Poblacions estructurades i evolució de cicles biològics: edat de maduració i temps de lisi en bacteriòfags

Josep Ma Palmada

CERTIFICO que la present memòria ha
estat realitzada per Josep Ma Palmada Privat
i dirigida per mi.

Bellaterra, Juliol de 2008.

Dr. Àngel Calsina Ballesta.

Memòria presentada per aspirar
al grau de Doctor en Matemàtiques.
Universitat Autònoma de Barcelona.
Bellaterra, Juliol de 2008.
Director: Dr. Àngel Calsina Ballesta.

A la Carme, en Marc
i l'Aleix, evidentment

Índex

Agraïments

Des d'aquestes línies voldria donar les gràcies a totes aquelles persones que, de manera directa o indirecta, han contribuït a fer que aquesta memòria arribés a veure la llum.

A tota la meva família, pel suport rebut de tots ells, però especialment a la meva dona, la Carme, i als nostres fills, en Marc i l'Aleix, que són els qui han viscut més de prop els nervis i aquells moments de preocupació que comporta un treball d'aquest tipus, i que han vist passar moltes hores que no els he pogut dedicar. Les hi dec!

A tots els professors del programa de doctorat de la UAB, per contribuir a la meva formació, però especialment a l'Agustí, que va tenir el valor d'accedir a formar part del tribunal quan vaig defensar la tesina i poc més tard tornava a sentir a parlar de temes relacionats amb dinàmica de poblacions i EPD's a l'estar també al tribunal de la suficiència investigadora, i que, per culpa de la seva immensa curiositat davant qualsevol tema, ha inspirat part de la introducció.

A en Joan, en Jordi, la Sílvia, en Xavier i en general a tots els membres del grup de recerca d'EDP's i aplicacions GREDPA (fent menció especial al ser fundador, en Carles Perelló, de qui vaig rebre les primeres classes d'aquesta disciplina quan feia la carrera) que, tot i que no he pogut assistir a tots els seminaris que m'hagués agradat, de tots ells he après alguna cosa.

A la Montse i a tot el departament de Microbiologia de la UAB, per les seves aportacions.

A la Mariona, per ajudar-me a entendre una mica més part d'aquest món microscòpic.

Als companys del departament d'Informàtica i Matemàtica Aplicada de la UdG ja que si mai he necessitat alguna cosa d'ells allà han estat.

A la Teresa, perquè sempre ha estat disposada a donar-me un cop de mà en temes lingüístics (no cal dir que qualsevol error que hi pugui haver serà únicament culpa meva).

Als meus amics, per ser com són, per interessar-se sovint per l'estat d'aquesta memòria i per intentar entendre de què anava, tot preguntant-se que com era possible que existissin models matemàtics aplicats a la Biologia!

Finalment, al director d'aquesta tesi, l'Àngel Calsina, per totes les hores que m'ha dedicat, per contagiar-me l'entusiasme de casar Matemàtica i Biologia, donant sempre una interpretació biològica als resultats obtinguts després d'emborratxar-se amb eines matemàtiques, i pel fet d'estar segur de poder comptar sempre amb ell.

Introducció

Una de les més grans inquietuds de l'ésser humà ha estat, i continuarà sent sempre així, la de mirar d'entendre qualsevol fenomen que passa al seu voltant. El fet d'esbrinar el perquè i com succeeixen les coses és, en molts casos, el primer pas per intentar millorar alguna situació: no es pot combatre una malaltia si no s'ha entès prèviament què la produeix i com actuen els agents que l'alimenten; no tindríem els avions que hi ha avui en dia sense haver entès les lleis de l'aerodinàmica; no es podria predir amb exactitud cap eclipsi ni mantenir cap satèl·lit en òrbita si no s'hagués entès la llei de la gravitació universal; ni es podria preveure, encara que sigui a curt termini, el temps metereològic sense tenir uns models matemàtics cada vegada més fiables...

Entendre les lleis que regeixen un fenomen (físic, químic, biològic,...) és, en termes científics, contruir un model. Això és el que es fa quan es dóna qualsevol fórmula o teoria (llei de Newton, la relativitat d'Einstein o la mecànica quàntica entre molts altres) que intenta explicar un fet de la naturalesa.

Els models que s'estudien en aquesta tesi són de dinàmica de poblacions. Aquests tipus de models intenten descriure diferents aspectes d'una població: com evoluciona el nombre d'individus al llarg del temps, si hi ha alguna característica que incideix favorablement a la subsistència de l'espècie o d'una part d'ella, com varia la dinàmica respecte dels valors dels diferents paràmetres,...

La dinàmica de poblacions ha estat objecte d'estudi des de fa molt temps. L'any 1202 el matemàtic italià Leonardo de Pisa, més conegut pel nom de Fibonacci, publica en el seu famós llibre *Liber abaci* un problema de *biomatemàtica*: quants parells de conills hi haurà en un any, començant amb una única parella, si cada mes qualsevol parella n'engendra una altra, que es reprodueix a partir del segon mes?

Si es suposa que cada parell de conills es reprodueix amb aquesta regularitat i que no hi ha morts, el nombre de parelles de conills presents a cada mes ve donat per la (coneguda) successió de Fibonacci: 1, 1, 2, 3, 5, 8, ... Aquest model és, molt probablement, el primer model (discret) de dinàmica de poblacions de la història.

Leonhard Euler, l'any 1760, publica un article (veure [30]) on estudia la mortalitat i la natalitat del gènere humà. En les seves hipòtesis ja té en compte l'edat dels diferents individus i, tot i no utilitzar equacions diferencials, sinó que ho fa en termes de probabilitats (el que avui en dia s'anomena *teoria acumulativa* -vegi's per exemple [27] i [28]-) aquest és, segurament, el primer model continu de dinàmica de poblacions (estructurades).

No trobem res més en aquest camp fins l'any 1798, quan T.R. Malthus, a [53], estableix el primer model (lineal) en termes d'equacions diferencials ordinàries:

$$P'(t) = \lambda P(t), \qquad t \geq 0,$$

on $P(t)$ és la quantitat d'individus d'una població al temps t i λ (el paràmetre malthusià) és la diferència entre la fertilitat i la mortalitat de la població (considerades constants). La solució d'aquest model és $P(t) = P(0)e^{\lambda t}$, pel que s'ha de concloure que, o bé la població creix exponencialment si $\lambda > 0$, o bé la població tendeix a extingir-se si $\lambda < 0$. Un inconvenient important d'aquest model, i que per això no és gaire realista, és que no té en compte la limitació de recursos (quan la població creix els individus han de competir pel menjar, l'espai,...). En vistes dels resultats Malthus deia que si s'aconseguís eradicar la fam i la misèria el creixement exponencial de la població desembocaria una altra vegada en una manca de recursos important i que per tant aquests mecanismes autoreguladors de la població eren necessaris per a la subsistència de l'espècie humana.

En aquesta mateixa línia, i intentant salvar les limitacions de l'anterior model, P.F Verhulst a [70] proposa, l'any 1838, un altre model, aquest no lineal, també d'equacions diferencials ordinàries (la famosa equació logística):

$$P'(t) = \alpha P(t) \left(1 - \frac{P(t)}{k}\right),$$

on $P(t)$ és, com abans, la quantitat d'individus de la població en l'instant t, $\alpha > 0$ la taxa de creixement i $k > 0$ la capacitat de càrrega màxima de la població. La solució a aquesta equació diferencial amb condició inicial $P(0) = P_0$ diferent de k és

$$P(t) = \frac{kCe^{\alpha t}}{1 + Ce^{\alpha t}}, \qquad C = \frac{P_0}{k - P_0}.$$

Aquest model ja té en compte la competència pels recursos i el resultat és que la població tendeix a l'equilibri asimptòticament estable $P(t) \equiv k$ quan el temps s'acosta a infinit independentment de la condició inicial $P_0 > 0$.

Un dels fets més importants de la Biologia és, sens dubte, l'evolució de les espècies. La primera teoria en aquest tema va ser la que va formular Jean-Baptiste de Monet, cavaller de Lamarck (1744-1829), que deia que l'ús o el desús dels òrgans feia que aquests s'adquirissin o es perdessin, i que els canvis o caràcters adquirits es transmetien per herència biològica als seus descendents. Per a Lamarck el principi de l'evolució és la necessitat o desitg, el que ell va anomenar *besoin.* Les idees de Lamarck no van ser gaire populars en la seva època, i després refutades per les lleis de la genètica de Mendel.

Els dos noms als quals va associada la teoria de l'evolució moderna són Charles Darwin i Alfred Russell Wallace, els quals amb l'article [25] començaven a construir els pilars de la teoria. Només un any més tard, Darwin publicava l'obra més important en aquest camp: *The Origin of Species* (1859). La teoria de l'evolució de Darwin es basa en dos principis: la mutació, és a dir, els canvis que es poden produir al replicar-se el material genètic en les generacions posteriors i que segons Darwin són més o menys aleatoris; i la selecció natural, que diu que els individus amb alguna característica més avantatjosa que les altres tindran més possibilitats de sobreviure i de tenir més descendència que els altres i que aquesta característica es trasmetrà a les generacions següents, i també que qualsevol variació que no sigui tan favorable serà eliminada (perquè els seus portadors tindran menys descendència). Walter Weldon, creador de la *biometria*, deia que la teoria de l'evolució de Darwin era intrínsicament una teoria matemàtica.

Gregor Mendel (l'any 1866) va establir les lleis que regeixen l'herència genètica (conegudes com les Lleis de Mendel), treball publicat en una petita revista local i que va romandre desapercebut (fins i tot no entès) fins l'any 1900.

La síntesi entre aquestes dues teories (darwinisme i mendelisme) la van portar a terme (a les dècades dels anys 20 i 30) R. Fisher, J.B.S. Haldane i S. Wright, considerats els fundadors de la genètica de poblacions. Els seus models matemàtics combinen selecció i mutació per explicar l'evolució (vegi's per exemple [31], [36] i [76]).

A partir d'aquí són molts els models que trobem a la literatura fent referència a dinàmica ecològica i evolutiva de poblacions. Un dels més famosos és el model de presa-depredador de Vito Volterra de l'any 1926 (vegi's [71]), plantejat, de manera molt similar però independentment, per Alfred James Lotka l'any 1925 (vegi's [51]). El biòleg italià Umberto D'Ancona va notar que durant la primera guerra mundial la proporció de taurons (depredadors) al mar Adriàtic havia augmentat considerablement. La qüestió del per què havia succeït això és la que va plantejar a Volterra, el qual va modelitzar la variació de les poblacions de preses i depredadors mitjançant el següent sistema d'equacions diferencials ordinàries:

$$\left\{ \begin{array}{lcl} x' & = & ax - bxy \\ y' & = & cxy - dy, \end{array} \right.$$

on x i y fan referència a les poblacions de preses i de depredadors respectivament. $a > 0$ és la taxa relativa de creixement de la població de preses en absència de depredadors; en absència de preses els depredadors s'extingirien (considerant com a únic recurs aquesta presa) i per tant la taxa relativa de creixement seria negativa ($-d$); el terme cxy ve donat per la llei d'acció de masses enunciat per primera vegada per Hamer en treballs sobre epidemiologia (vegi's [37]), que postula que la taxa de creixement, en aquest cas dels depredadors, serà proporcional al producte de poblacions de preses i depredadors (proporcional al nombre mitjà de "trobades"); i finalment $-bxy$ indica la incidència negativa per a les preses pel fet d'enfrontar-se als seus depredadors, amb la mateixa hipòtesi: el nombre de captures proporcional al de trobades i aquest al de "parelles" possibles.

Les solucions d'aquest sistema (amb condició inicial positiva) són corbes tancades al voltant de l'equilibri no trivial $(x(t), y(t)) \equiv (\frac{d}{c}, \frac{a}{b})$, i per tant es dedueix que quan la població de preses augmenta, també ho fa, encara que amb un retard temporal, la població de depredadors pel fet que els recursos són abundants. També es dedueix del model que si l'activitat pesquera disminueix (hi ha menys captures tant de preses com de depredadors) aleshores la proporció entre la mitjana del nombre de depredadors en un període i la de preses augmenta. D'Ancona tenia resposta a la seva pregunta ja que durant la guerra l'activitat pesquera era mínima o gairebé nul·la.

Trobem altres models donats per equacions diferencials ordinàries en àrees com l'epidemiologia. El primer model en aquest camp el trobem en el que van donar, l'any 1927, Kermack i Mckendrick (vegi's [44]). Pretenien modelitzar la transmissió d'una malaltia en una població i ho varen fer mitjançant un sistema d'equacions diferencials ordinàries. Si S és la quantitat d'individus susceptibles de contraure una malaltia, I el nombre d'infectats (i que poden infectar nous individus) i R els individus recuperats (no poden infectar ni ser infectats) el sistema proposat és:

$$\left\{ \begin{array}{rcl} S' & = & -bSI \\ I' & = & bSI - aI \\ R' & = & aI. \end{array} \right.$$

Tots aquests models (i molts altres) consideren iguals tots els individus de la població, és a dir, no tenen en compte variables internes dels individus que poden afectar la dinàmica de la població, com poden ser l'edat dels individus, la seva mida, $\ldots$, ni variables externes com la posició en l'espai. Aquestes variables poden incidir, per exemple, sobre les taxes de fertilitat i de mortalitat al llarg de la vida dels components de la població; o sobre l'eficàcia d'un depredador a capturar la presa; o sobre la capacitat d'infecció d'un determinat bacteri,...

Davant d'aquesta situació és natural pensar en una població estructurada en alguna d'aquestes variables per així poder tractar els individus de manera diferenciada.

Els primers models (lineals) que introdueixen els efectes de l'edat els proposen K.P. Sharpe i A.J. Lotka (1911) a [67] i més tard McKendrick (1926) a [56]. Aquest és un model en termes d'equacions en derivades parcials en el qual la variable d'estat no és la quantitat d'individus d'una població $P(t)$, sinó que és la densitat de població d'edat a al temps t, $u(a,t)$. És a dir, que la variable d'estat pren valors en un conjunt de dimensió infinita. Ara, la quantitat d'individus de la població serà:

$$P(t) = \int_0^\infty u(a,t)\ da.$$

Suposem que la taxa de mortalitat només depèn de l'edat dels individus (en altres ocasions es pot pensar que també depèn del total de la població $P(t)$ per competència pels recursos). Sigui $m(a)$ aquesta taxa. Si l'única causa per la qual els individus deixen de formar part de la població és aquesta mortalitat, en l'interval de temps de t a $t+dt$ moriran una quantitat de $m(a)dt$ d'individus per capita que a temps t tenen edat a. Per tant el nombre d'individus morts a l'interval de temps $(t, t+dt)$ amb edats compreses a l'interval $(a, a+da)$ serà, aproximadament,

$$u(a,t)\ da\ m(a)\ dt.$$

Llavors, com que el nombre d'individus que a l'instant $t+dt$ tenen edat compresa entre $a+dt$ i $a+dt+da$ és aproximadament la diferència entre el nombre d'individus que a l'instant t tenien edat entre a i $a+da$ i el nombre d'individus morts d'edat entre a i $a+da$ a l'interval de temps $(t, t+dt)$, tindrem que

$$u(a+dt, t+dt)\ da \approx u(a,t)\ da - u(a,t)\ da\ m(a)\ dt.$$

Dividim ara per $da \cdot dt$ i fem límits quan dt s'acosta a zero. Suposant que $u(a,t)$ sigui diferenciable en a i en t, com que tenim que

$$\begin{aligned}\lim_{dt\to 0} \frac{u(a+dt, t+dt) - u(a,t)}{dt} &= \lim_{dt\to 0} \frac{u(a+dt, t+dt) - u(a, t+dt)}{dt} \\ &+ \lim_{dt\to 0} \frac{u(a, t+dt) - u(a,t)}{dt} \\ &= u_t(a,t) + u_a(a,t),\end{aligned}$$

obtenim així l'anomenada equació de l'edat:

$$u_t(a,t) + u_a(a,t) = -m(a)u(a,t).$$

El model proposat per Sharpe-Lotka-Mckendrick és, doncs,

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t}(a,t) + \dfrac{\partial u}{\partial a}(a,t) = -m(a)u(a,t) & a \in [0,l), \ t > 0 \\ \\ u(0,t) = \displaystyle\int_0^l b(a) \ u(a,t) \ da & t > 0 \\ \\ u(a,0) = u_0(a) & a \in [0,l), \end{cases}$$

on $b(a)$ i $m(a)$ són les taxes relatives de fertilitat i de mortalitat respectivament. $l \leq \infty$ pot ser l'edat màxima a la que pot arribar a viure un individu o, per exemple (canviant l'equació lleugerament, vegi's [16]), la mida a la qual ha d'arribar per ser extret de la població.

La primera equació del sistema dóna el balanç de la població (l'equació de l'edat). La segona equació, la condició de frontera, és la taxa de naixements o nombre de naixements per unitat de temps. En efecte, el nombre d'individus que a temps $t+h$ tenen edat menor que h és menor o igual que el nombre de naixements entre l'instant t i el $t+h$ i és més gran o igual que aquest nombre de naixements menys el nombre de morts d'individus d'edat menor que h ocurregudes entre t i $t+h$. Si el nombre de fills per unitat de temps d'un individu d'edat a és $b(a)$, de forma que el nombre de fills per unitat de temps dels individus d'edat entre a i $a+da$ a temps t és $b(a)u(a,t)da$, llavors tindrem, aproximadament,

$$h \int_0^l b(a)u(a,t)da - m(0)u(0,t)h^2 \leq u(0,t+h)h \leq h \int_0^l b(a)u(a,t)da,$$

d'on s'obté la condició de frontera fent tendir h a 0. Finalment, la tercera equació és la condició inicial.

Aquest sistema és lineal al no dependre les funcions m i b de la densitat u. El fet diferencial entre aquest model i els que s'havien donat fins al moment és que els individus són considerats diferents si tenen edats diferents.

Els primers sistemes no lineals per a una població estructurada per l'edat els donen M.E. Gurtin i R.C. MacCamy l'any 1974 a [34] i F. Hoppensteadt, el mateix any, a [39].

Gurtin i MacCamy consideren que les taxes de fertilitat i de mortalitat depenen no solament de l'edat a, sinó que també de la població total $P(t) = \displaystyle\int_0^l u(a,t) \ da$. Així queda un sistema d'equacions en derivades parcials no lineal amb condició de frontera també no lineal:

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

Com hem comentat abans l'estructura de les poblacions en edat, mida, ... és vital per poder tractar de manera diferenciada i més exacta la seva dinàmica. Modificacions del sistema presa-depredador de Lotka-Volterra i del sistema epidemiològic de Kermack-Mckendrick introduint estructura en edat es poden trobar, entre molts d'altres, a [23] i a [69] pel que fa a models de presa-depredador, i a [39] i [40] pel que fa a models epidemiològics.

Poden haver-hi altres variables internes (a part de l'edat) que afectin la dinàmica d'una població, com poden ser la mida dels seus individus, que tant pot alterar la capacitat de reproduir-se com pot augmentar la seva probabilitat de subsistir en un medi on hi hagi depredadors, o l'edat de maduració en una població on hi ha dos grups diferenciats, joves i adults, que pot tenir incidències directes en el grau d'eficàcia de tenir descendència pel fet que arribar a madurar més tard implica també arribar millor preparat.

Algunes d'aquestes variables són transmissibles als descendents i estan subjectes a mutacions hereditàries. Són les que s'anomenen *variables evolutives* o també *trets fenotípics continus*. Els primers models que tenen en compte aquestes mutacions els van donar, l'any 1965, M. Kimura i J.F. Crow (vegi's [22] i [45]). En treballs més recents podem trobar sistemes evolutius que també tenen en compte la mutació d'algunes variables internes, per exemple a [9], [10], [12] i [11], on es consideren variables evolutives com l'eficàcia d'evitar ser capturat per depredadors i el temps que es fa servir per buscar aliment. Un altre model que té en compte la mutació el podem trobar a [52], per exemple. En aquests articles la mutació ve modelada en termes de difusió. A [17] i a [18] s'estudia el comportament de solucions estacionàries respecte de la variable evolutiva (l'edat de maduració) en una població amb dos grups, joves i adults. A [29] es considera un model per a una població que depèn de dos recursos diferents, i s'estructura amb una variable evolutiva $x \in [0,1]$, que significa el grau amb el que un individu utilitza el primer recurs, de tal manera que si $x = 0$ voldrà dir que només consumeix el segon recurs. La principal diferència entre aquests models ([17], [18], [29]) i els anteriors és que el terme de mutació ve donat per un operador integral.

A [65] s'estudia l'evolució d'una població de virus prenent com a variable evolutiva la capacitat que té un virus d'infectar, o la seva agressivitat. En aquest cas hi podem trobar tant el plantejament més clàssic de modelar la mutació mitjançant termes de difusió com una alternativa prenent un operador integral.

En tots aquests models on intervenen variables evolutives es consideren densitats respecte d'aquestes variables, de manera que, per a valors fixats de la variable evolutiva, el que queda és un sistema d'equacions diferencials ordinàries o sistema "ecològic subjacent" per a poblacions d'individus idèntics respecte la variable evolutiva.

Aquesta tesi està dividida en dues parts (capítols) en les que s'estudien dos models (un en cada capítol) de dinàmica de poblacions estructurades que, malgrat tenir naturalesa diferent, fan referència tots dos a cicles biològics.

El primer model és per a una població on hi ha dos grups d'individus diferenciats: joves i adults. El pas de joves a adults (aquí joves i adults equival a individus no fèrtils i individus fèrtils respectivament) es fa quan s'arriba a determinada edat de maduració l, que considerarem en general diferent per a cada individu, encara que genèticament fixada. Aquesta edat de maduració estarà subjecte a mutacions hereditàries (és una variable evolutiva). La població estarà estructurada en edat de maduració i en edat (fisiològica). Igual que a [17], [18] i [29] la mutació vindrà modelada per un operador integral. La principal novetat d'aquest model respecte tots els anteriors és que, fixada la variable evolutiva, encara ens quedarà un problema en dimensió infinita, concretament, una equació de dinàmica de poblacions estructurades per l'edat.

El segon model és per a una població de bacteris i bacteriòfags (fags). Els fags són uns virus (específics per a cada bacteri diferent) que per reproduir-se s'adhereixen al bacteri i injecten el seu ADN. Dins del bacteri es produeix la replicació dels virus i finalment provoquen la mort del bacteri alliberant-se així tots els nous virus. De fet, és un sistema presa-depredador, on les preses són els bacteris. Aquesta població estarà estructurada en el "temps d'infecció" del bacteri, és a dir, el temps que fa que un virus s'ha adherit a ell (això és anàleg a l'edat del model anterior) i considerem que el temps que ha de passar per a què el bacteri mori i alliberi els nous virus és una variable aleatòria amb la seva corresponent funció de distribució, és a dir, un paràmetre que pren valors en un conjunt de dimensió infinita. Tot i que no considerarem mutacions per a aquest paràmetre, és l'equivalent a l'edat de maduració del primer model.

En el primer capítol considerem el següent model per a la dinàmica de la població:

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t}(l,a,t) + \dfrac{\partial u}{\partial a}(l,a,t) = -m(P(t),Q(t),l,a)u(l,a,t) \\ \\ u(l,0,t) = \displaystyle\int_0^{+\infty}\int_{\widehat{l}}^{+\infty} \beta(l,\widehat{l})\ b(\widehat{l},a)\ u(\widehat{l},a,t)\ da\ d\widehat{l} \\ \\ u(l,a,0) = u_0(l,a). \end{cases} \tag{1}$$

Aquí, $u(l,a,t)$ és la densitat d'individus d'edat $a \geq 0$ i edat de maduració $l \geq 0$ en el moment t, i per tant la quantitat de joves al moment t vindrà donada per

$$P(t) = \int_0^{+\infty}\int_0^{l} u(l,a,t)\ da\ dl,$$

i la quantitat d'adults per

$$Q(t) = \int_0^{+\infty}\int_l^{+\infty} u(l,a,t)\ da\ dl.$$

La primera equació és l'equació de l'edat abans comentada, on m és la taxa de mortalitat que pensem que depèn de les poblacions totals dels dos grups, de a i de l. La segona és la taxa de naixements d'individus amb edat de maduració l on $\beta(l,\widehat{l})$ és una funció de densitat de probabilitat que modelitza la mutació o replicació defectuosa (de la variable evolutiva) de manera que $\displaystyle\int_{l_1}^{l_2} \beta(l,\widehat{l})\ dl$ ens dóna la probabilitat que el fill d'un individu amb edat de maduració $\widehat{l}$ tingui edat de maduració $l \in (l_1,l_2)$.

En aquest capítol provem l'existència i unicitat de solucions del sistema (1), usant la teoria d'equacions d'evolució semilineals, és a dir, pensant el sistema (1) com un problema de valor inicial a un espai de Banach de l'estil

$$\begin{cases} u'(t) = Au(t) + f(u(t)) \\ u(0) = u_0, \end{cases} \tag{2}$$

on A serà un operador lineal no acotat de l'espai de Banach $X = L^1(\mathbb{R}^{2+},\mathbb{R})$, de manera que el domini de A conté la condició de frontera del sistema (1), f la funció no lineal $f(u)(l,a) := -m(P,Q,l,a)u(l,a)$ i $u_0 \in X$ la condició inicial, i provant que A és el generador infinitesimal d'un semigrup fortament continu d'operadors lineals acotats de l'espai X i que f, amb les hipòtesis que farem sobre m, és localment Lipschitz a X, pel que, pels resultats de [61] tindrem existència i unicitat local de solucions. Provarem també que l'existència és global, la seva positivitat i la dependència contínua respecte de les condicions inicials.

Estudiem també l'existència d'estats estacionaris. Considerarem que les mortalitats dels dos grups d'individus són diferents però independents de l'edat dins de cada grup: direm $m_1(P,Q)$ i $m_2(P,Q)$ a les mortalitats de joves i adults respectivament. Si fixem "l'ambient" (és a dir, pensem $m_1(P,Q)$ i $m_2(P,Q)$ constants i iguals a μ_1 i μ_2) aleshores provar l'existència de solucions estacionàries es reduirà a provar l'existència d'una funció pròpia de valor propi 1 de cert operador integral. Fent algunes hipòtesis sobre la funció de densitat $\beta(l,\widehat{l})$, i utilitzant resultats de [66] del tipus del teorema de Perron Frobenius en dimensió infinita arribem a demostrar que aquest operador integral té radi espectral igual a 1 i que aquest és un valor propi amb una única funció pròpia positiva associada (llevat de constants). Això no garantirà l'existència de solucions estacionàries (recordem que hem fixat l'ambient). S'haurà de complir també que aquests valors de μ_1 i μ_2 que ens donen radi espectral 1 compleixin que

$$\begin{cases} m_1(P,Q) = \mu_1 \\ m_2(P,Q) = \mu_2. \end{cases}$$

En situacions menys generals pel que fa a les mortalitats acabem demostrant l'existència i unicitat de solució estacionària. Això es demostra, per exemple, per al cas que la mortalitat dels adults sigui constant (cas força típic en gran quantitat d'espècies d'insectes, en les que es dóna la situació que l'esperança de vida un cop els individus arriben a adults és prou baixa com per considerar la seva mortalitat independent de la població -i de l'edat-, és a dir, no influenciada per la competència pels recursos; inclús podríem pensar que aquest col·lectiu no està estructurat amb l'edat) i pensant m_1 depenent només de P de forma estrictament creixent (per competència).

També s'acaba veient existència i unicitat de solució estacionària per al cas que els individus joves tinguin mortalitat constant i m_2 depengui només de Q, o també per al cas que les dues mortalitats depenguin del total de la població, és a dir, quan $m_1 = m_1(P+Q)$ i $m_2 = m_2(P+Q)$.

