Modelització matemàtica d'alguns aspectes de la Teoria de l'Evolució Darwinista.

Manuel Sanchón Rodellar

Modelització matemàtica d'alguns aspectes de la Teoria de l'Evolució Darwinista.

Manuel Sanchón Rodellar

Memòria presentada per a
aspirar al grau de Doctor en
Matemàtiques.
Departament de Matemàtiques de la
Universitat Autònoma de Barcelona.
Bellaterra, Setembre del 2002.

CERTIFIQUEM que la present
memòria ha estat realitzada per
Manuel Sanchón Rodellar,
i dirigida pels sotasignants, al
Departament de Matemàtiques de la
Universitat Autònoma de Barcelona.

Bellaterra, Setembre del 2002.

Dr. Carles Perelló i Valls. Dr. Àngel Calsina i Ballesta.

Agraïments.

Quiero empezar dedicando este trabajo a Cristina, a mis padres, Manuel y M^a Teresa y a mi hermana Elena. Si no hubiera sido por ellos probablemente no hubiese acabado nunca este trabajo. Gracias por darme ánimos en mis momentos bajos, que no han sido pocos, y por aguantarme cuando se me resistía algun problema, que supongo que tampoco habrá sido fácil. Muy especialmente a Cristina que ha sido a la que le ha tocado la peor parte.

También quiero agradecer a uno de mis dos directores, Carles Perelló, el darme el tema de tesis y mostrarme como intentar modelar la evolución de una especie. Agradecerle que me haya introducido en el fascinante mundo de las ecuaciones con retardo en el tiempo y el darme ánimos cuando algún problema se resistía. También debo agradecerle la revisión de la memoria.

A Àngel Calsina, mi otro director, le quiero dar gracias por el gran soporte que me ha dado. Recuerdo un momento de desesperación, en el que no sabía por donde seguir, no dormía por la noche pensando en un problema y si me dormía al rato me despertaba con una fabulosa idea que luego se quedaba en nada. Fué entonces cuando Àngel me habló de la teoría de semigrupos irreducibles y a partir de aquí sólo fue cuestión de días. También le quiero agradecer la revisión minuciosa de la tesis. Por todo ello, muchísimas gracias.

Agradecer a mis compañeros de despacho: Daniel, Jorge, Miguel Angel Ramírez, Miguel Angel Marmolejo, Carlos,..., su amistad y los buenos momentos que me han hecho pasar tanto dentro como fuera de la facultad. Por último dar gracias también al grupo de ecuaciones en derivadas parciales de la UAB y de la UPC, porque en los seminarios que realizan conjuntamente, he tenido la oportunidad de adquirir conocimentos en otros problemas de matemáticas aplicadas y por tanto una cultura general en este área.

Índex

Capítol 1

Introducció.

La teoria de l'evolució ha tingut, i té, força dificultats per a ser acceptada, i encara no és assumida per algunes persones. Això és degut en part a les idees religioses, però també hi ha la dificultat d'imaginar com un procés tan senzill com la mutació aleatòria unida a la selecció natural pot donar lloc a organismes complexos com els que observem a la natura. El donar un model matemàtic que retrati certs aspectes bàsics de l'evolució pot ajudar a fer més comprensible un procés que d'entrada sembla increïble a molta gent. Això és el que es fa en aquest treball per a casos molt simplificats.

L'any 1798 T.R. Malthus va publicar *An essay on the principle of population as it affects the future improvement of society* [60]. El seu missatge fou que "el principi de la població" va "en contra del procés de perfecció de la humanitat". Malthus argumentava que només la guerra, la fam, i la pestilència (Darwin va afegir, l'infanticidi) permetrien a la humanitat subsistir. Va concloure que tot esforç per a posar remei a la misèria dels pobres (gairebé tothom) erraria, ja que qualsevol millora temporal faria créixer la població, la qual cosa tornaria a deixar manca d'aliment i condicions de vida pitjors en general. Arribava a aquestes conclusions al considerar que la població creix geomètricament mentre que els medis de subsistència creixen només aritmèticament (veure [42], p.12).

L'argument matemàtic de Malthus va inspirar a Darwin i a Wallace la idea de la selecció natural, base de la teoria de l'evolució. Abans de l'aparició de les idees evolucionistes, el creacionisme, dins del qual s'inscriuen moltes idees religioses, ens revela que les formes vivents han sigut creades per voluntat divina. L'evolucionisme, aparegut a principis del segle XIX va postular la possibilitat de l'aparició de formes de vida per un mecanisme diferent: els sers vius en la seva descendència anaven modificant les seves característiques hereditàries fins al punt d'originar espècies noves. Des d'aquell moment s'inicià una gran polèmica i un enfrontament entre els científics: els partidaris del creacionisme, i els que donaven suport a la innovadora teoria de l'evolució.

Hi ha diferents noms associats a la teoria de l'evolució, d'entre els quals podem destacar Lamarck, Wallace i Darwin. El francès Jean-Baptiste de Monet cavaller de Lamarck (1744-1829) a principis del segle XIX proposa la primera teoria de l'evolució biològica de manera detallada, extensa i consistent. Segons Lamarck tots els organismes evolucionen necessàriament al pas del temps en un procés que passa de manera contínua de formes més simples a formes més complexes. En la teoria de Lamarck els descendents heretaven característiques (trets) adquirits durant la vida dels seus predecessors. En un tren d'idees semblant, però prou diferenciades, Charles Darwin (1809-1882) va postular les que haurien de ser les bases de la teoria de l'evolució tal com l'entenem avui. L'any 1859 va publicar *The origin of Species* [21], un tractat en què exposa les seves idees i el paper de la mutació i de la selecció natural en determinar el curs de l'evolució i explicar el disseny dels organismes. Alfred R. Wallace (1823-1913) va descobrir la idea de selecció natural independentment de Darwin, tot i que es dóna molta més importància a Darwin, en part degut a que Wallace negava que la selecció natural fos suficient per a donar l'origen a l'home, la qual cosa requeria segons ell, una intervenció divina directa (veure [6]).

La Teoria de l'Evolució de Darwin es basa en dos principis. El primer és que els individus al reproduir-se experimenten canvis heretables i més o menys aleatoris (anomenats mutacions). Aquests canvis poden ser convenients o inconvenients per a la reproducció i supervivència de l'individu en qüestió tenint en compte les seves condicions de vida. El segon principi, és el que Darwin anomena *selecció natural*. Ell resumeix la situació de la següent manera:

- Donat que es produeixen més individus dels que poden sobreviure, hi ha d'haver en cada cas una lluita per l'existència, ja sigui d'un individu amb un altre de la seva espècie o bé amb individus d'espècies diferents, ja sigui amb les condicions físiques de la vida [...]. Veient que indubtablement s'han presentat variacions útils a l'home, pot dubtar-se que de la mateixa manera apareguin altres que siguin útils als organismes mateixos, és la seva gran i complexa batalla per la vida, en el transcurs de les generacions? Si això succeeix, podem dubtar -recordant que neixen molts més individus dels que poden sobreviure- que els individus que tenen avantatges, per petits que siguin, sobre altres tindran més probabilitats de sobreviure i reproduir la seva espècie? I al contrari, podem estar segurs que tota variació perjudicial, per poc que ho sigui serà rigorosament eliminada. Aquesta conservació de les diferències i variacions favorables dels individus i la destrucció de les que són perjudicials és el que jo he anomenat *selecció natural* (veure [21] o bé [6] p.33).

Avui dia la teoria de l'evolució és palpable, entre d'altres, gràcies als treballs dels paleontòlegs. Aquests han descobert i estudiat durant dècades les restes fòssils de mil·lers d'organismes que van viure en el passat. El registre fòssil ens mostra que molts tipus d'organismes extints van ser diferents dels actuals, així com la successió d'organismes en el temps, i a més permet observar els estadis intermitjos en la transició d'una forma a una altra. Una vegada mort un organisme, aquest es va descomposant pel clima i els bacteris. En rares ocasions algunes parts del cos -particularment parts dures com conxes, dents i ossos- són preservades per haver sigut enterrades en llot o protegides d'alguna manera de l'acció destructora dels microorganismes i l'oxigen. Eventualment, l'organisme, o algunes de les seves parts, es petrifiquen i es preserven de forma indefinida, en associació amb les roques en les quals estan incrustats. La radioactivitat de determinats minerals continguts en les roques fa possible estimar el període en què es van formar les roques i els fòssils associats a aquestes.

L'evolució es posa de manifest d'entre d'altres llocs, en el registre fòssil. Segons es dedueix d'aquest registre, les poblacions amb característiques semblants (diguem-ne espècies) s'han anat ramificant fins a constituir el que podem anomenar arbre evolutiu.

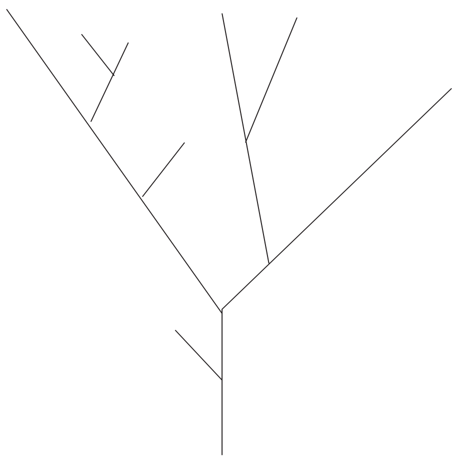


Figura 1.0.1: Arbre evolutiu.

A continuació detallem alguns aspectes de l'evolució que els nostres models haurien d'explicar: especiació, bifurcacions, extincions, aparició de noves característiques i complexitat.

El model ha de mostrar com es diferencien les espècies, és a dir, com tots els individus d'una població acaben per ser molt semblants, fins al punt de poder parlar d'espècie. Aquestes formaran les branques de l'arbre evolutiu. D'altra banda, per mutació, poden aparèixer noves possibilitats de supervivència: aprofitar un nou recurs alimentari, gaudir d'ulls, d'oïda, etc. Les noves característiques, degudes a mutacions hereditàries, seran rellevants o no, depenent de l'ambient, i en conseqüència els individus de la població s'aniran especialitzant segons siguin aquestes possibilitats. Una vegada una variable es fa rellevant, és a dir, juga un paper en la selecció natural (aparició de la vista per exemple) es produeix el que s'anomenen evolucions ràpides, la població evoluciona ràpidament seleccionant els individus més aptes. Aquí cal ressaltar el fenomen, que anomenarem "de pell de foca", per la seva similitud a les pells que es posen als esquís de muntanya per a que no puguin retrocedir, i segons el qual, una vegada una característica es torna important per a la supervivència, costa molt de prescindir-ne. D'aquesta manera el nombre de característiques rellevants es va multiplicant i els organismes es van tornant més i més complexos. Aquest és el procés que accelera l'evolució de tal manera que resulta increïble per a molta gent que aquest procés que combina mutacions aleatòries i selecció natural origini la gran diversitat i complexitat dels éssers vius.

Ja des de Malthus, Verhulst, Sharpe-Lotka-McKendrick i Volterra s'havien fet models matemàtics de la lluita per la vida, que no és més que selecció sense tenir en compte les mutacions. Un dels primers models matemàtics per a estudiar la dinàmica de poblacions va ser el proposat per T. R. Malthus l'any 1798 (veure [60]), aquest dóna un model d'equacions diferencials per al creixement d'una població de la forma

$$P'(t) = \lambda_1 P(t), \quad t \geq 0$$

on λ_1 és el que s'anomena paràmetre maltusià i $P(t)$ és la població a temps t. Aquest model és poc realista ja que no considera la limitació dels recursos, tot i que és adequat, per exemple, si es vol modelar el creixement d'algun cultiu de bacteris.

L'any 1838 Verhulst (veure [92]) dóna un altre model on la població $P(t)$ satisfà l'equació diferencial

$$P'(t) = \lambda_1 \left[1 - \frac{P(t)}{K}\right] P(t) \quad t \geq 0$$

coneguda com a equació logística i on λ_1 és la taxa intrínseca de creixement de la població i K és la capacitat de càrrega de l'ambient.

Més tard, F. R. Sharpe, A. Lotka (1911) i A. G. McKendrick (1926) (veure [58]) donen els primers models continus on s'incorporen els efectes de l'edat (als altres models donats anteriorment es considera tot independent de l'edat dels individus de la població). El model de Sharpe-Lotka-McKendrich consisteix en una equació en derivades parcials lineal amb les corresponents condicions inicial i de frontera, i on la incògnita és la densitat de població respecte l'edat a ($a < l \leq +\infty$) a temps t, $u(a,t)$. El model proposat és el següent

$$\begin{cases} u_t + u_a + m(a)u = 0 & a \in [0,l),\ t > 0 \\ \\ u(0,t) = \displaystyle\int_0^l \beta(a)u(a,t)da & t > 0 \\ \\ u(a,0) = u_0(a) & a \in [0,l). \end{cases}$$

on m i β són les taxes de mortalitat i fertilitat respectivament. La primera equació del sistema és la llei de balanç de la població, la segona fa referència a la taxa instantània de naixements i la tercera és la condició inicial.
L'any 1974 apareix la versió no lineal d'aquest model [37]. També podem trobar a la literatura densitats de població estructurades per altre variables com poden ser la mida (veure [11, 12, 13]) o d'altres [82].

A principis de segle l'italià Vito Volterra va plantejar un sistema d'equacions diferencials ordinàries modelant l'evolució d'una població formada per preses i depredadors, donat per

$$\begin{cases} \dot{x} = (a - by)x, \\ \\ \dot{y} = (-c + dx)y. \end{cases}$$

Mitjançant aquests models i donades les condicions inicials en un moment donat, podíem determinar les condicions sota les quals una (o més) població prevaldria. Un hom es veu inclinat a pensar d'una manera semblant que la combinació de mutació i selecció natural determinarà, d'alguna manera i dins de la indeterminació que la mutació aleatòria comporta, quina serà l'evolució d'una població definida per uns certs trets característics en un medi donat. És com si penséssim que tenim un espai (matemàtic) on els punts representen les diferents característiques definidores d'un ésser viu i la mutació-selecció ens determina cap on es dirigeixen els individus que inicialment tenen les característiques indicades pel punt inicial, tot tenint en compte el medi que l'envolta. Això ens porta a pensar que una població, o diverses poblacions, incloses dins d'un medi natural que les envolta i que les proveeix de recursos i d'antagonismes, es comporta com un sistema, en què les característiques de cada població canvien amb el temps. El resultat de les dues accions: mutació i diguem-ne lluita per la vida (selecció) haurien de determinar l'esdevenidor. La situació tot just expressada ens mostra que ens trobem davant d'un sistema dinàmic.

Un *sistema* és alguna cosa que està formada per parts i és percebuda com una entitat coherent. Un *sistema dinàmic* és un sistema que canvia amb el temps; el que canvia és l'*estat* del sistema, essent l'estat allò que determina d'una manera única l'esdevenidor del sistema. Com per exemple en són el sistema solar o potser el conjunt dels éssers vius en que l'estat és més difícil de definir. Els sistemes dinàmics són fonamentals, i entendre'ls ha sigut un dels objectius més perseguits, sobretot per a fer prediccions. La ciència ha combinat les lleis de la natura amb la matemàtica per a fer models que permeten, entre d'altres, predir com evolucionarà el sistema a mesura que avança el temps. El sistema solar ha sigut un dels més estudiats. Els cossos celests són les seves parts, i els estats són les seves possibles posicions i velocitats; el problema central és trobar-ne la dinàmica, és a dir, les característiques quantitatives i/o qualitatives del sistema per a tot temps. L'ús més espectacular de les matemàtiques, i especialment de la teoria dels sistemes dinàmics, ha sigut predir acuradament i amb èxit la posició en el temps dels planetes així com l'existència d'aquells que no es veien.

La ciència a més de predir, i sobretot quan la predicció quantitativa no és assolible, intenta entendre: Com s'han format les galàxies? Com han sorgit les espècies? La teoria dels sistemes dinàmics juga un paper important en intentar respondre aquestes qüestions. Així com la mecànica Newtoniana fou l'explicació de la dinàmica del cosmos, la selecció natural junt amb la mutació ens hauria de desvelar la dinàmica del conjunt dels éssers vius. Clarament l'evolució és un procés dinàmic, però no és fàcil modelar-lo matemàticament. Una vegada apareguda la llei de gravitació universal i el càlcul infinitesimal no es va trigar gaire a donar un model matemàtic (unes equacions diferencials) que ens permetien predir quina seria la dinàmica dels cossos celests. No ha passat el mateix amb l'evolució; des que van aparèixer els conceptes de selecció natural i mutació, no s'han fet gaires intents de matematitzar-la. Han sigut investigats matemàticament alguns aspectes de l'evolució basant-se en la genètica o bé fent servir principis d'optimització. Encara que Darwin expressava el seu penediment de no haver après més matemàtiques, la veritat és que avui per avui, per moltes matemàtiques que es sàpiguen, encara no veiem ni la possibilitat de modelitzar l'evolució fins el punt de poder fer prediccions; el més que podem pretendre és fer models que mostrin alguns dels seus trets bàsics.

La ciència de la vida és complexa, i quan un vol estudiar-la no es poden considerar tots els paràmetres que hi intervenen. La primera cosa que s'ha de fer si es vol estudiar algun dels seus aspectes és simplificar la situació escollint els paràmetres més rellevants. Prèvia a la seva matematització, l'explicació del comportament dels elements que intervenen en les teories es fa per via dialèctica. Es fa servir la lògica del llenguatge per a validar els arguments que justifiquen aquesta teoria. El llenguatge matemàtic tradueix una situació observada a un llenguatge abstracte amb el que podem treballar.

Quin sistema hem de considerar per a estudiar el procés dinàmic de l'evolució? Doncs bé, sens dubte una possibilitat és prendre com a sistema el conjunt de tots els éssers vius en el medi on interaccionen d'acord amb les lleis de la biologia, diguem. Però no tots els éssers vius són iguals, cadascun està caracteritzat per unes determinades variables, ja sigui l'edat, el color o l'alçada, i algunes d'aquestes són objecte de mutació hereditària. Ens referirem a aquelles característiques que tenen una importància per a la selecció natural i que són susceptibles de mutació hereditària com a *variables evolutives*.

A la literatura es troben pocs models que considerin el sistema dinàmic evolutiu basat en la mutació aleatòria i la selecció natural, tenint en compte les variables evolutives. À. Calsina, C. Perelló i J. Saldaña ([14, 15, 16, 17]) donen models matemàtics de sistemes senzills en que les variables evolutives considerades són la fertilitat i l'eficàcia de la defensa contra depredadors que suposen interconnectades. És prenent en compte aquests models i corregint algun dels seus inconvenients que portem a terme el nostre treball. A continuació detallem aquests inconvenients:

1. El terme de difusió del model proposat fa que les mutacions s'escampin en un instant de temps qualsevol a totes les característiques de l'interval $(0, 1)$, és a dir, encara que inicialment només tinguem individus amb característiques en un subconjunt de $[0, 1]$, en un instant de temps $t > 0$ qualsevol ja tindrem individus de totes les característiques.

2. En aquest model s'ha d'imposar una condició de frontera (artificial) per tal que el problema estigui ben posat. La que s'imposa és que la densitat de població de característica als extrems 0 i 1 valgui zero.

3. Se suposa que els individus poden deixar descendència en un instant qualsevol després de néixer i no han de passar una etapa prèvia de maduració.

4. La forma "gaussiana" de la mutació està fixada.

5. Per últim, cal dir que en aquest model només hi ha un únic valor de la característica "òptim" ($x = 1$).

En el treball [20] S. Cuadrado estudia l'evolució de l'edat de maduració utilitzant un model amb densitat respecte a la variable evolutiva fent servir un operador integral com el nostre, sense retard en el temps, per a tenir en compte la mutació, i utilitza la teoria de semigrups irreductibles com en aquest treball.

Més recentment, Ackleh et al. [1] han donat un model que té en compte la reproducció fidel però no les mutacions. En aquest treball es suposa que els individus estan caracteritzats per dues variables $(q_1, q_2) \in [a_1, b_1] \times [a_2, b_2]$: la taxa de fertilitat (q_1) i la taxa de mortalitat per competència (q_2), i es veu que la densitat de població tendeix a una delta de Dirac concentrada a $q^* = (b_1, a_2)$. És a dir, els individus més aptes (els que tenen una fertilitat més gran i una mortalitat més petita) són els que acaben predominant. Al model que es dóna al Capítol 2 es dóna la possibilitat que els individus puguin mutar. Veurem que quan la taxa de mutacions tendeix cap a zero llavors la densitat de població tendeix a una delta de Dirac concentrada en la característica que fa als individus de la població més aptes, la qual cosa és coherent amb els resultats de [1].
Per un altre costat, Magal i Webb [59] donen un altre model on sí que es tenen en compte les mutacions, i ho fan mitjançant un terme de difusió, tal com fan Calsina i Perelló a [17].

En aquesta memòria, entenem per població el conjunt d'individus que venen caracteritzats (a les equacions) pels mateixos paràmetres i que són susceptibles d'apareixer per mutació dels altres membres de la població. Com hem dit abans i tenint en compte la complexitat del problema, la primera cosa que s'ha de fer per a estudiar un determinat sistema és simplificar la situació. Sembla natural així considerar primer una població formada per un "únic tipus d'individus" i suposar que les aptituds per a la vida d'aquests individus depenen d'una sola variable evolutiva. En el model es pot tenir en compte que els recursos són (o poden ser) limitats, i que hi haurà una competència entre els individus de la població pels recursos, que anomenarem competència interna o intraespecífica[1]; i que causarà un descens en el creixement de les poblacions, ja sigui a l'augment de la mortalitat, ja sigui al descens de la taxa de reproducció. Suposem que els individus de la població estan caracteritzats per una variable evolutiva, x, que pren valors en l'interval $[0, 1]$.

Així doncs, un primer objectiu és donar la dinàmica d'aquest sistema, és a dir, dir com canvia la distribució de la població d'individus en qüestió d'acord amb les seves característiques. Si suposem que la població d'individus adults és suficientment gran i denotem per $u = u(t, x)$ la funció de densitat d'aquesta població respecte la variable evolutiva x, llavors la nostra elecció

[1]Notem que estem fent un abús del llenguatge, ja que típicament competència intraespecífica fa referència a la comepència que hi ha entre individus de la mateixa espècie.

és la següent

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t}(t,x) &= (1-\epsilon)\alpha\beta(x)u(t-r,x) + \epsilon \displaystyle\int_\Omega \alpha\beta(y)p(x,y)u(t-r,y)dy \\ & \\ & -(m(x) + \displaystyle\int_\Omega a(x)u(t,x)dx)u(t,x), \end{cases}$$

on r és l'edat de maduració dels individus de la població, és a dir, aquests triguen r unitats de temps en poder deixar descendència. α és la probabilitat que un individu sobrevisqui les primeres r unitats de temps. β és la taxa de fertilitat dels individus adults, ens diu com es multiplica la descendència d'un individu d'aquestes característiques per unitat de temps. ϵ és la probabilitat que la mutació tingui efectes visibles. $p(x, y)$ és la densitat de probabilitat de les mutacions, és a dir, ens informa de quina és la probabilitat que un individu de característica y deixi com a descendent un individu de característica x. $m(x)$ és la taxa de mortalitat per causes naturals, i $a(x)$ és una funció que mesura d'alguna manera la quantitat de recursos de la població i l'aptitud de cada individu per a aprofitar-los, i per tant $\displaystyle\int_0^1 a(x)u(t,x)dx$ és d'increment de la taxa de mortalitat deguda a la disminució dels recursos de què pot disposar cada individu.

Cal destacar que el retard en el temps, r, compleix alhora dues funcions: per una banda retrata un fet biològic de que transcorre un temps (de vegades anomenat edat de maduració) des del naixement fins a la reproducció i per l'altra fa que les característiques evolutives no s'escampin instantàniament. D'altra banda, l'operador integral en lloc del terme de difusió dona la distribució de la descendència d'una manera més general que ens permet ajustar-nos a casos més propers a les observacions.

Aquest model permet predir quina serà l'evolució dels individus d'aquesta població segons avança el temps i recull tots els aspectes descrits abans sobre l'arbre evolutiu: especiació, bifurcacions, extincions, aparició de noves característiques i complexitat. Per exemple, si suposem que no canvien les condicions ambientals amb el temps llavors es pot veure que a mesura que avança el temps la població es va concentrant en els individus, la característica x dels quals fa que la seva població es mantingui o creixi per sobre dels altres. Si la taxa de mutacions o la grandària de les mutacions és petita, aquesta concentració és gairebé absoluta, és a dir, a la població gairebé tots els individus tenen característiques x fent màxima la funció $\alpha\beta(x) - m(x)$. Això és el que constitueix la "espècie". Els individus amb característiques allunyades s'extingeixen. Com a aplicació d'aquest model matemàtic es poden veure alguns aspectes de com evoluciona el virus que causa la SIDA, el

VIH. Un dels principals inconvenients per tal de trobar una combinació de fàrmacs efectiva contra aquesta devastadora pandèmia, és la gran variabilitat d'aquest virus. En absència de tractament existeix un tipus de virus que predomina per acció de la selecció natural. En canvi, si hom aplica un tractament, a la llarga el virus anirà desapareixent amb el temps i deixarà de ser el més abundant, ja que és sensible a les drogues antiretrovirals. A la pràctica s'observa que després d'aplicar un determinat tractament durant un període de temps, apareixen per mutació i selecció natural noves soques del virus resistents a aquest tractament. Fent simulacions numèriques es pot veure que el model introduït recull totes aquestes observacions.

Una vegada estudiada o modelada aquesta situació més senzilla amb una sola característica intentem modelar una població on siguin rellevants més d'una característica (això és el que es fa al Capítol 2).

Tal seria el cas d'una població quan apareix una nova habilitat (característica) més eficaç. Ens podem preguntar si aquesta nova "població" s'extingirà, farà que s'extingeixi la resta de la població o bé podran coexistir les dues. De igual manera es pot modelar l'evolució de dues poblacions diferents que interaccionin entre elles. Existeixen tres tipus diferents d'interaccions: presa-depredador, en què una de les poblacions constitueix el recurs alimentari de l'altra; competició, quan dues poblacions diferents han de competir pels recursos i per tant el creixement d'una va en contra del creixement de l'altra; i per últim, mutualisme o simbiosi, quan el creixement d'una població afavoreix el creixement de l'altra.

Una vegada plantejat el model, passem a veure que està ben posat, és a dir, veiem l'existència i unicitat de solucions, i positivitat d'aquestes, per això fem servir teoremes generals d'equacions amb retard en el temps en espais de Banach.

Un altre concepte important és el solucions estacionàries, i és el que passem a calcular després de veure que el problema estava ben posat. A continuació estudiem la seva estabilitat/inestabilitat per la qual cosa hem de calcular la cota espectral de l'operador linearitzat al voltant de l'equilibri en qüestió. L'especiació apareix quan es concentra la característica al voltant d'un valor i això és el que passa si o bé la grandària de les mutacions o bé la taxa de mutacions és petita.

Més tard, passem a estudiar alguns aspectes de la dinàmica global, com per exemple l'existència d'un atractor global. En el cas sense retard arribem una mica més enllà donant de manera precisa el comportament asimptòtic de les solucions del nostre model. D'altra banda, definim el concepte d'estratègia evolutivament estable (ESS) i les calculem. Per acabar el capítol es dóna un mètode numèric, únicament per il·lustrar, i s'acaben fent unes simulacions numèriques per a una població de virus on cada individu té associada una variable evolutiva.

Al Capítol 3 estudiem una població formada per dues subpoblacions diferents que interaccionen competint pels recursos. En aquest capítol ens centrem en estudiar una població on part d'aquesta ha desenvolupat una nova característica que li permet explotar un nou recurs[2]. D'aquesta manera denotem per $u(t,x)$ i $v(t,x,y)$ les densitats de població per a una i altra població. El model proposat al Capítol 3 per a modelar aquesta situació és el següent,

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t}(t) & = (1-\epsilon_1)\alpha_1\beta_1 u(t-r_1) + \epsilon_1 \displaystyle\int_{\Omega_1} \alpha_1\beta_1(y)p_1(x,y)u(t-r_1,y)dy \\ & -(m_1 + \displaystyle\int_{\Omega_1} a_1(x)u(t,x)dx + c\int_{\Omega_2} a_2(x)v(t,x)dx)u(t), \\ \dfrac{\partial v}{\partial t}(t) & = (1-\epsilon_2)\alpha_2\beta_2 u(t-r_2) + \epsilon_2 \displaystyle\int_{\Omega_2} \alpha_2\beta_2(y)p_2(x,y)u(t-r_2,y)dy \\ & -m_2 v(t) - (\displaystyle\int_{\Omega_1} a_1(x)u(t,x)dx + c\int_{\Omega_2} a_2(x)v(t,x)dx)cv(t) \\ & -(1-c)^2(\displaystyle\int_{\Omega_2} a_2(x)v(t,x)dx)v(t), \end{cases}$$

on,

$$c(t) = \frac{A_2(t)}{A_1(t) + \beta A_2(t)},$$

$$A_1(t) = \int_{\Omega_1} a_1(x)u(t,x)dx \quad \text{i} \quad A_2(t) = \int_{\Omega_2} a_2(x)v(t,x)dx.$$

Aquí r_1 i r_2 denoten les etapes prèvies de maduració dels individus ancestrals i mutants, és a dir, el temps que triguen un tipus i altre d'individu en poder deixar descendència; ϵ_1 i ϵ_2 són les taxes de mutació de la població ancestral i mutant, respectivament; β_1 i β_2 són les taxes de fertilitat de la població ancestral i mutant, respectivament; α_1 (α_2) és la probabilitat que un individu de la població ancestral (mutant) sobrevisqui les r_1 (r_2) primeres unitats de temps; $p_i(x,y)$, $(x,y) \in \Omega_i \times \Omega_i$ $i = 1,2$ són les densitats de probabilitat per a una i altra població.
Pel que fa als termes corresponents a les mortalitats tenim les següents funcions associades: m_1 i m_2 són les taxes de mortalitat natural de la població

[2]Ens referirem a aquesta població com a població mutant i a la que hi havia inicialment com a població ancestral.

ancestral i mutant, respectivament; a_1 i a_2 són funcions que tenen en compte les habilitats dels individus per a aconseguir els recursos, a_1 correspon a la població ancestral i a_2 a la població mutant. Per últim c és la proporció d'individus mutants que es dedica al recurs que hi havia inicialment. En aquest capítol (Capítol 3) una vegada introduït el model es passa a estudiar l'existència i unicitat global de solucions així com la seva positivitat. Per a això separem els casos $r_1r_2 = 0$ i $r_1r_2 \neq 0$. Després passem a estudiar l'existència de solucions estacionàries; es veu que poden existir-ne quatre: la trivial, dues a la vora del con positiu i una altra continguda a l'interior d'aquest. També discutim l'estabilitat d'aquestes solucions estacionàries estudiant la cota espectral dels operadors linearitzats al voltant dels equilibris. Finalment, s'estudia el comportament asimptòtic de les solucions per al cas sense retard. Pel cas general es prova l'existència d'un atractor global.

Al Capítol 4 ens centrem en una població formada per dues subpoblacions diferents i que interaccionen essent una les preses i l'altra els depredadors. En aquest treball suposarem que la població de preses està estructurada per una col·lecció de variables evolutives on probablement alguna d'aquestes variables tindrà a veure amb els depredadors (agilitat, color,...). Denotem per $u(t,x)$ la densitat de població de les preses i per $v(t)$ la població total de depredadors. Al Capítol 4 es proposa i s'estudia el següent model,

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t}(t) & = (1-\epsilon)\alpha\beta u(t-r) + \epsilon \displaystyle\int_\Omega \alpha\beta(y)p(x,y)u(t-r,y)dy \\ & \quad -[m_1 + \displaystyle\int_\Omega a(x)u(t,x)dx + \gamma v(t)]u(t), \\ v'(t) & = [\tau \displaystyle\int_\Omega \gamma(x)u(t,x)dx - m_2 - bv(t)]v(t). \end{cases}$$

Aquí r és el temps mig que triga una presa des del moment que neix fins que es pot reproduir; ϵ és la taxa de mutació de les preses; α és la probabilitat que una presa sobrevisqui les r primeres unitats de temps; $\beta = \beta(x)$ és la taxa de fertilitat de les preses; $p(x,y)$ és la densitat de probabilitat que ens informa de quina és la probabilitat que una presa mutant de característica y deixi com a descendent un individu de característica x; $m_1 = m_1(x)$ és la taxa de mortalitat natural de la població de preses; $a(x)$ és una funció que ens dóna la mortalitat per competència d'una presa de característica x; $\gamma(x)$ ens diu quina és la vulnerabilitat d'una presa de característica x.
En quant a la segona equació, τ ens informa del grau en què els depredadors aprofiten els recursos existents (i.e., les preses); m_2 és la taxa de mortalitat natural dels depredadors; i finalment, b és una constant que mesura la com-

petència intraespecífica dels depredadors.
Una vegada introduït el model, passem a veure que està ben posat, és a dir, provem l'existència, unicitat i positivitat global de les solucions. Després passem a l'estudi de les solucions estacionàries i la seva estabilitat. En aquest cas existeix l'equilibri trivial, en determinades condicions un altre on només hi han preses i un tercer on conviuen preses i depredadors. Cal dir que només provem la unicitat de l'equilibri contingut a l'interior del con positiu en el cas en que γ és constant, i és en aquestes hipòtesis que estudiem la seva estabilitat. A continuació es passa a estudiar alguns aspectes de la dinàmica global com pot ser l'existència d'un atractor global i en el cas γ constant i $r = 0$ es dóna el comportament asimptòtic de les solucions. Per finalitzar, en aquest capítol també s'estudien les estratègies evolutivament estables.

Cal dir que amb les nostres eines no podem pretendre fer una predicció de com serà l'evolució en un medi real, però si que pretenem donar una eina de pensament que mostri el mecanisme bàsic del procés evolutiu.

A la memòria podem trobar tres apèndixs. A l'Apèndix A es fa una breu introducció sobre equacions diferencials amb retard en el temps en espais de Banach, i es donen els resultats més importants. A l'Apèndix B parlem de semifluxos monòtons i fortament monòtons, i donem una sèrie de resultats que ens permetran garantir que l'estabilitat dels equilibris (sota determinades condicions) és independent del retard en el temps i per últim a l'Apèndix C estudiem les solucions d'un tipus d'equació trascendent que ens trobarem a l'hora d'estudiar l'estabilitat de les solucions estacionàries.

Capítol 2

Competència interna.

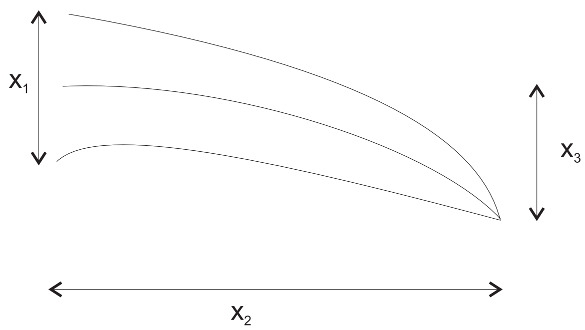
No admet discussió el fet que la supervivència de qualsevol individu depèn d'unes determinades característiques, com per exemple poden ser el color, l'edat o la capacitat de trobar aliment. Cal notar que totes aquestes característiques tenen rellevància en la selecció natural, és a dir, segons siguin aquestes els individus seran més o menys aptes per a la supervivència. Aquestes característiques es poden classificar com a variables evolutives i no evolutives. Les evolutives són aquelles variables que són objecte de mutació hereditària (com el color) i les no evolutives les que no ho són (com per exemple l'edat). L'objectiu principal d'aquest treball és modelar alguns aspectes de la teoria de l'evolució darwinista i en conseqüència sembla natural, almenys en aquest moment, tenir en compte només les variables evolutives. Les no evolutives ja estan considerades en els paràmetres no variables de les equacions. D'altra banda, per començar a abordar el problema hem de simplificar la situació. Comencem doncs modelant l'evolució d'una població formada per individus que comparteixen les mateixes característiques i que poden mutar els uns en els altres, i suposem que aquests estan caracteritzats per una col·lecció de variables evolutives.

Per tal de fer una mica més entenedora la situació que pretenem modelar introduïm dos exemples, un de clàssic (els pinsans de Darwin) i un altre d'actual importància (el VIH) que d'alguna manera s'ajusten a la situació que volem modelar:

1. Les illes Hawaii o les Galàpagos es troben extremadament aïllades de continents i d'altres arxipèlags, i per aquest motiu pocs colonitzadors, plantes o animals, han pogut arribar-hi. Les espècies que van arribar van trobar molts nínxols ecològics, o ambients, no ocupats, és a dir, sense espècies competidores o depredadores limitant la seva multiplicació. En resposta a tal situació ecològica, les espècies es van diversificar amb rapidesa. Aquest procés de diversificació d'espècies que

ocupen diferents nínxols ecològics preexistents es coneix com *radiació adaptativa*. Quan Darwin va arribar a les illes Galàpagos l'any 1835, va trobar moltes espècies que no es trobaven en cap altre lloc del món; per exemple, catorze espècies de pinsans coneguts com els pinsans de Darwin, i tots s'havien originat a partir d'un únic colonitzador. Els pinsans de les illes Galàpagos són més diversos entre sí que els d'altres parts de Suramèrica, estan adaptats a un gran nombre d'hàbitats i aliments, alguns s'alimenten principalment de plantes i altres gairebé exclusivament d'insectes. Les diferents formes dels becs estan adaptades als diversos aliments. L'explicació a tanta diversitat és que els ancestres dels pinsans van arribar a les illes Galàpagos abans que altres tipus d'aus i trobaren gran abundància de nínxols no ocupats. Els pinsans van experimentar una radiació adaptativa, evolucionant en moltes espècies que eren capaces d'explotar oportunitats que en faunes continentals són explotades per espècies molt diferents.

En aquest exemple probablement les variables evolutives més importants a considerar són les que determinen la forma del bec. Per exemple, podríem introduir una variable, x_1, per al diàmetre del bec, una altra, x_2 per a la llargada, i una tercera variable, x_3 per a la curvatura.



Segons ha provat l'evolució, al cas dels pinsans de Darwin, hi ha 14 configuracions (x_1, x_2, x_3) afavorides, cadascuna ideal per a un tipus de recurs de les illes Galàpagos.

Els becs dels colonitzadors d'aquesta espècie tenien unes característiques (x_1, x_2, x_3), aquestes al passar el temps foren mutant i la selecció natural s'encarregà d'anar col·locant en els nínxols a aquells individus que s'adaptaven millor a un recurs donat.

2. Considerem ara un exemple d'un dels éssers vius més senzills que es coneixen avui dia: els virus. Més concretament el virus de la família dels retrovirus que causa la SIDA (Síndrome d'Immunodeficiència Adquirida) anomenat VIH (virus d'immunodeficiència humana). Aquest virus té la propietat de ser molt variable i ràpidament n'apareixen noves soques. Aquest és un dels principals inconvenients per a trobar la cura d'aquesta epidèmia. Una variable evolutiva per a aquest virus podria ser, per exemple, el percentatge de sensibilitat a una determinada droga antiretroviral. Òbviament quant més elevada sigui la seva sensibilitat menys apte serà el virus (si s'està aplicant al pacient aquesta droga, naturalment) i a la vegada un virus amb un determinat valor d'aquesta variable pot deixar descendència amb altres valors i ho pot fer amb una probabilitat força elevada gràcies a la seva variabilitat. Comentarem aquest exemple amb més detall a la secció 2.8.

2.1 Model.

Una vegada introduïda la situació que pretenem modelar en aquest capítol ja podem passar a construir el nostre model matemàtic. El punt de referència que tenim són els models introduïts per À. Calsina i C. Perelló a [14, 15, 17], ja que intenten modelar la mateixa situació. Per al cas d'una població proposen el següent model

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t}(t,x) = (x - \displaystyle\int_0^1 u(t,x)dx)u(t,x) + \dfrac{\partial}{\partial x}(d(x)\dfrac{\partial u}{\partial x}(t,x)), \quad x \in (0,1), \\ u(x,0) = \phi(x), \\ u(0,t) = u(1,t) = 0, \end{cases} \tag{2.1.1}$$

on $u(t,x)$ és la densitat de la població estructurada per una variable evolutiva, $x \in [0,1]$.

Aquest model té en compte els dos principis de la teoria de l'evolució: selecció natural i mutacions. Per altra banda, també té en compte la competència interna deguda a la limitació de recursos. El primer terme de l'equació, xu, és el corresponent a la reproducció fidel, és a dir, individus de característica x que deixen per descendència individus de la mateixa característica. Notem que s'està pressuposant que quan més gran és la característica, més afavorida està, en el sentit que més individus neixen (aquí és on entra la selecció natural). El segon terme fa referència a la mortalitat per competència intraespecífica, és a dir, competència entre individus de la mateixa espècie. Finalment el tercer i darrer terme de l'equació (2.1.1) fa referència a les mutacions: la descendència no mutada es disol i difon com un gra de sal en el mar de les possibles característiques.

A [17] s'estudia l'existència i unicitat global de solucions, així com l'existència de solucions estacionàries i l'estabilitat global d'aquestes. També s'estudia la localització de les solucions estacionàries quan d és suficientment petita. Resumint en paraules els resultats, podríem dir que la solució de l'equació (2.1.1) tendeix globalment cap a la densitat d'equilibri i que quan d tendeix cap a zero, la densitat de la població tendeix a concentrar-se al voltant de la característica que fa als individus més aptes per a la supervivència (en aquest cas $x = 1$).

En aquest capítol introduirem un model que intentarà corregir alguns inconvenients que s'observen a l'equació (2.1.1). Detallem a continuació algun d'aquests inconvenients:

1. El terme de difusió del model proposat fa que les mutacions s'escampin

en un instant de temps qualsevol a totes les característiques de l'interval $(0,1)$, és a dir, encara que inicialment només tinguem individus amb característiques en un subconjunt de $[0,1]$, en un instant de temps $t > 0$ qualsevol ja tindrem individus de totes les característiques.

2. En aquest model s'ha d'imposar una condició de frontera (artificial) per tal que el problema estigui ben posat. La que s'imposa és que la densitat de població de característica als extrems 0 i 1 valgui zero.

3. Se suposa que els individus poden deixar descendència en un instant qualsevol després de néixer i no han de passar una etapa prèvia de maduració.

4. La forma "gaussiana" de la mutació està fixada.

5. Per últim, cal dir que en aquest model només hi ha un únic valor de la característica "òptim" ($x = 1$).

Com ja hem comentat al principi del capítol, nosaltres també considerarem una densitat de població, $u(t,x)$, estructurada per una col·lecció de variables evolutives. Donem així la possibilitat d'escollir més d'una característica rellevant de la població en qüestió.

Observació 2.1.1. *1.- Hauríem de fer una petita observació en quant a les variables evolutives. A la natura podem trobar-ne dos tipus: les* variables significatives *i les* parcialment significatives. *Denotem el conjunt d'aquestes variables per $x = (x_1, x_2)$ on $x_1 \in \Omega_1 = [0,1]^{n_1}$ és el conjunt de variables significatives i $x_2 \in \Omega_2 = [0,1]^{n_2}$ el conjunt de variables parcialment significatives i definim $\Omega = \Omega_1 \times \Omega_2 = [0,1]^n$, $n = n_1 + n_2$. Les* variables significatives, *$x_1 = (x_1^1, \cdots, x_1^{n_1})$, són variables que com el seu nom indica, un petit canvi en alguna d'elles, implica una millora o un perjudici a l'individu, és a dir, dos individus de característiques (x_1, x_2) i (x_1', x_2) on $x_1 \neq x_1'$ no tenen les mateixes taxes de fertilitat i/o mortalitat. En canvi les* variables parcialment significatives *són aquelles que tot i anar canviant, fins que no arriben a un determinat valor llindar no es tornen significatives, així doncs, existirà un subconjunt $\tilde{\Omega}_2 \subset \Omega_2$ de manera que els individus amb característiques (x_1, x_2) amb x_1 fix i on $x_2 \in \tilde{\Omega}_2$ són iguals, o millor dit, tenen exactament les mateixes probabilitats de sobreviure i reproduir-se.*

2.- A la introducció dèiem que el nostre model retratava aspectes de l'evolució tals com bifurcacions, extincions i aparició de noves característiques.
Amb el punt anterior de l'observació, podem justificar aquests aspectes. Imaginem que inicialment tenim una població formada per un tipus d'individus caracteritzats per una sèrie de variables evolutives i que alguna d'aquestes

variables és parcialment significativa. A més, suposem que la població inicial té característiques en aquest conjunt $\tilde{\Omega}_2$ *introduït abans. Com els individus pateixen constantment petites mutacions és probable, encara que sigui a llarg termini, que alguna d'aquestes variables parcialment significatives es torni realment significativa. En aquest sentit haurà aparegut una nova variable. Si els individus amb aquesta nova característica són molt més aptes (per exemple, poden haver adquirit l'oïda, o la capacitat d'explotar un nou recurs molt abundant) pot donar lloc a l'extinció dels individus que predominaven abans de fer-se rellevant aquesta variable parcialment significativa. D'altra banda, també es pot donar la coexistència amb els altres individus, obtenint així una bifurcació.*

Un punt essencial per a l'existència de l'evolució per competència és la limitació de recursos que s'han de compartir. Si hi haguessin recursos infinits no hi hauria competència intraespecífica, la població creixeria indefinidament. No hi hauria evolució tal com l'entenem, com a predomini poblacional dels més aptes. Però això en realitat no és així, sinó que la població total està acotada per un determinat número que depèn dels recursos disponibles.

Notació 2.1.1. *Considerem els espais de Banach de funcions contínues a* Ω, $X = \mathcal{C}(\Omega)$, *i de funcions contínues de* $[-r, 0]$ *en* X, $C = \mathcal{C}([-r, 0], X)$, *dotats tots dos de la norma del suprem. Donada* $u \in \mathcal{C}([-r, \infty), X)$ *i* $t \geq 0$ *definim* $u_t \in C$ *per* $u_t(\theta) = u(t + \theta), \theta \in [-r, 0]$. *Per una altra banda, donat un nucli integral* $k \in \mathcal{C}(\Omega \times \Omega)$ *definim el següent operador integral*

$$K : X \longrightarrow X, \quad \phi \longmapsto \int_{\Omega} k(\cdot, y)\phi(y)dy. \tag{2.1.2}$$

El nostre model es basa en suposar que les característiques prenen valors en un conjunt acotat de $\mathbb{R}^n$. A més suposem que les característiques dels descendents d'un individu s'escampen d'acord amb certa distribució de probabilitat. Degut a que l'importància de les característiques rau en el fenotip, encara que les diferències en la composició genètica puguin ser discretes, considerem adequat en la majoria dels casos que aquesta distribució sigui contínua. Tot i això hi ha condicions en que el genotip discret determina el fenotip amb precisió. Tal és el cas, per exemple, dels albins que deuen la seva condició a un sol gen canviat. Per estalviar-nos la repetició dels arguments matemàtics, inclourem els dos casos en un únic model matemàtic.

A continuació introduirem els diferents paràmetres i les diferents funcions que intervenen al model. Com ja hem comentat amb anterioritat considerem que els individus tenen una etapa prèvia de maduració, r ($r \geq 0$) serà doncs el temps que triga un individu de la població en poder deixar descendència des de el moment que neix. Típicament si aquest temps és prou petit s'acostuma a considerar 0.

Notem, però, que quan $r = 0$ les característiques s'escampen per tota la població instantàniament; és a dir, al cap d'un temps, per petit que sigui, ja es troben individus amb totes les característiques, tal com passa amb el model (2.1.1).

D'altra banda, hem de considerar les taxes de fertilitat i de mortalitat de la població, que denotem per β i m, respectivament. Naturalment suposem que β i m depenen de les variables evolutives.

Abans hem comentat que suposem que els recursos de la població són, o poden ser, limitats i en conseqüència hem de tenir en compte la competència interna. À. Calsina i C. Perelló [14, 15, 17] introdueixen el següent terme corresponent a la mortalitat interna:

$$-(\int u)u,$$

és a dir, suposen que la mortalitat per competència és proporcional a la densitat de població i a la població total. Aquí suposem que la mortalitat per competència interna és proporcional a la densitat de població i a

$$-\int_\Omega a(x)u(t,x)dx,$$

donant així la possibilitat que uns individus siguin més aptes que altres alhora d'explotar els recursos.

Un altre paràmetre que hem de tenir en compte és la proporció d'individus (joves/infèrtils) que mor abans d'edat r, denotat per $1-\alpha$ ($\alpha \in [0,1]$). Una hipòtesis essencial al nostre model és que α és constant i no depèn de la densitat de població. Com es comenta a la següent observació aquesta hipòtesis no és restrictiva en alguns casos.

Observació 2.1.2. *Suposar que α és constant és una hipòtesis acceptable si suposem que la població estudiada està formada només per individus adults i que els joves (no considerats a les equacions) poden sobreviure sense recursos o bé tenen recursos il·limitats les seves r primeres unitats de temps, és a dir, fins que es converteixen en adults.*

Veiem-ho. Sigui $u(t,x)$ la densitat de població d'individus adults estructurats per una col·lecció de variables evolutives, i sigui $v(t,a,x)$ la densitat de població d'individus joves (fins que tenen r unitats de temps de vida) estructurada, a més, per l'edat, $a \in [-r, 0]$. Considerem que $a = -r$ és l'edat d'un individu en el moment de néixer i $a = 0$ és l'edat en la que un individu jove passa a ser adult.

Una possible elecció de les equacions que modelen aquesta població de joves i adults podria ser la següent:

$$\begin{cases} \dfrac{\partial v}{\partial t}(t,a,x) + \dfrac{\partial v}{\partial a}(t,a,x) + \tilde{m}(a)v(t,a,x) = 0, \\ v(t,-r,x) = N(u(t))(x), \\ \dfrac{\partial u}{\partial t}(t,x) = v(t,0,x) - (m(x) + \displaystyle\int_\Omega a(x)u(t,x)dx)u(t,x), \end{cases} \tag{2.1.3}$$

on $\tilde{m}$ és la taxa de mortalitat dels joves i N fa referència als naixements que hi ha.
Com l'equació (2.1.3) és lineal, la podem integrar al llarg de les característiques per a obtenir que

$$v(t,a,x) = \begin{cases} v(0,a-t,x)e^{-\int_{a-t}^{a}\tilde{m}(s)ds} & si \quad t-r \le a \le 0, \\ N(u(t-a-r))(x)e^{-\int_{-r}^{a}\tilde{m}(s)ds} & si \quad -r \le a \le \min\{t-r,0\}. \end{cases}$$

Així doncs, l'equació per a la densitat d'adults queda,

$$\frac{\partial u}{\partial t}(t) = N(u(t-r))e^{-\int_{-r}^{0}\tilde{m}(s)ds} - (m + \int_\Omega a(x)u(t,x)dx)u(t), \quad t > r.$$

I per tant,

$$\alpha = e^{-\int_{-r}^{0}\tilde{m}(s)ds}.$$

En conseqüència només queda acabar de determinar quina forma tindrà el terme corresponent al naixement (N).

Finalment hem de parlar de les funcions i paràmetres corresponents a les mutacions. Per una banda, $1-\epsilon \in [0,1]$ mesura la probabilitat que una característica fenotípica d'un individu sigui heretada amb el mateix valor per als seus descendents. A la majoria dels casos, com considerem característiques fenotípiques contínues, aquest número $(1-\epsilon)$ és 0. Per als individus que muten, hem de tenir en compte la densitat de probabilitat que ens diu bàsicament amb quina probabilitat un individu de característica y deixa com a descendent un individu de característica x. Aquesta densitat de probabilitat la denotem per $p(x,y)$.

Ara ja estem en condicions d'introduir el problema de valor inicial que determinarà l'evolució d'aquesta població. Proposem la següent equació integrodiferencial de tipus retardat en un espai de Banach (C) i amb termes no locals,

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t}(t) &= (1-\epsilon)\alpha\beta u(t-r) + \epsilon \displaystyle\int_\Omega \alpha\beta(y)p(\cdot,y)u(t-r,y)dy \\ & -(m + \displaystyle\int_\Omega a(x)u(t,x)dx)u(t), \\ u_0 &= \phi \in C. \end{cases} \tag{2.1.4}$$

on $u(t) = u(t,x)$ és la densitat de població, i on β, m i a són funcions de x.

Per tal millorar una mica la notació introduïm el següent operador. Definim $B : X \to X$ per

$$B\phi = (1-\epsilon)\alpha\beta\phi + \epsilon K\phi, \quad k(x,y) = \alpha\beta(y)p(x,y). \tag{2.1.5}$$

El primer terme de l'equació (2.1.4) fa referència a la reproducció fidel dels individus, és a dir, individus de característica x que deixen com a descendents individus de característica x. El segon terme fa referència a les mutacions, és a dir, individus d'altres característiques que deixen com a descendents individus de característica x d'acord amb la densitat de probabilitat p. El tercer i darrer terme de l'equació (2.1.4) fa referència a la mortalitat de la població. La primera part $-mu$, és la mortalitat per causes naturals i l'altre terme que apareix, $-(\int au)u$, fa referència a la mortalitat per competència entre els individus de la població. Finalment, hem de donar una condició inicial perquè el problema estigui ben posat.

