Kapitola 1

Dynamika věkově strukturované populace

1.1 McKendrickova-von Foersterova parciální diferenciální rovnice

1.1.1 Odvození rovnice

Uvažujme populaci tvořenou jedinci, kteří se od sebe liší v jediné charakteristice – věku. Tato populace se vyvíjí v čase. Stav populace popíšeme její *hustotou* u, která závisí na čase t a na věku jedinců a, tedy $u = u(t, a)$. Velikost populace je vyjádřena pomocí její hustoty: množství jedinců, jejichž věk je v čase t z intervalu $[a_1, a_2]$ je dán integrálem

$$\int_{a_1}^{a_2} u(t, \xi)\mathrm{d}\xi.$$

Hustota je tedy integrabilní funkce $u : [0, \infty)^2 \to \mathbb{R}$. Změna velikosti populace je určena dvěma procesy – rozením a umíráním.

Proces umírání lze považovat za náhodný. Budeme o něm předpokládat, že se jedná o proces Poissonův, tj. že pravděpodobnost úmrtí jedince za krátký časový interval je úměrná délce Δt tohoto intervalu; koeficient úměrnosti označíme μ. Klasická pravděpodobnost, že jedinec, který měl v čase t věk z intervalu $[a, a+\Delta a]$, zemře v časovém úseku délky Δt je tedy rovna

$$\mu\Delta t = 1 - \frac{\int\limits_{a+\Delta t}^{a+\Delta t+\Delta a} u(t + \Delta a, \xi)\mathrm{d}\xi}{\int\limits_{a}^{a+\Delta a} u(t, \xi)\mathrm{d}\xi};$$

integrál ve jmenovateli vyjadřuje množství jedinců, kteří v čase t měli věk z intervalu $[a, a+\Delta a]$, integrál ve čitateli vyjadřuje množství jedinců, kteří v čase $t+\Delta t$ měli věk z intervalu $[a+\Delta t, a+\Delta t+\Delta a]$, tj. těch, kteří v uvažovaném časovém intervalu nezemřeli, pouze zestárli o Δt. V integrálu z čitatele provedeme substituci $\xi = s + \Delta t$ a celou rovnost vynásobíme jmenovatelem. Dostaneme

$$\mu\Delta t \int_a^{a+\Delta a} u(t,\xi)\mathrm{d}\xi = \int_a^{a+\Delta a} u(t,\xi)\mathrm{d}\xi - \int_a^{a+\Delta a} u(t+\Delta a, s+\Delta t)\mathrm{d}s.$$

Nechť $\Delta t = \Delta a$, tj. uvažované malé rozpětí věku a časový interval jsou stejné. Pak poslední rovnost snadno upravíme na tvar

$$\int_a^{a+\Delta a} \Big(u(t+\Delta a, \xi+\Delta a) - u(t,\xi) + \mu u(t,\xi)\Delta a\Big)\mathrm{d}\xi = 0.$$

Předpokládejme dále, že hustota u je spojitě diferencovatelná, a tedy také spojitá funkce. V takovém případě z faktu, že Δa bylo zvoleno libovolně, plyne[1]

$$u(t+\Delta a, a+\Delta a) - u(t,a) = -\mu u(t,a)\Delta a.$$

Levou stranu této rovnosti upravíme podle Lagrangeovy věty o střední hodnotě:

$$u(t+\Delta a, a+\Delta a) - u(t,a) = \frac{\partial u}{\partial t}(t+\vartheta_1\Delta a, a+\Delta a)\Delta a + \frac{\partial u}{\partial t}(t, a+\vartheta_2\Delta a)\Delta a;$$

v tomto případě $\frac{\partial}{\partial t}$, resp. $\frac{\partial}{\partial a}$ označuje derivaci podle první, resp. podle druhé proměnné a ϑ_1, ϑ_2 jsou čísla z intervalu $(0,1)$. Celkem tak dostaneme rovnost

$$\left(\frac{\partial u}{\partial t}(t+\vartheta_1\Delta a, a+\Delta a) + \frac{\partial u}{\partial t}(t, a+\vartheta_2\Delta a)\right)\Delta a = \mu u(t,a)\Delta a.$$

[1] Platí totiž

Lemma 1. *Nechť funkce f je spojitá na intervalu $[a,b)$. Jestliže pro každé $\alpha \in (a,b)$ platí $\int_a^\alpha f(x)\mathrm{d}x = 0$ pak $f(a) = 0$.*

