

# Obsah

<b>1 Prolog</b>	<b>3</b>
1.1 Fibonacciovi králíci a jejich modifikace . . . . .	3
<b>2 Konstrukce modelů</b>	<b>7</b>
2.1 Stavové proměnné . . . . .	7
2.2 Populace strukturovaná podle věku . . . . .	10
2.3 Modely disperse . . . . .	11
<b>3 Modely s konstantní projekční maticí</b>	<b>21</b>
3.1 Příklad — populace strukturovaná podle plodnosti . . . . .	21
3.2 Perronova-Frobeniova teorie . . . . .	25
3.3 Řešení projekční rovnice . . . . .	35
3.4 Transientní dynamika . . . . .	42
3.5 Analýza citlivosti a pružnosti . . . . .	47
3.6 Události v životním cyklu . . . . .	49
3.7 Analýza věkově strukturované populace . . . . .	55
3.8 Úlohy a cvičení . . . . .	65
<b>4 Modely s externí variabilitou</b>	<b>69</b>
4.1 Cyklická variabilita . . . . .	69
4.2 Periodická variabilita . . . . .	72
4.3 Aperiodická variabilita . . . . .	72
4.4 Úlohy a cvičení . . . . .	76
<b>5 Modely s interní variabilitou</b>	<b>79</b>
5.1 Příklad — populace strukturovaná podle plodnosti . . . . .	79



# Kapitola 1

## Prolog

### 1.1 Fibonacciovi králíci a jejich modifikace

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

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

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

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

$$x(t) = y(t - 1). \tag{1.1}$$

---

<sup>1</sup>Překlad E. Čecha. Citováno dle J. Bečvář a kol., *Matematika ve středověké Evropě*. Praha: Prometheus 2001, str. 277.

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

Tabulka 1.1: Řešení Fibonacciovy úlohy o králících za předpokladu, že k rození dochází na začátku měsíce, počty zjišťujeme na konci měsíce, tj. používáme model (1.3).

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

$$y(t) = y(t-1) + x(t-1). \quad (1.2)$$

Rovnice (1.1) a (1.2) můžeme považovat za model růstu populace králíků; její aktuální velikost počítáme z velikosti v minulosti. Při matematickém modelování nějakých procesů je ovšem obvyklé usuzovat na budoucnost z přítomnosti. V rovnicích (1.1) a (1.2) budeme psát  $t+1$  místo  $t$ , rovnice tedy přepíšeme do tvaru

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

nebo ve vektorovém zápisu

$$\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} (t+1) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} (t). \quad (1.3)$$

Měsíc, ve kterém „kdoś umístil pár králíků na určitém místě“, budeme považovat za nultý, onen „umístěný pár“ za dospělé. Máme tedy počáteční podmínku  $x(0) = 0$ ,  $y(0) = 1$ . Odtud již můžeme postupně počítat počty  $x(t)$  a  $y(t)$  pro libovolné  $t = 1, 2, 3, \dots$  a z nich celkový počet párů  $z(t) = x(t) + y(t)$ . Výpočet je shrnut v tabulce 1.1. Výsledek 377 párů odpovídá výsledku v *Liber abaci*.<sup>2</sup>

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

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

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

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

Tabulka 1.2: Řešení Fibonacciovy úlohy o králících za předpokladu, že k rození dochází kdykoliv v průběhu měsíce a králíky sčítáme v pevně určený den měsíce, tj. používáme model (1.4).

který opět můžeme přepsat do vektorového tvaru

$$\begin{pmatrix} x_0 \\ x_1 \\ y \end{pmatrix} (t+1) = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 1 \\ 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_0 \\ x_1 \\ y \end{pmatrix} (t). \quad (1.4)$$

Při počátečních podmínkách  $x_0(0) = 0$ ,  $x_1(0) = 0$ ,  $y(0) = 1$  a označení celkového počtu párů jako  $z(t) = x_0(t) + x_1(t) + y(t)$ , dostaneme počty králíků, jak je uvedeno v tabulce 1.2. Výsledný počet párů králíků za rok je při této interpretaci téměř třikrát menší, než původní Fibonacciův výsledek.

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

Druhým závěrem je pozorování, že vývoj populace králíků můžeme popsat matematickým modelem (1.3) nebo (1.4), které jsou zvláštními případy obecného modelu ve tvaru

$$\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{A}\mathbf{n}(t); \quad (1.5)$$

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

Fibonacciův model je krásný matematicky, není ovšem příliš realistický biologicky. Králíci neumírají, dospívají v přesně určených časech, plodí přesně určený počet potomků v pravidelných intervalech. Fibonacci samozřejmě nepředstíral, že popisuje vývoj populace králíků, vytvořil jakousi umělou skutečnost — jeho králíci žijí a množí se na „místě ohrazeném zdí“. Myšlenka modelovat pomocí rovnice (1.5) vývoj populace rozdělené na několik disjunktních tříd, přičemž čas plyne v diskrétních krocích, je však velmi plodná.

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

V populaci probíhají tři procesy — rození (vznik nových jedinců), dospívání (maturace, přeměna juvenilního jedince na plodného) a umírání (nebo z jiného pohledu přežívání). Narození jedince, jeho přeměnu na plodného a jeho úmrtí považujeme za náhodné jevy. O umírání (přežívání) a dospívání budeme předpokládat, že se jedná o jevy stochasticky nezávislé. Označme

$\sigma_1$  ... pravděpodobnost, že juvenilní jedinec přežije jedno období,  
 $\sigma_2$  ... pravděpodobnost, že plodný jedinec přežije jedno období,  
 $\gamma$  ... pravděpodobnost, že juvenilní jedinec během období dospěje,  
 $\varphi$  ... střední počet potomků plodného jedince za jedno období.

O pravděpodobnostech přežití  $\sigma_1$  a  $\sigma_2$ , pravděpodobnosti maturace  $\gamma$  a fertilitě  $\varphi$  budeme předpokládat

$$0 < \sigma_1 < 1, \quad 0 \leq \sigma_2 < 1, \quad 0 < \gamma \leq 1, \quad 0 < \varphi; \quad (1.6)$$

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

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

$$n_1(t+1) = \sigma_1(1-\gamma)n_1(t) + \varphi n_2(t). \quad (1.7)$$

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

$$n_2(t+1) = \sigma_1\gamma n_1(t) + \sigma_2 n_2(t). \quad (1.8)$$

Tyto rovnice opět můžeme přepsat ve vektorovém (maticovém) tvaru

$$\mathbf{n}(t+1) = \begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \end{pmatrix} (t+1) = \begin{pmatrix} \sigma_1(1-\gamma) & \varphi \\ \sigma_1\gamma & \sigma_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \end{pmatrix} (t) = \mathbf{A}\mathbf{n}(t), \quad (1.9)$$

kde jsme označili

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

Poznamenejme ještě, že kdybychom připustili  $\sigma_1 = \sigma_2 = 1$  a položili  $\gamma = \varphi = 1$  (jedinci jistě přežívají, tj. neumírají, jistě během období dospějí a dospělí vždy vyprodukují právě jednoho potomka), dostaneme původní Fibonacciův model (1.3).

## Kapitola 2

# Konstrukce modelů

### 2.1 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.

#### 2.1.1 Zadehova teorie stavové proměnné

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

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

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

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

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

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

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

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

---

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

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

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

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

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

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

1. Odezva v časovém okamžiku  $t \in [t_0, t_1]$  je jednoznačně určena stavem a stimulem v tomto čase  $t$ , tj. existuje zobrazení  $G : X \times E \rightarrow R$  (stimulus-state-response function) takové, že

$$r(t) = G(x(t), e(t)). \quad (2.1)$$

2. Stav v nějakém časovém okamžiku je jednoznačně určen stavem v nějakém předchozím čase a stimuly, které objekt od té doby dostal, tj. existuje takové zobrazení  $F$  z množiny  $X \times 2^{\mathbb{R} \times E}$  do množiny  $X$ , že

$$x(t + \Delta t) = F(x(t), e_{[t, t + \Delta t]}). \quad (2.2)$$

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

Rovnice (2.2) pro neznámou funkci  $x$  spolu s počáteční podmínkou  $x(t_0) = x_0$  představuje model časového vývoje objektu  $\mathcal{O}$ . Základním problémem matematického modelování je tedy nalezení (nebo konstrukce) přechodové funkce  $F$ .

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

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

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

---

<sup>2</sup>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  $\mathbf{x} = \mathbf{x}(t)$ . Prvky matice  $A$  tedy závisí na stavu  $\mathbf{x}$  a čase  $t$ , tj.  $A = A(\mathbf{x}, t)$ . Při vhodné volbě časové jednotky lze dosáhnout toho, že  $\Delta t = 1$  a rovnici (2.2) lze zapsat ve tvaru

$$\mathbf{x}(t+1) = A(\mathbf{x}(t), t)\mathbf{x}(t). \quad (2.3)$$

Časová jednotka  $\Delta t$  se nazývá *projekční interval*, rovnice (2.3) se nazývá *projekční rovnice*.

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

### 2.1.2 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  $u : \overline{\mathbb{R}_+} \rightarrow \overline{\mathbb{R}_+}$ , přičemž  $u(a)$  vyjadřuje hustotu jedinců věku  $a$ , tj. takovou funkci, aby množství jedinců ve věku od  $a_1$  do  $a_2$  bylo rovno integrálu

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

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

Typickými stimuly působícími na populaci jsou rození, umírání, dospívání, migrace a podobně. Tyto stimuly jsou také projevy i-stavů. Je-li například i-stavem věk jedince, pak staří jedinci umírají s jinou pravděpodobností než mladí, v jistém věku jsou jedinci plodnější než ve stáří nebo bezprostředně po narození atd. Avšak u některých organismů plodnost nezávisí na věku, ale na velikosti (u rostlin, koryšů) 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 2.1: 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 2.1.

## 2.2 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  $j - 1 \leq a < j$ , 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

$$n_j(t+1) = P_{j-1}n_{j-1}(t), \quad j = 2, 3, \dots, k. \quad (2.4)$$

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.

$$n_1(t+1) = F_1 n_1(t) + F_2 n_2(t) + F_3 n_3(t) + \dots + F_{k-1} n_{k-1}(t) + F_k n_k(t). \quad (2.5)$$

Při označení

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

lze rovnice (2.4) a (2.5) zapsat v maticovém tvaru

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

tedy ve tvaru projekční rovnice (2.3). Matice  $\mathbf{A}$  se nazývá *Leslieho matice*.

## 2.3 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  $\ell$ -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

$$\mathbf{n} = \begin{pmatrix} \mathbf{n}^{(1)} \\ \mathbf{n}^{(2)} \\ \vdots \\ \mathbf{n}^{(p)} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} n_1^{(1)} \\ n_2^{(1)} \\ \vdots \\ n_s^{(1)} \\ n_1^{(2)} \\ n_2^{(2)} \\ \vdots \\ n_s^{(2)} \\ \vdots \\ n_1^{(p)} \\ n_2^{(p)} \\ \vdots \\ n_s^{(p)} \end{pmatrix} \quad \text{nebo vektorem } \mathbf{n} = \begin{pmatrix} \mathbf{n}_1 \\ \mathbf{n}_2 \\ \vdots \\ \mathbf{n}_s \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} n_1^{(1)} \\ n_1^{(2)} \\ \vdots \\ n_1^{(p)} \\ n_2^{(1)} \\ n_2^{(2)} \\ \vdots \\ n_2^{(p)} \\ \vdots \\ n_s^{(1)} \\ n_s^{(2)} \\ \vdots \\ n_s^{(p)} \end{pmatrix}. \quad (2.6)$$

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  $\ell$ -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  $\ell$ -té lokalitě bezprostředně po „demografické události“.

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

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

### 2.3.1 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 (2.6). Nechť „demografické události“ na každé z lokalit popisuje matice  $A = (a_{ij})$ . To znamená, že

$$\mathbf{m}^{(\ell)}(t) = A\mathbf{n}^{(\ell)}(t), \quad \text{neboli} \quad \begin{pmatrix} m_1^{(\ell)} \\ m_2^{(\ell)} \\ \vdots \\ m_s^{(\ell)} \end{pmatrix} (t) = A \begin{pmatrix} n_1^{(\ell)} \\ n_2^{(\ell)} \\ \vdots \\ n_s^{(\ell)} \end{pmatrix} (t), \quad \text{tj. } m_i^{(\ell)}(t) = \sum_{j=1}^s a_{ij}n_j^{(\ell)}(t) \quad (2.7)$$

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

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

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

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

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  $\ell$ -tou,  $\ell \neq j$ ; při tomto označení musí platit  $\sum_{\substack{\ell=1 \\ \ell \neq j}}^p k_{\ell j} \leq 1$  (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  $\ell$ -té je tedy podle předpokladu 4. rovna  $d_i k_{\ell j}$ . Položme  $k_{ii} = -1$  (s tímto označením je  $\sum_{i=1}^p k_{ij} \leq 0$ ) a

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

Při tomto označení je

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

Po „demografické události“ dojde během projekčního intervalu k „dispersní události“. Velikost  $n_i^{(\ell)}$  subpopulace tvořené jedinci  $i$ -tého stadia na  $\ell$ -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  $\ell$ -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  $\ell$ -tou lokalitu během projekčního intervalu imigrovali z ostatních lokalit (střední velikost takové subpopulace je  $\sum_{\substack{j=1 \\ j \neq \ell}}^p d_i k_{\ell j} m_i^{(j)}$ ). Tedy s využitím (2.7)

dostaneme

$$\begin{aligned} n_i^{(\ell)}(t+1) &= m_i^{(\ell)}(t) - d_i m_i^{(\ell)}(t) + \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq \ell}}^p d_i k_{\ell j} m_i^{(j)}(t) = m_i^{(\ell)}(t) + d_i \sum_{j=1}^p k_{\ell j} m_i^{(j)}(t) = \\ &= \sum_{q=1}^s a_{iq} n_q^{(\ell)}(t) + d_i \sum_{j=1}^p k_{\ell j} \sum_{q=1}^s a_{iq} n_q^{(j)}(t) = \sum_{j=1}^p k_{\ell j} \sum_{q=1}^s d_i a_{iq} n_q^{(j)}(t) + \sum_{q=1}^s a_{iq} n_q^{(\ell)}(t). \end{aligned} \quad (2.8)$$

Dále platí

$$\begin{aligned} (\mathbf{K} \otimes \mathbf{DA} + \mathbf{I} \otimes \mathbf{A})\mathbf{n}(t) &= \\ &= \begin{bmatrix} (k_{11}\mathbf{DA} & k_{12}\mathbf{DA} & \dots & k_{1p}\mathbf{DA}) \\ (k_{21}\mathbf{DA} & k_{22}\mathbf{DA} & \dots & k_{2p}\mathbf{DA}) \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ (k_{p1}\mathbf{DA} & k_{p2}\mathbf{DA} & \dots & k_{pp}\mathbf{DA}) \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} (\mathbf{A} & \mathbf{O} & \dots & \mathbf{O}) \\ (\mathbf{O} & \mathbf{A} & \dots & \mathbf{O}) \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ (\mathbf{O} & \mathbf{O} & \dots & \mathbf{A}) \end{bmatrix} \begin{pmatrix} \mathbf{n}^{(1)} \\ \mathbf{n}^{(2)} \\ \vdots \\ \mathbf{n}^{(p)} \end{pmatrix} (t) = \\ &= \begin{pmatrix} \sum_{j=1}^p k_{1j} \mathbf{DA} \mathbf{n}^{(j)}(t) + \mathbf{A} \mathbf{n}^{(1)}(t) \\ \sum_{j=1}^p k_{2j} \mathbf{DA} \mathbf{n}^{(j)}(t) + \mathbf{A} \mathbf{n}^{(2)}(t) \\ \vdots \\ \sum_{j=1}^p k_{pj} \mathbf{DA} \mathbf{n}^{(j)}(t) + \mathbf{A} \mathbf{n}^{(p)}(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \sum_{j=1}^p k_{1j} \sum_{q=1}^s d_1 a_{1q} n_q^{(j)}(t) + \sum_{q=1}^p a_{1q} n_q^{(1)}(t) \\ \sum_{j=1}^p k_{1j} \sum_{q=1}^s d_2 a_{2q} n_q^{(j)}(t) + \sum_{q=1}^p a_{2q} n_q^{(1)}(t) \\ \vdots \\ \sum_{j=1}^p k_{1j} \sum_{q=1}^s d_s a_{sq} n_q^{(j)}(t) + \sum_{q=1}^p a_{sq} n_q^{(1)}(t) \\ \sum_{j=1}^p k_{2j} \sum_{q=1}^s d_1 a_{1q} n_q^{(j)}(t) + \sum_{q=1}^p a_{1q} n_q^{(2)}(t) \\ \sum_{j=1}^p k_{2j} \sum_{q=1}^s d_2 a_{2q} n_q^{(j)}(t) + \sum_{q=1}^p a_{2q} n_q^{(2)}(t) \\ \vdots \\ \sum_{j=1}^p k_{2j} \sum_{q=1}^s d_s a_{sq} n_q^{(j)}(t) + \sum_{q=1}^p a_{sq} n_q^{(2)}(t) \\ \vdots \\ \sum_{j=1}^p k_{pj} \sum_{q=1}^s d_1 a_{1q} n_q^{(j)}(t) + \sum_{q=1}^p a_{1q} n_q^{(p)}(t) \\ \sum_{j=1}^p k_{pj} \sum_{q=1}^s d_2 a_{2q} n_q^{(j)}(t) + \sum_{q=1}^p a_{2q} n_q^{(p)}(t) \\ \vdots \\ \sum_{j=1}^p k_{pj} \sum_{q=1}^s d_s a_{sq} n_q^{(j)}(t) + \sum_{q=1}^p a_{sq} n_q^{(p)}(t) \end{pmatrix}. \end{aligned}$$

Porovnáním tohoto výsledku s (2.8) vidíme, že model difúze populace lze zapsat ve tvaru

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

nebo podrobněji

$$\begin{pmatrix} \mathbf{n}^{(1)} \\ \mathbf{n}^{(2)} \\ \vdots \\ \mathbf{n}^{(p)} \end{pmatrix} (t+1) = (\mathbf{K} \otimes \mathbf{DA} + \mathbf{I} \otimes \mathbf{A}) \begin{pmatrix} \mathbf{n}^{(1)} \\ \mathbf{n}^{(2)} \\ \vdots \\ \mathbf{n}^{(p)} \end{pmatrix} (t). \quad (2.9)$$

### 2.3.2 Obecnější model difúze

Pro popis struktury populace nyní zvolíme druhou z možností (2.6). Nebudeme požadovat splnění zjednodušujících předpokladů z oddílu 2.3.1 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  $\ell$ -tou. Označme tuto pravděpodobnost  $c_i^{(\ell j)}$ . Hodnota  $c_i^{(\ell \ell)}$  nyní vyjadřuje pravděpodobnost přežití a setrvání jedinců  $i$ -tého stadia na  $\ell$ -té lokalitě po „demografické události“. (Ve zjednodušené situaci z oddílu 2.3.1 je  $r = 1$ ,  $c_i^{(\ell \ell)} = 1 - d_i$  a  $c_i^{(\ell j)} = d_i k_{\ell j}$  pro  $j \neq \ell$ .)

