tedy $\boldsymbol{y}$ zůstává „malý“ a „malá“ je i odchylka $\boldsymbol{x}$ od stacionárního stavu; v důsledku toho je $\lim\limits_{t\to\infty} \boldsymbol{x}(t) = \boldsymbol{o}$, což pro řešení rovnice (5.6) s počáteční podmínkou blízko stacionárního bodu $\hat{\boldsymbol{n}}$ znamená, že

$$\lim_{t\to\infty} \boldsymbol{n}(t) = \hat{\boldsymbol{n}}.$$

Je-li $\lambda_{\mathsf{B}} > 1$, pak $\lim\limits_{t\to\infty} \|\boldsymbol{y}(t)\| = \infty$.

Provedené úvahy můžeme zformulovat jako větu.

Věta 4. *Nechť $\hat{\boldsymbol{n}}$ je stacionární bod rovnice* (5.6) *a matice A je v okolí bodu $\hat{\boldsymbol{n}}$ dvakrát spojitě diferencovatelná. Definujme matici B rovností* (5.11) *a číslo λ_{B} rovností* (5.12)*. Pak platí: je-li $\lambda_{\mathsf{B}} < 1$, pak je stacionární bod $\hat{\boldsymbol{n}}$ asymptoticky stabilní, je-li $\lambda_{\mathsf{B}} > 1$, pak je stacionární bod $\hat{\boldsymbol{n}}$ repulsivní.*

V případě, že projekční matice A závisí na váženém součtu složek vektoru n, $\mathsf{A} = \mathsf{A}(N) = \mathsf{A}(\boldsymbol{c}^{\mathsf{T}}\boldsymbol{n})$, jsou její první parciální derivace ve stacionárním bodě rovny

$$\frac{\partial \mathsf{A}}{\partial n_l}(\hat{\boldsymbol{n}}) = c_l \mathsf{A}'(\hat{N}),$$

kde $\hat{N} = \boldsymbol{c}^{\mathsf{T}}\hat{\boldsymbol{n}}$. To znamená, že matici B můžeme zapsat ve tvaru

$$\mathsf{B} = \mathsf{A}(\hat{N}) + \big(c_1\mathsf{A}'(\hat{N})\hat{\boldsymbol{n}}, c_2\mathsf{A}'(\hat{N})\hat{\boldsymbol{n}}, \ldots, c_k\mathsf{A}'(\hat{N})\hat{\boldsymbol{n}}\big) = \mathsf{A}(\hat{N}) + \boldsymbol{c}^{\mathsf{T}} \otimes \Big(\mathsf{A}'(\hat{N})\hat{\boldsymbol{n}}\Big).$$

Příklad:

Uvažujme opět rovnici (5.8). Podle výsledků uvedených v předchozím příkladu má tato rovnice stacionární bod

$$\hat{\boldsymbol{n}} = \boldsymbol{x_0} = \left(\frac{1}{1-\sigma_2+\sigma_1\gamma} \ln \frac{\sigma_1\gamma\Phi}{\big(1-\sigma_1(1-\gamma)\big)(1-\sigma_2)}\right) \begin{pmatrix} 1-\sigma_2 \\ \sigma_1\gamma \end{pmatrix}.$$

Vyšetříme jeho stabilitu.

Označme $\varphi(\boldsymbol{n}) = \varphi(n_1, n_2) = \Phi \mathrm{e}^{-n_1-n_2}$. Pak rovnici (5.8) můžeme psát ve tvaru

$$\boldsymbol{n}(t+1) = \begin{pmatrix} \sigma_1(1-\gamma) & \varphi\big(\boldsymbol{n}(t)\big) \\ \sigma_1\gamma & \sigma_2 \end{pmatrix} \boldsymbol{n}(t).$$

Dále je $N = n_1 + n_2 = \mathbf{1}^{\mathsf{T}}\boldsymbol{n}$ a projekční matice je tedy tvaru

$$\mathsf{A} = \mathsf{A}(N) = \begin{pmatrix} \sigma_1(1-\gamma) & \varphi(N) \\ \sigma_1\gamma & \sigma_2 \end{pmatrix}, \quad \text{kde } \varphi(N) = \Phi \mathrm{e}^{-N}.$$

Platí $\varphi'(N) = -\Phi \mathrm{e}^{-N} = -\varphi(N)$, takže

$$\mathsf{A}'(N) = \begin{pmatrix} 0 & -\varphi(N) \\ 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

Nyní můžeme vypočítat

$$\mathsf{A}'(\hat{N})\hat{\boldsymbol{n}} = \begin{pmatrix} -\varphi(\hat{N})\hat{n}_2 \\ 0 \end{pmatrix}, \qquad \mathbf{1}^{\mathsf{T}} \otimes \big(\mathsf{A}'(\hat{N})\hat{\boldsymbol{n}}\big) = \begin{pmatrix} -\varphi(\hat{N})\hat{n}_2 & -\varphi(\hat{N})\hat{n}_2 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

Pro zjednodušení zápisu označíme $\hat{\varphi} = \varphi(\hat{N})$ a dostaneme vyjádření matice

$$\mathsf{B} = \begin{pmatrix} \sigma_1(1-\gamma) - \hat{\varphi}\hat{n}_2 & (1-\hat{n}_2)\hat{\varphi} \\ \sigma_1\gamma & \sigma_2 \end{pmatrix};$$

přitom

$$\hat{N} = \mathbf{1}^{\mathsf{T}}\hat{\boldsymbol{n}} = \ln \frac{\sigma_1\gamma\Phi}{\big(1-\sigma_1(1-\gamma)\big)(1-\sigma_2)}, \quad \hat{\varphi} = \varphi(\hat{N}) = \frac{\big(1-\sigma_1(1-\gamma)\big)(1-\sigma_2)}{\sigma_1\gamma}.$$

Podle Věty 4 k asymptotické stabilitě stacionárního bodu $\hat{\boldsymbol{n}}$ rovnice (5.8) stačí, aby všechny vlastní hodnoty matice B měly modul menší než 1. Z toho můžeme usoudit[2], že kritické hodnoty parametrů jsou takové, kdy má matice B vlastní hodnoty rovny 1 nebo -1.

Charakteristická rovnice matice B je $\lambda^2 - (\operatorname{tr}\mathsf{B})\lambda + \det\mathsf{B} = 0$, kde

$$\operatorname{tr}\mathsf{B} = \sigma_1(1-\gamma) + \sigma_2 - \hat{\varphi}\hat{n}_2, \qquad \det\mathsf{B} = \sigma_1\sigma_2(1-\gamma) - \sigma_1\gamma\hat{\varphi} + (\sigma_1\gamma - \sigma_2)\hat{\varphi}\hat{n}_2.$$

Pokud $\lambda = 1$, pak $1 - \operatorname{tr}\mathsf{B} + \det\mathsf{B} = 0$, tj.

$$\sigma_1\sigma_2(1-\gamma) - \sigma_1\gamma\hat{\varphi} + (\sigma_1\gamma - \sigma_2)\hat{\varphi}\hat{n}_2 = \sigma_1(1-\gamma) + \sigma_2 - \hat{\varphi}\hat{n}_2 - 1.$$

Odtud vyjádříme

$$\hat{n}_2 = \frac{(\sigma_2 - 1)\big(1-\sigma_1(1-\gamma)\big) + \sigma_1\gamma\hat{\varphi}}{(1-\sigma_2+\sigma_1\gamma)\hat{\varphi}}$$

a po dosazení za $\hat{\varphi}$ dostaneme $\hat{n}_2 = 0$, takže kritické hodnoty parametrů jsou ty, které vyhovují rovnosti

$$\Phi = \frac{\big(1-\sigma_1(1-\gamma)\big)(1-\sigma_2)}{\sigma_1\gamma}.$$

Pokud $\lambda = -1$, pak $1 + \operatorname{tr}\mathsf{B} + \det\mathsf{B} = 0$, tj.

$$\sigma_1\sigma_2(1-\gamma) - \sigma_1\gamma\hat{\varphi} + (\sigma_1\gamma - \sigma_2)\hat{\varphi}\hat{n}_2 = \hat{\varphi}\hat{n}_2 - \sigma_1(1-\gamma) - \sigma_2 - 1.$$

Odtud vyjádříme

$$\hat{n}_2 = \frac{2\sigma_1\gamma\big(\sigma_2 + \sigma_1(1-\gamma)\big)}{\big(1-\sigma_1(1-\gamma)\big)(1-\sigma_2)(1+\sigma_2-\sigma_1\gamma)}$$

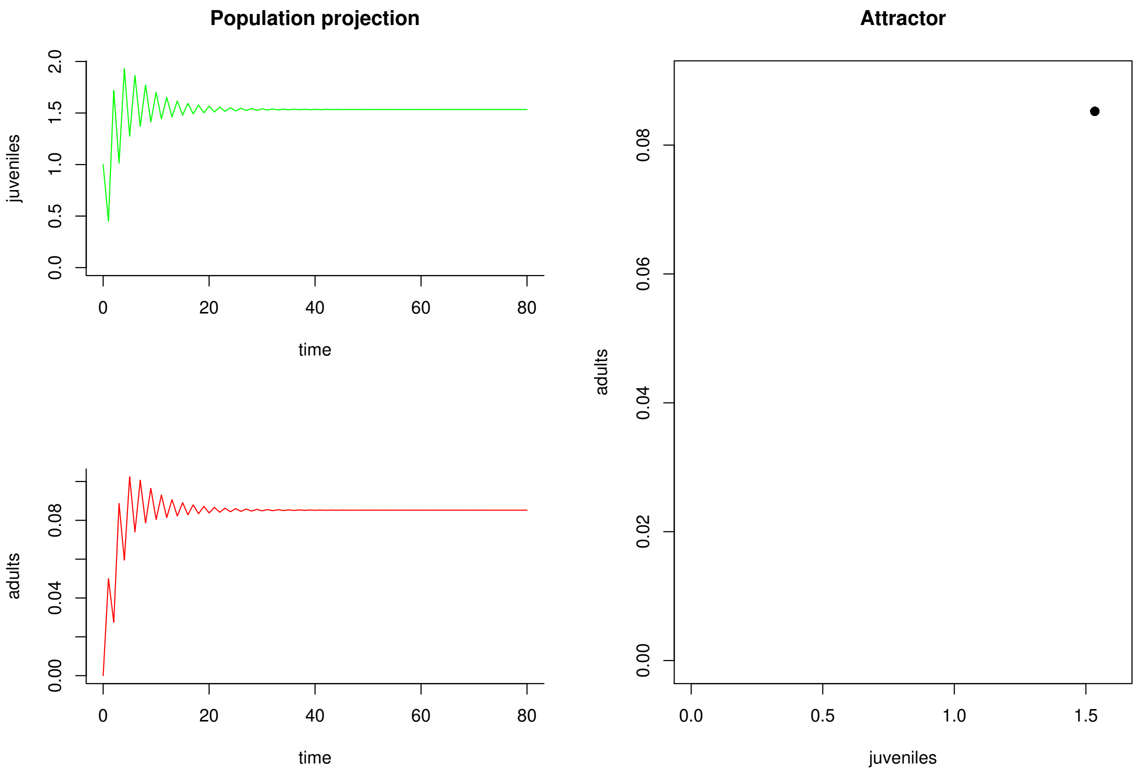
a po dosazení za $\hat{n}_2$

$$\ln \frac{\sigma_1\gamma\Phi}{\big(1-\sigma_1(1-\gamma)\big)(1-\sigma_2)} = \frac{2\big(\sigma_2+\sigma_1(1-\gamma)\big)(1-\sigma_2+\sigma_1\gamma)}{\big(1-\sigma_1(1-\gamma)\big)(1-\sigma_2)(1+\sigma_2-\sigma_1\gamma)}.$$

Dostáváme tak druhou množinu kritických hodnot parametrů – ty, které vyhovují rovnosti

$$\Phi = \frac{\big(1-\sigma_1(1-\gamma)\big)(1-\sigma_2)}{\sigma_1\gamma} \exp \frac{2\big(\sigma_2+\sigma_1(1-\gamma)\big)(1-\sigma_2+\sigma_1\gamma)}{\big(1-\sigma_1(1-\gamma)\big)(1-\sigma_2)(1+\sigma_2-\sigma_1\gamma)}.$$

[2]Tato úvaha je správná jen tehdy, je-li zaručeno, že matice B má pouze reálné vlastní hodnoty.