Důkaz. Připusťme, že $f(a) < 0$ a položme $\varepsilon = -\frac{1}{2}f(a)$. Pak $\varepsilon > 0$. Ze spojitosti funkce f plyne existence kladného čísla δ takového, že pro každé $x \in [a, a+\delta)$ platí $|f(x) - f(a)| < \varepsilon$, takže $f(x) < f(a) + \varepsilon = \frac{1}{2}f(a)$. Bez újmy na obecnosti lze předpokládat, že $\delta < b - a$. Pak z předpokladu a z věty o monotonnosti integrálu vzhledem k integrované funkci plyne

$$0 = \int_a^{a+\delta} f(x)\mathrm{d}x \le \int_a^{a+\delta} \frac{1}{2}f(a)\mathrm{d}x = \frac{1}{2}\delta f(a) < 0,$$

což je spor. Možnost $f(a) > 0$ vyloučíme analogicky. □

Po vydělení číslem Δa a následným limitním přechodem $\Delta a \to 0$ obdržíme rovnost

$$\frac{\partial u}{\partial t}(t,a) + \frac{\partial u}{\partial a}(t,a) = -\mu u(t,a). \tag{1.1}$$

O koeficientu μ budeme předpokládat, že závisí pouze na věku a, nikoliv na hustotě populace nebo na čase, tj. $\mu = \mu(a)$. V tomto případě hodnoty funkce μ nazýváme *specifická úmrtnost ve věku* a; typický průběh funkce μ je znázorněn na obr. 1.1.1 a). Úmrtnost novorozenců je relativně velká. Pak až do jistého věku (většinou do dospělosti, ukončení individuálního vývoje) klesá. Dále zůstane na nějaké nízké úrovni a po dosažení hranice stáří opět roste; zpočátku lineárně a nakonec jako konvexní funkce.

Obecně budeme o funkci μ předpokládat, že je definovaná a spojitá na intervalu $[0, a_M)$, kde $a_M \leq \infty$, je na tomto intervalu nezáporná a platí

$$\int_0^{a_M} \mu(\xi)\mathrm{d}\xi = \infty; \tag{1.2}$$

to znamená, že v případě $a_M < \infty$ je $\lim\limits_{a\to a_M-} \mu(a) = \infty$.

Z procesu umírání jsme tedy odvodili, že hustota populace je řešením lineární parciální diferenciální rovnice

$$\frac{\partial u}{\partial t} + \frac{\partial u}{\partial a} = -\mu(a)u. \tag{1.3}$$

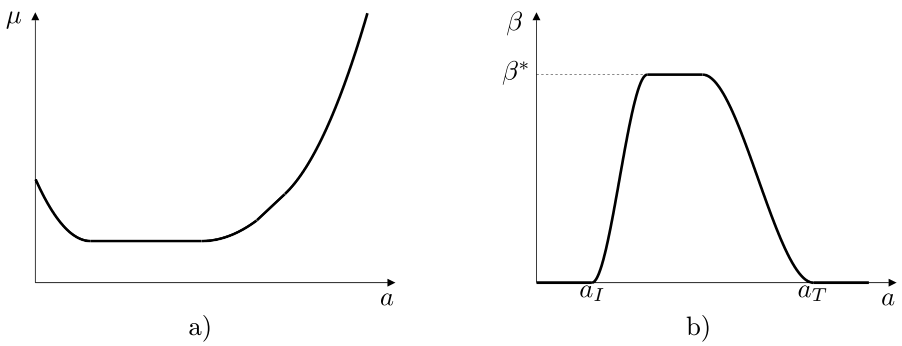
Tato rovnice bývá nazývána McKendrickova-von Foersterova.

Obraťme nyní pozornost k procesu rození. Je-li populace tvořena nepohlavně se rozmnožujícími organismy, lze mluvit o potomcích nějakého jedince. V případě pohlavního rozmnožování je vhodné se omezit na potomky samic; jedincem populace tedy budeme rozumět samici, jejími potomky pouze dcery. Počet potomků jedince za krátký časový úsek délky Δt je náhodná veličina, označme ji B. Je rozumné předpokládat, že její střední hodnota $\mathsf{E}B$ roste s délkou Δt časového úseku; v nejjednodušším případě, že je mu přímo úměrná s koeficientem β. Tedy

$$\mathsf{E}B = \beta\Delta t.$$

Podobně jako v případě úmrtnosti budeme předpokládat, že koeficient β závisí pouze na věku jedince, nikoliv na hustotě populace nebo na čase, tj. $\beta = \beta(a)$. V takovém případě ho nazýváme *specifická porodnost ve věku* a. Typický průběh funkce β je znázorněn na obrázku 1.1.1 b). Novorození jedinci žádné potomky nemají, mohou je mít až po dosažení jistého věku a_I (dospělosti). Pak porodnost naroste do jisté maximální hodnoty a po nějaké době může začít klesat a v nějakém věku a_T vymizí. Věk a_T (menopauza) může být menší než typická doba života (tak je tomu například v případě člověka) nebo větší (jako u většiny obratlovců).

Obecně budeme o funkci β předpokládat, že je nezáporná na intervalu (a_I, a_T), na $[0, a_I] \cup [a_T, \infty)$ je nulová (tj. $\operatorname{Supp}\beta = [a_I, a_T]$) a na každém podintervalu



Obrázek 1.1: Typický průběh a) specifické úmrtnosti a b) specifické porodnosti závislé na věku

intervalu $[0,\infty)$ je integrabilní. Pro hodnoty a_I, a_T, a_M platí $0 < a_I < a_T \leq \infty$, $a_I < a_M$; o vztahu hodnot a_T a a_M nepředpokládáme obecně nic.