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

$$m_i^{(\ell)} \left( t + \frac{1}{r} \right) = \sum_{j=1}^p c_i^{(\ell j)} m_i^{(j)}(t); \quad (2.10)$$

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

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

Rovnosti (2.10) můžeme nyní přepsat maticově:

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

celkem tedy

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

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

$$\mathbf{m} \left( t + \frac{q+1}{r} \right) = \mathbf{C} \mathbf{m} \left( t + \frac{q}{r} \right), \quad q = 0, 1, 2, \dots, r-2. \quad (2.11)$$

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

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

S využitím (2.11) odtud dostaneme

$$\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{C}\mathbf{m}\left(t + \frac{r-1}{r}\right) = \mathbf{C}^2\mathbf{m}\left(t + \frac{r-2}{r}\right) = \dots = \mathbf{C}^r\mathbf{m}(t). \quad (2.12)$$

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

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

matici popisující rození a přežívání na  $\ell$ -té lokalitě. Stejnou úvahou jako v případě rovnosti (2.7) odvodíme, že

$$m_i^{(\ell)}(t) = \sum_{j=1}^s a_{ij}^{(\ell)} n_j^{(\ell)}(t). \quad (2.13)$$

Tuto rovnost můžeme přepsat v maticovém tvaru

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

Označme nyní

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

Rovnosti (2.13) pro  $i = 1, 2, \dots, s$ ,  $\ell = 1, 2, \dots, p$  tedy můžeme zapsat ve tvaru

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



nebo stručně  $\mathbf{m}(t) = \mathbf{B}\mathbf{n}(t)$ . Odtud a z rovnosti (2.13) nyní dostaneme model difúze

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

nebo podrobněji

$$\begin{pmatrix} \mathbf{n}_1 \\ \mathbf{n}_2 \\ \vdots \\ \mathbf{n}_s \end{pmatrix} (t+1) = \mathbf{C}^r \mathbf{B} \begin{pmatrix} \mathbf{n}_1 \\ \mathbf{n}_2 \\ \vdots \\ \mathbf{n}_s \end{pmatrix} (t). \quad (2.14)$$

### 2.3.3 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. Necht' 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 popsáném v pododdílu 2.3.1 bude  $d_1 = 0$ , takže

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

Projekční matice je tedy tvaru

$$\begin{aligned} \mathbf{K} \otimes \mathbf{D} \mathbf{A} + \mathbf{I} \otimes \mathbf{A} &= \begin{pmatrix} -1 & k_{12} \\ k_{21} & -1 \end{pmatrix} \otimes \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ d_2 p_1 & 0 & 0 \\ 0 & d_3 p_2 & 0 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix} \otimes \begin{pmatrix} 0 & f_2 & f_3 \\ p_1 & 0 & 0 \\ 0 & p_2 & 0 \end{pmatrix} = \\ &= \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ -d_2 p_1 & 0 & 0 & k_{12} d_2 p_1 & 0 & 0 \\ 0 & -d_3 p_2 & 0 & 0 & k_{12} d_3 p_2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ k_{21} d_2 p_1 & 0 & 0 & -d_2 p_1 & 0 & 0 \\ 0 & k_{21} d_3 p_2 & 0 & 0 & -d_3 p_2 & 0 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 0 & f_2 & f_3 & 0 & 0 & 0 \\ p_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & p_2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & f_2 & f_3 \\ 0 & 0 & 0 & p_1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & p_2 & 0 \end{pmatrix} = \\ &= \begin{pmatrix} 0 & f_2 & f_3 & 0 & 0 & 0 \\ (1-d_1)p_1 & 0 & 0 & k_{12} d_2 p_1 & 0 & 0 \\ 0 & (1-d_3)p_2 & 0 & 0 & k_{12} d_3 p_2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & f_2 & f_3 \\ k_{21} d_2 p_1 & 0 & 0 & (1-d_2)p_1 & 0 & 0 \\ 0 & k_{21} d_3 p_2 & 0 & 0 & (1-d_3)p_2 & 0 \end{pmatrix}. \end{aligned}$$

Při označení

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

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

můžeme model (2.14) zapsat ve tvaru

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

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

V modelu popsaném v pododdílu 2.3.2 bude  $r = 1$ ,  $A^{(1)} = A^{(2)} = A$ ,  $c_1^{21} = c_1^{12} = 0$ ,  $c_1^{11} = c_1^{22} = 1$ ,  $c_2^{12} = d_2k_{12}$ ,  $c_2^{21} = d_2k_{21}$ ,  $c_2^{11} = c_2^{22} = 1 - d_2$ ,  $c_3^{12} = d_3k_{12}$ ,  $c_3^{21} = d_3k_{21}$ ,  $c_3^{11} = c_3^{22} = 1 - d_3$ , takže

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

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

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

$$C_1 = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}, \quad C_2 = \begin{pmatrix} 1-d_2 & d_2k_{12} \\ d_2k_{21} & 1-d_2 \end{pmatrix}, \quad C_3 = \begin{pmatrix} 1-d_3 & d_3k_{12} \\ k_{21}d_3 & 1-d_3 \end{pmatrix}$$

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

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

$$P_1 = \begin{pmatrix} (1-d_2)p_1 & d_2k_{12}p_1 \\ d_2k_{21}p_1 & (1-d_2)p_1 \end{pmatrix}, \quad P_2 = \begin{pmatrix} (1-d_3)p_2 & d_2k_{12}p_1 \\ d_3k_{21}p_2 & (1-d_3)p_2 \end{pmatrix}$$

můžeme model (2.14) zapsat ve tvaru

$$\begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{pmatrix} (t+1) = \begin{pmatrix} O & F_2 & F_3 \\ P_1 & O & O \\ O & P_2 & O \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{pmatrix} (t).$$

Maticе  $F_2$ , 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;  $(P_i)_{\ell j}$  je pravděpodobnost úspěšné migrace jedinců  $(i+1)$ -té věkové třídy migrujících z  $j$ -té lokality na  $\ell$ -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 (2.6) v pododdílech 2.3.1 a 2.3.2 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 3

# Modely s konstantní projekční maticí

### 3.1 Příklad — populace strukturovaná podle plodnosti

Maticový populační model  $\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{A}\mathbf{n}(t)$  je vlastně vektorová lineární diferenční rovnice neboli systém lineárních autonomních diferenčních rovnic. Její řešení ukážeme nejprve na jednoduchém příkladu — na modelu populace rozdělené na juvenilní a plodné jedince, tj. na rovnici (1.9), nebo rozepsané do složek (1.7) a (1.8). Místo podmínek (1.6) budeme uvažovat mírně slabší podmínky

$$0 < \sigma_1 \leq 1, \quad 0 \leq \sigma_2 \leq 1, \quad 0 < \gamma \leq 1, \quad 0 < \varphi, \quad (3.1)$$

abychom z úvah nevyloučili „klasické Fibonacciovy králíky“.

Z rovnice (1.7) vyjádříme

$$n_2(t) = \frac{1}{\varphi}(n_1(t+1) - \sigma_1(1-\gamma)n_1(t)) \quad (3.2)$$

a dosadíme do (1.8)

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

V rovnici (1.7) dosadíme  $t+1$  za  $t$  a dále do ní dosadíme z předchozí rovnosti:

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

První složka řešení systému (1.9) diferenčních rovnic prvního řádu je tedy řešením lineární diferenční rovnice druhého řádu

$$n_1(t+2) = (\sigma_1(1-\gamma) + \sigma_2)n_1(t+1) + (\varphi\sigma_1\gamma - (1-\gamma)\sigma_1\sigma_2)n_1(t). \quad (3.3)$$

Její charakteristickou rovnicí je kvadratická rovnice

$$\lambda^2 - (\sigma_1(1-\gamma) + \sigma_2)\lambda + ((1-\gamma)\sigma_1\sigma_2 - \varphi\sigma_1\gamma) = 0, \quad (3.4)$$

která má diskriminant

$$D = (\sigma_1(1 - \gamma) + \sigma_2)^2 - 4((1 - \gamma)\sigma_1\sigma_2 - \varphi\sigma_1\gamma) = (\sigma_1(1 - \gamma) - \sigma_2)^2 + 4\varphi\sigma_1\gamma. \quad (3.5)$$

Vzhledem k předpokladům (3.1) je  $D > (\sigma_1(1 - \gamma) - \sigma_2)^2 \geq 0$ , takže charakteristická rovnice (3.4) má dva reálné různé kořeny

$$\lambda_1 = \frac{\sigma_1(1 - \gamma) + \sigma_2 + \sqrt{D}}{2}, \quad \lambda_2 = \frac{\sigma_1(1 - \gamma) + \sigma_2 - \sqrt{D}}{2}. \quad (3.6)$$

Kořeny  $\lambda_1$  a  $\lambda_2$  zřejmě splňují nerovnosti

$$\lambda_1 > 0, \quad \lambda_1 \geq |\lambda_2|, \quad \lambda_1 - \lambda_2 > 0. \quad (3.7)$$

Poznamenejme, že rovnost  $\lambda_1 = |\lambda_2|$ , tj.  $\lambda_1 = -\lambda_2$  nastane právě tehdy, když  $\sigma_1(1 - \gamma) = -\sigma_2$ , tedy vzhledem k (3.1) právě tehdy, když  $\sigma_2 = 0$  a  $\gamma = 1$ . Lineární diferenciální rovnice druhého řádu (rekurentní formule) (3.3) má obecné řešení

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

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

$$n_1(0) \geq 0, \quad n_2(0) \geq 0, \quad n_1(0) + n_2(0) > 0. \quad (3.8)$$

Z rovnosti (3.2) dostaneme  $n_1(1) = \sigma_1(1 - \gamma)n_1(0) + \varphi n_2(0)$ . Známe tedy hodnoty  $n_1(0)$  a  $n_1(1)$ , které musí splňovat rovnosti

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

Řešením tohoto systému rovnic pro neznámé parametry  $a$ ,  $b$  je

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

takže

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

Druhou složku řešení systému (1.9) dostaneme dosazením vypočítané první složky do rovnosti (3.2):

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

Řešení systému (1.9) tedy je

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

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

kde  $\lambda_1$  a  $\lambda_2$  jsou dány rovnostmi (3.5) a (3.6). Řešení systému (1.9) lze také stručně zapsat ve tvaru

$$\mathbf{n}(t) = \alpha \lambda_1^t \mathbf{w}^{(1)} + \beta \lambda_2^t \mathbf{w}^{(2)} = \lambda_1^t \left( \alpha \mathbf{w}^{(1)} + \beta \left( \frac{\lambda_2}{\lambda_1} \right)^t \mathbf{w}^{(2)} \right), \quad (3.9)$$

kde

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

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

Přímým výpočtem můžeme ověřit, že  $\lambda_1, \lambda_2$  jsou vlastními hodnotami matice  $\mathbf{A}$  a vektory  $\mathbf{w}^{(1)}, \mathbf{w}^{(2)}$  jsou příslušné vlastní vektory. Z rovností (3.5), (3.6) a nerovností (3.1) dostaneme

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

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

Z těchto nerovností plyne

$$w_1^{(1)} > 0, \quad w_2^{(1)} > 0, \quad w_1^{(2)} > 0, \quad w_2^{(2)} < 0. \quad (3.10)$$

Ze druhé z nich spolu s nerovnostmi (3.7) a (3.8) plyne

$$\alpha > 0. \quad (3.11)$$

Z vyjádření řešení (3.9) dostaneme

$$\frac{1}{\lambda_1^t} \mathbf{n}(t) - \alpha \mathbf{w}^{(1)} = \beta \left( \frac{\lambda_2}{\lambda_1} \right)^t \mathbf{w}^{(2)}. \quad (3.12)$$

Označme dále

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

poměr velikostí složek populace (daných rovností (3.9)) v čase  $t$ . Nerovnosti (3.7), (3.10) a (3.11) ukazují, že veličina  $q(t)$  je definována korektně.

Nechť  $\lambda_1 \neq |\lambda_2|$ , tj.  $\sigma_2 > 0$  nebo  $\gamma = 1$ . Podle nerovností (3.7) je  $\lambda_1 > |\lambda_2|$  a tedy

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

V tomto případě je

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \left( \frac{1}{\lambda_1^t} \mathbf{n}(t) - \alpha \mathbf{w}^{(1)} \right) = 0, \quad (3.13)$$

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

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

Pokud navíc  $\lambda_2 = 0$ , což podle (3.5) a (3.6) nastane právě tehdy, když  $\sigma_2(1 - \gamma) = \varphi\gamma$ , pak

$$\mathbf{n}(t) = \alpha \lambda_1^t \mathbf{w}^{(1)} \quad \text{pro } t = 1, 2, 3, \dots \quad (3.14)$$

a

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

Je-li  $\lambda_1 = |\lambda_2|$ , tj.  $\lambda_1 = -\lambda_2$  podle (3.7), pak  $\frac{\lambda_1}{\lambda_2} = -1$ , takže

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

Dále

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

Pro velikost vektoru na pravé straně této rovnosti vzhledem k (3.10) platí

$$\left\| \frac{1}{\lambda_1^t} \mathbf{n}(t) - \alpha \mathbf{w}^{(1)} \right\|_1 = \beta \left\| \mathbf{w}^{(2)} \right\|_1 = \beta (w_1^{(2)} - w_2^{(2)}). \quad (3.15)$$

Velikost vektoru  $\mathbf{n}(t)$  řešení rovnice (1.9) tedy v každém případě podle rovností (3.13), (3.14) a (3.15) splňuje asymptotickou rovnost

$$\|\mathbf{n}(t)\|_1 = O(\lambda_1^t); \quad (3.16)$$

velikost populace se „po dostatečně dlouhém vývoji chová jako geometrická posloupnost s kvocientem  $\lambda_1$ “.

Dosud provedené výpočty můžeme shrnout:

- Matice  $\mathbf{A}$  v rovnici (1.9) má dvě reálné různé vlastní hodnoty  $\lambda_1, \lambda_2$  takové, že

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

- Vlastní vektor  $\mathbf{w}^{(1)}$  příslušný k vlastní hodnotě  $\lambda_1$  má obě složky kladné.
- Řešení rovnice (1.9) je dáno formulí (3.9). Přitom  $\mathbf{w}^{(1)}$  a  $\mathbf{w}^{(2)}$  jsou vlastní vektory příslušné k vlastním hodnotám  $\lambda_1$  a  $\lambda_2$  matice  $\mathbf{A}$ , parametry  $\alpha > 0$  a  $\beta$  závisí na počátečních podmínkách  $n_1(0), n_2(0)$ .



- Řešení  $\mathbf{n}(t)$  rovnice (1.9) je asymptoticky ekvivalentní s geometrickou posloupností s kvocientem  $\lambda_1$ .
- Pokud  $\lambda_1 > |\lambda_2|$ , pak poměr složek vektoru řešení  $\mathbf{n}(t)$  konverguje k poměru složek vlastního vektoru  $\mathbf{w}^{(1)}$  příslušného k vlastní hodnotě  $\lambda_1$ .  
Pokud  $\lambda_1 = -\lambda_2$ , pak poměr složek vektoru řešení  $\mathbf{n}(t)$  se periodicky mění, perioda je rovna 2.

Kladná vlastní hodnota  $\lambda_1$  matice  $A$  (dominantní vlastní hodnota) tedy představuje růstový koeficient populace. V případě populace iteroparní ( $\sigma_2 > 0$ ) nebo populace se zpožděným dospíváním ( $\gamma < 1$ ) se poměr velikostí jednotlivých tříd v průběhu vývoje ustálí; složky normovaného vlastního vektoru příslušného k dominantní vlastní hodnotě, tj. vektoru

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

představují relativní zastoupení jednotlivých tříd, tedy stabilizovanou strukturu populace.

Výsledky lze také ilustrovat několika konkrétními případy. Za jednotku času (délku projekčního intervalu) zvolíme dobu potřebnou k „vyprodukování“ jednoho potomka. Bude tedy  $\varphi = 1$ . Za počáteční hodnoty zvolíme  $n_1(0) = 0$ ,  $n_2(0) = 1$ , tedy stejně jako v případě Fibonacciových králíků 1.1 začínáme s jedním plodným párem. Platí tedy

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

a řešení je tvaru

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

kde

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

Výsledky pro několik zvolených hodnot parametrů jsou shrnuty v tabulce 3.1. Vidíme, že celková velikost populace může neomezeně růst, klesat k nule (populace vymírá), konvergovat k nějaké hodnotě, případně této hodnoty bezprostředně dosáhnout. V případě, že populace není semelparní s bezprostředním dospíváním, struktura populace (relativní zastoupení jednotlivých složek) konverguje k nějaké hodnotě; k této hodnotě struktura konverguje monotónně nebo s tlumenými oscilacemi, případně jí dosáhne hned v prvním časovém kroku.

### 3.2 Perronova-Frobeniova teorie

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

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

$\sigma_1$	$\sigma_2$	$\gamma$	A	$\lambda_1$	$\lambda_2$	$\mathbf{n}(t)$	$\lim_{t \rightarrow \infty} \ \mathbf{n}(t)\ _1$	$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{n_1(t)}{n_2(t)}$	abundances	structure
1	1	1	$\begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 1 \end{pmatrix}$	$\frac{1+\sqrt{5}}{2}$	$\frac{1-\sqrt{5}}{2}$	$n_1(t) = \frac{\sqrt{5}}{5} \left( \left( \frac{1+\sqrt{5}}{2} \right)^t - \left( \frac{1-\sqrt{5}}{2} \right)^t \right)$ $n_2(t) = \frac{\sqrt{5}}{5} \left( \left( \frac{1+\sqrt{5}}{2} \right)^{t+1} - \left( \frac{1-\sqrt{5}}{2} \right)^{t+1} \right)$	$\infty$	$\frac{\sqrt{5}-1}{2}$		
$\frac{2}{3}$	$\frac{2}{3}$	1	$\begin{pmatrix} 0 & 1 \\ \frac{2}{3} & \frac{2}{3} \end{pmatrix}$	$\frac{2}{3}$	$\frac{2}{3}$	$n_1(t) = \left( \frac{2}{3} \right)^{t-1} (2^t - 1)$ $n_2(t) = \left( \frac{2}{3} \right)^t (2^{t+1} - 1)$	$\infty$	$\frac{3}{4}$		
$\frac{1}{3}$	$\frac{2}{3}$	$\frac{1}{3}$	$\begin{pmatrix} \frac{2}{3} & 1 \\ \frac{1}{3} & \frac{2}{3} \end{pmatrix}$	1	$\frac{1}{3}$	$n_1(t) = \frac{2}{3} \left( 1 - \left( \frac{1}{3} \right)^t \right)$ $n_2(t) = \frac{1}{3} \left( 1 + \left( \frac{1}{3} \right)^t \right)$	2	3		
$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{3}$	$\begin{pmatrix} \frac{1}{4} & 1 \\ \frac{1}{4} & \frac{1}{4} \end{pmatrix}$	1	0	$n_1(t) = \begin{cases} 0, & t = 0 \\ 1, & t \geq 1 \end{cases}$ $n_2(t) = \begin{cases} 1, & t = 0 \\ \frac{1}{2}, & t \geq 1 \end{cases}$	$\frac{1}{3}$	2		
$\frac{2}{5}$	$\frac{1}{5}$	1	$\begin{pmatrix} 0 & 1 \\ \frac{2}{5} & \frac{1}{5} \end{pmatrix}$	1	$-\frac{2}{5}$	$n_1(t) = \frac{5}{17} \left( 1 - \left( -\frac{2}{5} \right)^t \right)$ $n_2(t) = \frac{5}{17} \left( 1 - \left( -\frac{2}{5} \right)^{t+1} \right)$	$\frac{5}{17}$	1		
1	0	1	$\begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 0 \end{pmatrix}$	1	-1	$n_1(t) = \frac{1}{2} (1 - (-1)^t)$ $n_2(t) = \frac{1}{2} (1 + (-1)^t)$	1	neexistuje		
$\frac{2}{3}$	0	1	$\begin{pmatrix} 0 & 1 \\ \frac{2}{3} & 0 \end{pmatrix}$	$\frac{2\sqrt{2}}{3}$	$-\frac{2\sqrt{2}}{3}$	$n_1(t) = \frac{\sqrt{2}}{4} \left( \frac{2\sqrt{2}}{3} \right)^t (1 - (-1)^t)$ $n_2(t) = \frac{\sqrt{2}}{4} \left( \frac{2\sqrt{2}}{3} \right)^{t+1} (1 + (-1)^t)$	0	neexistuje		

Tabulka 3.1: Speciální případy modelu (1.9) a jejich řešení. Ve všech modelech jsou počáteční podmínky  $n_1(0) = 0$ ,  $n_2(0) = 1$  a plodnost  $\varphi = 1$ . Graf nalevo zobrazuje průběh velikostí složek populace; velikost skupiny juvenilních jedinců  $n_1$  je vyznačena zeleně, velikost skupiny plodných jedinců  $n_2$  je vyznačena červeně. Graf napravo zobrazuje vývoj relativního zastoupení jednotlivých složek populace; juvenilní zeleně, plodná červeně.

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

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

a podobně.

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

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

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

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

**Definice 2.** Nezáporná matice  $\mathbf{A}$  se nazývá

- *primitivní*, pokud  $(\exists k \in \mathbb{N}) \mathbf{A}^k > \mathbf{0}$ ,
- *imprimitivní*, pokud není primitivní, tj.  $(\forall k \in \mathbb{N}) (\exists i, j) (\mathbf{A}^k)_{ij} = 0$ ,
- *reducibilní*, pokud  $(\exists i, j) (\forall k \in \mathbb{N}) (\mathbf{A}^k)_{ij} = 0$ ,
- *ireducibilní*, pokud není reducibilní, tj.  $(\forall i, j) (\exists k \in \mathbb{N}) (\mathbf{A}^k)_{ij} > 0$ .

*Poznámka 1.* Přímo z definice plyne, že každá primitivní matice je ireducibilní a každá reducibilní matice je imprimitivní. Třídu nezáporných matic lze tedy rozložit na tři disjunktní části: matice reducibilní, matice primitivní a matice současně ireducibilní a imprimitivní.

**Tvrzení 1.** Je-li  $\mathbf{A} \geq \mathbf{0}$  a  $\mathbf{v} \geq \mathbf{w}$  pak  $\mathbf{A}\mathbf{v} \geq \mathbf{A}\mathbf{w}$ .

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

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

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

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

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

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

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

**Tvrzení 4.** Nechť matice  $A$  splňuje předpoklady

- (i)  $A \geq 0$ ,  $A \neq 0$ ;
- (ii) existuje číslo  $\lambda \in \mathbb{R}$  a vektor  $\mathbf{u}$  tak, že  $A^T \mathbf{u} = \lambda \mathbf{u}$ ,  $\mathbf{u} > 0$  (vektor  $u$  je vlastní vektor matice  $A^T$  příslušný k vlastní hodnotě  $\lambda$ , který má všechny složky kladné);
- (iii) existuje číslo  $\mu \in \mathbb{R}$  a vektor  $\mathbf{v}$  tak, že  $\mathbf{A}\mathbf{v} = \mu \mathbf{v}$ ,  $\mathbf{v} \geq 0$ ,  $\mathbf{v} \neq 0$  (vektor  $v$  je vlastní vektor matice  $A$  příslušný k vlastní hodnotě  $\mu$ , který má všechny složky nezáporné a alespoň jednu kladnou).

Pak  $\mu = \lambda$ .