Obrázek 5.4: Rovnovážný bod v rovnici (9) s interní variabilitou (5.2)–(5.5). Použité parametry: $\Sigma_1 = 0.5$, $\Sigma_2 = 0.1$, $\Gamma = 0.1$, $\Phi = 50$, $f_1 = f_2 = 1$, $g_1 = g_2 = 0$, $s_{11} = s_{12} = s_{21} = s_{22} = 0$, $n_1(0) = 1$, $n_2(0) = 0$

Jestliže tedy parametry rovnice (5.8) splňují nerovnosti

$$\frac{\big(1-\sigma_1(1-\gamma)\big)(1-\sigma_2)}{\sigma_1\gamma} < \Phi < \\ < \frac{\big(1-\sigma_1(1-\gamma)\big)(1-\sigma_2)}{\sigma_1\gamma} \exp \frac{2\big(\sigma_2+\sigma_1(1-\gamma)\big)(1-\sigma_2+\sigma_1\gamma)}{\big(1-\sigma_1(1-\gamma)\big)(1-\sigma_2)(1+\sigma_2-\sigma_1\gamma)},$$

pak je stacionární bod $\hat{\boldsymbol{n}}$ rovnice (5.8) asymptoticky stabilní. Ještě si můžeme povšimnout, že na levé straně předchozích nerovností je stejný výraz jako na pravé straně nerovnosti (5.1); můžeme ho tedy interpretovat analogicky. ■

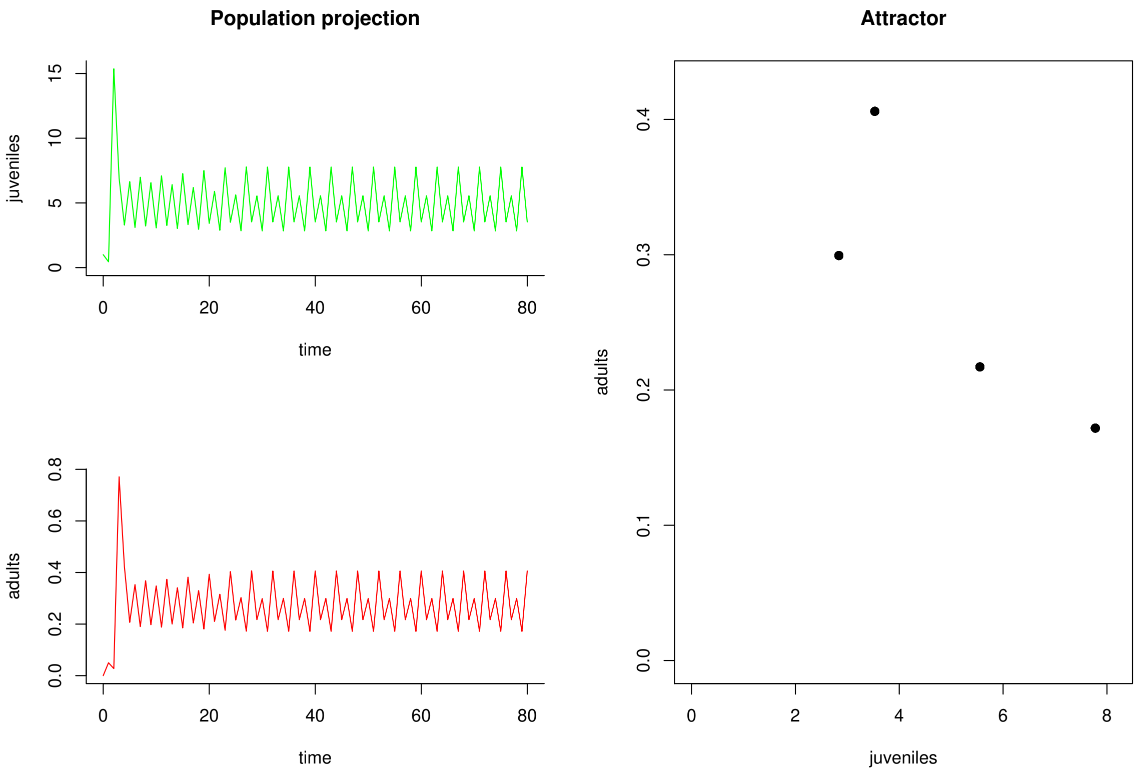
Definice 4 (Klasifikace minimálních invariantních množin)**.** Minimální invariantní množina $S \subseteq \bar{\mathbb{R}}_+^k$ rovnice (5.6) se nazývá

stabilní, pokud ke každému okolí V množiny S existuje okolí U množiny S takové, že z $\boldsymbol{n_0} \in U$ plyne $\boldsymbol{n}(t;\boldsymbol{n_0}) \in V$ pro všechna $t \in \mathbb{N}$;

atraktor, pokud existuje okolí U množiny S takové, že z $\boldsymbol{n_0} \in U$ plyne

$$\lim_{t\to\infty} \inf\{\|\boldsymbol{n}(t;\boldsymbol{n_0}) - \boldsymbol{x}\| : \boldsymbol{x} \in S\} = 0;$$

okolí U se nazývá *oblast přitažení atraktoru;*



Obrázek 5.5: Cyklus periody 4 v rovnici (9) s interní variabilitou (5.2)–(5.5).
Použité parametry: $\Sigma_1 = 0.5$, $\Sigma_2 = 0.1$, $\Gamma = 0.1$, $\Phi = 500$, $f_1 = f_2 = 1$, $g_1 = g_2 = 0$, $s_{11} = s_{12} = s_{21} = s_{22} = 0$, $n_1(0) = 1$, $n_2(0) = 0$

globální atraktor, pokud množina S je atraktor a celá množina $U = \bar{\mathbb{R}}_+^k \setminus \{\boldsymbol{o}\}$ je jeho oblastí přitažení;

repelor, pokud existuje okolí U množiny S takové, že ke každému počátečnímu stavu $\boldsymbol{n_0} \notin S$ existuje čas t_0 takový, že $\{\boldsymbol{n}(t;\boldsymbol{n_0}) : t \geq t_0\} \cap U = \emptyset$.

Představu o atraktorech můžeme získat počítačovým experimentem:

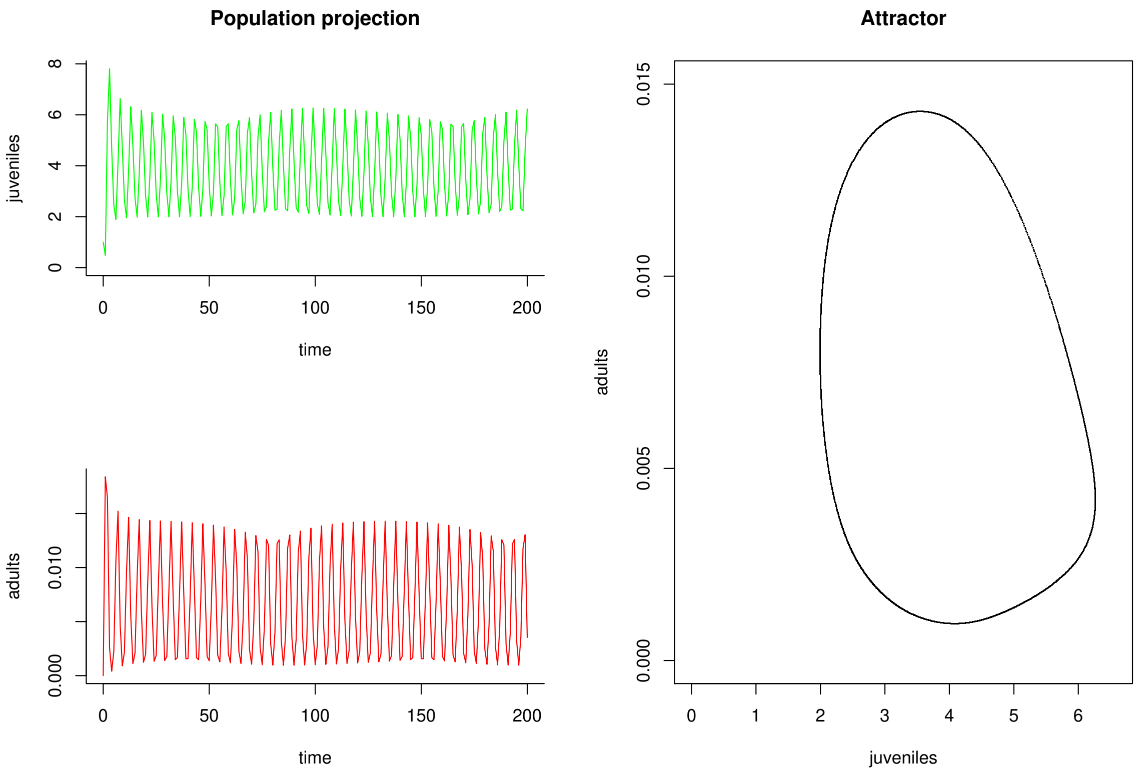
1. Zvolíme nějakou „dostatečně reprezentativní“ konečnou podmnožinu V oblasti přitažení hledaného atraktoru (například ekvidistantní síť), zvolíme „dostatečně velký“ čas τ a „dostatečnou dobu“ projekce T (mělo by platit $0 \ll \tau \ll T$).

2. Vezmeme nějaký bod $\boldsymbol{x_\iota}$ z množiny V.

3. Spočítáme řešení $\boldsymbol{n} = \boldsymbol{n}(t;\boldsymbol{x_\iota})$ příslušné projekční rovnice až do zvolené hodnoty času $t = T$. Tak získáme množinu $\{\boldsymbol{n}(t;\boldsymbol{x_\iota}) : \tau \leq t \leq T\}$.

4. Kroky 2. a 3. provedeme pro všechny hodnoty $\boldsymbol{x_\iota} \in V$.

5. Numerickým odhadem atraktoru je množina $\bigcup\limits_{\boldsymbol{x_\iota} \in V} \{\boldsymbol{n}(t;\boldsymbol{x_\iota}) : \tau \leq t \leq T\}$.



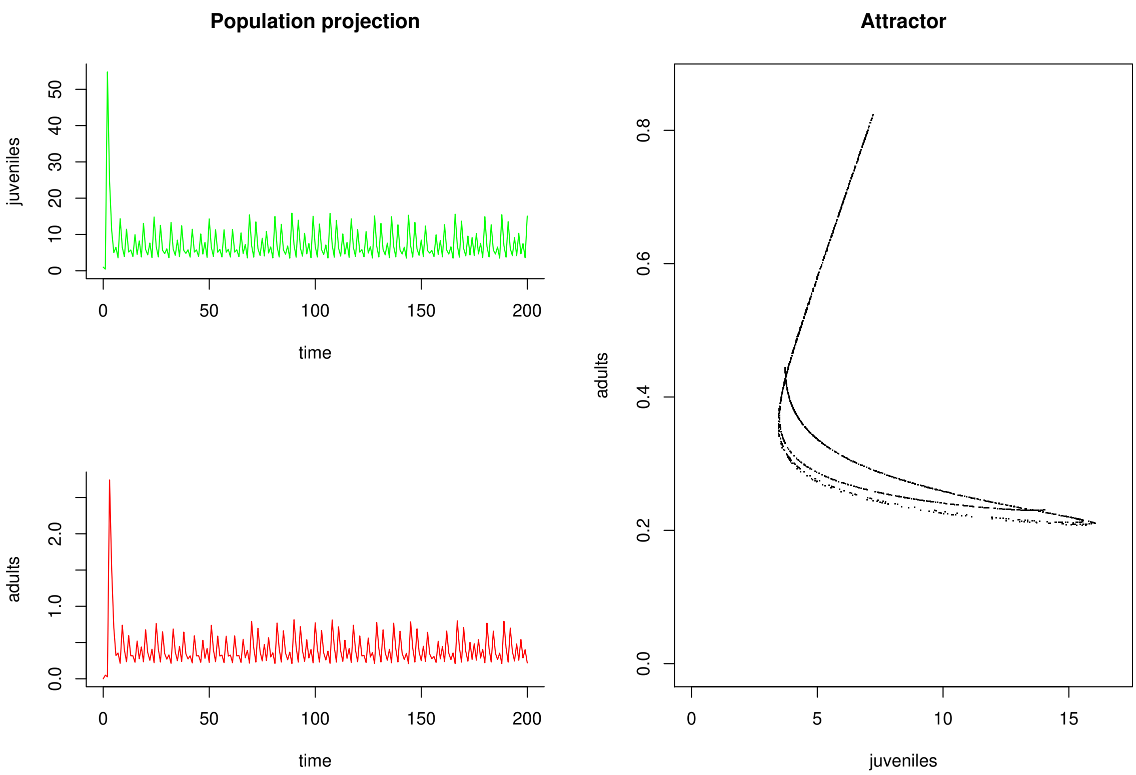
Obrázek 5.6: Invariantní smyčka v rovnici (9) s interní variabilitou (5.2)–(5.5). Použité parametry: $\Sigma_1 = 0.5$, $\Sigma_2 = 0.1$, $\Gamma = 0.1$, $\Phi = 300$, $f_1 = f_2 = 0$, $g_1 = g_2 = 1$, $s_{11} = s_{12} = s_{21} = s_{22} = 0$, $n_1(0) = 1$, $n_2(0) = 0$

V případě, že je dimenze k projekční rovnice (5.6) rovna dvěma, nebo maximálně třem, můžeme numericky odhadnutý atraktor znázornit geometricky.