Předpokládejme, že uvažovaný časový úsek Δt je natolik krátký, aby věky a a $a+\Delta t$ bylo možno považovat za stejné, porodnost $\beta(\cdot)$ a hustotu $u(t,\cdot)$ v libovolném čase t bylo možné považovat za konstantní funkce. Pro $i = 0,1,2,\ldots$ označme $a_i = i\Delta t$. Množství jedinců věku mezi a_i a a_{i+1} v čase t je

$$\int_{a_i}^{a_{i+1}} u(t,\xi)\mathrm{d}\xi = \int_{a_i}^{a_i+\Delta t} u(t,\xi)\mathrm{d}\xi \approx \int_{a_i}^{a_i+\Delta t} u(t,a_i)\mathrm{d}\xi = u(t,a_i)\Delta t,$$

takže očekávaný počet jejich potomků je přibližně, ale dostatečně přesně, roven

$$\big(u(t,a_i)\Delta t\big)\beta(a_i)\Delta t.$$

Počet všech novorozenců za časový úsek od t do $t+\Delta t$ je součtem potomků jedinců všech plodných věkových kategorií, tj.

$$\sum_{i=0}^{n-1}\big(u(t,a_i)\Delta t\big)\beta(a_i)\Delta t = \left(\sum_{i=0}^{n-1}\beta(a_i)u(t,a_i)\Delta t\right)\Delta t,$$

kde n je takové přirozené číslo, že $i\Delta t > a_T$. Tento počet novorozenců lze současně ztotožnit s počtem jedinců věku mezi $a_0 = 0$ a $a_i = \Delta t$ v čase t, tedy vyjádřit hodnotou

$$\int_0^{\Delta t} u(t,\xi)\mathrm{d}\xi \approx \int_0^{\Delta t} u(t,0)\mathrm{d}\xi = u(t,0)\Delta t.$$

Porovnáním těchto dvou vyjádření počtu novorozenců v časovém úseku délky Δt dostaneme

$$u(t,0) \approx \sum_{i=0}^{n-1}\beta(a_i)u(t,a_i)\Delta t.$$

Tato přibližná rovnost je tím přesnější, čím je časový úsek Δt kratší. Výraz na její levé straně je integrálním součtem příslušným k funkci f dané předpisem $f(a) = \beta(a)u(t,a)$ a dělení $\{0, \Delta t, 2\Delta t, \ldots, (n-1)\Delta t, a_T\}$ intervalu $[0, a_T]$. Podle předpokladů je funkce β na intervalu $[0, a_T]$ integrabilní, funkce $u(t,\cdot)$ je zde spojitá (dokonce diferencovatelná). Z toho plyne, že funkce $\beta(\cdot)u(t,\cdot)$ je na intervalu $[0, a_T]$ integrabilní, takže pravá strana poslední přibližné rovnosti konverguje pro $\Delta t \to 0$ k integrálu

$$\int_0^{a_T} \beta(\xi)u(t,\xi)\mathrm{d}\xi.$$

Vzhledem k tomu, že pro $a > a_T$ je $\beta(a) = 0$, můžeme v horní mezi integrálu psát symbol ∞. Pro hustotu novorozenců v čase t tedy dostáváme vyjádření

$$u(t,0) = \int_0^{\infty} \beta(\xi)u(t,\xi)\mathrm{d}\xi. \tag{1.4}$$

Parciální diferenciální rovnice (1.3) a integrální rovnice (1.4) popisují časový vývoj hustoty věkově strukturované populace. Jaká bude velikost a věkové složení konkrétní populace ale závisí ještě na jejím počátečním stavu, tj. na její hustotě v nějakém počátečním časovém okamžiku t_0. Budeme tedy předpokládat, že známe počáteční hustotu populace

$$u(t_0, a) = \varphi(a). \tag{1.5}$$

Ještě ukážeme, že soustava rovnic (1.3), (1.4) má vlastnost autonomních systémů – řešení nezávisí na volbě počátečního okamžiku t_0. Buď tedy $u(t,a)$ řešení tohoto systému s počáteční podmínkou (1.5). Položme $v(t,a) = u(t+t_0, a)$. Pak je

$$\frac{\partial v(t,a)}{\partial t} = \frac{\partial u(t+t_0,a)}{\partial(t+t_0)}\frac{\partial(t+t_0)}{\partial t} = \frac{\partial u}{\partial t}(t+t_0,a), \qquad \frac{\partial v(t,a)}{\partial a} = \frac{\partial u}{\partial a}(t+t_0,a),$$

tedy

$$\frac{\partial v(t,a)}{\partial t} + \frac{\partial v(t,a)}{\partial a} = \frac{\partial u}{\partial t}(t+t_0,a) + \frac{\partial u}{\partial a}(t+t_0,a) = -\mu(a)u(t+t_0,a) = -\mu(a)v(t,a),$$

a dále

$$v(t,0) = u(t+t_0,0) = \int_0^{\infty} \beta(\xi)u(t+t_0,\xi)\mathrm{d}\xi = \int_0^{\infty} \beta(\xi)v(t,\xi)\mathrm{d}\xi,$$

$$v(0,a) = u(t_0,a) = \varphi(a).$$

Funkce v je tedy řešením systému (1.3), (1.4), (1.5) s $t_0 = 0$. Bez újmy na obecnosti tedy lze předpokládat, že $t_0 = 0$.