En el cas que cada mortalitat depengui del total d'individus del propi grup, és a dir, $m_1 = m_1(P)$ i $m_2 = m_2(Q)$, podrem demostrar l'existència de solucions estacionàries, però no la unicitat.

L'última secció del primer capítol està dedicada a l'existència d'una *estratègia evolutivament estable* (ESS) per a la variable evolutiva l. Aquest concepte fou introduit en l'explicació de l'evolució biològica per J. Maynard Smith i G.R. Price a [54] (1973) en un context procedent de la teoria de jocs i més tard (1976 i 1982) aplicat a la teoria de l'evolució en un context poblacional o ecològic a [48] i a [55] pel mateix Maynard. De fet, W.D. Hamilton, a [38] (1967), ja parlava d'una "estratègia invencible" per a la sex ratio en una població on hi ha competència per obtenir parella, concepte que és essencialment el mateix que definien Maynard i Price.

Un valor particular de la variable evolutiva (o *tret evolutiu*), en aquest cas l'edat de maduració, s'anomena una *estratègia*. El concepte d'una ESS és aquella estratègia que, si és adoptada per la gran majoria dels individus d'una població (trobant-se aquesta en equilibri ecològic) no és envaïble, en el sentit que si en aquella població s'hi introdueix un grup d'individus (prou reduït per poder considerar que seguim tenint l'equilibri) amb una estratègia diferent (estratègia invasora), aleshores aquesta població "invasora" s'acaba extingint.

En el segon capítol estudiem la dinàmica d'una població de bacteris i fags. L'any 1915 el bacteriòleg britànic Frederick William Twort va descobrir un agent (que va denominar *agent bacteriolític*) que infectava i matava bacteris, i va intentar utilitzar-lo per combatre certes malalties tant en animals com en humans. Al no tenir èxit en aquests intents no va aprofundir més en el tema. Independentment, el microbiòleg canadenc Félix D'Herelle, l'any 1917, anunciava el descobriment d' *"un microbi invisible, antagonista del bacil de la disenteria"*, que ell mateix va donar el nom de *bacteriòfag* (*fag* per abreujar). L'any 1919 D'Herelle va aconseguir, usant fags, l'eradicació d'una plaga de tifus del pollastre. Utilitzant teràpia fàgica, també al mateix any, va curar de disenteria el primer pacient. Aquesta teràpia es va convertir, no sense controvèrsies, en una important arma contra les malalties d'origen bacterià.

El descobriment dels antibiòtics (la penicil·lina data de l'any 1928) va fer que l'ús dels fags fos substituit per aquests. Només a alguns països de l'Europa de l'Est i a l'antiga Unió Soviètica es continuava amb aquesta pràctica. L'ús a gran escala dels antibiòtics (era una eina realment eficaç) comença amb la Segona Guerra Mundial. És justament aquesta efectivitat que tenen els antibiòtics el que ha provocat un mal ús dels mateixos (tant per part del consum directament en humans com pel fet de medicar sobretot animals de granja passant així a la cadena alimentària) i com a conseqüència una resistència bacteriana adquirida per evolució.

Aquest inconvenient fa que es torni a posar la mirada a la teràpia fàgica com a tractament per combatre infeccions ocasionades per bacteris molt resistents a antibiòtics (els patògens oportunistes *Pseudomona aeruginosa* i *Staphylococcus aureus*, per exemple, que actuen en baixades de defenses de l'organisme ocasionades per intervencions quirúrgiques, cremades, ... i que són extremadament resistents a molts antibiòtics). També és interessant (la teràpia fàgica) per al control d'infeccions en animals de granja (per exemple contra la salmonel·la) evitant així que el tractament antibiòtic (de fet legalment prohibit) passi a la cadena alimentària. Precisament un projecte d'investigació del Departament de Microbiologia de la Universitat Autònoma de Barcelona (vegi's [50]) està dedicant esforços a estudiar els diferents fags que poden ser útils per al biocontrol de la salmonel·la en el sector avícola i porcí.

L'ús dels fags com a teràpia té varis avantatges respecte l'ús d'antibiòtics: només actuen sobre els bacteris en qüestió i per tant no tenen "efectes secundaris" per a l'organisme, així com no actuen sobre altres bacteris beneficiosos (els que viuen a l'intestí, per exemple, i que es veuen sèriament afectats pels antibiòtics); a diferència dels antibiòtics, els fags es repliquen (provocant la mort del bacteri), pel que petites dosis podrien ser suficients; pel fet que els fags necessiten els bacteris per reproduir-se s'espera que hi hagi concentracions de fags només on hi hagi concentració de bacteris; els fags poden coevolucionar per contrarestar les mutacions bacterianes que fan que disminueixi la seva eficàcia; ...

En el procés que segueixen els fags per reproduir-se es produeix la mort del bacteri. Un cop adherits a la membrana del bacteri injecten a dins el seu material genètic i utilitzen el metabolisme del bacteri per començar la seva replicació. Abans no es comencen a observar els primers nous virus passa un temps (el *període d'eclipsi*). Passat un altre període de temps es produeix la *lisi* del bacteri (el bacteri mor), alliberant tots els nous virions aptes ja per infectar nous bacteris. El temps que ha passat des de la infecció del bacteri per part del virus fins que s'ha produit la lisi s'anomena *període de latència*, i la quantitat de nous virus alliberats és el que es diu *burst size*, que depèn molt de la naturalesa dels bacteris i dels fags, així com del medi on es troben, i és molt variable.

S'observa que la quantitat de nous virions dins del bacteri creix amb el temps. De fet, en molts articles (vegi's [1], [2], [63] i [73] entre molts d'altres) es considera proporcional a la diferència entre el període de latència i el període d'eclipsi (en aquests articles es considera el període de latència igual per a tots els bacteris infectats). D'una banda, si el període de latència és massa curt, la quantitat de nous fags alliberats serà baixa però també la presència de nous virus en disposició d'infectar altres baceris es veurà incrementada ben aviat. D'altra banda, si el període de latència és massa gran tindrem un major nombre de fags alliberats però, a part de tenir nous virus per continuar amb la destrucció dels bacteris més tard, com que l'espai dins del bacteri és limitat i el seu metabolisme es va deteriorant, el creixement de fags dins del bacteri es veurà frenat. És natural pensar, doncs, en un període de latència òptim en el sentit que faci que la població de fags sigui la més gran possible. També és interessant estudiar com afecta la quantitat de bacteris lliures d'infecció (quantitat de preses si pensem en un sistema presa-depredador) a aquest període de latència òptim, i també com li afecta el medi on es troben. La riquesa en nutrients del medi determina la *qualitat* dels bacteris. En tots els articles citats anteriorment (i en molts d'altres) s'estudia (bàsicament de manera experimental, però també en algun d'ells de manera teòrica, és a dir, a partir d'equacions que modelitzen el creixement de fags) l'existència d'aquest període de latència òptim pensant la quantitat i la qualitat dels bacteris lliures constant, i la seva dependència respecte aquestes dues característiques.

L'objectiu del segon capítol és provar l'existència d'un període de latència òptim i estudiar la seva dependència respecte la quantitat i la qualitat dels bacteris lliures d'infecció. Pensarem, doncs, que tenim una quantitat de bacteris que no varia (en els experiments en laboratori es manté aquesta quantitat constant òbviament de manera artificial) i que es troben en un medi determinat. La diferència respecte els treballs esmentats al paràgraf anterior radicarà en què pensarem el període de latència com una variable aleatòria T que té associada una funció de distribució F que, a més, no té perquè ser absolutament contínua. És natural pensar que no tots els bacteris lisaran al cap d'un període de latència determinat, i per tant la pregunta que ens farem serà si hi ha alguna funció de distribució $\widehat{F}$ que fa que la taxa de creixement dels fags sigui el més gran possible. Tindrem, doncs, un paràmetre (que després considerarem com a tret evolutiu) de dimensió infinita. Hi ha treballs, alguns molt recents, on s'estudia la dinàmica d'una població de fags i bacteris, però en tots ells es considera el període de latència com a paràmetre unidimensional (vegi's per exemple [19] (1961), [49] (1985), [5] (2001) i [32] (2005)). En aquest últim article Y. Kuang i S. A. Gourley ja diuen que estan pensant en modificar el caràcter unidimensional del període de latència per incorporar al model una funció de densitat de probabilitat.

Tot i que no són la majoria podem trobar diferents treballs on es pren també el tret evolutiu de dimensió infinita: vegi's per exemple [14] (on es considera la funció $k(x)$, que dóna la proporció d'energia que es dedica a créixer -sent $1-k(x)$ la que es dedica a la reproducció dels individus d'una població- en funció de la mida individual x), [60] (on $s(a)$ és una funció que descriu l'esforç metabòlic invertit en els diferents tipus de recursos, que vénen caracteritzats per la variable a) i [64] (on $s(a)$ és la funció de distribució que dóna la probabilitat que un individu canviï de sexe amb edat menor o igual que a).

El model estudiat en el segon capítol és el següent:

$$
\left\{
\begin{array}{l}
v(\tau, t) = \begin{cases} kSP(t-\tau)(1-F(\tau))e^{-\delta\tau} & \tau < t \\ \\ v_0(\tau - t)\dfrac{1-F(\tau)}{1-F(\tau-t)}e^{-\delta t} & \tau > t \end{cases} \\ \\
P(t) = P_0 e^{-(m+kS)t} + \displaystyle\int_0^t L(s)e^{-(m+kS)(t-s)}ds,
\end{array}
\right. \tag{3}
$$

on $P(t)$ és la quantitat de fags lliures a l'instant t, $v(\tau, t)$ la densitat de bacteris infectats fa τ unitats de temps en el moment t (necessitem estructura respecte τ ja que suposem que no tots els bacteris lisen al cap del mateix temps), $L(t)$ és la quantitat de fags alliberats per efecte de les lisis per unitat de temps i ve donat per

$$
L(t) = \int_0^l b(\tau)\frac{v(\tau, t)}{1-F(\tau)}dF(\tau),
$$

on $l := \inf\{\tau : F(\tau) = 1\}$ si $F(\tau) = 1$ per algun τ, i $l = \infty$ en cas contrari, P_0 i $v_0(\tau)$ les condicions inicials, i pel que fa als paràmetres, $F(\tau)$ és la funció de distribució que ens dóna la probabilitat que un bacteri lisi en un període de latència menor o igual que τ, $b(\tau)$ és el burst size si la lisi es produeix després d'un temps de latència τ, $k > 0$ és la constant d'adsorció dels fags, S la quantitat (constant) de bacteris lliures d'infecció, $\delta > 0$ la mortalitat (no deguda a la lisi i també constant) dels bacteris infectats i $m > 0$ la constant de degradació dels fags lliures.

Aquest model amaga una equació en derivades parcials. De fet demostrem que, si T és una variable aleatòria absolutament contínua, el model és equivalent (en el sentit que les solucions d'un sistema compleixen l'altre) al següent:

$$
\begin{cases}
\dfrac{\partial v}{\partial t}(\tau, t) + \dfrac{\partial v}{\partial \tau}(\tau, t) = -\dfrac{F'(\tau)}{1-F(\tau)}v(\tau, t) - \delta v(\tau, t) & \tau < l \\ \\
v(0, t) = kSP(t) \\ \\
P'(t) = -mP(t) - kSP(t) + L(t),
\end{cases}
$$

amb $L(t) = \displaystyle\int_0^l b(\tau)\frac{v(\tau, t)}{1-F(\tau)}F'(\tau)d\tau.$

En la primera part d'aquest capítol demostrem que el model (3) té solució única (utilitzant un argument de punt fix), definida per a tot t, i que és positiva si les condicions inicials ho són. Demostrem també que els operadors solució d'aquest sistema formen un semigrup fortament continu d'operadors lineals acotats sobre un espai de Banach.

Amb la intenció de demostrar l'existència d'una funció de distribució $\widehat{F}$ que faci òptim el creixement de fags estudiem la cota de creixement del semigrup solució. Demostrem que aquesta cota de creixement, en certs casos, ve donada pel valor propi (real) dominant del generador del semigrup (això passarà quan es compleixi la desigualtat $m - \delta < kS(R-1)$, on R és el màxim nombre de fags que es poden alliberar en una lisi). Provem, en aquest cas, que hi ha una única funció de distribució $\widehat{F}$ que fa màxima la cota de creixement dels semigrup i per tant que dóna el creixement òptim de la població de fags. A més demostrem, utilitzant eines d'anàlisi convexa de manera molt semblant com es fa a [14] i a [64], que $\widehat{F}$ ha de ser de la forma $\widehat{F}(\tau) = H(\tau - \widehat{l})$ per a una certa $\widehat{l} > 0$, si H és la funció de Heaviside. En altres paraules l'estratègia òptima consisteix en què el període de latència valgui $\widehat{l}$ amb probabilitat 1. Si no es compleix que la cota de creixement del semigrup coincideix amb el valor propi dominant del seu generador (és el cas que es compleixi que $m - \delta \geq kS(R-1)$) aleshores provem l'existència (i no la unicitat) d'una funció de distribució que dóna la màxima cota de creixement, que en aquest cas és negativa i per tant la població de fags s'acaba extingint. Aquí el (de)creixement òptim s'ha d'entendre com aquell que porta a l'extinció de la manera més lenta possible. Cal comentar també que cap dels experiments realitzats per diferents autors (vegi's per exemple [2], [35] i [73]) porta a l'extinció de la població de fags, el que fa pensar que aquesta situació (la segona desigualtat) no s'ha d'esperar biològicament parlant, tot i que matemàticament és possible.

En tots aquests articles i en d'altres ([1] i [72] per exemple) es dedueix que el període òptim de latència és decreixent respecte de la quantitat S de bacteris lliures d'infecció i també decreixent respecte de la qualitat (donada en el nostre model per R). Del nostre model es desprèn que si bé sí que és decreixent respecte de la qualitat dels bacteris no ho és sempre respecte de la quantitat d'aquests. Ho serà si la mortalitat dels bacteris infectats (δ) és inferior a cert valor que hem anomenat δ_c.

Acabem deduint també que el valor del període de latència òptim és més sensible a la qualitat dels bacteris que a la seva quantitat (a diferència del model proposat per I.-N Wang a [72], que no sempre és així). En aquesta secció hi ha un estudi comparatiu entre els resultats d'aquest article i els nostres.

Estudiem també un cas particular del burst size, que és el que es considera a la major part dels articles citats anteriorment, és a dir, prenem el burst size proporcional a la diferència entre el període de latència i el període d'eclipsi. Pensem, això sí, que aquesta funció és acotada considerant que a partir de cert instant ja no es generen més virions dins del bacteri (la suposició d'acotació d'aquesta funció és natural ja que l'espai que es disposa és limitat i a més el metabolisme del bacteri deixa de ser eficient a partir de cert moment pel desgast sofert).

L'última secció del capítol està dedicada a estudiar la dinàmica adaptativa de la població de bacteris i fags prenent com a tret evolutiu la funció de distribució de probabilitat $F(\tau)$. Provem l'existència d'ESS i que aquesta ha de ser una translació de la funció de Heaviside.

Capítol 1

Un model de selecció i mutació en una població estructurada per l'edat

1.1 Introducció

Són molts els treballs que podem trobar dins el camp de models de dinàmica de poblacions estructurades, ja sigui per variables internes de tipus fisiòlogic com per exemple l'edat o la mida (tornem a citar a Euler amb [30] (1760), el model lineal de Sharpe, Lotka i McKendrick a [67] (1911) i a [56] (1926), i el no lineal de Gurtin i MacCamy a [34] (1974) com a pioners en aquest terreny, però més recentment podem trobar-ne molts altres, vegi's per exemple [57], [74], [41], [24], [43] i [46]), ja sigui per variables fenotípiques contínues (genèticament fixades i generalment sotmeses a mutacions hereditàries) com per exemple l'edat de maduració, el grau de virulència d'un determinat virus o el temps que un individu inverteix en un determinat recurs (vegi's entre molts d'altres [11], [17], [18], [20], [29], [33], [52] i [65]).

El model que estudiem en aquest primer capítol és un model de dinàmica de poblacions estructurades per l'edat i també per una variable evolutiva (l'edat de maduració). Suposarem que hi ha dos grups d'individus, joves i adults, i que el pas d'un grup a l'altre es fa quan s'arriba a l'edat de maduració (diferent per a cada individu, sotmesa a mutació hereditària -modelada per un operador integral- i genèticament fixada). Necessitem també estructura en edat ja que hem de saber en quin moment un individu passarà de jove a adult. La diferència i principal novetat d'aquest model és que, un cop fixada la variable evolutiva, encara queda un problema en dimensió infinita: un model de dinàmica de poblacions estructurades en edat.

1.2 Descripció del model evolutiu

Considerem el següent model per a la dinàmica d'una població estructurada per l'edat, on hem introduït una variable evolutiva genèticament fixada, l, que serà l'edat de maduració.

De fet pensem que dins d'aquesta població hi ha dos tipus d'individus: joves (o no fèrtils) i adults (que són els individus reproductors), i el pas d'un grup a l'altre es produeix a l'arribar a certa edat l, en general diferent per a cada individu, però que queda fixada al moment de néixer:

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t}(l,a,t) + \dfrac{\partial u}{\partial a}(l,a,t) = -m(P(t),Q(t),l,a)u(l,a,t) \\ \\ u(l,0,t) = \displaystyle\int_0^{+\infty}\int_{\widehat{l}}^{+\infty} \beta(l,\widehat{l})\ b(\widehat{l},a)\ u(\widehat{l},a,t)\ da\ d\widehat{l} \\ \\ u(l,a,0) = u_0(l,a). \end{cases} \tag{1.1}$$

En aquest sistema $u(l,a,t)$ és la densitat de població en el moment t d'individus d'edat a i amb edat de maduració l; $P(t) = \displaystyle\int_0^{+\infty}\int_0^{l} u(l,a,t)\ da\ dl$ és la població total de joves al moment t i $Q(t) = \displaystyle\int_0^{+\infty}\int_l^{+\infty} u(l,a,t)\ da\ dl$ la població total d'adults.

Pensarem la taxa de mortalitat m com una funció depenent de les variables P, Q, l i a, estrictament creixent i localment Lipschitz respecte de les dues primeres, i acotada (inferiorment per una constant positiva).

Tot i que per a la primera part d'aquest capítol només exigirem el que acabem de comentar, més endavant prendrem una forma més concreta d'aquesta funció mortalitat. De fet pensarem que els individus joves i els adults tenen mortalitats m_1 i m_2 que només depenen de $P(t)$ i $Q(t)$. Això és pensar la m com:

$$m(P,Q,l,a) = \begin{cases} m_1(P,Q) & \text{si } a < l \\ m_2(P,Q) & \text{si } a > l. \end{cases} \tag{1.2}$$

Un cas particular d'això succeeix quan els dos col·lectius no usen els mateixos recursos. De fet en aquest cas m_1 només depèn de P i m_2 de Q perquè llavors la sobrepoblació d'una classe d'edat no afecta la mortalitat de l'altra, i a més, les mortalitats són (relativament) insensibles a l'edat, com passa en moltes poblacions animals.

$b(l,a)$ és la taxa de fertilitat dels adults, que suposarem que només depèn de l i de a. Els individus joves no tenen capacitat per reproduir-se, per tant si $a < l$ aquesta taxa valdrà 0. També pensarem que mentre un individu és jove la seva mida és estrictament creixent amb l'edat, i que quan $a = l$ i passa a ser adult ja no creix més. En molts casos la mida dels individus determina de manera principal la seva capacitat de tenir descendència, pel que sembla natural pensar que la funció $b(l,a)$ sigui una funció creixent respecte l (com més tard arribin a ser adults més mida tindran i per tant més capaços seran de tenir fills).

Si l'esperança de vida dels adults és molt baixa podríem pensar fins i tot que la funció b depèn només de l: $b(l,a) = b(l)$, però en el cas més general, quan un individu adult arribi a una edat prou elevada és natural pensar que la taxa de fertilitat comenci a decréixer, pel que, per a una l fixada, si bé fins a cert moment l'edat no influeix en la taxa de fertilitat, sí que suposarem que a partir d'aquest moment b és una funció decreixent respecte de l'edat.

Per fixar idees podem pensar la funció b de la següent manera:

$$b(l,a) = \begin{cases} 0 & a < l \\ b_1(a)b_2(l) & a \geq l, \end{cases} \tag{1.3}$$

on $b_1(a)$ és una funció constant fins a certa edat crítica i a partir d'aquest moment decreixent i tendint a 0, mentre que $b_2(l)$ és una funció estrictament creixent, acotada i amb $b_2(0) = 0$. Suposarem també, per raons tècniques, que, o bé la gràfica de b_2 no és tangent a l'eix d'ordenades, o si ho és, que existeix un $n \in \mathbb{N}$ tal que $b_2(l) \leq l^{1/n}$ si l és prou propera a 0. Això equival a demanar que per a edats de maduració molt petites la taxa de fertilitat no variï excessivament.

D'aquesta manera $b(l,a)$ serà una funció acotada i amb $b(0,a) = 0$.

La primera equació de (1.1) és la que ens dóna l'evolució de $u(l,a,t)$: l'edat varia amb el temps a *velocitat* 1, i la mortalitat afecta a $u(l,a,t)$ amb el terme negatiu $m(P,Q,l,a)u(l,a,t)$ (l'equació de l'edat comentada a la introducció).

Pel que fa a la segona equació (la condició de frontera) és la que ens dóna la densitat de naixements. Aquesta s'obté de considerar primer el nombre de fills per unitat de temps dels individus de tipus $\widehat{l}$, és a dir, la integral de la taxa de fertilitat $b(\widehat{l},a)$ per la densitat d'adults amb edat de maduració $\widehat{l}$ i edat a al moment t: $\displaystyle\int_{\widehat{l}}^{+\infty} b(\widehat{l},a)u(\widehat{l},a,t)\, da$. Això s'haurà de multiplicar també per una densitat de probabilitat $\beta(l,\widehat{l})$ que modelitza la mutació o replicació defectuosa (de la variable evolutiva) de manera que $\displaystyle\int_{l_1}^{l_2} \beta(l,\widehat{l})\, dl$ ens dóna la probabilitat que el fill d'un individu amb edat de maduració $\widehat{l}$ tingui edat de maduració $l \in (l_1, l_2)$ (pensem més aviat en densitats tals que el valor esperat de $(l-\widehat{l})^2$, $\int_0^\infty (l-\widehat{l})^2\ \beta(l,\widehat{l})\ dl$, és petit, sent-ne la interpretació que suposem poc probables les mutacions grans), i finalment integrar respecte $\widehat{l}$. En moltes ocasions aquesta funció $\beta(l,\widehat{l})$ tindrà els pesos més grans entorn de la diagonal del pla $l\widehat{l}$, és a dir, tindran probabilitat més gran de tenir descendència amb edat de maduració l aquells adults que tinguin edat de maduració propera a l.

Per ser $\beta(l,\widehat{l})$ una funció de densitat es compleix, per a cada $\widehat{l}$, que

$$\int_0^{+\infty} \beta(l,\widehat{l})\ dl = 1.$$

El leitmotiv del model (1.1) és doble. Per una banda es tracta d'estudiar el balanç entre un valor moderadament gran de l'edat de maduració l, amb l'avantatge d'una fertilitat b gran i l'inconvenient que pocs individus arribaran a ser adults, i un valor petit de l, que pot compensar una fertilitat baixa amb un nombre més gran d'adults. D'altra banda es tracta de veure el balanç entre la força de selecció cap a un valor intermig de l (que és el que cal esperar segons els comentaris precedents) i la mutació que pot sostenir una diversitat de valors de l. És d'esperar que si hi ha solucions estacionàries, aquestes siguin densitats (d'equilibri) més o menys concentrades prop de valors òptims en algun sentit de l. Els treballs [17] i [18] van en aquesta direcció encara que en ells la interpretació de la variable evolutiva és d'edat de maduració mitjana i no és un valor determinista com en el present treball. Finalment, la tercera equació és la condició inicial.

1.3 Problema de valor inicial

En llenguatge d'operadors, i pensant $u(l,a,t)$ com $u(t)(l,a)$, el sistema (1.1) es pot escriure com:

$$\begin{cases} u' = Au + f(u) \\ \\ u(t)(l,0) = \displaystyle\int_0^{+\infty} \int_{\widehat{l}}^{+\infty} \beta(l,\widehat{l})\ b(\widehat{l},a)\ u(t)(\widehat{l},a)\ da\ d\widehat{l} \\ \\ u(0)(l,a) = u_0(l,a), \end{cases} \tag{1.4}$$

on $A := -\dfrac{\partial}{\partial a}$ és un operador lineal, no acotat, de l'espai de Banach

$X := L^1(\mathbb{R}^{2+}, \mathbb{R})$, amb la norma $||u||_X = \int_0^{+\infty} \int_0^{+\infty} |u| \, da \, dl$, i $f(u)(l,a) := -m(P,Q,l,a)u(l,a)$.

Més en general podem pensar en el següent problema:

$$\begin{cases} u' = Au + f(u) \\ u(t)(l,0) = (Bu(t))(l) \\ u(0)(l,a) = u_0(l,a), \end{cases} \tag{1.5}$$

on B és un operador lineal continu i positiu de l'espai X al de les funcions $L^1(0,\infty)$:

$$B : X \longrightarrow L^1(0,\infty).$$

Observació 1.3.1 *La funció m està definida només per a valors positius. Per tal que la funció f estigui definida per a tot element de X, la pensarem estesa per als valors negatius dels arguments P i Q de manera que continuï essent Lipschitz.*

Observació 1.3.2 *L'espai*

$$L^1((0,+\infty) \times (0,+\infty), \mathbb{R})$$

és isomorf a l'espai

$$L^1_l((0,+\infty), L^1_a((0,+\infty), \mathbb{R})).$$

Això ens permetrà pensar l'espai X com el de les funcions $u(l,a)$ de dues variables que pertanyen a $L^1(\mathbb{R}^{2+})$; o bé com una funció u de $\mathbb{R}^+$ a $L^1(\mathbb{R}^+)$, que per a cada l, $u(l)(a)$ és de $L^1(\mathbb{R}^+)$ com a funció de a. Fixem-nos que la funció $u(l,a)$ no ha de tenir les mateixes propietats respecte de les dues variables (en particular la derivada de u respecte a ha de ser de $L^1(\mathbb{R}^+)$, en canvi això no té perquè passar per a la l), i aquesta equivalència ens permetrà tractar per separat la l i la a.

Perquè l'operador A tingui valors a X cal definir el domini de A: $D(A)$. Ha de passar, doncs, que la funció u_a pertanyi a l'espai $L^1_l((0,+\infty), L^1_a(0,+\infty))$, és a dir, la derivada respecte de a ha de ser de $L^1((0,+\infty))$ com a funció de a, per tant prendrem

$$D(A) = \{\varphi(l,a) \in L^1_l((0,+\infty), W^{1,1}_a(0,+\infty)) : \\ \varphi(l,0) = (B\varphi)(l) \ \text{ q.p.t. } l\}.$$

Ara tenim un problema de valor inicial de tipus semilineal a l'espai de Banach X:

$$\begin{cases} u'(t) = Au(t) + f(u) \\ u(0) = u_0. \end{cases} \tag{1.6}$$

1.4 Existència i unicitat de solucions

1.4.1 El problema de valor inicial linealitzat

Estudiarem primer el problema de valor inicial linealitzat:

$$\begin{cases} u'(t) = Au(t) \\ u(0) = u_0. \end{cases} \tag{1.7}$$

Donem algunes definicions i resultats de la teoria de semigrups que farem servir per provar l'existència i unicitat de solucions del problema de Cauchy 1.7:

Definició 1.4.1 *[61, Capítol I] Sigui X un espai de Banach. Una família $T(t)$, $0 \leq t < \infty$, d'operadors lineals continus de X a X és un* semigrup d'operadors lineals continus sobre X *si*
(i) $T(0) = Id$, i
(ii) $T(t+s) = T(t)T(s)$ per a cada $t, s \geq 0$.