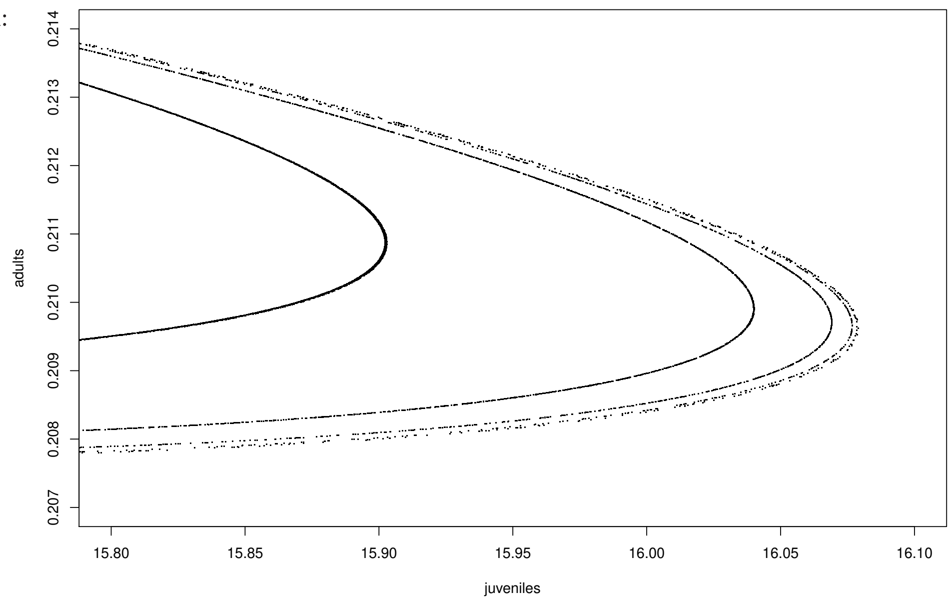
Příklad: Podívejme se opět dvojrozměrný model (9) populace rozdělené na juvenily a dospělce. Koeficienty přežívání σ_1, σ_2 budou konstantní, koeficienty dospívání a plodnosti Γ a Φ mohou záviset na velikosti jednotlivých tříd podle rovností (5.4) a (5.5).

V tomto modelu se mohou objevit atraktory, které jsou invariantními množinami všech typů zavedených v Definici 2. Příklady možné volby parametrů pro jednotlivé typy jsou uvedeny v popiscích obrázků 5.4–5.7. V případě rovnovážného bodu, cyklu délky 4 a podivného atraktoru se jednalo o stabilizaci populace omezením plodnosti, v případě invariantní smyčky o stabilizaci populace odložením reprodukce při vyšších populačních hustotách.

Z obrázků můžeme vypozorovat: Má-li rovnice atraktor rovnovážný bod, pak všechny složky jejího řešení jsou konvergentními posloupnostmi. Má-li rovnice atraktor cyklus, pak složky řešení projekční rovnice po dostatečně dlouhém čase vypadají jako periodické posloupnosti s periodou délky cyklu. Je-li atraktorem invariantní smyčka, na řešení projekčních rovnic můžeme vidět něco jako amplitudovou modulaci základní frekvence. V případě podivného atraktoru není na řešení projekční rovnice kromě ohraničenosti zdola i shora vidět žádná pravidelnost. ∎



Detail atraktoru:



Obrázek 5.7: Podivný atraktor v rovnici (9) s interní variabilitou (5.2)–(5.5).
Použité parametry: $\Sigma_1 = 0.5$, $\Sigma_2 = 0.1$, $\Gamma = 0.1$, $\Phi = 1800$, $f_1 = f_2 = 1$, $g_1 = g_2 = 0$, $s_{11} = s_{12} = s_{21} = s_{22} = 0$, $n_1(0) = 1$, $n_2(0) = 0$

Kapitola 6

Modely dvojpohlavní populace

6.1 Populace rozdělená na juvenily a dopělce

Uvažujme populaci, v níž jsou jedinci dvou pohlaví a jedinci každého pohlaví jsou rozlišeni na juvenilní a plodné. Juvenilní jedinci mohou přežívat a dospívat, plodní jedinci produkují gamety a mohou přežívat. Jedná se tedy o „dvojpohlavní analogii“ populace, jejíž model byl sestaven na str. 5.

Za začátek životního cyklu takové populace budeme považovat spojení samičí a samčí gamety, kterým vznikne zatím bezpohlavní zygota, ze které se vyvine buď mladá samička nebo sameček. Za jednotku času zvolíme dobu, za niž ze zygoty vznikne jedinec. Označme $n_1 = n_1(t)$ množství životaschopných zygot v čase t, tj. takových zygot, z nichž vznikne živý jedinec. Dále označme $n_2 = n_2(t)$ a $n_3 = n_3(t)$, resp. $n_4 = n_4(t)$ a $n_5 = n_5(t)$, množství juvenilních a plodných samic, resp. samců. Analogicky jako v případě nepohlavní populace označíme γ_f nebo γ_m pravděpodobnosti, že juvenilní samička nebo sameček dospěje během časového intervalu jednotkové délky, a σ_{1f}, σ_{1m}, σ_{2f} a σ_{2m} označíme pravděpodobnosti, že jednotkový čas přežije juvenilní samička, juvenilní sameček, plodná samice a plodný samec (v tomto pořadí). Primární poměr pohlaví, tj. relativní zastoupení zygot, z nichž se vyvinou samičky, označíme ϱ. Nakonec označíme symbolem B počet zygot, které během jednotkového času vyprodukují plodní jedinci. Tento počet bude určitě nějak záviset na aktuálním množství f samic a m samců aktuálně přítomných v populaci, tedy $B = B(f, m)$; v uvažovaném modelu je $f = n_3$, $m = n_5$.

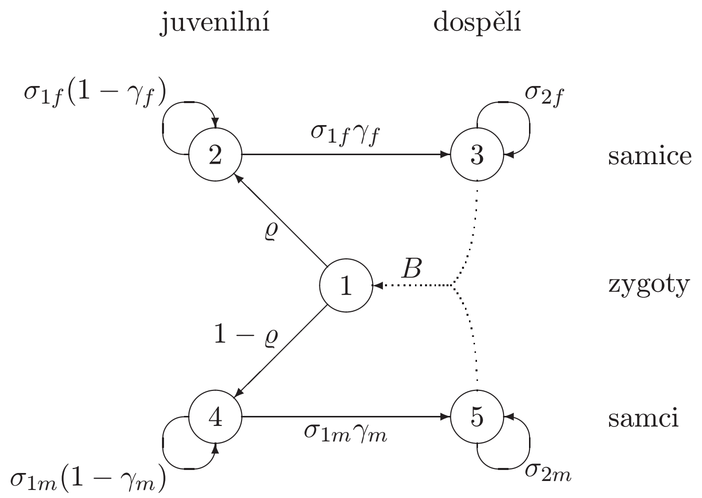
Životní cyklus uvažované populace je znázorněn na obr. 6.1. Nejedná se ovšem o graf životního cyklu ve vlastním slova smyslu; do uzlu $\mathcal{N}_1$ vede „hrana“ vycházející ze dvou uzlů $\mathcal{N}_3$ a $\mathcal{N}_5$.

Vývoj modelované populace lze popsat rovnostmi

$$n_1(t+1) = B\big(n_3(t), n_5(t)\big),$$

$$n_2(t+1) = \varrho n_1(t) + \sigma_{1f}(1-\gamma_f)n_2(t), \qquad n_4(t+1) = (1-\varrho)n_1(t) + \sigma_{1m}(1-\gamma_m)n_4(t),$$

$$n_3(t+1) = \sigma_{1f}\gamma_f n_2(t) + \sigma_{2f}n_3(t), \qquad n_5(t+1) = \sigma_{1m}\gamma_m n_4(t) + \sigma_{2m}n_5(t),$$



Obrázek 6.1: Schematické znázornění životního cyklu dvojpohlavní populace strukturované na juvenilní (neplodné) a dospělé (plodné) jedince. Uzel $\mathcal{N}_1$ representuje zygoty, které jsou produkovány společně dospělými samicemi $\mathcal{N}_3$ a samci $\mathcal{N}_5$, ale které ještě nemají určité pohlaví. Parametr ϱ označuje primární poměr pohlaví, parametry γ_i pravděpodobnost maturace během projekčního intervalu, parametry σ_{1i} a σ_{2i} pravděpodobnosti přežití juvenilních a dospělých jedinců příslušného pohlaví.

nebo v maticovém tvaru

$$\begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ n_4 \\ n_5 \end{pmatrix}(t+1) =$$

$$= \begin{pmatrix} B\big(n_3(t), n_5(t)\big) \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \varrho & \sigma_{1f}(1-\gamma_f) & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \sigma_{1f}\gamma_f & \sigma_{2f} & 0 & 0 \\ 1-\varrho & 0 & 0 & \sigma_{1m}(1-\gamma_m) & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \sigma_{1m}\gamma_m & \sigma_{2m} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ n_4 \\ n_5 \end{pmatrix}(t). \quad (6.1)$$

Opět se nejedná o maticový model v obvyklém smyslu; model je porušen (perturbován) přičítaným vektorem, který závisí na struktuře populace a tato závislost je nelineární.

Funkce $B = B(f, m)$ vyjadřující množství „vyprodukovaných“ zygot bývá nazývána *funkce rození* (birth function) nebo *funkce manželství* (mariage function). Tvar této funkce je potřebné specifikovat.

Funkce rození $B = B(f, m)$ přiřadí danému množství plodných samic f a samců m množství jimi vyprodukovaných zygot. Měla by mít následující vlastnosti:

(i) $B : [0,\infty) \times [0,\infty) \to [0,\infty)$, tj. množství vyprodukovaných zygot je nezáporné číslo.

(ii) $B(0, n) = 0 = B(n, 0)$ pro jakékoliv $n \geq 0$, tj. pokud v populaci chybí plodné samice nebo samci, nebudou žádné nové zygoty.

(iii) $B(\alpha f, \alpha m) = \alpha B(f, m)$ pro každé $\alpha > 0$, tj. funkce je homogenní prvního řádu. Tato vlastnost vyjadřuje, že počet „vyprodukovaných“ zygot se mění ve stejném poměru, v jakém se změní množství dospělých samic i samců; například, pokud se zdvojnásobí množství plodných samic i samců, pak se zdvojnásobí i počet „vyprodukovaných“ zygot (pro $\alpha = 2$).

(iv) Funkce B je neklesající v každém svém argumentu, tj. zvětší-li se množství plodných samic (nebo samců), množství „vyprodukovaných“ zygot se nezmenší.

První dvě vlastnosti jsou přirozené, třetí a čtvrtá mohou být předmětem diskuse. Např. zdvojnásobí-li se počet plodných samic i samců, může být výsledné množství vyprodukovaných zygot větší než dvojnásobné (při větší populační hustotě může být větší šance, že se samice se samcem setkají, projevuje se Alleeho efekt), nebo menší než dvojnásobné (při velké populační hustotě mohou být spotřebovány zdroje prostředí a na jedince zbývá méně energie pro produkci gamet, projevuje se vnitrodruhová konkurence). Podobné námitky lze mít i proti neklesání funkce B.

Můžeme uvažovat různé strategie oplodňování. Jedna extrémní možnost je tvorba trvalých párů, tj. že jeden samec během jednotkového času oplodní nejvýše jednu samici a jedna samice je oplodněna nejvýše jedním samcem. Navíc těchto párů je maximální možný počet — pokud není samic méně než samců, pak všichni samci realizují své spermie, pokud není samic více než samců, pak všechny samice jsou oplodněné. Druhá krajnost je ta, že všechny dospělé samice jsou oplodněny, pokud je v populaci alespoň jeden plodný samec, nebo že všichni samci realizují své gamety, pokud je v populaci alespoň jedna samice (to je možné například u dvoudomých rostlin). Samozřejmě může nastat také nějaká možnost mezi těmito krajnostmi. Tyto úvahy vedou k závěru, že hodnoty funkce $B(f,m)$ mohou být úměrné některému z následujících výrazů:

$\min\{f,m\}$	maximální možné množství párů,
$\begin{cases} f, & m>0 \\ 0, & m=0 \end{cases}$	dominance samic,
$\begin{cases} m, & f>0 \\ 0, & f=0 \end{cases}$	dominance samců,
$\begin{cases} qf+(1-q)m, & fm\neq 0 \\ 0, & fm=0 \end{cases}$	vážený aritmetický průměr, pro váhu q platí $0<q<1$,
$\sqrt{fm}$	geometrický průměr,
$\dfrac{2fm}{f+m}$	harmonický průměr.