Modelem vývoje věkově strukturované populace je úloha pro lineární parciální diferenciální rovnici prvního řádu:

$$\frac{\partial u}{\partial t} + \frac{\partial u}{\partial a} = -\mu(a)u \quad \text{pro } t > 0,\ a \in (0, a_M), \tag{1.6}$$

$$u(0,a) = \varphi(a) \quad \text{pro } a \in (0, a_M), \tag{1.7}$$

$$u(t,0) = \int\limits_0^\infty \beta(\xi)u(t,\xi)\mathrm{d}\xi \quad \text{pro } t > 0; \tag{1.8}$$

přitom $u = u(t,u)$ označuje hustotu jedinců věku a v čase t, $\mu(a)$ je specifická úmrtnost závislá na věku, $\beta(a)$ je specifická porodnost závislá na věku.

Funkce $\mu : [0, a_M) \to [0, \infty)$ je spojitá a splňuje podmínku (1.2), funkce $\beta : [0,\infty) \to [0,\infty)$ je nezáporná, integrabilní a splňuje podmínku $\operatorname{Supp}\beta = [a_I, a_M]$; přitom $0 < a_M \leq \infty$, $0 < a_I < a_T \leq \infty$, $a_I < a_M$.

1.1.2 Analytické řešení

Hledáme řešení rovnice (1.6) s podmínkami (1.7), (1.8).

Charakteristická soustava obyčejných diferenciálních rovnic příslušná k rovnici (1.6) je

$$\frac{\mathrm{d}t}{\mathrm{d}s} = 1, \quad \frac{\mathrm{d}a}{\mathrm{d}s} = 1, \quad \frac{\mathrm{d}u}{\mathrm{d}s} = -\mu\big(a(s)\big)u.$$

Řešení prvních dvou rovnic je

$$t = t(s) = s + C_1, \quad a = a(s) = s + C_2, \tag{1.9}$$

kde C_1, C_2 jsou konstanty. Dosazením posledního vztahu do třetí z charakteristických rovnic dává rovnici se separovanými proměnnými

$$\frac{\mathrm{d}u}{\mathrm{d}s} = -\mu(s + C_2)u,$$

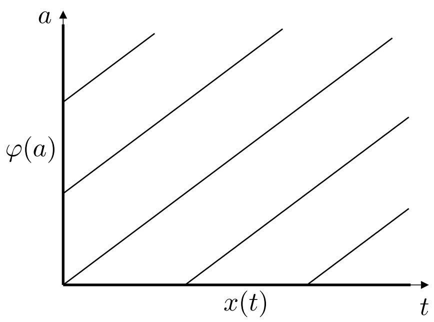
jejíž řešení je

$$u = u(s) = C_3 \mathrm{e}^{-\int\limits_0^s \mu(\tau + C_2)\mathrm{d}\tau}, \tag{1.10}$$

kde C_3 je konstanta. Odečtením rovností (1.9) eliminujeme parametr s a dostaneme vyjádření

$$t - a = C_1 - C_2 \equiv const,$$

které lze interpretovat jako soustavu rovnoběžných přímek v rovině (t,a), viz obr. 1.1.2. Tyto přímky pro $C_1 > C_2$, tj. pro $t > a$ protínají osu t, na níž je zadaná podmínka (1.8), v opačném případě protínají osu a, na níž je zadaná podmínka (1.7). Podmínka na ose a je zadána explicitně hodnotami funkce φ. Na ose t je



Obrázek 1.2: Průmět charakteristik rovnice (1.6) do roviny (t, a)

rovností (1.8) podmínka vyjádřena pouze implicitně; zatím neznámou funkci zadávající podmínku na ose t označíme x, tj.

$$x(t) = \int_0^\infty \beta(\xi) u(t, \xi) \mathrm{d}\xi. \tag{1.11}$$

Při hledání řešení úlohy (1.6), (1.7), (1.8) tedy musíme rozlišit dva případy: $a \geq t$ a $a < t$.