Un semigrup d'operadors sobre X es diu fortament continu *(en direm un semigrup d'operadors de classe C^0) si*

$$\lim_{t \to 0} T(t)x = x, \qquad \forall\ x \in X.$$

Definició 1.4.2 *L'operador lineal A definit per*

$$D(A) = \left\{ x \in X : \lim_{t \to 0} \frac{T(t)x - x}{t} \ \textit{existeix} \right\}$$

i, si $x \in D(A)$,

$$Ax = \lim_{t \to 0} \frac{T(t)x - x}{t} = \left. \frac{d^+ T(t)x}{dt} \right|_{t=0} \qquad \forall\ x \in D(A)$$

és el generador infinitesimal *del semigrup $T(t)$, i $D(A)$ és el domini de A.*

Utilitzarem el següent teorema, que ens dóna una cota de la norma dels operadors de semigrups fortament continus:

Teorema 1.4.1 *[61, Teorema 2.2, capítol I] Sigui $T(t)$ un semigrup d'operadors de classe C^0. Aleshores existeixen constants $\omega \geq 0$ i $M \geq 1$ tals que*

$$||T(t)|| \leq Me^{\omega t}, \qquad 0 \leq t < \infty.$$

Definició 1.4.3 *Sigui $T(t)$ un semigrup d'operadors de classe C^0. Pel Teorema 1.4.1 existeixen constants $\omega \geq 0$ i $M \geq 1$ tals que $T(t) \leq Me^{\omega t}$ per a tot $t \geq 0$.*

Si $\omega = 0$, $T(t)$ s'anomena uniformement acotat*, i si a més $M = 1$ es diu un* semigrup de contraccions de classe C^0*.*

Provarem que el nostre operador A és el generador infinitesimal d'un semigrup d'operadors lineals de classe C^0, pel que el problema lineal (1.7) admetrà una única solució (veure [61, Capítols I i IV]).

Utilitzarem el següent resultat, degut a R.S. Phillips (veure [62] i també [4, capítol II Teorema 1.2]). Abans d'enunciar-lo hem de donar unes quantes definicions.

Definició 1.4.4 *Un espai vectorial E sobre $\mathbb{R}$ amb una relació d'ordre parcial $\leq$ es diu ordenat si $\leq$ és compatible amb l'estructura d'espai vectorial, és a dir, que*

1. $x \leq y \Rightarrow x + z \leq y + z \qquad x, y, z \in E.$
2. $x \leq y \Rightarrow \lambda x \leq \lambda y \qquad x, y \in E, \quad \lambda \in \mathbb{R}^+.$

Definició 1.4.5 *Un espai vectorial E ordenat es diu un reticle vectorial si per a tota parella d'elements $x, y \in E$ es pot definir el seu suprem i el seu ínfim, és a dir, que*

$$\sup(x, y) \quad i \quad \inf(x, y) \quad \textit{existeixen} \ \forall\ x, y \in E.$$

$\sup(x, y)$ *és un element de E tal que $x \leq \sup(x, y)$, $y \leq \sup(x, y)$ i tal que si $x \leq z$ i $y \leq z$ llavors $\sup(x, y) \leq z$. La definició d'ínfim és anàloga.*

Definició 1.4.6 *Per a cada element x d'un reticle vectorial E es defineix el seu valor absolut com*

$$|x| := \sup(-x, x).$$

Definició 1.4.7 *Un espai de Banach X és un reticle de Banach si és un reticle vectorial i a més la relació d'ordre és compatible amb la norma (es diu una norma de Riesz), és a dir, que*

$$|x| \leq |y| \Rightarrow ||x|| \leq ||y||.$$

Definició 1.4.8 *Sigui X un reticle de Banach. Un operador A es diu* dispersiu *si per a tot element $f \in D(A)$ es té que $< Af, \phi > \leq 0$ per a alguna forma lineal $\phi \in N^+(f)$, on*

$$N^+(f) := \left\{ \phi \in X'_+ \ : \ ||\phi|| \leq 1 \ , \ < f, \phi >= ||f^+|| \right\} .$$

Donat un element $f \in X$, es defineix $f^+ := \sup(f, 0)$ i s'anomena la part positiva de f.

Teorema 1.4.2 (Teorema de Phillips) *Sigui A un operador definit sobre un reticle de Banach X amb domini $D(A)$ dens. Llavors les següents afirmacions són equivalents:*

(i) A és el generador d'un semigrup positiu de contraccions de classe C^0.

(ii) A és dispersiu i el rang de $(\lambda - A)$ és X per a algun $\lambda > 0$.

Lema 1.4.1 *El domini de A és dens a X.*

Demostració

Hem de veure que

$$D(A) = \left\{ u \in X : u(l)(\cdot) \in W^{1,1}(0, +\infty), u(l)(0) = Bu(l) \right\}$$

és dens a X.

Sigui

$$D_1 = \left\{ u \in X : u(l)(\cdot) \in W^{1,1}(0, +\infty) \right\} \supset D(A)$$

i

$$D_2 = \left\{ u \in X : u(l)(\cdot) \in C_c^1(0, +\infty) \right\} ,$$

on $C_c^1(0, +\infty)$ és el conjunt de les funcions de classe C^1 a suport compacte. Sigui $u \in X$. Com que D_2 és dens a X podem prendre una successió $u_n \in D_2$ tal que $u_n \to u$.

Trobarem una successió $v_n \in D_1$ amb $v_n \to 0$ i $(u_n + v_n) \in D(A)$, de manera que $(u_n + v_n)$ tindrà límit u.

S'haurà de complir, doncs, que

$$(u_n + v_n)(l)(0) = B(u_n + v_n)(l), \tag{1.8}$$

és a dir, que

$$v_n(l)(0) - Bv_n(l) = Bu_n(l).$$

Si diem $f_n := Bu_n \in L^1(0,+\infty)$ volem, doncs, funcions v_n tals que

$$v_n(l)(0) - (Bv_n)(l) = f_n(l). \tag{1.9}$$

Sigui a_n una successió de nombres reals positius amb $\lim_{n\to+\infty} a_n = 0$. Considerem funcions de la forma

$$v_n(l)(a) = g_n(l)\left(1 - \frac{a}{a_n}\right)\mathcal{X}_{[0,a_n]}(a),$$

on volem que les funcions $g_n(l)$ pertanyin a $L^1(0,+\infty)$ i siguin tals que les $v_n(l)(a)$ verifiquin (1.9). És a dir,

$$g_n(l) - B\left[g_n(\cdot)\left(1 - \frac{a}{a_n}\right)\mathcal{X}_{[0,a_n]}(a)\right](l) = f_n(l). \tag{1.10}$$

Definim el següent operador:

$$\widetilde{B_n} : L^1(0,+\infty) \longrightarrow L^1(0,+\infty)$$

$$(\widetilde{B_n}g)(l) := B\left[g(\cdot)\left(1 - \frac{a}{a_n}\right)\mathcal{X}_{[0,a_n]}(a)\right](l).$$

Fixem-nos que $g(l)\left(1 - \frac{a}{a_n}\right)\mathcal{X}_{[0,a_n]}(a) \in X$ si $g(l) \in L^1(0,+\infty)$:

$$\int_0^{+\infty}\int_0^{+\infty} |g(l)|\left(1 - \frac{a}{a_n}\right)\mathcal{X}_{[0,a_n]}(a)\; da\; dl = \frac{a_n}{2}\int_0^{+\infty} |g(l)|\; dl < \infty.$$

Per tant $\widetilde{B_n}$ està ben definit com operador de $L^1(0,+\infty)$ a $L^1(0,+\infty)$.
Llavors (1.10) s'escriu:

$$\left(1 - \widetilde{B_n}\right) g_n(l) = f_n(l).$$

Les funcions $g_n(l)$ existiran si l'operador lineal $\left(1 - \widetilde{B_n}\right)$ té invers, i això passarà si, per exemple, $||\widetilde{B_n}|| < 1$. Però

$$\begin{aligned}
||\widetilde{B_n}|| &= \sup_{||g||\le 1} ||\widetilde{B_n}(g)|| \\
&\le \sup_{||g||\le 1} ||B|| \int_0^{+\infty}\int_0^{+\infty} |g(l)|\left(1 - \frac{a}{a_n}\right)\mathcal{X}_{[0,a_n]}(a)\; da\; dl \\
&= \sup_{||g||\le 1} ||B|| \int_0^{+\infty} |g(l)|\; dl \int_0^{a_n}\left(1 - \frac{a}{a_n}\right)\; da \\
&= ||B||\frac{a_n}{2}.
\end{aligned}$$

Com que $||\widetilde{B_n}|| \to 0$ quan $n \to +\infty$, per a n prou gran podrem aïllar les funcions $g_n(l)$:

$$g_n(l) = \left(1 - \widetilde{B_n}\right)^{-1} f_n(l).$$

Aquestes funcions ens donen les $v_n(l)(a)$ que buscàvem.

(i) Per l'elecció de les funcions $g_n(l)$, les $v_n(l)(a)$ compleixen (1.9), així doncs es verifica (1.8).

(ii) $v_n \in D_1$ per construcció.

Per tant $(u_n + v_n) \in D(A)$.

(iii) $v_n \to 0$:

$$\begin{aligned}
||v_n|| = \int_0^{+\infty}\int_0^{+\infty} |v_n(l)(a)|\, da\, dl &= \frac{a_n}{2}\int_0^{+\infty} |g_n(l)| \\
&= \frac{a_n}{2}||g_n|| \leq \frac{a_n}{2}|| \left(1 - \widetilde{B_n}\right)^{-1} ||||f_n|| \\
&\leq \frac{a_n}{2}\frac{1}{1 - ||\widetilde{B_n}||}||f_n|| \\
&\leq \frac{a_n}{2}\frac{1}{1 - ||B||\frac{a_n}{2}}||f_n|| \\
&= \frac{a_n}{2 - a_n||B||}||f_n||.
\end{aligned}$$

Per tant s'acosta a 0 quan $n \to +\infty$ ja que $||f_n|| = ||Bu_n|| \to ||Bu||$ per ser B acotat.

Així doncs

$$||u_n + v_n - u|| \leq ||u_n - u|| + ||v_n|| \to 0,$$

pel que $(u_n + v_n) \to u$.

□

Teorema 1.4.3 *L'operador A és el generador infinitesimal d'un semigrup positiu d'operadors lineals de classe C^0.*

Demostració

Gràcies al lema anterior i que X és un reticle de Banach estem en les hipòtesis del Teorema de Phillips. Falta, doncs, demostrar que:

(i) A és dispersiu,
(ii) existeix un $\lambda > 0$ tal que $R(\lambda - A) = X$.

(i) Sigui $f \in D(A)$. Considerem, de manera semblant a [15], l'element del dual X'

$$< u, \phi > := \int_0^{+\infty} \int_0^{+\infty} u(l,a) \; \mathrm{sgn} f^+ \; da \; dl,$$

on

$$\mathrm{sgn} f^+ := \begin{cases} 1 & \text{si } f \geq 0 \\ 0 & \text{si } f < 0 \end{cases}$$

És obvi que ϕ és lineal. També és contínua i té norma menor que 1:

$$\begin{aligned} ||\phi||_{X'} &= \sup_{||u||_X \leq 1} |< u, \phi >| = \sup_{||u||_X \leq 1} \left| \int_0^{+\infty} \int_0^{+\infty} u \; \mathrm{sgn} f^+ \; da \; dl \right| \\ &\leq \sup_{||u||_X \leq 1} \int_0^{+\infty} \int_0^{+\infty} |u \; \mathrm{sgn} f^+| \; da \; dl \\ &\leq \sup_{||u||_X \leq 1} \int_0^{+\infty} \int_0^{+\infty} |u| \; da \; dl = \sup_{||u||_X \leq 1} ||u||_X = 1. \end{aligned}$$

A més, es compleix que

$$< f, \phi > = \int_0^{+\infty} \int_0^{+\infty} f \; \mathrm{sgn} f^+ \; da \; dl = \int_0^{+\infty} \int_0^{+\infty} f^+ \; da \; dl = ||f^+||_X.$$

És obvi també que la forma ϕ que acabem de definir és positiva: si $u \in X$ és un element positiu, és a dir, $u \geq 0$ a $L^1((0,+\infty) \times (0,+\infty))$,

$$< u, \phi > = \int_0^{+\infty} \int_0^{+\infty} u(l,a) \; \mathrm{sgn} f^+ \; da \; dl \geq 0.$$

Per tant $\phi \in N^+(f)$.

Utilitzarem un dels resultats bàsics per a les funcions de $W^{1,1}(\mathbb{R},\mathbb{R})$, veure [7, Capítol VIII], que diu que si una funció $u(x) \in W^{1,1}(\mathbb{R},\mathbb{R})$, aleshores existeix una funció $v(x)$ contínua, amb la propietat que $u(x) = v(x)$ *q.p.t.* de manera que es compleix

$$\int_a^b u'(x)\ dx = v(b) - v(a).$$

Com que u i v generen la mateixa classe d'equivalència posarem $u = v$. També farem servir que, si $u(x) \in W^{1,1}(\mathbb{R}, \mathbb{R})$, llavors $\lim_{x \to +\infty} u(x) = 0$.

Sigui ara $m \in \mathbb{R}^+$. Farem servir que $f_a\ \text{sgn} f^+ = (f^+)_a$ i que $f^+(l)(a) \in W^{1,1}(0, +\infty)$ com a funció de a (veure [26, Vol. 2 C-IV §7 Proposició 6, Observació 12]). També que, per la linealitat i la positivitat de l'operador B,

$$f^+(l, 0) = (Bf)^+(l) \leq (Bf^+)(l)$$

ja que Bf^+ és una funció positiva i, definint $f^- = (-f)^+$,

$$Bf = B(f^+ - f^-) = Bf^+ - Bf^- \leq Bf^+,$$

i com que $(Bf)^+ = \sup(Bf, 0)$ aquesta funció ha de ser menor que Bf^+. Per tant, com que B és un operador continu,

$$\int_0^{+\infty} f^+(l, 0)\ dl = ||f^+(l, 0)||_{L^1} \leq ||(Bf^+)(l)||_{L^1} \leq ||B||_{\mathcal{L}} ||f^+||_X.$$

Llavors

$$\begin{aligned}
< (A - m)f, \phi > &= \int_0^{+\infty} \int_0^{+\infty} (A - m)f\ \text{sgn} f^+\ da\ dl \\
&= \int_0^{+\infty} \int_0^{+\infty} (-f_a - mf)\ \text{sgn} f^+\ da\ dl \\
&= -\int_0^{+\infty} \int_0^{+\infty} f_a\ \text{sgn} f^+\ da\ dl - m \int_0^{+\infty} \int_0^{+\infty} f\ \text{sgn} f^+\ da\ dl \\
&= -\int_0^{+\infty} \int_0^{+\infty} (f^+)_a\ da\ dl - m||f^+||_X \\
&= \int_0^{+\infty} f^+(l, 0)\ dl - m||f^+||_X \\
&\leq ||B||_{\mathcal{L}} ||f^+||_X - m||f^+||_X \\
&= ||f^+||_X\ (||B||_{\mathcal{L}} - m) < 0,
\end{aligned}$$

si $m > ||B||_{\mathcal{L}}$.

Per tant l'operador $(A - m)$ és dispersiu.

(ii) Anem a veure ara l'existència d'un $\lambda > 0$ tal que $R(\lambda - A) = X$: sigui $f \in X$, hem de veure que existeix $u \in D(A)$ tal que

$$(\lambda - A)u = f.$$

Això equival a dir que el sistema següent té solució

$$\begin{cases} u_a + \lambda u &= f \\ u(l,0) &= Bu. \end{cases}$$

Fent servir el mètode de variació de les constants obtenim

$$u(l,a) = C(l)e^{-\lambda a} + \int_0^a e^{\lambda(\xi - a)} f(l,\xi)\, d\xi,$$

on $C(l) = u(l,0) = (Bu)(l)$, és a dir, $C(l)$ ha de ser una funció de $L^1(0,+\infty)$ que ha de complir l'equació següent:

$$C(l) = B\left(C(\cdot)e^{-\lambda a} + \int_0^a e^{\lambda(\xi - a)} f(\cdot,\xi)\, d\xi \right)(l). \tag{1.11}$$

Fixem-nos abans de continuar que l'expressió (1.11) té sentit, és a dir, que l'argument de B pertany a X:

D'una banda, la funció $C(l)e^{-\lambda a} \in X$ si $C(l) \in L^1(0,+\infty)$:

$$\int_0^{+\infty} \int_0^{+\infty} |C(l)|e^{-\lambda a}\, da\, dl = \frac{1}{\lambda} \int_0^{+\infty} |C(l)|\, dl < \infty.$$

I també l'altre sumand, tenint en compte que $f \in X$:

$$\begin{aligned} & \int_0^{+\infty} \int_0^{+\infty} \left| \int_0^a e^{\lambda(\xi - a)} f(l,\xi)\, d\xi \right| da\, dl \\ \leq \; & \int_0^{+\infty} \int_0^{+\infty} \int_0^a e^{\lambda(\xi - a)} |f(l,\xi)|\, d\xi\, da\, dl \\ = \; & \int_0^{+\infty} \int_0^{+\infty} \int_\xi^{+\infty} e^{\lambda(\xi - a)}\, da\, |f(l,\xi)|\, d\xi\, dl \\ = \; & \frac{1}{\lambda} \int_0^{+\infty} \int_0^{+\infty} |f(l,\xi)|\, d\xi\, dl < +\infty. \end{aligned}$$

Intentem ara aïllar la funció $C(l)$ de (1.11):

$$C - B\left(e^{-\lambda a}C(\cdot)\right) = B\left(\int_0^a e^{\lambda(\xi-a)} f(\cdot,\xi)\, d\xi\right). \tag{1.12}$$

Definim els següents operadors, que ens permetran escriure d'una manera més reduïda l'expressió (1.12); un operador, L, de X a X, i un altre, E, de $L^1(0,+\infty)$ a X:

$$\begin{gathered} L : X \longrightarrow X \\ (Lf)(l,a) := \int_0^a e^{\lambda(\xi-a)} f(l,\xi)\, d\xi \end{gathered}$$

i

$$\begin{gathered} E : L^1(0,+\infty) \longrightarrow X \\ (Eg)(l,a) := e^{-\lambda a} g(l). \end{gathered}$$

Amb aquestes definicions, (1.12) s'escriu

$$C - (BE)C = (BL)f,$$

és a dir,

$$(1 - BE)C = (BL)f.$$

Podrem acabar aïllant C en funció de f si podem invertir l'operador $(1 - BE)$, o sigui, si 1 no està a l'espectre BE. Això passarà si, per exemple,

$$||BE||_{\mathcal{L}(L^1,L^1)} < 1,$$

però $||BE||_{\mathcal{L}(L^1,L^1)} \leq ||B||_{\mathcal{L}(X,L^1)} ||E||_{\mathcal{L}(L^1,X)}$, i la norma de E és $1/\lambda$:

$$\begin{aligned} ||E||_{\mathcal{L}(L^1,X)} &= \sup_{||g||_{L^1}\leq 1} ||e^{-\lambda a} g(l)||_X \\ &= \sup_{||g||_{L^1}\leq 1} \int_0^{+\infty}\int_0^{+\infty} e^{-\lambda a}|g(l)|\, da\, dl \\ &= \sup_{||g||_{L^1}\leq 1} \frac{1}{\lambda}\int_0^{+\infty} |g(l)|\, dl = \frac{1}{\lambda}. \end{aligned}$$

Pel que tenim que

$$||BE|| \leq \frac{||B||}{\lambda}.$$

Llavors, prenent $\lambda > ||B||$, l'operador BE té norma menor que 1, el que ens assegura que $(1 - BE)^{-1}$ existeix i per tant podem aïllar la funció C:

$$C = (1 - BE)^{-1}(BL)f.$$

Hem vist, resumint, que l'operador $(A - m)$ està en les hipòtesis del Teorema 1.4.2 de Phillips: $(A - m)$ és dispersiu, el $D(A - m) = D(A)$ i per tant $D(A - m)$ és dens a X, i que existeix un $\lambda > 0$ per al qual $R(\lambda - A) = X$ (per tant $R(\lambda - m - (A - m)) = X$, i com que $\lambda > ||B||$ el podrem prendre prou gran per tal que $\lambda - m > 0$). El teorema diu que l'operador $(A - m)$ genera un semigrup positiu de contraccions de classe C^0, i per tant l'operador A genera un semigrup positiu de classe C^0(veure [61, C-I]).

□

1.4.2 El problema no lineal

En aquesta secció demostrarem l'existència i unicitat de solucions locals del problema perturbat, és a dir, del sistema no lineal. L'única cosa que canvia respecte del lineal és l'equació

$$u' = Au + f(u),$$

que té sumant la funció (no lineal)

$$f(u)(l, a) = -m(P, Q, l, a)u(l, a).$$

Abans d'enunciar el teorema donem unes definicions.

Sabem de la secció anterior que A genera un semigrup positiu de classe C^0, que anomenarem $T(t)$, i per la fórmula de variació de constants obtenim una representació integral de les solucions del problema de valor inicial (1.6):

$$u(t) = T(t)u_0 + \int_0^t T(t - s)f(u(s))\, ds. \tag{1.13}$$

Definició 1.4.9 *Si $u(t)$, com a funció de $[0, \infty)$ a X, és contínua, contínuament diferenciable a $(0, \infty)$, $u(t) \in D(A)$ per a tot $t > 0$ i es satisfà (1.6) per a tot $t \geq 0$, aleshores direm que $u(t)$ és una solució clàssica del problema (1.6).*

Pot passar, però, que la funció donada per (1.13) sigui només contínua (això dependrà de la naturalesa de la funció f). Llavors

Definició 1.4.10 *Una solució $u(t)$ de l'equació integral (1.13) que només sigui contínua s'anomena una solució* feble *('mild solution') del problema de valor inicial (1.6).*

Teorema 1.4.4 *Suposem que $m(P,Q,l,a)$ és globalment acotada i localment Lipschitz respecte les dues primeres variables, és a dir, que existeix una funció $M : [0,+\infty) \longrightarrow \mathbb{R}^+$ tal que*

$$|m(P,Q,l,a) - m(\widetilde{P},Q,l,a)| \leq M(r)|P - \widetilde{P}|,$$
$$|m(P,Q,l,a) - m(P,\widetilde{Q},l,a)| \leq M(r)|Q - \widetilde{Q}|$$

si $|P|$, $|\widetilde{P}|$, $|Q|$ i $|\widetilde{Q}|$ són menors que r.

Llavors per a qualsevol condició inicial $u_0 \in X$ existeix un temps $t_{max} \leq +\infty$ tal que el problema de valor inicial (1.6) admet una única solució feble a l'interval $[0, t_{max})$.

A més a més, si $t_{max} < +\infty$ aleshores $\lim_{t \to t_{max}} ||u(t)|| = +\infty$.

Demostració

Per demostrar aquest resultat n'hi ha prou comprovant que la funció $f(u)$ és localment Lipschitz (veure [61, C-VI Teorema 1.4]).

Prenem una bola a X de radi R i pensem les funcions u, v en aquesta bola. Així:

$$\begin{aligned}
||f(u) - f(v)||_X &= ||m(P,Q,l,a)u - m(\widetilde{P},\widetilde{Q},l,a)v||_X \\
&\leq ||m(P,Q,l,a)u - m(P,Q,l,a)v||_X \\
&\quad + ||m(P,Q,l,a)v - m(\widetilde{P},\widetilde{Q},l,a)v||_X \\
&= \int_0^{+\infty}\int_0^{+\infty} |m(P,Q,l,a)||u - v| \, da \, dl \\
&\quad + \int_0^{+\infty}\int_0^{+\infty} |m(P,Q,l,a) - m(\widetilde{P},\widetilde{Q},l,a)||v| \, da \, dl.
\end{aligned}$$

Pel que fa a la primera de les dues integrals anteriors, si diem k a una fita superior de la funció m,

$$\int_0^{+\infty}\int_0^{+\infty} |m(P,Q,l,a)||u - v| \, da \, dl \leq k||u - v||_X;$$

i pel que fa a la segona,

$$|m(P,Q,l,a) - m(\widetilde{P},\widetilde{Q},l,a)| \leq |m(P,Q,l,a) - m(P,\widetilde{Q},l,a)|$$

$$
\begin{aligned}
&+ \quad |m(P,\widetilde{Q},l,a) - m(\widetilde{P},\widetilde{Q},l,a)| \\
&\leq \quad M(R)|Q-\widetilde{Q}| + M(R)|P-\widetilde{P}| \\
&\leq \quad 2M(R)||u-v||_X,
\end{aligned}
$$

ja que

$$
\begin{aligned}
|P-\widetilde{P}| &= \left|\int_0^{+\infty}\int_0^l (u-v)\ da\ dl\right| \\
&\leq \int_0^{+\infty}\int_0^l |u-v|\ da\ dl \leq ||u-v||_X
\end{aligned}
$$

i

$$
\begin{aligned}
|Q-\widetilde{Q}| &= \left|\int_0^{+\infty}\int_l^{+\infty} (u-v)\ da\ dl\right| \\
&\leq \int_0^{+\infty}\int_l^{+\infty} |u-v|\ da\ dl \leq ||u-v||_X.
\end{aligned}
$$

Llavors tindrem que:

$$
\begin{aligned}
||f(u)-f(v)||_X &\leq k||u-v||_X \\
&+ 2M(R)||v||_X||u-v||_X \\
&\leq L||u-v||_X,
\end{aligned}
$$

on $L = k + 2M(R)R$.

□

1.5 Existència global de solucions

En aquesta secció demostrarem que l'existència de les solucions del sistema (1.6) és global (per a tot $t \geq 0$). Enunciem el corresponent teorema:

Teorema 1.5.1 *Suposem m globalment acotada. Donada una condició inicial $u_0 \in X$, el problema de valor inicial (1.6) admet una única solució feble a l'interval $[0,+\infty)$.*

Demostració

El Teorema 1.4.4 ens dóna l'existència d'una única solució del problema de valor inicial (1.6) a l'interval $[0, t_{max})$. El que provarem ara és que $t_{max} = +\infty$.

Com que el Teorema 1.4.4 també diu que si $t_{max} < +\infty$ aleshores

$$\lim_{t \to t_{max}} ||u(t)|| = +\infty,$$

n'hi haurà prou amb provar que si t_{max} fos finit llavors

$$\limsup_{t \to t_{max}} ||u(t)|| < +\infty.$$

Siguin M i ω les constants de l'acotació dels semigrups d'operadors de classe C^0:

$$||T(t)|| \leq Me^{\omega t}.$$

Sigui també k una cota superior de m. Prenent normes a la igualtat (1.13) tenim que

$$||u(t)|| \leq Me^{\omega t}||u_0|| + kMe^{\omega t} \int_0^t e^{-\omega s}||u(s)|| \, ds,$$

és a dir,

$$e^{-\omega t}||u(t)|| \leq M||u_0|| + kM \int_0^t e^{-\omega s}||u(s)|| \, ds.$$

Per la desigualtat de Gronwall tenim:

$$||u(t)|| \leq M||u_0||e^{t(kM+\omega)}.$$

Per tant, si fos $t_{max} < +\infty$, llavors $\limsup\limits_{t \to t_{max}} ||u(t)|| < +\infty$.