*Důkaz.* Platí

$$\lambda \mathbf{u}^T \mathbf{v} = (\mathbf{A}^T \mathbf{u})^T \mathbf{v} = \mathbf{u}^T \mathbf{A}\mathbf{v} = \mathbf{u}^T \mu \mathbf{v} = \mu \mathbf{u}^T \mathbf{v}.$$

Z kladnosti vektoru  $\mathbf{u}$  a z nezápornosti a nenulovosti vektoru  $\mathbf{v}$  plyne  $\mathbf{u}^T \mathbf{v} > 0$ . Výraz  $\mathbf{u}^T \mathbf{v}$  lze tedy v poslední rovnosti vykrátit, takže  $\lambda = \mu$ .  $\square$

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

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

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

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

$$w_j - \alpha v_j \geq 0, \quad w_i - \alpha v_i = 0, \quad (3.17)$$

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

Dále platí

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

To znamená, že vektor  $\mathbf{w} - \alpha \mathbf{v}$  je buď vlastním vektorem příslušným k vlastní hodnotě  $\lambda$ , nebo platí  $\mathbf{w} - \alpha \mathbf{v} = \mathbf{o}$ . Nezáporný vlastní vektor je podle tvrzení 2 kladný a podle (3.17) má vektor  $\mathbf{w} - \alpha \mathbf{v}$  alespoň jednu složku nulovou, nemůže tedy být vlastním vektorem. Nastává tedy druhá z vylučujících se možností,  $\mathbf{w} - \alpha \mathbf{v} = \mathbf{o}$ .  $\square$

**Tvrzení 6.** Nechť  $A \geq 0$ ,  $\mathbf{w}$  je vlastní vektor příslušný k vlastní hodnotě  $\lambda$ . Pak

$$(A|\mathbf{w}|)_i = \sum_{j=1}^n a_{ij} |w_j| = \sum_{j=1}^n |a_{ij} w_j| \geq \left| \sum_{j=1}^n a_{ij} w_j \right| = |(\mathbf{A}\mathbf{w})_i| = |(\lambda \mathbf{w})_i| = |\lambda| |w_i|, \quad (3.18)$$

tj.  $A|\mathbf{w}| \geq |\lambda| |\mathbf{w}|$ .

*Důkaz.* Nerovnost je trojúhelníková. □

**Tvrzení 7.** Necht'  $A \geq 0$ . Pak množina

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

je neprázdná a shora omezená.

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

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

takže  $0 \in S_A$ ,  $S_A \neq \emptyset$ .

Buď  $c \in S_A$  a  $\mathbf{v}^{(c)}$  příslušný vektor, který existuje podle definice množiny  $S_A$ . Necht'  $i$  je takový index, že  $v_i^{(c)} = \max \{v_1^{(c)}, v_2^{(c)}, \dots, v_n^{(c)}\}$ . Pak je  $v_i^{(c)} > 0$  a

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

tedy

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

a  $c$  je horní závora množiny  $S_A$ . □

**Tvrzení 8.** Necht'  $A \geq 0$ ,  $S_A$  je množina zavedená v tvrzení 7 a  $\lambda_1 = \sup S_A$ . Pak pro každý vektor  $\mathbf{w}$  platí  $A|\mathbf{w}| \leq \lambda_1|\mathbf{w}|$ .

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

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

Pak je  $\varepsilon > 0$  a

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

Položíme-li

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

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

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

takže  $\lambda_1 + \varepsilon \in S_A$ , což je ve sporu s definicí suprema. □

**Tvrzení 9.** Nechť  $A \geq 0$ . Pro každou její vlastní hodnotu  $\lambda$  platí  $|\lambda| \leq \lambda_1 = \sup S_A$ .

*Důkaz.* Buď  $\lambda$  vlastní hodnota matice  $A$  a  $\mathbf{w}$  příslušný vlastní vektor. Podle tvrzení 6 a 8 je  $|\lambda|\|\mathbf{w}\| \leq A\|\mathbf{w}\| \leq \lambda_1\|\mathbf{w}\|$ . Poněvadž  $\mathbf{w}$  jakožto vlastní vektor je nenulový, existuje index  $i$  takový, že  $w_i > 0$ . Z předchozí nerovnosti nyní dostaneme  $|\lambda|w_i \leq \lambda_1 w_i$  a z toho dále plyne, že  $|\lambda| \leq \lambda_1$ .  $\square$

**Tvrzení 10.** Nechť  $A \geq 0$  a  $\lambda_1 = \sup S_A$ . Pak  $\lambda_1 \geq 0$ ,  $\lambda_1$  je vlastní hodnotou matice  $A$  a příslušný vlastní vektor  $\mathbf{v} \geq 0$ .

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

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

takže množina  $M$  je ohraničená.

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

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

Poněvadž  $w_i^{(k)} \geq 0$ , je také  $v_i \geq 0$ , tj.  $\mathbf{v} \geq 0$ . Z toho, že zobrazení  $F : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}$  dané předpisem  $F(\mathbf{u}) = \|\mathbf{u}\|$  je spojité, plyne podle Heineovy podmínky  $F\left(\lim_{k \rightarrow \infty} \mathbf{w}^{(k)}\right) = \lim_{k \rightarrow \infty} F(\mathbf{w}^{(k)})$ , tj.  $\|\mathbf{v}\| = \lim_{k \rightarrow \infty} \|\mathbf{w}^{(k)}\| = 1$ . Celkem tedy dostáváme, že  $\mathbf{v} \in M$ . Množina  $M$  s konvergentní posloupností obsahuje i její limitu, takže tato množina je také uzavřená.

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

$$\mathbf{v}^{(c_k)} \geq 0, \quad \|\mathbf{v}^{(c_k)}\| = 1 \quad (3.19)$$

a

$$A\mathbf{v}^{(c_k)} \geq c_k \mathbf{v}^{(c_k)}. \quad (3.20)$$

Relace (3.19) říkají, že všechny vektory  $\mathbf{v}^{(c_k)}$  jsou prvky množiny  $M$ . Z její kompaktnosti plyne, že existuje posloupnost  $\{\mathbf{v}^{(c_{k_l})}\}_{l=1}^{\infty}$  vybraná z posloupnosti vektorů  $\{\mathbf{v}^{(c_k)}\}_{k=1}^{\infty}$  taková, že  $\lim_{l \rightarrow \infty} \mathbf{v}^{(c_{k_l})} = \mathbf{v} \in M$ . Z první relace (3.19) dále plyne  $\mathbf{v} \geq 0$ , tj.  $|\mathbf{v}| = \mathbf{v}$ .

Z (3.20) plyne

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

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

$$A\mathbf{v} \geq \lambda_1 \mathbf{v}.$$

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

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

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

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

Poněvadž matice  $A$  je primitivní, existuje  $k \in \mathbb{N}$  takové, že  $A^k > 0$ . Úvahy lze zopakovat pro matici  $A^k$  a její vlastní hodnoty  $\lambda_1^k$ . Tím se ukáže, že matice  $A^k$  splňuje předpoklady tvrzení 5. Jsou-li nyní  $\mathbf{v}^{(1)}$  a  $\mathbf{v}^{(2)}$  dva vlastní vektory matice  $A$  příslušné k vlastní hodnotě  $\lambda_1$ , platí

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

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

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

$$A|\mathbf{w}| = \lambda_1 |\mathbf{w}|. \quad (3.21)$$

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

$$|\mathbf{w}| > 0. \quad (3.22)$$

Dále pro libovolný index  $i$  platí

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

V trojúhelníkové nerovnosti tedy nastává rovnost, což znamená, že argumenty všech sčítanců jsou stejné,  $\arg(a_{ij} |w_j|) = \arg a_{ij} w_j$  pro všechny indexy  $j$ . Protože  $a_{ij} \in \mathbb{R}$ ,  $a_{ij} \geq 0$ , tj.  $\arg(a_{ij} |w_j|) = 0$ , je také  $\arg a_{ij} w_j = 0$ , tj.  $w_j \in \mathbb{R}$  a  $w_j \geq 0$ . Dále  $|w_j| = w_j$ ,  $|\mathbf{w}| = \mathbf{w}$ . Vzhledem k (3.22) je  $w_j > 0$ . Nyní s využitím (3.21) dostaneme

$$\lambda w_j = (\lambda \mathbf{w})_j = (A\mathbf{w})_j = (A|\mathbf{w}|)_j = (\lambda_1 |\mathbf{w}|)_j = (\lambda_1 \mathbf{w})_j = \lambda_1 w_j,$$

takže  $\lambda = \lambda_1$ . □

**Tvrzení 12.** Nechť  $A \geq 0$ ,  $\lambda_1, \lambda$  jsou její vlastní hodnoty takové, že  $\lambda_1 = \sup S_A$  a  $|\lambda| = \lambda_1$ ,  $\arg \lambda = \varphi$ , tj.  $\lambda = e^{i\varphi} \lambda_1$ . Pak existují čísla  $\vartheta_1, \vartheta_2, \dots, \vartheta_n \in \mathbb{R}$ , že  $A = e^{i\varphi} D A D^{-1}$ , kde  $D = \text{diag}(e^{i\vartheta_1}, e^{i\vartheta_2}, \dots, e^{i\vartheta_n})$ .

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

$$A|\mathbf{w}| = \lambda_1 |\mathbf{w}|. \quad (3.23)$$

Položme

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

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

$$AD|\mathbf{w}| = A\mathbf{w} = \lambda\mathbf{w} = e^{i\varphi}\lambda_1\mathbf{w} = e^{i\varphi}\lambda_1D|\mathbf{w}|,$$

tedy

$$\begin{aligned} e^{i\varphi}\lambda_1D|\mathbf{w}| &= AD|\mathbf{w}|, \\ e^{i\varphi}\lambda_1|\mathbf{w}| &= D^{-1}AD|\mathbf{w}| \end{aligned}$$

a s využitím (3.23)  $A|\mathbf{w}| = e^{-i\varphi}D^{-1}AD|\mathbf{w}|$ . Položme  $C = e^{-i\varphi}D^{-1}AD$ . Pak  $A|\mathbf{w}| = C|\mathbf{w}|$ . Poněvadž  $A|\mathbf{w}| \geq 0$ , je také  $C|\mathbf{w}| \geq 0$ , tedy  $C|\mathbf{w}| = |C|\mathbf{w}|$ . Celkem s využitím trojúhelníkové nerovnosti dostaneme

$$A|\mathbf{w}| = C|\mathbf{w}| = |C|\mathbf{w}| \leq |C||\mathbf{w}| = A|\mathbf{w}|.$$

V trojúhelníkové nerovnosti nastává rovnost

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

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

**Tvrzení 13.** Necht  $A \geq 0$ ,  $\lambda_1 = \sup S_A$ ,  $\lambda_2, \dots, \lambda_d$  jsou všechny její různé vlastní hodnoty takové, že  $\lambda_1 = |\lambda_2| = |\lambda_3| = \dots = |\lambda_d|$ ,  $0 = \text{Arg} \lambda_1 < \text{Arg} \lambda_2 < \dots < \text{Arg} \lambda_d$ . Pak  $\lambda_j = e^{2\pi i(j-1)/d}\lambda_1$  a  $\dim(\ker(A - \lambda_j I)) = \dim(\ker(A - \lambda_1 I))$ ,  $j = 1, 2, \dots, d$ .

*Důkaz.* Označme  $\varphi_j = \text{Arg} \lambda_j$ , tj.  $\lambda_j = e^{i\varphi_j}\lambda_1$ ,  $j = 1, 2, \dots, d$ . Nejprve si všimneme několika jednoduchých faktů:

- (i) Z tvrzení 12 plyne, že k vlastní hodnotě  $\lambda_j$  existuje regulární diagonální matice  $D_j$  taková, že  $A = e^{i\varphi_j}D_jAD_j^{-1}$ .
- (ii) Matice  $A$  a  $D_jAD_j^{-1}$  mají stejné vlastní hodnoty. Je-li totiž  $\lambda$  vlastní hodnotou matice  $A$  pak matice  $S = A - \lambda I$  je singulární a tedy také matice  $D_jSD_j^{-1} = D_jAD_j^{-1} - \lambda I$  je singulární, což znamená, že  $\lambda$  je také vlastní hodnotou matice  $D_jAD_j^{-1}$ . Podobně nahlédneme, že libovolná vlastní hodnota matice  $D_jAD_j^{-1}$  je také vlastní hodnotou matice  $A$ .
- (iii)  $\lambda$  je vlastní hodnotou matice  $A$  právě tehdy, když  $e^{-i\varphi_j}\lambda$  je vlastní hodnotou matice  $e^{-i\varphi_j}A$ , neboť matice  $A - \lambda I$  a  $e^{-i\varphi_j}(A - \lambda I) = e^{-i\varphi_j}A - e^{-i\varphi_j}\lambda I$  jsou současně singulární nebo regulární.
- (iv) Je-li  $\lambda_j$  vlastní hodnotou matice  $A$ , pak  $\overline{\lambda_j}$  je také vlastní hodnotou matice  $A$ , neboť matice  $A$  je reálná. Odtud dále plyne, že  $\overline{\lambda_j} = \lambda_k$  pro nějaké  $k \in \{1, 2, \dots, d\}$ , tj.  $\varphi_j + \varphi_k = 2\pi$ , neboť  $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_d$  jsou všechny vlastní hodnoty stejného modulu.



Je-li  $d = 1$ , je tvrzení triviální. Je-li  $d = 2$ , pak  $\lambda_2 \in \mathbb{R}$  — kdyby totiž  $\lambda_2$  měla nenulovou imaginární část, pak by také  $\overline{\lambda_2}$  byla vlastní hodnotou různou od  $\lambda_2$  i  $\lambda_1$ , což by bylo ve sporu s předpokladem, že  $\lambda_1, \lambda_2$  jsou všechny vlastní hodnoty stejného modulu. To znamená, že  $\varphi_2 = \pi$ .

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

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

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

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

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

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

$$\mathbf{A}\mathbf{v} = \lambda_1\mathbf{v}$$

plyne rovnost

$$\mathbf{A}(e^{i\varphi_j}\mathbf{v}) = \lambda_j\mathbf{v}.$$

Jsou-li tedy  $\mathbf{v}^{(1)}, \mathbf{v}^{(2)}, \dots, \mathbf{v}^{(l)}$  lineárně nezávislé vlastní vektory matice  $\mathbf{A}$  příslušné k vlastní hodnotě  $\lambda_1$ , pak  $e^{i\varphi_j}\mathbf{v}^{(1)}, e^{i\varphi_j}\mathbf{v}^{(2)}, \dots, e^{i\varphi_j}\mathbf{v}^{(l)}$  jsou vlastní vektory matice  $\mathbf{A}$  příslušné k vlastní hodnotě  $\lambda_j$ , které jsou lineárně nezávislé. To znamená, že

$$\dim(\ker(\mathbf{A} - \lambda_1\mathbf{I})) \leq \dim(\ker(\mathbf{A} - \lambda_j\mathbf{I})).$$

Analogicky z toho, že rovnost  $\mathbf{A}\mathbf{w} = \lambda_j\mathbf{w}$  implikuje rovnost  $\mathbf{A}(e^{-i\varphi_j}\mathbf{w}) = \lambda_1\mathbf{w}$ , odvodíme nerovnost  $\dim(\ker(\mathbf{A} - \lambda_j\mathbf{I})) \leq \dim(\ker(\mathbf{A} - \lambda_1\mathbf{I}))$ . Celkem tedy dostaneme, že platí rovnost  $\dim(\ker(\mathbf{A} - \lambda_1\mathbf{I})) = \dim(\ker(\mathbf{A} - \lambda_j\mathbf{I}))$ .  $\square$

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

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

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

což je spor s ireducibilitou.

Položme

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

Pak  $c > 0$  a

$$(\mathbf{A}\mathbf{v}^{(c)})_i = \frac{1}{\sqrt{n}} \sum_{j=1}^n a_{ij} \geq \frac{1}{\sqrt{n}}c = c(\mathbf{v}^{(c)})_i,$$

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

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

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

a pro libovolný vlastní vektor  $\mathbf{v}$  matice  $\mathbf{A}$  příslušný k vlastní hodnotě  $\lambda_1$  platí

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

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

$$\dim(\ker(\mathbf{A} - \lambda_1 \mathbf{I})) \geq 1.$$

Z uvedeného výpočtu dále plyne, že

$$\ker(\mathbf{A} - \lambda_1 \mathbf{I}) \subseteq \ker((\mathbf{I} + \mathbf{A})^m - (1 + \lambda_1)^m \mathbf{I}).$$

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

$$\dim(\ker(\mathbf{A} - \lambda_1 \mathbf{I})) \leq 1.$$

□

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

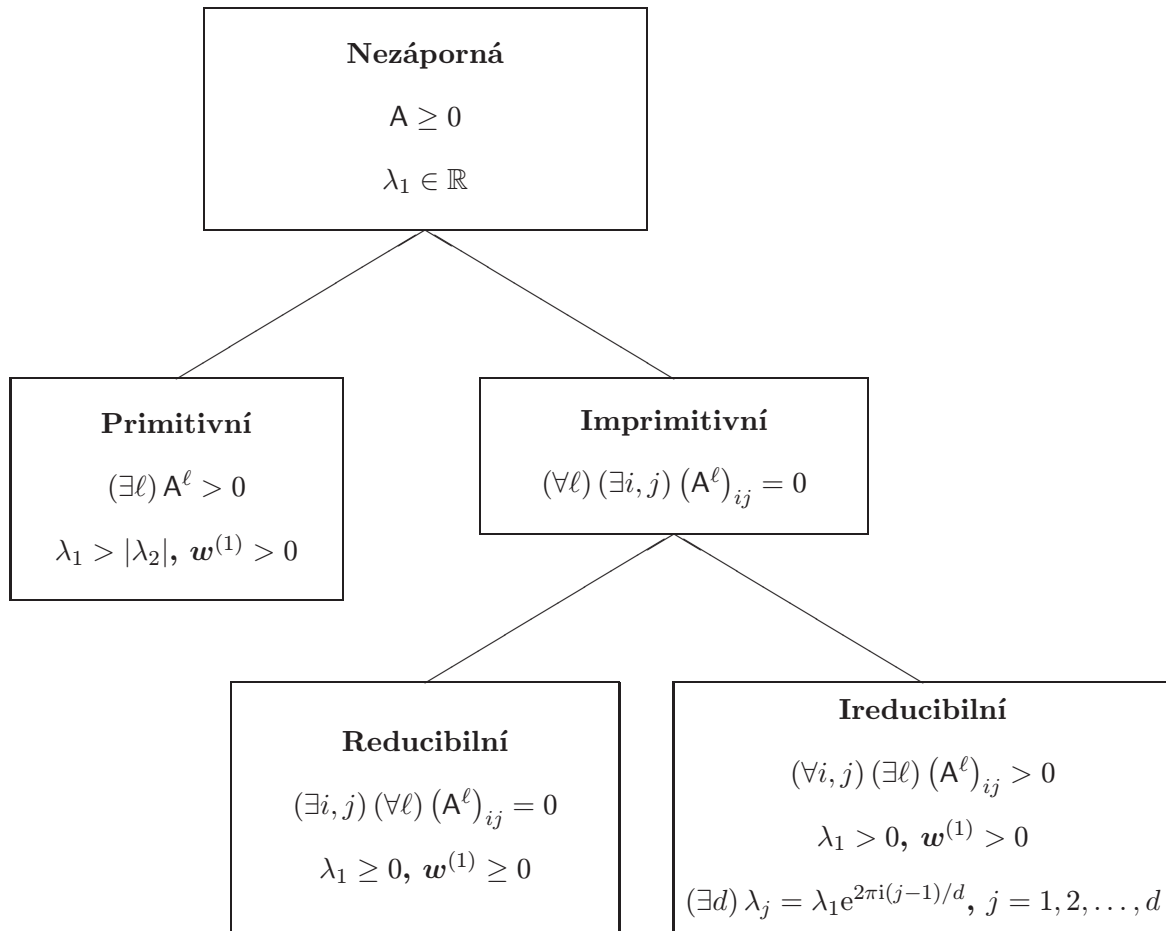
*Je-li navíc matice  $\mathbf{A}$  primitivní, pak  $\lambda_1 > |\lambda|$  pro libovolnou vlastní hodnotu  $\lambda \neq \lambda_1$  matice  $\mathbf{A}$ , příslušný vlastní vektor  $\mathbf{v} > 0$  a  $\ker(\mathbf{A} - \lambda_1 \mathbf{I})$  je jednodimenzionální.*

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

*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 3.1.



Obrázek 3.1: Klasifikace nezáporných matic a charakterizace jejich vlastních hodnot a vlastních vektorů. Vlastní hodnoty  $\lambda_1, \dots, \lambda_n$  matice  $A$  jsou uspořádané tak, že  $|\lambda_1| \geq |\dots| \geq |\lambda_n|$ ,  $w^{(1)}$  označuje vlastní vektor příslušný k vlastní hodnotě  $\lambda_1$ .

### 3.3 Řešení projekční rovnice

Budeme řešit projekční rovnici

$$\mathbf{n}(t+1) = A\mathbf{n}(t) \quad (3.24)$$

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

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

atd. Obecně  $\mathbf{n}(t) = AA^{t-1}\mathbf{n}(0)$  a tedy

$$\mathbf{n}(t) = A^t\mathbf{n}(0). \quad (3.25)$$

Přímým dosazením do rovnice (3.24) se lze přesvědčit, že  $\mathbf{n}(t)$  dané rovností (3.25) je skutečně řešením projekční rovnice (3.24).

Dále budeme předpokládat, že matice  $A$  v rovnici (3.24) má  $k$  různých vlastních hodnot. Z hlediska aplikací tento předpoklad není omezující. Aby totiž matice  $A$  měla násobnou vlastní hodnotu, musí její prvky splňovat určitou rovnost. Jinak řečeno, množina všech matic typu  $k \times k$  majících násobné vlastní hodnoty tvoří varietu dimenze menší než  $k^2$  v prostoru  $\mathbb{R}^{k^2}$ ; poněvadž  $k^2$ -rozměrná míra takové variety je nulová, je (geometrická) pravděpodobnost jevu, že matice  $A$  bude mít násobné vlastní hodnoty, také nulová.