A continuació fem unes quantes observacions sobre el model i comparem alguns aspectes amb (2.1.1).

Observació 2.1.3. *1. Al model (2.1.4) es té en compte el principi de la selecció natural mitjançant les taxes de fertilitat (β), mortalitat natural (m) i mortalitat per competència (a). Considerar m, β i a depenents de x és considerar que hi ha individus més aptes que altres per a la vida. Si no fos així, suposaríem m, β i a constants. Notem que a (2.1.1) la mortalitat natural està inclosa a la característica x.*

2. D'altra banda, (2.1.4) també té en compte el segon principi de la teoria de l'evolució: la mutació. La funció de probabilitat p ens introdueix la possibilitat de que un individu de característica x pugui deixar com a descendent un individu de característica $y \neq x$. Pel que fa a les mutacions, aquestes venen reflectides per la funció de probabilitat p. Si no tinguéssim en compte les mutacions hauríem de considerar el *següent model*

$$\frac{\partial u}{\partial t}(t,x) = \alpha\beta(x)u(t-r,x) - (m(x) + \int_\Omega a(y)u(t,y)dy)u(t,x). \quad (2.1.6)$$

Amb aquest model, (2.1.6)*, si la densitat de població inicial té suport a* $\tilde{\Omega} \subset \Omega$*, la densitat de població a temps* t *(*$t > 0$*) continuarà tenint suport a* $\tilde{\Omega}$*, és a dir, no apareixen nous individus (noves característiques) a la població. Dit d'una altra forma, els individus de la població no evolucionen a mesura que passa el temps.*
En canvi, en el nostre model donem la possibilitat que els individus pateixin petits canvis o mutacions de generació en generació, i en conseqüència les característiques s'aniran estenent per tot el domini Ω*. Ja havíem comentat a l'introducció que a (2.1.1) les característiques s'estenien instantàniament, és a dir, encara que el suport de la densitat de població inicial sigui una petita regió de* Ω*, passat un temps qualsevol,* $t > 0$*, el suport de la densitat de població en aquest instant de temps és tot* Ω*. Això és degut a que se suposa que l'edat de maduració dels individus és 0. En canvi al nostre model les característiques es van estenent paulatinament de generació en generació. Es pot veure que cada* r *unitats de temps el suport de la solució creix* $2\tau_i$ *en cada direcció* x_i *(veure la definició de* τ_i *al següent punt).*

3. *Definim* $\tau = (\tau_1, \cdots, \tau_n)$ *com la grandària màxima de les mutacions de cada característica* $x = (x_1, \cdots, x_n)$*, és a dir, individus de característica* $x = (x_1, \cdots, x_n)$ *poden deixar com a descendents individus de característiques dins del conjunt*

$$\{\tilde{x} \in \Omega : |x_1 - \tilde{x}_1| < \tau_1, \cdots, |x_n - \tilde{x}_n| < \tau_n\}.$$

Si suposem les variables $x_1, \cdots, x_n$ *independents podríem pensar que*

$$p(x,y) = \varphi_1(x_1 - y_1) \cdots \varphi_n(x_n - y_n)$$

on $\varphi_i : [-1,1] \longrightarrow \mathbb{R},\ i = 1, \cdots, n$ *és una funció contínua amb suport a* $[-\tau_i, \tau_i]$*. Tot i que per a que es compleixi (H2) (veure hipòtesis a la p.26) s'ha de modificar* p *aprop de la vora del domini,* Ω*.*

Més endavant veurem que quan $\tau \to 0$ *la població d'equilibri tendeix a concentrar-se en una o més característiques.*

4. *Cal notar que el terme que fa referència als naixements és el que inclou un retard en el temps. Com ja hem comentat, tots els organismes tenen una etapa prèvia de maduració, o encara que aquests no la tinguin*

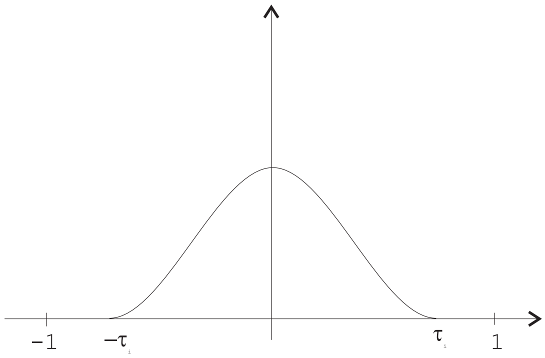


Figura 2.1.1: Exemple d'un possible gràfic per a una de les components de la funció de probabilitat, p.

triguen un determinat temps en reproduir-se. Per exemple el virus que causa la SIDA, una vegada neix a una cèl·lula ha de sortir d'aquesta i entrar en una de nova, en fer aquest procés el virus triga un lapse de temps que considerarem com el període de maduració dels individus. És a dir, r és el temps mig que triga un individu de la població en poder-se reproduir. Per tant, en un instant de temps t, el flux de nous individus (adults) només depèn del nombre d'individus (adults) que hi havia a temps $t-r$ i la descendència d'aquests ve afectada per la probabilitat α de supervivència d'un individu jove fins a edat r. Així $1-\alpha$ fa referència a la proporció d'individus que mor en les r primeres unitats de vida, que suposem que és constant independentment de la característica que tingui l'individu.

5. *Recordem que hem fet una distinció entre les variables evolutives. Hem definit les variables significatives i les parcialment significatives. Matemàticament, veurem que aquesta distinció és indiferent, però biològicament és molt interessant. Per exemple, pensem ens uns crancs que tenen com a variable evolutiva la distància que poden obrir les seves pinces. Suposem que hi ha un tipus de recurs molt abundant que no el poden aprofitar degut a que les seves pinces no s'obren el suficient. Si només considerem aquesta variable (i no té cap altre repercussió) podríem pensar que tots els individus són iguals (m, β i a són constants) sempre i quan no puguin explotar aquest nou recurs. En canvi, els individus que puguin explotar aquest nou recurs seran més aptes que els altres i segons el principi de selecció natural, la població de crancs evolucionarà per tenir les pinces més amples. Aquesta seria doncs, una variable parcialment significativa, és a dir, existeix un valor llindar de*

la variable, $\bar{x}$, de manera que si $x < \bar{x}$ les taxes vitals són constants i en canvi si $x \geq \bar{x}$ aquestes deixen de ser-ho.

6. *Hem de fer una última observació en quant al paràmetre ϵ que podríem denominar taxa de mutació. Cal dir que aquest paràmetre apareix també en molts models matemàtics de genètica. Segons es diu a [70] un valor representatiu per a ϵ podria ser $\epsilon = 10^{-6}$ tot i que per exemple per al virus causant de la SIDA aquest valor és més gran, aproximadament 2×10^{-3} (veure [74]).*

   Al nostre model estem considerant variables fenotípiques. És per aquest motiu que és molt més complicat que un individu deixi un individu amb exactament la mateixa característica. En general, en un fenotip intervenen molts gens, i el que fa això és que per a nosaltres ϵ acostuma a ser un nombre força gran com s'ha dit a sota de l'Observació 2.1.2. En canvi, quan a la característica només intervé un únic gen, o bé només uns quants, el valor d'ϵ pot arribar a ser molt petit. Abans hem esmentat els albins. Com es veurà a la secció 2.8 el VIH n'és un altre exemple.

Hipòtesis:

A continuació fem una sèrie de hipòtesis que suposarem certes a la resta del capítol:

(H1) Suposem que $\alpha > 0$, i les funcions a, m i β són contínues i estrictament positives.

(H2) Suposem que $p : \Omega \times \Omega \to \mathbb{R}^+$ és una funció contínua satisfent,

$$\int_\Omega p(x,y)dy = 1, \quad \forall x \in \Omega, \quad \left(\text{i } \int_\Omega p(x,y)dx = 1, \quad \forall y \in \Omega\right).$$

(H3) Suposem que existeix $\sigma > 0$ de manera que $p(x,y) > 0$ quan $\max\{|x_1 - y_1|, \cdots, |x_n - y_n|\} < \sigma$ on $x = (x_1, \cdots, x_n)$, $y = (y_1, \cdots, y_n)$.

Observació 2.1.4. *De les hipòtesis (H1) i (H2) l'única cosa a comentar és que imposem que les taxes de fertilitat i mortalitat, β, m i a[1], siguin estrictament positives i contínues. Senzillament, estem dient que individus*

[1]Notem que estem fent un abús de notació, ja que la taxa de mortalitat per competència intraespecífica és $\int_\Omega a(y)u(t,y)dy$ i no a.

molt semblants tenen més o menys les mateixes probabilitats de reproduir-se i de morir. D'altra banda suposar que la taxa de mortalitat d'una població és 0 per a alguna característica no té sentit biològic. De la mateixa manera, una fertilitat nul·la per a una certa característica fa aquesta de consideració absurda.

La hipòtesis (H3) biològicament vol dir que els individus de característica y deixaran (almenys) com a descendència individus de característiques x properes a y amb una probabilitat estrictament positiva i està d'acord amb el punt 3 de l'Observació 2.1.3.

A continuació detallem l'esquema del capítol. A la secció 2.2 estudiem l'existència i unicitat de solucions i positivitat d'aquestes. A la secció 2.3 s'estudia l'existència de solucions estacionàries i a la secció 2.4 la seva estabilitat. A la secció 2.5 s'estudien alguns aspectes de la dinàmica global. A la secció 2.6 introduïm el concepte d'estratègies evolutivament estables i les calculem. D'altra banda, veiem que si la taxa de mutacions (ϵ) o bé la grandària de les mutacions (σ) tendeix cap a zero, la població d'equilibri tendeix a concentrar-se en una o més característiques. Finalment a les seccions 2.7 i 2.8 introduïm un esquema numèric i fem unes simulacions numèriques.

Fem cinc cèntims sobre les eines que utilitzem per a estudiar els diferents punts: Per tal d'estudiar existència i unicitat de solucions emprem la teoria general d'equacions amb retard en espais de Banach (veure Apèndix A) per al cas $r > 0$, i [17] per tal d'estudiar el cas $r = 0$. Per tal d'estudiar les solucions estacionàries introduïm la teoria de semigrups irreductibles (veure [2]). L'estabilitat local dels equilibris per al problema amb retard es dedueix del principi d'estabilitat lineal, és a dir, haurem de calcular la cota espectral de l'operador linearitzat al voltant de l'equilibri en qüestió. Per al cas $r = 0$ utilitzem la forma de la solució per deduir la dinàmica global. Per a la simulació numèrica donem un mètode multipàs basat en el mètode d'Adams-Bashforth-Moulton on les integrals són aproximades per la regla del trapezi composta.

2.2 Existència i unicitat de solucions. Positivitat.

En aquesta secció estudiarem l'existència i unicitat global de solucions i positivitat d'aquestes distingint dos casos. Primer estudiarem el cas $r > 0$, és a dir, quan els individus de la població tenen una edat de maduració. I després estudiarem el cas $r = 0$, és a dir, quan el temps de maduració dels individus és tan petit que es pot suposar zero (obtenint un problema integro-diferencial sense retard en el temps).

Definim abans el con positiu de C per

$$C^+ = \begin{cases} \{\phi \in C : \phi \geq 0\} & \text{si} \quad r > 0, \\ \\ \{\phi \in X : \phi \geq 0\} & \text{si} \quad r = 0. \end{cases}$$

Cal dir que per tal de provar el teorema d'existència i unicitat de solucions del problema de valor inicial (2.1.4) per a $r > 0$ utilitzarem el Teorema A.2.2 de l'Apèndix A.

Teorema 2.2.1 (Existència unicitat i positivitat ($r > 0$)). *Si $r > 0$ i $\phi \in C^+$ aleshores el problema de valor inicial (2.1.4) té una única solució $u_t \in C,\ t \geq 0$ amb condició inicial ϕ a $t = 0$ de manera que $u_t \in C^+$ per a tot $t \geq 0$.*

Demostració. Al final de la secció A.2 de l'apèndix A es prova l'existència, unicitat i positivitat d'una solució de (2.1.4) definida en un interval maximal $[0, \sigma_\phi)$. Si veiem que aquesta solució està acotada per dalt tindrem pel Teorema A.2.2 que $\sigma_\phi = +\infty$ provant així el teorema.

Considerem el següent problema lineal

$$\begin{cases} \dfrac{\partial v}{\partial t}(t) = Bv(t-r) - mv(t), \\ \\ v_0 = \phi \in C^+, \end{cases} \tag{2.2.1}$$

on recordem que B és l'operador definit per (2.1.5). És ben conegut que la solució de (2.2.1), $v_t = T(t)\phi \in C$, és un semigrup fortament continu en C (veure Apèndix A) i en conseqüència existeixen constants $M \geq 1$ i $\omega \in \mathbb{R}$ tals que $\|T(t)\| \leq Me^{\omega t}$.

Sigui $v(t) = v_t(0) \in X$ i definim $w(t) = v(t) - u(t)$ per a $0 \leq t < \sigma_\phi$. Aquesta funció satisfà la següent equació

$$\begin{cases} \dfrac{\partial w}{\partial t}(t) = Bw(t-r) - mw(t) + \displaystyle\int_\Omega a(x)u(t,x)dx, \\ \\ w_0 = 0. \end{cases}$$

Una vegada més, utilitzant el Teorema A.2.2 i el fet ja conegut que $u_t \in C^+$ obtenim que $w_t \in C^+$ per a $0 \leq t < \sigma_\phi$. En conseqüència $0 \leq u(t) \leq v(t) \leq Me^{\omega t}$ per a tot $0 \leq t < \sigma_\phi$. $\square$

En el cas $r = 0$ veurem la forma que té la solució del problema de valor inicial (2.1.4). Primer, però, estudiem el problema lineal abans de passar a estudiar el problema no lineal, (2.1.4), obtenint una solució "explícita" d'aquest.

Teorema 2.2.2. *Considerem el problema lineal,*

$$\begin{cases} u'(t) = Bu(t) - m \cdot u(t) \\ \\ u_0 = \phi \in C = X, \end{cases} \tag{2.2.2}$$

on B és l'operador definit a (2.1.5). Si $\phi \in X$ llavors existeix una única solució global de (2.2.2) que passa per ϕ a temps $t = 0$.

Demostració. Aquest teorema és trivial, ja que $Bu(t) - mu(t)$ és globalment Lipschitz (veure per exemple [72]). $\square$

Ara ja estem en condicions de provar l'existència i unicitat global del problema no lineal, (2.1.4). Per provar-ho, utilitzarem un fet ja conegut, i és que podem trobar una solució del problema no lineal de la forma: una funció escalar multiplicada per la solució del problema lineal associat (veure [17]).

Teorema 2.2.3. *Sigui*

$$g : X \longrightarrow \mathbb{R}, \ \phi \longmapsto \int_{\Omega} a(x)\phi(x)dx.$$

Si $r = 0$ i $\phi \in X$ és la condició inicial a temps $t = 0$ aleshores el problema de valor inicial (2.1.4) té una única solució definida per

$$u(t) := \frac{1}{1 + \displaystyle\int_0^t g(T(s)\phi)ds} T(t)\phi, \quad t \geq 0, \tag{2.2.3}$$

on $T(t)\phi$ és la solució del problema lineal (2.2.2) amb condició inicial ϕ a temps $t = 0$.

Demostració. Veurem que podem trobar una solució de la forma $u(t) = \varphi(t)T(t)\phi$ on $T(t)\phi$ és la solució del problema lineal amb condició inicial ϕ a temps $t = 0$, i després veurem que tota solució és d'aquesta forma. Imposem (2.1.4) a la suposada solució obtenint

$$\varphi'(t) = -\varphi(t)^2 g(T(t)\phi), \quad \varphi(0) = 1.$$

Aquesta equació diferencial ordinària té una única solució global per a tot $t > 0$ (veure [17]) donada per

$$\varphi(t) = \frac{1}{1 + \int_0^t g(T(s)\phi)ds}.$$

Així doncs podem trobar una única solució de (2.1.4) de la forma $u(t) = \varphi(t)T(t)\phi$.
Ara veurem que qualsevol solució és d'aquesta forma. Sigui $u(t)$ una solució de (2.1.4) i definim $f(t) = \exp(\int_0^t g(u(s))ds)$. Notem que f està ben definida i satisfà

$$f'(t) = g(u(t))f(t), \ t > 0, \quad f(0) = 1. \tag{2.2.4}$$

Provem primer que $u(t) = \frac{1}{f(t)}T(t)\phi$. Considerem

$$v(t,s) = f(s)T(t-s)u(s), \quad 0 \leq s \leq t.$$

Llavors es compleix que $v(t,0) = T(t)\phi, \ v(t,t) = f(t)u(t)$ i, per a $0 < s < t$,

$$\frac{\partial}{\partial s}v(t,s) = 0,$$

d'on obtenim que $v(t,0) = v(t,t)$ o, equivalentment, que $T(t)\phi = f(t)u(t)$. Imposem ara a f (2.2.4) obtenint que

$$\begin{cases} f'(t) = g(\frac{1}{f(t)}T(t)\phi)f(t) = g(T(t)\phi), \\ \\ f(0) = 1, \end{cases}$$

que té una única solució donada explícitament per

$$f(t) = 1 + \int_0^t g(T(s)\phi)ds$$

i per tant obtenim que

$$u(t) = \frac{1}{1 + \displaystyle\int_0^t g(T(s)\phi)ds} T(t)\phi.$$

$\square$

Ara passem a estudiar la positivitat per veure que el problema està ben posat biològicament. Volem demostrar el següent resultat.

Teorema 2.2.4. *Sigui $u(t,\phi)$ la solució del problema de valor inicial (2.1.4) amb condició inicial $\phi \in C^+$ a temps $t = 0$ quan $r = 0$. Aleshores $u(t,\phi) \in C^+$ per a tot $t \geq 0$.*

Demostració. Considerem primer el problema lineal (2.2.2). En aquest cas és fàcil veure que el semigrup que genera l'operador associat a aquest problema, $T(t)$, és un semigrup positiu. Però el semigrup associat al problema de valor inicial (2.1.4) ve donat per (2.2.3) que és clarament positiu. $\square$

Hem trobat doncs la solució del problema no lineal (sense retard en el temps) a partir de la solució del problema lineal, i per tant podrem fer l'estudi de la dinàmica global a partir d'aquesta solució.

Observació 2.2.1. *Degut al retard en el temps, no podem trobar (almenys sempre) una solució de la forma (2.2.3) per al cas amb retard en el temps. Veiem-ho. Si suposem m constant, $\epsilon = 1$ i intentem trobar una solució del problema (2.1.4) de la forma $u(t) = \varphi(t)T(t)\phi$ on $T(t)$ és el semigrup solució del problema lineal associat en aquest, obtenim, formalment, que s'ha de satisfer la següent igualtat*

$$\frac{\varphi'(t) + \varphi(t)^2 \int aT(t)\phi}{\varphi(t-r) - \varphi(t)} = \frac{KT(t-r)\phi}{T(t)\phi}.$$

Notem, però, que la funció de la banda esquerra de la darrera igualtat depèn només de t i per tant s'hauria de complir que

$$KT(t-r)\phi = c(t)T(t)\phi,$$

on $c(t)$ és una funció depenent únicament de t. Ara bé, $T(t)\phi$ és solució del problema lineal associat a (2.1.4). En conseqüència,

$$\frac{d}{dt}T(t)\phi = (c(t) - m)T(t)\phi,$$

i per tant

$$T(t)\phi = e^{\int_0^t (c(s)-m)ds}\phi =: \alpha(t)\phi.$$

Si ara tornem a imposar que $T(t)\phi$ és solució del problema lineal obtenim que

$$\alpha'(t)\phi = \alpha(t-r)K\phi - m\alpha(t)\phi,$$

o equivalentment,

$$\frac{K\phi}{\phi} = \frac{\alpha'(t) + m\alpha(t)}{\alpha(t-r)} = ctant.$$

Per tant, en aquest cas l'única possibilitat de trobar una solució de la forma $u(t) = \varphi(t)T(t)\phi$ és que la condició inicial sigui una funció pròpia de l'operador integral K.

2.3 Solucions estacionàries.

En aquesta secció trobarem les solucions estacionàries del problema de valor inicial (2.1.4), és a dir, les solucions que es mantenen invariants al pas del temps. Aquestes solucions són molt importants, ja que són candidates a ser límit de les solucions del nostre problema de valor inicial.

Notem que a la secció anterior hem distingit dos casos ($r > 0$ i $r = 0$). En aquesta això no és necessari ja que les solucions estacionàries són independents de l'edat de maduració, r.

Mentre no es digui el contrari, en aquesta secció suposem $\epsilon > 0$. El cas $\epsilon = 0$ està estudiat al final de la secció.

Comencem amb una definició. Diem

$$B_m : X \longrightarrow X, \quad \phi \longmapsto [(1-\epsilon)\alpha\beta - m]\phi + \epsilon K\phi. \tag{2.3.1}$$

Observem que, en aquesta notació, el càlcul de les solucions estacionàries no trivials es redueix a trobar les funcions pròpies de B_m, ja que tota solució estacionària $\hat{u} \in X$ ha de satisfer

$$B_m\hat{u} = (\int_\Omega a(x)\hat{u}(x)dx)\ \hat{u}.$$

D'altra banda, només estem interessats en les funcions pròpies que estiguin contingudes al con positiu ja que una distribució de població que sigui negativa en algun punt no té sentit biològicament.

Provarem l'existència de solucions estacionàries no trivials en determinades condicions. Primer haurem de determinar quan B_m té funcions pròpies positives, i veurem que aquest fet depèn del nombre de variables evolutives que tinguem. Una vegada provada l'existència de funcions pròpies positives (sota alguna condició) depenent de quin sigui el signe del valor propi més gran de l'operador B_m podrem tenir o bé només la solució estacionària trivial o bé la trivial i una altra estrictament positiva.

Aquest estudi el farem utilitzant la teoria de semigrups irreductibles. Notem però, que si m i β són constants o bé m és constant i $\epsilon = 1$ llavors B_m és un operador integral de Fredholm més una constant per la identitat. A [52] es donen condicions suficients per a l'existència d'una funció pròpia positiva en aquests casos particulars (en aquest llibre s'utilitzen teoremes del punt fix i teoria de l'índex). Més precisament la hipòtesis (H3) ens garanteix l'existència d'aquesta. Però per al cas general haurem de fer servir la teoria de semigrups irreductibles.

2.3.1 Preliminars.

Abans de començar, hem de definir el concepte de *semigrup irreductible.* A [2] es donen sis definicions equivalents, però nosaltres utilitzem la següent.

Definició 2.3.1. *Sigui F un espai vectorial topològic localment compacte i $E = \mathcal{C}_0(F)$ l'espai de funcions contínues en F que s'anul·len a l'infinit. Un semigrup positiu $T(t)$ en E amb generador infinitesimal A es diu que és* irreductible *si donada $0 < \phi \in E$, $0 < f \in E'$, llavors*

$$\langle T(t_0)\phi, f\rangle > 0 \textit{ per a algun } t_0 \geq 0,$$

on en aquesta definició el símbol > 0 vol dir no negativa ni idènticament nul·la i E' denota el dual de E.

Observació 2.3.1. *Notem que si $T(t)$ és eventualment estrictament positiu, és a dir, si donada $\phi \in E$ existeix $t_0 \geq 0$ de manera que $T(t_0)\phi$ és estrictament positiu llavors $T(t)$ és automàticament irreductible.*

Recordem ara, que donat el generador infinitesimal A d'un semigrup, $T(t)$, i si denotem per $\sigma(A)$ l'espectre d'A, llavors la *cota espectral* d'A es defineix per

$$s(A) := \sup\{Re\lambda \ : \ \lambda \in \sigma(A)\}, \tag{2.3.2}$$

i la *cota de creixement* per

$$\begin{aligned} \omega(A) = \omega(T(t)) := \inf\{w \in \mathbb{R} : \text{ existeix } M_w \text{ tal que} \\ \|T(t)\| \leq M_w e^{wt} \text{ per a tot } t \geq 0.\} \end{aligned} \tag{2.3.3}$$

El següent objectiu serà veure que B_m és irreductible i que la seva cota espectral és un valor propi dominant. Per tal de veure això comencem donant un resultat que caracteritza la cota espectral d'un operador (veure [2], p.130).

Proposició 2.3.1. *Sigui A el generador infinitesimal d'un semigrup lineal fortament continu i positiu a $\mathcal{C}(\mathcal{K})$ (on $\mathcal{K}$ és un conjunt compacte). Aleshores $-\infty < s(A) = \omega(A) \in \sigma(A)$. A més,*

$$s(A) = \inf\{\lambda \in \mathbb{R} : Au \leq \lambda u \textit{ per a alguna } u, \ 0 << u \in D(A)\}; \tag{2.3.4}$$

i

$$s(A) \geq \sup\{\mu \in \mathbb{R} : Af \geq \mu f \textit{ per a alguna } f, \ 0 < f \in D(A)\}; \tag{2.3.5}$$

on aquí $u >> 0$ vol dir que u és una funció estrictament positiva i $f > 0$ vol dir que f és una funció no-negativa i no idènticament nul·la.

També necessitarem el següent resultat general de teoria de semigrups positius (veure [2], p.319).

Proposició 2.3.2. *Suposem que A és el generador d'un semigrup positiu i que $\mathcal{K}$ és un operador lineal, positiu, compacte i irreductible. Si $s(A+\mathcal{K}) > s(A)$ llavors $s(A+\mathcal{K})$ és un pol de la resolvent de multiplicitat algebraica finita i un valor propi dominant. A més, el semigrup generat per $A+\mathcal{K}$ és irreductible.*

D'altra banda, necessitarem els següents resultats per a semigrups irreductibles (veure [2], p. 185, 187).

Proposició 2.3.3. *Sigui F un espai vectorial topològic localment compacte. Suposem que A és el generador infinitesimal d'un semigrup fortament continu irreductible a $\mathcal{C}_0(F)$. Aleshores se satisfan les següents afirmacions:*
(i) $\sigma(A) \neq \emptyset$;
(ii) qualsevol funció pròpia positiva d'A és estrictament positiva;
(iii) si $s(A)$ és un pol de la resolvent, llavors aquest és algebraicament simple.

Proposició 2.3.4. *Sigui F un conjunt compacte. Suposem que $\mathcal{T} = (T(t))$ és un semigrup irreductible amb generador A a $\mathcal{C}_0(F)$ i cota espectral $s(A) = 0$. Si $P\sigma(A) \cap i\mathbb{R}$ és no buit, llavors 0 és l'únic valor propi que admet una funció pròpia positiva.*

Notem que la hipòtesis $s(A) = 0$ no és restrictiva, ja que sempre podem fer una translació.

2.3.2 Existència de solucions estacionàries.

Proposició 2.3.5. *ϵK és un operador lineal positiu irreductible.*

Demostració. Cada vegada que apliquem K a una funció ampliem el seu suport almenys en σ (veure (H3)) i per tant per a tota $\phi \in X^+$ no idènticament nul·la existeix $N > 0$ de manera que $K^N\phi > 0$. □

Proposició 2.3.6. *Sigui B_m l'operador definit per (2.3.1) i $D := dI := [(1-\epsilon)\alpha\beta - m]I$. Si $s(B_m) > s(D) = \max_\Omega\{(1-\epsilon)\alpha\beta - m\}$ aleshores B_m és generador d'un semigrup irreductible i $s(B_m)$ és un valor propi dominant algebraicament simple. A més, $s(B_m)$ és l'únic valor propi que admet una funció pròpia positiva.*

Demostració. Primer de tot notem que $B_m = D + \epsilon K$. A més, sabem que D és generador d'un semigrup positiu i que ϵK és un operador lineal, positiu, compacte i irreductible (veure Proposició 2.3.5). Per hipòtesis $s(B_m) > s(D)$

i per tant la Proposició 2.3.2 ens dóna que B_m és generador d'un semigrup irreductible i $s(B_m)$ és un valor propi dominant que serà algebraicament simple per la Proposició 2.3.3. La darrera afirmació es dedueix directament de la Proposició 2.3.4. $\square$

Ara ja estem en condicions de donar el teorema d'existència de solucions estacionàries.

Teorema 2.3.1. *Suposem que* $s(B_m) > \max_\Omega\{(1-\epsilon)\alpha\beta - m\}$. *Si* $s(B_m) \leq 0$ *llavors* $\hat{u} \equiv 0$ *és l'única solució estacionària. Si* $s(B_m) > 0$ *llavors existeix una única solució estacionària tret de la trivial i és estrictament positiva.*

Demostració. Per la Proposició 2.3.6 tenim que $s(B_m)$ és un valor propi dominant i és l'únic valor propi que té associada una funció pròpia positiva (de fet estrictament positiva per la Proposició 2.3.3). Tota solució estacionària, $\hat{u}$, ha de complir que $B_m\hat{u} = (\int_\Omega a(x)\hat{u}(x)dx)\hat{u}$. Per tant, si $s(B_m) \leq 0$ l'única solució estacionària (al con positiu) és $\hat{u} \equiv 0$ i si $s(B_m) > 0$ llavors

$$\hat{u} = \frac{s(B_m)}{\displaystyle\int_\Omega a(x)\phi(x)dx}\phi$$

és solució estacionària del problema de valor inicial (2.1.4) on ϕ és l'única funció pròpia positiva (tret de constants multiplicatives) de B_m de valor propi $s(B_m)$. $\square$

Observació 2.3.2. *1.- Podria semblar que la hipòtesis* $s(B_m) > s(D)$ *és molt restrictiva però de fet en les nostres hipòtesis sempre* $s(B_m) \geq s(D)$. *En efecte, per la caracterització (2.3.4) que es dóna a la Proposició 2.3.1 podem afirmar que existeixen* $\lambda_n \downarrow s(B_m)$ *i* $u_n >> 0$ *tals que* $B_m u_n \leq \lambda_n u_n$ *per a tot* $n \geq 0$. *També podem suposar, normalitzant si cal, que* $\int_\Omega u_n(x)dx = 1$. *Utilitzant la definició de* B_m *aquest fet és equivalent a que*

$$[(1-\epsilon)\alpha\beta - m]u_n + \epsilon K u_n \leq \lambda_n u_n, \quad \forall n,$$

o equivalentment,

$$0 < \epsilon K u_n \leq [\lambda_n - ((1-\epsilon)\alpha\beta - m)]u_n.$$

D'aquí deduïm directament que $\lambda_n - ((1-\epsilon)\alpha\beta - m) > 0$ *a* Ω. *Fent tendir* $n \to \infty$ *i prenent el suprem tenim que*

$$s(B_m) \geq \sup_\Omega\{(1-\epsilon)\alpha\beta - m\} = s(D).$$

2.- Calculem la cota espectral de B_m en el cas particular que $p(x,y) \equiv 1$ a $\Omega \times \Omega$. En aquest cas $\lambda \in \rho(B_m)$ si donada $f \in C(\Omega)$ existeix $\phi \in C(\Omega)$ solució de $(B_m - \lambda I)\phi = f$, i.e.,

$$\epsilon \int_\Omega \alpha\beta(y)\phi(y)dy = [\lambda - d(x)]\phi(x) + f.$$

Si $\lambda \notin d(\Omega)$ llavors,

$$\phi(x) = \frac{1}{\lambda - d(x)}(\epsilon \int_\Omega \alpha\beta(y)\phi(y)dy - f).$$

Ara multiplicant la darrera equació per $\alpha\beta$ i integrant sobre Ω tenim que

$$[\epsilon \int_\Omega \frac{\alpha\beta(y)}{\lambda - d(y)}dy - 1] \int_\Omega \alpha\beta(y)\phi(y)dy = \int_\Omega \frac{\alpha\beta(y)}{\lambda - d(y)} f(y)dy.$$

En conseqüència, si

$$\int_\Omega \frac{\alpha\beta(y)}{\lambda - d(y)}dy \neq \frac{1}{\epsilon}$$

llavors $\lambda \in \rho(B_m)$. Per tant, si $\lambda \in \sigma(B_m)$ llavors, o bé $\lambda \in Im(d)$ o bé

$$\int_\Omega \frac{\alpha\beta(y)}{\lambda - d(y)}dy = \frac{1}{\epsilon}. \tag{2.3.6}$$

Notem que per què es compleixi la darrera igualtat λ ha de ser real i $\lambda \geq s(D)$. Considerem la següent funció

$$F : [s(D), \infty) \longrightarrow \mathbb{R} \cup \{+\infty\}, \quad \lambda \longmapsto \int_\Omega \frac{\alpha\beta(y)}{\lambda - d(y)}dy.$$

Òbviament F és una funció estrictament decreixent en λ i $\lim_{\lambda \to +\infty} F(\lambda) = 0$. En conseqüència, l'equació (2.3.6) té solució si i només si $F(s(D)) \geq 1/\epsilon$, i en cas de tenir-la és única. Analitzem doncs,

$$F(s(D)) = \int_\Omega \frac{\alpha\beta(y)}{s(D) - d(y)}dy.$$

Notem que aquesta integral podria ser divergent i en conseqüència sempre existiria un valor espectral estrictament més gran que $s(D)$. D'altra banda, per a ϵ prou petit, necessitem que $F(s(D))$ sigui força gran.

Sigui $\hat{x} \in \Omega$ un màxim interior de d i suposem que d és dues vegades derivable amb segones derivades acotades. Aplicant la fórmula de Taylor tenim que

$$\begin{aligned} F(s(D)) &= \int_{B_\delta(\hat{x})} \frac{\alpha\beta(y)}{s(D)-d(y)}dy + \int_{\Omega\setminus B_\delta(\hat{x})} \frac{\alpha\beta(y)}{s(D)-d(y)}dy \\ &\simeq \int_{B_\delta(\hat{x})} \frac{\alpha\beta(y)}{c|y-\hat{x}|^2}dy + \int_{\Omega\setminus B_\delta(\hat{x})} \frac{\alpha\beta(y)}{s(D)-d(y)}dy. \end{aligned}$$

Notem que la segona integral és convergent, en canvi la primera és divergent per a $n = 1, 2$. En conseqüència, si el nombre de variables evolutives que es tenen en compte és 1 o 2 llavors $s(B_m) > s(D)$. Però si $n \geq 3$ la integral és convergent i per a ϵ suficientment petit sempre podrem aconseguir que l'equació (2.3.6) no tingui solució i en conseqüència $s(B_m) = s(D)$. Per tant, la solució estacionària, ϕ, (recordem que era una funció pròpia positiva) hauria de satisfer

$$\epsilon \int_\Omega \alpha\beta(y)\phi(y)dy = [\lambda - d(x)]\phi,$$

amb $\lambda \in d(\Omega)$, la qual cosa és impossible. Així doncs, en aquest cas particular per a $n \geq 3$ i ϵ suficientment petit no existiria cap solució estacionària.

Generalitzem una mica l'exemple que s'ha estudiat a l'Observació 2.3.2. De la Proposició 2.3.6 i el Teorema 2.3.1 és dedueixen els següents resultats.

Corol·lari 2.3.1. *Si $\Omega = [0,1]$ i $d(x)$ té un punt de màxim absolut interior llavors $s(B_m) > s(D)$. En particular, $s(B_m)$ és un valor propi dominant i és l'únic valor propi que admet una funció pròpia positiva.*

Demostració. Sigui $\hat{x} \in \Omega$ tal que $s(D) = \max_\Omega d(x) = d(\hat{x})$. Utilitzarem la caracterització de la cota espectral de B_m, (2.3.5), donada a la Proposició 2.3.1. Sigui $\delta > 0$ (a escollir) i f una funció contínua a Ω de manera que $0 \leq f \leq 1$ a Ω i

$$f(x) = \begin{cases} 1 & \text{si} \quad \{x \in \Omega : |x-\hat{x}| < \delta/2\}, \\ \\ 0 & \text{si} \quad \{x \in \Omega : |x-\hat{x}| > \delta\}. \end{cases}$$

Observem que per hipòtesis

$$\begin{aligned} \epsilon(Kf)(x) &= \epsilon \int_\Omega \alpha\beta(y)p(x,y)f(y)dy \\ &\geq \epsilon \int_{\{x\in\Omega:|x-\hat{x}|<\delta/2\}} \alpha\beta(y)p(x,y)dy \geq C'\delta, \text{ on } C' \text{ és independent de } \delta \end{aligned}$$

si $|x-\hat{x}|<\delta$ i δ és prou petit, ja que $p(x,y)>0$ si $|x-y|<\sigma$ (recordar la hipòtesis H3).
D'altra banda, per la fórmula de Taylor tenim que

$$d(x)=s(D)+d''(\xi)(x-\hat{x})^2,$$

amb $\xi\in\langle x,\hat{x}\rangle$. En conseqüència, existeix una constant $M=\max(|d''|)$ tal que

$$\mu-d(x)<\mu-s(D)+M\delta^2,$$

si $|x-\hat{x}|<\delta$. Sigui $\mu>s(D)$ prou petit perquè existeixin δ tals que $C\delta>\mu-s(D)+M\delta^2$. Aquí juga un paper essencial que l'exponent de δ a la part esquerra de la desigualtat és 1 i això és degut a la dimensió de Ω. Per a aquests δ i μ tenim que

$$\epsilon(Kf)(x)\geq C\delta>\mu-s(D)+M\delta^2>\mu-d(x)\geq(\mu-d(x))f(x)$$

si $|x-\hat{x}|<\delta$. Òbviament també es satisfà aquesta desigualtat per a la resta del domini. Per la caracterització donada per (2.3.5) obtenim que $s(B_m)\geq\mu>s(D)$. □

Teorema 2.3.2. *Suposem que $\Omega=[0,1]$. Si $d(x)=(1-\epsilon)\alpha\beta(x)-m(x)$ té un màxim absolut interior i $s(B_m)\leq 0$ aleshores 0 és l'únic equilibri. Si $s(B_m)>0$ llavors existeix un únic equilibri no trivial.*

Demostració. Es dedueix directament de la Proposició 2.3.6, el Teorema 2.3.1 i el Corol·lari 2.3.1. □

Corol·lari 2.3.2. *Suposem que $d(x)$ té un punt de màxim absolut interior $\hat{x}$. Si existeixen $\delta>0$ i $\mu>\max_{\Omega}\{d\}$ tals que se satisfà*

$$\epsilon\int_{\{x\in\Omega:|x-\hat{x}|\leq\delta/2\}}\alpha\beta(y)p(x,y)dy\geq\mu-d(x),\tag{2.3.7}$$

per a $|x-\hat{x}|<\delta$, llavors $s(B_m)>s(D)$. En particular, $s(B_m)$ és un valor propi dominant i és l'únic valor propi que admet una funció pròpia positiva.

Demostració. Utilitzarem la caracterització de la cota espectral de B_m, (2.3.5), donada a la Proposició 2.3.1. Sigui f una funció contínua a Ω de manera que $0\leq f\leq 1$ a Ω i

$$f(x)=\begin{cases}1 & \text{si} \quad \{x\in\Omega:|x-\hat{x}|<\delta/2\},\\ \\ 0 & \text{si} \quad \{x\in\Omega:|x-\hat{x}|>\delta\}.\end{cases}$$

Observem que per hipòtesis

$$\begin{aligned}\epsilon(Kf)(x) &= \epsilon\int_\Omega \alpha\beta(y)p(x,y)f(y)dy \geq \epsilon\int_{\{x\in\Omega:|x-\hat{x}|<\delta/2\}} \alpha\beta(y)p(x,y)dy \\ &\geq \mu - d(x) \geq [\mu - d(x)]f(x),\end{aligned}$$

si $|x-\hat{x}| < \delta$. Però de fet a la resta del domini també se satisfà. En conseqüència obtenim que

$$B_m f \geq \mu f > s(D)f$$

i per (2.3.5) obtenim que $s(B_m) > s(D)$. Per la Proposició 2.3.2 obtenim que B_m és generador d'un semigrup irreductible i $s(B_m)$ és un valor propi dominant. La darrera afirmació es dedueix directament de la Proposició 2.3.4. □

Teorema 2.3.3. *Suposem que $d(x) = (1-\epsilon)\alpha\beta(x) - m(x)$ té un màxim absolut interior a Ω, $\hat{x}$. Si existeixen $\delta > 0$ i $\mu > \max_\Omega\{d\}$ tals que se satisfà*

$$\epsilon\int_{\{x\in\Omega:|x-\hat{x}|\leq\delta/2\}} \alpha\beta(y)p(x,y)dy \geq \mu - d(x),$$

per a $|x-\hat{x}| < \delta$, llavors:
(i) Si $s(B_m) \leq 0$ llavors 0 és l'únic equilibri.
(ii) Si $s(B_m) > 0$ llavors existeix un únic equilibri no trivial. En particular, si $d(\hat{x}) \geq 0$ llavors existeix un únic equilibri no trivial.

Demostració. És conseqüència immediata de la Proposició 2.3.6, el Teorema 2.3.1 i el Corol·lari 2.3.2. □

Observació 2.3.3. *Notem que qualsevol solució estacionària haurà de satisfer la següent equació integral*

$$\epsilon\alpha\int_\Omega \beta(y)p(x,y)\hat{u}(y)dy = [m(x) - (1-\epsilon)\alpha\beta(x) + \int_\Omega a(x)\hat{u}(x)dx]\hat{u}(x).$$

Si integrem respecte x les dues bandes d'aquesta igualtat obtenim que

$$\alpha\int_\Omega \beta(x)\hat{u}(x)dy = \int_\Omega m(x)\hat{u}(x)dx + \hat{P}\int_\Omega a(x)\hat{u}(x)dx,$$

on $\hat{P} = \int \hat{u}(x)dx$ és la població total. Aquesta condició pot interpretar-se com que el nombre de naixements i el de morts es compensen uns amb els altres, ja que a la banda esquerra tenim el nombre d'individus que neixen per unitat de temps, quan la població ve donada per $\hat{u}$, i a la banda dreta, el primer terme fa referència al nombre de morts per causes naturals i el segon, el nombre de morts per competència sempre per unitat de temps.

2.3.3 Casos especials.

També és interessant dir quelcom de les solucions estacionàries dels dos casos crítics que s'obtenen de no considerar selecció natural per una banda (m, β i a constants), i per una altra de no considerar les mutacions ($\epsilon = 0$). Si no considerem selecció natural, és a dir, si suposem que les taxes vitals de la població, m, β i a, són constants, llavors les solucions estacionàries satisfan que

$$\hat{P} = \frac{s(K) - m}{a \int_\Omega \phi}$$

on ϕ és l'única funció pròpia positiva de l'operador integral K. Notem, però, que

$$\alpha\beta \int_\Omega p(x, y)dy = \alpha\beta,$$

i en conseqüència $\phi(x) = 1$ és una funció pròpia de K de valor propi $s(K) = \alpha\beta$. Així doncs, en aquest cas l'única solució estacionària no trivial vindrà donada per

$$\hat{u}(x) = \frac{\alpha\beta - m}{a},$$

ja que la mesura de Ω és 1.

Si no tenim en compte les mutacions, el model a considerar és el següent,

$$\frac{\partial u}{\partial t}(t, x) = \alpha\beta(x)u(t - r, x) - [m(x) + \int_\Omega a(y)u(t, y)dy]u(t, x).$$

Aquest problema no té cap solució estacionària no trivial a no ser que $\alpha\beta(x) - m(x)$ sigui constant. En cas de ser-ho les solucions estacionàries serien totes les funcions contínues a Ω, $\hat{u}$, satisfent

$$\int_\Omega a(x)\hat{u}(x)dx = \alpha\beta - m.$$

2.4 Estabilitat de les solucions estacionàries.

Tot seguit passem a estudiar l'estabilitat (local) d'aquests equilibris en el cas $r > 0$. Pel que fa a l'equilibri trivial, únicament veurem que l'estabilitat és independent del retard i en conseqüència coneixent l'estabilitat d'aquest en el cas $r = 0$ ja podem deduir l'estabilitat per a $r > 0$ qualsevol. Per a l'equilibri no trivial haurem de determinar el signe de la cota espectral de l'operador linearitzat al voltant d'aquest i aplicar el principi d'estabilitat lineal.

La primera cosa que hem de fer és calcular la linearització del problema de valor inicial (2.1.4) al voltant de l'equilibri trivial, 0, i al voltant del no trivial, $\hat{u}$.

Sigui B l'operador definit per l'equació (2.1.5). El problema linearitzat al voltant de l'equilibri trivial és

$$\begin{cases} \dfrac{\partial v}{\partial t} = Bv(t-r) - mv(t), \\ \\ v_0 = \phi, \end{cases} \tag{2.4.1}$$

i el problema linearitzat al voltant de l'equilibri no trivial és

$$\begin{cases} \dfrac{\partial v}{\partial t} = Bv(t-r) - (m + \displaystyle\int_\Omega a(x)\hat{u}(x)dx)v(t) - \hat{u}\int_\Omega a(x)v(t,x)dx, \\ \\ v_0 = \phi - \hat{u}. \end{cases} \tag{2.4.2}$$

Notem que l'equació (2.4.1) compleix les hipòtesis del Teorema A.1.3 i en conseqüència l'estabilitat és independent de r. Però l'equació (2.4.2) no les compleix ja que

$$L : X \to X, \quad \phi \longmapsto -(m + \int_\Omega a(x)\hat{u}(x)dx)\phi - \hat{u}\int_\Omega a(x)\phi(x)dx$$

no genera un semigrup positiu.

Una vegada estudiada l'estabilitat de l'equilibri trivial en el cas sense retard quedarà també estudiada l'estabilitat de l'equilibri trivial en el cas amb retard. De fet veurem (Teorema 2.5.1) que si $s(B_m) < 0$ llavors l'equilibri trivial és globalment atractor independentment del retard (r), i si $s(B_m) > 0$ llavors l'equilibri trivial és inestable (veure Teorema 2.5.6).

Pel que fa a l'equilibri no trivial, $\hat{u}$, no queda més remei que estudiar la cota espectral de l'operador lineal associat a l'equació (2.4.2) donat per

$$\begin{aligned} A\phi &= \frac{\partial \phi}{\partial \theta}, \\ D(A) &= \{\phi \in \mathcal{C}^1([-r,0],X) : \phi'(0) = B\phi(-r) - (m + \hat{A})\phi(0) \\ &\qquad\qquad -\hat{u}\int_\Omega a(x)\phi(0,x)dx\}, \end{aligned} \tag{2.4.3}$$

on

$$\hat{A} := \int_\Omega a(x)\hat{u}(x)dx.$$

Abans de donar el resultat que estableix l'estabilitat de l'equilibri trivial donem un lema tècnic (el podem trobar a [27], p.582).

Lema 2.4.1. *Sigui X un espai de Banach i T un operador lineal i acotat en X. Si λ és un pol algebraicament simple de la resolvent de $\sigma(T)$ llavors*

$$X = (\lambda I - T)X \oplus \{x | x \in X, (\lambda I - T)x = 0\}.$$

Teorema 2.4.1 (Teorema d'estabilitat local). *Suposem que m és constant. Si existeix l'equilibri no trivial, $\hat{u}$, llavors és asimptòticament estable.*

Demostració. Sigui $f \in C$ i $\lambda \in \mathbb{C}$. Considerem la següent equació, $A\phi - \lambda\phi = f$ amb $\phi \in D(A)$, o equivalentment,

$$\begin{aligned} \phi' - \lambda\phi &= f, \\ \phi'(0) &= B\phi(-r) - (m + \hat{A})\phi(0) - \hat{u}\int_{\Omega} a(x)\phi(0,x)dx. \end{aligned} \tag{2.4.4}$$

De l'equació diferencial ordinària a X tenim que

$$\phi(\theta) = e^{\lambda\theta}[\phi(0) + \int_0^{\theta} e^{-\lambda s} f(s)ds], \tag{2.4.5}$$

i la condició $\phi \in D(A)$ es redueix a la següent equació

$$\lambda\phi(0) + f(0) = \phi'(0) = B\phi(-r) - (m + \hat{A})\phi(0) - \hat{u}\int_{\Omega} a(x)\phi(0,x)dx.$$

Utilitzant (2.4.5) aquesta equació es redueix a

$$e^{-\lambda r}B[\phi(0) - \int_{-r}^{0} e^{-\lambda s} f(s)ds] - (m + \hat{A} + \lambda)\phi(0) - \hat{u}\int_{\Omega} a(x)\phi(0,x)dx = f(0),$$

o equivalentment,

$$\begin{aligned} B_{\lambda}\phi(0) &:= e^{-\lambda r}B\phi(0) - (m + \hat{A} + \lambda)\phi(0) \\ &= \hat{u}\int_{\Omega} a(x)\phi(0,x)dx + B[\int_{-r}^{0} e^{-\lambda(r+s)} f(s)ds] + f(0) \\ &= \hat{u}\int_{\Omega} a(x)\phi(0,x)dx + \psi. \end{aligned} \tag{2.4.6}$$

Si $0 \notin \sigma(B_\lambda)$ llavors

$$\phi(0) = -(\int_\Omega a(x)\phi(0,x)dx)R(B_\lambda;0)\hat{u} - R(B_\lambda;0)\psi.$$

Multiplicant per a i integrant sobre Ω obtenim que

$$[1 + \int_\Omega a(x)(R(B_\lambda;0)\hat{u})(x)dx]\int_\Omega a(x)\phi(0,x) = -\int_\Omega a(x)(R(B_\lambda;0)\psi)(x)dx, \tag{2.4.7}$$

on $R(A;\mu) := (\mu I - A)^{-1}$.

Notem, però, que en aquest cas

$$R(B_\lambda;0)\hat{u} = \frac{\hat{u}}{\lambda + m + \hat{A} - e^{-\lambda r}(\hat{A}+m)}.$$

En conseqüència, la solució de l'equació (2.4.7) ve donada per

$$\int_\Omega a(x)\phi(0,x)dx = -\left(1 - \frac{\hat{A}}{\lambda + m + 2\hat{A} - e^{-\lambda r}(\hat{A}+m)}\right)\int_\Omega a(x)(R(B_\lambda;0)\psi)(x)dx.$$

D'aquí deduïm que si $0 \notin \sigma(B_\lambda)$ i $\lambda + m + 2\hat{A} - e^{-\lambda r}(\hat{A}+m) \neq 0$ llavors $\lambda \notin \sigma(A)$. En particular,

$$\lambda \in \sigma(A) \Longrightarrow \lambda + m + 2\hat{A} - e^{-\lambda r}(\hat{A}+m) = 0 \text{ o bé } 0 \in \sigma(B_\lambda). \tag{2.4.8}$$

Caracteritzem ara completament el signe de la part real més gran dels valors espectrals d'A en dos passos:

1.- Notem que les solucions de l'equació que apareix a la banda dreta de l'implicació (2.4.8) són valors propis d'A. En efecte, notem que

$$B_\lambda\hat{u} - \hat{u}(\int_\Omega a(x)\hat{u}(x)dx) = [e^{-\lambda r}(\hat{A}+m) - (m + 2\hat{A} + \lambda)]\hat{u}.$$

Així doncs (recordem (2.4.6)), les solucions de $e^{-\lambda r}(\hat{A}+m) = (m+2\hat{A}+\lambda)$ són valors propis d'A de funcions pròpies $\phi(\theta) = e^{\lambda\theta}\hat{u}$. Cal notar que gràcies als resultats que es donen a l'Apèndix C obtenim que existeix $\epsilon > 0$ de manera que $Re\lambda < -\epsilon$ per a qualsevol solució, λ, d'aquesta equació transcendent.

2.- Suposem que $0 \in \sigma(B_\lambda)$, és a dir, $0 \in e^{-\lambda r}\sigma(B) - (m + \hat{A} + \lambda)$. En conseqüència existeix $\mu \in \sigma(B)$ tal que

$$e^{-\lambda r}\mu - (m + \hat{A} + \lambda) = 0. \tag{2.4.9}$$

Ja sabem que l'espectre de B està format per $s(B) \cup \Gamma$ on $s(B)$ és un valor propi dominant i Γ és la resta de l'espectre. Separem dos casos:

a) Si $\mu = s(B)$ llavors l'equació (2.4.9) es redueix a

$$e^{-\lambda r}(\hat{A} + m) = \lambda + \hat{A} + m.$$

Aquesta equació té una col·lecció infinita de solucions $\{\lambda_n\}$ de manera que $Re\lambda_n \to -\infty$ quan $n \to \infty$ i la que té part real més gran és 0. Si λ és una altra solució diferent de 0 ja hem acabat, ja que en tal cas existeix $\delta > 0$ de manera que $Re\lambda < \delta < 0$.
Suposem doncs $\lambda = 0$. En aquest cas l'equació (2.4.6) queda de la forma següent

$$B_m\phi - \hat{A}\phi = \hat{u} \int_\Omega a(x)\phi(x)dx + \psi. \tag{2.4.10}$$

Ara bé, com 0 és un pol de la resolvent de $B_m - \hat{A}I$ (ja que és el valor propi dominant), pel Lema 2.4.1 tenim

$$X = (B_m - \hat{A}I)X \oplus \langle \hat{u} \rangle.$$

En conseqüència, existeixen $w \in X$ i $\gamma \in \mathbb{C}$ de manera que $\psi = (B_m - \hat{A}I)w + \gamma\hat{u}$. Però aleshores

$$\phi = w - \frac{\gamma + \int_\Omega a(x)w(x)dx}{\hat{A}}\hat{u}$$

és solució de (2.4.10) i en conseqüència $0 \in \rho(A)$.

b) Si $\mu \neq s(B)$ llavors el Teorema C.0.2 ens garanteix que el suprem de les parts reals de les solucions de l'equació (2.4.9) és estrictament negatiu.