Nechť nejprve $a \geq t$. V tomto případě je parametrické vyjádření okrajové podmínky (1.7)[2] tvaru

$$t = 0, \quad a = \sigma, \quad u = \varphi(\sigma).$$

Dosazením $s = 0$ do (1.9) a (1.10) a porovnáním s parametrickým vyjádřením podmínky dostaneme

$$t = C_1 = 0,$$

$$a = C_2 = \sigma, \tag{1.12}$$

$$u = C_3 = \varphi(\sigma). \tag{1.13}$$

Toto vyjádření konstant C_1 a C_2 dosadíme do (1.9), tj.

$$t = s \tag{1.14}$$

$$a = s + \sigma$$

a eliminací parametru s dostaneme parametr σ ve tvaru $\sigma = a - t$. Ten spolu s vyjádřením (1.13) konstanty C_3 a (1.12) konstanty C_2 dosadíme do (1.10) a s využitím (1.14) dostaneme

$$u = u(t, a) = \varphi(a - t) \mathrm{e}^{-\int_0^t \mu(\tau + a - t) \mathrm{d}\tau}.$$

[2]Věcně správnější by v tomto případě bylo mluvit o počáteční podmínce. V obecném popisu řešení lineárních parciálních rovnic je obvykle používán pojem „okrajová podmínka“

V integrálu vystupujícím v exponentu provedeme substituci $\xi = \tau + a - t$. Výsledkem je vyjádření řešení úlohy (1.6), (1.7) pro $a_M \geq a \geq t \geq 0$ ve tvaru

$$u(t,a) = \varphi(a-t)\mathrm{e}^{-\int\limits_{a-t}^{a} \mu(\xi)\mathrm{d}\xi}.$$

Pro zjednodušení zápisu položíme

$$l(a) = \mathrm{e}^{-\int\limits_{0}^{a} \mu(\xi)\mathrm{d}\xi} \quad \text{pro } a \in [0, a_M). \tag{1.15}$$

Z toho, že $\int\limits_{a-t}^{a} \mu(\xi)\mathrm{d}\xi = \int\limits_{0}^{a} \mu(\xi)\mathrm{d}\xi - \int\limits_{0}^{a-t} \mu(\xi)\mathrm{d}\xi$ plyne

$$\mathrm{e}^{-\int\limits_{a-t}^{a} \mu(\xi)\mathrm{d}\xi} = \frac{l(a)}{l(a-t)}.$$

Z tohoto vyjádřeni dostaneme řešení úlohy (1.6), (1.7) pro $a_M \geq a \geq t \geq 0$ ve tvaru

$$u(t,a) = \varphi(a-t)\frac{l(a)}{l(a-t)}. \tag{1.16}$$

Věnujme ještě pozornost interpretaci funkce l dané vztahem (1.15). *Kohortou* rozumíme skupinu jedinců narozených v jednom okamžiku, tj. jedinců stejného věku. Pokud se všichni jedinci z kohorty narodili v čase $t_0 = 0$, pak jejich věk v čase t je roven t, takže hustota kohorty je $u(t,t)$, nebo jinak, hustota jedinců z kohorty, kteří se dožili věku a je $u(a,a)$. Podle (1.16) s přihlédnutím k (1.15) platí $u(a,a) = \varphi(0)l(a) = u(0,0)l(a)$, neboli

$$l(a) = \frac{u(a,a)}{u(0,0)}.$$

To znamená, že $l(a)$ je podílem hustoty jedinců z kohorty, kteří se dožili věku a a počáteční hustoty kohorty; hodnotu $l(a)$ lze tedy interpretovat jako pravděpodobnost, že jedinec se dožije věku a. Z tohoto důvodu bývá funkce l nazývána *funkce přežití.*

Funkce l je vztahem (1.15) definovaná na intervalu $[0, a_M)$ a má vlastnosti

$$l(0) = 1, \quad l'(a) = -\mu(a)\mathrm{e}^{-\int\limits_{0}^{a} \mu(\tau)\mathrm{d}\tau} = -\mu(a)l(a), \tag{1.17}$$

je tedy nerostoucí. Podle (1.2) platí

$$\lim_{a \to a_M -} l(a) = 0;$$

pravděpodobnost, že se jedinec dožije věku a_M je tedy nulová. V případě $a_M < \infty$ je tedy věk a_M maximální možná doba života jedince. Pokud $a_M < \infty$, můžeme dodefinovat $l(a) = 0$ pro $a \geq a_M$; funkce přežití je pak definovaná na celém intervalu $[0, \infty)$ a je zde spojitá.