Všechny takové funkce splňují vlastnosti (i)–(iv).

Předpokládejme nyní, že známe funkci B. Pro libovolné hodnoty $f \geq 0$ a $m \geq 0$ položíme

$$F_3(f,m) = \frac{B(f,m)}{2f}, \quad F_5(f,m) = \frac{B(f,m)}{2m}.$$

Pak

$$B(f,m) = fF_3(f,m) + mF_5(f,m)$$

a model (6.1) můžeme přepsat jako maticový model tvaru

$$\begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ n_4 \\ n_5 \end{pmatrix}(t+1) =$$

$$= \begin{pmatrix} 0 & 0 & F_3\big(n_3(t), n_5(t)\big) & 0 & F_5\big(n_3(t), n_5(t)\big) \\ \varrho & \sigma_{1f}(1-\gamma_f) & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \sigma_{1f}\gamma_f & \sigma_{2f} & 0 & 0 \\ 1-\varrho & 0 & 0 & \sigma_{1m}(1-\gamma_m) & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \sigma_{1m}\gamma_m & \sigma_{2m} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ n_4 \\ n_5 \end{pmatrix}(t).$$

6.2 Věkově strukturovaná dvojpohlavní populace

Uvažujme populaci tvořenou jedinci dvou pohlaví, kteří jsou charakterizováni svým věkem a kteří tvoří poměrně stabilní páry. Páry mohou vznikat nebo se rozpadat, páry mohou plodit potomky, jedinci přežívají nebo umírají. Za časovou jednotku (délku projekčního intervalu) zvolíme takový čas, během kterého může u každého jedince dojít k nejvýše jedné z událostí: vytvoření páru s jedincem opačného pohlaví, rozpad páru v němž byl zapojen, úmrtí. Nechť k označuje věk vyjádřený v této časové jednotce, který nemůže samec ani samice překročit.

Označme $f_i = f_i(t)$, resp. $m_j = m_j(t)$, množství nespárovaných samic věkové třídy i, resp. nespárovaných samců věkové třídy j, v čase t. Dále označme $c_{ij} = c_{ij}(t)$ množství párů, v nichž samice je z věkové třídy i a samec z věkové třídy j; takové páry budeme stručně nazývat „páry typu (i,j)“. Při uvedeném označení je celkový počet samic z věkové třídy i, resp. samců z věkové třídy j, roven

$$f_i + \sum_{j=1}^{k} c_{ij}, \quad \text{resp. } m_j + \sum_{i=1}^{k} c_{ij}.$$

Střední množství potomků, které vyprodukuje pár typu (i,j) během projekčního intervalu označíme F_{ij}. Dále budeme předpokládat, že mezi novorozenci je konstantní podíl samic ϱ a že novorozenci nejsou spárovaní. Z těchto předpokladů plyne, že množství novorozených samic a samců a množství párů tvořených novorozenci je dáno rovnostmi

$$f_1(t+1) = \varrho \sum_{i,j=1}^{k} F_{ij}c_{ij}(t), \quad m_1(t+1) = (1-\varrho) \sum_{i,j=1}^{k} F_{ij}c_{ij}(t), \quad c_{11}(t) = 0 \tag{6.2}$$

pro každé $t = 0, 1, 2, \ldots$.

Označme dále $P_i^{(f)}$, resp. $P_j^{(m)}$, pravděpodobnost, že samice věkové třídy i, resp. samec věkové třídy j, přežije projekční interval, D_{ij} pravděpodobnost, že se pár typu (i,j) během projekčního intervalu rozpadne a oba partneři přežijí (tuto pravděpodobnost můžeme nazvat *rozvodovost,* divorse rate), M_{ij} množství párů typu (i,j), které se během projekčního intervalu vytvoří. Budeme předpokládat, že pravděpodobnosti přežití i rozvodovost nezávisí na velikosti ani struktuře populace. Naopak množství nově vzniklých párů závisí přinejmenším na množství a věkovém složení nespárovaných samic a samců, tj. $M_{ij} = M_{ij}(\boldsymbol{f}, \boldsymbol{m})$. Tuto funkci nazýváme *funkce partnerství*, mating function.

Množství nespárovaných samic věkové třídy $i+1$ v čase $t+1$ je tvořeno těmi, které měly v čase t věk ze třídy i a přežily projekční interval zmenšené o ty, které během projekčního intervalu vytvořily pár s nějakým samcem. K nim přibudou samice, které byly spárovány s nějakým samcem a tento pár se během projekčního intervalu rozpadl nebo jim partner uhynul. Tedy

$$f_{i+1}(t+1) = P_i^{(f)} f_i(t) - \sum_{j=1}^{k} M_{ij}\big(\boldsymbol{f}(t), \boldsymbol{m}(t)\big) + \sum_{j=1}^{k} \Big(D_{ij} + (1 - P_j^{(m)})P_i^{(f)}\Big)\, c_{ij}(t) \tag{6.3}$$

pro všechna $t = 0, 1, 2, \ldots,\ i = 1, 2, \ldots, k$. Podobně pro množství nespárovaných samců platí

$$m_{j+1}(t+1) = P_j^{(m)} m_j(t) - \sum_{i=1}^{k} M_{ij}\big(\boldsymbol{f}(t), \boldsymbol{m}(t)\big) + \sum_{i=1}^{k} \Big(D_{ij} + (1 - P_i^{(f)})P_j^{(m)}\Big)\, c_{ij}(t) \tag{6.4}$$

pro všechna $t = 0, 1, 2, \ldots,\ j = 1, 2, \ldots, k$.

Z párů typu (i, j), v nichž oba partneři přežijí a které se nerozpadnou po uplynutí projekčního intervalu budou páry typu $(i+1, j+1)$. K nim se přidají páry vzniklé během projekčního intervalu ze samice věkové třídy i a samce věkové třídy j. Tedy

$$c_{i+1,j+1}(t+1) = \Big(P_i^{(f)} P_j^{(m)} - D_{ij}\Big)\, c_{ij}(t) + M_{ij}\big(\boldsymbol{f}(t), \boldsymbol{m}(t)\big) \tag{6.5}$$

pro všechna $t = 0, 1, 2, \ldots,\ i, j = 1, 2, \ldots, k$.

Model vývoje uvažované populace je zapsán rovnicemi (6.2), (6.3), (6.4), (6.5). Přitom primární poměr pohlaví ϱ, párově specifické plodnosti F_{ij}, věkově specifické koeficienty přežívání $P_i^{(f)}$ a P_j^m a rozvodovost D_{ij} splňují nerovnosti

$$0 < \varrho < 1, \quad F_{ij} \geq 0,\ 0 \leq P_i^{(f)} \leq 1,\ 0 \leq P_j^{(m)} \leq 1, \quad 0 \leq D_{ij} \leq P_i^{(f)} P_j^{(m)}$$

pro všechna $i, j = 1, 2, \ldots, k$.

Podmíněná pravděpodobnost, že pár typu (i, j) se během projekčního intervalu rozpadne za podmínky, že oba partneři přežijí, je dána výrazem

$$d_{ij} = \frac{D_{ij}}{P_i^{(f)} P_j^{(m)}},$$

pokud $P_i^{(f)} P_j^{(m)} > 0$; jinak položíme $d_{ij} = 0$. Pro podmíněnou rozvodovost d_{ij} platí

$$0 \leq d_{ij} \leq 1 \text{ pro všechna } i, j = 1, 2, \ldots, k.$$

Rovnice (6.3), (6.4), (6.5) můžeme při tomto označení přepsat na tvar

$$\begin{aligned}
f_{i+1}(t+1) &= P_i^{(f)} \left(f_i(t) + \sum_{j=1}^{k} \Big(1 - P_j^{(m)}(1 - d_{ij})\Big)\, c_{ij}(t) \right) - \sum_{j=1}^{k} M_{ij}\big(\boldsymbol{f}(t), \boldsymbol{m}(t)\big), \\
m_{j+1}(t+1) &= P_j^{(m)} \left(m_j(t) + \sum_{i=1}^{k} \Big(1 - P_i^{(f)}(1 - d_{ij})\Big)\, c_{ij}(t) \right) - \sum_{i=1}^{k} M_{ij}\big(\boldsymbol{f}(t), \boldsymbol{m}(t)\big), \\
c_{i+1,j+1} &= P_i^{(f)} P_j^{(m)} (1 - d_{ij}) c_{ij}(t) + M_{ij}\big(\boldsymbol{f}(t), \boldsymbol{m}(t)\big).
\end{aligned}$$

6.2.1 Funkce partnerství M_{ij}

Pochopitelně, že nemůže vzniknout záporné množství párů (rozpad párů je vyjádřen parametry D_{ij}). Proto funkce partnerství $M = M_{ij}(\boldsymbol{f}, \boldsymbol{m})$ je pro libovolnou dvojici indexů i, j nezáporná, tj.

$$M_{ij} : [0, \infty)^{2k} \to [0, \infty).$$

Dále by měla mít následující vlastnosti:

P1) Celkový počet nově spárovaných samic věkové třídy i nemůže být větší, než byl celkový počet nespárovaných samic této věkové třídy; podobné tvrzení platí pro samce. Tedy

$$\sum_{j=1}^{k} M_{ij}(\boldsymbol{f}, \boldsymbol{m}) \leq f_i, \qquad \sum_{i=1}^{k} M_{ij}(\boldsymbol{f}, \boldsymbol{m}) \leq m_j$$

pro libovolné nezáporné vektory $\boldsymbol{f}$, $\boldsymbol{m}$ a všechny indexy $i, j = 1, 2, \ldots, k$.
Z této vlastnosti a z nezápornosti funkcí M_{ij} plyne, že pro všechny indexy i, j a pro libovolné nezáporné vektory $\boldsymbol{f}$, $\boldsymbol{m}$ platí

$$M_{ij}(f_1, \ldots, f_{i-1}, 0, f_{i+1}, \ldots, f_k, m_1, \ldots, m_k) = 0,$$

$$M_{ij}(f_1, \ldots, f_k, m_1, \ldots, m_{j-1}, 0, m_{j+1}, \ldots, m_k) = 0,$$

tj. pokud v populaci není nespárovaná samice věkové třídy i nebo samec věkové třídy j, pak pár typu (i, j) nevznikne.

P2) Funkce M je homogenní řádu $p > 0$, tedy

$$M_{ij}(\alpha\boldsymbol{f}, \alpha\boldsymbol{m}) = \alpha^p M_{ij}(\boldsymbol{f}, \boldsymbol{m})$$

pro libovolné nezáporné vektory $\boldsymbol{f}$, $\boldsymbol{m}$, kladné číslo α a pro všechny indexy $i, j = 1, 2, \ldots, k$. Pokud se v populaci projevuje vnitrodruhová konkurence, je $p > 1$, pokud se v populaci projevuje Alleho efekt, je $p < 1$; sr. diskusi k vlastnosti (iii) u populace strukturované podle plodnosti v 6.1.

P3) Pokud se zvětší počet nespárovaných samic věkové třídy i a samců věkové třídy j, nezmenší se počet nově vznikajících párů typu (i, j). Tedy pro všechny nezáporné vektory $\boldsymbol{f}$, $\boldsymbol{m}$, $\tilde{\boldsymbol{f}}$, $\tilde{\boldsymbol{m}}$ takové, že $\boldsymbol{f} \leq \tilde{\boldsymbol{f}}$ a $\boldsymbol{m} \leq \tilde{\boldsymbol{m}}$ a pro všechny indexy $i, j = 1, 2, \ldots, k$ platí

$$M_{ij}(\boldsymbol{f}, \boldsymbol{m}) \leq M_{ij}(f_1, \ldots, f_{i-1}, \tilde{f}_i, f_{i+1}, \ldots, f_k, m_1, \ldots, m_{j-1}, \tilde{m}_j, m_{j+1}, \ldots, m_k),$$

P4) Na „manželském trhu" je konkurence.
Pokud počet nespárovaných samic věkové třídy i a samců věkové třídy j se nezmění, ale přibudou nějací nespárovaní jedinci jiných věkových tříd, může se zmenšit počet nově vznikajících párů typu (i, j); nespárovaná samice věkové třídy i může najít partnera v jiné věkové třídě než j a podobně pro samce.
Tedy pro všechny nezáporné vektory $\boldsymbol{f}$, $\boldsymbol{m}$, $\tilde{\boldsymbol{f}}$, $\tilde{\boldsymbol{m}}$ takové, že $\boldsymbol{f} \leq \tilde{\boldsymbol{f}}$ a $\boldsymbol{m} \leq \tilde{\boldsymbol{m}}$ a pro všechny indexy $i, j = 1, 2, \ldots, k$ platí

$$M_{ij}(\boldsymbol{f}, \boldsymbol{m}) \geq M_{ij}(\tilde{f}_1, \ldots, \tilde{f}_{i-1}, f_i, \tilde{f}_{i+1}, \ldots, \tilde{f}_k, \tilde{m}_1, \ldots, \tilde{m}_{j-1}, m_j, \tilde{m}_{j+1}, \ldots, \tilde{m}_k).$$

Nejjednodušší funkce partnerství je taková, že množství vzniklých párů typu (i, j) závisí pouze na množství nespárovaných samic věkové třídy i a samců věkové třídy j. V takovém případě ovšem v podmínkách P3) a P4) budou rovnosti. Dostatečně obecná funkce tohoto typu je Hadelerova funkce

$$M_{ij}(\boldsymbol{f}, \boldsymbol{m}) = \begin{cases} p_{ij}\Big(qf_i^r + (1-q)m_j^r\Big)^{1/r}, & f_i m_j > 0, \\ 0, & f_i m_j = 0, \end{cases}$$

kde $r \in \mathbb{R}$, $q \in [0, 1]$ a p_{ij} jsou nezáporná čísla taková, aby byla splněna podmínka P1).