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

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

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

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

Dosazením tohoto vyjádření do rovnosti (3.25) dostaneme

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

Dostáváme tedy řešení rovnice (3.24) ve tvaru

$$\mathbf{n}(t) = \sum_{j=1}^k c_j \lambda_j^t \mathbf{w}^{(j)}. \quad (3.26)$$

Položme nyní

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

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

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

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

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

a tedy

$$AW = W\Lambda. \quad (3.27)$$

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

$$A = W\Lambda W^{-1}, \quad (3.28)$$

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

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

symbol  $W^{T-1}$  označuje matici  $(W^{-1})^T = (W^T)^{-1}$ . Porovnáním s rovností (3.27) vidíme, že sloupce matice  $W^{T-1}$  jsou vlastní vektory transponované matice  $A^T$ , která má stejné vlastní hodnoty jako původní matice  $A$ . Je-li tedy  $W^{T-1} = (\mathbf{v}^{(1)}, \mathbf{v}^{(2)}, \dots, \mathbf{v}^{(k)})$ , pak

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

neboli

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

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

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

Označme nyní  $\mathbf{c} = W^{-1}\mathbf{n}(0)$ . Vyjádření matice  $A$  ve tvaru (3.28) nyní dosadíme do řešení (3.25) rovnice (3.24):

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

Dostáváme tedy stejné vyjádření řešení rovnice (3.24) jako bylo v rovnosti (3.26). Navíc ale vidíme, že pro konstanty  $c_1, c_2, \dots, c_k$  platí  $c_j = \mathbf{v}^{(j)T} \mathbf{n}(0)$ ,  $j = 1, 2, \dots, k$ . Provedené úvahy lze shrnout do věty:

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

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

*Označme  $\mathbf{w}^{(j)}$ , resp.  $\mathbf{v}^{(j)}$ , (pravý) vlastní vektor, resp. levý vlastní vektor, matice  $A$  příslušný  $k$  vlastní hodnotě  $\lambda_j$ ,  $j = 1, 2, \dots, k$ . Nechť vektory  $\mathbf{v}^{(i)}$ ,  $\mathbf{w}^{(j)}$  jsou takové, že  $\mathbf{v}^{(i)T} \mathbf{w}^{(j)} = \delta_{ij}$ . Pak řešení projekční rovnice (3.24) je tvaru*

$$\mathbf{n}(t) = \sum_{j=1}^k c_j \lambda_j^t \mathbf{w}^{(j)}, \quad (3.29)$$

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

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

Řekneme, že rovnice (3.24) je *ergodická*, pokud průběh jejího řešení v okolí nekonečna (tj. pro dostatečně velké  $t$ ) nezávisí na počáteční podmínce  $\mathbf{n}(0)$ . Populaci, jejíž vývoj je popsán ergodickou rovnicí, nazveme také ergodickou.

### 3.3.1 Matice $A$ ireducibilní a primitivní

Řešení (3.29) projekční rovnice (3.24) přepíšeme na tvar

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

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

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

Řešení  $\mathbf{n}(t)$  projekční rovnice (3.24) s ireducibilní a primitivní maticí  $A$  je tedy pro libovolnou počáteční hodnotu  $\mathbf{n}(0)$  asymptoticky ekvivalentní s funkcí  $c_1 \lambda_1^t \mathbf{w}^{(1)}$ . To znamená, že pro dostatečně velké  $t$  nezávisle na počáteční struktuře  $\mathbf{n}(0)$  populace (pokud je alespoň jedna její složka na začátku nenulová) roste velikost populace exponenciálně a relativní zastoupení jejich jednotlivých složek je úměrné složkám kladného vlastního vektoru  $\mathbf{w}^{(1)}$  příslušného  $k$  dominantní vlastní hodnotě  $\lambda_1$ . Populace s primitivní projekční maticí  $A$  je tedy ergodická.

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

### 3.3.2 Matice $A$ ireducibilní a imprimitivní

Podle Perronovy-Frobeniovy věty je v tomto případě  $\lambda_1 > 0$  a existuje přirozené číslo  $d$  takové, že  $1 < d \leq k$ ,  $\lambda_j = \lambda_1 e^{2\pi i(j-1)/d}$  pro  $j = 1, 2, \dots, d$  a  $\lambda_1 > |\lambda_{d+1}|$  pokud  $d < k$ . Přitom  $\dim(\ker(A - \lambda_j I)) = 1$  pro  $j = 1, 2, \dots, d$ . Řešení (3.29) rovnice (3.24) přepíšeme na tvar

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

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

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \left( \frac{1}{\lambda_1^t} \mathbf{n}(t) - \sum_{j=1}^d c_j e^{2\pi i(j-1)t/d} \mathbf{w}^{(j)} \right) = \sum_{j=d+1}^k \left( c_j \lim_{t \rightarrow \infty} \left( \frac{\lambda_j}{\lambda_1} \right)^t \right) \mathbf{w}^{(j)} = \mathbf{o}. \quad (3.30)$$

Vidíme, že řešení  $\mathbf{n}(t)$  projekční rovnice (3.24) s ireducibilní a imprimitivní maticí  $A$  je tedy pro libovolnou počáteční hodnotu  $\mathbf{n}(0)$  asymptoticky ekvivalentní s funkcí  $\lambda_1^t \mathbf{s}(t)$ , kde

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

je  $d$ -periodická funkce.

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

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

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

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

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

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

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

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

a dále

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

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

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

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

Položme nyní

$$\mathbf{r}(t) = \begin{cases} (-1)^t c_{\frac{d}{2}+1} \mathbf{w}^{(\frac{d}{2}+1)}, & d \text{ sudé,} \\ \mathbf{0}, & d \text{ liché.} \end{cases}$$

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

Vektorovou funkci

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

nyň přepíšeme na tvar

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

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

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

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

To vzhledem k (3.30) znamená, že pro dostatečně velký čas  $t$  nezávisle na počáteční struktuře  $\mathbf{n}(0)$  populace (pokud je ovšem alespoň jedna z jejích složek nenulová) roste populace tak, že její velikost kolísá kolem exponenciální funkce a dlouhodobý průměr zastoupení jednotlivých složek je úměrný složkám vlastního vektoru  $\mathbf{w}^{(1)}$  příslušného k dominantní vlastní hodnotě  $\lambda_1$ .

Populace je opět ergodická a dominantní vlastní hodnotu  $\lambda_1$  matice  $\mathbf{A}$  lze opět interpretovat jako Malthusovský koeficient růstu.

### 3.3.3 Matice $\mathbf{A}$ reducibilní

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

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

kde  $\mathbf{B}_1$  je ireducibilní matice typu  $k_1 \times k_1$ ,  $\mathbf{B}_2$  je matice typu  $(k - k_1) \times (k - k_1)$  a  $\mathbf{B}_{12}$  je matice typu  $(k - k_1) \times k_1$ ; přitom  $1 \leq k_1 < k$ .

Bez újmy na obecnosti lze tedy matici  $\mathbf{A}$  přepsat v blokovém tvaru

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



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

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

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

atd. Obecně

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

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

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

kde vektor  $\mathbf{q}$  je  $k_1$ -rozměrný a vektor  $\mathbf{p}$  je  $(k - k_1)$ -rozměrný. Řešení (3.25) projekční rovnice (3.24) je nyní tvaru

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

Modelovanou populaci tedy můžeme rozdělit na „ireducibilní“ část  $\mathbf{q}$  a „zbytek“  $\mathbf{p}$  (ten je tvořen např. postreprodukčními stadii nebo subpopulací na stanovišti, na něž vedou migrační cesty z „hlavního areálu“ ale nikoliv zpět v případě prostorově strukturovaných modelů ap.). „Ireducibilní“ část populace se vyvíjí způsobem popsáním v 3.3.1 nebo v 3.3.2 podle toho, zda je matice  $B$  primitivní nebo imprimitivní.

### 3.3.4 Stabilizovaná struktura a reprodukční hodnota

Buď  $A$  ireducibilní matice,  $\lambda_1$  její dominantní vlastní hodnota a  $\mathbf{w} = (w_1, w_2, \dots, w_k)^\top$  příslušný vlastní vektor takový, že  $\sum_{j=1}^k w_j = 1$ . Poznamenejme, že podle Perronovy-Frobeniovy věty je  $\mathbf{w} > 0$ . Buď dále  $\mathbf{v} = (v_1, v_2, \dots, v_k)^\top$  levý vlastní vektor matice  $A$  příslušný k vlastní hodnotě  $\lambda_1$  takový, že  $\mathbf{v}^\top \mathbf{w} = 1$ . Opět je  $\mathbf{v} > 0$ .

Nechť  $\mathbf{n} = \mathbf{n}(t)$  je řešení projekční rovnice (3.24) a  $c_1 = \mathbf{v}^\top \mathbf{n}(0)$ . Podle 3.3.1 a 3.3.2 existuje  $\tau \in \mathbb{N}$ , že platí

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

v případě primitivní matice  $A$  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  $\mathbf{w}$ , tento vektor vyjadřuje *stabilizovanou strukturu populace*.

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

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

a jejíž celková průměrná velikost je tedy (přibližně) rovna

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

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

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

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

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

se nazývá *vektor reproduktivních hodnot složek populace*.

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

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

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

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

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

(stabilizovaná struktura populace) a  $\mathbf{v}$  příslušný levý vlastní vektor takový, že  $\mathbf{v}^T \mathbf{w} = 1$ . Vektor  $\mathbf{n} = \mathbf{n}(t) = (n_1(t), n_2(t), \dots, n_k(t))^T$  bude řešením rovnice (3.24) v čase  $t$ . Budeme

dále používat označení  $c_1 = \mathbf{v}^\top \mathbf{n}(0)$  a

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

kde  $d$  je počet vlastních hodnot matice  $\mathbf{A}$  které mají modul rovný hodnotě  $\lambda_1$ .

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

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

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

### 3.4.1 Rychlost konvergence ke stabilizované struktuře

Buď  $\mu$  největší z modulů vlastních hodnot matice  $\mathbf{A}$  menších než  $\lambda_1$ ; 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 3.3 vidíme, že existuje konstanta  $K$  taková, že

$$\left\| \frac{1}{\lambda_1^t} \bar{\mathbf{n}}(t) - c_1 \mathbf{w} \right\| \leq K \varrho^{-t} \quad (3.31)$$

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

V případě primitivní matice  $\mathbf{A}$  lze nerovnost (3.31) přepsat na tvar

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

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

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

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

$$\left( \left[ \left( \frac{1}{\lambda_1} \mathbf{A} \right)^t - \mathbf{w} \mathbf{v}^\top \right] \right)_{ij} < C \varrho^{-t} \quad (3.32)$$

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

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

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

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

$$\left( I + \mathbf{w}\mathbf{v}^\top - \frac{1}{\lambda_1}A \right)^{-1} = I + \sum_{i=1}^{\infty} \left( \left( \frac{1}{\lambda_1}A \right)^i - \mathbf{w}\mathbf{v}^\top \right). \quad (3.33)$$

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

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

a tedy s využitím binomické věty dostaneme

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

Řada  $\sum_{i=1}^{\infty} \left( \left( \frac{1}{\lambda_1}A \right)^i - \mathbf{w}\mathbf{v}^\top \right)$  konverguje absolutně, neboť podle nerovnosti (3.32) je majorizována konvergentní řadou. Z předchozího výpočtu plyne, že absolutně konverguje ke stejnému

součtu také geometrická řada  $\sum_{i=1}^{\infty} \left( \frac{1}{\lambda_1} \mathbf{A} - \mathbf{w} \mathbf{v}^T \right)^i$ . Platí tedy

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

což je dokazovaná rovnost (3.33). □

### 3.4.2 Vzdálenost od stabilizované struktury

Označme

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

*Keyfitzova vzdálenost populace od stabilizované struktury* je definována jako

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

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

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

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

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

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

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

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

Nechť matice  $A$  je primitivní, tedy  $d = 1$ ,  $\bar{\mathbf{n}}(t) = \mathbf{n}(t) = A^t \mathbf{n}(0)$  podle (3.25). V tomto případě tedy s využitím Věty 4 dostaneme

$$\begin{aligned} \lim_{t \rightarrow \infty} s(A, \mathbf{n}(0), t) &= \sum_{i=0}^{\infty} \left( \frac{1}{\lambda_1^i} \mathbf{n}(i) - \mathbf{w} \mathbf{c}_1 \right) = \sum_{i=0}^{\infty} \left( \left( \frac{1}{\lambda_1} A \right)^i \mathbf{n}(0) - \mathbf{w} \mathbf{v}^\top \mathbf{n}(0) \right) = \\ &= \sum_{i=0}^{\infty} \left( \left( \frac{1}{\lambda_1} A \right)^i - \mathbf{w} \mathbf{v}^\top \right) \mathbf{n}(0) = \left( I - \mathbf{w} \mathbf{v}^\top + \sum_{i=1}^{\infty} \left( \left( \frac{1}{\lambda_1} A \right)^i - \mathbf{w} \mathbf{v}^\top \right) \right) \mathbf{n}(0) = \\ &= \left( \left( I + \mathbf{w} \mathbf{v}^\top - \frac{1}{\lambda_1} A \right)^{-1} - \mathbf{w} \mathbf{v}^\top \right) \mathbf{n}(0). \end{aligned}$$

Označme

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

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

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

### 3.4.3 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  $A_{\text{old}}$  projekční matici populace v čase  $t < 0$  a  $A_{\text{new}}$  projekční matici populace v čase  $t \geq 0$ . *Populační moment* (population momentum) definujeme jako

$$M = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{\|\mathbf{n}(t)\|_1}{\|\mathbf{n}(0)\|_1}, \quad (3.34)$$

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

Dominantní vlastní hodnota matice  $A_{\text{new}}$  je rovna 1. Pravý, resp. levý, vlastní vektor matice  $A_{\text{new}}$  příslušný k vlastní hodnotě 1 označíme  $\mathbf{w}_{\text{new}}$ , resp.  $\mathbf{v}_{\text{new}}$ . Nechť  $\|\mathbf{w}_{\text{new}}\|_1 = 1$ ,  $\mathbf{v}_{\text{new}}^\top \mathbf{w}_{\text{new}} = 1$  a matice  $A_{\text{new}}$  je primitivní. V tomto případě podle 3.3.1 je

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

Odtud zejména plyne, že limita v definici populačního momentu (3.34) existuje. Platí tedy

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

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

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

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

### 3.5 Analýza citlivosti a pružnosti

Vývoj populace podle rovnice (3.24) je charakterizován demografickými charakteristikami — např. růstovým koeficientem  $\lambda_1$ , stabilizovanou věkovou strukturou  $\mathbf{w}$ , reprodukční hodnotou složek populace a podobně. Tyto charakteristiky závisí na projekční matici  $\mathbf{A}$ . Určitou charakteristiku však jednotlivé složky matice  $\mathbf{A}$  neovlivňují stejnou měrou: charakteristika je více či méně citlivá na změny nějaké složky projekční matice; charakteristika reaguje na změny složky matice  $\mathbf{A}$  více či méně pružně.

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

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

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

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

#### 3.5.1 Citlivost a pružnost růstového koeficientu

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

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

tedy

$$\frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{v_i w_j}{\mathbf{v}^\top \mathbf{w}}. \quad (3.35)$$

V případě, že matice  $\mathbf{A}$  je ireducibilní,  $\lambda_1$  je dominantní vlastní hodnota projekční matice  $\mathbf{A}$  (Malthusovský koeficient růstu),  $\mathbf{w}$  a  $\mathbf{v}$  jsou pravý a levý vlastní vektor příslušný k dominantní vlastní hodnotě, které splňují rovnost  $\mathbf{v}^\top \mathbf{w} = 1$ , 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  $\mathbf{S}$  růstového koeficientu  $\lambda_1$  na složky projekční matice  $\mathbf{A}$  jako

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

Matice citlivosti vyjadřuje vliv změn populačních parametrů na růstový koeficient. A to včetně změn těch parametrů, které se v reálné populaci měnit nemohou, neboť jsou nutně nulové

(např. nelze přeskočit některé vývojové stadium hmyzu). Citlivost tedy vyjadřuje, *co by se stalo, kdyby* se jistý parametr změnil nebo mohl změnit. I tento hypotetický výsledek může být v některých situacích zajímavý (např. jaký vliv na evoluční zdatnost populace by měla mutace způsobující přechod ze stadia larvy přímo v dospělce bez stadia kukly).

Pružnost  $e_{ij}$  růstového koeficientu  $\lambda_1$  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

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

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  $\kappa$ , tj.*

$$f(cx_1, cx_2, \dots, cx_m) = c^\kappa f(x_1, x_2, \dots, x_m) \quad (3.36)$$

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 (3.36) zderivujeme podle  $c$ , tj.

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

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

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

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

jinak řečeno, růstový koeficient  $\lambda_1$  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.



### 3.6 Události v životním cyklu

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

$$A = T + F.$$

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

Část populace tvořenou jedinci, kteří „se objevili“ (narodili, vylíhli, ...) ve stejném okamžiku, nazýváme *kohorta*. Složení kohorty vzniklé v čase  $t$  je dáno součinem  $F\mathbf{n}(t-1)$ , kohorta se vyvíjí jako populace s projekční maticí  $T$ .

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

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

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

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

O matici  $T$  je rozumné předpokládat:

- Dominantní vlastní hodnota  $\lambda$  nezáporné matice  $T$  je menší než 1, tj. celková velikost populace, v níž „nevznikají“ noví jedinci se v průběhu času zmenšuje.
- Ke každému indexu  $j \in \{1, 2, \dots, k\}$  existuje konečná posloupnost indexů  $i_1, i_2, \dots, i_s$  taková, že  $t_{i_1, j} > 0, t_{i_2, i_1} > 0, \dots, t_{i_s, i_{s-1}} > 0, m_{i_s} > 0$ , tj. jedinec z jakékoliv třídy se v konečném čase může dostat do třídy zemřelých, neexistuje nějaká třída nesmrtelných.

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

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \|T^t\|_2 \leq \lim_{t \rightarrow \infty} \lambda^t = 0,$$

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

takže  $\lim_{t \rightarrow \infty} \mathbf{T}^t = \mathbf{O}$  a řada  $\sum_{t=0}^{\infty} \mathbf{T}^t$  konverguje. Označme dále

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

matice  $\mathbf{N}$  se nazývá fundamentální matice uvažovaného Markovova řetězce. Poněvadž

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

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

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

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

### 3.6.1 Čas strávený v jedné třídě

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

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

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

Její střední hodnota je

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

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

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

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

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

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

### 3.6.2 Očekávaná doba dožití

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

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

Pravděpodobnostní funkci náhodné veličiny  $\tau_j$  lze vyjádřit jako

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

neboť podle principu inkluze a exkluze platí

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

Tuto pravděpodobnostní funkci můžeme také přepsat ve tvaru

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

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

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

Vektor specifických středních délek života tedy je  $(E \tau_1, E \tau_2, \dots, E \tau_k)^\top = \mathbf{N}^\top \mathbf{1}$ , neboli

$$(E \tau_1, E \tau_2, \dots, E \tau_k) = \mathbf{1}^\top \mathbf{N}.$$

Nyní vypočítáme rozptyl náhodné veličiny  $\tau_j$ . Poněvadž

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

můžeme vyjádřit  $\mathbf{N}^2 = \sum_{t=1}^{\infty} t \mathbf{T}^{t-1}$  a dále

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

takže

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

Pro rozptyl náhodné veličiny  $\tau_j$  tedy dostáváme

$$\text{var } \tau_j = E \tau_j^2 - (E \tau_j)^2 = \left( (2\mathbb{N}^2 - \mathbb{N})^T \mathbf{1} \right)_j - (\mathbb{N}^T \mathbf{1})_j^2$$

a vektor rozptylů dob dožití můžeme psát ve tvaru

$$(\text{var } \tau_1, \text{var } \tau_2, \dots, \text{var } \tau_k) = \mathbf{1}^T (2\mathbb{N}^2 - \mathbb{N}) - \mathbf{1}^T \mathbb{N} \circ \mathbf{1}^T \mathbb{N}.$$

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

### 3.6.3 Věkově specifická plodnost

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

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

$$\sigma_{lj}(a) = \frac{(\mathbb{T}^a)_{lj}}{\sum_{l=1}^k (\mathbb{T}^a)_{lj}} = \left( \mathbb{T}^a (\text{diag } \mathbf{1}^T \mathbb{T}^a)^{-1} \right)_{lj}.$$

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

$$\varphi_{ij}(a) = \sum_{l=1}^k f_{il} \sigma_{lj}(a) = \left( \mathbb{F} \mathbb{T}^a (\text{diag } \mathbf{1}^T \mathbb{T}^a)^{-1} \right)_{ij};$$

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

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

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

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

### 3.6.4 Čistá míra reprodukce a délka generace

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

*Délka generace  $T$*  je definována jako doba, po jejímž uplynutí je populace právě  $R_0$ -krát větší, tj.