Nechť nyní $a < t$. Parametrické vyjádření okrajové podmínky (1.8) je tvaru

$$t = \sigma, \quad a = 0, \quad u = x(\sigma).$$

Analogickým postupem jako v případě $a \geq t$ dostaneme vyjádření řešení úlohy (1.6), (1.8) pro $t > a \geq 0$ ve tvaru

$$u(t, a) = x(t - a)l(a). \tag{1.18}$$

Hledejme nyní vyjádření funkce x. Integrál (1.11) definující funkci x rozdělíme na součet dvou – v mezích od 0 do t a od t do ∞. V prvním z nich je funkce u vyjádřena vztahem (1.18), ve druhém vztahem (1.16), tj.

$$x(t) = \int_0^t \beta(\xi)x(t - \xi)l(\xi)\mathrm{d}\xi + \int_t^\infty \beta(\xi)\varphi(\xi - t)\frac{l(\xi)}{l(\xi - t)}\mathrm{d}\xi.$$

Ve druhém integrálu provedeme v něm substituci $\xi - t = \eta$; integrační proměnou pak zase označíme ξ. Tímto způsobem dostaneme integrální rovnici pro neznámou funkci x ve tvaru

$$x(t) = \int_0^t \beta(\xi)l(\xi)x(t - \xi)\mathrm{d}\xi + \int_0^\infty \beta(t + \xi)\varphi(\xi)\frac{l(t + \xi)}{l(\xi)}\mathrm{d}\xi. \tag{1.19}$$

V případě $a_M < \infty$ musí být $\varphi(\xi) = 0$ pro $\xi \geq a_M$. V horní mezi druhého integrálu je tedy možno psát a_M. Rovnice (1.19) se nazývá *Lotkova integrální rovnice.* Jejím řešením $x(t) = u(t, 0)$ je hustota novorozených jedinců v čase t. Je vidět, že tato hustota závisí na porodnosti β, počáteční hustotě populace φ a na jisté funkci l, která závisí na úmrtnosti μ.

Při označení

$$K(t, \xi) = \beta(t - \xi)l(t - \xi), \qquad f(t) = \int_0^{a_M} \beta(t + \xi)\varphi(\xi)\frac{l(t + \xi)}{l(\xi)}\mathrm{d}\xi$$

lze rovnici (1.19) přepsat v jednodušším tvaru

$$x(t) - \int_0^t K(t, \xi)x(\xi)\mathrm{d}\xi = f(t).$$

Jedná se tedy o integrální rovnici Volterrova typu.

> Řešení úlohy (1.6), (1.7), (1.8) je pro $a_M > a \geq t \geq 0$ dáno výrazem (1.16) a pro $t > a \geq 0$ je dáno výrazem (1.18). Přitom x je řešením Lotkovy integrální rovnice (1.19) a funkce přežití l je pro $a < a_M$ dána výrazem (1.15), pro $a \geq a_M$ je nulová.

1.1.3 Řešení se stabilní věkovou strukturou

Budeme hledat podmínky, za jakých má úloha (1.6), (1.7), (1.8) řešení ve tvaru součinu dvou funkcí, z nichž jedna závisí pouze na první proměnné (času t) a druhá pouze na druhé proměnné (věku a). Předpokládejme tedy, že řešení je dáno výrazem

$$u(t,a) = T(t)A(a), \tag{1.20}$$

kde $T : [0,\infty) \to \mathbb{R}$, $A : [0, a_M) \to \mathbb{R}$ jsou diferencovatelné funkce. Po dosazení do rovnice (1.6) dostaneme

$$T'(t)A(a) + T(t)A'(a) = -\mu(a)T(t)A(a).$$

Tuto rovnost vydělíme součinem $T(t)A(a)$ a všechny členy, v nichž se vyskytuje proměnná a, převedeme na jednu stranu. Pro všechna $t \in (0,\infty)$, $a \in (0, a_M)$ taková, že $T(t) \neq 0 \neq A(a)$, tedy platí

$$-\left(\frac{A'(a)}{A(a)} + \mu(a)\right) = \frac{T'(t)}{T(t)}. \tag{1.21}$$

Na pravé straně této rovnosti tedy je výraz, který závisí pouze na t, nikoliv na a, výraz na levé straně nezávisí na t. To je možno splnit jedině tehdy, když výrazy na obou stranách rovnosti jsou konstantní funkcí své proměnné. Označme její hodnotu λ. Dostáváme tedy

$$\frac{T'(t)}{T(t)} = \lambda.$$

Snadnou úpravou dostaneme lineární homogenní obyčejnou diferenciální rovnici prvního řádu $T' = \lambda T$ pro neznámou funkci T, jejíž řešení je

$$T(t) = T(0)\mathrm{e}^{\lambda t}. \tag{1.22}$$

Tato funkce zřejmě splňuje podmínku $T(t) \neq 0$ pro libovolné $t > 0$, pokud počáteční hodnota $T(0) \neq 0$. Konstantě λ se samozřejmě musí rovnat i levá strana rovnosti (1.21), tedy

$$-\left(\frac{A'(a)}{A(a)} + \mu(a)\right) = \lambda.$$

Po jednoduché úpravě opět dostaneme lineární homogenní obyčejnou diferenciální rovnici $A' = -(\lambda + \mu(a))A$, jejíž řešení je

$$A(a) = A(0)\mathrm{e}^{-\int_0^a \mu(\xi)\mathrm{d}\xi}\mathrm{e}^{-\lambda a}. \tag{1.23}$$