Es desprèn, doncs, que $t = +\infty$.

□

Observació 1.5.1 *Si la funció f és prou regular (veure el Teorema 1.5 de [61, Capítol VI]) podrem assegurar que la solució feble del problema de valor inicial (1.6) és una solució clàssica si $u_0 \in D(A)$.*

1.6 Positivitat de les solucions

És evident que perquè tingui sentit biològic, la condició inicial ha de ser positiva, $u_0 \geq 0$, i el que cal esperar és que la solució $u(t)$ del sistema corresponent a una condició inicial com aquesta sigui una funció positiva per a tot t (entendrem per funció positiva una funció més gran o igual que zero).

En aquesta secció demostrarem el següent teorema, que dóna resposta afirmativa al que acabem d'enunciar.

Teorema 1.6.1 *Suposem m globalment acotada. Donada una condició inicial $u_0 \in X$, positiva, la solució $u(t)$ del problema de valor inicial (1.6) és positiva per a tot $t \in [0, +\infty)$.*

Demostració

Sigui k una fita superior de la funció m.

Sumant i restant el terme ku al sistema (1.6) obtenim el nou problema de valor inicial:

$$\begin{cases} u'(t) = \widetilde{A}u(t) + \widetilde{f}(u(t)) \\ u(0) = u_0, \end{cases}$$

on l'operador $\widetilde{A} := A - k$, i la funció $\widetilde{f}(u) := (k - m(P, Q, l, a))u(t)$. Fixem-nos que la nova funció $\widetilde{f}$ és localment Lipschitz ja que f ho era. A més, $\widetilde{f}(u) \geq 0$ si $u \geq 0$.

Si A és el generador infinitesimal d'un semigrup positiu de classe C^0, $T(t)$, aleshores $\widetilde{A} = (A - k)$ també, i li direm $S(t)$. De fet $S(t) = e^{-kt}T(t)$ (veure [61, Capítol I]).

Aleshores, com que les solucions del nou sistema són les mateixes que les de (1.6), podem posar:

$$u(t) = S(t)u_0 + \int_0^t S(t-s)\widetilde{f}(s, u(s))\, ds.$$

De les demostracions dels Teoremes 1.2 i 1.4 de [61, Capítol VI] es dedueix que la solució $u(t)$ és el límit de la següent successió:

$$u_{n+1}(t) = S(t)u_0 + \int_0^t S(t-s)\widetilde{f}(u_n(s))\, ds,$$

per a tot $t \in [0, t_0]$ amb $t_0 > 0$.

Suposem ara que $u_0 \geq 0$, aleshores $u_1(t) \geq 0$ ja que el semigrup $S(t)$ és positiu i $\widetilde{f}(u_0) \geq 0$. El mateix podem fer per a tot valor de n i, per inducció, deduim que la successió $u_n(t)$ és positiva i, per tant, que el seu límit $u(t)$ són funcions positives per a tot $t \in [0, t_0]$.

Sigui $[0, \tau)$ l'interval maximal on la solució $u(t)$ és positiva. Fixem-nos, però, que si $\tau < +\infty$, té sentit parlar de $u(\tau)$ ja que tenim existència global i que aquesta funció també és positiva, ja que, per continuïtat de u respecte t,

$$u(\tau) = \lim_{t_n \uparrow \tau} u(t_n),$$

i per tant $u(\tau)$ és límit de funcions positives, pel que $u(\tau)$ és també positiva. L'interval maximal seria, doncs, $[0, \tau]$.

Llavors podríem ampliar aquest interval on $u(t)$ és positiva a un interval $[0, \tau + \delta]$ pel mateix que abans prenent com a condició inicial $u(\tau)$, cosa que és una contradicció ja que el suposàvem maximal. Així doncs, $\tau = +\infty$.

□

1.7 Dependència contínua de les condicions inicials

Ens ocupem ara d'estudiar la dependència contínua de les solucions del sistema respecte de les condicions inicials, és a dir, si dues solucions es mantindran *properes* (s'ha d'entendre properes en la norma de l'espai X) al llarg del temps sempre que les distribucions inicials corresponents siguin també properes.

Teorema 1.7.1 *Les solucions de (1.6) depenen contínuament de les condicions inicials.*

Demostració

Siguin $u(t)$ i $v(t)$ les solucions del sistema (1.6) amb condicions inicials u_0 i v_0 respectivament.

Fixem un temps T. Considerem la bola de X de radi $R = \max\{||u(t)||, ||v(t)|| : 0 \leq t \leq T\}$.

En aquesta bola f és Lipschitz amb constant $L = L(R)$. Prenent la representació que tenim de les solucions, podem escriure, per a les dues,

$$u(t) = T(t)u_0 + \int_0^t T(t-s)f(u(s))\, ds$$

i

$$v(t) = T(t)v_0 + \int_0^t T(t-s)f(v(s))\, ds.$$

Restant-les i prenent normes obtenim, si $t \leq T$,

$$||u(t) - v(t)|| \le Me^{\omega t}||u_0 - v_0|| + LMe^{\omega t}\int_0^t e^{-\omega s}||u(t) - v(t)||\ ds,$$

és a dir,

$$e^{-\omega t}||u(t) - v(t)|| \le M||u_0 - v_0|| + LM\int_0^t e^{-\omega s}||u(t) - v(t)||\ ds.$$

I una altra vegada, utilitzant la desigualtat de Gronwall,

$$e^{-\omega t}||u(t) - v(t)|| \le M||u_0 - v_0||e^{LMt},$$

és a dir,

$$||u(t) - v(t)|| \le M||u_0 - v_0||e^{(LM+\omega)t}.$$

Per tant, fixat el temps T, si $||u_0 - v_0|| \le \dfrac{\epsilon}{Me^{(LM+\omega)T}}$, aleshores $||u(t)-v(t)|| \le \epsilon$ per a $t \in [0, T]$.

$\square$

1.8 Solucions estacionàries

Volem trobar ara solucions de (1.5) de manera que no depenguin del temps, és a dir, solucions del sistema

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial a}(l,a) = -m(P,Q,l,a)u(l,a) \\[2ex] u(l,0) = (Bu)(l), \end{cases} \tag{1.14}$$

on el total de les poblacions de joves i adults, P i Q, que ara no dependran del temps, són $P = \displaystyle\int_0^{+\infty}\int_0^l u(l,a)\ da\ dl$, i $Q = \displaystyle\int_0^{+\infty}\int_l^{+\infty} u(l,a)\ da\ dl$.

És evident que $u(l,a) \equiv 0$ és solució del sistema (1.14), pel que ens interessa veure si hi ha solucions diferents de la trivial. Per tant, quan a partir d'ara parlem de solucions estacionàries voldrem dir solucions estacionàries diferents de $u(l,a) \equiv 0$.

La solució de l'equació és:

$$u(l,a) = c(l)e^{\int_0^a -m\ da},$$

on

$$c(l) = u(l,0) = (Bu)(l).$$

Per tant

$$c(l) = u(l,0) = (Bu)(l) = B\left(c(\cdot)e^{-\int_0^a m\ da}\right)(l) = (BMc)(l),$$

si definim, per a P i Q fixats, l'operador $M(= M_{P,Q})$ de l'espai $L^1(0,+\infty)$ a X com

$$M : L^1(0,+\infty) \longrightarrow X$$

$$(Mf)(l,a) := e^{-\int_0^a m\ da} f(l).$$

Ens preguntem, doncs, si existeix alguna funció $c(l) = c_{P,Q}(l) \in L^1_+(0,+\infty)$ de manera que sigui una funció pròpia de valor propi 1 de l'operador $K := BM$ de l'espai de Banach $L^1(0,+\infty)$ a ell mateix:

$$K : L^1(0,+\infty) \longrightarrow L^1(0,+\infty)$$

$$(Kf)(l) := B\left(e^{-\int_0^a m\ da} f(\cdot)\right)(l) = (BMf)(l).$$

A més necessitem que

$$\int_0^{+\infty}\int_0^l (Mc)(l,a)\ da\ dl = P \tag{1.15}$$

i

$$\int_0^{+\infty}\int_l^{+\infty} (Mc)(l,a)\ da\ dl = Q. \tag{1.16}$$

Veurem primer que, fixats P i Q, l'operador K té, sota certes hipòtesis, una funció pròpia positiva q.p.t. de valor propi un nombre real estrictament positiu, concretament de valor propi el radi espectral de K, $r(P,Q)$. Llavors, prenent la mortalitat m més concreta (de fet pensarem que els dos col·lectius tenen mortalitats diferenciades), veurem unes condicions suficients per poder assegurar que per a alguns valors de P i Q tenim radi espectral 1. Finalment s'aborda el problema d'existència de solucions estacionàries establint condicions necessàries i suficients, en alguns casos, perquè el sistema no lineal donat per les equacions $r(P,Q) = 1$, (1.15) i (1.16) tingui solució.

1.8.1 Problema de valor propi. Definició de l'operador K

Ja hem comentat que per a l'existència de solucions estacionàries és necessari que existeixi una funció pròpia positiva q.p.t. de valor propi 1 de l'operador K. De moment ens plantegem el problema d'existència d'algun valor propi estrictament positiu de l'operador K. Per a això utilitzarem el Teorema 6.6 de [66, Capítol V]:

Teorema 1.8.1 *Sigui $E = L^p(\mathcal{X})$, on $1 \leq p \leq +\infty$ i $\mathcal{X}$ un espai mètric. Suposem que $T \in \mathcal{L}(E)$ és un operador integral donat per un nucli mesurable $k \geq 0$, satisfent*

(i) alguna potència de T és compacte,

(ii) per a tot $S \subset \mathcal{X}$ amb S i $\mathcal{X} \setminus S$ de mesura no nul·la es té que

$$\int_{\mathcal{X}\setminus S} \int_S k(s,t)\ ds\ dt > 0.$$

Aleshores el radi espectral de T, $r(T)$, és estrictament positiu i és un valor propi de T amb una única funció pròpia normalitzada f positiva q.p.t. A més, si $k > 0$ q.p.t. aleshores qualsevol altre valor propi λ de T té mòdul $|\lambda| < r(T)$.

Definició 1.8.1 *Sigui E un reticle de Banach. Un operador lineal $T \in \mathcal{L}(E)$ es diu irreductible si donats $f \in E_+$ i $g \in E'_+$, existeix un $n \in \mathbb{N}$ tal que $< T^n f, g >> 0$.*

Observació 1.8.1 *Al mateix capítol V de [66] trobem una caracterització dels operadors irreductibles que venen donats per un operador integral amb nucli positiu, que no és res més que l'apartat (ii) del Teorema 1.8.1.*

De la mateixa demostració d'aquest teorema es desprèn a més que $r(T)$ és l'únic valor propi de T que té associat una funció pròpia positiva q.p.t.

Vegem, doncs, que el nostre operador K està, amb alguna hipòtesi addicional, en les condicions del Teorema 1.8.1.

Jugarà a partir d'ara un paper important la definició d'aquest operador. El Teorema 1.8.1 fa referència a operadors integrals, pel que per aplicar-lo és necessari que l'operador sigui d'aquest tipus. Recuperem doncs a partir d'ara la forma de l'operador $B : X \longrightarrow L^1(0,+\infty)$ que ens dóna la densitat de naixements del sistema (1.4):

$$(Bf)(l) := \int_0^{+\infty} \int_{\widehat{l}}^{+\infty} \beta(l,\widehat{l})\ b(\widehat{l},a)\ f(\widehat{l},a)\ da\ d\widehat{l}.$$

Així l'operador K s'escriu com

$$(Kf)(l) = \int_0^{+\infty} \int_{\widehat{l}}^{+\infty} \beta(l,\widehat{l})\ b(\widehat{l},a)\ e^{-\int_0^a m\ da}\ da\ f(\widehat{l})\ d\widehat{l}. \tag{1.17}$$

També per a la compacitat i la irreductibilitat serà necessari fer hipòtesis sobre la funció $\beta(l,\widehat{l})$.

1.8.2 Propietats de l'operador K

Propietat (i) *El nucli de l'operador K és positiu.*

Demostració

És immediat: $b(l,a)$ i $\beta(l,\widehat{l})$ són positives.

$\square$

Suposarem a partir d'ara que el suport de la funció $\beta(l,\widehat{l})$ conté com a mínim una banda entorn de la diagonal del pla $l\widehat{l}$ (cosa que és força raonable ja que sembla natural pensar que tots els individus tenen probabilitat positiva de tenir descendència amb edat de maduració prou propera a la seva pròpia), és a dir, que existeix un $h > 0$ tal que, si $l \geq h$ el segment d'extrems $(l-h,l)$ i $(l+h,l)$ està inclòs al suport de $\beta(l,\widehat{l})$, i si $0 < l < h$ hi està inclòs el segment d'extrems $(0,l)$ i $(l+h,l)$.

Propietat (ii) *Si el suport de $\beta(l,\widehat{l})$ conté una banda entorn de la diagonal aleshores l'operador K és un operador irreductible.*

Demostració

Com que el nucli de l'operador K és

$$k(l,\widehat{l}) = \beta(l,\widehat{l}) \int_{\widehat{l}}^{+\infty} b(\widehat{l},a)\ e^{-\int_0^a m\ da}\ da,$$

i

$$\int_{\widehat{l}}^{+\infty} b(\widehat{l},a)\ e^{-\int_0^a m\ da}\ da > 0 \quad \text{per a tot } l \text{ i } \widehat{l},$$

per provar que, donat un conjunt $S \subset \mathbb{R}^+$ de manera que ell i el seu complementari tinguin mesura positiva, es té

$$\int_{S^c} \int_S k(l,\widehat{l})\ dl\ d\widehat{l} > 0,$$

n'hi haurà prou amb provar que

$$\int_{S^c}\int_S \beta(l,\widehat{l})\ dl\ d\widehat{l} > 0.$$

Provarem, doncs, que donat un conjunt $S \subset \mathbb{R}^+$ de manera que la seva mesura, $m(S)$, i la del seu complementari S^c, $m(S^c)$, siguin positives, existeix un conjunt de mesura positiva inclòs a $(S \times S^c) \cap \operatorname{supp} \beta$, i que per tant

$$\int_{S^c}\int_S \beta(l,\widehat{l})\ dl\ d\widehat{l} > 0.$$

Com que $m(S)\cdot m(S^c) > 0$, existeix un interval, prou gran si cal, $I = [a, b] \subset \mathbb{R}^+$ de manera que $m(I \cap S) \cdot m(I \cap S^c) > 0$.

Si $m(I) < h$, $(I \cap S) \times (I \cap S^c) \subset \operatorname{supp} \beta$ i $m((I \cap S) \times (I \cap S^c)) > 0$.

Si $m(I) > h$, aleshores prenem un subinterval $J \subset I$ amb $m(J) < h$. Si $m(J \cap S) > 0$ i $m(J \cap S^c) > 0$ ja hem acabat. Pot passar, però, que $m(J \cap S) > 0$ i $m(J \cap S^c) = 0$. Aleshores ampliem si cal aquest interval J fins aconseguir-lo maximal en el sentit que qualsevol interval que contingui J doni mesura positiva al fer intersecció amb S^c. Aquest nou interval, $J' = [c, d]$, està totalment inclòs en I. Suposem que $a < c$ (si fos $a = c$ i $d < b$ el raonament seria idèntic). Aleshores l'interval $\widetilde{J} = [c - \frac{h}{2}, c + \frac{h}{2}]$ compleix que $m(\widetilde{J} \cap S) \cdot m(\widetilde{J} \cap S^c) > 0$ i $(\widetilde{J} \cap S) \times (\widetilde{J} \cap S^c) \subset (S \times S^c) \cap \operatorname{supp} \beta$.

Podem fer el mateix raonament si $m(J \cap S) = 0$ i $m(J \cap S^c) > 0$, pel que queda provada l'existència d'un subconjunt de $S \times S^c$ de mesura positiva inclòs en el suport de β.

$\square$

Anem a veure ara que, fent algunes hipòtesis addicionals sobre la funció β, una potència de l'operador K (concretament serà K^2) és compacte. Per a això utilitzarem una definició i un teorema que es poden trobar a [42].

Definició 1.8.2 *Siguin $\mathcal{X}$ i $\mathcal{Y}$ dos espais de mesura. Considerem un operador integral definit a $L^q(\mathcal{Y})$ i amb valors funcions sobre $\mathcal{X}$, $1 \le q \le \infty$, com segueix:*

$$(Kf)(x) := \int_{\mathcal{Y}} k(x,y)\ f(y)\ dy,$$

on $k(x, y)$ és una funció definida a $\mathcal{X} \times \mathcal{Y}$.

L'operador K es diu de Hille-Tamarkin *($K \in \mathcal{H}_{p,q}(\mathcal{X}, \mathcal{Y})$) si*

$$||k_1||_{L^p} < \infty, \qquad amb \;\; k_1(x) := ||k(x,\cdot)||_{L^{q'}}. \tag{1.18}$$

q' és l'exponent conjugat de q, és a dir, $\dfrac{1}{q} + \dfrac{1}{q'} = 1$.

És fàcil veure que si K és de Hille-Tamarkin llavors és un operador lineal acotat de $L^q(\mathcal{Y})$ en $L^p(\mathcal{X})$.

El cas que ens interessa a nosaltres és quan $p = q = 1$ i $\mathcal{X} = \mathcal{Y} = (0, +\infty)$. Així la condició (1.18) per tal que un operador K de $L^1(0, +\infty)$ a $L^1(0, +\infty)$ definit com

$$(Kf)(l) = \int_0^{+\infty} k(l, \widehat{l}) \; f(\widehat{l}) \; d\widehat{l}$$

sigui de $\mathcal{H}_{1,1}$ es converteix en la condició que

$$\int_0^{+\infty} \operatorname*{ess\,sup}_{\widehat{l} \in (0,+\infty)} |k(l, \widehat{l})| \; dl < \infty.$$

El resultat que utilitzarem per veure que el quadrat de l'operador K és compacte és el Teorema 11.9 de [42]:

Teorema 1.8.2 *Si $K \in \mathcal{H}_{1,1}$, aleshores K^2 és compacte i $K^2 L \in \mathcal{H}_{1,1}$ per a tot L operador acotat de $L^1(0, +\infty)$.*

Pensem ara el nostre operador K com

$$(Kf)(l) = \int_0^{+\infty} k(l, \widehat{l}) \; f(\widehat{l}) \; d\widehat{l},$$

amb $k(l, \widehat{l}) = \beta(l, \widehat{l}) \displaystyle\int_{\widehat{l}}^{+\infty} b(\widehat{l}, a) \; e^{-\int_0^a m \; da} \; da$. Aleshores

Propietat (iii) *Si* $\displaystyle\int_0^{+\infty} \operatorname*{ess\,sup}_{\widehat{l} \in (0,+\infty)} |k(l, \widehat{l})| \; dl < \infty$, *l'operador K^2 és un operador compacte.*

Demostració

Immediata aplicant el Teorema 1.8.2.

$\square$

Observació 1.8.2 *La condició*

$$\int_0^{+\infty} \operatorname*{ess\,sup}_{\widehat{l}\in(0,+\infty)} |k(l,\widehat{l})| \; dl < \infty$$

no és gaire restrictiva. De fet, amb unes quantes suposicions (prou raonables, com veurem) sobre la $\beta(l,\widehat{l})$, serà suficient.

Si suposem, per exemple, que

(H1) $\beta(l,\widehat{l}) \leq \beta_0$ q.p.t. $l, \widehat{l}$, i que

(H2) existeixen $l_0 > 0$, $g(l) \in L^1(0,\infty)$ i una corba $\widehat{l} = \varphi(l)$, amb la condició que $e^{-\varphi(l)} \in L^1(0,\infty)$, de manera que per a $l \geq l_0$, $\beta(l,\widehat{l}) \leq g(l)$ si $\widehat{l} \leq \varphi(l)$,

aleshores ja es complirà que $\displaystyle\int_0^{+\infty} \operatorname*{ess\,sup}_{\widehat{l}\in(0,+\infty)} |k(l,\widehat{l})| \; dl < \infty$.

La primera condició sobre β és que estigui acotada, i la segona és suposar que hi ha una regió ($\widehat{l} \leq \varphi(l)$), en la qual β és menor que una funció $g(l)$ integrable. Això no és una condició molt forta si recordem el sentit de $\beta(\cdot,\widehat{l})$, que és la densitat de probabilitat de la variable aleatòria l, edat de maduració dels fills d'un individu d'edat de maduració $\widehat{l}$. Sembla natural, doncs, pensar que si ens allunyem prou de la diagonal del pla $l\widehat{l}$ la probabilitat sigui pràcticament nul·la. La condició que $e^{-\varphi(l)} \in L^1(0,\infty)$ vol dir que la corba $\widehat{l} = \varphi(l)$ tingui ordre de creixement superior al del logaritme $\widehat{l} = \ln l$.

Estaríem en aquestes condicions, per exemple, si supp β estés inclòs en una banda de la diagonal i β fos acotada, ó també si $\beta(l,\widehat{l}) = \beta(l)$ (l'edat de maduració del descendent no depèn de l'edat de maduració del progenitor, és a dir, que es perd el caràcter hereditari de la variable l). Aquest cas s'anomena *'house-of-cards'* a la literatura (vegis [8]) i té valor acadèmic però poc o cap sentit biològic. Es donen també les condicions (H1) i (H2) quan la funció β té aproximadament per a cada $\widehat{l}$ la forma de campana de Gauss com a funció de l amb mitjana $\widehat{l}$.

Vegem ara que si es compleixen les hipòtesis (H1) i (H2) l'operador K és de Hille-Tamarkin. Diem k_0 a una cota inferior estrictament positiva de la funció $m(P,Q,l,a)$ i $b(\infty)$ al suprem de la funció $b(l,a)$.

Com que

$$\int_0^a m(P,Q,l,a) \; da \geq k_0 a,$$

tenim que

$$e^{-\int_0^a m\ da} \leq e^{-k_0 a},$$

i per tant

$$\int_0^{+\infty} e^{-\int_0^a m\ da}\ da \leq \int_0^{+\infty} e^{-k_0 a}\ da = \frac{1}{k_0}. \tag{1.19}$$

Llavors, per a $l > l_0$, si $\widehat{l} < \varphi(l)$, utilitzant (H2) i la desigualtat (1.19),

$$\sup_{\widehat{l}} \int_{\widehat{l}}^{+\infty} \beta(l,\widehat{l})\ b(\widehat{l},a)\ e^{-\int_0^a m\ da}\ da \leq \frac{b(\infty)}{k_0}\ g(l).$$

I si $\widehat{l} > \varphi(l)$,

$$\begin{aligned} \sup_{\widehat{l}} \int_{\widehat{l}}^{+\infty} \beta(l,\widehat{l})\ b(\widehat{l},a)\ e^{-\int_0^a m\ da}\ da &\leq \sup_{\widehat{l}} b(\infty)\ \beta(l,\widehat{l}) \int_{\widehat{l}}^{+\infty} e^{-k_0 a}\ da \\ &\leq \frac{b(\infty)}{k_0}\ \beta_0\ \sup_{\widehat{l}} e^{-k_0 \widehat{l}} \\ &= \frac{b(\infty)}{k_0}\ \beta_0\ e^{-k_0 \varphi(l)}. \end{aligned}$$

Llavors

$$\begin{aligned} \int_0^{+\infty} \operatorname*{ess\,sup}_{\widehat{l} \in (0,+\infty)} |k(l,\widehat{l})|\ dl &\leq \int_0^{l_0} \frac{b(\infty)}{k_0}\ \beta_0\ dl \\ &+ \int_{l_0}^{+\infty} \frac{b(\infty)}{k_0}\ \max\{g(l), \beta_0\ e^{-k_0\varphi(l)}\}\ dl < \infty. \end{aligned}$$

Observem també que la condició que un operador com el nostre sigui de Hille-Tamarkin és només una condició d'acotació, de forma, que no implica cap regularitat sobre la funció β; aquesta no cal que sigui ni tan sols contínua.

Amb totes aquestes propietats que acabem de demostrar, i fent servir resultats de [66] podem afirmar que:

Teorema 1.8.3 *Suposem que el suport de la funció $\beta(l,\widehat{l})$ conté una banda entorn de la diagonal i que $\int_0^{+\infty} \operatorname*{ess\,sup}_{\widehat{l} \in (0,+\infty)} |k(l,\widehat{l})|\ dl < \infty$. Llavors el radi espectral de l'operador K donat per (1.17) és estrictament positiu, i és un valor propi de l'operador amb una única funció pròpia normalitzada, f, associada a aquest valor propi. A més, f és positiva q.p.t.*

Demostració

Hem vist ja que K ve donat per un nucli positiu mesurable (propietat (i) de l'operador K). Com que $\beta(l,\widehat{l})$ conté una banda entorn de la diagonal, K és irreductible (propietat (ii)). Si es compleix que $\displaystyle\int_0^{+\infty} \operatorname*{ess\,sup}_{\widehat{l}\in(0,+\infty)} |k(l,\widehat{l})| \, dl < \infty$, aleshores K^2 és compacte (propietat (iii)).

Aplicant el Teorema 1.8.1, podem assegurar que el radi espectral de K, $r(K)$, és estrictament positiu i que aquest és un valor propi de K amb un únic vector propi normalitzat quasi-interior de $L^1_+(0,+\infty)$, o sigui, una funció positiva q.p.t. A més, en virtut del Teorema 5.2 de [66, Capítol V], aquest valor propi és l'*únic* que té associat un vector propi positiu, que són els que ens interessen a nosaltres.

□

Observació 1.8.3 *Si el suport de la funció $\beta(l,\widehat{l})$ conté una banda entorn de la diagonal, es compleixen les hipòtesis (H1) i (H2), m és una funció acotada inferiorment per un nombre positiu i b és acotada superiorment, aleshores estarem en les hipòtesis del Teorema 1.8.3.*

1.8.3 Propietats del radi espectral de l'operador K

Suposarem a partir d'ara que tenim dues taxes de mortalitat diferenciades entre els joves i els adults. Això passa per exemple en poblacions on aquests dos col·lectius no entren en competència, sigui perquè no fan ús dels mateixos recursos o sigui perquè per exemple els adults pràcticament no consumeixen res. També quan la mortalitat dels joves és molt elevada (cosa molt freqüent) o bé, pel contrari, quan la mortalitat dels adults és molt gran (com en moltes espècies d'insectes amb metamorfosi).

Excepte per la distribució entre joves i adults, negligirem la dependència de la mortalitat respecte l'edat. També suposarem inexistent una dependència directa entre la variable evolutiva l i la mortalitat. Això últim és consistent amb el fet que volem entendre el balanç aludit a la secció 1.2 d'aquest capítol entre augmentar, o no fer-ho, l'edat de maduració (i com a conseqüència elevar la fertilitat) a costa que menys individus aconsegueixin madurar, no perquè hagi augmentat la mortalitat, sinó pel fet que romanen més temps com a joves.

