Obsah

Kapitola 1

Konstrukce modelů

1.1 Stavové proměnné

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

1.1.1 Zadehova teorie stavové proměnné

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

1.1.2 Stavové proměnné v populačních modelech

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

Pokud jsou splněny následující podmínky,

1. všichni jedinci jsou ovlivňováni týmž prostředím,
2. vliv populace na prostředí je součtem vlivů jedinců,

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

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

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

Typickými stimuly působícími na populaci jsou rození, umírání, dospívání, migrace a podobně. Tyto stimuly jsou také projevy i-stavů. Je-li například i-stavem věk jedince, pak staří jedinci umírají s jinou pravděpodobností než mladí, v jistém věku jsou jedinci plodnější než ve stáří nebo bezprostředně po narození atd. Avšak u některých organismů plodnost nezávisí na věku, ale na velikosti (u rostlin, korýšů) nebo na věku i velikosti (u ryb); někdy přežití stejně starých jedinců závisí na jejich původu (např. zda rostlina vyrostla ze semene nebo je klonem mateřské rostliny); přechod z jednoho stadia do následujícího u 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 Populace strukturovaná podle věku

Jako jediný i-stav populace budeme uvažovat věk, na populaci budou působit dva stimuly — rození a přežívání. Tímto způsobem je možné popisovat populace savců nebo ptáků.

Aby model byl maticový, musíme uvažovat konečný počet p-stavů. Proto zvolíme nějakou časovou jednotku (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 j-té třídě budou jedinci, pro jejichž věk a platí $j-1 \le a < j$, v první třídě tedy budou novorozenci, v k-té nejstarší jedinci. Označme $n_j(t)$ velikost j-té věkové třídy. Vzhledem k procesu rození by jako „velikost“ bylo nejvhodnější uvažovat počet samic. Můžeme ale volit i jinou míru velikosti populace — počet jedinců, populační hustotu, biomasu ap.; přechod od jednoho vyjádření k jinému je při konstantním poměru pohlaví pouze změnou měřítka.

Pro popis přežívání předpokládejme, že v libovolném čase pro všechny jedince z j-té věkové třídy je stejná pravděpodobnost, že přežijí časovou jednotku, a tedy „se přesunou“ do následující věkové třídy; označme tuto pravděpodobnost P_j. Považujeme-li pravděpodobnost za klasickou, platí

$$P_j = \frac{n_{j+1}(t+1)}{n_j(t)}, \quad j = 1, 2, \dots, k-1,$$

neboli

$$n_j(t+1) = P_{j-1} n_{j-1}(t), \quad j = 2, 3, \dots, k. \tag{1.4}$$

Množství potomků jednoho jedince za jednotku času je náhodná veličina s nějakou střední hodnotou. Budeme předpokládat, že tato střední hodnota je pro všechny jedince z j-té věkové třídy a jakýkoliv čas stejná; označme ji F_j. Pro velkou populaci to znamená, že množství všech potomků všech jedinců z j-té věkové třídy za časový interval jednotkové délky začínající časem t je roven $F_j n_j(t)$. Množství všech novorozenců (přesněji: velikost první věkové třídy) v čase

$t+1$ tedy bude součtem potomků rodičů ze všech věkových tříd, tj.

$$n_1(t+1) = F_1 n_1(t) + F_2 n_2(t) + F_3 n_3(t) + \cdots + F_{k-1} n_{k-1}(t) + F_k n_k(t). \tag{1.5}$$

Při označení

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

lze rovnice (1.4) a (1.5) zapsat v maticovém tvaru

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

tedy ve tvaru projekční rovnice (1.3). Matice A se nazývá *Leslieho matice.*

1.3 Modely disperse

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

Nechť je tedy populace strukturována do s stadií a rozptýlena na p lokalit. Označme $n_i^{(\ell)}$ velikost části populace tvořené jedinci i-tého stadia na ℓ-té lokalitě. Vektor popisující velikost celé populace můžeme vyjádřit dvěma způsoby — buď nejprve všechna stadia na jedné lokalitě, pak na druhé atd., nebo nejprve jedinci prvního stadia na jednotlivých lokalitách, pak jedinci druhého stadia atd. Struktura populace tedy může být vyjádřena buď vektorem

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

Dále budeme pro jednoduchost předpokládat, že k „demografické události", tj. k rození, k přechodu mezi stadii nebo k úmrtí, dochází v krajních bodech projekčního intervalu a k difúzi v průběhu projekčního intervalu. Zavedeme tedy symboly $m_i^{(\ell)}$ k označení velikosti části populace tvořené jedinci i-tého stadia na ℓ-té lokalitě v období mezi „demografickými událostmi". Je-li tedy t levý krajní bod projekčního intervalu, označuje $m_i^{(\ell)}(t)$ množství jedinců i-tého stadia na ℓ-té lokalitě bezprostředně po „demografické události".

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

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

1.3.1 Jednoduchý model difúze

Vyjdeme ze zjednodušujících předpokladů:

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

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

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

4. Emigrace a přežití migrace jsou jevy stochasticky nezávislé.

Pro popis struktury populace zvolíme první z možností (1.6). Nechť „demografické události" na každé z lokalit popisuje matice $\mathsf{A} = (a_{ij})$. To znamená, že

$$\boldsymbol{m}^{(\ell)}(t) = \mathsf{A}\boldsymbol{n}^{(\ell)}(t), \quad \text{neboli} \begin{pmatrix} m_1^{(\ell)} \\ m_2^{(\ell)} \\ \vdots \\ m_s^{(\ell)} \end{pmatrix}(t) = \mathsf{A}\begin{pmatrix} n_1^{(\ell)} \\ n_2^{(\ell)} \\ \vdots \\ n_s^{(\ell)} \end{pmatrix}(t), \quad \text{tj. } m_i^{(\ell)}(t) = \sum_{j=1}^{s} a_{ij} n_j^{(\ell)}(t) \tag{1.7}$$

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

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

přitom O označuje nulovou čtvercovou matici řádu s. S použitím Kroneckerova součinu můžeme strukturu populace bezprostředně po „demografické události" vyjádřit jako

$$\boldsymbol{m}(t) = (\mathsf{I} \otimes \mathsf{A})\boldsymbol{n}(t),$$

kde I označuje čtvercovou jednotkovou matici řádu s.

Označme dále d_i pravděpodobnost, že jedinec i-tého stadia opustí svou lokalitu a $k_{\ell j}$ 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 $\sum\limits_{\substack{\ell=1 \\ \ell \neq j}}^{p} k_{\ell j} \leq 1$ (tento součet vyjadřuje pravděpodobnost, že jedinec, který opustil svou 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 $d_i k_{\ell j}$. Položme $k_{ii} = -1$ (s tímto označením je $\sum\limits_{i=1}^{p} k_{ij} \leq 0$) a

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

Při tomto označení je

$$\mathsf{DA} = \begin{pmatrix} d_1 a_{11} & d_1 a_{12} & \ldots & d_1 a_{1s} \\ d_2 a_{21} & d_2 a_{22} & \ldots & d_2 a_{2s} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ d_s a_{s1} & d_s a_{s2} & \ldots & d_s a_{ss} \end{pmatrix}.$$

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

$m_i^{(\ell)} - d_i m_i^{(\ell)}$), a z těch jedinců, kteří na ℓ-tou lokalitu během projekčního intervalu imigrovali z ostatních lokalit (střední velikost takové subpopulace je $\sum\limits_{\substack{j=1\\j\neq\ell}}^{p} d_i k_{\ell j} m_i^{(j)}$). Tedy s využitím (1.7) dostaneme

$$n_i^{(\ell)}(t+1) = m_i^{(\ell)}(t) - d_i m_i^{(\ell)}(t) + \sum_{\substack{j=1\\j\neq\ell}}^{p} d_i k_{\ell j} m_i^{(j)}(t) = m_i^{(\ell)}(t) + d_i \sum_{j=1}^{p} k_{\ell j} m_i^{(j)}(t) =$$

$$= \sum_{q=1}^{s} a_{iq} n_q^{(\ell)}(t) + d_i \sum_{j=1}^{p} k_{\ell j} \sum_{q=1}^{s} a_{iq} n_q^{(j)}(t) = \sum_{j=1}^{p} k_{\ell j} \sum_{q=1}^{s} d_i a_{iq} n_q^{(j)}(t) + \sum_{q=1}^{s} a_{iq} n_q^{(\ell)}(t). \quad (1.8)$$

Dále platí

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

$$= \left[\begin{pmatrix} k_{11}\mathsf{DA} & k_{12}\mathsf{DA} & \dots & k_{1p}\mathsf{DA} \\ k_{21}\mathsf{DA} & k_{22}\mathsf{DA} & \dots & k_{2p}\mathsf{DA} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ k_{p1}\mathsf{DA} & k_{p2}\mathsf{DA} & \dots & k_{pp}\mathsf{DA} \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \mathsf{A} & \mathsf{O} & \dots & \mathsf{O} \\ \mathsf{O} & \mathsf{A} & \dots & \mathsf{O} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \mathsf{O} & \mathsf{O} & \dots & \mathsf{A} \end{pmatrix}\right] \begin{pmatrix} \boldsymbol{n}^{(1)} \\ \boldsymbol{n}^{(2)} \\ \vdots \\ \boldsymbol{n}^{(p)} \end{pmatrix}(t) =$$

$$= \begin{pmatrix} \sum\limits_{j=1}^{p} k_{1j}\mathsf{DA}\boldsymbol{n}^{(j)}(t) + \mathsf{A}\boldsymbol{n}^{(1)}(t) \\ \sum\limits_{j=1}^{p} k_{2j}\mathsf{DA}\boldsymbol{n}^{(j)}(t) + \mathsf{A}\boldsymbol{n}^{(2)}(t) \\ \vdots \\ \sum\limits_{j=1}^{p} k_{pj}\mathsf{DA}\boldsymbol{n}^{(j)}(t) + \mathsf{A}\boldsymbol{n}^{(p)}(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \sum\limits_{j=1}^{p} k_{1j} \sum\limits_{q=1}^{s} d_1 a_{1q} n_q^{(j)}(t) + \sum\limits_{q=1}^{p} a_{1q} n_q^{(1)}(t) \\ \sum\limits_{j=1}^{p} k_{1j} \sum\limits_{q=1}^{s} d_2 a_{2q} n_q^{(j)}(t) + \sum\limits_{q=1}^{p} a_{2q} n_q^{(1)}(t) \\ \vdots \\ \sum\limits_{j=1}^{p} k_{1j} \sum\limits_{q=1}^{s} d_s a_{sq} n_q^{(j)}(t) + \sum\limits_{q=1}^{p} a_{sq} n_q^{(1)}(t) \\ \sum\limits_{j=1}^{p} k_{2j} \sum\limits_{q=1}^{s} d_1 a_{1q} n_q^{(j)}(t) + \sum\limits_{q=1}^{p} a_{1q} n_q^{(2)}(t) \\ \sum\limits_{j=1}^{p} k_{2j} \sum\limits_{q=1}^{s} d_2 a_{2q} n_q^{(j)}(t) + \sum\limits_{q=1}^{p} a_{2q} n_q^{(2)}(t) \\ \vdots \\ \sum\limits_{j=1}^{p} k_{2j} \sum\limits_{q=1}^{s} d_s a_{sq} n_q^{(j)}(t) + \sum\limits_{q=1}^{p} a_{sq} n_q^{(2)}(t) \\ \vdots \\ \sum\limits_{j=1}^{p} k_{pj} \sum\limits_{q=1}^{s} d_1 a_{1q} n_q^{(j)}(t) + \sum\limits_{q=1}^{p} a_{1q} n_q^{(p)}(t) \\ \sum\limits_{j=1}^{p} k_{pj} \sum\limits_{q=1}^{s} d_2 a_{2q} n_q^{(j)}(t) + \sum\limits_{q=1}^{p} a_{2q} n_q^{(p)}(t) \\ \vdots \\ \sum\limits_{j=1}^{p} k_{pj} \sum\limits_{q=1}^{s} d_s a_{sq} n_q^{(j)}(t) + \sum\limits_{q=1}^{p} a_{sq} n_q^{(p)}(t) \end{pmatrix}.$$

Porovnáním tohoto výsledku s (1.8) vidíme, že model difúze populace lze zapsat ve tvaru

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

nebo podrobněji

$$\begin{pmatrix} \boldsymbol{n}^{(1)} \\ \boldsymbol{n}^{(2)} \\ \vdots \\ \boldsymbol{n}^{(p)} \end{pmatrix}(t+1) = (\mathsf{K}\otimes\mathsf{DA}+\mathsf{I}\otimes\mathsf{A})\begin{pmatrix} \boldsymbol{n}^{(1)} \\ \boldsymbol{n}^{(2)} \\ \vdots \\ \boldsymbol{n}^{(p)} \end{pmatrix}(t). \tag{1.9}$$

1.3.2 Obecnější model difúze

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

Budeme si tedy představovat, že během projekčního intervalu dojde k více „migračním událostem“ — přesunům z jedné lokality na jinou; počet „migračních událostí“ během projekčního intervalu označíme r. 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 $c_i^{(\ell j)}=d_ik_{\ell j}$ pro $j\neq\ell$.)

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

$$m_i^{(\ell)}\left(t+\frac{1}{r}\right)=\sum_{j=1}^{p}c_i^{(\ell j)}m_i^{(j)}(t); \tag{1.10}$$

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

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

Rovnosti (1.10) můžeme nyní přepsat maticově:

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

celkem tedy

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

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

$$\boldsymbol{m}\left(t+\frac{q+1}{r}\right)=\mathsf{C}\boldsymbol{m}\left(t+\frac{q}{r}\right), \quad q=0,1,2,\ldots,r-2. \tag{1.11}$$

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

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

S využitím (1.11) odtud dostaneme

$$\boldsymbol{n}(t+1) = \mathsf{C}\boldsymbol{m}\left(t + \frac{r-1}{r}\right) = \mathsf{C}^2\boldsymbol{m}\left(t + \frac{r-2}{r}\right) = \cdots = \mathsf{C}^r\boldsymbol{m}(t). \tag{1.12}$$

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

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

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

$$m_i^{(\ell)}(t) = \sum_{j=1}^{s} a_{ij}^{(\ell)} n_j^{(\ell)}(t). \tag{1.13}$$

Tuto rovnost můžeme přepsat v maticovém tvaru

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

Označme nyní

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

Rovnosti (1.13) pro $i = 1, 2, \ldots, s$, $\ell = 1, 2, \ldots, p$ tedy můžeme zapsat ve tvaru

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

nebo stručně $\boldsymbol{m}(t) = \mathsf{B}\boldsymbol{n}(t)$. Odtud a z rovnosti (1.13) nyní dostaneme model difúze

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

nebo podrobněji

$$\begin{pmatrix} \boldsymbol{n}_1 \\ \boldsymbol{n}_2 \\ \vdots \\ \boldsymbol{n}_s \end{pmatrix}(t+1) = \mathsf{C}^r\mathsf{B}\begin{pmatrix} \boldsymbol{n}_1 \\ \boldsymbol{n}_2 \\ \vdots \\ \boldsymbol{n}_s \end{pmatrix}(t). \tag{1.14}$$

1.3.3 Příklad

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

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

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

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

Projekční matice je tedy tvaru

$$\mathsf{K}\otimes\mathsf{DA} + \mathsf{I}\otimes\mathsf{A} = \begin{pmatrix} -1 & k_{12} \\ k_{21} & -1 \end{pmatrix} \otimes \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ d_2p_1 & 0 & 0 \\ 0 & d_3p_2 & 0 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix} \otimes \begin{pmatrix} 0 & f_2 & f_3 \\ p_1 & 0 & 0 \\ 0 & p_2 & 0 \end{pmatrix} =$$

$$= \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ -d_2p_1 & 0 & 0 & k_{12}d_2p_1 & 0 & 0 \\ 0 & -d_3p_2 & 0 & 0 & k_{12}d_3p_2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ k_{21}d_2p1 & 0 & 0 & -d_2p1 & 0 & 0 \\ 0 & k_{21}d_3p_2 & 0 & 0 & -d_3p_2 & 0 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 0 & f_2 & f_3 & 0 & 0 & 0 \\ p_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & p_2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & f_2 & f_3 \\ 0 & 0 & 0 & p_1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & p_2 & 0 \end{pmatrix} =$$

$$= \begin{pmatrix} 0 & f_2 & f_3 & 0 & 0 & 0 \\ (1-d_1)p_1 & 0 & 0 & k_{12}d_2p_1 & 0 & 0 \\ 0 & (1-d_3)p_2 & 0 & 0 & k_{12}d_3p_2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & f_2 & f_3 \\ k_{21}d_2p_1 & 0 & 0 & (1-d_2)p_1 & 0 & 0 \\ 0 & k_{21}d_3p_2 & 0 & 0 & (1-d_3)p_2 & 0 \end{pmatrix}.$$

Při označení

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

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

můžeme model (1.14) zapsat ve tvaru

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

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

V modelu popsaném v pododdílu 1.3.2 bude $r = 1$, $\mathsf{A}^{(1)} = \mathsf{A}^{(2)} = \mathsf{A}$, $c_1^{21} = c_1^{12} = 0$, $c_1^{11} = c_1^{22} = 1$, $c_2^{12} = d_2k_{12}$, $c_2^{21} = d_2k_{21}$, $c_2^{11} = c_2^{22} = 1 - d_2$, $c_3^{12} = d_3k_{12}$, $c_3^{21} = d_3k_{21}$, $c_3^{11} = c_3^{22} = 1 - d_3$, takže

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

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

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

$$\mathsf{C}_1 = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}, \quad \mathsf{C}_2 = \begin{pmatrix} 1-d_2 & d_2k_{12} \\ d_2k_{21} & 1-d_2 \end{pmatrix}, \quad \mathsf{C}_3 = \begin{pmatrix} 1-d_3 & d_3k_{12} \\ k_{21}d_3 & 1-d_3 \end{pmatrix}$$

a projekční matice je tvaru

$$\begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1-d_2 & d_2k_{12} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & d_2k_{21} & 1-d_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1-d_3 & d_3k_{12} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & d_3k_{21} & 1-d_3 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 & 0 & f_2 & 0 & f_3 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & f_2 & 0 & f_3 \\ p_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & p_1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & p_2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & p_2 & 0 & 0 \end{pmatrix} =$$

$$= \begin{pmatrix} 0 & 0 & f_2 & 0 & f_3 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & f_2 & 0 & f_3 \\ (1-d_1)p_1 & d_2k_{12}p_1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ d_2k_{21}p_1 & (1-d_2)p_1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & (1-d_3)p_2 & d_3k_{12}p_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & d_3k_{21}p_2 & (1-d_3)p_2 & 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

Při označení

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

$$\mathsf{P}_1 = \begin{pmatrix} (1-d_2)p_1 & d_2k_{12}p_1 \\ d_2k_{21}p_1 & (1-d_2)p_1 \end{pmatrix}, \quad \mathsf{P}_2 = \begin{pmatrix} (1-d_3)p_2 & d_2k_{12}p_1 \\ d_3k_{21}p_2 & (1-d_3)p_2 \end{pmatrix}$$

můžeme model (1.14) zapsat ve tvaru

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

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

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 Příklad — populace strukturovaná podle plodnosti

Maticový populační model $\boldsymbol{n}(t+1) = \mathsf{A}\boldsymbol{n}(t)$ je vlastně vektorová lineární diferenční rovnice neboli systém lineárních autonomních diferenčních rovnic. Její řešení ukážeme nejprve na jednoduchém příkladu.

Uvažujme populaci, která je strukturována do dvou tříd. Jedince (páry, samice ap.) rozdělíme na juvenilní (mladé, nedospělé) a plodné. Označme $n_1 = n_1(t)$, resp. $n_2 = n_2(t)$, množství juvenilních, resp. plodných, jedinců v čase t. V populaci probíhají tři procesy: rození, umírání (tj. z jiného pohledu přežívání) a dospívání. Předpokládejme, že umírání a dospívání jsou stochasticky nezávislé jevy. Nechť φ označuje střední množství potomků plodného jedince během projekčního intervalu, σ_1, resp. σ_2, označuje pravděpodobnost, že juvenilní, resp. plodný, jedinec přežije projekční interval a γ označuje pravděpodobnost, že juvenilní jedinec během projekčního intervalu dospěje. Budeme předpokládat, že

$$\varphi > 0, \quad \sigma_1 > 0, \quad \gamma > 0; \tag{2.1}$$

pokud by totiž některá z těchto hodnot byla nulová, populace nemůže přežívat. Podrobněji, pokud by $\sigma_1 = 0$ nebo $\gamma = 0$, žádný jedinec by se nedožil plodného věku, pokud by $\varphi = 0$, nerodili by se noví jedinci.

