

Obsah

Prolog	3
Fibonacciův králíci a jejich modifikace	3
Leslieho model růstu populace	6
Vektory, matice a operace s nimi	16
1 Konstrukce modelů	21
1.1 Stavové proměnné	21
1.1.1 Zadehova teorie stavové proměnné	21
1.1.2 Stavové proměnné v populačních modelech	23
1.2 Modely s jedním i-stavem	24
1.2.1 Populace strukturované podle interního i-stavu	25
1.2.2 Nestrukturovaná populace v prostoru	28
1.3 Maticové modely disperse	35
1.3.1 Jednoduchý model náhodné procházky	36
1.3.2 Obecnější model náhodné procházky	38
1.3.3 Příklad	41
2 Modely s konstantní projekční maticí	45
2.1 Caswellův model populace rozdělené na dvě stadia	45
2.2 Řešení projekční rovnice	49
2.2.1 Matice A primitivní	53
2.2.2 Matice A ireducibilní a imprimitivní	53
2.2.3 Matice A reducibilní	56
2.2.4 Stabilizovaná struktura a reprodukční hodnota	56
2.3 Transientní dynamika	58
2.3.1 Rychlost konvergence ke stabilizované struktuře	58
2.3.2 Vzdálenost od stabilizované struktury	60
2.3.3 Setrvačnost populace	61
2.4 Analýza citlivosti a pružnosti	62
2.4.1 Citlivost a pružnost růstového koeficientu	62
2.5 Události v životním cyklu	64
2.5.1 Čas strávený v jedné třídě	66
2.5.2 Očekávaná doba dožití	66
2.5.3 Věkově specifická plodnost a čistá míra reprodukce	68
2.5.4 Charakteristiky populace se stabilizovanou strukturou	69
2.6 Příklad: věkově strukturovaná populace	71

2.6.1	Čistá míra reprodukce	73
2.6.2	Očekávaná doba dožití	74
2.6.3	Růstový koeficient, stabilizovaná struktura a reprodukční hodnoty	75
2.6.4	Citlivost růstového koeficientu na plodnost a přežívání	79
2.6.5	Průměrný věk	80
3	Identifikace parametrů modelu	83
3.1	Inverzní metody časových řad	83
3.1.1	Regresní metody	83
3.1.2	Metoda kvadratického programování	85
3.1.3	Metoda maximální věrohodnosti	87
3.2	Parametry populace se stabilizovanou věkovou strukturou	89
3.2.1	Odhad růstového koeficientu	89
3.2.2	Odhady pravděpodobností přežití a fertilit	90
4	Modely s externí variabilitou	93
4.1	Sezónní variabilita	93
4.2	Periodická variabilita	97
4.3	Aperiodická variabilita	98
5	Modely s interní variabilitou	99
5.1	Příklad – populace rozdělená na juvenilny a dospělé	99
5.2	Konstrukce modelů	104
5.3	Asymptotické vlastnosti	105
6	Modely dvojpohlavní populace	117
6.1	Populace rozdělená na juvenilny a dospělé	117
6.1.1	Funkce rození	119
6.1.2	Stacionární struktura	121
6.2	Věkově strukturovaná dvojpohlavní populace	123
6.2.1	Funkce partnerství M_{ij}	125
	Dodatky	126
	A Perronova–Frobeniova teorie	127
	B Hilbertova pseudometrika a Birkhoffův koeficient	137

Prolog

Fibonacciův králík 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,

$$x(t) = y(t - 1). \quad (1)$$

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,

$$y(t) = y(t - 1) + x(t - 1). \quad (2)$$

¹Překlad 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

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

nebo ve vektorovém zápisu

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

Měsíc, ve kterém „kdosi umístil pár králíků na určitém místě“, budeme považovat za nultý, onen „umístěný pár“ za dospělý. Máme tedy počáteční podmínku $x(0) = 0$, $y(0) = 1$. Odtud již můžeme postupně počítat počty $x(t)$ a $y(t)$ pro libovolné $t = 1, 2, 3, \dots$ 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

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

který opět můžeme přepsat do vektorového tvaru

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

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

²To nemusí znamenat, že by si Fibonacci představoval rození na začátku měsíce a sčítání na jeho konci. Pravděpodobněji je, že si neuměl představit nulový věk, a proto jeho novorozenci měli hned věk 1 a v následujícím měsíci tak byli dvoutměsíční 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).

počet párů králíků za rok je při této interpretaci téměř třikrát menší než původní 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

$$\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{A}\mathbf{n}(t); \quad (5)$$

přitom složky vektoru $\mathbf{n}(t)$ vyjadřují časově závislé velikosti jednotlivých tříd, do kterých je populace strukturována (rozdělena) a \mathbf{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 užším 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

$$0 < \sigma_1 < 1, \quad 0 \leq \sigma_2 < 1, \quad 0 < \gamma \leq 1, \quad 0 < \varphi; \quad (6)$$

v reálně existující populaci totiž musí být možné, že se juvenilní jedinec dožije plodnosti ($\sigma_1 > 0$, $\gamma > 0$) a že se nějakí noví jedinci rodí ($\varphi > 0$), přežití nikdy není jisté ($\sigma_1 < 1$, $\sigma_2 < 1$). Nevylučujeme možnost $\sigma_2 = 0$, tj. že jedinci po „produkcii potomků“ (porodu, naklazení vajíček, uvolnění semen 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 (typicky rostliny) semelparní s bezprostředním dospíváním, drobní ptáci a savci jsou iteroparní s bezprostředním dospíváním, lososi, cikády nebo bambus jsou semelparní se zpožděným dospíváním, velcí ptáci a savci (včetně člověka) jsou iteroparní se zpožděným dospíváním. Snažíme se tedy modelovat dosti obecnou populaci, ne nutně živočichy.

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

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

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

$$n_2(t+1) = \sigma_1\gamma n_1(t) + \sigma_2 n_2(t). \quad (8)$$

Tyto rovnice opět můžeme přepsat ve vektorovém (maticovém) tvaru

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

kde jsme označili

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

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, $t = 0, 1, 2, \dots$. „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 intervalu $(t, t + 1]$ 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 $i = 1, 2, 3, \dots, k - 1$ a $P_k = 0$. To znamená, že uvažujeme právě *k* věkových tříd. Z předchozí

³Uvedené 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 $(i - 1, i]$, $i = 2, 3, \dots$. 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 textu mají jistou „estetickou přednost“ — intervaly věku v každé třídě jsou stejného typu, jsou polouzavřené zleva.

rovnosti nyní vyjádříme

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

Poněvadž samice z i -té věkové třídy může (ale nemusí) uhynout během časového intervalu jednotkové délky, platí $n_{i+1}(t+1) \leq n_i(t)$. Projekční koeficienty P_i tedy splňují podmínky

$$0 < P_i \leq 1, \quad i = 1, 2, 3, \dots, k-1. \quad (11)$$

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 samic, 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

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

V přirozené populaci nebudou mít potomky samice velmi mladé (nedospělé) a samice po menopauze⁴. Existují tedy jisté hodnoty $m, M \in \{1, 2, \dots, k\}$ takové, že $m \leq M$ a

$$\begin{aligned} 0 &= F_1 = F_2 = \dots = F_{m-1} = F_{M+1} = F_{M+2} = \dots = F_k, \\ F_m &> 0, F_{m+1} > 0, F_{m+2} > 0, \dots, F_{M-1} > 0, F_M > 0; \end{aligned} \quad (13)$$

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.

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

Při označení

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

lze rovnosti (14) zapsat v maticovém tvaru

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

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

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

⁴Poznamenejme, 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

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

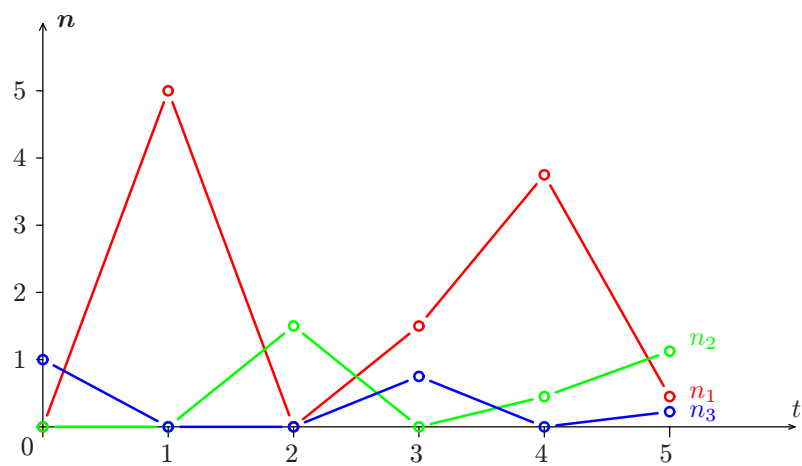
Snadno spočítáme, že

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

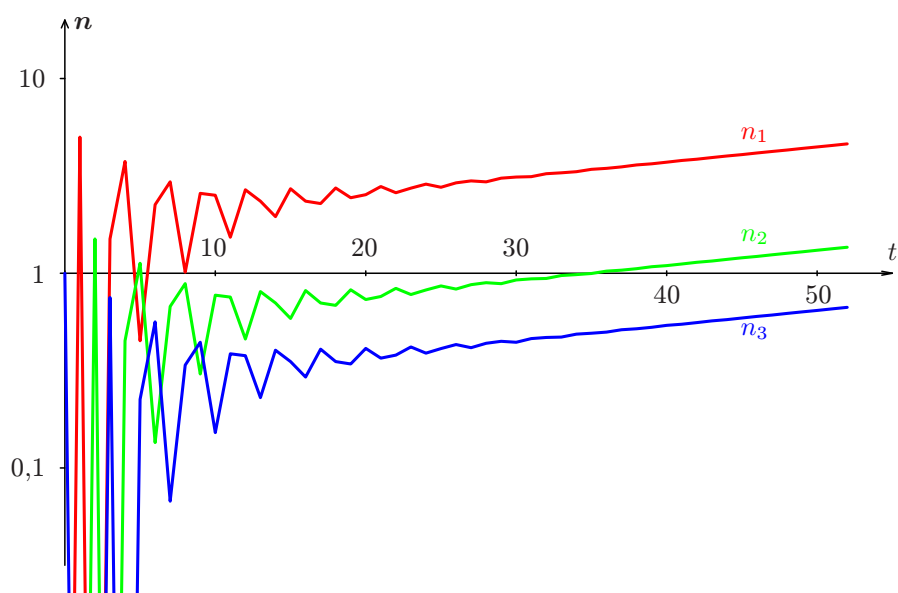
$$\begin{pmatrix} n_1(4) \\ n_2(4) \\ n_3(4) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 3,75 \\ 0,40 \\ 0,00 \end{pmatrix}, \quad \begin{pmatrix} n_1(5) \\ n_2(5) \\ n_3(5) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0,450 \\ 1,125 \\ 0,225 \end{pmatrix}$$

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.

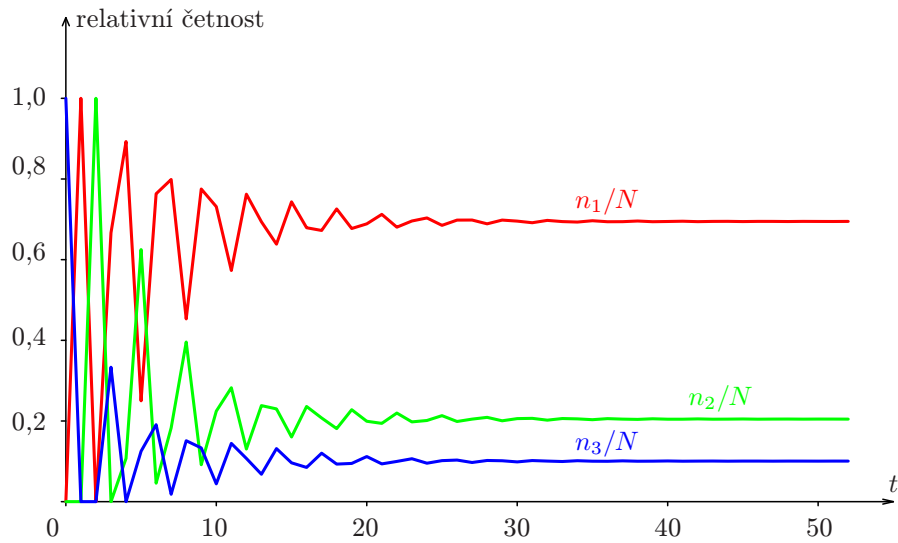
Vypočítáme proto vývoj populace podle modelu (15) na delším časovém úseku. Výsledek je prezentován graficky na obr. 2, na svislé ose (velikosti složek populace) je logaritmická stupnice. Vidíme, že kolísání velikostí jednotlivých věkových tříd se po jisté době (asi po 30 časových jednotkách) ustálí a 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 nejmenší.



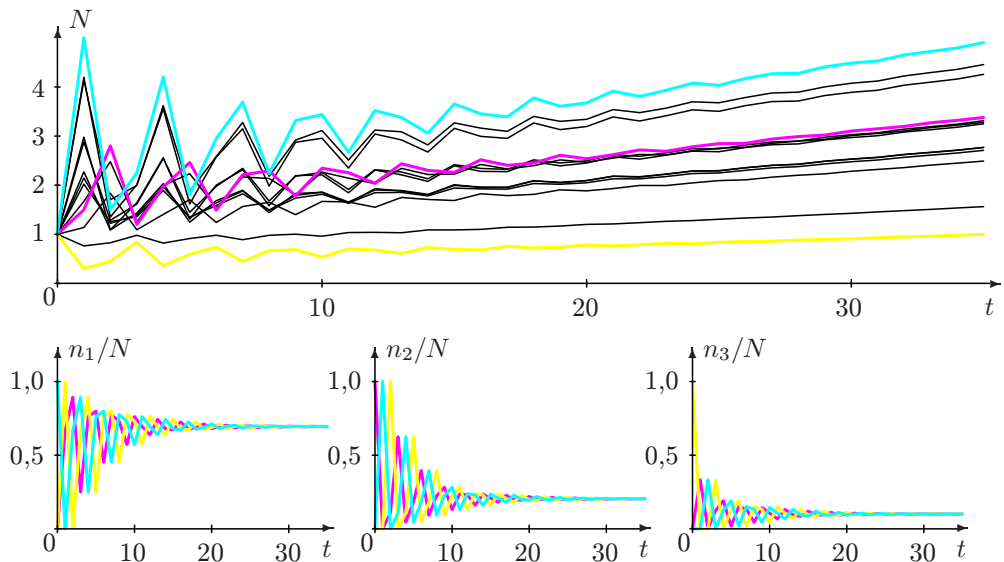
Obrázek 1: Vývoj populace podle modelu (15).



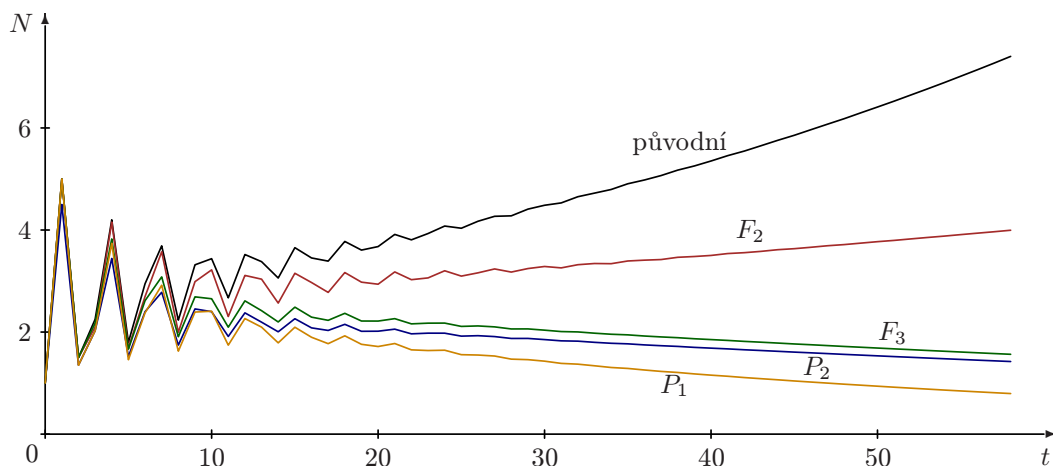
Obrázek 2: Vývoj populace podle modelu (15). Na svislé ose je logaritmická stupnice.



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 všechny věkové třídy. Uvažujme tedy první rovnost z modelu (15) spolu s některou z počátečních podmínek

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

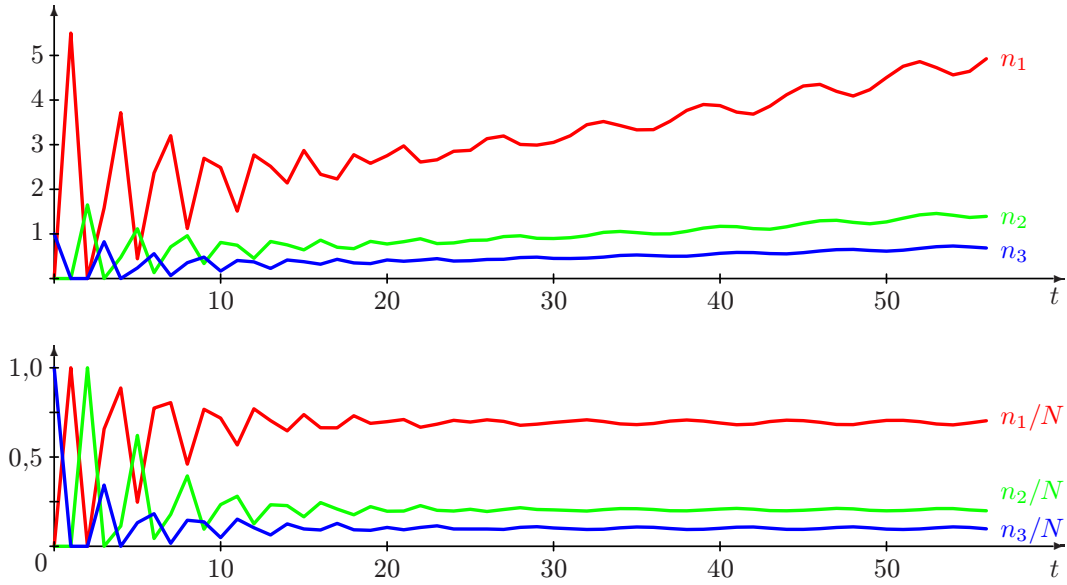
kde $\xi_1 \geq 0$, $\xi_2 \geq 0$, $\xi_3 \geq 0$, $\xi_1 + \xi_2 + \xi_3 = 0$.

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 novoroze- necké 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

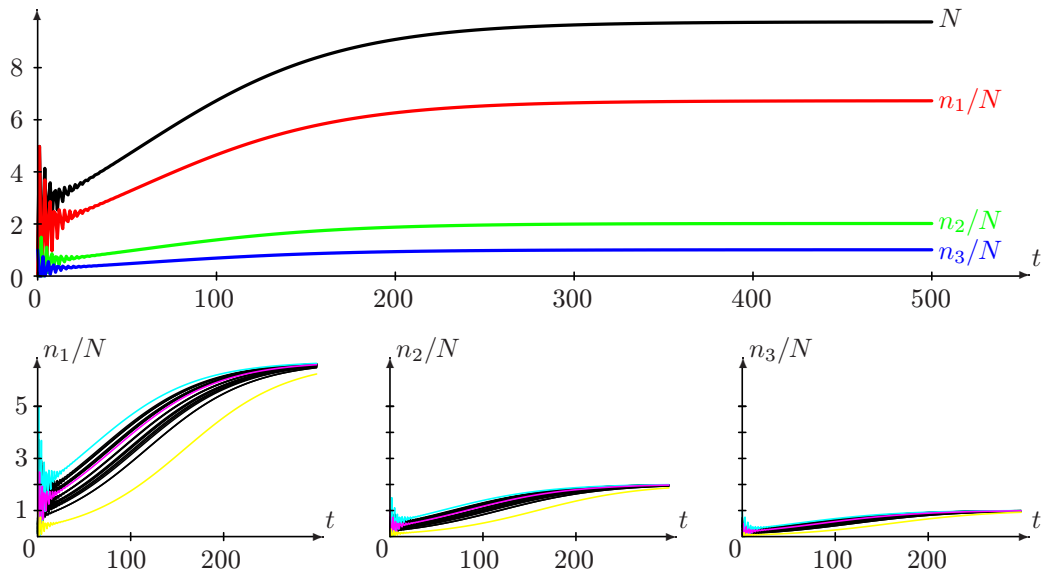
$$\begin{pmatrix} n_1(t+1) \\ n_2(t+1) \\ n_3(t+1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & h(t) & 5h(t) \\ 0,3 & 0 & 0 \\ 0 & 0,5 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_1(t) \\ n_2(t) \\ n_3(t) \end{pmatrix}, \quad (17)$$

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 plodnosti jednotlivých věkových tříd. Označme tedy $N = n_1 + n_2 + n_3$ a uvažujme model

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



Obrázek 7: Nahoře: Vývoj populace s interní variabilitou podle modelu (18) s $g(N) = e^{-0,005N}$. 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).

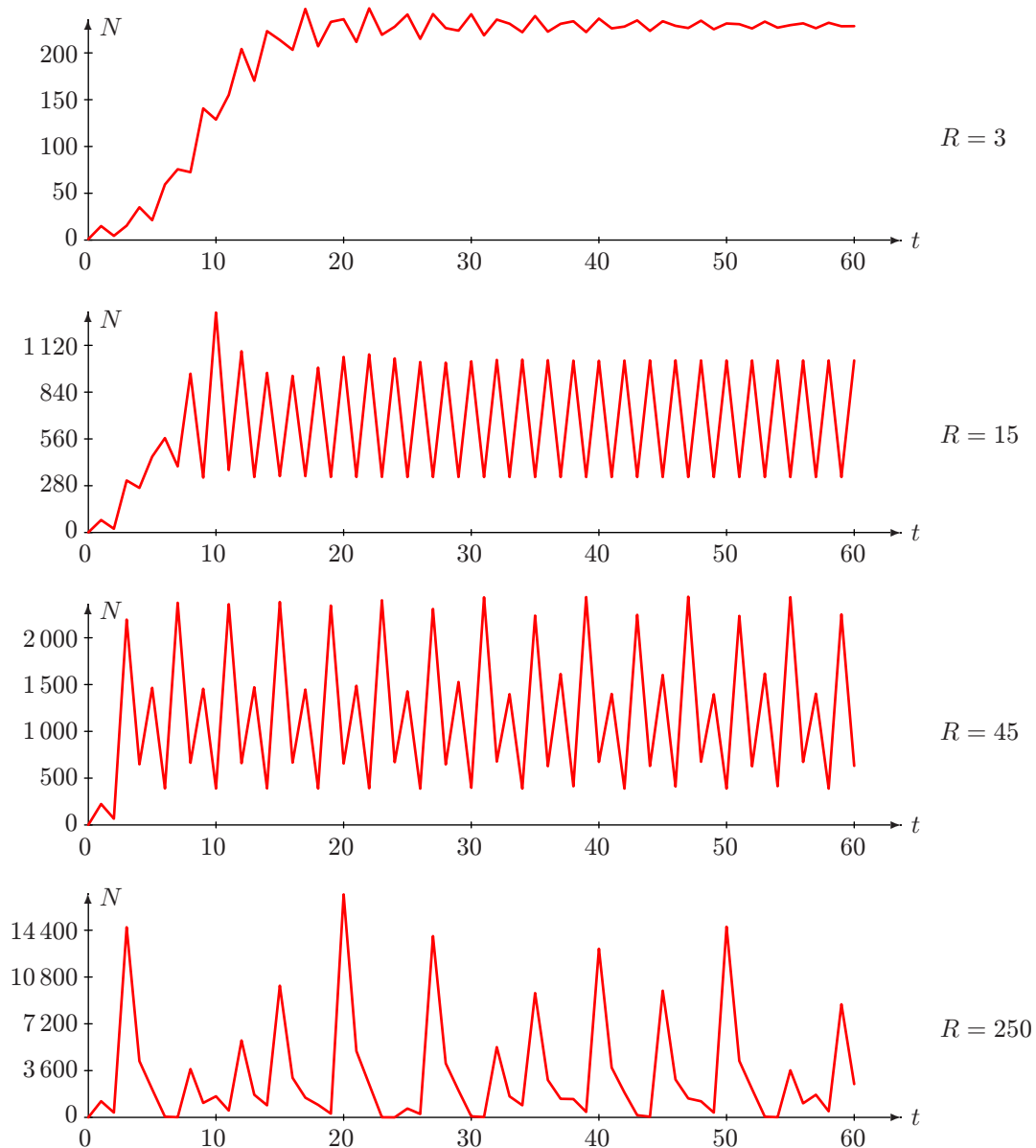
Zvolme pro určitost $g(N) = e^{-bN}$, kde $b > 0$. Vývoj celkové velikosti populace i jejich jednotlivých složek při použití modelu (18) s touto funkcí g a s parametrem $b = 0,005$ je znázorněn na obr. 7 nahoře. Vidíme, že (absolutní) velikosti jednotlivých věkových tříd se ustálí na jistých hodnotách 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

$$g(N) = Re^{-bN},$$

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 $g(N) = Re^{-0,005N}$ 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

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

Symbolem \mathbf{o} označíme nulový vektor (vektor, jehož všechny složky jsou rovny 0), symbolem symbolem $\mathbf{1}$ vektor, jehož všechny složky jsou rovny jedné, symboly $\mathbf{e}_1, \mathbf{e}_2, \dots, \mathbf{e}_k$ prvky standardní báze

$$\mathbf{o} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix}, \quad \mathbf{1} = \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}, \quad \mathbf{e}_1 = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix}, \quad \mathbf{e}_2 = \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix}, \quad \dots, \quad \mathbf{e}_k = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}.$$

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

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

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

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

přítom δ_{ij} je Kroneckerův symbol. Bude-li potřebné zdůraznit, že nulová nebo jednotková matice je současně čtvercovou maticí dimense n , budeme psát \mathbf{O}_n nebo \mathbf{I}_n .

Součet matic \mathbf{A}, \mathbf{B} stejného typu je definován po složkách, tj.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

$$(\mathbf{A}^T)_{ij} = a_{ji}.$$

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

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

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

Hadamardův součin matic \mathbf{A} , \mathbf{B} stejného typu je „součin po složkách“, tj.

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

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

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

$$\text{diag } \mathbf{v} = \begin{pmatrix} v_1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & v_2 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & v_k \end{pmatrix}, \quad (\text{diag } \mathbf{v})_{ij} = \delta_{ij} v_j.$$

Pro vektory \mathbf{v} , \mathbf{w} stejné dimenze platí

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

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

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

Například tedy

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

Poznamenejme, že pro dva libovolné vektory \mathbf{v} a \mathbf{w} platí

$$\mathbf{v}\mathbf{w}^T = \mathbf{w}^T \otimes \mathbf{v}.$$

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

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

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

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

$$\begin{aligned}
\mathbf{A}\mathbf{v} &= \begin{pmatrix} a_{11}v_1 + a_{12}v_2 + \cdots + a_{1n}v_n \\ a_{21}v_1 + a_{22}v_2 + \cdots + a_{2n}v_n \\ \vdots \\ a_{m1}v_1 + a_{m2}v_2 + \cdots + a_{mn}v_n \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} v_1a_{11} + v_2a_{12} + \cdots + v_na_{1n} \\ v_1a_{21} + v_2a_{22} + \cdots + v_na_{2n} \\ \vdots \\ v_1a_{m1} + v_2a_{m2} + \cdots + v_na_{mn} \end{pmatrix} = \\
&= \begin{pmatrix} v_1 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & v_1 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & v_1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a_{11} \\ a_{21} \\ \vdots \\ a_{m1} \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} v_2 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & v_2 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & v_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a_{12} \\ a_{22} \\ \vdots \\ a_{m2} \end{pmatrix} + \cdots \\
&\quad \cdots + \begin{pmatrix} v_n & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & v_n & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & v_n \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a_{1n} \\ a_{2n} \\ \vdots \\ a_{mn} \end{pmatrix} = \\
&= v_1 \mathbf{l}_m \begin{pmatrix} a_{11} \\ a_{21} \\ \vdots \\ a_{m1} \end{pmatrix} + v_2 \mathbf{l}_m \begin{pmatrix} a_{12} \\ a_{22} \\ \vdots \\ a_{m2} \end{pmatrix} + \cdots + v_n \mathbf{l}_m \begin{pmatrix} a_{1n} \\ a_{2n} \\ \vdots \\ a_{mn} \end{pmatrix} = (\mathbf{v}^\top \otimes \mathbf{l}_m) \operatorname{vec} \mathbf{A}.
\end{aligned}$$

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

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

$$\|\mathbf{v}\|_2 = \sqrt{\sum_{i=1}^k v_i^2} = \sqrt{\mathbf{v}^\top \mathbf{v}},$$

součtová (taxikářská, Manhattanská) norma k -rozměrného vektoru \mathbf{v} je definována vztahem

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

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: necht' 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 $e : [t_0, t_1) \rightarrow E$ a $r : [t_0, t_1) \rightarrow R$, kde E a R jsou nějaké podmnožiny Banachova prostoru. Pak lze objekt \mathcal{O} ztotožnit s pozorovanými stimuly a odezvami, tj.

$$\mathcal{O} = \left\{ \left\{ (t, e(t)) : t_0 \leq t < t_1 \right\}, \left\{ (t, r(t)) : t_0 \leq t < t_1 \right\} \right\}.$$

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

$$y_I = \left\{ (t, y(t)) : t \in I \right\}.$$

Pak můžeme psát $\mathcal{O} = \left\{ e_{[t_0, t_1)}, r_{[t_0, t_1)} \right\}$. Při tomto pojetí představuje experiment vyvolání určitých stimulů $e_{[t_0, t_1)}$ a pozorování odezev $r_{[t_0, t_1)}$ 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

$$r_{[t_0, t_1)} = \varphi \left(e_{[t_0, t_1)} \right);$$

¹*Determinovaný* objekt není totéž, co *deterministický*. Pozorované funkce e a r mohou být realizací nějaké náhodné funkce.

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

Funkce e a 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 $e(t)$ a odezvy $r(t)$ pro $t \in [t_0, t_1]$. Determinovanost objektu by pak znamenala, že existuje zobrazení $\psi : E \rightarrow R$ převádějící stimulus v okamžiku t na okamžitou odezvu r ,

$$r(t) = \psi(e(t)).$$

Stejný stimulus v různých časových okamžicích však často vyvolá různou odezvu, což znamená, že mezi stimulem a odezvou je nějaká *zprostředkující* proměnná 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, $x : \mathbb{R} \rightarrow X$, 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 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 $G : X \times E \rightarrow R$ (stimulus-state-response function) takové, že

$$r(t) = G(x(t), e(t)). \quad (1.1)$$

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

$$x(t + \Delta t) = F(x(t), e_{[t, t + \Delta t]}). \quad (1.2)$$

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 $r(t) = x(t)$. Požadavek 2. je omezující; u skutečných objektů může stav $x(t + \Delta t)$ záviset také na historii, tj. hodnotách $x(\tau)$ pro $\tau < t_0$, nebo na budoucnosti², tj. na hodnotách $x(\tau)$ pro $\tau > t_0$. Budeme se tedy zabývat pouze *neanticipativními systémy bez paměti*.

Rovnice (1.2) pro neznámou funkci x spolu s počáteční podmínkou $x(t_0) = x_0$ 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

$$F(x(t), e_{[t, t + \Delta t]}) = Ax(t).$$

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

²Taková 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 $\mathbf{x} = \mathbf{x}(t)$. Prvky matice A tedy závisí na stavu \mathbf{x} a čase t , tj. $A = A(\mathbf{x}, t)$. Při vhodné volbě časové jednotky lze dosáhnout toho, že $\Delta t = 1$ a rovnici (1.2) lze zapsat ve tvaru

$$\mathbf{x}(t+1) = A(\mathbf{x}(t), t)\mathbf{x}(t). \quad (1.3)$$

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 $\mathbf{x}_0 \in \mathbb{R}^k$ existují časy $\tau_1, \tau_2 \in [t_0, t_1 - 1]$ takové, že $\tau_1 \neq \tau_2$ a $A(\mathbf{x}_0, \tau_1) \neq A(\mathbf{x}_0, \tau_2)$, mluvíme o maticových modelech *s externí variabilitou*. Pokud matice A skutečně závisí na stavu \mathbf{x} , tj. pro nějaký čas $t \in [t_0, t_1 - 1]$ existují stavy $\mathbf{x}_1, \mathbf{x}_2 \in \mathbb{R}^k$ takové, že $\mathbf{x}_1 \neq \mathbf{x}_2$ a $A(\mathbf{x}_1, t) \neq A(\mathbf{x}_2, t)$, 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 týměž 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 $u : \overline{\mathbb{R}}_+ \rightarrow \overline{\mathbb{R}}_+$, 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

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

(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 Modely s jedním i-stavem

Uvažujme populaci strukturovanou podle jediného kritéria. Tím může být např. věk jedince (vyjádřený záporným celým číslem), vývojové stadium (vajíčko – larva – kukla – imago), reprodukční stav (juvenilní – plodný) a podobně. Jinak řečeno, představujeme si že jedinci z populace jsou roztrženi do 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 roztržena 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 znázorňovat jako \textcircled{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 $i = 1, 2, \dots, k$. Předchozí rovnosti tedy můžeme zapsat vektorově (maticově) a dostaneme projekční rovnici tvaru

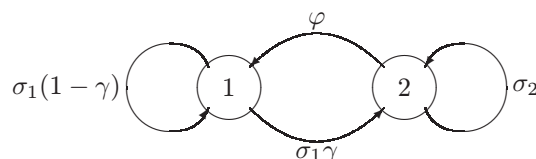
$$\mathbf{n}(t + 1) = \mathbf{A}\mathbf{n}(t).$$

1.2.1 Populace strukturované podle interního i-stavu

1. Populace rozdělená na juvenilní a dospělé.

Předpokládejme, že jedinci jsou roztrženi podle plodnosti; v první třídě jsou jedinci juvenilní, tj. mladí a dosud neplodní, ve druhé jsou jedinci dospělí a 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 „váрку“ 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 neuhynou a nedospějí, 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

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

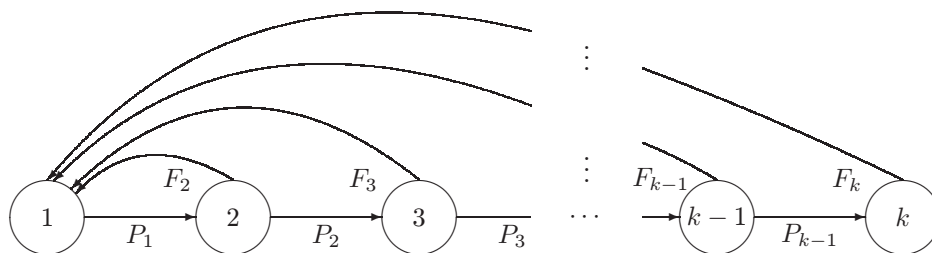
Jedná se tedy o modifikovaný model Fibonacciových králíků (9).

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 $[i-1, i)$, $i = 1, 2, \dots, k$. 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

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

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

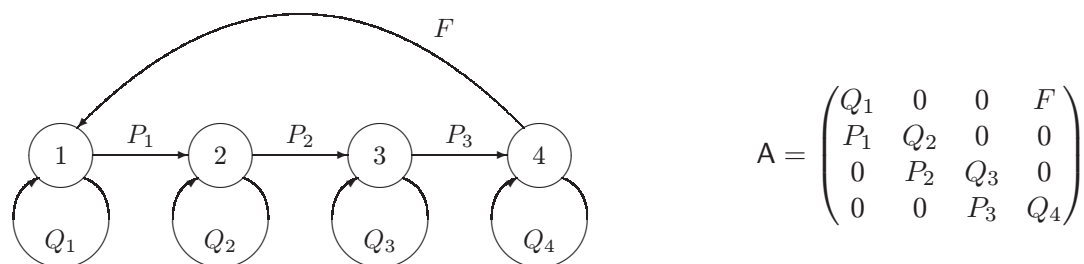
3. Populace strukturovaná podle vývojových stadií.

Jedinec může v průběhu svého života procházet několika vývojovými stadii, která navazují jedno na druhé. Typické je to např. pro hmyz (vajíčko – larva – kukla – dospělý jedinec) nebo pro obojživelníky (vajíčko – pulec – žába). Přitom délka života každého stadia je jiná. Proto budeme předpokládat, že jedinec může v průběhu projekčního intervalu přežít ve stejném stadiu nebo se vyvinout do stadia následujícího. Označme nyní P_i podíl jedinců i -tého stadia, kteří se během projekčního intervalu vyvinou do stadia dalšího (tj. pravděpodobnost, že se z jedince i -tého stadia stane jedinec následujícího stadia) a Q_i podíl jedinců i -tého stadia, kteří přežijí projekční interval ve stejném stadiu (tj. pravděpodobnost, že jedinec i -tého stadia přežije projekční interval bez proměny). Přitom musí platit

$$0 < P_i, \quad P_i + Q_i < 1$$

(promyslete si proč). Předpokládejme, že novorozenci (nově „vzniklé“ jedinci) jsou pro potřeby modelu nerozlišitelní, takže tvoří jednu třídu. Označme dále F_i očekávaný počet potomků jedince i -tého stadia; $F_i \geq 0$ a alespoň jedna z fertilit F_i je kladná.

V případě hmyzu s vývojovými stadii vajíčko, larva, kukla a dospělec, očíslovanými v tomto pořadí, je pouze poslední stadium plodné. Není proto potřebné rozlišovat fertilitu F pomocí indexu. Dostaneme tak graf životního cyklu a příslušnou projekční matici:



Vývojová stadia jedinců modelované populace spolu nemusí souviset tak jednoduchým způsobem jako v případě hmyzu. Noví jedinci mohou být rozlišeni do více tříd, nějaké stadium se může vyvinout do několika různých, některá stadia mohou být v životní historii přeskočena a podobně. V takové situaci nemáme k dispozici nějaký obecný model. Graf životního cyklu i příslušná projekční matice závisí na konkrétní modelované populaci.

Příklad: Bodlák druhu *Dipsacus sylvestris*.³

Tuto rostlinu můžeme vidět ve čtyřech podobách. Buď jako kvetoucí rostlinu, nebo jako růžici listů, přičemž u růžic můžeme rozlišit trojí velikost – malé, střední a velké. Životní cyklus této jednodomé víceleté byliny můžeme popsat následovně.

Kvetoucí rostlina vyprodukuje v pozdním létě větší množství semen a uhne. Ze semen některá vyklíčí ještě v témže roce a vyroste z nich růžice listů, nejčastěji střední velikosti. Jiná semena uhynou (vyschnou, sezobou je ptáci), zbývající zůstanou v zemi a přezimují. Některá z přezimujících semen na jaře vyklíčí a vyroste z nich růžice listů; poněvadž jsou ale přezimováním oslabena, bude tato růžice s nejvyšší pravděpodobností malá. Většina z přezimujících semen zůstane v zemi, a ta z nich, která přežijí, na jaře vyklíčí a vyrostou z nich malé růžice. Po třech nebo více zimách „spící“ (odborně řečeno dormantní) semena hynou, ztrácí schopnost vyklíčit. Podle podmínek prostředí, kde rostlina roste, může malá nebo střední růžice listů do dalšího roku vyrůst, kterákoliv z růžic může zůstat ve své velikostní kategorii nebo uhynout – uschnout, být sežrána nějakým hmyzem a podobně. Střední nebo velká růžice může v následujícím roce vykvetět. Kvetoucí rostlina produkuje semena a celý cyklus se opakuje.

Pro sestavení modelu růstu populace uvažovaných bodláků potřebujeme popsané procesy kvantifikovat. Botanici zjistili, že kvetoucí rostlina vyprodukuje průměrně 431 semen. Empiricky zjištěné pravděpodobnosti klíčení čerstvých nebo dormantních semen, růstu růžic listů a vykvetení jsou shrnuty v tabulce Tab.1.2. Povšimněme si, že pro všechny důležité jevy v životním cyklu rostliny je pravděpodobnost určena. Navíc se jedná o jevy neslučitelné.