Prendrem doncs a partir d'ara la taxa de mortalitat m de la forma

$$m(P,Q,l,a) = \begin{cases} m_1(P,Q) & \text{si } a \leq l \\ m_2(P,Q) & \text{si } a > l. \end{cases}$$

Amb aquesta expressió de m,

$$
\begin{aligned}
e^{-\int_0^a m\ da} &= \begin{cases} e^{-\int_0^a m_1(P,Q)\ da} & \text{si } a \leq l \\ e^{-\int_0^l m_1(P,Q)\ da - \int_l^a m_2(P,Q)\ da} & \text{si } a > l \end{cases} \\
&= \begin{cases} e^{-m_1(P,Q)a} & \text{si } a \leq l \\ e^{-m_1(P,Q)l} e^{-m_2(P,Q)(a-l)} & \text{si } a > l, \end{cases}
\end{aligned}
$$

i per tant, si diem $\mu_1 := m_1(P,Q)$ i $\mu_2 := m_2(P,Q)$ (valors constants a l'estat estacionari), l'operador K s'expressa de la següent manera:

$$
(Kf)(l) = \int_0^{+\infty} \beta(l,\widehat{l})\ e^{-\mu_1 \widehat{l}} \int_{\widehat{l}}^{+\infty} b(\widehat{l},a)\ e^{-\mu_2(a-\widehat{l})}\ da\ f(\widehat{l})\ d\widehat{l}. \tag{1.20}
$$

El que ens proposem ara és demostrar l'existència d'un vector propi de valor propi 1, pel que hem de veure si per a alguns valors de μ_1 i μ_2 podem assegurar que $r(K(\mu_1,\mu_2)) = 1$.

La idea, de manera similar a com es fa a [8], és demostrar que el radi espectral de K, $r(\mu_1,\mu_2) := r(K(\mu_1,\mu_2))$, és una funció contínua, estrictament decreixent de les dues variables i que té límit 0 quan qualsevol d'elles tendeix a infinit fixada l'altra. Després provarem l'existència, en certes condicions, de valors de μ_1 i μ_2 per als quals $r(\mu_1,\mu_2) > 1$.

A partir d'ara farem servir la notació K_{μ_1} i K_{μ_2} per fer referència a l'operador K tenint fixada μ_2 o μ_1 respectivament.

Lema 1.8.1 *$r(\mu_1,\mu_2)$ és una funció decreixent respecte μ_1 i μ_2.*

Demostració

Fixem primer el valor de μ_2.

Notem que si $f \in L^1_+$, aleshores, si $\overline{\mu_1} > \mu_1$,

$$
\begin{aligned}
(K_{\mu_1}f)(l) &= \int_0^{+\infty} \beta(l,\widehat{l})\ e^{-\mu_1 \widehat{l}} \int_{\widehat{l}}^{+\infty} b(\widehat{l},a)\ e^{-\mu_2(a-\widehat{l})}\ da\ f(\widehat{l})\ d\widehat{l} \\
&> \int_0^{+\infty} \beta(l,\widehat{l})\ e^{-\overline{\mu_1} \widehat{l}} \int_{\widehat{l}}^{+\infty} b(\widehat{l},a)\ e^{-\mu_2(a-\widehat{l})}\ da\ f(\widehat{l})\ d\widehat{l} = (K_{\overline{\mu_1}}f)(l)
\end{aligned}
$$

com a funcions positives de l.

Per inducció és fàcil comprovar que, si $f \in L^1_+$ i $\overline{\mu_1} > \mu_1$,

$$(K^n_{\mu_1} f)(l) \quad > \quad (K^n_{\overline{\mu_1}} f)(l). \tag{1.21}$$

La mateixa desigualtat és vàlida per a les normes: com que el nucli de K és una funció positiva, la norma de K vindrà donada pel suprem entre totes les funcions $f \in L^1_+$ tals que $||f|| \leq 1$, i així podem fer, per a $n \geq 2$, si $\overline{\mu_1} > \mu_1$, i utilitzant la desigualtat (1.21),

$$\begin{aligned}
&||K^n_{\mu_1}|| = \\
&= \sup_{||f|| \leq 1, f \geq 0} \int_0^{+\infty} \left| \int_0^{+\infty} \beta(l, \widehat{l}) \; e^{-\mu_1 \widehat{l}} \int_{\widehat{l}}^{+\infty} b(\widehat{l}, a) \; e^{-\mu_2 (a - \widehat{l})} \; da \; (K^{n-1}_{\mu_1} f)(\widehat{l}) \; d\widehat{l} \right| \; dl \\
&\geq \sup_{||f|| \leq 1, f \geq 0} \int_0^{+\infty} \left| \int_0^{+\infty} \beta(l, \widehat{l}) \; e^{-\overline{\mu_1} \widehat{l}} \int_{\widehat{l}}^{+\infty} b(\widehat{l}, a) \; e^{-\mu_2 (a - \widehat{l})} \; da \; (K^{n-1}_{\overline{\mu_1}} f)(\widehat{l}) \; d\widehat{l} \right| \; dl \\
&= ||K^n_{\overline{\mu_1}}||,
\end{aligned}$$

i per tant

$$||K^n_{\mu_1}||^{1/n} \geq ||K^n_{\overline{\mu_1}}||^{1/n}.$$

Prenent límits tenim que

$$r(\mu_1, \mu_2) \geq r(\overline{\mu_1}, \mu_2).$$

Repetint exactament tot el procés fixant μ_1 es veu que és també decreixent respecte la segona variable.

□

Veurem ara que el radi espectral $r(\mu_1, \mu_2)$ és una funció contínua. Per a això necessitarem la següent definició:

Definició 1.8.3 *Sigui $(\mathcal{X}, d)$ un espai mètric. Denotem la família de tots els subconjunts compactes no buits de $\mathcal{X}$ per $K(\mathcal{X})$. Si $A, B \in K(\mathcal{X})$ definim $D(A, B) := \max\{d(x, B) : x \in A\}$.*

La distància de Hausdorff entre dos elements de $K(\mathcal{X})$ es defineix com:

$$h(A, B) := \max\{D(A, B), D(B, A)\}.$$

Lema 1.8.2 *$r(\mu_1, \mu_2)$ és una funció contínua a $\mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^+$.*

Demostració

La idea de la demostració és la mateixa que la demostració del Lema 2 de [8].

Vegem primer que per a tot $\epsilon > 0$ existeix un $\delta > 0$ de manera que, si $||(\mu_1, \mu_2) - (\overline{\mu_1}, \overline{\mu_2})|| < \delta$, aleshores

$$||K(\mu_1, \mu_2) - K(\overline{\mu_1}, \overline{\mu_2})|| < \epsilon.$$

Efectivament,

$$\begin{aligned} ||K(\mu_1, \mu_2) - K(\overline{\mu_1}, \overline{\mu_2})|| &\leq ||K(\mu_1, \mu_2) - K(\mu_1, \overline{\mu_2})|| \\ &+ ||K(\mu_1, \overline{\mu_2}) - K(\overline{\mu_1}, \overline{\mu_2})|| \\ &\leq \epsilon, \end{aligned}$$

si

$$||K(\mu_1, \mu_2) - K(\mu_1, \overline{\mu_2})|| < \frac{\epsilon}{2}$$

uniformement respecte μ_1 i

$$||K(\mu_1, \overline{\mu_2}) - K(\overline{\mu_1}, \overline{\mu_2})|| < \frac{\epsilon}{2}$$

uniformement respecte $\overline{\mu_2}$.

Fixem primer μ_2:

$$\begin{aligned} ||K_{\mu_1} - K_{\overline{\mu_1}}|| &= \sup_{||f|| \leq 1} ||K_{\mu_1} f - K_{\overline{\mu_1}} f|| \\ &= \sup_{||f|| \leq 1} \left|\left| \int_0^{+\infty} \beta(l, \widehat{l}) \; (e^{-\mu_1 \widehat{l}} - e^{-\overline{\mu_1} \widehat{l}}) \int_{\widehat{l}}^{+\infty} b(\widehat{l}, a) \; e^{-\mu_2 (a - \widehat{l})} \; da \; f(\widehat{l}) \; d\widehat{l} \right|\right| \\ &\leq \sup_{||f|| \leq 1} \int_0^{+\infty} |e^{-\mu_1 \widehat{l}} - e^{-\overline{\mu_1} \widehat{l}}| \int_{\widehat{l}}^{+\infty} b(\widehat{l}, a) \; e^{-\mu_2 (a - \widehat{l})} \; da \; |f(\widehat{l})| \; d\widehat{l} \\ &\leq \frac{b(\infty)}{\mu_2} \sup_{||f|| \leq 1} \int_0^{+\infty} |e^{-\mu_1 \widehat{l}} - e^{-\overline{\mu_1} \widehat{l}}| |f(\widehat{l})| \; d\widehat{l} \leq \frac{b(\infty) \epsilon'}{\mu_2} < \frac{\epsilon}{2}, \end{aligned}$$

per a tot μ_2 fora d'un entorn de l'origen del pla $\mu_1 \mu_2$.

Hem fet servir que

$$\forall \; \epsilon' > 0 \; \exists \; \delta > 0 \; / \; |e^{-\mu_1 \widehat{l}} - e^{-\overline{\mu_1} \widehat{l}}| < \epsilon', \; \forall \; \widehat{l} \in (0, +\infty), \text{ si } |\mu_1 - \overline{\mu_1}| < \delta :$$

Com que la funció $f(x) = x e^{-\xi x}$, si $\xi > 0$, té un màxim al punt $x_M = \dfrac{1}{\xi}$ i pren el valor $f(x_M) = \dfrac{1}{e \xi}$, pel teorema del valor mig tenim que

$$|e^{-\mu_1 l} - e^{-\overline{\mu_1} l}| = l e^{-\xi l} |\mu_1 - \overline{\mu_1}| \leq \frac{1}{e \min\{\mu_1, \overline{\mu_1}\}} |\mu_1 - \overline{\mu_1}|. \tag{1.22}$$

Si fixem μ_1 tindrem que

$$\begin{aligned}
||K_{\mu_2} - K_{\overline{\mu_2}}|| &= \sup_{||f||\leq 1} \left|\left| \int_0^{+\infty} \beta(l,\widehat{l}) e^{-\mu_1 \widehat{l}} \int_{\widehat{l}}^{\infty} b(\widehat{l},a) \left(e^{-\mu_2(a-\widehat{l})} - e^{-\overline{\mu_2}(a-\widehat{l})} \right) da f(\widehat{l}) d\widehat{l} \right|\right| \\
&\leq b(\infty) \sup_{||f||\leq 1} \int_0^{+\infty} e^{-\mu_1 \widehat{l}} \int_{\widehat{l}}^{\infty} \left| e^{-\mu_2(a-\widehat{l})} - e^{-\overline{\mu_2}(a-\widehat{l})} \right| da \, |f(\widehat{l})| \, d\widehat{l} \\
&\leq b(\infty) \sup_{||f||\leq 1} \int_0^{+\infty} \left| \frac{1}{\mu_2} - \frac{1}{\overline{\mu_2}} \right| |f(\widehat{l})| \, d\widehat{l} \\
&= b(\infty) \left| \frac{1}{\mu_2} - \frac{1}{\overline{\mu_2}} \right| < \frac{\epsilon}{2},
\end{aligned}$$

si $|\mu_2 - \overline{\mu_2}| < \delta$ uniformement respecte de μ_1 .
Per tant $K(\overline{\mu_1}, \overline{\mu_2}) \longrightarrow K(\mu_1, \mu_2)$ si $(\overline{\mu_1}, \overline{\mu_2}) \longrightarrow (\mu_1, \mu_2)$.

Per altra banda, pel Teorema 3 de [59], si $\mathfrak{C}$ denota el conjunt de tots els subconjunts compactes de $\mathbb{C}$ dotat de la distància de Hausdorff, aleshores l'aplicació

$$s : \mathcal{L}(E) \longrightarrow \mathfrak{C}$$

donada per $s(B) := \sigma(B)$ és contínua en B, si $\sigma(B)$ és un conjunt totalment desconectat, és a dir, si tot punt de $\sigma(B)$ és una component connexa de $\sigma(B)$. Estem en aquestes condicions ja que una potència del nostre operador és compacte i per tant el seu espectre és un conjunt totalment desconectat (vegi's [7, Capítol VI]), pel que $r(\mu_1, \mu_2)$ és contínua.

□

Lema 1.8.3 *$r(\mu_1, \mu_2)$ té límit zero quan $\mu_1 \to +\infty$ i quan $\mu_2 \to +\infty$.*

Demostració

Recordem que estem suposant que $b(l, a)$ és una funció positiva, acotada, creixent respecte de l, amb $b(0, a) = 0$ i que, per a cada a fixada, la gràfica de b o bé no té pendent infinit a $l = 0$, o bé si arriba amb pendent infinit existeix un $n \in \mathbb{N}$ (que no depèn de a) tal que $b(l, a) \leq l^{1/n}$ a prop de $l = 0$. Per tant podem assegurar que per a algun $n \in \mathbb{N}$ i per a alguna constant positiva $c \in \mathbb{R}$ es complirà que $b(l, a) < cl^{1/n}$ per a tot l i tot a.

Considerem ara la funció

$$g(l) = cl^{1/n} e^{-\mu_1 l}.$$

És facil comprovar que aquesta funció té un màxim absolut al punt $l_M = \dfrac{1}{n\mu_1}$, i que el valor de g en aquest màxim és

$$g(l_M) = \frac{c}{\sqrt[n]{n\mu_1 e}}.$$

Llavors tindrem que

$$\begin{aligned}
||K(\mu_1,\mu_2)|| &= \sup_{||f||\leq 1} \left|\left| \int_0^{+\infty} \beta(l,\widehat{l}) e^{-\mu_1 \widehat{l}} \int_{\widehat{l}}^{\infty} b(\widehat{l},a)\ e^{-\mu_2(a-\widehat{l})}\ da\ f(\widehat{l})\ d\widehat{l} \right|\right| \\
&\leq \sup_{||f||\leq 1} \int_0^{+\infty} e^{-\mu_1 \widehat{l}} \int_{\widehat{l}}^{\infty} c\widehat{l}^{1/n} e^{-\mu_2(a-\widehat{l})}\ da\ |f(\widehat{l})|\ d\widehat{l} \\
&= \sup_{||f||\leq 1} \int_0^{+\infty} \frac{g(\widehat{l})}{\mu_2}\ |f(\widehat{l})|\ d\widehat{l} \\
&\leq \sup_{||f||\leq 1} \int_0^{+\infty} \frac{c}{\mu_2 \sqrt[n]{n\mu_1 e}}\ |f(\widehat{l})|\ d\widehat{l} = \frac{c}{\mu_2 \sqrt[n]{n\mu_1 e}}.
\end{aligned}$$

Com que $r(\mu_1,\mu_2) \leq ||K(\mu_1,\mu_2)||$,

$$\lim_{\mu_1\to+\infty} r(\mu_1,\mu_2) = 0 \quad \text{i} \quad \lim_{\mu_2\to+\infty} r(\mu_1,\mu_2) = 0.$$

□

Lema 1.8.4 *Sigui* $\mathfrak{D} = \{z \in \mathbb{C}\ /\ Re(z) > 0\}$. *Les aplicacions*

$$\begin{array}{ccc} \mathfrak{D} \longrightarrow \mathcal{L}(L^1(0,+\infty)) & i & \mathfrak{D} \longrightarrow \mathcal{L}(L^1(0,+\infty)) \\ \mu_1 \longrightarrow K_{\mu_1} & & \mu_2 \longrightarrow K_{\mu_2} \end{array}$$

són funcions analítiques sobre $\mathfrak{D}$.

Demostració

Provarem que les dues funcions són derivables en el sentit de la variable complexa.

Per a la primera funció considerem el següent operador:

$$D : L^1(0,+\infty) \longrightarrow L^1(0,+\infty)$$
$$(Df)(l) := -\int_0^{+\infty} \beta(l,\widehat{l})\ \widehat{l}\ e^{-\mu_1 \widehat{l}} \int_{\widehat{l}}^{\infty} b(\widehat{l},a)\ e^{-\mu_2(a-\widehat{l})}\ da\ f(\widehat{l})\ d\widehat{l}.$$

Vegem que $\left|\left| \dfrac{1}{h}(K_{\mu_1+h} - K_{\mu_1}) - D \right|\right|_{\mathcal{L}(L^1(0,+\infty))} < \epsilon$ si $|h| < \delta$:

$$\begin{aligned}
\left|\left|\frac{1}{h}(K_{\mu_1+h}-K_{\mu_1})-D\right|\right|_{\mathcal{L}} &= \sup_{||f||\leq 1}\left|\left|\frac{1}{h}(K_{\mu_1+h}f-K_{\mu_1}f)-Df\right|\right|_{L^1}\\
&= \sup_{||f||\leq 1}\left|\left|\int_0^\infty \beta(l,\widehat{l})\ \left[\frac{e^{-(\mu_1+h)\widehat{l}}-e^{-\mu_1\widehat{l}}}{h}+\widehat{l}e^{-\mu_1\widehat{l}}\right]\cdot\right.\right.\\
&\quad \left.\left. \cdot\int_{\widehat{l}}^\infty b(\widehat{l},a)\ e^{-\mu_2(a-\widehat{l})}\ da\ f(\widehat{l})\ d\widehat{l}\right|\right|_{L^1}\\
&\leq \frac{b(\infty)}{Re(\mu_2)}\sup_{||f||\leq 1}\int_0^\infty\left|\frac{e^{-(\mu_1+h)\widehat{l}}-e^{-\mu_1\widehat{l}}}{h}+\widehat{l}e^{-\mu_1\widehat{l}}\right|\ |f(\widehat{l})|d\widehat{l}\\
&\leq \epsilon'\frac{b(\infty)}{Re(\mu_2)}<\epsilon,
\end{aligned}$$

si $\epsilon'<\epsilon\dfrac{Re(\mu_2)}{b(\infty)}$.

Falta veure que $\left|\dfrac{e^{-(\mu_1+h)\widehat{l}}-e^{-\mu_1\widehat{l}}}{h}+\widehat{l}e^{-\mu_1\widehat{l}}\right|<\epsilon'\ \forall\ \widehat{l}$ si $|h|$ és prou petit.

Considerem la sèrie de potències de la funció $e^{-(\mu_1+h)\widehat{l}}$ com a funció de $h\in\mathbb{C}$ en un entorn de $h=0$:

$$e^{-(\mu_1+h)\widehat{l}}=e^{-\mu_1\widehat{l}}-\widehat{l}e^{-\mu_1\widehat{l}}h+\sum_{n\geq 2}(-1)^n\frac{\widehat{l}^n}{n!}e^{-\mu_1\widehat{l}}h^n.$$

Per tant,

$$\begin{aligned}
\left|\frac{e^{-(\mu_1+h)\widehat{l}}-e^{-\mu_1\widehat{l}}}{h}+\widehat{l}e^{-\mu_1\widehat{l}}\right| &\leq \frac{|e^{-\mu_1\widehat{l}}|}{|h|}\ \sum_{n\geq 2}\frac{\widehat{l}^n}{n!}\ |h|^n\\
&= \frac{e^{-\widehat{l}Re(\mu_1)}}{|h|}(e^{\widehat{l}|h|}-1-\widehat{l}|h|). \qquad (1.23)
\end{aligned}$$

Utilitzem ara el desenvolupament per Taylor de la funció real e^x, per a $x=\widehat{l}|h|$, en un entorn del 0:

$$e^{\widehat{l}|h|}=1+\widehat{l}|h|+\frac{\widehat{l}^2}{2}\ e^{\xi}|h|^2,$$

on $0\leq\xi\leq\widehat{l}|h|$.

Llavors, seguint de (1.23),

$$
\begin{aligned}
&= e^{-\widehat{l}Re(\mu_1)}\frac{\widehat{l}^2}{2}\; e^{\xi}|h| = \frac{\widehat{l}^2}{2}\; |h|e^{\xi-\widehat{l}Re(\mu_1)} \\
&\leq \frac{\widehat{l}^2}{2}\; |h|e^{\widehat{l}(|h|-Re(\mu_1))} \leq \frac{\widehat{l}^2}{2}\; |h|e^{-\widehat{l}\frac{Re(\mu_1)}{2}} < M(\mu_1)|h| < \epsilon' \quad \forall\, \widehat{l},
\end{aligned}
$$

si $|h| < \dfrac{Re(\mu_1)}{2}$ (és que $|h| \to 0$), i $M(\mu_1)$ és el valor del màxim de la funció $g(x) = \dfrac{x^2}{2}e^{-x\frac{Re(\mu_1)}{2}}$, que existeix ja que $Re(\mu_1) > 0$ (recordem que $\mu_1 \in \mathfrak{D}$).

Pel que fa a la segona funció, considerem l'operador

$$
D : L^1(0,+\infty) \longrightarrow L^1(0,+\infty)
$$

$$
(Df)(l) := -\int_0^{+\infty} \beta(l,\widehat{l})\; e^{-\mu_1\widehat{l}} \int_{\widehat{l}}^{\infty} b(\widehat{l},a)\; (a-\widehat{l})\; e^{-\mu_2(a-\widehat{l})}\; da\; f(\widehat{l})\; d\widehat{l}.
$$

Vegem que $\left|\left|\frac{1}{h}(K_{\mu_2+h} - K_{\mu_2}) - D\right|\right|_{\mathcal{L}(L^1(0,+\infty))} < \epsilon$ si $|h| < \delta$:

$$
\begin{aligned}
\left|\left|\frac{1}{h}(K_{\mu_2+h} - K_{\mu_2}) - D\right|\right|_{\mathcal{L}} &= \sup_{||f||\leq 1}\left|\left|\frac{1}{h}(K_{\mu_2+h}f - K_{\mu_2}f) - Df\right|\right|_{L^1} \\
&= \sup_{||f||\leq 1}\left|\left|\int_0^{\infty} \beta(l,\widehat{l})e^{-\mu_1\widehat{l}} \int_{\widehat{l}}^{\infty} b(\widehat{l},a)\left[\frac{e^{-(\mu_2+h)(a-\widehat{l})} - e^{-\mu_2(a-\widehat{l})}}{h}\right.\right.\right. \\
&+ \left.\left.\left.(a-\widehat{l})e^{-\mu_2(a-\widehat{l})}\right]\; da\; f(\widehat{l})\; d\widehat{l}\;\right|\right|_{L^1} \\
&\leq b(\infty)\sup_{||f||\leq 1}\int_0^{\infty}\int_{\widehat{l}}^{\infty}\left|\frac{e^{-(\mu_2+h)(a-\widehat{l})} - e^{-\mu_2(a-\widehat{l})}}{h}\right. \\
&+ \left.(a-\widehat{l})e^{-\mu_2(a-\widehat{l})}\right|\; da\; |f(\widehat{l})|\; d\widehat{l} \\
&= b(\infty)\sup_{||f||\leq 1}\int_0^{\infty}\int_{\widehat{l}}^{\infty}\left|\frac{e^{-(\frac{\mu_2}{2}+h)(a-\widehat{l})} - e^{-\frac{\mu_2}{2}(a-\widehat{l})}}{h}\right. \\
&+ \left.(a-\widehat{l})e^{-\frac{\mu_2}{2}(a-\widehat{l})}\right| e^{-\frac{Re(\mu_2)}{2}(a-\widehat{l})}\; da\; |f(\widehat{l})|\; d\widehat{l} \\
&\leq b(\infty)\epsilon'\sup_{||f||\leq 1}\int_0^{\infty}\int_{\widehat{l}}^{\infty} e^{-\frac{Re(\mu_2)}{2}(a-\widehat{l})}\; da\; |f(\widehat{l})|\; d\widehat{l}
\end{aligned}
$$

$$= \quad 2\frac{b(\infty)\epsilon'}{Re(\mu_2)} < \epsilon,$$

ja que $\left| \frac{e^{-(\frac{\mu_2}{2}+h)(a-\widehat{l})} - e^{-\frac{\mu_2}{2}(a-\widehat{l})}}{h} + (a-\widehat{l})e^{-\frac{\mu_2}{2}(a-\widehat{l})} \right| < \epsilon'$ per a tot valor positiu de $(a-\widehat{l})$ si $|h| < \delta$ pel mateix que abans, i prenent $\epsilon' < \epsilon \dfrac{Re(\mu_2)}{2b(\infty)}$.

□

Lema 1.8.5 $r(\mu_1, \mu_2)$ *és una funció estrictament decreixent d'ambdues variables.*

Demostració

Comencem suposant fixada μ_2.

Suposem que r no és estrictament decreixent, és a dir, que existeixen dos valors de μ_1, $0 < \mu_1^1 < \mu_1^2$ tals que

$$r(\mu_1^1, \mu_2) = r(\mu_1^2, \mu_2) = c > 0.$$

Com que ja hem vist que r és monòtona (lema 1.8.1), ha de ser que

$$r(\mu_1, \mu_2) = c \quad \forall\ \mu_1 \in [\mu_1^1, \mu_1^2].$$

Aleshores l'operador $\frac{1}{c}K_{\mu_1}$ té 1 com a valor propi per a tot $\mu_1 \in [\mu_1^1, \mu_1^2]$.

Sigui $\mathfrak{D} = \{z \in \mathbb{C} \ / \ \mathrm{Re}(z) > 0\}$. Com que l'aplicació

$$\mathfrak{D} \longrightarrow \mathcal{L}(L^1(0, +\infty))$$
$$\mu_1 \longrightarrow \frac{1}{c}K_{\mu_1}$$

és una funció analítica sobre $\mathfrak{D}$ (Lema 1.8.4), $\frac{1}{c^2}K_{\mu_1}^2$ és compacte i $\left(1 - \frac{1}{c^2}K_{\mu_1}^2\right)$ és invertible en algun lloc de $\mathfrak{D}$ (ho és perquè $||K_{\mu_1}^2|| \leq ||K_{\mu_1}||^2 \to 0$ quan $\mu_1 \to +\infty$, i per tant segur que hi ha algun valor $\mu \in \mathfrak{D}$ per al qual $r(\frac{1}{c^2}K_\mu^2) < 1$ i que per tant existeix $\left(1 - \frac{1}{c^2}K_\mu^2\right)^{-1}$) aleshores, pel Corol·lari 1 de [68], la funció

$$\mathfrak{D} \longrightarrow \mathcal{L}(L^1(0, +\infty))$$
$$\mu \longrightarrow \left(1 - \frac{1}{c}K_\mu\right)^{-1}$$

és una funció meromorfa sobre $\mathfrak{D}$, i per tant té les singularitats aïllades. Cosa que està en contradicció amb el fet que l'operador $\frac{1}{c}K_{\mu_1}$ tingui 1 com a valor propi per a tot $\mu_1 \in [\mu_1^1, \mu_1^2]$.

Si fixem μ_1 la demostració és idèntica.

$\square$

Observació 1.8.4 *Per les propietats que acabem de demostrar de la funció $r(\mu_1, \mu_2)$ podem assegurar que, o bé la corba de nivell 1 és buida, o bé és la gràfica d'una funció estrictament decreixent al pla $\mu_1\mu_2$.*

1.8.4 Existència de solucions estacionàries

Amb tot el que acabem de veure, per provar l'existència d'una funció $c(l)$ que compleixi $(Kc)(l) = c(l)$ per a K donat per (1.20), falta demostrar que, si es satisfan determinades condicions que citarem més endavant, existeixen nombres μ_1 i μ_2 per als quals $r(\mu_1, \mu_2) > 1$. Aleshores podrem assegurar l'existència de nombres $\widetilde{\mu_1}$ i $\widetilde{\mu_2}$ per als que $r(\widetilde{\mu_1}, \widetilde{\mu_2}) = 1$.

De fet, amb això no n'hi ha prou per demostrar l'existència de solucions estacionàries. Podrem assegurar que n'hi ha si la funció pròpia $c(l)$ de valor propi 1 de l'operador $K(\widetilde{\mu_1}, \widetilde{\mu_2})$ definit a (1.20) compleix que

$$\begin{cases} m_1(P,Q) = \widetilde{\mu_1} \\ m_2(P,Q) = \widetilde{\mu_2}, \end{cases}$$

on P i Q vénen donats per (1.15) i (1.16).

Fixem-nos primer en la següent proposició.