Nechť $f_i m_j > 0$. Pro $q = 1$, resp. $q = 0$, dostaneme

$$M_{ij}(\boldsymbol{f}, \boldsymbol{m}) = p_{ij} f_i, \quad \text{resp.} \quad M_{ij}(\boldsymbol{f}, \boldsymbol{m}) = p_{ij} m_j;$$

jedná se tedy o dominanci samic (polygynii), resp. dominanci samců (polyandrii). Nechť nyní $q \in (0, 1)$. Pro $r = 1$ dostaneme

$$M_{ij}(\boldsymbol{f}, \boldsymbol{m}) = p_{ij}\big(qf_i + (1-q)m_j\big)$$

vážený aritmetický průměr, pro $r = -1$ dostaneme

$$M_{ij}(\boldsymbol{f}, \boldsymbol{m}) = p_{ij} \frac{f_i m_j}{qm_j + (1-q)f_i}$$

vážený harmonický průměr a pro $r \to 0$ dostaneme

$$M_{ij}(\boldsymbol{f}, \boldsymbol{m}) = p_{ij} f_i^q m_j^{1-q}$$

vážený geometrický průměr; průměry jsou nevážené (nevychýlené pro některé pohlaví), pokud $q = \frac{1}{2}$. Nakonec pro $r \to -\infty$, resp. $r \to \infty$, dostaneme

$$M_{ij}(\boldsymbol{f}, \boldsymbol{m}) = p_{ij} \min\{f_i, m_j\}, \quad \text{resp.} \quad M_{ij}(\boldsymbol{f}, \boldsymbol{m}) = p_{ij} \max\{f_i, m_j\}.$$

Realističtější funkce partnerství, která závisí na množství nespárovaných samic a samců všech věkových tříd, může být tvaru

$$M_{ij}(\boldsymbol{f}, \boldsymbol{m}) = p_{ij} \frac{f_i m_j}{\sum\limits_{i=1}^{k} f_i + \sum\limits_{j=1}^{k} m_j}.$$

Příloha A

Perronova-Frobeniova teorie

Všechny matice v tomto oddílu budou typu $n \times n$, všechny vektory budou n-rozměrné. Symbol $|\mathsf{A}|$, resp. $|\boldsymbol{v}|$, bude označovat matici, jejíž složky jsou $(|\mathsf{A}|)_{ij} = |a_{ij}|$, resp. vektor, jehož složky jsou $(|\boldsymbol{v}|)_i = |v_i|$. Dále budeme zapisovat

$$\begin{aligned}
\mathsf{A} \geq c \ &\dots\ (\forall i,j) a_{ij} \geq c, \text{ tj. } (\forall i,j)(\mathsf{A})_{ij} \geq c,\\
\boldsymbol{v} \geq c \ &\dots\ (\forall i) v_i \geq c, \text{ tj. } (\forall i)(\boldsymbol{v})_i \geq c,\\
\mathsf{A} \geq \mathsf{B} \ &\dots\ (\forall i,j) a_{ij} \geq b_{ij}, \text{ tj. } (\forall i,j)(\mathsf{A})_{ij} \geq (\mathsf{B})_{ij},\\
\boldsymbol{v} \geq \boldsymbol{w} \ &\dots\ (\forall i) v_i \geq w_i, \text{ tj. } (\forall i)(\boldsymbol{v})_i \geq (\boldsymbol{w})_i
\end{aligned}$$

a podobně.

Symbol I bude označovat jednotkovou matici. Pro matici A a vektor $\boldsymbol{v}$ dále klademe

$$\ker \mathsf{A} = \{\boldsymbol{w} :\ \mathsf{A}\boldsymbol{w} = 0\}\,, \qquad \|\boldsymbol{v}\| = \sqrt{\sum_{i=1}^{n} v_i^2}\,;$$

$\ker \mathsf{A}$ je zřejmě vektorový prostor dimenze nejvýše n, tj. $\dim \ker \mathsf{A} \leq n$, $\|\boldsymbol{v}\|$ je eukleidovská norma vektoru $\boldsymbol{v}$.

Definice 5. Matice A se nazývá *nezáporná,* je-li $\mathsf{A} \geq 0$ a nazývá se *kladná,* je-li $\mathsf{A} > 0$.

Definice 6. Nezáporná matice A se nazývá

– *primitivní,* pokud $(\exists k \in \mathbb{N})\mathsf{A}^k > 0$,

– *imprimitivní,* pokud není primitivní, tj. $(\forall k \in \mathbb{N})(\exists i,j) \left(\mathsf{A}^k\right)_{ij} = 0$,

– *reducibilní,* pokud $(\exists i,j)(\forall k \in \mathbb{N}) \left(\mathsf{A}^k\right)_{ij} = 0$,

– *ireducibilní,* pokud není reducibilní, tj. $(\forall i,j)(\exists k \in \mathbb{N}) \left(\mathsf{A}^k\right)_{ij} > 0$.

Poznámka 2. Přímo z definice plyne, že každá primitivní matice je ireducibilní a každá reducibilní matice je imprimitivní. Třídu nezáporných matic lze tedy rozložit na tři disjunktní části: matice reducibilní, matice primitivní a matice současně ireducibilní a imprimitivní.

Tvrzení 5. Je-li $\mathsf{A} \geq 0$ a $\boldsymbol{v} \geq \boldsymbol{w}$ pak $\mathsf{A}\boldsymbol{v} \geq \mathsf{A}\boldsymbol{w}$.
Je-li $\mathsf{A} > 0$, $\boldsymbol{v} \geq \boldsymbol{w}$ a existuje $i \in \{1, 2, \dots, n\}$ takové, že $v_i > w_i$ pak $\mathsf{A}\boldsymbol{v} > \mathsf{A}\boldsymbol{w}$.

Důkaz. Plyne bezprostředně z vyjádření $(\mathsf{A}\boldsymbol{v})_k = \sum_{j=1}^{n} a_{kj}v_j, \sum_{j=1}^{n} a_{kj}w_j = (\mathsf{A}\boldsymbol{w})_k$. □

Tvrzení 6. Je-li $\mathsf{A} > 0$, $\boldsymbol{v}$ vlastní vektor matice A příslušný k vlastní hodnotě λ a $\boldsymbol{v} \geq 0$, pak $\boldsymbol{v} > 0$ a $\lambda > 0$.

Důkaz. Poněvadž $\boldsymbol{v}$ je vlastním vektorem, je $\boldsymbol{v} \neq 0$ a tedy existuje $i \in \{1, 2, \ldots, n\}$ takový index, že $v_i > 0$. Podle druhé části tvrzení 5 je $\lambda\boldsymbol{v} = \mathsf{A}\boldsymbol{v} > \mathsf{A}0 = 0$. To znamená, že pro každý index j je $\lambda v_j > 0$. Zejména tedy $\lambda v_i > 0$, z čehož plyne, že $\lambda > 0$, neboť $v_i > 0$. Dále pro libovolný index j je $v_j > 0$, neboť $\lambda v_j > 0$. □

Tvrzení 7. Je-li $\mathsf{A} \geq 0$ primitivní a $\boldsymbol{v} \geq 0$ její vlastní vektor příslušný k vlastní hodnotě λ, pak $\boldsymbol{v} > 0$, $\lambda > 0$.

Důkaz. Z tvrzení 5 plyne, že $\lambda\boldsymbol{v} = \mathsf{A}\boldsymbol{v} \geq 0$, takže $\lambda \geq 0$. Poněvadž A je primitivní, existuje $k \in \mathbb{N}$ takové, že $\mathsf{A}^k > 0$.

Poněvadž $\mathsf{A}\boldsymbol{v} = \lambda\boldsymbol{v}$, je také $\mathsf{A}^k\boldsymbol{v} = \mathsf{A}^{k-1}\mathsf{A}\boldsymbol{v} = \mathsf{A}^{k-1}(\lambda\boldsymbol{v}) = \lambda\mathsf{A}^{k-1}\boldsymbol{v} = \cdots = \lambda^k\boldsymbol{v}$. Tvrzení 6 nyní implikuje $\boldsymbol{v} > 0$ a $\lambda^k > 0$, takže $\lambda \neq 0$. □

Tvrzení 8. Nechť matice A splňuje předpoklady

(i) $\mathsf{A} \geq 0$, $\mathsf{A} \neq 0$;

(ii) existuje číslo $\lambda \in \mathbb{R}$ a vektor $\boldsymbol{u}$ tak, že $\mathsf{A}^\mathsf{T}\boldsymbol{u} = \lambda\boldsymbol{u}$, $\boldsymbol{u} > 0$ (vektor u je vlastní vektor matice A^T příslušný k vlastní hodnotě λ, který má všechny složky kladné);

(iii) existuje číslo $\mu \in \mathbb{R}$ a vektor $\boldsymbol{v}$ tak, že $\mathsf{A}\boldsymbol{v} = \mu\boldsymbol{v}$, $\boldsymbol{v} \geq 0$, $\boldsymbol{v} \neq 0$ (vektor v je vlastní vektor matice A příslušný k vlastní hodnotě μ, který má všechny složky nezáporné a alespoň jednu kladnou).

Pak $\mu = \lambda$.

Důkaz. Platí

$$\lambda\boldsymbol{u}^\mathsf{T}\boldsymbol{v} = \left(\mathsf{A}^\mathsf{T}\boldsymbol{u}\right)^\mathsf{T}\boldsymbol{v} = \boldsymbol{u}^\mathsf{T}\mathsf{A}\boldsymbol{v} = \boldsymbol{u}^\mathsf{T}\mu\boldsymbol{v} = \mu\boldsymbol{u}^\mathsf{T}\boldsymbol{v}.$$

Z kladnosti vektoru $\boldsymbol{u}$ a z nezápornosti a nenulovosti vektoru $\boldsymbol{v}$ plyne $\boldsymbol{u}^\mathsf{T}\boldsymbol{v} > 0$. Výraz $\boldsymbol{u}^\mathsf{T}\boldsymbol{v}$ lze tedy v poslední rovnosti vykrátit, takže $\lambda = \mu$. □

Tvrzení 9. Nechť $\mathsf{A} > 0$ splňuje předpoklady (ii) a (iii) tvrzení 8 (z nerovnosti $\mathsf{A} > 0$ plyne i splnění předpokladu (i)) a symboly $\lambda(= \mu)$, $\boldsymbol{v}$ mají stejný význam jako v tvrzení 8. Je-li $\boldsymbol{w}$ vlastní vektor matice A příslušný k vlastní hodnotě λ, pak existuje číslo $\alpha \in \mathbb{R}$ takové, že $\boldsymbol{w} = \alpha\boldsymbol{v}$, tj. $\dim(\ker(\mathsf{A} - \lambda\mathsf{I})) = 1$.

Důkaz. Buď $\boldsymbol{v}$ vektor z tvrzení 6. Pak je $\boldsymbol{v} > 0$ a $\lambda > 0$. Položme

$$\alpha = \min\left\{\frac{w_j}{v_j} : j = 1, 2, \ldots, n\right\}, \quad i \text{ takový index, že } \alpha = \frac{w_i}{v_i}.$$

Pro každý index j tedy platí $\alpha = \dfrac{w_i}{v_i} \leq \dfrac{w_j}{v_j}$. Odtud plyne

$$w_j - \alpha v_j \geq 0, \quad w_i - \alpha v_i = 0, \tag{A.1}$$

takže $\boldsymbol{w} - \alpha\boldsymbol{v} \geq 0$.