Budeme si představovat, že populaci pozorujeme vždycky na začátku vegetačního roku, řekněme v březnu, a že ke všem uvažovaným jevům dochází ve zbytku času, dejme tomu od dubna do února. V populaci se vyskytují kvetoucí rostliny, růžice tří velikostí, vyprodukovaná semena a semena dormantní jeden nebo dva roky. Toto pozorování by mohlo svádět k tomu, že populaci rozdělíme do sedmi tříd – semena čerstvá, dormantní první rok a dormantní druhý rok, růžice malé střední a velké, kvetoucí rostliny. Avšak z vyprodukovaných semen se v témže roce vyvinou buď růžice, nebo semena přezimují. Čerstvá semena tedy tvoří samostatnou třídu, jejíž velikost bychom na začátku roku mohli určit. Populaci budeme proto považovat za strukturovanou do šesti tříd:

³Model byl poprvé publikován v článku P. A. WERNER, H. CASWELL. Population growth rates and age versus stage distribution models for teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds.). *Ecology* **58**:1103–1111, 1977.

jev	pravděpodobnost
semeno vyprodukované rostlinou uhyne	0,172
ze semene vyroste malá růžice v témže roce	0,008
ze semene vyroste střední růžice v témže roce	0,070
ze semene vyroste velká růžice v témže roce	0,002
ze semene přezimujícího rok vyroste malá růžice	0,013
ze semene přezimujícího rok vyroste střední růžice	0,007
ze semene přezimujícího rok vyroste velká růžice	0,008
ze semene přezimujícího dva roky vyroste malá růžice	0,010
semeno po prvním přezimování uhyne	0,006
malá růžice přežije a nevyroste	0,125
střední růžice přežije a nevyroste	0,238
velká růžice přežije a nevyroste	0,167
z malé růžice vyroste střední	0,125
z malé růžice vyroste velká	0,038
ze střední růžice vyroste velká	0,245
střední růžice vykvete	0,023
velká růžice vykvete	0,750

Tabulka 1.2: Empiricky zjištěné pravděpodobnosti možných jevů v životním cyklu rostliny *Dipsacus sylvestris*

- | | |
|-------------------------------|----------------------|
| 1: semena dormantní první rok | 4: střední růžice |
| 2: semena dormantní druhý rok | 5: velké růžice |
| 3: malé růžice | 6: kvetoucí rostliny |

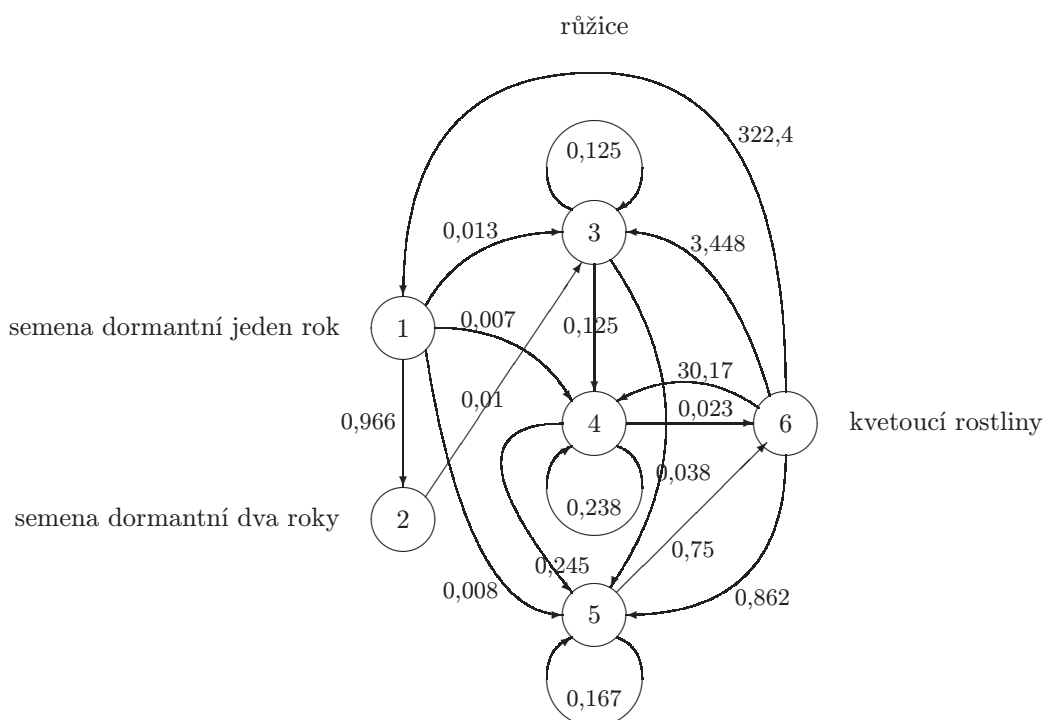
Z tabulky 1.2 vidíme, že ze semene bezprostředně vznikne malá růžice s pravděpodobností 0,008. To znamená, že při celkovém počtu 431 semen očekáváme v daném roce $0,008 \cdot 431 = 3,448$ malých růžic. Analogicky očekáváme $0,07 \cdot 431 = 30,17$ středních a $0,002 \cdot 431 = 0,862$ velkých růžic. Pravděpodobnost, že semeno bude přezimovat, je pravděpodobností jevu, že ze semene bezprostředně nevyroste růžice a semeno přežije; tato pravděpodobnost je rovna $1 - (0,008 + 0,07 + 0,002 + 0,172) = 0,748$, takže očekávaný počet dormantních semen je $0,748 \cdot 431 \doteq 322,4$. Pravděpodobnost, že semeno bude přezimovat druhý rok je pravděpodobností jevu, že z něho na jaře nevyroste růžice a přežije, tj. $1 - (0,013 + 0,007 + 0,008 + 0,006) = 0,966$.

Nyní máme všechny hodnoty potřebné pro sestavení grafu životního cyklu; ten je na Obr. 1.1. K němu příslušná projekční matice je

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 322,4 \\ 0,966 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0,013 & 0,010 & 0,125 & 0 & 0 & 3,448 \\ 0,007 & 0 & 0,125 & 0,238 & 0 & 30,170 \\ 0,008 & 0 & 0,038 & 0,245 & 0,167 & 0,862 \\ 0 & 0 & 0 & 0,023 & 0,750 & 0 \end{pmatrix}.$$

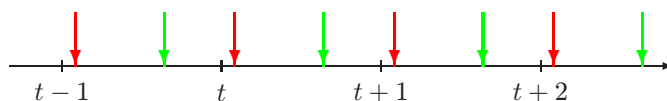
1.2.2 Nestrukturovaná populace v prostoru

Představme si populaci vzájemně nerozlišitelných jedinců, kteří obývají několik lokalit (plošky, potravní nebo stanovištní ostrůvky, anglicky *patches*); ekvivalentně si můžeme představit

Obrázek 1.1: Životní cyklus rostliny štětka lesní (*Dipsacus sylvestris*).

souhrn malých lokálních populací, neboli metapopulací. Budeme předpokládat, že jedinci mohou mezi lokalitami migrovat, přitom se samozřejmě také rodí a umírají.

Uvažujeme tedy populaci, která je roztržena podle příslušnosti k lokalitě. Tyto lokality můžeme očíslovat přirozenými čísly $1, 2, \dots, k$. 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 jednotku 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 orientovaným grafem se smyčkou v každém vrcholu.

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

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

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:

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

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

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

ji můžeme přepsat ve vektorovém tvaru

$$\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{r} \circ \mathbf{n}(t) + \mathbf{K}(\mathbf{d} \circ \mathbf{r} \circ \mathbf{n}(t)) = \text{diag } \mathbf{r} \mathbf{n}(t) + \mathbf{K} \text{diag } \mathbf{d} \text{diag } \mathbf{r} \mathbf{n}(t) = (\mathbf{I} + \mathbf{K} \text{diag } \mathbf{d}) \text{diag } \mathbf{r} \mathbf{n}(t).$$

Dostáváme tak maticový model

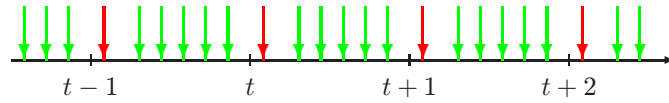
$$\mathbf{n}(t+1) = [(\mathbf{I} + \mathbf{K} \text{diag } \mathbf{d}) \text{diag } \mathbf{r}] \mathbf{n}(t) \quad (1.5)$$

s maticí

$$\mathbf{A} = (\mathbf{I} + \mathbf{K} \text{diag } \mathbf{d}) \text{diag } \mathbf{r} = \begin{pmatrix} (1-d_1)r_1 & \kappa_{12}d_2r_2 & \dots & \kappa_{1k}d_kr_k \\ \kappa_{21}d_1r_1 & (1-d_2)r_2 & \dots & \kappa_{2k}d_kr_k \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \kappa_{k1}d_1r_1 & \kappa_{k2}d_2r_2 & \dots & (1-d_k)r_k \end{pmatrix}.$$

Matice $\mathbf{I} + \mathbf{K} \text{diag } \mathbf{d}$ popisuje migraci mezi jednotlivými lokalitami, matice $\text{diag } \mathbf{r}$ „demografii“ na jednotlivých lokalitách. Model (1.4) tedy můžeme číst tak, že v průběhu projekčního intervalu nejprve projektujeme složení populace na jednotlivých lokalitách a tuto projekci pak projektujeme na výsledné složení modelované populace.

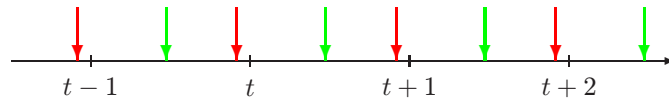
Toto pozorování umožňuje model zobecnit. U reálných populací bývá migrace rychlejší než rození a umírání. Můžeme si to představit tak, že délka projekčního intervalu je dána časovou vzdáleností dvou po sobě následujících rození. Během tohoto intervalu však dojde k m „dispersním událostem“. Tato situace je na následujícím schématu znázorněna pro $m = 5$.



Každá z těchto dispersních událostí je popsána stejnou maticí $\mathbf{I} + \mathbf{K} \text{diag } \mathbf{d}$, takže migrace v průběhu projekčního intervalu je vyjádřena její m -tou mocninou. Model metapopulace je pak tvaru

$$\mathbf{n}(t+1) = [(\mathbf{I} + \mathbf{K} \text{diag } \mathbf{d})^m \text{diag } \mathbf{r}] \mathbf{n}(t).$$

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

$$\mathbf{n}(t+1) = \text{diag } \mathbf{r} (\mathbf{I} + \mathbf{K} \text{diag } \mathbf{d}) \mathbf{n}(t)$$

a jeho příslušnou modifikaci pro opakované disperse během projekčního intervalu.

Speciální případy

- *Homogenní prostor.* Jednotlivé lokality budeme považovat za stejně kvalitní, tj. růstové koeficienty i pravděpodobnosti emigrace budou pro všechny stejné, $r_1 = r_2 = \dots = r_k$,

$d_1 = d_2 = \dots = d_k$. Označme společný růstový koeficient symbolem r a pravděpodobnost emigrace symbolem d . Model (1.5) nabude tvaru

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

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.

Lokality někdy mohou být v prostoru umístěny „jedna za druhou“. Takovým prostorem může být např. potok, který rozdělíme na stejně dlouhé úseky a každý z úseků budeme považovat za jednu lokalitu. Pravděpodobnost úspěšné migrace z jednoho úseku do jiného bude záviset pouze na vzdálenosti úseků a případně na směru pohybu (voda v potoce může proudit). Úseky očíslováme vzestupně a parametry κ_{ij} vyjádříme jako

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

přitom K je funkce definovaná na celých číslech, pro kterou platí

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

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

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

Můžeme si také představit, že uvažovaný prostor je „velice dlouhý“, takže na jeho konce nedohlédneme a na i -tou lokalitu (která leží „někde uprostřed cesty“) mohou migrovat jedinci z libovolné dálky. V takovém případě předchozí rovnost přepíšeme ve tvaru

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

druhý výraz na pravých stranách těchto rovností je diskrétní konvoluce.

Funkce K , zvaná *jádro*, vlastně vyjadřuje pravděpodobnost úspěšné migrace na určitou (celočíslnou) vzdálenost. Ovšem migrant nemusí přemísťování přežít, tj.

$$\sum_{s=-\infty}^{\infty} K(s) \leq 1$$

a tato nerovnost může být ostrá. Proto K není pravděpodobnostní funkcí nějakého diskrétního rozdělení. Může však být jejím násobkem; pravděpodobnostní funkcí vynásobíme celkovou pravděpodobností přežití migrace. Zejména:

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

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

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
- $b > 0$
- ,

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

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

- (iii) Násobek rovnoměrného rozdělení

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

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.

- *Zobecněná náhodná procházka.* Uvažujme opět homogenní diskrétní prostor a v něm populaci o konstantní celkové velikosti, tj. takovou, že v ní nedochází k demografickým událostem (nebo že porodnost a úmrtnost jsou stejně velké) a při migraci jedinci nehynou; tedy

$$r = 1, \quad \sum_{\substack{i=1 \\ i \neq j}}^k \kappa_{ij} = 1.$$

Dále předpokládejme, že v průběhu projekčního intervalu nelze migrovat z jedné lokality na libovolnou jinou, ale že „migrační trasy“ vedou pouze na „sousední“ lokality. Migrující jedinec si přitom volí „migrační trasu“ náhodně.

Prostor si v takovém případě můžeme představit jako souvislý orientovaný graf bez smyček. Hrana vede z uzlu \mathcal{N}_j do uzlu \mathcal{N}_i , pokud existuje „migrační trasa“ z j -té lokality do i -té. Zavedeme matici sousednosti Σ předpisem

$$\sigma_{ij} = \begin{cases} 1, & \text{z uzlu } \mathcal{N}_j \text{ vede hrana do uzlu } \mathcal{N}_i, \\ 0, & \text{jinak;} \end{cases}$$

výstupní stupeň s_j uzlu \mathcal{N}_j je pak dán rovností

$$s_j = \sum_{i=1}^k \sigma_{ij} = (\Sigma^T)_j \mathbf{1}.$$

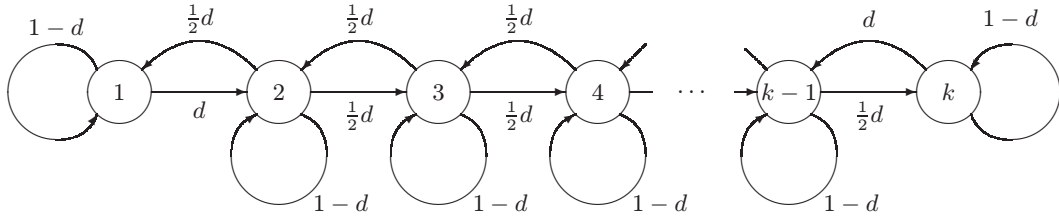
Prvky matice K nyní můžeme vyjádřit jako

$$\kappa_{ij} = \begin{cases} \frac{\sigma_{ij}}{s_j}, & i \neq j, s_j > 0, \\ -1, & i = j, \\ 0, & \text{jinak.} \end{cases}$$

Pokud má každý uzel nenulový výstupní stupeň (pokud z každého uzlu vede alespoň jedna hrana), pak $K = \Sigma(\text{diag } \mathbf{s})^{-1} - I$ a model (1.5) můžeme zapsat ve tvaru

$$\mathbf{n}(t+1) = [I + d(\Sigma(\text{diag } \mathbf{s})^{-1} - I)] \mathbf{n}(t) = \left[(1-d)I + d\Sigma(\text{diag } \Sigma^T \mathbf{1})^{-1} \right] \mathbf{n}(t).$$

Významným speciálním případem je „klasická“ náhodná procházka. Při ní jsou uzly uspořádány jeden za druhým, levý krajní uzel má jednoho souseda napravo, pravý krajní uzel má jednoho souseda nalevo, každý z vnitřních uzlů má jednoho souseda nalevo a jednoho napravo. Graf populačního cyklu tedy je



a můžeme bezprostředně napsat příslušný model. Ukážeme však, že k němu dojdeme také výše popsaným způsobem.

Matice sousednosti má prvky

$$\sigma_{ij} = \begin{cases} 1, & |j-i| = 1, \\ 0, & \text{jinak,} \end{cases} \quad i, j = 1, 2, \dots, k.$$

Je tedy

$$\Sigma = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 1 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & \dots & 1 & 0 \end{pmatrix}, \quad s_j = \begin{cases} 2, & 1 < j < k, \\ 1, & j \in \{1, k\}, \end{cases} \quad (\text{diag } \mathbf{s})^{-1} = \begin{pmatrix} 1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & \frac{1}{2} & 0 \\ 0 & 0 & \dots & 0 & 1 \end{pmatrix}$$

a projekční matice je tvaru

$$A = \begin{pmatrix} 1-d & \frac{1}{2}d & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 \\ d & 1-d & \frac{1}{2}d & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2}d & 1-d & \frac{1}{2}d & \dots & 0 & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & \frac{1}{2}d & 1-d & d \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & \frac{1}{2}d & 1-d \end{pmatrix}.$$

Pro $i \in \{3, 4, \dots, k-2\}$ platí

$$n_i(t+1) = \frac{1}{2}dn_{i-1}(t) + (1-d)n_i(t) + \frac{1}{2}dn_{i+1}(t) = n_i(t) + \frac{1}{2}d(n_{i-1}(t) - n_i(t)) + \frac{1}{2}d(n_{i+1}(t) - n_i(t)),$$

neboli

$$n_i(t+1) - n_i(t) = \frac{1}{2}d(n_{i-1}(t) - n_i(t)) + \frac{1}{2}d(n_{i+1}(t) - n_i(t)).$$

Na levé straně této rovnosti je změna velikosti populace na i -té lokalitě. První sčítanec na její levé straně, $\frac{1}{2}d(n_{i-1}(t) - n_i(t))$, můžeme interpretovat jako příspěvek levé sousední lokality k této změně. Analogickou úvahu provedeme pro druhý sčítanec. Celkem tak dostáváme, že příspěvek sousedních lokalit ke změně velikosti populace na nějaké lokalitě se sčítají a příspěvek jedné z nich je přímo úměrný rozdílu velikostí populací na těchto lokalitách; konstantou úměrnosti je $\frac{1}{2}d$.

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 *náhodná procházka*. 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

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

Vektor $\mathbf{n}^{(\ell)}$ vyjadřuje strukturu populace na ℓ -té lokalitě, vektor \mathbf{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

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

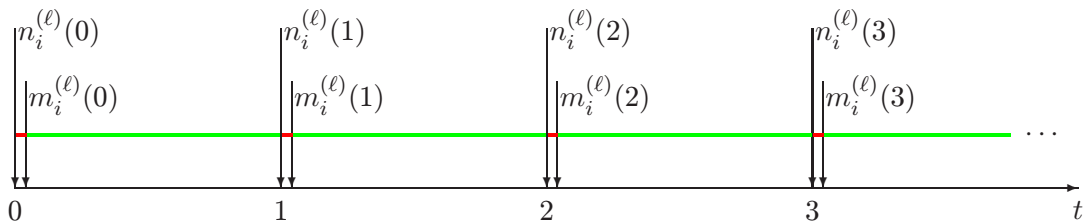
1.3.1 Jednoduchý model náhodné procházky

Vydeme 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 $t = 0, 1, 2, \dots$. 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 disperzi 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.



Přítom červené úsečky vyjadřují „demografické události“, zelené disperzi.

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

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

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

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

přítom \mathbf{O} označuje nulovou a \mathbf{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 $\sum_{i=1}^p \kappa_{ij} \leq 0$) a

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

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 $\sum_{\substack{j=1 \\ j \neq \ell}}^p d_j\kappa_{\ell j}m_i^{(j)}$). Tedy s využitím (1.7)

dostaneme

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

To znamená, že

$$\begin{aligned}
\mathbf{n}^{(\ell)}(t+1) &= \kappa_{\ell 1} \mathbf{D} \mathbf{A} \mathbf{n}^{(1)}(t) + \kappa_{\ell 2} \mathbf{D} \mathbf{A} \mathbf{n}^{(2)}(t) + \dots + \kappa_{\ell p} \mathbf{D} \mathbf{A} \mathbf{n}^{(p)}(t) + \mathbf{A} \mathbf{n}^{(\ell)}(t) = \\
&= \left(\kappa_{\ell 1} \mathbf{D} \mathbf{A} \quad \kappa_{\ell 2} \mathbf{D} \mathbf{A} \quad \dots \quad \kappa_{\ell p} \mathbf{D} \mathbf{A} \right) \begin{pmatrix} \mathbf{n}^{(1)}(t) \\ \mathbf{n}^{(2)}(t) \\ \vdots \\ \mathbf{n}^{(p)}(t) \end{pmatrix} + \mathbf{A} \mathbf{n}^{(\ell)}(t) = \left(\mathbf{K} \otimes \mathbf{D} \mathbf{A} \right) \mathbf{n}(t)_\ell + \mathbf{A} \mathbf{n}^{(\ell)}(t)
\end{aligned}$$

a dále

$$\mathbf{n}(t+1) = \left(\mathbf{K} \otimes \mathbf{D} \mathbf{A} \right) \mathbf{n}(t) + \begin{pmatrix} \mathbf{A} & \mathbf{O} & \dots & \mathbf{O} \\ \mathbf{O} & \mathbf{A} & \dots & \mathbf{O} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \mathbf{O} & \mathbf{O} & \dots & \mathbf{A} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \mathbf{n}^{(1)}(t) \\ \mathbf{n}^{(2)}(t) \\ \vdots \\ \mathbf{n}^{(p)}(t) \end{pmatrix} = \left(\mathbf{K} \otimes \mathbf{D} \mathbf{A} \right) \mathbf{n}(t) + \left(\mathbf{I} \otimes \mathbf{A} \right) \mathbf{n}(t).$$

Odtud vidíme, že model disperze populace lze zapsat ve tvaru

$$\mathbf{n}(t+1) = \left(\mathbf{K} \otimes \mathbf{D} \mathbf{A} + \mathbf{I} \otimes \mathbf{A} \right) \mathbf{n}(t)$$

nebo podrobněji

$$\begin{pmatrix} \mathbf{n}^{(1)} \\ \mathbf{n}^{(2)} \\ \vdots \\ \mathbf{n}^{(p)} \end{pmatrix} (t+1) = \left(\mathbf{K} \otimes \mathbf{D} \mathbf{A} + \mathbf{I} \otimes \mathbf{A} \right) \begin{pmatrix} \mathbf{n}^{(1)} \\ \mathbf{n}^{(2)} \\ \vdots \\ \mathbf{n}^{(p)} \end{pmatrix} (t). \quad (1.8)$$

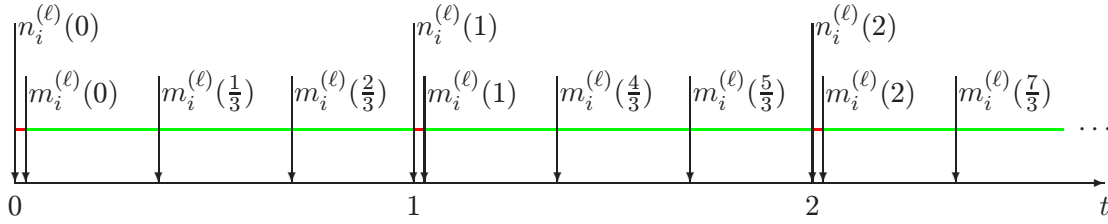
1.3.2 Obecnější model náhodné procházky

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 $c_i^{(\ell j)} = d_i \kappa_{\ell j}$ pro $j \neq \ell$.)

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

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

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

$$C_i = \begin{pmatrix} c_i^{(11)} & c_i^{(12)} & \dots & c_i^{(1p)} \\ c_i^{(21)} & c_i^{(22)} & \dots & c_i^{(2p)} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ c_i^{(p1)} & c_i^{(p2)} & \dots & c_i^{(pp)} \end{pmatrix}, \quad C = \begin{pmatrix} C_1 & O & \dots & O \\ O & C_2 & \dots & O \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ O & O & \dots & C_s \end{pmatrix};$$

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

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

celkem tedy

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

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

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

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

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

S využitím (1.10) odtud dostaneme

$$\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{C}\mathbf{m}\left(t + \frac{r-1}{r}\right) = \mathbf{C}\mathbf{C}\mathbf{m}\left(t + \frac{r-2}{r}\right) = \mathbf{C}^2\mathbf{m}\left(t + \frac{r-2}{r}\right) = \dots = \mathbf{C}^r\mathbf{m}(t). \quad (1.11)$$

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

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

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

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

Tuto rovnost můžeme přepsat v maticovém tvaru

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

Označme nyní

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

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

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

nebo stručně $\mathbf{m}(t) = \mathbf{B}\mathbf{n}(t)$. Odtud a z rovnosti (1.11) nyní dostaneme model disperze

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

nebo podrobněji

$$\begin{pmatrix} \mathbf{n}_1 \\ \mathbf{n}_2 \\ \vdots \\ \mathbf{n}_s \end{pmatrix} (t+1) = C^T B \begin{pmatrix} \mathbf{n}_1 \\ \mathbf{n}_2 \\ \vdots \\ \mathbf{n}_s \end{pmatrix} (t). \quad (1.13)$$

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

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

Projekční matice je tedy tvaru

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

Při označení

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

$$M_{12} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ \kappa_{12}d_2p_1 & 0 & 0 \\ 0 & \kappa_{12}d_3p_2 & 0 \end{pmatrix}, \quad M_{21} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ \kappa_{21}d_2p_1 & 0 & 0 \\ 0 & \kappa_{21}d_3p_2 & 0 \end{pmatrix}$$

můžeme model (1.13) zapsat ve tvaru

$$\begin{pmatrix} \mathbf{n}^{(1)} \\ \mathbf{n}^{(2)} \end{pmatrix} (t+1) = \begin{pmatrix} \tilde{A} & M_{12} \\ M_{21} & \tilde{A} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \mathbf{n}^{(1)} \\ \mathbf{n}^{(2)} \end{pmatrix} (t);$$

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

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

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

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

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

$$C_1 = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}, \quad C_2 = \begin{pmatrix} 1 - d_2 & d_2\kappa_{12} \\ d_2\kappa_{21} & 1 - d_2 \end{pmatrix}, \quad C_3 = \begin{pmatrix} 1 - d_3 & d_3\kappa_{12} \\ d_3\kappa_{21} & 1 - d_3 \end{pmatrix}$$

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

$$F_2 = \begin{pmatrix} f_2 & 0 \\ 0 & f_2 \end{pmatrix}, \quad F_3 = \begin{pmatrix} f_3 & 0 \\ 0 & f_3 \end{pmatrix},$$

$$P_1 = \begin{pmatrix} (1 - d_2)p_1 & d_2\kappa_{12}p_1 \\ d_2\kappa_{21}p_1 & (1 - d_2)p_1 \end{pmatrix}, \quad P_2 = \begin{pmatrix} (1 - d_3)p_2 & d_3\kappa_{12}p_2 \\ d_3\kappa_{21}p_2 & (1 - d_3)p_2 \end{pmatrix}$$

můžeme model (1.13) zapsat ve tvaru

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

Matice \mathbf{F}_2 , resp. \mathbf{F}_3 , vyjadřuje plodnosti druhé, resp. třetí, věkové třídy, matice \mathbf{P}_1 , resp. \mathbf{P}_2 , popisuje přežívání migrujících i nemigrujících jedinců druhé, resp. třetí, věkové třídy; $(\mathbf{P}_i)_{\ell j}$ 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

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

První model můžeme zapsat ve tvaru

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

a druhý

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

Poznamenejme, že volba typu strukturování populace zavedená některou z rovností (1.6) v pododdílech 1.3.1 a 1.3.2 není podstatná, analogické úvahy lze provést při jiné volbě strukturování. Příklad ukazuje, že při první volbě bude bloková struktura projekční matice metapopulace taková, že diagonální bloky popisují „demografii“ (rození a přežívání), mimodiagonální bloky popisují migrace. Při druhé volbě má projekční matice metapopulace blokovou strukturu odpovídající projekční matici nemigrující populace (populace na jedné lokalitě).

Kapitola 2

Modely s konstantní projekční maticí

2.1 Caswellův model populace rozdělené na dvě stadia

Maticový populační model $\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{A}\mathbf{n}(t)$ je vlastně vektorová lineární rekurentní relace 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

$$0 < \sigma_1 \leq 1, \quad 0 \leq \sigma_2 \leq 1, \quad 0 < \gamma \leq 1, \quad 0 < \varphi, \quad (2.1)$$

abychom z úvah nevyloučili „klasické Fibonacciovy králíky“.

Z rovnice (7) vyjádříme

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

a dosadíme do (8)

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

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

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

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

$$n_1(t+2) = (\sigma_1(1-\gamma) + \sigma_2)n_1(t+1) + (\varphi\sigma_1\gamma - (1-\gamma)\sigma_1\sigma_2)n_1(t). \quad (2.3)$$

Její charakteristickou rovnicí je kvadratická rovnice

$$\lambda^2 - (\sigma_1(1-\gamma) + \sigma_2)\lambda + ((1-\gamma)\sigma_1\sigma_2 - \varphi\sigma_1\gamma) = 0, \quad (2.4)$$

která má diskriminant

$$D = (\sigma_1(1 - \gamma) + \sigma_2)^2 - 4((1 - \gamma)\sigma_1\sigma_2 - \varphi\sigma_1\gamma) = (\sigma_1(1 - \gamma) - \sigma_2)^2 + 4\varphi\sigma_1\gamma. \quad (2.5)$$

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

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

Kořeny λ_1 a λ_2 zřejmě splňují nerovnosti

$$\lambda_1 > 0, \quad \lambda_1 \geq |\lambda_2|, \quad \lambda_1 - \lambda_2 > 0. \quad (2.7)$$

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 diferenciální 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

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

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):

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

Řešení systému (9) tedy je

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

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

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

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

kde

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

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

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

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

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

Z těchto nerovností plyne

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

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

$$\alpha > 0. \quad (2.11)$$

Z vyjádření řešení (2.9) dostaneme

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

Označme dále

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

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

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

V tomto případě je

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \left(\frac{1}{\lambda_1^t} \mathbf{n}(t) - \alpha \mathbf{w}^{(1)} \right) = 0, \quad (2.13)$$

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

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

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

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

a

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

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

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

Dále

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

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

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

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

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

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

Dosud provedené výpočty můžeme shrnout:

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

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

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

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

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

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 (sr. str. 4) začínáme s jedním plodným párem. Platí tedy

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

a řešení je tvaru

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

kde

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

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 monotónně nebo s tlumenými oscilacemi, případně jí dosáhne hned v prvním časovém kroku.

2.2 Řešení projekční rovnice

Budeme řešit projekční rovnici

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

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

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

σ_1	σ_2	γ	A	λ_1	λ_2	$\mathbf{n}(t)$	$\lim_{t \rightarrow \infty} \ \mathbf{n}(t)\ _1$	$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{n_1(t)}{n_2(t)}$	abundances	structure
1	1	1	$\begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 1 \end{pmatrix}$	$\frac{1+\sqrt{5}}{2}$	$\frac{1-\sqrt{5}}{2}$	$n_1(t) = \frac{\sqrt{5}}{5} \left(\left(\frac{1+\sqrt{5}}{2} \right)^t - \left(\frac{1-\sqrt{5}}{2} \right)^t \right)$ $n_2(t) = \frac{\sqrt{5}}{5} \left(\left(\frac{1+\sqrt{5}}{2} \right)^{t+1} - \left(\frac{1-\sqrt{5}}{2} \right)^{t+1} \right)$	∞	$\frac{\sqrt{5}-1}{2}$		
$\frac{2}{3}$	$\frac{2}{3}$	1	$\begin{pmatrix} 0 & 1 \\ \frac{2}{3} & \frac{2}{3} \end{pmatrix}$	$\frac{2}{3}$	$\frac{2}{3}$	$n_1(t) = \left(\frac{2}{3} \right)^{t-1} (2^t - 1)$ $n_2(t) = \left(\frac{2}{3} \right)^t (2^{t+1} - 1)$	∞	$\frac{3}{4}$		
$\frac{1}{3}$	$\frac{2}{3}$	$\frac{1}{3}$	$\begin{pmatrix} \frac{2}{3} & 1 \\ \frac{1}{3} & \frac{2}{3} \end{pmatrix}$	1	$\frac{1}{3}$	$n_1(t) = \frac{2}{3} \left(1 - \left(\frac{1}{3} \right)^t \right)$ $n_2(t) = \frac{1}{3} \left(1 + \left(\frac{1}{3} \right)^t \right)$	2	3		
$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{3}$	$\begin{pmatrix} \frac{1}{4} & 1 \\ \frac{1}{4} & \frac{1}{4} \end{pmatrix}$	1	0	$n_1(t) = \begin{cases} 0, & t = 0 \\ 1, & t \geq 1 \end{cases}$ $n_2(t) = \begin{cases} 1, & t = 0 \\ \frac{1}{2}, & t \geq 1 \end{cases}$	$\frac{3}{4}$	2		
$\frac{2}{5}$	$\frac{1}{5}$	1	$\begin{pmatrix} 0 & 1 \\ \frac{2}{5} & \frac{1}{5} \end{pmatrix}$	1	$-\frac{2}{5}$	$n_1(t) = \frac{9}{17} \left(1 - \left(-\frac{2}{5} \right)^t \right)$ $n_2(t) = \frac{9}{17} \left(1 - \left(-\frac{2}{5} \right)^{t+1} \right)$	$\frac{9}{17}$	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		
$\frac{2}{3}$	0	1	$\begin{pmatrix} 0 & 1 \\ \frac{2}{3} & 0 \end{pmatrix}$	$\frac{2\sqrt{2}}{3}$	$-\frac{2\sqrt{2}}{3}$	$n_1(t) = \frac{\sqrt{2}}{4} \left(\frac{2\sqrt{2}}{3} \right)^t (1 - (-1)^t)$ $n_2(t) = \frac{\sqrt{2}}{4} \left(\frac{2\sqrt{2}}{3} \right)^{t+1} (1 + (-1)^t)$	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 $\mathbf{n}(t) = \mathbf{A}\mathbf{A}^{t-1}\mathbf{n}(0)$ a tedy

$$\mathbf{n}(t) = \mathbf{A}^t\mathbf{n}(0). \quad (2.18)$$

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

Dále budeme předpokládat, že matice \mathbf{A} v rovnici (2.17) má k různých vlastních hodnot. Z hlediska aplikací tento předpoklad není omezující. Aby totiž matice \mathbf{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 \mathbf{A} bude mít násobné vlastní hodnoty, také nulová.

Nechť různé vlastní hodnoty $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_k$ projekční matice \mathbf{A} jsou uspořádány tak, že

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

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

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

Dosazením tohoto vyjádření do rovnosti (2.18) dostaneme

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

Dostáváme tedy řešení rovnice (2.17) ve tvaru

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

Položme nyní

$$\mathbf{W} = \left(\mathbf{w}^{(1)}, \mathbf{w}^{(2)}, \dots, \mathbf{w}^{(k)} \right),$$

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

\mathbf{W} je matice, jejíž sloupce jsou vlastní vektory matice \mathbf{A} , $\mathbf{\Lambda}$ je diagonální matice s vlastními hodnotami matice \mathbf{A} na diagonále. Pak platí

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

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

a tedy

$$AW = W\Lambda. \quad (2.20)$$

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

$$A = W\Lambda W^{-1}, \quad (2.21)$$

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

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

symbol W^{T-1} označuje matici $(W^{-1})^T = (W^T)^{-1}$. 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 $W^{T-1} = (\mathbf{v}^{(1)}, \mathbf{v}^{(2)}, \dots, \mathbf{v}^{(k)})$, pak

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

neboli

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

kde $c_j = \mathbf{v}^{(j)\top} \mathbf{n}(0)$.

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

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

2.2.1 Matice \mathbf{A} primitivní

Tento případ se v praxi objevuje výrazně nejčastěji.

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

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

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

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

Řešení $\mathbf{n}(t)$ projekční rovnice (2.17) s primitivní maticí \mathbf{A} je tedy pro libovolnou počáteční hodnotu $\mathbf{n}(0)$ asymptoticky ekvivalentní s funkcí $c_1 \lambda_1^t \mathbf{w}^{(1)}$. To znamená, že pro dostatečně velké t nezávisle na počáteční struktuře $\mathbf{n}(0)$ 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 $\mathbf{w}^{(1)}$ příslušného k dominantní vlastní hodnotě λ_1 . Populace s primitivní projekční maticí \mathbf{A} je tedy ergodická.

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

2.2.2 Matice \mathbf{A} ireducibilní a imprimitivní

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

$$c_{d-j+2} = \mathbf{v}^{(d-j+2)\top} \mathbf{n}(0) = \beta_j \overline{\mathbf{v}^{(j)\top}} \mathbf{n}(0) = \beta_j \overline{\mathbf{v}^{(j)\top} \mathbf{n}(0)} = \beta_j \overline{c_j}.$$

a dále

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

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

Je-li číslo d liché, pak λ_1 je jediná reálná vlastní hodnota matice \mathbf{A} . Je-li číslo d sudé, pak pro $j = \frac{d}{2} + 1$ platí

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

a $\lambda_{\frac{d}{2}+1}$ je také reálná, tj. komplexně sdružená sama se sebou. Položme nyní

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

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

Vektorovou funkci

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

nyní přepíšeme na tvar

$$\begin{aligned} \mathbf{s}(t) &= c_1 \mathbf{w}^{(1)} + \sum_{j=2}^{\lfloor \frac{d+1}{2} \rfloor} \left(c_j e^{2\pi i(j-1)t/d} \mathbf{w}^{(j)} + c_{d-j+2} e^{2\pi i(d-j+1)t/d} \mathbf{w}^{(d-j+2)} \right) + \mathbf{r}(t) = \\ &= c_1 \mathbf{w}^{(1)} + 2 \sum_{j=2}^{\lfloor \frac{d+1}{2} \rfloor} \Re \left(c_j e^{2\pi i(j-1)t/d} \mathbf{w}^{(j)} \right) + \mathbf{r}(t); \end{aligned}$$

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

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

$$\begin{aligned} \frac{1}{d} \sum_{l=0}^{d-1} \mathbf{s}(t+l) &= c_1 \mathbf{w}^{(1)} + \frac{1}{d} \sum_{l=0}^{d-1} 2 \sum_{j=2}^{\lfloor \frac{d+1}{2} \rfloor} \Re \left(c_j e^{2\pi i(j-1)(t+l)/d} \mathbf{w}^{(j)} \right) + \mathbf{o} = \\ &= c_1 \mathbf{w}^{(1)} + \frac{2}{d} \Re \left(\sum_{j=2}^{\lfloor \frac{d+1}{2} \rfloor} c_j e^{2\pi i(j-1)t/d} \mathbf{w}^{(j)} \sum_{l=0}^{d-1} e^{2\pi i(j-1)l/d} \right) = \\ &= c_1 \mathbf{w}^{(1)} + \frac{2}{d} \Re \left(\sum_{j=2}^{\lfloor \frac{d+1}{2} \rfloor} c_j e^{2\pi i(j-1)t/d} \mathbf{w}^{(j)} \frac{1 - e^{2\pi i(j-1)d/d}}{1 - e^{2\pi i(j-1)/d}} \right) = c_1 \mathbf{w}^{(1)}. \end{aligned}$$

To vzhledem k (2.23) znamená, že pro dostatečně velký čas t nezávisle na počáteční struktuře $\mathbf{n}(0)$ 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 $\mathbf{w}^{(1)}$ příslušného k dominantní vlastní hodnotě λ_1 .

Populace je opět ergodická a dominantní vlastní hodnotu λ_1 matice \mathbf{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

$$A = \begin{pmatrix} B_1 & O \\ B_{12} & B_2 \end{pmatrix}$$

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 $1 \leq k_1 < k$.

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

$$A = \begin{pmatrix} B_1 & O \\ B_{12} & B_2 \end{pmatrix},$$

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

$$A^2 = \begin{pmatrix} B_1 & O \\ B_{12} & B_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} B_1 & O \\ B_{12} & B_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} B_1^2 & O \\ B_{12}B_1 + B_2B_{12} & B_2^2 \end{pmatrix},$$

$$A^3 = \begin{pmatrix} B_1^2 & O \\ B_{12}B_1 + B_2B_{12} & B_2^2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} B_1 & O \\ B_{12} & B_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} B_1^3 & O \\ (B_{12}B_1 + B_2B_{12})B_1 + B_2^2B_{12} & B_2^3 \end{pmatrix},$$

atd. Obecně

$$A^t = \begin{pmatrix} B_1^t & O \\ B_{12}^{(t)} & B_2^t \end{pmatrix},$$

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

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

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

$$\mathbf{n}(t) = \begin{pmatrix} B_1^t & O \\ B_{12}^{(t)} & B_2^t \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \mathbf{q}(0) \\ \mathbf{p}(0) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} B_1^t \mathbf{q}(0) \\ B_{12}^{(t)} \mathbf{q}(0) + B_2^t \mathbf{p}(0) \end{pmatrix}.$$

Modelovanou populaci tedy můžeme rozdělit na „ireducibilní“ část \mathbf{q} a „zbytek“ \mathbf{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 popsáním 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 hodnota a $\mathbf{w} = (w_1, w_2, \dots, w_k)^\top$ příslušný vlastní vektor takový, že $\sum_{j=1}^k w_j = 1$. Poznamenejme, že podle Perronovy-Frobeniovy věty je $\mathbf{w} > 0$. Buď dále $\mathbf{v} = (v_1, v_2, \dots, v_k)^\top$ levý vlastní vektor matice A příslušný k vlastní hodnotě λ_1 takový, že $\mathbf{v}^\top \mathbf{w} = 1$. Opět je $\mathbf{v} > 0$.