Definició 1.8.4 *Sigui la funció* $N(l, \mu_1, \mu_2) := e^{-\mu_1 l} \int_l^{\infty} b(l,a)\ e^{-\mu_2(a-l)}\ da.$

Proposició 1.8.1 *Si* $\sup_l N(l, \mu_1, \mu_2) \leq \delta < 1$ *aleshores* $r(\mu_1, \mu_2) < 1$.

Demostració

És immediat comprovar que $||K|| < 1$:

$$\begin{aligned} ||K|| &= \sup_{||f||\leq 1} ||Kf|| \leq \sup_{||f||\leq 1} \int_0^{+\infty} \int_0^{+\infty} \beta(l, \widehat{l})\ N(\widehat{l}, \mu_1, \mu_2)\ |f(\widehat{l})|\ d\widehat{l}\ dl \\ &= \sup_{||f||\leq 1} \int_0^{+\infty} N(\widehat{l}, \mu_1, \mu_2)\ |f(\widehat{l})|\ d\widehat{l} \leq \delta \sup_{||f||\leq 1} \int_0^{+\infty} |f(\widehat{l})|\ d\widehat{l} = \delta < 1. \end{aligned}$$

□

Observació 1.8.5 *Si suposem que la taxa de fertilitat té la forma definida a (1.3), aleshores és fàcil comprovar que* $N(l, \mu_1, \mu_2)$*, com a funció de* l*, és contínua a* $[0, +\infty)$ *(suposant que* $b_2(l)$ *sigui contínua, cosa prou raonable pel sentit biològic que té),* $N(0, \mu_1, \mu_2) = 0$ *i* $\lim_{l \to +\infty} N(l, \mu_1, \mu_2) = 0$*, i per tant la funció* $N(l, \mu_1, \mu_2)$ *pren un màxim absolut com a funció de* l *fixades* μ_1 *i* μ_2*.*

Llavors, si $\max_l N(l, \mu_1, \mu_2) < 1$ *es complirà automàticament la hipòtesi de la Proposició 1.8.1.*

Teorema 1.8.4 *Suposem que la mortalitat dels individus adults* m_2 *és tal que* $\inf m_2 > b(\infty)$*. Aleshores no existeixen solucions estacionàries del sistema (1.4).*

Demostració

En el cas que existissin solucions estacionàries hauria de ser per a valors μ_2 pertanyents al rang de m_2, ja que s'hauria de complir que $m_2(P, Q) = \mu_2$.

Aleshores, si $\mu_2 \geq \inf m_2$,

$$\sup_l N(l, \mu_1, \mu_2) \leq \frac{b(\infty)}{\mu_2} \leq \frac{b(\infty)}{\inf m_2} < 1$$

per a qualsevol valor de μ_1, i per tant, utilitzant la Proposició 1.8.1, en aquest cas no hi haurà cap funció pròpia de valor propi 1 de l'operador K, i conseqüentment no existiran solucions estacionàries.

□

De fet, si tenim en compte que el significat biològic de la funció $N(l, \mu_1, \mu_2)$ no és més que el nombre de descendents que tindrà de mitjana un individu qualsevol amb edat de maduració l, fixades les mortalitats, sembla natural pensar que si $N(l, \mu_1, \mu_2) < 1$ per a tot valor de l, la població s'extingirà, per tant que no hi haurà solucions estacionàries.

A part d'haver de suposar que el $\sup_l N(l, \mu_1, \mu_2)$ sigui més gran que 1, haurem de posar alguna condició sobre la funció $\beta(l, \widehat{l})$ per poder assegurar l'existència de valors que facin que el radi espectral de K sigui més gran que 1. Una condició suficient és la del següent lema.

Lema 1.8.6 *Suposem que* $N(l, \mu_1, \mu_2) \geq \lambda > 1$ *per a tot* l *d'algun interval* $[c, d]$*. Aleshores, si*

$$\inf_{l \in [c,d]} \int_c^d \beta(l, \widehat{l})\, d\widehat{l} > \frac{1}{\lambda},$$

llavors per a aquests valors μ_1 i μ_2 es té que $r(\mu_1,\mu_2) > 1$.

Demostració

És fàcil veure que una cota inferior per al radi espectral d'un operador positiu K ve donada per la següent desigualtat:

$$r(K) \geq \sup_{f \in L^1_+} \{\tau \geq 0 \ : \ Kf \geq \tau f\}.$$

Efectivament, si existeix una funció $f \in L^1_+(0,\infty)$ tal que $Kf \geq \tau f$, amb $\tau > 0$, aleshores $||Kf|| \geq \tau ||f||$, és a dir, que $\left|\left| K\left(\frac{f}{||f||}\right)\right|\right| \geq \tau$, i per tant $||K|| \geq \tau$.

Es pot veure fàcilment, per inducció, que

$$||K^n|| \geq \tau^n,$$

pel que $||K^n||^{1/n} \geq \tau$ i per tant que

$$r(K) := \lim_{n\to+\infty} ||K^n||^{1/n} \geq \tau.$$

Llavors si trobem una funció $f \in L^1_+$ per a la que $Kf \geq (1+\delta)f$ per a algun valor de $\delta > 0$, ja podrem assegurar que $r(\mu_1,\mu_2) > 1$.

Sigui $\mathcal{X}_I$ la funció característica sobre $I := [c,d]$, és a dir,

$$\mathcal{X}_I(l) = \begin{cases} 1 & \text{si } l \in I \\ 0 & \text{si no.} \end{cases}$$

Aleshores, per a aquesta funció, essent $\inf_{l\in[c,d]} \int_c^d \beta(l,\widehat{l})\ d\widehat{l} = \frac{1}{\lambda} + \epsilon$,

$$\begin{aligned} K\mathcal{X}_I(l) &= \int_I \beta(l,\widehat{l})\ N(\widehat{l},\mu_1,\mu_2)\ d\widehat{l} \geq \lambda \int_I \beta(l,\widehat{l})\ d\widehat{l} \\ &\geq \lambda \inf_{l\in[c,d]} \int_c^d \beta(l,\widehat{l})\ d\widehat{l}\ \mathcal{X}_I(l) = \lambda\left(\frac{1}{\lambda}+\epsilon\right)\mathcal{X}_I(l) = (1+\delta)\mathcal{X}_I(l). \end{aligned}$$

□

Llavors, fixats els valors de μ_1 i μ_2, si suposem que

$$N(l,\mu_1,\mu_2) := e^{-\mu_1 l} \int_l^{+\infty} b(l,a)\ e^{-\mu_2(a-l)}\ da \geq \lambda > 1$$

en algun interval I per a l, i que en aquest interval es compleix que

$$\inf_{l \in I} \int_I \beta(l, \widehat{l})\ d\widehat{l} > \frac{1}{\lambda},$$

aleshores podrem assegurar l'existència d'alguna funció pròpia de valor propi 1 de l'operador K, com queda reflectit a la proposició següent.

Observem que el que signifiquen aquestes dues condicions és que, d'una banda, hi hagi alguns valors de l per als quals els individus amb aquesta edat de maduració tinguin, de mitjana, més d'un descendent (perquè $N(l, \mu_1, \mu_2)$ és precisament el nombre mitjà de fills que té un individu amb edat de maduració l al llarg de la seva vida fixats els valors de les mortalitats μ_1 i μ_2), i d'altra banda, que la mutació donada per la funció de densitat $\beta(l, \widehat{l})$ no dispersi molt en aquest rang de valors de l (evidentment com més gran sigui λ, menys restriccions tindrà la funció β).

Proposició 1.8.2 *Sigui* $N(l, \mu_1, \mu_2) := e^{-\mu_1 l} \int_l^\infty b(l, a)\ e^{-\mu_2 (a-l)}\ da$ *com abans. Si existeixen* μ_1^0 *i* μ_2^0 *i un interval* I *tals que* $N(l, \mu_1^0, \mu_2^0) \geq \lambda > 1$ *per a* $l \in I$, *i si* $\inf_{l \in I} \int_I \beta(l, \widehat{l})\ d\widehat{l} > \frac{1}{\lambda}$, *aleshores existeixen uns únics* $\widetilde{\mu_1}(> \mu_1^0)$ *i* $\widetilde{\mu_2}(> \mu_2^0)$ *tals que* $r(\widetilde{\mu_1}, \mu_2^0) = r(\mu_1^0, \widetilde{\mu_2}) = 1$. *A més dues úniques funcions pròpies positives normalitzades corresponents al valor propi 1,* $c_{\widetilde{\mu_1}, \mu_2^0}(l)$ *i* $c_{\mu_1^0, \widetilde{\mu_2}}(l)$, *dels operadors* $K(\widetilde{\mu_1}, \mu_2^0)$ *i* $K(\mu_1^0, \widetilde{\mu_2})$ *respectivament.*

Demostració

És immediata utilitzant el Lema 1.8.6 i les propietats de la funció $r(\mu_1, \mu_2)$.

$\square$

Un cas particular on és relativament fàcil comprovar la primera hipòtesi de la Proposició 1.8.2 és quan la funció b només depèn de l:

Proposició 1.8.3 *Suposem que la funció* b *no depèn de l'edat* $(b(l, a) = b(l))$, *és a dir, que la taxa de fertilitat només depèn de l'edat de maduració. Si* $\mu_2 < b(\infty)$ *aleshores existeix un valor (prou petit) de* μ_1 *tal que* $N(l, \mu_1, \mu_2) \geq \lambda > 1$ *en algun interval* I, *i per tant es complirà la primera hipòtesi de la Proposició 1.8.2.*

Demostració

Com que en aquest cas $N(l,\mu_1,\mu_2) = e^{-\mu_1 l}\dfrac{b(l)}{\mu_2}$, si volem que $N(l,\mu_1,\mu_2) > 1$ en algun interval, n'hi ha prou que es verifiqui

$$e^{-\mu_1 l} > \frac{\mu_2}{b(l)}$$

en algun interval. Però la funció

$$g(l) := \frac{\mu_2}{b(l)},$$

per les propietats de $b(l)$, s'acosta a infinit quan l s'acosta a 0, és decreixent i s'acosta a la constant $\dfrac{\mu_2}{b(\infty)} < 1$ quan l s'acosta a infinit. Aleshores existeix un μ_1 prou petit per al que es compleix que $e^{-\mu_1 l} \geq g(l)$ en un interval $J \subset \mathbb{R}^+$, i per tant existeix un $\lambda > 1$ i un interval $I \subset J$ en el qual $N(l,\mu_1,\mu_2) \geq \lambda > 1$.

$\square$

Observació 1.8.6 *Si pensem que la mida dels joves varia proporcionalment amb l'edat, com més gran sigui l'edat de maduració d'un individu més gran serà aquest quan arribi a ser adult. I si pensem que el que influeix prioritàriament en la capacitat de reproduir-se és justament la mida (com més gran és l'individu, més ous pot posar, per exemple), i que un cop que s'arriba a ser adult ja no es creix més, aleshores, si l'esperança de vida dels adults és prou baixa, en aquesta situació és natural pensar que la funció b només depèn de l, i així es compliria la primera condició de la Proposició 1.8.3. Fins i tot, si la vida dels adults és prou curta, podríem considerar aquest grup no estructurat amb l'edat. Això passa en gran varietat d'espècies d'insectes.*

1.8.4.1 Mortalitat dels adults constant

Com hem comentat abans la Proposició 1.8.2 no garanteix l'existència de solucions estacionàries. Hi ha situacions en les que sí podrem assegurar tant l'existència com la unicitat d'aquestes solucions. Així és, per exemple, quan la mortalitat dels adults m_2 és constant (cas que es pot donar, per exemple, quan l'esperança de vida dels individus adults és molt baixa) i m_1 només depèn de P, és a dir, $m_1 = m_1(P)$. Direm $m_1(\infty)$ al suprem de la funció $m_1(P)$.

Enunciem, per a aquest cas particular, el següent teorema:

Teorema 1.8.5 *Suposem les hipòtesis del Teorema 1.8.3 i que la mortalitat dels joves és de forma $m_1(P)$, és a dir, només depèn de la població de joves, i que la*

mortalitat m_2 és constant. Suposem també que $r(m_1(0), m_2) > 1$ (per exemple que es compleixen les condicions de la Proposició 1.8.2 per als valors $\mu_1^0 = m_1(0)$ i $\mu_2^0 = m_2$) i que $r(m_1(\infty), m_2) < 1$.
Aleshores existeixen un únic valor $\widetilde{\mu_1}$ i una única funció $c(l) \in L^1_+(0, +\infty)$ de manera que

$$K_{\widetilde{\mu_1}} c(l) = c(l)$$

i que

$$u(l,a) = \begin{cases} c(l)e^{-\widetilde{\mu_1}a} & a \leq l \\ c(l)e^{-\widetilde{\mu_1}l}e^{-m_2(a-l)} & a > l \end{cases}$$

és solució estacionària del problema (1.4).

Demostració

Com que $r(\mu_1, \mu_2) = 1$ és la gràfica d'una funció estrictament decreixent (Observació 1.8.4), aleshores existeix un únic valor $\widetilde{\mu_1}$ amb

$$m_1(0) < \widetilde{\mu_1} < m_1(\infty)$$

tal que $r(\widetilde{\mu_1}, m_2) = 1$. Recordem que això implica (per les propietats que té l'operador K) que existeix una única funció pròpia $c_{\widetilde{\mu_1}}(l)$ normalitzada de valor propi 1 i que és quasi-interior al con positiu $L^1_+(0, +\infty)$. A més, 1 és l'únic valor propi que té associat una funció d'aquest tipus.

Totes, doncs, les funcions (positives) que compleixen $(K_{\widetilde{\mu_1}} c)(l) = c(l)$ són del tipus

$$c(l) = \alpha c_{\widetilde{\mu_1}}(l),$$

on $\alpha \in \mathbb{R}^+$.

La solució estacionària del problema (1.4) serà (vegi's (1.14) i els comentaris que la segueixen) de la forma

$$u(l,a) = \begin{cases} \alpha c_{\widetilde{\mu_1}}(l)e^{-\widetilde{\mu_1}a} & a \leq l \\ \alpha c_{\widetilde{\mu_1}}(l)e^{-\widetilde{\mu_1}l}e^{-m_2(a-l)} & a > l. \end{cases}$$

Perquè sigui efectivament la solució que busquem ha de passar que aquest valor $\widetilde{\mu_1}$ compleixi que

$$m_1(P) = \widetilde{\mu_1},$$

on P és la població de joves corresponent a l'estat estacionari. És a dir, que

$$m_1\left(\alpha \int_0^{+\infty} \int_0^l c_{\widetilde{\mu_1}}(l)\ e^{-\widetilde{\mu_1}a}\ da\ dl\right) = \widetilde{\mu_1}.$$

Com que $m_1(0) < \widetilde{\mu_1} < m_1(\infty)$ i la funció m_1 és estrictament creixent, podem trobar una única constant α que ens donarà la solució:

$$\alpha = \frac{m_1^{-1}(\widetilde{\mu_1})}{\displaystyle\int_0^{+\infty} \int_0^l c_{\widetilde{\mu_1}}(l)\ e^{-\widetilde{\mu_1} a}\ da\ dl}.$$

$\square$

Observació 1.8.7 *És clar que si pensem la moratlitat m_1 constant i m_2 depenent només del total de la població Q obtenim un resultat anàleg.*

1.8.4.2 Mortalitats dependents del total de la població

Si suposem que les mortalitats depenen del total de la població $P + Q$ (la quantitat d'individus d'un tipus influeix en la mortalitat de l'altre) podem enunciar un teorema semblant al cas m_2 constant.

Teorema 1.8.6 *Suposem les hipòtesis del Teorema 1.8.3 i que les mortalitats depenen del total de la població: $m_1(P + Q)$ i $m_2(P + Q)$. Suposem també que $r(m_1(0), m_2(0)) > 1$ (per exemple que estem en les condicions de la Proposició 1.8.2), i que $r(m_1(\infty), m_2(\infty)) < 1$.*
Aleshores existeixen valors únics $\widetilde{\mu_1}$ i $\widetilde{\mu_2}$ i una única funció $c(l) \in L^1(0, +\infty)$ de manera que

$$(K(\widetilde{\mu_1}, \widetilde{\mu_2})c)(l) = c(l)$$

i que

$$u(l, a) = \begin{cases} c(l)e^{-\widetilde{\mu_1} a} & a \le l \\ c(l)e^{-\widetilde{\mu_1} l}e^{-\widetilde{\mu_2}(a-l)} & a > l \end{cases}$$

és solució estacionària del problema (1.4).

Demostració

Com que la corba de nivell $r(\mu_1, \mu_2) = 1$ és la gràfica d'una funció estrictament decreixent (Observació 1.8.4) i la corba contínua del pla $\mu_1\mu_2$ definida per

$$t \in [0, +\infty) \longrightarrow (m_1(t), m_2(t))$$

té les dues components estrictament creixents i a més $r(m_1(0), m_2(0)) > 1$ i $r(m_1(\infty), m_2(\infty)) < 1$, aleshores existeix un únic valor $\widetilde{\mu_1}$ amb

$$m_1(0) < \widetilde{\mu_1} < m_1(\infty) \tag{1.24}$$

i un únic $\widetilde{\mu}_2$ amb
$$m_2(0) < \widetilde{\mu}_2 < m_2(\infty) \tag{1.25}$$
tals que $r(\widetilde{\mu}_1, \widetilde{\mu}_2) = 1$ i a més que
$$m_1^{-1}(\widetilde{\mu}_1) = m_2^{-1}(\widetilde{\mu}_2). \tag{1.26}$$

Com que el radi espectral és 1, aleshores existeix una única funció pròpia normalitzada $f(l) \in L^1_+(0,\infty)$ associada a aquest valor per a l'operador $K(\widetilde{\mu}_1, \widetilde{\mu}_2)$. Llavors totes les funcions pròpies són de la forma
$$c(l) = \alpha f(l),$$
on $\alpha \in \mathbb{R}^+$.

La solució estacionària del problema (1.4) serà doncs de la forma
$$u(l,a) = \begin{cases} \alpha f(l) e^{-\widetilde{\mu}_1 a} & a \leq l \\ \alpha f(l) e^{-\widetilde{\mu}_1 l} e^{-\widetilde{\mu}_2 (a-l)} & a > l. \end{cases}$$

Perquè sigui efectivament la solució que busquem ha de passar que
$$m_1(P+Q) = \widetilde{\mu}_1 \qquad \text{i} \qquad m_2(P+Q) = \widetilde{\mu}_2,$$
on P i Q són les poblacions de joves i adults a l'estat estacionari, és a dir
$$\begin{aligned} P &= \alpha \int_0^\infty \int_0^l f(l) e^{-\widetilde{\mu}_1 a}\, da\, dl = \frac{\alpha}{\widetilde{\mu}_1} \int_0^\infty f(l)(1 - e^{-\widetilde{\mu}_1 l})\, dl \\ &= \frac{\alpha}{\widetilde{\mu}_1} \left(1 - \int_0^\infty f(l)\, e^{-\widetilde{\mu}_1 l}\, dl \right), \end{aligned} \tag{1.27}$$
i
$$\begin{aligned} Q &= \alpha \int_0^\infty \int_l^\infty f(l)\, e^{-\widetilde{\mu}_1 l}\, e^{-\widetilde{\mu}_2 (a-l)}\, da\, dl \\ &= \frac{\alpha}{\widetilde{\mu}_2} \int_0^\infty f(l)\, e^{-\widetilde{\mu}_1 l}\, dl. \end{aligned} \tag{1.28}$$

Llavors s'ha de complir que
$$m_1 \left(\alpha \left(\frac{1}{\widetilde{\mu}_1} + \left(\frac{1}{\widetilde{\mu}_2} - \frac{1}{\widetilde{\mu}_1} \right) \int_0^\infty f(l)\, e^{-\widetilde{\mu}_1 l}\, dl \right) \right) = \widetilde{\mu}_1,$$
i que
$$m_2 \left(\alpha \left(\frac{1}{\widetilde{\mu}_1} + \left(\frac{1}{\widetilde{\mu}_2} - \frac{1}{\widetilde{\mu}_1} \right) \int_0^\infty f(l)\, e^{-\widetilde{\mu}_1 l}\, dl \right) \right) = \widetilde{\mu}_2.$$

Podem aïllar α de la primera equació gràcies a (1.24), i recordant que m_1 és una funció estrictament creixent:

$$\alpha = \frac{m_1^{-1}(\widetilde{\mu_1})}{\frac{1}{\widetilde{\mu_1}} + \left(\frac{1}{\widetilde{\mu_2}} - \frac{1}{\widetilde{\mu_1}}\right) \int_0^\infty f(l)\ e^{-\widetilde{\mu_1} l}\ dl}.$$

Podríem aïllar-la igualment de la segona usant la propietat (1.25), i per (1.26) α és la mateixa.

□

1.8.4.3 Joves i adults no competeixen pels recursos

Anem ara a veure, sota certes hipòtesis, l'existència de solucions estacionàries en el cas en què l'"ambient"és bidimensional, és a dir, en el cas que la dimensió de l'espai on es troben les variables que, si les pensem fixades, fan que el sistema (1.4) sigui lineal (en aquest cas P i Q) és dos.

Suposem ara que les mortalitats depenen només del total de la població del respectiu grup: $m_1 = m_1(P)$ i $m_2 = m_2(Q)$. Això correspon a què joves i adults consumeixen recursos diferents de forma que la sobrepoblació d'un grup no perjudica les possibilitats de supervivència (no en canvia la mortalitat) de l'altre (vegi's [17] i [18]).

En les mateixes hipòtesis dels Teoremes 1.8.5 i 1.8.6 per tal d'assegurar que la corba de nivell 1 de la funció $r(\mu_1, \mu_2)$ no és buida i que una part d'aquesta es troba al recinte $(m_1(0), m_1(\infty)) \times (m_2(0), m_2(\infty))$ podrem assegurar l'existència de solució estacionària, però no la unicitat.

Abans d'enunciar el corresponent teorema, donem una definició.

Definició 1.8.5 *Com ja hem observat anteriorment (Observació 1.8.4), la corba de nivell 1 de la funció $r(\mu_1, \mu_2)$ es pot pensar com la gràfica d'una funció estrictament decreixent al pla $\mu_1\mu_2$.*

Anomenarem $R(\mu)$ a aquesta funció. Així, per a cada parella de valors μ_1 i μ_2 tals que $r(\mu_1, \mu_2) = 1$ podrem posar $\mu_2 = R(\mu_1)$.

Teorema 1.8.7 *Suposem les hipòtesis del Teorema 1.8.3 i que les mortalitats depenen de la població del corresponent grup: $m_1(P)$ i $m_2(Q)$. Suposem també que $r(m_1(0), m_2(0)) > 1$ i que $r(m_1(\infty), m_2(\infty)) < 1$.*
Aleshores existeixen valors $\widetilde{\mu_1}$ i $\widetilde{\mu_2}$ que determinen una funció $c(l) \in L^1_+(0, +\infty)$ de manera que

$$(K(\widetilde{\mu_1}, \widetilde{\mu_2})c)(l) = c(l)$$

i que

$$u(l,a) = \begin{cases} c(l)e^{-\widetilde{\mu_1}a} & a \leq l \\ c(l)e^{-\widetilde{\mu_1}l}e^{-\widetilde{\mu_2}(a-l)} & a > l \end{cases}$$

és solució estacionària del problema (1.4).

Demostració

Suposem que existeix una parella de valors μ_1 i μ_2 tals que $r(\mu_1, \mu_2) = 1$ i de manera que $m_1(0) < \mu_1 < m_1(\infty)$ i $m_2(0) < \mu_2 < m_2(\infty)$ que defineixen una solució estacionària del problema (1.4). Aquests valors donen lloc a un operador K que té radi espectral 1, pel que ens donen de manera única una funció normalitzada, $f(l)$, que és funció pròpia de valor propi 1 de l'operador K.

Aquesta solució estacionària serà de la forma

$$u(l,a) = \begin{cases} \alpha f(l)e^{-\mu_1 a} & a \leq l \\ \alpha f(l)e^{-\mu_1 l}e^{-\mu_2(a-l)} & a > l, \end{cases} \tag{1.29}$$

i l'expressió de P i Q en l'estat estacionari en funció de $f(l)$ serà, utilitzant (1.27) i (1.28),

$$P = \frac{\alpha}{\mu_1}\left(1 - \int_0^\infty f(l)\ e^{-\mu_1 l}\ dl\right) = \frac{\alpha}{\mu_1}(1 - I(\mu_1)),$$

i

$$Q = \frac{\alpha}{\mu_2}\int_0^\infty f(l)\ e^{-\mu_1 l}\ dl = \frac{\alpha}{\mu_2}I(\mu_1),$$

on

$$I(\mu_1) := \int_0^\infty f(l)\ e^{-\mu_1 l}\ dl$$

només depèn de μ_1 per la relació $\mu_2 = R(\mu_1)$.

L'expressió (1.29) serà solució estacionària del problema (1.4) si, a més de complir-se que $r(\mu_1, \mu_2) = 1$, tenim que, per a algun valor de α,

$$\begin{cases} m_1(P) = \mu_1 \\ m_2(Q) = \mu_2. \end{cases}$$

Fixem-nos primer de tot que el valor de μ_2 queda determinat per μ_1: com que $r(\mu_1, \mu_2) = 1$, $\mu_2 = R(\mu_1)$.

De la primera equació podem trobar el valor que ha de tenir α:

$$m_1\left(\frac{\alpha}{\mu_1}(1 - I(\mu_1))\right) = \mu_1,$$

i com que $m_1(P)$ és una funció estrictament creixent i $m_1(0) < \mu_1 < m_1(\infty)$, aleshores α queda determinada també per μ_1:

$$\alpha = \frac{\mu_1 m_1^{-1}(\mu_1)}{1 - I(\mu_1)}.$$

Substituint aquest valor a la segona equació, ens queda que s'ha de complir que

$$m_2(Q) = \mu_2,$$

és a dir, que, com m_2 és estrictament creixent i $m_2(0) < \mu_2 < m_2(\infty)$,

$$\frac{\alpha}{\mu_2} I(\mu_1) = m_2^{-1}(\mu_2),$$

i per tant que

$$\mu_1 m_1^{-1}(\mu_1) \frac{I(\mu_1)}{1 - I(\mu_1)} = R(\mu_1) m_2^{-1}(R(\mu_1)).$$

Per tant, tindrem solució estacionària si i només si

$$\mu_1 = \frac{1 - I(\mu_1)}{I(\mu_1)} R(\mu_1) \frac{m_2^{-1}(R(\mu_1))}{m_1^{-1}(\mu_1)},$$

o sigui, si μ_1 és un punt fix de la funció

$$F(\mu) := \frac{1 - I(\mu)}{I(\mu)} R(\mu) \frac{m_2^{-1}(R(\mu))}{m_1^{-1}(\mu)}$$

definida a l'interval

$$(\mu^1, \mu^2) = \{\mu \in D(R) : R(\mu) \in (m_2(0), m_2(\infty))\} \cap (m_1(0), m_1(\infty)),$$

on $D(R)$ és el domini de la funció R.

Clarament $\mu^1 = \min\{\mu \in [m_1(0), m_1(\infty)] : R(\mu) \in [m_2(0), m_2(\infty)]\}$ i $\mu^2 = \max\{\mu \in [m_1(0), m_1(\infty)] : R(\mu) \in [m_2(0), m_2(\infty)]\}$. Demostrarem l'existència de com a mínim un valor $\mu \in (\mu^1, \mu^2)$ que serà un punt fix de $F(\mu)$. A més, per construcció d'aquest interval, aquest punt fix pertany a $(m_1(0), m_1(\infty))$ i la seva imatge per R a $(m_2(0), m_2(\infty))$, i per tant quedarà provada l'existència de com a mínim una solució estacionària.