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

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

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

### 3.6.5 Rozložení věku v jednotlivých třídách stabilizované populace

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

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

kde  $\lambda_1$  je dominantní vlastní číslo projekční matice  $\mathbf{A}$ , vektor  $\mathbf{w}$  je příslušný vlastní vektor a  $\alpha > 0$  je vhodná konstanta. Složení kohorty vzniklé v čase  $t$  je tedy

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

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

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

Označme

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

Tento vektor je úměrný složení kohorty stáří  $a$ , tj. složení, jaké má v čase  $t$  kohorta vzniklá v čase  $t-a$ . V poli

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

odpovídají sloupce věku a řádky tříd. Tedy zlomek

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

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

$$\frac{(\mathbf{x}(a))_j}{\sum_{s=0}^{\infty} (\mathbf{x}(s))_j} = \frac{(\lambda_1^{-a} \mathbf{T}^a \mathbf{F}\mathbf{w})_j}{\sum_{s=0}^{\infty} (\lambda_1^{-s} \mathbf{T}^s \mathbf{F}\mathbf{w})_j} = \frac{(\mathbf{T}^a \mathbf{F}\mathbf{w})_j}{\sum_{s=0}^{\infty} (\lambda_1^{a-s} \mathbf{T}^s \mathbf{F}\mathbf{w})_j}, \quad j = 1, 2, \dots, k,$$

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

$$\beta_j = \sum_{a=0}^{\infty} a \frac{(\mathbf{T}^a \mathbf{F}\mathbf{w})_j}{\sum_{s=0}^{\infty} (\lambda_1^{a-s} \mathbf{T}^s \mathbf{F}\mathbf{w})_j} = \frac{\sum_{a=0}^{\infty} a \lambda_1^{-a} (\mathbf{T}^a \mathbf{F}\mathbf{w})_j}{\sum_{a=0}^{\infty} \lambda_1^{-a} (\mathbf{T}^a \mathbf{F}\mathbf{w})_j}.$$

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

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

a celkový počet umírajících jedinců je

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

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

$$\frac{m_j w_j}{\mathbf{m}^\top \mathbf{w}}.$$

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

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

### 3.7 Analýza věkově strukturované populace

Projekční maticí věkově strukturované populace je Leslieho matice

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

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  $\mathbf{A}$  je ireducibilní. Kdyby se v populaci vyskytovali i jedinci v postreprodukčním věku, byla by matice  $\mathbf{A}$  projekční maticí reproduktivní části populace.

#### 3.7.1 Růstový koeficient populace

Najdeme vlastní hodnoty matice  $\mathbf{A}$ . Označme

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

Determinant  $\Delta_k$  rozvineme podle posledního sloupce,

$$\Delta_k = (-1)^{k+1} F_k \prod_{q=1}^{k-1} P_q - \lambda \Delta_{k-1}. \quad (3.37)$$

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 (3.37) 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

$$\sum_{p=1}^k \left( F_p \prod_{q=1}^{p-1} P_q \right) \lambda^{-p} = 1. \quad (3.38)$$

Označíme-li na chvíli

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

pak  $\lim_{\lambda \rightarrow 0^+} f(\lambda) = \infty$ ,  $\lim_{\lambda \rightarrow \infty} f(\lambda) = 0$  a

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

pro  $\lambda > 0$ . To znamená, že na intervalu  $(0, \infty)$  funkce klesá od nekonečna k nule, takže rovnice (3.38) má jediné kladné řešení, označme ho  $\lambda_1$ . Navíc, pokud  $f(1) > 1$ , pak  $\lambda_1 > 1$ ; pokud  $f(1) < 1$ , pak  $\lambda_1 < 1$ . Hodnota  $\lambda_1$  je dominantní vlastní hodnotou matice  $A$ , tedy Malthusovským koeficientem růstu populace. Můžeme tedy formulovat první závěr:

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



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

$$F_j \prod_{q=1}^{j-1} P_q \tag{3.39}$$

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

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

### 3.7.2 Stabilizovaná věková struktura

Stabilizovanou věkovou strukturu populace, tj. vlastní vektor  $\mathbf{w} = (w_1, w_2, \dots, w_k)^\top$  příslušný k dominantní vlastní hodnotě  $\lambda_1$  matice  $\mathbf{A}$ , získáme řešením homogenní soustavy lineárních rovnic

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

Poněvadž  $\dim(\ker(A - \lambda_1 I)) = 1$ , 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  $w_1 \geq w_2 \geq \dots \geq w_k$ . Tyto nerovnosti jsou nutnou podmínkou k tomu, aby strukturně stabilizovaná populace nevymírala. Dostáváme tak závěr: *je-li některá věková třída ve strukturně stabilizované populaci početnější než věková třída mladších jedinců, pak populace vymírá.*

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

$$w_j = \frac{\lambda_1^{1-j} \prod_{q=1}^{j-1} P_q}{\sum_{p=1}^k \lambda_1^{1-p} \prod_{q=1}^{p-1} P_q} = \frac{\prod_{q=1}^{j-1} P_q}{\sum_{p=1}^k \lambda_1^{j-p} \prod_{q=1}^{p-1} P_q}.$$

### 3.7.3 Reproductivní hodnota věkových tříd

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

rovnici  $\mathbf{A}^T \mathbf{v} = \lambda_1 \mathbf{v}$ :

$$\begin{pmatrix} F_1 & P_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ F_2 & 0 & P_2 & \dots & 0 & 0 \\ F_3 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ F_{k-1} & 0 & 0 & \dots & 0 & P_{k-1} \\ F_k & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \\ v_3 \\ \vdots \\ v_{k-1} \\ v_k \end{pmatrix} = \lambda_1 \begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \\ v_3 \\ \vdots \\ v_{k-1} \\ v_k \end{pmatrix}. \quad (3.40)$$

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

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

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  $\lambda_1$  splňuje charakteristickou rovnici (3.38), vidíme, že první rovnice soustavy (3.40) je závislá na druhé až  $k$ -té (což odpovídá tomu, že  $\dim(\ker(\mathbf{A} - \lambda_1 \mathbf{I})) = 1$ ).

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

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

Porovnáním s (3.39) vidíme, že reprodukční hodnota  $i$ -té věkové třídy je součtem fertilitních funkcí do nejvzdálenějšího možného konce života jedinců této věkové třídy „diskontovaných“ růstovým koeficientem a pravděpodobností přežívání.

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

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

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

### 3.7.4 Citlivost růstového koeficientu na plodnost a přežívání

Nechť  $\lambda_1$  je dominantní vlastní hodnota Leslieho matice  $\mathbf{A}$  (kladné řešení charakteristické rovnice (3.38)),  $\mathbf{w}$  a  $\mathbf{v}$  příslušný pravý a levý vlastní vektor. Podle rovnosti (3.35) platí

$$\frac{\partial \lambda_1}{\partial F_j} = \frac{v_1 w_j}{\mathbf{v}^\top \mathbf{w}}, \quad \frac{\partial \lambda_1}{\partial P_j} = \frac{v_{j+1} w_j}{\mathbf{v}^\top \mathbf{w}}. \quad (3.41)$$

Odtud s využitím výsledků pododdílu 3.7.2 dostaneme

$$\frac{\frac{\partial \lambda_1}{\partial F_j}}{\frac{\partial \lambda_1}{\partial F_{j+1}}} = \frac{w_j}{w_{j+1}} = \frac{\lambda_1^{1-j} \prod_{q=1}^{j-1} P_q}{\lambda_1^{-j} \prod_{q=1}^j P_q} = \frac{\lambda_1}{P_j}. \quad (3.42)$$

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 (3.42) a výsledků pododdílu 3.7.3 z druhé rovnosti (3.41) plyne

$$\begin{aligned} \frac{\frac{\partial \lambda_1}{\partial P_j}}{\frac{\partial \lambda_1}{\partial P_{j+1}}} &= \frac{v_{j+1}w_j}{v_{j+2}w_{j+1}} = \frac{v_{j+1}}{v_{j+2}} \frac{\lambda_1}{P_j} = \frac{\sum_{p=j+1}^k \left( F_p \prod_{q=j+1}^{p-1} P_q \right) \lambda_1^{j-p}}{\sum_{p=j+2}^k \left( F_p \prod_{q=j+2}^{p-1} P_q \right) \lambda_1^{j+1-p}} \frac{\lambda_1}{P_j} = \\ &= \frac{F_{j+1} + \sum_{p=j+2}^k \left( F_p \prod_{q=j+1}^{p-1} P_q \right) \lambda_1^{j-p}}{\sum_{p=j+2}^k \left( F_p \prod_{q=j+2}^{p-1} P_q \right) \lambda_1^{j+1-p}} \frac{\lambda_1}{P_j} = \frac{\frac{F_{j+1}}{P_{j+1}} + \sum_{p=j+2}^k \left( F_p \prod_{q=j+2}^{p-1} P_q \right) \lambda_1^{j-p}}{\sum_{p=j+2}^k \left( F_p \prod_{q=j+2}^{p-1} P_q \right) \lambda_1^{j-p}} \frac{P_{j+1}}{P_j} \geq \frac{P_{j+1}}{P_j}, \end{aligned} \quad (3.43)$$

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

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

*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 (3.43) 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 3.5 vidíme, že *pružnost růstového koeficientu vzhledem k pravděpodobnosti přežití s věkem neroste, u nedospělých jedinců tato pružnost na věku nezávisí.*

Uvažujme ještě jeden důsledek rovností (3.41), a to

$$\frac{\frac{\partial \lambda_1}{\partial P_j}}{\frac{\partial \lambda_1}{\partial F_j}} = \frac{v_{j+1}w_j}{v_1w_j} = \frac{v_{j+1}}{v_1}.$$

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

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

### 3.7.5 Očekávaný věk při úmrtí a střední délka života

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

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

kde  $\lambda_1$  je dominantní vlastní hodnota matice  $A$  a  $w$  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 3.7.2 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  $j = 1, 2, \dots, k-1$ . 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  $j = 1, 2, \dots, k$ . 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

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

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

$$EV = \frac{\sum_{j=1}^k (j-1) \lambda_1^{-j} (1 - P_j) \prod_{q=1}^{j-1} P_q}{\sum_{p=1}^k \lambda_1^{-p} (1 - P_p) \prod_{q=1}^{p-1} P_q} = \frac{\sum_{j=1}^k j \lambda_1^{-j} (1 - P_j) \prod_{q=1}^{j-1} P_q}{\sum_{j=1}^k \lambda_1^{-j} (1 - P_j) \prod_{q=1}^{j-1} P_q} - 1. \quad (3.44)$$

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

Pak  $EV = \left( \frac{\sum_{j=1}^k j\lambda_1^{-j}\alpha_j}{\sum_{j=1}^k \lambda_1^{-j}\alpha_j} \right) - 1$ , takže

$$\begin{aligned} \frac{\partial EV}{\partial \lambda_1} &= \frac{\left( -\sum_{j=1}^k j^2 \lambda_1^{-j-1} \alpha_j \right) \left( \sum_{j=1}^k \lambda_1^{-j} \alpha_j \right) - \left( \sum_{j=1}^k j \lambda_1^{-j} \alpha_j \right) \left( -\sum_{j=1}^k j \lambda_1^{-j-1} \alpha_j \right)}{\left( \sum_{j=1}^k \lambda_1^{-j} \alpha_j \right)^2} = \\ &= \frac{\left( \sum_{j=1}^k j \lambda_1^{-j} \alpha_j \right)^2 - \left( \sum_{j=1}^k j^2 \lambda_1^{-j} \alpha_j \right) \left( \sum_{j=1}^k \lambda_1^{-j} \alpha_j \right)}{\lambda_1 \left( \sum_{j=1}^k \lambda_1^{-j} \alpha_j \right)^2} = \\ &= \frac{\left( \sum_{j=1}^k \beta_j \gamma_j \right)^2 - \left( \sum_{j=1}^k \beta_j^2 \right) \left( \sum_{j=1}^k \gamma_j^2 \right)}{\lambda_1 \left( \sum_{j=1}^k \gamma_j^2 \right)^2} < 0 \end{aligned}$$

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

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

pro  $j = 1, 2, \dots, k - 1$ . Poněvadž  $k$  je věk, kterého již není možné dosáhnout, je  $P(T = k) = 0$ .

*Střední délka života* (očekávaná doba dožití, life expectancy) je tedy dána formulí

$$\begin{aligned}
 ET &= \sum_{j=1}^{k-1} j(1 - P_{j+1}) \prod_{q=1}^j P_q = \sum_{j=1}^k (j-1)(1 - P_j) \prod_{q=1}^{j-1} P_q = \\
 &= \sum_{j=1}^k (j-1) \prod_{q=1}^{j-1} P_q - \sum_{j=1}^{k-1} (j-1) \prod_{q=1}^j P_q = \sum_{j=1}^{k-1} j \prod_{q=1}^j P_q - \sum_{j=1}^{k-1} (j-1) \prod_{q=1}^j P_q = \\
 &= \sum_{j=1}^{k-1} \prod_{q=1}^j P_q = \sum_{j=2}^k \prod_{q=1}^{j-1} P_q. \quad (3.45)
 \end{aligned}$$

Upravme nyní jmenovatel prvního zlomku na pravé straně rovnosti (3.44):

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

Očekávaný věk při úmrtí tedy můžeme vyjádřit jako

$$EV = \lambda_1 \frac{\sum_{j=1}^k (j-1) \lambda_1^{-j} (1 - P_j) \prod_{q=1}^{j-1} P_q}{1 + \sum_{j=2}^k \lambda_1^{1-j} (1 - \lambda_1) \prod_{q=1}^{j-1} P_q}. \quad (3.46)$$

Poněvadž  $EV$  je klesající funkcí proměnné  $\lambda_1$ , porovnáním výrazů (3.45) a (3.46) vidíme, že  $EV = ET$  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

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

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

$$ET_a = \sum_{j=0}^{k-a-1} j(1 - P_{a+j+1}) \prod_{q=a+1}^{a+j} P_q = \sum_{j=2}^{k-a} \prod_{q=a+1}^{a+j-1} P_q;$$

použili jsme analogické úpravy jako při odvození (3.45). 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  $\epsilon_a$  je doba, po jejímž uplynutí



zůstane na živu polovina jedinců z původního rozsahu. Přesněji řečeno,  $\epsilon_a$  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.

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

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

$$\vartheta_a = \arg \max \{P(T_a = j) : j = 0, 1, \dots, k - a - 1\}.$$

### 3.8 Úlohy a cvičení

1. Uvažujte model s projekční maticí

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

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

- a) Aplikujte projekční matici  $A$  na počáteční populační vektor

$$\mathbf{n}(0) = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}. \quad (3.47)$$

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

- b) **Vliv počátečních podmínek.** Zobrazte vývoje celkové velikosti populace a vývoj relativního zastoupení jednotlivých tříd v celkové populaci pro 10 náhodně zvolených počátečních vektorů  $\mathbf{n}(0)$  o celkové velikosti  $\|\mathbf{n}(0)\|_1 = 1$  pro 50 časových kroků. Pro celkovou velikost populace volte na svislé ose logaritmickou stupnici.
- c) **Vliv změny projekční matice.** Zobrazte průběh celkové velikosti populace s maticí  $A$  a počátečním vektorem (3.47) pro 40 časových kroků. Poté postupně zmenšujte jednotlivé nenulové prvky projekční matice  $A$  o 10% jeho velikosti a zobrazte průběh celkové velikosti populace s takto změněnou maticí a stejným počátečním vektorem. Na svislé ose volte logaritmickou stupnici.

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

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

kde  $h(t)$  je realizace náhodné veličiny, která nabývá hodnot 2 (v příznivých obdobích mají jedinci velkou plodnost) a  $\frac{1}{2}$  (v nepříznivých obdobích se plodnost redukuje) se stejnou pravděpodobností. Proveďte více simulací (alespoň 20) vývoje celkové velikosti populace s počátečním vektorem (3.47) a pro každý čas vypočítejte průměr a rozptyl ze všech simulovaných hodnot. Zobrazte průběh této průměrné velikosti populace a jejího rozptylu. (Na svislé ose volte logaritmickou stupnici a vývoj počítejte aspoň pro 60 časových kroků.)

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

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

kde  $N = n_1 + n_2 + n_3$  je celková velikost populace a  $g(N) = Re^{-bN}$  (velká populace spotřebovává více zdrojů a tím zmenšuje plodnost).

Nejprve zvolte  $b = 0.005$ ,  $R = 2$  a zobrazte průběh velikosti populace pro 20 náhodně zvolených počátečních vektorů (nemusí být splněna podmínka jednotkové počáteční velikosti populace). Opět volte na svislé ose logaritmickou stupnici a vývoj počítejte pro alespoň 150 časových kroků.

Zvolte  $b = 0.005$  a zobrazte vývoj celkové velikosti populace s počátečním vektorem (3.47) postupně pro  $R = 2, 20, 100, 500$ . Stupnici na svislé ose tentokrát volte rovnoměrnou.

2. Uvažujme tři projekční matice pro věkově strukturovanou populaci

$$A_1 = \begin{pmatrix} 0.3063 & 0.6094 & 0.0913 \\ 0.9924 & 0 & 0 \\ 0 & 0.9826 & 0 \end{pmatrix}, \quad A_2 = \begin{pmatrix} 0 & 0.8784 & 0.1316 \\ 0.9924 & 0 & 0 \\ 0 & 0.9826 & 0 \end{pmatrix},$$

$$A_3 = \begin{pmatrix} 0 & 0.0641 & 0.9603 \\ 0.9924 & 0 & 0 \\ 0 & 0.9826 & 0 \end{pmatrix}.$$

Pro všechny tyto matice vypočítejte růstový koeficient (dominantní vlastní číslo) a stabilizovanou věkovou strukturu  $\mathbf{w}$ . Dále pro ně spočítejte vzdálenosti  $\Delta(\mathbf{n}(0), \mathbf{w})$  a  $D((A_i, \mathbf{n}(0)))$  zavedené v 3.4.2 vektoru  $\mathbf{n}(0) = (0.4304, 0.3056, 0.2640)^\top$  od stabilizované věkové struktury příslušné populace.

3. Pro následující populace vypočítejte růstový koeficient  $\lambda_1$ , stabilizovanou strukturu populace  $\mathbf{w}$  a reprodukční hodnoty jednotlivých tříd  $\mathbf{v}$ . Dále vypočítejte koeficient tlumení, citlivosti růstového koeficientu  $\lambda_1$  na jednotlivé složky projekční matice a pružnosti tohoto koeficientu vzhledem k jednotlivým složkám projekční matice. Analyzujte události v životním cyklu jednotlivých populací.

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

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

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

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

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



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

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

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 127 & 4 & 80 \\ 0.6747 & 0.737 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.0486 & 0.6610 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.0147 & 0.6907 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.0518 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.8091 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.8091 & 0.8089 \end{pmatrix}.$$



(D. T. Crouse, L. B. Crowder, H. Caswell. A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. Ecology, 68:1412-1423, 1987.)

- d) Populaci štětky lesní (*Dipsacus sylvestris*) lze rozdělit do šesti tříd: 1 – semena dormantní jeden rok, 2 – semena dormantní dva roky, 3 – malé růžice, 4 – střední růžice, 5 – velké růžice, 6 – kvetoucí rostlina. Vývoj populace je pro projekční interval 1 rok popsán projekční maticí:



$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 322.38 \\ 0.966 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.013 & 0.010 & 0.125 & 0 & 0 & 3.448 \\ 0.007 & 0 & 0.125 & 0.238 & 0 & 30.170 \\ 0.008 & 0 & 0.038 & 0.245 & 0.167 & 0.862 \\ 0 & 0 & 0 & 0.023 & 0.750 & 0 \end{pmatrix}.$$

(P. A. Werner, H. Caswell. Population growth rates and age versus stage distribution models for teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds.). Ecology 58:1103–1111, 1977.)

4. Události v životním cyklu věkově strukturované populace odvoďte metodami popsanými v oddílu 3.6 a výsledky porovnejte s výsledky oddílu 3.7.

## Kapitola 4

# Modely s externí variabilitou

### 4.1 Cyklická variabilita

Představme si, že vývoj populace během projekčního intervalu je rozdělen do několika *fází*. Typickým příkladem může být vývoj jednoletých bylin: projekčním intervalem je jeden rok, jednotlivými fázemi jsou roční období. V každé fázi svého vývoje může populace být rozdělena do různého počtu tříd. V případě jednoletých rostlin můžeme na jaře rozlišit malé a velké sazenice, v létě malé, střední a velké rostliny, na podzim je populace tvořena pouze vyprodukovanými semeny a v zimě semeny přezimujícími nebo vyklíčenými rostlinkami.

Nechť tedy  $\tau_0, \tau_1, \dots, \tau_m$  jsou reálná čísla taková, že

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

$k_0, k_1, \dots, k_{m-1}$  jsou přirozená čísla,  $\mathbf{n}(t + \tau_h)$  je  $k_h$ -rozměrný vektor a  $\mathbf{B}_h$  je nezáporná matice typu  $k_{h+1} \times k_h$  pro  $h = 0, 1, \dots, m-1$ ,  $t = 0, 1, 2, \dots$ . (V příkladu jednoletých bylin je  $m = 4$ ,  $k_0 = 2$ ,  $k_1 = 3$ ,  $k_2 = 1$ ,  $k_3 = 2$ .) Matice  $\mathbf{B}_h$  popisuje změnu populace od fáze  $h$  do fáze  $h+1$ , tj. projekci populačního vektoru do následující fáze. Vývoj populace budeme tedy modelovat rovnicemi

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

Podle této rovnice platí

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

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

$$\mathbf{A}_h = \mathbf{B}_{h-1} \mathbf{B}_{h-2} \dots \mathbf{B}_0 \mathbf{B}_{m-1} \mathbf{B}_{m-2} \dots \mathbf{B}_h, \quad \text{zejména } \mathbf{A}_0 = \mathbf{B}_{m-1} \mathbf{B}_{m-2} \dots \mathbf{B}_0.$$

Abychom zjednodušili zápis výpočtů, označíme ještě  $\mathbf{A}_m = \mathbf{A}_0$ . Každá z matic  $\mathbf{A}_h$  je čtvercová řádu  $k_h$ . Předchozí výsledek můžeme nyní zapsat ve tvaru

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

a z tohoto zápisu je vidět, že

$$\mathbf{n}(t + \tau_h) = \mathbf{A}_h^t \mathbf{n}(\tau_h) = \mathbf{A}_h^t \mathbf{B}_{h-1} \mathbf{B}_{h-2} \cdots \mathbf{B}_1 \mathbf{B}_0 \mathbf{n}(0) = \mathbf{B}_{h-1} \mathbf{B}_{h-2} \cdots \mathbf{B}_1 \mathbf{B}_0 \mathbf{A}_0^t \mathbf{n}(0).$$

Budeme ještě používat označení

$$\mathbf{D}_h = \mathbf{B}_{h-1} \mathbf{B}_{h-2} \cdots \mathbf{B}_0 \mathbf{B}_{m-1} \mathbf{B}_{m-2} \cdots \mathbf{B}_{h+1}, \quad h = 0, 1, \dots, m-1.$$

Matice  $\mathbf{D}_h$  je typu  $k_h \times k_{h+1}$  a platí

$$\mathbf{A}_h = \mathbf{D}_h \mathbf{B}_h, \quad \mathbf{A}_{h+1} = \mathbf{B}_h \mathbf{D}_h, \quad h = 0, 1, \dots, m-1. \quad (4.2)$$

**Tvrzení 15.** Všechny matice  $\mathbf{A}_0, \mathbf{A}_1, \dots, \mathbf{A}_{m-1}$  mají stejné nenulové vlastní hodnoty.