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

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

v případě primitivní matice \mathbf{A} stačí volit $\tau = 1$, v případě imprimitivní matice \mathbf{A} stačí volit $\tau = d$. Po dostatečně dlouhém vývoji populace tedy jsou průměrné velikosti jejích jednotlivých složek úměrné složkám vektoru \mathbf{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

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

a jejíž celková průměrná velikost je tedy (přibližně) rovna

$$\sum_{j=1}^k \bar{n}_j(t) = \sum_{j=1}^k \lambda_1^t \mathbf{v}^T \mathbf{n}(0) w_j = \lambda_1^t \mathbf{v}^T \mathbf{n}(0) \sum_{j=1}^k w_j = \lambda_1^t \mathbf{v}^T \mathbf{n}(0) = \lambda_1^t \sum_{j=1}^k v_j n_j(0).$$

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

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

Poněvadž $\sum_{j=1}^k \xi_j = 1$, představuje výraz $\sum_{j=1}^k \xi_j n_j(0)$ vážený 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

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

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), $\mathbf{w} = (w_1, w_2, \dots, w_k)^\top$ příslušný (pravý) vlastní vektor takový, že

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

$$\left(\left| \left(\frac{1}{\lambda_1} \mathbf{A} \right)^t - \mathbf{w} \mathbf{v}^\top \right| \right)_{ij} < C \varrho^{-t} \quad (2.25)$$

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

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

$$\mathbf{A} \mathbf{w} = \lambda_1 \mathbf{w}, \quad \mathbf{v}^\top \mathbf{A} = \lambda_1 \mathbf{v}^\top,$$

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

$$\left(\mathbf{I} + \mathbf{w} \mathbf{v}^\top - \frac{1}{\lambda_1} \mathbf{A} \right)^{-1} = \mathbf{I} + \sum_{i=1}^{\infty} \left(\left(\frac{1}{\lambda_1} \mathbf{A} \right)^i - \mathbf{w} \mathbf{v}^\top \right). \quad (2.26)$$

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

$$\begin{aligned} \left(\frac{1}{\lambda_1} \mathbf{A} \right)^{i-j} (\mathbf{w} \mathbf{v}^\top)^j &= \left(\frac{1}{\lambda_1} \mathbf{A} \right)^{i-j-1} \left(\frac{1}{\lambda_1} \mathbf{A} \mathbf{w} \mathbf{v}^\top \right) (\mathbf{w} \mathbf{v}^\top)^{j-1} = \\ &= \left(\frac{1}{\lambda_1} \mathbf{A} \right)^{i-j-1} (\mathbf{w} \mathbf{v}^\top)^j = \dots = \left(\frac{1}{\lambda_1} \mathbf{A} \right)^0 (\mathbf{w} \mathbf{v}^\top)^j = (\mathbf{w} \mathbf{v}^\top)^j = \\ &= (\mathbf{w} \mathbf{v}^\top) (\mathbf{w} \mathbf{v}^\top) \dots (\mathbf{w} \mathbf{v}^\top) = \mathbf{w} (\mathbf{v}^\top \mathbf{w}) (\mathbf{v}^\top \mathbf{w}) \dots (\mathbf{v}^\top \mathbf{w}) \mathbf{v}^\top = \\ &= \mathbf{w} \mathbf{v}^\top, \end{aligned}$$

a tedy s využitím binomické věty dostaneme

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

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

$$\begin{aligned} \mathbf{I} + \sum_{i=1}^{\infty} \left(\left(\frac{1}{\lambda_1} \mathbf{A} \right)^i - \mathbf{w} \mathbf{v}^{\top} \right) &= \mathbf{I} + \sum_{i=1}^{\infty} \left(\frac{1}{\lambda_1} \mathbf{A} - \mathbf{w} \mathbf{v}^{\top} \right)^i = \sum_{i=0}^{\infty} \left(\frac{1}{\lambda_1} \mathbf{A} - \mathbf{w} \mathbf{v}^{\top} \right)^i = \\ &= \left(\mathbf{I} - \left(\frac{1}{\lambda_1} \mathbf{A} - \mathbf{w} \mathbf{v}^{\top} \right) \right)^{-1}, \end{aligned}$$

což je dokazovaná rovnost (2.26). \square

2.3.2 Vzdálenost od stabilizované struktury

Označme

$$\mathbf{x}(t) = \frac{\mathbf{n}(t)}{\|\mathbf{n}(t)\|_1} = \frac{1}{\sum_{j=1}^k n_j(t)} \mathbf{n}(t).$$

Keyfitzova vzdálenost populace od stabilizované struktury je definována jako

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

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

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

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

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

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

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

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

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

$$\begin{aligned} \lim_{t \rightarrow \infty} s(A, \mathbf{n}(0), t) &= \sum_{i=0}^{\infty} \left(\frac{1}{\lambda_1^i} \mathbf{n}(i) - \mathbf{w}c_1 \right) = \sum_{i=0}^{\infty} \left(\left(\frac{1}{\lambda_1} A \right)^i \mathbf{n}(0) - \mathbf{w}v^T \mathbf{n}(0) \right) = \\ &= \sum_{i=0}^{\infty} \left(\left(\frac{1}{\lambda_1} A \right)^i - \mathbf{w}v^T \right) \mathbf{n}(0) = \left(I - \mathbf{w}v^T + \sum_{i=1}^{\infty} \left(\left(\frac{1}{\lambda_1} A \right)^i - \mathbf{w}v^T \right) \right) \mathbf{n}(0) = \\ &= \left(\left(I + \mathbf{w}v^T - \frac{1}{\lambda_1} A \right)^{-1} - \mathbf{w}v^T \right) \mathbf{n}(0). \end{aligned}$$

Označme

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

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

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

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

$$M = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{\|\mathbf{n}(t)\|_1}{\|\mathbf{n}(0)\|_1}, \quad (2.27)$$

pokud tato limita existuje. Poněvadž struktura populace $\mathbf{n}(t)$ v čase $t \geq 0$ závisí pouze na matici A_{new} a na počáteční struktuře populace $\mathbf{n}(0)$, setrvačnost populace závisí na $\mathbf{n}(0)$ a A_{new} , $M = M(\mathbf{n}(0), A_{\text{new}})$. 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 \mathbf{w}_{new} , resp. \mathbf{v}_{new} . Nechť $\|\mathbf{w}_{\text{new}}\|_1 = 1$, $\mathbf{v}_{\text{new}}^T \mathbf{w}_{\text{new}} = 1$ a matice A_{new} je primitivní. V tomto případě podle 2.2.1 je

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

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

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

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

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

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

2.4 Analýza citlivosti a pružnosti

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

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

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

pružnost charakteristiky $\chi = \chi(\mathbf{A})$ vzhledem ke složce a_{ij} projekční matice \mathbf{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 \mathbf{A} , \mathbf{w} , resp. \mathbf{v} je pravý, resp. levý, vlastní vektor příslušný k vlastní hodnotě λ . Rovnost $\mathbf{A}\mathbf{w} = \lambda\mathbf{w}$ zderivujeme podle a_{ij} , vynásobíme zleva vektorem \mathbf{v}^\top a upravíme pomocí vztahu $\mathbf{v}^\top \mathbf{A} = \lambda \mathbf{v}^\top$. Tímto způsobem dostaneme

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

tedy

$$\frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{v_i w_j}{\mathbf{v}^\top \mathbf{w}}. \quad (2.28)$$

Tato rovnost platí pro libovolnou vlastní hodnotu λ matice \mathbf{A} a příslušný levý a pravý vlastní vektor \mathbf{v} a \mathbf{w} . Zejména tedy v případě, že matice \mathbf{A} je ireducibilní, λ_1 je její dominantní vlastní hodnota (Malthusovský koeficient růstu), \mathbf{w} a \mathbf{v} jsou pravý a levý vlastní vektor příslušný k dominantní vlastní hodnotě (stabilizovaná struktura a reprodukční hodnoty), dostaneme

$$\frac{\partial \lambda_1}{\partial a_{ij}} = \frac{v_i w_j}{\mathbf{v}^\top \mathbf{w}}.$$

Nyní můžeme položit $s_{ij} = \frac{v_i w_j}{\mathbf{v}^\top \mathbf{w}}$ a definovat matici citlivosti \mathbf{S} růstového koeficientu λ_1 na složky projekční matice \mathbf{A} jako matici

$$\mathbf{S} = (s_{ij}) = \left(\frac{\partial \lambda_1}{\partial a_{ij}} \right) = \left(\frac{v_i w_j}{\mathbf{v}^\top \mathbf{w}} \right) = \frac{1}{\mathbf{v}^\top \mathbf{w}} \mathbf{v} \mathbf{w}^\top.$$

Matice citlivosti vyjadřuje vliv změn populačních parametrů 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 dospělé bez stadia kukly).

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

$$e_{ij} = \frac{a_{ij}}{\lambda_1} \frac{\partial \lambda_1}{\partial a_{ij}} = \frac{1}{\lambda_1} a_{ij} s_{ij} = \frac{1}{\lambda_1 \mathbf{v}^\top \mathbf{w}} a_{ij} v_i w_j,$$

matice pružnosti růstového koeficientu je definována jako

$$\mathbf{E} = (e_{ij}) = \frac{1}{\lambda_1 \mathbf{v}^\top \mathbf{w}} \mathbf{A} \circ \mathbf{v} \mathbf{w}^\top,$$

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

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

$$f(cx_1, cx_2, \dots, cx_m) = c^\kappa f(x_1, x_2, \dots, x_m) \quad (2.29)$$

pro libovolnou konstantu c , pak

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

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

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

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

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

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

jinak řečeno, růstový koeficient λ_1 je homogenní funkcí řádu 1 složek projekční matice \mathbf{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 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 \mathbf{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:

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

Přítom složka t_{ij} matice \mathbf{T} je pravděpodobnost, že jedinec z j -té třídy přejde během projekčního intervalu do třídy i -té; složka f_{ij} matice \mathbf{F} je očekávaný 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 časovém okamžiku, nazýváme *kohorta*. Struktura kohorty vzniklé v čase t je dáno vektorem $\mathbf{F}\mathbf{n}(t-1)$. Kohorta se následujících časech vyvíjí jako populace s projekční maticí \mathbf{T} .

Podrobněji: Označme $\mathbf{x}(t, a)$ složení kohorty věku a v čase t , tj. $x_j(t, a)$ vyjadřuje množství jedinců, kteří mají v čase t věk a a jsou třídy j . Pak platí

$$\mathbf{x}(t, 0) = \mathbf{F}\mathbf{n}(t-1), \quad (2.30)$$

neboť kohorta věku 0 jsou novorozenci (nově „vzniklí“ jedinci). Dále

$$\mathbf{x}(t, a) = \mathbf{T}\mathbf{x}(t-1, a-1),$$

neboť kohorta se vyvíjí jako populace s projekční maticí \mathbf{T} , během projekčního intervalu jedinci zestárnou o časovou jednotku. Z poslední rekurentní formule dostaneme

$$\mathbf{x}(t, a) = \mathbf{T}\mathbf{x}(t-1, a-1) = \mathbf{T}^2\mathbf{x}(t-2, a-2) = \dots = \mathbf{T}^a\mathbf{x}(t-a, 0).$$

Podle rovnosti (2.30) tedy platí

$$\mathbf{x}(t, a) = \mathbf{T}^a\mathbf{F}\mathbf{n}(t-a-1). \quad (2.31)$$

O nezáporné matici \mathbf{T} je rozumné předpokládat:

- Dominantní vlastní hodnota λ_1 matice \mathbf{T} je menší než 1, tj. celková velikost populace, v níž „nevznikají“ noví jedinci se v průběhu času zmenšuje.

Z tohoto předpokladu plyne, že $\lim_{t \rightarrow \infty} \mathbf{T}^t = \mathbf{O}$ a řada $\sum_{t=0}^{\infty} \mathbf{T}^t$ konverguje. Označme

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

Hodnota

$$\sum_{i=1}^k t_{ij} = (\mathbf{T}^T \mathbf{1})_j$$

vyjadřuje pravděpodobnost, že jedinec z j -té třídy během projekčního intervalu nezemře. Hodnota

$$m_j = 1 - \sum_{i=1}^k t_{ij}$$

tedy vyjadřuje pravděpodobnost, že jedinec z j -té třídy během projekčního intervalu uhynie, tj. podíl uhynulých jedinců mezi všemi z j -té třídy. Nazývá se *specifická mortalita*. Pro vektor specifických mortalit platí

$$\mathbf{m} = \mathbf{1} - \mathbf{T}^T \mathbf{1} = (\mathbf{I} - \mathbf{T}^T) \mathbf{1}, \quad \mathbf{m}^T = \mathbf{1}^T (\mathbf{I} - \mathbf{T}) = \mathbf{1}^T \mathbf{N}^{-1}.$$

Ke k třídám, do nichž je populace strukturovaná, přidáme $k+1$ -ní třídu, v níž jsou jedinci mrtví. Pak lze životní cyklus interpretovat jako Markovův řetězec s maticí pravděpodobností přechodu

$$\mathbf{P} = \begin{pmatrix} \mathbf{T} & \mathbf{o} \\ \mathbf{m}^T & 1 \end{pmatrix}.$$

Dále budeme předpokládat:

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

Poněvadž

$$\begin{aligned} \mathbf{P}^2 &= \begin{pmatrix} \mathbf{T} & \mathbf{o} \\ \mathbf{m}^T & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \mathbf{T} & \mathbf{o} \\ \mathbf{m}^T & 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathbf{T}^2 & \mathbf{o} \\ \mathbf{m}^T (\mathbf{T} + \mathbf{I}) & 1 \end{pmatrix}, \\ \mathbf{P}^3 &= \begin{pmatrix} \mathbf{T}^2 & \mathbf{o} \\ \mathbf{m}^T (\mathbf{T} + \mathbf{I}) & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \mathbf{T} & \mathbf{o} \\ \mathbf{m}^T & 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathbf{T}^3 & \mathbf{o} \\ \mathbf{m}^T (\mathbf{T}^2 + \mathbf{T} + \mathbf{I}) & 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathbf{T}^3 & \mathbf{o} \\ \mathbf{m}^T \sum_{p=0}^2 \mathbf{T}^p & 1 \end{pmatrix}, \\ &\vdots \\ \mathbf{P}^t &= \begin{pmatrix} \mathbf{T}^t & \mathbf{o} \\ \mathbf{m}^T \sum_{p=0}^{t-1} \mathbf{T}^p & 1 \end{pmatrix}, \end{aligned}$$

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

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \mathbf{P}^t = \begin{pmatrix} \mathbf{O} & \mathbf{o} \\ \mathbf{m}^T \mathbf{N} & 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathbf{O} & \mathbf{o} \\ \mathbf{1}^T \mathbf{N}^{-1} \mathbf{N} & 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathbf{O} & \mathbf{o} \\ \mathbf{1}^T & 1 \end{pmatrix}$$

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

Matice \mathbf{N} se nazývá *fundamentální matice* uvažovaného *Markovova řetězce*.

2.5.1 Čas strávený v jedné třídě

Uvažujme populaci, která je strukturovaná do k tříd. Předpokládejme, že do jednotlivých tříd vstupují jedinci na začátku projekčního intervalu, jehož délku (trvání) považujeme za jednotkový čas.

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

$$\mathbb{E} \mu_{ij}(t) = 1(\mathbf{T}^t)_{ij} + 0(1 - (\mathbf{T}^t)_{ij}) = (\mathbf{T}^t)_{ij}.$$

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 i “,

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

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

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

Dostáváme tak interpretaci fundamentální matice \mathbf{N} : její prvek v i -tém řádku a j -tém sloupci vyjadřuje očekávanou dobu, kterou jedinec, který byl na počátku ve třídě j , stráví ve třídě i .

2.5.2 Očekávaná doba dožití

Za *dobu dožití jedince ze třídy j* považujeme čas, za který se jedinec z této třídy dostane do třídy mrtvých jedinců, tj. do absorpční třídy $k+1$. Označme jako τ_j náhodnou veličinu, která tento čas vyjadřuje. Pak pravděpodobnost $P(\tau_j > t)$, 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

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

Vyjádříme pravděpodobnostní funkci náhodné veličiny τ_j . Podle principu inkluze a exkluze platí

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

Odtud dostaneme

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

Ze známé pravděpodobnostní funkce můžeme vypočítat střední hodnotu a rozptyl náhodné veličiny. *Očekávaná doba dožití (specifická střední délka života)* jedince j -té třídy je střední hodnota náhodné veličiny τ_j . Můžeme ji vyjádřit jako

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

Vektor $\mathbf{N}^T \mathbf{1}$ je tedy vektorem specifických středních délek života jedinců z jednotlivých tříd,

$$E\boldsymbol{\tau} = \mathbf{N}^T \mathbf{1}.$$

Pokud je třída i třídou novorozenců (tedy jedinců věku 0), je očekávaný věk při úmrtí těchto novorozenců roven $E\tau_i - 1$. Tato veličina se nazývá *střední délka života* nebo *očekávaná doba dožití (life expectancy)*.

Nyní vypočítáme rozptyl náhodné veličiny τ_j . Poněvadž

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

můžeme vyjádřit

$$\mathbf{N}^2 = \sum_{t=1}^{\infty} t\mathbb{T}^{t-1} \quad (2.32)$$

a dále

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

takže

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

Pro rozptyl náhodné veličiny τ_j tedy dostáváme

$$\begin{aligned} \text{var } \tau_j &= E\tau_j^2 - (E\tau_j)^2 = \left((2\mathbf{N}^2 - \mathbf{N})^T \mathbf{1} \right)_j - \left((\mathbf{N}^T \mathbf{1})_j \right)^2 = \\ &= \left(2(\mathbf{N}^T)^2 \mathbf{1} - \mathbf{N}^T \mathbf{1} - (\mathbf{N}^T \mathbf{1}) \circ (\mathbf{N}^T \mathbf{1}) \right)_j. \end{aligned}$$

2.5.3 Věkově specifická plodnost a čistá míra reprodukce

Připomeňme, že prvek matice \mathbf{T}^a v l -tém řádku a j -tém sloupci (tj. číslo $(\mathbf{T}^a)_{lj}$) vyjadřuje pravděpodobnost, že jedinec, který byl na počátku (tj. v čase 0) ve třídě j bude v čase a ve třídě l ; je-li přitom $l \neq k + 1$, jedná se pravděpodobnost, že tento jedinec je ve třídě l a žije. Za čas a živý jedinec zestárnul o a časových jednotek.

Výraz

$$\sum_{l=1}^k (\mathbf{T}^a)_{lj}$$

vyjadřuje pravděpodobnost, že jedinec, který byl na počátku ve třídě j bude v čase a ještě naživu.

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

$$\sigma_{lj}(a) = \frac{(\mathbf{T}^a)_{lj}}{\sum_{p=1}^k (\mathbf{T}^a)_{pj}} = \frac{(\mathbf{T}^a)_{lj}}{(\mathbf{1}^T \mathbf{T}^a)_j}.$$

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 novorozenců třídy i , které vyprodukovali v čase a jedinci, kteří byli na počátku ve třídě j je součtem jednotlivých příspěvků:

$$\varphi_{ij}(a) = \sum_{l=1}^k f_{il}\sigma_{lj}(a) = \sum_{l=1}^k f_{il} \frac{(\mathbf{T}^a)_{lj}}{\sum_{p=1}^k (\mathbf{T}^a)_{pj}} = \frac{\sum_{l=1}^k f_{il}(\mathbf{T}^a)_{lj}}{\sum_{l=1}^k (\mathbf{T}^a)_{lj}} = \frac{(\mathbf{F}\mathbf{T}^a)_{ij}}{(\mathbf{1}^T \mathbf{T}^a)_j};$$

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

$$\Phi(a) = (\varphi_{ij}(a))_{i,j=1}^k = \mathbf{F}\Sigma(a), \quad \text{kde } \Sigma(a) = (\sigma_{ij}(a))_{i,j=1}^k = \mathbf{T}^a(\text{diag } \mathbf{1}^T \mathbf{T}^a)^{-1}.$$

Pokud je populace strukturovaná podle věku, tj. třída 1 je (jedinou) třídou novorozenců (jedinců věku 0) a ve třídě j jsou jedinci věku $j - 1$, pak $\varphi_{1j}(0) = \varphi_{1.a+1}(0)$ je specifická fertilita jedince ve věku a v obvyklém demografickém smyslu.

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 $E\nu_{lj} = (\mathbf{N})_{lj}$. 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 $f_{il}E\nu_{lj}$. Očekávaný počet všech novorozenců ve třídě i , kteří jsou potomky jedince, který byl na počátku ve třídě j , je tedy dán rovností

$$\sum_{l=1}^k f_{il}E\nu_{lj} = (\mathbf{F}\mathbf{N})_{ij}. \quad (2.33)$$

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

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

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

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

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

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

Očekávané počty novorozenců v jednotlivých třídách, kteří jsou „vyprodukováni“ uvažovanou generací v čase t jsou dány vektorem $\mathbf{F}\mathbf{y}(t)$. Všichni očekávaní potomci iniciační generace jsou vyjádřeni součtem

$$\sum_{t=0}^{\infty} \mathbf{F}\mathbf{y}(t) = \sum_{t=0}^{\infty} \mathbf{F}\mathbf{T}^t \mathbf{y}(0) = \mathbf{F} \left(\sum_{t=0}^{\infty} \mathbf{T}^t \right) \mathbf{y}(0) = \mathbf{FN}\mathbf{y}(0).$$

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

2.5.4 Charakteristiky populace se stabilizovanou strukturou

Uvažujme populaci, která se vyvíjí dostatečně dlouho, takže její složení (relativní abundance v jednotlivých třídách) se v průběhu času již nemění. Složení takové populace v čase t je dáno rovností

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

kde $\lambda_1 > 0$ je dominantní vlastní číslo projekční matice \mathbf{A} , vektor \mathbf{w} je příslušný vlastní vektor a $\alpha > 0$ je vhodná konstanta; přitom projekční matice \mathbf{A} je primitivní, takže vektor \mathbf{w} je kladný. Pro složení kohorty jedinců věku a v čase t podle (2.31) platí

$$\mathbf{x}(t, a) = \alpha \lambda_1^{t-a-1} \mathbf{T}^a \mathbf{F}\mathbf{w}.$$

Relativní zastoupení jedinců věku a mezi všemi jedinci třídy i (*age-within-stage-distribution*) je dáno vztahem

$$\frac{x_i(t, a)}{n_i(t)} = \frac{\alpha \lambda_1^{t-a-1} (\mathbf{T}^a \mathbf{F}\mathbf{w})_i}{\alpha \lambda_1^t w_i} = \frac{\lambda_1^{-a-1} (\mathbf{T}^a \mathbf{F}\mathbf{w})_i}{w_i}.$$

Tento výraz je také pravděpodobnostní funkcí náhodné veličiny „věk jedince z třídy i “, kterou označíme A_i . Očekávaný věk jedinců třídy i tedy je

$$\mathbb{E} A_i = \sum_{a=0}^{\infty} a \frac{\lambda_1^{-a-1} (\mathbf{T}^a \mathbf{F}\mathbf{w})_i}{w_i} = \frac{1}{w_i} \sum_{a=1}^{\infty} a \lambda_1^{-a-1} (\mathbf{T}^a \mathbf{F}\mathbf{w})_i.$$

Uvažujme také náhodnou veličinu „třída, v níž je jedinec věku a “, označme ji C_a . Její pravděpodobnostní funkcí (*stage-within-age-distribution*) je

$$\frac{x_i(t, a)}{\sum_{j=1}^k x_j(t, a)} = \frac{\alpha \lambda_1^{t-a-1} (\mathbf{T}^a \mathbf{F}\mathbf{w})_i}{\alpha \lambda_1^{t-a-1} \sum_{j=1}^k (\mathbf{T}^a \mathbf{F}\mathbf{w})_j} = \frac{(\mathbf{T}^a \mathbf{F}\mathbf{w})_i}{\mathbf{1}^T \mathbf{T}^a \mathbf{F}\mathbf{w}},$$

její střední hodnota je proto dána výrazem

$$E C_a = \frac{1}{\mathbf{1}^\top \mathbf{T}^a \mathbf{F} \mathbf{w}} \sum_{i=1}^k i (\mathbf{T}^a \mathbf{F} \mathbf{w})_i.$$

Zavedeme dále náhodnou veličinu D „věk při úmrtí“. Pripomeňme si, že $m_j = 1 - \sum_{i=1}^k t_{ij}$ vyjadřuje pravděpodobnost, že jedinec z j -té třídy během projekčního intervalu zemře. Celkový počet zemřelých jedinců v čase z intervalu $(t, t+1)$ je dán součtem

$$\begin{aligned} \sum_{j=1}^k m_j n_j(t) &= \alpha \lambda_1^t \sum_{j=1}^k \left(1 - \sum_{i=1}^k t_{ij} \right) w_j = \alpha \lambda_1^t \left(\sum_{j=1}^k w_j - \sum_{i=1}^k \sum_{j=1}^k t_{ij} w_j \right) = \\ &= \alpha \lambda_1^t \left(\mathbf{1}^\top \mathbf{w} - \mathbf{1}^\top \mathbf{T} \mathbf{w} \right) = \alpha \lambda_1^t \mathbf{1}^\top (\mathbf{I} - \mathbf{T}) \mathbf{w} = \alpha \lambda_1^t \mathbf{1}^\top \mathbf{N}^{-1} \mathbf{w}, \end{aligned}$$

kde \mathbf{N} je fundamentální matice. Struktura zemřelých jedinců věku a v uvažovaném časovém intervalu je dána rozdílem vektorů

$$\begin{aligned} \mathbf{x}(t, a) - \mathbf{x}(t+1, a+1) &= \alpha \lambda_1^{t-a-1} \mathbf{T}^a \mathbf{F} \mathbf{w} - \alpha \lambda_1^{t-a-1} \mathbf{T}^{a+1} \mathbf{F} \mathbf{w} = \\ &= \alpha \lambda_1^{t-a-1} (\mathbf{I} - \mathbf{T}) \mathbf{T}^a \mathbf{F} \mathbf{w} = \alpha \lambda_1^{t-a-1} \mathbf{N}^{-1} \mathbf{T}^a \mathbf{F} \mathbf{w}. \end{aligned}$$

Počet všech zemřelých věku a je součtem složek tohoto vektoru

$$\sum_{j=1}^k \alpha \lambda_1^{t-a-1} (\mathbf{N}^{-1} \mathbf{T}^a \mathbf{F} \mathbf{w})_j = \alpha \lambda_1^{t-a-1} \mathbf{1}^\top \mathbf{N}^{-1} \mathbf{T}^a \mathbf{F} \mathbf{w}.$$

Pravděpodobnostní funkce náhodné veličiny D je tedy

$$\frac{\alpha \lambda_1^{t-a-1} \mathbf{1}^\top \mathbf{N}^{-1} \mathbf{T}^a \mathbf{F} \mathbf{w}}{\alpha \lambda_1^t \mathbf{1}^\top \mathbf{N}^{-1} \mathbf{w}} = \frac{\lambda_1^{-a} \mathbf{1}^\top \mathbf{N}^{-1} \mathbf{T}^a \mathbf{F} \mathbf{w}}{\lambda_1 \mathbf{1}^\top \mathbf{N}^{-1} \mathbf{w}}.$$

a její střední hodnota je

$$E D = \sum_{a=0}^{\infty} a \frac{\lambda_1^{-a} \mathbf{1}^\top \mathbf{N}^{-1} \mathbf{T}^a \mathbf{F} \mathbf{w}}{\lambda_1 \mathbf{1}^\top \mathbf{N}^{-1} \mathbf{w}} = \frac{\mathbf{1}^\top \mathbf{N}^{-1} \left(\sum_{a=1}^{\infty} a \lambda_1^{-a-1} \mathbf{T}^a \right) \mathbf{F} \mathbf{w}}{\mathbf{1}^\top \mathbf{N}^{-1} \mathbf{w}}.$$

Povšimněme si, že průměrný věk při úmrtí závisí na růstovém koeficientu populace. Podívejme se na tuto závislost podrobněji. Platí

$$\frac{\partial E D}{\partial \lambda_1} = \frac{1}{\mathbf{1}^\top \mathbf{N}^{-1} \mathbf{w}} \mathbf{1}^\top \mathbf{N}^{-1} \left(- \sum_{a=1}^{\infty} a(a+1) \lambda_1^{-a-2} \mathbf{T}^a \right) \mathbf{F} \mathbf{w} < 0.$$

neboť matice \mathbf{T} , \mathbf{F} i \mathbf{N} jsou nezáporné a vektor \mathbf{w} je kladný. Z této nerovnosti plyne, že průměrný věk klesá se zrychlováním růstu populace. Nebo naopak, zvýšení průměrného věku zpomaluje růst populace.

Podívejme se ještě na jeden důležitý speciální případ. Uvažujme populaci, v níž je jen jedna třída novorozenců a novorozenec se hned v průběhu prvního projekčního intervalu „přemístí“ do třídy jiné. Tak můžeme modelovat většinu populací živočichů. Pokud za třídu novorozenců považujeme třídu 1, pak matice F má nenulové prvky pouze v prvním řádku, matice T má naopak první řádek nulový. Vektor $F\mathbf{w}$ má první složku $(F\mathbf{w})_1 = \lambda_1 w_1$, ostatní složky má nulové. Proto platí

$$(T^a F\mathbf{w})_i = \lambda_1 w_1 (T^a)_{i1} = \lambda_1 w_1 (T^a \mathbf{e}_1)_i,$$

kde \mathbf{e}_1 je první vektor ze standardní báze prostoru \mathbb{R}^k . Dosazením do obecných výrazů pro střední hodnoty náhodných veličin A_i a C_a dostaneme formule

$$E A_i = \frac{w_1}{w_i} \sum_{a=1}^{\infty} a \lambda_1^{-a} (T^a)_{i1}, \quad E C_a = \frac{1}{\mathbf{1}^T T^a \mathbf{e}_1} \sum_{i=1}^k i (T^a \mathbf{e}_1)_i, \quad (2.34)$$

průměrný věk při úmrtí vyjádříme jako

$$E D = \frac{w_1}{\mathbf{1}^T (\mathbf{I} - T) \mathbf{w}} \sum_{a=1}^{\infty} a \lambda_1^{-a} \mathbf{1}^T (\mathbf{I} - T) T^a \mathbf{e}_1. \quad (2.35)$$

Délka generace T (generační doba, generation time) v populaci se stabilizovanou strukturou je definováno jako doba, po jejímž uplynutí je populace právě R_0 -krát větší, tj.

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

Poněvadž $\|\mathbf{n}(T)\|_1 = \|\lambda_1^T \mathbf{n}(0)\|_1 = \lambda_1^T \|\mathbf{n}(0)\|_1$, dostaneme $R_0 = \lambda_1^T$, neboli

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

2.6 Příklad: věkově strukturovaná populace

Uvažujme populaci strukturovanou do k věkových tříd. Přitom j -tá třída, $j = 1, 2, \dots, k$, obsahuje jedince, jejichž věk je v polouzavřeném intervalu $[j-1, j)$; v první třídě jsou novorozenci. Věk měříme v jednotkách délky projekčního intervalu. Projekční maticí takové populace je Leslieho matice

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

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).

Pokud budeme předpokládat, že $F_k > 0$ (i nejstarší jedinci jsou plodní), pak je matice A ireducibilní. Pokud nejstarší ještě plodní jedinci jsou ve třídě $m < k$, pak je matice A reducibilní, její submatice tvořená prvními m řádky a sloupci je ireducibilní; taková matice by byla projekční maticí části populace tvořené plodnými jedinci. Jsou-li plodní jedinci ve dvou „sousedních“ třídách (tj. existuje j , že $F_j F_{j+1} \neq 0$) nebo novorozenci jsou plodní (tj. $F_1 > 0$; něco takového je možné při „dlouhém“ projekčním intervalu), pak je matice A primitivní.

Pro zjednodušení zápisu ještě zavedeme parametry

$$l_j = \prod_{q=1}^{j-1} P_q, \quad j = 1, 2, \dots, k, \quad l_{k+1} = 0. \quad (2.36)$$

Veličina l_j vyjadřuje pravděpodobnost, že se jedinec dožije věku $j-1$, tj. stane se příslušníkem j -té věkové třídy. Ještě připomeneme konvenci

$$l_1 = \prod_{q=1}^0 P_q = 1,$$

která v případě modelované populace vyjadřuje, že uvažujeme pouze živě narozené jedince.

Dekompozice projekční matice A na část T , popisující pravděpodobnosti přechodu do další věkové třídy (pravděpodobnosti, že jedinec z j -té věkové třídy přežije projekční interval), a část F , vyjadřující plodnosti, je tvaru

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

Fundamentální matici $N = \sum_{p=0}^{\infty} T^p = (I - T)^{-1}$ snadno najdeme Gaussovou eliminací; tato matice je tvaru

$$N = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ l_2 & 1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ l_3 & \frac{l_3}{l_2} & 1 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ l_{k-1} & \frac{l_{k-1}}{l_2} & \frac{l_{k-1}}{l_3} & \dots & 1 & 0 \\ l_k & \frac{l_k}{l_2} & \frac{l_k}{l_3} & \dots & \frac{l_k}{l_{k-1}} & 1 \end{pmatrix}.$$

Prvky matice T můžeme také vyjádřit jako

$$t_{ij} = \delta_{i-1,j} P_j = \delta_{i-1,j} \frac{l_i}{l_j},$$

kde $\delta_{i,j}$ je Kroneckerův symbol. Dále vypočítáme (nebo indukcí ověříme), že

$$(\mathbb{T}^a)_{ij} = \delta_{i-a,j} \frac{l_i}{l_j}. \quad (2.37)$$

Matice \mathbb{T}^a je nenulová pouze pro $a < k$. Fundamentální matice \mathbb{N} je tedy dána konečným součtem $\mathbb{N} = \sum_{p=0}^k \mathbb{T}^p$.

Ještě vyjádříme věkově specifické plodnosti podle 2.5.3. S využitím vztahu (2.37) dostaneme

$$(\mathbb{F}\mathbb{T}^a)_{ij} = \sum_{p=1}^k (\delta_{i,1} F_p) \left(\delta_{p-a,j} \frac{l_p}{l_j} \right) = \delta_{i,1} F_{j+a} \frac{l_{j+a}}{l_j}, \quad (\mathbf{1}^\top \mathbb{T}^a)_j = \sum_{p=1}^k \delta_{p-a,j} \frac{l_p}{l_j} = \frac{l_{j+a}}{l_j},$$

takže

$$(\Phi(a))_{ij} = \delta_{i,1} F_{j+a}.$$

Věkově specifická plodnost vyjadřuje očekávaný počet potomků, které v době po uplynutí j časových jednotek „vyprodukuje“ během jednotkového času jedinec, který má v současnosti věk a .

2.6.1 Čistá míra reprodukce

Bezprostředně vidíme, že

$$\mathbb{F}\mathbb{N} = \begin{pmatrix} \sum_{p=1}^k F_p l_p & \sum_{p=2}^k F_p l_p / l_2 & \sum_{p=3}^k F_p l_p / l_3 & \dots & \sum_{p=k-1}^k F_p l_p / l_{k-1} & F_k \\ 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

Tato matice má jediné nenulové vlastní číslo

$$\sum_{p=1}^k F_p l_p = (\mathbb{F}\mathbb{N})_{11}; \quad (2.38)$$

to je podle obou definic v 2.5.3 čistá míra reprodukce R_0 . Výraz

$$F_j l_j, \quad (2.39)$$

tedy jeden sčítanec ze sumy na levé straně rovnosti, se nazývá *fertilitní funkce*.

Fertilitní funkci lze interpretovat jako počet potomků jedince věku $j - 1$ vážený pravděpodobností, že se jedinec takového věku dožije. Jinak řečeno, jako očekávaný počet potomku, které novorozenec vyprodukuje ve věku $j - 1$. Čistá míra reprodukce R_0 pak představuje očekávaný počet potomků jedince za jeho celý život.

Výraz (2.39) ale také vyjadřuje počet potomků jednoho jedince věku $j - 1$, kteří se dožili alespoň věku, který měl jejich rodič v době jejich narození. Při této interpretaci je čistá míra reprodukce R_0 poměrem, v jakém generace potomků nahradí generaci svých rodičů.

2.6.2 Očekávaná doba dožití

Budeme využívat výsledky odvozené v 2.5.2. Náhodná veličina τ_i vyjadřuje dobu dožití jedince z věkové třídy i , tj. jedince, jehož věk a je z intervalu $[i - 1, i)$. Její střední hodnota, tedy očekávaná doba dožití takového jedince, je dána součtem prvků i -tého sloupce fundamentální matice \mathbf{N}

$$\mathbb{E} \tau_i = \mathbb{E} \tau_{a+1} = \sum_{p=i}^k \frac{l_p}{l_i} = \sum_{j=1}^{k-a} \frac{l_{a+j}}{l_{a+1}}.$$

Očekávaný věk e_a , kterého se dožije jedinec, který již dosáhl věku a , je dán výrazem

$$e_a = \mathbb{E} \tau_{a+1} - 1 = \sum_{j=1}^{k-a} \frac{l_{a+j}}{l_{a+1}} - 1 = \sum_{j=2}^{k-a} \frac{l_{a+j}}{l_{a+1}} = \sum_{j=2}^{k-a} \prod_{q=a+1}^{a+j-1} P_q.$$

Tato veličina je v demografické literatuře nazývána *střední délka života ve věku a* , nebo *očekávaná doba dožití ve věku a* .

Vypočítáme také rozptyl doby dožití τ_j jedince z věkové třídy j :

$$\left((\mathbf{N}^2)^T \mathbf{1} \right)_j = \sum_{i=1}^k (\mathbf{N}^2)_{ij} = \sum_{i=1}^k \left(\sum_{t=1}^{\infty} t \mathbf{T}^{t-1} \right)_{ij} = \sum_{i=1}^k \sum_{t=1}^{\infty} t \delta_{i-t+1,j} \frac{l_i}{l_j} = \sum_{i=j}^k (i - j + 1) \frac{l_i}{l_j},$$

$$\left(\mathbf{N}^T \mathbf{1} \right)_j = \sum_{i=1}^k (\mathbf{N})_{ij} = \sum_{i=1}^k \sum_{t=0}^{\infty} (\mathbf{T})_{ij} = \sum_{i=1}^k \sum_{t=0}^{\infty} \delta_{i-t,j} \frac{l_i}{l_j} = \sum_{i=j}^k \frac{l_i}{l_j},$$

$$\begin{aligned} \text{var } \tau_j &= \left((2\mathbf{N}^2 - \mathbf{N})^T \mathbf{1} \right)_j - \left((\mathbf{N}^T \mathbf{1})_j \right)^2 = \sum_{i=j}^k (2 + 2i - 2j - 1) \frac{l_i}{l_j} - \left(\sum_{i=j}^k \frac{l_i}{l_j} \right)^2 = \\ &= 1 + \sum_{i=j+1}^k (1 + 2i - 2j) \frac{l_i}{l_j} - \left(1 + \sum_{i=j+1}^k \frac{l_i}{l_j} \right)^2 = \\ &= \sum_{i=j+1}^k (1 + 2i - 2j) \frac{l_i}{l_j} - 2 \sum_{i=j+1}^k \frac{l_i}{l_j} - \left(\sum_{i=j+1}^k \frac{l_i}{l_j} \right)^2 = \\ &= 2 \sum_{i=j+1}^k i \frac{l_i}{l_j} - (2j + 1) \sum_{i=j+1}^k \frac{l_i}{l_j} - \left(\sum_{i=j+1}^k \frac{l_i}{l_j} \right)^2 = \\ &= 2 \sum_{i=j}^{k-1} i \frac{l_{i+1}}{l_j} - (2j - 1) \sum_{i=j}^{k-1} \frac{l_{i+1}}{l_j} - \left(\sum_{i=j}^{k-1} \frac{l_{i+1}}{l_j} \right)^2. \end{aligned}$$

Rozptyl dožití ve věku a tedy je

$$\text{var } \tau_{a+1} = 2 \sum_{i=a+1}^{k-1} i \frac{l_{i+1}}{l_{a+1}} - (2j - 1) \sum_{i=a+1}^{k-1} \frac{l_{i+1}}{l_{a+1}} - \left(\sum_{i=a+1}^{k-1} \frac{l_{i+1}}{l_{a+1}} \right)^2.$$

Zejména *střední délka života (očekávané dožití při narození e_0 , life expectancy)* a rozptyl dožití při narození jsou

$$e_0 = \sum_{j=2}^k l_j = \sum_{j=2}^k \prod_{q=1}^{j-1} P_q$$

$$\text{var } \tau_1 = 2 \sum_{i=1}^{k-1} i l_{i+1} - \sum_{i=1}^{k-1} l_{i+1} - \left(\sum_{i=1}^{k-1} l_{i+1} \right)^2 = 2 \sum_{i=1}^{k-1} i \prod_{q=1}^i P_q - \sum_{i=1}^{k-1} \prod_{q=1}^i P_q - \left(\sum_{i=1}^{k-1} \prod_{q=1}^i P_q \right)^2.$$

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 uplynutí zůstane naživu polovina jedinců z původního rozsahu. Přesněji řečeno, pravděpodobnost, že jedinec, který se dožil věku a , bude žít ještě po uplynutí doby ϵ_a je nejvýše $\frac{1}{2}$; pravděpodobnost, že bude žít před uplynutím této doby je však větší než $\frac{1}{2}$. Tedy

$$\frac{l_{a+\epsilon_a}}{l_{a+1}} \leq \frac{1}{2} < \frac{l_{a+\epsilon_a-1}}{l_{a+1}}.$$

Pravděpodobnou délku života ve věku a můžeme vyjádřit formulí

$$\begin{aligned} \epsilon_a &= \min \{ j : j = 0, 1, \dots, k-a, 2l_{a+j} \leq l_{a+1} \} = \\ &= \min \left\{ j : j = 0, 1, \dots, k-a, \prod_{q=a+1}^{a+j} P_q \leq \frac{1}{2} \right\}. \end{aligned}$$

Normální délka života ve věku a označovaná ϑ_a je doba, po jejímž uplynutí je úmrtí nejpravděpodobnější. Pravděpodobnost, že jedinec, který se dožil věku a , bude žít právě j dalších časových jednotek, je

$$\frac{l_{a+1+j}}{l_{a+1}} - \frac{l_{a+1+j+1}}{l_{a+1}},$$

tj. pravděpodobnost, že bude žít j období, ale dalšího se již nedožije. Normální délku života ve věku a tedy můžeme vyjádřit formulí

$$\vartheta_a = \arg \max \left\{ \frac{l_{a+1+j} - l_{a+2+j}}{l_{a+1}} : j = 0, 1, \dots, k-a-1 \right\}.$$

2.6.3 Růstový koeficient, stabilizovaná struktura a reprodukční hodnoty

Růstový koeficient populace je dominantní vlastní hodnota λ_1 matice \mathbf{A} , stabilizovaná struktura je příslušný vlastní vektor $\mathbf{w} = (w_1, w_2, \dots, w_k)^T$. Získáme je řešením homogenní soustavy lineárních rovnic

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

Rozepíšeme ji do složek,

$$\begin{aligned}
 F_1 w_1 + F_2 w_2 + F_3 w_3 + \dots + F_k w_k &= \lambda_1 w_1 \\
 P_1 w_1 &= \lambda_2 w_2 \\
 P_2 w_2 &= \lambda_3 w_3 \\
 P_3 w_3 &= \lambda_4 w_4 \\
 &\vdots \\
 P_{k-1} w_{k-1} &= \lambda_k w_k
 \end{aligned} \tag{2.40}$$

Ze druhé až poslední rovnice postupně vypočítáme

$$\begin{aligned}
 w_2 &= \lambda_1^{-1} P_1 w_1 = \lambda_1^{-1} l_1 w_1, \\
 w_3 &= \lambda_1^{-1} P_2 w_2 = \lambda_1^{-2} P_2 l_2 w_1 = \lambda_1^{-2} l_3 w_1, \\
 &\dots \\
 w_j &= \lambda_1^{1-j} l_j w_1, \\
 &\dots \\
 w_k &= \lambda_1^{1-k} l_k w_1.
 \end{aligned} \tag{2.41}$$

Takto vyjádřené složky vektoru w dosadíme do první z rovnic (2.40),

$$\sum_{p=1}^k F_p \lambda_1^{1-p} l_p w_1 = \lambda_1 w_1$$

a po úpravě dostaneme *charakteristickou rovnici Leslieho matice*¹

$$\sum_{p=1}^k \lambda^{-p} F_p l_p = 1. \tag{2.42}$$

Nenulové vlastní hodnoty matice A jsou řešením této rovnice. Její stranu můžeme považovat za funkci proměnné λ ,

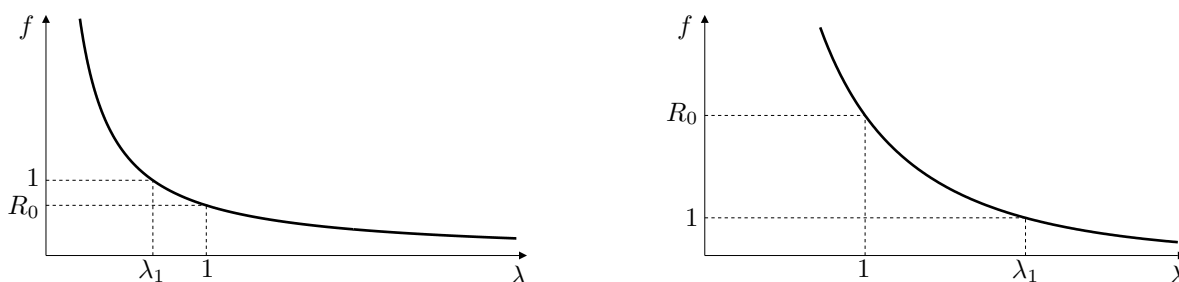
$$f(\lambda) = \sum_{p=1}^k \lambda^{-p} F_p l_p.$$

Při tomto označení je $f(1) = R_0$ podle (2.38). Dále $\lim_{\lambda \rightarrow 0^+} f(\lambda) = \infty$, $\lim_{\lambda \rightarrow \infty} f(\lambda) = 0$ a

$$f'(\lambda) = - \sum_{p=1}^k (p F_p l_p) \lambda^{-p-1} < 0$$

pro $\lambda > 0$. To znamená, že na intervalu $(0, \infty)$ funkce klesá od nekonečna k nule, takže rovnice (2.42) 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.