Fixem-nos primer de tot que la funció $F(\mu)$ és una funció contínua a (μ^1, μ^2): per a tot valor $\mu \in (\mu^1, \mu^2)$, $m_1^{-1}(\mu)$ és diferent de 0 i contínua; $R(\mu)$ és contínua i $R(\mu) \in (m_2(0), m_2(\infty))$, per tant $m_2^{-1}(R(\mu))$ té sentit i és contínua; $I(\mu) \neq 0$ ja que la funció pròpia associada era positiva q.p.t., i a més $I(\mu)$ és contínua ja que, com que la continuïtat a $L^1(0, \infty)$ de la funció pròpia respecte del paràmetre μ (posarem $f_\mu(l)$) està garantida pel Lema 1.3 de [21], podem fer

$$
\begin{aligned}
|I(\mu) - I(\overline{\mu})| &= \left| \int_0^\infty f_\mu(l)\, e^{-\mu l}\, dl - \int_0^\infty f_{\overline{\mu}}(l)\, e^{-\overline{\mu} l}\, dl \right| \\
&\leq \left| \int_0^\infty f_\mu(l)\, e^{-\mu l}\, dl - \int_0^\infty f_\mu(l)\, e^{-\overline{\mu} l}\, dl \right| \\
&+ \left| \int_0^\infty f_\mu(l)\, e^{-\overline{\mu} l}\, dl - \int_0^\infty f_{\overline{\mu}}(l)\, e^{-\overline{\mu} l}\, dl \right| \\
&\leq \int_0^\infty |f_\mu(l)||e^{-\mu l} - e^{-\overline{\mu} l}|\, dl + \int_0^\infty e^{-\overline{\mu} l}\, |f_\mu(l) - f_{\overline{\mu}}(l)|\, dl \\
&\leq \epsilon' ||f_\mu|| + ||f_\mu - f_{\overline{\mu}}|| \leq \epsilon,
\end{aligned}
$$

ja que $|e^{-\mu l} - e^{-\overline{\mu} l}| \leq \epsilon'$ per a tot $l > 0$ per (1.22).

A més

(i) $\lim\limits_{\mu \to \mu^{1+}} F(\mu) = +\infty$ ja que, si $\mu^1 = m_1(0)$, com que $R(\mu^1) > m_2(0)$ (hem suposat que $r(m_1(0), m_2(0)) > 1$), aleshores $\dfrac{m_2^{-1}(R(\mu))}{m_1^{-1}(\mu)} \longrightarrow +\infty$ si $\mu \longrightarrow \mu^{1+}$ (veure la figura (1.1)), i si $\mu^1 > m_1(0)$, aleshores $R(\mu^1) = m_2(\infty)$ i, com que $\mu^1 < m_1(\infty)$ (hem suposat que $r(m_1(\infty), m_2(\infty)) < 1$), també $\dfrac{m_2^{-1}(R(\mu))}{m_1^{-1}(\mu)} \longrightarrow +\infty$ si $\mu \longrightarrow \mu^{1+}$ (veure la figura (1.2)).

(ii) $\lim\limits_{\mu \to \mu^{2-}} F(\mu) = 0$ ja que, si $\mu^2 = m_1(\infty)$, com que $R(\mu^2) < m_2(\infty)$ ($r(m_1(\infty), m_2(\infty)) < 1$), aleshores $\dfrac{m_2^{-1}(R(\mu))}{m_1^{-1}(\mu)} \longrightarrow 0$ si $\mu \longrightarrow \mu^{2-}$ (veure la figura (1.2)), i si $\mu^2 < m_1(\infty)$, aleshores $R(\mu^2) = m_2(0)$ i, com que $\mu^2 > m_1(0)$ ($r(m_1(0), m_2(0)) > 1$), aleshores $\dfrac{m_2^{-1}(R(\mu^2))}{m_1^{-1}(\mu^2)} = 0$ (veure la figura (1.1)).

Llavors existeix com a mínim un valor $\widetilde{\mu_1} \in (\mu^1, \mu^2)$ amb $F(\widetilde{\mu_1}) = \widetilde{\mu_1}$. La parella de valors $\mu_1 = \widetilde{\mu_1}$ i $\mu_2 = \widetilde{\mu_2} = R(\widetilde{\mu_1})$, junt amb el valor $\alpha = \dfrac{\widetilde{\mu_1} m_1^{-1}(\widetilde{\mu_1})}{1 - I(\widetilde{\mu_1})}$ fan que la funció (1.29) sigui solució estacionària del problema (1.4).

□

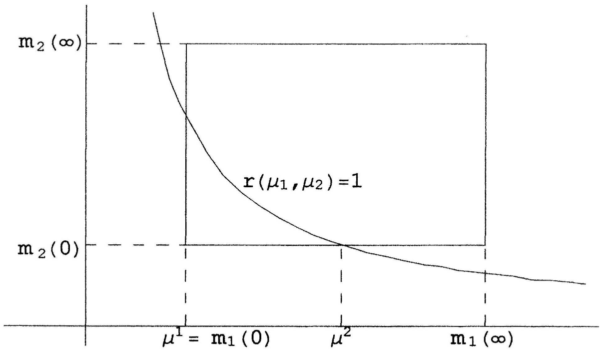

Figura 1.1: Casos $\mu^1 = m_1(0)$ i $\mu^2 < m_1(\infty)$.

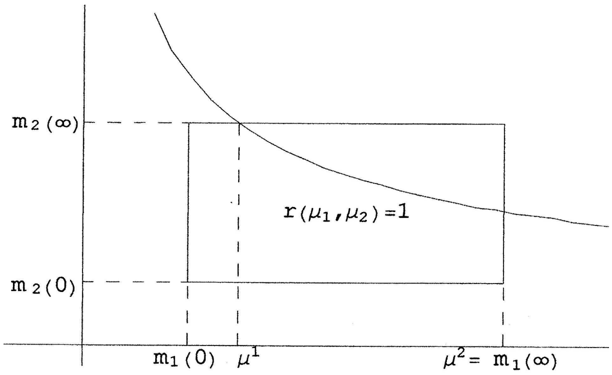

Figura 1.2: Casos $\mu^1 > m_1(0)$ i $\mu^2 = m_1(\infty)$.

1.9 Estratègia evolutivament estable

Considerem el model sense mutació de la variable l, és a dir,

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t}(a,t) + \dfrac{\partial u}{\partial a}(a,t) + m(P(t), Q(t), l_r, a)u(a,t) = 0 \\ \\ u(0,t) = \displaystyle\int_{l_r}^{+\infty} b(l_r, a)\; u(a,t)\; da \\ \\ u(a,0) = u_0(a), \end{cases} \tag{1.30}$$

on l_r és un valor fixat (o estratègia) de forma que tots els individus maduren a la mateixa edat. Aquest s'anomena estratègia "resident" del tret evolutiu i d'aquí el subíndex r. Ara la densitat de població és $u = u(a,t)$.

El model (1.30) està clarament en les hipòtesis d'existència i unicitat de solució del llibre [74].

Suposem que tenim una solució estacionària (asimptòticament estable) del sistema (1.30), u_{l_r}, que ens fixarà les poblacions de joves i adults,

$$P_{l_r} = \int_0^{l_r} u_{l_r}\, da \qquad \text{i} \qquad Q_{l_r} = \int_{l_r}^{\infty} u_{l_r}\, da,$$

i introduïm en aquesta població una quantitat prou petita d'individus amb edat de maduració l_i (i per "invasora"), també constant per a tots ells, de manera que suposem no afecta a les poblacions totals. Diem $v(a,t)$ a la densitat dels nous individus, que haurà de complir el següent sistema lineal:

$$\begin{cases} \dfrac{\partial v}{\partial t}(a,t) + \dfrac{\partial v}{\partial a}(a,t) + m(P_{l_r}, Q_{l_r}, l_i, a)v(a,t) = 0 \\ \\ v(0,t) = \displaystyle\int_{l_i}^{+\infty} b(l_i, a)\ v(a,t)\ da \\ \\ v(a,0) = v_0(a). \end{cases} \tag{1.31}$$

Aquest model lineal també està contemplat a [74] pel que fa a existència i unicitat de solucions. També es prova que les solucions vénen donades per un semigrup fortament continu d'operadors lineals acotats i que aquest és positiu.

Definició 1.9.1 *La cota de creixement d'un semigrup $T(t)$ és el nombre*

$$\omega(T) := \inf\{w \in \mathbb{R} / \exists M \geq 1 : ||T(t)|| \leq Me^{wt}, t \geq 0\}.$$

La cota de creixement del semigrup és el que ens dóna el ritme al qual poden créixer o decréixer les solucions del sistema.

Definició 1.9.2 *l_r es diu que és una estratègia evolutivament estable (ESS) si el semigrup solució associat al model (1.31) corresponent a l'estratègia invasora $l_i \neq l_r$ té cota de creixement negativa (per a tota $l_i \neq l_r$) i, conseqüentment, aquesta població invasora s'acaba extingint.*

1.9.1 Existència de solució estacionària

Una solució estacionària no trivial del sistema (1.30) serà una funció $u(a)$ no nul·la, si existeix, que compleix

$$\begin{cases} \dfrac{du}{da}(a) + m(P, Q, l, a)u(a) = 0 \\ \\ u(0) = \displaystyle\int_{l}^{+\infty} b(l, a)\ u(a)\ da. \end{cases} \tag{1.32}$$

Aquí l fa referència a l'estratègia resident que abans hem anomenat l_r.

Per tant serà de la forma

$$u(a) = ce^{-\int_0^a m(P,Q,l,\alpha)\ d\alpha},$$

amb c complint

$$c = \int_l^\infty b(l,a)\ c\ e^{-\int_0^a m(P,Q,l,\alpha)\ d\alpha}\ da,$$

és a dir

$$1 = \int_l^\infty b(l,a)\ e^{-\int_0^a m(P,Q,l,\alpha)\ d\alpha}\ da.$$

Si considerem que la mortalitat m té la forma

$$m(P,Q,l,a) = \begin{cases} m_1(P) & \text{si } a < l \\ m_2(Q) & \text{si } a > l, \end{cases} \tag{1.33}$$

i diem $\mu_1 = m_1(P)$ i $\mu_2 = m_2(Q)$ tenim que s'ha de complir la següent igualtat:

$$1 = e^{-\mu_1 l} \int_l^\infty b(l,a)\ e^{-\mu_2(a-l)}\ da =: F(\mu_1, \mu_2). \tag{1.34}$$

És fàcil veure que $F(\mu_1, \mu_2)$ és una funció contínua, estrictament decreixent amb les dues variables i que té límit zero quan fixem una de les dues i fem tendir l'altra a infinit. Per tant si existeix un valor de l per al qual es compleix

$$\sup F(\mu_1, \mu_2) > 1,$$

aleshores podrem assegurar l'existència de la corba de nivell $F(\mu_1, \mu_2) = 1$ per a aquest valor de l.

Això no és suficient per demostrar l'existència de solució estacionària del sistema (1.30). Ha de passar, a més, que aquests valors de μ_1 i μ_2 que fan que $F(\mu_1, \mu_2) = 1$ compleixin que

$$\begin{cases} m_1(P) = \mu_1 \\ m_2(Q) = \mu_2. \end{cases} \tag{1.35}$$

Podem enunciar, en aquest sentit, teoremes semblants als d'existència de solucions estacionàries del sistema evolutiu. Per exemple, si considerem la mortalitat dels adults constant ($m_2(Q) = m_2$), tenim el següent teorema d'existència i unicitat:

Teorema 1.9.1 *Suposem que la mortalitat dels joves és de forma $m_1(P)$, és a dir, només depèn de la població de joves, i que la mortalitat m_2 és constant. Si* *per a un valor de l es té que $F(m_1(0), m_2) > 1$ i $F(m_1(\infty), m_2) < 1$, aleshores existeixen un únic valor $\widetilde{\mu_1}$ i una única constant c de manera que*

$$F(\widetilde{\mu_1}, m_2) = 1$$

i que

$$u(a) = \begin{cases} ce^{-\widetilde{\mu_1}a} & a \leq l \\ ce^{-\widetilde{\mu_1}l}e^{-m_2(a-l)} & a > l \end{cases}$$

és solució estacionària del sistema (1.30) prenent com a estratègia resident $l_r = l$.

Demostració

Com que $F(\mu_1, \mu_2) = 1$ és la gràfica d'una funció contínua estrictament decreixent, aleshores existeix un únic valor $\widetilde{\mu_1}$ amb

$$m_1(0) < \widetilde{\mu_1} < m_1(\infty)$$

tal que $F(\widetilde{\mu_1}, m_2) = 1$.

La solució estacionària del problema (1.30) serà de la forma

$$u(a) = \begin{cases} ce^{-\widetilde{\mu_1}a} & a \leq l \\ ce^{-\widetilde{\mu_1}l}e^{-m_2(a-l)} & a > l. \end{cases}$$

Perquè sigui efectivament la solució que busquem ha de passar que aquest valor $\widetilde{\mu_1}$ compleixi que

$$m_1(P) = \widetilde{\mu_1},$$

on P és la població de joves corresponent a l'estat estacionari. És a dir, que

$$m_1\left(c\int_0^l e^{-\widetilde{\mu_1}a}\, da\right) = \widetilde{\mu_1}.$$

Com que $m_1(0) < \widetilde{\mu_1} < m_1(\infty)$ i la funció m_1 és estrictament creixent, podem trobar una única constant c que ens donarà la solució:

$$c = \frac{m_1^{-1}(\widetilde{\mu_1})}{\displaystyle\int_0^l e^{-\widetilde{\mu_1}a}\, da}.$$

□

De la mateixa manera podríem enunciar teoremes d'existència i unicitat si consideréssim m_1 constant i m_2 només depenent de Q; i també si pensem les dues mortalitats depenent del total de la població ($m_1(P+Q)$ i $m_2(P+Q)$). També es pot assegurar l'existència (i no la unicitat) per al cas que les mortalitats depenguessin de les respectives poblacions ($m_1(P)$ i $m_2(Q)$). Les demostracions són totalment anàlogues a les dels teoremes d'existència del sistema evolutiu (teoremes 1.8.6 i 1.8.7). Pel cas de no competència pels recursos entre els dos grups tindríem el següent teorema:

Teorema 1.9.2 *Suposem que les mortalitats depenen només de la població del corresponent grup: $m_1(P)$ i $m_2(Q)$. Si per a un valor de l es té que $F(m_1(0), m_2(0)) > 1$ i $F(m_1(\infty), m_2(\infty)) < 1$, aleshores existeixen valors $\widetilde{\mu_1}$ i $\widetilde{\mu_2}$ que determinen una constant c de manera que*

$$F(\widetilde{\mu_1}, \widetilde{\mu_2}) = 1$$

i que

$$u(a) = \begin{cases} ce^{-\widetilde{\mu_1}a} & a \leq l \\ ce^{-\widetilde{\mu_1}l}e^{-\widetilde{\mu_2}(a-l)} & a > l \end{cases}$$

és solució estacionària del sistema (1.30) prenent com a estratègia resident $l_r = l$.

Observació 1.9.1 *A partir d'ara a la solució estacionària del sistema (1.30) corresponent a un valor de l concret la denotarem per $u_l(a)$.*

1.9.2 Existència d'ESS

Suposem ara que tenim un equilibri del sistema (1.30), asimptòticament estable, $u_{l_r}(a)$, i introduïm una quantitat prou petita (de manera que podem suposar que la població total no queda modificada) d'individus amb edat de maduració $l_i \neq l_r$, amb densitat $u_i(a,t)$.

Aquesta població invasora haurà de complir el sistema lineal (vegi's (1.31))

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u_i}{\partial t}(a,t) + \dfrac{\partial u_i}{\partial a}(a,t) + m(P_r, Q_r, l_i, a)u_i(a,t) = 0 \\ \\ u_i(0,t) = \displaystyle\int_{l_i}^{+\infty} b(l_i, a)\ u_i(a,t)\ da \\ \\ u_i(a,0) = u_{i0}(a), \end{cases} \tag{1.36}$$

on $P_r = \displaystyle\int_0^{l_r} u_{l_r}(a)\ da$ i $Q_r = \displaystyle\int_{l_r}^{\infty} u_{l_r}(a)\ da$.

Com hem comentat abans aquest model lineal té garantida l'existència i unicitat de solucions, vegi's [74], on també es prova que les solucions vénen donades per un semigrup positiu fortament continu d'operadors lineals acotats.

Una estratègia l_r serà una *ESS* si la cota de creixement del semigrup solució de (1.36) és negativa per a tota estratègia invasora $l_i \neq l_r$.

Definició 1.9.3 *La cota espectral d'un operador lineal A és el nombre real*

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

on $\sigma(A)$ és l'espectre de A.

El següent teorema, que podem trobar per exemple a [75], ens assegura que la cota de creixement del semigrup solució del sistema (1.36) ($\omega(T)$) coincideix amb la cota espectral del seu generador infinitesimal A ($s(A)$):

Teorema 1.9.3 *Si $T(t)$ és un semigrup positiu fortament continu d'operadors lineals acotats sobre l'espai de Banach $L^p(\Omega)$, $1 \le p < \infty$, i A és el seu generador infinitesimal, aleshores $\omega(T) = s(A)$.*

Estudiarem, doncs, la cota espectral del generador infinitesimal del semigrup solució de (1.36). El primer resultat és el següent:

Proposició 1.9.1 *Tot valor espectral del generador infinitesimal del semigrup solució del model (1.36) o bé té part real menor que $-m_0$ (el suprem de les cotes inferiors de la funció mortalitat m), o bé és un valor propi.*

Demostració

Sigui $f \in L^1(\mathbb{R}^+, \mathbb{R})$ i considerem el generador del semigrup solució de (1.36) $A := -\dfrac{\partial}{\partial a} - m(a)$. Un valor λ serà un valor espectral de l'operador A si l'equació per a la funció v

$$(\lambda - A)v = f \tag{1.37}$$

no té solució per a alguna funció f (recordem que v ha de complir la condició de frontera del model (1.36), és a dir, que ha d'estar dins del domini de l'operador A).

Si podem aïllar v de (1.37) tindrà la forma

$$v(a) = v(0)e^{-(\lambda a + \int_0^a m(\alpha)d\alpha)} + g(a),$$

amb

$$g(a) = e^{-(\lambda a + \int_0^a m(\alpha)d\alpha)} \int_0^a f(\sigma)e^{(\lambda\sigma + \int_0^\sigma m(\alpha)d\alpha)}d\sigma.$$

Fixem-nos que si $Re(\lambda) > -m_0$ aleshores la funció $v(a)$ és una funció de $L^1(\mathbb{R}^+, \mathbb{R})$ ja que

$$e^{-(\lambda a + \int_0^a m(\alpha)d\alpha)} \le e^{-(\lambda + m_0)a},$$

que és integrable si $Re(\lambda) > -m_0$.

$v(a)$ també ha de complir la condició de frontera:

$$v(0) = \int_l^\infty b(l,a)\ v(a)\ da,$$

és a dir:

$$v(0) = \int_l^\infty b(l,a) \left(v(0) e^{-(\lambda a + \int_0^a m(\alpha) d\alpha)} + g(a) \right) da.$$

Equivalentment

$$v(0) \left(1 - \int_l^\infty b(l,a) e^{-(\lambda a + \int_0^a m(\alpha) d\alpha)} da \right) = \int_l^\infty b(l,a)\ g(a)\ da.$$

I podrem aïllar $v(0)$ només si $1 - \displaystyle\int_l^\infty b(l,a) e^{-(\lambda a + \int_0^a m(\alpha) d\alpha)} da \neq 0$.

És a dir, λ serà un valor espectral si, o bé $Re(\lambda) \leq -m_0$, o bé es compleix $1 - \displaystyle\int_l^\infty b(l,a) e^{-(\lambda a + \int_0^a m(\alpha) d\alpha)} da = 0$, que no és res més que l'equació característica per als valors propis de l'operador A.

$\square$

A partir d'ara direm $G(l, \lambda)$ a la funció

$$G(l,\lambda) := \int_l^\infty b(l,a) e^{-(\lambda a + \int_0^a m(\alpha) d\alpha)} da,$$

és a dir, λ serà un valor propi de l'operador A (corresponent a l'estratègia l) si es compleix

$$G(l,\lambda) = 1.$$

Per la proposició anterior, si volem veure que la cota espectral de l'operador A és negativa, serà suficient comprovar que els valors propis tenen part real negativa. A més, només haurem de considerar valors propis reals:

Lema 1.9.1 *Suposem que hi ha un valor $\lambda \in \mathbb{C}$ que compleix que $G(l,\lambda) = 1$. Aleshores existeix un valor $\mu \in \mathbb{R}$ amb $\mu \geq Re(\lambda)$ complint $G(l,\mu) = 1$.*

Demostració

Sigui $f(l,a) := b(l,a) e^{-\int_0^a m\ d\alpha}$. Llavors $G(l,\lambda) = \displaystyle\int_l^\infty e^{-a\lambda} f(l,a)\ da$.

Suposem que tenim un $\lambda \in \mathbb{C}$, $\lambda \notin \mathbb{R}$, tal que $G(l,\lambda) = 1$. Prenent mòduls:

$$1 = |G(l, \lambda)| = \left| \int_l^\infty e^{-a\lambda} f(l, a) \, da \right| \leq \int_l^\infty e^{-aRe(\lambda)} f(l, a) \, da = G(l, Re(\lambda)).$$

Llavors, si $G(l, \lambda) = 1$, tenim que $G(l, Re(\lambda)) \geq 1$, i com que $G(l, x)$ és una funció estrictament decreixent respecte $x \in \mathbb{R}$ i $\lim_{x \to 0} G(l, x) = 0$, aleshores existeix un nombre $\mu \in \mathbb{R}$ tal que $G(l, \mu) = 1$, i a més complint que $\mu \geq Re(\lambda)$.

□

Només ens preocuparem a partir d'ara, gràcies al lema anterior, dels valors propis reals.
I com que

$$G_\lambda(l_i, \lambda) = -\int_{l_i}^\infty a \; b(l_i, a) \exp\left[-\lambda a - \int_0^a m(P_r, Q_r, l_i, \alpha)\right] da < 0$$

podem posar λ en funció de l_i: $\lambda = \lambda(l_i)$.

Per què les solucions de (1.36) tendeixin a zero quan t s'acosta a infinit ha de passar que $\lambda(l_i) < 0$ per a tot $l_i \neq l_r$, és a dir, que l_r serà ESS si $\lambda(l_i) < \lambda(l_r) = 0$ per a tot $l_i \neq l_r$. Dit d'una altra manera, que l_r sigui un màxim de la funció $\lambda(l)$, per tant ha de passar que

$$\lambda'(l_r) = 0.$$

Com que

$$0 = \frac{dG}{dl}(l, \lambda) = G_l(l, \lambda) + G_\lambda(l, \lambda)\lambda'(l),$$

que l_r sigui un màxim de λ implica que $\lambda'(l_r) = 0$, és a dir, que $G_l(l_r, 0) = 0$.

Per assegurar que el valor l_r que fa que $\lambda'(l_r) = 0$ sigui efectivament un màxim d'aquesta funció n'hi hauria prou si $\lambda''(l_r) < 0$, i com que

$$0 = \frac{d^2G}{dl^2}(l, \lambda) = G_{ll} + G_{l\lambda}\lambda' + (G_{\lambda l} + G_{\lambda\lambda}\lambda')\lambda' + G_\lambda \lambda'',$$

resulta que

$$G_{ll}(l_r, 0) + G_\lambda(l_r, 0)\lambda''(l_r) = 0,$$

i com que

$$G_\lambda(l, \lambda) < 0,$$

la condició $\lambda''(l_r) < 0$ equival a dir que $G_{ll}(l_r, 0) < 0$.

Però, recordant que hem pres la funció m de la forma definida a (1.33), i dient $\mu_1 = m_1(P_r)$ i $\mu_2 = m_2(Q_r)$,

$$G(l,0) = \int_l^\infty b(l,a)e^{-\mu_1 l}e^{-\mu_2(a-l)}\, da =: H(l).$$

Suposem que $b(l,a) = b(l)$. Això és pensar que la fertilitat dels adults no depèn de l'edat d'aquests sinó que només de l'edat a la qual han madurat. En moltes espècies d'insectes, per exemple, els individus joves creixen fins que passen a ser adults, moment en el qual deixen d'incrementar la seva mida. Si suposem que el tamany d'un individu adult és directament proporcional a la quantitat de descendents que pot tenir, i que la seva esperança de vida és prou curta de manera que durant tot aquest període és capaç de reproduir-se per igual, aleshores la taxa de fertilitat dependrà només de la variable l de forma creixent.

Amb aquesta hipòtesi la funció H s'escriu

$$H(l) = \frac{b(l)e^{-\mu_1 l}}{\mu_2}. \tag{1.38}$$

Lema 1.9.2 *Sigui $b(l)$ una funció regular, estrictament creixent, acotada i amb $b(0) = 0$, i sigui k qualsevol nombre positiu.*

Aleshores l'equació

$$(\ln b(l))' = k$$

té com a mínim una solució.

A més, si $b''(l) < 0$ per a tot l, la solució és única.

Demostració

De les propietats de $b(l)$ podem deduir que la funció $f(l) := \ln b(l)$ és estrictament creixent, acotada i amb $\lim_{l\to 0^+} f(l) = -\infty$.

Llavors $f'(l)$ serà una funció tal que

$$\limsup_{l\to 0^+} f'(l) = +\infty$$

i

$$\liminf_{l\to +\infty} f'(l) = 0.$$

Llavors per a tot $k > 0$ existeix com a mínim un valor de l tal que

$$(\ln b(l))' = k.$$

I com que

$$f''(l) = \frac{b''(l)b(l) - b'^2(l)}{b^2(l)},$$

aleshores, si $b''(l) < 0$ tenim que $f''(l) < 0$, pel que $f'(l)$ és estrictament decreixent. En aquest cas, per tant, $(\ln b(l))' = k$ té una única solució.

□

Proposició 1.9.2 *Suposem que la funció $b(l)$ és estrictament creixent i amb $b''(l) < 0$ per a tot l. Si $l = l_r$ és tal que $H'(l_r) = 0$, aleshores $H''(l_r) < 0$ i, per tant, serà un màxim de la funció $H(l)$ (i conseqüentment un màxim de la funció $\lambda(l)$).*

Demostració

Derivem la funció $H(l)$:

$$H'(l) = \frac{e^{-\mu_1 l}}{\mu_2}(-\mu_1 b(l) + b'(l)).$$

Llavors $H'(l) = 0$ si i només si $-\mu_1 b(l) + b'(l) = 0$. Sigui l_r el valor que fa que $-\mu_1 b(l_r) + b'(l_r) = 0$. Com que

$$H''(l) = \frac{e^{-\mu_1 l}}{\mu_2}(\mu_1(\mu_1 b(l) - b'(l)) - \mu_1 b'(l) + b''(l)),$$

$$H''(l_r) = \frac{e^{-\mu_1 l_r}}{\mu_2}(-\mu_1 b'(l_r) + b''(l_r)) < 0.$$

□

Teorema 1.9.4 *Suposem que $b(l, a) = b(l)$ és estrictament creixent, $b(0) = 0$ i amb $b''(l) < 0$ per a tot l.*

Si per a tot l tal que $m_1(0) < \dfrac{b'(l)}{b(l)} < m_1(\infty)$ tenim que $F_l(m_1(0), m_2(0)) > 1$ i $F_l(m_1(\infty), m_2(\infty)) < 1$, aleshores existeixen valors $\widehat{l}$ complint la mateixa condició que són ESS del sistema (1.30) amb m donada per (1.33).