□

2.5 Alguns aspectes de la dinàmica global.

En aquesta secció discutirem alguns aspectes de la dinàmica del problema (2.1.4) en el cas $r > 0$ i descriurem completament la dinàmica global en el cas $r = 0$ (és a dir, quan suposem que l'edat de maduració zero).

2.5.1 Cas $r > 0$.

Teorema 2.5.1. *Sigui $r > 0$. Si $s(B_m) < 0$ llavors l'única solució estacionària del problema de valor inicial (2.1.4), $\hat{u} = 0$, és asimptòticament globalment estable.*

Demostració. La prova segueix de la desigualtat, $0 \leq u(t) \leq v(t) \leq Me^{\omega t}$ donada a la prova del Teorema 2.2.1 ja que en aquestes condicions $\omega < 0$. $\square$

Quan $s(B_m) > 0$ no arribem a veure analíticament si les solucions del problema de valor inicial tendeixen totes a l'equilibri no trivial (en cas d'existir) o no.

Cotes per a la solució del problema de valor inicial.

A la resta d'aquesta secció suposarem que $s(B_m) > 0$. Abans de donar cotes de la solució del problema de valor inicial (2.1.4) introduïm alguna notació. Si f és una funció contínua a Ω definim

$$f^{\infty} = \max_{x \in \Omega}\{f(x)\} \quad \text{i} \quad f_{\infty} = \min_{x \in \Omega}\{f(x)\}.$$

Teorema 2.5.2. *La solució u_t del problema de valor inicial (2.1.4) està acotada a $L^1(\Omega)$ per a tot $t \geq 0$. A més,*

$$\int_{\Omega} u(t,x)dx = P(t) \leq \max_{\theta \in [-r,0]}\{P(\theta), \frac{\alpha\beta^{\infty} - m_{\infty}}{a_{\infty}}\}. \tag{2.5.1}$$

Demostració. Notem que per a tot $P > \dfrac{\alpha\beta^{\infty} - m_{\infty}}{a_{\infty}}$ tenim que $\alpha\beta^{\infty}P < m_{\infty}P + a_{\infty}P^2$. Sigui $N = \max\limits_{\theta \in [-r,0]}\{P(\theta), \dfrac{\alpha\beta^{\infty} - m_{\infty}}{a_{\infty}}\}$. Si no es compleix (2.5.1) llavors existeix $\bar{t} > 0$ tal que $P'(\bar{t}) \geq 0$, $P(\bar{t}) > N$ i $P(t) \leq P(\bar{t})$ per a $-r \leq t \leq \bar{t}$. Així doncs, com

$$P'(t) = \int_{\Omega} \alpha\beta(y)u(t-r,y)dy - \int_{\Omega} m(x)u(t,x)dx - P(t)\int_{\Omega} a(x)u(t,x)dx$$

llavors,

$$\begin{aligned} \alpha\beta^{\infty}P(\bar{t}) &\geq \alpha\beta^{\infty}P(\bar{t}-r) \geq \alpha \int_{\Omega} \beta(y)u(\bar{t}-r,y)dy \\ &\geq \int_{\Omega} m(x)u(\bar{t},x)dx + P(\bar{t})\int_{\Omega} a(x)u(\bar{t},x)dx \\ &\geq m_{\infty}P(\bar{t}) + a_{\infty}P(\bar{t})^2, \end{aligned}$$

que contradiu el fet que $P(\bar{t}) > N$. $\square$

A més, tenim el següent resultat, que ens donarà una cota per dalt i per sota de la solució del problema de valor inicial.

Teorema 2.5.3. *Sigui $P(t)$ la integral sobre Ω de la solució del problema de valor inicial (2.1.4) (amb condició inicial $u_0 = \phi$). Considerem els següents problemes amb retard,*

$$Q'(t) = \alpha\beta^{\infty}Q(t-r) - (m_{\infty} + a_{\infty}Q(t))Q(t), \tag{2.5.2}$$

i

$$R'(t) = \alpha\beta_{\infty}R(t-r) - (m^{\infty} + a^{\infty}R(t))R(t). \tag{2.5.3}$$

Siguin $Q(t)$ i $R(t)$ les solucions de (2.5.2) i (2.5.3) amb condició inicial $\int_{\Omega}\phi(x)dx$, respectivament. Aleshores

$$R(t) \leq P(t) \leq Q(t) \quad \textit{per a tot} \quad t \geq 0. \tag{2.5.4}$$

Demostració. Notem que

$$\begin{aligned} P'(t) - Q'(t) \quad &= \alpha\int_{\Omega}\beta(y)u(t-r,y)dy - \int_{\Omega}m(y)u(t,y)dy \\ &-P(t)\int_{\Omega}a(y)u(t,y)dy \\ &-[\alpha\beta^{\infty}Q(t-r) - (m_{\infty} + a_{\infty}Q(t))Q(t)] \\ &\leq \alpha\beta^{\infty}(P(t-r) - Q(t-r)) \\ &-(m_{\infty} + a_{\infty}P(t) + a_{\infty}Q(t))(P(t) - Q(t)). \end{aligned} \tag{2.5.5}$$

Suposem que no es compleix que $P(t) \leq Q(t)$. Aleshores existeixen $\bar{t} > 0$ i $\epsilon > 0$ (tan petit com vulguem) de manera que $P'(\bar{t}) - Q'(\bar{t}) \geq 0$, $P(\bar{t}) - Q(\bar{t}) = \epsilon$ i $P(\bar{t} - r) - Q(\bar{t} - r) \leq 0$ la qual cosa contradiu (2.5.5).

Per una altra banda tenim que

$$\begin{aligned} P'(t) - R'(t) \quad &\leq \alpha\beta_{\infty}(P(t-r) - R(t-r)) \\ &-(m^{\infty} + a^{\infty}P(t) + a^{\infty}R(t))(P(t) - R(t)). \end{aligned} \tag{2.5.6}$$

Suposem que no es compleix que $P(t) \geq R(t)$. Aleshores existeixen $\bar{t} > 0$ i $\epsilon > 0$ (tan petit com vulguem) de manera que $P'(\bar{t}) - R'(\bar{t}) \leq 0$, $P(\bar{t}) - R(\bar{t}) = -\epsilon$ i $P(\bar{t} - r) - R(\bar{t} - r) \geq 0$ la qual cosa contradiu (2.5.6). □

Fins el moment hem donat cotes de la solució del problema de valor inicial (2.1.4) en $L^1(\Omega)$ i no en C que és l'espai en el que estem treballant. Ara, utilitzant el Teorema 2.5.2, provarem que tota solució entra en un acotat (independentment de la condició inicial) de C sota determinades hipòtesis. Fem primer una observació que ens donarà el comportament asimptòtic de les solucions de les equacions (2.5.2) i (2.5.3).

Observació 2.5.1. *Estudiar el comportament asimptòtic d'una equació amb retard és en general una tasca complicada degut possiblement a que l'espai d'estats és infinitodimensional. Un exemple d'això és que la prova que la solució de (2.5.2) tendeix a* $\hat{Q} = (\alpha\beta^\infty - m_\infty)/a_\infty$ *si aquest és positiu i a zero en cas contrari ocupa (sense utilitzar cap teoria general, ja veurem què vull dir amb això) més de dos fulls (almenys a mi). En canvi, si* $r = 0$ *aquest fet és evident. Però no sempre la dinàmica és independent del retard en el temps (ja m'agradaria!). Existeix però un tipus d'equacions on si que es dóna aquest fet.*

M.W. Hirsch [42, 43] va introduir al final de la dècada dels vuitanta la teoria sobre semifluxos monòtons i fortament monòtons per a espais topològics ordenats. Bàsicament veu que per a un flux d'aquests "tota" òrbita tendeix al conjunt de punts d'equilibri. H. Smith [84] introdueix semifluxos monòtons i fortament monòtons generats per equacions amb retard en el temps. A l'Apèndix B es poden trobar els resultats més importants d'aquests treballs. És evident que la solució de (2.5.2) genera un semiflux eventualment fortament monòton i en conseqüència obtenim que tota solució tendeix a un equilibri.

Notem que si $s(B_m) > 0$ *llavors* $\alpha\beta^\infty - m_\infty > 0$*, ja que per a* $\phi \equiv 1$ *a* Ω *tenim que*

$$(1-\epsilon)\alpha\beta\phi + \epsilon K\phi - m\phi \leq (\alpha\beta^\infty - m_\infty)\phi,$$

i per la caracterització (2.3.4) obtenim que $0 < s(B_m) < \alpha\beta^\infty - m_\infty$*. Per tant, com* $\alpha\beta^\infty - m_\infty > 0$ *i la solució de (2.5.2) tendeix a un equilibri, per força, ho ha de fer cap a* $\hat{Q} = (\alpha\beta^\infty - m_\infty)/a_\infty$ *ja que l'altre equilibri* $\hat{Q} = 0$ *és inestable. En conseqüència, per (2.5.4) obtenim que per a tot* $\gamma > 0$ *existeix* $T > 0$ *de manera que la població total del problema de valor inicial (2.1.4),* $P(t)$*, satisfà*

$$P(t) \leq Q(t) \leq \frac{\alpha\beta^\infty - m_\infty}{a_\infty} + \gamma, \quad \forall t \geq T. \tag{2.5.7}$$

D'altra banda, es pot veure de manera anàloga que per a tot $\gamma > 0$ *existeix* $T > 0$ *de manera que*

$$P(t) \geq R(t) \geq \frac{\alpha\beta_\infty - m^\infty}{a^\infty} + \gamma, \quad \forall t \geq T, \tag{2.5.8}$$

on $R(t)$ *és la solució de l'equació (2.5.3).*

En particular, si les taxes vitals (β*, m i a) són constants obtenim que la població total,* $P(t)$*, tendeix cap a la població d'equilibri quan* $t \to +\infty$*.*

Teorema 2.5.4. *Sigui* $u(t)$ *la solució del problema de valor inicial (2.1.4). Si* $\epsilon \in (0, 1]$ *satisfà*

$$\sup\{(1-\epsilon)\alpha\beta(x) - m(x)\} < 0, \tag{2.5.9}$$

llavors, per a tot $\delta_1 > 0$ *existeixen constants* $T > 0$ *i* $\delta > 0$ *(independents de la condició inicial) de manera que*

$$u(t) \leq \epsilon \|k\|_\infty \frac{\lambda + \delta}{m - (1-\epsilon)\alpha\beta} + \delta_1, \quad \forall t \geq T, \tag{2.5.10}$$

on $\lambda = (\alpha\beta^\infty - m_\infty)/a_\infty$.

Demostració. Sigui $u(t)$ la solució del nostre problema de valor inicial (2.1.4). Pel final de l'Observació 2.5.1 podem afirmar que existeixen $T_1 > 0$ i $\delta > 0$ (independents de la condició inicial) tals que

$$\epsilon \|k\|_\infty (\lambda + \delta) - \epsilon K u(t - r) \geq 0$$

per a tot $t > T_1$.

Considerem ara el següent problema de valor inicial,

$$\frac{\partial v}{\partial t}(t) = (1-\epsilon)\alpha\beta v(t-r) + \epsilon\|k\|_\infty(\lambda+\delta) - mv(t),$$

amb condició inicial $v_{T_1} = u_{T_1} \in C^+$. És fàcil veure que la solució d'aquesta equació genera un semiflux eventualment fortament monòton (veure Apèndix B) i en conseqüència

$$v(t) \to \frac{\epsilon\|k\|_\infty(\lambda+\delta)}{m(x) - (1-\epsilon)\alpha\beta(x)}$$

quan $t \to \infty$ (independentment de $u_{T_1} \in C^+$).

Sigui $w(t) = v(t) - u(t)$ satisfent la següent equació

$$\begin{cases} \dfrac{\partial w}{\partial t}(t) = (1-\epsilon)\alpha\beta w(t-r) - mw(t) + \epsilon\|k\|_\infty(\lambda+\delta) \\ \qquad\qquad -\epsilon K u(t-r) + u(t)\displaystyle\int_\Omega a(x)u(t,x)dx, \\ w_{T_1} = 0. \end{cases}$$

Aleshores, pel Teorema A.2.2 obtenim que $w(t) = v(t) - u(t) \geq 0$ per a tot $t \geq T_1$. Per tant, existeix $T > T_1$ de manera que

$$0 \leq u(t,x) \leq \frac{\epsilon\|k\|_\infty(\lambda+\delta)}{m(x) - (1-\epsilon)\alpha\beta(x)} + \delta_1$$

per a tot $t \geq T$, $\delta_1 > 0$. $\square$

Observació 2.5.2. **1.-** *Sigui* $s(\epsilon) = \sup\{(1-\epsilon)\alpha\beta(x) - m(x)\}$. *Notem que* s *és una funció contínua en* ϵ. *A més* $s(1) < 0$ *i* $s(0) > 0$ *(en cas contrari no existiria l'equilibri no trivial). Per tant, no hem provat en general que qualsevol solució entra en un acotat de* C. *Però en les hipòtesis del Teorema 2.5.4 si que ho hem fet i tenim l'existència d'un atractor global.*

2.- *El Teorema 2.5.3 i el final de l'Observació 2.5.1 em donem l'existència d'un atractor global a* L^1 *sense cap hipòtesis addicional.*

3.- *D'altra banda, cal notar que la condició (2.5.9) garanteix l'existència de l'equilibri no trivial (veure Proposició 2.3.6), ja que estem suposant* $s(B_m) > 0$ *i* $s(D) < 0$ *per (2.5.9) (veure la secció 2.3 per a la notació).*

2.5.2 Cas $r = 0$.

En aquest cas voldrem utilitzar la informació del semigrup lineal associat al nostre problema de valor inicial per tal d'estudiar el comportament global del problema no lineal. Per això utilitzarem un resultat d'equacions asímptoticament autònomes (donat a [61] i generalitzat a [90]) que introduïm a continuació.

Considerem les equacions

$$u' = f(t, u), \tag{2.5.11}$$

$$v' = g(v), \tag{2.5.12}$$

en un espai de Banach $\mathcal{X}$. L'equació (2.5.11) s'anomena asimptòticament autònoma amb límit l'equació (2.5.12) si $f(t, u) \to g(u)$ quan $t \to \infty$, localment uniformement en u, és a dir, per a u en qualsevol subconjunt precompacte de $\mathcal{X}$. Suposem que f i g són contínues i localment Lipschitz en u, i que les solucions estan definides per a tot $t > 0$. Aleshores a [90] ens donen el següent resultat.

Teorema 2.5.5. *Sigui* e *un equilibri localment asimptòticament estable de (2.5.12) i sigui* $W_s(e) = \{\phi \in \mathcal{X} : u(t, \phi) \to e, t \to \infty\}$ *la seva conca d'atracció. Aleshores qualsevol òrbita precompacta de l'equació (2.5.11) per a la qual el seu conjunt* $\omega-$*límit intersecti* $W_s(e)$ *convergeix a* e.

Abans d'utilitzar aquest resultat introduïm una nova notació per tal d'aplicar millor alguns resultats per a semigrups irreductibles. Considerem el (nostre) problema de valor inicial

$$\frac{\partial u}{\partial t}(t) = Lu(t) + (s(B_m) - \int_{\Omega} a(x)u(t,x)dx)u(t), \tag{2.5.13}$$

on $L : X \longrightarrow X$, $\quad L\phi = (B - mId)\phi - s(B_m)\phi$ (B donat per (2.1.5)).

A continuació donem un resultat que ens dóna el comportament asimptòtic de la solució del problema lineal associat a (2.5.13). Part de la prova d'aquesta proposició està estreta de [30].

Proposició 2.5.1. *Considerem el problema lineal donat per*

$$\begin{cases} u'(t) = (B - mId)u(t) - s(B_m)u(t) = Lu(t), \\ \\ u(0) = \phi \in X^+. \end{cases} \tag{2.5.14}$$

Aleshores $s(L) = 0$. A més, si $\phi \geq 0$ no és idènticament nul·la aleshores $u(t)$ tendeix cap a un múltiple de $\hat{u}$ (funció pròpia de valor propi 0 de L) quan $t \to \infty$.

Demostració. La primera afirmació és evident, ja que $s(L) = s(B - (m + s(B_m))Id) = s(B_m) - s(B_m) = 0$.

Veiem la segona afirmació: Sigui $T(t) : X \to X$ el semigrup solució de l'equació (2.5.14) amb generador infinitesimal L. Com L és un operador lineal i acotat en X, i.e., $L \in \mathcal{L}(X)$, tenim que $\sigma(T(t)) = \exp(t\sigma(L))$. A més, $s(L) = 0$ és un valor propi estrictament dominant (és a dir, existeix $\delta > 0$ de manera que per a tot $\lambda \in \sigma(L)$, $\lambda \neq 0$ es té que $Re(\lambda) < -\delta < 0$) i algebraicament simple per la Proposició 2.3.6. En conseqüència, podem descomposar l'espectre de L en dos conjunts tancats i disjunts, $\sigma_c = \{1\}$ i $\sigma_u = \exp(t(\sigma(L) \setminus \{0\}))$. Considerem ara la projecció espectral

$$P := P_c := \frac{1}{2\pi i} \int_\gamma R(\lambda, T) d\lambda, \tag{2.5.15}$$

on γ és un corba tancada de Jordan continguda al complementari de σ_u i amb σ_c contingut al seu interior. Aquesta projecció commuta amb T i dóna la descomposició espectral

$$X = X_c \oplus X_u$$

amb els espais $T-$invariants $X_c := rang(P)$ i $X_u := Ker(P)$. Aleshores, les restriccions $T_c \in \mathcal{L}(X_c)$ i $T_u \in \mathcal{L}(X_u)$ de T satisfan

$$\sigma(T_c) = \sigma_c \quad \text{i} \quad \sigma(T_u) = \sigma_u, \tag{2.5.16}$$

una propietat que caracteritza la descomposició de X i T que acabem de donar de forma única. Així doncs, donada $\phi \in X$ existeixen uns únics $\phi_c \in X_c$ i $\phi_u \in X_u$ de manera que $\phi = \phi_c + \phi_u$ i en conseqüència,

$$T(t)\phi = T_c(t)\phi_c + T_u(t)\phi_u.$$

El segon sumand de la banda dreta de l'anterior igualtat tendeix clarament cap a zero. D'altra banda, $T_c(t)\phi_c = \alpha\hat{u}$ ja que $X_c = \langle\hat{u}\rangle$. $\square$

Com a conseqüència dels Teoremes 2.2.1 i 2.5.5 obtenim el Teorema l'estabilitat global.

Teorema 2.5.6 (Teorema d'estabilitat global). *Si $s(B_m) \leq 0$ llavors l'equilibri trivial, $\hat{u} \equiv 0$, és asimptòticament globalment estable, i si $s(B_m) > 0$ llavors l'equilibri no trivial $\hat{u}$ és asimptòticament globalment estable (atrau tot el con positiu tret de l'origen).*

Demostració. Al Teorema 2.2.3 vam veure que tota solució del problema de valor inicial era de la forma $u(t) = \varphi(t)T(t)u_0$ on $T(t)u_0$ és una solució de (2.5.14) amb condició inicial u_0 a $t = 0$. A més $\varphi(t)$ complia l'equació diferencial ordinària no autònoma

$$\begin{cases} \varphi'(t) = (s(B_m) - \varphi(t)\int_\Omega aT(t)u_0)\varphi(t), \\ \\ \varphi(0) = 1. \end{cases} \tag{2.5.17}$$

Ara bé, com hem dit abans, la solució del problema lineal (2.5.14) tendeix a un múltiple de la solució estacionària, i el Teorema de convergència dominada de Lebesgue ens dóna que

$$\int_\Omega aT(t)u_0 \longrightarrow c\int_\Omega a(x)\hat{u}(x)dx \quad \text{quan} \quad t \to \infty.$$

Per tant, el límit de l'equació no autònoma serà

$$\begin{cases} \varphi'(t) = (s(B_m) - \varphi(t)c\int_\Omega a(x)\hat{u}(x)dx)\varphi(t) \\ \\ \varphi(0) = 1 \end{cases} \tag{2.5.18}$$

que té dos equilibris

$$\varphi = 0 \quad \text{i} \quad \varphi = \frac{s(B_m)}{c\int_\Omega a(x)\hat{u}(x)dx} = \frac{1}{c}.$$

Es comprova fàcilment que si $s(B_m) < 0$ llavors $\varphi(t) \to 0$ quan $t \to \infty$ i que si $s(B_m) > 0$ llavors $\varphi(t) \to 1/c$ quan $t \to \infty$. En particular $u(t) \to 0$ quan $t \to \infty$ quan $s(B_m) \leq 0$ i $u(t) \to \frac{1}{c}c\hat{u} = \hat{u}$ quan $t \to \infty$ si $s(B_m) > 0$. $\square$

Reflexions.

En aquesta secció hem discutit alguns aspectes de la dinàmica global del nostre problema de valor inicial, però no ho hem fet completament. En el cas amb retard en el temps, $r > 0$, ens ha quedat estudiar el cas $s(B_m) > 0$ (quan existeix l'equilibri no trivial) ja que "només" hem provat l'estabilitat local de l'equilibri no trivial i l'existència d'un atractor global. En general estudiar la dinàmica global d'un problema no lineal és una tasca complicada. En el cas sense retard no ha sigut així, ja que coneixíem quina era la forma de la solució per a un problema d'aquest tipus. Però hem vist que per al problema amb retard no existia una solució d'aquesta forma a no ser que la condició inicial fos un múltiple de l'única funció pròpia positiva de l'operador integral.

A la literatura podem trobar equacions sense retard, la dinàmica global de les quals és trivial i en canvi, el problema amb retard corresponent encara no s'ha estudiat del tot. Per exemple, tenim la conjectura de Wright (1955) que diu el següent: *Sigui* $\alpha < \frac{\pi}{2}, \phi \in \mathcal{C}([-1,0],\mathbb{R}), \phi(\theta) \geq -1, \phi(0) > -1$ *i* $y(t) = y(\phi)(t)$ *la solució de*

$$\dot{y}(t) = -\alpha y(t-1)[1 + y(t)]$$

amb condició inicial ϕ*. Aleshores* $\lim_{t\to+\infty} y(t)=0$*.* Wright va provar aquest resultat el 1955 per a $\alpha \leq \frac{3}{2}$ i va dir que el mètode que utilitzava per a la prova es podria estendre per a $\alpha \leq \frac{37}{24}(=1.5416)$ i, probablement per a $\alpha \leq 1.567$. Aquesta conjectura roman oberta als nostres dies. Notem que aquesta equació s'obté després de fer un canvi de variable de l'equació logística amb retard en el temps, $\dot{x}(t) = rx(t)[1 - x(t-\tau)/K]$, també anomenada equació de Hutchinson.

2.6 Estratègies evolutivament estables.

El concepte d'estratègia evolutivament estable (*evolutionarily stable strategy*), ESS, fou introduït per Price i Maynard l'any 1973 [78] (veure també [55]). Aquest concepte neix de la teoria de jocs pensant que el mon és un joc evolutiu on els jugadors són els individus que hi viuen i on les regles venen donades o imposades per la natura (veure [68]). Com en qualsevol joc estem interessats en saber qui guanya, i això significa en aquest cas, qui és més apte per a la supervivència. En el nostre cas particular, tenim una població formada per un únic tipus d'individus on cada individu està caracteritzat per una variable evolutiva continguda a Ω. Així doncs, en el nostre cas la pregunta es redueix a saber quin individu o millor dit quina característica, $x \in \Omega$, és la millor. En aquesta secció intentarem dir quina és aquesta característica.

La primera cosa que hem de definir és què vol dir ser la millor característica. Suposem que inicialment la població està formada per individus amb una característica (o estratègia) $x \in \Omega$ (fixa). Ens referirem a aquesta població com a *població resident*. I suposarem que aquests individus deixen com a descendència individus iguals a ells, és a dir, també de característica x. Si $P_x(t)$ denota la població d'individus a temps t, l'equació que governa aquesta població és

$$P_x'(t) = \alpha\beta(x)P_x(t-r) - (m(x) + a(x)P_x(t))P_x(t). \tag{2.6.1}$$

En aquesta equació estem suposant que no hi ha mutació, és a dir, els individus de característica x només poden deixar descendents de característica x. L'equació (2.6.1) ha sigut estudiada a la secció 2.5. Si $\alpha\beta(x) - m(x) < 0$, la població total, $P_x(t)$, tendeix cap a zero quan $t \to \infty$ sigui quina sigui la població inicial. Si $\alpha\beta(x) - m(x) > 0$ la població total, $P_x(t)$, tendeix globalment (veure el final de l'Observació 2.5.1) cap a l'únic equilibri no trivial de (2.6.1),

$$\hat{P}_x = \frac{\alpha\beta(x) - m(x)}{a(x)}.$$

Suposem que $\alpha\beta(x) - m(x) > 0$, ja que en cas contrari la població resident acabaria extingint-se, i suposem que la població resident està prop de l'equilibri $\hat{P}_x = (\alpha\beta(x) - m(x))/a(x)$.

Pensem que degut a una mutació apareix una petita població amb una altra estratègia $y \in \Omega$ (fixa), $y \neq x$. Ens referirem a aquesta població com a *població invasora*. Denotem per $P_y(t)$ a la població total d'invasors a temps t.

Veiem ara quina és l'equació que regeix la dinàmica per a la població invasora. En primera aproximació (com la població invasora és molt petita) l'equació que governa aquesta població és,

$$P_y'(t) = \alpha\beta(y)P_y(t-r) - (m(y) + a(x)\hat{P}_x)P_y(t). \tag{2.6.2}$$

Típicament, la definició de millor característica, o d'ESS, és, $\hat{x}$ és una ESS global si qualsevol població invasora de característica $y \neq \hat{x}$ s'extingeix. Més precisament,

Definició 2.6.1. *Diem que $\hat{x} \in \Omega$ és una ESS global si quan introduïm una petita població invasora amb característica $y \neq \hat{x}$ en una població d'individus on tots són de característica $\hat{x}$ la població invasora acaba extingint-se, és a dir, $P_y(t) \to 0$ quan $t \to \infty$.*

En aquest cas podem utilitzar tant el Teorema A.1.3 com la teoria de semifluxos eventualment fortament monòtons per arribar a la conclusió que el comportament asimptòtic de les solucions de l'equació (2.6.2) és independent del retard en el temps. Per tant, si $c(y) := \alpha\beta(y) - m(y) < c(x) = \alpha\beta(x) - m(x)$ llavors la població invasora s'acaba extingint i si $c(y) > c(x)$ llavors la població invasora acaba envaint la població resident (recordar l'expressió per a $\hat{P}_x$). Notem que quan $c(x) = c(y)$ la solució de l'equació (2.6.2) tendeix cap a una constant (veure el treball d'Arino i Pituk [3]). Així doncs, la població invasora només s'extingirà quan $c(y) < c(x)$. En conseqüència, els individus més aptes seran els que tenen característiques $x \in \mathcal{M} = \{x \in \Omega : c(x) \text{ es màxim}\}$. Aquesta afirmació és biològicament clara, ja que $c(x) = \alpha\beta(x) - m(x)$ ens indica com d'apte és un individu de característica x. Simplement ens diu que els més aptes "guanyen el joc de la vida", és a dir, es perpetuen.

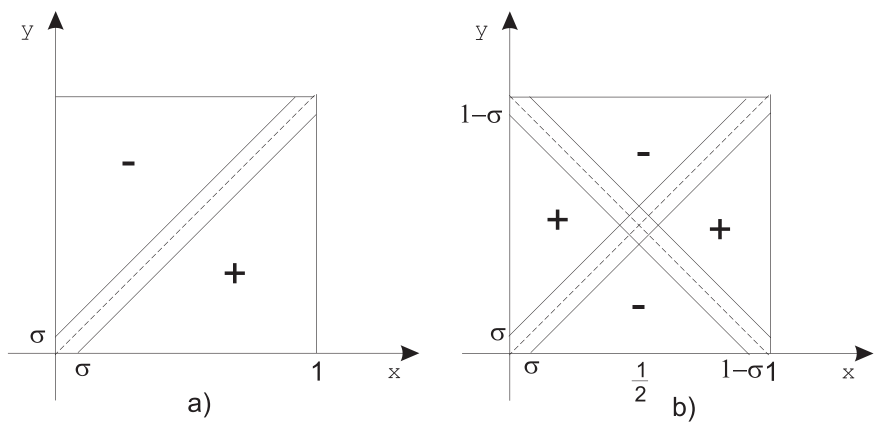


Figura 2.6.1: a) Signe de $\lambda(x,y)$ quan $c(x) = \alpha\beta(x) - m(x) \in \mathcal{C}([0,1])$ és una funció estrictament decreixent. b) Signe de $\lambda(x,y)$ quan $c(x) = \alpha\beta(x) - m(x) \in \mathcal{C}([0,1])$ és una funció simètrica respecte de $x = \frac{1}{2}$ i amb un màxim a $x = \frac{1}{2}$. A les rectes discontinues ($y = x$ i $y = -x$) $\lambda(x,y)$ és igual a zero.

Una altra forma d'arribar a la mateixa conclusió, és observar que els individus més aptes són els que tenen característica $\hat{x} \in \Omega$ de manera que el valor propi més gran de l'operador que defineix l'equació (2.6.2), $\lambda(x,y)$, té un màxim a $(\hat{x}, \hat{x})$ respecte de la segona variable, és a dir, $\lambda(x,y) < 0$ per a tot $y \neq x$.

A la Figura 2.6.1. s'indica el signe de $\lambda(x,y)$ en dos exemples[2]. A la Figura 2.6 a) se suposa que $c(x) = \alpha\beta(x) - m(x) \in \mathcal{C}([0,1])$ és una funció estrictament decreixent. A la Figura 2.6 b) se suposa que c és una funció

[2]Cal dir que aquests gràfics són típics quan parlem de ESS globals (veure per exemple [69]).

simètrica respecte $x = \frac{1}{2}$ i amb un màxim a $x = \frac{1}{2}$. En aquest cas l'únic màxim de $\lambda(x, y)$ respecte de la segona variable es dóna a $\hat{x} = \frac{1}{2}$ que coincideix amb el màxim de $c(x)$. Així doncs, hem provat el següent resultat.

Teorema 2.6.1. *$\hat{x}$ és una ESS global si i només si és un màxim global de $c(x) = \alpha\beta(x) - m(x)$.*

Què passa quan $\epsilon \to 0$ i $\tau \to 0$?

Hem vist que les ESS venen donades pels màxims de la funció $c(x) = \alpha\beta(x) - m(x)$. A continuació veurem que els equilibris no trivials de l'equació (2.1.4) tendeixen a una delta de Dirac en el conjunt de màxim de la funció $c(x)$ quan la taxa de mutacions (ϵ), o bé quan la grandària màxima de les mutacions (τ) tendeix cap a zero. I a les simulacions numèriques veurem que, quan ϵ és petit, les característiques tendeixen a concentrar-se al voltant d'aquest conjunt de màxim. És comprensible que això sigui només una tendència, ja que individus de característiques en aquest conjunt poden donar lloc a individus de característiques properes.

A la secció 2.3 hem vist que l'única solució estacionària (no idènticament nul·la) del nostre problema de valor inicial era l'única funció pròpia positiva de l'operador B_m definit a (2.3.1), ϕ_ϵ, de valor propi $s(B_m) > 0$ i complint

$$\int_\Omega a(x)\phi_\epsilon(x)dx = s(B_m).$$

L'objectiu final d'aquest apartat serà dir quelcom de les funcions pròpies quan la taxa de mutacions o la grandària de les mutacions són petites. És a dir, ens preguntem com és la solució estacionària del nostre problema de valor inicial. Veurem que el valor propi dominant s'acosta cap al màxim de $c(x) = \alpha\beta(x) - m(x)$ quan ϵ o τ se'n van cap a zero i que la funció pròpia tendeix cap a una delta de Dirac en aquest conjunt de màxim. És a dir, si no canvia l'ambient (i.e., β i m no canvien amb el temps) llavors la densitat de població "tendirà" a concentrar-se (almenys ho podem afirmar si $r = 0$) en les característiques on $c(x)$ és màxima.

Teorema 2.6.2. *Suposem que existeix l'equilibri no trivial de (2.1.4). Si $\epsilon \in (0, 1)$ llavors es compleixen les següents afirmacions:*
(i) $\min_{x\in\Omega}\{\alpha\beta(x) - m(x)\} \leq s(B_m) \leq \max_{x\in\Omega}\{\alpha\beta(x) - m(x)\}$.
(ii)
$$\lim_{\epsilon\downarrow 0} s(B_m) = \max_{x\in\Omega}\{\alpha\beta(x) - m(x)\}.$$
(iii) Si φ_ϵ és la funció pròpia de valor propi $s(B_m)$ de B_m llavors φ_ϵ tendeix dèbilment a una mesura amb suport en el subconjunt de Ω on $\alpha\beta(x) - m(x)$ és màxima.

Demostració. Sigui ϕ_ϵ l'única funció pròpia de $B_m^\epsilon := B_m$ de valor propi $s(B_m^\epsilon)$ complint $\int_\Omega \phi_\epsilon(x)dx = 1$. Llavors

$$(1-\epsilon)\alpha\beta(x)\phi_\epsilon(x) + \epsilon\int_\Omega \alpha\beta(y)p(x,y)\phi_\epsilon(y)dy - m(x)\phi_\epsilon(x) = s(B_m^\epsilon)\phi_\epsilon(x),$$

i integrant aquesta darrera expressió sobre Ω obtenim

$$s(B_m^\epsilon) = \int_\Omega [\alpha\beta(x) - m(x)]\phi_\epsilon(x)dx.$$

La primera afirmació s'obté òbviament acotant la integral de la darrera expressió.

Veiem la segona afirmació. Sigui $\hat{x}$ un punt que fa màxima $\alpha\beta(x)-m(x)$. Sigui $\delta > 0$ i prenem $\gamma > 0$ de manera que

$$\beta(x) \geq \beta(\hat{x}) - \frac{\delta}{2} \text{ i } m(x) \leq m(\hat{x}) + \frac{\delta}{2},$$

per a tot $x \in \Omega$ complint $|x - \hat{x}| < \gamma$. Aquesta darrera afirmació és deguda a la continuïtat de β i m. Sigui ϕ una funció positiva i contínua qualsevol amb suport a $\{x \in \Omega : |x - \hat{x}| < \gamma\}$. Llavors

$$\begin{aligned}(B_m^\epsilon\phi)(x) &= (1-\epsilon)\alpha\beta(x)\phi(x) + \epsilon(K\phi)(x) - m(x)\phi(x) \\ &\geq [(1-\epsilon)\alpha(\beta(\hat{x}) - \frac{\delta}{2}) - (m(\hat{x}) + \frac{\delta}{2})]\phi(x).\end{aligned}$$

Així doncs, utilitzant la segona caracterització de la Proposició 2.3.1, (2.3.5), obtenim que $s(B_m^\epsilon) \geq (1-\epsilon)\alpha(\beta(\hat{x}) - \frac{\delta}{2}) - (m(\hat{x}) + \frac{\delta}{2})$. Ara bé, com δ és arbitrari obtenim la segona afirmació.

(iii) Sigui φ_ϵ la funció pròpia de B_m^ϵ de valor propi $s(B_m^\epsilon)$ i d'integral 1 sobre Ω. És una aplicació directa del Teorema de Banach-Alaoglu que si ϕ_n és una successió acotada en $L^1(\Omega)$, existeix una parcial ϕ_{n_k} que convergeix a una mesura μ en la topologia dèbil * (veure [10], p.76), és a dir,

$$\int \phi_{n_k} f \to \int f d\mu \quad \forall f \in \mathcal{C}(\Omega).$$

En conseqüència, existeix una parcial φ_{ϵ_k} que convergeix a una mesura μ en la topologia dèbil *. Per altra banda, de l'apartat (ii) sabem que $s(B_m^\epsilon) \to \max_{x\in\Omega}\{\alpha\beta(x) - m(x)\}$. Però B_m^ϵ tendeix cap a l'operador multiplicatiu $B_m^0 = (\alpha\beta - m)Id$. En conseqüència, per una banda $B_m^\epsilon\varphi_{\epsilon_k} = s(B_m^{\epsilon_k})\varphi_{\epsilon_k}$ tendeix dèbilment cap a $B_m^0\mu = (\alpha\beta(x) - m(x))\mu$ i per l'altra banda, cap a

$\max_{x\in\Omega}\{\alpha\beta(x) - m(x)\}\mu$. Però això només és possible si μ és un element de l'espai propi de B_m^0 corresponent al valor propi $\max_{x\in\Omega}\{\alpha\beta(x) - m(x)\}$ i, per tant, una mesura amb suport en el subconjunt d'Ω on $\alpha\beta(x) - m(x)$ pren el seu màxim. □

A continuació donem un resultat similar però fent tendir cap a zero la grandària de les mutacions. Haurem de fer, però, una hipòtesis addicional,

$$\forall\gamma < 1 \ \exists\tau_0 \text{ tal que } \int_\Omega p_\tau(x, y)\phi(y)dy > \gamma\phi(x) \text{ si } \tau < \tau_0. \tag{2.6.3}$$

Hem denotat $p(x, y)$ per $p_\tau(x, y)$ per a que quedi clara la dependència en τ.

Teorema 2.6.3. *Suposem que existeix l'equilibri no trivial de (2.1.4). Si $K\phi \to \alpha\beta\phi$ quan $\tau \to 0$ i es satisfà (2.6.3) llavors es compleixen les següents afirmacions:*

(i)

$$\lim_{\tau\downarrow 0} s(B_m) = \max_{x\in\Omega}\{\alpha\beta(x) - m(x)\}.$$

(ii) Si φ_τ és la funció pròpia de valor propi $s(B_m)$ de B_m llavors φ_τ tendeix dèbilment a una mesura amb suport en el subconjunt de Ω on $\alpha\beta(x) - m(x)$ és màxima.

Demostració. (i) Sigui $\hat{x}$ un punt que fa màxima $\alpha\beta(x) - m(x)$. Sigui $\delta > 0$ i prenem $\gamma > 0$ de manera que

$$\beta(x) \geq \beta(\hat{x}) - \frac{\delta}{2} \text{ i } m(x) \leq m(\hat{x}) + \frac{\delta}{2},$$

per a tot $x \in \Omega$ complint $|x - \hat{x}| < \gamma$. Sigui ϕ una funció positiva i contínua qualsevol amb suport a $\{x \in \Omega : |x - \hat{x}| < \gamma\}$. Llavors

$$\begin{aligned}
(B_m^\tau\phi)(x) &= (1-\epsilon)\alpha\beta(x)\phi(x) + \epsilon(K_\tau\phi)(x) - m(x)\phi(x) \\
&\geq [(1-\epsilon)\alpha(\beta(\hat{x}) - \frac{\delta}{2}) - (m(\hat{x}) + \frac{\delta}{2})]\phi(x) + \epsilon\alpha(\beta(\hat{x}) - \frac{\delta}{2})\int_\Omega p_\tau(x, y)\phi(y)dy \\
&\geq [\alpha(\beta(\hat{x}) - \frac{\delta}{2}) + \epsilon\alpha(\beta(\hat{x}) - \frac{\delta}{2})(\gamma - 1) - (m(\hat{x}) + \frac{\delta}{2})]\phi(x).
\end{aligned}$$

Així doncs, utilitzant la segona caracterització de la Proposició 2.3.1, (2.3.5), obtenim que $s(B_m^\tau) \geq \alpha(\beta(\hat{x}) - \frac{\delta}{2}) + \epsilon\alpha(\beta(\hat{x}) - \frac{\delta}{2})(\gamma - 1) - (m(\hat{x}) + \frac{\delta}{2})$. Ara bé, com δ i γ són arbitraris obtenim (i).

(ii) Es prova exactament com l'apartat (iii) del Teorema 2.6.2, ja que B_m^τ tendeix cap a l'operador multiplicatiu B_m^0 quan $\tau \to 0$ per hipòtesis. □

Notem que com a conseqüència dels Teoremes 2.6.2 o 2.6.3, obtenim que la població d'equilibri (no trivial) tendeix a concentrar-se en el conjunt de màxim de la funció $\alpha\beta(x) - m(x)$. Aquest resultat coincideix amb les ESS obtingudes en la primera part d'aquesta secció. Notem que el càlcul de les ESS l'hem obtingut tant per al cas amb retard com per al cas sense retard. És a dir, com en general les mutacions són molt petites, la població que sobreviu és la més adaptada a l'ambient, és a dir, els individus que tenen *fitness* més elevada i que coincideix amb els màxims de $\alpha\beta(x) - m(x)$. Aquests resultats justificarien les branques de l'arbre evolutiu.

2.7 Mètode numèric.

Com no hem pogut provar analíticament que tota solució del nostre problema de valor inicial, (2.1.4), tendeix a l'equilibri no trivial, en cas d'existir, en aquesta secció introduirem un mètode numèric per tal de "provar" numèricament que el comportament asimptòtic d'aquesta solució no varia per a $r \geq 0$, és a dir, tota solució tendeix a l'equilibri no trivial sempre que aquest existeixi.

A continuació passarem a discretitzar en la variable temporal, i ho farem mitjançant un mètode multipàs, més concretament un mètode multipàs basat en l'esquema predictor-corrector d'Adams-Bashforth-Moulton.

El programa que implementa aquest mètode és el paquet matemàtic Maple V.4 i la màquina en el que s'ha implementat un Pentium III 667.

Discretització respecte de la variable temporal.

A la resta del capítol suposarem que $r > 0$, ja que per a $r = 0$ ja coneixem quin és el comportament asimptòtic. Comencem, doncs, discretitzant l'equació (2.1.4) respecte t per a $r > 0$. Abans, però, introduïm la notació adient.

Siguin T i N nombres sencers i positius. Definim $t_i = \frac{i}{N} r$ per a tot $i = 0, \cdots, TN$ i $\Delta t = \frac{1}{N}$. Notem que Tr serà el temps final de la simulació.

Per una altra banda, definim

$$f(u(t-r), u(t)) = Bu(t-r) - (m + \int_\Omega a(y)u(t,y)dy)u(t)$$

(recordem que B ve donat per (2.1.5)), definim les aproximacions de $u(t_i)$ i $f(u(t_i - r), u(t_i))$ per u^i i $f^i = f(u^{i-N}, u^i)$, respectivament. Cal notar que tant u^i com f^i són funcions amb domini de definició Ω.

La col·lecció de mètodes multipàs per a l'equació (2.1.4) s'obté primer integrant aquesta equació entre t_i i t_{i+1} i utilitzant el Teorema Fonamental del Càlcul obtenint que

$$u(t_{i+1}) = u(t_i) + \int_{t_i}^{t_{i+1}} f(u(t-r), u(t))dt, \tag{2.7.1}$$

i després aproximant l'integrand de l'equació (2.7.1) per un polinomi de Lagrange. Per tant, segons el polinomi que considerem obtenim un mètode o un altre.

Nosaltres considerarem el polinomi de Lagrange basat en els punts (u^{i-N-k}, u^{i-k}), $k = 0, 1, 2, 3$ per a obtenir una predicció de u^{i+1}. Integrant aquest polinomi entre t^i i t^{i+1} en (2.7.1) obtenim la predicció Adams-Bashforth

$$p^{i+1} = u^i + \frac{\Delta t}{24}(-9f^{i-3} + 37f^{i-2} - 59f^{i-1} + 55f^i). \tag{2.7.2}$$

De manera similar es corregeix aquest valor (d'aquí el nom de predictor-corrector). Ara podem utilitzar el valor p^{k+1} per a construir un altre polinomi de Lagrange basat en els punts f^{i-2}, f^{i-1}, f^i i el nou punt $\tilde{f}^{i+1} = f(u^{i-N+1}, p^{i+1})$. Ara integrant aquest nou polinomi interpolador entre t_i i t_{i+1} a (2.7.1) obtenim la correcció d'Adams Moulton:

$$u^{i+1} = u^i + \frac{\Delta t}{24}(f^{i-2} - 5f^{i-1} + 19f^i + 9\tilde{f}^{i+1}). \tag{2.7.3}$$

Per tant, si coneixem (u^{-N+k}, u^k) per a $k = 0, 1, 2$ i 3, (2.7.2) i (2.7.3) ens genera una col·lecció de funcions, (u^{i-N}, u^i), definides a Ω. Així doncs, com passa amb qualsevol mètode multipàs ara hem d'inicialitzar el mètode a partir de la condició inicial i un mètode numèric d'un pas (considerant l'equació (2.1.4)). Per a aquesta tasca nosaltres considerarem la discretització en diferències de primer ordre.

Recordem que tenim associada a la nostra equació una condició inicial donada per $u(\theta) = \phi(\theta)$ per a $\theta \in [-r, 0]$. Per tant definim

$$u^{i-N} = \phi(-r + \frac{i}{N}) \quad \text{per a } i = 0, \cdots, N. \tag{2.7.4}$$

Per a $i = 0, 1$ i 2, considerem

$$u^{i+1} = u^i + \Delta t f^i. \tag{2.7.5}$$

Així doncs, hem transformat el nostre problema de valor inicial (2.1.4) en un problema semidiscret donat per (2.7.4), (2.7.5), (2.7.2) i (2.7.3). Ens referirem a aquest problema semidiscret per PSD.

A continuació donem un resultat que ens diu quin és l'error local que s'obté d'aproximar la solució del problema de valor inicial (2.1.4) per la solució obtinguda del PSD.

Teorema 2.7.1. *Sigui $u(t)$ la solució del problema de valor inicial (2.1.4) i u^i, p^i les iteracions obtingudes del PSD, (2.7.2)-(2.7.5). Aleshores se satisfan les següents afirmacions:*
(i) $u(-r+\frac{i}{N}) - u^{i-N} = 0$ per a $i = 0, \cdots, N$.
(ii) Si $u(t)$ és una vegada contínuament diferenciable respecte t a $[0, \frac{3}{N}r]$ llavors

$$u(t_i) - u^i = O(\Delta t) \quad \textit{per a } i = 1, 2, 3. \tag{2.7.6}$$

(iii) Si $u(t)$ és cinc vegades contínuament diferenciable a $[0, rT]$ llavors

$$u(t_i) - p^i = O(\Delta t^5), \quad u(t_i) - u^i = O(\Delta t^5), \tag{2.7.7}$$

per a $i \geq 4$.

Demostració. La prova de la primera afirmació és evident, i la de les dues restants la podem trobar en qualsevol llibre que parli de mètodes numèrics per a la resolució de problemes de valor inicial (veure per exemple el Capítol 9 de [65]). □

Discretització respecte de les variables evolutives.

Cal notar que les integrals que s'obtenen per a calcular f^i poden ser extremadament complicades i en conseqüència per a obtenir un mètode numèric que es pugui dur a la pràctica, haurem de discretitzar respecte de les altres variables, $x \in \Omega$. Primer de tot, definim

$$A(t) = \int_\Omega a(x)u(t,x)dx.$$

Per tal de simplificar una mica la situació i la notació suposarem que $\Omega = [0,1]$ (per al cas $\Omega = [0,1]^n$ es faria de forma totalment anàloga). Sigui doncs, M un nombre sencer, $M > 0$, i $\Delta x = \frac{1}{M}$. Definim $x_j = \frac{j}{M}$ per a tot $j = 0, \cdots, M$.

Aproximarem totes les integrals que tenim mitjançant la regla del trapezi composta, és a dir, si $f : [0,1] \longrightarrow \mathbb{R}$, llavors

$$\int_0^1 f(t)dt = \frac{\Delta x}{2}(f(0) + f(1)) + \Delta x \sum_{j=1}^{M-1} f(x_j) + O(\Delta x^2).$$

Definim les aproximacions de $u(t_i, x_j)$, $A(t_i)$, $f^i(x_j)$, $\tilde{f}^i(x_j)$ i $p^i(x_j)$ per u_j^i, A^i, f_j^i, $\tilde{f}_j^i$ i p_j^i, per a tot $i = 0, \cdots, TN$ i $j = 0, \cdots, M$, respectivament. Amb aquesta notació, tenim que

$$A^i = \frac{\Delta x}{2}(a(0)u_0^i + a(1)u_M^i) + \Delta x \sum_{j=1}^{M-1} a(x_j)u_j^i. \tag{2.7.8}$$

Per altra banda, com

$$\begin{aligned} f^i(x) &= (Bu^{i-N})(x) - (m(x) + \int_0^1 a(x)u^i(x)dx)u^i(x) \\ &= (1-\epsilon)\alpha\beta(x)u^{i-N}(x) + \epsilon\int_0^1 k(x,y)u^{i-N}(y)dy \\ &-(m(x) + \int_0^1 a(x)u^i(x)dx)u^i(x), \end{aligned}$$

on recordem que $k(x, y) = \alpha\beta(y)p(x, y)$. Definim

$$\begin{aligned} f_j^i &= (1-\epsilon)\alpha\beta(x_j)u_j^{i-N} + \epsilon\tilde{K}u_j^{i-N} - (m(x_j) + A^i)u_j^i \quad \text{i} \\ \tilde{K}u_j^{i-N} &= \frac{\Delta x}{2}[k(x_j,0)u_0^{i-N} + k(x_j,1)u_M^{i-N}] + \Delta x \sum_{l=1}^{M-1} k(x_j,x_l)u_l^{i-N} \end{aligned} \tag{2.7.9}$$

Així doncs, la inicialització del mètode completament discret vindrà donada per

$$u_j^{i-N} = \phi(-r + \frac{i}{N}, \frac{j}{M}), \tag{2.7.10}$$

per a $i = 0, \cdots, N$ $j = 0, \cdots, M$, i

$$u_j^{i+1} = u_j^i + \Delta t f_j^i, \tag{2.7.11}$$

per a $i = 0, 1$ i 2 i $j = 0, \cdots, M$.

El mètode general, és a dir, per a $i \geq 3$, ve donat per

$$\begin{aligned} p_j^{i+1} &= u_j^i + \frac{\Delta t}{24}(-9f_j^{i-3} + 37f_j^{i-2} - 59f_j^{i-1} + 55f_j^i), \\ \tilde{A}_j^{i+1} &= \frac{\Delta x}{2}(a(0)p_0^{i+1} + a(1)p_M^{i+1}) + \Delta x \sum_{l=1}^{M-1} a(x_j)p_j^{i+1}, \\ \tilde{f}_j^{i+1} &= f_j^{i+1} + (m(x_j) + A^{i+1})u_j^{i+1} - (m(x_j) + \tilde{A}^{i+1})p_j^{i+1}, \\ u_j^{i+1} &= u^i + \frac{\Delta t}{24}(f_j^{i-2} - 5f_j^{i-1} + 19f_j^i + 9\tilde{f}_j^{i+1}). \end{aligned} \tag{2.7.12}$$

2.8 Simulacions numèriques.

La SIDA ha sigut una de les epidèmies més devastadores del segle XX, i encara, avui dia, no s'ha trobat cap vacuna per erradicar completament aquesta pandèmia. La SIDA és causada per un virus de la família dels retrovirus (caracteritzats per tenir ARN en comptes d'ADN) inicialment batejat com HTLV-III i més tard amb el nom que es coneix avui dia, VIH (virus de la immunodeficiència humana). Aquest agent es pot transmetre per diferents mecanismes: sexualment, per via sanguínia, o bé per transmissió vertical (és a dir, d'una mare infectada al nou nat).

Una vegada introduït el virus al cos, aquest pot infectar diferentes cèl·lules (limfòcits, macròfags,...). Les més perjudicades són les cèl·lules $CD4^+$ T (o limfòcits). Ja una vegada introduït el virus dins la cèl·lula, aquest codifica la cadena d'ARN en una cadena doble d'ADN (gràcies a un altre enzim anomenat transcriptasa inversa o reversa) i l'inserta al nucli de la cèl·lula. Des d'aquest moment es pot reproduir i una vegada ho ha fet, surten de la cèl·lula infectada tal quantitat de virus que aquesta mor. El VIH també infecta cèl·lules que trobem al sistema limfàtic extern (com els macròfags). El sistema de reproducció és el mateix, tot i que al ser aquests hostes més grans, no moren.