Množství juvenilních jedinců za dobu délky projekčního intervalu bude rovno množství jedinců na začátku projekčního intervalu, kteří během něho přežili a nedospěli plus množství novorozených jedinců — potomků jedinců plodných. Z předpokladu nezávislosti procesů přežívání a dospívání tedy dostáváme

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

Plodní jedinci v populaci na konci projekčního intervalu budou ti, kteří byli plodní na začátku projekčního intervalu a tento interval přežili plus ti juvenilní jedinci, kteří během projekčního intervalu dospěli a nezemřeli, tedy

$$n_2(t+1) = \sigma_1\gamma n_1(t) + \sigma_2 n_2(t). \tag{2.3}$$

Model (2.2), (2.3) můžeme zapsat v maticovém tvaru

$$\begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \end{pmatrix}(t+1) = \begin{pmatrix} \sigma_1(1-\gamma) & \varphi \\ \sigma_1\gamma & \sigma_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \end{pmatrix}(t), \tag{2.4}$$

nebo stručně a obvykle $\boldsymbol{n}(t+1) = \mathsf{A}\boldsymbol{n}(t)$ s označením

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

Z rovnice (2.2) vyjádříme

$$n_2(t) = \frac{1}{\varphi}\big(n_1(t+1) - \sigma_1(1-\gamma)n_1(t)\big) \tag{2.5}$$

a dosadíme do (2.3)

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

V rovnici (2.2) dosadíme $t+1$ za t a dále do ní dosadíme z předchozí rovnosti:

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

První složka řešení systému diferenčních rovnic prvního řádu (2.4) je tedy řešením lineární diferenční rovnice druhého řádu

$$n_1(t+2) = \big(\sigma_1(1-\gamma)+\sigma_2\big)n_1(t+1) + \big(\varphi\sigma_1\gamma - (1-\gamma)\sigma_1\sigma_2\big)n_1(t). \tag{2.6}$$

Její charakteristickou rovnicí je kvadratická rovnice

$$\lambda^2 - \big(\sigma_1(1-\gamma)+\sigma_2\big)\lambda + \big((1-\gamma)\sigma_1\sigma_2 - \varphi\sigma_1\gamma\big) = 0, \tag{2.7}$$

která má diskriminant

$$D = \big(\sigma_1(1-\gamma)+\sigma_2\big)^2 - 4\big((1-\gamma)\sigma_1\sigma_2 - \varphi\sigma_1\gamma\big) = \big(\sigma_1(1-\gamma)-\sigma_2\big)^2 + 4\varphi\sigma_1\gamma. \tag{2.8}$$

Vzhledem k předpokladům (2.1) je $D > 0$, takže charakteristická rovnice má dva reálné různé kořeny

$$\lambda_1 = \frac{\sigma_1(1-\gamma)+\sigma_2+\sqrt{D}}{2}, \quad \lambda_2 = \frac{\sigma_1(1-\gamma)+\sigma_2-\sqrt{D}}{2} \tag{2.9}$$

takové, že

$$\lambda_1 \geq |\lambda_2| > 0. \tag{2.10}$$

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 $\gamma = 1$ a $\sigma_2 = 0$. Lineární diferenční rovnice druhého řádu (rekurentní formule) (2.6) má obecné řešení

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

Konstanty a, b získáme z počátečních podmínek $n_1(0)$ a $n_1(1) = \sigma_1(1-\gamma)n_1(0) + \varphi n_2(0)$, tedy

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

Řešením tohoto systému rovnic 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 (2.4) dostaneme dosazením vypočítané první složky do rovnosti (2.5):

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

Řešení systému (2.4) tedy je

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

kde λ_1 a λ_2 jsou dány rovnostmi (2.8) a (2.9). Řešení systému (2.4) lze také stručně zapsat ve tvaru

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

kde

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

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

Přímým výpočtem ověříme, že λ_1, λ_2 jsou vlastními hodnotami matice A a vektory $\boldsymbol{w}^{(1)}$, $\boldsymbol{w}^{(2)}$ jsou příslušné vlastní vektory. Porovnáním s (2.8) a (2.1) vidíme, že

$$\pm\sqrt{D} \neq \sigma_1(1-\gamma) - \sigma_2 \quad \text{a tedy} \quad \sigma_1(1-\gamma) + \sigma_2 \pm \sqrt{D} \neq 2\sigma_1(1-\gamma),$$

neboli

$$\lambda_{1,2} \neq \sigma_1(1-\gamma).$$

To znamená, že obě složky obou vlastních vektorů $\boldsymbol{w}^{(1)}$, $\boldsymbol{w}^{(2)}$ jsou nenulové. Hodnoty α, β závisí na počátečních podmínkách $n_1(0)$, $n_2(0)$. Platí pro ně

$$\alpha - \beta = \frac{\big(\sigma_1(1-\gamma) - \lambda_2\big)n_1(0) + \varphi n_2(0)}{\lambda_1 - \lambda_2} - \frac{\big(\lambda_1 - \sigma_1(1-\gamma)\big)n_1(0) - \varphi n_2(0)}{\lambda_1 - \lambda_2} =$$
$$= \frac{\big(\lambda_1 + \lambda_2 + 2\sigma_1(1-\gamma)\big)n_1(0) + 2\varphi n_2(0)}{\lambda_1 - \lambda_2} \neq 0,$$

pokud alespoň jedna z hodnot $n_1(0)$, $n_2(0)$ je kladná. Odtud plyne, že hodnoty α, β nemohou být současně nulové, pokud alespoň jedna z počátečních hodnot $n_1(0)$, $n_2(0)$ byla kladná, neboli $n_1(t) = 0 = n_2(t)$ pro nějaké t jedině v případě, že $n_1(0) = 0 = n_2(0)$.

Pro všechna t taková, že $n_2(t) \neq 0$, platí

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

Pro $\lambda_1 \neq |\lambda_2|$ plyne z nerovností (2.10) vztah

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

Pokud tedy $\lambda_1 \neq |\lambda_2|$ a existuje $t_0 \geq 0$ takové, že $n_2(t) \neq 0$ pro všechna $t \geq t_0$, dostaneme

$$\lim_{t\to\infty}\frac{n_1(t)}{n_2(t)} = \frac{w_1^{(1)}}{w_2^{(1)}} = \frac{\varphi}{\lambda_1 - \sigma_1(1-\gamma)}, \quad \text{pokud } \alpha \neq 0,$$

a

$$\frac{n_1(t)}{n_2(t)} = \frac{w_1^{(2)}}{w_2^{(2)}} = \frac{\varphi}{\lambda_2 - \sigma_1(1-\gamma)} \text{ pro } t \geq 0, \quad \text{pokud } \alpha = 0.$$

Podívejme se na několik speciálních případů modelu (2.4). Za délku projekčního intervalu vezmeme dobu potřebnou k „vyprodukování“ jednoho potomka, tj. vždy bude $\varphi = 1$. V každém z modelů bude $n_1(0) = 1$, $n_2(0) = 0$, tj. $n_1(1) = \sigma_1(1-\gamma)$. Modelujeme tedy vývoj populace začínající jednotkovým množstvím juvenilních jedinců a žádným jedincem plodným.

2.1.1 $\sigma_1 = \sigma_2 = 1$, $\gamma = 1$, $\varphi = 1$

V tomto případě jedinci neumírají, za jedno období jistě dospějí a jsou schopni v každém dalším období zplodit potomka. Jedná se tedy o „klasické“ Fibonacciho králíky. Projekční matice, její vlastní hodnoty a příslušné vlastní vektory a konstanty vyjadřující závislost řešení na počátečních podmínkách, nyní jsou

$$\mathsf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 1 \end{pmatrix}, \quad \lambda_1 = \frac{1+\sqrt{5}}{2}, \; \boldsymbol{w}^{(1)} = \begin{pmatrix} 1 \\ \dfrac{1+\sqrt{5}}{2} \end{pmatrix}, \quad \lambda_2 = \frac{1-\sqrt{5}}{2}, \; \boldsymbol{w}^{(2)} = \begin{pmatrix} 1 \\ \dfrac{1-\sqrt{5}}{2} \end{pmatrix},$$
$$\alpha = \frac{5-\sqrt{5}}{2}, \qquad \beta = \frac{5+\sqrt{5}}{2},$$

takže řešení je tvaru

$$n_1(t) = \frac{5-\sqrt{5}}{2}\left(\frac{1+\sqrt{5}}{2}\right)^t + \frac{5+\sqrt{5}}{2}\left(\frac{1-\sqrt{5}}{2}\right)^t,$$
$$n_2(t) = \sqrt{5}\left(\frac{1+\sqrt{5}}{2}\right)^t - \sqrt{5}\left(\frac{1-\sqrt{5}}{2}\right)^t.$$

Platí tedy

$$\lim_{t\to\infty} n_1(t) = \lim_{t\to\infty} n_2(t) = \infty, \quad \lim_{t\to\infty}\frac{n_1(t)}{n_2(t)} = \frac{\sqrt{5}-1}{2};$$

velikost populace roste nade všechny meze, poměr juvenilních a plodných jedinců konverguje ke zlatému řezu.

2.1.2 $\sigma_1 = \frac{7}{9}$, $\sigma_2 = \frac{2}{3}$, $\gamma = \frac{1}{7}$, $\varphi = 1$

V tomto případě máme

$$\mathsf{A} = \begin{pmatrix} \frac{2}{3} & 1 \\ \frac{1}{9} & \frac{2}{3} \end{pmatrix}, \quad \lambda_1 = 1,\ \boldsymbol{w}^{(1)} = \begin{pmatrix} 1 \\ \frac{1}{3} \end{pmatrix}, \quad \lambda_2 = \frac{1}{3},\ \boldsymbol{w}^{(2)} = \begin{pmatrix} 1 \\ -\frac{1}{3} \end{pmatrix}, \qquad \alpha = \beta = \frac{1}{2},$$

takže řešení je tvaru

$$n_1(t) = \frac{1}{2}\left(1 + \left(\frac{1}{3}\right)^t\right), \quad n_2(t) = \frac{1}{6}\left(1 - \left(\frac{1}{3}\right)^t\right).$$

Platí tedy

$$\lim_{t\to\infty} n_1(t) = \frac{1}{2}, \quad \lim_{t\to\infty} n_2(t) = \frac{1}{6}, \quad \lim_{t\to\infty}\frac{n_1(t)}{n_2(t)} = 3;$$

Velikost populace i poměr juvenilních a plodných jedinců konvergují ke konečné hodnotě. Přitom velikost subpopulace juvenilních jedinců konverguje ke své stabilizované úrovni monotonně, velikost subpopulace plodných jedinců ke své stabilizované hodnotě konverguje s tlumenými oscilacemi.

2.1.3 $\sigma_1 = \frac{3}{4}$, $\sigma_2 = \frac{1}{2}$, $\gamma = \frac{1}{3}$, $\varphi = 1$

V tomto případě máme

$$\mathsf{A} = \begin{pmatrix} \frac{1}{2} & 1 \\ \frac{1}{4} & \frac{1}{2} \end{pmatrix}, \quad \lambda_1 = 1,\ \boldsymbol{w}^{(1)} = \begin{pmatrix} 1 \\ \frac{1}{2} \end{pmatrix}, \quad \lambda_2 = 0,\ \boldsymbol{w}^{(2)} = \begin{pmatrix} 1 \\ -\frac{1}{2} \end{pmatrix}, \qquad \alpha = \beta = \frac{1}{2},$$

takže řešení je tvaru

$$n_1(t) = \frac{1}{2} \quad \text{pro } t \geq 1, \quad n_2(t) = \frac{1}{4} \quad \text{pro } t \geq 1.$$

Platí tedy

$$\frac{n_1(t)}{n_2(t)} = 1 \quad \text{pro } t \geq 1;$$

Velikost populace i poměr juvenilních a plodných jedinců jsou po jednom časovém kroku konstantní.

2.1.4 $\sigma_1 = 1$, $\sigma_2 = 0$, $\gamma = 1$, $\varphi = 1$

V tomto případě je

$$\mathsf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 0 \end{pmatrix}, \quad \lambda_1 = 1,\ \boldsymbol{w}^{(1)} = \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}, \quad \lambda_2 = -1,\ \boldsymbol{w}^{(2)} = \begin{pmatrix} 1 \\ -1 \end{pmatrix}, \qquad \alpha = \beta = \frac{1}{2},$$

takže řešení dostáváme ve tvaru

$$n_1(t) = \frac{1}{2}\left(1 + (-1)^t\right), \quad n_2(t) = \frac{1}{2}\left(1 - (-1)^t\right).$$

Řešení je tedy periodické s periodou 2; v populaci se pravidelně střídají generace juvenilních a plodných jedinců o konstantní velikosti.

2.2 Perronova-Frobeniova teorie

Všechny matice v tomto oddílu budou typu $n \times n$, všechny vektory budou n-rozměrné. Pro matici A a vektor $\boldsymbol{v}$,

$$\mathsf{A} = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \dots & a_{2n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{n1} & a_{n2} & \dots & a_{nn} \end{pmatrix}, \quad \boldsymbol{v} = \begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \\ \vdots \\ v_n \end{pmatrix},$$

budeme používat označení $(\mathsf{A})_{ij} = a_{ij}$, $(\boldsymbol{v})_i = v_i$. Symbol $|\mathsf{A}|$, resp. $|\boldsymbol{v}|$, bude označovat matici, jejíž složky jsou $(|\mathsf{A}|)_{ij} = |a_{ij}|$, resp. vektor, jehož složky jsou $(|\boldsymbol{v}|)_i = |v_i|$. Dále budeme zapisovat

$$\begin{aligned} \mathsf{A} \geq c \ &\dots\ (\forall i,j) a_{ij} \geq c, \\ \boldsymbol{v} \geq c \ &\dots\ (\forall i) v_i \geq c, \\ \mathsf{A} \geq \mathsf{B} \ &\dots\ (\forall i,j) a_{ij} \geq b_{ij}, \text{ tj. } (\forall i,j)(\mathsf{A})_{ij} \geq (\mathsf{B})_{ij}, \\ \boldsymbol{v} \geq \boldsymbol{w} \ &\dots\ (\forall i) v_i \geq w_i, \text{ tj. } (\forall i)(\boldsymbol{v})_i \geq (\boldsymbol{w})_i \end{aligned}$$

a podobně.

Symbol I bude označovat jednotkovou matici. Pro matici A a vektor $\boldsymbol{v}$ dále klademe

$$\ker \mathsf{A} = \{\boldsymbol{w} : \mathsf{A}\boldsymbol{w} = 0\}, \qquad \operatorname{diag} \boldsymbol{v} = \begin{pmatrix} v_1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & v_2 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & v_n \end{pmatrix}, \qquad \|\boldsymbol{v}\| = \sqrt{\sum_{i=1}^n v_i^2};$$

$\ker \mathsf{A}$ je zřejmě vektorový prostor dimenze nejvýše n, tj. $\dim \ker \mathsf{A} \leq n$, $\|\boldsymbol{v}\|$ je eukleidovská norma vektoru $\boldsymbol{v}$.

Definice 1. Matice A se nazývá *nezáporná,* je-li $\mathsf{A} \geq 0$ a nazývá se *kladná,* je-li $\mathsf{A} > 0$.

Definice 2. Nezáporná matice A se nazývá

– *primitivní,* pokud $(\exists k \in \mathbb{N})\mathsf{A}^k > 0$,

– *imprimitivní,* pokud $(\forall k \in \mathbb{N})(\exists i, j)\left(\mathsf{A}^k\right)_{ij} = 0$,

– *reducibilní,* pokud $(\exists i, j)(\forall k \in \mathbb{N})\left(\mathsf{A}^k\right)_{ij} = 0$,

– *ireducibilní,* pokud $(\forall i, j)(\exists k \in \mathbb{N})\left(\mathsf{A}^k\right)_{ij} > 0$.

Poznámka 1. Přímo z definice plyne, že každá primitivní matice je ireducibilní a každá reducibilní matice je imprimitivní.

Tvrzení 1. Je-li $\mathsf{A} \geq 0$ a $\boldsymbol{v} \geq \boldsymbol{w}$ pak $\mathsf{A}\boldsymbol{v} \geq \mathsf{A}\boldsymbol{w}$.
Je-li $\mathsf{A} > 0$, $\boldsymbol{v} \geq \boldsymbol{w}$ a existuje $i \in \{1, 2, \ldots, n\}$ takové, že $v_i > w_i$ pak $\mathsf{A}\boldsymbol{v} > \mathsf{A}\boldsymbol{w}$.

Důkaz. Plyne bezprostředně z vyjádření $(\mathsf{A}\boldsymbol{v})_k = \sum_{j=1}^{n} a_{kj} v_j$, $\sum_{j=1}^{n} a_{kj} w_j = (\mathsf{A}\boldsymbol{w})_k$. □

Tvrzení 2. Je-li $\mathsf{A} > 0$, $\boldsymbol{v}$ vlastní vektor matice A příslušný k vlastní hodnotě λ a $\boldsymbol{v} \geq 0$, pak $\boldsymbol{v} > 0$ a $\lambda > 0$.

Důkaz. Poněvadž $\boldsymbol{v}$ je vlastním vektorem, je $\boldsymbol{v} \neq 0$ a tedy existuje $i \in \{1, 2, \ldots, n\}$ takový index, že $v_i > 0$. Podle druhé části tvrzení 1 je $\lambda\boldsymbol{v} = \mathsf{A}\boldsymbol{v} > \mathsf{A}0 = 0$. To znamená, že pro každý index j je $\lambda v_j > 0$. Zejména tedy $\lambda v_i > 0$, z čehož plyne, že $\lambda > 0$, neboť $v_i > 0$. Dále pro libovolný index j je $v_j > 0$, neboť $\lambda v_j > 0$. □

Tvrzení 3. Je-li $\mathsf{A} \geq 0$ primitivní a $\boldsymbol{v} \geq 0$ její vlastní vektor příslušný k vlastní hodnotě λ, pak $\boldsymbol{v} > 0$, $\lambda > 0$.

Důkaz. Z tvrzení 1 plyne, že $\lambda\boldsymbol{v} = \mathsf{A}\boldsymbol{v} \geq 0$, takže $\lambda \geq 0$. Poněvadž A je primitivní, existuje $k \in \mathbb{N}$ takové, že $\mathsf{A}^k > 0$.

Poněvadž $\mathsf{A}\boldsymbol{v} = \lambda\boldsymbol{v}$, je také $\mathsf{A}^k\boldsymbol{v} = \mathsf{A}^{k-1}\mathsf{A}\boldsymbol{v} = \mathsf{A}^{k-1}(\lambda\boldsymbol{v}) = \lambda\mathsf{A}^{k-1}\boldsymbol{v} = \cdots = \lambda^k\boldsymbol{v}$. Tvrzení 2 nyní implikuje $\boldsymbol{v} > 0$ a $\lambda^k > 0$, takže $\lambda \neq 0$. □

Tvrzení 4. Nechť matice A splňuje předpoklady

(i) $\mathsf{A} \geq 0$, $\mathsf{A} \neq 0$;

(ii) existuje číslo $\lambda \in \mathbb{R}$ a vektor $\boldsymbol{u}$ tak, že $\mathsf{A}^T\boldsymbol{u} = \lambda\boldsymbol{u}$, $\boldsymbol{u} > 0$ (vektor u je vlastní vektor matice A^T příslušný k vlastní hodnotě λ, který má všechny složky kladné);

(iii) existuje číslo $\mu \in \mathbb{R}$ a vektor $\boldsymbol{v}$ tak, že $\mathsf{A}\boldsymbol{v} = \mu\boldsymbol{v}$, $\boldsymbol{v} \geq 0$, $\boldsymbol{v} \neq 0$ (vektor v je vlastní vektor matice A příslušný k vlastní hodnotě μ, který má všechny složky nezáporné a alespoň jednu kladnou).

Pak $\mu = \lambda$.

Důkaz. Platí
$$\lambda\boldsymbol{u}^T\boldsymbol{v} = \left(\mathsf{A}^T\boldsymbol{u}\right)^T\boldsymbol{v} = \boldsymbol{u}^T\mathsf{A}\boldsymbol{v} = \boldsymbol{u}^T\mu\boldsymbol{v} = \mu\boldsymbol{u}^T\boldsymbol{v}.$$
Z kladnosti vektoru $\boldsymbol{u}$ a z nezápornosti a nenulovosti vektoru $\boldsymbol{v}$ plyne $\boldsymbol{u}^T\boldsymbol{v} > 0$. Výraz $\boldsymbol{u}^T\boldsymbol{v}$ lze tedy v poslední rovnosti vykrátit, takže $\lambda = \mu$. □

Tvrzení 5. Nechť $\mathsf{A} > 0$ splňuje předpoklady (ii) a (iii) tvrzení 4 (z nerovnosti $\mathsf{A} > 0$ plyne i splnění předpokladu (i)) a symboly $\lambda(= \mu)$, $\boldsymbol{v}$ mají stejný význam jako v tvrzení 4. Je-li $\boldsymbol{w}$ vlastní vektor matice A příslušný k vlastní hodnotě λ, pak existuje číslo $\alpha \in \mathbb{R}$ takové, že $\boldsymbol{w} = \alpha\boldsymbol{v}$, tj. $\dim(\ker(\mathsf{A} - \lambda\mathsf{I})) = 1$.

Důkaz. Buď $\boldsymbol{v}$ vektor z tvrzení 2. Pak je $\boldsymbol{v} > 0$ a $\lambda > 0$. Položme

$$\alpha = \min \left\{ \frac{w_j}{v_j} : j = 1, 2, \ldots, n \right\}, \quad i \text{ takový index, že } \alpha = \frac{w_i}{v_i}.$$

Pro každý index j tedy platí $\alpha = \dfrac{w_i}{v_i} \leq \dfrac{w_j}{v_j}$. Odtud plyne

$$w_j - \alpha v_j \geq 0, \quad w_i - \alpha v_i = 0, \tag{2.11}$$

takže $\boldsymbol{w} - \alpha \boldsymbol{v} \geq 0$.

Připusťme, že $\boldsymbol{w} - \alpha \boldsymbol{v} \neq 0$. Pak

$$\mathsf{A}(\boldsymbol{w} - \alpha \boldsymbol{v}) = \lambda \boldsymbol{w} - \alpha \lambda \boldsymbol{v} = \lambda(\boldsymbol{w} - \alpha \boldsymbol{v}).$$

To znamená, že $\boldsymbol{w} - \alpha \boldsymbol{v}$ je vlastní vektor příslušný k vlastní hodnotě λ, takže podle tvrzení 2 je $\boldsymbol{w} - \alpha \boldsymbol{v} > 0$, což je spor s druhou rovností (2.11). □

Tvrzení 6. Nechť $\mathsf{A} \geq 0$, $\boldsymbol{w}$ je vlastní vektor příslušný k vlastní hodnotě λ. Pak

$$\left(A|\boldsymbol{w}| \right)_i = \sum_{j=1}^{n} a_{ij} |w_j| = \sum_{j=1}^{n} |a_{ij} w_j| \geq \left| \sum_{j=1}^{n} a_{ij} w_j \right| = |(\mathsf{A}\boldsymbol{w})_i| = |(\lambda \boldsymbol{w})_i| = |\lambda| \, |w_i|, \tag{2.12}$$

tj. $\mathsf{A}|\boldsymbol{w}| \geq |\lambda| \, |\boldsymbol{w}|$.

Důkaz. Nerovnost je trojúhelníková. □

Tvrzení 7. Nechť $\mathsf{A} \geq 0$. Pak množina

$$S_{\mathsf{A}} = \left\{ c \geq 0 : \left(\exists \boldsymbol{v}^{(c)} \right) \boldsymbol{v}^{(c)} \geq 0, \left\| \boldsymbol{v}^{(c)} \right\| = 1, \mathsf{A}\boldsymbol{v}^{(c)} \geq c \boldsymbol{v}^{(c)} \right\}$$

je neprázdná a shora omezená.

Důkaz. Buď $\boldsymbol{v}^{(0)}$ libovolný nezáporný vektor takový, že $\left\| \boldsymbol{v}^{(0)} \right\| = 1$. Podle tvrzení 1 je

$$\mathsf{A}\boldsymbol{v}^{(0)} \geq \mathsf{A}0 = 0 = 0\boldsymbol{v}^{(0)},$$

takže $0 \in S_{\mathsf{A}}$, $S_{\mathsf{A}} \neq \emptyset$.