¹Tato rovnice bývá v literatuře také nazývána Eulerova rovnice, Lotkova rovnice nebo Eulerova-Lotkova rovnice.



Obrázek 2.1: Grafické řešení rovnice (2.42) — charakteristické rovnice Leslieho matice. Vlevo: čistá míra reprodukce $R_0 < 1$ (vymírající populace), vpravo: $R_0 > 1$ (rostoucí populace).

Můžeme tedy formulovat první závěr: *Je-li*

$$R_0 = \sum_{p=1}^k F_p l_p > 1,$$

pak populace roste, je-li $R_0 < 1$, pak populace vymírá. Pokud $R_0 = 1$ a populace je strukturně stabilizovaná, pak se její velikost v průběhu času nemění.

Složky vlastního vektoru \mathbf{w} mají vyjadřovat relativní zastoupení věkových tříd strukturně stabilizované populace, tedy $\|\mathbf{w}\|_1 = 1$. Do této rovnosti dosadíme vyjádření (2.41),

$$1 = \sum_{q=1}^k w_q = w_1 \sum_{q=1}^k \lambda_1^{1-q} l_q,$$

a vyjádříme první složku vektoru \mathbf{w} . Dostaneme tak vyjádření stabilizované věkové struktury

$$\mathbf{w} = \frac{1}{\sum_{q=1}^k \lambda_1^{1-q} l_q} \left(1, \lambda_1^{-1} l_2, \lambda_1^{-2} l_3, \dots, \lambda_1^{1-j} l_j, \dots, \lambda_1^{1-k} l_k \right)^T, \quad w_j = \frac{l_j}{\sum_{q=1}^k \lambda_1^{j-q} l_q}. \quad (2.43)$$

Odtud je vidět, že pokud $\lambda_1 \geq 1$, pak

$$w_1 \geq w_2 \geq \dots \geq w_k.$$

Tyto nerovnosti jsou tedy nutnou podmínkou k tomu, aby strukturně stabilizovaná populace nevymírala. Dostáváme tak další závěr: *je-li některá věková třída ve strukturně stabilizované populaci početnější než věková třída mladších jedinců, pak populace vymírá.*

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

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

Rozepíšeme ji do složek

$$\begin{array}{rcl}
 F_1 v_1 + P_1 v_2 & & = \lambda_1 v_1, \\
 F_1 v_1 & + P_2 v_3 & = \lambda_1 v_2, \\
 \vdots & \ddots & \vdots \\
 F_{k-2} v_1 & & + P_{k-2} v_{k-1} = \lambda_1 v_{k-2}, \\
 F_{k-1} v_1 & & + P_{k-1} v_k = \lambda_1 v_{k-1}, \\
 F_k v_1 & & = \lambda_1 v_k.
 \end{array}$$

Postupně z poslední až druhé rovnice vypočítáme

$$\begin{aligned}
 v_k &= \lambda_1^{-1} F_k v_1, \\
 v_{k-1} &= \lambda_1^{-1} (F_{k-1} v_1 + P_{k-1} v_k) = \lambda_1^{-1} F_{k-1} v_1 + \lambda_1^{-2} F_k P_{k-1} v_1, \\
 v_{k-2} &= \lambda_1^{-1} (F_{k-2} v_1 + P_{k-2} (\lambda_1^{-1} F_{k-1} v_1 + \lambda_1^{-2} F_k P_{k-1} v_1)) = v_1 \sum_{p=k-2}^k \lambda_1^{k-3-p} F_p \prod_{q=k-2}^{p-1} P_q, \\
 &\dots \\
 v_i &= v_1 \sum_{p=i}^k \lambda_1^{i-1-p} F_p \prod_{q=i}^{p-1} P_q = v_1 \sum_{p=i}^k F_p l_p \frac{\lambda_1^{i-1-p}}{l_i}, \\
 &\dots \\
 v_2 &= v_1 \sum_{p=2}^k F_p l_p \frac{\lambda_1^{1-p}}{l_2}.
 \end{aligned}$$

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

$$v_i = \sum_{p=i}^k F_p l_p \frac{\lambda_1^{i-1-p}}{l_i}. \quad (2.44)$$

Povšimněme si, že při tomto vyjádření je $v_1 = 1$, neboť hodnota λ_1 splňuje charakteristickou rovnici (2.42).

Porovnáním s (2.39) vidíme, že reprodukční hodnota i -té věkové třídy je součtem fertilitních funkcí do 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, kdy dosahují pohlavní dospělosti. Tedy že existuje index m , $1 < m < k$, takový, že

$$F_1 = F_2 = \dots = F_m = 0 < F_{m+1}.$$

Dále předpokládejme, že populace nevymírá, tj. $\lambda_1 \geq 1$. V takovém případě pro $i \leq m$ platí

$$v_i = \sum_{p=m+1}^k F_p l_p \frac{\lambda_1^{i-1-p}}{l_i} < \sum_{p=m+1}^k F_p l_p \frac{\lambda_1^{i-1-p}}{l_{i+1}} = v_{i+1}.$$

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

2.6.4 Citlivost růstového koeficientu na plodnost a přežívání

Nechť λ_1 je dominantní vlastní hodnota Leslieho matice A (kladné řešení charakteristické rovnice (2.42)), w a v příslušný pravý a levý vlastní vektor. Složky (nenormovaných) vlastních vektorů w a v jsou dány rovnostmi (2.41) a (2.44), tj.

$$w_j = \lambda_1^{1-j} l_j, \quad v_j = \frac{\lambda_1^{j-1}}{l_j} \sum_{p=j}^k \lambda_1^{-p} F_p l_p.$$

Nenulové prvky matice A jsou $a_{1j} = F_j$ a $a_{j+1,j} = P_j$. Proto podle rovnosti (2.28) platí

$$\begin{aligned} \frac{\partial \lambda_1}{\partial F_j} &= \frac{\partial \lambda_1}{\partial a_{1j}} = \frac{v_1 w_j}{v^T w} = \frac{\lambda_1^{1-j} l_j}{v^T w}, \\ \frac{\partial \lambda_1}{\partial P_j} &= \frac{\partial \lambda_1}{\partial a_{j+1,j}} = \frac{v_{j+1} w_j}{v^T w} = \frac{\lambda_1^{1-j} l_j \frac{\lambda_1^j}{l_{j+1}} \sum_{p=j+1}^k \lambda_1^{-p} F_p l_p}{v^T w} = \frac{\lambda_1 \sum_{p=j+1}^k \lambda_1^{-p} F_p l_p}{P_j v^T w}. \end{aligned}$$

Nyní můžeme porovnávat citlivosti růstového koeficientu na jednotlivé parametry modelované populace.

Nejprve porovnáme citlivosti růstového koeficientu na plodnosti v sousedních věkových třídách:

$$\frac{\frac{\partial \lambda_1}{\partial F_j}}{\frac{\partial \lambda_1}{\partial F_{j+1}}} = \frac{\lambda_1^{1-j} l_j}{\lambda_1^{-j} l_{j+1}} = \frac{\lambda_1}{P_j}.$$

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.

Dále porovnáme citlivosti růstového koeficientu na pravděpodobnosti přežití v sousedních věkových třídách:

$$\frac{\frac{\partial \lambda_1}{\partial P_j}}{\frac{\partial \lambda_1}{\partial P_{j+1}}} = \frac{\lambda_1 \sum_{p=j+1}^k \lambda_1^{-p} F_p l_p}{P_j} \frac{P_{j+1}}{\lambda_1 \sum_{p=j+2}^k \lambda_1^{-p} F_p l_p} = \frac{P_{j+1}}{P_j} \left(\frac{\lambda_1^{-j-1} F_{j+1} l_{j+1}}{\sum_{p=j+2}^k \lambda_1^{-p} F_p l_p} + 1 \right) \geq \frac{P_{j+1}}{P_j}, \quad (2.45)$$

v případě $F_{j+1} > 0$ je poslední nerovnost ostrá. U přírodních populací pravděpodobnost přežití nedospělých jedinců roste s věkem, tj. největší úmrtnost mají novorozenci a úmrtnost s věkem až do dosažení plodnosti klesá, $P_1 < P_2 < \dots < P_m$ pro nějaké m vyjadřující věk dosažení plodnosti. V takovém případě je

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

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

Uvažujme populaci, u níž se plodnosti dosahuje až v jistém věku, tj. takovou, pro níž existuje $m > 1$, že $F_j = 0$ pro $j \leq m$ a $F_j > 0$ pro $j > m$. Pak v nerovnosti (2.45) pro $j \leq m$ nastane rovnost a pro $j > m$ je nerovnost ostrá. Z tohoto pozorování můžeme odvodit rovnosti a nerovnosti tvaru

$$\frac{P_j}{\lambda_1} \frac{\partial \lambda_1}{P_j} = \frac{P_{j+1}}{\lambda_1} \frac{\partial \lambda_1}{P_{j+1}}, \quad j = 1, 2, \dots, m-1, \quad \frac{P_j}{\lambda_1} \frac{\partial \lambda_1}{P_j} > \frac{P_{j+1}}{\lambda_1} \frac{\partial \lambda_1}{P_{j+1}}, \quad j = m, m+1, \dots, k,$$

neboť $\lambda_1 > 0$. Výrazy v těchto relacích vyjadřují pružnosti růstového koeficientu vzhledem k pravděpodobnosti přežívání. Vidíme tedy, že *pružnost růstového koeficientu vzhledem k pravděpodobnosti přežití u plodných skupin s věkem klesá, u nedospělých tato pružnost na věku nezávisí.*

Nakonec ještě porovnáme citlivost růstového koeficientu na plodnost a přežívání:

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

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.

Standardně volíme $v_1 = 1$. Můžeme tedy uvést alternativní interpretaci reprodukční hodnoty věkově strukturované populace: *reprodukční hodnota věkové třídy vyjadřuje poměr citlivosti růstového koeficientu na přežívání a na plodnost věkové třídy předchozí.*

2.6.5 Průměrný věk

Uvažujme populaci se stabilizovanou věkovou strukturou. Nejprve určíme její charakteristiky podle (2.34). S využitím (2.37) a (2.41) postupně vypočítáme

$$\sum_{a=1}^{\infty} a \lambda_1^{-a} (\mathbf{T}^a)_{i1} = \sum_{a=1}^{\infty} a \lambda_1^{-a} \delta_{i-a,1} \frac{l_i}{l_1} = (i-1) \lambda_1^{1-a} l_i,$$

$$(\mathbf{T}^a \mathbf{e}_1)_i = \sum_{p=1}^k \delta_{i-a,p} \frac{l_i}{l_p} \delta_{p,1} = \delta_{i-a,1} \frac{l_i}{l_{i-a}},$$

$$\mathbf{1}^T \mathbf{T}^a \mathbf{e}_1 = \sum_{i=1}^k (\mathbf{T}^a \mathbf{e}_1)_i = \sum_{i=1}^k \delta_{i-a,1} \frac{l_i}{l_{i-a}} = l_{a+1},$$

$$\sum_{i=1}^k i (\mathbf{T}^a \mathbf{e}_1)_i = \sum_{i=1}^k i \delta_{i-a,1} \frac{l_i}{l_{i-a}} = (a+1) l_{a+1}.$$

Odtud dostaneme

$$\mathbf{E} A_i = i - 1, \quad \mathbf{E} C_a = a + 1.$$

Tyto výsledky samozřejmě nedávají žádné nové informace. Pouze ověřují, že členění populace do věkových tříd odpovídá konstrukci projekční matice – ve třídě i jsou jedinci věku $i - 1$, jedinci věku a jsou ve třídě $a + 1$; zejména ve třídě 1 jsou novorozenci.

Dále určíme průměrný věk při úmrtí. Pro zjednodušení zápisu nejprve zavedeme parametr $P_k = 0$. Tato konvence odpovídá modelované skutečnosti, že ve třídě k jsou jedinci nejvyššího možného věku. Nyní vypočítáme

$$(\mathbf{T}\mathbf{w})_i = \sum_{p=1}^k \delta_{i-1,p} \frac{l_i}{l_p} w_p = \begin{cases} P_{i-1} w_{i-1}, & 2 \leq i \leq k, \\ 0, & \text{jinak,} \end{cases}$$

$$\mathbf{1}^\top (\mathbf{I} - \mathbf{T}) \mathbf{w} = \sum_{i=1}^k w_i - \sum_{i=2}^{k+1} w_{i-1} P_{i-1} = \sum_{i=1}^k (1 - P_i) w_i = w_1 \sum_{i=1}^k \lambda_1^{1-i} (1 - P_i) l_i,$$

$$\mathbf{1}^\top (\mathbf{I} - \mathbf{T}) \mathbf{T}^a \mathbf{e}_1 = \sum_{i=1}^k \delta_{i-a,1} \frac{l_i}{l_{i-a}} - \sum_{i=1}^k \delta_{i-a-1,1} \frac{l_i}{l_{i-a-1}} = \begin{cases} l_{a+1} - l_{a+2}, & 0 \leq a \leq k-1, \\ 0, & \text{jinak,} \end{cases}$$

$$\begin{aligned} \sum_{a=1}^{\infty} a \lambda_1^{-a} \mathbf{1}^\top (\mathbf{I} - \mathbf{T}) \mathbf{T}^a \mathbf{e}_1 &= \sum_{a=1}^{k-1} a \lambda_1^{-a} (l_{a+1} - l_{a+2}) = \\ &= \sum_{a=1}^{k-1} a \lambda_1^{-a} (1 - P_{a+1}) l_{a+1} = \sum_{a=1}^k (a-1) \lambda_1^{1-a} (1 - P_a) l_a. \end{aligned}$$

Dosazením do rovnosti (2.35) dostaneme

$$ED = \frac{\sum_{a=1}^k (a-1) \lambda_1^{1-a} (1 - P_a) l_a}{\sum_{i=1}^k \lambda_1^{1-i} (1 - P_i) l_i} = \frac{\sum_{a=1}^k a \lambda_1^{-a} (1 - P_a) l_a}{\sum_{a=1}^k \lambda_1^{-a} (1 - P_a) l_a} - 1.$$

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

$$\mathbf{n}(0), \mathbf{n}(1), \mathbf{n}(2), \dots, \mathbf{n}(T).$$

Přitom je populace složena z k tříd, tj. vektory $\mathbf{n}(t)$, $t = 0, 1, \dots, T$ jsou k -rozměrné.

U první metody – regresní – obecně nebudeme o projekční matici A předpokládat nic 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 obtížné řešitelné problémy při interpretaci výsledků.

Druhá 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 živočichů se přitom jedná o triviální informaci.

Třetí metoda – maximální věrohodnosti – explicitně o tvaru projekční matice nic nepředpokládá. Tato metoda navíc identifikuje nejen prvky projekční matice ale také prvky kovarianční matice, která vyjadřuje rozptyly velikostí jednotlivých tříd populace v jednom okamžiku a jejich možné závislosti (korelace).

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

$$n_i(t + 1) = \sum_{j=1}^k a_{ij} n_j(t) + \varepsilon_i(t), \quad i = 1, 2, \dots, k, \quad t = 0, 1, 2, \dots, T - 1.$$

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,

$$\begin{pmatrix} n_i(1) \\ n_i(2) \\ \vdots \\ n_i(T) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} n_1(0) & n_2(0) & \dots & n_k(0) \\ n_1(1) & n_2(1) & \dots & n_k(1) \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ n_1(T-1) & n_2(T-1) & \dots & n_k(T-1) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a_{i1} \\ a_{i2} \\ \vdots \\ a_{ik} \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \varepsilon_i(0) \\ \varepsilon_i(1) \\ \vdots \\ \varepsilon_i(T-1) \end{pmatrix},$$

$i = 1, 2, \dots, k.$

Označíme

$$\mathbf{N} = \begin{pmatrix} n_1(0) & n_2(0) & \dots & n_k(0) \\ n_1(1) & n_2(1) & \dots & n_k(1) \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ n_1(T-1) & n_2(T-1) & \dots & n_k(T-1) \end{pmatrix}$$

a přepíšeme všechny rovnosti jako jednu rovnost maticovou,

$$\begin{pmatrix} n_1(1) \\ \vdots \\ n_1(T) \\ n_2(1) \\ \vdots \\ n_2(T) \\ \vdots \\ n_k(1) \\ \vdots \\ n_k(T) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathbf{N} & \mathbf{O} & \dots & \mathbf{O} \\ \mathbf{O} & \mathbf{N} & \dots & \mathbf{O} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \mathbf{O} & \mathbf{O} & \dots & \mathbf{N} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a_{11} \\ \vdots \\ a_{1k} \\ a_{21} \\ \vdots \\ a_{2k} \\ \vdots \\ a_{k1} \\ \vdots \\ a_{kk} \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \varepsilon_1(0) \\ \vdots \\ \varepsilon_1(T-1) \\ \varepsilon_2(0) \\ \vdots \\ \varepsilon_2(T-1) \\ \vdots \\ \varepsilon_k(0) \\ \vdots \\ \varepsilon_k(T-1) \end{pmatrix}.$$

Vektor na levé straně rovnosti označíme \mathbf{y} , vektor chyb (vektor za znakem +) označíme $\boldsymbol{\varepsilon}$. Předchozí rovnost nyní můžeme přepsat do tvaru

$$\mathbf{y} = (\mathbf{I} \otimes \mathbf{N}) \text{vec}(\mathbf{A}^\top) + \boldsymbol{\varepsilon},$$

nebo při označení $\mathbf{X} = \mathbf{I} \otimes \mathbf{N}$, $\boldsymbol{\beta} = \text{vec}(\mathbf{A}^\top)$ ještě stručněji

$$\mathbf{y} = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \boldsymbol{\varepsilon}. \quad (3.1)$$

Vektor \mathbf{y} a matici \mathbf{X} známe z pozorování. Vektor $\boldsymbol{\beta}$ je vektorem neznámých parametrů, složek projekční matice \mathbf{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

$$\hat{\boldsymbol{\beta}} = (\mathbf{X}^\top \mathbf{X})^{-1} \mathbf{X}^\top \mathbf{y}. \quad (3.2)$$

Tato formule byla ovšem odvozena za předpokladu, že nezávisle proměnné (tj. složky „matice plánu“ \mathbf{X}) jsou nenáhodné veličiny (nejsou zatíženy chybou). To však v rovnosti (3.1) neplatí, matice \mathbf{X} obsahuje tytéž složky, které jsou také složkami vektoru \mathbf{y} . Z tohoto důvodu

není korektní parametry β 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 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

$$\begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{pmatrix} (t+1) = \begin{pmatrix} 0 & 0 & F \\ P_1 & Q_2 & 0 \\ 0 & P_2 & Q_3 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{pmatrix} (t). \quad (3.3)$$

Tuto rovnici můžeme přepsat v jednotlivých složkách jako systém

$$\begin{aligned} n_1(t+1) &= F n_3(t) & n_3(t)F \\ n_2(t+1) &= P_1 n_1(t) + Q_2 n_2(t) & = n_1(t)P_1 + n_2(t)Q_2 \\ n_3(t+1) &= P_2 n_2(t) + Q_3 n_3(t) & = n_2(t)P_2 + n_3(t)Q_3 \end{aligned}$$

nebo v jiném maticovém tvaru

$$\begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{pmatrix} (t+1) = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & n_3(t) & 0 \\ n_1(t) & n_2(t) & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & n_2(t) & 0 & n_3(t) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} P_1 \\ Q_2 \\ P_2 \\ F \\ Q_3 \end{pmatrix}. \quad (3.4)$$

Matici na pravé straně této rovnice označíme $M(t)$, vektor označíme \mathbf{p} a rovnici zapíšeme stručně jako

$$\mathbf{n}(t+1) = M(t)\mathbf{p}, \quad t = 0, 1, 2, \dots, T-1.$$

Tyto rovnice můžeme zapsat jako jednu

$$\begin{pmatrix} \mathbf{n}(1) \\ \mathbf{n}(2) \\ \vdots \\ \mathbf{n}(T) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} M(0) \\ M(1) \\ \vdots \\ M(T-1) \end{pmatrix} \mathbf{p};$$

$3T$ -rozměrný vektor na levé straně označíme \mathbf{z} , matici typu $3T \times 6$ na pravé straně označíme M a dostaneme

$$\mathbf{z} = M\mathbf{p}.$$

Složky vektoru \mathbf{z} a složky matice M jsou měřené hodnoty, vektor \mathbf{p} je tvořen parametry, které chceme odhadnout. Pokud by se populace vyvíjela přesně podle modelu (3.3) a pozorování by nebyla zatížena chybou, platilo by podle předchozí rovnosti $\mathbf{z} - M\mathbf{p} = \mathbf{o}$, neboli $\|\mathbf{z} - M\mathbf{p}\| = 0$. Proto za odhady parametrů \mathbf{p} vezmeme takové, které minimalizují normu vektoru $\mathbf{z} - M\mathbf{p}$; 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

$$0 \leq F, \quad 0 \leq P_1 \leq 1, \quad 0 \leq P_2 \leq 1, \quad 0 \leq Q_2 \leq 1, \quad 0 \leq Q_3 \leq 1, \quad P_2 + Q_2 \leq 1.$$

Tyto nerovnosti přepíšeme v maticovém tvaru

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & -1 & 0 \\ -1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & -1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & -1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & -1 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \\ 0 & 1 & 1 & 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} P_1 \\ Q_2 \\ P_2 \\ F \\ Q_3 \end{pmatrix} \leq \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \\ 0 \\ 1 \\ 0 \\ 1 \\ 0 \\ 1 \\ 1 \end{pmatrix}. \quad (3.5)$$

Matici na levé straně označíme C , vektor na pravé straně označíme \mathbf{b} a dostaneme podmínky ve tvaru

$$C\mathbf{p} \leq \mathbf{b}.$$

Celkem tak dostáváme, že odhad parametrů \mathbf{p} můžeme hledat tak, že najdeme minimum normy vektoru $\mathbf{z} - M\mathbf{p}$ za podmínky (3.5), stručně

$$\hat{\mathbf{p}} = \operatorname{argmin} \left\{ \|\mathbf{z} - M\mathbf{p}\|_2^2 : C\mathbf{p} \leq \mathbf{b} \right\}.$$

V obecném případě uvažujeme populaci vyvíjející se podle rovnice

$$\mathbf{n}(t+1) = A\mathbf{n}(t), \quad (3.6)$$

která odpovídá rovnici (3.3) z úvodního příkladu a kterou můžeme přepsat ve tvaru

$$\mathbf{n}(t+1) = \left(\mathbf{n}(t)^\top \otimes \mathbf{I} \right) \operatorname{vec} A, \quad (3.7)$$

kde \mathbf{I} je jednotková matice řádu k (viz výpočet na str. 18). Označíme-li $N(t) = \mathbf{n}(t)^\top \otimes \mathbf{I}$, můžeme tuto rovnost zapsat stručněji,

$$\mathbf{n}(t+1) = N(t) \operatorname{vec} A. \quad (3.8)$$

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 $\operatorname{vec} A$ tedy obsahuje pouze l nenulových prvků. Je-li j -tá složka vektoru $\operatorname{vec} A$ rovna nule, pak každý prvek z j -tého sloupce matice $N(t)$ je při násobení v předchozí rovnosti násoben nulou. To znamená, že j -tý sloupec matice $N(t)$ k výsledku ničím nepřispívá, je zbytečný. Tato úvaha vede k tomu, že můžeme snížit dimenzi problému. Vektor $\operatorname{vec} A$ nahradíme vektorem \mathbf{p} , který obsahuje nenulové prvky vektoru $\operatorname{vec} A$, matici $N(t)$ nahradíme maticí $M(t)$, která vznikne z matice $N(t)$ tak, že v ní vynecháme všechny

sloupce, které odpovídají nulovým prvkům vektoru $\text{vec } A$; v úvodním příkladu se jednalo o rovnici (3.4). Rovnosti (3.8) tedy přepíšeme ve tvaru

$$\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{M}(t)\mathbf{p}, \quad t = 0, 1, 2, \dots, T-1, \quad (3.9)$$

nebo souhrnně

$$\begin{pmatrix} \mathbf{n}(1) \\ \mathbf{n}(2) \\ \vdots \\ \mathbf{n}(T) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathbf{M}(0) \\ \mathbf{M}(1) \\ \vdots \\ \mathbf{M}(T-1) \end{pmatrix} \mathbf{p}.$$

Vektor na levé straně označíme \mathbf{z} , matici na pravé straně označíme \mathbf{M} a dostaneme

$$\mathbf{z} = \mathbf{M}\mathbf{p}. \quad (3.10)$$

Vektor \mathbf{z} i matice \mathbf{M} jsou složeny z pozorovaných hodnot, vektor \mathbf{p} je l -ticí parametrů, které chceme odhadnout. Pokud by se vývoj populace přesně řídil modelem (3.6), pak by podle rovnosti (3.10) platilo $\mathbf{z} - \mathbf{M}\mathbf{p} = \mathbf{o}$. Tato úvaha vede k tomu, že za odhady parametrů \mathbf{p} vezmeme takové hodnoty, aby norma vektoru $\mathbf{z} - \mathbf{M}\mathbf{p}$ byla co nejmenší.

Platí

$$\begin{aligned} \|\mathbf{z} - \mathbf{M}\mathbf{p}\|_2^2 &= (\mathbf{z} - \mathbf{M}\mathbf{p})^\top (\mathbf{z} - \mathbf{M}\mathbf{p}) = \mathbf{z}^\top \mathbf{z} - \mathbf{z}^\top \mathbf{M}\mathbf{p} - \mathbf{p}^\top \mathbf{M}^\top \mathbf{z} + \mathbf{p}^\top \mathbf{M}^\top \mathbf{M}\mathbf{p} = \\ &= \mathbf{z}^\top \mathbf{z} - 2\mathbf{z}^\top \mathbf{M}\mathbf{p} + \mathbf{p}^\top \mathbf{M}^\top \mathbf{M}\mathbf{p} = \mathbf{z}^\top \mathbf{z} + 2 \left(\frac{1}{2} \mathbf{p}^\top \mathbf{M}^\top \mathbf{M}\mathbf{p} - \mathbf{z}^\top \mathbf{M}\mathbf{p} \right). \end{aligned}$$

Hodnota $\mathbf{z}^\top \mathbf{z}$ nezávisí na parametrech, proto stačí minimalizovat výraz v závorce. Označíme

$$\mathbf{G} = \mathbf{M}^\top \mathbf{M}, \quad \mathbf{q} = \mathbf{M}^\top \mathbf{z}.$$

Pak je matice \mathbf{G} typu $l \times l$ a je symetrická. Hledáme vektor \mathbf{p} s nezápornými složkami tak, aby

$$\frac{1}{2} \mathbf{p}^\top \mathbf{G}\mathbf{p} - \mathbf{q}^\top \mathbf{p} \rightarrow \min. \quad (3.11)$$

Kromě nezápornosti musí složky vektoru \mathbf{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 (3.5) z úvodního příkladu obecně zapsat ve tvaru

$$\mathbf{C}\mathbf{p} \leq \mathbf{b}, \quad (3.12)$$

kde \mathbf{C} je vhodná matice a \mathbf{b} je vhodný vektor; matice \mathbf{C} má l sloupců, počet jejích a řádků je roven dimenzi vektoru \mathbf{b} .

Úloha (3.11), (3.12) je úlohou kvadratického programování v základním tvaru.

3.1.3 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,

$$n_i(t+1) = e^{\delta_i(t)} \sum_{j=1}^k a_{ij} n_j(t), \quad i = 1, 2, \dots, k, \quad t = 0, 1, 2, \dots, T-1. \quad (3.13)$$

O chybách budeme předpokládat, že v jednom každém časovém okamžiku jsou realizací náhodného vektoru z k -rozměrného normálního rozdělení se střední hodnotou \mathbf{o} a varianční maticí Σ ,

$$\boldsymbol{\delta}(t) = \begin{pmatrix} \delta_1(t) \\ \delta_2(t) \\ \vdots \\ \delta_k(t) \end{pmatrix} \sim N(\mathbf{o}, \Sigma) \quad (3.14)$$

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

$$m_i(t) = \ln n_i(t), \quad i = 1, 2, \dots, k, \quad t = 0, 1, 2, \dots, T,$$

neboli

$$\mathbf{m}(t) = \ln \mathbf{n}(t), \quad t = 0, 1, 2, \dots, T.$$

Poněvadž podle (3.13) 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 $\mathbf{n}(t-1)$ vektor $\mathbf{m}(t)$ realizací náhodného vektoru z k -rozměrného normálního rozdělení se střední hodnotou $\boldsymbol{\mu}(t)$,

$$(\boldsymbol{\mu}(t))_i = \ln \sum_{j=1}^k a_{ij} n_j(t-1), \quad t = 1, 2, \dots, T \quad (3.15)$$

a varianční maticí Σ . Z předpokládané nezávislosti chyb v různých časových okamžicích nyní plyne, že věrohodnostní funkce je tvaru

$$\begin{aligned} \mathcal{L}(\mathbf{A}, \Sigma) &= P(\mathbf{m}(1), \mathbf{m}(2), \dots, \mathbf{m}(T) | \mathbf{A}, \Sigma, \mathbf{m}(0)) = \prod_{t=1}^T P(\mathbf{m}(t) | \mathbf{A}, \Sigma, \mathbf{m}(t-1)) = \\ &= \prod_{t=1}^T \frac{1}{\sqrt{(2\pi)^k \det \Sigma}} \exp \left\{ -\frac{1}{2} (\mathbf{m}(t) - \boldsymbol{\mu}(t))^T \Sigma^{-1} (\mathbf{m}(t) - \boldsymbol{\mu}(t)) \right\}. \end{aligned}$$

Odtud dostaneme

$$\begin{aligned} -\ln \mathcal{L}(\mathbf{A}, \Sigma) &= \sum_{t=1}^T \frac{1}{2} \left(\ln(2\pi)^k + \ln \det \Sigma + (\mathbf{m}(t) - \boldsymbol{\mu}(t))^T \Sigma^{-1} (\mathbf{m}(t) - \boldsymbol{\mu}(t)) \right) = \\ &= \frac{Tk}{2} \ln 2\pi + \frac{1}{2} \left(-T \ln \det \Sigma^{-1} + \sum_{t=1}^T (\mathbf{m}(t) - \boldsymbol{\mu}(t))^T \Sigma^{-1} (\mathbf{m}(t) - \boldsymbol{\mu}(t)) \right). \end{aligned}$$

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

$$(\hat{A}, \hat{\Sigma}^{-1}) = \operatorname{argmin} \left(-T \ln \det \Sigma^{-1} + \sum_{t=1}^T (\mathbf{m}(t) - \boldsymbol{\mu}(t))^T \Sigma^{-1} (\mathbf{m}(t) - \boldsymbol{\mu}(t)) \right),$$

kde složky vektorů $\boldsymbol{\mu}(t)$, $t = 1, 2, \dots, T$ jsou dány rovnostmi (3.15) (a závisí tedy na matici A). Minimum hledáme nějakou iterační metodou, jako výchozí aproximaci můžeme použít odhad (3.2).

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 změny na nějaké méně příznivé.

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

$$\mathbf{n}(t) = N(t)\mathbf{w},$$

kde $N(t) = \sum_{j=1}^k n_j(t)$ je celková velikost populace a \mathbf{w} je normovaný vlastní vektor příslušný k dominantní vlastní hodnotě λ (růstovému koeficientu); normu v tomto případě používáme součtovou,

$$\|\mathbf{w}\|_1 = \sum_{j=1}^k w_j = 1.$$

3.2.1 Odhad růstového koeficientu

Předpokládejme, že máme změřenu velikost populace v časech t_i , $i = 1, 2, \dots, m$, tj. že známe hodnoty

$$N(t_1), N(t_2), \dots, N(t_m)$$

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

$$\ln N(t_i) = t_i \ln \lambda + \ln N(t_1) - t_1 \ln \lambda_1.$$

Tuto rovnost lze považovat za zobecněný lineární regresní model. Odhad parametru λ (hodnotu růstového koeficientu) je dán standardní formulí

$$\hat{\lambda} = \exp \left\{ \frac{m \sum_{i=1}^m t_i \ln N(t_i) - \sum_{i=1}^m t_i \sum_{i=1}^m \ln N(t_i)}{m \sum_{i=1}^m t_i^2 - \left(\sum_{i=1}^m t_i \right)^2} \right\}. \quad (3.16)$$

Pokud bychom měli nepřerušenu časovou řadu pozorování velikosti populace, tj. znali všechny hodnoty $N(0), N(1), \dots, N(T)$, lze výpočet odhadu růstového koeficientu zjednodušit na tvar

$$\hat{\lambda} = \exp \left\{ \frac{(T+1) \sum_{t=0}^T t \ln N(t) - \sum_{t=0}^T t \sum_{t=0}^T \ln N(t)}{(T+1) \sum_{t=0}^T t^2 - \left(\sum_{t=0}^T t \right)^2} \right\} = \exp \left\{ \frac{6 \sum_{t=0}^T (2t-T) \ln N(t)}{T(T+1)(T+2)} \right\}.$$

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

$$n_1(t), n_2(t), \dots, n_k(t)$$

pro nějaký čas t . Z tohoto měření můžeme odhadnout složky vektoru w ,

$$\hat{w}_i = \frac{n_i(t)}{N(t)} = \frac{n_i(t)}{\sum_{j=1}^k n_j(t)}, \quad i = 1, 2, \dots, k. \quad (3.17)$$

V populaci se stabilizovanou věkovou strukturou platí

$$P_i w_i = \lambda w_{i+1}, \quad \text{tj. } P_i = \lambda \frac{w_{i+1}}{w_i}, \quad i = 1, 2, \dots, k-1.$$

Za odhad pravděpodobností P_i tedy můžeme vzít

$$\hat{P}_i = \hat{\lambda} \frac{\hat{w}_{i+1}}{\hat{w}_i} = \hat{\lambda} \frac{n_{i+1}(t)}{n_i(t)}, \quad i = 1, 2, \dots, k; \quad (3.18)$$

odhad $\hat{\lambda}$ růstového koeficientu je přitom dán rovností (3.16).

K odhadu věkově specifických plodností F_1, F_2, \dots, F_k využijeme charakteristickou rovnici (2.42) 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

$$\hat{\lambda} n_1(t) = \sum_{j=1}^k F_j n_j(t). \quad (3.19)$$

Označíme Φ součet plodností a zavedeme relativní věkově specifické plodnosti vztahy

$$f_j = \frac{F_j}{\Phi} = \frac{F_j}{\sum_{q=1}^k F_q}, \quad j = 1, 2, \dots, k.$$

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

$$\hat{\Phi} = \frac{\hat{\lambda}n_1(t)}{\sum_{j=1}^k f_j n_j(t)}. \quad (3.20)$$

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 $m, m+1, \dots, M$) jsou konstantní a v postreproduktivním období jsou opět nulové. Můžeme tedy předpokládat

$$f_1 = f_2 = \dots = f_{m-1} = f_{M+1} = f_{M+2} = \dots = f_k = 0,$$

$$f_m = f_{m+1} = \dots = f_M = \frac{1}{M - m + 1}.$$

Za tohoto předpokladu odhadneme sumární plodnost Φ vztahem

$$\hat{\Phi} = \hat{\lambda}n_1(t) \frac{M - m + 1}{\sum_{j=m}^M n_j(t)}. \quad (3.21)$$

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

$$F_j = \begin{cases} F_{\max} \frac{j - m + 1}{p - m + 1}, & m \leq j \leq p, \\ F_{\max} \frac{M - j + 1}{M - p + 1}, & p < j \leq M, \\ 0, & \text{jinak.} \end{cases}$$

V tomto případě dostaneme z rovnosti (3.19) pro maximální plodnost odhad

$$\hat{F}_{\max} = \frac{\hat{\lambda}n_1(t)(p - m + 1)(M - p + 1)}{(M - p + 1) \sum_{j=m}^p (j - m + 1)n_j(t) + (p - m + 1) \sum_{j=p+1}^M (M - j + 1)n_j(t)}. \quad (3.22)$$

V populaci se stabilizovanou věkovou strukturou navíc 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 $n_1(t+1)$. Tedy odhadovat parametry modelu z pozorovaných hodnot bez pomoci odhadnutého růstového koeficientu $\hat{\lambda}$.

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 (multá) 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

$$0 = \tau_0 < \tau_1 < \tau_2 < \dots < \tau_{m-1} < \tau_m = 1.$$

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 $\mathbf{n}(t + \tau_i)$. Nechť nakonec nezáporná matice \mathbf{B}_i typu $k_{i+1} \times k_i$ projektuje vektor velikostí populace v i -té fázi na její velikosti v $i + 1$ -ní fázi (popisuje přechod populace z i -té fáze do následující), $i = 0, 1, \dots, m - 2$, nezáporná matice \mathbf{B}_{m-1} typu $k_0 \times k_{m-1}$ projektuje velikosti populace v poslední fázi na její velikosti v počáteční fázi následujícího cyklu.