Recordem una condició important que s'ha de satisfer per poder aplicar el model que hem introduït en aquest capítol. Aquesta és que només podem tenir un únic tipus d'individus, o si n'hi ha més, aquests no han d'interaccionar amb els altres. Pel que acabem de comentar no podríem estudiar la proporció de virus que es reprodueix als limfòcits $CD4^+$ T ja que el virus interacciona fortament amb aquesta altra població (degut a que una vegada s'han reproduït, acaben amb la vida del hoste). En canvi, la proporció de virus que es reprodueix al sistema limfàtic extern, podríem pensar que no interacciona amb cap altre tipus d'individus pensant que el nombre de cèl·lules on el virus es reprodueix en manté constant (això és natural ja que el virus les infecta però no les mata). A [48], [49] i [50], es comenta que un 98% del virus es reprodueix al sistema limfàtic extern.

Actualment existeix un gran nombre de drogues antiretrovirals per tal de combatre aquest virus. L'any 1987 es va començar a utilitzar el primer fàrmac, l'AZT. L'ús d'aquest tingué un principi esperançador ja que la quantitat de virus disminuïa ràpidament en els pacients tractats. Però aviat va aparèixer el principal inconvenient per a trobar la vacuna contra aquest virus: la gran capacitat de variabilitat d'aquest. Una vegada iniciat el tractament s'observà que apareixien ràpidament soques del virus resistents al tractament, i en conseqüència el tractament deixava de ser efectiu per aquesta nova soca del virus. Com hem dit, avui dia hi ha una gran quantitat de fàrmacs i el que es fa per aconseguir que aquestes soques resistents triguin més a aparèixer és tractar un individu amb diferents fàrmacs alhora. A [74], per exemple, s'estudien diferents pacients tractats amb diferents fàrmacs i s'observa que entre les 24 i 48 setmanes de tractament han aparegut mutacions resistents a l'AZT en un 36% dels pacients.

Es coneixen tres mecanismes diferents per tal d'atacar aquest virus: inhibidors de la transcriptasa inversa, com per exemple, zidovudina (AZT), didanosina (ddI), stavudina (d4T), zalcituvina (ddC), lamivudina (3TC) o nevirapina; inhibidors de la proteasa, com per exemple, ritonavir, indinavir, saquinavir o nelfinavir; i per últim immunomoduladors, com per exemple, la isoprinosina.

Els primers no permeten que el virus tradueixi la cadena d'ARN en ADN; els segons s'encarreguen de no deixar sortir al virus de la cèl·lula hoste; i els tercers estimulen al sistema de defensa perquè es creïn més limfòcits.

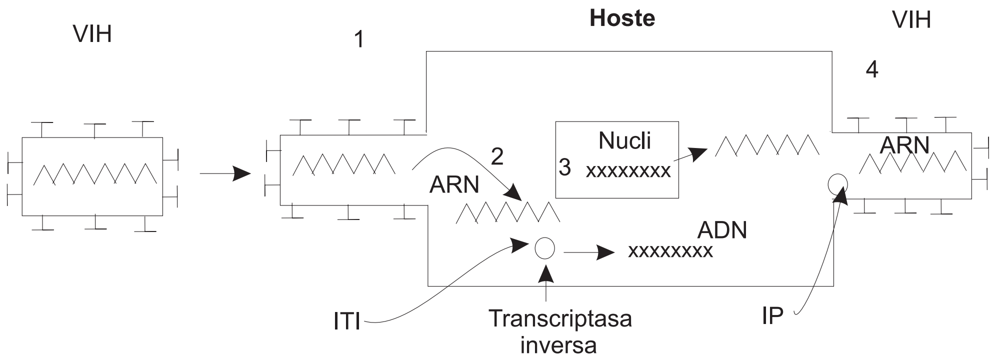


Figura 2.8.1: Procés de replicació del VIH i intervenció de drogues antiretrovirals. Pas 1, el VIH entra a la cèl·lula hoste; Pas 2, el VIH utilitza l'enzim anomenat transcriptasa inversa per a traduir l'ARN en ADN (els inhibidors de la transcriptasa inversa, ITI, actuen en aquest pas); Pas 3, el VIH inserta l'ADN al nucli de la cèl·lula. L'ADN del VIH ordena a la cèl·lula que faci moltes còpies del virus original; Pas 4, els nous virus són ensamblats (els inhibidors de la proteasa, IP, treballen en aquest moment) i deixen la cèl·lula, infectant aquests a noves cèl·lules. Així completa el virus el cicle de replicació.

Aquest és un exemple on és palpable la teoria de l'evolució. Si no existeix cap tipus de perill (droga antiretroviral) per al virus, els més aptes són uns individus amb un determinat codi genètic. Però quan s'aplica una determinada droga les mutacions són visibles ràpidament ja que el virus original deixa de ser el més apte i passa a existir un tipus de virus més apte, que òbviament és el virus resistent al fàrmac en qüestió. Per tant, una vegada més la selecció natural s'encarrega de seleccionar els més aptes per a la vida.

La primera cosa que hem de fer per tal de poder aplicar el nostre model a aquesta situació és escollir una (o vàries) variables evolutives per a aquests individus, els virus que causen la SIDA. No es pot discutir que una variable evolutiva molt rellevant per a aquesta població (fins i tot jo m'atreviria a dir la més important, en cas que s'apliqui un tractament) és la resistència a les diferents drogues antiretrovirals. Per tant sembla lògic prendre $\Omega = [0, 1]$ i definir $x \in \Omega$ com la probabilitat que un determinat tractament no sigui efectiu, és a dir, un individu (virus) que tingui característica $x = 1$ voldrà dir que si hom aplica un tractament aquest no serà gens efectiu. En canvi els individus de característica $x = 0$ són sempre susceptibles al tractament.

L'equació (2.1.4) per a aquest cas en concret queda de la forma

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t}(t, x) = Bu(t - x)(x) - (m(x) + a \displaystyle\int_0^1 u(t, x)dx)u(t, x), \\ \\ u_0 = \phi \in C, \end{cases} \tag{2.8.1}$$

on

$$Bu(t - r)(x) = (1 - \epsilon)\alpha\beta(x)u(t - r, x) + \epsilon \int_0^1 \alpha\beta(y)p(x, y)u(t - r, y)dy.$$

Arribats en aquest punt hem de fer una observació important. Hom podria pensar que l'"edat de maduració" del virus és suficientment petita i suposar que és zero. Però encara que el virus es pugui reproduir en el mateix moment que neix ha de trobar un hoste on reproduir-se. A [71] donen un model on tenen en compte aquest retard i donen exemples amb $r = 0, 0.5, 1$ i 1.5 dies.

Comencem a donar els diferents paràmetres que apareixen al model. Perelson, Kirschner i de Boer [73] donen un model matemàtic per a estudiar el creixement de limfòcits i virus, i ens diuen que la taxa de mortalitat per als virus és 2.4 dia^{-1}. Nelson, Murray i Perelson [71] ens diuen que la taxa de mortalitat és 3 dia^{-1}. Al nostre cas la taxa de mortalitat del virus depèn de la variable evolutiva, però suposarem basats en aquestes dades i notant que l'efectivitat del tractament no fa que morin més virus sinó que no es reprodueixin que $m(x) = m = 2.73$ dia^{-1}. Amb aquestes dades, la probabilitat que un individu sobrevisqui les r primeres unitats de temps vindrà donada per $\alpha = e^{-mr}$.

Pellegrin et al. [74] ens comenten que apareixen mutacions en un 36% dels pacients entre les setmanes 24 i 48, en conseqüència prendrem $\epsilon = 2 \times 10^{-3} (\sim 0.36/(24 \cdot 7))$. Per a altres espècies, un valor representatiu per a la taxa de mutacions seria de 10^{-6} quan intervenen pocs gens (veure [70]), però el virus evoluciona molt més ràpidament. Malgrat que ϵ és un nombre petit la variabilitat del VIH és molt gran degut a que el canvi en un, dos o tres gens canvia totalment la característica del virus.

Pel que fa a la funció de probabilitat, p, sembla natural agafar-la de la forma $p(x, y) = \varphi(x - y)$ on φ és de la forma detallada a la Figura 2.8.2.

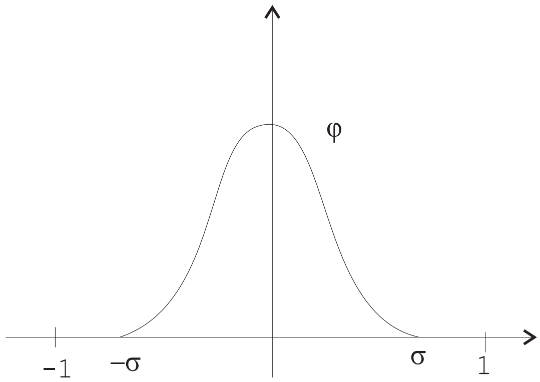


Figura 2.8.2: Gràfic de φ, on $p(x, y) = \varphi(x - y)$.

Prendrem $\tau = 0.25$. Pel que fa a la constant que ens dóna la competència intraespecífica la considerarem força petita, ja que el nombre de recursos (els hostes) és molt elevat. Considerarem en les nostres simulacions $a = 10^{-6}$.

De moment encara no hem parlat de la taxa de fertilitat. Aquesta dependrà de si s'aplica tractament o no. En absència de tractament suposarem que $\beta(x)$ té un màxim en $x = 0$, ja que en aquest cas predominen els virus amb característica $x = 0$ (en el seu context fan la mateixa hipòtesis a [79]). A les nostres simulacions considerarem

$$\beta(x) = a_1 e^{a_2 x}, \quad a_1 = 90 \text{ i } a_2 = -20. \tag{2.8.2}$$

En canvi si suposem que s'aplica un determinat tractament, la taxa de fertilitat deixarà de tenir el màxim en $x = 0$. Recordem que els inhibidors de la transcriptasa inversa no deixaven reproduir-se al virus. En canvi, els inhibidors de la proteasa deixaven reproduir-se al virus però no el deixaven recobrir-se de la càpsula vírica per a sortir de la cèl·la. Per tant, podem suposar als nostres efectes que els virions atacats amb IP tampoc es poden reproduir (i realment no ho poden fer en el sentit de produir nous individus que puguin infectar altres cèl·lules). Així doncs, substituirem la taxa de fertilitat per una nova funció $\tilde{\beta}(t,x)$, on

$$\tilde{\beta}(t,x) = \begin{cases} \beta(x) & \text{si} \quad \text{no s'aplica cap tractament a l'instant } t, \\ \\ x\beta(x) & \text{si} \quad \text{s'aplica tractament a l'instant } t, \end{cases} \tag{2.8.3}$$

on β és la funció donada per (2.8.2) i x és la probabilitat que el tractament no sigui efectiu per a un individu de característica x (ho hem agafat així per definició).

Notem que quan s'aplica el tractament, el màxim de $\tilde{\beta}(t,x) - m$ és $x = -1/a_2$, i en conseqüència els individus més aptes seran els que tinguin característiques properes o iguals a aquest valor.

Com a condició inicial prendrem

$$u(\theta,x) = \begin{cases} 500(1-10x)^2 & \text{si} \quad x \in [0, \frac{1}{10}], \theta \in [0,1], \\ \\ 0 & \text{si} \quad x \in (\frac{1}{10}, 1], \theta \in [0,1]. \end{cases} \tag{2.8.4}$$

Notem que prenem que inicialment hi ha 17 còpies del virus i per tant estem suposant que la persona en qüestió acaba de ser infectada. Prenem aquesta condició inicial perquè estem interessats en veure com evoluciona la malaltia en aquest malalt quan s'aplica i quan no s'aplica un tractament. El nostre interès es centra en observar com evoluciona el virus en presència de tractament.

Per una altra banda, hem considerat que el virus inicialment té característiques properes a zero. Això es degut a que en absència de tractament el virus amb *fitness* més elevada és el virus de característica $x = 0$, i molts dels malalts de SIDA tot i tenir al seu abast tractaments contra aquest virus no els reben. Per tant, és probable que els agents causants de la infecció pertanyin a soques no seleccionades amb respecte a la resistència del tractament.

A les Figures 2.8.3 i 2.8.4 es mostren la població total de virus durant els primers 75 dies de vida i la densitat de població passats aquests dies.

Cal notar que els individus es concentren més a la vora de $x = 0$ degut a que la selecció natural selecciona els més aptes, i en absència de tractament són aquests.

Si considerem que s'aplica el tractament des de l'inici de la simulació inicialment la població de virus decreix fins a fer-se gairebé zero, però passat un temps aquesta torna a créixer, veure Figures 2.8.5 i 2.8.6.

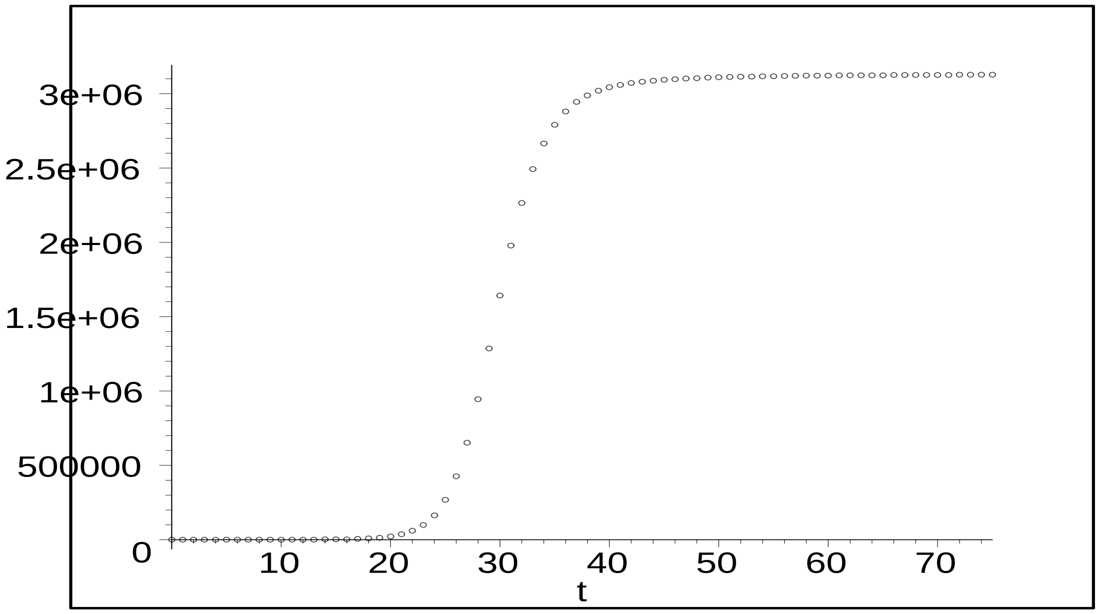


Figura 2.8.3: Exemple 1. Població total de virus en absència de tractament.

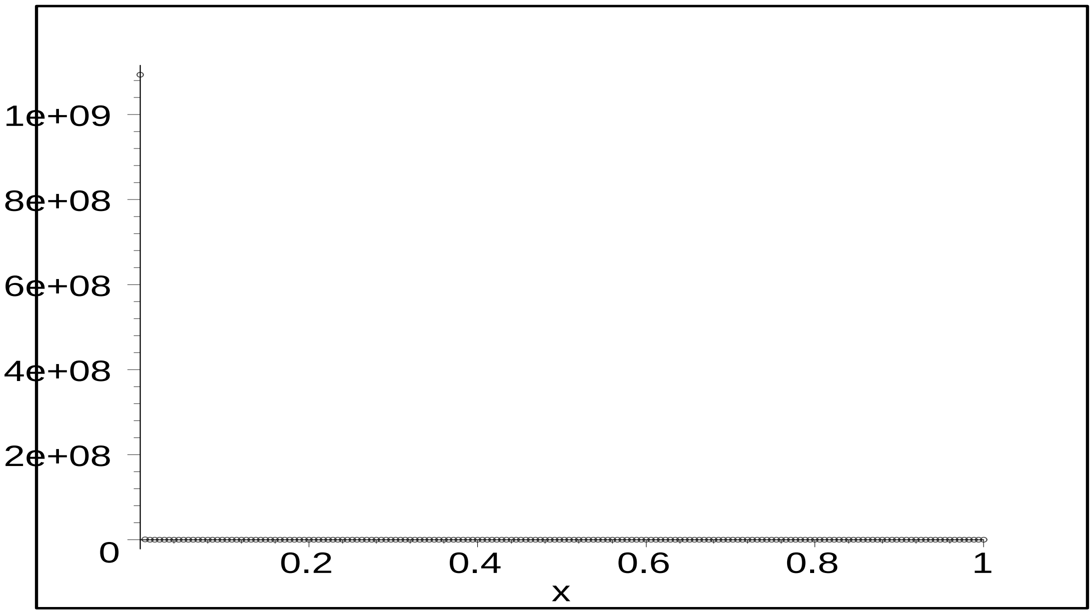


Figura 2.8.4: Exemple 1. Densitat de la població de virus passats 75 dies en absència de tractament, és a dir, $u(75, x)$.

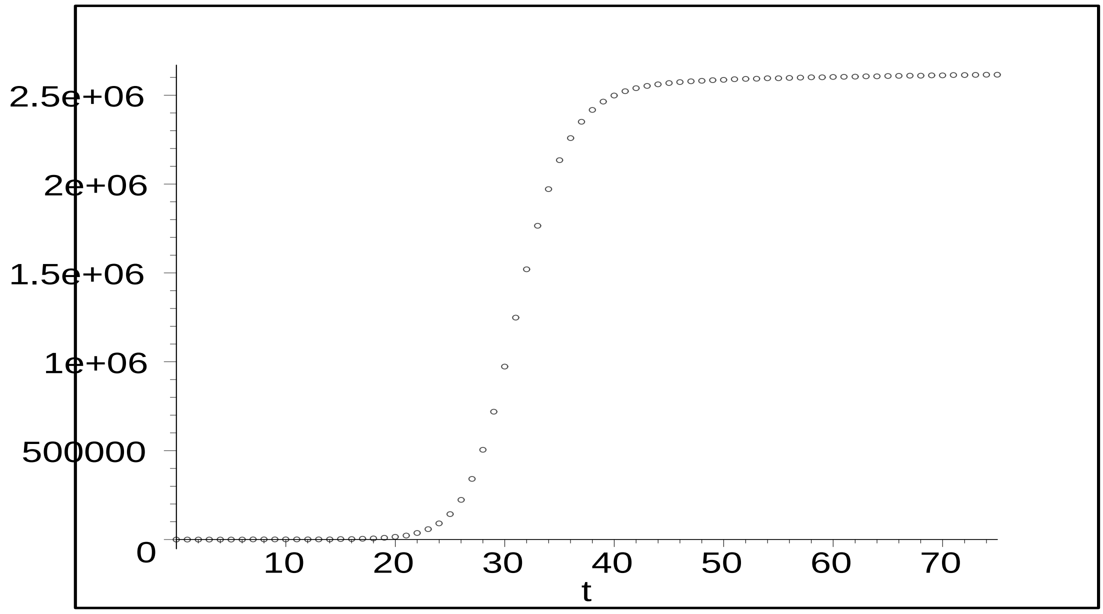


Figura 2.8.5: Exemple 2. Població total de virus quan s'aplica un tractament durant els primers 75 dies.

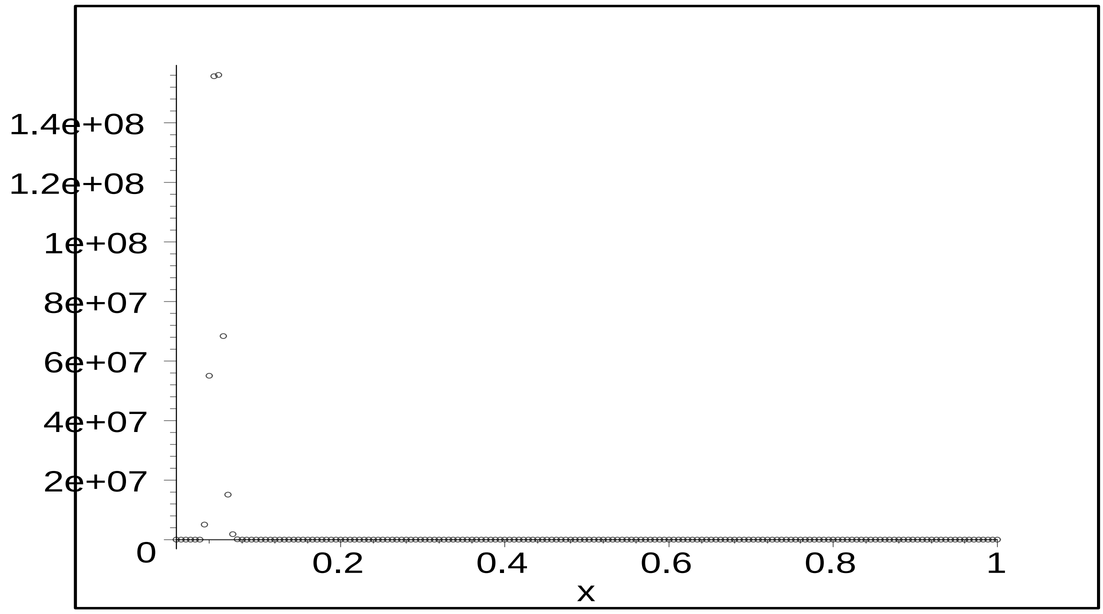


Figura 2.8.6: Exemple 2. Densitat de la població de virus quan s'aplica un tractament durant els primers 75 dies.

2.9 Conclusions.

En aquest capítol hem introduït una equació modelant l'evolució d'una població formada per una única espècie, suposant que els individus d'aquesta estaven caracteritzats per una col·lecció de característiques fenotípiques objecte de mutació hereditària. Segons eren els valors d'aquestes característiques els individus eren més o menys aptes per a la vida. És a dir, hem considerat un model que té en compte la mutació i la selecció natural; els dos principis de la teoria de l'evolució darwinista.

Com en qualsevol altre model matemàtic hem hagut de provar que estava ben posat, és a dir, que existia una única solució global i positiva. Més tard hem passat a calcular les solucions estacionàries i la seva estabilitat local. Aquestes solucions són molt importants ja que són candidates al comportament asimptòtic. Això hem provat quan suposàvem que el temps mig que trigava un individu de la població en reproduir-se era negligible. En aquest cas ($r = 0$) hem vist que o bé la població acabava extingint-se o bé tendia a l'únic equilibri no trivial existent. En el cas amb retard ($r > 0$) hem provat l'existència d'un atractor global a $\mathcal{C}([-r, 0], L^1(\Omega))$ quan la taxa de mutacions, ϵ, és estrictament positiva, i l'existència d'un atractor global a $C = \mathcal{C}([-r, 0], \mathcal{C}(\Omega))$ quan ϵ satisfà $\sup_{x \in \Omega}\{(1-\epsilon)\alpha\beta(x) - m(x)\} < 0$. Més tard hem donat un esquema numèric i hem fet unes simulacions numèriques que ens fan pensar que l'atractor global del qual tenim l'existència és l'equilibri no trivial (en cas d'existir).

Pel que fa a l'equilibri no trivial, hem vist que quan la taxa de mutacions (ϵ) o bé quan la grandària de les mutacions (σ) tendeix cap a zero llavors la densitat d'equilibri tendeix a concentrar-se al voltant del conjunt de característiques $\hat{x} \in \Omega$ que fan màxima la funció $\alpha\beta(x) - m(x)$. El mateix hem obtingut al calcular les estratègies evolutivament estables, i.e., $\hat{x}$ és una estratègia evolutivament estable global si i només si $\hat{x}$ és un màxim global de $\alpha\beta(x) - m(x)$. Aquest fet explicaria la localització i les branques de l'arbre evolutiu.

Capítol 3

Competència entre poblacions.

El següent pas en el nostre propòsit de fer models matemàtics que estudiïn la teoria de l'evolució serà considerar una població formada per poblacions amb característiques diferents. Si són poblacions que no interaccionen les unes amb les altres obtindríem un sistema d'equacions integro-diferencials amb retard en el temps com les estudiades al capítol anterior, i com aquest sistema estaria desacoblat, per no interaccionar unes amb les altres, el problema s'estudiaria de forma anàloga al model donat anteriorment per a cada una de les poblacions, (2.1.4). Per tant, la situació més senzilla que segueix al nostre propòsit de modelar aspectes de l'evolució, seria considerar dues poblacions diferents de manera que aquestes interaccionin entre elles.

Bàsicament existeixen tres tipus d'interacció.

(i) *Presa-depredador*: quan una de les poblacions constitueix el recurs alimentari de l'altra.

(ii) *Competició*: quan les dues poblacions han de competir pels recursos i per tant el creixement d'una va en contra del creixement de l'altra.

(iii) *Mutualisme* o *simbiosis* (cooperació): quan el creixement d'una població afavoreix el creixement de l'altra, i a l'inversa.

En aquest capítol ens centrarem en el tipus d'interacció (ii), és a dir, quan entre els dos tipus d'individus hi ha una competència pels recursos.

Al capítol anterior hem considerat una població formada per un "únic" tipus d'individus, tot i que aquests no eren del tot iguals ja que suposàvem que estaven caracteritzats per un conjunt de variables evolutives que patien constantment petits canvis o mutacions. Això sí, suposàvem que el temps que trigaven des de el moment que naixien fins que es podien reproduir era el mateix (denotat per r). Matemàticament aquesta població està caracteritzada per la seva densitat de població, denotada per $u(x, t)$, on $x \in \Omega$ eren les variables evolutives rellevants per a la seva supervivència. En aquell capítol suposàvem que uns individus eren més aptes que altres en el sentit que deixaven més descendència que altres o bé tenien menys probabilitats de morir. També suposàvem que uns individus podien ser més aptes que altres alhora de trobar recursos ("aliment") ja que consideràvem el terme corresponent a la competència intraespecífica de la forma

$$-\left(\int_\Omega a(x)u(t,x)dx\right)u(t,x).$$

D'aquesta manera suposàvem que els individus de característiques per a les quals $a(x)$ és més gran disposaven de menys recursos per càpita que aquells per als què $a(x)$ és més petita. Així doncs, al Capítol 2 hem suposat que la quantitat de recursos no tenia perquè ser igual per a tots els individus.

Un concepte interessant en teoria de l'evolució és l'aparició de noves habilitats o el que en el llenguatge introduït fins el moment, diríem aparició de noves característiques. Aquest concepte també fou introduït al capítol anterior mitjançant el que anomenàvem variables parcialment significatives, és a dir, variables evolutives que van canviant de valor de generació en generació però fins que aquest no arriba a un determinat llindar no són rellevants per als individus. Per tant, a partir d'un determinat valor llindar podríem dir que els individus han adquirit una nova habilitat. L'aparició d'aquesta nova habilitat o característica rellevant per a la supervivència dels individus de la població podria ser estudiada amb el model introduït al capítol anterior, però en comptes d'estudiar aquest fet amb un model tan general, construirem un model més precís per a estudiar aquesta situació.

Si es vol estudiar l'aparició d'una nova característica rellevant per a la població, sembla més adequat diferenciar a la població en qüestió dos tipus d'individus (una vegada ha aparegut aquesta nova característica): els que disposen de la nova habilitat i els que no. Així doncs, en el model que introduirem a continuació considerarem una nova població amb densitat de població $v(t,x,y)$ on $(x,y) \in \Omega_2$, x denota les característiques inicials i y fa referència a la nova (o noves) característica o habilitat, i $u(x,t)$ farà referència a la densitat de població dels individus que hi havia inicialment a la població.

L'aparició d'una nova característica pot venir donada per diferents motius. Per exemple, l'existència d'una gran quantitat de nínxols ecològics disponibles. En aquest cas els individus "aprenen" a explotar els recursos lliures. Per aquest motiu, per exemple, hi ha indrets on es poden trobar més variacions d'una mateixa espècie, ja que aquests poden haver après a explotar recursos que en altres llocs són explotats per altres espècies. Un altre exemple seria una determinada població d'individus que es troba en perill per qualsevol motiu, i això fa rellevant una característica que no havia tingut importància i que evolucionarà per defensar-se, ja sigui total o parcialment, d'aquest perill. És aquest el cas del virus que causa la SIDA quan s'aplica un tractament. En aquest cas comencen a aparèixer soques de virus resistents al tractament. I segur que si continuem pensant s'ens acudirien més situacions que fan que la selecció natural actuï creant o fent important una nova característica.

En aquestes hipòtesis la nova població, la població mutant, gaudeix d'una (o vàries) característica més i per tant podríem pensar que aquesta població tindrà avantatges respecte la població d'individus que hi havia inicialment, ja sigui per exemple per poder aprofitar dos recursos en comptes d'un, o bé per fer-se immune a un determinat perill. Com ara tenim dues poblacions diferents convivint juntes, a més de tenir competència interna entre els individus d'una mateixa població, tindrem competència entre les diferents poblacions.

Per tal de fer més entenedora aquesta situació donarem un exemple hipotètic el qual també s'adapta a aquesta situació. Suposem que tenim una població d'individus que només poden pair un tipus d'aliment, A, tot i que al seu entorn hi ha una gran varietat de recursos no explotats, però que el seu organisme no accepta (encara que n'hi ha de molt similars). Aquesta població pateix constantment canvis. Suposem que en un moment donat, degut a una mutació hereditària, apareix un individu que pot pair un altre tipus d'aliment, B. Llavors la població s'haurà dividit en dues subpoblacions; una que només pot pair l'aliment A i una nova que pot pair qualsevol dels dos tipus d'aliments, de l'A i del B. Seria aquest el cas d'una població de crancs que no poden explotar un tipus de nous perquè no poden partir-les. Imaginem que en un moment donat apareix una proporció de la població que té les pinces més grans i que aquests individus poden explotar aquest nou recurs.

Per cert que no cal que sigui una la "mutant" de l'altra. El que interessa és que tinguin característiques en comú i d'altras que no.

3.1 Model.

Recordem una vegada més que aquest treball fou motivat inicialment per a millorar els models donats a [17]. Allà es centra l'atenció en una població en la qual els individus aprenen a explotar un nou recurs i on aquests nous individus poden utilitzar aquest nou recurs o bé l'antic depenent de la quantitat que hi hagi d'aquests.

Així doncs, suposem que una part de la població tot i disposar de la nova característica no la utilitza, és a dir, es comporta com un individu de la població inicial. A l'exemple introduït al final de la introducció d'aquest capítol, aquesta proporció seria la dels individus que tot i poder menjar de l'aliment B menja de l'A. Per tal de referir-nos a una i a altra població a la resta del capítol direm que la població que hi havia inicialment és la *població ancestral* i els individus que disposen d'aquesta nova característica formen el que anomenem *població mutant*.

Calsina i Perelló [17] proposen un model per a aquesta situació. Siguin $u(t,x)$ i $v(t,x,y)$ les densitats de població d'individus ancestrals i mutants, on $x, y \in [0,1]$ fa referència a la característica antiga i nova, respectivament. A [17] es proposa la següent equació,

$$\left\{\begin{array}{l} \dfrac{\partial u}{\partial t} = \left(x - \displaystyle\int_0^1 u(t,x)dx - c\int_0^1\int_0^1 v(t,x,y)dxdy\right) u + d_1 \dfrac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \\ \dfrac{\partial v}{\partial t} = \left(x - \displaystyle\int_0^1 u(t,x)dx - c\int_0^1\int_0^1 v(t,x,y)dxdy\right) cv \\ \qquad + \left(y - (1-c)\displaystyle\int_0^1\int_0^1 v(t,x,y)dxdy\right)(1-c)v \\ \qquad + d_1\dfrac{\partial^2 v}{\partial x^2} + d_2 \dfrac{\partial^2 v}{\partial y^2}, \end{array}\right. \tag{3.1.1}$$

on $c \in [0,1]$ és la proporció d'individus que tot i poder disposar del nou recurs no ho fa.

Comencem explicant la primera equació. En aquesta equació el terme

$$xu + d_1 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}$$

fa referència als naixements de la població ancestral. El primer dels termes és el corresponent a la reproducció fidel i dóna preferència a característiques grans. El terme de difusió, $d_1 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}$, fa referència al naixements d'individus mutats. Per una altra banda, suposen que les competències interna i externa són proporcionals a la densitat de la població ancestral i a la població total que es dedica al recurs explotat inicialment, és a dir, es considera que el terme corresponent a la mortalitat pren la següent forma:

$$(\int u + c\int v)u.$$

A la segona equació hem de diferenciar els individus que exploten el primer recurs, dels que exploten el nou recurs. Seguint el mateix esperit que a la primera equació, i com c és la proporció d'individus que es dedica al recurs que hi havia inicialment, tindrem que el terme corresponent als naixements ha de ser,

$$xcv + d_1 \frac{\partial^2 cv}{\partial x^2} + y(1-c)v + d_1 \frac{\partial^2 (1-c)v}{\partial y^2},$$

on els primers dos termes fan referència a la reproducció dels individus que exploten el primer recurs i els darrers dos termes als naixements dels individus que exploten el nou recurs. D'altra banda, es considera la mortalitat deguda a la competència, i tal i com es suposava a la primera equació, es suposa que aquesta és proporcional a la densitat de població i a la població total, és a dir, la mortalitat per als individus que exploten el recurs inicial vindrà donada per

$$-\left(\int_0^1 u(t,x)dx + c\int_0^1\int_0^1 v(t,x,y)dxdy\right) cv,$$

i la corresponent als individus que exploten el nou recurs serà

$$-\left((1-c)\int_0^1\int_0^1 v(t,x,y)dxdy\right)(1-c)v.$$

El model (3.1.1) continua tenint els quatre inconvenients que tenia el model (2.1.1) detallats a la secció 2.1. Tot i que encara podem destacar un inconvenient més. Si suposem que els recursos són limitats no és gaire adequat suposar que la proporció d'individus que es dediquen a un recurs, c, es manté constant. Continuarem parlant d'aquest detall quan introduïm el nostre model.

Notació 3.1.1. Espais. *Siguin $r_i \geq 0$ per a $i = 1,2$. Definim $X_1 = \mathcal{C}(\Omega_1)$, $X_2 = \mathcal{C}(\Omega_2)$, $C_i = \mathcal{C}([-r_i, 0], X_i)$*[1]*, $i = 1,2$ i finalment $C = C_1 \times C_2$. Definim el con positiu de C per $C^+ = \{\phi \in C : \phi \geq 0\}$.*
Operadors. *Considerem $k_i \in \mathcal{C}(\Omega_i \times \Omega_i)$, $i = 1,2$. Definim*

$$K_i : X_i \longrightarrow X_i, \quad \phi \longmapsto \int_{\Omega_i} k_i(\cdot,\xi)\phi(\xi)d\xi, \tag{3.1.2}$$

per a $i = 1,2$.

Denotem per $v(t,x,y)$ i $u(t,x)$ les densitats de la població mutant i ancestral d'individus adults (veure Observació 2.1.2), respectivament, on $x \in \Omega_1$ fa referència a les variables evolutives antigues i la segona component de $(x,y) \in \Omega_2$ fa referència a les noves variables (o habilitats).

Si traduïm el model (3.1.1), tal i com vam fer al Capítol 2 amb el model

[1]Si $r_1 = 0$ o bé $r_2 = 0$ llavors $C_1 = X_1$ o bé $C_2 = X_2$, respectivament.

(2.1.4), obtenim el següent sistema

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t}(t) = B_1 u(t-r_1) - (m_1 + \displaystyle\int_{\Omega_1} a_1(x)u(t,x)dx + c\int_{\Omega_2} a_2(x)v(t,x)dx)u(t), \\ \dfrac{\partial v}{\partial t}(t) = B_2 v(t-r) - m_2 v(t) - (\displaystyle\int_{\Omega_1} a_1(x)u(t,x)dx + c\int_{\Omega_2} a_2(x)v(t,x)dx)cv(t) \\ \qquad -(1-c)^2(\displaystyle\int_{\Omega_2} a_2(x)v(t,x)dx)v(t), \end{cases} \tag{3.1.3}$$

on $B_i : X_i \to X_i$ està definit per

$$B_i\phi = (1-\epsilon_i)\alpha_i\beta_i\phi + \epsilon_i K_i\phi, \quad k_i(x,y) = \alpha_i\beta_i(y)p_i(x,y), \tag{3.1.4}$$

per a $i = 1, 2$.

Pel que fa als operadors que consideren els naixements (B_1 i B_2): r_1 i r_2 denoten les etapes prèvies de maduració dels individus ancestrals i mutants, és a dir, el temps que triguen un tipus i altre d'individu en poder deixar descendència; ϵ_1 i ϵ_2 són les taxes de mutació de la població ancestral i mutant, respectivament; β_1 i β_2 són les taxes de fertilitat de la població ancestral i mutant, respectivament; α_1 (α_2) és la probabilitat que un individu de la població ancestral (mutant) sobrevisqui les r_1 (r_2) primeres unitats de temps; $p_i(x,y)$, $(x,y) \in \Omega_i \times \Omega_i$ $i = 1, 2$ són les densitats de probabilitat per a una i altra població.
Pel que fa als termes corresponents a les mortalitats naturals, tant interna com entre poblacions les següents funcions associades: m_1 i m_2 són les taxes de mortalitat natural de la població ancestral i mutant, respectivament; a_1 i a_2 són funcions que tenen en compte les habilitats dels individus per a aconseguir els recursos, a_1 correspon a la població ancestral i a_2 a la població mutant. Per últim c és la proporció d'individus mutants que es dedica al recurs que hi havia inicialment.

Com ja hem comentat, un dels inconvenients del model (3.1.1) és que la proporció d'individus mutants que es dedica al primer recurs és constant, és a dir, no depèn de les densitats de població dels individus ancestrals ni mutants. Aquesta hipòtesis és poc adequada ja que si hi han molts individus ancestrals dedicant-se al primer recurs i aquest no és il·limitat, la proporció d'individus mutants que es dediqui al segon recurs serà més gran que si la població ancestral és molt petita. Així doncs, si els recursos no són il·limitats no sembla gens clar considerar c constant, sinó una funció que depèn de les densitats de població.

Introduïm la següent notació,

$$A_1(t) = \int_{\Omega_1} a_1(x)u(t,x)dx \quad \text{i} \quad A_2(t) = \int_{\Omega_2} a_2(x)v(t,x)dx. \tag{3.1.5}$$

Pensant una mica i potser una mica influenciat pel meu entusiasme pels models epidemiològics[2], m'ha semblat adequat prendre

$$c(t) = \frac{A_2(t)}{A_1(t) + \beta A_2(t)}, \ \beta \geq 1 \tag{3.1.6}$$

on β ens diu la quantitat del nou recurs en front del primer. En el nostre cas, podem observar que si hi ha molts individus mutants la proporció d'aquests que es dedicarà al recurs antic serà aproximadament de $1/\beta$. Així, segons sigui β és dedicaran més a un recurs o l'altre depenent de la quantitat que n'hi hagi. Més concretament; si $\beta = 2$ tenim que la quantitat del recurs que han après a explotar els individus mutants és igual a la quantitat de recursos que exploten els individus ancestrals; si $\beta < 2$ llavors la quantitat de recursos que exploten els individus ancestrals és més gran que la de l'altre recurs; i per últim, si $\beta > 2$ llavors n'hi ha més del nou recurs.

Així doncs, proposem el següent model matemàtic per a la situació introduïda,

$$\left\{ \begin{array}{ll} \dfrac{\partial u}{\partial t}(t) & = (1-\epsilon_1)\alpha_1\beta_1 u(t-r_1) + \epsilon_1 \displaystyle\int_{\Omega_1} \alpha_1\beta_1(y)p_1(\cdot,y)u(t-r_1,y)dy \\ & -(m_1 + \displaystyle\int_{\Omega_1} a_1(x)u(t,x)dx + c\int_{\Omega_2} a_2(x)v(t,x)dx)u(t), \\ \dfrac{\partial v}{\partial t}(t) & = (1-\epsilon_2)\alpha_2\beta_2 v(t-r_2) + \epsilon_2 \displaystyle\int_{\Omega_2} \alpha_2\beta_2(y)p_2(\cdot,y)v(t-r_2,y)dy \\ & -m_2 v(t) - (\displaystyle\int_{\Omega_1} a_1(x)u(t,x)dx + c\int_{\Omega_2} a_2(x)v(t,x)dx)cv(t) \\ & -(1-c)^2(\displaystyle\int_{\Omega_2} a_2(x)v(t,x)dx)v(t), \end{array} \right. \tag{3.1.7}$$

on $c = c(t)$ ve donada per (3.1.6).

A continuació farem un seguit d'observacions d'aquest model.

[2]A l'estudi d'epidèmies mitjançant models matemàtics s'introdueix un terme semblant a (3.1.6) conegut com a llei de contactes del tipus Michaelis-Menten. Aquesta llei fou primer formulada per Michaelis i Menten per a reaccions catalitzadores d'enzims.

Observació 3.1.1. *1. Primer cal dir que el model (3.1.1) té també les quatre manques que tenia el model (2.1.1) introduïdes a l'inici de la secció 2.1. Al model (3.1.5)-(3.1.7) aquestes manques són corregides. D'altra banda, a (3.1.1) es suposa que la proporció d'individus mutants que exploten el recurs que exploten els individus ancestrals és constant, c. Ja hem comentat que aquesta hipòtesis és poc adequada si es considera que els recursos no són il·limitats. Nosaltres suposem que aquesta proporció, c, és una funció que depèn de A_1 i A_2. Tot i que aquesta nova elecció complicarà força els càlculs en l'estudi del nostre model sembla molt més adequada. Certament es poden considerar altres criteris per a la repartició, com podrien ser preferències degudes a gustos, facilitat, etc.*

2. En aquest model ens preocupem d'estudiar l'aparició d'una nova característica evolutiva que ajuda als individus de la població a explotar un nou recurs. No hem d'oblidar, però, els dos principis de la teoria de l'evolució darwinista. Al model (3.1.5)- (3.1.7) es tenen en compte aquests principis. La selecció natural, al considerar que totes les taxes són funcions que depenen de les variables evolutives introduïdes; i la mutació, al suposar que individus d'una característica poden deixar com a descendència individus d'altres característiques com queda reflexat en els nuclis integrals.

Hipòtesis:

A continuació fem una sèrie de hipòtesis que suposarem certes a la resta del capítol:

(H1) Suposem que $r_i \geq 0$, $\epsilon_i \in [0,1]$, $\alpha_i > 0$, $i = 1, 2$. A més, suposem que a_i, m_i i β_i són funcions contínues i estrictament positives per a $i = 1, 2$.

(H2) Suposem que $p_i : \Omega_i \times \Omega_i \to \mathbb{R}^+$, $i = 1, 2$, és una funció contínua satisfent,

$$\int_{\Omega_i} p_i(x,y)dy = 1, \quad \forall x \in \Omega_i, \quad \left(\text{i} \int_{\Omega_i} p_i(x,y)dx = 1, \quad \forall y \in \Omega_i\right).$$

(H3) Suposem que existeix $\sigma_i > 0$ de manera que $|p_i(x,y)| > 0$ quan $\max\{|x_1 - y_1|, \cdots, |x_n - y_n|\} < \sigma_i$ on $x = (x_1, \cdots, x_n)$, $y = (y_1, \cdots, y_n)$ per a $i = 1, 2$.

A continuació detallem quina serà l'estructura d'aquest capítol. A la secció 3.2 passem a veure que el problema de valor inicial (3.1.5)- (3.1.7) està ben posat matemàticament, és a dir, que tenim existència i unicitat global de solucions i que aquestes són positives per a tot temps positiu. A la secció 3.3 s'estudia l'existència de les solucions estacionàries que com ja vam comentar al capítol anterior són candidates al comportament asimptòtic. Seguidament, a la secció 3.4, passem a estudiar l'estabilitat local d'aquestes solucions. Finalment, a la secció 3.5 estudiem alguns aspectes de la dinàmica global. Més concretament, donem l'estabilitat global pel problema sense retard ($r_1 = r_2 = 0$) i l'existència d'un atractor global sota determinades hipòtesis per al problema general.

Les eines que utilitzarem per tal d'estudiar aquest model seran les mateixes que vam utilitzar per a estudiar el model introduït al capítol anterior.

3.2 Existència i unicitat de solucions. Positivitat.

En aquesta secció estudiarem l'existència i unicitat global de solucions i positivitat d'aquestes distingint dos casos. Primer estudiarem el cas $r_1 r_2 > 0$, és a dir, quan els individus ancestrals i mutants tenen una etapa prèvia de maduració. I després estudiarem el cas $r_1 r_2 = 0$, és a dir, quan el temps de maduració dels individus d'una (o les dues) de les poblacions és tan petit que es pot suposar zero. En aquest segon cas veurem quina forma té la densitat de població per a la qual el temps de maduració és zero.

Abans de donar els teoremes d'existència i unicitat de solucions fem unes definicions que ens ajudaran a millorar la notació. Considerem el nostre problema de valor inicial escrit en la forma

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t}(t) = B_1 u(t-r_1) - m_1 u(t) - f_1(u(t), v(t))u(t), \\[2ex] \dfrac{\partial v}{\partial t}(t) = B_2 v(t-r_2) - m_2 v(t) - f_2(u(t), v(t))v(t), \\[2ex] (u_0, v_0) = (\phi, \psi) \in C, \end{cases} \tag{3.2.1}$$

on B_i, $i = 1, 2$ venen donats per (3.1.4), $c(t)$ ve donada per (3.1.6),

$$\begin{aligned} f_1(u, v) &= A_1(t) + c(t)A_2(t), \\ f_2(u, v) &= [A_1(t) + c(t)A_2(t)]c(t) + (1 - c(t))^2 A_2(t), \end{aligned} \tag{3.2.2}$$

i A_1, A_2 venen donats per (3.1.5).

Destaquem que es tracta d'un problema no lineal i no local; en aquest cas, seguirem el mateix procediment que en el capítol anterior per tal de provar l'existència i unicitat de solucions. Separem el problema amb retard del problema sense retard.

Teorema 3.2.1 (Existència i unicitat ($r_1r_2 > 0$)). *Si* $r_1r_2 > 0$ *i* $(\phi, \psi) \in C^+$ *llavors el problema de valor inicial (3.1.5)-(3.1.7) té una única solució global* $(u(t), v(t))$ *amb condició inicial* (ϕ, ψ)*. A més* $(u_t, v_t) \in C^+$ *per a tot* $t \geq 0$*.*

Demostració. La idea d'aquesta demostració és la mateixa que la del Teorema 2.2.2. Al final de la secció A.2 de l'apèndix A es prova l'existència, unicitat i positivitat d'una solució, $(u(t), v(t))$, de (3.1.5)-(3.1.7) definida en un interval maximal $[0, \sigma_\phi)$. Si veiem que aquesta solució està acotada per dalt tindrem pel Teorema A.2.2 que $\sigma_\phi = +\infty$ provant així el teorema.

Considerem el següent problema lineal

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u^1}{\partial t}(t) = B_1 u^1(t - r_1) - m_1 u^1(t), \\ \\ \dfrac{\partial v^1}{\partial t}(t) = B_2 v^1(t - r_2) - m_2 v^1(t), \\ \\ (u^1_0, v^1_0) = (\phi, \psi). \end{cases} \tag{3.2.3}$$

És ben conegut que la solució de (3.2.3), $(u^1_t, v^1_t) = T(t)(\phi, \psi) \in C$, és un semigrup fortament continu en C (veure Apèndix A) i en conseqüència existeixen constants $M \geq 1$ i $\omega \in \mathbb{R}$ tals que $\|T(t)\| \leq Me^{\omega t}$.
Sigui $(u^1(t), v^1(t)) = (u^1_t(0), v^1_t(0)) \in X_1 \times X_2$ i definim $u^2(t) = u^1(t) - u(t)$ i $v^2(t) = v^1(t) - v(t)$ per a $0 \leq t < \sigma_\phi$. Aquesta funció satisfà la següent equació

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u^2}{\partial t}(t) = B_1 u^2(t - r_1) - m_1 u^2(t) + f_1(u(t), v(t))u(t), \\ \\ \dfrac{\partial v^2}{\partial t}(t) = B_2 v^2(t - r_2) - m_2 v^2(t) + f_2(u(t), v(t))v(t), \\ \\ (u^2_0, v^2_0) = 0. \end{cases}$$

Una vegada més, utilitzant el Teorema A.2.2 i el fet ja conegut que $(u_t, v_t) \in C^+$ obtenim que $(u^2_t, v^2_t) \in C^+$ per a $0 \leq t < \sigma_\phi$. En conseqüència $0 \leq u(t) \leq u^1(t) \leq Me^{\omega t}$ i $0 \leq v(t) \leq v^1(t) \leq Me^{\omega t}$ per a tot $0 \leq t < \sigma_\phi$. $\square$

Passem ara a estudiar el cas $r_1 r_2 = 0$. Considerem ara els següents problemes de valor inicial lineals associat als operadors que acabem de definir,

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t}(t) = B_1 u(t - r_1) - m_1 u(t) \\ \\ \dfrac{\partial v}{\partial t}(t) = B_2 v(t - r_2) - m_2 v(t) \\ \\ (u_0, v_0) = (\phi_1, \phi_2) \in C. \end{cases} \tag{3.2.4}$$

Donem doncs el teorema d'existència i unicitat de solucions quan $r_1 r_2 = 0$. En aquest cas, obtindrem que si $r_1 = 0$ llavors la primera component de la solució del problema de valor inicial (3.1.5)-(3.1.7), $u(t)$, és una funció escalar multiplicada per la primera component de la solució del problema lineal (3.2.4), i igualment, si $r_2 = 0$ llavors la segona component de la solució del problema de valor inicial (3.1.5)-(3.1.7), $v(t)$, és una funció escalar multiplicada per la segona component de la solució del problema lineal (3.2.4).

Teorema 3.2.2 (Existència i unicitat $(r_1 r_2 = 0)$). *Si $r_1 r_2 = 0$ i $(\phi_1, \phi_2) \in C^+$ aleshores existeix una única solució global del problema de valor inicial (3.1.5)- (3.1.7), $(u_1(t), u_2(t))$, amb condició inicial (ϕ_1, ϕ_2) a $t = 0$, i a més aquesta està continguda al con positiu C^+ per a tot $t \geq 0$. A més, si $r_i = 0$ llavors $u_i(t) = \alpha_i(t) T_i(t)(\phi_1, \phi_2)$ on $(T_1(t)(\phi_1, \phi_2), T_2(t)(\phi_1, \phi_2))$ és la solució del problema lineal (3.2.4) amb condició inicial (ϕ_1, ϕ_2) a $t = 0$ i φ_i és l'única solució de la següent equació diferencial ordinària*

$$\varphi_i'(t) = -f_i(u_1(t), u_2(t))\varphi_i(t), \tag{3.2.5}$$

amb condició inicial $\varphi_i(0) = 1$.

Observació 3.2.1. *Cal observar que si $r_1 = 0$ i $r_2 = 0$ llavors la solució del problema de valor inicial (3.1.5)-(3.1.7) ve donada per la solució del problema lineal (3.2.4) i la solució del sistema d'equacions diferencials (3.2.5). En aquest cas particular podrem donar la dinàmica global utilitzant aquesta informació.*

Demostració del Teorema 3.2.2. És clar que el problema lineal (3.2.4) té existència i unicitat global de solucions. A més, les solucions deixen invariant el con positiu. Sigui $T(t) = (T_1(t), T_2(t))$ el semigrup solució d'aquest problema.

Suposem que $r_i = 0$ per a $i = 1$ o 2. Sigui $u_i(t) = \varphi_i(t) T_i(t)(\phi_1, \phi_2)$ on $\varphi_i(t)$ és solució de (3.2.5). Notem que $u_i(t) = \varphi_i(t) T_i(t)\phi_i$ ja que el sistema (3.2.4) està desacoblat. Amb un càlcul senzill podem comprovar que $u_i(t)$ és solució

del problema de valor inicial (3.1.5)-(3.1.7).
A més en cas d'existir, aquesta solució ha de ser única. Efectivament, sigui $u_i(t)$ una de les components d'una solució qualsevol del problema de valor inicial (3.1.5)-(3.1.7) amb condició inicial (ϕ_1, ϕ_2) i sigui $\varphi_i(t)$ la solució de (3.2.5). Considerem

$$w_i(t) = \frac{1}{\varphi_i(t)} u_i(t).$$

Notem que

$$\begin{cases} \dfrac{\partial w_i}{\partial t}(t) = B w_i(t) - m_i w_i, \\ \\ w_i(0) = \phi_i, \end{cases}$$

d'on obtenim que $w_i(t) = T_i(t)\phi_i$ i en conseqüència $u_i(t) = \varphi_i(t) T_i(t) \phi_i$. Així doncs, en cas d'existir la component i-èssima de la solució del problema de valor inicial (3.1.5)-(3.1.7) és única i ve donada per $u_i(t) = \varphi_i(t) T_i(t) \phi_i$.