Buď $c \in S_{\mathsf{A}}$ a $\boldsymbol{v}^{(c)}$ příslušný vektor, který existuje podle definice množiny S_{A}. Nechť i je takový index, že $v_i^{(c)} = \max \left\{ v_1^{(c)}, v_2^{(c)}, \ldots, v_n^{(c)} \right\}$. Pak je $v_i^{(c)} > 0$ a

$$c v_i^{(c)} \leq \left(\mathsf{A}\boldsymbol{v}^{(c)} \right)_i = \sum_{j=1}^{n} a_{ij} v_j^{(c)} \leq \sum_{j=1}^{n} a_{ij} v_i^{(c)} \leq v_i^{(c)} \max \left\{ \sum_{j=1}^{n} a_{lj} : l = 1, 2, \ldots, n \right\},$$

tedy

$$c \leq \max \left\{ \sum_{j=1}^{n} a_{lj} : l = 1, 2, \ldots, n \right\}$$

a c je horní závora množiny S_{A}. □

Tvrzení 8. Nechť $\mathsf{A} \geq 0$, S_A je množina zavedená v tvrzení 7 a $\lambda_1 = \sup S_\mathsf{A}$. Pak pro každý vektor $\boldsymbol{w}$ platí $A|\boldsymbol{w}| \leq \lambda_1|\boldsymbol{w}|$.

Důkaz. Nulový vektor splňuje uvedenou nerovnost triviálně. Připusťme, že existuje nenulový vektor $\boldsymbol{w}$ splňující nerovnost $\mathsf{A}|\boldsymbol{w}| > \lambda_1|\boldsymbol{w}|$ a položme

$$\varepsilon = \min\left\{\frac{1}{|w_i|}\big((\mathsf{A}|\boldsymbol{w}|)_i - \lambda_1|w_i|\big) \,:\, |w_i| > 0\right\}.$$

Pak je $\varepsilon > 0$ a

$$\begin{aligned} \varepsilon|w_i| &\leq (\mathsf{A}|\boldsymbol{w}|)_i - \lambda_1|w_i| \quad \text{pro každý index } i, \\ (\lambda_1+\varepsilon)\,|w_i| &\leq (\mathsf{A}|\boldsymbol{w}|)_i\,, \\ (\lambda_1+\varepsilon)|\boldsymbol{w}| &\leq \mathsf{A}|\boldsymbol{w}|. \end{aligned}$$

Položíme-li

$$\boldsymbol{v}^{(\lambda_1+\varepsilon)} = \frac{1}{\|\boldsymbol{w}\|}|\boldsymbol{w}|,$$

dostaneme, že $\boldsymbol{v}^{(\lambda_1+\varepsilon)} \geq 0$, $\left\|\boldsymbol{v}^{(\lambda_1+\varepsilon)}\right\| = 1$ a

$$\mathsf{A}\boldsymbol{v}^{(\lambda_1+\varepsilon)} = \frac{1}{\|\boldsymbol{w}\|}\mathsf{A}|\boldsymbol{w}| \geq \frac{1}{\|\boldsymbol{w}\|}(\lambda_1+\varepsilon)|\boldsymbol{w}| = (\lambda_1+\varepsilon)\boldsymbol{v}^{(\lambda_1+\varepsilon)},$$

takže $\lambda_1 + \varepsilon \in S_\mathsf{A}$, což je ve sporu s definicí suprema. □

Tvrzení 9. Nechť $\mathsf{A} \geq 0$. Pro každou její vlastní hodnotu λ platí $|\lambda| \leq \lambda_1 = \sup S_\mathsf{A}$.

Důkaz. Buď λ vlastní hodnota matice A a $\boldsymbol{w}$ příslušný vlastní vektor. Pak podle tvrzení 6 je $\mathsf{A}|\boldsymbol{w}| \geq |\lambda|\,|\boldsymbol{w}|$. Kdyby $|\lambda| > \lambda_1$, pak by $\mathsf{A}|\boldsymbol{w}| > \lambda_1|\boldsymbol{w}|$ a podle tvrzení 8 by současně $\mathsf{A}|\boldsymbol{w}| \leq \lambda_1|\boldsymbol{w}|$, což by byl spor. □

Tvrzení 10. Nechť $\mathsf{A} \geq 0$ a $\lambda_1 = \sup S_\mathsf{A}$. Pak $\lambda_1 \geq 0$, λ_1 je vlastní hodnotou matice A a příslušný vlastní vektor $\boldsymbol{v} \geq 0$.

Důkaz. Nejprve ukážeme, že množina $M = \{\boldsymbol{v} : \boldsymbol{v} \geq 0, \|\boldsymbol{v}\| = 1\}$ je kompaktní: Z trojúhelníkové nerovnosti pro normu plyne, že pro vektory $\boldsymbol{v}^{(1)}, \boldsymbol{v}^{(2)} \in M$ platí

$$\left\|\boldsymbol{v}^{(1)} - \boldsymbol{v}^{(2)}\right\| \leq \left\|\boldsymbol{v}^{(1)}\right\| + \left\|\boldsymbol{v}^{(2)}\right\| = 1 + 1 = 2,$$

takže množina M je ohraničená.

Buď $\left\{\boldsymbol{w}^{(k)}\right\}_{k=1}^{\infty} \subseteq M$ posloupnost vektorů konvergující k vektoru $\boldsymbol{v}$ v prostoru $\mathbb{R}^n$ s metrikou určenou euklidovskou normou, tj. pro každý index i platí

$$\lim_{k\to\infty}\sqrt{\sum_{i=1}^{n}\left(w_i^{(k)} - v_i\right)^2} = 0, \text{ neboli } \lim_{k\to\infty} w_i^{(k)} = v_i.$$

Poněvadž $w_i^{(k)} \geq 0$, je také $v_i \geq 0$, tj. $\boldsymbol{v} \geq 0$. Z toho, že zobrazení $F : \mathbb{R}^n \to \mathbb{R}$ dané předpisem $F(\boldsymbol{u}) = \|\boldsymbol{u}\|$ je spojité, plyne podle Heineovy podmínky $F\left(\lim\limits_{k\to\infty}\boldsymbol{w}^{(k)}\right) = \lim\limits_{k\to\infty} F\left(\boldsymbol{w}^{(k)}\right)$, tj.

$\|\boldsymbol{v}\| = \lim_{k\to\infty} \left\|\boldsymbol{w}^{(k)}\right\| = 1$. Celkem tedy dostáváme, že $\boldsymbol{v} \in M$. Množina M s konvergentní posloupností obsahuje i její limitu, takže tato množina je také uzavřená.

Hodnota $\lambda_1 = \sup S_{\mathsf{A}}$ je limitou posloupnosti čísel z množiny S_{A}, tj. existuje posloupnost $\{c_k\}_{k=1}^{\infty} \subseteq S_{\mathsf{A}}$ taková, že $\lim_{k\to\infty} c_k = \lambda_1$. K číslům $c_k \in S_{\mathsf{A}}$ existují vektory $\boldsymbol{v}^{(c_k)}$ takové, že

$$\boldsymbol{v}^{(c_k)} \geq 0, \quad \left\|\boldsymbol{v}^{(c_k)}\right\| = 1 \tag{2.13}$$

a

$$A\boldsymbol{v}^{(c_k)} \geq c_k \boldsymbol{v}^{(c_k)}. \tag{2.14}$$

Relace (2.13) říkají, že všechny vektory $\boldsymbol{v}^{(c_k)}$ jsou prvky množiny M. Z její kompaktnosti plyne, že existuje posloupnost $\left\{\boldsymbol{v}^{(c_{k_l})}\right\}_{l=1}^{\infty}$ vybraná z posloupnosti vektorů $\left\{\boldsymbol{v}^{(c_k)}\right\}_{k=1}^{\infty}$ taková, že $\lim_{l\to\infty} \boldsymbol{v}^{(c_{k_l})} = \boldsymbol{v} \in M$. Z první relace (2.13) dále plyne $\boldsymbol{v} \geq 0$, tj. $|\boldsymbol{v}| = \boldsymbol{v}$.

Z (2.14) plyne

$$\mathsf{A}\boldsymbol{v}^{(c_{k_l})} \geq c_{k_l} \boldsymbol{v}^{(c_{k_l})}.$$

Poněvadž lineární zobrazení je spojité, dostaneme limitním přechodem $l \to \infty$ z poslední nerovnosti nerovnost

$$\mathsf{A}\boldsymbol{v} \geq \lambda_1 \boldsymbol{v}.$$

Z ní s využitím tvrzení 8 dostaneme $\mathsf{A}\boldsymbol{v} = \lambda_1 \boldsymbol{v}$, což znamená, že $\boldsymbol{v}$ je vlastní vektor příslušný k vlastní hodnotě λ_1. □

Tvrzení 11. Nechť $\mathsf{A} \geq 0$ je primitivní. Pak existuje vlastní hodnota $\lambda_1 > 0$ matice A taková, že příslušný vlastní vektor $\boldsymbol{v} > 0$, $\dim\big(\ker(\mathsf{A} - \lambda_1 \mathsf{I})\big) = 1$ a pro každou vlastní hodnotu $\lambda \neq \lambda_1$ matice A platí $\lambda_1 > |\lambda|$.

Důkaz. Položíme $\lambda_1 = \sup S_{\mathsf{A}}$, kde S_{A} je množina zavedená v tvrzení 7. Podle tvrzení 10 je λ_1 vlastní hodnotou matice A a příslušný vlastní vektor $\boldsymbol{v} \geq 0$. Podle tvrzení 3 je $\lambda_1 > 0$ a $\boldsymbol{v} > 0$.

Matice A^T je také primitivní. Stejnou úvahou ukážeme, že existuje $\lambda > 0$ vlastní hodnota matice A^T a příslušný vlastní vektor $\boldsymbol{u} > 0$. Z tvrzení 4 dostaneme rovnost $\lambda = \lambda_1$.

Poněvadž matice A je primitivní, existuje $k \in \mathbb{N}$ takové, že $\mathsf{A}^k > 0$. Úvahy lze zopakovat pro matici A^k a její vlastní hodnoty λ_1^k. Tím se ukáže, že matice A^k splňuje předpoklady tvrzení 5. Jsou-li nyní $\boldsymbol{v}^{(1)}$ a $\boldsymbol{v}^{(2)}$ dva vlastní vektory matice A příslušné k vlastní hodnotě λ_1, platí

$$\mathsf{A}^k \boldsymbol{v}^{(1)} = \lambda_1 \boldsymbol{v}^{(1)}, \quad \mathsf{A}^k \boldsymbol{v}^{(2)} = \lambda_1 \boldsymbol{v}^{(2)},$$

takže podle tvrzení 5 je vektor $\boldsymbol{v}^{(2)}$ násobkem vektoru $\boldsymbol{v}^{(1)}$, tj. $\dim\big(\ker(\mathsf{A} - \lambda_1 \mathsf{I})\big) = 1$.

Podle tvrzení 9 nemá matice A vlastní hodnoty s absolutní hodnotou větší než λ_1. Buď λ vlastní hodnota matice A taková, že $|\lambda| = \lambda_1$ a $\boldsymbol{w}$ příslušný vlastní vektor. Z tvrzení 6 dostaneme $\mathsf{A}|\boldsymbol{w}| \geq |\lambda|\,|\boldsymbol{w}| = \lambda_1 |\boldsymbol{w}|$, z čehož podle tvrzení 8 plyne

$$\mathsf{A}|\boldsymbol{w}| = \lambda_1 |\boldsymbol{w}|. \tag{2.15}$$

To znamená, že $|\boldsymbol{w}| \in \ker\big(\mathsf{A} - \lambda_1 \mathsf{I}\big)$, takže podle již dokázaného, je vektor $|\boldsymbol{w}|$ násobkem vektoru $\boldsymbol{v}$ a poněvadž $\boldsymbol{v} > 0$, je také

$$|\boldsymbol{w}| > 0. \tag{2.16}$$

Dále pro libovolný index i platí

$$\lambda_1|w_i| = \big(\mathsf{A}|\boldsymbol{w}|\big)_i = \sum_{j=1}^{n} a_{ij}|w_j| \geq \left|\sum_{j=1}^{n} a_{ij}w_j\right| = \big|(\mathsf{A}\boldsymbol{w})_i\big| = |\lambda w_i| = |\lambda|\,|w_i| = \lambda_1|w_i|.$$

V trojúhelníkové nerovnosti tedy nastává rovnost, což znamená, že argumenty všech sčítanců jsou stejné, $\arg\big(a_{ij}|w_j|\big) = \arg a_{ij}w_j$ pro všechny indexy j. Protože $a_{ij} \in \mathbb{R}$, $a_{ij} \geq 0$, tj. $\arg\big(a_{ij}|w_j|\big) = 0$, je také $\arg a_{ij}w_j = 0$, tj. $w_j \in \mathbb{R}$ a $w_j \geq 0$. Dále $|w_j| = w_j$, $|\boldsymbol{w}| = \boldsymbol{w}$. Vzhledem k (2.16) je $w_j > 0$. Nyní s využitím (2.15) dostaneme

$$\lambda w_j = \big(\lambda\boldsymbol{w}\big)_j = \big(\mathsf{A}\boldsymbol{w}\big)_j = \big(\mathsf{A}|\boldsymbol{w}|\big)_j = \big(\lambda_1|\boldsymbol{w}|\big)_j = \big(\lambda_1\boldsymbol{w}\big)_j = \lambda_1 w_j,$$

takže $\lambda = \lambda_1$. □

Tvrzení 12. Nechť $\mathsf{A} \geq 0$, λ_1, λ jsou její vlastní hodnoty takové, že $\lambda_1 = \sup S_{\mathsf{A}}$ a $|\lambda| = \lambda_1$, $\arg\lambda = \varphi$, tj. $\lambda = \mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi}\lambda_1$. Pak existují čísla $\vartheta_1, \vartheta_2, \ldots, \vartheta_n \in \mathbb{R}$, že $\mathsf{A} = \mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi}\mathsf{D}\mathsf{A}\mathsf{D}^{-1}$, kde $\mathsf{D} = \operatorname{diag}\big(\mathrm{e}^{\mathrm{i}\vartheta_1}, \mathrm{e}^{\mathrm{i}\vartheta_2}, \ldots, \mathrm{e}^{\mathrm{i}\vartheta_n}\big)$.

Důkaz. Nechť $\boldsymbol{w}$ je vlastní vektor příslušný k vlastní hodnotě λ, tj. $\mathsf{A}\boldsymbol{w} = \lambda\boldsymbol{w}$. Podle tvrzení 6 a 8 je $\lambda_1|\boldsymbol{w}| = |\lambda|\,|\boldsymbol{w}| \leq \mathsf{A}|\boldsymbol{w}| \leq \lambda_1|\boldsymbol{w}|$, takže

$$\mathsf{A}|\boldsymbol{w}| = \lambda_1|\boldsymbol{w}|. \tag{2.17}$$

Položme

$$\vartheta_k = \begin{cases} \operatorname{Arg}\dfrac{w_k}{|w_k|}, & w_k \neq 0, \\ 0, & w_k = 0, \end{cases}$$

tj. $\mathrm{e}^{\mathrm{i}\vartheta_k} = \dfrac{w_k}{|w_k|}$, pokud $w_k \neq 0$. Pak $\mathrm{e}^{\mathrm{i}\vartheta_k}|w_k| = w_k$ pro každý index k, $\mathsf{D}|\boldsymbol{w}| = \boldsymbol{w}$ a dále

$$\mathsf{A}\mathsf{D}|\boldsymbol{w}| = \mathsf{A}\boldsymbol{w} = \lambda\boldsymbol{w} = \mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi}\lambda_1\boldsymbol{w} = \mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi}\lambda_1\mathsf{D}|\boldsymbol{w}|,$$

tedy

$$\begin{aligned} \mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi}\lambda_1\mathsf{D}|\boldsymbol{w}| &= \mathsf{A}\mathsf{D}|\boldsymbol{w}|, \\ \mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi}\lambda_1|\boldsymbol{w}| &= \mathsf{D}^{-1}\mathsf{A}\mathsf{D}|\boldsymbol{w}| \end{aligned}$$

a s využitím (2.17) $\mathsf{A}|\boldsymbol{w}| = \mathrm{e}^{-\mathrm{i}\varphi}\mathsf{D}^{-1}\mathsf{A}\mathsf{D}|\boldsymbol{w}|$. Položme $\mathsf{C} = \mathrm{e}^{-\mathrm{i}\varphi}\mathsf{D}^{-1}\mathsf{A}\mathsf{D}$. Pak $\mathsf{A}|\boldsymbol{w}| = \mathsf{C}|\boldsymbol{w}|$. Poněvadž $\mathsf{A}|\boldsymbol{w}| \geq 0$, je také $\mathsf{C}|\boldsymbol{w}| \geq 0$, tedy $\mathsf{C}|\boldsymbol{w}| = \big|\mathsf{C}|\boldsymbol{w}|\big|$. Celkem s využitím trojúhelníkové nerovnosti dostaneme

$$\mathsf{A}|\boldsymbol{w}| = \mathsf{C}|\boldsymbol{w}| = \big|\mathsf{C}|\boldsymbol{w}|\big| \leq |\mathsf{C}|\,|\boldsymbol{w}| = \mathsf{A}|\boldsymbol{w}|.$$

V trojúhelníkové nerovnosti nastává rovnost

$$\left|\sum_{j=1}^{n} c_{lj}|w_j|\right| = \sum_{j=1}^{n} |c_{lj}|\,|w_j|, \qquad l = 1, 2, \ldots, n,$$

což znamená, že $c_{lj}|w_j|$ a $|c_{lj}|\,|w_j|$ mají stejné argumenty, tedy $c_{lj} \in \mathbb{R}$, $c_{lj} \geq 0$, $|\mathsf{C}| = \mathsf{C}$. Dále $c_{ij} = \mathrm{e}^{-\mathrm{i}\varphi}\mathrm{e}^{-\mathrm{i}\vartheta_i}a_{ij}\mathrm{e}^{\mathrm{i}\vartheta_j}$, tj. $|c_{ij}| = |a_{ij}| = a_{ij}$, $\mathsf{A} = |\mathsf{C}| = \mathsf{C} = \mathrm{e}^{-\mathrm{i}\varphi}\mathsf{D}^{-1}\mathsf{A}\mathsf{D}$ a odtud plyne tvrzení. □

Tvrzení 13. Nechť $\mathsf{A} \geq 0$, $\lambda_1 = \sup S_{\mathsf{A}}, \lambda_2, \ldots, \lambda_d$ jsou všechny její různé vlastní hodnoty takové, že $\lambda_1 = |\lambda_2| = |\lambda_3| = \cdots = |\lambda_d|$, $0 = \operatorname{Arg}\lambda_1 < \operatorname{Arg}\lambda_2 < \cdots < \operatorname{Arg}\lambda_d$. Pak $\lambda_j = \mathrm{e}^{2\pi\mathrm{i}(j-1)/d}\lambda_1$ a $\dim\big(\ker(\mathsf{A} - \lambda_1\mathsf{I})\big) = \dim\big(\ker(\mathsf{A} - \lambda_j\mathsf{I})\big)$, $j = 1, 2, \ldots, d$.

Důkaz. Označme $\varphi_j = \operatorname{Arg}\lambda_j$, tj. $\lambda_j = \mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi_j}\lambda_1$, $j = 1, 2, \ldots, d$. Nejprve si všimneme několika jednoduchých fakt:

(i) Z tvrzení 12 plyne, že k vlastní hodnotě λ_j existuje regulární diagonální matice D_j taková, že $\mathsf{A} = \mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi_j}\mathsf{D}_j\mathsf{A}\mathsf{D}_j^{-1}$.

(ii) Matice A a $\mathsf{D}_j\mathsf{A}\mathsf{D}_j^{-1}$ mají stejné vlastní hodnoty. Je-li totiž λ vlastní hodnotou matice A pak matice $\mathsf{S} = \mathsf{A} - \lambda\mathsf{I}$ je singulární a tedy také matice $\mathsf{D}_j\mathsf{S}\mathsf{D}_j^{-1} = \mathsf{D}_j\mathsf{A}\mathsf{D}_j^{-1} - \lambda\mathsf{I}$ je singulární, což znamená, že λ je také vlastní hodnotou matice $\mathsf{D}_j\mathsf{A}\mathsf{D}_j^{-1}$. Podobně nahlédneme, že libovolná vlastní hodnota matice $\mathsf{D}_j\mathsf{A}\mathsf{D}_j^{-1}$ je také vlastní hodnotou matice A.

(iii) λ je vlastní hodnotou matice A právě tehdy, když $\mathrm{e}^{-\mathrm{i}\varphi_j}\lambda$ je vlastní hodnotou matice $\mathrm{e}^{-\mathrm{i}\varphi_j}\mathsf{A}$, neboť matice $\mathsf{A} - \lambda\mathsf{I}$ a $\mathrm{e}^{-\mathrm{i}\varphi_j}(\mathsf{A} - \lambda\mathsf{I}) = \mathrm{e}^{-\mathrm{i}\varphi_j}\mathsf{A} - \mathrm{e}^{-\mathrm{i}\varphi_j}\lambda\mathsf{I}$ jsou současně singulární nebo regulární.

(iv) Je-li λ_j vlastní hodnotou matice A, pak $\overline{\lambda_j}$ je také vlastní hodnotou matice A, neboť matice A je reálná. Odtud dále plyne, že $\overline{\lambda_j} = \lambda_k$ pro nějaké $k \in \{1, 2, \ldots, d\}$, tj. $\varphi_j + \varphi_k = 2\pi$, neboť $\lambda_1, \lambda_2, \ldots, \lambda_d$ jsou všechny vlastní hodnoty stejného modulu.

Je-li $d = 1$, je tvrzení triviální. Je-li $d = 2$, pak $\lambda_2 \in \mathbb{R}$ — kdyby totiž λ_2 měla nenulovou imaginární část, pak by také $\overline{\lambda_2}$ byla vlastní hodnotou různou od λ_2 i λ_1, což by bylo ve sporu s předpokladem, že λ_1, λ_2 jsou všechny vlastní hodnoty stejného modulu. To znamená, že $\varphi_2 = \pi$.