Dále platí

$$\mathsf{A}(\boldsymbol{w} - \alpha\boldsymbol{v}) = \lambda\boldsymbol{w} - \alpha\lambda\boldsymbol{v} = \lambda(\boldsymbol{w} - \alpha\boldsymbol{v}).$$

To znamená, že vektor $\boldsymbol{w} - \alpha\boldsymbol{v}$ je buď vlastním vektorem příslušným k vlastní hodnotě λ, nebo platí $\boldsymbol{w} - \alpha\boldsymbol{v} = \boldsymbol{o}$. Nezáporný vlastní vektor je podle tvrzení 6 kladný a podle (A.1) má vektor $\boldsymbol{w} - \alpha\boldsymbol{v}$ alespoň jednu složku nulovou, nemůže tedy být vlastním vektorem. Nastává tedy druhá z vylučujících se možností, $\boldsymbol{w} - \alpha\boldsymbol{v} = \boldsymbol{o}$. □

Tvrzení 10. Nechť $\mathsf{A} \geq 0$, $\boldsymbol{w}$ je vlastní vektor příslušný k vlastní hodnotě λ. Pak

$$\left(A|\boldsymbol{w}|\right)_i = \sum_{j=1}^{n} a_{ij}|w_j| = \sum_{j=1}^{n} |a_{ij}w_j| \geq \left|\sum_{j=1}^{n} a_{ij}w_j\right| = |(\mathsf{A}\boldsymbol{w})_i| = |(\lambda\boldsymbol{w})_i| = |\lambda|\,|w_i|, \tag{A.2}$$

tj. $\mathsf{A}|\boldsymbol{w}| \geq |\lambda|\,|\boldsymbol{w}|$.

Důkaz. Nerovnost je trojúhelníková. □

Tvrzení 11. Nechť $\mathsf{A} \geq 0$. Pak množina

$$S_{\mathsf{A}} = \left\{c \geq 0 : \left(\exists\boldsymbol{v}^{(c)}\right) \boldsymbol{v}^{(c)} \geq 0, \left\|\boldsymbol{v}^{(c)}\right\| = 1, \mathsf{A}\boldsymbol{v}^{(c)} \geq c\boldsymbol{v}^{(c)}\right\}$$

je neprázdná a shora omezená.

Důkaz. Buď $\boldsymbol{v}^{(0)}$ libovolný nezáporný vektor takový, že $\left\|\boldsymbol{v}^{(0)}\right\| = 1$. Podle tvrzení 5 je

$$\mathsf{A}\boldsymbol{v}^{(0)} \geq \mathsf{A}0 = 0 = 0\boldsymbol{v}^{(0)},$$

takže $0 \in S_{\mathsf{A}}$, $S_{\mathsf{A}} \neq \emptyset$.

Buď $c \in S_{\mathsf{A}}$ a $\boldsymbol{v}^{(c)}$ příslušný vektor, který existuje podle definice množiny S_{A}. Nechť i je takový index, že $v_i^{(c)} = \max\left\{v_1^{(c)}, v_2^{(c)}, \ldots, v_n^{(c)}\right\}$. Pak je $v_i^{(c)} > 0$ a

$$cv_i^{(c)} \leq \left(\mathsf{A}\boldsymbol{v}^{(c)}\right)_i = \sum_{j=1}^{n} a_{ij}v_j^{(c)} \leq \sum_{j=1}^{n} a_{ij}v_i^{(c)} \leq v_i^{(c)} \max\left\{\sum_{j=1}^{n} a_{lj} : l = 1, 2, \ldots, n\right\},$$

tedy

$$c \leq \max\left\{\sum_{j=1}^{n} a_{lj} : l = 1, 2, \ldots, n\right\}$$

a c je horní závora množiny S_{A}. □

Tvrzení 12. Nechť $\mathsf{A} \geq 0$, S_{A} je množina zavedená v tvrzení 11 a $\lambda_1 = \sup S_{\mathsf{A}}$. Pak pro každý vektor $\boldsymbol{w}$ platí $A|\boldsymbol{w}| \leq \lambda_1|\boldsymbol{w}|$.

Důkaz. Nulový vektor splňuje uvedenou nerovnost triviálně. Připusťme, že existuje nenulový vektor $\boldsymbol{w}$ splňující nerovnost $\mathsf{A}|\boldsymbol{w}| > \lambda_1|\boldsymbol{w}|$ a položme

$$\varepsilon = \min\left\{\frac{1}{|w_i|}\left((\mathsf{A}|\boldsymbol{w}|)_i - \lambda_1|w_i|\right) : |w_i| > 0\right\}.$$

Pak je $\varepsilon > 0$ a

$$\begin{aligned}
\varepsilon|w_i| &\leq (\mathsf{A}|\boldsymbol{w}|)_i - \lambda_1|w_i| \quad \text{pro každý index } i,\\
(\lambda_1+\varepsilon)\,|w_i| &\leq (\mathsf{A}|\boldsymbol{w}|)_i\,,\\
(\lambda_1+\varepsilon)|\boldsymbol{w}| &\leq \mathsf{A}|\boldsymbol{w}|.
\end{aligned}$$

Položíme-li

$$\boldsymbol{v}^{(\lambda_1+\varepsilon)} = \frac{1}{\|\boldsymbol{w}\|}|\boldsymbol{w}|,$$

dostaneme, že $\boldsymbol{v}^{(\lambda_1+\varepsilon)} \geq 0$, $\left\|\boldsymbol{v}^{(\lambda_1+\varepsilon)}\right\| = 1$ a

$$\mathsf{A}\boldsymbol{v}^{(\lambda_1+\varepsilon)} = \frac{1}{\|\boldsymbol{w}\|}\mathsf{A}|\boldsymbol{w}| \geq \frac{1}{\|\boldsymbol{w}\|}(\lambda_1+\varepsilon)|\boldsymbol{w}| = (\lambda_1+\varepsilon)\boldsymbol{v}^{(\lambda_1+\varepsilon)},$$

takže $\lambda_1 + \varepsilon \in S_{\mathsf{A}}$, což je ve sporu s definicí suprema. □

Tvrzení 13. Nechť $\mathsf{A} \geq 0$. Pro každou její vlastní hodnotu λ platí $|\lambda| \leq \lambda_1 = \sup S_{\mathsf{A}}$.

Důkaz. Buď λ vlastní hodnota matice A a $\boldsymbol{w}$ příslušný vlastní vektor. Podle tvrzení 10 a 12 je $|\lambda||\boldsymbol{w}| \leq \mathsf{A}|\boldsymbol{w}| \leq \lambda_1|\boldsymbol{w}|$. Poněvadž $\boldsymbol{w}$ jakožto vlastní vektor je nenulový, existuje index i takový, že $w_i > 0$. Z předchozí nerovnosti nyní dostaneme $|\lambda|w_i \leq \lambda_1 w_i$ a z toho dále plyne, že $|\lambda| \leq \lambda_1$. □

Tvrzení 14. Nechť $\mathsf{A} \geq 0$ a $\lambda_1 = \sup S_{\mathsf{A}}$. Pak $\lambda_1 \geq 0$, λ_1 je vlastní hodnotou matice A a příslušný vlastní vektor $\boldsymbol{v} \geq 0$.

Důkaz. Nejprve ukážeme, že množina $M = \{\boldsymbol{v} : \boldsymbol{v} \geq 0, \|\boldsymbol{v}\| = 1\}$ je kompaktní: Z trojúhelníkové nerovnosti pro normu plyne, že pro vektory $\boldsymbol{v}^{(1)}, \boldsymbol{v}^{(2)} \in M$ platí

$$\left\|\boldsymbol{v}^{(1)} - \boldsymbol{v}^{(2)}\right\| \leq \left\|\boldsymbol{v}^{(1)}\right\| + \left\|\boldsymbol{v}^{(2)}\right\| = 1 + 1 = 2,$$

takže množina M je ohraničená.

Buď $\left\{\boldsymbol{w}^{(k)}\right\}_{k=1}^{\infty} \subseteq M$ posloupnost vektorů konvergující k vektoru $\boldsymbol{v}$ v prostoru $\mathbb{R}^n$ s metrikou určenou euklidovskou normou, tj. pro každý index i platí

$$\lim_{k\to\infty}\sqrt{\sum_{i=1}^{n}\left(w_i^{(k)} - v_i\right)^2} = 0, \text{ neboli } \lim_{k\to\infty} w_i^{(k)} = v_i.$$

Poněvadž $w_i^{(k)} \geq 0$, je také $v_i \geq 0$, tj. $\boldsymbol{v} \geq 0$. Z toho, že zobrazení $F : \mathbb{R}^n \to \mathbb{R}$ dané předpisem $F(\boldsymbol{u}) = \|\boldsymbol{u}\|$ je spojité, plyne podle Heineovy podmínky $F\left(\lim\limits_{k\to\infty}\boldsymbol{w}^{(k)}\right) = \lim\limits_{k\to\infty} F\left(\boldsymbol{w}^{(k)}\right)$, tj. $\|\boldsymbol{v}\| = \lim\limits_{k\to\infty}\left\|\boldsymbol{w}^{(k)}\right\| = 1$. Celkem tedy dostáváme, že $\boldsymbol{v} \in M$. Množina M s konvergentní posloupností obsahuje i její limitu, takže tato množina je také uzavřená.

Hodnota $\lambda_1 = \sup S_{\mathsf{A}}$ je limitou posloupnosti čísel z množiny S_{A}, tj. existuje posloupnost $\{c_k\}_{k=1}^{\infty} \subseteq S_{\mathsf{A}}$ taková, že $\lim\limits_{k\to\infty} c_k = \lambda_1$. K číslům $c_k \in S_{\mathsf{A}}$ existují vektory $\boldsymbol{v}^{(c_k)}$ takové, že

$$\boldsymbol{v}^{(c_k)} \geq 0, \quad \left\|\boldsymbol{v}^{(c_k)}\right\| = 1 \tag{A.3}$$

a
$$\mathsf{A}\boldsymbol{v}^{(c_k)} \geq c_k \boldsymbol{v}^{(c_k)}. \tag{A.4}$$
Relace (A.3) říkají, že všechny vektory $\boldsymbol{v}^{(c_k)}$ jsou prvky množiny M. Z její kompaktnosti plyne, že existuje posloupnost $\left\{\boldsymbol{v}^{(c_{k_l})}\right\}_{l=1}^{\infty}$ vybraná z posloupnosti vektorů $\left\{\boldsymbol{v}^{(c_k)}\right\}_{k=1}^{\infty}$ taková, že $\lim_{l\to\infty} \boldsymbol{v}^{(c_{k_l})} = \boldsymbol{v} \in M$. Z první relace (A.3) dále plyne $\boldsymbol{v} \geq 0$, tj. $|\boldsymbol{v}| = \boldsymbol{v}$.

Z (A.4) plyne
$$\mathsf{A}\boldsymbol{v}^{(c_{k_l})} \geq c_{k_l} \boldsymbol{v}^{(c_{k_l})}.$$
Poněvadž lineární zobrazení je spojité, dostaneme limitním přechodem $l \to \infty$ z poslední nerovnosti nerovnost
$$\mathsf{A}\boldsymbol{v} \geq \lambda_1 \boldsymbol{v}.$$
Z ní s využitím tvrzení 12 dostaneme $\mathsf{A}\boldsymbol{v} = \lambda_1 \boldsymbol{v}$, což znamená, že $\boldsymbol{v}$ je vlastní vektor příslušný k vlastní hodnotě λ_1. □

Tvrzení 15. Nechť $\mathsf{A} \geq 0$ je primitivní. Pak existuje vlastní hodnota $\lambda_1 > 0$ matice A taková, že příslušný vlastní vektor $\boldsymbol{v} > 0$, $\dim\big(\ker(\mathsf{A} - \lambda_1 \mathsf{I})\big) = 1$ a pro každou vlastní hodnotu $\lambda \neq \lambda_1$ matice A platí $\lambda_1 > |\lambda|$.

Důkaz. Položíme $\lambda_1 = \sup S_{\mathsf{A}}$, kde S_{A} je množina zavedená v tvrzení 11. Podle tvrzení 14 je λ_1 vlastní hodnotou matice A a příslušný vlastní vektor $\boldsymbol{v} \geq 0$. Podle tvrzení 7 je $\lambda_1 > 0$ a $\boldsymbol{v} > 0$.

Matice A^{T} je také primitivní. Stejnou úvahou ukážeme, že existuje $\lambda > 0$ vlastní hodnota matice A^{T} a příslušný vlastní vektor $\boldsymbol{u} > 0$. Z tvrzení 8 dostaneme rovnost $\lambda = \lambda_1$.