Vývoj populace budeme tedy modelovat rovnicemi

$$\mathbf{n}(t + \tau_{h+1}) = \mathbf{B}_h \mathbf{n}(t + \tau_h), \quad h = 0, 1, \dots, m - 1, \quad t = 0, 1, 2, \dots \quad (4.1)$$

Podle této rovnosti platí

$$\begin{aligned} \mathbf{n}(t + 1 + \tau_h) &= \mathbf{B}_{h-1} \mathbf{n}(t + 1 + \tau_{h-1}) = \\ &= \mathbf{B}_{h-1} \mathbf{B}_{h-2} \mathbf{n}(t + 1 + \tau_{h-2}) = \mathbf{B}_{h-1} \mathbf{B}_{h-2} \mathbf{B}_{h-3} \mathbf{n}(t + 1 + \tau_{h-3}) = \dots \\ &\dots = \mathbf{B}_{h-1} \mathbf{B}_{h-2} \dots \mathbf{B}_0 \mathbf{n}(t + 1 + \tau_0) = \mathbf{B}_{h-1} \mathbf{B}_{h-2} \dots \mathbf{B}_0 \mathbf{n}(t + \tau_m) = \\ &= \mathbf{B}_{h-1} \mathbf{B}_{h-2} \dots \mathbf{B}_0 \mathbf{B}_{m-1} \mathbf{n}(t + \tau_{m-1}) = \mathbf{B}_{h-1} \mathbf{B}_{h-2} \dots \mathbf{B}_0 \mathbf{B}_{m-1} \mathbf{B}_{m-2} \mathbf{n}(t + \tau_{m-2}) = \dots \\ &\dots = \mathbf{B}_{h-1} \mathbf{B}_{h-2} \dots \mathbf{B}_0 \mathbf{B}_{m-1} \mathbf{B}_{m-2} \dots \mathbf{B}_h \mathbf{n}(t + \tau_h). \end{aligned}$$

Pro $h \in \{0, 1, \dots, m-1\}$ nyní položíme

$$A_h = B_{h-1}B_{h-2} \cdots B_0B_{m-1}B_{m-2} \cdots B_h, \quad \text{zejména } A_0 = B_{m-1}B_{m-2} \cdots B_0.$$

Abychom zjednodušili zápis výpočtů, označíme ještě $A_m = A_0$. Každá z matic A_h je čtvercová řádu k_h . Předchozí výsledek můžeme nyní zapsat ve tvaru

$$\mathbf{n}(t + \tau_h + 1) = A_h \mathbf{n}(t + \tau_h)$$

a z tohoto zápisu je vidět, že

$$\mathbf{n}(t + \tau_h) = A_h^t \mathbf{n}(\tau_h) = A_h^t B_{h-1} B_{h-2} \cdots B_1 B_0 \mathbf{n}(0) = B_{h-1} B_{h-2} \cdots B_1 B_0 A_0^t \mathbf{n}(0). \quad (4.2)$$

Budeme ještě používat označení

$$D_h = B_{h-1} B_{h-2} \cdots B_0 B_{m-1} B_{m-2} \cdots B_{h+1}, \quad h = 0, 1, \dots, m-1.$$

Matice D_h je typu $k_h \times k_{h+1}$ a platí

$$A_h = D_h B_h, \quad A_{h+1} = B_h D_h, \quad h = 0, 1, \dots, m-1. \quad (4.3)$$

Tvrzení 1. Všechny matice A_0, A_1, \dots, A_{m-1} mají stejné nenulové vlastní hodnoty.

Důkaz: Nechť $h \in \{0, 1, 2, \dots, m-1\}$ 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

$$\begin{aligned} \begin{pmatrix} A_h & 0 \\ B_h & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} I & D_h \\ 0 & I \end{pmatrix} &= \begin{pmatrix} D_h B_h & 0 \\ B_h & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} I & D_h \\ 0 & I \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} D_h B_h & D_h B_h D_h \\ B_h & B_h D_h \end{pmatrix} = \\ &= \begin{pmatrix} I & D_h \\ 0 & I \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ B_h & B_h D_h \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} I & D_h \\ 0 & I \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ B_h & A_{h+1} \end{pmatrix} \end{aligned}$$

a matice $\begin{pmatrix} I & D_h \\ 0 & I \end{pmatrix}$ je regulární, platí

$$\begin{pmatrix} I & D_h \\ 0 & I \end{pmatrix}^{-1} \begin{pmatrix} A_h & 0 \\ B_h & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} I & D_h \\ 0 & I \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ B_h & A_{h+1} \end{pmatrix},$$

což znamená, že matice

$$P_1 = \begin{pmatrix} A_h & 0 \\ B_h & 0 \end{pmatrix} \quad \text{a} \quad P_2 = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ B_h & A_{h+1} \end{pmatrix}$$

jsou podobné a tedy mají stejná vlastní čísla¹. Charakteristický polynom první matice je

$$\det(P_1 - \lambda I) = \det \begin{pmatrix} A_h - \lambda I_r & 0 \\ B_h & -\lambda I_s \end{pmatrix} = \det(A_h - \lambda I) (-\lambda)^s,$$

¹Matice M a N jsou podobné, pokud existuje regulární matice P taková, že $P^{-1}MP = N$. Číslo λ je vlastní hodnotou matice M právě tehdy, když $M - \lambda I = S$ a matice S je singulární. Vynásobením této rovnosti maticí P^{-1} zleva a maticí P zprava dostaneme ekvivalentní rovnost $N - \lambda I = P^{-1}SP$. Přitom matice $P^{-1}SP$ je singulární, což znamená, že λ je vlastním číslem matice N .

charakteristický polynom druhé matice je

$$\det(P_2 - \lambda I) = \det \begin{pmatrix} -\lambda I_r & \mathbf{O} \\ \mathbf{B}_h & \mathbf{A}_{h+1} - \lambda I_s \end{pmatrix} = (-\lambda)^r \det(\mathbf{A}_{h+1} - \lambda I_s).$$

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. \square

Tvrzení 2. Nechť všechny matice A_0, A_1, \dots, A_{m-1} jsou primitivní a λ je jejich společná dominantní vlastní hodnota. Pak pro každé $h \in \{0, 1, \dots, m-1\}$ platí

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{\mathbf{n}(t + \tau_h)}{\lambda^t \|\mathbf{n}(\tau_h)\|_1} = \mathbf{w}_h,$$

kde \mathbf{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. \square

Vývoj populace směřuje ke stavu, že se její struktura (relativní zastoupení jednotlivých tříd) v jednotlivých fázích nemění; struktura populace se přitom cyklicky mění podle jednotlivých fází životního cyklu.

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 , $h = 0, 1, \dots, m-1$ 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

$$B_0 = \begin{pmatrix} 0,2 & 0,2 \\ 0,8 & 0 \end{pmatrix}, \quad B_1 = \begin{pmatrix} 0,1 & 3 \\ 0,2 & 0 \end{pmatrix}.$$

Dominantní vlastní hodnota matice B_0 , resp. matice B_1 , je 0,5123, resp. 0,8262. Z toho by se mohlo zdát, že populace vymírá. Ale dominantní vlastní hodnota matice

$$A_0 = \begin{pmatrix} 0,1 & 3 \\ 0,2 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0,2 & 0,2 \\ 0,9 & 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2,72 & 0,02 \\ 0,04 & 0,04 \end{pmatrix}$$

je rovna 2,4203, 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.

Vlastní vektory

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 , $h = 0, 1, \dots, m-1$, tj. λ je růstový koeficient populace. Označme \mathbf{w}_h pravý normovaný vlastní vektor matice A_h příslušný k této dominantní vlastní hodnotě λ . Pak podle (4.3) platí

$$\lambda \mathbf{w}_h = A_h \mathbf{w}_h = D_h B_h \mathbf{w}_h.$$

Vynásobením této rovnosti maticí B_h zleva a s novým využitím vztahů (4.3) dostaneme

$$\lambda (B_h \mathbf{w}_h) = B_h D_h B_h \mathbf{w}_h = A_{h+1} (B_h \mathbf{w}_h).$$

To znamená, že vektor $B_h \mathbf{w}_h$ je vlastním vektorem matice A_{h+1} příslušný k dominantní vlastní hodnotě λ . Platí tedy

$$\mathbf{w}_{h+1} = \frac{B_h \mathbf{w}_h}{\|B_h \mathbf{w}_h\|_1}, \quad h = 0, 1, \dots, m-1;$$

přítom klademe $\mathbf{w}_m = \mathbf{w}_0$. 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, \dots, A_{m-1} .

Nechť $\mathbf{v}_h, h = 0, 1, 2, \dots, m-1$ je levý vlastní vektor matice A_h takový, že $(\mathbf{v}_h)_1 = 1$ (reproduktivní hodnoty vyjadřujeme relativně k reproduktivní hodnotě první třídy). Pak platí

$$\mathbf{v}_{h+1}^\top A_{h+1} = \mathbf{v}_{h+1}^\top B_h D_h = \lambda \mathbf{v}_{h+1}^\top.$$

Vynásobením této rovnosti zprava maticí B_h dostaneme

$$\left(\mathbf{v}_{h+1}^\top B_h \right) D_h B_h = \lambda \left(\mathbf{v}_{h+1}^\top B_h \right),$$

což znamená, že vektor $B^\top \mathbf{v}_{h+1}$ je levým vlastním vektorem matice $D_h B_h = A_h$ příslušným k vlastní hodnotě λ . Známe-li tedy levý vlastní vektor $\mathbf{v}_m = \mathbf{v}_0$ matice A_0 , pak můžeme spočítat levé vlastní vektory matic $A_{m-1}, A_{m-2}, \dots, A_1$ pomocí vztahů

$$\mathbf{v}_{h-1} = \frac{B_{h-1}^\top \mathbf{v}_h}{(B_{h-1}^\top \mathbf{v}_h)_1}, \quad h = m, m-1, \dots, 2.$$

Citlivost a pružnost růstového koeficientu

Nejprve vyšetříme citlivost růstového koeficientu λ na složky matice B_h . Poněvadž podle (4.3) je

$$\frac{\partial (A_h)_{pq}}{\partial (B_h)_{ij}} = \frac{\partial}{\partial (B_h)_{ij}} \sum_{l=1}^{k_{h+1}} (D_h)_{pl} (B_h)_{lq} = \delta_{qj} (D_h)_{pi} = \delta_{qj} (D_h^\top)_{ip},$$

platí podle řetězového pravidla pro derivování složené funkce

$$\begin{aligned} \frac{\partial \lambda}{\partial (B_h)_{ij}} &= \sum_{p=1}^{k_h} \sum_{q=1}^{k_h} \frac{\partial \lambda}{\partial (A_h)_{pq}} \frac{\partial (A_h)_{pq}}{\partial (B_h)_{ij}} = \sum_{p=1}^{k_h} \sum_{q=1}^{k_h} \frac{\partial \lambda}{\partial (A_h)_{pq}} \delta_{qj} (D_h^\top)_{ip} = \\ &= \sum_{p=1}^{k_h} \frac{\partial \lambda}{\partial (A_h)_{pj}} (D_h^\top)_{ip} = \left(D_h^\top \frac{\partial \lambda}{\partial A_h} \right)_{ij}. \end{aligned}$$

Označíme-li

$$S(A_h) = \left(\frac{\partial \lambda}{\partial (A_h)_{ij}} \right) = \frac{(\mathbf{v}_h)_i (\mathbf{w}_h)_j}{\mathbf{v}_h^\top \mathbf{w}_h}$$

maticí citlivosti růstového koeficientu λ na složkách matice A_h (sr. 2.4.1) a

$$S(B_h) = \left(\frac{\partial \lambda}{\partial (B_h)_{ij}} \right)$$

matici citlivosti růstového koeficientu λ na složkách matice \mathbf{B}_h , můžeme psát

$$\mathbf{S}(\mathbf{B}_h) = \mathbf{D}_h^T \mathbf{S}(\mathbf{A}_h).$$

Matici pružnosti $\mathbf{E}(\mathbf{B}_h)$ růstového koeficientu λ vzhledem ke složkám matice \mathbf{B}_h můžeme zapsat ve tvaru

$$\mathbf{E}(\mathbf{B}_h) = \left(\frac{(\mathbf{B}_h)_{ij}}{\lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial (\mathbf{B}_h)_{ij}} \right) = \frac{1}{\lambda} \mathbf{B}_h \circ \mathbf{S}(\mathbf{B}_h).$$

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 počasí a podobně. Takovou populaci můžeme modelovat rovnicí

$$\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{A}(t)\mathbf{n}(t), \quad (4.4)$$

kde o časově závislé projekční matici $\mathbf{A}(t)$ předpokládáme, že je pro všechna $t = 0, 1, 2, \dots$ nezáporná a má periodu m , tj. $\mathbf{A}(t+m) = \mathbf{A}(t)$ 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 $\boldsymbol{\nu}(s) = \mathbf{n}(ms)$. Pak pro $h \in \{0, 1, 2, \dots, m-1\}$ a s nezáporné celé číslo platí

$$\begin{aligned} \boldsymbol{\nu}\left(s + \frac{h+1}{m}\right) &= \mathbf{n}(ms + h + 1) = \mathbf{A}(ms + h)\mathbf{n}(ms + h) = \\ &= \mathbf{A}(h)\mathbf{n}\left(m\left(s + \frac{h}{m}\right)\right) = \mathbf{A}(h)\boldsymbol{\nu}\left(s + \frac{h}{m}\right). \end{aligned}$$

Model tedy můžeme zapsat ve tvaru

$$\boldsymbol{\nu}\left(s + \frac{h+1}{m}\right) = \mathbf{A}(h)\boldsymbol{\nu}\left(s + \frac{h}{m}\right), \quad h = 0, 1, \dots, m-1, \quad s = 0, 1, 2, \dots,$$

což je model (4.1) s $\tau_h = \frac{h}{m}$, $\mathbf{B}_h = \mathbf{A}(h)$. 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 $\mathbf{A}(t)$ v modelu (4.4) jsou periodické funkce s periodou m . Můžeme je tedy vyjádřit ve tvaru Fourierovy řady

$$a_{ij}(t) = c_{ij} + \sum_{l=1}^{\infty} b_{ij} \cos\left(\frac{2\pi l}{m}t - \varphi_{ijl}\right).$$

O koeficientech budeme předpokládat, že

$$|c_{ij}| \geq |b_{ijl}|, \quad i, j = 1, 2, \dots, k, \quad l = 1, 2, \dots; \quad (4.5)$$

tento předpoklad zaručí, že matice $\mathbf{A}(t)$ je nezáporná pro všechna t . Je-li nerovnost v podmínce (4.5) ostrá, pak matice $\mathbf{A}(t)$ je primitivní, resp. ireducibilní, pro všechna t právě tehdy, když $\mathbf{A}(0)$ je primitivní, resp. ireducibilní.

4.3 Aperiodická variabilita

Uvažujme model vývoje populace strukturované do k tříd s časově závislou projekční maticí $A(t)$

$$\mathbf{n}(t+1) = A(t)\mathbf{n}(t); \quad (4.6)$$

přičemž matice $A(t)$ je pro každé $t = 0, 1, 2, \dots$ nezáporná. Řešením této rovnice s počáteční hodnotou $\mathbf{n}(0)$ je

$$\mathbf{n}(t) = A(t-1)A(t-2) \cdots A(1)A(0)\mathbf{n}(0). \quad (4.7)$$

Pro analýzu modelu (4.6) využijeme Hilbertovu projektivní pseudometriku d a Birkhoffův kontrakční koeficient τ .

Položme

$$H_t = A(t-1)A(t-2) \cdots A(1)A(0).$$

Řekneme, že posloupnost matic $\{H_t\}_{t=0}^{\infty}$ je *slabě ergodická*, pokud $\lim_{t \rightarrow \infty} \tau(H_t) = 0$.

Pro každé dva nezáporné vektory \mathbf{x}, \mathbf{y} se stejným nosičem podle tvrzení 18.1 platí

$$0 \leq d(H_t\mathbf{x}, H_t\mathbf{y}) \leq \tau(H_t)d(\mathbf{x}, \mathbf{y}),$$

takže z věty o třech posloupnostech plyne

$$\lim_{t \rightarrow \infty} d(H_t\mathbf{x}, H_t\mathbf{y}) = 0$$

pro slabě ergodickou posloupnost matic $\{H_t\}$. Pokud je tedy posloupnost matic $\{H_t\}$ slabě ergodická, pak řešení rovnice (4.6) mají pro libovolné počáteční podmínky asymptoticky ekvivalentní směr. Z vlastnosti 18.2 můžeme usoudit, že slabě ergodická posloupnost matic $\{H_t\}$ je asymptoticky ekvivalentní s posloupností matic $\{\lambda_t \mathbf{w}_t \mathbf{v}_t^T\}$, kde λ_t je dominantní vlastní hodnota matice H_t a \mathbf{w}_t , resp. \mathbf{v}_t , je příslušné levý, resp. pravý, vlastní vektor. Řešení rovnice (4.6) je tedy asymptoticky ekvivalentní s posloupností vektorů

$$\left\{ \lambda_t \mathbf{w}_t \mathbf{v}_t^T \mathbf{n}(0) \right\} = \left\{ \left(\lambda_t \mathbf{v}_t^T \mathbf{n}(0) \right) \mathbf{w}_t \right\}.$$

Slabě ergodická posloupnost matic je tedy jistým zobecněním pojmu primitivní matice. Přesněji:

Pokud je matice $A(t)$ v rovnici (4.6) konstantní a primitivní, tj. $A(t) = A$ pro všechna $t \geq 0$ a existuje $t_0 \leq 0$ takové, že $A^{t_0} > 0$, pak je posloupnost matic $\{H_t\} = \{A^t\}$ slabě ergodická.

Důkaz: Podle tvrzení 18.1 a 18.3 je

$$\begin{aligned} 0 \leq \tau(A^t) &= \tau\left(A^{t-[t/t_0]t_0} A^{[t/t_0]t_0}\right) \leq \\ &\leq \tau\left(A^{t-[t/t_0]t_0}\right) \tau\left(A^{[t/t_0]t_0}\right) \leq \tau\left(A^{t-[t/t_0]t_0}\right) \tau(A^{t_0})^{[t/t_0]} \leq \tau(A^{t_0})^{[t/t_0]}. \end{aligned}$$

Poněvadž podle 18.4 je $\tau(A^{t_0}) < 1$, je $\lim_{t \rightarrow \infty} \tau(A^{t_0})^{[t/t_0]} = 0$, takže také $\lim_{t \rightarrow \infty} \tau(A^t) = 0$. \square

Nechť jsou všechny matice $A(t)$, $t = 0, 1, 2, \dots$, v rovnici (4.6) primitivní a mají stejné rozložení nul, 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

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \frac{\max \{a_{ij}(t) : a_{ij}(0) > 0\}}{\min \{a_{ij}(t) : a_{ij}(0) > 0\}} < K, \quad (4.8)$$

pak je posloupnost matic $\{H_t\}$ slabě ergodická. Podmínka (4.8) říká, že variabilita prostředí není taková, že by některý koeficient projekční matice „téměř vymizel“.

Kapitola 5

Modely s interní variabilitou

5.1 Příklad – populace rozdělená na juvenilny a dospělce

Uvažujme opět model (9) popisující vývoj populace, v níž lze jedince rozlišit na juvenilní a dospělé (plodné). Projekční matice populace je tvaru

$$A = \begin{pmatrix} \sigma_1(1 - \gamma) & \varphi \\ \sigma_1\gamma & \sigma_2 \end{pmatrix}, \quad (5.1)$$

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.

Dominantní vlastní hodnota matice A závisí na všech parametrech a je rovna

$$\lambda_1 = \lambda_1(\sigma_1, \sigma_2, \gamma, \varphi) = \frac{1}{2} \left(\sigma_1(1 - \gamma) + \sigma_2 + \sqrt{(\sigma_1(1 - \gamma) - \sigma_2)^2 + 4\sigma_1\gamma\varphi} \right).$$

Odtud je vidět, že $\lambda_1(\sigma_1, \sigma_2, \gamma, \varphi) \geq 1$ právě tehdy, když

$$\sigma_1\gamma\varphi \geq (1 - \sigma_2)(1 - \sigma_1(1 - \gamma)). \quad (5.2)$$

Výraz na levé straně této nerovnosti je střední počet potomků plodného jedince násobený pravděpodobnostmi, že tito novorozenci během jednoho období přežijí a dospějí. Představuje tedy očekávaný počet plodných potomků plodného jedince vyprodukovaných během jednoho období. Výraz $1 - \sigma_2$ představuje úmrtnost plodných jedinců, výraz $1 - \sigma_1(1 - \gamma)$ představuje úmrtnost jedinců juvenilních (nedospělých). Pravá strana poslední nerovnosti tedy vyjadřuje celkovou úmrtnost. Odvozenou podmínku tedy můžeme přeformulovat: Uvažovaná populace nevymírá právě tehdy, když očekávaný počet potomků nového jedince není menší než celková úmrtnost. To samozřejmě není nikterak překvapivý závěr.

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:

$$\sigma_1 = \Sigma_1 e^{-s_{11}n_1 - s_{12}n_2}, \quad (5.3)$$

$$\sigma_2 = \Sigma_2 e^{-s_{21}n_1 - s_{22}n_2}, \quad (5.4)$$

$$\gamma = \Gamma e^{-g_1n_1 - g_2n_2}, \quad (5.5)$$

$$\varphi = \Phi e^{-f_1n_1 - f_2n_2}. \quad (5.6)$$

Parametry $\Sigma_1, \Sigma_2, \Gamma, \Phi$ 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 $\Gamma, \Sigma_1, \Sigma_2$ platí: $0 < \gamma \leq 1$, tj. juvenilní jedinec dospěje v konečném čase, $0 < \Sigma_1 \leq 1$, tj. v reálné populaci nemohou všichni jedinci zemřít před dosažením plodnosti, $0 \leq \Sigma_2 < 1$, tj. dospělí jedinci nemohou neumírat.

Parametry $\sigma_1, \sigma_2, \gamma$ a φ budeme chápat jako funkce vektoru $\mathbf{n} = (n_1, n_2)^T$. Označme

$$\lambda_1^0 = \lambda_1(\sigma_1(0), \sigma_2(0), \gamma(0), \varphi(0)),$$

$$\lambda_1^\infty = \lim_{\|\mathbf{n}\| \rightarrow \infty} \lambda_1(\sigma_1(\mathbf{n}), \sigma_2(\mathbf{n}), \gamma(\mathbf{n}), \varphi(\mathbf{n})),$$

pokud poslední limita existuje. Platí: Je-li $0 \leq \lambda_1^\infty < 1 < \lambda_1^0$, pak

$$0 < \inf \{\|\mathbf{n}(t)\| : t \in \mathbb{N}_0\} \leq \sup \{\|\mathbf{n}(t)\| : t \in \mathbb{N}_0\} < \infty,$$

tj. populace dlouhodobě přežívá a její velikost je omezená.

Jsou-li funkce $\sigma_1, \sigma_2, \gamma$ a φ dány rovnostmi (5.3)–(5.6), pak

$$\lim_{\|\mathbf{n}\| \rightarrow \infty} \sigma_1(\mathbf{n}) = 0 \quad \text{pokud } \min\{s_{11}, s_{12}\} > 0,$$

$$\lim_{\|\mathbf{n}\| \rightarrow \infty} \sigma_2(\mathbf{n}) = 0 \quad \text{pokud } \min\{s_{21}, s_{22}\} > 0,$$

$$\lim_{\|\mathbf{n}\| \rightarrow \infty} \gamma(\mathbf{n}) = 0 \quad \text{pokud } \min\{g_1, g_2\} > 0,$$

$$\lim_{\|\mathbf{n}\| \rightarrow \infty} \varphi(\mathbf{n}) = 0 \quad \text{pokud } \min\{f_1, f_2\} > 0,$$

dále

$$\lim_{\varphi \rightarrow 0} \lambda_1(\sigma_1, \sigma_2, \gamma, \varphi) = \sigma_1(1 - \gamma),$$

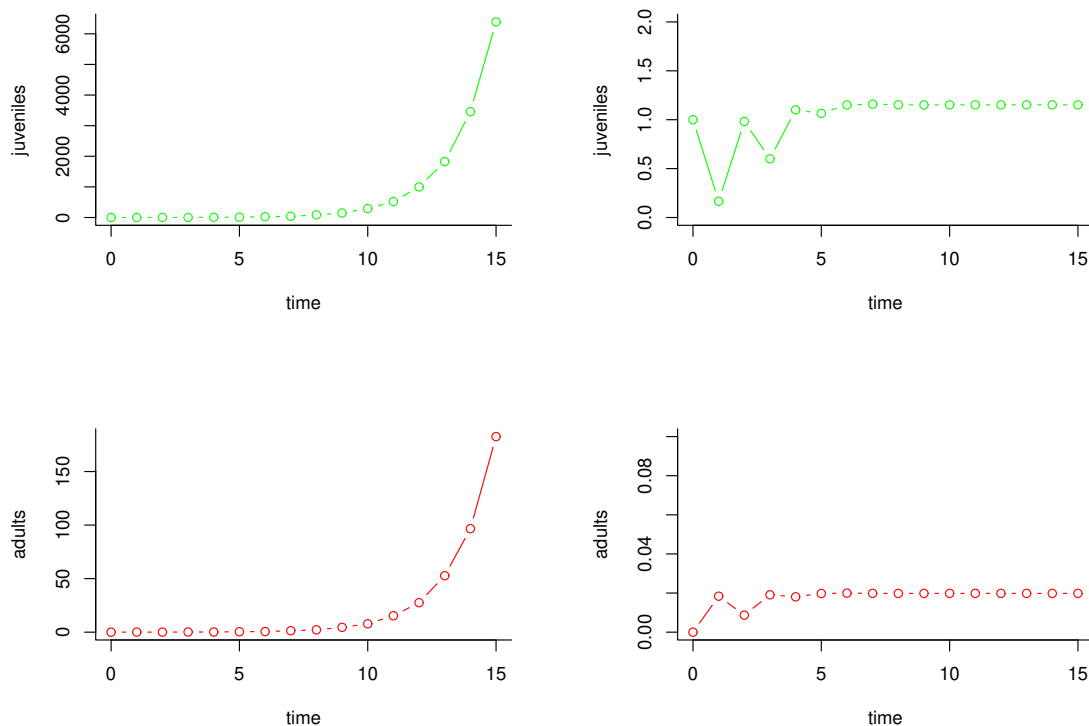
$$\lim_{\gamma \rightarrow 0} \lambda_1(\sigma_1, \sigma_2, \gamma, \varphi) = \sigma_1,$$

$$\lim_{\sigma_1 \rightarrow 0} \lambda_1(\sigma_1, \sigma_2, \gamma, \varphi) = \sigma_2,$$

$$\lim_{\sigma_2 \rightarrow 0} \lambda_1(\sigma_1, \sigma_2, \gamma, \varphi) = \frac{1}{2} \left(\sigma_1(1 - \gamma) + \sqrt{\sigma_1^2(1 - \gamma)^2 + 4\sigma_1\gamma\varphi} \right)$$

a funkce λ_1 je spojitou funkcí svých proměnných. Odtud plyne:

- pokud plodnost závisí na velikosti populace podle vztahu (5.6) 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;



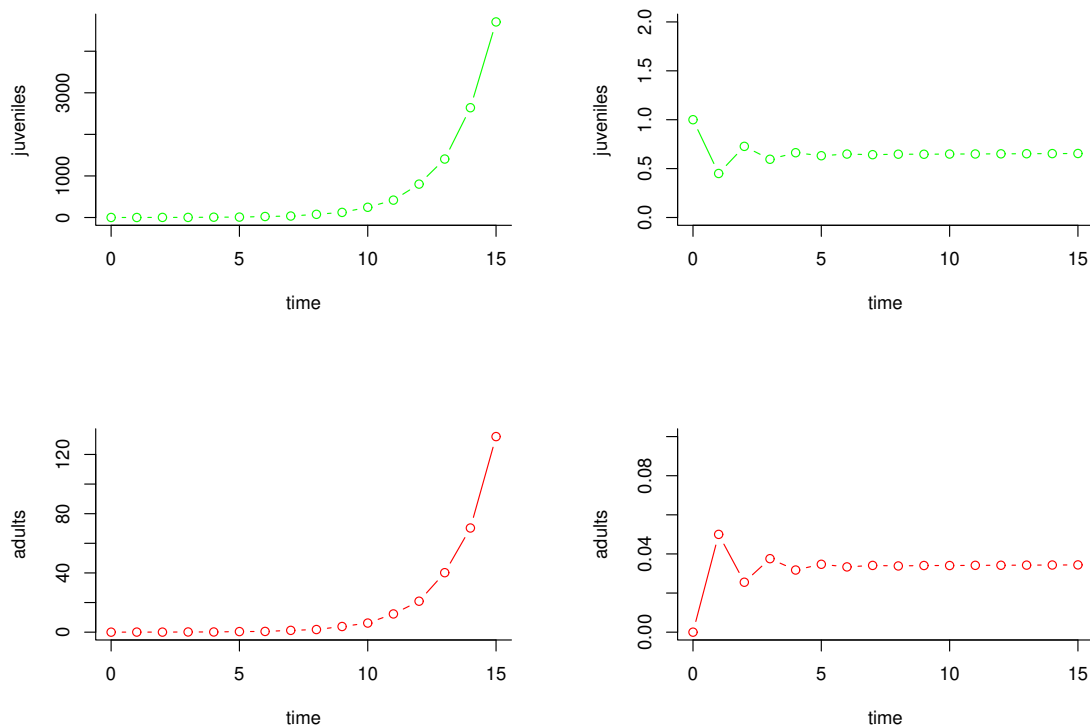
$$\begin{aligned} \Sigma_1 = 0,5, \Sigma_2 = 0,1, \Gamma = 0,1, \Phi = 50, s_{21} = s_{22} = g_1 = g_2 = f_1 = f_2 = 0, \\ s_{11} = s_{12} = 0, \quad s_{11} = s_{12} = 1, \\ \lambda_1 = 1,8658, \quad \lambda_1^0 = 1,8658, \lambda_1^\infty = 0,1. \end{aligned}$$

Obrázek 5.1: Vývoj populace rozdělené na juvenily a dospělé, tj. model s projekční maticí (5.1), jejíž parametry $\sigma_1, \sigma_2, \gamma, \varphi$ jsou dány rovnostmi (5.3)–(5.6).

Vlevo: Ekologické parametry nezávisí na velikosti populace, vpravo: stabilizace populace zvětšením úmrtnosti juvenilních jedinců (infanticidou).

- pokud převrácená hodnota doby dospívání závisí na velikosti populace podle vztahu (5.5) 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 hustotě¹;
- pokud pravděpodobnost přežití juvenilních jedinců závisí na velikosti populace podle vztahu (5.3) 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 (5.4) s $\min\{s_{21}, s_{22}\} > 0$, může populace růst neomezeně; k tomu například

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.



$$\begin{aligned} \Sigma_1 = 0,5, \Sigma_2 = 0,1, \Gamma = 0,1, s_{11} = s_{12} = g_1 = g_2 = f_1 = f_2 = 0, s_{21} = s_{22} = 1, \\ \Phi = 50, \qquad \qquad \qquad \Phi = 10,5, \\ \lambda_1^\infty = 1,8221, \qquad \qquad \lambda_1^0 = 1,8658, \qquad \qquad \lambda_1^\infty = 0,9837. \end{aligned}$$

Obrázek 5.2: Vývoj populace rozdělené na juvenily a dospělé, tj. model s projekční maticí (5.1), jejíž parametry $\sigma_1, \sigma_2, \gamma, \varphi$ jsou dány rovnostmi (5.3)–(5.6).

Vlevo: Zpomalení růstu populace zvětšením úmrtnosti dospělých jedinců při velké plodnosti, vpravo: stabilizace populace zvětšením úmrtnosti dospělých při malé plodnosti.

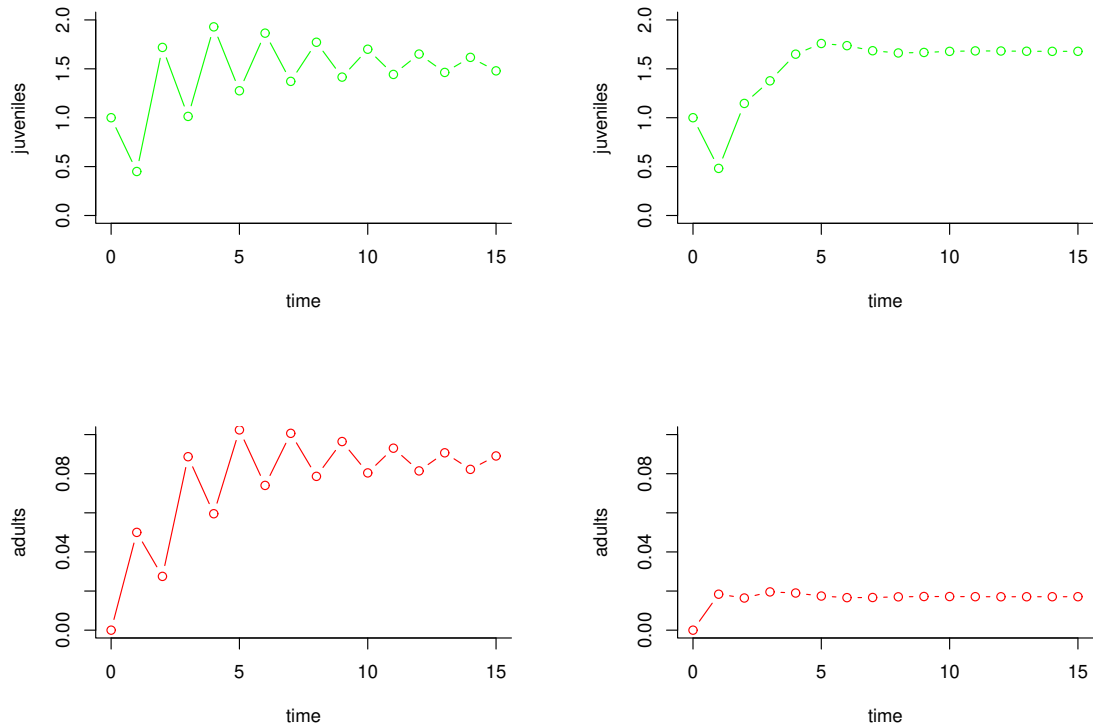
dojde, když plodnost je velká,

$$\varphi > \frac{1 - \sigma_1(1 - \gamma)}{\sigma_1\gamma}.$$

Stejné úvahy se stejnými závěry lze provést i v případě, že parametry $\sigma_1, \sigma_2, \gamma$ a φ závisí na velikosti populace jiným způsobem, než podle vztahů (5.3)–(5.6), ale stále mají vlastnost

$$\lim_{\|\mathbf{n}\| \rightarrow \infty} \sigma_1(\mathbf{n}) = 0, \quad \lim_{\|\mathbf{n}\| \rightarrow \infty} \sigma_2(\mathbf{n}) = 0, \quad \lim_{\|\mathbf{n}\| \rightarrow \infty} \gamma(\mathbf{n}) = 0, \quad \lim_{\|\mathbf{n}\| \rightarrow \infty} \varphi(\mathbf{n}) = 0.$$

Na obrázku 5.1 vlevo je znázorněna dynamika populace, jejíž ekologické (demografické) charakteristiky $\sigma_1, \sigma_2, \gamma, \varphi$ nezávisí na populační hustotě. Na obrázcích 5.1 vpravo a na



$$\Sigma_1 = 0,5, \Sigma_2 = 0,1, \Gamma = 0,1, \Phi = 50, s_{11} = s_{12} = s_{21} = s_{22} = 0,$$

$$f_1 = f_2 = 1, g_1 = g_2 = 0,$$

$$\lambda_1^0 = 1,8658, \lambda_1^\infty = 0,45,$$

$$f_1 = f_2 = 0, g_1 = g_2 = 1,$$

$$\lambda_1^0 = 1,8658, \lambda_1^\infty = 0,5.$$

Obrázek 5.3: Vývoj populace rozdělené na juvenily a dospělé, tj. model s projekční maticí (5.1), jejíž parametry $\sigma_1, \sigma_2, \gamma, \varphi$ jsou dány rovnostmi (5.3)–(5.6).

Vlevo: Stabilizace populace omezením plodnosti, vpravo: stabilizace populace odložením reprodukce.

obrázcích 5.2 a 5.3 jsou příklady populací se stejnými hodnotami parametrů $\Sigma_1, \Sigma_2, \Gamma$ a Φ takových, že právě jeden z ekologických (demografických) parametrů závisí na velikosti (hustotě) populace. Konkrétně na obrázku 5.1 a 5.2 jsou populace, u nichž vnitrodruhová konkurence (např. vnitrodruhová agresivita rostoucích s populační hustotou) ovlivňuje přežití. Zmenšení pravděpodobnosti přežití juvenilních jedinců stabilizuje velikost populace (obrázek 5.1 vpravo). Zmenšení pravděpodobnosti přežití dospělých jedinců obecně nezajistí stabilizaci velikosti populace, k tomu může dojít pouze tehdy, jeli plodnost dostatečně malá (obrázek 5.2). Na obrázku 5.3 je znázorněna stabilizace velikosti populace, pokud vnitrodruhová konkurence způsobuje zmenšení plodnosti nebo prodloužení doby dospívání.

5.2 Konstrukce modelů

Obecný model růstu strukturované populace s interní variabilitou je tvaru

$$\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{A}(\mathbf{n}(t))\mathbf{n}(t). \quad (5.7)$$

Čtvercová matice $\mathbf{A} = \mathbf{A}(\mathbf{n})$ řádu k je pro každý vektor $\mathbf{n} \in \bar{\mathbb{R}}_+^k$ nezáporná.

Často je užitečné uvažovat poněkud specifitější model, konkrétně takový, že všechny složky matice \mathbf{A} závisí na váženém součtu velikostí jednotlivých tříd populace

$$N(t) = \sum_{i=1}^k c_i n_i(t) = \mathbf{c}^T \mathbf{n}(t), \quad \mathbf{c} \geq \mathbf{0}; \quad (5.8)$$

veličina N ve speciálním případě $\mathbf{c} = \mathbf{1}$ vyjadřuje celkovou velikost populace.

Nechť $a_{ij} = a_{ij}(N)$ je diferencovatelná funkce a označme $g_{ij}(N) = Na_{ij}(N)$. 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*. Pokud $a'_{ij}(N) \leq 0$ a

$$\lim_{N \rightarrow \infty} g_{ij}(N) = 0,$$

mluvíme o *nadměrné kompensaci* nebo o *překompensování (overcompensation)*. Často používané závislosti jsou

$$a_{ij}(N) = \alpha_{ij} \frac{1}{1 + \beta N}, \quad \text{Beverton-Holt, kompensující}$$

$$a_{ij}(N) = \alpha_{ij} e^{-\gamma N}, \quad \text{Ricker, překompensování;}$$

parametry α_{ij} , β , γ jsou kladné.

Projekční matici \mathbf{A} lze dekomponovat na součet matice přechodů mezi třídami a matice plodností,

$$\mathbf{A}(\mathbf{n}) = \mathbf{T}(\mathbf{n}) + \mathbf{F}(\mathbf{n}).$$

Prvky $t_{ij} = t_{ij}(\mathbf{n})$ a $f_{ij} = f_{ij}(\mathbf{n})$ matic \mathbf{T} a \mathbf{A} přitom splňují nerovnosti

$$f_{ij}(\mathbf{n}) \geq 0, \quad t_{ij}(\mathbf{n}) \geq 0, \quad i, j = 1, 2, \dots, k,$$

$$\sum_{i=1}^k t_{ij}(\mathbf{n}) \leq 1, \quad j = 1, 2, \dots, k$$

pro všechny nezáporné vektory \mathbf{n} . Jako vhodný tvar funkcí t_{ij} navrhli Fujiwara a Caswell

$$t_{ij}(\mathbf{n}) = \frac{\exp(\alpha_i + \beta_i^T \mathbf{n})}{1 + \sum_{p=1}^k \exp(\alpha_p + \beta_p^T \mathbf{n})}, \quad i = 1, 2, \dots, k. \quad (5.9)$$

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 β_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

$$t_{k+1,j}(\mathbf{n}) = \frac{1}{1 + \sum_{p=1}^k \exp(\alpha_p + \beta_p^\top \mathbf{n})},$$

představují funkce t_{ij} hustotu mnohorozměrného logistického rozdělení pravděpodobnosti. Snadno ověříme, že

$$\sum_{i=1}^{k+1} t_{ij}(\mathbf{n}) = 1.$$

Pokud vektory β_i nezávisí na indexu i , tj. $\beta_i = \mathbf{c}$ pro všechna $i = 1, 2, \dots, k$, pak jsou pravděpodobnosti přechodu vyjádřené rovnostmi (5.9) tvaru $t_{ij} = t_{ij}(N)$, kde N je dáno rovností (5.8).

5.3 Asymptotické vlastnosti

Označme $\mathbf{n}(t; \mathbf{n}_0)$ řešení projekční rovnice (5.7) s počáteční podmínkou $\mathbf{n}(0) = \mathbf{n}_0$.

Definice 1.

- Nechť $\mathbf{x}_0 \in \bar{\mathbb{R}}_+^k$. Množina

$$\Omega(\mathbf{x}_0) = \left\{ \mathbf{x} \in \bar{\mathbb{R}}_+^k : (\exists \{t_i\}_{i=0}^\infty) \lim_{i \rightarrow \infty} t_i = \infty, \lim_{i \rightarrow \infty} \mathbf{n}(t_i; \mathbf{x}_0) = \mathbf{x} \right\}$$

se nazývá ω -limitní množina bodu \mathbf{x}_0 vzhledem k rovnici (5.7).

- Nechť $M \subseteq \bar{\mathbb{R}}_+^k$. Množina

$$\Omega(M) = \bigcup_{\mathbf{x} \in M} \Omega(\mathbf{x})$$

se nazývá ω -limitní množina množiny M vzhledem k rovnici (5.7).

- Nechť $S \subseteq \bar{\mathbb{R}}_+^k$ je taková množina, že

$$\mathbf{x} \in S \Rightarrow (\forall t \in \mathbb{N}) \mathbf{n}(t; \mathbf{x}) \in S.$$

Pak se S nazývá invariantní množina rovnice (5.7).