Důkaz: Poněvadž podle (4.2) je

$$\begin{aligned} \begin{pmatrix} \mathbf{A}_h & \mathbf{O} \\ \mathbf{B}_h & \mathbf{O} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \mathbf{I} & \mathbf{D}_h \\ \mathbf{O} & \mathbf{I} \end{pmatrix} &= \begin{pmatrix} \mathbf{D}_h \mathbf{B}_h & \mathbf{O} \\ \mathbf{B}_h & \mathbf{O} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \mathbf{I} & \mathbf{D}_h \\ \mathbf{O} & \mathbf{I} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathbf{D}_h \mathbf{B}_h & \mathbf{D}_h \mathbf{B}_h \mathbf{D}_h \\ \mathbf{B}_h & \mathbf{B}_h \mathbf{D}_h \end{pmatrix} = \\ &= \begin{pmatrix} \mathbf{I} & \mathbf{D}_h \\ \mathbf{O} & \mathbf{I} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \mathbf{O} & \mathbf{O} \\ \mathbf{B}_h & \mathbf{B}_h \mathbf{D}_h \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathbf{I} & \mathbf{D}_h \\ \mathbf{O} & \mathbf{I} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \mathbf{O} & \mathbf{O} \\ \mathbf{B}_h & \mathbf{A}_{h+1} \end{pmatrix}, \end{aligned}$$

platí

$$\begin{pmatrix} \mathbf{I} & \mathbf{D}_h \\ \mathbf{O} & \mathbf{I} \end{pmatrix}^{-1} \begin{pmatrix} \mathbf{A}_h & \mathbf{O} \\ \mathbf{B}_h & \mathbf{O} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \mathbf{I} & \mathbf{D}_h \\ \mathbf{O} & \mathbf{I} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathbf{O} & \mathbf{O} \\ \mathbf{B}_h & \mathbf{A}_{h+1} \end{pmatrix},$$

což znamená, že matice

$$\begin{pmatrix} \mathbf{A}_h & \mathbf{O} \\ \mathbf{B}_h & \mathbf{O} \end{pmatrix} \quad \text{a} \quad \begin{pmatrix} \mathbf{O} & \mathbf{O} \\ \mathbf{B}_h & \mathbf{A}_{h+1} \end{pmatrix}$$

jsou podobné a tedy mají stejná vlastní čísla<sup>1</sup>. Nechť  $\lambda$  je nenulové vlastní číslo těchto matic. Pak platí

$$0 = \det \left( \begin{pmatrix} \mathbf{A}_h & \mathbf{O} \\ \mathbf{B}_h & \mathbf{O} \end{pmatrix} - \lambda \begin{pmatrix} \mathbf{I} & \mathbf{O} \\ \mathbf{O} & \mathbf{I} \end{pmatrix} \right) = \det \begin{pmatrix} \mathbf{A}_h - \lambda \mathbf{I} & \mathbf{O} \\ \mathbf{B}_h & -\lambda \mathbf{I} \end{pmatrix} = \det(\mathbf{A}_h - \lambda \mathbf{I}) (-\lambda)^{k_{h+1}},$$

takže  $\det(\mathbf{A}_h - \lambda \mathbf{I}) = 0$  a  $\lambda$  je vlastním číslem matice  $\mathbf{A}_h$ . Podobně

$$0 = \det \left( \begin{pmatrix} \mathbf{O} & \mathbf{O} \\ \mathbf{B}_h & \mathbf{A}_{h+1} \end{pmatrix} - \lambda \begin{pmatrix} \mathbf{I} & \mathbf{O} \\ \mathbf{O} & \mathbf{I} \end{pmatrix} \right) = \det \begin{pmatrix} -\lambda \mathbf{I} & \mathbf{O} \\ \mathbf{B}_h & \mathbf{A}_{h+1} - \lambda \mathbf{I} \end{pmatrix} = (-\lambda)^{k_h} \det(\mathbf{A}_{h+1} - \lambda \mathbf{I}),$$

takže  $\lambda$  je také vlastním číslem matice  $\mathbf{A}_{h+1}$ . □

Z tohoto tvrzení také plyne, že všechny matice  $\mathbf{A}_h$ ,  $h = 0, 1, \dots, m-1$  jsou současně primitivní, nebo reducibilní, nebo imprimitivní a ireducibilní.

Nechť  $\lambda$  je společná dominantní vlastní hodnota matic  $\mathbf{A}_h$ ,  $h = 0, 1, \dots, m-1$ , tj.  $\lambda$  je růstový koeficient populace. Označme  $\mathbf{w}_h$  pravý normovaný vlastní vektor matice  $\mathbf{A}_h$  příslušný k dominantní vlastní hodnotě  $\lambda$ . Pak podle (4.2) platí

$$\lambda \mathbf{w}_h = \mathbf{A}_h \mathbf{w}_h = \mathbf{D}_h \mathbf{B}_h \mathbf{w}_h.$$

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

Vynásobením této rovnosti maticí  $B_h$  zleva a s novým využitím vztahů (4.2) dostaneme

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

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

$$\mathbf{w}_{h+1} = \frac{B_h \mathbf{w}_h}{\|B_h \mathbf{w}_h\|_1}, \quad h = 0, 1, \dots, m-1;$$

přitom klademe  $\mathbf{w}_m = \mathbf{w}_0$ . Analogicky odvodíme, že pro normované levé vlastní vektory  $\mathbf{v}_h$  matice  $A_h$  platí

$$\mathbf{v}_{h+1} = \frac{B_h^T \mathbf{v}_h}{\|B_h^T \mathbf{v}_h\|_1}, \quad h = 0, 1, \dots, m-1;$$

opět klademe  $\mathbf{v}_m = \mathbf{v}_0$ .

Upozorníme ještě na skutečnost, že společné dominantní vlastní číslo matic  $A_h$  (tj. rychlost růstu populace s cyklickou variabilitou) v případě, že všechny matice  $B_h$ ,  $h = 0, 1, \dots, m-1$  jsou čtvercové (tj. populace je v každé fázi členěna do stejných tříd), nemusí nijak souviset s vlastními hodnotami jednotlivých matic  $B_h$ . Například pro  $m = 2$  uvažujme matice

$$B_0 = \begin{pmatrix} 0.2 & 0.2 \\ 0.9 & 0 \end{pmatrix}, \quad B_1 = \begin{pmatrix} 0.1 & 3 \\ 0.2 & 0 \end{pmatrix}.$$

Dominantní vlastní hodnota matice  $B_0$ , resp. matice  $B_1$ , je 0.5359, resp. 0.8262. Z toho by se mohlo zdát, že populace vymírá. Ale dominantní vlastní hodnota matice

$$A_0 = \begin{pmatrix} 0.1 & 3 \\ 0.2 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0.2 & 0.2 \\ 0.9 & 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2.72 & 0.02 \\ 0.04 & 0.04 \end{pmatrix}$$

je rovna 2.7203, takže populace dosti rychle roste. Tento příklad není nějak umělý, může popisovat populaci, která se v nepříznivém období roku (například období sucha) soustřeďuje na přežívání, v příznivém období na rozmnožování. Uvedený jev tedy může sloužit k analýze strategie dormance semen nebo spor.

Na závěr ještě vyšetříme citlivost růstového koeficientu  $\lambda$  na složky matice  $B_h$ . Poněvadž podle (4.2) je

$$\frac{\partial(A_h)_{pq}}{\partial(B_h)_{ij}} = \frac{\partial}{\partial(B_h)_{ij}} \sum_{l=1}^{k_{h+1}} (D_h)_{pl} (B_h)_{lq} = \delta_{qj} (D_h)_{pi} = \delta_{qj} (D_h^T)_{ip},$$

platí podle řetězového pravidla pro derivování složené funkce

$$\begin{aligned} \frac{\partial \lambda}{\partial(B_h)_{ij}} &= \sum_{p=1}^{k_h} \sum_{q=1}^{k_h} \frac{\partial \lambda}{\partial(A_h)_{pq}} \frac{\partial(A_h)_{pq}}{\partial(B_h)_{ij}} = \sum_{p=1}^{k_h} \sum_{q=1}^{k_h} \frac{\partial \lambda}{\partial(A_h)_{pq}} \delta_{qj} (D_h^T)_{ip} = \\ &= \sum_{p=1}^{k_h} \frac{\partial \lambda}{\partial(A_h)_{pj}} (D_h^T)_{ip} = \left( D_h^T \frac{\partial \lambda}{\partial A_h} \right)_{ij}. \end{aligned}$$

Označíme-li

$$S(A_h) = \left( \frac{\partial \lambda}{\partial (A_h)_{ij}} \right) = \frac{(v_h)_i (w_h)_j}{v_h^T w_h}$$

matici citlivosti růstového koeficientu  $\lambda$  na složkách matice  $A_h$  (sr. 3.5.1) a

$$S(B_h) = \left( \frac{\partial \lambda}{\partial (B_h)_{ij}} \right)$$

matici citlivosti růstového koeficientu  $\lambda$  na složkách matice  $B_h$ , můžeme psát

$$S(B_h) = D_h^T S(A_h).$$

Matici pružnosti  $E(B_h)$  růstového koeficientu  $\lambda$  vzhledem ke složkám matice  $B_h$  můžeme zapsat ve tvaru

$$E(B_h) = \left( \frac{(B_h)_{ij}}{\lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial (B_h)_{ij}} \right) = \frac{1}{\lambda} B_h \circ S(B_h).$$

## 4.2 Periodická variabilita

Představme si populaci, jež je strukturovaná do  $k$  tříd a vyvíjí se v prostředí, které se periodicky mění. To může například být způsobeno měnícím se počasím v průběhu roku a podobně. Takovou populaci můžeme modelovat rovnicí

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

kde o časově závislé projekční matici  $A(t)$  předpokládáme, že je pro všechna  $t = 0, 1, 2, \dots$  nezáporná a má periodu  $m$ , tj.  $A(t+m) = A(t)$ . Tento model můžeme považovat za speciální případ modelu s cyklickou externí variabilitou. Změníme časové měřítko tak, aby délka periody byla jednotková, tj. zavedeme novou nezávisle proměnnou

$$s = \frac{1}{m}t.$$

Model pak můžeme zapsat ve tvaru

$$\mathbf{n} \left( s + \frac{h+1}{m} \right) = A(h)\mathbf{n} \left( s + \frac{h}{m} \right), \quad h = 0, 1, \dots, m-1, \quad s = 0, 1, 2, \dots,$$

což je model (4.1) s  $\tau_h = \frac{h}{m}$ ,  $B_h = A(h)$ .

## 4.3 Aperiodická variabilita

Uvažujme model vývoje populace strukturované do  $k$  tříd s časově závislou projekční maticí  $A(t)$

$$\mathbf{n}(t+1) = A(t)\mathbf{n}(t); \tag{4.3}$$

přitom matice  $A(t)$  je pro každé  $t = 0, 1, 2, \dots$  nezáporná. Řešením této rovnice s počáteční hodnotou  $\mathbf{n}(0)$  je

$$\mathbf{n}(t) = A(t-1)A(t-2) \cdots A(1)A(0)\mathbf{n}(0). \tag{4.4}$$



Abychom mohli model (4.3) nějak analyzovat, potřebujeme zavést několik dalších pojmů z teorie nezáporných matic.

*Hilbertova projektivní pseudometrika*  $d$  je definována pro každou dvojici  $(\mathbf{x}, \mathbf{y})$  nezáporných vektorů se stejným nosičem, tj. takových, že  $x_i = 0$  právě tehdy, když  $y_i = 0$ . Pseudometrika  $d$  je definována vztahem

$$d(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = \begin{cases} \ln \frac{\max \left\{ \frac{x_i}{y_i} : y_i > 0 \right\}}{\min \left\{ \frac{x_i}{y_i} : y_i > 0 \right\}}, & \mathbf{x} \neq \mathbf{o}, \\ 0, & \mathbf{x} = \mathbf{o}. \end{cases}$$

**Tvrzení 16.** Pseudometrika  $d$  má vlastnosti:

1.  $d(\mathbf{x}, \mathbf{y}) \geq 0$  pro všechny přípustné vektory  $\mathbf{x}, \mathbf{y}$ .
2.  $d(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = d(\mathbf{y}, \mathbf{x})$  pro všechny přípustné vektory  $\mathbf{x}, \mathbf{y}$ .
3.  $d(\mathbf{x}, \mathbf{z}) \leq d(\mathbf{x}, \mathbf{y}) + d(\mathbf{y}, \mathbf{z})$  pro všechny přípustné vektory  $\mathbf{x}, \mathbf{y}$ .
4.  $d(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = 0$  právě tehdy, když  $\mathbf{x} = a\mathbf{y}$  pro nějaké  $a > 0$ .
5.  $d(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = d(a\mathbf{x}, b\mathbf{y})$  pro všechny přípustné vektory  $\mathbf{x}, \mathbf{y}$  a kladná čísla  $a, b$ .
6. Pro každou nezápornou čtvercovou matici  $A$  a všechny přípustné vektory  $\mathbf{x}, \mathbf{y}$  platí  $d(A\mathbf{x}, A\mathbf{y}) \leq d(\mathbf{x}, \mathbf{y})$ . Je-li  $d(\mathbf{x}, \mathbf{y}) > 0$ , je tato nerovnost ostrá.

Důkaz:

1. Tvrzení plyne přímo z definice zobrazení  $d$ .
2. Pro nulové vektory je symetrie zřejmá z definice. Pokud  $\mathbf{y} \neq \mathbf{o}$ , platí

$$d(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = \ln \frac{\max \left\{ \frac{x_i}{y_i} : y_i > 0 \right\}}{\min \left\{ \frac{x_i}{y_i} : y_i > 0 \right\}} = \max \left\{ \ln \frac{x_i y_j}{y_i x_j} : y_i y_j \neq 0 \right\} = d(\mathbf{y}, \mathbf{x}).$$

3. Je-li některý z vektorů  $\mathbf{x}, \mathbf{y}, \mathbf{z}$  nulový, jsou nulové všechny a nerovnost je triviální. V opačném případě

$$\begin{aligned} d(\mathbf{x}, \mathbf{y}) + d(\mathbf{y}, \mathbf{z}) &= \ln \frac{\max \left\{ \frac{x_i}{y_i} : y_i > 0 \right\}}{\min \left\{ \frac{x_i}{y_i} : y_i > 0 \right\}} + \ln \frac{\max \left\{ \frac{y_i}{z_i} : z_i > 0 \right\}}{\min \left\{ \frac{y_i}{z_i} : z_i > 0 \right\}} = \\ &= \ln \frac{\max \left\{ \frac{x_i}{y_i} : y_i > 0 \right\} \max \left\{ \frac{y_i}{z_i} : z_i > 0 \right\}}{\min \left\{ \frac{x_i}{y_i} : y_i > 0 \right\} \min \left\{ \frac{y_i}{z_i} : z_i > 0 \right\}} \geq \ln \frac{\max \left\{ \frac{x_i y_i}{y_i z_i} : y_i z_i > 0 \right\}}{\min \left\{ \frac{x_i y_i}{y_i z_i} : y_i z_i > 0 \right\}} = d(\mathbf{x}, \mathbf{z}). \end{aligned}$$

4. Je-li  $d(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = 0$ , pak

$$\max \left\{ \frac{x_i}{y_i} : y_i \neq 0 \right\} = \min \left\{ \frac{x_i}{y_i} : y_i \neq 0 \right\},$$

a z toho dále plyne, že všechny hodnoty  $\frac{x_i}{y_i}$  jsou stejné, a tedy rovny nějaké konstantě  $a$ . Opačná implikace je zřejmá.

5.  $\max \left\{ \frac{ax_i}{by_i} : by_i \neq 0 \right\} = \frac{a}{b} \max \left\{ \frac{x_i}{y_i} : y_i \neq 0 \right\}$  a podobně pro minimum.

6. Nechť  $i$  je libovolný index takový, že  $(\mathbf{A}\mathbf{y})_i \neq 0$ . Pak platí

$$\frac{(\mathbf{A}\mathbf{x})_i}{(\mathbf{A}\mathbf{y})_i} = \frac{\sum_j a_{ij}x_j}{\sum_p a_{ip}y_p} = \sum_j \frac{a_{ij}y_j}{\sum_p a_{ip}y_p} \frac{x_j}{y_j},$$

a poněvadž

$$\sum_j \frac{a_{ij}y_j}{\sum_p a_{ip}y_p} = 1, \quad \frac{a_{ij}y_j}{\sum_p a_{ip}y_p} \geq 0 \text{ pro všechna } i, j,$$

je hodnota  $\frac{(\mathbf{A}\mathbf{x})_i}{(\mathbf{A}\mathbf{y})_i}$  váženým průměrem hodnot z množiny  $\left\{ \frac{x_j}{y_j} : y_j \neq 0 \right\}$ . To znamená, že

$$\min \left\{ \frac{x_j}{y_j} : y_j \neq 0 \right\} \leq \frac{(\mathbf{A}\mathbf{x})_i}{(\mathbf{A}\mathbf{y})_i} \leq \max \left\{ \frac{x_j}{y_j} : y_j \neq 0 \right\} \quad (4.5)$$

pro všechny indexy  $i$  takové, že  $(\mathbf{A}\mathbf{y})_i \neq 0$ . Odtud dále plyne, že

$$\begin{aligned} \min \left\{ \frac{x_j}{y_j} : y_j \neq 0 \right\} &\leq \min \left\{ \frac{(\mathbf{A}\mathbf{x})_j}{(\mathbf{A}\mathbf{y})_j} : (\mathbf{A}\mathbf{x})_j \neq 0 \right\} \leq \\ &\leq \max \left\{ \frac{(\mathbf{A}\mathbf{x})_j}{(\mathbf{A}\mathbf{y})_j} : (\mathbf{A}\mathbf{x})_j \neq 0 \right\} \leq \max \left\{ \frac{x_j}{y_j} : y_j \neq 0 \right\}, \end{aligned}$$

což je ekvivalentní s dokazovanou nerovností.

Pokud je  $d(\mathbf{x}, \mathbf{y}) \geq 0$ , je podle již dokázané vlastnosti 4. alespoň jedna z nerovností v (4.5) ostrá.  $\square$

Vlastnosti 1., 2., a 3. jsou axiomy pseudometriky. Vlastnosti 4. a 5. říkají, že pseudometrika  $d$  nerozlišuje (stotožňuje) vektory, které se liší pouze velikostí, nikoliv směrem. Z vlastnosti 6. plyne, že pro všechny přípustné vektory  $\mathbf{x}$ ,  $\mathbf{y}$  a nezáporné matice  $\mathbf{A}$  platí nerovnost

$$\frac{d(\mathbf{A}\mathbf{x}, \mathbf{A}\mathbf{y})}{d(\mathbf{x}, \mathbf{y})} \leq 1,$$

neboli, že násobení nezápornou maticí  $\mathbf{A}$  nezvětšuje Hilbertovu pseudovzdálenost vektorů. To nám dále umožňuje pro nezápornou matici  $\mathbf{A}$  definovat *Birkhoffův kontrakční koeficient*

$$\tau(\mathbf{A}) = \sup \left\{ \frac{d(\mathbf{A}\mathbf{x}, \mathbf{A}\mathbf{y})}{d(\mathbf{x}, \mathbf{y})} : d(\mathbf{x}, \mathbf{y}) > 0 \right\}.$$

**Tvrzení 17.** Koeficient  $\tau(A)$  má vlastnosti:

1.  $0 \leq d(A\mathbf{x}, A\mathbf{y}) \leq \tau(A)d(\mathbf{x}, \mathbf{y})$ ,  $\tau(A) \leq 1$  pro všechny přípustné vektory  $\mathbf{x}$ ,  $\mathbf{y}$  a všechny nezáporné matice  $A$ .
2. Pro nezáporné čtvercové matice  $A$ ,  $B$  platí  $\tau(AB) \leq \tau(A)\tau(B)$ .
3. Pro nezápornou nenulovou matici  $A$  platí, že  $\tau(A) = 0$  právě tehdy, když  $A = c\mathbf{w}\mathbf{v}^\top$ , kde  $c$  je nějaká konstanta a  $\mathbf{w}$ ,  $\mathbf{v}$  jsou levý a pravý vlastní vektor matice  $A$  příslušné k její dominantní vlastní hodnotě.
4. Je-li  $A > 0$ , pak  $\tau(A) < 1$ .

Důkaz:

1. Plyne přímo z definice koeficientu  $\tau$  a z vlastností pseudometriky  $d$ .
2. Poněvadž podle tvrzení 16.6. platí  $d(AB\mathbf{x}, AB\mathbf{y}) \leq d(B\mathbf{x}, B\mathbf{y})$ , je

$$\tau(AB) = \sup \left\{ \frac{d(AB\mathbf{x}, AB\mathbf{y})}{d(\mathbf{x}, \mathbf{y})} : d(\mathbf{x}, \mathbf{y}) \right\} \leq \sup \left\{ \frac{d(B\mathbf{x}, B\mathbf{y})}{d(\mathbf{x}, \mathbf{y})} : d(\mathbf{x}, \mathbf{y}) \right\} = \tau(B).$$

Z toho, že  $\tau(A) \leq 1$  dále dostaneme  $\tau(AB) \leq \tau(B) \leq \tau(B)\tau(A)$ .