Poněvadž matice A je primitivní, existuje $k \in \mathbb{N}$ takové, že $\mathsf{A}^k > 0$. Úvahy lze zopakovat pro matici A^k a její vlastní hodnoty λ_1^k. Tím se ukáže, že matice A^k splňuje předpoklady tvrzení 9. Jsou-li nyní $\boldsymbol{v}^{(1)}$ a $\boldsymbol{v}^{(2)}$ dva vlastní vektory matice A příslušné k vlastní hodnotě λ_1, platí
$$\mathsf{A}^k \boldsymbol{v}^{(1)} = \lambda_1^k \boldsymbol{v}^{(1)}, \quad \mathsf{A}^k \boldsymbol{v}^{(2)} = \lambda_1^k \boldsymbol{v}^{(2)},$$
takže podle tvrzení 9 je vektor $\boldsymbol{v}^{(2)}$ násobkem vektoru $\boldsymbol{v}^{(1)}$, tj. $\dim\big(\ker(\mathsf{A} - \lambda_1 \mathsf{I})\big) = 1$.

Podle tvrzení 13 nemá matice A vlastní hodnoty s absolutní hodnotou větší než λ_1. Buď λ vlastní hodnota matice A taková, že $|\lambda| = \lambda_1$ a $\boldsymbol{w}$ příslušný vlastní vektor. Z tvrzení 10 dostaneme $\mathsf{A}|\boldsymbol{w}| \geq |\lambda|\,|\boldsymbol{w}| = \lambda_1 |\boldsymbol{w}|$, z čehož podle tvrzení 12 plyne
$$\mathsf{A}|\boldsymbol{w}| = \lambda_1 |\boldsymbol{w}|. \tag{A.5}$$
To znamená, že $|\boldsymbol{w}| \in \ker\big(\mathsf{A} - \lambda_1 \mathsf{I}\big)$, takže podle již dokázaného, je vektor $|\boldsymbol{w}|$ násobkem vektoru $\boldsymbol{v}$ a poněvadž $\boldsymbol{v} > 0$, je také
$$|\boldsymbol{w}| > 0. \tag{A.6}$$
Dále pro libovolný index i platí
$$\lambda_1 |w_i| = \big(\mathsf{A}|\boldsymbol{w}|\big)_i = \sum_{j=1}^{n} a_{ij} |w_j| \geq \left|\sum_{j=1}^{n} a_{ij} w_j\right| = \left|\big(\mathsf{A}\boldsymbol{w}\big)_i\right| = |\lambda w_i| = |\lambda|\,|w_i| = \lambda_1 |w_i|.$$
V trojúhelníkové nerovnosti tedy nastává rovnost, což znamená, že argumenty všech sčítanců jsou stejné, $\arg\big(a_{ij}|w_j|\big) = \arg a_{ij} w_j$ pro všechny indexy j. Protože $a_{ij} \in \mathbb{R}$, $a_{ij} \geq 0$, tj.

$\arg\big(a_{ij}|w_j|\big) = 0$, je také $\arg a_{ij} w_j = 0$, tj. $w_j \in \mathbb{R}$ a $w_j \geq 0$. Dále $|w_j| = w_j$, $|\boldsymbol{w}| = \boldsymbol{w}$. Vzhledem k (A.6) je $w_j > 0$. Nyní s využitím (A.5) dostaneme

$$\lambda w_j = \big(\lambda \boldsymbol{w}\big)_j = \big(\mathsf{A}\boldsymbol{w}\big)_j = \big(\mathsf{A}|\boldsymbol{w}|\big)_j = \big(\lambda_1|\boldsymbol{w}|\big)_j = \big(\lambda_1 \boldsymbol{w}\big)_j = \lambda_1 w_j,$$

takže $\lambda = \lambda_1$. □

Tvrzení 16. Nechť $\mathsf{A} \geq 0$, λ_1, λ jsou její vlastní hodnoty takové, že $\lambda_1 = \sup S_{\mathsf{A}}$ a $|\lambda| = \lambda_1$, $\arg\lambda = \varphi$, tj. $\lambda = \mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi}\lambda_1$. Pak existují čísla $\vartheta_1, \vartheta_2, \ldots, \vartheta_n \in \mathbb{R}$, že $\mathsf{A} = \mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi}\mathsf{DAD}^{-1}$, kde $\mathsf{D} = \operatorname{diag}\big(\mathrm{e}^{\mathrm{i}\vartheta_1}, \mathrm{e}^{\mathrm{i}\vartheta_2}, \ldots, \mathrm{e}^{\mathrm{i}\vartheta_n}\big)$.

Důkaz. Nechť $\boldsymbol{w}$ je vlastní vektor příslušný k vlastní hodnotě λ, tj. $\mathsf{A}\boldsymbol{w} = \lambda\boldsymbol{w}$. Podle tvrzení 10 a 12 je $\lambda_1|\boldsymbol{w}| = |\lambda|\,|\boldsymbol{w}| \leq \mathsf{A}|\boldsymbol{w}| \leq \lambda_1|\boldsymbol{w}|$, takže

$$\mathsf{A}|\boldsymbol{w}| = \lambda_1|\boldsymbol{w}|. \tag{A.7}$$

Položme

$$\vartheta_k = \begin{cases} \operatorname{Arg}\dfrac{w_k}{|w_k|}, & w_k \neq 0, \\ 0, & w_k = 0, \end{cases}$$

tj. $\mathrm{e}^{\mathrm{i}\vartheta_k} = \dfrac{w_k}{|w_k|}$, pokud $w_k \neq 0$. Pak $\mathrm{e}^{\mathrm{i}\vartheta_k}|w_k| = w_k$ pro každý index k, $\mathsf{D}|\boldsymbol{w}| = \boldsymbol{w}$ a dále

$$\mathsf{AD}|\boldsymbol{w}| = \mathsf{A}\boldsymbol{w} = \lambda\boldsymbol{w} = \mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi}\lambda_1\boldsymbol{w} = \mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi}\lambda_1\mathsf{D}|\boldsymbol{w}|,$$

tedy

$$\begin{aligned} \mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi}\lambda_1\mathsf{D}|\boldsymbol{w}| &= \mathsf{AD}|\boldsymbol{w}|, \\ \mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi}\lambda_1|\boldsymbol{w}| &= \mathsf{D}^{-1}\mathsf{AD}|\boldsymbol{w}| \end{aligned}$$

a s využitím (A.7) $\mathsf{A}|\boldsymbol{w}| = \mathrm{e}^{-\mathrm{i}\varphi}\mathsf{D}^{-1}\mathsf{AD}|\boldsymbol{w}|$. Položme $\mathsf{C} = \mathrm{e}^{-\mathrm{i}\varphi}\mathsf{D}^{-1}\mathsf{AD}$. Pak $\mathsf{A}|\boldsymbol{w}| = \mathsf{C}|\boldsymbol{w}|$. Poněvadž $\mathsf{A}|\boldsymbol{w}| \geq 0$, je také $\mathsf{C}|\boldsymbol{w}| \geq 0$, tedy $\mathsf{C}|\boldsymbol{w}| = \big|\mathsf{C}|\boldsymbol{w}|\big|$. Celkem s využitím trojúhelníkové nerovnosti dostaneme

$$\mathsf{A}|\boldsymbol{w}| = \mathsf{C}|\boldsymbol{w}| = \big|\mathsf{C}|\boldsymbol{w}|\big| \leq |\mathsf{C}|\,|\boldsymbol{w}| = \mathsf{A}|\boldsymbol{w}|.$$

V trojúhelníkové nerovnosti nastává rovnost

$$\left|\sum_{j=1}^{n} c_{lj}|w_j|\right| = \sum_{j=1}^{n} |c_{lj}|\,|w_j|, \qquad l = 1, 2, \ldots, n,$$

což znamená, že $c_{lj}|w_j|$ a $|c_{lj}|\,|w_j|$ mají stejné argumenty, tedy $c_{lj} \in \mathbb{R}$, $c_{lj} \geq 0$, $|\mathsf{C}| = \mathsf{C}$. Dále $c_{ij} = \mathrm{e}^{-\mathrm{i}\varphi}\mathrm{e}^{-\mathrm{i}\vartheta_i}a_{ij}\mathrm{e}^{\mathrm{i}\vartheta_j}$, tj. $|c_{ij}| = |a_{ij}| = a_{ij}$, $\mathsf{A} = |\mathsf{C}| = \mathsf{C} = \mathrm{e}^{-\mathrm{i}\varphi}\mathsf{D}^{-1}\mathsf{AD}$ a odtud plyne tvrzení. □

Tvrzení 17. Nechť $\mathsf{A} \geq 0$, $\lambda_1 = \sup S_{\mathsf{A}}, \lambda_2, \ldots, \lambda_d$ jsou všechny její různé vlastní hodnoty takové, že $\lambda_1 = |\lambda_2| = |\lambda_3| = \cdots = |\lambda_d|$, $0 = \operatorname{Arg}\lambda_1 < \operatorname{Arg}\lambda_2 < \cdots < \operatorname{Arg}\lambda_d$. Pak $\lambda_j = \mathrm{e}^{2\pi\mathrm{i}(j-1)/d}\lambda_1$ a $\dim\big(\ker(\mathsf{A} - \lambda_1\mathsf{I})\big) = \dim\big(\ker(\mathsf{A} - \lambda_j\mathsf{I})\big)$, $j = 1, 2, \ldots, d$.

Důkaz. Označme $\varphi_j = \operatorname{Arg}\lambda_j$, tj. $\lambda_j = \mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi_j}\lambda_1$, $j = 1, 2, \ldots, d$. Nejprve si všimneme několika jednoduchých fakt:

(i) Z tvrzení 16 plyne, že k vlastní hodnotě λ_j existuje regulární diagonální matice D_j taková, že $\mathsf{A} = \mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi_j}\mathsf{D}_j\mathsf{A}\mathsf{D}_j^{-1}$.

(ii) Matice A a $\mathsf{D}_j\mathsf{A}\mathsf{D}_j^{-1}$ mají stejné vlastní hodnoty. Je-li totiž λ vlastní hodnotou matice A pak matice $\mathsf{S} = \mathsf{A} - \lambda\mathsf{I}$ je singulární a tedy také matice $\mathsf{D}_j\mathsf{S}\mathsf{D}_j^{-1} = \mathsf{D}_j\mathsf{A}\mathsf{D}_j^{-1} - \lambda\mathsf{I}$ je singulární, což znamená, že λ je také vlastní hodnotou matice $\mathsf{D}_j\mathsf{A}\mathsf{D}_j^{-1}$. Podobně nahlédneme, že libovolná vlastní hodnota matice $\mathsf{D}_j\mathsf{A}\mathsf{D}_j^{-1}$ je také vlastní hodnotou matice A.

(iii) λ je vlastní hodnotou matice A právě tehdy, když $\mathrm{e}^{-\mathrm{i}\varphi_j}\lambda$ je vlastní hodnotou matice $\mathrm{e}^{-\mathrm{i}\varphi_j}\mathsf{A}$, neboť matice $\mathsf{A} - \lambda\mathsf{I}$ a $\mathrm{e}^{-\mathrm{i}\varphi_j}(\mathsf{A} - \lambda\mathsf{I}) = \mathrm{e}^{-\mathrm{i}\varphi_j}\mathsf{A} - \mathrm{e}^{-\mathrm{i}\varphi_j}\lambda\mathsf{I}$ jsou současně singulární nebo regulární.

(iv) Je-li λ_j vlastní hodnotou matice A, pak $\overline{\lambda_j}$ je také vlastní hodnotou matice A, neboť matice A je reálná. Odtud dále plyne, že $\overline{\lambda_j} = \lambda_k$ pro nějaké $k \in \{1, 2, \ldots, d\}$, tj. $\varphi_j + \varphi_k = 2\pi$, neboť $\lambda_1, \lambda_2, \ldots, \lambda_d$ jsou všechny vlastní hodnoty stejného modulu.

Je-li $d = 1$, je tvrzení triviální. Je-li $d = 2$, pak $\lambda_2 \in \mathbb{R}$ — kdyby totiž λ_2 měla nenulovou imaginární část, pak by také $\overline{\lambda_2}$ byla vlastní hodnotou různou od λ_2 i λ_1, což by bylo ve sporu s předpokladem, že λ_1, λ_2 jsou všechny vlastní hodnoty stejného modulu. To znamená, že $\varphi_2 = \pi$.