Provem ara l'existència global de les solucions. Si $r_1 = r_2 = 0$ llavors com el sistema d'equacions (3.2.5) té existència i unicitat global de solucions obtenim automàticament existència i unicitat de solucions pel problema (3.1.5)-(3.1.7). A més aquesta solució és positiva ja que tant $\varphi_i(t)$ com $T_i(t)$ són positius per a $i = 1, 2$.
Suposem ara $r_i = 0$ i $r_j > 0$. En aquest cas podem procedir exactament com ho vam fer a la prova del Teorema 3.2.1. □

3.3 Solucions estacionàries.

En aquesta secció estudiarem l'existència de solucions estacionàries ja que aquestes són moltes vegades les candidates a ser el límit de les solucions d'un problema de valor inicial. Obtindrem els resultats que s'acostumen a obtenir per a dues poblacions que competeixen entre elles. Veurem que segons siguin els paràmetres que defineixen el model, podem tenir des de només l'equilibri trivial fins a tres equilibris no trivials. Dos d'aquests a la frontera del con positiu i l'altre a l'interior d'aquest, és a dir, un equilibri de coexistència entre les dues espècies.

Abans de començar a estudiar el sistema d'equacions integrals que ens donarà les solucions estacionàries introduïm alguna notació. Definim els següents operadors integrals

$$B_{m_i} : X_i \longrightarrow X_i, \quad \phi \longmapsto (1 - \epsilon_i)\alpha_i \beta_i \phi + \epsilon_i K_i \phi - m_i \phi, \tag{3.3.1}$$

per a $i = 1, 2$. En aquesta nova notació, trobar les solucions estacionàries del nostre problema de valor inicial, (3.1.5)- (3.1.7), equival a trobar funcions pròpies dels operadors B_{m_1} i B_{m_2} definits a (3.3.1). Més concretament, $(\hat{u}, \hat{v})$ és una solució estacionària del problema de valor inicial (3.1.5)-(3.1.7) si i només si

$$\begin{cases} B_{m_1}\hat{u} = [\hat{A}_1 + c\hat{A}_2]\hat{u}, \\ \\ B_{m_2}\hat{v} = [(\hat{A}_1 + c\hat{A}_2)c + (1-c)^2\hat{A}_2]\hat{v}, \end{cases} \tag{3.3.2}$$

on

$$\hat{A}_1 = \int_{\Omega_1} a_1(x)\hat{u}(x)dx, \quad \hat{A}_2 = \int_{\Omega_2} a_2(x)\hat{v}(x)dx, \quad c = \frac{\hat{A}_2}{\hat{A}_1 + \beta\hat{A}_2}. \tag{3.3.3}$$

Proposició 3.3.1. *Siguin B_{m_i} els operadors definits per (3.3.1) per a $i = 1, 2$. Si $s(B_{m_i}) > \max_{\Omega_i}\{(1-\epsilon_i)\alpha_i\beta_i - m_i\}$ per a $i = 1, 2$ aleshores B_{m_i} és generador d'un semigrup irreductible i $s(B_{m_i})$ és un valor propi dominant algebraicament simple de B_{m_i} per a $i = 1, 2$. A més, $s(B_{m_i})$ és l'únic valor propi de B_{m_i} que admet una funció pròpia positiva per a $i = 1, 2$.*

Demostració. La prova d'aquest resultat és anàloga a la prova de la Proposició 2.3.6. □

En les hipòtesis de la proposició anterior tenim que B_{m_1} i B_{m_2} tenen una única funció pròpia al con positiu de valor propi $s(B_{m_1})$ i $s(B_{m_2})$, respectivament. Per tant, el nostre problema es redueix a resoldre el següent sistema de dues equacions no lineals en $\hat{A}_1$ i $\hat{A}_2$,

$$\begin{cases} s(B_{m_1})\hat{u} = \left[\hat{A}_1 + \dfrac{\hat{A}_2^{\,2}}{\hat{A}_1 + \beta\hat{A}_2}\right]\hat{u}, \\ \\ s(B_{m_2})\hat{v} = \left[(\hat{A}_1 + \dfrac{\hat{A}_2^{\,2}}{\hat{A}_1 + \beta\hat{A}_2})\dfrac{\hat{A}_2}{\hat{A}_1 + \beta\hat{A}_2} + (1 - \dfrac{\hat{A}_2}{\hat{A}_1 + \beta\hat{A}_2})^2\hat{A}_2\right]\hat{v}. \end{cases} \tag{3.3.4}$$

El següent teorema ens dóna les solucions d'equilibri (al con positiu).

Teorema 3.3.1. *Siguin B_{m_i} els operadors definits per (3.3.1) per a $i = 1, 2$. Suposem que $s(B_{m_i}) > \max_{\Omega_i}\{(1-\epsilon_i)\alpha_i\beta_i - m_i\}$ per a $i = 1, 2$. Es compleixen les següents afirmacions:*

(i) Si $s(B_{m_1})$, $s(B_{m_2}) \leq 0$ aleshores $(\hat{u}_0, \hat{v}_0) = (0, 0)$ és l'única solució estacionària.

(ii) Si $s(B_{m_1}) > 0$ i $s(B_{m_2}) \leq 0$ aleshores existeixen dues solucions estacionàries,

$$(\hat{u}_0, \hat{v}_0) \quad i \quad (\hat{u}_1, \hat{v}_1) = (\frac{s(B_{m_1})}{\int_{\Omega_1} a_1(x)\varphi_1(x)dx}\varphi_1, 0)$$

on φ_1 és l'única funció pròpia de B_{m_1} continguda al con positiu.

(iii) Si $s(B_{m_1}) \leq 0$ i $s(B_{m_2}) > 0$ aleshores existeixen dues solucions estacionàries,

$$(\hat{u}_0, \hat{v}_0) \quad i \quad (\hat{u}_2, \hat{v}_2) = (0, \frac{\hat{A}_2}{\int_{\Omega_2} a_2(x)\varphi_2(x)dx}\varphi_2)$$

on φ_2 és l'única funció pròpia de B_{m_2} continguda al con positiu i $\hat{A}_2 = \dfrac{\beta^2}{1+(1-\beta)^2} s(B_{m_2})$.

(iv) Si $0 < s(B_{m_1}) \leq \dfrac{\beta}{1+(1-\beta)^2} s(B_{m_2})$ llavors existeixen només les tres solucions estacionàries $(\hat{u}_i, \hat{v}_i)$, $i = 0, 1, 2$.

(v)Si $s(B_{m_1}) > \dfrac{\beta}{1+(1-\beta)^2} s(B_{m_2}) > 0$ llavors existeixen quatre solucions estacionàries $(\hat{u}_i, \hat{v}_i)$, $i = 0, 1, 2, 3$ on $(\hat{u}_3, \hat{v}_3)$ està continguda a l'interior del con positiu i ve donada per

$$\hat{u}_3 = \left(1 + \frac{1}{\tau(\tau+\beta)}\right)^{-1} \frac{s(B_{m_1})}{\int_{\Omega_1} a_1(x)\varphi_1(x)dx}\varphi_1,$$

$$\hat{v}_3 = \frac{1}{\tau}\left(1 + \frac{1}{\tau(\tau+\beta)}\right)^{-1} \frac{s(B_{m_1})}{\int_{\Omega_2} a_2(x)\varphi_2(x)dx}\varphi_2,$$

on φ_1 i φ_2 són les funcions pròpies de B_{m_1} i B_{m_2} de valors propis $s(B_{m_1})$ i $s(B_{m_2})$, respectivament, i τ és una arrel positiva de

$$F(\tau) := \tau^3 + a_2\tau^2 + a_1\tau + a_0 = 0, \tag{3.3.5}$$

on

$$\begin{aligned} a_2 &= 2(\beta - r), \\ a_1 &= \beta^2 + 1 - (3\beta - 2)r, \\ a_0 &= \beta - (1 + (1-\beta)^2)r, \\ r &= s(B_{m_1})/s(B_{m_2}). \end{aligned} \tag{3.3.6}$$

Demostració. Primer de tot cal notar que per la Proposició 3.3.1 tenim que B_{m_i} té una única funció pròpia positiva φ_i tret de constants multiplicatives (de valor propi $s(B_{m_i})$) per a $i = 1, 2$. En conseqüència, aquestes funcions pròpies i aquests valors propis hauran de satisfer el sistema d'equacions (3.3.4).

(i) és evident per (3.3.4).

(ii) Si $s(B_{m_2}) \leq 0$ llavors de la segona equació del sistema (3.3.4) obtenim que $\hat{v} = 0$ i en conseqüència $\hat{A}_2 = 0$. Així doncs, l'única possibilitat (no trivial) és que $\hat{u}$ sigui una funció pròpia de B_{m_1} de valor propi $s(B_{m_1}) = \hat{A}_1$, és a dir, si φ_1 és una funció pròpia de B_{m_1} de valor propi $s(B_{m_1})$ aleshores l'única solució continguda al con positiu és de la forma

$$(\hat{u}, \hat{v}) = (\frac{\hat{A}_1}{\int_{\Omega_1} a_1(x)\varphi_1(x)dx}\varphi_1, 0).$$

(iii) Si $s(B_{m_1}) \leq 0$ de $(3.3.4)_1$ obtenim que $\hat{u} = 0$, i $(3.3.4)_2$ queda de la forma

$$s(B_{m_2}) = \frac{1}{\beta^2}\hat{A}_2 + (1 - \frac{1}{\beta})^2\hat{A}_2,$$

o equivalentment

$$\hat{A}_2 = \frac{\beta^2}{1 + (1-\beta)^2}s(B_{m_2}).$$

Així doncs, si φ_2 és la funció pròpia positiva de B_{m_2} de valor propi $s(B_{m_2})$, llavors

$$\hat{v} = \frac{\beta^2}{1 + (1-\beta)^2}\frac{s(B_{m_2})}{\int_{\Omega_2} a_2(x)\varphi_2(x)dx}\varphi_2.$$

Per tal de provar (iv) i (v) hem de trobar condicions necessàries i suficients per a l'existència de solucions del sistema (3.3.4) amb components positives, i veure que en aquestes condicions la solució és única, ja que l'existència de les solucions a la frontera del con és evident als dos casos ja que suposem $s(B_{m_1}), s(B_{m_2}) > 0$. Així doncs, ens concentrarem en les solucions contingudes a l'interior del con positiu. Suposem doncs, $\hat{A}_1, \hat{A}_2 \neq 0$. En tal cas, el sistema (3.3.4) es pot escriure de la forma

$$\begin{aligned} s(B_{m_1}) &= \frac{(\hat{A}_1/\hat{A}_2)^2 + \beta\hat{A}_1/\hat{A}_2 + 1}{\hat{A}_1/\hat{A}_2 + \beta}\hat{A}_2, \\ s(B_{m_2}) &= \frac{2(\hat{A}_1/\hat{A}_2)^2 + (3\beta - 2)\hat{A}_1/\hat{A}_2 + \beta^2 - 2\beta + 2}{(\hat{A}_1/\hat{A}_2 + \beta)^2}\hat{A}_2. \end{aligned} \tag{3.3.7}$$

Sigui $\tau = \hat{A}_1/\hat{A}_2$. Si aïllem $\hat{A}_2$ de $(3.3.7)_1$ i ho substituïm a $(3.3.7)_2$ obtenim

$$F(\tau) = \tau^3 + a_2\tau^2 + a_1\tau + a_0 = 0,$$

on

$$a_2 = 2(\beta - r),$$

$$a_1 = \beta^2 + 1 - (3\beta - 2)r,$$

$$a_0 = \beta - (1 + (1-\beta)^2)r,$$

$$r = s(B_{m_1})/s(B_{m_2}).$$

Notem que F com a molt té tres arrels. A més, si τ és una d'aquestes arrels obtenim que $\hat{A}_1 = \tau\hat{A}_2$. Substituint-ho a $(3.3.4)_1$ obtenim que

$$\hat{A}_2 = \frac{s(B_{m_1})}{\tau}\left(1 + \frac{1}{\tau(\tau+\beta)}\right)^{-1},$$

$$\hat{A}_1 = s(B_{m_1})\left(1 + \frac{1}{\tau(\tau+\beta)}\right)^{-1}.$$

Per tant hem reduït el problema a trobar solucions de (3.3.5).

Ara ja ens podem concentrar en la demostració de l'apartat (iv) del Teorema. Suposem doncs que $0 < s(B_{m_1}) \leq \dfrac{\beta}{1+(1-\beta)^2}s(B_{m_2})$ o equivalentment que $a_0 \geq 0$. En aquest cas

$$r \leq \frac{\beta}{1+(1-\beta)^2} \leq \beta,$$

i en conseqüència $a_2 \geq 0$. Considerem ara dos casos per separat:

- Si $\beta \leq \frac{2}{3}$ o bé si $\beta > \frac{2}{3}$ i $r \leq \frac{\beta^2+1}{3\beta-2}$ llavors $a_1 \geq 0$. Per tant, en aquest cas tenim un polinomi amb tots els coeficients positius i no podrà tenir cap arrel positiva.

- Si $\beta > \frac{2}{3}$ i $r > \frac{\beta^2+1}{3\beta-2}$ llavors $a_1 < 0$. És a dir, suposem que

  $$\frac{\beta^2+1}{3\beta-2} < r \leq \frac{\beta}{1+(1-\beta)^2}, \; \beta > \frac{2}{3}.$$

  Veurem que aquesta condició és absurda, és a dir, que

  $$\frac{\beta}{1+(1-\beta)^2} < \frac{\beta^2+1}{3\beta-2} \text{ sempre que} \beta > \frac{2}{3}.$$

  Considerem

  $$\eta(\beta) = (3\beta-2)\beta - (\beta^2+1)[1+(1-\beta)^2] = -\beta^4 + 2\beta^3 - 2.$$

Volem veure que $\eta(\beta) < 0$ quan $\beta > \frac{2}{3}$. Calculem els intervals de creixement, és a dir,

$$\eta'(\beta) = -2\beta^2(2\beta - 3).$$

D'on obtenim que η és estrictament creixent si $\beta < \frac{3}{2}$ i estrictament decreixent si $\beta > \frac{3}{2}$. En particular, té un màxim quan $\beta = \frac{3}{2}$. Però com $\eta(\frac{3}{2}) < 0$ obtenim que $\eta(\beta) < 0$ per a tot β.

(v) Suposem ara que $s(B_{m_1}) > \dfrac{\beta}{1+(1-\beta)^2} s(B_{m_2}) > 0$, o equivalentment, que $a_0 < 0$. Considerem dos casos:

- Si
$$\left(\frac{\beta}{1+(1-\beta)^2} <\right) r \leq \beta,$$
és a dir, $a_0 < 0$ i $a_2 \geq 0$, llavors els coeficients del polinomi, F, tenen com a molt un únic canvi de signe i pel criteri de Descartes obtenim que $F(\tau) = 0$ té com a molt un únic zero positiu. Però F és un polinomi de grau tres amb el terme independent estrictament negatiu. Això ens garanteix que té almenys una solució. En conseqüència, en les hipòtesis introduïdes existeix un únic $\tau > 0$ de manera que $F(\tau) = 0$.

- D'altra banda, si
$$r > \beta \left(> \frac{\beta}{1+(1-\beta)^2}\right),$$
és a dir, $a_0 < 0$ i $a_2 < 0$. En aquest cas, tenim un o tres canvis de signe en els coeficients de F. Per tant, pel criteri de Descartes tenim garantida l'existència de una o tres arrels positives. Demostrant així l'existència (però no unicitat) d'un equilibri contingut a l'interior del con positiu.

□

Observació 3.3.1. *Cal notar que a l'apartat (v) no hem dit que l'equilibri contingut a l'interior del con positiu sigui únic. De fet al final de la prova del teorema veiem que podem tenir-ne, o bé un, o bé tres, depenent de les arrels positives del polinomi de grau tres F definit per (3.3.5)-(3.3.6). Notem que en les hipòtesis de l'apartat (v) del teorema tenim que $a_0 < 0$. Si $a_2 \geq 0$ tenim un únic canvi de signe en els coeficients de F i per tant, tenim garantida la unicitat de l'equilibri contingut a l'interior del con positiu. Si $a_2 < 0$ i $a_1 \leq 0$ llavors continuem tenint un únic canvi de signe en els coeficients de F i pel criteri de Descartes obtenim la unicitat de l'equilibri a l'interior del* *con positiu. Així doncs, queda el cas $a_2 < 0$ i $a_1 > 0$ (i $a_0 < 0$) ja que en tal cas el criteri de Descartes ens assegura que F té o bé una o bé tres arrels positives. Dir que $a_2 < 0$, $a_1 > 0$ i $a_0 < 0$ és equivalent (recordem que per hipòtesis $\beta \geq 1$) a dir que*

$$\beta < r < \frac{\beta^2 + 1}{3\beta - 2}.$$

A la Figura 3.3.1 és representa gràficament la regió de paràmetres, (β, r), on queda per estudiar la unicitat de l'equilibri contingut a l'interior del con positiu. Notem que si $\beta \geq \frac{1}{2} + \frac{\sqrt{3}}{2} \simeq 1.366$ tenim un únic equilibri a l'interior del con positiu[3].

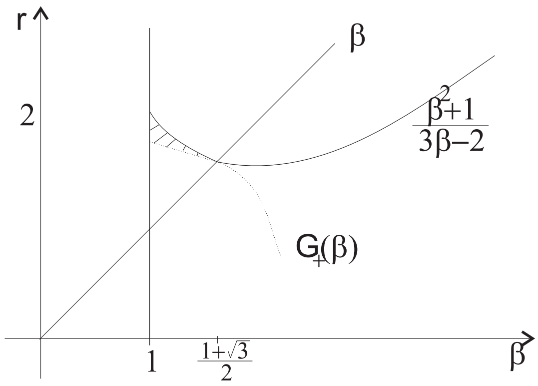


Figura 3.3.1: La part ratllada representa la regió on no tenim garantida l'unicitat d'un equilibri contingut a l'interior del con positiu.

Aquest resultat es pot millorat observant que F és una funció creixent quan $a_2^2 - 3a_1 \leq 0$. En aquest cas F tindrà una única arrel positiva. En particular, si $G_-(\beta) \leq r \leq G_+(\beta)$ on

$$G_{+,-}(\beta) = \frac{3}{4} - \frac{1}{8}\beta \pm \frac{1}{8}\sqrt{84 - 12\beta - 15\beta^2},$$

llavors F és creixent i per tant tenim un únic equilibri a l'interior del con positiu. Així doncs, reduïm el conjunt de casos sense estudiar a

$$\frac{3}{4} - \frac{1}{8}\beta + \frac{1}{8}\sqrt{84 - 12\beta - 15\beta^2} < r < \frac{\beta^2 + 1}{3\beta - 2},$$

ja que $G_-(\beta) \leq 0$ per a $\beta \in [1, \frac{1}{2} + \frac{\sqrt{3}}{2}]$.

[3]Típicament $\beta \geq 2$, és a dir, el recurs que acostuma a ser més abundant és el que acaban d'aprendre a explotar.

D'altra banda, cal dir que el signe del discriminat de F determina si hi ha o no arrels complexes (veure [57], p.77). Si el discriminat és negatiu llavors totes les arrels són reals i si és positiu en tenim una de real i un parell de complexes conjugades. Tret potser d'un terme positiu el discriminant de F ve donat per

$$D_c = \frac{p^2}{4} + \frac{q^3}{27},$$

on

$$p = a_0 - \frac{a_2 a_1}{3} + \frac{2a_2}{27}, \quad q = a_1 - \frac{a_2^2}{3}.$$

Si fem amb un paquet matemàtic el gràfic del discriminant per a $\beta \in [1, \frac{1}{2} + \frac{\sqrt{3}}{2}]$ i $r \in [1, 2]$ obtenim que $D_c > 0$, i en conseqüència F té una arrel positiva i dues arrels complexes conjugades. Així doncs, en base a aquest argument podem afirmar que en les condicions de l'apartat (v) del Teorema 3.3.1 tenim l'existència i unicitat d'un equilibri contingut a l'interior del con positiu.

3.4 Estabilitat de les solucions estacionàries.

En aquesta secció passem a estudiar l'estabilitat (local) de les solucions estacionàries. Haurem d'utilitzar el principi d'estabilitat lineal, és a dir, s'ha de linearitzar el problema de valor inicial al voltant de l'equilibri en qüestió i determinar el signe de la cota espectral de l'operador linearitzat.

Comencem doncs, linearitzant el problema de valor inicial (3.1.5)-(3.1.7) al voltant de cadascun dels equilibris: el trivial, els dos equilibris continguts a la frontera del con positiu i el que està contingut a l'interior del con positiu.

Linearització al voltant de l'equilibri trivial. En aquest cas la linearització del problema de valor inicial (3.1.5)-(3.1.7) ve donada per,

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t}(t) = B_1 u(t - r_1) - m_1 u(t), \\[2ex] \dfrac{\partial v}{\partial t}(t) = B_2 v(t - r_2) - m_2 v(t), \end{cases} \tag{3.4.1}$$

i l'operador (lineal) associat a aquest problema és

$$\begin{aligned} &A(\phi, \psi) = (\frac{\partial \phi}{\partial \theta}, \frac{\partial \psi}{\partial \theta}), \\ &D(A) = \{(\phi, \psi) \in \mathcal{C}^1([-r_1, 0], X_1) \times \mathcal{C}^1([-r_2, 0], X_2) : \phi'(0) = \\ &\qquad B_1\phi(-r_1) - m_1\phi(0),\ \psi'(0) = B_2\psi(-r_2) - m_2\psi(0)\}. \end{aligned} \tag{3.4.2}$$

Abans de donar la linearització del problema de valor inicial (3.1.5)-(3.1.7) en cap dels altres equilibris. Recordem que si $(\hat{u}, \hat{v})$ és una solució estacionària d'aquest problema, denotem

$$\hat{A}_1 = \int_{\Omega_1} a_1(x)\hat{u}(x)dx, \quad \hat{A}_2 = \int_{\Omega_2} a_2(x)\hat{v}(x)dx, \quad \hat{c} = \frac{\hat{A}_2}{\hat{A}_1 + \beta\hat{A}_2}.$$

Notem que

$$\begin{aligned} c(\tilde{A}_1 + \hat{A}_1, \tilde{A}_2 + \hat{A}_2) &= \frac{\hat{A}_2}{\hat{A}_1 + \beta\hat{A}_2} - \frac{\hat{A}_2}{(\hat{A}_1 + \beta\hat{A}_2)^2}\tilde{A}_1 \\ &+ \frac{\hat{A}_1}{(\hat{A}_1 + \beta\hat{A}_2)^2}\tilde{A}_2 + \text{TNL} \\ &= \hat{c} - \frac{\hat{c}^2}{\hat{A}_2}\tilde{A}_1 + \frac{\hat{c}^2\hat{A}_1}{\hat{A}_2^{\,2}}\tilde{A}_2 + TNL, \end{aligned}$$

on TNL vol dir termes no lineals en $\tilde{A}_1$ i $\tilde{A}_2$.

Linearització al voltant de $(\hat{u}_1, 0)$. En aquest cas la linearizació ve donada per

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t}(t) = B_1 u(t - r_1) - (m_1 + \hat{A}_1)u(t) - \hat{u}_1 A_1(t), \\ \\ \dfrac{\partial v}{\partial t}(t) = B_2 v(t - r_2) - m_2 v(t), \end{cases} \tag{3.4.3}$$

on

$$A_1(t) = \int_{\Omega_1} a_1(x)u(t,x)dx, \quad A_2(t) = \int_{\Omega_2} a_2(x)v(t,x)dx.$$

En aquest cas l'operador (lineal) associat a aquest problema ve donat per

$$\begin{aligned} &A(\phi, \psi) = (\frac{\partial \phi}{\partial \theta}, \frac{\partial \psi}{\partial \theta}), \\ &D(A) = \{(\phi, \psi) \in \mathcal{C}^1([-r_1, 0], X_1) \times \mathcal{C}^1([-r_2, 0], X_2) : \phi'(0) = B_1\phi(-r_1) - \\ &\qquad (m_1 + \hat{A}_1)\phi(0) - \hat{u}_1\tilde{A}_1, \ \psi'(0) = B_2\psi(-r_2) - m_2\psi(0)\}, \end{aligned} \tag{3.4.4}$$

on

$$\tilde{A}_1 = \int_{\Omega_1} a_1(x)\phi(x,0)dx.$$

Linearització al voltant de $(0, \hat{v}_2)$**.** En aquest cas la linearizació ve donada per

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t}(t) &= B_1 u(t-r_1) - (m_1 + \hat{c}\hat{A}_2)u(t), \\ \\ \dfrac{\partial v}{\partial t}(t) &= B_2 v(t-r_2) - m_2 v(t) - ((1-\hat{c})^2 + \hat{c}^2)\hat{A}_2 v(t) \\ \\ & \quad -\hat{v}_2[\hat{c}(1+2\hat{c}-4\hat{c}^2)A_1(t) + ((1-\hat{c})^2+\hat{c}^2)A_2(t)], \end{cases} \tag{3.4.5}$$

on

$$A_1(t) = \int_{\Omega_1} a_1(x)u(t,x)dx, \quad A_2(t) = \int_{\Omega_2} a_2(x)v(t,x)dx.$$

Així doncs, l'operador linearitzat al voltant d'aquest equilibri ve donat per

$$\begin{aligned} A(\phi,\psi) &= (\frac{\partial \phi}{\partial \theta}, \frac{\partial \psi}{\partial \theta}), \\ D(A) &= \{(\phi,\psi) \in \mathcal{C}^1([-r_1,0],X_1) \times \mathcal{C}^1([-r_2,0],X_2) : \phi'(0) = B_1\phi(-r_1)- \\ & \quad (m_1+\hat{c}\hat{A}_2)\phi(0),\ \psi'(0) = B_2\psi(-r_2) - m_2\psi(0) - ((1-\hat{c})^2+\hat{c}^2)\hat{A}_2\psi(0) \\ & \quad -\hat{v}_2[\hat{c}(1+2\hat{c}-4\hat{c}^2)\tilde{A}_1 + ((1-\hat{c})^2+\hat{c}^2)\tilde{A}_2]\}, \end{aligned} \tag{3.4.6}$$

on

$$\tilde{A}_2 = \int_{\Omega_2} a_2(x)\psi(x)dx.$$

Linearització al voltant de $(\hat{u}_3, \hat{v}_3)$**.** En aquest darrer cas, la linearitazació de (3.1.5)-(3.1.7) al voltant de l'equilibri contingut a l'interior del con positiu ve donada per

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t}(t) = B_1 u(t-r_1) - m_1 u(t) - au(t) - [\tau_1 A_1(t) + \tau_2 A_2(t)]\hat{u}_3, \\ \\ \dfrac{\partial v}{\partial t}(t) = B_2 v(t-r_2) - m_2 v(t) - bv(t) - [\tau_3 A_1(t) + \tau_4 A_2(t)]\hat{v}_3, \end{cases} \tag{3.4.7}$$

on com tota l'estona

$$A_1(t) = \int_{\Omega_1} a_1(x)u(t,x)dx, \quad A_2(t) = \int_{\Omega_2} a_2(x)v(t,x)dx,$$

i

$$
\begin{aligned}
a &= \hat{A}_1 + \frac{\hat{A}_2^{\,2}}{\hat{A}_1 + \beta\hat{A}_2} \\
b &= (\hat{A}_1 + \frac{\hat{A}_2^{\,2}}{\hat{A}_1 + \beta\hat{A}_2})\frac{\hat{A}_2}{\hat{A}_1 + \beta\hat{A}_2} + (1 - \frac{\hat{A}_2}{\hat{A}_1 + \beta\hat{A}_2})^2\hat{A}_2 \\
\tau_1 &= 1 - \frac{\hat{A}_2^{\,2}}{(\hat{A}_1 + \beta\hat{A}_2)^2}, \\
\tau_2 &= \frac{\hat{A}_2}{\hat{A}_1 + \beta\hat{A}_2}\left[1 + \frac{\hat{A}_1}{\hat{A}_1 + \beta\hat{A}_2}\right], \\
\tau_3 &= \frac{\hat{A}_2}{\hat{A}_1 + \beta\hat{A}_2}\left[1 + \frac{2\hat{A}_2 - \hat{A}_1}{\hat{A}_1 + \beta\hat{A}_2} - \frac{4\hat{A}_2^{\,2}}{(\hat{A}_1 + \beta\hat{A}_2)^2}\right], \\
\tau_4 &= \left(\frac{\hat{A}_1 - \hat{A}_2}{\hat{A}_1 + \beta\hat{A}_2}\right)^2 + \frac{4\hat{A}_1\hat{A}_2^{\,2}}{(\hat{A}_1 + \beta\hat{A}_2)^3} + \left(1 - \frac{\hat{A}_2}{\hat{A}_1 + \beta\hat{A}_2}\right)^2.
\end{aligned}
\tag{3.4.8}
$$

En aquest últim cas, l'operador linearitzat al voltant de l'equilibri ve donat per

$$
\begin{aligned}
A(\phi,\psi) &= (\frac{\partial\phi}{\partial\theta}, \frac{\partial\psi}{\partial\theta}), \\
D(A) &= \{(\phi,\psi) \in \mathcal{C}^1([-r_1,0],X_1) \times \mathcal{C}^1([-r_2,0],X_2) : \phi'(0) = B_1\phi(-r_1)- \\
&\quad m_1\phi(0) - a\phi(0) - [\tau_1\tilde{A}_1 + \tau_2\tilde{A}_2]\hat{u}_3,\ \psi'(0) = B_2\psi(-r_2) - m_2\psi(0) \\
&\quad -b\psi(0) - (\tau_3\tilde{A}_1 + \tau_4\tilde{A}_2)\hat{v}_3\}.
\end{aligned}
\tag{3.4.9}
$$

Ara notem que només (3.4.1) està en les hipòtesis del Teorema A.1.3. En conseqüència, per a determinar l'estabilitat (local) de qualsevol dels equilibris no trivial haurem de calcular l'espectre de cadascun dels operadors que defineixen les equacions (3.4.2)-(3.4.4).

Teorema 3.4.1 (Estabilitat local). *Suposem m_1 i m_2 constants. Es compleixen les següents afirmacions:*

(i) Si $s(B_{m_1}),\ s(B_{m_2}) < 0$ aleshores l'equilibri trivial és asimptòticament estable.

(ii) Si $s(B_{m_1}) > 0$ i $s(B_{m_2}) < 0$ aleshores l'equilibri trivial és inestable i $(\hat{u}_1, 0)$ és asimptòticament estable.

(iii) Si $s(B_{m_1}) < 0$ i $s(B_{m_2}) > 0$ aleshores l'equilibri trivial és inestable i $(0, \hat{v}_2)$ és asimptòticament estable.

(iv) Si $0 < s(B_{m_1}) \leq \dfrac{\beta}{1+(1-\beta)^2} s(B_{m_2})$ llavors l'equilibri trivial i $(\hat{u}_1, 0)$ són inestables, i $(0, \hat{v}_2)$ és asimptòticament estable.

(v) Si $s(B_{m_1}) > \dfrac{\beta}{1+(1-\beta)^2} s(B_{m_2}) > 0$ llavors l'equilibri trivial i els dos equilibris continguts a la frontera del con positiu són inestables i el que està contingut a l'interior del con positiu és asimptòticament estable.

Demostració. (i) Considerem l'operador linearitzat al voltant de l'equilibri trivial donat per (3.4.2). Per trobar la cota espectral d'aquest operador, donats $\lambda \in \mathbb{C}$ i $(f, g) \in C$, considerem la següent equació $(A - \lambda I)(\phi, \psi) = (f, g)$ amb $(\phi, \psi) \in D(A)$. Equivalentment,

$$\phi' - \lambda\phi = f, \quad \psi' - \lambda\psi = g,$$

on

$$\phi'(0) = B_1\phi(-r_1) - m_1\phi(0), \; \psi'(0) = B_2\psi(-r_2) - m_2\psi(0).$$

Com en aquest cas el signe de la cota espectral és independent de r_1 i r_2 no és gens difícil veure que l'equilibri trivial és asimptòticament estable si i només si $s(B_{m_1}) < 0$ i $s(B_{m_2}) < 0$ (de fet veurem que en aquest cas l'equilibri trivial és asimptòticament estable globalment).

(ii) Suposem ara que $s(B_{m_1}) > 0$ i $s(B_{m_2}) < 0$. Considerem l'operador linearitzat al voltant de l'equilibri $(\hat{u}_1, 0)$ donat per (3.4.4). Siguin $\lambda \in \mathbb{C}$ i $(f, g) \in C$ i considerem la següent equació $(A - \lambda I)(\phi, \psi) = (f, g)$ amb $(\phi, \psi) \in D(A)$. Equivalentment,

$$\begin{aligned} &\phi' - \lambda\phi = f, \quad \psi' - \lambda\psi = g, \\ &\phi'(0) = B_1\phi(-r_1) - (m_1 + \hat{A}_1)\phi(0) - \hat{A}_1 \textstyle\int_{\Omega_1} \phi(0, x)dx, \qquad (3.4.10) \\ &\psi'(0) = B_2\psi(-r_2) - m_2\psi(0). \end{aligned}$$

Resolent les equacions diferencials i imposant la condició de frontera obtenim el següent sistema equivalent:

$$\phi(\theta) = e^{\lambda\theta}[\phi(0) + \int_0^\theta e^{-\lambda s} f(s)ds], \quad \psi(\theta) = e^{\lambda\theta}[\psi(0) + \int_0^\theta e^{-\lambda s} g(s)ds],$$

$$
\begin{aligned}
e^{-\lambda r_1}B_1\phi(0)-(m_1+\hat{A}_1+\lambda)\phi(0) &= \hat{u}_1\int_{\Omega_1}a_1(x)\phi(0,x)dx \\
&+B_1[\int_{-r_1}^{0}e^{-\lambda(r_1+s)}f(s)ds]+f(0),
\end{aligned}
\tag{3.4.11}
$$

$$
e^{-\lambda r_2}B_2\psi(0)-(m_2+\lambda)\psi(0)=B_2[\int_{-r_2}^{0}e^{-\lambda(r_2+s)}g(s)ds]+g(0). \tag{3.4.12}
$$

En aquest cas podem no tenir solució o bé degut a la primera equació, (3.4.11), o bé a la segona, (3.4.12). En quant a la primera equació, al Capítol 2 (veure (2.4.6)), vam veure que existia $\rho>0$ de manera que per a tot $\lambda\in\mathbb{C}$ amb $Re\lambda>-\rho$ (3.4.11) tenia solució. Pel que fa a la segona equació, (3.4.12), com suposem $s(B_{m_2})<0$ és evident per (i) que podem fer la mateixa afirmació. En conseqüència, per a tot $\lambda\in\sigma(A)$ existeix $\rho>0$ de manera que $Re\lambda<-\rho<0$, provant així (ii).

(iii) Suposem ara que $s(B_{m_1})<0$ i $s(B_{m_2})>0$. El fet que $(0,0)$ és inestable en aquest cas s'obté de la prova feta per a (i).

L'operador linearitzat al voltant de $(0,\hat{v}_2)$ ve donat per (3.4.6). Veiem que la cota espectral d'aquest operador és estrictament negativa.
Siguin $\lambda\in\mathbb{C}$ i $(f,g)\in C$ i considerem $(A-\lambda I)(\phi,\psi)=(f,g)$ amb $(\phi,\psi)\in D(A)$. De manera anàloga als altres dos apartats arribem a

$$
\begin{aligned}
B^1_\lambda\phi(0) &:= e^{-\lambda r_1}B_1\phi(0)-(m_1+\hat{c}\hat{A}_2+\lambda)\phi(0) \\
&= B_1[\int_{-r_1}^{0}e^{-\lambda(r_1+s)}f(s)ds]+f(0),
\end{aligned}
\tag{3.4.13}
$$

$$
\begin{aligned}
B^2_\lambda\psi(0) &:= e^{-\lambda r_2}B_2\psi(0)-(m_2+((1-\hat{c})^2+\hat{c}^2)\hat{A}_2+\lambda)\psi(0) \\
&= B_2[\int_{-r_2}^{0}e^{-\lambda(r_2+s)}g(s)ds]+g(0)+ \\
&\hat{v}_2\left[\hat{c}(1+2\hat{c}-4\hat{c}^2)\int_{\Omega_1}a_1(x)\phi(0,x)dx+((1-\hat{c})^2+\hat{c}^2)\int_{\Omega_2}a_2(x)\psi(0,x)dx\right].
\end{aligned}
\tag{3.4.14}
$$

Notem que si $0\in\sigma(B^1_\lambda)=e^{-\lambda r_1}\sigma(B_1)-(m_1+\hat{c}\hat{A}_2+\lambda)$ existeix $\mu\in\sigma(B_1)$ de manera que

$$
e^{-\lambda r_1}\mu=m_1+\hat{c}\hat{A}_2+\lambda.
$$

Aquesta equació és semblant (més senzilla) que l'equació (2.4.9) i per tant existeix $\rho>0$ de manera que per a tota solució $\lambda\in\mathbb{C}$ de l'anterior equació transcendent es té que $Re\lambda<-\rho<0$.
Si $0\notin\sigma(B^1_\lambda)$ llavors és clar que podem resoldre (3.4.13).

D'altra banda, si $0 \in \sigma(B_\lambda^2) = e^{-\lambda r_2}\sigma(B_2) - (m_2 + ((1-\hat{c})^2 + \hat{c}^2)\hat{A}_2 + \lambda)$ existeix $\mu \in \sigma(B_2)$ de manera que

$$e^{-\lambda r_2}\mu = m_2 + ((1-\hat{c})^2 + \hat{c}^2)\hat{A}_2 + \lambda. \tag{3.4.15}$$

Recordem ara que al Teorema 3.3.1 (iii) vam obtenir que

$$\hat{A}_2 = \frac{\beta^2}{1+(1-\beta)^2} s(B_{m_2}),$$

i en conseqüència $s(B_2) = s(B_{m_2}) + m_2 = ((1-\hat{c})^2 + \hat{c}^2)\hat{A}_2 + m_2$ ja que en aquest cas $\hat{c} = 1/\beta$. En conseqüència, tal com hem fet altres vagades, pel Teorema C.0.2, obtenim que les solucions de (3.4.15) en λ són 0 (quan $\mu = s(B_2)$) i la resta tenen part real estrictament més petita que un número real estrictament negatiu. Si $\lambda = 0$ llavors l'equació (3.4.14) es redueix a

$$B_2\psi(0) - (m_2 + ((1-\hat{c})^2 + \hat{c}^2)\hat{A}_2)\psi(0) = B_2[\int_{-r_2}^{0} g(s)ds] + g(0) +$$

$$\hat{v}_2 \left[\hat{c}(1+2\hat{c}-4\hat{c}^2)\int_{\Omega_1} a_1(x)\phi(0,x)dx + ((1-\hat{c})^2 + \hat{c}^2)\int_{\Omega_2} a_2(x)\psi(0,x)dx\right].$$

Ara bé, com 0 és un pol de la resolvent de $B_{m_2} - ((1-\hat{c})^2 + \hat{c}^2)I$ (ja que és el valor propi dominant) llavors pel Lema 2.4.1 tenim

$$X_2 = (B_{m_2} - ((1-\hat{c})^2 + \hat{c}^2)I)X_2 \oplus \langle \hat{v}_2 \rangle.$$

En conseqüència, existeixen $w \in X_2$ i $\gamma \in \mathbb{C}$ de manera que

$$B_2[\int_{-r_2}^{0} g(s)ds] + g(0) = (B_{m_2} - ((1-\hat{c})^2 + \hat{c}^2)I)w + \gamma\hat{v}_2.$$

Però aleshores

$$\psi = w - \left[\frac{\gamma + \hat{c}(1+2\hat{c}-4\hat{c}^2)\int_{\Omega_1}\phi(0,x)dx}{(1-\hat{c})^2 + \hat{c}^2} + \int_{\Omega_2} a_2(x)w(x)dx\right]\frac{\hat{v}_2}{\hat{A}_2},$$

on $\int_{\Omega_1}\phi(0,x)dx$ s'obté de (3.4.13).

Si $0 \notin \sigma(B_\lambda^2)$ llavors de (3.4.14) obtenim que

$$\psi(0) = -R(B_\lambda^2;0)[B_2[\int_{-r_2}^{0} e^{-\lambda(r_2+s)}g(s)ds] + g(0)]$$

$$-\left[\hat{c}(1+2\hat{c}-4\hat{c}^2)\int_{\Omega_1} a_1(x)\phi(0,x)dx + ((1-\hat{c})^2 + \hat{c}^2)\int_{\Omega_2} a_2(x)\psi(0,x)dx\right] R(B_\lambda^2;0)\hat{v}_2.$$

Multiplicant per a_2 i integrant sobre Ω_2 obtenim que

$$[1+((1-\hat{c})^2+\hat{c}^2)\int_{\Omega_2} a_2(x)(R(B_\lambda^2;0)\hat{v}_2)(x)dx]\int_{\Omega_2} a_2(x)\psi(0,x)dx=\eta-$$

$$-\hat{c}(1+2\hat{c}-4\hat{c}^2)\int_{\Omega_1} a_1(x)\phi(0,x)dx\int_{\Omega_2} a_2(x)(R(B_\lambda^2;0)\hat{v}_2)(x)dx, \tag{3.4.16}$$

on

$$\eta=-\int_{\Omega_1} a_2(x)R(B_\lambda^2;0)[B_2[\int_{-r_2}^0 e^{-\lambda(r_2+s)}g(s)ds]+g(0)](x)dx.$$

Notem però que

$$R(B_\lambda^2;0)\hat{v}_2=\frac{\hat{v}_2}{\lambda+m_2+\hat{A}_2((1-\hat{c})^2+\hat{c}^2)-e^{-\lambda r_2}(m_2+\hat{A}_2((1-\hat{c})^2+\hat{c}^2))}.$$

Per tant la solució de (3.4.16) és

$$\int_{\Omega_2} a_2(x)\psi(0,x)dx=$$

$$=\left(1-\frac{\hat{A}_2((1-\hat{c})^2+\hat{c}^2)}{\lambda+m_2+2\hat{A}_2((1-\hat{c})^2+\hat{c}^2)-e^{-\lambda r_2}(m_2+\hat{A}_2((1-\hat{c})^2+\hat{c}^2))}\right)(\eta-$$

$$-\hat{c}(1+2\hat{c}-4\hat{c}^2)\int_{\Omega_1} a_1(x)\phi(0,x)dx\int_{\Omega_2} a_2(x)(R(B_\lambda^2;0)\hat{v}_2)(x)dx),$$

on $\int_{\Omega_1} a_1(x)\phi(0,x)dx$ ve donada per (3.4.13). Cal dir que aquesta equació té sentit sempre i quan no es compleixi

$$\lambda+m_2+2\hat{A}_2((1-\hat{c})^2+\hat{c}^2)=e^{-\lambda r_2}(m_2+\hat{A}_2((1-\hat{c})^2+\hat{c}^2)).$$

Així doncs, si $0\notin\sigma(B_\lambda^2)$ la única possibilitat per a que $\lambda\in\sigma(A)$ és que sigui solució de l'equació anterior. Però utilitzant una vegada més el Teorema C.0.2 obtenim que la part real de qualsevol solució d'aquesta equació és estrictament més petita que una constant real estrictament negativa.
Hem provat, doncs, que existeix $\rho>0$ de manera que per a tot $\lambda\in\sigma(A)$ llavors $Re\lambda<-\rho<0$ obtenint la prova de (iii).

(iv) i (v) Si $s(B_{m_1}), s(B_{m_2})>0$ llavors l'equilibri trivial és clarament inestable i de l'equació (3.4.12) obtenim que $(\hat{u}_1,0)$ és inestable (ja que $s(B_{m_2})>0$).

Passem a estudiar doncs l'estabilitat de $(0, \hat{v}_2)$. En aquest cas, si analitzem amb detall l'equació (3.4.13) obtenim que si $0 \notin \sigma(B^1_\lambda)$ podem trobar ϕ satisfent aquesta equació. En canvi, si $0 \in \sigma(B^1_\lambda) = e^{-\lambda r_1}\sigma(B_1) - (m_1 + \hat{c}\hat{A}_2 + \lambda)$, o equivalentment, existeix $\mu \in \sigma(B_1)$ de manera que

$$e^{-\lambda r_1}\mu = (m_1 + \hat{c}\hat{A}_2 + \lambda),$$

llavors $\lambda \in \sigma(A)$ on A és l'operador linearitzat al voltant de $(0, \hat{v}_2)$ definit per (3.4.6). Usant el Teorema C.0.2 tenim que la solució amb part real més gran es dóna per a $\mu = s(B_1) = s(B_{m-1}) + m_1$. Per tant haurem d'estudiar

$$e^{-\lambda r_1}(s(B_{m_1}) + m_1) = (m_1 + \hat{c}\hat{A}_2 + \lambda).$$

Pel Teorema C.0.2 obtenim que aquesta equació té una solució amb part real estrictament positiva si i només si $s(B_{m_1}) - \hat{c}\hat{A}_2 > 0$, o equivalentment (veure Teorema 3.3.1 (iii) i recordar que en aquest cas $\hat{c} = 1/\beta$),

$$s(B_{m_1}) > \frac{\beta}{1 + (1-\beta)^2} s(B_{m_2}).$$

Pel que fa a l'equació (3.4.14) vam veure que existia $\rho > 0$ de manera que per a tot $\lambda > -\rho$ aquesta equació tenia solució. Per tant, hem caracteritzat completament l'estabilitat local de $(0, \hat{v}_2)$.

Passem per últim a estudiar l'equilibri contingut a l'interior del con positiu. Suposem doncs,

$$s(B_{m_1}) > \frac{\beta}{1 + (1-\beta)^2} s(B_{m_2}) > 0.$$

Sigui A l'operador linearitzat al voltant de $(\hat{u}_3, \hat{v}_3)$ definit per (3.4.9). Veurem que la cota espectral d'aquest operador és estrictament negativa.
Siguin $\lambda \in \mathbb{C}$ i $(f, g) \in C$ i considerem $(A - \lambda I)(\phi, \psi) = (f, g)$ amb $(\phi, \psi) \in D(A)$. De forma anàloga als apartats (i), (ii) i (iii) arribem a que (ϕ, ψ) han de verificar les següents equacions:

$$\begin{aligned} B^1_\lambda \phi(0) &:= e^{-\lambda r_1} B_1 \phi(0) - (m_1 + a + \lambda)\phi(0) \\ &= B_1[\int_{-r_1}^{0} e^{-\lambda(r_1+s)} f(s) ds] + f(0) \\ &+ \hat{u}_3[\tau_1 \int_{\Omega_1} a_1(x)\phi(0,x)dx + \tau_2 \int_{\Omega_2} a_2(x)\psi(0,x)dx], \end{aligned} \quad (3.4.17)$$

$$\begin{aligned} B^2_\lambda\psi(0) &:= e^{-\lambda r_2}B_2\psi(0) - (m_2+b+\lambda)\psi(0) \\ &= B_2[\int_{-r_2}^0 e^{-\lambda(r_2+s)}g(s)ds] + g(0) \\ &+\hat{v}_3\left[\tau_3\int_{\Omega_1} a_1(x)\phi(0,x)dx + \tau_4\int_{\Omega_2} a_2(x)\psi(0,x)dx\right], \end{aligned} \tag{3.4.18}$$

on a, b, τ_i, $i = 1, 2, 3, 4$, són definides a (3.4.8).

Si $0 \in \sigma(B^1_\lambda)$ o bé $0 \in \sigma(B^1_\lambda)$ llavors o bé existeix $\mu \in \sigma(B_1)$ de manera que

$$e^{-\lambda r_1}\mu = \lambda + m_1 + a,$$

o bé existeix $\mu \in \sigma(B_2)$ de manera que

$$e^{-\lambda r_2}\mu = \lambda + m_2 + b.$$

Aquestes equacions, tant la primera com la segona, tenen per solucions $\{0\}\cup\Gamma$ de manera que existeix $\rho > 0$ tal que per a tot $\lambda \in \Gamma$, $Re\lambda < -\rho < 0$. Si $\lambda = 0$ llavors l'equació (3.4.17) es redueix a la següent equació

$$\begin{aligned} &B_1\phi(0) - (m_1+a)\phi(0) = B_1[\int_{-r_1}^0 f(s)ds] + f(0) \\ &+\hat{u}_3[\tau_1\int_{\Omega_1} a_1(x)\phi(0,x)dx + \tau_2\int_{\Omega_2} a_2(x)\psi(0,x)dx]. \end{aligned}$$

Ara bé, com 0 és un pol de la resolvent de $B_{m_1} - aI$ (ja que és el valor propi dominant) llavors pel Lema 2.4.1 tenim

$$X_1 = (B_{m_1} - aI)X_1 \oplus \langle\hat{u}_3\rangle.$$

En conseqüència, existeixen $w \in X_1$ i $\gamma \in \mathbb{C}$ de manera que

$$B_1[\int_{-r_1}^0 f(s)ds] + f(0) = (B_{m_1} - aI)w + \gamma\hat{u}_3.$$

Però aleshores

$$\begin{aligned} \phi &= w + \frac{\hat{u}_3}{\hat{A}_1}(\int_{\Omega_1} a_1(x)\phi(0,x)dx - \int_{\Omega_1} a_1(x)w(x)dx), \\ \gamma &= -\tau_1\int_{\Omega_1} a_1(x)\phi(0,x)dx - \tau_2\int_{\Omega_2} a_2(x)\psi(0,x)dx. \end{aligned} \tag{3.4.19}$$

Si prenem $\lambda = 0$ a l'equació (3.4.18) obtenim que

$$B_2\psi(0) - (m_2+b)\psi(0) = B_2[\int_{-r_2}^{0} g(s)ds] + g(0)$$

$$+\hat{v}_3\left[\tau_3\int_{\Omega_1} a_1(x)\phi(0,x)dx + \tau_4\int_{\Omega_2} a_2(x)\psi(0,x)dx\right].$$

Anàlogament al cas anterior obtenim que pel Lema 2.4.1 existeixen unes úniques $\bar{w}$ i $\bar{\gamma}$ de manera que

$$B_2[\int_{-r_2}^{0} g(s)ds] + g(0) = (B_{m_1} - bI)\bar{w} + \bar{\gamma}\hat{v}_3.$$

En conseqüència,

$$\begin{aligned}
\psi &= \bar{w} + \frac{\hat{v}_3}{\hat{A}_2}(\int_{\Omega_2} a_2(x)\psi(0,x)dx - \int_{\Omega_1} a_s(x)\bar{w}(x)dx),\\
\bar{\gamma} &= -\tau_3\int_{\Omega_1} a_1(x)\phi(0,x)dx - \tau_4\int_{\Omega_2} a_2(x)\psi(0,x)dx.
\end{aligned} \tag{3.4.20}$$

El sistema d'equacions $(3.4.19)_2$ i $(3.4.20)_2$ te una única solució si $\tau_1\tau_4 - \tau_2\tau_3 \neq 0$. Però

$$G(\hat{c},\tau) = \tau_1\tau_4 - \tau_2\tau_3 = 2\hat{c}^4 + 4\hat{c}^3\tau + \hat{c}^2\tau(\tau-2) - 2\hat{c} + 1,$$

on $\tau = \hat{A}_1/\hat{A}_2$. Notem que $G(\hat{c},\tau) \to +\infty$ quan $\hat{c}^2 + \tau^2 \to +\infty$. D'altra banda, $G(0,\tau) = 1$ i $G(\hat{c},0) = 1$. A més, $\nabla G(\hat{c},\tau) \neq (0,0)$ per a tot $(\tau,\hat{c}) \in \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^+$. En conseqüència, el mínim de G és 1, i en conseqüència diferent de 0. Per tant, $0 \notin \sigma(A)$.