3. Nechť  $\tau(A) = 0$ . Pak pro všechny vektory  $\mathbf{x}$  splňující podmínku  $d(\mathbf{x}, \mathbf{y}) > 0$  platí  $d(A\mathbf{x}, A\mathbf{y}) = 0$ , což vzhledem k vlastnosti 16.4 pseudometriky znamená, že existuje číslo  $a > 0$  takové, že  $A\mathbf{x} = aA\mathbf{y}$ . Násobení maticí  $A$  tedy zobrazuje všechny vektory se stejným nosičem do jednorozměrného prostoru a z toho dále plyne, že hodnota matice  $A$  je 1. Všechny sloupce matice  $A$  jsou tedy násobkem nějakého nezáporného a nenulového vektoru  $\mathbf{q}$ , tj.  $A = \mathbf{q}\mathbf{p}^\top$ . Přitom  $\mathbf{p} \neq \mathbf{o}$ , neboť  $A \neq \mathbf{O}$ . Nechť nyní  $\mathbf{w}$  je vlastní vektor matice  $A$  příslušný k dominantní vlastní hodnotě  $\lambda$ . Pak

$$\lambda\mathbf{w} = A\mathbf{v} = \mathbf{q}\mathbf{p}^\top\mathbf{w} = (\mathbf{p}^\top\mathbf{w})\mathbf{q}, \quad \text{tedy } \mathbf{q} = \frac{\lambda}{\mathbf{p}^\top\mathbf{w}}\mathbf{w}.$$

Dále platí

$$\lambda\mathbf{v}^\top = \mathbf{v}^\top A = \mathbf{v}^\top \mathbf{q}\mathbf{p}^\top = \mathbf{v}^\top \frac{\lambda}{\mathbf{p}^\top\mathbf{w}}\mathbf{w}\mathbf{p}^\top = \frac{\lambda\mathbf{v}^\top\mathbf{w}}{\mathbf{p}^\top\mathbf{w}}\mathbf{p}^\top, \quad \text{tedy } \mathbf{p} = \frac{\mathbf{p}^\top\mathbf{w}}{\mathbf{v}^\top\mathbf{w}}\mathbf{v}.$$

Odtud dostáváme, že  $A = \frac{\lambda}{\mathbf{v}^\top\mathbf{w}}\mathbf{w}\mathbf{v}^\top$ .

Nechť  $A = c\mathbf{w}\mathbf{v}^\top$ . Pak pro libovolné vektory  $\mathbf{x}$ ,  $\mathbf{y}$  platí

$$A\mathbf{x} = c\mathbf{w}\mathbf{v}^\top\mathbf{x} = (c\mathbf{v}^\top\mathbf{x})\mathbf{w}, \quad A\mathbf{y} = c\mathbf{w}\mathbf{v}^\top\mathbf{y} = (c\mathbf{v}^\top\mathbf{y})\mathbf{w},$$

takže

$$A\mathbf{x} = c\mathbf{w}\mathbf{v}^\top\mathbf{x} = (c\mathbf{v}^\top\mathbf{x})\mathbf{w} = \frac{c\mathbf{v}^\top\mathbf{x}}{c\mathbf{v}^\top\mathbf{y}}A\mathbf{y},$$

což podle tvrzení 16.4 znamená, že  $d(A\mathbf{x}, A\mathbf{y}) = 0$ .

4. Např. J. E. Carroll, Birkhoff's contraction coefficient. *Linear Algebra and its Applications* **389** (2004) 227-234. □

Vrátíme se nyní k rovnici (4.3) a jejímu řešení (4.4). Položme

$$\mathbf{H}_t = \mathbf{A}(t-1)\mathbf{A}(t-2)\cdots\mathbf{A}(1)\mathbf{A}(0).$$

Řekneme, že posloupnost matic  $\{\mathbf{H}_t\}_{t=0}^{\infty}$  je *slabě ergodická*, pokud  $\lim_{t \rightarrow \infty} \tau(\mathbf{H}_t) = 0$ .

Pro každé dva nezáporné vektory  $\mathbf{x}, \mathbf{y}$  se stejným nosičem podle tvrzení 17.1 platí

$$0 \leq d(\mathbf{H}_t \mathbf{x}, \mathbf{H}_t \mathbf{y}) \leq \tau(\mathbf{H}_t) d(\mathbf{x}, \mathbf{y}),$$

takže z věty o třech posloupnostech plyne

$$\lim_{t \rightarrow \infty} d(\mathbf{H}_t \mathbf{x}, \mathbf{H}_t \mathbf{y}) = 0$$

pro slabě ergodickou posloupnost matic  $\{\mathbf{H}_t\}$ . Pokud je tedy posloupnost matic  $\{\mathbf{H}_t\}$  slabě ergodická, pak řešení rovnice (4.3) mají pro libovolné počáteční podmínky asymptoticky ekvivalentní směr. Z vlastnosti 17.3 můžeme usoudit, že slabě ergodická posloupnost matic  $\{\mathbf{H}_t\}$  je asymptoticky ekvivalentní s posloupností matic  $\{\lambda_t \mathbf{w}_t \mathbf{v}_t^T\}$ , kde  $\lambda_t$  je dominantní vlastní hodnota matice  $\mathbf{H}_t$  a  $\mathbf{w}_t$ , resp.  $\mathbf{v}_t$ , je příslušné levý, resp. pravý, vlastní vektor. Řešení rovnice (4.3) je tedy asymptoticky ekvivalentní s posloupností vektorů

$$\left\{ \lambda_t \mathbf{w}_t \mathbf{v}_t^T \mathbf{n}(0) \right\} = \left\{ \left( \lambda_t \mathbf{v}_t^T \mathbf{n}(0) \right) \mathbf{w}_t \right\}.$$

Slabě ergodická posloupnost matic je tedy jistým zobecněním pojmu primitivní matice. Přesněji:

Pokud je matice  $\mathbf{A}(t)$  v rovnici (4.3) konstantní a primitivní, tj.  $\mathbf{A}(t) = \mathbf{A}$  pro všechna  $t \geq 0$  a existuje  $t_0 \leq 0$  takové, že  $\mathbf{A}^{t_0} > 0$ , pak je posloupnost matic  $\{\mathbf{H}_t\} = \{\mathbf{A}^t\}$  slabě ergodická.

Důkaz: Podle tvrzení 17.1 a 17.2 je

$$\begin{aligned} 0 \leq \tau(\mathbf{A}^t) &= \tau\left(\mathbf{A}^{t-[t/t_0]t_0} \mathbf{A}^{[t/t_0]t_0}\right) \leq \\ &\leq \tau\left(\mathbf{A}^{t-[t/t_0]t_0}\right) \tau\left(\mathbf{A}^{[t/t_0]t_0}\right) \leq \tau\left(\mathbf{A}^{t-[t/t_0]t_0}\right) \tau(\mathbf{A}^{t_0})^{[t/t_0]} \leq \tau(\mathbf{A}^{t_0})^{[t/t_0]}. \end{aligned}$$

Poněvadž podle 17.4 je  $\tau(\mathbf{A}^{t_0}) < 1$ , je  $\lim_{t \rightarrow \infty} \tau(\mathbf{A}^{t_0})^{[t/t_0]} = 0$ , takže také  $\lim_{t \rightarrow \infty} \tau(\mathbf{A}^t) = 0$ .  $\square$

Nechť jsou všechny matice  $\mathbf{A}(t)$ ,  $t = 0, 1, 2, \dots$ , v rovnici (4.3) primitivní a mají stejnou incidenční matici, tj. pro všechna  $t, s \geq 0$  a všechny dvojice indexů  $i, j$  platí, že  $a_{ij}(t) = 0$  právě tehdy, když  $a_{ij}(s) = 0$ . Pokud existuje konstanta  $K$  taková, že

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \frac{\max \{a_{ij}(t) : a_{ij}(0) > 0\}}{\min \{a_{ij}(t) : a_{ij}(0) > 0\}} < K, \quad (4.6)$$

pak je posloupnost matic  $\{\mathbf{H}_t\}$  slabě ergodická. Podmínka (4.6) říká, že variabilita prostředí není taková, že by některý koeficient projekční matice „téměř vymizel“.

## 4.4 Úlohy a cvičení

1. Uvažujte model dynamiky populace jednoletých bylin. Rostliny kvetou a produkují semena na konci léta. Některá ze semen na podzim vyklíčí a přezimují jako sazeničky, jiná

přezimují a vyklíčí až na jaře. Ozimé rostlinky mají náskok v růstu, takže z nich vyrostou střední nebo velké rostliny, z jarních pouze malé nebo střední. Matice popisující jednotlivé fáze mohou být

$$B_{\text{jaro}} = \begin{pmatrix} b_{11} & 0 \\ b_{21} & b_{22} \\ 0 & b_{32} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.3 & 0 \\ 0.1 & 0.6 \\ 0 & 0.2 \end{pmatrix}, \quad B_{\text{léto}} = (c_{11} \quad c_{12} \quad c_{13}) = (1 \quad 10 \quad 100),$$

$$B_{\text{pozdní léto}} = \begin{pmatrix} d_{11} \\ d_{21} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.5 \\ 0.5 \end{pmatrix}, \quad B_{\text{zima}} = \begin{pmatrix} f_{11} & 0 \\ 0 & f_{22} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.05 & 0 \\ 0 & 0.1 \end{pmatrix}.$$

Větší sazeničky (ozimé) tedy mají větší šanci vyrůst. Čím větší je rostlina, tím více semen produkuje. Rostlinka je mrazem méně zranitelná, než semeno. Tato populace rostlin je hypotetická, ale je inspirována reálnou populací. (A. R. Watkinson, The population ecology of winter annuals. in H. Synge (ed.) *The biological aspects of rare plant conservation*, Wiley, NY 1981, p. 253–265.)

Vypočítejte růstový koeficient populace, jeho citlivost na složky matic  $B_i$ ,  $i \in \{\text{jaro, léto, pozdní léto, zima}\}$ , a jeho pružnost vzhledem k těmto složkám.



## Kapitola 5

# Modely s interní variabilitou

### 5.1 Příklad — populace strukturovaná podle plodnosti

Uvažujme opět model (1.9) popisující vývoj populace, v níž lze jedince rozlišit na juvenilní a dospělé (plodné). Projekční matice populace je tvaru

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

kde  $\sigma_1$  ... pravděpodobnost přežití juvenilních jedinců do dalšího období;

$\sigma_2$  ... pravděpodobnost přežití plodných jedinců do dalšího období;

$\gamma$  ... pravděpodobnost, že juvenilní jedinec během období dospěje;

$\varphi$  ... střední počet potomků plodného jedince za jedno období.

Charakteristický polynom matice  $A$  je na levé straně rovnosti (3.4), takže dominantní vlastní hodnota (závisející na všech parametrech) je podle (3.6) rovna

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

Odtud je vidět, že  $\lambda_1(\sigma_1, \sigma_2, \gamma, \varphi) \geq 1$  právě tehdy, když

$$\varphi \geq \frac{(1 - \sigma_2)(1 - \sigma_1(1 - \gamma))}{\sigma_1\gamma}.$$

Zejména

$$\lambda_1(\sigma_1, \sigma_2, 1, \varphi) = \frac{1}{2} \left( \sigma_2 + \sqrt{\sigma_2^2 + 4\sigma_1\varphi} \right).$$

a  $\lambda_1(\sigma_1, \sigma_2, 1, \varphi) \geq 1$  právě tehdy, když  $\varphi\sigma_1 \geq 1 - \sigma_2$ . Jinak řečeno, populace s bezprostředním dospíváním nevymírá právě tehdy, když plodnost násobená pravděpodobnostmi přežití juvenilních jedinců není menší než úmrtnost dospělých.

Každý z ekologických (demografických) parametrů modelu může záviset na velikosti populace nebo na jejím složení (relativním nebo absolutním zastoupením jednotlivých tříd). Velká populace, tj. velká vnitrodruhová konkurence, může omezovat přežití, rychlost dospívání i

plodnost:

$$\sigma_1 = \Sigma_1 e^{-s_{11}n_1 - s_{12}n_2}, \quad (5.1)$$

$$\sigma_2 = \Sigma_2 e^{-s_{21}n_1 - s_{22}n_2}, \quad (5.2)$$

$$\gamma = \Gamma e^{-g_1n_1 - g_2n_2}, \quad (5.3)$$

$$\varphi = \Phi e^{-f_1n_1 - f_2n_2}. \quad (5.4)$$

Parametry  $\Sigma_1, \Sigma_2, \Gamma, \Phi$  lze interpretovat jako pravděpodobnosti přežití juvenilních jedinců, přežití plodných jedinců, maturace během projekčního intervalu a specifickou plodnost dospělých jedinců (v tomto pořadí) za předpokladu, že se neprojevuje vnitrodruhová konkurence. Parametry  $s_{ij}, g_i, f_i, i, j = 1, 2$  udávají „velikost vlivu“ vnitrodruhové konkurence na přežití, dobu dospívání a plodnost. Všechny parametry jsou nezáporné; pro pravděpodobnosti  $\Gamma, \Sigma_1, \Sigma_2$  platí:  $0 < \gamma \leq 1$ , tj. juvenilní jedinec dospěje v konečném čase,  $0 < \Sigma_1 \leq 1$ , tj. v reálné populaci nemohou všichni jedinci zemřít před dosažením plodnosti,  $0 \leq \Sigma_2 < 1$ , tj. dospělí jedinci nemohou neumírat.

Parametry  $\sigma_1, \sigma_2, \gamma$  a  $\varphi$  budeme chápat jako funkce vektoru  $\mathbf{n} = (n_1, n_2)^T$ . Označme

$$\begin{aligned} \lambda_1^0 &= \lambda_1(\sigma_1(0), \sigma_2(0), \gamma(0), \varphi(0)), \\ \lambda_1^\infty &= \lim_{\|\mathbf{n}\| \rightarrow \infty} \lambda_1(\sigma_1(\mathbf{n}), \sigma_2(\mathbf{n}), \gamma(\mathbf{n}), \varphi(\mathbf{n})), \end{aligned}$$

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

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

tj. populace dlouhodobě přežívá a její velikost je omezená.

Jsou-li funkce  $\sigma_1, \sigma_2, \gamma$  a  $\varphi$  dány rovnostmi (5.1)–(5.4), pak

$$\begin{aligned} \lim_{\|\mathbf{n}\| \rightarrow \infty} \sigma_1(\mathbf{n}) &= 0 && \text{pokud } \min\{s_{11}, s_{12}\} > 0, \\ \lim_{\|\mathbf{n}\| \rightarrow \infty} \sigma_2(\mathbf{n}) &= 0 && \text{pokud } \min\{s_{21}, s_{22}\} > 0, \\ \lim_{\|\mathbf{n}\| \rightarrow \infty} \gamma(\mathbf{n}) &= 0 && \text{pokud } \min\{g_1, g_2\} > 0, \\ \lim_{\|\mathbf{n}\| \rightarrow \infty} \varphi(\mathbf{n}) &= 0 && \text{pokud } \min\{f_1, f_2\} > 0, \end{aligned}$$

dále

$$\begin{aligned} \lim_{\varphi \rightarrow 0} \lambda_1(\sigma_1, \sigma_2, \gamma, \varphi) &= \sigma_1(1 - \gamma), \\ \lim_{\gamma \rightarrow 0} \lambda_1(\sigma_1, \sigma_2, \gamma, \varphi) &= \sigma_1, \\ \lim_{\sigma_1 \rightarrow 0} \lambda_1(\sigma_1, \sigma_2, \gamma, \varphi) &= \sigma_2, \\ \lim_{\sigma_2 \rightarrow 0} \lambda_1(\sigma_1, \sigma_2, \gamma, \varphi) &= \frac{1}{2} \left( \sigma_1(1 - \gamma) + \sqrt{\sigma_1^2(1 - \gamma)^2 + 4\sigma_1\gamma\varphi} \right) \end{aligned}$$

a funkce  $\lambda_1$  je spojitou funkcí svých proměnných. Odtud plyne:

- pokud plodnost závisí na velikosti populace podle vztahu (5.4) 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 (5.3) 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 (5.1) 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 (5.2) s  $\min\{s_{21}, s_{22}\} > 0$ , může populace růst neomezeně; k tomu například dojde, když plodnost je velká,

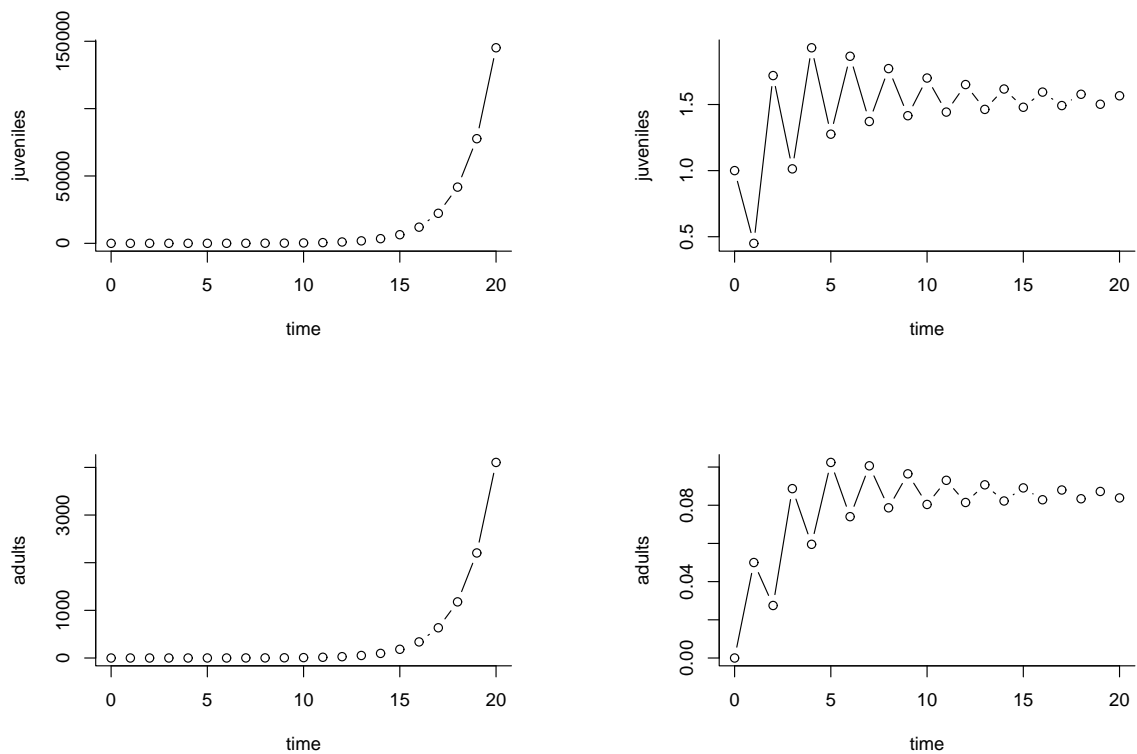
$$\varphi > \frac{1 - \sigma_1(1 - \gamma)}{\sigma_1\gamma}.$$

Stejně úvahy se stejnými závěry lze provést i v případě, že parametry  $\sigma_1$ ,  $\sigma_2$ ,  $\gamma$  a  $\varphi$  závisí na velikosti populace jiným způsobem, než podle vztahů (5.1)–(5.4), ale stále mají vlastnost

$$\lim_{\|\mathbf{n}\| \rightarrow \infty} \sigma_1(\mathbf{n}) = 0, \quad \lim_{\|\mathbf{n}\| \rightarrow \infty} \sigma_2(\mathbf{n}) = 0, \quad \lim_{\|\mathbf{n}\| \rightarrow \infty} \gamma(\mathbf{n}) = 0, \quad \lim_{\|\mathbf{n}\| \rightarrow \infty} \varphi(\mathbf{n}) = 0.$$

Na obrázku 5.1 vlevo je znázorněna dynamika populace, jejíž ekologické (demografické) charakteristiky  $\sigma_1$ ,  $\sigma_2$ ,  $\gamma$ ,  $\varphi$  nezávisí na populační hustotě. Na obrázcích 5.1 vpravo, 5.2, 5.3 vlevo jsou příklady populace se stejnými hodnotami parametrů  $\Sigma_1$ ,  $\Sigma_2$ ,  $\Gamma$  a  $\Phi$  takových, že právě jeden z ekologických (demografických) parametrů závisí na velikosti (hustotě) populace. U populace na obr. 5.3 vlevo se projevuje vliv vnitrodruhové konkurence na přežití dospělých jedinců (např. vnitrodruhová agresivita rostoucí s populační hustotou); tento vliv však nezajistí regulaci velikosti populace. Vliv vnitrodruhové konkurence na přežití dospělých stabilizuje velikost populace při nižší plodnosti, obr. 5.3 vpravo.

Na obrázcích 5.4–5.7 jsou ukázky různých invariantních množin a příslušné dynamiky populace. U populací na obrázcích 5.4, 5.5, 5.7 se jedná o stabilizaci populace omezením plodnosti při velkých populačních hustotách, u populace na obrázku 5.6 se jedná o stabilizaci populace odložením reprodukce při vyšších populačních hustotách.