Buď $d > 2$. Je-li λ_3 je vlastní hodnotou matice A, pak podle (iii) je $\mathrm{e}^{-\mathrm{i}\varphi_2}\lambda_3$ vlastní hodnotou matice $\mathrm{e}^{-\mathrm{i}\varphi_2}\mathsf{A}$, takže podle (i) je také vlastní hodnotou matice $\mathrm{e}^{-\mathrm{i}\varphi_2}\mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi_2}\mathsf{D}_2\mathsf{A}\mathsf{D}_2^{-1} = \mathsf{D}_2\mathsf{A}\mathsf{D}_2^{-1}$. Nyní podle (ii) je $\mathrm{e}^{-\mathrm{i}\varphi_2}\lambda_3$ vlastní hodnotou matice A, což znamená, že existuje $k \in \{1, 2, \ldots, d\}$, že

$$\begin{aligned} \lambda_k &= \mathrm{e}^{-\mathrm{i}\varphi_2}\lambda_3, \\ \mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi_k}\lambda_1 &= \mathrm{e}^{-\mathrm{i}\varphi_2}\mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi_3}\lambda_1, \\ \mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi_k} &= \mathrm{e}^{\mathrm{i}(\varphi_3-\varphi_2)}, \\ \varphi_k &= \varphi_3 - \varphi_2, \end{aligned}$$

neboť $\varphi_k \in [0, 2\pi)$. To znamená, že $\varphi_k \in (0, \varphi_3)$. To je však možné jen tak, že $\varphi_k = \varphi_2$, $k = 2$ a tedy $\lambda_3 = \mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi_2}\lambda_2$. Analogicky lze ukázat, že

$$\lambda_4 = \mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi_2}\lambda_3,\ \lambda_5 = \mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi_2}\lambda_4,\ \ldots, \lambda_d = \mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi_2}\lambda_{d-1},\ \lambda_1 = \mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi_2}\lambda_d.$$

Odtud plyne, že vlastní hodnoty $\lambda_1, \lambda_2, \ldots, \lambda_d$ jsou vrcholy pravidelného d-úhelníku se středem 0 v komplexní rovině, tedy $\varphi_2 = 2\pi/d$.

Buď nyní $j \in \{2, 3, \ldots, d\}$ libovolný index. Z rovnosti

$$\mathsf{A}\boldsymbol{v} = \lambda_1\boldsymbol{v}$$

plyne rovnost

$$\mathsf{A}\left(\mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi_j}\boldsymbol{v}\right) = \lambda_j\boldsymbol{v}.$$

Jsou-li tedy $\boldsymbol{v}^{(1)}, \boldsymbol{v}^{(2)}, \ldots, \boldsymbol{v}^{(l)}$ lineárně nezávislé vlastní vektory matice A příslušné k vlastní hodnotě λ_1, pak $\mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi_j}\boldsymbol{v}^{(1)}, \mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi_j}\boldsymbol{v}^{(2)}, \ldots, \mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi_j}\boldsymbol{v}^{(l)}$ jsou vlastní vektory matice A příslušné k vlastní hodnotě λ_j, které jsou lineárně nezávislé. To znamená, že

$$\dim\left(\ker(\mathsf{A} - \lambda_1\mathsf{I})\right) \leq \dim\left(\ker(\mathsf{A} - \lambda_j\mathsf{I})\right).$$

Analogicky z toho, že rovnost $\mathsf{A}\boldsymbol{w} = \lambda_j \boldsymbol{w}$ implikuje rovnost $\mathsf{A}\left(\mathrm{e}^{-\mathrm{i}\varphi_j}\boldsymbol{w}\right) = \lambda_1 \boldsymbol{w}$, odvodíme nerovnost $\dim\big(\ker(\mathsf{A}-\lambda_j \mathsf{I})\big) \leq \dim\big(\ker(\mathsf{A}-\lambda_1 \mathsf{I})\big)$. Celkem tedy dostaneme, že platí rovnost $\dim\big(\ker(\mathsf{A}-\lambda_1 \mathsf{I})\big) = \dim\big(\ker(\mathsf{A}-\lambda_j \mathsf{I})\big)$. □

Tvrzení 18. Je-li $\mathsf{A} \geq 0$ ireducibilní, pak $\lambda_1 = \sup S_{\mathsf{A}} > 0$, příslušný vlastní vektor $\boldsymbol{v} > 0$ a $\dim\big(\ker(\mathsf{A}-\lambda_1 \mathsf{I})\big) = 1$.

Důkaz. Nejprve ukážeme, že ireducibilní nezáporná matice A nemá nulový sloupec: Připusťme, že existuje index j takový, že $a_{ij} = 0$ pro všechna $i = 1, 2, \ldots, n$. Pak pro libovolné $m \in \mathbb{N}$ je

$$\left(\mathsf{A}^m\right)_{jj} = \left(\mathsf{A}^{m-1}\mathsf{A}\right)_{jj} = \sum_{k=1}^{n} (\mathsf{A}^{m-1})_{jk} a_{kj} = 0,$$

což je spor s ireducibilitou.

Položme

$$c = \min\left\{\sum_{j=1}^{n} a_{ij} \,:\, i = 1, 2, \ldots, n\right\}, \quad \boldsymbol{v}^{(c)} = \frac{1}{\sqrt{n}}(1, 1, \ldots, 1)^{\mathsf{T}}.$$

Pak $c > 0$ a

$$\left(\mathsf{A}\boldsymbol{v}^{(c)}\right)_i = \frac{1}{\sqrt{n}} \sum_{j=1}^{n} a_{ij} \geq \frac{1}{\sqrt{n}} c = c\left(\boldsymbol{v}^{(c)}\right)_i,$$

tedy $\mathsf{A}\boldsymbol{v}^{(c)} \geq c\boldsymbol{v}^{(c)}$, takže $c \in S_{\mathsf{A}}$. Odtud plyne $\lambda_1 = \sup S_{\mathsf{A}} \geq c > 0$.

Poněvadž matice A je ireducibilní, ke každé dvojici indexů i, j existuje číslo κ_{ij} takové, že $\left(\mathsf{A}^{\kappa_{ij}}\right)_{ij} > 0$. Položme $m = \max\{\kappa_{ij} : i = 1, \ldots, n, j = 1, \ldots, n, i \neq j\}$. Pak

$$(\mathsf{I} + \mathsf{A})^m = \mathsf{I} + \sum_{j=1}^{m} \binom{m}{j} \mathsf{A}^j > 0,$$

a pro libovolný vlastní vektor $\boldsymbol{v}$ matice A příslušný k vlastní hodnotě λ_1 platí

$$\begin{aligned} &(\mathsf{I} + \mathsf{A})^m \boldsymbol{v} = \\ &= \left(\mathsf{I} + \sum_{j=1}^{m} \binom{m}{j} \mathsf{A}^j\right) \boldsymbol{v} = \boldsymbol{v} + \sum_{j=1}^{m} \binom{m}{j} \lambda_1^j \boldsymbol{v} = \left(1 + \sum_{j=1}^{m} \binom{m}{j} \lambda_1^j\right) \boldsymbol{v} = (1 + \lambda_1)^m \boldsymbol{v}, \end{aligned}$$

tedy $\boldsymbol{v}$ je současně nezáporný vlastní vektor kladné matice $(\mathsf{I}+\mathsf{A})^m$ příslušný k vlastní hodnotě $(1 + \lambda_1)^m$. Podle tvrzení 6 je $\boldsymbol{v} > 0$ a tedy

$$\dim\big(\ker(\mathsf{A}-\lambda_1 \mathsf{I})\big) \geq 1.$$

Z uvedeného výpočtu dále plyne, že

$$\ker(\mathsf{A}-\lambda_1 \mathsf{I}) \subseteq \ker\big((\mathsf{I}+\mathsf{A})^m - (1+\lambda_1)^m \mathsf{I}\big).$$

Prostor na pravé straně inkluze je podle tvrzení 9 jednodimenzionální a tedy

$$\dim\big(\ker(\mathsf{A}-\lambda_1 \mathsf{I})\big) \leq 1.$$

□

Věta 5. *Buď* A *nezáporná matice. Pak existuje její vlastní hodnota* $\lambda_1 \in \mathbb{R}$ *taková, že* $\lambda_1 \geq |\lambda|$ *pro každou vlastní hodnotu* λ *matice* A*, a existuje nezáporný vlastní vektor* $\boldsymbol{v}$ *příslušný k vlastní hodnotě* λ_1*.*

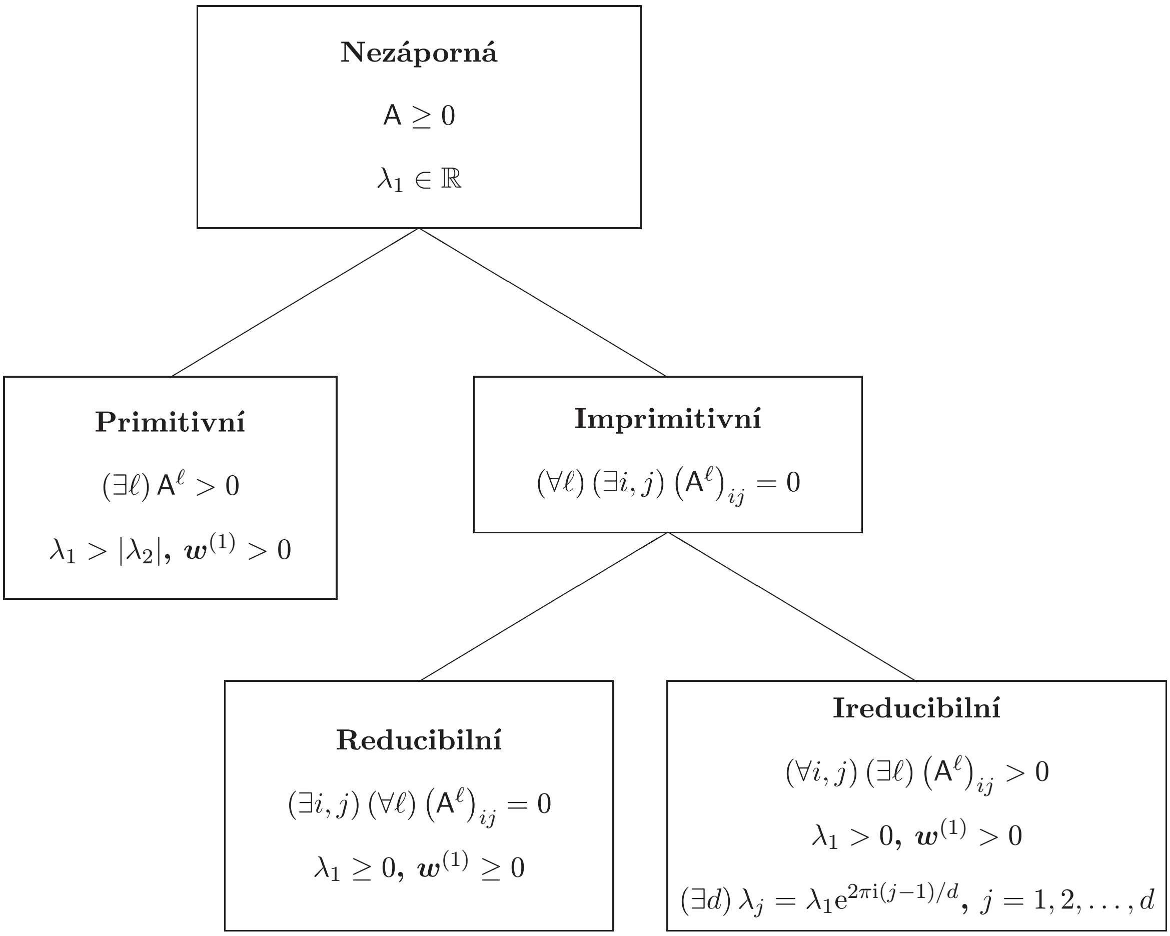
Je-li navíc matice A *primitivní, pak* $\lambda_1 > |\lambda|$ *pro libovolnou vlastní hodnotu* $\lambda \neq \lambda_1$ *matice* A*, příslušný vlastní vektor* $\boldsymbol{v} > 0$ *a* $\ker(\mathsf{A} - \lambda_1 \mathsf{I})$ *je jednodimenzionální.*

Je-li navíc matice A *ireducibilní a imprimitivní, pak* $\lambda_1 > 0$*, příslušný vlastní vektor* $\boldsymbol{v} > 0$ *a existují vlastní hodnoty* $\lambda_2, \lambda_3, \ldots, \lambda_d$ *takové, že* $\lambda_j = \mathrm{e}^{2\pi\mathrm{i}(j-1)/d}\lambda_1$ *a* $\ker(\mathsf{A} - \lambda_1 \mathsf{I})$ *je jednodimenzionální,* $j = 1, 2, \ldots, d$*.*

Důkaz. První část je tvrzení 14, druhá část je tvrzení 15, třetí část je tvrzení 17 a 18. ☐

Poznámka 3. Číslo d z třetí části věty 5 je větší než 1. Tato vlastnost však nebyla dokázána.

Klasifikace nezáporných matic a odpovídající vlastnosti vlastních hodnot a vlastních vektorů jsou shrnuty v obrázku A.1.



Obrázek A.1: Klasifikace nezáporných matic a charakterizace jejich vlastních hodnot a vlastních vektorů. Vlastí hodnoty $\lambda_1, \ldots, \lambda_n$ matice A jsou uspořádané tak, že $|\lambda_1| \geq |\cdots \geq |\lambda_n|$, $\boldsymbol{w}^{(1)}$ označuje vlastní vektor příslušný k vlastní hodnotě λ_1.