- Nechť $S \subseteq \bar{\mathbb{R}}_+^k$ je taková invariantní množina rovnice (5.7), že

$$(\forall Q)((S \setminus Q) \neq \emptyset \neq Q \subseteq S) \Rightarrow (\exists \mathbf{x} \in Q)(\exists t \in \mathbb{N}) \mathbf{n}(t; \mathbf{x}) \notin Q,$$

tj. neexistuje její neprázdná vlastní podmnožina, která by byla invariantní množinou rovnice (5.7). Pak se množina S nazývá *minimální invariantní množina rovnice* (5.7).

Poznámka 1. Množina S je minimální invariantní množinou rovnice (5.7) právě tehdy, když $S = \Omega(S)$.

Příklad:

Uvažujme rovnici

$$\begin{aligned} n_1(t+1) &= \sigma_1(1-\gamma)n_1(t) + \Phi e^{-n_1(t)-n_2(t)} n_2(t), \\ n_2(t+1) &= \sigma_1\gamma n_1(t) + \sigma_2 n_2(t), \end{aligned} \quad (5.10)$$

kteřá 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 $0 < \sigma_1 < 1$, $0 < \gamma \leq 1$ (juvenilní jedinci nejsou nesmrtelní, ale mohou přežít a dospět), $0 \leq \sigma_2 < 1$ (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 (5.10) má obě složky nezáporné pro všechna t . Uzavřený první kvadrant $\bar{\mathbb{R}}_+^2$ je tedy invariantní množinou rovnice (5.10).

Přímým výpočtem se snadno přesvědčíme, že při počáteční hodnotě

$$\mathbf{x}_0 = \left(\frac{1}{1-\sigma_2+\sigma_1\gamma} \ln \frac{\sigma_1\gamma\Phi}{(1-\sigma_1(1-\gamma))(1-\sigma_2)} \right) \begin{pmatrix} 1-\sigma_2 \\ \sigma_1\gamma \end{pmatrix}$$

je $\mathbf{n}(t; \mathbf{x}_0) = \mathbf{x}_0$ pro všechna t . Je-li

$$\Phi > \frac{(1-\sigma_1(1-\gamma))(1-\sigma_2)}{\sigma_1\gamma},$$

pak jsou obě složky vektoru \mathbf{x}_0 kladné. V takovém případě je tedy množina $\{\mathbf{x}_0\}$ invariantní množinou rovnice (5.10). Odtud dále plyne, že množina $\bar{\mathbb{R}}_+^2$ v takovém případě není minimální invariantní množinou, neboť má vlastní podmnožinu $\{\mathbf{x}_0\}$, která je invariantní. Jednoprvková množina $\{\mathbf{x}_0\}$ již minimální invariantní množinou rovnice (5.10) je. ■

Definice 2 (Typy invariantních množin). Minimální invariantní množina $S \subseteq \bar{\mathbb{R}}_+^k$ rovnice (5.7) 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 $\hat{\mathbf{n}}$ je stacionární bod rovnice (5.7) právě tehdy, když pro každý čas t je $\mathbf{n}(t; \hat{\mathbf{n}}) = \hat{\mathbf{n}}$, tj. vektor $\hat{\mathbf{n}}$ je řešením rovnice

$$\mathbf{A}(\hat{\mathbf{n}})\hat{\mathbf{n}} = \hat{\mathbf{n}}. \quad (5.11)$$

Odtud je vidět, že nulový vektor je stacionárním bodem rovnice (5.7). 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 $S = \{\mathbf{x}_0, \mathbf{x}_1, \dots, \mathbf{x}_{p-1}\}$ taková, že

$$\mathbf{A}(\mathbf{x}_i)\mathbf{x}_i = \mathbf{x}_{i+1(\text{mod } p)}.$$

Zejména pro $p = 2$ platí $S = \{\mathbf{x}_0, \mathbf{x}_1\}$ a $\mathbf{x}_1 = \mathbf{A}(\mathbf{x}_0)\mathbf{x}_0$, $\mathbf{x}_0 = \mathbf{A}(\mathbf{x}_1)\mathbf{x}_1$, stacionární bod \mathbf{x}_0 je tedy nenulovým řešením rovnice

$$[\mathbf{A}(\mathbf{A}(\mathbf{x}_0)\mathbf{x}_0)\mathbf{A}(\mathbf{x}_0)]\mathbf{x}_0 = \mathbf{x}_0.$$

Analogicky lze hledat cykly délky větší než 2.

Definice 3 (Stabilita stacionárních bodů). Stacionární bod $\hat{\mathbf{n}}$ rovnice (5.7) se nazývá

stabilní, pokud $(\forall \varepsilon > 0)(\exists \delta > 0)(\forall t \geq 1) \|\mathbf{n}_0 - \hat{\mathbf{n}}\| < \delta \Rightarrow \|\mathbf{n}(t; \mathbf{n}_0) - \hat{\mathbf{n}}\| < \varepsilon$;

atraktivní, pokud $(\exists \delta > 0) \|\mathbf{n}_0 - \hat{\mathbf{n}}\| < \delta \Rightarrow \lim_{t \rightarrow \infty} \mathbf{n}(t; \mathbf{n}_0) = \hat{\mathbf{n}}$;

asymptoticky stabilní, pokud je stabilní a atraktivní;

globálně asymptoticky stabilní, pokud je stabilní a $(\forall \mathbf{n}_0 \neq \mathbf{o}) \lim_{t \rightarrow \infty} \mathbf{n}(t; \mathbf{n}_0) = \hat{\mathbf{n}}$,

repulsivní, pokud $(\exists \varepsilon > 0) \mathbf{n}_0 \neq \hat{\mathbf{n}} \Rightarrow \liminf_{t \rightarrow \infty} \|\mathbf{n}(t; \mathbf{n}_0) - \hat{\mathbf{n}}\| > \varepsilon$.

Nechť $\hat{\mathbf{n}}$ je stacionární bod rovnice (5.7) a \mathbf{n} je její řešení. Označme $\mathbf{x}(t) = \mathbf{n}(t) - \hat{\mathbf{n}}$ odchylku řešení od stacionárního bodu. Pak $\mathbf{n}(t) = \hat{\mathbf{n}} + \mathbf{x}(t)$, a

$$\hat{\mathbf{n}} + \mathbf{x}(t+1) = \mathbf{n}(t+1) = \mathbf{A}(\hat{\mathbf{n}} + \mathbf{x}(t))(\hat{\mathbf{n}} + \mathbf{x}(t)). \quad (5.12)$$

Předpokládejme dále, že odchylka \mathbf{x} od stacionárního bodu je „malá“ (tj. norma vektoru \mathbf{x} je „malá“) a že složky matice \mathbf{A} jsou dvakrát spojitě diferencovatelné. Z rovnosti (5.12) s využitím Taylorovy věty a rovnosti (5.11) nyní dostaneme

$$\begin{aligned} \hat{n}_i + x_i(t+1) &= \sum_{j=1}^k a_{ij}(\hat{\mathbf{n}} + \mathbf{x}(t))(\hat{n}_j + x_j(t)) = \\ &= \sum_{j=1}^k \left(a_{ij}(\hat{\mathbf{n}}) + \sum_{l=1}^k \left[\frac{\partial a_{ij}}{\partial n_l}(\hat{\mathbf{n}}) \right] x_l(t) + O(\|\mathbf{x}(t)\|^2) \right) (\hat{n}_j + x_j(t)) = \\ &= \sum_{j=1}^k a_{ij}(\hat{\mathbf{n}})(\hat{n}_j + x_j(t)) + \sum_{j=1}^k \sum_{l=1}^k \left[\frac{\partial a_{ij}}{\partial n_l}(\hat{\mathbf{n}}) \right] x_l(t)(\hat{n}_j + x_j(t)) + O(\|\mathbf{x}(t)\|^2) = \\ &= (\mathbf{A}(\hat{\mathbf{n}})\hat{\mathbf{n}})_i + \sum_{j=1}^k a_{ij}(\hat{\mathbf{n}})x_j(t) + \sum_{l=1}^k x_l(t) \sum_{j=1}^k \left[\frac{\partial a_{ij}}{\partial n_l}(\hat{\mathbf{n}}) \right] \hat{n}_j + O(\|\mathbf{x}(t)\|^2) = \\ &= \hat{n}_i + \sum_{l=1}^k a_{il}(\hat{\mathbf{n}})x_l(t) + \sum_{l=1}^k x_l(t) \left(\left[\frac{\partial \mathbf{A}}{\partial n_l}(\hat{\mathbf{n}}) \right] \hat{\mathbf{n}} \right)_i + O(\|\mathbf{x}(t)\|^2) = \\ &= \hat{n}_i + \sum_{l=1}^k \left(a_{il}(\hat{\mathbf{n}}) + \left(\left[\frac{\partial \mathbf{A}}{\partial n_l}(\hat{\mathbf{n}}) \right] \hat{\mathbf{n}} \right)_i \right) x_l(t) + O(\|\mathbf{x}(t)\|^2) \end{aligned}$$

pro libovolné $i = 1, 2, \dots, k$. Položme nyní

$$\mathbf{B} = \mathbf{A}(\hat{\mathbf{n}}) + \left(\left[\frac{\partial \mathbf{A}}{\partial n_1}(\hat{\mathbf{n}}) \right] \hat{\mathbf{n}}, \left[\frac{\partial \mathbf{A}}{\partial n_2}(\hat{\mathbf{n}}) \right] \hat{\mathbf{n}}, \dots, \left[\frac{\partial \mathbf{A}}{\partial n_k}(\hat{\mathbf{n}}) \right] \hat{\mathbf{n}} \right). \quad (5.13)$$

Při tomto označení je $\hat{n}_i + x_i(t+1) = \hat{n}_i + (\mathbf{B}\mathbf{x}(t))_i + O(\|\mathbf{x}(t)\|^2)$ a tedy

$$\mathbf{x}(t+1) = \mathbf{B}\mathbf{x}(t) + O(\|\mathbf{x}(t)\|^2).$$

To znamená, že odchylka \mathbf{x} od stacionárního bodu $\hat{\mathbf{n}}$ se přibližně vyvíjí jako řešení lineárního homogenního systému diferenčních rovnic s maticí \mathbf{B} (která nemusí být nezáporná), tj.

$$\mathbf{x}(t) \approx \mathbf{y}(t),$$

kde \mathbf{y} je řešení úlohy

$$\mathbf{y}(t+1) = \mathbf{B}\mathbf{y}(t), \quad \mathbf{y}(0) = \mathbf{x}(0),$$

pokud $\|\mathbf{x}(t)\|$ je „malá“. Označme

$$\lambda_{\mathbf{B}} = \max \left\{ |\lambda| : (\exists \mathbf{v} \in \mathbb{R}^k) \mathbf{B}\mathbf{v} = \lambda \mathbf{v} \right\} \quad (5.14)$$

dominantní vlastní hodnotu matice \mathbf{B} . Je-li $\lambda_{\mathbf{B}} < 1$, pak $\lim_{t \rightarrow \infty} \mathbf{y}(t) = \mathbf{o}$, tedy vektor \mathbf{y} zůstává „malý“ a „malá“ je i odchylka \mathbf{x} od stacionárního stavu; v důsledku toho je $\lim_{t \rightarrow \infty} \mathbf{x}(t) = \mathbf{o}$, což pro řešení rovnice (5.7) s počáteční podmínkou blízko stacionárního bodu $\hat{\mathbf{n}}$ znamená, že

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \mathbf{n}(t) = \hat{\mathbf{n}}.$$

Je-li $\lambda_{\mathbf{B}} > 1$, pak $\lim_{t \rightarrow \infty} \|\mathbf{y}(t)\| = \infty$. „Malá“ odchylka se stane „velkou“.

Provedené úvahy můžeme zformulovat jako větu.

Věta 4. *Nechť $\hat{\mathbf{n}}$ je stacionární bod rovnice (5.7) a matice \mathbf{A} je v okolí bodu $\hat{\mathbf{n}}$ dvakrát spojitě diferencovatelná. Definujme matici \mathbf{B} rovností (5.13) a číslo $\lambda_{\mathbf{B}}$ rovností (5.14). Pak platí: je-li $\lambda_{\mathbf{B}} < 1$, pak je stacionární bod $\hat{\mathbf{n}}$ asymptoticky stabilní, je-li $\lambda_{\mathbf{B}} > 1$, pak stacionární bod $\hat{\mathbf{n}}$ není stabilní.*

V případě, že projekční matice \mathbf{A} závisí na váženém součtu složek vektoru \mathbf{n} , $\mathbf{A} = \mathbf{A}(N) = \mathbf{A}(\mathbf{c}^T \mathbf{n})$, jsou její první parciální derivace ve stacionárním bodě rovny

$$\frac{\partial \mathbf{A}}{\partial n_i}(\hat{\mathbf{n}}) = c_i \mathbf{A}'(\hat{N}),$$

kde $\hat{N} = \mathbf{c}^T \hat{\mathbf{n}}$. To znamená, že matici \mathbf{B} můžeme zapsat ve tvaru

$$\mathbf{B} = \mathbf{A}(\hat{N}) + (c_1 \mathbf{A}'(\hat{N}) \hat{\mathbf{n}}, c_2 \mathbf{A}'(\hat{N}) \hat{\mathbf{n}}, \dots, c_k \mathbf{A}'(\hat{N}) \hat{\mathbf{n}}) = \mathbf{A}(\hat{N}) + \mathbf{c}^T \otimes (\mathbf{A}'(\hat{N}) \hat{\mathbf{n}}).$$

Příklad:

Uvažujme opět rovnici (5.10). Podle výsledků uvedených v předchozím příkladu má tato rovnice stacionární bod

$$\hat{\mathbf{n}} = \mathbf{x}_0 = \left(\frac{1}{1 - \sigma_2 + \sigma_1\gamma} \ln \frac{\sigma_1\gamma\Phi}{(1 - \sigma_1(1 - \gamma))(1 - \sigma_2)} \right) \begin{pmatrix} 1 - \sigma_2 \\ \sigma_1\gamma \end{pmatrix},$$

pokud $\sigma_1\gamma\Phi > (1 - \sigma_1(1 - \gamma))(1 - \sigma_2)$. Vyšetříme jeho stabilitu.

Označme $\varphi(\mathbf{n}) = \varphi(n_1, n_2) = \Phi e^{-n_1 - n_2}$. Pak rovnici (5.10) můžeme psát ve tvaru

$$\mathbf{n}(t+1) = \begin{pmatrix} \sigma_1(1 - \gamma) & \varphi(\mathbf{n}(t)) \\ \sigma_1\gamma & \sigma_2 \end{pmatrix} \mathbf{n}(t).$$

Dále je $N = n_1 + n_2 = \mathbf{1}^\top \mathbf{n}$ a projekční matice je tedy tvaru

$$\mathbf{A} = \mathbf{A}(N) = \begin{pmatrix} \sigma_1(1 - \gamma) & \varphi(N) \\ \sigma_1\gamma & \sigma_2 \end{pmatrix}, \quad \text{kde } \varphi(N) = \Phi e^{-N}.$$

Platí $\varphi'(N) = -\Phi e^{-N} = -\varphi(N)$, takže

$$\mathbf{A}'(N) = \begin{pmatrix} 0 & -\varphi(N) \\ 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

Nyní můžeme vypočítat

$$\mathbf{A}'(\hat{N})\hat{\mathbf{n}} = \begin{pmatrix} -\varphi(\hat{N})\hat{n}_2 \\ 0 \end{pmatrix}, \quad \mathbf{1}^\top \otimes (\mathbf{A}'(\hat{N})\hat{\mathbf{n}}) = \begin{pmatrix} -\varphi(\hat{N})\hat{n}_2 & -\varphi(\hat{N})\hat{n}_2 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

Pro zjednodušení zápisu označíme $\hat{\varphi} = \varphi(\hat{N})$ a dostaneme vyjádření matice

$$\mathbf{B} = \begin{pmatrix} \sigma_1(1 - \gamma) - \hat{\varphi}\hat{n}_2 & (1 - \hat{n}_2)\hat{\varphi} \\ \sigma_1\gamma & \sigma_2 \end{pmatrix};$$

přítom

$$\hat{N} = \mathbf{1}^\top \hat{\mathbf{n}} = \ln \frac{\sigma_1\gamma\Phi}{(1 - \sigma_1(1 - \gamma))(1 - \sigma_2)}, \quad \hat{\varphi} = \varphi(\hat{N}) = \frac{(1 - \sigma_1(1 - \gamma))(1 - \sigma_2)}{\sigma_1\gamma}.$$

Podle Věty 4 k asymptotické stabilitě stacionárního bodu $\hat{\mathbf{n}}$ rovnice (5.10) stačí, aby všechny vlastní hodnoty matice \mathbf{B} měly modul menší než 1.

Charakteristická rovnice matice \mathbf{B} je $\lambda^2 - (\text{tr } \mathbf{B})\lambda + \det \mathbf{B} = 0$, kde

$$\text{tr } \mathbf{B} = \sigma_1(1 - \gamma) + \sigma_2 - \hat{\varphi}\hat{n}_2, \quad \det \mathbf{B} = \sigma_1\sigma_2(1 - \gamma) - \sigma_1\gamma\hat{\varphi} - (\sigma_2 - \sigma_1\gamma)\hat{\varphi}\hat{n}_2.$$

Kritické hodnoty parametrů jsou takové, že charakteristická rovnice má kořen, jehož modul je roven 1, tj. $\lambda = e^{i\beta}$ pro nějaké reálné číslo β . Dosadíme tuto hodnotu do charakteristické rovnice,

$$e^{2i\beta} - e^{i\beta} \text{tr } \mathbf{B} + \det \mathbf{B} = 0.$$

Tato rovnost je splněna, pokud reálná i imaginární část pravé strany jsou nulové, tj.

$$\cos 2\beta - \cos \beta \operatorname{tr} \mathbf{B} + \det \mathbf{B} = 0, \quad \sin 2\beta - \sin \beta \operatorname{tr} \mathbf{B} = 0. \quad (5.15)$$

Druhou z rovnic upravíme na tvar $\sin \beta(2 \cos \beta - \operatorname{tr} \mathbf{B}) = 0$. Z této rovnice plyne, že $\sin \beta = 0$ nebo $\cos \beta = \frac{1}{2} \operatorname{tr} \mathbf{B}$.

Nechť $\sin \beta = 0$. Pak $\cos \beta = 1$, nebo $\cos \beta = -1$. Pokud $\cos \beta = 1$, pak také $\cos 2\beta = 1$ a dosazením do první z rovnic (5.15) dostaneme $1 - \operatorname{tr} \mathbf{B} + \det \mathbf{B} = 0$, 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

$$\hat{n}_2 = \frac{(\sigma_2 - 1)(1 - \sigma_1(1 - \gamma)) + \sigma_1 \gamma \hat{\varphi}}{(1 - \sigma_2 + \sigma_1 \gamma) \hat{\varphi}}$$

a po dosazení za $\hat{\varphi}$ dostaneme $\hat{n}_2 = 0$, takže kritické hodnoty parametrů jsou ty, které vyhovují rovnosti

$$\Phi = \frac{(1 - \sigma_1(1 - \gamma))(1 - \sigma_2)}{\sigma_1 \gamma}.$$

První nalezená množina kritických hodnot parametrů tedy je

$$K_1 = \left\{ (\sigma_1, \sigma_2, \gamma, \Phi) \in M : \frac{\sigma_1 \gamma \Phi}{(1 - \sigma_1(1 - \gamma))(1 - \sigma_2)} = 1 \right\}.$$

kde $M = (0, 1) \times [0, 1) \times (0, 1) \times (0, \infty)$.

Pokud $\cos \beta = -1$, pak $\cos 2\beta = 1$ a první z rovnic (5.15) dává $1 + \operatorname{tr} \mathbf{B} + \det \mathbf{B} = 0$, 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

$$\hat{n}_2 = \frac{2\sigma_1 \gamma (\sigma_2 + \sigma_1(1 - \gamma))}{(1 - \sigma_1(1 - \gamma))(1 - \sigma_2)(1 + \sigma_2 - \sigma_1 \gamma)}$$

a po dosazení za \hat{n}_2

$$\ln \frac{\sigma_1 \gamma \Phi}{(1 - \sigma_1(1 - \gamma))(1 - \sigma_2)} = \frac{2(\sigma_2 + \sigma_1(1 - \gamma))(1 - \sigma_2 + \sigma_1 \gamma)}{(1 - \sigma_1(1 - \gamma))(1 - \sigma_2)(1 + \sigma_2 - \sigma_1 \gamma)}.$$

Dostáváme tak druhou množinu kritických hodnot parametrů

$$K_2 = \left\{ (\sigma_1, \sigma_2, \gamma, \Phi) \in M : \frac{\sigma_1 \gamma \Phi}{(1 - \sigma_1(1 - \gamma))(1 - \sigma_2)} = \exp \frac{1 - \sigma_2 + \sigma_1 \gamma}{1 + \sigma_2 - \sigma_1 \gamma} \frac{2(\sigma_2 + \sigma_1(1 - \gamma))}{(1 - \sigma_1(1 - \gamma))(1 - \sigma_2)} \right\}.$$

Nechť nyní $\cos \beta = \frac{1}{2} \operatorname{tr} \mathbf{B}$. Pak $\cos 2\beta = \left(\frac{1}{2} \operatorname{tr} \mathbf{B}\right)^2 - \left(1 - \left(\frac{1}{2} \operatorname{tr} \mathbf{B}\right)^2\right) = \frac{1}{2} (\operatorname{tr} \mathbf{B})^2 - 1$ a po dosazení do druhé z rovnic (5.15) dostaneme $-1 + \det \mathbf{B} = 0$, tj.

$$\sigma_1 \sigma_2 (1 - \gamma) - \sigma_1 \gamma \hat{\varphi} + (\sigma_1 \gamma - \sigma_2) \hat{\varphi} \hat{n}_2 = 1.$$

Odtud vyjádříme

$$\hat{n}_2 = \frac{\sigma_1 \gamma (2 - \sigma_1(1 - \gamma) - \sigma_2)}{(\sigma_1 \gamma - \sigma_2)(1 - \sigma_1(1 - \gamma))(1 - \sigma_2)}$$

a po dosazení za \hat{n}_2 dostaneme třetí množinu kritických hodnot parametrů

$$K_3 = \left\{ (\sigma_1, \sigma_2, \gamma, \Phi) \in M : \frac{\sigma_1 \gamma \Phi}{(1 - \sigma_1(1 - \gamma))(1 - \sigma_2)} = \exp \frac{1 + \sigma_1 \gamma - \sigma_2}{\sigma_1 \gamma - \sigma_2} \frac{2 - \sigma_1(1 - \gamma) - \sigma_2}{(1 - \sigma_1(1 - \gamma))(1 - \sigma_2)} \right\}.$$

Označme nyní

$$D = \begin{cases} \min \left\{ \frac{1 + \sigma_1 \gamma - \sigma_2}{1 - \sigma_1 \gamma + \sigma_2} \frac{2(\sigma_2 + \sigma_1(1 - \gamma))}{(1 - \sigma_1(1 - \gamma))(1 - \sigma_2)}, \frac{1 + \sigma_1 \gamma - \sigma_2}{\sigma_1 \gamma - \sigma_2} \frac{2 - \sigma_1(1 - \gamma) - \sigma_2}{(1 - \sigma_1(1 - \gamma))(1 - \sigma_2)} \right\}, & \sigma_1 \gamma > \sigma_2, \\ \frac{1 + \sigma_1 \gamma - \sigma_2}{1 - \sigma_1 \gamma + \sigma_2} \frac{2(\sigma_2 + \sigma_1(1 - \gamma))}{(1 - \sigma_1(1 - \gamma))(1 - \sigma_2)}, & \sigma_1 \gamma \leq \sigma_2. \end{cases}$$

Dosažené výsledky můžeme shrnout: Jestliže parametry rovnice (5.10) splňují nerovnosti

$$\frac{(1 - \sigma_1(1 - \gamma))(1 - \sigma_2)}{\sigma_1 \gamma} < \Phi < \frac{(1 - \sigma_1(1 - \gamma))(1 - \sigma_2)}{\sigma_1 \gamma} e^D$$

pak je stacionární bod $\hat{\mathbf{n}}$ rovnice (5.10) asymptoticky stabilní. Ještě si můžeme povšimnout analogie první nerovnosti s podmínkou pro přežití uvažované populace (5.2). Odvozenou podmínku stability stacionárního bodu $\hat{\mathbf{n}}$ tedy můžeme interpretovat: maximální možný očekávaný počet potomků novorozence je dostatečně velký na to, aby zajistil růst populace; není však „příliš velký“.

Definice 4 (Klasifikace minimálních invariantních množin). Minimální invariantní množina $S \subseteq \mathbb{R}_+^k$ rovnice (5.7) se nazývá

stabilní, pokud ke každému okolí V množiny S existuje okolí U množiny S takové, že z $\mathbf{n}_0 \in U$ plyne $\mathbf{n}(t; \mathbf{n}_0) \in V$ pro všechna $t \in \mathbb{N}$;

atraktor, pokud existuje okolí U množiny S takové, že z $\mathbf{n}_0 \in U$ plyne

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} \{ \|\mathbf{n}(t; \mathbf{n}_0) - \mathbf{x}\| : \mathbf{x} \in S \} = 0;$$

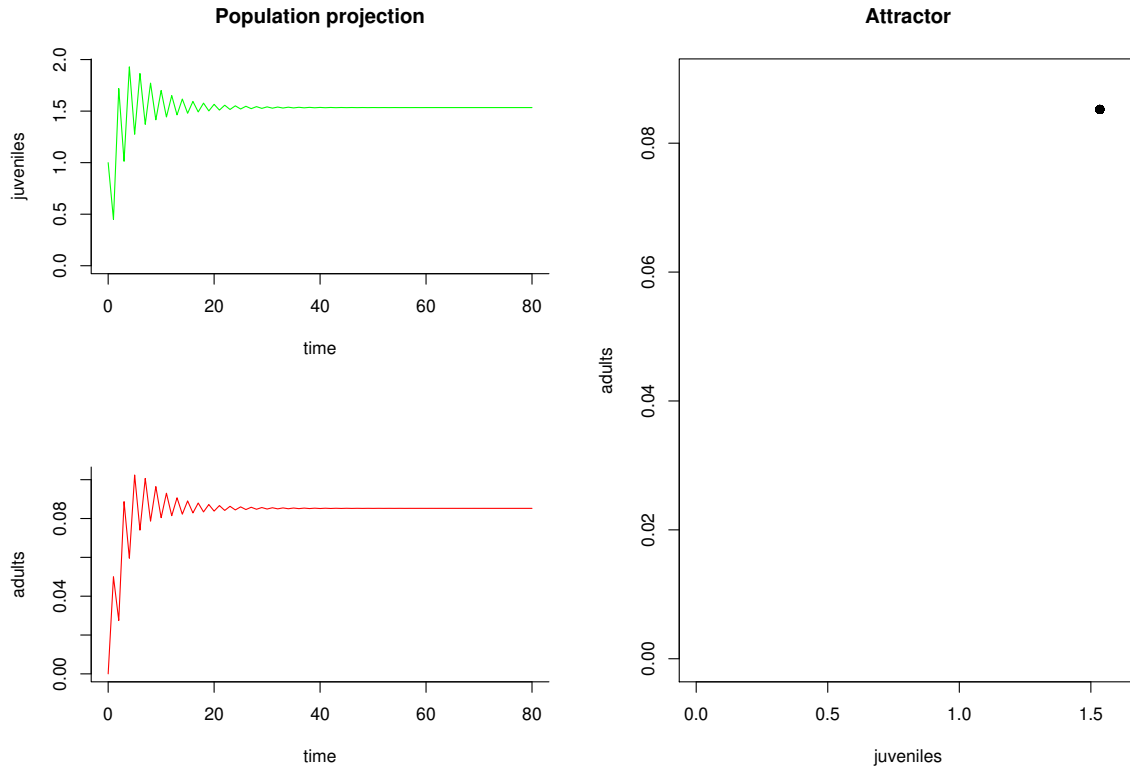
okolí U se nazývá *oblast přitažení atraktoru*;

globální atraktor, pokud množina S je atraktor a celá množina $U = \mathbb{R}_+^k \setminus \{\mathbf{o}\}$ je jeho oblastí přitažení;

repelor, pokud existuje okolí U množiny S takové, že ke každému počátečnímu stavu $\mathbf{n}_0 \notin S$ existuje čas t_0 takový, že $\{\mathbf{n}(t; \mathbf{n}_0) : t \geq t_0\} \cap U = \emptyset$.

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 \mathbf{x}_l z množiny V .
3. Spočítáme řešení $\mathbf{n} = \mathbf{n}(t; \mathbf{x}_l)$ příslušné projekční rovnice až do zvolené hodnoty času $t = T$. Tak získáme množinu $\{\mathbf{n}(t; \mathbf{x}_l) : \tau \leq t \leq T\}$.



Obrázek 5.4: Rovnovážný bod v rovnici (9) s interní variabilitou (5.3)–(5.6).

Použité parametry: $\Sigma_1 = 0.5$, $\Sigma_2 = 0.1$, $\Gamma = 0.1$, $\Phi = 50$, $f_1 = f_2 = 1$, $g_1 = g_2 = 0$, $s_{11} = s_{12} = s_{21} = s_{22} = 0$, $n_1(0) = 1$, $n_2(0) = 0$

4. Kroky 2. a 3. provedeme pro všechny hodnoty $\mathbf{x}_\iota \in V$.
5. Numerickým odhadem atraktoru je množina $\bigcup_{\mathbf{x}_\iota \in V} \{\mathbf{n}(t; \mathbf{x}_\iota) : \tau \leq t \leq T\}$.

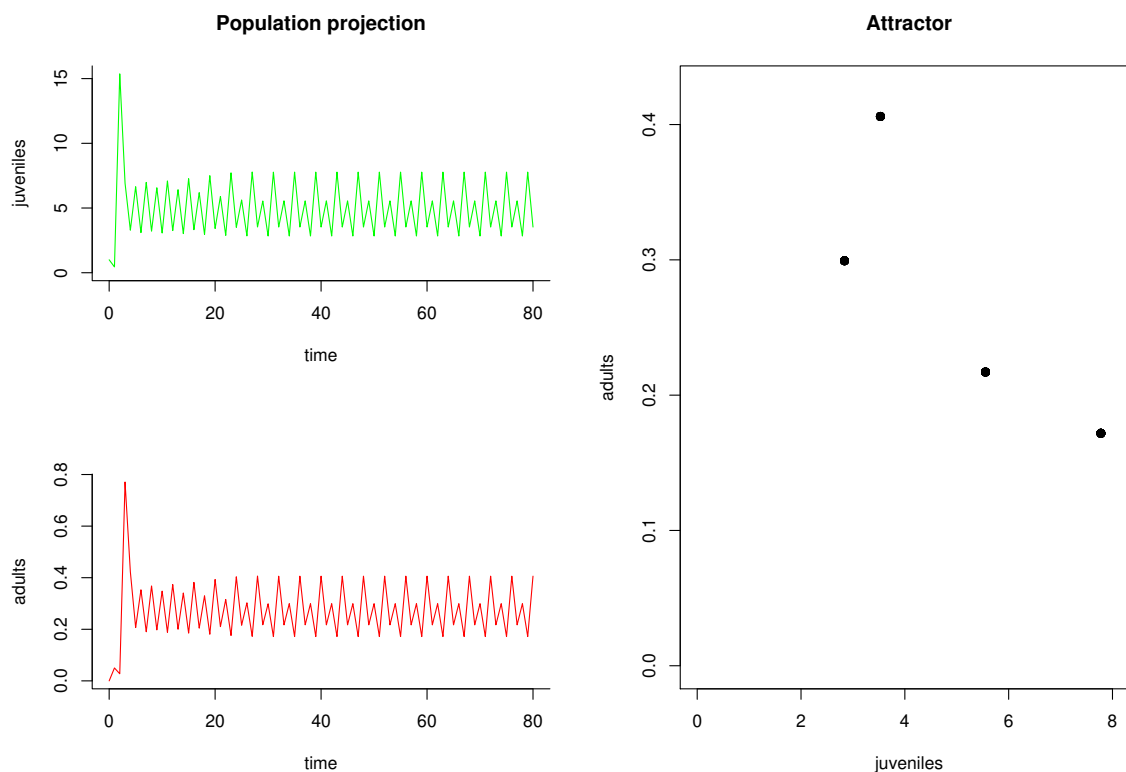
V případě, že je dimenze k projekční rovnice (5.7) rovna dvěma, nebo maximálně třem, můžeme numericky odhadnutý atraktor znázornit geometricky.

Příklad:

Podívejme se opět dvojrozměrný model (9) populace rozdělené na juvenilny a dospělce. Koeficienty přežívání σ_1 , σ_2 budou konstantní, $\sigma_1 = \Sigma_1$, $\sigma_2 = \Sigma_2$, koeficienty dospívání a plodnosti γ a φ mohou záviset na velikosti jednotlivých tříd podle rovností (5.5) a (5.6).

V tomto modelu se mohou objevit atraktory, které jsou invariantními množinami všech typů zavedených v Definiční 2. Příklady možné volby parametrů pro jednotlivé typy jsou uvedeny v popisících obrázcích 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.

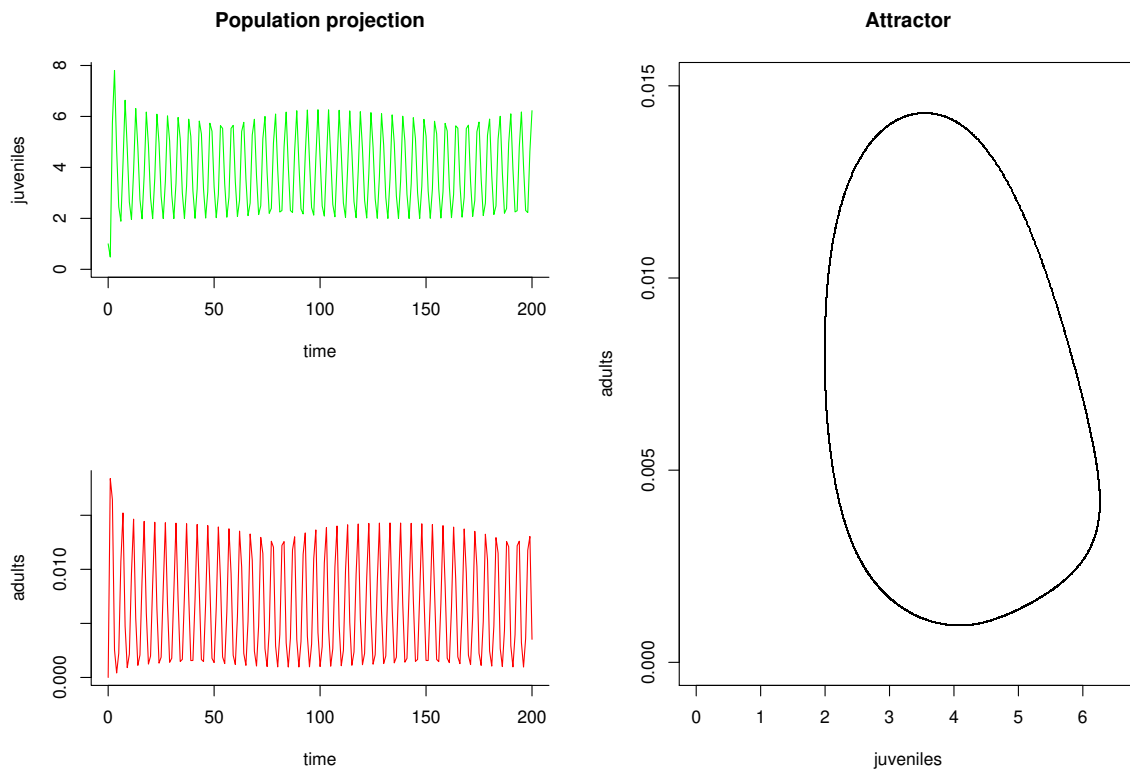
Z obrázků můžeme vypožorovat: Má-li rovnice atraktor rovnovážný bod, pak všechny složky jejího řešení jsou konvergentními posloupnostmi. Má-li rovnice atraktor cyklus, pak



Obrázek 5.5: Cyklus periody 4 v rovnici (9) s interní variabilitou (5.3)–(5.6).

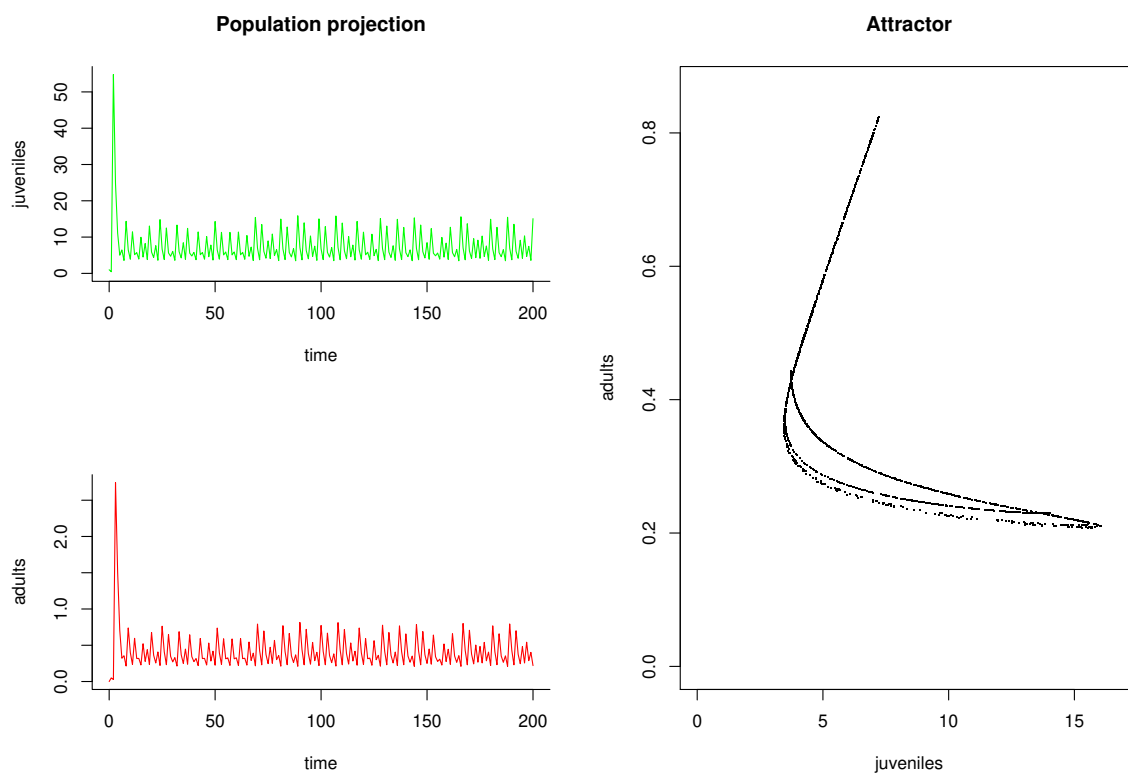
Použité parametry: $\Sigma_1 = 0.5$, $\Sigma_2 = 0.1$, $\Gamma = 0.1$, $\Phi = 500$, $f_1 = f_2 = 1$, $g_1 = g_2 = 0$, $s_{11} = s_{12} = s_{21} = s_{22} = 0$, $n_1(0) = 1$, $n_2(0) = 0$

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. ■

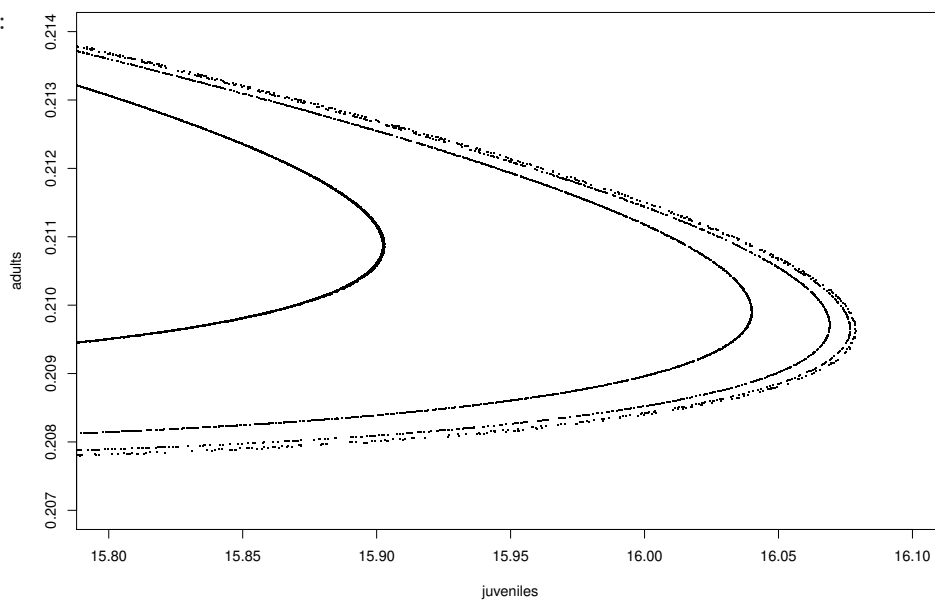


Obrázek 5.6: Invariantní smyčka v rovnici (9) s interní variabilitou (5.3)–(5.6).

Použité parametry: $\Sigma_1 = 0.5$, $\Sigma_2 = 0.1$, $\Gamma = 0.1$, $\Phi = 300$, $f_1 = f_2 = 0$, $g_1 = g_2 = 1$, $s_{11} = s_{12} = s_{21} = s_{22} = 0$, $n_1(0) = 1$, $n_2(0) = 0$



Detail atraktoru:



Obrázek 5.7: Podivný atraktor v rovnici (9) s interní variabilitou (5.3)–(5.6).