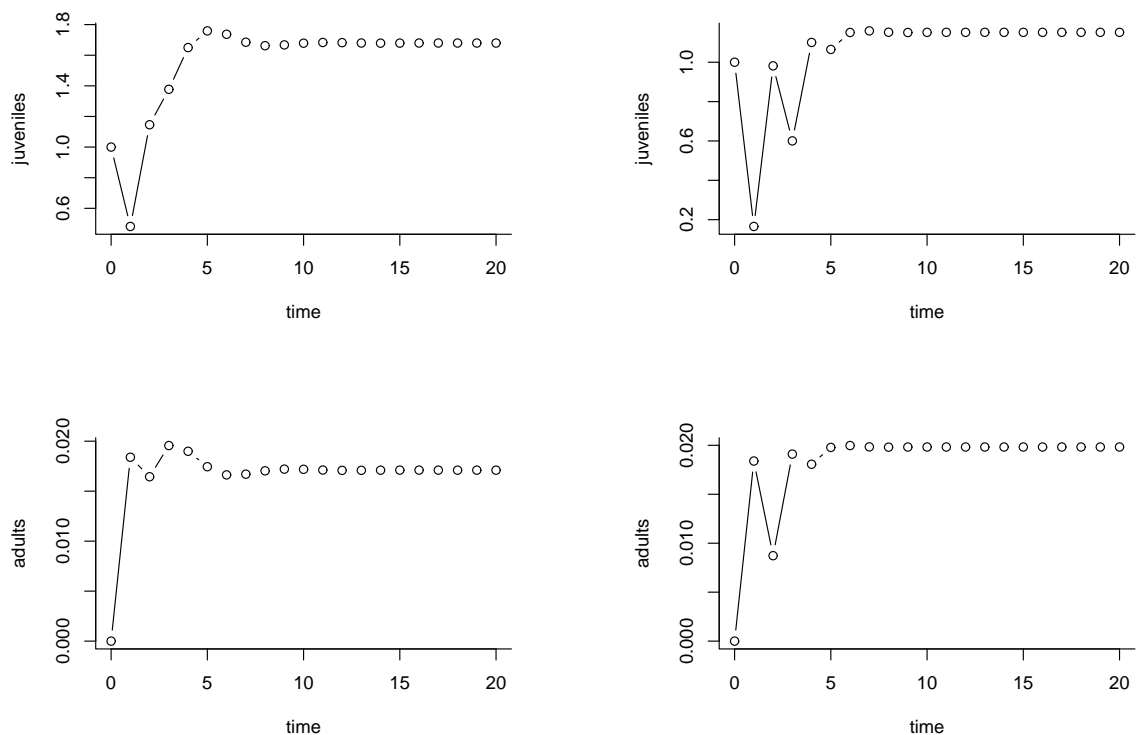


Obrázek 5.1: Vývoj populace strukturované podle plodnosti.

Použité parametry:  $\Sigma_1 = 0.5$ ,  $\Sigma_2 = 0.1$ ,  $\Gamma = 0.1$ ,  $\Phi = 50$ ,  $n_1(0) = 1$ ,  $n_2(0) = 0$ .

Vlevo: Ekologické parametry nezávisí na velikosti populace, tj.  $f_1 = f_2 = 0$ ,  $g_1 = g_2 = 0$ ,  $s_{11} = s_{12} = 0$ ,  $s_{21} = s_{22} = 0$  a v důsledku  $\lambda_1 = 1.8658$ .

Vpravo: Plodnost  $\varphi$  závisí na velikosti populace, ostatní parametry nikoliv, tj.  $f_1 = f_2 = 1$ ,  $g_1 = g_2 = 0$ ,  $s_{11} = s_{12} = 0$ ,  $s_{21} = s_{22} = 0$  a v důsledku  $\lambda_1^0 = 1.8658$ ,  $\lambda_1^\infty = 0.45$ . Stabilizace populace omezením plodnosti.

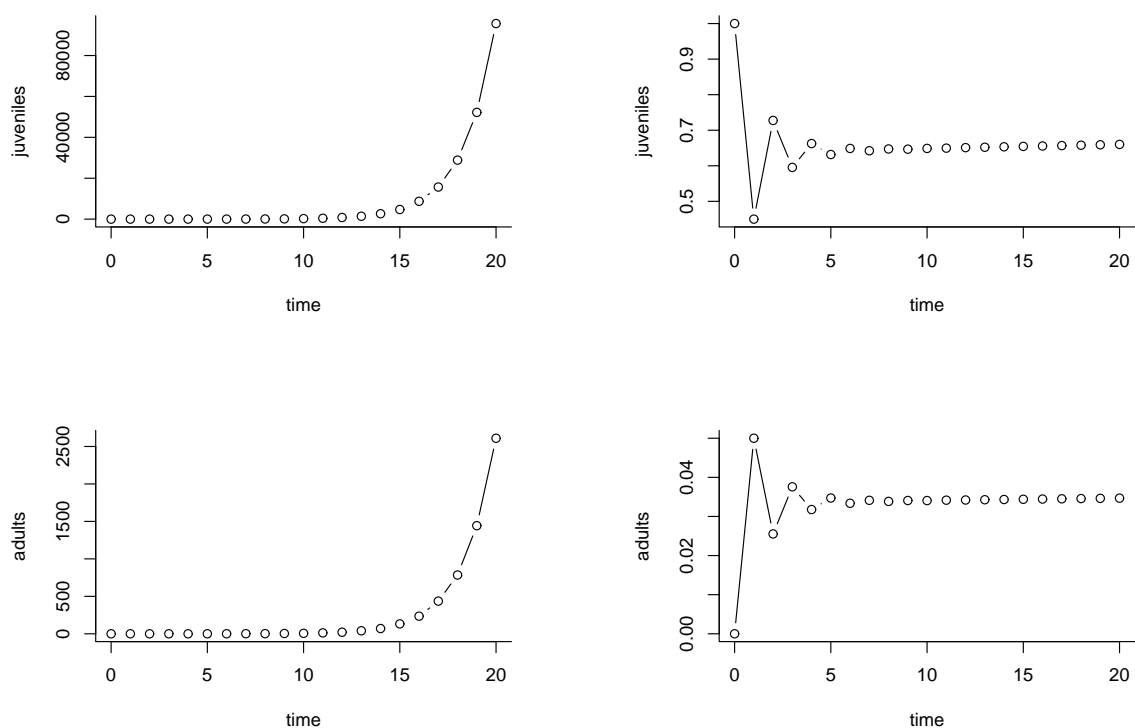


Obrázek 5.2: Vývoj populace strukturované podle plodnosti.

Použité parametry:  $\Sigma_1 = 0.5$ ,  $\Sigma_2 = 0.1$ ,  $\Gamma = 0.1$ ,  $\Phi = 50$ ,  $n_1(0) = 1$ ,  $n_2(0) = 0$ .

Vlevo: Dospívání  $\gamma$  závisí na velikosti populace, ostatní parametry nikoliv, tj.  $f_1 = f_2 = 0$ ,  $g_1 = g_2 = 1$ ,  $s_{11} = s_{12} = 0$ ,  $s_{21} = s_{22} = 0$  a v důsledku  $\lambda_1^0 = 1.8658$ ,  $\lambda_1^\infty = 0.5$ . Stabilizace populace odložením reprodukce.

Vpravo: Přežití juvenilních  $\sigma_1$  závisí na velikosti populace, ostatní parametry nikoliv, tj.  $f_1 = f_2 = 0$ ,  $g_1 = g_2 = 0$ ,  $s_{11} = s_{12} = 1$ ,  $s_{21} = s_{22} = 0$  a v důsledku  $\lambda_1^0 = 1.8658$ ,  $\lambda_1^\infty = 0.1$ . Stabilizace populace zvětšením úmrtnosti juvenilních (infanticidou).

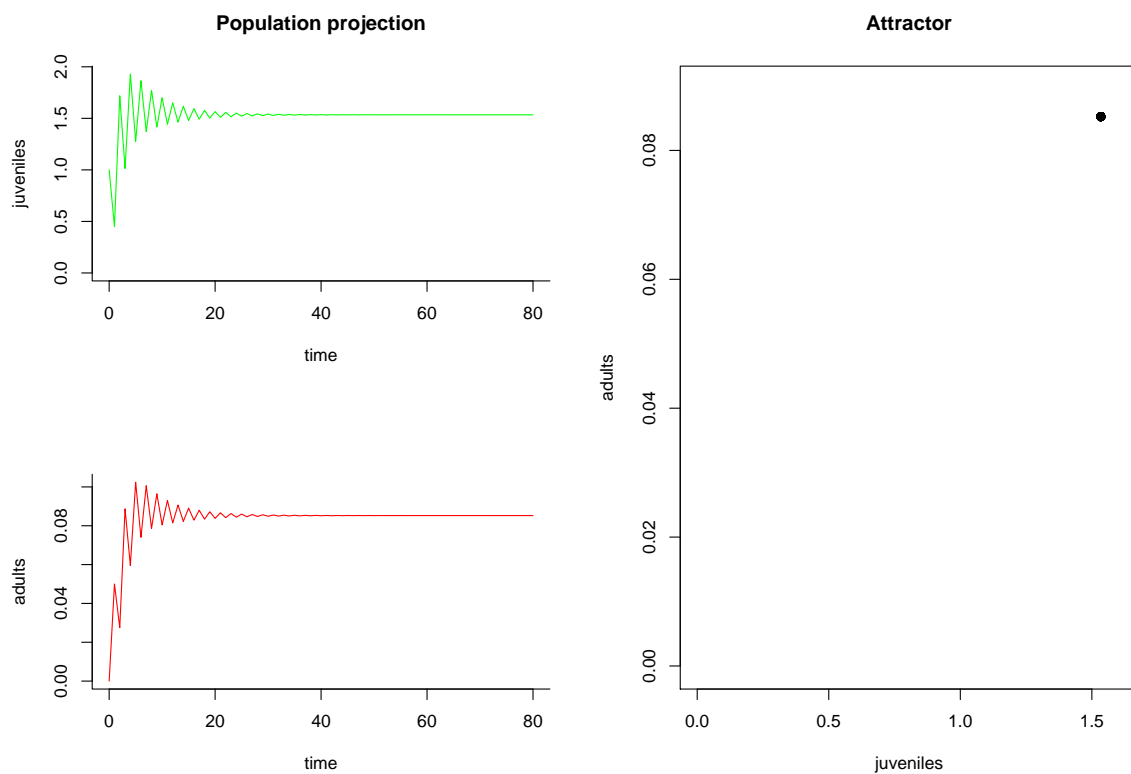


Obrázek 5.3: Vývoj populace strukturované podle plodnosti.

Použité parametry:  $\Sigma_1 = 0.5$ ,  $\Sigma_2 = 0.1$ ,  $\Gamma = 0.1$ ,  $n_1(0) = 1$ ,  $n_2(0) = 0$ .

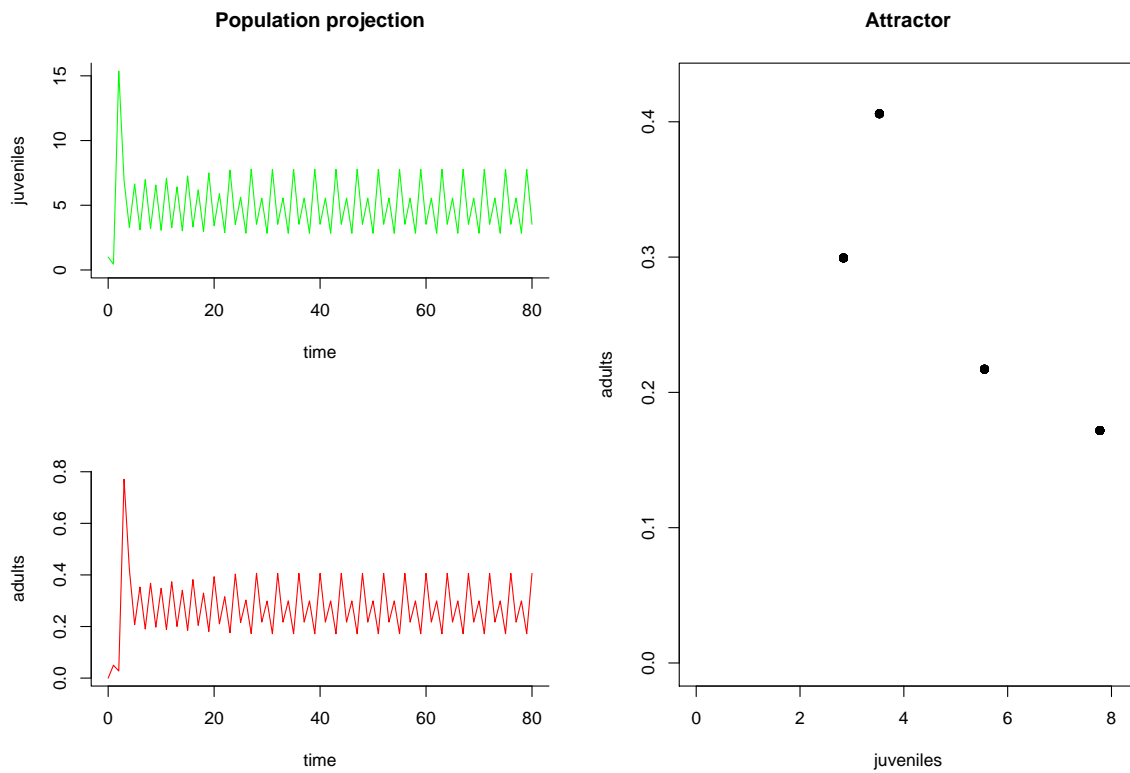
Vlevo: Přežití dospělých  $\sigma_2$  závisí na velikosti populace, ostatní parametry nikoliv a fertilita je velká, tj.  $\Phi = 50$ ,  $f_1 = f_2 = 0$ ,  $g_1 = g_2 = 1$ ,  $s_{11} = s_{12} = 0$ ,  $s_{21} = s_{22} = 0$  a v důsledku  $\lambda_1^0 = 1.8658$ ,  $\lambda_1^\infty = 1.8221$ . Zpomalení růstu zvětšením úmrtnosti dospělých.

Vpravo: Přežití dospělých  $\sigma_2$  závisí na velikosti populace, ostatní parametry nikoliv a fertilita je malá, tj.  $\Phi = 10.5$ ,  $f_1 = f_2 = 0$ ,  $g_1 = g_2 = 1$ ,  $s_{11} = s_{12} = 0$ ,  $s_{21} = s_{22} = 0$  a v důsledku  $\lambda_1^0 = 1.0204$ ,  $\lambda_1^\infty = 0.9837$ . Stabilizace populace zvětšením úmrtnosti dospělých.



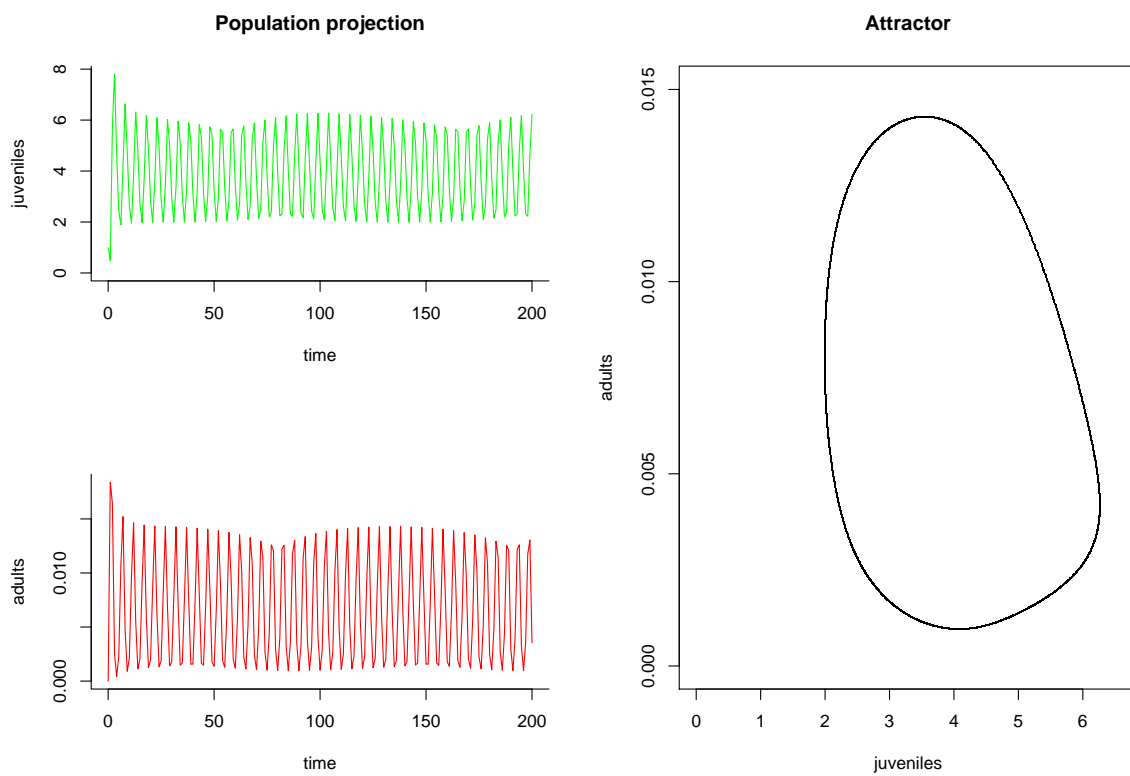
Obrázek 5.4: Rovnovážný bod.

Použité parametry:  $\Sigma_1 = 0.5$ ,  $\Sigma_2 = 0.1$ ,  $\Gamma = 0.1$ ,  $\Phi = 50$ ,  $f_1 = f_2 = 1$ ,  $g_1 = g_2 = 0$ ,  $s_{11} = s_{12} = s_{21} = s_{22} = 0$ ,  $n_1(0) = 1$ ,  $n_2(0) = 0$



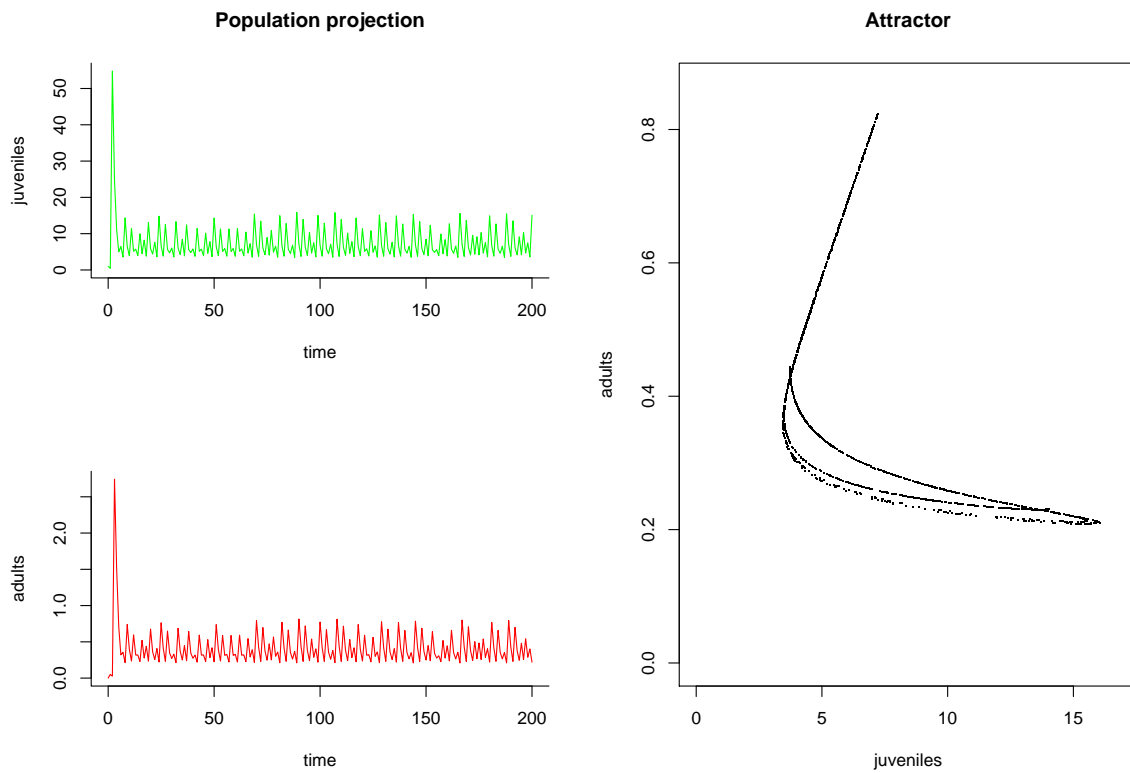
Obrázek 5.5: Cyklus periody 4.

Použité parametry:  $\Sigma_1 = 0.5$ ,  $\Sigma_2 = 0.1$ ,  $\Gamma = 0.1$ ,  $\Phi = 500$ ,  $f_1 = f_2 = 1$ ,  $g_1 = g_2 = 0$ ,  $s_{11} = s_{12} = s_{21} = s_{22} = 0$ ,  $n_1(0) = 1$ ,  $n_2(0) = 0$



Obrázek 5.6: Invariantní smyčka.

Použité parametry:  $\Sigma_1 = 0.5$ ,  $\Sigma_2 = 0.1$ ,  $\Gamma = 0.1$ ,  $\Phi = 300$ ,  $f_1 = f_2 = 0$ ,  $g_1 = g_2 = 1$ ,  $s_{11} = s_{12} = s_{21} = s_{22} = 0$ ,  $n_1(0) = 1$ ,  $n_2(0) = 0$



Obrázek 5.7: Podivný atraktor.

Použité parametry:  $\Sigma_1 = 0.5$ ,  $\Sigma_2 = 0.1$ ,  $\Gamma = 0.1$ ,  $\Phi = 1800$ ,  $f_1 = f_2 = 1$ ,  $g_1 = g_2 = 0$ ,  $s_{11} = s_{12} = s_{21} = s_{22} = 0$ ,  $n_1(0) = 1$ ,  $n_2(0) = 0$