Toto řešení také splňuje podmínku $A(a) \neq 0$ pro všechna $a \in (0, a_M)$, pokud $A(0) \neq 0$. Dosazením (1.22) a (1.23) do (1.20) s využitím označení (1.15) dostaneme

$$u(t,a) = T(0)A(0)l(a)\mathrm{e}^{\lambda(t-a)}.$$

Přímým dosazením se lze přesvědčit, že tato funkce splňuje rovnici (1.6) pro libovolné reálné hodnoty λ, $T(0)$, $A(0)$. Aby byla splněna počáteční podmínka (1.7), musí platit

$$u(0,a) = T(0)A(0)l(a)\mathrm{e}^{-\lambda a} = \varphi(a),$$

tedy

$$\varphi(a) = \varphi_0 l(a)\mathrm{e}^{-\lambda a}, \tag{1.24}$$

kde $\varphi_0 = T(0)A(0)$ je nějaká konstanta. Řešení rovnice (1.6) s počáteční podmínkou (1.7) tedy je tvaru

$$u(t,a) = \varphi_0 l(a)\mathrm{e}^{\lambda(t-a)}.$$

Zbývá určit hodnotu konstanty λ tak, aby byla splněna okrajová podmínka (1.8), tj. aby platilo

$$u(t,0) = \varphi_0 l(0)\mathrm{e}^{\lambda t} = \int_0^\infty \beta(\xi)\varphi_0 l(\xi)\mathrm{e}^{\lambda(t-\xi)}\mathrm{d}\xi.$$

Tuto rovnost vydělíme nenulovým výrazem $\varphi_0\mathrm{e}^{\lambda t}$ a vzhledem k tomu, že $l(0) = 1$ podle (1.17), dostaneme

$$1 = \int_0^\infty \beta(\xi)l(\xi)\mathrm{e}^{-\lambda\xi}\mathrm{d}\xi. \tag{1.25}$$

Na (1.25) se lze dívat jako na rovnici pro neznámou hodnotu λ. Označme

$$\Phi(\lambda) = \int_0^\infty \beta(\xi)l(\xi)\mathrm{e}^{-\lambda\xi}\mathrm{d}\xi.$$

Funkce Φ je definována na $\mathbb{R}$ a je spojitá. Předpokládejme, že funkce β je ohraničená, tj. že existuje

$$\beta^* = \sup\left\{\beta(\xi) : \xi \geq 0\right\}.$$

Předpoklady o funkci β formulované na str. 6 zaručí, že $\beta^* \geq 0$. Podle (1.17) je $l(\xi) \leq 1$ pro $\xi \geq 0$. Podle věty o monotonnosti integrálu tedy pro každé $\lambda \in \mathbb{R}$ platí

$$0 \leq \Phi(\lambda) = \int_0^\infty \beta(\xi)l(\xi)\mathrm{e}^{-\lambda\xi}\mathrm{d}\xi \leq \beta^* \int_0^\infty \mathrm{e}^{-\lambda\xi}\mathrm{d}\xi = \beta^*\left[-\frac{1}{\lambda}\mathrm{e}^{-\lambda\xi}\right]_{\xi=0}^{\infty} = \frac{\beta^*}{\lambda}$$

a odtud dále plyne

$$0 \leq \lim_{\lambda\to\infty}\Phi(\lambda) \leq \lim_{\lambda\to\infty}\frac{\beta^*}{\lambda} = 0,$$

tedy $\lim\limits_{\lambda\to\infty}\Phi(\lambda) = 0$.

Podle první věty o střední hodnotě integrálního počtu existuje takové číslo $\tilde{\beta} \in [0, \beta^*]$, že

$$\int_{a_I}^{a_T} \beta(\xi) \mathrm{e}^{-\lambda\xi} \mathrm{d}\xi = \tilde{\beta} \int_{a_I}^{a_T} \mathrm{e}^{-\lambda\xi} \mathrm{d}\xi.$$

Za předpokladu, že

$$\int_{a_I}^{a_T} \beta(\xi) \mathrm{d}\xi > 0, \tag{1.26}$$

je $\tilde{\beta} > 0$. Vzhledem k tomu, že funkce l je podle (1.17) nerostoucí, platí

$$\begin{aligned}\Phi(\lambda) = \int_0^\infty \beta(\xi) l(\xi) \mathrm{e}^{-\lambda\xi} \mathrm{d}\xi = \int_{a_I}^{a_T} \beta(\xi) l(\xi) \mathrm{e}^{-\lambda\xi} \mathrm{d}\xi \geq l(a_T) \int_{a_I}^{a_T} \beta(\xi) \mathrm{e}^{-\lambda\xi} \mathrm{d}\xi = \\ = \tilde{\beta} l(a_T) \int_{a_I}^{a_T} \mathrm{e}^{-\lambda\xi} \mathrm{d}\xi = \tilde{\beta} l(a_T) \frac{\mathrm{e}^{-\lambda a_I} - \mathrm{e}^{-\lambda a_T}}{\lambda},\end{aligned}$$

takže podle de l'Hospitalova pravidla je

$$\begin{aligned}\lim_{\lambda \to -\infty} \Phi(\lambda) = \tilde{\beta} l(a_T) \lim_{\lambda \to -\infty} \frac{\mathrm{e}^{-\lambda a_I} - \mathrm{e}^{-\lambda a_T}}{\lambda} = \\ = \tilde{\beta} l(a_T) \lim_{\lambda \to -\infty} \left(-a_I \mathrm{e}^{-\lambda a_I} + a_T \mathrm{e}^{-\lambda a_T} \right) = \\ = \tilde{\beta} l(a_T) \lim_{\lambda \to -\infty} \mathrm{e}^{-\lambda a_I} \left(a_T \mathrm{e}^{-\lambda(a_T - a_I)} - a_I \right) = \infty.\end{aligned}$$