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 dvojpolhawní 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 „dvojpolhawní analogii“ populace, jejíž model byl sestaven v Prologu na str. 5.

Za začátek životního cyklu takové populace budeme považovat spojení samičí a samčí gamety, kterým vznikne zatím bezpolhawní zygota, ze které se vyvine buď mladá samička nebo sameček. Za jednotku času zvolíme dobu od spojení gamet po „vznik“ (tj. narození nebo vylíhnutí) juvenilního jedince. Označme $n_1 = n_1(t)$ a $n_2 = n_2(t)$, resp. $n_3 = n_3(t)$ a $n_4 = n_4(t)$, množství juvenilních a plodných samic, resp. samců v čase t . 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). Pro zkrácení zápisu ještě zavedeme označení

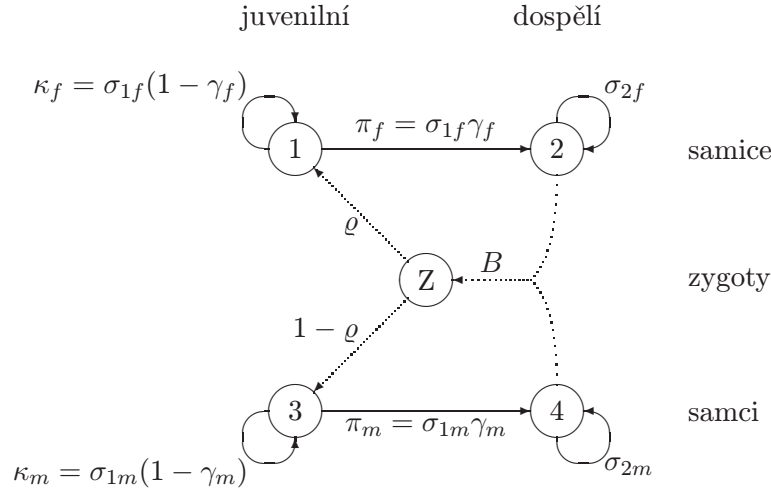
$$\kappa_f = \sigma_{1f}(1 - \gamma_f), \quad \pi_f = \sigma_{1f}\gamma_f, \quad \kappa_m = \sigma_{1m}(1 - \gamma_m), \quad \pi_m = \sigma_{1m}\gamma_m.$$

Primární poměr pohlaví, tj. relativní zastoupení zygot, z nichž se vyvinou samičky, označíme ϱ . Nakonec označíme symbolem B počet životaschopných zygot vyprodukovaných plodnými jedinci na začátku prolekčního intervalu, tj. takových zygot, z nichž do konce projekčního intervalu vznikne živý jedinec. Tento počet bude určitě nějak záviset na aktuálním množství plodných samic f a na aktuálním množství plodných samců m přítomných v populaci, tedy $B = B(f, m)$; v uvažovaném modelu je $f = n_2$, $m = n_4$.

Životní cyklus uvažované populace je schematicky znázorněn na obr. 6.1. Nejedná se ovšem o graf životního cyklu ve vlastním slova smyslu; do uzlu \mathcal{N}_Z vede „hrana“ vycházející ze dvou uzlů \mathcal{N}_2 a \mathcal{N}_4 .

Vývoj modelované populace lze popsat rovnostmi

$$\begin{aligned} n_1(t+1) &= \varrho B(n_2(t), n_4(t)) + \kappa_f n_1(t), & n_3(t+1) &= (1 - \varrho) B(n_2(t), n_4(t)) + \kappa_m n_3(t), \\ n_2(t+1) &= \pi_f n_1(t) + \sigma_{2f} n_2(t), & n_4(t+1) &= \pi_m n_3(t) + \sigma_{2m} n_4(t), \end{aligned}$$



Obrázek 6.1: Schematické znázornění životního cyklu dvojpohlavní populace strukturované na juvenilní (neplodné) a dospělé (plodné) jedince. Uzel \mathcal{N}_Z reprezentuje zygoty, které jsou produkovány společně dospělými samicemi \mathcal{N}_2 a samci \mathcal{N}_4 , 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 $i \in \{f, m\}$.

nebo v maticovém tvaru

$$\begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ n_4 \end{pmatrix} (t+1) = \begin{pmatrix} \kappa_f & 0 & 0 & 0 \\ \pi_f & \sigma_{2f} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \kappa_m & 0 \\ 0 & 0 & \pi_m & \sigma_{2m} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ n_4 \end{pmatrix} (t) + B(n_2(t), n_4(t)) \begin{pmatrix} \rho \\ 0 \\ 1 - \rho \\ 0 \end{pmatrix}.$$

Matici na pravé straně poslední rovnosti označíme \mathbb{T} , poslední vektor označíme \mathbf{b} ; tento vektor závisí na hodnotách $n_2(t)$ a $n_4(t)$, obecně tedy $\mathbf{b} = \mathbf{b}(\mathbf{n}(t))$. Při tomto označení je vývoj populace popsán rovností

$$\mathbf{n}(t+1) = \mathbb{T}\mathbf{n}(t) + \mathbf{b}(\mathbf{n}(t)).$$

Nejedná se o maticový model v obvyklém smyslu; model je porušen (perturován) přičítaným vektorem, který závisí na struktuře populace, a tato závislost je nelineární.

Předpokládejme nyní, že funkci B známe. Pro libovolné hodnoty $f \geq 0$ a $m \geq 0$ položíme

$$F_2(f, m) = \frac{B(f, m)}{2f}, \quad F_4(f, m) = \frac{B(f, m)}{2m}. \quad (6.1)$$

Pak $B(f, m) = fF_2(f, m) + mF_4(f, m)$. Při tomto označení je

$$\mathbf{b}(\mathbf{n}(t)) = \begin{pmatrix} 0 & \rho F_2(n_2(t), n_4(t)) & 0 & \rho F_4(n_2(t), n_4(t)) \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & (1 - \rho)F_2(n_2(t), n_4(t)) & 0 & (1 - \rho)F_4(n_2(t), n_4(t)) \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_1(t) \\ n_2(t) \\ n_3(t) \\ n_4(t) \end{pmatrix}.$$

Matici na pravé straně této rovnosti označíme $\mathbb{F}(\mathbf{n}(t))$ a model vývoje populace dostane tvar

$$\mathbf{n}(t+1) = \left(\mathbb{T} + \mathbb{F}(\mathbf{n}(t)) \right) \mathbf{n}(t),$$

nebo podrobněji

$$\begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ n_4 \end{pmatrix} (t+1) = \begin{pmatrix} \kappa_f & \varrho F_2(n_2(t), n_4(t)) & 0 & \varrho F_4(n_2(t), n_4(t)) \\ \pi_f & \sigma_{2f} & 0 & 0 \\ 0 & (1-\varrho)F_2(n_2(t), n_4(t)) & \kappa_m & (1-\varrho)F_4(n_2(t), n_4(t)) \\ 0 & 0 & \pi_m & \sigma_{2m} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ n_4 \end{pmatrix} (t). \quad (6.2)$$

To již je maticový model s interní variabilitou.

6.1.1 Funkce rození

Funkce $B = B(f, m)$ vyjadřující množství „vyprodukovaných“ zygot bývá nazývána *funkce rození* (birth function) nebo *funkce manželství* (marriage 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 přirozené vlastnosti:

- (i) $B : [0, \infty) \times [0, \infty) \rightarrow [0, \infty)$, 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.

Dále budeme požadovat, aby funkce B měla navíc vlastnosti:

- (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.

Vlastnosti (iii) a (iv) jsou již diskutabilní. 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 námítky lze mít i proti neklesání funkce B .

Jednoduché funkce rození

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:

$$\begin{array}{ll} \min \{f, m\} & \text{maximální možné množství párů,} \\ \begin{cases} f, & fm > 0 \\ 0, & fm = 0 \end{cases} & \text{dominance samic,} \\ \begin{cases} m, & fm > 0 \\ 0, & fm = 0 \end{cases} & \text{dominance samců,} \\ \begin{cases} qf + (1 - q)m, & fm \neq 0 \\ 0, & fm = 0 \end{cases} & \text{vážený aritmetický průměr, pro váhu } q \text{ platí } 0 < q < 1, \\ f^q m^{1-q} & \text{vážený geometrický průměr,} \\ \begin{cases} \frac{fm}{qm + (1 - q)f}, & fm > 0 \\ 0, & fm = 0 \end{cases} & \text{vážený harmonický průměr.} \end{array}$$

Všechny takové funkce splňují požadavky (i)–(iv). Proto lze proti nim vznášet stejné námitky, jako proti požadavkům (iii) a (iv). Za nejméně závadný bývá považován harmonický průměr; má z uvedených průměrů nejmenší hodnotu.

Pokud $q = \frac{1}{2}$, jsou průměry nevážené (nevychýlené pro některé pohlaví). V tomto případě geometrický i harmonický průměr nabývají své největší hodnoty, pokud je poměr pohlaví vyrovnaný, $f = m$; aritmetický průměr na poměru pohlaví nezávisí. Libovolný z průměrů přejde pro $q = 1$ v dominanci samic a pro $q = 0$ v dominanci samců.

Hadelerova funkce

Obecná funkce vyhovující požadavkům (i)–(iv) kladeným na funkci rození B je Hadelerova funkce definovaná vztahem

$$B(f, m) = \begin{cases} \alpha (qf^r + (1 - q)m^r)^{1/r}, & fm > 0, \\ 0, & fm = 0, \end{cases}$$

kde $r \in \mathbb{R}$, $\alpha > 0$, $0 \leq q \leq 1$. Je-li $fm > 0$, pak pro $q = 1$, resp. $q = 0$, dostaneme

$$B(f, m) = \alpha f, \quad \text{resp.} \quad B(f, m) = \alpha m;$$

takže se jedná o dominanci samic (polygynii), resp. dominanci samců (polyandrii). Pro $0 < q < 1$ a $r = 1$, resp. $r = -1$ dostaneme

$$B(f, m) = \alpha(qf + (1 - q)m), \quad \text{resp.} \quad B(f, m) = \alpha \frac{fm}{qm + (1 - q)f},$$

tj. vážený aritmetický, resp. harmonický, průměr. Dále pro $r \neq 0$ platí

$$(qf^r + (1-q)m^r)^{1/r} = \exp \left\{ \frac{1}{r} \ln (qf^r + (1-q)m^r) \right\},$$

$$\frac{\frac{d}{dr} \ln (qf^r + (1-q)m^r)}{\frac{d}{dr} r} = \frac{qf^r \ln f + (1-q)m^r \ln m}{qf^r + (1-q)m^r},$$

takže podle de l'Hôpitalova pravidla je

$$\lim_{r \rightarrow 0} \frac{1}{r} \ln (qf^r + (1-q)m^r) = \frac{q \ln f + (1-q) \ln m}{1} = \ln f^q m^{1-q},$$

$$\begin{aligned} \lim_{r \rightarrow \infty} \frac{1}{r} \ln (qf^r + (1-q)m^r) &= \\ &= \lim_{r \rightarrow \infty} \frac{q \left(\frac{f}{\max\{f, m\}} \right)^r \ln f + (1-q) \left(\frac{m}{\max\{f, m\}} \right)^r \ln m}{q \left(\frac{f}{\max\{f, m\}} \right)^r + (-q) \left(\frac{m}{\max\{f, m\}} \right)^r} = \ln \max\{f, m\}, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \lim_{r \rightarrow -\infty} \frac{1}{r} \ln (qf^r + (1-q)m^r) &= \\ &= \lim_{r \rightarrow -\infty} \frac{q \left(\frac{f}{\min\{f, m\}} \right)^r \ln f + (1-q) \left(\frac{m}{\min\{f, m\}} \right)^r \ln m}{q \left(\frac{f}{\min\{f, m\}} \right)^r + (-q) \left(\frac{m}{\min\{f, m\}} \right)^r} = \ln \min\{f, m\}. \end{aligned}$$

Dostáváme tak

$$\lim_{r \rightarrow 0} B(f, r) = \alpha f^q m^{1-q}, \quad \text{vážený geometrický průměr,}$$

$$\lim_{r \rightarrow -\infty} B(f, r) = \alpha \min\{f, m\}, \quad \lim_{r \rightarrow \infty} B(f, r) = \alpha \max\{f, m\}.$$

Vidíme, že Hadeleroва funkce zahrnuje všechny výše uvažované tvary funkce rození B .

6.1.2 Stacionární struktura

Model (6.2) přepíšeme ve standardním tvaru

$$\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{A}(\mathbf{n}(t))\mathbf{n}(t). \quad (6.3)$$

Přitom matice \mathbf{A} je tvaru

$$\mathbf{A}(\mathbf{n}) = \begin{pmatrix} \kappa_f & \varrho F_2(n_2, n_4) & 0 & \varrho F_4(n_2, n_4) \\ \pi_f & \sigma_{2f} & 0 & \\ 0 & (1-\varrho)F_2(n_2, n_4) & \kappa_m & (1-\varrho)F_4(n_2, n_4) \\ 0 & 0 & \pi_m & \sigma_{2m} \end{pmatrix},$$

funkce F_3 a F_5 jsou dány rovnostmi (6.1). Budeme hledat řešení rovnice (6.3) takové, že geometricky roste celková velikost populace a její struktura (relativní zastoupení jednotlivých složek) zůstává. Přesněji řečeno, hledáme řešení rovnice (6.3) ve tvaru

$$\mathbf{n}(t) = c\lambda^t \mathbf{w}. \quad (6.4)$$

Přitom požadujeme, aby \mathbf{w} byl kladný vektor a c, λ kladné konstanty. O funkci rození B předpokládáme, že splňuje podmínky (i)–(iv) z 6.1.1. Zejména je tato funkce homogenní prvního řádu a proto platí

$$F_j(c\lambda^t w_2, c\lambda^t w_4) = \frac{B(c\lambda^t w_2, c\lambda^t w_4)}{2c\lambda^t w_j} = \frac{1}{2w_j} B(w_2, w_4), \quad j = 2, 4.$$

Porovnáním s tvarem matice A vidíme, že platí $A(c\lambda^t \mathbf{w}) = A(\mathbf{w})$. Dále, poněvadž vektorová posloupnost $c\lambda^t \mathbf{w}$ je řešením rovnice (6.3), musí platit

$$c\lambda^{t+1} \mathbf{w} = \mathbf{n}(t+1) = A(\mathbf{n}(t))\mathbf{n}(t) = A(c\lambda^t \mathbf{w})c\lambda^t \mathbf{w} = A(\mathbf{w})c\lambda^t \mathbf{w}.$$

Odtud vidíme, že $\lambda \mathbf{w} = A(\mathbf{w})\mathbf{w}$, nebo po rozepsání do složek

$$\begin{pmatrix} \kappa_f - \lambda & \frac{\varrho}{2w_2} B(w_2, w_4) & 0 & \frac{\varrho}{2w_4} B(w_2, w_4) \\ \pi_f & \sigma_{2f} - \lambda & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1-\varrho}{2w_2} B(w_2, w_4) & \kappa_m - \lambda & \frac{1-\varrho}{2w_4} B(w_2, w_4) \\ 0 & 0 & \pi_m & \sigma_{2m} - \lambda \end{pmatrix} \begin{pmatrix} w_1 \\ w_2 \\ w_3 \\ w_4 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}.$$

Z prvního a třetího řádku dostaneme

$$B(w_2, w_4) = \frac{\lambda - \kappa_f}{\varrho} w_1, \quad B(w_2, w_4) = \frac{\lambda - \kappa_m}{1 - \varrho} w_3 \quad (6.5)$$

a odtud

$$w_3 = \frac{1 - \varrho}{\varrho} \frac{\lambda - \kappa_f}{\lambda - \kappa_m} w_1. \quad (6.6)$$

ze druhého a čtvrtého pak

$$w_2 = \frac{\pi_f}{\lambda - \sigma_{2f}} w_1, \quad w_4 = \frac{\pi_m}{\lambda - \sigma_{2m}} w_3 = \frac{1 - \varrho}{\varrho} \frac{\lambda - \kappa_f}{\lambda - \kappa_m} \frac{\pi_m}{\lambda - \sigma_{2m}} w_1. \quad (6.7)$$

Toto vyjádření dosadíme do první rovnosti v (6.5). Dostaneme

$$B\left(\frac{\pi_f}{\lambda - \sigma_{2f}} w_1, \frac{1 - \varrho}{\varrho} \frac{\lambda - \kappa_f}{\lambda - \kappa_m} \frac{\pi_m}{\lambda - \sigma_{2m}} w_1\right) = \frac{\lambda - \kappa_f}{\varrho} w_1.$$

Využijeme skutečnost, že funkce B je homogenní a dostaneme rovnici

$$B\left(\frac{\varrho \pi_f}{(\lambda - \sigma_{2f})(\lambda - \kappa_f)}, \frac{(1 - \varrho) \pi_m}{(\lambda - \kappa_m)(\lambda - \sigma_{2m})}\right) = 1. \quad (6.8)$$

Levou stranu této rovnice označíme symbolem $\Phi(\lambda)$ a budeme předpokládat, že funkce B je spojitá. Ze skutečnosti $\sigma_{2m} < 1$, $\sigma_{2f} < 1$, $\kappa_m < 1$, $\kappa_f < 0$ (pohlavně se rozmnožující organismy

jsou smrtelné), plyne že, funkce Φ je spojitá na intervalu (p, ∞) , kde $p = \max\{\sigma_{2f}, \sigma_{2m}, \kappa_m, \kappa_f\}$. Oba argumenty funkce B na levé straně rovnice (6.8) jsou klesajícími funkcemi proměnné λ . Proto je podle vlastnosti (iv) funkce Phi nerostoucí na intervalu (p, ∞) . S využitím vlastnosti (ii) funkce B nyní dostaneme

$$\lim_{\lambda \rightarrow \infty} \Phi(\lambda) = 0, \quad \lim_{\lambda \rightarrow p^+} \Phi(\lambda) = \infty.$$

Podle Bolzanovy věty má tedy rovnice (6.8) kladné řešení λ . Pokud navíc

$$\Phi(1) = B\left(\frac{\varrho\pi_f}{\kappa_f\sigma_{2f}}, \frac{(1-\varrho)\pi_m}{\kappa_m\sigma_{2m}}\right) > 1, \quad (6.9)$$

pak má rovnice (6.8) řešení $\lambda > 1$.

Po dosazení hodnoty λ do rovností (6.6) a (6.7) dostaneme složky vektoru stacionární struktury w . Hodnotu w_1 můžeme volit rovnu 1 (pak jsou velikosti složek populace vyjádřeny relativně k množství zygot), nebo tak, aby $w_2 + w_3 + w_4 + w_5 = 1$ (pak velikosti složek populace chápeme jako relativní zastoupení juvenilních nebo plodných samic nebo samců). Nerovnost (6.9) je dostatečnou podmínkou přežití populace.

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

$$f_i + \sum_{j=1}^k c_{ij}, \quad \text{resp.} \quad m_j + \sum_{i=1}^k c_{ij}.$$

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 novorozenců samic a samců a množství párů tvořených novorozenci je dáno rovnostmi

$$f_1(t+1) = \varrho \sum_{i,j=1}^k F_{ij}c_{ij}(t), \quad m_1(t+1) = (1-\varrho) \sum_{i,j=1}^k F_{ij}c_{ij}(t), \quad c_{11}(t) = 0 \quad (6.10)$$

pro každé $t = 0, 1, 2, \dots$.

Označme dále P_{if} , resp. P_{jm} , 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*, divorce 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. $M_{ij} = M_{ij}(\mathbf{f}, \mathbf{m})$. 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

$$f_{i+1}(t+1) = P_{if}f_i(t) - \sum_{j=1}^k M_{ij}(\mathbf{f}(t), \mathbf{m}(t)) + \sum_{j=1}^k (D_{ij} + (1 - P_{jm})P_{if})c_{ij}(t) \quad (6.11)$$

pro všechna $t = 0, 1, 2, \dots, i = 1, 2, \dots, k$. Podobně pro množství nespárovaných samců platí

$$m_{j+1}(t+1) = P_{jm}m_j(t) - \sum_{i=1}^k M_{ij}(\mathbf{f}(t), \mathbf{m}(t)) + \sum_{i=1}^k (D_{ij} + (1 - P_{if})P_{jm})c_{ij}(t) \quad (6.12)$$

pro všechna $t = 0, 1, 2, \dots, j = 1, 2, \dots, k$.

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

$$c_{i+1,j+1}(t+1) = (P_{if}P_{jm} - D_{ij})c_{ij}(t) + M_{ij}(\mathbf{f}(t), \mathbf{m}(t)) \quad (6.13)$$

pro všechna $t = 0, 1, 2, \dots, i, j = 1, 2, \dots, k$.

Model vývoje uvažované populace je zapsán rovnicemi (6.10), (6.11), (6.12), (6.13). Přitom primární poměr pohlaví ϱ , párově specifické plodnosti F_{ij} , věkově specifické koeficienty přežívání P_{if} a P_{jm} a rozvodovost D_{ij} splňují nerovnosti

$$0 < \varrho < 1, \quad F_{ij} \geq 0, \quad \sum_{i,j=1}^k F_{ij} > 0, \quad 0 < P_{if} \leq 1, \quad 0 < P_{jm} \leq 1, \quad 0 \leq D_{ij} \leq P_{if}P_{jm}$$

pro všechna $i, j = 1, 2, \dots, k$.

Podmíněná pravděpodobnost, že pár typu (i, j) se během projekčního intervalu rozpadne, za podmínky, že oba partneři přežijí, je dána výrazem

$$d_{ij} = \frac{D_{ij}}{P_{if}P_{jm}},$$

pokud $P_{if}P_{jm} > 0$; jinak položíme $d_{ij} = 0$. Pro podmíněnou rozvodovost d_{ij} platí

$$0 \leq d_{ij} \leq 1 \text{ pro všechna } i, j = 1, 2, \dots, k.$$

Rovnice (6.11), (6.12), (6.13) můžeme při tomto označení přepsat na tvar

$$\begin{aligned} f_{i+1}(t+1) &= P_{if} \left(f_i(t) + \sum_{j=1}^k (1 - P_{jm}(1 - d_{ij})) c_{ij}(t) \right) - \sum_{j=1}^k M_{ij}(\mathbf{f}(t), \mathbf{m}(t)), \\ m_{j+1}(t+1) &= P_{jm} \left(m_j(t) + \sum_{i=1}^k (1 - P_{if}(1 - d_{ij})) c_{ij}(t) \right) - \sum_{i=1}^k M_{ij}(\mathbf{f}(t), \mathbf{m}(t)), \\ c_{i+1,j+1} &= P_{if} P_{jm} (1 - d_{ij}) c_{ij}(t) + M_{ij}(\mathbf{f}(t), \mathbf{m}(t)). \end{aligned}$$

6.2.1 Funkce partnerství M_{ij}

Pochopitelně, že nemůže vzniknout záporné množství párů (rozpad párů je vyjádřen parametry D_{ij}). Proto funkce partnerství $M = M_{ij}(\mathbf{f}, \mathbf{m})$ je pro libovolnou dvojici indexů i, j nezáporná, tj.

$$M_{ij} : [0, \infty)^{2k} \rightarrow [0, \infty).$$

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

$$\sum_{j=1}^k M_{ij}(\mathbf{f}, \mathbf{m}) \leq f_i, \quad \sum_{i=1}^k M_{ij}(\mathbf{f}, \mathbf{m}) \leq m_j$$

pro libovolné nezáporné vektory \mathbf{f}, \mathbf{m} a všechny indexy $i, j = 1, 2, \dots, k$.

Z této vlastnosti a z nezápornosti funkcí M_{ij} plyne, že pro všechny indexy i, j a pro libovolné nezáporné vektory \mathbf{f}, \mathbf{m} platí

$$M_{ij}(f_1, \dots, f_{i-1}, 0, f_{i+1}, \dots, f_k, m_1, \dots, m_k) = 0,$$

$$M_{ij}(f_1, \dots, f_k, m_1, \dots, m_{j-1}, 0, m_{j+1}, \dots, m_k) = 0,$$

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

$$M_{ij}(\alpha \mathbf{f}, \alpha \mathbf{m}) = \alpha^p M_{ij}(\mathbf{f}, \mathbf{m})$$

pro libovolné nezáporné vektory \mathbf{f}, \mathbf{m} , kladné číslo α a pro všechny indexy $i, j = 1, 2, \dots, k$. 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 , zmenší se počet nově vznikajících párů typu (i, j) . Tedy pro všechny nezáporné vektory $\mathbf{f}, \mathbf{m}, \tilde{\mathbf{f}}, \tilde{\mathbf{m}}$ takové, že $\mathbf{f} \leq \tilde{\mathbf{f}}$ a $\mathbf{m} \leq \tilde{\mathbf{m}}$ a pro všechny indexy $i, j = 1, 2, \dots, k$ platí

$$M_{ij}(\mathbf{f}, \mathbf{m}) \leq M_{ij}(f_1, \dots, f_{i-1}, \tilde{f}_i, f_{i+1}, \dots, f_k, m_1, \dots, m_{j-1}, \tilde{m}_j, m_{j+1}, \dots, m_k),$$

P4) Pokud počet nespárovaných samic věkové třídy i a samců věkové třídy j se nezmění, ale přibudou nějakí 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 \mathbf{f} , \mathbf{m} , $\tilde{\mathbf{f}}$, $\tilde{\mathbf{m}}$ takové, že $\mathbf{f} \leq \tilde{\mathbf{f}}$ a $\mathbf{m} \leq \tilde{\mathbf{m}}$ a pro všechny indexy $i, j = 1, 2, \dots, k$ platí

$$M_{ij}(\mathbf{f}, \mathbf{m}) \geq M_{ij}(\tilde{f}_1, \dots, \tilde{f}_{i-1}, f_i, \tilde{f}_{i+1}, \dots, \tilde{f}_k, \tilde{m}_1, \dots, \tilde{m}_{j-1}, m_j, \tilde{m}_{j+1}, \dots, \tilde{m}_k).$$

Podmínky P3) a P4) popisují fungování „manželského trhu“ – první z nich vyjadřuje vliv „nabídky“ na „poptávku“, druhá „konkurenci“.

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; zvětšení nabídky na „manželském trhu“ nezvýší poptávku a není na něm konkurence. Při tomto zjednodušení lze volit $M_{ij}(\mathbf{f}, \mathbf{m}) = p_{ij}B(f_i, m_j)$, kde B je některá z funkcí používaných v 6.1 a p_{ij} jsou taková nezáporná čísla volená tak, aby byla splněna podmínka P1).

Realističtější funkce partnerství, která závisí na množství nespárovaných samic a samců všech věkových tříd, může být tvaru

$$M_{ij}(\mathbf{f}, \mathbf{m}) = p_{ij} \frac{f_i m_j}{\sum_{i=1}^k f_i + \sum_{j=1}^k m_j},$$

nebo v maticovém tvaru

$$\mathbf{M}(\mathbf{f}, \mathbf{m}) = \frac{1}{\mathbf{1}^\top(\mathbf{f} + \mathbf{m})} \mathbf{P} \mathbf{f} \mathbf{m}^\top.$$

Tato funkce je homogenní řádu 1.

Dodatek A

Perronova–Frobeniova teorie

Všechny matice v tomto oddílu budou typu $n \times n$, všechny vektory budou n -rozměrné. Symbol $|\mathbf{A}|$, resp. $|\mathbf{v}|$, bude označovat matici, jejíž složky jsou $(|\mathbf{A}|)_{ij} = |a_{ij}|$, resp. vektor, jehož složky jsou $(|\mathbf{v}|)_i = |v_i|$. Dále budeme zapisovat

$$\mathbf{A} \geq c \quad \dots \quad (\forall i, j) a_{ij} \geq c, \text{ tj. } (\forall i, j) (\mathbf{A})_{ij} \geq c,$$

$$\mathbf{v} \geq c \quad \dots \quad (\forall i) v_i \geq c, \text{ tj. } (\forall i) (\mathbf{v})_i \geq c,$$

$$\mathbf{A} \geq \mathbf{B} \quad \dots \quad (\forall i, j) a_{ij} \geq b_{ij}, \text{ tj. } (\forall i, j) (\mathbf{A})_{ij} \geq (\mathbf{B})_{ij},$$

$$\mathbf{v} \geq \mathbf{w} \quad \dots \quad (\forall i) v_i \geq w_i, \text{ tj. } (\forall i) (\mathbf{v})_i \geq (\mathbf{w})_i$$

a podobně.

Symbol \mathbf{I} bude označovat jednotkovou matici. Pro matici \mathbf{A} a vektor \mathbf{v} dále klademe

$$\ker \mathbf{A} = \{\mathbf{w} : \mathbf{A}\mathbf{w} = \mathbf{o}\}, \quad \|\mathbf{v}\| = \sqrt{\sum_{i=1}^n v_i^2};$$

$\ker \mathbf{A}$ je zřejmě vektorový prostor dimenze nejvýše n , tj. $\dim \ker \mathbf{A} \leq n$, $\|\mathbf{v}\|$ je eukleidovská norma vektoru \mathbf{v} .

Definice 5. Matice \mathbf{A} se nazývá *nezáporná*, je-li $\mathbf{A} \geq 0$, a nazývá se *kladná*, je-li $\mathbf{A} > 0$.

Definice 6. Nezáporná matice \mathbf{A} se nazývá

- *primitivní*, pokud $(\exists k \in \mathbb{N}) \mathbf{A}^k > 0$,
- *imprimitivní*, pokud není primitivní, tj. $(\forall k \in \mathbb{N}) (\exists i, j) (\mathbf{A}^k)_{ij} = 0$,
- *reducibilní*, pokud $(\exists i, j) (\forall k \in \mathbb{N}) (\mathbf{A}^k)_{ij} = 0$,
- *ireducibilní*, pokud není reducibilní, tj. $(\forall i, j) (\exists k \in \mathbb{N}) (\mathbf{A}^k)_{ij} > 0$.

Poznámka 2. Přímo z definice plyne, že každá primitivní matice je ireducibilní a každá reducibilní matice je imprimitivní. Třídou nezáporných matic lze tedy rozložit na tři disjunktní části: matice reducibilní, matice primitivní a matice současně ireducibilní a imprimitivní.

Tvrzení 3. Je-li $\mathbf{A} \geq 0$ a $\mathbf{v} \geq \mathbf{w}$, pak $\mathbf{A}\mathbf{v} \geq \mathbf{A}\mathbf{w}$.

Je-li $\mathbf{A} > 0$, $\mathbf{v} \geq \mathbf{w}$ a existuje $i \in \{1, 2, \dots, n\}$ takové, že $v_i > w_i$ pak $\mathbf{A}\mathbf{v} > \mathbf{A}\mathbf{w}$.

Důkaz. Plyne bezprostředně z vyjádření $(A\mathbf{v})_k = \sum_{j=1}^n a_{kj}v_j$, $\sum_{j=1}^n a_{kj}w_j = (A\mathbf{w})_k$. \square

Tvrzení 4. Je-li $A > 0$, \mathbf{v} vlastní vektor matice A příslušný k vlastní hodnotě λ a $\mathbf{v} \geq 0$, pak $\mathbf{v} > 0$ a $\lambda > 0$.

Důkaz. Poněvadž \mathbf{v} je vlastním vektorem, je $\mathbf{v} \neq 0$ a tedy existuje $i \in \{1, 2, \dots, n\}$ takový index, že $v_i > 0$. Podle druhé části tvrzení 3 je $\lambda\mathbf{v} = A\mathbf{v} > A\mathbf{0} = \mathbf{0}$. 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 $\lambda v_j > 0$. \square

Tvrzení 5. Je-li $A \geq 0$ primitivní a $\mathbf{v} \geq 0$ její vlastní vektor příslušný k vlastní hodnotě λ , pak $\mathbf{v} > 0$, $\lambda > 0$.

Důkaz. Z tvrzení 3 plyne, že $\lambda\mathbf{v} = A\mathbf{v} \geq 0$, takže $\lambda \geq 0$. Poněvadž A je primitivní, existuje $k \in \mathbb{N}$ takové, že $A^k > 0$.

Poněvadž $A\mathbf{v} = \lambda\mathbf{v}$, je také $A^k\mathbf{v} = A^{k-1}A\mathbf{v} = A^{k-1}(\lambda\mathbf{v}) = \lambda A^{k-1}\mathbf{v} = \dots = \lambda^k\mathbf{v}$. Tvrzení 4 nyní implikuje $\mathbf{v} > 0$ a $\lambda^k > 0$, takže $\lambda \neq 0$. \square

Tvrzení 6. Nechť matice A splňuje předpoklady

- (i) $A \geq 0$, $A \neq 0$;
- (ii) existuje číslo $\lambda \in \mathbb{R}$ a vektor \mathbf{u} tak, že $A^T\mathbf{u} = \lambda\mathbf{u}$, $\mathbf{u} > 0$ (vektor \mathbf{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 \mathbf{v} tak, že $A\mathbf{v} = \mu\mathbf{v}$, $\mathbf{v} \geq 0$, $\mathbf{v} \neq 0$ (vektor \mathbf{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

$$\lambda\mathbf{u}^T\mathbf{v} = (A^T\mathbf{u})^T\mathbf{v} = \mathbf{u}^T A\mathbf{v} = \mathbf{u}^T\mu\mathbf{v} = \mu\mathbf{u}^T\mathbf{v}.$$

Z kladnosti vektoru \mathbf{u} a z nezápornosti a nenulovosti vektoru \mathbf{v} plyne $\mathbf{u}^T\mathbf{v} > 0$. Výraz $\mathbf{u}^T\mathbf{v}$ lze tedy v poslední rovnosti vykrátit, takže $\lambda = \mu$. \square

Tvrzení 7. Nechť $A > 0$ splňuje předpoklady (ii) a (iii) tvrzení 6 (z nerovnosti $A > 0$ plyne i splnění předpokladu (i)) a symboly $\lambda(= \mu)$, \mathbf{v} mají stejný význam jako v tvrzení 6. Je-li \mathbf{w} vlastní vektor matice A příslušný k vlastní hodnotě λ , pak existuje číslo $\alpha \in \mathbb{R}$ takové, že $\mathbf{w} = \alpha\mathbf{v}$, tj. $\dim(\ker(A - \lambda I)) = 1$.

Důkaz. Buď \mathbf{v} vektor z tvrzení 4. Pak je $\mathbf{v} > 0$ a $\lambda > 0$. Položme

$$\alpha = \min \left\{ \frac{w_j}{v_j} : j = 1, 2, \dots, n \right\}, \quad i \text{ takový index, že } \alpha = \frac{w_i}{v_i}.$$

Pro každý index j tedy platí $\alpha = \frac{w_j}{v_j} \leq \frac{w_j}{v_j}$. Odtud plyne

$$w_j - \alpha v_j \geq 0, \quad w_i - \alpha v_i = 0, \tag{A.1}$$

takže $\mathbf{w} - \alpha\mathbf{v} \geq 0$.

Dále platí

$$\mathbf{A}(\mathbf{w} - \alpha\mathbf{v}) = \lambda\mathbf{w} - \alpha\lambda\mathbf{v} = \lambda(\mathbf{w} - \alpha\mathbf{v}).$$

To znamená, že vektor $\mathbf{w} - \alpha\mathbf{v}$ je buď vlastním vektorem příslušným k vlastní hodnotě λ , nebo platí $\mathbf{w} - \alpha\mathbf{v} = \mathbf{o}$. Nezáporný vlastní vektor je podle tvrzení 4 kladný a podle (A.1) má vektor $\mathbf{w} - \alpha\mathbf{v}$ alespoň jednu složku nulovou, nemůže tedy být vlastním vektorem. Nastává tedy druhá z vylučujících se možností, $\mathbf{w} - \alpha\mathbf{v} = \mathbf{o}$. \square

Tvrzení 8. Nechť $\mathbf{A} \geq 0$, \mathbf{w} je vlastní vektor příslušný k vlastní hodnotě λ . Pak

$$(A|\mathbf{w}|)_i = \sum_{j=1}^n a_{ij}|w_j| = \sum_{j=1}^n |a_{ij}w_j| \geq \left| \sum_{j=1}^n a_{ij}w_j \right| = |(\mathbf{A}\mathbf{w})_i| = |(\lambda\mathbf{w})_i| = |\lambda| |w_i|, \quad (\text{A.2})$$

tj. $A|\mathbf{w}| \geq |\lambda| |\mathbf{w}|$.

Důkaz. Nerovnost je trojúhelníková. \square

Tvrzení 9. Nechť $\mathbf{A} \geq 0$. Pak množina

$$S_{\mathbf{A}} = \left\{ c \geq 0 : \left(\exists \mathbf{v}^{(c)} \right) \mathbf{v}^{(c)} \geq 0, \|\mathbf{v}^{(c)}\| = 1, \mathbf{A}\mathbf{v}^{(c)} \geq c\mathbf{v}^{(c)} \right\}$$

je neprázdná a shora omezená.

Důkaz. Buď $\mathbf{v}^{(0)}$ libovolný nezáporný vektor takový, že $\|\mathbf{v}^{(0)}\| = 1$. Podle tvrzení 3 je

$$\mathbf{A}\mathbf{v}^{(0)} \geq \mathbf{A}\mathbf{0} = \mathbf{0} = 0\mathbf{v}^{(0)},$$

takže $0 \in S_{\mathbf{A}}$, $S_{\mathbf{A}} \neq \emptyset$.

Buď $c \in S_{\mathbf{A}}$ a $\mathbf{v}^{(c)}$ příslušný vektor, který existuje podle definice množiny $S_{\mathbf{A}}$. Nechť i je takový index, že $v_i^{(c)} = \max \{v_1^{(c)}, v_2^{(c)}, \dots, v_n^{(c)}\}$. Pak je $v_i^{(c)} > 0$ a

$$cv_i^{(c)} \leq (\mathbf{A}\mathbf{v}^{(c)})_i = \sum_{j=1}^n a_{ij}v_j^{(c)} \leq \sum_{j=1}^n a_{ij}v_i^{(c)} \leq v_i^{(c)} \max \left\{ \sum_{j=1}^n a_{lj} : l = 1, 2, \dots, n \right\},$$

tedy

$$c \leq \max \left\{ \sum_{j=1}^n a_{lj} : l = 1, 2, \dots, n \right\}$$

a c je horní závora množiny $S_{\mathbf{A}}$. \square

Tvrzení 10. Nechť $\mathbf{A} \geq 0$, $S_{\mathbf{A}}$ je množina zavedená v tvrzení 9 a $\lambda_1 = \sup S_{\mathbf{A}}$. Pak pro každý vektor \mathbf{w} platí $A|\mathbf{w}| \leq \lambda_1 |\mathbf{w}|$.

Důkaz. Nulový vektor splňuje uvedenou nerovnost triviálně. Pripusťme, že existuje nenulový vektor \mathbf{w} splňující nerovnost $A|\mathbf{w}| > \lambda_1 |\mathbf{w}|$ a položme

$$\varepsilon = \min \left\{ \frac{1}{|w_i|} ((A|\mathbf{w}|)_i - \lambda_1 |w_i|) : |w_i| > 0 \right\}.$$

Pak je $\varepsilon > 0$ a

$$\begin{aligned} \varepsilon|w_i| &\leq (\mathbf{A}|\mathbf{w}|)_i - \lambda_1|w_i| \quad \text{pro každý index } i, \\ (\lambda_1 + \varepsilon)|w_i| &\leq (\mathbf{A}|\mathbf{w}|)_i, \\ (\lambda_1 + \varepsilon)|\mathbf{w}| &\leq \mathbf{A}|\mathbf{w}|. \end{aligned}$$

Položíme-li

$$\mathbf{v}^{(\lambda_1 + \varepsilon)} = \frac{1}{\|\mathbf{w}\|} |\mathbf{w}|,$$

dostaneme, že $\mathbf{v}^{(\lambda_1 + \varepsilon)} \geq 0$, $\|\mathbf{v}^{(\lambda_1 + \varepsilon)}\| = 1$ a

$$\mathbf{A}\mathbf{v}^{(\lambda_1 + \varepsilon)} = \frac{1}{\|\mathbf{w}\|} \mathbf{A}|\mathbf{w}| \geq \frac{1}{\|\mathbf{w}\|} (\lambda_1 + \varepsilon)|\mathbf{w}| = (\lambda_1 + \varepsilon)\mathbf{v}^{(\lambda_1 + \varepsilon)},$$

takže $\lambda_1 + \varepsilon \in S_{\mathbf{A}}$, což je ve sporu s definicí suprema. \square

Tvrzení 11. Nechť $\mathbf{A} \geq 0$. Pro každou její vlastní hodnotu λ platí $|\lambda| \leq \lambda_1 = \sup S_{\mathbf{A}}$.

Důkaz. Buď λ vlastní hodnota matice \mathbf{A} a \mathbf{w} příslušný vlastní vektor. Podle tvrzení 8 a 10 je $|\lambda|\|\mathbf{w}\| \leq \mathbf{A}|\mathbf{w}| \leq \lambda_1|\mathbf{w}|$. Poněvadž \mathbf{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 $|\lambda| \leq \lambda_1$. \square

Tvrzení 12. Nechť $\mathbf{A} \geq 0$ a $\lambda_1 = \sup S_{\mathbf{A}}$. Pak $\lambda_1 \geq 0$, λ_1 je vlastní hodnotou matice \mathbf{A} a příslušný vlastní vektor $\mathbf{v} \geq 0$.