Buď $d > 2$. Je-li λ_3 je vlastní hodnotou matice A, pak podle (iii) je $\mathrm{e}^{-\mathrm{i}\varphi_2}\lambda_3$ vlastní hodnotou matice $\mathrm{e}^{-\mathrm{i}\varphi_2}\mathsf{A}$, takže podle (i) je také vlastní hodnotou matice $\mathrm{e}^{-\mathrm{i}\varphi_2}\mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi_2}\mathsf{D}_2\mathsf{A}\mathsf{D}_2^{-1} = \mathsf{D}_2\mathsf{A}\mathsf{D}_2^{-1}$. Nyní podle (ii) je $\mathrm{e}^{-\mathrm{i}\varphi_2}\lambda_3$ vlastní hodnotou matice A, což znamená, že existuje $k \in \{1, 2, \ldots, d\}$, že

$$
\begin{aligned}
\lambda_k &= \mathrm{e}^{-\mathrm{i}\varphi_2}\lambda_3, \\
\mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi_k}\lambda_1 &= \mathrm{e}^{-\mathrm{i}\varphi_2}\mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi_3}\lambda_1, \\
\mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi_k} &= \mathrm{e}^{\mathrm{i}(\varphi_3 - \varphi_2)}, \\
\varphi_k &= \varphi_3 - \varphi_2,
\end{aligned}
$$

neboť $\varphi_k \in [0, 2\pi)$. To znamená, že $\varphi_k \in (0, \varphi_3)$. To je však možné jen tak, že $\varphi_k = \varphi_2$, $k = 2$ a tedy $\lambda_3 = \mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi_2}\lambda_2$. Analogicky lze ukázat, že

$$
\lambda_4 = \mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi_2}\lambda_3,\ \ \lambda_5 = \mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi_2}\lambda_4,\ \ \ldots, \lambda_d = \mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi_2}\lambda_{d-1},\ \ \lambda_1 = \mathrm{e}^{\mathrm{i}\varphi_2}\lambda_d.
$$

Odtud plyne, že vlastní hodnoty $\lambda_1, \lambda_2, \ldots, \lambda_d$ jsou vrcholy pravidelného d-úhelníku se středem 0 v komplexní rovině, tedy $\varphi_2 = 2\pi/d$.

Buď nyní $j \in \{2, 3, \ldots, d\}$ libovolný index. Z rovnosti

$$
\mathsf{A}\boldsymbol{v} = \lambda_1\boldsymbol{v}
$$

plyne rovnost
$$\mathsf{A}\left(e^{i\varphi_j}\boldsymbol{v}\right) = \lambda_j \boldsymbol{v}.$$

Jsou-li tedy $\boldsymbol{v}^{(1)}, \boldsymbol{v}^{(2)}, \ldots, \boldsymbol{v}^{(l)}$ lineárně nezávislé vlastní vektory matice A příslušné k vlastní hodnotě λ_1, pak $e^{i\varphi_j}\boldsymbol{v}^{(1)}, e^{i\varphi_j}\boldsymbol{v}^{(2)}, \ldots, e^{i\varphi_j}\boldsymbol{v}^{(l)}$ jsou vlastní vektory matice A příslušné k vlastní hodnotě λ_j, které jsou lineárně nezávislé. To znamená, že

$$\dim\big(\ker(\mathsf{A} - \lambda_1 \mathsf{I})\big) \le \dim\big(\ker(\mathsf{A} - \lambda_j \mathsf{I})\big).$$

Analogicky z toho, že rovnost $\mathsf{A}\boldsymbol{w} = \lambda_j \boldsymbol{w}$ implikuje rovnost $\mathsf{A}\left(e^{-i\varphi_j}\boldsymbol{w}\right) = \lambda_1 \boldsymbol{w}$, odvodíme nerovnost $\dim\big(\ker(\mathsf{A} - \lambda_j \mathsf{I})\big) \le \dim\big(\ker(\mathsf{A} - \lambda_1 \mathsf{I})\big)$. Celkem tedy dostaneme, že platí rovnost $\dim\big(\ker(\mathsf{A} - \lambda_1 \mathsf{I})\big) = \dim\big(\ker(\mathsf{A} - \lambda_j \mathsf{I})\big)$. □

Tvrzení 14. Je-li $\mathsf{A} \ge 0$ ireducibilní, pak $\lambda_1 = \sup S_{\mathsf{A}} > 0$, příslušný vlastní vektor $\boldsymbol{v} > 0$ a $\dim\big(\ker(\mathsf{A} - \lambda_1 \mathsf{I})\big) = 1$.

Důkaz. Nejprve ukážeme, že ireducibilní nezáporná matice A nemá nulový sloupec: Připusťme, že existuje index j takový, že $a_{ij} = 0$ pro všechna $i = 1, 2, \ldots, n$. Pak pro libovolné $m \in \mathbb{N}$ je

$$\left(\mathsf{A}^m\right)_{jj} = \left(\mathsf{A}^{m-1}\mathsf{A}\right)_{jj} = \sum_{k=1}^{n} (\mathsf{A}^{m-1})_{jk} a_{kj} = 0,$$

což je spor s ireducibilitou.

Položme

$$c = \min\left\{\sum_{j=1}^{n} a_{ij} : i = 1, 2, \ldots, n\right\}, \qquad \boldsymbol{v}^{(c)} = \frac{1}{\sqrt{n}}(1, 1, \ldots, 1)^T.$$

Pak $c > 0$ a

$$\left(\mathsf{A}\boldsymbol{v}^{(c)}\right)_i = \frac{1}{\sqrt{n}} \sum_{j=1}^{n} a_{ij} \ge \frac{1}{\sqrt{n}} c = c\left(\boldsymbol{v}^{(c)}\right)_i,$$

tedy $\mathsf{A}\boldsymbol{v}^{(c)} \ge c\boldsymbol{v}^{(c)}$, takže $c \in S_{\mathsf{A}}$. Odtud plyne $\lambda_1 = \sup S_{\mathsf{A}} \ge c > 0$.

Poněvadž matice A je ireducibilní, ke každé dvojici indexů i, j existuje číslo κ_{ij} takové, že $\left(\mathsf{A}^{\kappa_{ij}}\right)_{ij} > 0$. Položme $m = \max\{\kappa_{ij} : i = 1, \ldots, n, j = 1, \ldots, n, i \ne j\}$. Pak

$$(\mathsf{I} + \mathsf{A})^m = \mathsf{I} + \sum_{j=1}^{m} \binom{m}{j} \mathsf{A}^j > 0,$$

a pro libovolný vlastní vektor $\boldsymbol{v}$ matice A příslušný k vlastní hodnotě λ_1 platí

$$\begin{aligned}
&(\mathsf{I} + \mathsf{A})^m \boldsymbol{v} = \\
&\quad = \left(\mathsf{I} + \sum_{j=1}^{m} \binom{m}{j} \mathsf{A}^j\right) \boldsymbol{v} = \boldsymbol{v} + \sum_{j=1}^{m} \binom{m}{j} \lambda_1^j \boldsymbol{v} = \left(1 + \sum_{j=1}^{m} \binom{m}{j} \lambda_1^j\right) \boldsymbol{v} = (1 + \lambda_1)^m \boldsymbol{v},
\end{aligned}$$

tedy $\boldsymbol{v}$ je současně nezáporný vlastní vektor kladné matice $(\mathsf{I}+\mathsf{A})^m$ příslušný k vlastní hodnotě $(1 + \lambda_1)^m$. Podle tvrzení 2 je $\boldsymbol{v} > 0$ a tedy

$$\dim\big(\ker(\mathsf{A} - \lambda_1 \mathsf{I})\big) \ge 1.$$

Z uvedeného výpočtu dále plyne, že

$$\ker\left(\mathsf{A}-\lambda_1\mathsf{I}\right)\subseteq\ker\big((\mathsf{I}+\mathsf{A})^m-(1+\lambda_1)^m\mathsf{I}\big).$$

Prostor na pravé straně inkluze je podle tvrzení 5 jednodimenzionální a tedy

$$\dim\big(\ker\left(\mathsf{A}-\lambda_1\mathsf{I}\right)\big)\leq 1.$$

□

Věta 1. *Buď* A *nezáporná matice. Pak existuje její vlastní hodnota* $\lambda_1\in\mathbb{R}$ *taková, že* $\lambda_1\geq|\lambda|$ *pro každou vlastní hodnotu* λ *matice* A*, a existuje nezáporný vlastní vektor* $\boldsymbol{v}$ *příslušný k vlastní hodnotě* λ_1*.*

Je-li navíc matice A *primitivní, pak* $\lambda_1>|\lambda|$ *pro libovolnou vlastní hodnotu* $\lambda\neq\lambda_1$ *matice* A*, příslušný vlastní vektor* $\boldsymbol{v}>0$ *a* $\ker(\mathsf{A}-\lambda_1\mathsf{I})$ *je jednodimenzionální.*

Je-li navíc matice A *ireducibilní a imprimitivní, pak* $\lambda_1>0$*, příslušný vlastní vektor* $\boldsymbol{v}>0$ *a existují vlastní hodnoty* $\lambda_2,\lambda_3,\ldots,\lambda_d$ *takové, že* $\lambda_j=\mathrm{e}^{2\pi\mathrm{i}(j-1)/d}\lambda_1$ *a* $\ker(\mathsf{A}-\lambda_1\mathsf{I})$ *je jednodimenzionální,* $j=1,2,\ldots,d$*.*

Důkaz. První část je tvrzení 10, druhá část je tvrzení 11, třetí část je tvrzení 13 a 14. □

Poznámka 2. Číslo d z třetí části věty 1 je větší než 1. Tato vlastnost však nebyla dokázána.

Klasifikace nezáporných matic a odpovídající vlastnosti vlastních hodnot a vlastních vektorů jsou shrnuty v obrázku 2.1.

2.3 Řešení projekční rovnice

Budeme řešit projekční rovnici

$$\boldsymbol{n}(t+1)=\mathsf{A}\boldsymbol{n}(t)\tag{2.18}$$

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

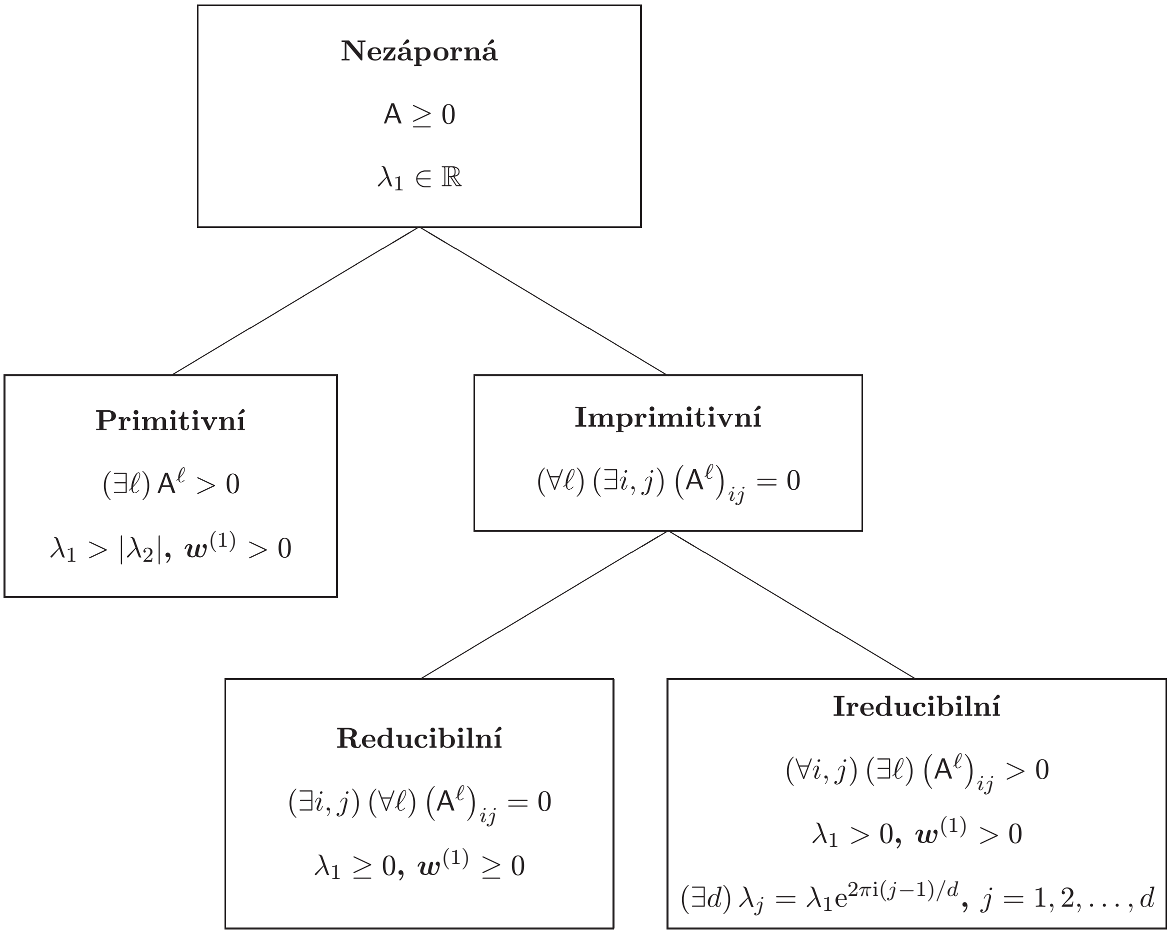
$$\begin{aligned}\boldsymbol{n}(1)&=\mathsf{A}\boldsymbol{n}(0),\\ \boldsymbol{n}(2)&=\mathsf{A}\boldsymbol{n}(1)=\mathsf{A}\mathsf{A}\boldsymbol{n}(0)=\mathsf{A}^2\boldsymbol{n}(0),\\ \boldsymbol{n}(3)&=\mathsf{A}\boldsymbol{n}(2)=\mathsf{A}\mathsf{A}^2\boldsymbol{n}(0)=\mathsf{A}^3\boldsymbol{n}(0),\end{aligned}$$

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

$$\boldsymbol{n}(t)=\mathsf{A}^t\boldsymbol{n}(0).\tag{2.19}$$

Přímým dosazením do rovnice (2.18) se lze přesvědčit, že $\boldsymbol{n}(t)$ dané rovností (2.19) je skutečně řešením projekční rovnice (2.18).

Dále budeme předpokládat, že matice A v rovnici (2.18) má k různých vlastních hodnot. Z hlediska aplikací tento předpoklad není omezující. Aby totiž matice A měla násobnou vlastní hodnotu, musí její prvky splňovat určitou rovnost. Jinak řečeno, množina všech matic typu $k\times k$ majících násobné vlastní hodnoty tvoří varietu dimenze menší než k^2 v prostoru $\mathbb{R}^{k^2}$; poněvadž k^2-rozměrná míra takové variety je nulová, je (geometrická) pravděpodobnost jevu, že matice A bude mít násobné vlastní hodnoty, také nulová.



Obrázek 2.1: Klasifikace nezáporných matic a charakterizace jejich vlastních hodnot a vlastních vektorů. Vlastí hodnoty $\lambda_1, \ldots, \lambda_n$ matice A jsou uspořádané tak, že $|\lambda_1| \geq |\cdots \geq |\lambda_n|$, $\boldsymbol{w}^{(1)}$ označuje vlastní vektor příslušný k vlastní hodnotě λ_1.

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

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

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

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

Dosazením tohoto vyjádření do rovnosti (2.19) dostaneme

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

Dostáváme tedy řešení rovnice (2.18) ve tvaru

$$\boldsymbol{n}(t) = \sum_{j=1}^{k} c_j\lambda_j^t \boldsymbol{w}^{(j)}. \tag{2.20}$$

Položme nyní

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

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

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

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

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

a tedy

$$\mathsf{AW} = \mathsf{W}\Lambda. \tag{2.21}$$

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

$$\mathsf{A} = \mathsf{W}\Lambda\mathsf{W}^{-1}, \tag{2.22}$$

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

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

symbol W^{T-1} označuje matici $\left(\mathsf{W}^{-1}\right)^T = \left(\mathsf{W}^T\right)^{-1}$. Porovnáním s rovností (2.21) vidíme, že sloupce matice W^{T-1} jsou vlastní vektory transponované matice A^T, která má stejné vlastní hodnoty jako původní matice A. Je-li tedy $\mathsf{W}^{T-1} = \left(\boldsymbol{v}^{(1)}, \boldsymbol{v}^{(2)}, \ldots, \boldsymbol{v}^{(k)}\right)$, pak

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

neboli

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

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

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

Označme nyní $\boldsymbol{c} = \mathsf{W}^{-1}\boldsymbol{n}(0)$. Vyjádření matice A ve tvaru (2.22) nyní dosadíme do řešení (2.19) rovnice (2.18):

$$\boldsymbol{n}(t) = \mathsf{A}^t\boldsymbol{n}(0) = \left(\mathsf{W\Lambda W}^{-1}\right)^t\boldsymbol{n}(0) = \mathsf{W\Lambda W}^{-1}\mathsf{W\Lambda W}^{-1}\cdots\mathsf{W\Lambda W}^{-1}\boldsymbol{n}(0) = \mathsf{W\Lambda}^t\mathsf{W}^{-1}\boldsymbol{n}(0) =$$

$$= \mathsf{W\Lambda}^t\boldsymbol{c} = \left(\boldsymbol{w}^{(1)},\boldsymbol{w}^{(2)},\ldots,\boldsymbol{w}^{(k)}\right)\begin{pmatrix}\lambda_1^t & 0 & \ldots & 0\\ 0 & \lambda_2^t & \ldots & 0\\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots\\ 0 & 0 & \ldots & \lambda_k^t\end{pmatrix}\begin{pmatrix}c_1\\ c_2\\ \vdots\\ c_k\end{pmatrix} =$$

$$= \left(\boldsymbol{w}^{(1)},\boldsymbol{w}^{(2)},\ldots,\boldsymbol{w}^{(k)}\right)\begin{pmatrix}\lambda_1^t c_1\\ \lambda_2^t c_2\\ \vdots\\ \lambda_k^t c_k\end{pmatrix} = \sum_{j=1}^k c_j\lambda_j^t\boldsymbol{w}^{(j)}.$$

Dostáváme tedy stejné vyjádření řešení rovnice (2.18) jako bylo v rovnosti (2.20). Navíc ale vidíme, že pro konstanty $c_1, c_2, \ldots, c_k$ platí $c_j = \boldsymbol{v}^{(j)^T}\boldsymbol{n}(0)$, $j = 1, 2, \ldots, k$. Provedené úvahy lze shrnout do věty:

Věta 2. *Nechť nezáporná matice A má různé vlastní hodnoty $\lambda_1, \lambda_2, \ldots, \lambda_k$ takové, že*

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

Označme $\boldsymbol{w}^{(j)}$, resp. $\boldsymbol{v}^{(j)}$, (pravý) vlastní vektor, resp levý vlastní vektor, matice A příslušný k vlastní hodnotě λ_j, $j = 1, 2, \ldots, k$. Nechť vektory $\boldsymbol{v}^{(i)}$, $\boldsymbol{w}^{(j)}$ jsou takové, že $\boldsymbol{v}^{(i)^T}\boldsymbol{w}^{(j)} = \delta_{ij}$. Pak řešení projekční rovnice (2.18) je tvaru

$$\boldsymbol{n}(t) = \sum_{j=1}^k c_j\lambda_j^t\boldsymbol{w}^{(j)}, \tag{2.23}$$

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

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

Řekneme, že rovnice (2.18) je *ergodická,* pokud průběh jejího řešení v okolí nekonečna (tj. pro dostatečně velké t) nezávisí na počáteční podmínce $\boldsymbol{n}(0)$. Populaci, jejíž vývoj je popsán ergodickou rovnicí, nazveme také ergodickou.

2.3.1 Matice A ireducibilní a primitivní

Řešení (2.23) projekční rovnice (2.18) přepíšeme na tvar

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

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

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

Řešení $\boldsymbol{n}(t)$ projekční rovnice (2.18) s ireducibilní a primitivní maticí A je tedy pro libovolnou počáteční hodnotu $\boldsymbol{n}(0)$ asymptoticky ekvivalentní s funkcí $c_1\lambda_1^t\boldsymbol{w}^{(1)}$. To znamená, že pro dostatečně velké t nezávisle na počáteční struktuře $\boldsymbol{n}(0)$ populace (pokud je alespoň jedna její složka na začátku nenulová) roste velikost populace exponenciálně a relativní zastoupení jejich jednotlivých složek je úměrné složkám kladného vlastního vektoru $\boldsymbol{w}^{(1)}$ příslušného k dominantní vlastní hodnotě λ_1. Populace s primitivní projekční maticí A je tedy ergodická.

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

2.3.2 Matice A ireducibilní a imprimitivní

Podle Perronovy-Frobeniovy věty je v tomto případě $\lambda_1 > 0$ a existuje přirozené číslo d takové, že $1 < d \leq k$, $\lambda_j = \lambda_1 \mathrm{e}^{2\pi\mathrm{i}(j-1)/d}$ pro $j = 1, 2, \ldots, d$ a $\lambda_1 > |\lambda_{d+1}|$ pokud $d < k$. Přitom $\dim\big(\ker(\mathsf{A} - \lambda_j\mathsf{I})\big) = 1$ pro $j = 1, 2, \ldots, d$. Řešení (2.23) rovnice (2.18) přepíšeme na tvar

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

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

$$\lim_{t\to\infty}\left(\frac{1}{\lambda_1^t}\boldsymbol{n}(t) - \sum_{j=1}^{d} c_j \mathrm{e}^{2\pi\mathrm{i}(j-1)t/d}\boldsymbol{w}^{(j)}\right) = \sum_{j=d+1}^{k}\left(c_j\lim_{t\to\infty}\left(\frac{\lambda_j}{\lambda_1}\right)^t\right)\boldsymbol{w}^{(j)} = \boldsymbol{o}. \tag{2.24}$$

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

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

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

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

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

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

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

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

a dále

$$\begin{aligned} c_j e^{2\pi i(j-1)t/d}\boldsymbol{w}^{(j)} + c_{d-j+2}e^{2\pi i(d-j+1)t/d}\boldsymbol{w}^{(d-j+2)} = \\ = c_j e^{2\pi i(j-1)t/d}\boldsymbol{w}^{(j)} + \beta_j\overline{c_j}e^{-2\pi i(j-1)t/d}\alpha_j\overline{\boldsymbol{w}^{(j)}} = \\ = c_j e^{2\pi i(j-1)t/d}\boldsymbol{w}^{(j)} + \overline{c_j e^{2\pi i(j-1)t/d}\boldsymbol{w}^{(j)}} = 2\Re\left(c_j e^{2\pi i(j-1)t/d}\boldsymbol{w}^{(j)}\right) = \\ = 2\left(\Re\left(c_2\boldsymbol{w}^{(j)}\right)\cos\frac{2\pi(j-1)t}{d} - \Im\left(c_2\boldsymbol{w}^{(j)}\right)\sin\frac{2\pi(j-1)t}{d}\right); \end{aligned}$$

symboly $\Re$ a $\Im$ označují reálnou a imaginární část komplexního čísla (vektoru).