Suposem, doncs, que $0 \notin \sigma(B^1_\lambda)$ i que $0 \notin \sigma(B^2_\lambda)$. De (3.4.17) i (3.4.18) obtenim que

$$\begin{aligned}
\phi(0) &= -R(B^1_\lambda;0)(B_1[\int_{-r_1}^{0} e^{-\lambda(r_1+s)}f(s)ds] + f(0))\\
&\quad -[\tau_1\int_{\Omega_1} a_1(x)\phi(0,x)dx + \tau_2\int_{\Omega_2} a_2(x)\psi(0,x)dx]R(B^1_\lambda;0)\hat{u}_3,
\end{aligned} \tag{3.4.21}$$

$$\begin{aligned}\psi(0) &= -R(B_\lambda^2;0)(B_2[\int_{-r_2}^0 e^{-\lambda(r_2+s)}g(s)ds]+g(0))\\ &-[\tau_3\int_{\Omega_1}a_1(x)\phi(0,x)dx+\tau_4\int_{\Omega_2}a_2(x)\psi(0,x)dx]R(B_\lambda^2;0)\hat{v}_3.\end{aligned} \tag{3.4.22}$$

Ara bé,

$$R(B_\lambda^1;0)\hat{u}_3=\frac{\hat{u}_3}{\lambda+m_1+a-e^{-\lambda r_1}(m_1+a)}$$

i

$$R(B_\lambda^2;0)\hat{v}_3=\frac{\hat{v}_3}{\lambda+m_2+b-e^{-\lambda r_2}(m_2+b)}.$$

Multiplicant per a_1 i per a_2 les equacions (3.4.21) i (3.4.22) i integrant sobre Ω_1 i Ω_2, respectivament, obtenim

$$\left[1+\frac{\tau_1\hat{A}_1}{\lambda+m_1+a-e^{-\lambda r_1}(m_1+a)}\right]\int_{\Omega_1}a_1(x)\phi(0,x)dx=\eta_1$$

$$-\tau_2\int_{\Omega_2}a_2(x)\psi(0,x)dx\int_{\Omega_1}a_1(x)(R(B_\lambda^1;0)\hat{u}_3)(x)dx,$$

on

$$\eta_1=-\int_{\Omega_1}a_1(x)(R(B_\lambda^1;0)(B_1[\int_{-r_1}^0 e^{-\lambda(r_1+s)}f(s)ds]+f(0)))(x)dx.$$

$$\left[1+\frac{\tau_4\hat{A}_2}{\lambda+m_2+b-e^{-\lambda r_2}(m_2+b)}\right]\int_{\Omega_2}a_2(x)\psi(0,x)dx=\eta_2$$

$$-\tau_3\int_{\Omega_1}a_1(x)\phi(0,x)dx\int_{\Omega_2}a_2(x)(R(B_\lambda^2;0)\hat{v}_3)(x)dx.$$

$$\eta_2=-\int_{\Omega_2}a_2(x)(R(B_\lambda^2;0)(B_2[\int_{-r_2}^0 e^{-\lambda(r_2+s)}g(s)ds]+g(0)))(x)dx.$$

Així doncs,

$$\int_{\Omega_1}a_1(x)\phi(0,x)dx=[1-\frac{\tau_1\hat{A}_1}{\lambda+m_1+a+\tau_1\hat{A}_1-e^{-\lambda r_1}(m_1+a)}][\eta_1$$

$$-\tau_2\int_{\Omega_2}a_2(x)\psi(0,x)dx\int_{\Omega_1}a_1(x)(R(B_\lambda^1;0)\hat{u}_3)(x)dx],$$

i

$$\int_{\Omega_2} a_2(x)\psi(0,x)dx = [1 - \frac{\tau_4 \hat{A}_2}{\lambda + m_2 + b + \tau_4 \hat{A}_2 - e^{-\lambda r_2}(m_2 + b)}][\eta_2$$

$$-\tau_3 \int_{\Omega_1} a_1(x)\phi(0,x)dx \int_{\Omega_2} a_2(x)(R(B_\lambda^2; 0)\hat{v}_3)(x)dx].$$

D'aquestes dues equacions obtenim

$$\int_{\Omega_1} a_1(x)\phi(0,x)dx \quad \text{i} \quad \int_{\Omega_2} a_2(x)\psi(0,x)dx$$

i per (3.4.21) i (3.4.22) obtenim ϕ i ψ. En conseqüència, $\lambda \notin \sigma(A)$. □

3.5 Alguns aspectes de la dinàmica global.

Com al capítol anterior només sabrem discutir alguns aspectes de la dinàmica global en el cas amb retard ($r_1 + r_2 > 0$), com per exemple l'existència d'un atractor global. Pel problema sense retard podrem usar la forma de la solució del problema de valor inicial (veure Teorema 3.2.2), i és amb aquesta informació que descriurem el comportament global de les solucions.

Comencem estudiant el cas sense retard.

3.5.1 Cas $r_1 = r_2 = 0$.

Considerem el següent problema de valor inicial lineal,

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t}(t) & = B_1 u(t) - m_1 u(t) - s(B_{m_1})u(t), \\[2ex] \dfrac{\partial v}{\partial t}(t) & = B_2 v(t) - m_2 v(t) - s(B_{m_2})v(t), \end{cases} \tag{3.5.1}$$

on recordem que $s(B_{m_1})$ i $s(B_{m_2})$ són les cotes espectrals de B_{m_1} i B_{m_2} definits per

$$B_{m_i} : X_i \longrightarrow X_i, \quad \phi \longmapsto B_i\phi - m_i\phi, \tag{3.5.2}$$

per a $i = 1, 2$. Sigui $T(t) = (T_1(t), T_2(t))$ el semigrup solució del problema de valor inicial (3.5.1). Notem que la cota espectral d'quest semigrup serà zero i en conseqüència si $\phi \in C^+$ llavors $T(t)\phi$ tendeix cap a un múltiple d'una funció pròpia de valor propi 0 de l'operador que defineix l'equació (3.5.1) (veure Proposició 2.5.1).

De manera anàloga a com es va provar el Teorema 3.2.2 es pot veure que la solució del problema de valor inicial (3.1.5)-(3.1.7) amb condició inicial $(u(0), v(0)) = (\phi, \psi) \in X$ ve donada per $u(t) = \varphi_1(t)T_1(t)\phi$ i $v(t) = \varphi_2(t)T_2(t)\psi$, on $(\varphi_1(t), \varphi_2(t))$ és l'única solució del següent sistema d'equacions diferencials ordinàries,

$$\begin{cases} \varphi_1'(t) = (s(B_{m_1}) - f_1(u_1(t), u_2(t)))\varphi_1(t), \\ \\ \varphi_2'(t) = (s(B_{m_2}) - f_2(u_1(t), u_2(t)))\varphi_2(t), \\ \\ \varphi_1(0) = 1, \quad \varphi_2(0) = 1, \end{cases} \tag{3.5.3}$$

i

$$f_1(u, v) = A_1(t) + c(t)A_2(t),$$

$$f_2(u, v) = [A_1(t) + c(t)A_2(t)]c(t) + (1 - c(t))^2 A_2(t),$$

$$A_1(t) = \int_{\Omega_1} a_1(x)u(t, x)dx, \quad A_2(t) = \int_{\Omega_2} a_2(x)v(t, x)dx,$$

$$c(t) = \frac{A_2(t)}{A_1(t) + \beta A_2(t)}.$$

Comencem donant una proposició que serà de vital importància a l'hora de provar el Teorema d'estabilitat global.

Proposició 3.5.1. *Suposem que $(\phi, \psi) \in X^+$. Existeixen constants no negatives, a i b, de manera que $T_1(t)\phi \to a\hat{u}$ i $T_2(t)\psi \to a\hat{v}$ quan $t \to \infty$. En particular,*

$$\int_{\Omega_1} a_1(x)(T_1(t)\phi)(x)dx \longrightarrow a\hat{A}_1 = a \int_{\Omega_1} a_1(x)\hat{u}(x)dx$$

i

$$\int_{\Omega_2} a_2(x)(T_2(t)\psi)(x)dx \longrightarrow b\hat{A}_2 = b \int_{\Omega_2} a_2(x)\hat{v}(x)dx,$$

quan $t \to \infty$, on $(\hat{u}, \hat{v})$ és una solució estacionària del problema de valor inicial (3.1.5)-(3.1.7).

Demostració. Com ja hem comentat abans, $T_1(t)$ i $T_2(t)$ són semigrups lineals amb cota espectral 0. En conseqüència $T_1(t)\phi$ tendeix a un múltiple de la funció pròpia de valor propi 0 de $B_1 - m_1 I$ que resulta ser $\hat{\varphi}_1$ i $T_2(t)\psi$ tendeix a un múltiple de la funció pròpia de valor propi 0 de $B_2 - m_2 I$ que resulta ser $\hat{\varphi}_2$, on $\hat{\varphi}_1$ i $\hat{\varphi}_2$ són definides al Teorema 3.3.1. En el mateix teorema es veu que $\hat{u}$ i $\hat{v}$ són múltiples de $\hat{\varphi}_1$ i $\hat{\varphi}_2$, respectivament. Multiplicant per a_1 i a_2 i integrant es dedueix l'afirmació de la proposició. □

Aquesta proposició ens garanteix que el sistema d'equacions diferencials ordinàries (3.5.3) és asimptòticament autònom i en conseqüència podrem aplicar el Teorema 2.5.5 (el teorema de Markus [61]). Així doncs, utilitzant la Proposició 3.5.1 obtenim que el límit del sistema d'equacions diferencials ordinàries, (3.5.3), és

$$\begin{cases} \varphi_1' = [s(B_{m_1}) - (a\hat{A}_1\varphi_1 + \hat{c}b\hat{A}_2\varphi_2)]\varphi_1 \\ \\ \varphi_2' = [s(B_{m_2}) - ((a\hat{A}_1\varphi_1 + \hat{c}b\hat{A}_2\varphi_2)\hat{c} + (1-\hat{c})^2 b\hat{A}_2\varphi_2)]\varphi_2, \\ \\ \varphi_1(0) = 1, \quad \varphi_2(0) = 1, \end{cases} \tag{3.5.4}$$

on ara

$$\hat{c} = \frac{b\hat{A}_2\varphi_2}{a\hat{A}_1\varphi_1 + \beta b\hat{A}_2\varphi_2}.$$

Notem que si coneixem quin és el comportament global de les solucions del sistema d'equacions diferencials autònom (3.5.4) coneixerem (gràcies al Teorema 2.5.5) quin és el comportament de les solucions del sistema d'equacions diferencials ordinàries no autònom (3.5.3). Utilitzant després la Proposició 3.5.1 obtindrem el comportament global de les solucions del problema de valor inicial (3.1.5)-(3.1.7).

Així doncs passem a estudiar el comportament global de les solucions de (3.5.4). Notem que els punt d'equilibri, (φ_1, φ_2), d'aquest sistema, compleixen les següents equacions

$$\begin{cases} [s(B_{m_1}) - (a\hat{A}_1\varphi_1 + \hat{c}b\hat{A}_2\varphi_2)]\varphi_1 = 0, \\ \\ [s(B_{m_2}) - ((a\hat{A}_1\varphi_1 + \hat{c}b\hat{A}_2\varphi_2)\hat{c} + (1-\hat{c})^2 b\hat{A}_2\varphi_2)]\varphi_2 = 0, \\ \\ \hat{c} = \dfrac{b\hat{A}_2\varphi_2}{a\hat{A}_1\varphi_1 + \beta b\hat{A}_2\varphi_2}. \end{cases} \tag{3.5.5}$$

Notem que aquest sistema d'equacions no lineals s'assembla moltíssim a sistema, (3.3.4), plantejat a la secció 3.3 per tal de trobar les solucions estacionàries del problema de valor inicial (3.1.5)-(3.1.7).

Teorema 3.5.1. *Es compleixen les següents afirmacions respecte el sistema d'equacions diferencials ordinàries (3.5.4):*

(i) Si $s(B_{m_1}) \le 0$ i $s(B_{m_2}) \le 0$ aleshores $(\varphi_1^0, \varphi_2^0) = (0,0)$ és l'únic punt d'equilibri (positiu) i és globalment atractor.

(ii) Si $s(B_{m_1}) > 0$ i $s(B_{m_2}) \leq 0$ aleshores existeixen dos punts d'equilibri, el trivial i $(\varphi_1^1, \varphi_2^1) = (\frac{s(B_{m_1})}{a\hat{A}_1}, 0)$. En aquest cas, el segon és atractor global.

(iii) Si $s(B_{m_1}) \leq 0$ i $s(B_{m_2}) > 0$ existeixen dos punts d'equilibri el trivial i $(\varphi_1^2, \varphi_2^2) = (0, \frac{1}{b\hat{A}_2} \frac{\beta^2 s(B_{m_2})}{1+(1-\beta)^2})$. En aquest cas, el segon és atractor global.

(iv) Si $0 < s(B_{m_1}) < \frac{\beta}{1+(1-\beta)^2} s(B_{m_2})$ llavors existeixen només tres punts d'equilibri $(\varphi_1^i, \varphi_2^i)$, $i = 0, 1, 2$. En aquest cas, $(\varphi_1^2, \varphi_2^2)$ és globalment atractor, és a dir, atrau l'interior del con positiu.

(v) Si $s(B_{m_1}) > \frac{\beta}{1+(1-\beta)^2} s(B_{m_2}) > 0$ llavors existeixen quatre punts d'equilibri $(\varphi_1^i, \varphi_2^i)$, $i = 0, 1, 2, 3$ on $(\varphi_1^3, \varphi_2^3)$ està contingut a l'interior del con positiu. En aquest cas, $(\varphi_1^3, \varphi_2^3)$ és globalment atractor (si no hi ha òrbites periòdiques).

Demostració. L'existència dels diferents punts d'equilibri es despren de la prova del Teorema 3.3.1 ja que $a\hat{A}_1\varphi_1$ i $b\hat{A}_2\varphi_2$ juguen els papers de $\hat{A}_1$ i $\hat{A}_2$, respectivament, a (3.3.4).

Pel que fa al comportament asimptòtic. Els tres primers apartats són evidents ja que $\varphi_1 = 0$ i $\varphi_2 = 0$ són rectes invariants i les solucions estan acotades. En conseqüència (pel Teorema de Bendixon-Poincaré) la solució de (3.5.4) ha de tendir a un punt d'equilibri i en cadascun dels tres primers apartats està clar quin ha de ser aquest punt.

Per a l'apartat (iv) només hem de veure que $(\varphi_1^1, 0)$ és un punt de sella. És un càlcul tediós però sense dificultat veure que la matriu jacobiana del sistema (3.5.4) al punt $(\frac{s(B_{m_1})}{a\hat{A}_1}, 0)$ és simplement

$$\begin{pmatrix} -s(B_{m_1}) & 0 \\ 0 & s(B_{m_2}) \end{pmatrix}.$$

En conseqüència aquest punt ha de ser un punt de sella. Per altra banda, si calculem la matriu jacobiana avaluada a $(0, \frac{1}{b\hat{A}_2} \frac{\beta^2 s(B_{m_2})}{1+(1-\beta)^2})$ obtenim

$$\begin{pmatrix} s(B_{m_1}) - \frac{\beta}{1+(1-\beta)^2} s(B_{m_2}) & 0 \\ * & -s(B_{m_2}) \end{pmatrix}.$$

Aplicant el teorema de Bendixon-Poincaré obtenim el resultat desitjat. □

Observació 3.5.1. *Notem que al principi de la prova del Teorema hem observat que els factors $a\hat{A}_1\varphi_1$ i $b\hat{A}_2\varphi_2$ de (3.5.5) jugaven els papers de $\hat{A}_1$ i $\hat{A}_2$, respectivament, a (3.3.4). En particular tenim que les components de l'equilibri de (3.5.4) contingut a l'interior del con positiu satisfan*

$$
\begin{aligned}
a\hat{A}_1\varphi_1^3 &= s(B_{m_1})\left(1+\frac{1}{\tau(\tau+\beta)}\right)^{-1}, \\
a\hat{A}_2\varphi_2^3 &= \frac{s(B_{m_1})}{\tau}\left(1+\frac{1}{\tau(\tau+\beta)}\right)^{-1}.
\end{aligned}
$$

on τ és l'única arrel positiva de F definida per (3.3.5) i (3.3.6). Obtenim doncs que $a\varphi_1^3 = 1$ i $a\varphi_2^3 = 1$.

Com a conseqüència del Teorema 3.5.1 obtenim el teorema que ens dona la dinàmica global pel problema de valor inicial (3.1.5)-(3.1.7) quan $r_1 = r_2 = 0$.

Teorema 3.5.2 (Teorema d'estabilitat global). *Siguin $(\hat{u}_i, \hat{v}_i)$, $i = 0, 1, 2, 3$ les solucions estacionàries del problema de valor inicial (3.1.5)-(3.1.7) donades al Teorema 3.3.1. Es compleixen les següents afirmacions:*

(i) Si $s(B_{m_1})$, $s(B_{m_2}) \leq 0$ aleshores $(\hat{u}_0, \hat{v}_0)$ és asimptòticament globalment estable.

(ii) Si $s(B_{m_1}) > 0$ i $s(B_{m_2}) \leq 0$ aleshores $(\hat{u}_1, \hat{v}_1)$ és asimptòticament globalment estable.

(iii) Si $s(B_{m_1}) \leq 0$ i $s(B_{m_2}) > 0$ aleshores $(\hat{u}_2, \hat{v}_2)$ és asimptòticament globalment estable.

(iv) Si $0 < s(B_{m_1}) < \dfrac{\beta}{1+(1-\beta)^2} s(B_{m_2})$ llavors $(\hat{u}_2, \hat{v}_2)$ és asimptòticament globalment estable.

(v) Si $s(B_{m_1}) > \dfrac{\beta}{1+(1-\beta)^2} s(B_{m_2}) > 0$ llavors $(\hat{u}_3, \hat{v}_3)$ és asimptòticament globalment estable si (3.5.4) no té òrbites periòdiques. En cas contrari, tota solució amb condició inicial en l'interior del con positiu tendeix a $(\hat{u}_3, \hat{v}_3)$ o a una òrbita periòdica.

Demostració. Per provar aquest teorema utilitzem la forma de les solucions del nostre problema de valor inicial, (3.1.5)-(3.1.7). Sabem que la solució d'aquest problema amb condició inicial $(u(0), v(0)) = (\phi, \psi)$ és de la forma $u(t) = \varphi_1(t)T_1(t)\phi$ i $v(t) = \varphi_2(t)T_2(t)\psi$ on (φ_1, φ_2) és la solució de (3.5.3) i $(T_1(t), T_2(t))$ és el semigrup solució del problema lineal (3.5.1). D'altra banda hem de recordar que el comportament asimptòtic de les solucions del sistema d'equacions diferencials no autònom és el mateix que el del sistema d'equacions diferencials autònom (3.5.4) discutit al Teorema 3.5.1 (veure Teorema 2.5.5).

L'afirmació (i) és clara del Teorema 3.5.1 (i).

(ii) Per a la segona afirmació primer hem de notar que $a > 0$ ja que sinó tindríem per la Proposició 3.5.1 que $u(t) = \varphi_1(t)T_1(t)\phi \to 0$ quan $t \to \infty$ però en canvi $\hat{u} = 0$ és inestable en aquesta direcció ja que suposem $s(B_{m_1}) > 0$. En conseqüència, per la Proposició 3.5.1 i Teorema 3.5.1 tenim que $v(t) \to 0$ quan $t \to \infty$ i $u(t) \to a\dfrac{s(B_{m_1})}{a\hat{A}_1}\hat{u}_1$ quan $t \to \infty$, però com $\hat{A}_1 = s(B_{m_1})$ tenim el resultat desitjat.

(iii) En aquest cas $b > 0$ ja que sinó tindríem per la Proposició 3.5.1 que $v(t) = \varphi_2(t)T_2(t)\psi \to 0$ quan $t \to \infty$ però en canvi $\hat{v} = 0$ és inestable en aquesta direcció ja que suposem $s(B_{m_2}) > 0$. En conseqüència, per la Proposició 3.5.1 i Teorema 3.5.1 tenim que $u(t) \to 0$ quan $t \to \infty$ i $v(t) \to b\dfrac{1}{b\hat{A}_2}\dfrac{\beta^2}{1+(1-\beta)^2}s(B_{m_2})\hat{v}_2$ quan $t \to \infty$, però com $\hat{A}_2 = \dfrac{\beta^2}{1+(1-\beta)^2}s(B_{m_2})$ tenim el resultat desitjat.

(iv) En aquest cas podem suposar de manera anàloga a com s'ha suposat als apartats (ii) i (iii) que $a > 0$ i $b > 0$. Utilitzant una vegada més la Proposició 3.5.1 i Teorema 3.5.1 obtenim que $u(t) \to 0$ quan $t \to \infty$ i $v(t) \to \hat{v}_2$ quan $t \to \infty$.

(v) Una vegada més podem suposar que $a > 0$ i $b > 0$. Utilitzant la Proposició 3.5.1, el Teorema 3.5.1 i l'Observació 3.5.1 obtenim que, si el sistema (3.5.4) no té òrbites periòdiques, $u(t) \to \varphi_1^3 a\hat{u}_3 = \hat{u}_3$ quan $t \to \infty$ i $v(t) \to \varphi_2^3 b\hat{v}_3 = \hat{v}_3$ quan $t \to \infty$. $\square$

3.5.2 Cas $r_1 + r_2 > 0$.

A partir d'ara ens ocuparem del problema de valor inicial (3.1.5)-(3.1.7) quan $r_1 > 0$ o bé $r_2 > 0$. En aquest cas en concret no sabrem la forma que tenen les solucions (tal i com passava al Capítol 2) i per tant no podrem discutir la dinàmica global, només podrem donar algunes propietats de les solucions tal i com passava al Capítol 2. Tot i això tenim els següents resultats concloents.

Teorema 3.5.3. *Sigui $(u(t), v(t))$ la solució de (3.1.5)-(3.1.7) i suposem que $r_1 + r_2 > 0$. Es compleixen les següents afirmacions:*

(i) Si $s(B_{m_1}) < 0$ llavors $u(t) \longrightarrow 0$ quan $t \to \infty$.

(ii) Si $s(B_{m_2}) < 0$ llavors $v(t) \longrightarrow 0$ quan $t \to \infty$.

En particular, si $s(B_{m_1}), s(B_{m_2}) < 0$ llavors l'equilibri trivial és asimptòticament globalment estable.

Demostració. A la prova del Teorema 3.2.1 vam veure que la solució del problema de valor inicial (3.1.5)-(3.1.7), $(u(t), v(t))$, està per sota de la solució de

$$\begin{cases} \dfrac{\partial \varphi}{\partial t}(t) = B_1\varphi(t-r_1) - m_1\varphi(t), \\ \\ \dfrac{\partial \psi}{\partial t}(t) = B_2\psi(t-r_2) - m_2\psi(t), \end{cases}$$

és a dir, $0 \leq u(t) \leq \varphi(t)$ i $0 \leq v(t) \leq \psi(t)$. Però aquest és un problema lineal desacoblat i usant els resultats de l'Apèndix A es pot veure que l'estabilitat de l'equilibri trivial és independent dels retards en el temps. D'altra banda les cotes espectrals per als operadors que defineixen aquestes equacions quan el retard és zero són $s(B_{m_1})$ i $s(B_{m_2})$, respectivament. D'aquest fet obtenim el resultat desitjat. □

Corol·lari 3.5.1. *Es compleixen les següents afirmacions:*

(i) Suposem $r_2 = 0$ i $s(B_{m_1}) < 0$. Si $s(B_{m_2}) > 0$ llavors la solució tendeix globalment a l'equilibri $(0, \hat{v}_2)$.

(ii) Suposem $r_1 = 0$ i $s(B_{m_2}) < 0$. Si $s(B_{m_1}) > 0$ llavors la solució tendeix globalment a l'equilibri $(\hat{u}_1, 0)$.

Demostració. (i) Pel Teorema 3.5.3 tenim que $u(t) \to 0$ quan $t \to \infty$. D'altra banda, sabem que $v(t) = \varphi_2(t)T_2(t)\psi$ on $T_2(t)$ és el semigrup lineal associat a $(3.5.1)_2$ i $\varphi_2(t)$ és la solució de l'equació diferencial ordinària $(3.5.3)_2$ amb condició inicial $\varphi_2(0) = 1$. Recordem de la Proposició 3.5.1 que $T_2(t)\psi$ tendeix cap a $b\hat{v}_2$ quan $t \to \infty$. Per altra banda, l'equació diferencial és asimptòticament autònoma i la solució de l'equació autònoma tendeix globalment a $\dfrac{1}{b\hat{A}_2}\dfrac{\beta^2 s(B_{m_2})}{1+(1-\beta)^2} = \dfrac{1}{b}$ quan $t \to \infty$. Per tant, tenim que $v(t) = \varphi_2(t)T_2(t)\psi \to \hat{v}_2$. La prova de l'apartat (ii) és totalment anàloga a la de l'apartat (i). □

Cotes per a la solució del problema de valor inicial (3.1.5)-(3.1.7).

Tot seguit trobarem cotes per a les poblacions totals d'ambdues espècies i per a les densitats de població d'aquestes. Denotem per $P(t)$ i $Q(t)$ les poblacions totals a temps t d'un i altre tipus d'individus, és a dir,

$$P(t) = \int_{\Omega_1} u(t,x)dx \quad \text{i} \quad Q(t) = \int_{\Omega_2} v(t,x)dx.$$

Teorema 3.5.4. *La solució, $(u(t), v(t))$, del problema de valor inicial (3.1.5)-(3.1.7) està acotada a $L^1(\Omega_1) \times L^1(\Omega_2)$. A mes,*

$$\int_{\Omega_1} u(t,x)dx = P(t) \leq \max_{\theta\in[-r_1,0]}\{P(t), \frac{\alpha_1\beta_1^\infty - m_{1_\infty}}{a_{1_\infty}}\}, \tag{3.5.6}$$

i

$$\int_{\Omega_2} v(t,x)dx = Q(t) \leq \max_{\theta\in[-r_2,0]}\{Q(t), \frac{\alpha_2\beta_2^\infty - m_{2_\infty}}{a_{2_\infty}}\}. \tag{3.5.7}$$

Demostració. Notem que per a tot $P > \dfrac{\alpha_1\beta_1^\infty - m_{1_\infty}}{a_{1_\infty}}$ tenim que $\alpha_1\beta_1^\infty P < m_{1_\infty}P + a_{1_\infty}P^2$. Sigui $N = \max_{\theta\in[-r_1,0]}\{P(t), \dfrac{\alpha\beta^\infty - m_\infty}{a_\infty}\}$. Si no es compleix (3.5.6) llavors existeix $\bar{t} > 0$ tal que $P'(\bar{t}) \geq 0$, $P(\bar{t}) > N$ i $P(t) < P(\bar{t})$ per a $-r_1 \leq t \leq \bar{t}$. Així doncs, com

$$P'(t) = \int_\Omega \alpha_1\beta_1(y)u(t-r_1,y)dy - \int_\Omega m_1(x)u(t,x)dx - P(t)[A_1(t)+c(t)A_2(t)]$$

llavors,

$$\begin{aligned}
\alpha_1\beta_1^\infty P(\bar{t}) &> \alpha_1\beta_1^\infty P(\bar{t}-r_1) \geq \alpha_1\int_\Omega \beta_1(y)u(\bar{t}-r_1,y)dy \\
&\geq \int_\Omega m_1(x)u(\bar{t},x)dx + P(\bar{t})\int_\Omega a_1(x)u(\bar{t},x)dx \\
&\geq m_{1_\infty}P(\bar{t}) + a_{1_\infty}P(\bar{t})^2
\end{aligned}$$

que contradiu el fet que $P(\bar{t}) > N$. La cota per a la població mutant, (3.5.7), es prova de manera anàloga. □

Notem que la cota que dóna el teorema anterior depèn de la condició inicial.

Teorema 3.5.5. *Siguin $P(t)$ i $Q(t)$ les poblacions totals a temps t solució del problema de valor inicial (3.1.5)-(3.1.7) amb condició inicial $(\phi,\psi) \in C^+$. Considerem els següents problemes amb retard,*

$$\tilde{P}_1'(t) = \alpha_1\beta_{1_\infty}\tilde{P}_1(t-r_1) - (m_1^\infty + a_1^\infty\tilde{P}_1(t))\tilde{P}_1(t), \tag{3.5.8}$$

$$\tilde{Q}_1'(t) = \alpha_2\beta_{2_\infty}\tilde{Q}_1(t-r_2) - (m_2^\infty + a_2^\infty\tilde{Q}_1(t))\tilde{Q}_1(t), \tag{3.5.9}$$

i

$$\tilde{P}_2'(t) = \alpha_1\beta_1^\infty\tilde{P}_2(t-r_1) - (m_{1_\infty} + a_{1_\infty}\tilde{P}_2(t))\tilde{P}_2(t), \tag{3.5.10}$$

$$\tilde{Q}_2'(t) = \alpha_2\beta_2^\infty\tilde{Q}_2(t-r_2) - (m_{2_\infty} + a_{2_\infty}\tilde{Q}_2(t))\tilde{Q}_2(t). \tag{3.5.11}$$

Siguin $\tilde{P}_i(t)$ i $\tilde{Q}_i(t)$, $i = 1,2$ les solucions d'aquests sistemes d'equacions amb condició inicial (tots dos) $(\int_\Omega \phi(x)dx, \int_\Omega \psi(x)dx)$. Aleshores

$$\tilde{P}_1(t) \leq P(t) \leq \tilde{P}_2(t) \quad i \quad \tilde{Q}_1(t) \leq Q(t) \leq \tilde{Q}_2(t) \tag{3.5.12}$$

per a tot $t \geq 0$. En particular, per a tot $\epsilon > 0$ existeix $T > 0$ de manera que

$$P(t) \leq \frac{\alpha_1 \beta_1^\infty - m_{1_\infty}}{a_{1_\infty}} + \epsilon, \quad Q(t) \leq \frac{\alpha_2 \beta_2^\infty - m_{2_\infty}}{a_{2_\infty}} + \epsilon. \tag{3.5.13}$$

per a tot $t \geq T$.

Demostració. Notem que

$$\begin{aligned} P'(t) - \tilde{P}_2'(t) &= \alpha_1 \int_\Omega \beta_1(y) u(t-r_1, y) dy - \int_\Omega m_1(y) u(t,y) dy \\ &-P(t)[A_1(t) + c(t) A_2(t)] \\ &-[\alpha_1 \beta_1^\infty \tilde{P}_2(t-r_1) - (m_{1_\infty} + a_{1_\infty} \tilde{P}(t)) \tilde{P}_2(t)] \\ &\leq \alpha_1 \beta_1^\infty (P(t-r_1) - \tilde{P}_2(t-r)) \\ &-(m_{1_\infty} + a_{1_\infty} P(t) + a_{1_\infty} \tilde{P}_2(t))(P(t) - \tilde{P}_2(t)). \end{aligned} \tag{3.5.14}$$

Suposem que no es compleix que $P(t) \leq \tilde{P}_2(t)$. Aleshores existeixen $\bar{t} > 0$ i $\epsilon > 0$ (tan petit com vulguem) de manera que $P'(\bar{t}) - \tilde{P}_2'(\bar{t}) \geq 0$, $P(\bar{t}) - \tilde{P}_2(\bar{t}) = \epsilon$ i $P(\bar{t}-r) - \tilde{P}_2(\bar{t}-r) \leq 0$ la qual cosa contradiu (3.5.14). De forma anàloga podem provar que $Q(t) \leq \tilde{Q}_2(t)$ per a tot $t \geq 0$, i també que $P(t) \geq \tilde{P}_2(t)$, $Q(t) \geq \tilde{Q}_2(t)$.

L'afirmació (3.5.13) s'obté veient que

$$\tilde{P}(t) \to \frac{\alpha_1 \beta_1^\infty - m_{1_\infty}}{a_{1_\infty}}, \quad \tilde{Q}(t) \to \frac{\alpha_2 \beta_2^\infty - m_{2_\infty}}{a_{2_\infty}},$$

quan $t \to \infty$ (veure Observació 2.5.1 per als detalls). □

Cal notar que del Teorema 3.5.5 també es dedueix que si les taxes de creixement (tant de fertilitat com de mortalitat) són constants llavors les poblacions totals de d'individus ancestrals i mutants tendeixen a les poblacions d'equilibri.

Teorema 3.5.6. *Sigui $(u(t), v(t))$ la solució del problema de valor inicial (3.1.5)-(3.1.7). Es compleixen les següents afirmacions:*

(i) Si $\epsilon_1 \in (0,1]$ satisfà

$$\sup\{(1-\epsilon_1)\alpha_1 \beta_1(x) - m_1(x)\} < 0, \tag{3.5.15}$$

llavors per a tot $\delta_1 > 0$ existeixen constants $T > 0$ i $\delta > 0$ de manera que

$$u(t) \leq \epsilon_1 \|k_1\|_\infty \frac{\lambda_1 + \delta}{m_1 - (1-\epsilon_1)\alpha_1 \beta_1} + \delta_1, \quad \forall t \geq T, \tag{3.5.16}$$

on $\lambda_1 = (\alpha_1\beta_1^\infty - m_{1_\infty})/a_{1_\infty}$.

(ii) Si $\epsilon_2 > 0$ *satisfà*

$$\sup\{(1-\epsilon_2)\alpha_2\beta_2(x) - m_2(x)\} < 0, \tag{3.5.17}$$

llavors per a tot $\delta_1 > 0$ *existeixen constants* $T > 0$ *i* $\delta > 0$ *de manera que*

$$v(t) \leq \epsilon_2 \|k_2\|_\infty \frac{\lambda_2 + \delta}{m_2 - (1-\epsilon_2)\alpha_2\beta_2} + \delta_1, \quad \forall t \geq T, \tag{3.5.18}$$

on $\lambda_2 = (\alpha_2\beta_2^\infty - m_{2_\infty})/a_{2_\infty}$.

Demostració. Només provarem la primera afirmació, la segona es provarà de forma totalment anàloga.

Pel Teorema 3.5.5 existeixen constants $T_1 > 0$ i $\delta > 0$ (independents de la condició inicial) de manera que

$$\epsilon_1\|k_1\|_\infty(\lambda_1 + \delta) - \epsilon_1 K_1 u(t - r_1) \geq 0 \tag{3.5.19}$$

per a tot $t \geq T_1$.

Considerem ara el següent problema de valor inicial

$$\frac{\partial \varphi}{\partial t}(t) = (1-\epsilon_1)\alpha_1\beta_1\varphi(t - r_1) + \epsilon_1\|k\|_\infty(\lambda_1 + \delta) - m_1\varphi(t),$$

amb condició inicial $\varphi_{T_1} = u_{T_1} \in C^+$. La solució d'aquesta equació genera un semifux eventualment fortament monòton (veure Apèndix B) i en conseqüència

$$\varphi(t) \to \frac{\epsilon_1\|k_1\|\infty(\lambda_1 + \delta)}{m_1(x) - (1-\epsilon_1)\alpha_1\beta_1(x)}$$

quan $t \to \infty$ (independentment de la condició inicial, u_{T_1}).

Considerem $w(t) = \varphi(t) - u(t)$ que satisfà la següent equació

$$\begin{cases} \dfrac{\partial w}{\partial t}(t) = (1-\epsilon_1)\alpha_1\beta_1 w(t - r_1) - m_1 w(t) + \epsilon_1\|k_1\|_\infty(\lambda_1 + \delta) \\ \qquad\qquad -\epsilon_1 K_1 u(t - r_1) + (A_1(t) + c(t)A_2(t))u(t), \\ \\ w_{T_1} = 0. \end{cases}$$

Aleshores, pel Teorema A.2.2 obtenim que $w(t) = \varphi(t) - u(t) \geq 0$ per a tot $t \geq T_1$. Per tant, existeix $T > T_1$ de manera que

$$0 \leq u(t,x) \leq \epsilon_1\|k_1\|_\infty \frac{\lambda_1 + \delta}{m_1(x) - (1-\epsilon_1)\alpha_1\beta_1(x)} + \delta_1,$$

per a tot $t \geq T$, $\delta_1 > 0$. $\square$

Com a conseqüència immediata d'aquest teorema s'obté l'existència d'un atractor global a C (en les hipòtesis del teorema). D'altra banda, cal dir també que el Teorema 3.5.5 prova l'existència d'un atractor global a $L^1([-r_1, 0], X_1) \times L^1([-r_2, 0], X_2)$ sense cap hipòtesis adicional.

3.6 Conclusions.

Com al Capítol 2, hem introduït un sistema d'equacions modelant l'evolució d'una població formada per dos tipus d'individus: els individus ancestrals i els mutants. Hem suposat que aquests estaven caracteritzats per una col·lecció de característiques fenotípiques objecte de mutació hereditària.

Una vegada introduït el model, hem passat a veure que estava ben posat, és a dir, hem provat existència i unicitat global de solucions així com la seva positivitat. Després hem passat a trobar les solucions estacionàries i estudiar la seva estabilitat local. Hem vist que en determinades condicions només existeix l'equilibri trivial, $(0, 0)$, que resulta ser asimptòticament globalment estable. Una altra possibilitat és que n'existeixin dos, el trivial que és inestable i un de la forma $(\hat{u}_1, 0)$ que en aquest cas és estable. També pot succeir que existeixin l'equilibri trivial que és inestable i un altre de la forma $(0, \hat{v}_2)$ que és estable. Pot passar que n'existeixin tres, $(0, 0)$, $(\hat{u}_1, 0)$ que són inestables i $(0, \hat{v}_2)$ que és estable. Finalment, la última possibilitat és que existeixin quatre equilibris, tres a la frontera del con positiu que són inestables, i un altre a l'interior del con positiu que és asimptòticament estable.

Finalment estudiem alguns aspectes de la dinàmica global. Donem el comportament asimptòtic de les solucions pel cas sense retard i provem l'existència d'un atractor global per al cas general.

Capítol 4

Sistema presa depredador.

A l'introducció del Capítol 3 vam comentar que hi podien haver al menys tres tipus d'interacció entre individus de dues espècies diferents: competència, presa-depredador i mutualisme. En aquest capítol ens centrarem en el segons tipus d'interacció, és a dir, considerarem dues espècies que interaccionen com a presa-depredador.

Un dels primers models matemàtics que es van donar per a una població d'aquest estil, on hi havia dos tipus d'individus, preses i depredadors, el va fer Volterra. El problema es va plantejar a principis de segle, durant la Primera Guerra Mundial. La població de selacis del Mediterrani va créixer espectacularment. D'Ancona, un biòleg italià, va argumentar que era degut a que la pesca havia disminuït i per tant els depredadors tenien més aliment i es reproduïen més ràpidament i amb més èxit. Però també la població de peixos comestibles (les preses) va augmentar. D'Ancona argumentà que si els nivells de pesca són baixos llavors la població de selacis augmenta, però no explicà perquè un nivell baix de pesca resulta més beneficiós per als depredadors que per a les preses. D'Ancona després d'haver esgotat totes les possibles explicacions biològiques es va dirigir al famós matemàtic, també italià, Vito Volterra. Li va plantejar el problema i Volterra el va plantejar matemàticament de la següent forma: va separar les poblacions a temps t de preses, $x(t)$, i depredadors, $y(t)$, i va argumentar:

- Com entre els peixos comestibles no hi ha una gran competència pel menjar, ja que aquest és molt abundant i la població de peixos no és molt densa, hom pot suposar que la població de peixos comestibles, en absència de selacis, creixerà d'acord amb la llei maltusiana, és a dir, $\dot{x} = ax$, per a una determinada constant positiva a. A més és natural suposar que el nombre de contactes per unitat de temps entre preses i depredadors és proporcional al nombre de preses i al de depredadors, bxy, per a una constant positiva b. Així doncs, l'equació que regirà la dinàmica de les preses serà $\dot{x} = ax - bxy$.

D'altra banda, els depredadors tenen una taxa de mortalitat proporcional al nombre de depredadors, $-cy$. La seva taxa de creixement es pot suposar proporcional al nombre de depredadors, y, i al suministre d'aliment, x, en aquell instant de temps, dxy. Així doncs, Volterra va plantejar el següent sistema d'equacions diferencials ordinàries

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{x} = (a - by)x, \\ \\ \dot{y} = (-c + dx)y. \end{array} \right. \tag{4.0.1}$$

Aquest model descriu la interacció entre els selacis i els peixos comestibles sense que hi hagi pesca. Fent l'estudi d'aquest model s'arriba a veure que baixos nivells de pesca són dolents per a la població de peixos comestibles, a causa dels depredadors, en contra del que un tendiria a pensar.

A partir d'aquest model se n'han fet molts altres per a una població formada per dues espècies interaccionant com a presa-depredador. Per exemple un altre model semblant, però on se suposa que existeix una competència entre els individus de la mateixa espècie (competència intraespecífica) vindria donat per

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{x} = (a - by)x - ex^2, \\ \\ \dot{y} = (-c + dx)y - fy^2 \end{array} \right. \tag{4.0.2}$$

on e i f són constants positives.

Aquests són els models més senzills que podem trobar per a una població d'aquest estil. També hi ha models d'equacions amb retard en el temps (veure per exemple [9]) i d'equacions en derivades parcials, és a dir, models on les preses o els depredadors estan caracteritzats per alguna variable externa com ara l'espai o bé interna (veure per exemple [17]). Nosaltres donarem un model per a una població d'aquest tipus seguint l'esperit dels capítols anteriors.

Notem que als models (4.0.1) i (4.0.2) se suposava que totes les preses eren iguals i que tots els depredadors també ho eren. Al llarg d'aquest treball hem dit més d'una vegada que tots els individus pateixen constantment canvis o mutacions, i al conjunt de variables que pateixen aquests canvis les hem anomenat variables evolutives. És natural pensar que la selecció natural és farà visible en una població que estigui sotmesa a un determinat "perill d'extinció" (en aquest cas l'evolució serà més ràpida). Per aquest motiu en aquest capítol centrarem la nostra atenció en la població de preses.

Aleshores a l'igual que en qualsevol model, considerarem les poblacions de preses i depredadors com a poblacions diferents. Però de la població de preses considerarem un conjunt de variables evolutives rellevants per a la supervivència d'aquestes i que denotarem per $x \in \Omega = [0,1]^n$. En aquest cas, com són preses, alguna d'aquestes característiques possiblement tindrà a veure amb els depredadors. Per exemple, podria ser el color o l'agilitat de les preses.

Pel que fa a la població de depredadors suposarem que no hi ha cap característica important, ja que lo més important per aquesta és el nombre de preses que hi ha, i aquest terme ja sortirà a les equacions (d'alguna manera estem pressuposant que l'espècie depredadora evoluciona lentament).

Un podria pensar per exemple en una població de preses on hi hagi una interacció deguda a la selecció sexual. Podríem prendre per exemple com característica més important el color; en algunes espècies els mascles tenen colors molt cridaners tot i que això provoca que els seus depredadors els vegin millor. Aquest fet és conseqüència de que les femelles es reprodueixen amb els que tenen un color més cridaner. Un altre exemple serien els animals que tenen grans cornamentes i que únicament les utilitzen per demostrar quin dels mascles és el més fort i així tenir opció a escollir totes les femelles que aquest individu vulgui. Aquesta cornamenta, a la majoria dels casos no els servirà per protegir-se dels depredadors, tot el contrari, més aviat els destorba per escapar d'aquests.

Un exemple d'aquest estil que reflecteix la situació que volem modelar en aquest capítol és el de les arnes. Una població d'aquestes, freqüent als troncs dels roures a les rodalies de Birmigham és un exemple de plasticitat del fenotip enfront del medi. La població original de les arnes és blanca tacada, de forma que es confon molt bé amb el tronc de l'arbre i són pràcticament impossibles de reconèixer pels ocells insectívors, els seus depredadors naturals. En el seu genotip hi ha la possibilitat que la coloració de l'arna sigui negra, i una part molt petita de la població neix d'aquest color. Evidentment són reconegudes ràpidament i eliminades pels seus depredadors, i les seves oportunitats reproductores són mínimes. Aquesta proporció fenotípica d'arnes blanques i negres ha romàs així durant generacions. La contaminació industrial va produir un enfosquiment del tronc dels arbres. Com a conseqüència, ara, les arnes negres passen desapercebudes, i les blanques són visibles. El resultat ha estat la inversió de la proporció entre les arnes d'un i altre color. No hi ha hagut evolució, però sí adaptació dels fenotíps a partir d'un genotip de l'espècie.

4.1 Model.

Considerem doncs, una població formada per dos tipus d'individus: preses i depredadors. Suposem que la població de preses està estructurada per una col·lecció de variables evolutives, $x \in \Omega = [0,1]^n$ i denotem la densitat d'aquesta població a temps t per $u(t,x)$. D'altra banda suposem que tots els depredadors són iguals, és a dir, no estan caracteritzats per cap variable interna, i denotem per $v(t)$ a la població total de depredadors a temps t.

Recordem que l'objectiu primordial d'aquesta memòria és millorar els diferents models que introdueixen Calsina i Perelló a [17]. Al Capítol 2 hem modificat el primer dels models que s'introdueixen en aquest treball. Al Capítol 3 ho hem fet amb el segon model. Finalment en aquest capítol modificarem l'últim model que es dóna a [17]. Per a una població formada per preses i depredadors Calsina i Perelló proposen el següent model,

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t}(t,x) = \left(x - \displaystyle\int_0^1 u(t,x)dx\right) u(t,x) - \gamma(x)u(t,x)v(t) + d_1 \dfrac{\partial^2 u}{\partial x^2}(t,x), \\ \\ v'(t) = (-m + \displaystyle\int_0^1 u(t,x)dx)v(t), \end{cases} \tag{4.1.1}$$

on $\gamma \in \mathcal{C}([0,1])$ ens informa de la vulnerabilitat de les preses segons sigui la seva característica i m és la mortalitat natural dels depredadors.

A la primera equació, els termes

$$xu(t,x) + d_1 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}(t,x),$$

corresponen als naixements de les preses. La primera part, a la reproducció fidel, i la segona part a les mutacions. El terme $-u(t,x)\int_0^1 u(t,x)dx$ fa referència a la mortalitat per competència entre preses. Finalment, es suposa que la mortalitat deguda als depredadors és proporcional a la població de depredadors i a la densitat de preses, $-\gamma uv$. Notem que al considerar γ depenent de la característica evolutiva estem suposant que algunes preses són més vulnerables que altres.

A la segona equació de (4.1.1), el primer terme, $-mv$, fa referència a la mortalitat natural. D'altra banda, es suposa que el creixement dels depredadors és proporcional a la població de preses i a la població de depredadors,

$$v(t) \int_0^1 u(t,x)dx.$$

Al model (4.1.1) podem destacar els inconvenients que tenia el model (2.1.1). Per exemple, tindrem que les característiques de les preses s'escampen instantàniament, o bé, que haurem de considerar una condició de frontera artificial. D'altra banda, es suposa que totes les preses són igual d'aptes a l'hora de trobar aliment. Aquests inconvenients seran solucionats tal i com vam solucionar els del model (2.1.1) al Capítol 2. A part d'aquests inconvenients del model (4.1.1), cal destacar-ne algun més:

1. Al model (4.1.1) se suposa que la població de preses decreixerà depenent de quina sigui la seva vulnerabilitat, en canvi se suposa que la població de depredadors creixerà sense dependre d'aquesta vulnerabilitat. És obvi que si hi ha moltes preses vulnerables el nivell de captura d'aquestes serà més gran que si aquestes fossin poc vulnerables. En aquest segon cas la població de depredadors moriria de fam.

2. Un altre inconvenient d'aquest model, potser no tant important, és que no donem la possibilitat que hi hagi competència entre els depredadors. És natural pensar que no hi ha competència interna quan hi ha suficient aliment per a tot individu. Però en aquest cas l'aliment dels depredadors són les preses, i en conseqüència si en un moment donat hi han poques preses i molts depredadors és d'esperar que hi hagi una competència per a aquestes preses.

En base a aquestes observacions, el model que proposem en aquest capítol és el següent,

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t}(t) & = (1-\epsilon)\alpha\beta u(t-r) + \epsilon \displaystyle\int_\Omega \alpha\beta(y)p(x,y)u(t-r,y)dy \\ & \quad -[m_1 + \displaystyle\int_\Omega a(x)u(t,x)dx + \gamma v(t)]u(t), \\ v'(t) & = [\tau \displaystyle\int_\Omega \gamma(x)u(t,x)dx - m_2 - bv(t)]v(t). \end{cases} \tag{4.1.2}$$

Discutim primer els paràmetres que apareixen a la primera equació. r és el temps mig que triga una presa des del moment que neix fins que es pot reproduir; ϵ és la taxa de mutació de les preses; α és la probabilitat que una presa sobrevisqui les r primeres unitats de temps; $\beta = \beta(x)$ és la taxa de fertilitat de les preses; $p(x,y)$ és la densitat de probabilitat que ens informa de quina és la probabilitat que una presa mutant de característica y deixi com a descendent un individu de característica x; $m_1 = m_1(x)$ és la taxa de mortalitat natural de la població de preses; $a(x)$ és una funció que ens dóna la mortalitat per competència d'una presa de característica x; $\gamma(x)$ juga el mateix paper que jugava a (4.1.1), és a dir, ens diu quina és la vulnerabilitat d'una presa de característica x.

En quant a la segona equació, τ ens informa del grau en què els depredadors aprofiten els recursos existents (i.e., les preses); m_2 és la taxa de mortatilitat natural dels depredadors; i finalment, b és una constant que mesura la competència intraespecífica dels depredadors.

Observació 4.1.1. *Notem que a part de les manques que hem comentat al principi, al model (4.1.2) es dóna la possibilitat que els depredadors competeixin per les preses. En aquest cas l'aliment dels depredadors són les preses, i en conseqüència, si en un moment donat hi ha poques preses i molts depredadors és d'esperar que hi hagi una competència per a aquestes preses. D'altra banda hem suposat que la taxa de creixement dels depredadors és*

$$\tau(\int_\Omega \gamma(x)u(t,x)dx)v(t).$$

D'aquesta manera estem dient que si la vulnerabilitat de les preses és molt petita, llavors el creixement dels depredadors serà més petit que si la vulnerabilitat de les preses és més gran. Aquesta consideració no es tenia al model (4.1.1). Tot i que veurem que aquesta suposició ens dóna alguns problemes a l'hora de trobar les solucions estacionàries, sembla molt més adequat considerar-la.

A continuació introduïm alguna notació i les hipòtesis que es consideraran a la resta del capítol.

Notació 4.1.1. *Considerem els espais de Banach $X_1 = \mathcal{C}(\Omega)$ i $C_1 = \mathcal{C}([-r,0], X_1)$ dotats de la norma del suprem. Siguin $X = X_1 \times \mathbb{R}$ i $C = C_1 \times \mathbb{R}$. Denotem per X^+ i C^+ els seus cons positius, respectivament. Per una altra banda, donat un nucli integral $k \in \mathcal{C}(\Omega \times \Omega)$ definim el següent operador integral*

$$K : X \longrightarrow X, \quad \phi \longmapsto \int_\Omega k(\cdot, y)\phi(y)dy. \tag{4.1.3}$$

Hipòtesis:

(H1) Suposem que $\epsilon, \alpha \in (0,1]$ i $\tau, b, m_2 \geq 0$.

(H2) Suposem que β, m_1, a i γ són funcions contínues i estrictament positives a Ω.

(H3) Suposem que $p : \Omega \times \Omega \to \mathbb{R}^+$ és una funció contínua satisfent,

$$\int_\Omega p(x,y)dy = 1, \ \forall x \in \Omega \quad \left(\text{i} \int_\Omega p(x,y)dx = 1, \ \forall y \in \Omega \right).$$

(H4) Suposem que existeix $\sigma > 0$ de manera que $p(x,y) > 0$ quan $\max\{|x_1 - y_1|, \cdots, |x_n - y_n|\} < \sigma$ on $x = (x_1, \cdots, x_n)$, $y = (y_1, \cdots, y_n)$.

L'esquema del capítol serà molt semblant al del Capítol 2. A la secció 4.2 s'estudia el problema de valor inicial (4.1.2), és a dir, s'estudia existència i unicitat global de solucions així com la positivitat d'aquestes. A la secció 4.3 passem a estudiar l'existència de solucions estacionàries i a la secció 4.4 la seva estabilitat (local). A la secció 4.5 s'estudien alguns aspectes de la dinàmica global del problema en qüestió i a la secció 4.6 s'estudien les estratègies evolutivament estables associades a (4.1.2).

4.2 Existència i unicitat de solucions.

En aquesta secció, a diferència dels Capítols 2 i 3, no considerarem per separat els casos amb i sense retard, ja que per al model sense retard 4.1.2 ($r = 0$) no es compleix que la solució del problema no lineal sigui el producte d'una funció escalar per la solució del problema lineal associat a aquest. Aquesta situació només es dóna en el cas especial en què γ és constant. Així doncs, provarem existència i unicitat local, així com positivitat, i després veurem que la solució està definida per a tot temps veient que aquesta està acotada.

Primer de tot introduïm alguna notació per tal de provar existència i unicitat local de solucions. Podem reescriure el problema de valor inicial (4.1.2) com

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t} = Bu(t-r) - m_1 u - f_1(u,v), \\ \\ v' = -m_2 v + f_2(u,v), \end{cases} \tag{4.2.1}$$

on

$$B : X \to X, \quad \phi \longmapsto (1-\epsilon)\alpha\beta\phi + \epsilon K\phi,$$

$$\begin{aligned} f_1 : X \times \mathbb{R} \longrightarrow X, \quad (\phi, v) \longmapsto \left(\int_\Omega a(x)\phi(x)dx + \gamma v \right) \phi, \\ f_2 : X \times \mathbb{R} \longrightarrow \mathbb{R}, \quad (\phi, v) \longmapsto \left(\tau \int_\Omega \gamma(x)\phi(x)dx - bv \right) v, \end{aligned} \tag{4.2.2}$$

i K és l'operador integral definit per (4.1.3).

L'existència i unicitat local de solucions així com la seva positivitat es dedueix directament del Teorema A.2.2. D'altra banda, per provar l'existència global haurem de veure, com sempre, que la solució està acotada per dalt (i per sota) per una funció que depèn de t, deduint així pel Teorema A.2.2 que l'interval maximal d'existència de solucions és $[0,\infty)$. Per a aquesta tasca utilitzem el Lema de Gronwall.