Dále podle věty o derivaci integrálu závislého na parametrechje

$$\begin{aligned}\Phi'(\lambda) = \frac{\partial}{\partial\lambda} \int_0^\infty \beta(\xi) l(\xi) \mathrm{e}^{-\lambda\xi} \mathrm{d}\xi = \frac{\partial}{\partial\lambda} \int_{a_I}^{a_T} \beta(\xi) l(\xi) \mathrm{e}^{-\lambda\xi} \mathrm{d}\xi = \\ = -\int_{a_I}^{a_T} \xi \beta(\xi) l(\xi) \mathrm{e}^{-\lambda\xi} \mathrm{d}\xi < 0.\end{aligned}$$

Celkem tedy z předpokladu (1.26) plyne, že levá strana rovnice (1.25) je spojitá funkce reálné proměnné λ klesající od nekonečna k nule. To znamená, že rovnice (1.25) má jediné řešení. Toto řešení je kladné, pokud $\Phi(0) > 1$, záporné pokud $\Phi(0) < 1$ a nulové pokud $\Phi(0) = 1$. Označme

$$S = \Phi(0) = \int_0^\infty \beta(\xi) l(\xi) \mathrm{d}\xi. \tag{1.27}$$

Z dosud provedených úvah můžeme formulovat závěr:

Nechť platí (1.26), λ je jediné reálné řešení rovnice (1.25) a počáteční funkce φ je tvaru (1.24), kde φ_0 je kladná konstanta a l funkce přežití. Pak úloha (1.6), (1.7), (1.8) má řešení

$$u(t,a) = \varphi_0 l(a) \mathrm{e}^{\lambda(t-a)}. \tag{1.28}$$

Až do konce oddílu 1.1.3 budeme předpokládat, že úloha (1.6), (1.7), (1.8) má řešení tvaru (1.28).

Označme $\psi(a) = l(a)\mathrm{e}^{-\lambda a}$. Funkci ψ lze vzhledem k (1.24) považovat za popis počáteční věkové struktury populace – hustotu jedinců věku $a > 0$ vzhledem k hustotě novorozenců. Výsledek (1.28) lze zapsat ve tvaru

$$u(t,a) = \varphi_0 \psi(a) \mathrm{e}^{\lambda t}$$

a interpretovat tak, že v průběhu času se věková struktura populace nemění, je tedy v tomto smyslu stabilizovaná.

Poněvadž podle (1.17) je $\psi(a) \le \mathrm{e}^{-\lambda a}$, integrál $\int_0^\infty \psi(a)\mathrm{d}a$ konverguje. Označme $N = N(t)$ celkovou velikost populace v čase t. Platí

$$N(t) = \int_0^\infty u(t,a)\mathrm{d}a = \int_0^\infty \varphi_0 \psi(a) \mathrm{e}^{\lambda t}\mathrm{d}a = \varphi_0 \mathrm{e}^{\lambda t} \int_0^\infty \psi(a)\mathrm{d}a.$$

Při označení $N_0 = \varphi_0 \int_0^\infty \psi(a)\mathrm{d}a$ je

$$N(t) = N_0 \mathrm{e}^{\lambda t}. \tag{1.29}$$

Velikost populace se stabilizovanou věkovou strukturou se v čase mění podle Malthusova zákona (1.29), tj. exponenciálně roste nebo vymírá; vnitřní míra přirozeného růstu λ, která je řešením rovnice (1.25), má stejné znaménko jako výraz $S-1$, kde S je dáno vztahem (1.27).

Poněvadž

$$\psi'(a) = \frac{\partial}{\partial a} l(a)\mathrm{e}^{-\lambda a} = l'(a)\mathrm{e}^{-\lambda a} - \lambda l(a)\mathrm{e}^{-\lambda a} = -(\mu(a) + \lambda) l(a) \mathrm{e}^{-\lambda a}$$

a funkce μ je nezáporná, je v případě $\lambda \ge 0$, tj. v případě nevymírající populace,

$$\max\{\psi(a) : a \ge 0\} = \psi(0);$$

to znamená, že hustota novorozených jedinců je největší. Pokud v populaci se stabilizovanou věkovou strukturou je hustota největší pro nějaký věk $a > 0$, pak populace vymírá.