Položme

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

Poznamenejme, že řeálné vlastní hodnotě matice A odpovídá reálný vlastní vektor. Proto je funkce $\boldsymbol{r}$ reálná. Funkci

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

nyní přepíšeme na tvar

$$\begin{aligned} \boldsymbol{s}(t) = c_1\boldsymbol{w}^{(1)} + \sum_{j=2}^{\left[\frac{d+1}{2}\right]}\left(c_j e^{2\pi i(j-1)t/d}\boldsymbol{w}^{(j)} + c_{d-j+2}e^{2\pi i(d-j+1)t/d}\boldsymbol{w}^{(d-j+2)}\right) - \boldsymbol{r}(t) = \\ = c_1\boldsymbol{w}^{(1)} + 2\sum_{j=2}^{\left[\frac{d+1}{2}\right]}\left(\Re\left(c_2\boldsymbol{w}^{(j)}\right)\cos\frac{2\pi(j-1)t}{d} - \Im\left(c_2\boldsymbol{w}^{(j)}\right)\sin\frac{2\pi(j-1)t}{d}\right) - \boldsymbol{r}(t); \end{aligned}$$

symbol $[\gamma]$ označuje celou část z reálného čísla γ.

Porovnáním s (2.24) vidíme, že řešení $\boldsymbol{n}(t)$ projekční rovnice (2.18) s ireducibilní a imprimitivní maticí A je tedy pro libovolnou počáteční hodnotu $\boldsymbol{n}(0)$ asymptoticky ekvivalentní s funkcí $\lambda_1^t\boldsymbol{s}(t)$, kde $\boldsymbol{s}$ je d-periodická funkce. Pro průměr hodnot funkce $\boldsymbol{s}$ na intervalu délky periody platí

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

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

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

2.3.3 Matice A reducibilní

Věta 3. *Matice A je reducibilní právě tehdy, když její řádky a sloupce lze přeskládat tak, že ji lze blokově zapsat ve tvaru*

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

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

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

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

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

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

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

atd. Obecně

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

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

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

kde vektor $\boldsymbol{q}$ je k_1-rozměrný a vektor $\boldsymbol{p}$ je $(k-k_1)$-rozměrný. Řešení (2.19) projekční rovnice (2.18) je nyní tvaru

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

Modelovanou populaci tedy můžeme rozdělit na „ireducibilní“ část $\boldsymbol{q}$ a „zbytek“ $\boldsymbol{p}$ (ten je tvořen např. postreprodukčními stadii nebo subpopulací na stanovišti, na něž vedou migrační cesty z „hlavního areálu“ ale nikoliv zpět v případě prostorově strukturovaných modelů ap.). „Ireducibilní“ část populace se vyvíjí způsobem popsaným v 2.3.1 nebo v 2.3.2 podle toho, zda je matice B primitivní nebo imprimitivní.

2.3.4 Stabilizovaná struktura a reproduktivní hodnota

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

Nechť $\boldsymbol{n} = \boldsymbol{n}(t)$ je řešení projekční rovnice (2.18) a $c_1 = \boldsymbol{v}^T\boldsymbol{n}(0)$. Podle 2.3.1 a 2.3.2 existuje $\tau \in \mathbb{N}$, že platí

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

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

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

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

a jejíž celková průměrná velikost je tedy (přibližně) rovna

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

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

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

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

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

se nazývá *vektor reproduktivních hodnot složek populace.*

2.4 Transientní dynamika

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

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

(stabilizovaná struktura populace) a $\boldsymbol{v}$ příslušný levý vlastní vektor takový, že $\boldsymbol{v}^T\boldsymbol{w} = 1$. Vektor $\boldsymbol{n} = \boldsymbol{n}(t) = \big(n_1(t), n_2(t), \ldots, n_k(t)\big)^T$ bude řešením rovnice (2.18) v čase t. Budeme dále používat označení $c_1 = \boldsymbol{v}^T\boldsymbol{n}(0)$ a

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

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

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

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

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

2.4.1 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 2.3 vidíme, že existuje konstanta K taková, že

$$\left\|\frac{1}{\lambda_1^t}\bar{\boldsymbol{n}}(t) - c_1\boldsymbol{w}\right\| \leq K\varrho^{-t} \tag{2.25}$$

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 (2.25) přepsat na tvar

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

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

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

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

$$\left(\left|\left(\frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A}\right)^t - \boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^T\right|\right)_{ij} < C\varrho^{-t} \tag{2.26}$$

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

Věta 4. *Buď A primitivní matice typu $k \times k$, $\lambda_1 > 0$ její dominantní vlastní hodnota, $\boldsymbol{w}$, resp. $\boldsymbol{v}$, její pravý, resp. levý, vlastní vektor příslušný k dominantní vlastní hodnotě, tj.*

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

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

$$\left(\mathsf{I} + \boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^T - \frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A}\right)^{-1} = \mathsf{I} + \sum_{i=1}^{\infty}\left(\left(\frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A}\right)^i - \boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^T\right). \tag{2.27}$$

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

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

a tedy s využitím binomické věty dostaneme

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

Řada $\sum\limits_{i=1}^{\infty}\left(\left(\frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A}\right)^i - \boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^T\right)$ konverguje absolutně, neboť podle nerovnosti (2.26) je majorizována konvergentní řadou. Z předchozího výpočtu plyne, že absolutně konverguje ke stejnému součtu také geometrická řada $\sum\limits_{i=1}^{\infty}\left(\frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A} - \boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^T\right)^i$. Platí tedy

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

což je dokazovaná rovnost (2.27). □

2.4.2 Vzdálenost od stabilizované struktury

Označme

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

Keyfitzova vzdálenost populace od stabilizované struktury je definována jako

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

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

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

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

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

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

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

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

Nechť matice A je primitivní, tedy $d = 1$, $\bar{\boldsymbol{n}}(t) = \boldsymbol{n}(t) = \mathsf{A}^t\boldsymbol{n}(0)$ podle (2.19). V tomto případě tedy s využitím Věty 4 dostaneme

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

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

$$= \left(\left(\mathsf{I} + \boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^T - \frac{1}{\lambda_1}\mathsf{A}\right)^{-1} - \boldsymbol{w}\boldsymbol{v}^T\right)\boldsymbol{n}(0).$$

Označme

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

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

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

2.4.3 Populační moment

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 $t \geq 0$. *Populační moment* (population momentum) definujeme jako

$$M = \lim_{t\to\infty}\frac{\|\boldsymbol{n}(t)\|_1}{\|\boldsymbol{n}(0)\|_1}, \tag{2.28}$$

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

Dominantní vlastní hodnota matice A_{new} je rovna 1. Pravý, resp. levý, vlastní vektor matice A_{new} příslušný k vlastní hodnotě 1 označíme $\boldsymbol{w}_{\text{new}}$, resp. $\boldsymbol{v}_{\text{new}}$. Nechť $\|\boldsymbol{w}_{\text{new}}\|_1 = 1$, $\boldsymbol{v}_{\text{new}}^T\boldsymbol{w}_{\text{new}} = 1$ a matice A_{new} je primitivní. V tomto případě podle 2.3.1 je

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

Odtud zejména plyne, že limita v definici populačního momentu (2.28) existuje. Platí tedy

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

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

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

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

2.5 Analýza citlivosti a pružnosti

Vývoj populace podle rovnice (2.18) je charakterizován demografickými charakteristikami — např. růstovým koeficientem λ_1, stabilizovanou věkovou strukturou $\boldsymbol{w}$, reproduktivní hodnotou složek populace a podobně. Tyto charakteristiky závisí na projekční matici A. Určitou charakteristiku však jednotlivé složky matice A neovlivňují stejnou měrou: charakteristika je více či méně citlivá na změny nějaké složky projekční matice; charakteristika reaguje na změny složky matice A více či méně pružně.

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

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

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

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

2.5.1 Citlivost a pružnost růstového koeficientu

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

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

tedy

$$\frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{v_i w_j}{\boldsymbol{v}^T\boldsymbol{w}}. \tag{2.29}$$

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

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

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

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

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

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

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

matice pružnosti růstového koeficientu je definována jako

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

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

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

$$f(cx_1, cx_2, \dots, cx_m) = c^\kappa f(x_1, x_2, \dots, x_m) \tag{2.30}$$

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

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

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

jinak řečeno, růstový koeficient λ_1 je homogenní funkcí řádu 1 složek projekční matice 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.

2.6 Analýza věkově strukturované populace

Projekční maticí věkově strukturované populace je Leslieho matice

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

Parametry P_j, F_j jsou pro $j = 1, 2, \dots, k$ 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 $j = 1, 2, \dots, k$ (je možné dosáhnout maximálního věku $k-1$, tj. být v k-té věkové třídě, a v libovolném věku je možné uhynout), a $F_k > 0$ (i nejstarší jedinci jsou plodní). Předpoklad $F_k > 0$ zaručuje, že matice A je ireducibilní. Kdyby se v populaci vyskytovali i jedinci v postreprodukčním věku, byla by matice A projekční maticí reproduktivní části populace.

2.6.1 Růstový koeficient populace

Najdeme vlastní hodnoty matice A. Označme

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

Determinant Δ_k rozvineme podle posledního sloupce,

$$\Delta_k = (-1)^{k+1} F_k \prod_{q=1}^{k-1} P_q - \lambda \Delta_{k-1}. \tag{2.31}$$

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

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

a tedy matice A v souladu s Perronovou-Frobeniovou větou nemá nulové vlastní hodnoty.

Rovnost (2.31) lze považovat za lineární diferenční rovnici (rekurentní formuli) prvního řádu pro neznámou posloupnost $\{\Delta_k\}$. Jejím řešením je

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

Poněvadž $\Delta_1 = \det(F_1 - \lambda)$, dostaneme

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

Vlastní hodnoty matice A tedy jsou řešením rovnice

$$\sum_{p=1}^{k} \left(F_p \prod_{q=1}^{p-1} P_q\right) \lambda^{-p} = 1. \tag{2.32}$$

Označíme-li na chvíli

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

pak $\lim\limits_{\lambda\to 0+} f(\lambda) = \infty$, $\lim\limits_{\lambda\to\infty} f(\lambda) = 0$ a

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

pro $\lambda > 0$. To znamená, že na intervalu $(0, \infty)$ funkce klesá od nekonečna k nule, takže rovnice (2.32) má jediné kladné řešení, označme ho λ_1. Navíc, pokud $f(1) > 1$, pak $\lambda_1 > 1$; pokud $f(1) < 1$, pak $\lambda_1 < 1$. Hodnota λ_1 je dominantní vlastní hodnotou matice A, tedy Malthusovským koeficientem růstu populace. Můžeme tedy formulovat první závěr:

Je-li $\displaystyle\sum_{p=1}^{k} \left(F_p \prod_{q=1}^{p-1} P_q\right) \begin{array}{l} > 1 \\ = 1 \\ < 1 \end{array}$ *pak* $\begin{array}{l} \textit{populace roste,} \\ \textit{velikost populace se nemění,} \\ \textit{populace vymírá.} \end{array}$

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

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

Odtud

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

Hodnota

$$F_j \prod_{q=1}^{j-1} P_q \tag{2.33}$$

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

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

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

Délka generace γ je doba, po jejímž uplynutí má strukturně stabilizovaná populace s růstovým koeficientem λ_1 velikost R_0-krát větší, tj. $\|\boldsymbol{n}(t+\gamma)\|_1 = \|\boldsymbol{n}(t)\|_1 \lambda_1^\gamma = R_0 \|\boldsymbol{n}(t)\|_1$. Odtud dostaneme

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

2.6.2 Stabilizovaná věková struktura

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

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

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

$$\begin{aligned} P_1 w_1 &= \lambda_1 w_2, \\ P_2 w_2 &= \lambda_1 w_3, \\ P_3 w_3 &= \lambda_1 w_4, \\ &\vdots \\ P_{k-1} w_{k-1} &= \lambda_1 w_k. \end{aligned}$$

Tyto rovnice jsou lineárně nezávislé a jejich řešení je

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

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

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

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

tedy

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

2.6.3 Reproduktivní hodnota věkových tříd

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

$$
\begin{pmatrix}
F_1 & P_1 & 0 & \ldots & 0 & 0 \\
F_2 & 0 & P_2 & \ldots & 0 & 0 \\
F_3 & 0 & 0 & \ldots & 0 & 0 \\
\vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\
F_{k-1} & 0 & 0 & \ldots & 0 & P_{k-1} \\
F_k & 0 & 0 & \ldots & 0 & 0
\end{pmatrix}
\begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \\ v_3 \\ \vdots \\ v_{k-1} \\ v_k \end{pmatrix}
= \lambda_1
\begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \\ v_3 \\ \vdots \\ v_{k-1} \\ v_k \end{pmatrix} . \tag{2.34}
$$

Tuto soustavu přepíšeme na tvar

$$\begin{aligned}
F_1 v_1 + P_1 v_2 &= \lambda_1 v_1,\\
F_2 v_1 + P_2 v_3 &= \lambda_1 v_2,\\
&\vdots\\
F_{k-2} v_1 + P_{k-2} v_{k-1} &= \lambda_1 v_{k-2},\\
F_{k-1} v_1 + P_{k-1} v_k &= \lambda_1 v_{k-1},\\
F_k v_1 &= \lambda_1 v_k.
\end{aligned}$$

Z poslední až druhé rovnice postupně vypočítáme

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

Dosazením vypočítaného v_2 do první rovnice dostaneme

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

poněvadž vlastní hodnota λ_1 splňuje charakteristickou rovnici (2.32), vidíme, že první rovnice soustavy (2.34) je závislá na druhé až k-té (což odpovídá tomu, že $\dim\left(\ker(\mathsf{A} - \lambda_1 \mathsf{I})\right) = 1$).

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

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

Porovnáním s (2.33) vidíme, že *reproduktivní hodnota i-té věkové třídy je součtem fertilitních funkcí do nejvzdálenějšího možného konce života jedinců této věkové třídy „diskontovaných“ růstovým koeficientem a pravděpodobností přežívání.*

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

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

Z tohoto výsledku můžeme zformulovat závěr: *V nevymírající populaci se stabilizovanou věkovou strukturou reproduktivní 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 (2.32)), $\boldsymbol{w}$ a $\boldsymbol{v}$ příslušný pravý a levý vlastní vektor. Podle rovnosti (2.29) platí

$$\frac{\partial \lambda_1}{\partial F_j} = \frac{v_1 w_j}{\boldsymbol{v}^T \boldsymbol{w}}, \qquad \frac{\partial \lambda_1}{\partial P_j} = \frac{v_{j+1} w_j}{\boldsymbol{v}^T \boldsymbol{w}}. \tag{2.35}$$

Odtud s využitím výsledků pododdílu 2.6.2 dostaneme

$$\frac{\dfrac{\partial \lambda_1}{\partial F_j}}{\dfrac{\partial \lambda_1}{\partial F_{j+1}}} = \frac{w_j}{w_{j+1}} = \frac{\lambda_1^{1-j} \prod\limits_{q=1}^{j-1} P_q}{\lambda_1^{-j} \prod\limits_{q=1}^{j} P_q} = \frac{\lambda_1}{P_j}. \tag{2.36}$$

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

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

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

S využitím rovnosti (2.36) a výsledků pododdílu 2.6.3 z druhé rovnosti (2.35) plyne

$$\begin{aligned}
\frac{\dfrac{\partial \lambda_1}{\partial P_j}}{\dfrac{\partial \lambda_1}{\partial P_{j+1}}} &= \frac{v_{j+1} w_j}{v_{j+2} w_{j+1}} = \frac{v_{j+1}}{v_{j+2}} \frac{\lambda_1}{P_j} = \frac{\sum\limits_{p=j+1}^{k} \left(F_p \prod\limits_{q=j+1}^{p-1} P_q \right) \lambda_1^{j-p}}{\sum\limits_{p=j+2}^{k} \left(F_p \prod\limits_{q=j+2}^{p-1} P_q \right) \lambda_1^{j+1-p}} \frac{\lambda_1}{P_j} = \\
&= \frac{F_{j+1} + \sum\limits_{p=j+2}^{k} \left(F_p \prod\limits_{q=j+1}^{p-1} P_q \right) \lambda_1^{j-p}}{\sum\limits_{p=j+2}^{k} \left(F_p \prod\limits_{q=j+2}^{p-1} P_q \right) \lambda_1^{j+1-p}} \frac{\lambda_1}{P_j} = \frac{\dfrac{F_{j+1}}{P_{j+1}} + \sum\limits_{p=j+2}^{k} \left(F_p \prod\limits_{q=j+2}^{p-1} P_q \right) \lambda_1^{j-p}}{\sum\limits_{p=j+2}^{k} \left(F_p \prod\limits_{q=j+2}^{p-1} P_q \right) \lambda_1^{j-p}} \frac{P_{j+1}}{P_j} \geq \frac{P_{j+1}}{P_j},
\end{aligned} \tag{2.37}$$

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

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

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

Poněvadž $\lambda_1 > 0$, lze nerovnost (2.37) přepsat na tvar

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

rovnost nastane právě tehdy, když $F_{j+1} = 0$. Porovnáním s definicí pružnosti v oddílu 2.5 vidíme, že *pružnost růstového koeficientu vzhledem k pravděpodobobnosti přežití s věkem neroste, u nedospělých jedinců tato pružnost na věku nezávisí.*

Uvažujme ještě jeden důsledek rovností (2.35), a to

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

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

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

2.6.5 Očekávaný věk při úmrtí a střední délka života

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

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

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

Počet všech jedinců, kteří měli v čase t věk $j-1$ a zemřeli během intervalu $(t, t+1)$, je podle výsledků pododdílu 2.6.2 roven

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

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

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

Pro zjednodušení zápisu budeme používat i symbol P_k a položíme $P_k = 0$. Při této konvenci je počet všech jedinců, kteří měli v čase t věk $j-1$ a zemřeli během časového intervalu $(t, t+1)$ roven

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

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

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

Považujeme-li pravděpodobnost za klasickou, můžeme psát

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

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

$$\mathrm{E}\,V = \frac{\sum\limits_{j=1}^{k}(j-1)\lambda_1^{-j}(1-P_j)\prod\limits_{q=1}^{j-1}P_q}{\sum\limits_{p=1}^{k}\lambda_1^{-p}(1-P_p)\prod\limits_{q=1}^{p-1}P_q} = \frac{\sum\limits_{j=1}^{k}j\lambda_1^{-j}(1-P_j)\prod\limits_{q=1}^{j-1}P_q}{\sum\limits_{j=1}^{k}\lambda_1^{-j}(1-P_j)\prod\limits_{q=1}^{j-1}P_q} - 1. \tag{2.38}$$

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

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

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

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

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

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

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

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

pro $j = 1, 2, \ldots, k-1$. Poněvadž k je věk, kterého již není možné dosáhnout, je $\mathrm{P}(t=k) = 0$. *Střední délka života* (očekávaná doba dožití, life expectancy) je tedy dána formulí

$$\mathrm{E}\,T = \sum_{j=1}^{k-1} j(1-P_{j+1}) \prod_{q=1}^{j} P_q = \sum_{j=1}^{k} (j-1)(1-P_j) \prod_{q=1}^{j-1} P_q. \tag{2.39}$$

Upravme nyní jmenovatel prvního zlomku na pravé straně rovnosti (2.38):

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

Očekávaný věk při úmrtí tedy můžeme vyjádřit jako

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

Poněvadž $\mathrm{E}\,V$ je klesající funkcí proměnné λ_1, porovnáním výrazů (2.39) a (2.40) vidíme, že $\mathrm{E}\,V = \mathrm{E}\,T$ právě tehdy, když $\lambda_1 = 1$. *Očekávaný věk při úmrtí a střední délka života jsou stejné jedině v populaci se stabilizovanou velikostí. V rostoucí populaci je střední věk při úmrtí nižší než střední délka života, ve vymírající populaci naopak vyšší.*

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

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

pro $j = 0, 1, \ldots, k - a - 1$ a *střední délka života ve věku* a je dána výrazem

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

Poznamenejme, že $T_0 = T$ a tedy střední délka života je střední délkou života při narození.

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

$$\prod_{q=1}^{a+\epsilon_a} P_q \leq \frac{1}{2} \prod_{q=1}^{a} P_q < \prod_{q=1}^{a+\epsilon_a - 1} P_q,$$

tj.

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

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

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

Kapitola 3

Modely s interní variabilitou

3.1 Model populace tvořené juvenilními a plodnými jedinci

Model popisuje vývoj populace, v níž lze jedince rozlišit na juvenilní a dospělé (plodné). Množství (počet, populační hustotu, biomasu ap.) juvenilních, resp. plodných, jedinců v čase t označíme $n_1 = n_1(t)$, resp. $n_2 = n_2(t)$, projekční matice populace je tvaru

$$\mathsf{A} = \begin{pmatrix} \Sigma_1(1-\Gamma) & \Phi \\ \Sigma_1\Gamma & \Sigma_2 \end{pmatrix},$$

kde Σ_1 ... pravděpodobnost přežití juvenilních jedinců do dalšího období;
Σ_2 ... pravděpodobnost přežití plodných jedinců do dalšího období;
Γ ... pravděpodobnost, že juvenilní jedinec během období dospěje;
Φ ... střední počet potomků plodného jedince za jedno období.

Pravděpodobnost Γ je převrácenou hodnotou středního věku dospívání (vyjádřeného v násobcích délky projekčního intervalu).

Model je dostatečně obecný: reprodukce populace může být semelparní ($\Sigma_2 = 0$) nebo iteroparní ($\Sigma_2 > 0$), dospívání může být bezprostřední ($\Gamma = 1$) nebo zpožděné ($\Gamma < 1$). Zhruba řečeno, při délce projekčního intervalu jeden rok jsou jednoleté organismy semelparní s bezprostředním dospíváním, drobní ptáci a savci jsou iteroparní s bezprostředním dospíváním, cyklické cikády jsou semelparní se zpožděným dospíváním, velcí ptáci a savci (včetně člověka) jsou iteroparní se zpožděným dospíváním. Ještě poznamenejme, že pro $\Sigma_1 = \Sigma_2 = \Gamma = \Phi = 1$ se jedná o klasický model množení Fibonacciho králíků.