Důkaz. Nejprve ukážeme, že množina $M = \{\mathbf{v} : \mathbf{v} \geq 0, \|\mathbf{v}\| = 1\}$ je kompaktní: Z trojúhelníkové nerovnosti pro normu plyne, že pro vektory $\mathbf{v}^{(1)}, \mathbf{v}^{(2)} \in M$ platí

$$\|\mathbf{v}^{(1)} - \mathbf{v}^{(2)}\| \leq \|\mathbf{v}^{(1)}\| + \|\mathbf{v}^{(2)}\| = 1 + 1 = 2,$$

takže množina M je ohraničená.

Buď $\{\mathbf{w}^{(k)}\}_{k=1}^{\infty} \subseteq M$ posloupnost vektorů konvergující k vektoru \mathbf{v} v prostoru \mathbb{R}^n s metrikou určenou euklidovskou normou, tj. pro každý index i platí

$$\lim_{k \rightarrow \infty} \sqrt{\sum_{i=1}^n (w_i^{(k)} - v_i)^2} = 0, \text{ neboli } \lim_{k \rightarrow \infty} w_i^{(k)} = v_i.$$

Poněvadž $w_i^{(k)} \geq 0$, je také $v_i \geq 0$, tj. $\mathbf{v} \geq 0$. Z toho, že zobrazení $F : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}$ dané předpisem $F(\mathbf{u}) = \|\mathbf{u}\|$ je spojité, plyne podle Heineovy podmínky $F\left(\lim_{k \rightarrow \infty} \mathbf{w}^{(k)}\right) = \lim_{k \rightarrow \infty} F(\mathbf{w}^{(k)})$, tj. $\|\mathbf{v}\| = \lim_{k \rightarrow \infty} \|\mathbf{w}^{(k)}\| = 1$. Celkem tedy dostáváme, že $\mathbf{v} \in M$. Množina M s konvergentní posloupností obsahuje i její limitu, takže tato množina je také uzavřená.

Hodnota $\lambda_1 = \sup S_{\mathbf{A}}$ je limitou posloupnosti čísel z množiny $S_{\mathbf{A}}$, tj. existuje posloupnost $\{c_k\}_{k=1}^{\infty} \subseteq S_{\mathbf{A}}$ taková, že $\lim_{k \rightarrow \infty} c_k = \lambda_1$. K číslům $c_k \in S_{\mathbf{A}}$ existují vektory $\mathbf{v}^{(c_k)}$ takové, že

$$\mathbf{v}^{(c_k)} \geq 0, \quad \|\mathbf{v}^{(c_k)}\| = 1 \tag{A.3}$$

a

$$\mathbf{A}\mathbf{v}^{(c_k)} \geq c_k \mathbf{v}^{(c_k)}. \quad (\text{A.4})$$

Relace (A.3) říkají, že všechny vektory $\mathbf{v}^{(c_k)}$ jsou prvky množiny M . Z její kompaktnosti plyne, že existuje posloupnost $\{\mathbf{v}^{(c_{k_l})}\}_{l=1}^{\infty}$ vybraná z posloupnosti vektorů $\{\mathbf{v}^{(c_k)}\}_{k=1}^{\infty}$ taková, že $\lim_{l \rightarrow \infty} \mathbf{v}^{(c_{k_l})} = \mathbf{v} \in M$. Z první relace (A.3) dále plyne $\mathbf{v} \geq 0$, tj. $|\mathbf{v}| = \mathbf{v}$.

Z (A.4) plyne

$$\mathbf{A}\mathbf{v}^{(c_{k_l})} \geq c_{k_l} \mathbf{v}^{(c_{k_l})}.$$

Poněvadž lineární zobrazení je spojitě, dostaneme limitním přechodem $l \rightarrow \infty$ z poslední nerovnosti nerovnost

$$\mathbf{A}\mathbf{v} \geq \lambda_1 \mathbf{v}.$$

Z ní s využitím tvrzení 10 dostaneme $\mathbf{A}\mathbf{v} = \lambda_1 \mathbf{v}$, což znamená, že \mathbf{v} je vlastní vektor příslušný k vlastní hodnotě λ_1 . \square

Tvrzení 13. Nechť $\mathbf{A} \geq 0$ je primitivní. Pak existuje vlastní hodnota $\lambda_1 > 0$ matice \mathbf{A} taková, že příslušný vlastní vektor $\mathbf{v} > 0$, $\dim(\ker(\mathbf{A} - \lambda_1 \mathbf{I})) = 1$ a pro každou vlastní hodnotu $\lambda \neq \lambda_1$ matice \mathbf{A} platí $\lambda_1 > |\lambda|$.

Důkaz. Položíme $\lambda_1 = \sup S_{\mathbf{A}}$, kde $S_{\mathbf{A}}$ je množina zavedená v tvrzení 9. Podle tvrzení 12 je λ_1 vlastní hodnotou matice \mathbf{A} a příslušný vlastní vektor $\mathbf{v} \geq 0$. Podle tvrzení 5 je $\lambda_1 > 0$ a $\mathbf{v} > 0$.

Matice \mathbf{A}^{\top} je také primitivní. Stejnou úvahou ukážeme, že existuje $\lambda > 0$ vlastní hodnota matice \mathbf{A}^{\top} a příslušný vlastní vektor $\mathbf{u} > 0$. Z tvrzení 6 dostaneme rovnost $\lambda = \lambda_1$.

Poněvadž matice \mathbf{A} je primitivní, existuje $k \in \mathbb{N}$ takové, že $\mathbf{A}^k > 0$. Úvahy lze zopakovat pro matici \mathbf{A}^k a její vlastní hodnoty λ_1^k . Tím se ukáže, že matice \mathbf{A}^k splňuje předpoklady tvrzení 7. Jsou-li nyní $\mathbf{v}^{(1)}$ a $\mathbf{v}^{(2)}$ dva vlastní vektory matice \mathbf{A} příslušné k vlastní hodnotě λ_1 , platí

$$\mathbf{A}^k \mathbf{v}^{(1)} = \lambda_1^k \mathbf{v}^{(1)}, \quad \mathbf{A}^k \mathbf{v}^{(2)} = \lambda_1^k \mathbf{v}^{(2)},$$

takže podle tvrzení 7 je vektor $\mathbf{v}^{(2)}$ násobkem vektoru $\mathbf{v}^{(1)}$, tj. $\dim(\ker(\mathbf{A} - \lambda_1 \mathbf{I})) = 1$.

Podle tvrzení 11 nemá matice \mathbf{A} vlastní hodnoty s absolutní hodnotou větší než λ_1 . Buď λ vlastní hodnota matice \mathbf{A} taková, že $|\lambda| = \lambda_1$ a \mathbf{w} příslušný vlastní vektor. Z tvrzení 8 dostaneme $\mathbf{A}|\mathbf{w}| \geq |\lambda| |\mathbf{w}| = \lambda_1 |\mathbf{w}|$, z čehož podle tvrzení 10 plyne

$$\mathbf{A}|\mathbf{w}| = \lambda_1 |\mathbf{w}|. \quad (\text{A.5})$$

To znamená, že $|\mathbf{w}| \in \ker(\mathbf{A} - \lambda_1 \mathbf{I})$, takže podle již dokázaného je vektor $|\mathbf{w}|$ násobkem vektoru \mathbf{v} , a poněvadž $\mathbf{v} > 0$, je také

$$|\mathbf{w}| > 0. \quad (\text{A.6})$$

Dále pro libovolný index i platí

$$\lambda_1 |w_i| = (\mathbf{A}|\mathbf{w}|)_i = \sum_{j=1}^n a_{ij} |w_j| \geq \left| \sum_{j=1}^n a_{ij} w_j \right| = |(\mathbf{A}\mathbf{w})_i| = |\lambda w_i| = |\lambda| |w_i| = \lambda_1 |w_i|.$$

V trojúhelníkové nerovnosti tedy nastává rovnost, což znamená, že argumenty všech sčítanců jsou stejné, $\arg(a_{ij} |w_j|) = \arg a_{ij} w_j$ pro všechny indexy j . Protože $a_{ij} \in \mathbb{R}$, $a_{ij} \geq 0$, tj.

$\arg(a_{ij}|w_j|) = 0$, je také $\arg a_{ij}w_j = 0$, tj. $w_j \in \mathbb{R}$ a $w_j \geq 0$. Dále $|w_j| = w_j$, $|\mathbf{w}| = \mathbf{w}$. Vzhledem k (A.6) je $w_j > 0$. Nyní s využitím (A.5) dostaneme

$$\lambda w_j = (\lambda \mathbf{w})_j = (\mathbf{A} \mathbf{w})_j = (\mathbf{A}|\mathbf{w}|)_j = (\lambda_1 |\mathbf{w}|)_j = (\lambda_1 \mathbf{w})_j = \lambda_1 w_j,$$

takže $\lambda = \lambda_1$. □

Tvrzení 14. Nechť $\mathbf{A} \geq 0$, λ_1, λ jsou její vlastní hodnoty takové, že $\lambda_1 = \sup S_{\mathbf{A}}$ a $|\lambda| = \lambda_1$, $\arg \lambda = \varphi$, tj. $\lambda = e^{i\varphi} \lambda_1$. Pak existují čísla $\vartheta_1, \vartheta_2, \dots, \vartheta_n \in \mathbb{R}$, že $\mathbf{A} = e^{i\varphi} \mathbf{D} \mathbf{A} \mathbf{D}^{-1}$, kde $\mathbf{D} = \text{diag}(e^{i\vartheta_1}, e^{i\vartheta_2}, \dots, e^{i\vartheta_n})$.

Důkaz. Nechť \mathbf{w} je vlastní vektor příslušný k vlastní hodnotě λ , tj. $\mathbf{A} \mathbf{w} = \lambda \mathbf{w}$. Podle tvrzení 8 a 10 je $\lambda_1 |\mathbf{w}| = |\lambda| |\mathbf{w}| \leq \mathbf{A} |\mathbf{w}| \leq \lambda_1 |\mathbf{w}|$, takže

$$\mathbf{A} |\mathbf{w}| = \lambda_1 |\mathbf{w}|. \tag{A.7}$$

Položme

$$\vartheta_k = \begin{cases} \text{Arg} \frac{w_k}{|w_k|}, & w_k \neq 0, \\ 0, & w_k = 0, \end{cases}$$

tj. $e^{i\vartheta_k} = \frac{w_k}{|w_k|}$, pokud $w_k \neq 0$. Pak $e^{i\vartheta_k} |w_k| = w_k$ pro každý index k , $\mathbf{D} |\mathbf{w}| = \mathbf{w}$ a dále

$$\mathbf{A} \mathbf{D} |\mathbf{w}| = \mathbf{A} \mathbf{w} = \lambda \mathbf{w} = e^{i\varphi} \lambda_1 \mathbf{w} = e^{i\varphi} \lambda_1 \mathbf{D} |\mathbf{w}|,$$

tedy

$$\begin{aligned} e^{i\varphi} \lambda_1 \mathbf{D} |\mathbf{w}| &= \mathbf{A} \mathbf{D} |\mathbf{w}|, \\ e^{i\varphi} \lambda_1 |\mathbf{w}| &= \mathbf{D}^{-1} \mathbf{A} \mathbf{D} |\mathbf{w}| \end{aligned}$$

a s využitím (A.7) $\mathbf{A} |\mathbf{w}| = e^{-i\varphi} \mathbf{D}^{-1} \mathbf{A} \mathbf{D} |\mathbf{w}|$. Položme $\mathbf{C} = e^{-i\varphi} \mathbf{D}^{-1} \mathbf{A} \mathbf{D}$. Pak $\mathbf{A} |\mathbf{w}| = \mathbf{C} |\mathbf{w}|$. Poněvadž $\mathbf{A} |\mathbf{w}| \geq 0$, je také $\mathbf{C} |\mathbf{w}| \geq 0$, tedy $\mathbf{C} |\mathbf{w}| = |\mathbf{C} |\mathbf{w}||$. Celkem s využitím trojúhelníkové nerovnosti dostaneme

$$\mathbf{A} |\mathbf{w}| = \mathbf{C} |\mathbf{w}| = |\mathbf{C} |\mathbf{w}|| \leq |\mathbf{C}| |\mathbf{w}| = \mathbf{A} |\mathbf{w}|.$$

V trojúhelníkové nerovnosti nastává rovnost

$$\left| \sum_{j=1}^n c_{lj} |w_j| \right| = \sum_{j=1}^n |c_{lj}| |w_j|, \quad l = 1, 2, \dots, n,$$

což znamená, že $c_{lj} |w_j|$ a $|c_{lj}| |w_j|$ mají stejné argumenty, tedy $c_{lj} \in \mathbb{R}$, $c_{lj} \geq 0$, $|\mathbf{C}| = \mathbf{C}$. Dále $c_{ij} = e^{-i\varphi} e^{-i\vartheta_i} a_{ij} e^{i\vartheta_j}$, tj. $|c_{ij}| = |a_{ij}| = a_{ij}$, $\mathbf{A} = |\mathbf{C}| = \mathbf{C} = e^{-i\varphi} \mathbf{D}^{-1} \mathbf{A} \mathbf{D}$ a odtud plyne tvrzení. □

Tvrzení 15. Nechť $\mathbf{A} \geq 0$, $\lambda_1 = \sup S_{\mathbf{A}}$, $\lambda_2, \dots, \lambda_d$ jsou všechny její různé vlastní hodnoty takové, že $\lambda_1 = |\lambda_2| = |\lambda_3| = \dots = |\lambda_d|$, $0 = \text{Arg} \lambda_1 < \text{Arg} \lambda_2 < \dots < \text{Arg} \lambda_d$. Pak $\lambda_j = e^{2\pi i(j-1)/d} \lambda_1$ a $\dim(\ker(\mathbf{A} - \lambda_j \mathbf{I})) = \dim(\ker(\mathbf{A} - \lambda_1 \mathbf{I}))$, $j = 1, 2, \dots, d$.

Důkaz. Označme $\varphi_j = \text{Arg} \lambda_j$, tj. $\lambda_j = e^{i\varphi_j} \lambda_1$, $j = 1, 2, \dots, d$. Nejprve si všimneme několika jednoduchých fakt:

- (i) Z tvrzení 14 plyne, že k vlastní hodnotě λ_j existuje regulární diagonální matice D_j taková, že $A = e^{i\varphi_j} D_j A D_j^{-1}$.
- (ii) Matice A a $D_j A D_j^{-1}$ mají stejné vlastní hodnoty. Je-li totiž λ vlastní hodnotou matice A pak matice $S = A - \lambda I$ je singulární a tedy také matice $D_j S D_j^{-1} = D_j A D_j^{-1} - \lambda I$ je singulární, což znamená, že λ je také vlastní hodnotou matice $D_j A D_j^{-1}$. Podobně nahlédneme, že libovolná vlastní hodnota matice $D_j A D_j^{-1}$ je také vlastní hodnotou matice A .
- (iii) λ je vlastní hodnotou matice A právě tehdy, když $e^{-i\varphi_j} \lambda$ je vlastní hodnotou matice $e^{-i\varphi_j} A$, neboť matice $A - \lambda I$ a $e^{-i\varphi_j} (A - \lambda I) = e^{-i\varphi_j} A - e^{-i\varphi_j} \lambda I$ 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 $k \in \{1, 2, \dots, d\}$, tj. $\varphi_j + \varphi_k = 2\pi$, neboť $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_d$ 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 vlastní hodnotou matice A , pak podle (iii) je $e^{-i\varphi_2} \lambda_3$ vlastní hodnotou matice $e^{-i\varphi_2} A$, takže podle (i) je také vlastní hodnotou matice $e^{-i\varphi_2} e^{i\varphi_2} D_2 A D_2^{-1} = D_2 A D_2^{-1}$. Nyní podle (ii) je $e^{-i\varphi_2} \lambda_3$ vlastní hodnotou matice A , což znamená, že existuje $k \in \{1, 2, \dots, d\}$, že

$$\begin{aligned}\lambda_k &= e^{-i\varphi_2} \lambda_3, \\ e^{i\varphi_k} \lambda_1 &= e^{-i\varphi_2} e^{i\varphi_3} \lambda_1, \\ e^{i\varphi_k} &= e^{i(\varphi_3 - \varphi_2)}, \\ \varphi_k &= \varphi_3 - \varphi_2,\end{aligned}$$

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 $\lambda_3 = e^{i\varphi_2} \lambda_2$. Analogicky lze ukázat, že

$$\lambda_4 = e^{i\varphi_2} \lambda_3, \lambda_5 = e^{i\varphi_2} \lambda_4, \dots, \lambda_d = e^{i\varphi_2} \lambda_{d-1}, \lambda_1 = e^{i\varphi_2} \lambda_d.$$

Odtud plyne, že vlastní hodnoty $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_d$ jsou vrcholy pravidelného d -úhelníku se středem 0 v komplexní rovině, tedy $\varphi_2 = 2\pi/d$.

Buď nyní $j \in \{2, 3, \dots, d\}$ libovolný index. Z rovnosti

$$A\mathbf{v} = \lambda_1 \mathbf{v}$$

plyne rovnost

$$A(e^{i\varphi_j} \mathbf{v}) = \lambda_j \mathbf{v}.$$

Jsou-li tedy $\mathbf{v}^{(1)}, \mathbf{v}^{(2)}, \dots, \mathbf{v}^{(l)}$ lineárně nezávislé vlastní vektory matice A příslušné k vlastní hodnotě λ_1 , pak $e^{i\varphi_j} \mathbf{v}^{(1)}, e^{i\varphi_j} \mathbf{v}^{(2)}, \dots, e^{i\varphi_j} \mathbf{v}^{(l)}$ jsou vlastní vektory matice A příslušné k vlastní hodnotě λ_j , které jsou lineárně nezávislé. To znamená, že

$$\dim(\ker(A - \lambda_1 I)) \leq \dim(\ker(A - \lambda_j I)).$$

Analogicky z toho, že rovnost $\mathbf{A}\mathbf{w} = \lambda_j\mathbf{w}$ implikuje rovnost $\mathbf{A}(e^{-i\varphi_j}\mathbf{w}) = \lambda_1\mathbf{w}$, odvodíme nerovnost

$$\dim(\ker(\mathbf{A} - \lambda_j\mathbf{I})) \leq \dim(\ker(\mathbf{A} - \lambda_1\mathbf{I})).$$

Celkem tedy dostaneme, že platí dokazovaná rovnost $\dim(\ker(\mathbf{A} - \lambda_1\mathbf{I})) = \dim(\ker(\mathbf{A} - \lambda_j\mathbf{I}))$. \square

Tvrzení 16. Je-li $\mathbf{A} \geq 0$ ireducibilní, pak $\lambda_1 = \sup S_{\mathbf{A}} > 0$, příslušný vlastní vektor $\mathbf{v} > 0$ a $\dim(\ker(\mathbf{A} - \lambda_1\mathbf{I})) = 1$.

Důkaz. Nejprve ukážeme, že ireducibilní nezáporná matice \mathbf{A} nemá nulový sloupec: Pripustíme, že existuje index j takový, že $a_{ij} = 0$ pro všechna $i = 1, 2, \dots, n$. Pak pro libovolné $m \in \mathbb{N}$ je

$$(\mathbf{A}^m)_{jj} = (\mathbf{A}^{m-1}\mathbf{A})_{jj} = \sum_{k=1}^n (\mathbf{A}^{m-1})_{jk}a_{kj} = 0,$$

což je spor s ireducibilitou.

Položme

$$c = \min \left\{ \sum_{j=1}^n a_{ij} : i = 1, 2, \dots, n \right\}, \quad \mathbf{v}^{(c)} = \frac{1}{\sqrt{n}}(1, 1, \dots, 1)^T.$$

Pak $c > 0$ a

$$(\mathbf{A}\mathbf{v}^{(c)})_i = \frac{1}{\sqrt{n}} \sum_{j=1}^n a_{ij} \geq \frac{1}{\sqrt{n}}c = c(\mathbf{v}^{(c)})_i,$$

tedy $\mathbf{A}\mathbf{v}^{(c)} \geq c\mathbf{v}^{(c)}$, takže $c \in S_{\mathbf{A}}$. Odtud plyne $\lambda_1 = \sup S_{\mathbf{A}} \geq c > 0$.

Poněvadž matice \mathbf{A} je ireducibilní, ke každé dvojici indexů i, j existuje číslo κ_{ij} takové, že $(\mathbf{A}^{\kappa_{ij}})_{ij} > 0$. Položme $m = \max \{\kappa_{ij} : i = 1, \dots, n, j = 1, \dots, n, i \neq j\}$. Pak

$$(\mathbf{I} + \mathbf{A})^m = \mathbf{I} + \sum_{j=1}^m \binom{m}{j} \mathbf{A}^j > 0,$$

a pro libovolný vlastní vektor \mathbf{v} matice \mathbf{A} příslušný k vlastní hodnotě λ_1 platí

$$\begin{aligned} (\mathbf{I} + \mathbf{A})^m \mathbf{v} &= \\ &= \left(\mathbf{I} + \sum_{j=1}^m \binom{m}{j} \mathbf{A}^j \right) \mathbf{v} = \mathbf{v} + \sum_{j=1}^m \binom{m}{j} \lambda_1^j \mathbf{v} = \left(1 + \sum_{j=1}^m \binom{m}{j} \lambda_1^j \right) \mathbf{v} = (1 + \lambda_1)^m \mathbf{v}, \end{aligned}$$

tedy \mathbf{v} je současně nezáporný vlastní vektor kladné matice $(\mathbf{I} + \mathbf{A})^m$ příslušný k vlastní hodnotě $(1 + \lambda_1)^m$. Podle tvrzení 4 je $\mathbf{v} > 0$ a tedy

$$\dim(\ker(\mathbf{A} - \lambda_1\mathbf{I})) \geq 1.$$

Z uvedeného výpočtu dále plyne, že

$$\ker(\mathbf{A} - \lambda_1\mathbf{I}) \subseteq \ker((\mathbf{I} + \mathbf{A})^m - (1 + \lambda_1)^m\mathbf{I}).$$

Prostor na pravé straně inkluze je podle tvrzení 7 jednodimenzionální a tedy

$$\dim(\ker(\mathbf{A} - \lambda_1\mathbf{I})) \leq 1.$$

\square

Věta 5. *Bud' 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 \mathbf{v} příslušný k vlastní hodnotě λ_1 .*

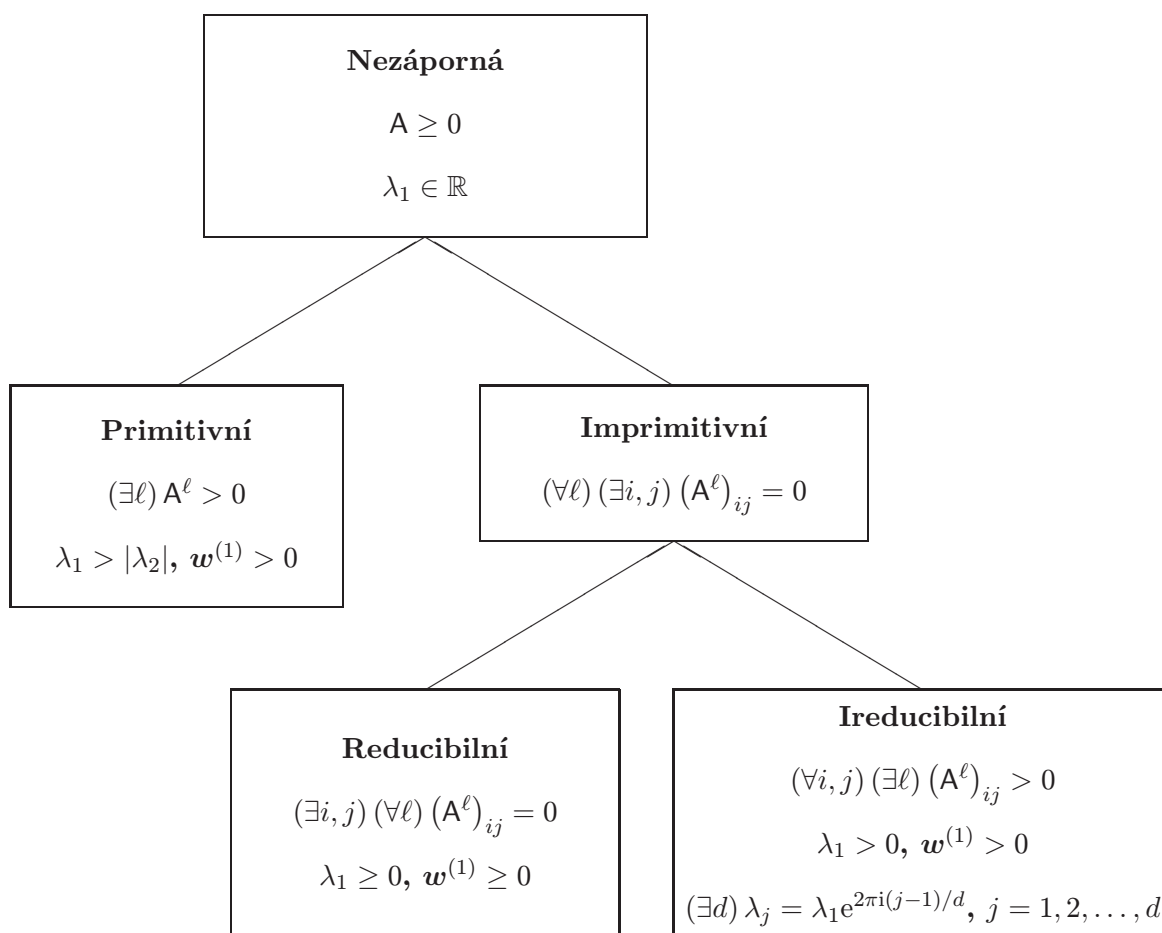
Je-li navíc matice A primitivní, pak $\lambda_1 > |\lambda|$ pro libovolnou vlastní hodnotu $\lambda \neq \lambda_1$ matice A , příslušný vlastní vektor $\mathbf{v} > 0$ a $\ker(A - \lambda_1 I)$ je jednodimenzionální.

Je-li navíc matice A ireducibilní a imprimitivní, pak $\lambda_1 > 0$, příslušný vlastní vektor $\mathbf{v} > 0$ a existují vlastní hodnoty $\lambda_2, \lambda_3, \dots, \lambda_d$ takové, že $\lambda_j = e^{2\pi i(j-1)/d} \lambda_1$ a $\ker(A - \lambda_j I)$ je jednodimenzionální, $j = 1, 2, \dots, d$.

Důkaz. První část je tvrzení 12, druhá část je tvrzení 13, třetí část je tvrzení 15 a 16. \square

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. Vlastní hodnoty $\lambda_1, \dots, \lambda_n$ matice A jsou uspořádané tak, že $|\lambda_1| \geq |\dots| \geq |\lambda_n|$, $\mathbf{w}^{(1)}$ označuje vlastní vektor příslušný k vlastní hodnotě λ_1 .

Dodatek B

Hilbertova pseudometrika a Birkhoffův koeficient

Řekneme, že vektory $\mathbf{x}, \mathbf{y} \in \mathbb{R}^k$ mají stejný nosič, pokud pro každý index i je $x_i = 0$ právě tehdy, když $y_i = 0$. Pro každou dvojici (\mathbf{x}, \mathbf{y}) nezáporných vektorů se stejným nosičem definujeme reálné číslo $d(\mathbf{x}, \mathbf{y})$ rovností

$$d(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = \begin{cases} \ln \frac{\max \left\{ \frac{x_i}{y_i} : y_i > 0 \right\}}{\min \left\{ \frac{x_i}{y_i} : y_i > 0 \right\}}, & \mathbf{x} \neq \mathbf{o}, \\ 0, & \mathbf{x} = \mathbf{o}. \end{cases} \quad (\text{B.1})$$

Tvrzení 17. Hodnota d definovaná pro nezáporné vektory \mathbf{x} a \mathbf{y} rovností (B.1) má vlastnosti:

1. $d(\mathbf{x}, \mathbf{y}) \geq 0$ pro všechny přípustné vektory \mathbf{x}, \mathbf{y} .
2. $d(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = d(\mathbf{y}, \mathbf{x})$ pro všechny přípustné vektory \mathbf{x}, \mathbf{y} .
3. $d(\mathbf{x}, \mathbf{z}) \leq d(\mathbf{x}, \mathbf{y}) + d(\mathbf{y}, \mathbf{z})$ pro všechny přípustné vektory \mathbf{x}, \mathbf{y} .
4. $d(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = 0$ právě tehdy, když $\mathbf{x} = a\mathbf{y}$ pro nějaké $a > 0$.
5. $d(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = d(a\mathbf{x}, b\mathbf{y})$ pro všechny přípustné vektory \mathbf{x}, \mathbf{y} a kladná čísla a, b .
6. Pro každou nezápornou matici \mathbf{A} o k sloupcích a pro všechny přípustné vektory \mathbf{x}, \mathbf{y} platí $d(\mathbf{A}\mathbf{x}, \mathbf{A}\mathbf{y}) \leq d(\mathbf{x}, \mathbf{y})$. Je-li $d(\mathbf{x}, \mathbf{y}) > 0$, je tato nerovnost ostrá.

Důkaz.

1. Tvrzení plyne přímo z definice zobrazení d .
2. Pro nulové vektory je symetrie zřejmá z definice. Pokud $\mathbf{y} \neq \mathbf{o}$, platí

$$\left\{ \frac{x_i}{y_i} : y_i > 0 \right\} = \left\{ \frac{x_i}{y_i} : x_i > 0 \right\}$$

neboť vektory \mathbf{x} a \mathbf{y} mají stejné nosiče. Dále

$$\max \left\{ \frac{x_i}{y_i} : y_i > 0 \right\} = \frac{1}{\min \left\{ \frac{y_i}{x_i} : y_i > 0 \right\}}, \quad \min \left\{ \frac{x_i}{y_i} : y_i > 0 \right\} = \frac{1}{\max \left\{ \frac{y_i}{x_i} : y_i > 0 \right\}}$$

a z toho již plyne tvrzení.

3. Je-li některý z vektorů \mathbf{x} , \mathbf{y} , \mathbf{z} nulový, jsou nulové všechny, protože mají stejné nosiče, a nerovnost je triviální. V opačném případě

$$\begin{aligned} d(\mathbf{x}, \mathbf{y}) + d(\mathbf{y}, \mathbf{z}) &= \ln \frac{\max \left\{ \frac{x_i}{y_i} : y_i > 0 \right\}}{\min \left\{ \frac{x_i}{y_i} : y_i > 0 \right\}} + \ln \frac{\max \left\{ \frac{y_i}{z_i} : y_i > 0 \right\}}{\min \left\{ \frac{y_i}{z_i} : z_i > 0 \right\}} = \\ &= \ln \frac{\max \left\{ \frac{x_i}{y_i} : y_i > 0 \right\} \max \left\{ \frac{y_i}{z_i} : z_i > 0 \right\}}{\min \left\{ \frac{x_i}{y_i} : y_i > 0 \right\} \min \left\{ \frac{y_i}{z_i} : z_i > 0 \right\}} \geq \ln \frac{\max \left\{ \frac{x_i y_i}{y_i z_i} : y_i z_i > 0 \right\}}{\min \left\{ \frac{x_i y_i}{y_i z_i} : y_i z_i > 0 \right\}} = d(\mathbf{x}, \mathbf{z}). \end{aligned}$$

4. Je-li $d(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = 0$, 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. Pro libovolná kladná čísla a , b platí $\max \left\{ \frac{ax_i}{by_i} : by_i \neq 0 \right\} = \frac{a}{b} \max \left\{ \frac{x_i}{y_i} : y_i \neq 0 \right\}$ a podobně pro minimum.
6. Nechť i je libovolný index takový, že $(\mathbf{A}\mathbf{y})_i \neq 0$. Pak platí

$$\frac{(\mathbf{A}\mathbf{x})_i}{(\mathbf{A}\mathbf{y})_i} = \frac{\sum_j a_{ij} x_j}{\sum_p a_{ip} y_p} = \sum_j \frac{a_{ij} y_j}{\sum_p a_{ip} y_p} \frac{x_j}{y_j},$$

a poněvadž

$$\sum_j \frac{a_{ij} y_j}{\sum_p a_{ip} y_p} = 1, \quad \frac{a_{ij} y_j}{\sum_p a_{ip} y_p} \geq 0 \text{ pro všechna } i, j,$$

je hodnota $\frac{(\mathbf{A}\mathbf{x})_i}{(\mathbf{A}\mathbf{y})_i}$ váženým průměrem hodnot z množiny $\left\{ \frac{x_j}{y_j} : y_j \neq 0 \right\}$. To znamená, že

$$\min \left\{ \frac{x_j}{y_j} : y_j \neq 0 \right\} \leq \frac{(\mathbf{A}\mathbf{x})_i}{(\mathbf{A}\mathbf{y})_i} \leq \max \left\{ \frac{x_j}{y_j} : y_j \neq 0 \right\} \quad (\text{B.2})$$

pro všechny indexy i takové, že $(\mathbf{A}\mathbf{y})_i \neq 0$. Odtud dále plyne, že

$$\begin{aligned} \min \left\{ \frac{x_j}{y_j} : y_j \neq 0 \right\} &\leq \min \left\{ \frac{(\mathbf{A}\mathbf{x})_j}{(\mathbf{A}\mathbf{y})_j} : (\mathbf{A}\mathbf{y})_j \neq 0 \right\} \leq \\ &\leq \max \left\{ \frac{(\mathbf{A}\mathbf{x})_j}{(\mathbf{A}\mathbf{y})_j} : (\mathbf{A}\mathbf{y})_j \neq 0 \right\} \leq \max \left\{ \frac{x_j}{y_j} : y_j \neq 0 \right\}, \end{aligned}$$

což je ekvivalentní s dokazovanou nerovností.

Pokud je $d(\mathbf{x}, \mathbf{y}) > 0$, pak podle již dokázané vlastnosti 4 je alespoň jedna z nerovností v (B.2) ostrá. \square

Vlastnosti 1, 2 a 3 jsou axiomy pseudometriky. To nás opravňuje k definici: *Hilbertova projektivní pseudometrika* je definována vztahem (B.1) pro každou dvojici (\mathbf{x}, \mathbf{y}) nezáporných vektorů se stejným nosičem.

Vlastnosti 4 a 5 říkají, že pseudometrika d nerozlišuje (ztotožňuje) vektory, které se liší pouze velikostí, nikoliv směrem.

Z vlastnosti 6 plyne, že pro všechny přípustné vektory \mathbf{x}, \mathbf{y} a nezáporné matice \mathbf{A} platí nerovnost

$$\frac{d(\mathbf{A}\mathbf{x}, \mathbf{A}\mathbf{y})}{d(\mathbf{x}, \mathbf{y})} \leq 1,$$

neboli, že násobení nezápornou maticí \mathbf{A} nezvětšuje Hilbertovu pseudovzdálenost vektorů. To nám dále umožňuje pro nezápornou matici \mathbf{A} definovat *Birkhoffův kontrakční koeficient*

$$\tau(\mathbf{A}) = \sup \left\{ \frac{d(\mathbf{A}\mathbf{x}, \mathbf{A}\mathbf{y})}{d(\mathbf{x}, \mathbf{y})} : d(\mathbf{x}, \mathbf{y}) > 0 \right\}. \quad (\text{B.3})$$

Tvrzení 18. Koeficient $\tau(\mathbf{A})$ má vlastnosti:

1. $0 \leq d(\mathbf{A}\mathbf{x}, \mathbf{A}\mathbf{y}) \leq \tau(\mathbf{A})d(\mathbf{x}, \mathbf{y})$, $\tau(\mathbf{A}) \leq 1$ pro všechny přípustné vektory \mathbf{x}, \mathbf{y} a všechny nezáporné matice \mathbf{A} .
2. Pro nezápornou nenulovou čtvercovou matici \mathbf{A} platí, že $\tau(\mathbf{A}) = 0$ právě tehdy, když $\mathbf{A} = c\mathbf{w}\mathbf{v}^\top$, kde c je nějaká konstanta a \mathbf{w}, \mathbf{v} jsou levý a pravý vlastní vektor matice \mathbf{A} příslušné k její dominantní vlastní hodnotě.
3. Pro nezáporné čtvercové matice \mathbf{A}, \mathbf{B} platí $\tau(\mathbf{A}\mathbf{B}) \leq \tau(\mathbf{A})\tau(\mathbf{B})$.
4. Je-li $\mathbf{A} > 0$, pak $\tau(\mathbf{A}) < 1$.

Důkaz.

1. Plyne přímo z definice koeficientu τ a z vlastností pseudometriky d .
2. „ \Rightarrow “: Nechť $\tau(\mathbf{A}) = 0$. Pak pro všechny vektory \mathbf{x} splňující podmínku $d(\mathbf{x}, \mathbf{y}) > 0$ platí $d(\mathbf{A}\mathbf{x}, \mathbf{A}\mathbf{y}) = 0$, což vzhledem k vlastnosti pseudometriky podle Tvrzení 17.4 znamená, že existuje číslo $a > 0$ takové, že $\mathbf{A}\mathbf{x} = a\mathbf{A}\mathbf{y}$. Násobení maticí \mathbf{A} tedy zobrazuje všechny vektory se stejným nosičem do jednorozměrného prostoru a z toho dále plyne, že hodnota matice \mathbf{A} je 1. Všechny sloupce matice \mathbf{A} jsou tedy násobkem nějakého nezáporného a nenulového vektoru \mathbf{q} , tj. $\mathbf{A} = \mathbf{q}\mathbf{p}^\top$. Přitom $\mathbf{p} \neq \mathbf{o}$, neboť $\mathbf{A} \neq \mathbf{O}$. Nechť nyní \mathbf{w} je vlastní vektor matice \mathbf{A} příslušný k dominantní vlastní hodnotě λ . Pak

$$\lambda\mathbf{w} = \mathbf{A}\mathbf{w} = \mathbf{q}\mathbf{p}^\top\mathbf{w} = (\mathbf{p}^\top\mathbf{w})\mathbf{q}, \quad \text{tedy } \mathbf{q} = \frac{\lambda}{\mathbf{p}^\top\mathbf{w}}\mathbf{w}.$$

Dále platí

$$\lambda v^\top = v^\top A = v^\top q p^\top = v^\top \frac{\lambda}{p^\top w} w p^\top = \frac{\lambda v^\top w}{p^\top w} p^\top, \quad \text{tedy } p^\top = \frac{p^\top w}{v^\top w} v^\top.$$

Odtud dostáváme, že $A = \frac{\lambda}{v^\top w} w v^\top$.

„ \Leftarrow “: Nechť $A = c w v^\top$. Pak pro libovolné vektory x, y platí

$$A y = c w v^\top y = (c v^\top y) w, \quad \text{odtud } w = \frac{1}{c v^\top y} A y,$$

takže

$$A x = c w v^\top x = (c v^\top x) w = \frac{c v^\top x}{c v^\top y} A y.$$

To podle Tvzení 17.4 znamená, že $d(Ax, Ay) = 0$.

3. Je-li matice A nulová, je tvrzení triviální.

Z vlastnosti 6 pseudometriky plyne implikace $d(Bx, By) > 0 \Rightarrow d(x, y) > 0$, proto pro nenulovou matici A platí

$$\tau(A) = \sup \left\{ \frac{d(Ax, Ay)}{d(x, y)} : d(x, y) > 0 \right\} \geq \sup \left\{ \frac{d(A(Bx), A(By))}{d(Bx, By)} : d(Bx, By) > 0 \right\}.$$

Nechť nejprve $\tau(B) > 0$. Pak pro libovolné vektory x, y takové, že $d(x, y) > 0$, platí také $d(Bx, By) > 0$. Odtud a z předchozí nerovnosti plyne

$$\begin{aligned} \tau(AB) &= \sup \left\{ \frac{d(ABx, AB y)}{d(x, y)} : d(x, y) > 0 \right\} = \\ &= \sup \left\{ \frac{d(ABx, AB y)}{d(Bx, By)} \frac{d(Bx, By)}{d(x, y)} : d(x, y) > 0, \right\} \leq \\ &\leq \sup \left\{ \frac{d(ABx, AB y)}{d(Bx, By)} : d(x, y) > 0 \right\} \sup \left\{ \frac{d(Bx, By)}{d(x, y)} : d(x, y) > 0, \right\} = \\ &= \sup \left\{ \frac{d(A(Bx), A(By))}{d(Bx, By)} : d(Bx, By) > 0 \right\} \sup \left\{ \frac{d(Bx, By)}{d(x, y)} : d(x, y) > 0, \right\} \leq \\ &\leq \tau(A)\tau(B), \end{aligned}$$

což je dokazovaná nerovnost.

Nechť $\tau(B) = 0$. Pak podle již dokázaného je $B = b w v^\top$, kde w a v jsou pravý a levý vlastní vektor matice A příslušné k její dominantní vlastní hodnotě a b je nějaká konstanta. Odtud a z vlastností pseudometriky podle Tvzení 17, částí 5 a 4, plyne

$$\begin{aligned} d(ABx, AB y) &= d(A(b w v^\top)x, A(b w v^\top)y) = \\ &= d((b v^\top x)Aw, (b v^\top y)Aw) = d(Aw, Aw) = 0. \end{aligned}$$

To znamená, že

$$\tau(AB) = \sup \left\{ \frac{d(ABx, AB y)}{d(x, y)} : d(x, y) > 0 \right\} = 0,$$

tedy $\tau(AB) = 0 = \tau(A)\tau(B)$ a nerovnost platí.

4. Např. J. E. Carroll, Birkhoff's contraction coefficient. *Linear Algebra and its Applications* **389** (2004) 227-234. □