Lema 4.2.1 (de Gronwall). *Siguin $\varphi(t), \psi(t) \geq 0$ i $\nu(t) > 0$ funcions contínues. Si es satisfà*

$$\varphi(t) \leq \psi(t) + \int_0^t \nu(s)\varphi(s)ds,$$

llavors es compleix

$$\varphi(t) \leq \psi(t) + \int_0^t \nu(s)\psi(s)exp[\int_s^t \nu(\tau)d\tau]ds.$$

Teorema 4.2.1 (Existència, unicitat i positivitat). *Si $(\phi, v_0) \in C^+$ aleshores existeix una única solució global del problema de valor inicial (4.1.2) amb condició inicial (ϕ, v_0) a $t = 0$. A més aquesta solució està continguda al con positiu per a tot $t \geq 0$.*

Demostració. Ja coneixem l'existència i unicitat de solucions en un interval maximal, $[0, T_{max})$. A més, sabem que la solució està continguda en el con positiu en aquest interval maximal. Així dons, resta veure que $T_{max} = +\infty$.

Sigui $\varphi(t)$ la solució del problema lineal següent,

$$\begin{cases} \dfrac{\partial \varphi}{\partial t}(t) = B\varphi(t-r) - m_1\varphi(t), \\ \\ \varphi_0 = \phi. \end{cases}$$

Si definim el semigrup $T(t)\phi = v_t$, és ben conegut que aquest és un semigrup fortament continu en C i en conseqüència existeixen constants $M \geq 1$ i $\omega \in \mathbb{R}$ de manera que $\|T(t)\| \leq Me^{\omega t}$.

Considerem ara $w(t) = \varphi(t) - u(t)$ satisfent

$$\begin{cases} \dfrac{\partial w}{\partial t}(t) = Bw(t-r) - m_1 w(t) + \left(\displaystyle\int_\Omega a(x)u(t,x) + \gamma v(t)\right) u(t), \\ \\ \varphi_0 = \phi. \end{cases}$$

Una vegada més, el Teorema A.2.2 ens garanteix existència, unicitat i positivitat en un interval maximal de solució. Però de la positivitat deduïm que $0 \leq u(t) \leq \varphi(t) \leq Me^{\omega t}$. Així doncs, $T_{max} = +\infty$ sempre i quan $v(t)$ existeixi per a tot t. Això és el que veurem a continuació.

Veiem doncs que $v(t)$ també està acotada. Per la fórmula de variació de les constants, la segona component de la solució de (4.1.2) compleix l'equació,

$$e^{m_2 t} v(t) = v_0 + \int_0^t e^{m_2 s}(v(s)\tau \int_\Omega \gamma(x)u(t,x)dx)ds - b\int_0^t e^{m_2 s} v(s)^2 ds.$$

En particular se satisfà la següent desigualtat,

$$e^{m_2 t} v(t) \le v_0 + \int_0^t e^{m_2 s}(v(s)\tau \int_\Omega \gamma(x)u(t,x)dx)ds.$$

Prenent $\varphi(t) = e^{m_2 t} v(t)$, $\psi(t) = v_0$ i $\nu(t) = \tau \int_\Omega \gamma(x)u(t,x)dx$ al Lema de Gronwall obtenim que

$$v(t) \le v_0(1 + \int_0^t \{\nu(s)\exp[\int_s^t \nu(\rho)d\rho]\}ds)e^{-m_2 t}.$$

□

4.3 Existència de solucions estacionàries.

En aquesta secció ens centrarem en trobar les solucions estacionàries del problema de valor inicial (4.1.2). Una vegada més hem de remarcar l'importància d'aquestes solucions, invariants respecte del temps. Aquestes solucions són clares candidates al comportament asimptòtic de qualsevol solució. En aquest cas, les solucions estacionàries hauran de complir el següent sistema d'equacions,

$$\begin{cases} Bu - m_1 u - (\int_\Omega a(x)u(x)dx + v\gamma(x))u(x) = 0, \\ \\ (\tau \int_\Omega \gamma(x)u(x)dx - m_2 - bv)v = 0, \end{cases} \tag{4.3.1}$$

on $B\phi = (1-\epsilon)\alpha\beta\phi + \epsilon K\phi$ i K és l'operador integral definit a (4.1.3). Definim el següent operador

$$B_{m_1,v} : X \longrightarrow X, \quad \phi \longmapsto B\phi - m_1\phi - v\gamma\phi. \tag{4.3.2}$$

En aquesta notació, la primera component d'una solució estacionària serà una funció pròpia de $B_{m_1,v}$ per a alguna v. Així doncs, la primera cosa que hem de fer és conèixer alguna propietat sobre les funcions pròpies de $B_{m_1,v}$.

A continuació donem un resultat que ens dóna aquesta informació i la demostració del qual és idèntica a la de la Proposició 2.3.6.

Proposició 4.3.1. *Sigui $B_{m_1,v}$ l'operador definit per (4.3.2) i $A_v := a_v I := [(1-\epsilon)\alpha\beta - m_1 - \gamma v]I$. Si $s(B_{m_1,v}) > s(A_v) = \max_\Omega\{(1-\epsilon)\alpha\beta - m_1 - \gamma v\}$ aleshores $B_{m_1,v}$ és generador d'un semigrup irreductible i $s(B_{m_1,v})$ és un valor propi dominant algebraicament simple. A més, $s(B_{m_1,v})$ és l'únic valor propi que admet una funció pròpia positiva.*

La següent proposició ens dirà com és $s(B_{m_1,v})$ com a funció de v.

Proposició 4.3.2. *Suposem que $s(B_{m_1,v}) > s(A_v) = \max_\Omega\{(1-\epsilon)\alpha\beta - m_1 - \gamma v\}$. Si $s(B_{m_1,v})$ el valor propi dominant de $B_{m_1,v}$ aleshores $s(B_{m_1,v})$és una funció decreixent de v i $s(B_{m_1,v}) \to -\infty$ quan $v \to \infty$.*

Demostració. Sigui φ_v la funció pròpia de $B_{m_1,v}$ continguda al con positiu i de valor propi $s(B_{m_1,v})$, i suposem-la normalitzada de manera que

$$\int_\Omega \gamma(x)\varphi_v(x)dx = 1.$$

Veiem que $s(B_{m_1,v})$ és decreixent gràcies a la caracterització que dóna la Proposició 2.3.1. Sigui $v_1 < v_2$ i ϕ_{v_1}, ϕ_{v_2} les funcions pròpies de B_{m_1,v_1} i B_{m_1,v_2} de valors propis $s(B_{m_1,v_1})$ i $s(B_{m_1,v_2})$, respectivament. Per l'afirmació (2.3.4) de la Proposició 2.3.1 tenim que $s(B_{m_1,v_1}) > s(B_{m_1,v_2})$, ja que

$$B_{m_1,v_2}\phi_{v_1} = B_{m_1}\phi_{v_1} - v_2\gamma\phi_{v_1} < B_{m_1}\phi_{v_1} - v_1\gamma\phi_{v_1} = s(B_{m_1,v_1})\phi_{v_1}.$$

Veiem ara l'última afirmació de la proposició. Sigui

$$m_0 = \min_{x\in\Omega}\{m_1(x)\} > 0, \quad \gamma_0 = \min_{x\in\Omega}\{\gamma(x)\} > 0.$$

Com

$$1 = \int_\Omega \gamma(x)\varphi_v(x)dx \geq \gamma_0 \int_\Omega \varphi_v(x)dx,$$

obtenim que

$$\int_\Omega \varphi_v(x)dx \leq \gamma_0^{-1}.$$

Per altra banda,

$$\frac{\displaystyle\int_\Omega (B\varphi_v)(x)dx - \int_\Omega m_1(x)\varphi_v(x)dx - v}{\displaystyle\int_\Omega \varphi_v(y)dy} = s(B_{m_1,v})$$

$$\leq \alpha\|\beta\|_\infty - m_0 - \frac{v}{\displaystyle\int_\Omega \varphi_v(x)dx} \leq \alpha\|\beta\|_\infty - m_0 - \gamma_0 v.$$

Fent $v \to +\infty$ a la desigualtat anterior finalitzem la prova de la proposició.
$\square$

Ara ja estem en condicions de provar el teorema que ens donarà existència de solucions estacionàries.

Teorema 4.3.1. *Suposem que* $s(B_{m_1,v}) > s(A_v) = \max_\Omega\{(1-\epsilon)\alpha\beta - m_1 - \gamma v\}$*. Tenim les següents possibilitats:*

(i) Si $s(B_{m_1,0}) \le 0$ *llavors* $(0,0)$ *és l'única solució estacionària continguda al con positiu.*

(ii) Si $s(B_{m_1,0}) > 0$ *llavors existeix una solució a la frontera del con positiu donada per* $(\frac{s(B_{m_1,0})}{\int_\Omega a(x)\varphi_1(x)dx}\varphi_1, 0)$ *on* φ_1 *és l'única funció pròpia positiva de* $B_{m_1,0}$ *de valor propi* $s(B_{m_1,0})$*. A més tenim que les solucions estacionàries contingudes a l'interior del con positiu venen donades per* $(\hat{u},\hat{v})$ *on* $\hat{v}$ *és solució de*

$$\begin{aligned} &\tau\frac{\displaystyle\int_\Omega \gamma(x)\varphi_{\hat{v}}(x)dx}{\displaystyle\int_\Omega \varphi_{\hat{v}}(x)dx}s(B_{m_1,\hat{v}}) = b\hat{v} + m_2, \\ &\hat{u}(x) = \frac{s(B_{m_1,\hat{v}})}{\displaystyle\int_\Omega a(x)\varphi_{\hat{v}}(x)dx}\varphi_{\hat{v}}(x). \end{aligned} \tag{4.3.3}$$

i $\varphi_{\hat{v}}$ *és l'única funció pròpia de* $B_{m_1,\hat{v}}$ *continguda al con positiu. En particular, si* $\tau\gamma_0 s(B_{m_1,0}) > m_2$ *llavors existeix (almenys) una solució estacionària continguda a l'interior del con positiu (veure Figura 4.3.1.).*

Demostració. Del sistema d'equacions (4.3.1) i de la Proposició 4.3.2 es dedueix fàcilment que si $s(B_{m_1,0}) \le 0$ llavors $(0,0)$ és l'única solució estacionària continguda al con positiu.

Si $s(B_{m_1,0}) > 0$ llavors existeix una única solució estacionària continguda a la frontera del con positiu i donada per $(\varphi_1, 0)$, on φ_1 és la única funció pròpia positiva de $s(B_{m_1,0})$ satisfent

$$\int_\Omega a(x)\varphi_1(x)dx = s(B_{m_1,0}).$$

D'altra banda, les solucions estacionàries contingudes a l'interior del con

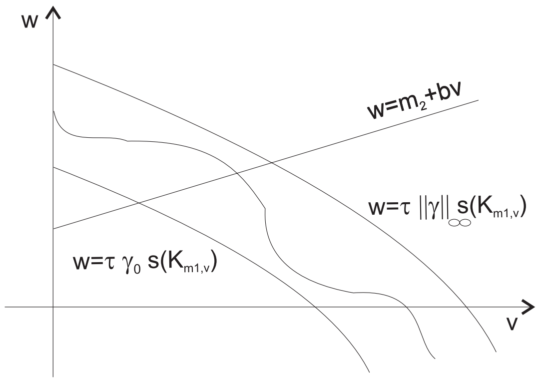


Figura 4.3.1: Gràfic de les funcions que apareixen al Teorema 4.3.1 (ii).

positiu han de complir les següents equacions,

$$\begin{cases} s(B_{m_1,v}) = \displaystyle\int_\Omega a(x)u(x)dx, \\ \\ \tau \displaystyle\int_\Omega \gamma(x)u(x)dx - bv - m_2 = 0, \end{cases}$$

En conseqüència,

$$u(x) = \frac{s(B_{m_1,v})}{\int_\Omega a(x)\varphi_v(x)dx}\varphi_v(x),$$

on φ_v és l'única funció pròpia de $B_{m_1,v}$ continguda al con positiu (i de valor propi $s(B_{m_1,v})$). Per tant, la segona component de la solució estacionària ha de complir,

$$\tau\frac{\displaystyle\int_\Omega \gamma(x)\varphi_v(x)dx}{\displaystyle\int_\Omega \varphi_v(x)dx}s(B_{m_1,v}) = bv + m_2.$$

Tindrem tantes solucions estacionàries diferents com solucions diferents tingui l'equació anterior en v. Així doncs (u, v) és una solució estacionària continguda al con positiu si v és solució de $(4.3.3)_1$ i u satisfà $(4.3.3)_2$. Notem que

$$\gamma_0 s(B_{m_1,v}) \leq \tau\frac{\displaystyle\int_\Omega \gamma(x)\varphi_v(x)dx}{\displaystyle\int_\Omega \varphi_v(x)dx}s(B_{m_1,v}) \leq \tau\|\gamma\|_\infty s(B_{m_1,v}).$$

Utilitzant aquestes desigualtats junt amb la Proposició 4.3.2 provem la darrera afirmació del teorema (veure Figura 4.3.1.). $\square$

Observació 4.3.1. *Cal observar que podria existir més d'un equilibri contingut a l'interior del con positiu. Per tant, tenim garantida l'existència d'un equilibri contingut a l'interior del con positiu si* $\tau\gamma_0 s(B_{m_1,0}) > m_2$ *però no la unicitat. Si puguessim veure que la funció de* v *que apareix a la banda esquerra de l'igualtat* $(4.3.3)_1$ *és decreixent tindríem també la unicitat. Això és el que passa per exemple, si* γ *és constant.*

4.3.1 Cas γ constant.

A continuació passem a estudiar el cas particular en que la vulnerabilitat de la presa no depèn de les característiques evolutives, és a dir, $\gamma(x)$ és una funció constant igual a γ. En aquest cas, el següent teorema ens dóna l'existència i unicitat de solucions estacionàries contingudes a l'interior del con positiu (les de la frontera del con positiu són estudiades al Teorema 4.3.1).

Teorema 4.3.2. *Suposem que* $s(B_{m_1,v}) > s(A_v) = \max_\Omega\{(1-\epsilon)\alpha\beta - m_1 - \gamma v\}$ *i que* γ *és constant. Sigui* φ_1 *l'única funció pròpia de* $B_{m_1,0}$ *continguda a l'interior del con positiu i*

$$\rho = \frac{\displaystyle\int_\Omega \varphi_1(x)dx}{\displaystyle\int_\Omega a(x)\varphi_1(x)dx}.$$

Aleshores existeix una solució estacionària del problema (4.1.2) continguda a l'interior del con positiu si i només si

$$\rho s(B_{m_1,0}) > \frac{m_2}{\tau\gamma}. \tag{4.3.4}$$

En tal cas, la solució estacionària ve donada per $(\hat{u}, \hat{v})$ *on*

$$\hat{u} = \frac{\hat{P}}{\displaystyle\int_\Omega \varphi_1(x)dx}\varphi_1, \quad \hat{v} = \frac{s(B_{m_1,0}) - \int_\Omega a(x)\hat{u}(x)dx}{\gamma},$$

$$\hat{P} = \frac{(s(B_{m_1,0})b + \gamma m_2)\rho}{b + \gamma^2\tau\rho}\left(= \int_\Omega \hat{u}(x)dx\right).$$

Demostració. Per fer la prova d'aquest teorema separarem dos casos $b = 0$ i $b > 0$.

(i) Suposem $b > 0$. Quan γ és constant, les solucions estacionàries, $(\hat{u}, \hat{v})$, satisfan les següents equacions,

$$B_{m_1,0}\hat{u} = (\hat{A} + \gamma\hat{v})\hat{u} \quad \text{i} \quad (\tau\gamma\hat{P} - m_2 - b\hat{v})\hat{v} = 0,$$

on

$$\hat{A} = \int_\Omega a(x)\hat{u}(x)dx, \quad \hat{P} = \int_\Omega \hat{u}(x)dx.$$

De la primera equació obtenim que $\hat{u}$ és la funció pròpia positiva de $B_{m_1,0}$ de valor propi $s(B_{m_1,0}) = \hat{A} + \gamma\hat{v}$, φ_1. De la segona equació obtenim $\hat{v} = (\tau\gamma\hat{P} - m_2)/b$. Així doncs, existeix una única solució estacionària continguda a l'interior del con positiu donada per

$$\hat{u} = \frac{s(B_{m_1,0}) - \gamma\hat{v}}{\displaystyle\int_\Omega a(x)\varphi_1(x)dx}\varphi_1, \quad \hat{v} = \frac{\tau\gamma\hat{P} - m_2}{b}.$$

Notem que d'aquestes equacions es dedueix que

$$\hat{P} = \frac{(s(B_{m_1,0}) + \frac{\gamma m_2}{b})\rho}{1 + \dfrac{\gamma^2\tau}{b}\rho}, \quad \rho = \frac{\displaystyle\int_\Omega \varphi_1(x)dx}{\displaystyle\int_\Omega a(x)\varphi_1(x)dx}.$$

D'altra banda, si $s(B_{m_1,0}) > 0$ llavors $\hat{P} > 0$. Per tant, una condició necessària i suficient per què existeixi una solució estacionària continguda a l'interior del con positiu és la següent

$$\frac{(s(B_{m_1,0}) + \frac{\gamma m_2}{b})\rho}{1 + \dfrac{\gamma^2\tau}{b}\rho} > \frac{m_2}{\tau\gamma},$$

que equival a la de l'enunciat.

(ii) Suposem $b = 0$. En aquest cas es dedueix fàcilment que l'única solució estacionària continguda a l'interior del con positiu, $(\hat{u}, \hat{v})$, és

$$\hat{u} = \frac{m_2}{\tau\gamma\displaystyle\int_\Omega \varphi_1(x)dx}\varphi_1, \quad \hat{v} = \frac{s(B_{m_1,0}) - \hat{A}}{\gamma}.$$

Aquesta solució està continguda a l'interior del con positiu si i només si $s(B_{m_1,0}) > \dfrac{m_2}{\tau\gamma\rho}$. □

4.4 Estabilitat de les solucions estacionàries.

En aquesta secció estudiarem l'estabilitat local de les diferents solucions estacionàries. Per dur a terme aquesta tasca farem servir el principi d'estabilitat lineal, és a dir, trobarem l'operador linearitzat al voltant de cada equilibri i estudiarem la cota espectral d'aquest.

Estabilitat de l'equilibri trivial.

En aquest cas tenim que la linearització del problema de valor inicial (4.1.2) al voltant de l'equilibri trivial, $(0,0)$, ve donada per

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t}(t) = Bu(t-r) - m_1 u(t) \\ \\ v'(t) = -m_2 v(t), \end{cases} \tag{4.4.1}$$

on B és l'operador definit a (4.2.2). Notem que pel Teorema A.1.3 tenim que l'estabilitat local d'aquest equilibri és independent del retard en el temps. Així doncs, la cota espectral de l'operador lineal que defineix el problema (4.4.1) tindrà el mateix signe que $s(B_{m_1,0})$ on recordem que $B_{m_1,0} = B - m_1 I$.

Teorema 4.4.1. *Si $s(B_{m_1,0}) < 0$ llavors l'equilibri trivial és asimptòticament estable, i si $s(B_{m_1,0}) > 0$ llavors és inestable.*

Estabilitat de l'equilibri contingut a la frontera del con positiu.

Suposem $s(B_{m_1,0}) > 0$ i estudiem l'estabilitat de l'equilibri $(\hat{u}, 0)$ on recordem que

$$\hat{u} = \frac{s(B_{m_1,0})}{\displaystyle\int_\Omega a(x)\varphi_1(x)dx}\varphi_1,$$

on φ_1 és l'única funció pròpia de $B_{m_1,0}$ continguda a l'interior del con positiu.

En aquest cas, la linearització del problema de valor inicial (4.1.2) al voltant d'aquest equilibri ve donada per

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t}(t) = Bu(t-r) - (m_1 + \hat{A})u(t) - \hat{u}(\displaystyle\int_\Omega a(x)u(t,x)dx + v\gamma) \\ \\ v'(t) = (\tau \displaystyle\int_\Omega \gamma(x)\hat{u}(x)dx - m_2)v(t), \end{cases} \tag{4.4.2}$$

on $\hat{A} = \displaystyle\int_\Omega a(x)\hat{u}(x)dx.$

En aquest cas, no podrem usar el Teorema A.1.3 ja que el semigrup que genera l'operador que defineix l'equació (4.4.2) no és positiu. Així doncs, no ens queda més remei que estudiar la cota espectral d'aquest operador lineal.

Teorema 4.4.2. *Suposem $s(B_{m_1,0}) > 0$ i suposem que existeix l'equilibri contingut a la frontera del con positiu, $(\hat{u}, 0)$. Aleshores es compleixen les següents afirmacions:*

(i) Si $\tau \displaystyle\int_\Omega \gamma(x)\hat{u}(x)dx < m_2$ *llavors l'equilibri és asimptòticament estable.*

(ii) Si $\tau \displaystyle\int_\Omega \gamma(x)\hat{u}(x)dx > m_2$ *llavors l'equilibri és inestable.*

Demostració. Considerem l'operador lineal associat a l'equació (4.4.2) donat per

$$A(\phi, v) = (\frac{\partial\phi}{\partial\theta}, (\tau \int_\Omega \gamma(x)\hat{u}(x)dx - m_2)v)$$

$$D(A) = \{(\phi, v) \in \mathcal{C}^1([-r, 0], X) \times \mathbb{R} : \phi'(0) = B\phi(-r) \tag{4.4.3}$$

$$-(m_1 + \hat{A})\phi(0) - \hat{u}(\int_\Omega a(x)\phi(0, x)dx + \gamma v)\},$$

Sigui $(f, g) \in C$ i $\lambda \in \mathbb{C}$. Considerem la següent equació, $A(\phi, v) - \lambda(\phi, v) = (f, g)$ amb $(\phi, v) \in D(A)$, o equivalentment,

$$\phi' - \lambda\phi = f,$$

$$(\tau \textstyle\int_\Omega \gamma(x)\hat{u}(x)dx - m_2 - \lambda)v = g, \tag{4.4.4}$$

$$\phi'(0) = B\phi(-r) - (m_1 + \hat{A})\phi(0) - \hat{u}(\textstyle\int_\Omega a(x)\phi(0, x)dx + \gamma v).$$

De l'equació diferencial obtenim que

$$\phi(\theta) = e^{\lambda\theta}[\phi(0) + \int_0^\theta e^{-\lambda s} f(s)ds],$$

i de la segona equació de (4.4.3) i aquesta última obtenim que

$$\lambda\phi(0) + f(0) = \phi'(0) = B\phi(-r) - (m_1 + \hat{A})\phi(0) - \hat{u}(\int_\Omega a(x)\phi(0, x)dx + \gamma v),$$

o equivalentment,

$$B\phi(-r) - (m_1 + \hat{A} + \lambda)\phi(0) = \hat{u}(\int_\Omega a(x)\phi(0, x) + \gamma v)dx + f(0).$$

Usant l'expressió que hem obtingut per a ϕ obtenim que

$$\begin{aligned} B_\lambda\phi(0) \;&:= e^{-\lambda r} B\phi(0) - (m_1 + \hat{A} + \lambda)\phi(0) \\ &= \hat{u}(\int_\Omega a(x)\phi(0, x)dx + \gamma v) + B[\int_{-r}^0 e^{-\lambda(r+s)} f(s)ds] + f(0) \\ &= \hat{u}(\int_\Omega a(x)\phi(0, x)dx + \gamma v) + \psi. \end{aligned} \tag{4.4.5}$$

Clarament, per $(4.4.4)_2$, $\lambda = \tau \int_\Omega \gamma(x)\hat{u}(x)dx - m_2 \in \sigma(A)$. En conseqüència, si $\tau \int_\Omega \gamma(x)\hat{u}(x)dx > m_2$ llavors l'equilibri en qüestió és inestable.

Si $\lambda \neq \tau \int_\Omega \gamma(x)\hat{u}(x)dx - m_2$ llavors per $(4.4.4)_2$ obtenim que $v = 0$ i l'equació (4.4.5) es redueix a

$$B_\lambda \phi(0) = \hat{u} \int_\Omega a(x)\phi(0, x)dx + \psi.$$

Notem que aquesta mateixa equació la vam estudiar al Capítol 2, (2.4.6), i vam obtenir que existia $\rho > 0$ de manera que per a tot $\lambda \in \mathbb{C}$ amb $Re\lambda > -\rho$ l'equació anterior tenia solució. Per tant, $\sigma(A) \subset \{\tau \int_\Omega \gamma(x)\hat{u}(x)dx - m_2\} \cup \{\lambda \in \mathbb{C} : Re\lambda < -\rho\}$. Per tant, també és cert (i). $\square$

Estabilitat de l'equilibri contingut a l'interior del con positiu.

Sigui $(\hat{u}, \hat{v})$ un equilibri contingut a l'interior del con positiu. En aquest cas, la linearització del problema de valor inicial (4.1.2) al voltant d'aquest equilibri ve donada per

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t}(t) = Bu(t-r) - (m_1 + \hat{A} + \gamma\hat{v})u(t) - \hat{u}(\displaystyle\int_\Omega a(x)u(t, x)dx + v\gamma), \\ \\ v'(t) = \hat{v}(\tau \displaystyle\int_\Omega \gamma(x)u(t, x)dx - bv(t)), \end{cases} \tag{4.4.6}$$

on $\hat{A} = \int_\Omega a(x)\hat{u}(x)dx$.

En aquest cas, l'operador lineritzat al voltant d'aquest equilibri és

$$A(\phi, v) = (\frac{\partial \phi}{\partial \theta}, (\tau \int_\Omega \gamma(x)\phi(x)dx - bv)\hat{v})$$

$$D(A) = \{(\phi, v) \in \mathcal{C}^1([-r, 0], X) \times \mathbb{R} : \phi'(0) = B\phi(-r) \tag{4.4.7}$$

$$-(m_1 + \hat{A} + \gamma\hat{v})\phi(0) - \hat{u}(\int_\Omega a(x)\phi(0, x)dx + \gamma v)\}.$$

Per a aquest equilibri només podrem donar l'estabilitat quan m_1 i γ són constants.

Teorema 4.4.3. *Suposem que $s(B_{m_1,v}) > s(A_v) = \max_\Omega\{(1-\epsilon)\alpha\beta - m_1 - \gamma v\}$ i que m_1 i γ són constants. Sigui φ_1 l'única funció pròpia de $B_{m_1,0}$ continguda* *a l'interior del con positiu i*

$$\rho = \frac{\displaystyle\int_\Omega \varphi_1(x)dx}{\displaystyle\int_\Omega a(x)\varphi_1(x)dx}.$$

Si

$$\rho s(B_{m_1,0}) > \frac{m_2}{\tau\gamma},$$

llavors l'equilibri contingut a l'interior del con positiu és estable.

Demostració. Hem de veure que la cota espectral de l'operador linearitzat al voltant d'aquest equilibri i donat per (4.4.7) és estrictament negativa.

Siguin $(f, g) \in C$ i $\lambda \in \mathbb{C}$. Considerem el següent problema $A(\phi, v) - \lambda(\phi, v) = (f, g)$ amb $(\phi, v) \in D(A)$, o equivalentment,

$$\phi(\theta) = e^{\lambda\theta}[\phi(0) + \int_0^\theta e^{-\lambda s} f(s)ds],$$

$$(\tau \int_\Omega \gamma(x)\phi(0,x)dx - bv)\hat{v} - \lambda v = g, \tag{4.4.8}$$

$$\begin{aligned} B_\lambda\phi(0) &:= e^{-\lambda r}B\phi(0) - (m_1 + \hat{A} + \gamma\hat{v} + \lambda)\phi(0) \\ &= \hat{u}(\int_\Omega a(x)\phi(0,x)dx + \gamma v) + B(\int_{-r}^0 e^{-\lambda(r+s)}f(s)ds) + f(0). \end{aligned} \tag{4.4.9}$$

Si $0 \in \sigma(B_\lambda) = e^{-\lambda r}\sigma(B_{m_1}) - (m_1 + \hat{A} + \gamma\hat{v} + \lambda)$ llavors existeix $\mu \in \sigma(B)$ de manera que

$$e^{-\lambda r}\mu = \lambda + m_1 + \hat{A} + \gamma\hat{v}.$$

Si $\mu \neq s(B_{m_1}) + m_1$ llavors tal i com hem vist altres vegades podem afirmar que totes les solucions d'aquesta equació tenen part real estrictament més petita que un número estrictament negatiu. Si $\mu = s(B_m) + m_1$ llavors tenim per solucions 0 i una col·lecció numerable de solucions amb part real estrictament més petita que un número estrictament negatiu.
Quan $\lambda = 0$ les equacions (4.4.8) i (4.4.9) queden en la forma

$$(\tau \int_\Omega \gamma(x)\phi(0,x)dx - bv)\hat{v} = g, \tag{4.4.10}$$

$$\begin{aligned} B_0\phi(0) &:= B\phi(0) - (m_1 + \hat{A} + \gamma\hat{v})\phi(0) \\ &= \hat{u}(\int_\Omega a(x)\phi(0,x)dx + \gamma v) + B(\int_{-r}^0 f(s)ds) + f(0). \end{aligned}$$

Ara bé, com 0 és un pol de la resolvent de B_0 (ja que és el valor propi dominant) llavors pel Lema 2.4.1 tenim

$$X = (B_{m_1} - (\hat{A} + \gamma \hat{v})I)X \oplus \langle \hat{u} \rangle.$$

En conseqüència, existeixen $w \in X$ i $\eta \in \mathbb{C}$ de manera que

$$B[\int_{-r}^{0} f(s)ds] + f(0) = (B_{m_1} - (\hat{A} + \gamma \hat{v})I)w + \eta \hat{u}.$$

Però aleshores

$$\phi(0) = w + \frac{\hat{u}}{\hat{A}}(\int_{\Omega} a(x)(\phi(0,x) - w(x))dx, \quad \int_{\Omega} a(x)\phi(0,x)dx = -\eta - \gamma v.$$

D'aquesta equació i (4.4.10) obtenim una solució per al problema plantejat, i en conseqüència $0 \notin \sigma(A)$.

Si $0 \notin \sigma(B_\lambda)$ llavors de (4.4.9) obtenim que

$$\begin{aligned} \phi(0) &= -(\int_{\Omega} a(x)\phi(0,x)dx + \gamma v)R(B_\lambda; 0)\hat{u} \\ &\quad -R(B_\lambda; 0)(B(\int_{-r}^{0} e^{-\lambda(r+s)} f(s)ds) + f(0)). \end{aligned} \tag{4.4.11}$$

Notem que

$$R(B_\lambda; 0)\hat{u} = \frac{\hat{u}}{\lambda + m_1 + \hat{A} + \gamma \hat{v} - e^{-\lambda r}(s(B_{m_1}) + m_1)}.$$

Multiplicant (4.4.11) per a, integrant sobre Ω i usant aquesta informació obtenim

$$[1 + \frac{\hat{A}}{\lambda + m_1 + \hat{A} + \gamma \hat{v} - e^{-\lambda r}(s(B_{m_1}) + m_1)}] \int_{\Omega} a(x)\phi(0,x)dx = \eta_1$$

$$-\frac{\gamma v \hat{A}}{\lambda + m_1 + \hat{A} + \gamma \hat{v} - e^{-\lambda r}(s(B_{m_1}) + m_1)},$$

on

$$\eta_1 = \int_{\Omega} a(x)(R(B_\lambda; 0)(B(\int_{-r}^{0} e^{-\lambda(r+s)} f(s)ds) + f(0)))(x)dx.$$

Per tant,

$$\int_\Omega a(x)\phi(0,x)dx = (1 - \frac{\hat{A}}{\lambda + m_1 + 2\hat{A} + \gamma\hat{v} - e^{-\lambda r}(s(B_{m_1}) + m_1)})(\eta_1$$

$$-\frac{\gamma v\hat{A}}{\lambda + m_1 + \hat{A} + \gamma\hat{v} - e^{-\lambda r}(s(B_{m_1}) + m_1)}). \tag{4.4.12}$$

De (4.4.8) i (4.4.12) obtenim una solució sempre i quan $\lambda + m_1 + 2\hat{A} + \gamma\hat{v} \neq e^{-\lambda r}(s(B_{m_1}) + m_1)$, però totes les solucions d'aquesta equació tenen part real estrictament més petita que un número real estrictament negatiu. $\square$

4.5 Alguns aspectes de la dinàmica global.

Com a conseqüència de la demostració del Teorema 4.2.1 obtenim el següent resultat de caràcter global.

Teorema 4.5.1. *Si $s(B_{m_1,0}) < 0$ llavors l'equilibri trivial és asimptòticament globalment estable.*

Demostració. Sigui $(u(t), v(t))$ la solució del nostre problema de valor inicial (4.1.2). A la prova del Teorema 4.2.1 vam veure que $u(t) \leq Me^{\omega t}$ on $M \geq 1$ i ω era la cota espectral de $B_{m_1,0}$. En conseqüència, per hipòtesis $u(t) \to 0$ quan $t \to +\infty$ exponencialment. Per a v, al mateix teorema es va obtenir la següent estima

$$v(t) \leq v_0(1 + \int_0^t \{\nu(s)\exp[\int_s^t \nu(\rho)d\rho]\}ds)e^{-m_2 t},$$

on

$$\nu(t) = \tau\int_\Omega \gamma(x)u(t,x)dx \leq M\tau e^{\omega t}\int_\Omega \gamma(x)dx.$$

Usant aquesta darrera desigualtat s'obté sense dificultats que $v(t)$ tendeix globalment a 0 quan $t \to +\infty$. $\square$

Existència d'un atractor global.

A continuació veurem l'existència d'un atractor global a C. Emprem la següent notació: si f és una funció contínua a Ω definim

$$f^\infty = \max_{x\in\Omega}\{f(x)\} \quad \text{i} \quad f_\infty = \min_{x\in\Omega}\{f(x)\}.$$

Sigui $(u_t, v(t))$ la solució de l'equació (4.1.2) amb condició inicial $(\phi_0, v_0) \in C^+$. Sigui $\tilde{P}$ la solució de la següent equació amb retard en el temps

$$\tilde{P}'(t) = \alpha\beta^\infty \tilde{P}(t-r) - (m_{1_\infty} + a_\infty \tilde{P}(t))\tilde{P}(t), \tag{4.5.1}$$

amb condició inicial $\int_\Omega \phi_0$. Aleshores, tal i com vam veure al Capítol 2, es pot veure que per a tot $\delta > 0$ existeix $T > 0$ de manera que

$$P(t) \leq \tilde{P}(t) \leq \frac{\alpha\beta^\infty - m_\infty}{a_\infty} + \delta$$

per a tot $t > T$. D'altra banda, suposant $b > 0$ i usant aquesta informació a la segona equació de (4.1.2) és immediat veure que existeixen $M > 0$ (independent de la condició inicial) i $T > 0$ de manera que $v(t) \leq M$ per a tot $t > T$. En conseqüència, la solució del problema de valor inicial (4.1.2) està acotada a $L^1(\Omega) \times \mathbb{R}$.

Ara bé, usant la mateixa demostració que al Teorema 2.5.4 obtenim el següent teorema.

Teorema 4.5.2. *Sigui $(u_t, v(t))$ la solució de (4.1.2) amb condició inicial $(\phi, v_0) \in C^+$. Existeixen constants $T > 0$ i $M > 0$, independents de la condició inicial, de manera que*

$$\|u_t\| \leq M, \quad v(t) \leq M,$$

per a tot $t > T$.

Dinàmica global en el cas: $\gamma = ctant$ i $r = 0$.

Considerem el problema de valor inicial (4.1.2) quan γ és constant, és a dir, quan totes les preses són igual de vulnerables als depredadors, i quan el temps de maduració dels individus és zero, $r = 0$,

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t}(t) = Bu(t) - (m_1 + \displaystyle\int_\Omega a(x)u(t,x)dx + \gamma v(t))u(t), \\ v'(t) = (\tau\gamma \displaystyle\int_\Omega u(t,x)dx - m_2 - bv(t))v(t), \\ u_0 = \phi, \ v(0) = v_0, \end{cases} \tag{4.5.2}$$

on recordem que B és l'operador definit a (4.2.2) i γ és una constant positiva.

En aquest cas, novament podem trobar que la solució d'aquest problema descomposa en el producte d'una funció escalar i la solució del problema lineal associat. Considerem el problema lineal,

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t}(t) = Bu(t) - m_1 u(t) - s(B_{m_1,0})u(t), \\ \\ u_0 = \phi. \end{cases} \tag{4.5.3}$$

El següent teorema ens parla de la forma que té la solució del problema de valor inicial (4.1.2) en aquestes hipòtesis.

Teorema 4.5.3. *L'única solució del problema de valor inicial (4.1.2) ve donada per $(u(t), v(t)) = (\varphi(t)T(t)\phi, v(t))$ on $T(t)\phi$ és l'única solució de (4.5.3) i $(\varphi(t), v(t))$ és l'única solució del següent sistema d'equacions diferencials ordinàries*

$$\begin{cases} \varphi'(t) = (s(B_{m_1,0}) - \varphi(t)\displaystyle\int_\Omega a(x)(T(t)\phi)(x)dx - \gamma v(t))\varphi(t), \\ \\ v'(t) = (\tau\gamma\varphi(t)\displaystyle\int_\Omega (T(t)\phi)(x)dx - m_2 - bv(t))v(t), \\ \\ \varphi(0) = 1, \ v(0) = v_0. \end{cases} \tag{4.5.4}$$

Demostració. A la secció 4.2 ja hem provat l'existència i unicitat global de solucions. En conseqüència només hem de provar que existeix una solució d'aquesta forma. Si imposem l'equació (4.1.2) a $u(t) = \varphi(t)T(t)\phi$ i $v(t)$, arribem al sistema d'equacions diferencials ordinàries (4.5.4). Ara bé, com és fàcil provar existència i unicitat global de solucions per a aquest sistema d'equacions, obtenim que l'única solució del problema de valor inicial (4.1.2) és $u(t) = \varphi(t)T(t)\phi$ i $v(t)$. □

A la Proposició 2.5.1 vam veure que el semigrup solució del problema lineal (4.5.3), $T(t)$, tendia cap a un múltiple d'una funció pròpia de $B_{m_1,0}$, és a dir, $T(t)\phi \to \mu\psi$ quan $t \to \infty$, on μ és una constant no negativa i ψ és l'única funció pròpia de $B_{m_1,0}$ continguda al con positiu i d'integral 1 sobre Ω.

Per tant, pel Teorema de Convergència Dominada de Lebesgue,

$$\int_\Omega (T(t)\phi)(x)dx \to \mu \quad \text{quan} \quad t \to \infty, \tag{4.5.5}$$

i

$$\int_\Omega a(x)(T(t)\phi)(x)dx \to \mu \int_\Omega a(x)\psi(x)dx \quad \text{quan} \quad t \to \infty. \tag{4.5.6}$$

En conseqüència el sistema d'equacions diferencials ordinàries no autònom (4.5.4), és asimptòticament autònom i li podrem aplicar el Teorema de Markus (Teorema 2.5.5).

El límit del sistema no autònom (4.5.4) és el següent sistema d'equacions diferencials ordinàries autònom,

$$\begin{cases} \varphi'(t) = (s(B_{m_1,0}) - \varphi(t)\mu \displaystyle\int_\Omega a(x)\psi(x)dx - \gamma v(t))\varphi(t), \\ v'(t) = (\tau\gamma\varphi(t)\mu - m_2 - bv(t))v(t), \\ \varphi(0) = 1, \; v(0) = v_0, \end{cases} \tag{4.5.7}$$

on ψ és l'única funció pròpia de $B_{m_1,0}$ continguda a l'interior del con positiu i d'integral 1 sobre Ω. Pel Teorema de Markus obtenim que el comportament asimptòtic de la solució del sistema autònom és el mateix que el del sistema no autònom.

A partir d'aquest moment suposarem que $s(B_{m_1,0}) > 0$ ja que en altre cas l'origen és atractor global. En aquestes condicions, el sistema (4.5.7) sempre té dos punts d'equilibri:

$$(0,0) \quad \text{i} \quad \Big(\frac{s(B_{m_1,0})}{\mu \displaystyle\int_\Omega a(x)\psi(x)dx}, 0\Big).$$

D'altra banda, existeix un punt d'equilibri a l'interior del con positiu si i només si $s(B_{m_1,0}) > \dfrac{m_2}{\tau\gamma}\displaystyle\int_\Omega a(x)\psi(x)dx$, i en cas d'existir ve donat per

$$\varphi = \frac{bs(B_{m_1,0}) + \gamma m_2}{b\mu \displaystyle\int_\Omega a(x)\psi(x)dx + \gamma^2\tau\mu}, \quad v = \frac{s(B_{m_1,0}) - \alpha\mu \displaystyle\int_\Omega a(x)\psi(x)dx}{\gamma}.$$

Pel que fa al comportament global de les solucions (4.5.7) és clar que si només tenim l'equilibri trivial, aquest serà globalment atractor. Si tenim només el trivial i el contingut a la frontera del con positiu llavors aquest segon equilibri serà globalment atractor. Per últim si existeix l'equilibri contingut a l'interior del con positiu (i els altres dos) llavors qualsevol trajectòria tendeix a l'equilibri contingut a l'interior del con positiu (ja que els altres dos són inestables) o bé a una òrbita periòdica.

Ara ja podem donar el primer resultat que ens parla del comportament global de les solucions del problema de valor inicial (4.1.2) en el cas què γ sigui constant i $r = 0$.

Teorema 4.5.4. *Sigui ψ l'única funció pròpia de $B_{m_1,0}$ continguda a l'interior del con positiu i d'integral 1 sobre Ω. Es compleixen les següents afirmacions per al problema de valor inicial (4.1.2) quan $\gamma = ctant$ i $r = 0$:*

(i) Si $s(B_{m_1,0}) < 0$ llavors l'equilibri trivial és globalment estable.

(ii) Suposem $s(B_{m_1,0}) > 0$. Si

$$s(B_{m_1,0}) < \frac{m_2}{\tau\gamma}\int_\Omega a(x)\psi(x)dx,$$

llavors l'equilibri contingut a la frontera del con positiu, $(\hat{u}, 0)$, donat al Teorema 4.3.2, és globalment atractor.

(iii) Si

$$s(B_{m_1,0}) > \frac{m_2}{\tau\gamma}\int_\Omega a(x)\psi(x)dx,$$

llavors tota trajectòria tendeix a l'equilibri contingut a l'interior del con positiu, $(\hat{u}, \hat{v})$, donat al Teorema 4.3.2, o bé a una òrbita periòdica.

Demostració. El primer apartat l'hem vist en general (Teorema 4.5.1).

Per als apartats (ii) i (iii) podem suposar que $s(B_{m_1,0}) > 0$. En aquest cas cal notar que $\mu > 0$ ja que sinó l'equilibri trivial seria globalment atractor, però a la secció 4.4 hem vist que si $s(B_{m_1,0}) > 0$ era inestable.

(ii) Com les solucions són acotades és evident que en les nostres hipòtesis la solució del sistema d'equacions diferencials ordinàries (4.5.4) tendeix cap a l'equilibri contingut a la frontera del con positiu donat per

$$\left(\frac{s(B_{m_1,0})}{\mu\int_\Omega a(x)\psi(x)dx}, 0\right).$$

En conseqüència, tenim (gràcies al Teorema 4.5.3) que la solució del problema de valor inicial (4.1.2) tendeix cap a

$$\left(\frac{s(B_{m_1,0})}{\int_\Omega a(x)\psi(x)dx}\psi, 0\right).$$

(iii) En aquest cas només cal notar que la solució del sistema d'equacions diferencials ordinàries (4.5.4) tendeix o bé cap a l'equilibri contingut a l'interior del con positiu o bé cap a una òrbita periòdica. En conseqüència, tenim pel Teorema 4.5.3 que la solució del problema de valor inicial (4.1.2) tendeix o bé cap a

$$\left(\frac{bs(B_{m_1,0}) + \gamma m_2}{b\displaystyle\int_\Omega a(x)\psi(x)dx + \gamma^2\tau}\psi, \frac{1}{\gamma}(s(B_{m_1,0}) - \int_\Omega a(x)\psi(x)dx \frac{m_2 + bs(B_{m_1,0})}{b\displaystyle\int_\Omega a(x)\psi(x)dx + \tau\gamma^2}) \right),$$

o bé cap a una òrbita periòdica. □

4.6 Estratègies evolutivament estables.

En aquesta secció farem un estudi similar al que es va fer a la secció 2.6 del Capítol 2. Primer donarem la definició d'estratègia evolutivament estable i després passarem a veure com són les solucions estacionàries, candidates al comportament global, quan o bé la taxa de mutacions o bé la grandària d'aquestes és petita.

Suposem que inicialment només existeixen preses amb característica $x \in \Omega$ (fixa). Diem $P_x(t)$ a la població total de preses a temps t. Per altra banda, suposem (tal i com suposàvem) que la població de depredadors no depèn de cap característica evolutiva i continuem denotant a la població d'aquests a temps t per $v(t)$. Denominem a aquesta població, de preses de característica x i depredadors, *població resident.*

L'equació que ens dóna la dinàmica d'aquesta població és la següent equació diferencial amb retard,

$$\begin{cases} P_x'(t) = \alpha\beta(x)P_x(t-r) - (m_1(x) + a(x)P_x(t) + \gamma(x)v(t))P_x(t), \\ \\ v'(t) = (\tau\gamma(x)P_x(t) - m_2 - bv(t))v(t). \end{cases} \tag{4.6.1}$$

Aquesta equació pot tenir fins a tres solucions estacionàries contingudes al con positiu depenent de les diferents funcions que apareixen a l'equació. L'equilibri trivial, $(0,0)$, sempre és un punt d'equilibri de (4.6.1). Per altra banda, si $\alpha\beta(x) - m_1(x) > 0$ llavors tenim una altra solució estacionària donada per

$$(\frac{\alpha\beta(x) - m_1(x)}{a(x)}, 0).$$

D'altra banda, existeix un equilibri contingut a l'interior del con positiu si i només si

$$\alpha\beta(x) - m_1(x) > a(x)\frac{m_2}{\tau\gamma(x)}.$$

En cas d'existir ve donat per

$$\hat{P}_x = \frac{m_2\gamma(x) + b(\alpha\beta(x) - m_1(x))}{\tau\gamma(x)^2 + ba(x)}, \quad \hat{v}_x = \frac{\alpha\beta(x) - m_1(x) - a(x)\hat{P}_x}{\gamma(x)}.$$

Suposem ara que tenim la població resident en equilibri (l'equilibri contingut a l'interior del con positiu[1]), $(\hat{P}_x, \hat{v}_x)$, i que degut a l'evolució apareix una petita població de preses amb una altra característica $y \neq x$. Diem que aquesta petita població és la *població invasora* i denotem per $P_y(t)$ a la població de preses invasores a temps t.

L'equació que ens dóna la dinàmica per aquesta petita població de preses és (en primera aproximació),

$$P_y'(t) = \alpha\beta(y)P_y(t-r)] - (m_1(y) + a(x)\hat{P}_x + \gamma(y)\hat{v}_x)P_y(t). \qquad (4.6.2)$$

Definició 4.6.1. *Diem que $\hat{x} \in \Omega$ és una ESS global si quan introduïm una petita població invasora amb característica $y \neq \hat{x}$, en una població d'individus on tots són de característica $\hat{x}$, la població invasora acaba extingint-se, és a dir, $P_y(t) \to 0$ quan $t \to \infty$.*

Així doncs, només hem de determinar si la població invasora governada per l'equació (4.6.2) acaba extingint-se o no.

Una vegada més podem utilitzar El Teorema A.1.3 per deduir que el comportament d'aquesta equació és independent del retard en el temps. En conseqüència, la població invasora acabarà extingint-se si

$$\alpha\beta(y) - (m_1(y) + a(x)\hat{P}_x + \gamma(y)\hat{v}_x) < 0, \qquad (4.6.3)$$

i no s'extingirà quan

$$\alpha\beta(y) - (m_1(y) + a(x)\hat{P}_x + \gamma(y)\hat{v}_x) > 0. \qquad (4.6.4)$$

Com a conseqüència obtenim el següent teorema.

Teorema 4.6.1. *La població invasora de característica y s'extingeix en front de la població resident de característica x, i.e., x és una ESS si i només si $\alpha\beta(y) - (m_1(y) + a(x)\hat{P}_x + \gamma(y)\hat{v}_x) < 0$, per a tot $y \neq x$, on*

$$\hat{P}_x = \frac{m_2\gamma(x) + b(\alpha\beta(x) - m_1(x))}{\tau\gamma(x)^2 + ba(x)}, \quad \hat{v}_x = \frac{\alpha\beta(x) - m_1(x) - a(x)\hat{P}_x}{\gamma(x)}.$$

[1]Els altres equilibris no tenen interès. El trivial per raons òbvies i el contingut a la frontera del con positiu perquè obtindríem els mateixos resultats que al Capítol 2.

Observació 4.6.1. *Arribats en aquest punt ens podríem preguntar sobre la forma que tenen les densitats de població de les preses en estat estacionari quan o bé la grandària de les mutacions o bé la taxa de mutacions és petita.*

Pel que fa a la forma de la densitat de població de les preses en estat estacionari, hem de dir que la solució estacionària continguda a la frontera del con positiu tendirà a concentrar-se al voltant del conjunt màxim de la funció $\alpha\beta - m_1$ ja que és una funció pròpia de $B_{m_1,0}$ i això és exactament el que es va veure als Teoremes 2.6.2 i 2.6.3.

En quant a l'equilibri que està contingut a l'interior del con positiu, la densitat de preses és una funció pròpia de l'operador $B_{m_1,0} - \hat{v}\gamma$. De mateixa forma que es van provar els Teoremes 2.6.2 i 2.6.3 podem obtenir en aquest cas que la densitat de preses tendirà a concentrar-se al voltant del conjunt de punts que fan màxima la funció $\alpha\beta(x) - m_1(x) - \hat{v}\gamma(x)$. En aquest cas el conjunt dependrà de la població de depredadors en equilibri. Si aquest número és molt gran la densitat de preses es concentrarà al voltant de les menys vulnerables, i si per exemple, és molt petita llavors es concentrarà al voltant del conjunt que fa màxima la funció $\alpha\beta - m_1$. En altre cas farà una mitja sobre la vulnerabilitat i la probabilitat de supervivència sense tenir en compte els depredadors.

4.7 Conclusions.

En aquest últim capítol hem introduït unes equacions que intenten modelar l'evolució d'una població formada per preses i depredadors, suposant que les preses estan caracteritzades per una col·lecció de variables evolutives.

Una vegada introduït el model hem passat a estudiar l'existència i unicitat global de solucions, i també la seva positivitat. Més tard, hem estudiat l'existència de solucions estacionàries i la seva estabilitat. Hem vist que en determinades condicions només tenim l'equilibri trivial que és globalment atractor. També podem tenir-ne dos, el trivial, que en aquest cas és inestable, i un altre de la forma $(\hat{u}_1, 0)$ que resulta ser asimptòticament estable. Per últim, poden existir-ne tres o més (d'equilibris): el trivial, un de la forma $(\hat{u}_1, 0)$, que són inestables, i la resta continguts a l'interior del con positiu. En el cas que podem garantir l'unicitat hem vist que aquest últim era asimptòticament estable.

Acte seguit, hem passat a estudiar alguns aspectes de la dinàmica global. Hem provat l'existència d'un atractor global en el cas general, i hem donat el comportament asimptòtic de les solucions en un cas particular ($r = 0$ i γ constant). Després hem passat a estudiar, tal i com vam fer al Capítol 2, les estratègies evolutivament estables i també hem estudiat la forma dels equilibris quan o bé la grandària de les mutacions o bé quan la taxa de mutacions tendia cap a zero.

Apèndix A

Equacions amb retard en el temps.

Les equacions diferencials amb retard en el temps en $\mathbb{R}^n$ van aparèixer a principis del segle XX modelant algunes situacions físiques, però fins la dècada dels seixanta no es va començar a desenvolupar una teoria general d'existència i unicitat de solucions, comportament asimptòtic, etc., tal i com es disposava per a equacions diferencials ordinàries (veure Bellman i Cooke [7]). L'any 1971 Hale [38] publica un dels llibres que avui dia contenen tota aquesta teoria. Tot i que actualment podem trobar molts llibres que contenen aquest material. Per exemple Diekmann et al. [24], Gopalsamy [35], Hale i Verduyn Lunel [40], Kuang [54] o McDonald [57] són excel·lents llibres que contenen la teoria d'equacions diferencials amb retard i en molts d'ells aplicacions a la biologia.

Poc més tard, a la dècada dels setanta, van començar a estudiar-se les equacions amb retard en el temps, però en espais de Banach i no en $\mathbb{R}^n$. Un dels treballs més important en aquest camp és el de Travis i Webb [91] on s'estableix l'existència i unicitat de solucions febles per a una equació amb retard en un espai de Banach qualsevol i la connexió amb la teoria de semigrups. Seguint aquesta línia però per a equacions més generals cal destacar el treball Martin i Smith [62]. També hem de destacar altres treballs importants i relacionats com poden ser, Webb [94], Fitzgibbon [32] i [33], Seifert [83].