Charakteristicky polynom matice A je

$$\lambda^2 - \big(\Sigma_1(1-\Gamma) + \Sigma_2\big)\lambda + \Sigma_1\Sigma_2(1-\Gamma) - \Sigma_1\Gamma\Phi,$$

takže dominantní vlastní hodnota (závisející na všech parametrech) je

$$\lambda_1 = \lambda_1(\Sigma_1, \Sigma_2, \Gamma, \Phi) = \frac{1}{2}\left(\Sigma_1(1-\Gamma) + \Sigma_2 + \sqrt{\big(\Sigma_1(1-\Gamma) - \Sigma_2\big)^2 + 4\Sigma_1\Gamma\Phi}\right).$$

Odtud je vidět, že $\lambda_1(\Sigma_1, \Sigma_2, \Gamma, \Phi) \geq 1$ právě tehdy, když

$$\Phi \geq \frac{(1-\Sigma_2)\big(1 - \Sigma_1(1-\Gamma)\big)}{\Sigma_1\Gamma}.$$

Zejména

$$\lambda_1(\Sigma_1, \Sigma_2, 1, \Phi) = \frac{1}{2}\left(\Sigma_2 + \sqrt{\Sigma_2^2 + 4\Sigma_1\Phi}\right).$$

a $\lambda_1(\Sigma_1, \Sigma_2, 1, \Phi) \geq 1$ právě tehdy, když $\Phi\Sigma_1 \geq 1 - \Sigma_2$. Jinak řečeno, populace s bezprostředním dospíváním nevymírá právě tehdy, když plodnost násobená pravděpodobností přežití juvenilních jedinců není menší než úmrtnost dospělých.

Každý z ekologických (demografických) parametrů modelu může záviset na velikosti populace. Velká populace, tj. velká vnitrodruhová konkurence, může omezovat přežití, rychlost dospívání i plodnost:

$$\Sigma_1 = \sigma_1 \mathrm{e}^{-s_{11}n_1 - s_{12}n_2}, \tag{3.1}$$
$$\Sigma_2 = \sigma_2 \mathrm{e}^{-s_{21}n_1 - s_{22}n_2}, \tag{3.2}$$
$$\Gamma = \gamma \mathrm{e}^{-g_1 n_1 - g_2 n_2}, \tag{3.3}$$
$$\Phi = \varphi \mathrm{e}^{-f_1 n_1 - f_2 n_2}. \tag{3.4}$$

Parametry σ_1, σ_2, γ, φ lze interpretovat jako pravděpodobnosti přežití juvenilních jedinců, přežití plodných jedinců, maturace během projekčního intervalu a specifickou plodnost dospělých jedinců (v tomto pořadí) za předpokladu, že se neprojevuje vnitrodruhová konkurence. Parametry s_{ij}, g_i, f_i, $i, j = 1, 2$ udávají „velikost vlivu“ vnitrodruhové konkurence na přežití, dobu dospívání a plodnost. Všechny parametry jsou nezáporné; pro pravděpodobnosti γ, σ_1, σ_2 platí: $0 < \gamma \leq 1$, 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 Σ_1, Σ_2, Γ a Φ budeme chápat jako funkce vektoru $\boldsymbol{n} = (n_1, n_2)^T$. Označme

$$\begin{aligned} \lambda_1^0 &= \lambda_1\big(\Sigma_1(0), \Sigma_2(0), \Gamma(0), \Phi(0)\big), \\ \lambda_1^\infty &= \lim_{\|\boldsymbol{n}\|\to\infty} \lambda_1\big(\Sigma_1(\boldsymbol{n}), \Sigma_2(\boldsymbol{n}), \Gamma(\boldsymbol{n}), \Phi(\boldsymbol{n})\big), \end{aligned}$$

pokud poslední limita existuje. Platí: Je-li $0 \leq \lambda_1^\infty < 1 < \lambda_1^0$, pak

$$0 < \inf\{\|\boldsymbol{n}(t)\| : t \in \mathbb{N}_0\} \leq \sup\{\|\boldsymbol{n}(t)\| : t \in \mathbb{N}_0\} < \infty,$$

tj. populace dlouhodobě přežívá a její velikost je omezená.

Jsou-li funkce Σ_1, Σ_2, Γ a Φ dány rovnostmi (3.1)–(3.4), pak

$$\begin{aligned} \lim_{\|\boldsymbol{n}\|\to\infty} \Sigma_1(\boldsymbol{n}) = 0 &\qquad \text{pokud } \min\{s_{11}, s_{12}\} > 0, \\ \lim_{\|\boldsymbol{n}\|\to\infty} \Sigma_2(\boldsymbol{n}) = 0 &\qquad \text{pokud } \min\{s_{21}, s_{22}\} > 0, \\ \lim_{\|\boldsymbol{n}\|\to\infty} \Gamma(\boldsymbol{n}) = 0 &\qquad \text{pokud } \min\{g_1, g_2\} > 0, \\ \lim_{\|\boldsymbol{n}\|\to\infty} \Phi(\boldsymbol{n}) = 0 &\qquad \text{pokud } \min\{f_1, f_2\} > 0, \end{aligned}$$

dále

$$
\begin{aligned}
\lim_{\Phi\to 0}\lambda_1(\Sigma_1,\Sigma_2,\Gamma,\Phi) &= \Sigma_1(1-\Gamma),\\
\lim_{\Gamma\to 0}\lambda_1(\Sigma_1,\Sigma_2,\Gamma,\Phi) &= \Sigma_1,\\
\lim_{\Sigma_1\to 0}\lambda_1(\Sigma_1,\Sigma_2,\Gamma,\Phi) &= \Sigma_2,\\
\lim_{\Sigma_2\to 0}\lambda_1(\Sigma_1,\Sigma_2,\Gamma,\Phi) &= \frac{1}{2}\left(\Sigma_1(1-\Gamma)+\sqrt{\Sigma_1^2(1-\Gamma)^2+4\Sigma_1\Gamma\Phi}\right)
\end{aligned}
$$

a funkce λ_1 je spojitou funkcí svých proměnných. Odtud plyne:

- pokud plodnost závisí na velikosti populace podle vztahu (3.4) s $\min\{f_1,f_2\}>0$ a ostatní parametry modelu jsou konstantní, pak velikost populace nemůže růst neomezeně (neboť $\Sigma_1(1-\Gamma)<1$) — stabilizace populace zmenšením plodnosti při velké populační hustotě;

- pokud převrácená hodnota doby dospívání závisí na velikosti populace podle vztahu (3.3) s $\min\{g_1,g_2\}>0$ a ostatní parametry jsou konstantní, přičemž přežívání juvenilních jedinců není jisté ($\Sigma_1<1$), pak populace nemůže růst neomezeně — stabilizace populace odložením reprodukce při velké populační hustotě;

- pokud pravděpodobnost přežití juvenilních jedinců závisí na velikosti populace podle vztahu (3.1) 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 (3.2) s $\min\{s_{21},s_{22}\}>0$, může populace růst neomezeně; k tomu například dojde, když plodnost je velká,

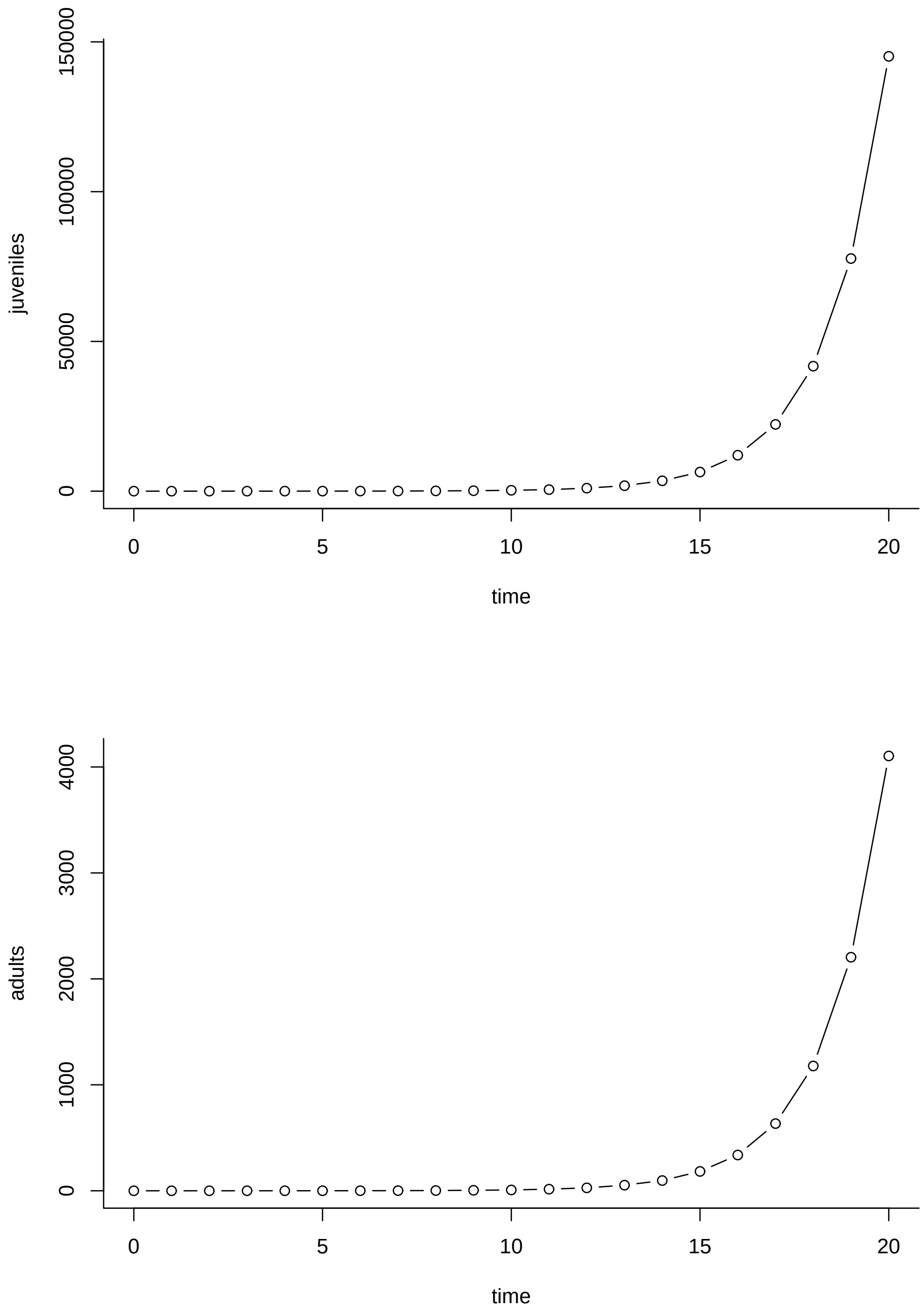
$$\Phi > \frac{1-\Sigma_1(1-\Gamma)}{\Sigma_1\Gamma}.$$

Stejné úvahy se stejnými závěry lze provést i v případě, že parametry Σ_1, Σ_2, Γ a Φ závisí na velikosti populace jiným způsobem, než podle vztahů (3.1)–(3.4), ale stále mají vlastnost

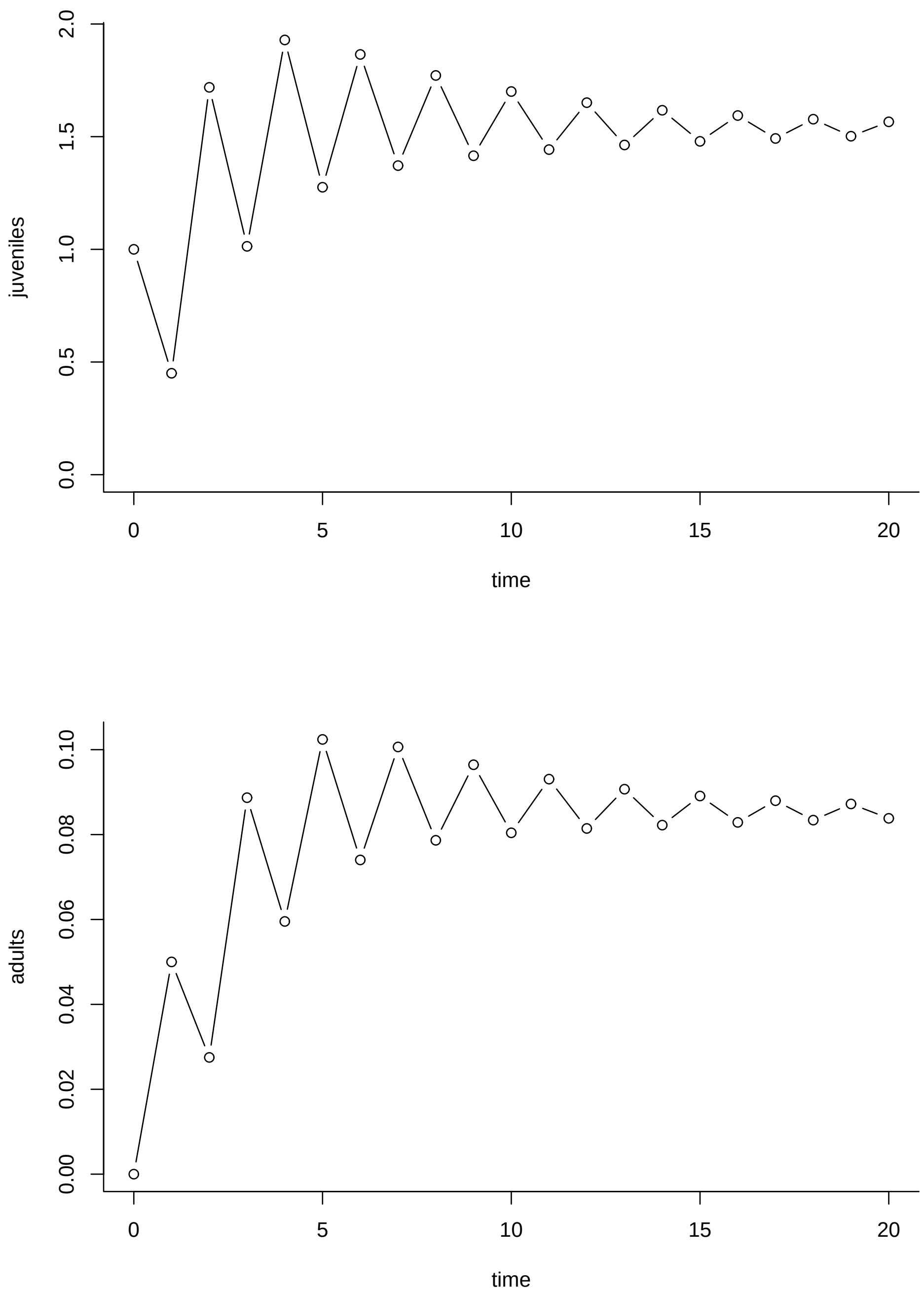
$$\lim_{\|\boldsymbol{n}\|\to\infty}\Sigma_1(\boldsymbol{n})=0,\qquad \lim_{\|\boldsymbol{n}\|\to\infty}\Sigma_2(\boldsymbol{n})=0,\qquad \lim_{\|\boldsymbol{n}\|\to\infty}\Gamma(\boldsymbol{n})=0,\qquad \lim_{\|\boldsymbol{n}\|\to\infty}\Phi(\boldsymbol{n})=0.$$

Na obrázku 3.1 je znázorněna dynamika populace, jejíž ekologické (demografické) charakteristiky Σ_1, Σ_2, Γ, Φ nezávisejí na populační hustotě. Na obrázcích 3.2–3.5 jsou příklady populace se stejnými hodnotami parametrů σ_1, σ_2, γ a ϕ takových, že právě jeden z ekologických (demografických) parametrů závisí na velikosti (hustotě) populace. U populace na obr. 3.5 se projevuje vliv vnitrodruhové konkurence na přežití dospělých jedinců (např. vnitrodruhová agresivita rostoucí s populační hustotou); tento vliv však nezajistí regulaci velikosti populace. Vliv vnitrodruhové konkurence na přežití dospělých stabilizuje velikost populace při nižší plodnosti, obr. 3.6.

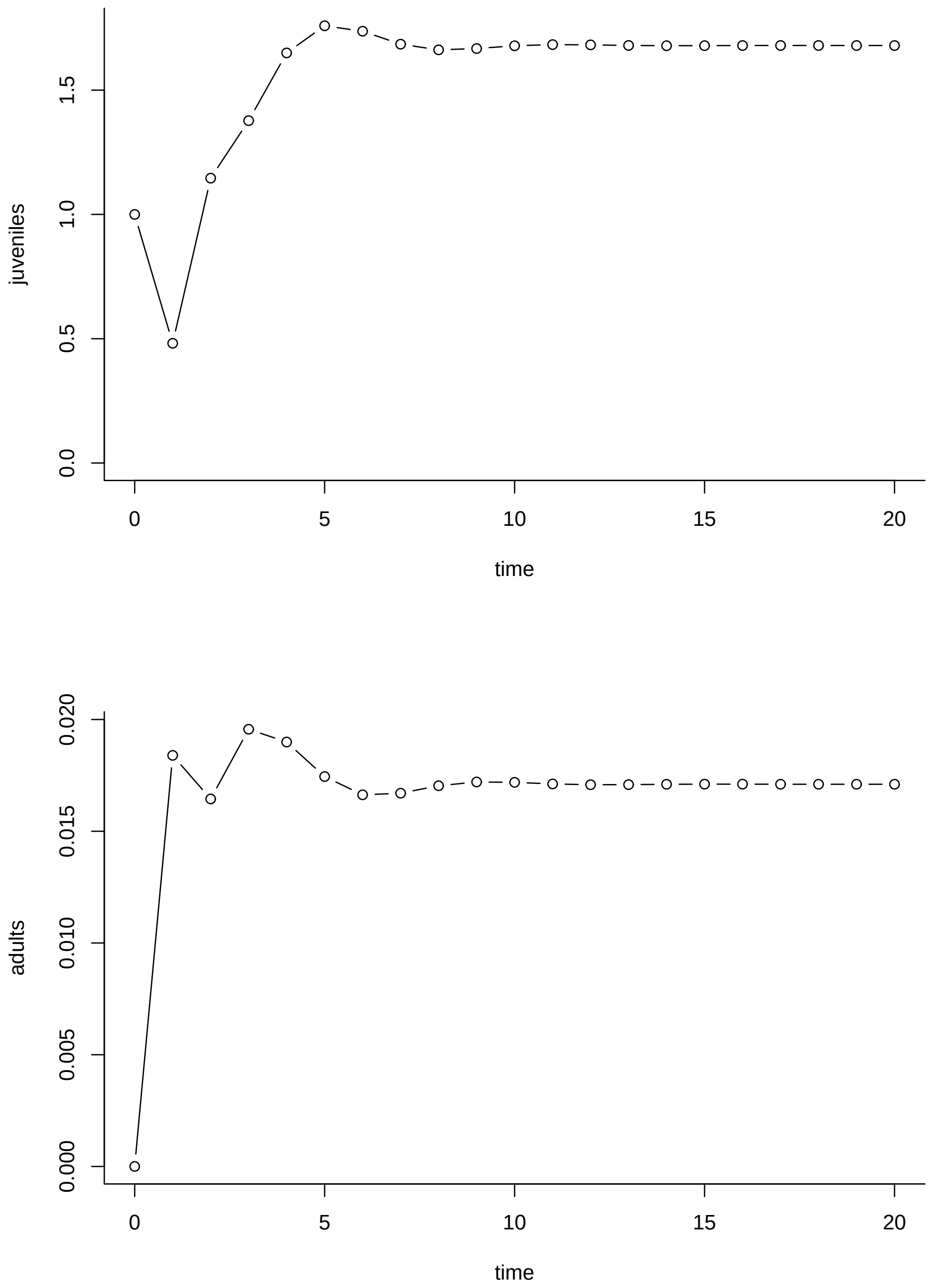
Na obrázcích 3.7–3.14 jsou ukázky různých invariantních množin a příslušné dynamiky populace. U populací na obrázcích 3.8, 3.10, 3.14 se jedná o stabilizaci populace omezením plodnosti při velkých populačních hustotách, u populace na obrázku 3.12 se jedná o stabilizace populace odložením reprodukce při vyšších populačních hustotách.



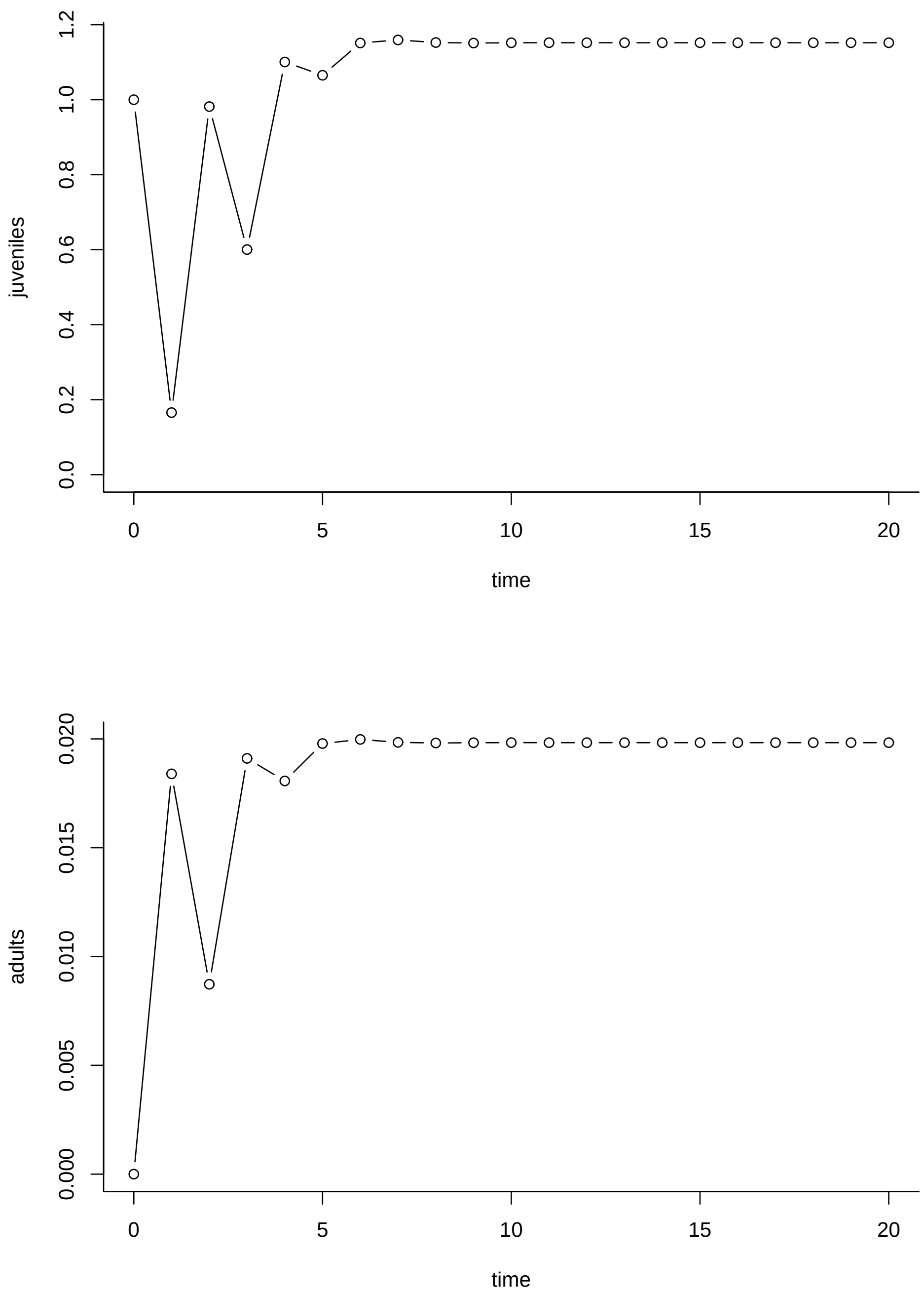
Obrázek 3.1: Vývoj populace s ekologickými charakteristikami nezávislými na její velikosti.
Použité parametry: $\sigma_1 = 0.5$, $\sigma_2 = 0.1$, $\gamma = 0.1$, $\varphi = 50$,
$f_1 = f_2 = g_1 = g_2 = s_{11} = s_{12} = s_{21} = s_{22} = 0$, $n_1(0) = 1$, $n_2(0) = 0$
$\lambda_1 = 1.8658$



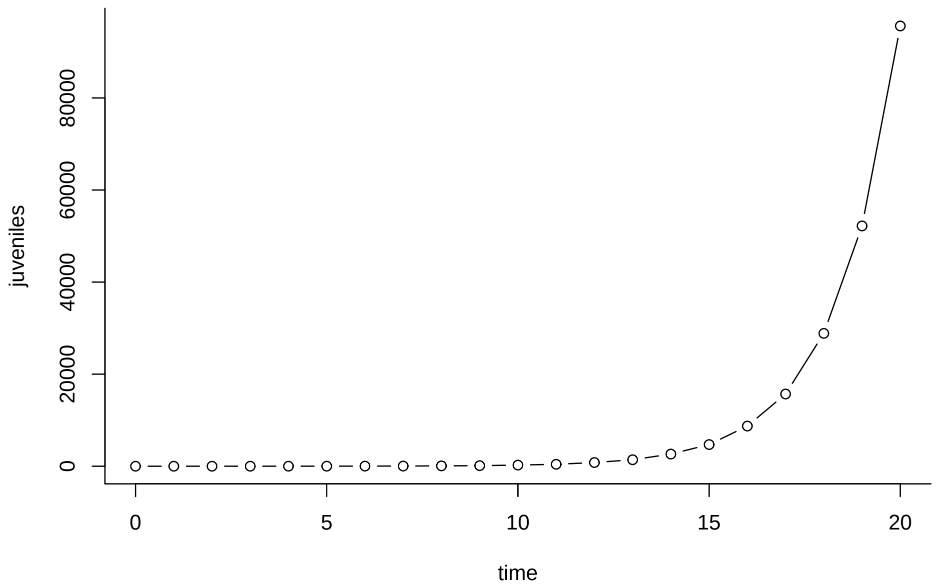
Obrázek 3.2: Stabilizace populace omezením plodnosti.
Použité parametry: $\sigma_1 = 0.5$, $\sigma_2 = 0.1$, $\gamma = 0.1$, $\varphi = 50$, $f_1 = f_2 = 1$, $g_1 = g_2 = 0$, $s_{11} = s_{12} = s_{21} = s_{22} = 0$, $n_1(0) = 1$, $n_2(0) = 0$
$\lambda_1^0 = 1.8658$, $\lambda_1^\infty = 0.45$

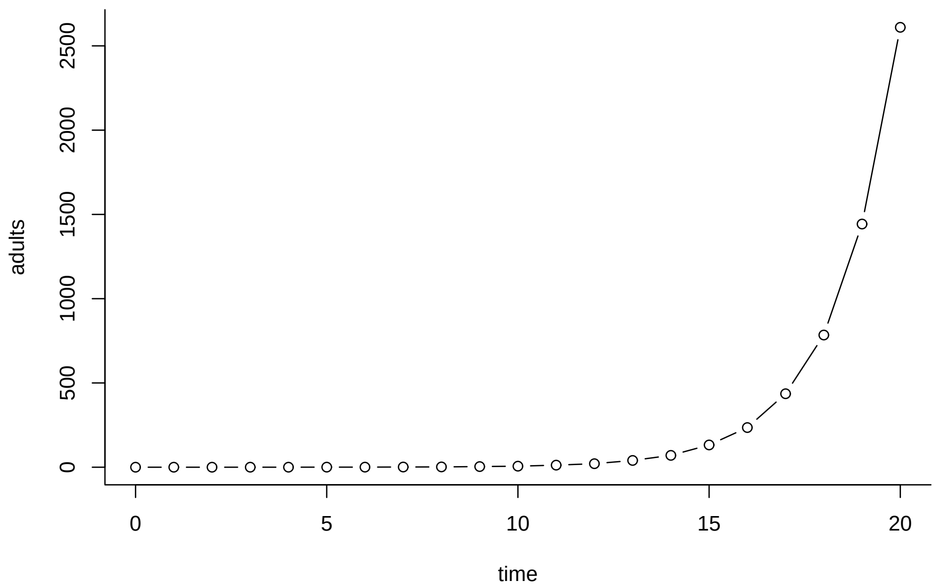


Obrázek 3.3: Stabilizace populace odložením reprodukce.
Použité parametry: $\sigma_1 = 0.5$, $\sigma_2 = 0.1$, $\gamma = 0.1$, $\varphi = 50$, $f_1 = f_2 = 0$, $g_1 = g_2 = 1$, $s_{11} = s_{12} = s_{21} = s_{22} = 0$, $n_1(0) = 1$, $n_2(0) = 0$
$\lambda_1^0 = 1.8658$, $\lambda_1^\infty = 0.5$

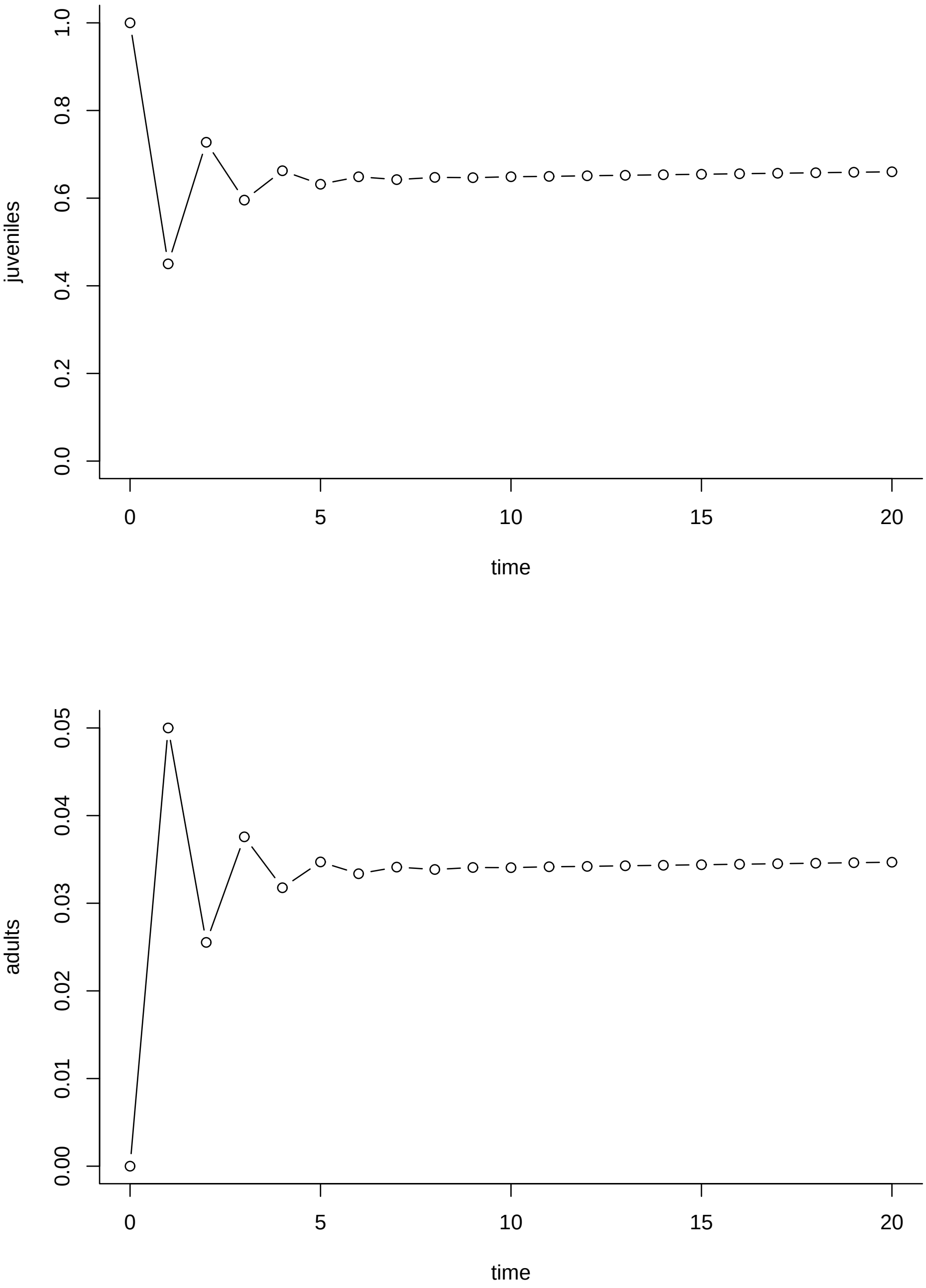


Obrázek 3.4: Stabilizace populace zvětšením úmrtnosti juvenilních jedinců (infanticidou). Použité parametry: $\sigma_1 = 0.5$, $\sigma_2 = 0.1$, $\gamma = 0.1$, $\varphi = 50$, $f_1 = f_2 = 0$, $g_1 = g_2 = 0$, $s_{11} = s_{12} = 1$, $s_{21} = s_{22} = 0$, $n_1(0) = 1$, $n_2(0) = 0$
$\lambda_1^0 = 1.8658$, $\lambda_1^\infty = 0.1$

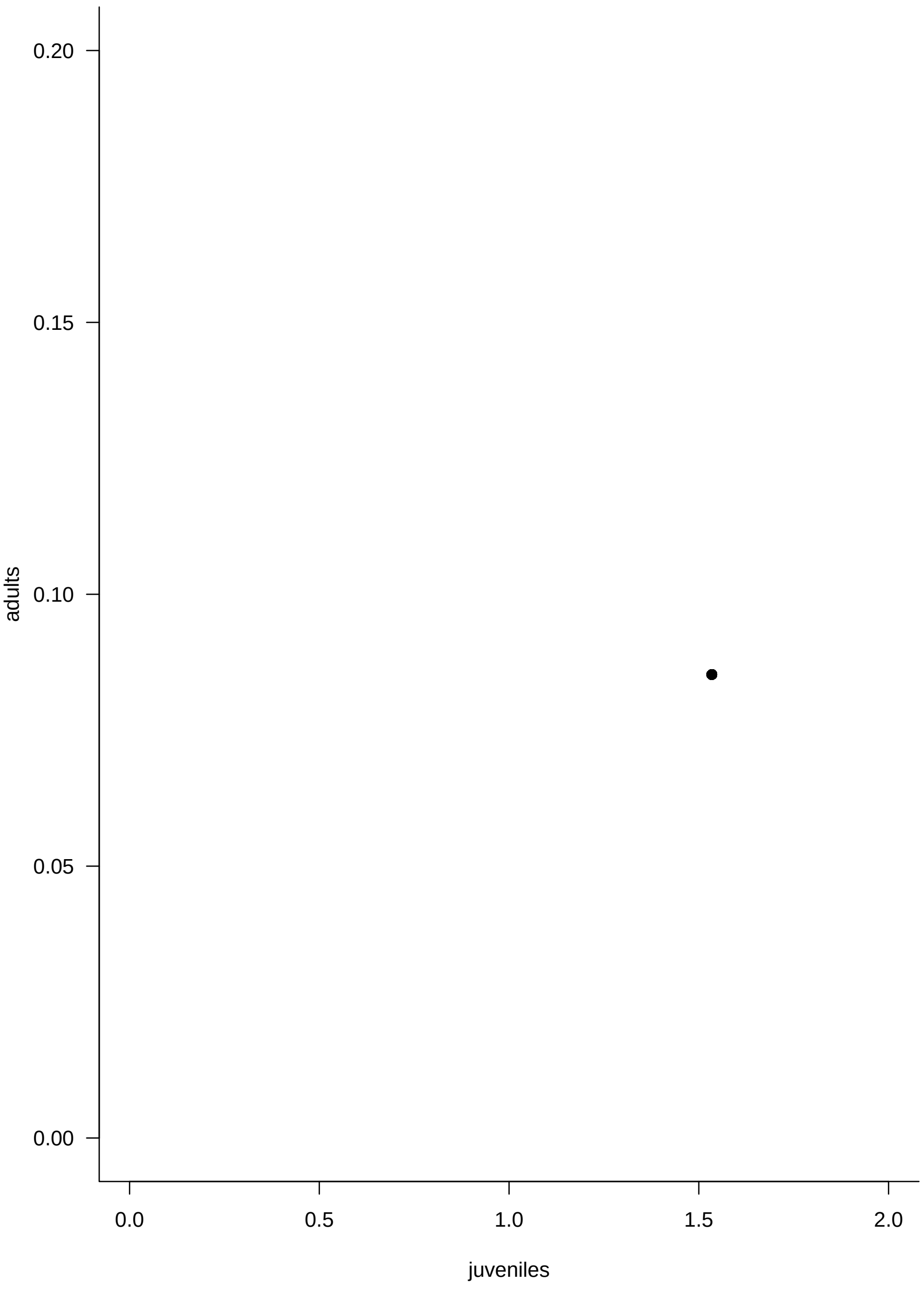




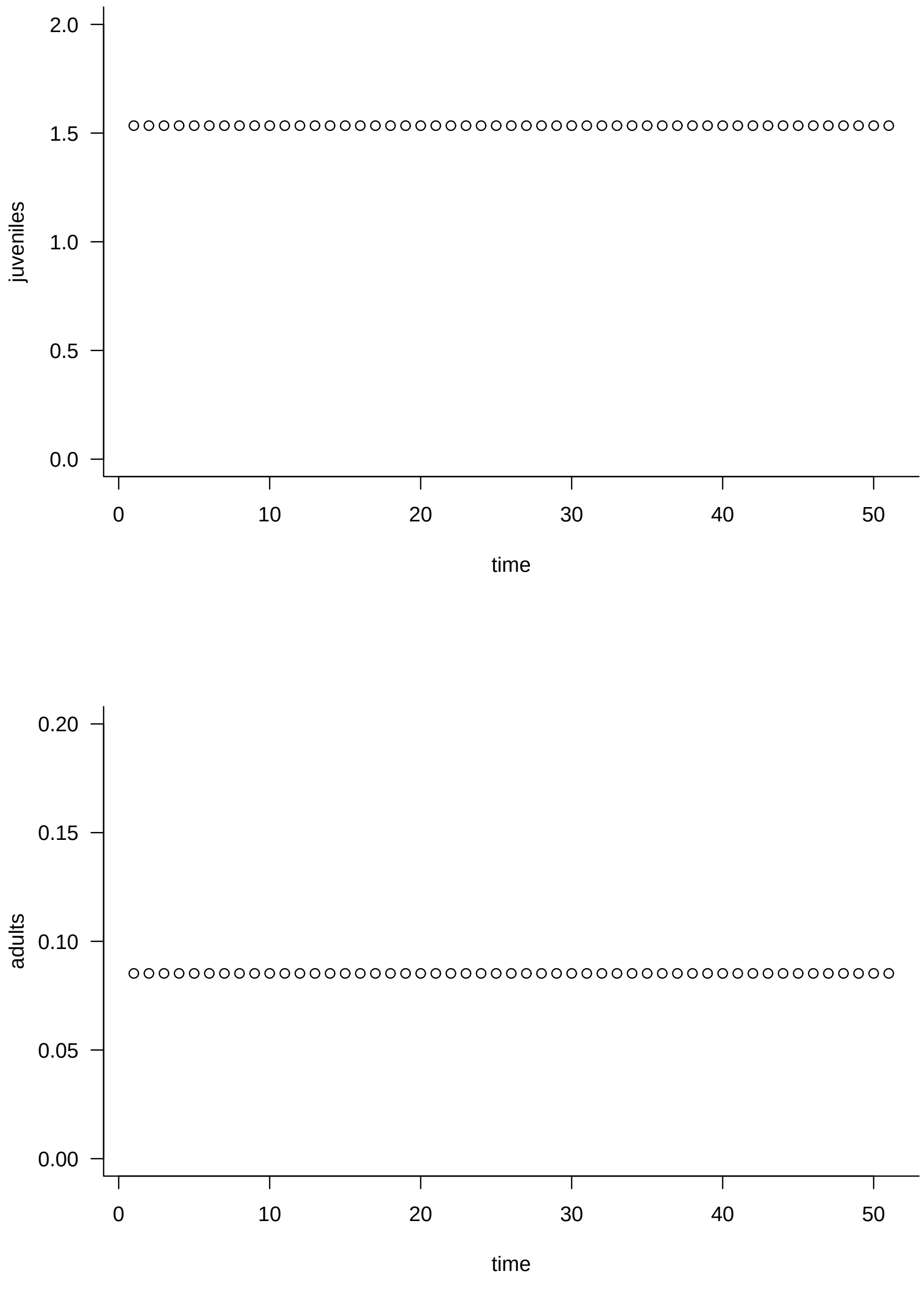
Obrázek 3.5: Zpomalení růstu populace zvětšením úmrtnosti dospělých jedinců.
Použité parametry: $\sigma_1 = 0.5$, $\sigma_2 = 0.1$, $\gamma = 0.1$, $\varphi = 50$, $f_1 = f_2 = 0$, $g_1 = g_2 = 0$, $s_{11} = s_{12} = 0$, $s_{21} = s_{22} = 1$, $n_1(0) = 1$, $n_2(0) = 0$
$\lambda_1^0 = 1.8658$, $\lambda_1^\infty = 1.8221$



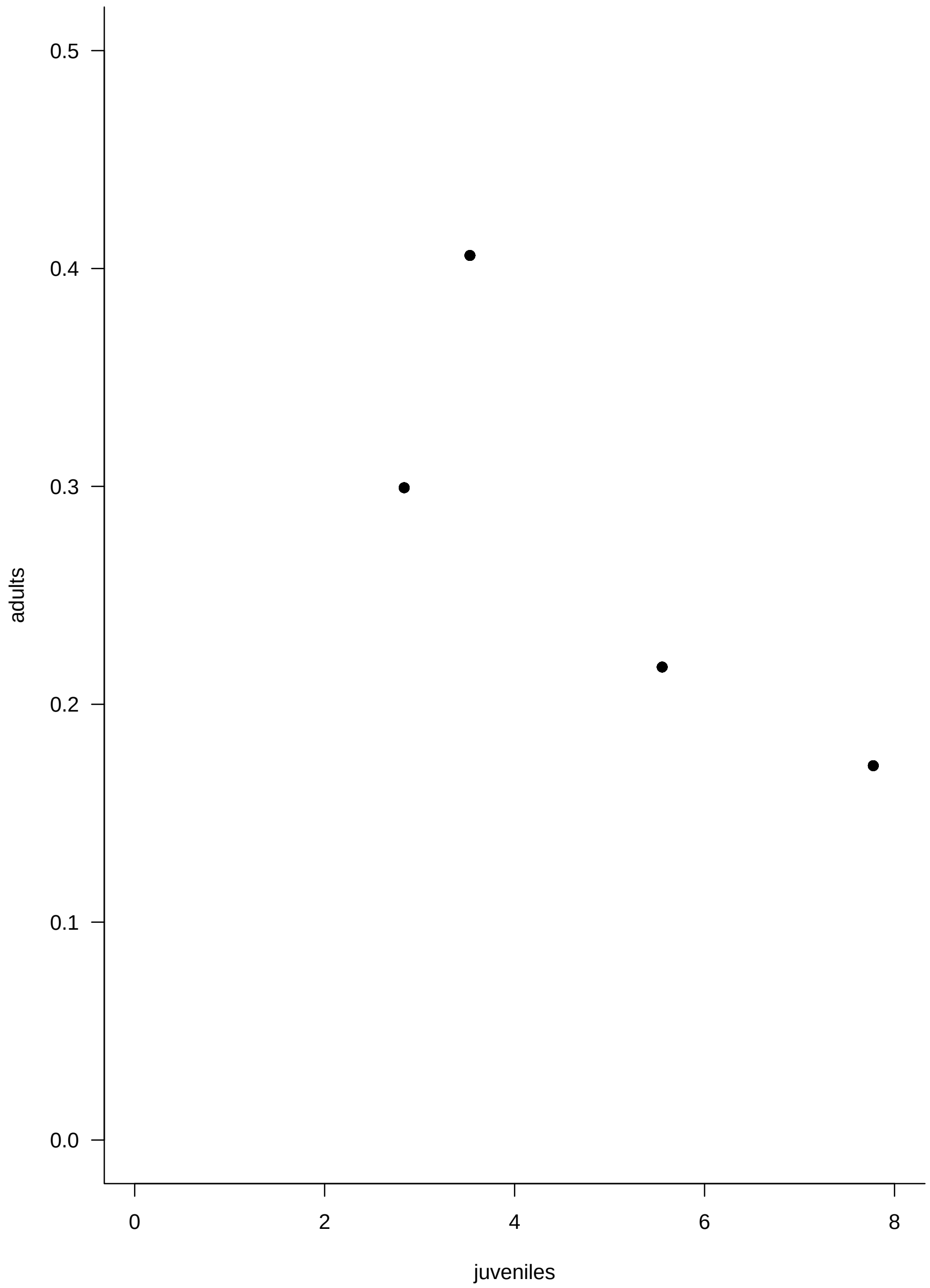
Obrázek 3.6: Stabilizace populace zvětšením úmrtnosti dospělých jedinců.
Použité parametry: $\sigma_1 = 0.5$, $\sigma_2 = 0.1$, $\gamma = 0.1$, $\varphi = 10.5$, $f_1 = f_2 = 0$, $g_1 = g_2 = 0$, $s_{11} = s_{12} = 0$, $s_{21} = s_{22} = 1$, $n_1(0) = 1$, $n_2(0) = 0$
$\lambda_1^0 = 1.0204$, $\lambda_1^\infty = 0.9837$