Kerschner i Nagel [45] i per altra banda Grabosch i Moustakas [36] donen un resultat força sorprenent per a equacions lineals amb retard en un espai de Banach: *en unes determinades hipòtesis el comportament asimptòtic del problema amb retard i del problema sense retard associat és el mateix* (veure més endavant Teorema A.1.3).

A.1 Teoria de semigrups per a equacions lineals.

En aquesta secció introduirem la teoria general de semigrups que s'obtenen com a solució d'una equació diferencial amb retard en el temps en un espai de Banach. El contingut d'aquesta secció el podem trobar a [36], [45] i [30].

Sigui X un espai de Banach i $r > 0$. Considerem l'espai de Banach de funcions contínues de $[-r, 0]$ en X, $C = C([-r, 0], X)$, dotat de la norma del suprem. Sigui L un operador lineal i acotat de C en X. Per a $u \in C([-r, \infty), X)$ i $t \geq 0$ definim la funció $u_t \in C$ per $u_t(\theta) = u(t+\theta)$ per a tot $\theta \in [-r, 0]$. Per altra banda, considerem el generador infinitesimal, B, d'un semigrup fortament continu en X tal que $B - wI$ genera un semigrup de contraccions per a algun $w \in \mathbb{R}^+$. Aquesta hipòtesis addicional es satisfà sempre considerant una nova norma a X (vegi's [72], per exemple).

Amb la notació anterior considerem

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t}(t) = Bu(t) + L(u_t), \quad t \geq 0, \\ \\ u_0 = g \in C. \end{cases} \tag{A.1.1}$$

Una funció $u \in C([-r, \infty), X)$ és una solució de l'equació amb retard (A.1.1) si:

(a) u és diferenciable per la dreta a $t = 0$ i contínuament diferenciable per a $t > 0$.

(b) $u(t) \in D(B)$ per a $t \geq 0$.

(c) Es compleix (A.1.1) per a $t \geq 0$.

A l'equació (A.1.1) li podem associar un operador A definit a l'espai de Banach C i donat per

$$\begin{aligned} &Af = f', \\ &D(A) = \{f \in C^1([-r, 0], X) : f(0) \in D(B), f'(0) = Bf(0) + Lf\}. \end{aligned} \tag{A.1.2}$$

Teorema A.1.1. *L'operador A definit per (A.1.2) és el generador d'un semigrup fortament continu en C satisfent la "propietat de translació"*

$$(T(t)f)(s) = \begin{cases} f(t+s) & si \quad t+s \leq 0, \\ \\ (T(t+s)f)(0) & si \quad t+s > 0 \end{cases}, f \in C.$$

Corol·lari A.1.1. *Per a $g \in D(A)$ definim $u : [-r, \infty) \to X$ per*

$$u(t) = \begin{cases} g(t) & si \quad -r \leq t \leq 0, \\ \\ (T(t)g)(0) & si \quad t > 0. \end{cases}$$

Aleshores u és l'única solució del problema amb retard (A.1.1).

El següent resultat ens garanteix la positivitat de la solució de l'equació amb retard (A.1.1) en unes determinades hipòtesis.

Teorema A.1.2. *Si $L \in L(C, X)$ és un operador positiu i si B genera un semigrup positiu en X llavors el semigrup $T(t)$ en C generat per $Af = f'$ amb domini $D(A) = \{f \in C^1([-r, 0], X) : f(0) \in D(B), f'(0) = Bf(0) + Lf\}$ és positiu.*

Finalment, donem un resultat que ens dirà que en determinades condicions l'estabilitat o inestabilitat d'un problema amb retard en el temps és independent d'aquest. Considerem el següent problema amb retard

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t}(t) = Bu(t) + Su(t - r), \quad t \geq 0, \\ \\ u_0 = g \in C, \end{cases} \tag{A.1.3}$$

i el corresponent problema sense retard,

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t}(t) = Bu(t) + Su(t), \quad t \geq 0, \\ \\ u(0) = g \in X. \end{cases} \tag{A.1.4}$$

Teorema A.1.3. *Suposem que B és el generador d'un semigrup positiu en X, $\sigma(B) \neq \emptyset$ i $S \in L(F)$ és positiu. La solució de (A.1.3) és exponencialment estable per a qualsevol $r > 0$ si i només si la solució de (A.1.4) és exponencialment estable.*

A.2 Existència, unicitat i invariància de solucions.

En aquesta secció donarem resultats d'existència i unicitat de solucions per a equacions diferencials amb retard en el temps en espais de Banach no lineals. També donarem un resultat d'invariància sota una condició "subtangencial".

Podem trobar els resultats d'aquesta secció principalment a [62]. Tot i que fem servir idees de [91], [94], [32], [33], [83] i [63], entre d'altres.

Sigui X un espai amb norma denotada per $|\cdot|$. Sigui $r > 0$ i $\mathcal{C} = \mathcal{C}([-r, 0], X)$ dotat de la norma del suprem. Si u és una funció contínua de $[a-r, b]$ en X i $t \in [a, b]$, llavors, u_t denota l'element de $\mathcal{C}$ donat per $u_t(\theta) = u(t+\theta)$, $-r \leq \theta \leq 0$.

Suposem que a és un nombre real i $T = \{T(t,s); t \geq s \geq a\}$ és una família d'operadors lineals i acotats de X en X que satisfà

$T(t,t)x \equiv x$ i $T(t,s)T(s,r)X \equiv T(t,r)x$ per a tot $t \geq s \geq r \geq a$. (T1)

Per a cada $x \in X$ l'aplicació $(t,s) \to T(t,s)x$ és contínua per a tot $t \geq s \geq a$. (T2)

Existeixen números $M \geq 1$ i $\omega \in \mathbb{R}$ de manera que $\|T(t,s)\| \equiv \sup\{|T(t,s)x : |x| \leq 1\} \leq Me^{\omega(t-s)}$. (T3)

Una família d'operadors T satisfent aquestes condicions es coneix com a C_0-sistema lineal d'evolució, i si $a = 0$ i $T(t,s) \equiv T(t-s)$ per a $t \geq s \geq 0$, llavors T és un C_0-semigrup lineal. D'altra banda, considerem una altra família $S = \{S(t,s) : t \geq s \geq a\}$ satisfent les següents dues propietats:

$t \to S(t,a)0$ és continu de $[a, \infty)$ en X (on 0 és el zero de X). (S1)

$S(t,r)x + T(t,s)y = S(t,s)[S(s,r)x + y]$ per a tot $x, y \in X$ i $t \geq s \geq r \geq a$. (S2)

D'altra banda, suposarem les següents hipòtesis certes a la resta de la secció:

D és un subconjunt tancat de $[a-r, \infty) \times X$ i $D(t) \equiv \{x \in X : (t,x) \in D\}$ és no buit per a cada $t \geq a-r$. (H1)

$\mathcal{D}$ és un subconjunt tancat de $[a-r, \infty) \times \mathcal{C}$ definit per $\mathcal{D} \equiv \{(t,\phi) : \phi(\theta) \in D(t+\theta)$ per a tot $-r \leq \theta \leq 0\}$. A més, $\mathcal{D}(t) \equiv \{\phi \in \mathcal{C} : (t,\phi) \in \mathcal{D}\}$ per a cada $t \geq a$, i suposem que $\mathcal{D}(t)$ és no buit per a cada $t \geq a$. (H2)

Per a cada $b > a$ existeix $K(b) > 0$ i una funció contínua i no decreixent $\eta_b : [0, b-a) \to [0, \infty)$ satisfent $\eta_b(0) = 0$ amb la propietat que si $a \leq t_1 < t_2 \leq b, x_1 \in D(t_1)$, i $x_2 \in D(t_2)$, llavors existeix una funció contínua $w : [t_1, t_2] \to X$ tal que $w(t_1) = x_1, w(t_2) = x_2, w(t) \in D(t)$ per a $t_1 < t < t_2$, i
$$|w(t) - w(s)| \leq \eta_b(|t-s| + K(b)|t-s|\frac{|x_1 - x_1|}{t_2 - t_1})$$
per a tot $s, t \in [t_1, t_2]$. (H3)

B és continu de $D(B)$ en X on $\mathcal{D} \subset D(B) \subset [a, \infty) \times \mathcal{C}$. (H4)

Observació A.2.1. *Primer notem que si D és independent de t, llavors (H1) i (H2) es compleixen automàticament. D'altra banda, si D és convex llavors es satisfà (H3) definint*

$$w(t) = \frac{(t_2 - t)x_1 + (t - t_1)x_2}{t_2 - t_1} \quad \textit{per a} \quad t_1 \le t \le t_2.$$

Com D és convex,

$$(t, w(t)) = \frac{t_2 - t}{t_2 - t_1}(t_1, x_1) + \frac{t - t_1}{t_2 - t_1}(t_2, x_2) \in D$$

i com

$$|w(t) - w(s)| = \left|\frac{(s - t)x_1 + (t - s)x_2}{t_2 - t_1}\right| \le \frac{|x_1 - x_2|}{t_2 - t_2}|t - s|$$

per a $t_1 \le s \le t \le t_2$, veiem que es satisfà (H3) amb $K(b) \equiv 1$ i $\eta_b \equiv 0$ si D és convex.

Suposant (H1)-(H4), considerem la següent equació integral abstracta

$$\begin{aligned} u(t) &= S(t, a)\phi(0) + \int_a^t T(t, s)B(s, u_s)ds, \quad a \le t < b, \\ u(a + \theta) &= \phi(\theta) \quad \text{per a} \quad -r \le \theta \le 0, \end{aligned} \tag{A.2.1}$$

on $\phi \in \mathcal{D}(a)$ és donada. Una funció $u : [a - r, b) \to X$ és una solució de (A.2.1) si u és contínua, $u_a = \phi$, $(t, u_t) \in \mathcal{D}$ per a tot $t \in [a, b)$ i u satisfà la primera equació en (A.2.1). Notem que en particular, $(t, u_t) \in \mathcal{D}$ per a tot $t \in [a, b)$ només quan $u(t) \in D(t)$ per a tot $t \in [a, b)$, d'aquí deduïm que resultats d'existència per a (A.2.1) també donen criteris per a conjunts invariants. De fet, amb la notació

$$d(x; D(t)) \equiv \inf\{|x - y| : y \in D(t)\} \quad \text{per a } x \in X,\ t \ge a,$$

el criteri fonamental per a l'invariància del conjunt $\mathcal{D}$ ve donat per

$$\lim_{h \to 0^+} \frac{1}{h} d\left(S(t + h, t)\varphi(0) + \int_t^{t+h} T(t + h, s)B(s, \varphi)ds; D(t + h)\right) = 0, \\ \text{per a } (t, \varphi) \in \mathcal{D}. \tag{A.2.2}$$

Aquest tipus de "condició subtangencial" freqüentment s'usa per a connectar els sistemes d'equacions diferencials ordinàries amb els sistemes d'equacions diferencials funcionals (veure per exemple [83]).

Martin i Smith [62] ens donen el següent teorema i una conseqüència d'aquest.

Teorema A.2.1. *Suposem que es compleixen (T1)-(T3), (S1)-(S2) i (H1)-(H4). Suposem que es compleix (A.2.2) i que per a cada* $R > 0$ *existeix* $L_R > 0$ *i una funció contínua* $\nu_R : [0,\infty) \to [0,\infty)$ *tal que* $\nu_R(0) = 0$ *i*

$$\begin{array}{l} |B(t,\varphi) - B(t,\psi)| \le \nu_R(|t-s|) + L_R\|\varphi - \psi\| \text{ per a tot } (t,\varphi), \\ (s,\psi) \in \mathcal{D} \text{ amb } \|\varphi\|, \|\psi\| \le R \text{ i } a \le s, t \le a + R. \end{array} \tag{A.2.3}$$

Aleshores (A.2.1) té una única solució no continuable en un interval de la forma $[a,b)$ *on* $a < b \le +\infty$. *A més* $u(t) \in D(t)$ *per a* $a \le t < b$ *i si* $b < +\infty$ *llavors* $\|u_t\| \to \infty$ *quan* $t \to b^-$.

Corol·lari A.2.1. *Suposem que* K *és un subconjunt tancat i convex de* X *i que es compleixen (T1)-(T3), (S1)-(S2) i (H1)-(H4) amb* $D(t) \equiv K$ *per a tot* $t \ge a$. *Suposem a més que es compleix (A.2.3) i*

$$\begin{array}{l} (a)\ S(t,s) : K \to K \text{ per a } t \ge s \ge a \text{ i} \\[2ex] (b)\ \displaystyle\lim_{h\to 0^+} \frac{1}{h} d(\varphi(0) + hB(t,\varphi); K) = 0 \text{ per a } (t,\varphi) \in \mathcal{D}. \end{array} \tag{A.2.4}$$

Aleshores (A.2.1) té una única solució no continuable u *en* $[a,b)$ *per a algun* $b > a$ *i* $u(t) \in K$ *per a tot* $a - r \le t < b$ *i si* $b < +\infty$ *llavors* $\|u_t\| \to \infty$ *quan* $t \to b^-$.

Apliquem ara aquests resultats més generals a la següent situació. Sigui $r > 0$, X un espai de Banach. Definim $C = \mathcal{C}([-r,0], X)$ i denotem per C^+ al con positiu de C. En moltes situacions (com és el cas d'aquesta tesis) només interessa preguntar-se l'existència i unicitat de solucions al con positiu de C, és a dir, funcions amb totes les components positives. Centrem-nos doncs, en aquest cas particular.

Sigui $F : C \to X$ una aplicació contínua. Sigui $T(t)$ un semigrup fortament continu en X generat per A. Considerem la següent equació autònoma amb retard en el temps

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t}(t) = Au(t) + F(u_t), \quad t \ge 0, \\[2ex] u_0 = \phi \in C^+. \end{cases} \tag{A.2.5}$$

Mitjançant el Corol·lari A.2.1 podem provar el següent teorema d'existència, unicitat i positivitat de solucions dèbils.

Teorema A.2.2. *Suposem que per a cada* $R > 0$ *existeix* $L_R > 0$ *de manera que*

$$|F(\varphi) - F(\psi)| \le L_R\|\varphi - \psi\| \text{ per a tot } \varphi, \psi \in C^+ \text{ amb } \|\varphi\|, \|\psi\| \le R. \tag{A.2.6}$$

Suposem a més que

$$\lim_{h\to 0^+}\frac{1}{h}d(\varphi(0)+hF(\varphi);C^+)=0 \text{ per a } \varphi\in C^+. \tag{A.2.7}$$

Aleshores l'equació

$$\begin{cases} u(t)=T(t)\phi(0)+\displaystyle\int_0^t T(t-s)F(u_s)ds, \quad t>0, \\ \\ u_0=\phi\in C^+ \end{cases} \tag{A.2.8}$$

té una única solució no continuable u en $[0,b)$ per a algun $b>0$ i $u(t)\in C^+$ per a tot $-r\le t<b$ i si $b<+\infty$ llavors $\|u_t\|\to\infty$ quan $t\to b^-$. A més, si $b>r$ llavors $u(t)$ és una solució clàssica de (A.2.8), és a dir, és una solució de (A.2.5) per a $r<t<b$.

Observació A.2.2. *Suposem que tenim un problema amb retard de la forma*

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t}(t)=B^1u(t-r)+B^2u(t), \quad t\ge 0, \\ \\ u_0=\phi\in C^+, \end{cases} \tag{A.2.9}$$

on B^1 és un operador positiu, és a dir, $B^1 : X^+\to X^+$ i $B_i^2\ge 0$ quan s'aplica a un vector que té la i-èsima component nul·la. Suposem que $F=B^1+B^2 : C\to X^1$ és localment Lipschitz (i.e., satisfà (A.2.6)). En aquestes hipòtesis existeix una solució (dèbil) de (A.2.9) continguda al con positiu. Per veure aquest fet, només hem de veure que en aquest cas es compleix automàticament la condició (A.2.7). Sigui $\varphi\in C^+$. Si $\varphi_i(0)>0$ llavors per a h suficientment petit tenim que

$$\varphi_i(0)+h(B_i^1\varphi(-r)+B_i^2\varphi(0))\ge 0.$$

D'altra banda, si $\varphi_i(0)=0$ llavors

$$\varphi_i(0)+h(B_i^1\varphi(-r)+B_i^2\varphi(0))=h(B_i^1\varphi(-r)+B_i^2\varphi(0))\ge 0.$$

Exemples.

A continuació introduïm com a exemples els models dels Capítols 2 i 3 de la memòria.

[1] Notem que fem un abús de notació: $B^1\phi=B^1\phi(-r)$ i $B^2\phi=B^2\phi(0)$.

1.- Sigui Ω un conjunt tancat i acotat de $\mathbb{R}^N$. Considerem l'espai de Banach de funcions contínues a Ω, $X = C(\Omega)$, dotat de la norma del suprem. Sigui $r > 0$ i $C = C([-r, 0], X)$ també dotat de la norma del suprem. Sigui $B : X \to X$ un operador lineal, acotat i positiu. Sigui $f : X \to \mathbb{R}$ una funció contínua.

Considerem el següent problema de valor inicial,

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t}(t) = Bu(t-r) - f(u(t))u(t), \quad t \geq 0, \\ \\ u_0 = \phi \in C^+. \end{cases}$$

En aquest cas, el Corol·lari A.2.1 ens garanteix existència i unicitat local de solucions, així com la positivitat d'aquestes.

2.- Sigui Ω_1 i Ω_2 conjunts acotats de $\mathbb{R}^{N_1}$ i $\mathbb{R}^{N_2}$, respectivament. Siguin $X_1 = C(\Omega_1)$, $X_2 = C(\Omega_2)$ i $X = X_1 \times X_2$. Siguin $r_1, r_2 > 0$, $C_1 = C([-r_1, 0], X_1)$, $C_2 = C([-r_2, 0], X_2)$ i $C = C_1 \times C_2$. Siguin $B_i : X_i \to X_i$ operadors lineals, acotats i positius per a $i = 1, 2$, i $f_i : X_i \times X_i \to \mathbb{R}$ contínua per a $i = 1, 2$.

Considerem el següent problema de valor inicial,

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t}(t) = B_1 u(t-r_1) - f_1(u(t), v(t))u(t), \quad t \geq 0, \\ \\ \dfrac{\partial v}{\partial t}(t) = B_2 v(t-r_2) - f_2(u(t), v(t))v(t), \quad t \geq 0, \\ \\ (u_0, v_0) = (\phi, \psi) \in C^+. \end{cases}$$

Novament estem en les hipòtesis del Corol·lari A.2.1 i per tant tenim existència i unicitat local de solucions, així com la positivitat d'aquestes.

Apèndix B

Semifluxos monòtons i fortament monòtons.

Sigui (X, ϕ) un sistema dinàmic, és a dir, X és un espai topològic i el flux $\phi = \{\phi_t\}_{t\in\mathbb{R}}$ és una família d'aplicacions contínues de X en X satisfent uns determinats axiomes. El problema central dels sistemes dinàmics és descriure qualitativament el comportament asimptòtic quan $t \to +\infty$ de les trajectòries $t \to \phi_t x$, per a tots els estats inicials x. Hirsch [43] dóna una resposta per a sistemes que compleixen una determinada hipòtesis. Sota certes condicions, gairebé totes les òrbites amb clausura compacta (tret d'un conjunt de mesura zero) són estables, i són atretes pel conjunt de punts d'equilibri. En aquest sentit, els fluxos fortament monòtons no són caòtics.

Sobre semifluxos monòtons i fortament monòtons hem de destacar els treballs de Hirsch [42, 43] i Matano [64], on es veu, entre altres coses, que gairebé totes les trajectòries tendeixen al conjunt de punts d'equilibri i no hi poden haver cicles atractors. Podem trobar més resultats en aquesta línia als treballs de Smith i Thieme [86, 88] on les hipòtesis són lleugerament més dèbils.

Smith [84], Smith i Thieme [85, 87] apliquen la teoria de fluxos monòtons a les equacions diferencials funcionals en $\mathbb{R}^n$. Martin i Smith [62, 63] donen alguns resultats per a equacions diferencials funcionals en espais de Banach, de tipus reacció i difusió.

En aquest apèndix introduirem les definicions i resultats més importants de semifluxos monòtons i fortament monòtons. Després passarem a donar condicions en un cas senzill per a què la solució d'una equació diferencial amb retard en el temps generi un semiflux eventualment fortament monòton.

B.1 Definicions.

En aquesta secció donarem les definicions necessàries per tal de donar després els resultats més importants en referència a semifluxos monòtons i fortament monòtons.

A la resta de la secció, suposarem que tots els espais vectorials topològics són mètrics. Sigui X un *espai ordenat*, és a dir, un espai vectorial topològic dotat d'una relació d'ordre (parcial) tancada $R \subset X \times X$. Escriurem

$$x \leq y \quad \text{o} \quad y \geq x \quad \text{si} \quad (x, y) \in R.$$

$$x < y \quad \text{o} \quad y > x \quad \text{si} \quad (x, y) \in R \text{ i } x \neq y.$$

$$x \ll y \quad \text{o} \quad y \ll x \quad \text{si} \quad (x, y) \in IntR \quad \text{i} \quad x \neq y,$$

on Int denota l'interior d'un conjunt.

Si A i B són conjunts aleshores $A < B$ significa que $a < b$ per a tot $a \in A$, $b \in B$; de manera similar $A \ll B$, etc. Diem que X és *fortament ordenat* si qualsevol subconjunt obert $U \subset X$ satisfà:

$$\text{Si } x \in U \text{ aleshores } a \ll x \ll b \text{ per a algun } a, b \in U. \qquad \text{[SO1]}$$

és fàcil veure que això implica:

$$\text{Si } a, b \in U \text{ i } a \ll b \text{ aleshores } a \ll x \ll b \text{ per a algun } x \in U. \qquad \text{[SO2]}$$

Exemple B.1.1. *Un espai vectorial topològic ordenat V (sobre el cos $\mathbb{R}$) és un espai vectorial topològic junt amb un con convex tancat V_+ tal que $V_+ \cap (-V_+) = \{0\}$. Podem definir una relació d'ordre: $y \geq x$ si i només si $y - x \in V_+$. Notem que V és fortament ordenat si i només si V_+ és un* sòlid, *és a dir, $IntV_+ \neq \emptyset$. En aquest cas $x \ll y$ si i només si $y - x \in IntV_+$.*

Si X és fortament ordenat llavors també ho és qualsevol conjunt obert o dens a X amb la relació d'ordre induïda.

Notem que l'espai $X = \mathcal{C}(K)$ on K és un compacte de $\mathbb{R}^n$ és un espai fortament ordenat ja que tenim definida una relació d'ordre i $IntX^+ = \{\phi \in X^+ : \phi(x) >> 0$ per a tot $x \in K\} \neq \emptyset$.

Una aplicació contínua $f : X \to Y$ entre espais ordenats s'anomena *monòtona* si $x \leq y$ implica $f(x) \leq f(y)$. Aquesta és *fortament monòtona* si $x < y$ implica $f(x) \ll f(y)$.

Sigui ϕ un flux en un espai ordenat X (i.e. (X, ϕ) un sistema dinàmic). Diem que ϕ és (*fortament*) *monòton* si ϕ_t és una aplicació (fortament) monòtona per a tot $t \geq 0$.

B.2 Resultats més importants.

En aquesta secció donarem algun dels resultats més sorprenents en referència a semifluxos monòtons i fortament monòtons.

Suposem que ϕ és un semiflux monòton en un espai ordenat X. Donem primer de tot alguns resultats que ens informen sobre el conjunt omega límit d'un punt.

Teorema B.2.1. *Suposem que l'òrbita de x, $O(x)$, és precompacta. Es compleixen les següents afirmacions:*

(i) Si $\phi_T(x) \gg x$ per a algun $T \in \mathbb{R}^+$, llavors $\phi_t(x)$ convergeix a un punt d'equilibri, p, quan $t \to +\infty$. A més $p \gg x$, i $p \geq \phi_t(x)$ per a tot $t \geq 0$. De manera anàloga per a $\ll$.

(ii) Suposem que ϕ és un flux fortament monòton. Si $\phi_T(x) > x$ per a algun $T \in \mathbb{R}^+$, llavors $\phi_t(x)$ convergeix a un punt d'equilibri, p, quan $t \to +\infty$, i $p \gg O(x)$. De manera anàloga per a $\ll$.

Una conseqüència d'aquest resultat és que un flux monòton amb la clausura de les òrbites compacta en un espai fortament ordenat no pot tenir cicles atractors.

El següent resultat es coneix amb el nom de *Limit set dichotomy.*

Teorema B.2.2. *Suposem que ϕ és fortament monòton i $x < y$, amb $O(x)$ i $O(y)$ precompactes. Aleshores, o bé $\omega(x) \ll \omega(y)$, o bé, $\omega(x) = \omega(y)$ i està contingut en el conjunt de punts d'equilibri.*

El següent teorema ens dirà que el nombre de trajectòries que no tendeixen a un punt d'equilibri són escasses en X en el sentit de mesura. Cal dir, però, que a [43] es prova també en el sentit topològic i de cardinalitat.

Teorema B.2.3. *Suposem que ϕ és un flux fortament monòton en un conjunt obert X d'un espai de Banach, separable i fortament ordenat V, i que cada òrbita té clausura compacta en X. Sigui $E \subset X$ el conjunt de punts d'equilibri i Υ el conjunt de punts quasi-convergents ($x \in \Upsilon \Leftrightarrow \omega(x) \subset E$). Aleshores $\mu(X \setminus \Upsilon) = 0$ per a qualsevol mesura en V.*

Observació B.2.1. *Notem que si el conjunt de punts d'equilibri és discret llavors qualsevol punt quasi-convergent és convergent, ja que el conjunt omega límit és connex. Per tant, el Teorema B.2.3 ens dóna un criteri per determinar la dinàmica global.*

El següent resultat ens informa sobre la convergència global de les trajectòries d'un flux fortament monòton en X.

Teorema B.2.4. *Suposem que X és un subconjunt obert d'un espai vectorial topològic fortament ordenat. Sigui $W \subset X$ un conjunt obert de punts amb òrbites amb clausura compacta, i suposem que existeix un únic equilibri p en $\bigcup_{x \in W} \omega(x)$. Aleshores $\phi_t(x) \to p$ per a tot $x \in W$, i qualsevol element de W és asimptòticament estable.*

Observació B.2.2. *Com a observació final cal dir que tots els resultats donats per a fluxos fortament monòtons es poden provar sense dificultat per a fluxos eventualment fortament monòtons, és a dir, fluxos que inicialment són monòtons però a partir d'un instant de temps es tornen fortament monòtons.*

B.3 Fluxos monòtons generats per equacions amb retard.

En aquesta secció introduirem una condició que ens garantirà que la solució d'una equació diferencial amb retard en el temps genera un semiflux eventualment fortament monòton i per tant podrem aplicar la teoria de Hirsch.

Considerem la següent equació amb retard en el temps,

$$x'(t) = f(x_t), \tag{B.3.1}$$

on $f : C([-r, 0], \mathbb{R}) \longrightarrow \mathbb{R}$ i x_t denota l'element de $C = C([-r, 0], \mathbb{R})$ definit per $x_t(\theta) = x(t + \theta)$, $-r \le \theta \le 0$.

Suposem que (B.3.1) junt amb una condició inicial $x_0 = \phi \in C$ té una única solució definida en un interval maximal $[0, \sigma)$, $\sigma > 0$, que denotarem per $x(t)(\phi)$ o $x_t(\phi)$ depenent si la mirem en $\mathbb{R}$ o en C.

Recordem que el flux $U(t)$ és *monòton* si $\phi_1 \le \phi_2$ implica que $U(t)\phi_1 \le U(t)\phi_2$ per a tot $t \ge 0$ on estiguin definides.

Donem la següent condició sobre f anomenada condició de quasimonotonia,

$$\text{Si } \phi, \psi \in C \text{ satisfan } \phi \le \psi \text{ i } \phi(0) = \psi(0) \text{ llavors } f(\phi) \le f(\psi). \tag{QM}$$

Proposició B.3.1. *Suposem que f compleix (QM). Si $\phi_1, \phi_2 \in C$ i $\phi_1 \le \phi_2$ llavors*

$$U(t)\phi_1 = x_t(\phi_1) \le x_t(\phi_2) = U(t)\phi_2$$

per a tot $t \ge 0$ per als quals estan definides les dues bandes.

Suposem ara que f satisfà (QM) i que f té derivada, $f'(\phi)$, contínua a C. Introduïm la següent hipòtesis:

$$\text{Per a cada } \phi \in C,\ A(\phi) \equiv f'(\phi) \text{ és una matriu } 1 \times 1 \text{ irreductible.} \tag{I}$$

Cal dir que fem servir aquesta notació per a que es vegi la idea de com es generalitza al cas d'un sistema d'equacions diferencials amb retard en el temps. En el cas que ens ocupa aquesta hipòtesi és trivial.

La derivada de Frechet, $f'(\phi)$, és una aplicació lineal i acotada de C en $\mathbb{R}$ i, com a tal, té una representació en termes de les mesures de Lebesgue-Stieljes com

$$(f'(\phi))\chi = \int_{-r}^{0} \chi(\theta) d_\theta \eta(\theta, \phi), \tag{B.3.2}$$

on $\eta(\cdot, \phi) : \mathbb{R} \to \mathbb{R}$ satisfà per a cada $\phi \in C$

$$\begin{gathered} \eta(\theta, \phi) = \eta(0, \phi),\ \theta \geq 0, \\ \eta(\theta, \phi) = 0, \quad \theta \leq -r, \\ \eta(\cdot, \phi) \in BV[-r, 0] \text{ i és contínua per l'esquerra a } (-r, 0). \end{gathered}$$

No és difícil veure ([84]) que (QM) implica que $\eta(\cdot, \phi)$ és no-decreixent a $[-r, 0)$. Així doncs, la "matriu" $A(\phi)$ ve donada per

$$A(\phi) = (\eta(0, \phi)).$$

La hipòtesis (I) no té a veure amb la elecció del retards r relatius a les components u^i. Per això imposem

$$\text{Si per a tot } \phi \in C,\ \eta(\theta, \phi) > 0,\ -r < \theta < 0. \tag{R}$$

Ara ja podem donar un resultat que ens parla fluxos eventualment fortament monòtons (veure [84] o [63]).

Teorema B.3.1. *Suposem que f satisfà (QM), (I) i (R). Sigui $\phi, \psi \in \mathcal{C}$ satisfent $\phi < \psi$. Aleshores existeix T, $0 < T < n|r|$ de manera que*

$$x(t, \phi) \ll x(t, \psi), \quad T < t < \sigma. \tag{B.3.3}$$

Exemple: Donats $a, b, c > 0$ considerem la següent equació amb retard en el temps,

$$x'(t) = ax(t - r) - (b + cx(t))x(t), \tag{B.3.4}$$

on $r > 0$ denota el retard en el temps.

Notem que

$$\eta(\theta, \phi) = \begin{cases} 0 & \text{si} \quad \theta < -r, \\ a & \text{si} \quad \theta < 0, \\ -b - 2c\phi(0) & \text{si} \quad \theta \geq 0. \end{cases}$$

En aquest cas és molt senzill veure que si $x_0 = \phi \geq 0$ llavors $x_t(\phi) \geq 0$ i que les solucions estan definides per a tot temps (veure Apèndix B).
D'altra banda, els equilibris de l'equació són 0 i $(a-b)/c$. En conseqüència, com estem en les hipòtesis del Teorema B.3.1 podem aplicar els resultats de semifluxos fortament monòtons obtenint que si $a \leq b$ llavors $x_t(\phi) \to 0$ quan $t \to +\infty$ independentment de ϕ, i si $a > b$ llavors $x_t(\phi) \to (a-b)/c$ quan $t \to +\infty$ independentment de ϕ.

Apèndix C

Equacions transcendents.

En aquest Apèndix estudiarem com varia el suprem de la part real de les solucions d'una equació transcendent lineal de la forma

$$\lambda + \alpha - \mu e^{-\tau\lambda} = 0 \tag{C.0.1}$$

amb $\tau \geq 0$, i donades $\alpha \in \mathbb{R}$, $\mu = \mu_1 + i\mu_2 \in \mathbb{C}$, $\mu_1, \mu_2 \in \mathbb{R}$.

Utilitzarem el següent resultat que està demostrat a [23] (veure també per a equacions d'aquest tipus [18]).

Lema C.0.1. *El suprem de les parts reals de les arrels de l'equació transcendent (C.0.1) varien contínuament amb τ.*

Observació C.0.1. *Quan el suprem de la part real de les solucions de (C.0.1) sigui positiu direm que tenim inestabilitat i per contra si és negatiu direm que tenim estabilitat per al τ corresponent.*
Del lema anterior deduïm que només pot haver un canvi en l'estabilitat si per un cert τ l'equació (C.0.1) té una arrel imaginària pura.

Notem que si $\tau = 0$ l'equació (C.0.1) té una única solució donada per $\lambda = \mu - \alpha = (\mu_1 - \alpha) + i\mu_2$.

Pel Lemma C.0.1 només serà possible un canvi d'estabilitat (o inestabilitat) quan la part real de la solució sigui zero. Per tant ens disposem a calcular les arrels de la forma $\lambda = i\omega$, $\omega \in \mathbb{R}$. Llavors imposant l'equació tenim que

$$i\omega + \alpha = (\mu_1 + i\mu_2)(\cos(\omega\tau) - i\sin(\omega\tau)),$$

o equivalentment

$$\begin{aligned} \omega &= -\mu_1 \sin(\omega\tau) + \mu_2 \cos(\omega\tau), \\ \alpha_1 &= \mu_1 \cos(\omega\tau) + \mu_2 \sin(\omega\tau). \end{aligned} \tag{C.0.2}$$

En particular ω haurà de complir

$$\omega^2 = \mu_1^2 + \mu_2^2 - \alpha^2. \tag{C.0.3}$$

Llavors és clar el següent resultat.

Proposició C.0.2. *Si $\mu_1^2 + \mu_2^2 < \alpha^2$ llavors tenim dues possibilitats:*
(i) *Si $\mu_1 - \alpha > 0$ tenim inestabilitat per a tot $\tau \geq 0$.*
(ii) *Si $\mu_1 - \alpha < 0$ tenim estabilitat per a tot $\tau \geq 0$.*

Així doncs només queda discutir el cas $\mu_1^2 + \mu_2^2 \geq \alpha^2$.

Suposem primer que $\mu_1^2 + \mu_2^2 > \alpha^2$. En tal cas tindrem dues solucions imaginàries pures conjugades de (C.0.1), $\lambda = \pm i\omega$ on $\omega = \sqrt{\mu_1^2 + \mu_2^2 - \alpha^2}$.

Ara, com $\lambda + \alpha - \mu e^{-\tau\lambda}$ és una funció analítica de τ i λ, l'arrel $\lambda(\tau)$ és una funció diferenciable respecte de τ en un entorn de $\lambda = i\omega$. Llavors derivant (C.0.1) respecte de τ obtenim que

$$\frac{d\lambda}{d\tau}(\tau) = \frac{\omega^2}{(1 + \tau(\mu_1 \cos(\omega\tau) + \mu_2 \sin(\omega\tau)))^2 + (\tau\mu_2 \cos(\omega\tau) - \tau\mu_1 \sin(\omega\tau))^2}.$$

Tornem a recordar que suposem que $\omega = 0$ no pot ser solució, per tant

$$\frac{d}{d\tau}(Re\lambda)|_{\lambda = i\omega} > 0$$

d'aquí deduïm el següent resultat.

Proposició C.0.3. *Si $\mu_1^2 + \mu_2^2 > \alpha^2$ llavors tenim dues possibilitats:*
(i)*Si $\mu_1 > \alpha$ llavors tenim inestabilitat per a tot $\tau \geq 0$.*
(ii)*Si $\mu_1 < \alpha$ llavors tenim estabilitat si $\tau < \tau_1$ i inestabilitat si $\tau > \tau_1$ on τ_1 és la primera solució positiva de l'equació (C.0.2) on $\omega > 0$ ve donada per (C.0.3).*

Si

$$\mu_1^2 + \mu_2^2 = \alpha^2$$

llavors de l'equació (C.0.3) obtenim que $\omega = 0$, és a dir, $\lambda = 0$ és sempre una solució de l'equació (C.0.1). Això només és possible si $\alpha = \mu_1$, $\mu_2 = 0$, i l'equació es redueix a

$$\lambda + \alpha = \alpha e^{-\tau\lambda}.$$

No és difícil veure que les solucions d'aquesta equació són 0 i un conjunt numerable $\{\lambda_i\}_i$ amb $Re(\lambda_i) < -\delta < 0$ per a tot i.

Recollim ara tots els resultats anteriors en un sol enunciat en el qual suposarem que $\mu_1 \neq \alpha$. I denotarem per τ_1 a la primera solució positiva de (C.0.2) on ω ve donada per (C.0.3).

Teorema C.0.2. *Si* $\mu_1 > \alpha$ *tenim inestabilitat per a tot* $\tau \geq 0$.
En canvi si $\mu_1 < \alpha$ *tenim dues possiblitats:*
(i) *Si* $\mu_1^2 + \mu_2^2 < \alpha^2$ *i* $\tau \geq 0$ *o bé si* $\mu_1^2 + \mu_2^2 > \alpha^2$ *i* $\tau < \tau_1$ *tenim estabilitat.*
(ii) *Si* $\mu_1^2 + \mu_2^2 > \alpha^2$ *i* $\tau > \tau_1$ *tenim inestabilitat.*

Bibliografia

[1] A.S. Ackleh, D.F. Marshall and H.E. Heatherly, Survival of the fittest in a generalized logistic model, *Mathematical Models and Methods in Applied Sciences*, Vol. **9** , No. 9 (1999), 1379-1391.

[2] W. Arendt, A. Grabosch, G. Greiner, U. Groh, H.P. Lotz, U. Moustakas, R. Nagel, F. Neubrander and U. Schlotterbeck, *One parameter semigroups of positive operators*, Edited by R. Nagel, Lecture Notes in Mathematics, Springer-Verlag: Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 1986.

[3] O. Arino and M. Pituk, Convergence in Asymptotically Autonomous Functional Differential Equations, *J. Math. Anal. Appl.* **237**, 376-392, 1999.

[4] F.J. Ayala, *Origen y evolución del hombre*, Alianza Universidad, 1980.

[5] F.J. Ayala y J.W. Valentine, *La evolución en acción*, Editorial Alhambra, Primera edición española 1983.

[6] F.J. Ayala, *La teoría de la evolución: de Darwin a los últimos avances de la genética*, Ediciones Temas de Hoy, 1997.

[7] R. Bellman and K. L. Cooke, *Differential-Difference Equations*, Mathematics in science and engineering, Vol 6, 1963.

[8] C. Bonet et al., *Càlcul numèric*, Universitat Politècnica de Catalunya, 1991.

[9] E. Beretta and Y. Kuang, Convergence results in a well-known delayed predator-prey system, *J. Math. An. Appl.* **204** (1996), 840-853.

[10] H. Brezis, *Análisis funcional*, Alianza Universidad Textos, 1983.

[11] A. Calsina, A nonlinear model for size-dependent population dynamics. In *International Conference on Differential Equations*, (C. Perelló et al., eds), pp. 345-351, Barcelona 1.991, World Scientific Pub. 1993.

[12] A. Calsina and J. Saldaña, A model of physiologically structured population dynamics with a nonlinear individual growth rate. *J. Math. Biol.* **33**, (1995), 335-364.

[13] A. Calsina and M. Sanchón, Stability and unstability of equilibria of an equation of size structured population dynamics. Preprint.

[14] A. Calsina and C. Perelló, Modelos matemáticos de evolución darwiniana. *Actas de la Reunión Matemática en honor de A. Dou*, Universidad Complutense de Madrid (1989), 63-75.

[15] A. Calsina and C. Perelló, La Matemática de la evolución biológica, *Actas del XI C.E.D.Y.A.*, Universidad de Málaga (1990), 73-82.

[16] A. Calsina, C. Perelló and J. Saldaña, Non-local reaction-diffusion equations modelling predator-prey coevolution, *Publicacions Matemàtiques*, **38**, 315-325, 1994.

[17] A. Calsina and C. Perelló, Equations for biological evolution. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, **125A**, 939-958, 1995.

[18] K. L. Cooke and Z. Grossman, Discrete delay, Distributed delay and stability switches. *J. Math. Anal. Appl.* **86** (1982), 592-627.

[19] C. Corduneanu, *Integral equations and applications*, Cambridge University Press, 1991.

[20] S. Cuadrado, Un model d'equacions integro-diferencials per a la dinàmica evolutiva de l'edat de maduració, Treball de recerca, 1998.

[21] C. Darwin, *El origen de las especies*, Biblioteca Edaf 38, 1977.

[22] C. Darwin, *El origen del hombre*, Biblioteca Edaf 2, 1979.

[23] R. Datko, A procedure for determination of the exponential stability of cetain differential-difference equations. *Quart. Appl. Math.*, **36** (1978), 279-292.

[24] O. Diekmann, S.A. van Gils, S.M. Verduyn Lunel and H.O. Walther, *Delay Equations: Functional-, Complex-, and Nonlinear Analysis*, Applied Mathematical Sciences, Vol 110, Springer-Verlag New York Inc., 1995.

[25] T. Dobzhansky, F.J. Ayala, G.L. Stebbins and J.W. Valentine, *Evolution*, W.H. Freeman and Company, 1980.

[26] Douglas J. Futuyma, *Evolutionary biology*, Sinauer associates, 1986 (second edition).

[27] N. Dunford and J.T. Schwartz, *Linear Operators Part I: General Theory*, Pure and Applied Mathematics, Interscience publishers, Inc., New York, 1957.

[28] N. Dunford and J.T. Schwartz, *Linear Operators Part II: Spectral Theory of Self Adjoint Operators in Hilbert Space*, Pure and Applied Mathematics, Interscience publishers, 1963.

[29] N. Dunford and J.T. Schwartz, *Linear Operators Part III: Spectral Operators*, Pure and Applied Mathematics, Wiley-Interscience, 1971.

[30] K-J. Engel and R. Nagel, One-parameter semigroups for linear evolution equations, Graduate Texts in Mathematics, Springer Verlag, New York Inc., 2000.

[31] W.H. Enright and H. Hayashi, Convergence analysis of the solution of retarded and neutral delay differential equations by continuous numerical methods, *SIAM J. Numer. Anal.* Vol. **2**, No. 2, pp. 572-585, 1998.

[32] W.E. Fitzgibbon, Stability for abstract nonlinear Volterra integral equations involving finite delay, *J. Math. An. Appl.* **60**, 429-434, 1977.

[33] W.E. Fitzgibbon, Semilinear functional differential equations in Banach spaces, *J. Diff. Eq.* **29**, 1-14, 1978.

[34] C.W. Gear, *Numerical Initial Value Problems in Ordinary Differential Equations*, Prentice-Hall, Inc., 1971.

[35] K. Gopalsamy, *Stability and oscillations in Delay Differential Equations of Population Dynamics*, Mathematics and Its Applications, Kluwer Academic Publishers, 1992.

[36] A. Grabosch and U. Moustakas, A semigrup approach to retarded differential equations. In *One-parameter semigroups of positive operators* (Ed. R Nagel), Lecture Notes in Mathematics, Springer-Verlag: Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 1986.

[37] M.E. Gurtin and R.C. MacCamy, Nonlinear age dependent population dynamics, *Arch. Rat. Mech. Anal.* **54**, 1974, p. 281-300.

[38] J.K. Hale, *Functional Differential Equations*, Springer-Verlag, New York(1971), Second Edition, 1977.

[39] J.K. Hale, *Asymptotic behavior of dissipative systems*, Mathematical Surveys and Monographs, N0. 25, American Mathematical Society, Providence, Rhode Island, 1988.

[40] J.K. Hale and S.M. Verduyn Lunel, *Introduction to functional differential equations*, Applied Mathematical Sciences 99, Springer-Verlag New York Inc., 1993.

[41] E. Hille and R.S. Phillips, *Functional Analysis and Semi-groups*, American Mathematical Society, 1957.

[42] M.W. Hirsch, The dynamical systems approach to differential equations, *Bull. Amer. Math. Soc.* **11** (1984), 1-64.

[43] M.W. Hirsch, Stability and convergence in strongly monotone dynamical systems, *J. Reine Angew. Math.* **383** (1988), 1-53.

[44] S.B. Hsu, H.L. Smith and P. Waltman, Competitive exclusion and coexistence for competitive systems on ordered Banach spaces, *Trans. Amer. Math. Soc.* Vol. **348**, No. 10 (1996), 4083-4094.

[45] W. Kerscher and R. Nagel, Positivity and Stability for Cauchy Problems with Delay. In *Partial Differential Equations*, pp. 216-235, Lecture Notes in Mathematics 1324, 1988.

[46] D. Kirschner and A.S. Perelson, A model for the immune system reponse to HIV: AZT treatment studies. In *Mathematical Population Dynamics: Analisys of Heterogeneity*, Eds. O. Arino et al., 1995.

[47] D. Kirschner and G.F. Webb, A model for treatment strategy in the chemotherapy of AIDS, *Bulletin of Mathematical Biology*, Vol. **58**, No. 2, pp. 367-390, 1996.

[48] D. Kirschner and G.F. Webb, Understanding drug resistance for monotherapy treatment of HIV infection, *Bulletin of Mathematical Biology*, Vol. **59**, No. 4, pp. 763-785, 1997.

[49] D. Kirschner and G.F. Webb, Resistance, remission, and qualitative differences in HIV chemotherapy, *Emerging Infectious Diseases*, Vol. **3**, No. 3, 273-283, 1997.

[50] D. Kirschner and G.F. Webb, A mathematical model of combined drug therapy of HIV infection, *Journal of Theoretical Medicine*, Vol. **1**, pp. 25-34, 1997.

[51] D. Kirschner and G.F. Webb, Immunotherapy of HIV-1 infection, *Journal of Biological Systems*, Vol. **6**, No. 1 (1998) 71-93.

[52] M.A. Krasnosel'skii, *Topological Methods in the Theory of Nonlinear Integral Equations*, 1964.

[53] R. Kress, *Numerical Analysis*, Graduate Texts in Mathematics, Springer Verlag New York Inc., 1989.

[54] Y. Kuang, *Delay Differential Equations with Applications in Population Dynamics*, Mathematics in Science and Engineering, Vol. 191, Academic Press, Inc., 1993.

[55] L.R. Lawlor and J. Maynard Smith, The coevolution and stability of competing species, *The American Naturalist*, Vol 110, No. 971, 1976.

[56] Y.I. Lyubich, *Mathematical Structures in Population Genetics*, Biomathematics Vol. 22, Springer-Verlag: Berlin, Heidelberg, 1992.

[57] N. MacDonald, *Biological Delay Systems: linear stability theory.* Cambridge Studies in Mathematical Biology, 1989.

[58] A.G. McKendrick, Applications of mathematics to medical problems, *Proc. Edin. Math. Soc.* **44**, 1926, p.98-130.

[59] P. Magal and G.F. Webb, Mutation, selection, and recombination in a model of phenotype evolution, *Discrete Contin. Dynam. Systems* **6** (2000), no. 1, 221–236.

[60] T.R. Malthus, An essay on the principle of population, Printed for J. Johnson in St. Paul's Churchyard, London, 1798.

[61] L. Markus, Asymptotically autonomous differential systems. In Lefschetz, S. (ed.). *Contributions to the Theory of Nonlinear Oscillations III.* Ann. Math. Stud., Vol. 36, pp. 17-29) Princeton: Princeton University Press 1956.

[62] R.H. Martin and H.L. Smith, Abstract functional differential equations and reaction-difussion systems, *Trans. A.M.S.* Vol **321**, No 1, 1990.

[63] R.H. Martin and H.L. Smith, Reaction-difussion systems with time delays: monotonicity, invariance, comparison and convergence, *J. reine angew. Math.* **413** (1991), 1-35.

[64] H. Matano, Strongly order-preserving local semi-dynamical systems - Theory and applications, Proc. Autumn Course on Semigroups, Dec. 1984, Trieste; Research Notes in Math., Boston.

[65] J.H. Mathews, *Numerical Methods for mathematics, science, and engineering*, Prentice Hall International Editions, second edition, 1992.

[66] J. Maynard Smith, *Acerca de la Evolución*, Hermann Blume Ediciones, 1984.

[67] J. Maynard Smith, *La teoria de la evolución*, Ciencias de la Naturaleza, Hermann Blume, 1984.

[68] J. Maynard Smith, Evolution and the Theory of Games, Cambridge University Press, Cambridge, U.K., 1982.

[69] J.A.J. Metz, S.A.H. Geritz, G. Mészena, F.J.A. Jacobs, and J.S. van Heerwaarden, Adaptative dynamics, a geometrical study of the consequences of nearly faithful reproduction. In S.J. van Strien and S.M. Verduyn Lunel (eds), *Stochastic and spatial structures of dynamical systems* North-Holland, Amsterdam, 1996.

[70] T. Nagylaki, Introduction to Theoretical Population Genetics, Biomathematics Texts, Springer-Verlag: Berlin, Heidelberg, 1992.

[71] P.W. Nelson, J.D. Murray and A.S. Perelson, A model of HIV-1 pathogenesis that includes an intracellular delay, *Math. Biosci.* **163** (2000), 201-215.

[72] A. Pazy, *Semigroups of Linear Operators and Applications to Partial Differential Equations*, Applied Mathematical Sciences 44, Springer-Verlag, 1983.

[73] A.S. Perelson, D.E. Kirschner and R. de Boer, Dynamics of HIV infection of $CD4^+$ T cells, *Math. Biosc.* **114** (1993), 81-125.

[74] I. Pellegrin, J. Izopet, J. Reynes et al., Emergence of zidovudine and multidrug-resistance mutations in the HIV-1 reverse transcriptase gene in therapy-naive patients receiving stavudine plus didanosine combination therapy. *AIDS* (1999), **13**, 1705-1709.

[75] A. C. Pipkin, *A Course on Integral Equations*, Texts in Applied Mathematics 9, Springer-Verlag, 1991.

[76] P. Poláčik, Convergence in smooth strongly monotone flows defined by semilinear parabolic equations, *J. Diff. Eq.* **79** (1989), 89-110.

[77] D. Porter, D. S. G. Stirling, *Integral equations: a practical treatment from spectral theory to applications*, Cambridge University Press, 1990.

[78] G. Price and J. Maynard Smith, The logical animal conflict, *Nature* **246**, 15-18, 1973.

[79] R.M. Ribeiro, S. Bonhoeffer and M.A. Nowak, The frequency of resistant mutant virus before antiviral therapy, *AIDS* 1998, **12**:461-465.

[80] M. Ridley, *The problems of evolution*, Oxford University Press, 1985.

[81] F. Riesz, B. Sz.-Nagy, *Functional Analysis*, Frederic Ungar Publishing Co., New York, 1971 (fifth printing).

[82] M. Sanchón, A mathematical model structured by the $CD4^+$ T cells studying the effect of a treatment on the dynamics of AIDS epidemic. Preprint.

[83] G. Seifert, Positively invariant closed sets for systems of delay differential equations, *J. Diff. Eq.* **22** (1976), 292-304.

[84] H.L. Smith, Monotone semiflows generated by functional differential equations, *J. Diff. Eq.* **66** (1987), 420-442.

[85] H.L. Smith and H.R. Thieme, Monotone semiflows in scalar non-quasi-monotone functional differential equations, *J. Math. Anal. Appl.* **150** (1990), 289-306.

[86] H.L. Smith and H.R. Thieme, Quasi convergence and stability for strongly order-preserving semiflows, *SIAM J. Math. Anal.* Vol. **21**, No. 3 (1990), 673-692.

[87] H.L. Smith and H.R. Thieme, Strongly order preserving semiflows generated by functional differential equations, *J. Diff. Eq.* **93** (1991), 332-363.

[88] H.L. Smith and H.R. Thieme, Convergence for strongly order-preserving semiflows, *SIAM J. Math. Anal.* Vol. **22**, No. 4 (1991), 1081-1101.

[89] M. W. Strickberger, *Evolution.* Jones and Barlett Publishers, Inc., 1990.

[90] H.R. Thieme, Convergence results and a Poincaré-Bendixon trichotomy for asymptotically autonomous differential equations. *J. Mat. Biol.*, Vol. **30**, p.755-763, 1992.

[91] C.C. Travis and G.F. Webb, Existence and stability for partial functional differential equations, *Trans. AMS*, **200** (1974), 395-418.

[92] P.F. Verhulst, Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement, *Correspondence Mathématique et Physique* **10**, 1838, p.113-121.

[93] L. Vilaclara, *La procesionaria del pino*, Publicaciones de la obra social agrícola de la Caja de Pensiones para la vejez y ahorros de Cataluña y Baleares, 1977.

[94] G.F. Webb, Autonomous nonlinear functional differential equations and nonlinear semigroups, *J. Math. Anal. Appl.* **46**, 1-12, 1974.