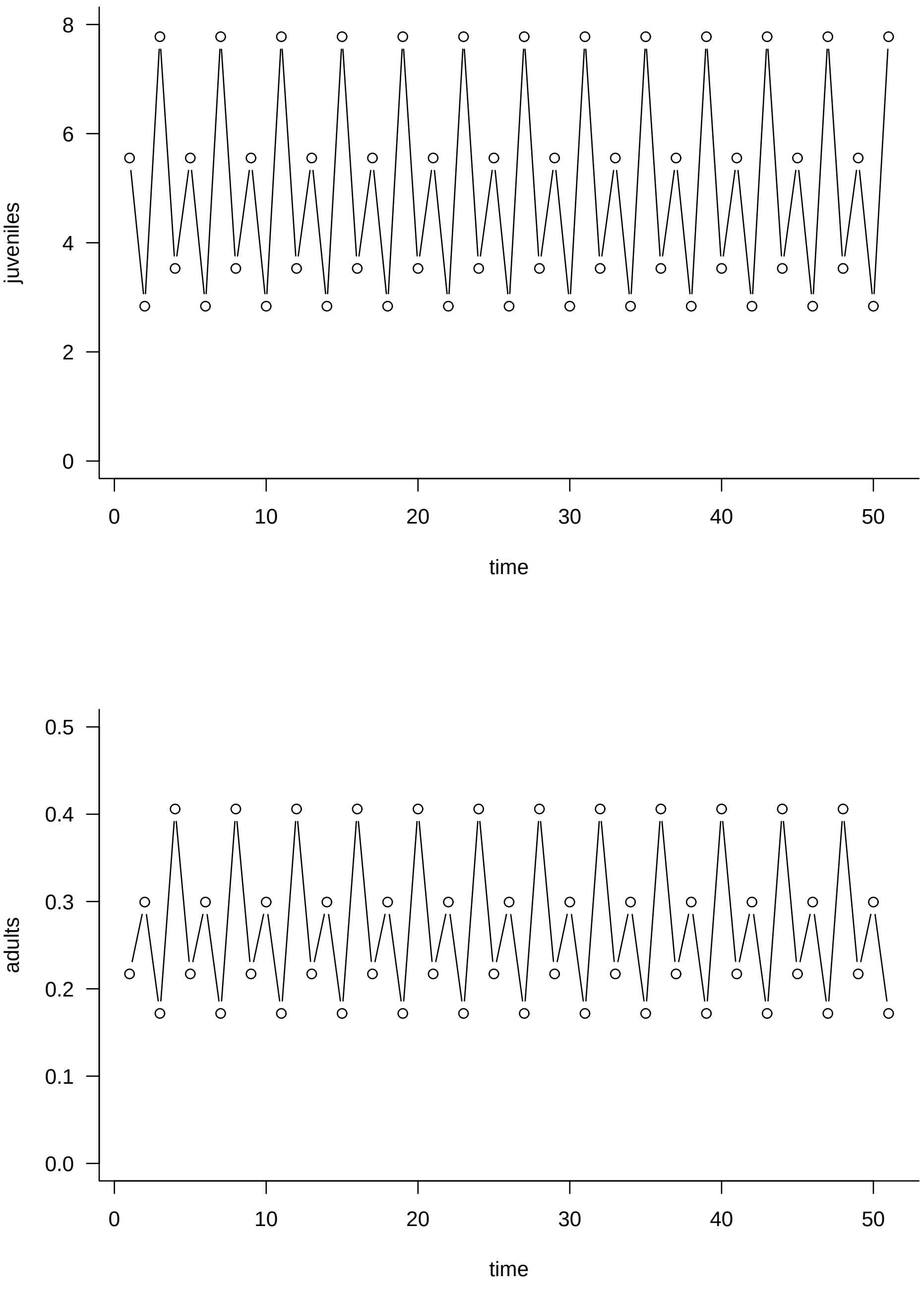
Obrázek 3.7: Rovnovážný bod — fázový portrét.
Použité parametry: $\sigma_1 = 0.5$, $\sigma_2 = 0.1$, $\gamma = 0.1$, $\varphi = 50$, $f_1 = f_2 = 1$, $g_1 = g_2 = 0$, $s_{11} = s_{12} = s_{21} = s_{22} = 0$, $n_1(0) = 1.53425202$, $n_2(0) = 0.08523622$



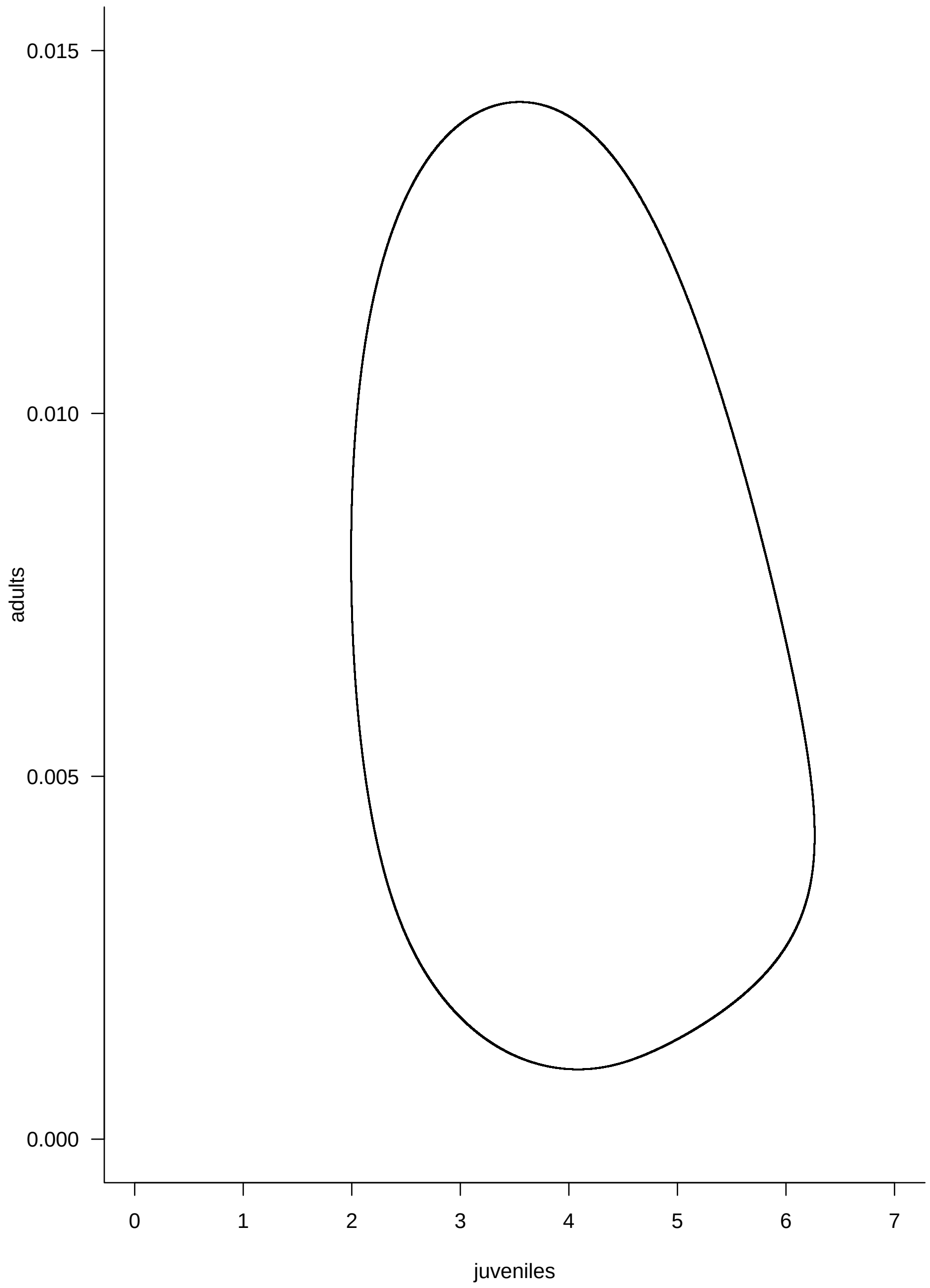
Obrázek 3.8: Rovnovážný bod — dynamika.
Použité parametry: $\sigma_1 = 0.5$, $\sigma_2 = 0.1$, $\gamma = 0.1$, $\varphi = 50$, $f_1 = f_2 = 1$, $g_1 = g_2 = 0$, $s_{11} = s_{12} = s_{21} = s_{22} = 0$, $n_1(0) = 1.53425202$, $n_2(0) = 0.08523622$



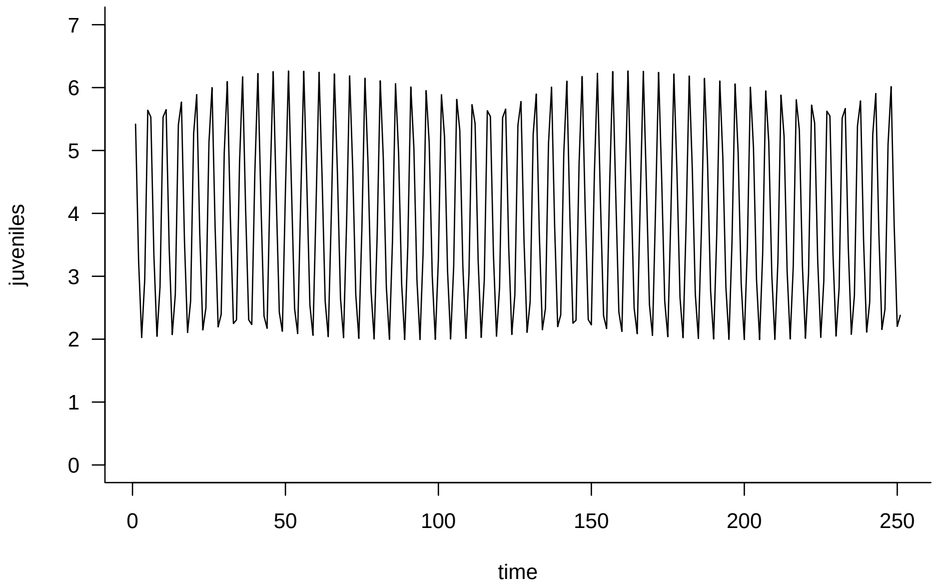
Obrázek 3.9: Cyklus periody 4 — fázový portrét.
Použité parametry: $\sigma_1 = 0.5$, $\sigma_2 = 0.1$, $\gamma = 0.1$, $\varphi = 500$, $f_1 = f_2 = 1$, $g_1 = g_2 = 0$, $s_{11} = s_{12} = s_{21} = s_{22} = 0$, $n_1(0) = 5.5535369$, $n_2(0) = 0.2170807$

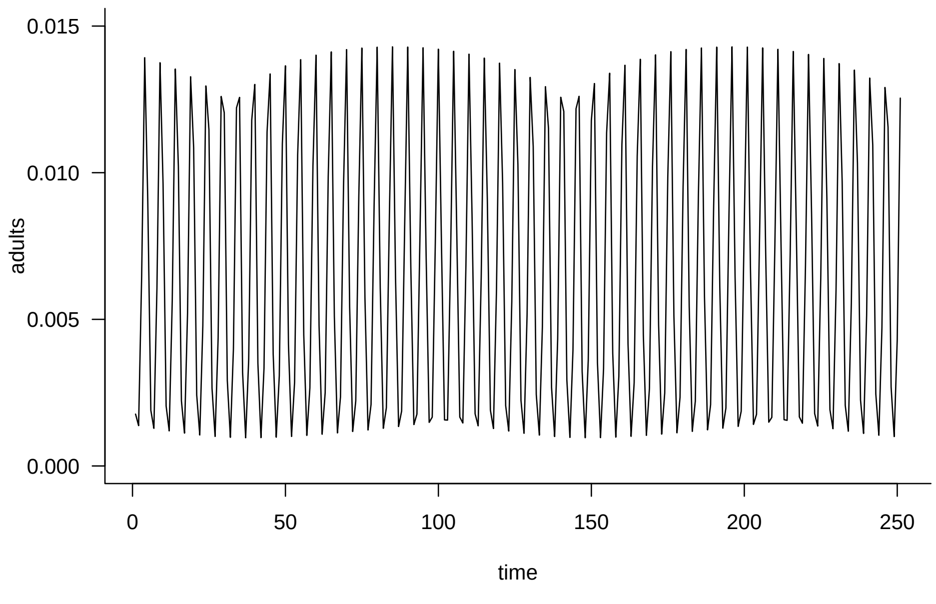


Obrázek 3.10: Cyklus periody 4 — dynamika.
Použité parametry: $\sigma_1 = 0.5$, $\sigma_2 = 0.1$, $\gamma = 0.1$, $\varphi = 500$, $f_1 = f_2 = 1$, $g_1 = g_2 = 0$, $s_{11} = s_{12} = s_{21} = s_{22} = 0$, $n_1(0) = 5.5535369$, $n_2(0) = 0.2170807$

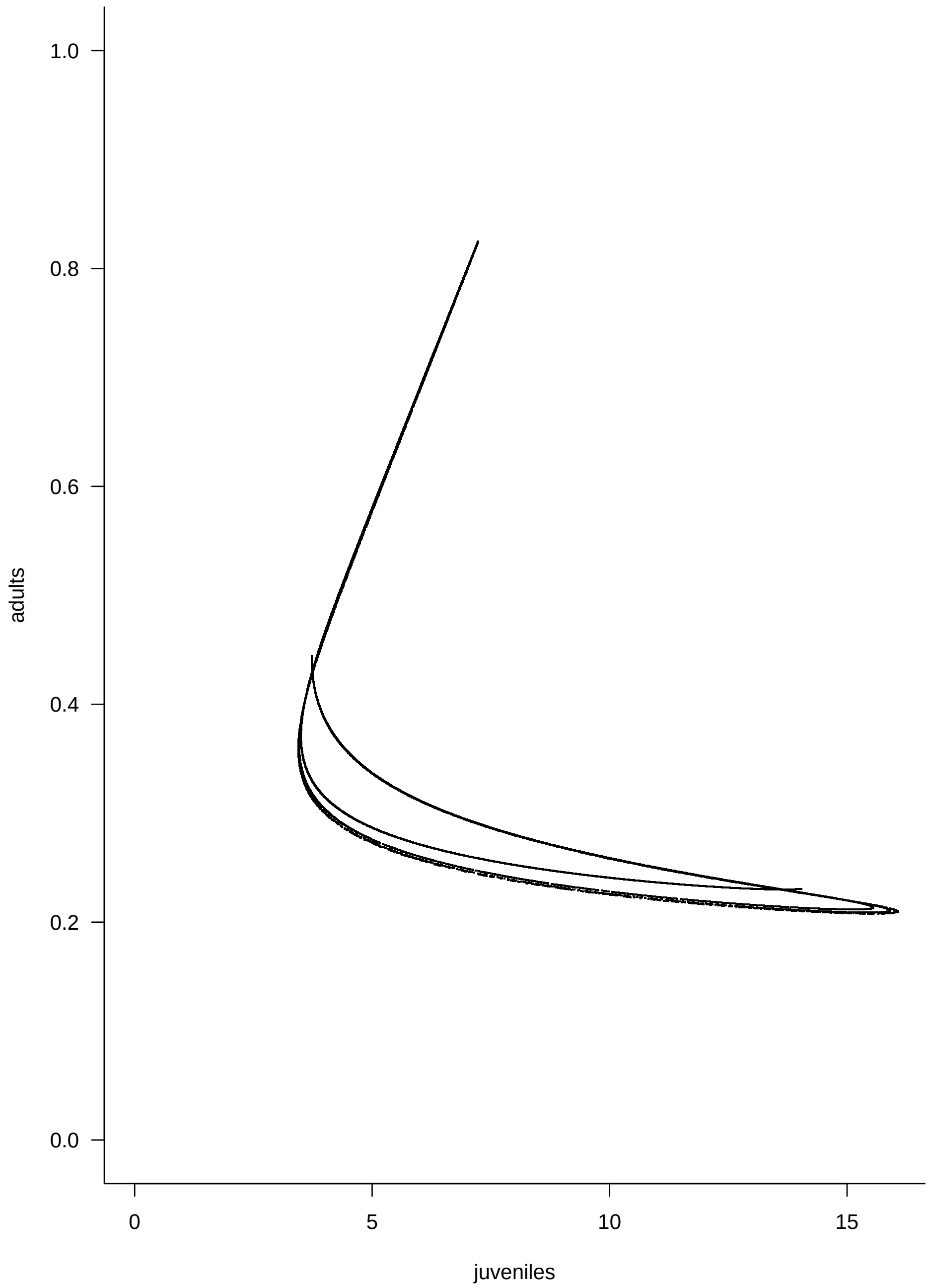


Obrázek 3.11: Invariantní smyčka — fázový portrét.
Použité parametry: $\sigma_1 = 0.5$, $\sigma_2 = 0.1$, $\gamma = 0.1$, $\varphi = 300$, $f_1 = f_2 = 0$, $g_1 = g_2 = 1$, $s_{11} = s_{12} = s_{21} = s_{22} = 0$, $n_1(0) = 5.418810299$, $n_2(0) = 0.001769179$

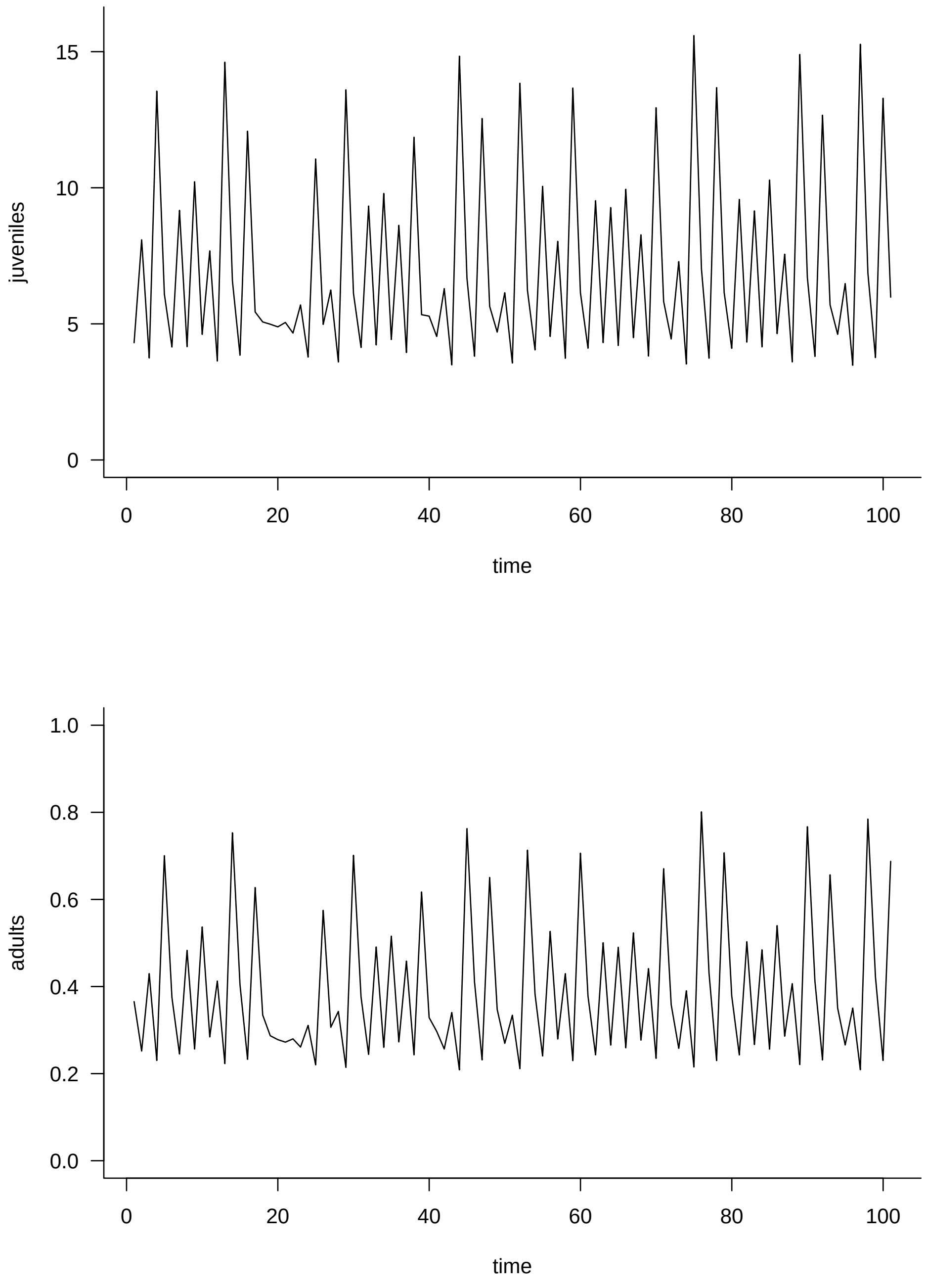




Obrázek 3.12: Invariantní smyčka — dynamika.
Použité parametry: $\sigma_1 = 0.5$, $\sigma_2 = 0.1$, $\gamma = 0.1$, $\varphi = 300$, $f_1 = f_2 = 0$, $g_1 = g_2 = 1$, $s_{11} = s_{12} = s_{21} = s_{22} = 0$, $n_1(0) = 5.418810299$, $n_2(0) = 0.001769179$



Obrázek 3.13: Podivná invariantní množina — fázový portrét.
Použité parametry: $\sigma_1 = 0.5$, $\sigma_2 = 0.1$, $\gamma = 0.1$, $\varphi = 1\,800$, $f_1 = f_2 = 1$, $g_1 = g_2 = 0$, $s_{11} = s_{12} = s_{21} = s_{22} = 0$, $n_1(0) = 4.3069758$, $n_2(0) = 0.3653544$



Obrázek 3.14: Podivná invariantní množina — dynamika.
Použité parametry: $\sigma_1 = 0.5$, $\sigma_2 = 0.1$, $\gamma = 0.1$, $\varphi = 1\,800$, $f_1 = f_2 = 1$, $g_1 = g_2 = 0$, $s_{11} = s_{12} = s_{21} = s_{22} = 0$, $n_1(0) = 4.3069758$, $n_2(0) = 0.3653544$