Demostració

Per tenir solució estacionària de (1.30) han d'existir $\mu_1 \in [m_1(0), m_1(\infty)]$ i $\mu_2 \in [m_2(0), m_2(\infty)]$ tals que

$$F_l(\mu_1, \mu_2) = \frac{e^{-\mu_1 l} b(l)}{\mu_2} = 1, \tag{1.39}$$

i a més

$$m_1(P) = \mu_1 \qquad \text{i} \qquad m_2(Q) = \mu_2.$$

A més, com que la solució estacionària és de la forma

$$u_l(a) = \begin{cases} u(0)e^{-\mu_1 a} & a < l \\ u(0)e^{-\mu_1 l} e^{-\mu_2 (a-l)} & a > l, \end{cases}$$

les poblacions de joves i adults seran, respectivament,

$$P=\int_0^l u(0)e^{-\mu_1 a}\,da=u(0)\frac{1-e^{-\mu_1 l}}{\mu_1}$$

i

$$Q=\int_l^\infty u(0)e^{-\mu_1 l}e^{-\mu_2(a-l)}\,da=u(0)\frac{e^{-\mu_1 l}}{\mu_2}.$$

Llavors, per garantir l'existència d'aquesta solució, serà suficient que es compleixi, a més de (1.39),

$$\frac{\mu_2}{\mu_1}(e^{\mu_1 l}-1)=\frac{P}{Q}=\frac{m_1^{-1}(\mu_1)}{m_2^{-1}(\mu_2)}. \tag{1.40}$$

Recordi's que donats μ_1 μ_2 complint (1.39) i (1.40) llavors $u(0)$ ve donat per

$$u(0)=\frac{m_1^{-1}(\mu_1)\mu_1}{1-e^{-\mu_1 l}}.$$

Perquè l sigui ESS és suficient que a més de (1.39) i (1.40) es compleixi

$$H'(l)=\frac{e^{-\mu_1 l}}{\mu_2}(-\mu_1 b(l)+b'(l))=0. \tag{1.41}$$

Sigui g la funció definida a $[m_1(0),m_1(\infty)]$ que assigna a cada valor μ_1 l'única solució de l'equació $b'(l)-\mu_1 b(l)=0$ (donada pel lema 1.9.2).
De (1.41) podem posar l en funció de $\mu_1\in[m_1(0),m_1(\infty)]$: $g(\mu_1)$, i de (1.39) tenim que

$$\mu_2=e^{-\mu_1 g(\mu_1)}b(g(\mu_1)).$$

Substituint a (1.40):

$$e^{-\mu_1 g(\mu_1)}b(g(\mu_1))(e^{\mu_1 g(\mu_1)}-1)=\frac{m_1^{-1}(\mu_1)\mu_1}{m_2^{-1}(e^{-\mu_1 g(\mu_1)}b(g(\mu_1)))}. \tag{1.42}$$

Considerem ara la funció ϕ definida a l'interval $[\mu^1,\mu^2]$, on

$$\mu^1:=\min\{\mu\in[m_1(0),m_1(\infty)]:e^{-\mu g(\mu)}b(g(\mu))\in[m_2(0),m_2(\infty)]\}$$

i

$$\mu^2:=\max\{\mu\in[m_1(0),m_1(\infty)]:e^{-\mu g(\mu)}b(g(\mu))\in[m_2(0),m_2(\infty)]\},$$

per

$$\phi(\mu_1):=e^{\mu_1 g(\mu_1)}\left(1-\frac{\mu_1 m_1^{-1}(\mu_1)}{b(g(\mu_1))m_2^{-1}(e^{-\mu_1 g(\mu_1)}b(g(\mu_1)))}\right).$$

Com que $\phi(\mu^1)>1$ i $\phi(\mu^2)=-\infty$, existeix $\widehat{\mu_1}\in(m_1(0),m_1(\infty))$ tal que $\phi(\widehat{\mu_1})=1$, i per tant és solució de (1.42), i llavors $\widehat{l}=g(\widehat{\mu_1})$ és una ESS.

□

Capítol 2

Període de latència òptim en una població de bacteriòfags

2.1 Introducció

Els bacteriòfags (fags) utilitzen els bacteris per reproduir-se. En aquest procés també provoquen la mort del bacteri. El virus transfereix el seu material genètic a través de la membrana del bacteri i es replica dins seu. Les polimerases del bacteri (de vegades del propi virus) s'encarreguen de fer còpies del DNA del virus i també de transformar aquest a RNA. Sobre aquest últim actuen els ribosomes, que són els que produeixen els aminoàcids que conformaran la proteïna que recobrirà el DNA dels nous virions.

L'aparició de nous fags dins del bacteri no és immediata, sinó que es produeix passat el que s'anomena *període d'eclipsi* (E).

Després de cert període de temps els ribosomes sintetitzen unes proteïnes que deterioren la membrana del bacteri fins a produir-ne la seva destrucció (procés anomenat *lisi*) alliberant així tots els nous virus. D'altres vegades la lisi ve donada simplement pel fet que el bacteri té una sobreactivitat important en el procés de replicar els fags i acaba per destruir-se.

L'espai de temps transcorregut des que el fag envaeix el bacteri fins la seva destrucció és el que es coneix com *període de latència*.

El nombre de nous fags que genera cada lisi (el *burst size*) és variable i depèn de la naturalesa dels fags i bacteris i és creixent respecte el període de latència.

En molts articles (vegi's [1], [2], [63] i [73], per exemple) es considera el *burst size* (B) proporcional al període de latència menys el període d'eclipsi (temps durant el qual hi ha presència de nous fags dins del bacteri):

$$B = R(l - E), \tag{2.1}$$

on l és el període de latència i R la constant de proporcionalitat (la taxa de creixement intrabacteriana dels fags).

Com hem comentat a la introducció d'aquesta memòria un període de latència curt comporta que hi hagi nous fags infectant altres bacteris ben aviat, però també que el nombre de fags per lisi sigui baix, mentre que si el període de latència és gran tindrem un nombre major de fags alliberats a costa de més temps per aconseguir-ho i per tant el creixement d'aquests es pot veure frenat pel fet que la replicació de fags dins del bacteri sol ser (només) lineal i a més està obviament acotada per l'espai, de manera que en algun moment el creixement es frenarà. Així sembla natural pensar en un temps de latència òptim (entès com el que dóna la taxa més gran de creixement del nombre de fags).

En els articles citats abans es conjectura (i es comprova experimentalment) un període de latència òptim decreixent respecte la quantitat de bacteris lliures d'infecció i també respecte de la qualitat d'aquests: si el medi on es troben és ric en nutrients els bacteris seran de millor qualitat, tindran una mida més gran i es replicaran en períodes de temps més curts. Això també afavoreix els fags, que es troben amb uns bacteris amb una superfície major, i això fa que augmenti la taxa d'adsorció ja que aquesta es considera proporcional a la superfície (vegi's [2] i [35]), i també amb un millor material intrabacterià per a la seva reproducció, i en conseqüència la seva taxa de creixement és més gran.

També a [72] es conclou que el període de latència òptim és decreixent respecte la quantitat de bacteris i respecte de la seva qualitat. La diferència entre aquest article i els anteriors és que aquí es considera el burst size com

$$B = \frac{R}{D}(1 - e^{-D(l-E)}),$$

on D és una constant (D és la taxa que regula el decreixement de la capacitat de produir virions dins els bacteris infectats). A [72] es considera que, si $m(t)$ mesura la capacitat de sintetitzar nous virus dins del bacteri,

$$m'(t) = -Dm(t),$$

i també que $B'(t) = cm(t)$. Aquí t és el temps transcorregut des que es comencen a observar virions, és a dir, a partir del període d'eclipsi E ($t = l - E$). Noti's que aquesta funció B és acotada, fet més realista que considerar la funció (2.1). A més, en aquest article es pren el valor $D = 0.001$, i per tant les dues funcions són molt iguals fins a valors de l força superiors als períodes de latència observats.

En tots els experiments comentats en els articles citats es manté artificialment la quantitat de bacteris no infectats constant i s'estudia el període de latència òptim en aquestes condicions. També es pren constant aquesta quantitat en els models teòrics construits. El model que estudiarem a continuació correspondrà a aquesta situació: pensarem que la densitat de bacteris no infectats és constant i estudiarem l'existència d'un període de latència òptim i la seva dependència respecte la quantitat de bacteris lliures i respecte la qualitat d'aquests (identificada amb la taxa de reproducció dels virus dins del bacteri). La diferència radicarà que nosaltres suposarem que el període de latència ve donat per una variable aleatòria (no necessàriament absolutament contínua) en lloc de pensar que tots els bacteris lisen al cap d'un temps determinat.

2.2 Descripció del model

Direm S al nombre de bacteris no infectats, que considerarem constant, i $P(t)$ al nombre de fags lliures a l'instant t.

Suposarem que el període de latència T és una variable aleatòria no negativa que ve donada per una funció de distribució de probabilitat $F(\tau)$ de manera que la probabilitat que el període de latència d'un determinat fag sigui més petit o igual que τ és $F(\tau)$:

$$P(T \leq \tau) = F(\tau).$$

$v(\tau, t)$ serà la densitat a temps t de bacteris infectats $\tau \in (0, l)$ unitats de temps abans de t, és a dir, τ és "l'edat d'infecció", on

$$l := \inf\{\tau : F(\tau) = 1\}$$

si $F(\tau) = 1$ per algun τ, i $l = \infty$ en cas contrari.

El *burst size* $B(\tau)$ el pensarem com una funció del tipus

$$B(\tau) = Rb(\tau),$$

on $b(\tau) = 0$ si $0 \leq \tau \leq E$ i estricatment creixent si $\tau > E$ (com més gran sigui l'edat d'infecció més virions s'observaran dins del bacteri), $b''(\tau) < 0$ (la producció dels virions es fa amb acceleració negativa) i acotada (pel fet que l'espai dins del bacteri és finit) amb $\lim\limits_{\tau \to \infty} b(\tau) = 1$. $R > 1$ és la quantitat màxima de virions que es poden generar dins un bacteri.

Suposem primer que T és una variable aleatòria absolutament contínua. En aquest cas el model vindrà donat per un sistema lineal, combinació d'una equació en derivades parcials de primer ordre amb una condició de frontera i una equació diferencial ordinària.

El nombre de lisis que es produeixen entre el temps t i $t+dt$ de bacteris amb edat d'infecció entre τ i $\tau+d\tau$ serà el nombre de bacteris amb edat d'infecció entre τ i $\tau+d\tau$ en el temps t multiplicat per la probabilitat que un bacteri amb edat d'infecció τ en el temps t es destrueixi entre t i $t+dt$:

$$\begin{aligned} v(\tau,t)\ d\tau \cdot P(\tau < T \leq \tau + dt / T > \tau) &= v(\tau,t)\ d\tau \frac{P(\tau < T \leq \tau + dt)}{P(T > \tau)} \\ &= v(\tau,t)\ d\tau \frac{F(\tau+dt) - F(\tau)}{1 - F(\tau)}. \end{aligned}$$

Aleshores dividint per dt i fent tendir dt a zero tenim que la mesura de lisis per unitat de temps ve donada per

$$v(\tau,t)\frac{F'(\tau)}{1-F(\tau)}d\tau = v(\tau,t)\frac{dF(\tau)}{1-F(\tau)},$$

i la taxa instantània de bacteris que lisen a edat τ és

$$v(\tau,t)\frac{F'(\tau)}{1-F(\tau)}.$$

Per tant el nombre de fags alliberats per efecte de les lisis per unitat de temps serà

$$L(t) = \int_0^l Rb(\tau)\frac{v(\tau,t)}{1-F(\tau)}dF(\tau).$$

El model, suposant que T és absolutament contínua, és el següent:

$$\begin{cases} \dfrac{\partial v}{\partial t}(\tau,t) + \dfrac{\partial v}{\partial \tau}(\tau,t) = -\dfrac{F'(\tau)}{1-F(\tau)}v(\tau,t) - \delta v(\tau,t) & \tau < l \\ v(0,t) = kSP(t) \\ P'(t) = -mP(t) - kSP(t) + L(t). \end{cases} \tag{2.2}$$

Aquí l'operador de l'esquerra a la primera equació és el conegut "operador de l'edat", que simplement expressa que aquella transcorre a la mateixa velocitat que el temps, $m > 0$ fa referència a la mortalitat o constant de degradació dels fags lliures, $k > 0$ és la constant d'adsorció d'aquests i $\delta > 0$ la mortalitat (també constant) dels bacteris infectats.

Si diem X a l'espai de Banach $L^1(0,l) \times \mathbb{R}$, i definim els operadors lineals $\mathcal{L} : D(\mathcal{L}) : L^1(0,l) \longrightarrow \mathbb{R}$ i $A : D(A) \subset X \longrightarrow X$ com

$$\mathcal{L}(v) := \int_0^l Rb(\tau)\frac{F'(\tau)}{1-F(\tau)}v(\tau)\ d\tau.$$

i

$$A := \begin{pmatrix} -\frac{\partial}{\partial\tau} - \frac{F'(\tau)}{1-F(\tau)} - \delta & 0 \\ \mathcal{L} & -m-kS \end{pmatrix},$$

amb dominis

$$D(\mathcal{L}) = \{v \in L^1(0,l) : \mathcal{L}(v) < \infty\}$$

i

$$D(A) = \{(v,P) \in X : v \in W^{1,1}(0,l),\ v(0) = kSP \text{ i } \mathcal{L}(v) < \infty\},$$

aleshores el sistema (2.2) es pot pensar com un problema d'evolució a l'espai X: si diem $u(\cdot) := \begin{pmatrix} v(\tau)(\cdot) \\ P(\cdot) \end{pmatrix}$, aleshores el sistema s'escriu

$$u'(t) = Au(t),$$

on l'operador A seria el generador infinitesimal d'un semigrup lineal fortament continu definit a X.

Si T no és absolutament contínua però, aquest model, entès com el donat pel sistema (2.2), no té sentit: a la primera equació hi intervé $F'(\tau)$.

En aquest cas podem donar un sistema d'equacions lineals per a $v(\tau,t)$ i $P(t)$. Pel que fa a $v(\tau,t)$, si $\tau < t$, la densitat de bacteris infectats fa τ unitats de temps al moment t serà la densitat de bacteris infectats en el moment $t-\tau$ per la probabilitat que la lisi es produeixi a temps més gran que τ i per la probabilitat de sobreviure fins aquest instant, és a dir,

$$v(\tau,t) = v(0,t-\tau)(1-F(\tau))e^{-\delta\tau} = kSP(t-\tau)(1-F(\tau))e^{-\delta\tau};$$

i si $\tau > t$, $v(\tau,t)$ serà la densitat de bacteris infectats que hi havia en el moment $t=0$ amb "edat d'infecció"$\tau - t$, per la probabilitat que un bacteri infectat fa $\tau - t$ unitats de temps no hagi lisat en el moment τ i per la probabilitat que un bacteri que hagi sobreviscut fins al moment $\tau - t$ no s'hagi mort a temps τ, és a dir,

$$\begin{aligned} v(\tau,t) &= v(\tau-t,0)P(T>\tau/T>\tau-t)\frac{e^{-\delta\tau}}{e^{-\delta(\tau-t)}} \\ &= v_0(\tau-t)\frac{P(T>\tau)}{P(T>\tau-t)}e^{-\delta t} \\ &= v_0(\tau-t)\frac{1-F(\tau)}{1-F(\tau-t)}e^{-\delta t}. \end{aligned}$$

Aquí $v_0(\tau)$ és la densitat de bacteris infectats per a $t=0$. Per tant $v(\tau,t)$ es pot expressar com

$$v(\tau,t) = \begin{cases} kSP(t-\tau)(1-F(\tau))e^{-\delta\tau} & \tau<t \\ \\ v_0(\tau-t)\dfrac{1-F(\tau)}{1-F(\tau-t)}e^{-\delta t} & \tau>t. \end{cases}$$

I pel que fa a l'equació que ens dóna la dinàmica dels fags, utilitzant la fórmula de la variació de les constants a l'equació $(2.2)_3$ tenim que

$$P(t) = P_0 e^{-(m+kS)t} + \int_0^t L(s)e^{-(m+kS)(t-s)}ds$$

amb P_0 la quantitat de fags lliures a $t=0$ i $L(t) = \displaystyle\int_{(0,l]} Rb(\tau)\frac{v(\tau,t)}{1-F(\tau)}dF(\tau)$

Substituint l'expressió de la funció $v(\tau,t)$ dins aquesta última integral la funció $L(t)$ es pot escriure com

$$\begin{aligned} L(t) &= \int_{(0,l]} \frac{Rb(\tau)}{1-F(\tau)}v(\tau,t)\; dF(\tau) \\ &= RkS\int_{(0,t]} b(\tau)\; P(t-\tau)\; e^{-\delta\tau}\; dF(\tau) \\ &+ Re^{-\delta t}\int_{(t,l]} \frac{b(\tau)}{1-F(\tau-t)}v_0(\tau-t)\; dF(\tau) \end{aligned} \tag{2.3}$$

si $t<l$ i

$$L(t) = RkS\int_{(0,l]} b(\tau)\; P(t-\tau)\; e^{-\delta\tau}\; dF(\tau)$$

si $t>l$.

Aleshores donem el model, si T no és absolutament contínua, com el següent sistema d'equacions lineals per a $v(\tau,t)$ i $P(t)$ (és a dir, que si $(v(\tau,t),P(t))$ i

$(w(\tau,t), Q(t))$ són dues solucions amb condicions inicials $(v_0(\tau), P_0)$ i $(w_0(\tau), Q_0)$ respectivament, aleshores $(\alpha v(\tau,t)+\beta w(\tau,t), \alpha P(t)+\beta Q(t))$ és també solució amb condició inicial $(\alpha v_0(\tau)+\beta w_0(\tau), \alpha P_0+\beta Q_0))$:

$$\begin{cases} v(\tau,t) = \begin{cases} kSP(t-\tau)(1-F(\tau))e^{-\delta\tau} & \tau < t \\ \\ v_0(\tau-t)\dfrac{1-F(\tau)}{1-F(\tau-t)}e^{-\delta t} & \tau > t \end{cases} \\ \\ P(t) = P_0 e^{-(m+kS)t} + \displaystyle\int_0^t L(s)e^{-(m+kS)(t-s)}ds, \end{cases} \tag{2.4}$$

on $L(t)$ ve donat per (2.3).

Proposició 2.2.1 *Si T és una variable aleatòria absolutament contínua aleshores el model donat pel sistema d'equacions lineals (2.4) és equivalent al sistema d'equacions en derivades parcials (2.2) en el sentit que tota solució de (2.2) compleix (2.4) i que si $(v(\tau,t), P(t))$ és una solució de (2.4) aleshores també compleix (2.2), entenent la part esquerra de la primera equació de (2.2) com la derivada direccional de $v(\tau,t)$ en la direcció del vector $\overrightarrow{u} = (1,1)$.*

Demostració

Apliquem el mètode de variació de les constants per veure l'equivalència de les equacions $(2.2)_3$ i $(2.4)_2$ amb condició inicial P_0. Així obtenim la següent fórmula integral per a la funció $P(t)$:

$$P(t) = P_0 e^{-(m+kS)t} + \int_0^t L(s)e^{-(m+kS)(t-s)}ds,$$

que és justament l'equació $(2.4)_2$.

Pel que fa a la funció $v(\tau,t)$ integrem al llarg de les característiques l'equació $(2.2)_1$. Considerem el següent sistema d'equacions diferencials:

$$\begin{cases} \dfrac{d\tau}{d\sigma} = 1 \\ \dfrac{dt}{d\sigma} = 1 \\ \dfrac{dv}{d\sigma} = \left(-\dfrac{F'(\tau)}{1-F(\tau)} - \delta\right)v, \end{cases}$$

amb la condició

$$\left\{\begin{array}{l}\tau(0,s)=0\\ t(0,s)=s\\ v(0,s)=kSP(s).\end{array}\right. \tag{2.5}$$

Aquest sistema té com a solució $\tau(\sigma,s)=\sigma$, $t(\sigma,s)=\sigma+s$ i $v(\sigma,s)=kSP(s)(1-F(\sigma))e^{-\delta\sigma}$ si $s>0$, per tant

$$v(\tau,t)=kSP(t-\tau)(1-F(\tau))e^{-\delta\tau} \qquad \tau<t.$$

Si prenem la condició

$$\left\{\begin{array}{l}\tau(0,s)=s\\ t(0,s)=0\\ v(0,s)=v_0(s).\end{array}\right.$$

en lloc de (2.5) obtenim $\tau(\sigma,s)=\sigma+s$, $t(\sigma,s)=\sigma$ i $v(\sigma,s)=v_0(s)\dfrac{1-F(\sigma+s)}{1-F(s)}e^{-\delta\sigma}$ si $s>0$, per tant

$$v(\tau,t)=v_0(\tau-t)\frac{1-F(\tau)}{1-F(\tau-t)}e^{-\delta t} \qquad \tau>t.$$

Recíprocament, si T és absolutament contínua, aleshores podem obtenir l'equació en derivades parcials per a $v(\tau,t)$ que hi ha al sistema (2.2) a partir de l'expressió de $v(\tau,t)$ del sistema (2.4) (entenent la part esquerra d'aquesta equació com la derivada direccional de $v(\tau,t)$ en la direcció del vector $(1,1)$, que ara veurem que sempre existeix) . Si $t>\tau$:

$$\begin{aligned}
\frac{\partial v}{\partial t}(\tau,t)+\frac{\partial v}{\partial \tau}(\tau,t) &= D_{(1,1)}v(\tau,t)=\lim_{h\to 0}\frac{v(\tau+h,t+h)-v(\tau,t)}{h}\\
&= kSP(t-\tau)\lim_{h\to 0}\frac{(1-F(\tau+h))e^{-\delta(\tau+h)}-(1-F(\tau))e^{-\delta\tau}}{h}\\
&= kSP(t-\tau)e^{-\delta\tau}\lim_{h\to 0}\left(e^{-\delta h}\frac{F(\tau)-F(\tau+h)}{h}+(1-F(\tau))\frac{e^{-\delta h}-1}{h}\right)\\
&= kSP(t-\tau)e^{-\delta\tau}\left(-F'(\tau)-(1-F(\tau))\delta\right)\\
&= \frac{v(\tau,t)}{1-F(\tau)}\left(-F'(\tau)-(1-F(\tau))\delta\right)\\
&= -\frac{v(\tau,t)}{1-F(\tau)}F'(\tau)-\delta v(\tau,t);
\end{aligned}$$

i si $t<\tau$:

$$\begin{aligned}
\frac{\partial v}{\partial t}(\tau,t)+\frac{\partial v}{\partial \tau}(\tau,t) &= D_{(1,1)}v(\tau,t)=\lim_{h\to 0}\frac{v(\tau+h,t+h)-v(\tau,t)}{h}\\
&= \frac{v_0(\tau-t)}{1-F(\tau-t)}\lim_{h\to 0}\frac{(1-F(\tau+h))e^{-\delta(t+h)}-(1-F(\tau))e^{-\delta t}}{h}\\
&= \frac{v_0(\tau-t)}{1-F(\tau-t)}e^{-\delta t}\left(-F'(\tau)-(1-F(\tau))\delta\right)\\
&= \frac{v(\tau,t)}{1-F(\tau)}\left(-F'(\tau)-(1-F(\tau))\delta\right)\\
&= -\frac{v(\tau,t)}{1-F(\tau)}F'(\tau)-\delta v(\tau,t).
\end{aligned}$$

La condició de frontera $(2.2)_2$ surt trivialment de substituir $\tau=0$ a $(2.4)_1$.

□

2.3 Existència i unicitat de solucions

Volem demostrar que el sistema (2.4) té una única solució global donada una condició inicial $(v_0(\tau),P_0)\in X$. Usant l'expressió de $L(t)$, si $t<l$, tenim que $P(t)$ és

$$\begin{aligned}
P(t) &= P_0e^{-(m+kS)t}+kSR\int_0^t e^{-(m+kS)(t-s)}\int_{(0,s]}b(\tau)P(s-\tau)e^{-\delta\tau}dF(\tau)\;ds\\
&+ R\int_0^t e^{-(m+kS)(t-s)}e^{-\delta s}\int_{(s,l]}\frac{b(\tau)}{1-F(\tau-s)}v_0(\tau-s)dF(\tau)\;ds. \qquad (2.6)
\end{aligned}$$

Considerem un temps fixat $T<l$ i $\mathcal{C}:=\mathcal{C}([0,T],\mathbb{R})$ l'espai de les funcions contínues de $[0,T]$ a $\mathbb{R}$ amb la norma del suprem. Siguin B l'operador de $\mathcal{C}$ a $\mathcal{C}$ (vegi's la proposició 2.3.1) donat per

$$(BP)(t):=kSR\int_0^t e^{-(m+kS)(t-s)}\int_{(0,s]}b(\tau)P(s-\tau)e^{-\delta\tau}dF(\tau)\;ds,$$

i la funció

$$V_0(t):=P_0e^{-(m+kS)t}+R\int_0^t e^{-(m+kS)(t-s)}e^{-\delta s}\int_{(s,l]}\frac{b(\tau)}{1-F(\tau-s)}v_0(\tau-s)dF(\tau)\;ds.$$

Amb aquestes definicions $P(t)$ compleix l'equació

$$P(t)=(BP)(t)+V_0(t). \qquad (2.7)$$

Proposició 2.3.1 *L'operador B pren valors a $\mathcal{C}$, és a dir, si $P(t) \in \mathcal{C}$ aleshores $(BP)(t) \in \mathcal{C}$. A més, també es compleix que $V_0(t) \in \mathcal{C}$.*

Demostració

Sigui $P(t) \in \mathcal{C}$. Definim la funció

$$L_1(s) := kSR \int_{(0,s]} b(\tau)P(s-\tau)e^{-\delta\tau}dF(\tau).$$

Aleshores $(BP)(t)$ es pot escriure com

$$(BP)(t) = \int_0^T \mathcal{X}_{[0,t)}(s)e^{-(m+kS)(t-s)}L_1(s)\ ds.$$

Vegem primer que $L_1(s) \in L^1(0,T)$:

$$\begin{aligned}
\int_0^T |L_1(s)|\ ds &\leq kSR\int_0^T \int_{(0,s]} b(\tau)|P(s-\tau)|e^{-\delta\tau}dF(\tau)\ ds \\
&\leq kSR\int_{(0,T]}\int_\tau^T |P(s-\tau)|\ ds\ dF(\tau) \\
&= kSR\int_{(0,T]}\int_0^{T-\tau} |P(\sigma)|\ d\sigma\ dF(\tau) \\
&\leq kSR||P||_{L^1(0,T)}. \qquad (2.8)
\end{aligned}$$

Sigui ara $\{t_n\}$ una successió amb límit $t \in [0,T]$. Com que $\mathcal{X}_{[0,t_n)}(s)e^{-(m+kS)(t_n-s)}L_1(s)$ tendeix puntualment a $\mathcal{X}_{[0,t)}(s)e^{-(m+kS)(t-s)}L_1(s)$ per a tot s fixat i

$$\left|\mathcal{X}_{[0,t_n)}(s)e^{-(m+kS)(t_n-s)}L_1(s)\right| \leq L_1(s) \in L^1(0,T),$$

pel teorema de la convergència dominada

$$\int_0^T \mathcal{X}_{[0,t_n)}(s)e^{-(m+kS)(t_n-s)}L_1(s)\ ds \longrightarrow \int_0^T \mathcal{X}_{[0,t)}(s)e^{-(m+kS)(t-s)}L_1(s)\ ds,$$

i per tant $BP(t)$ és contínua.

Vegem ara, amb un raonament semblant, que $V_0(t)$ és contínua. Fent el canvi de variable $\tau - s = \sigma$, $\tau = \tau$ a la integral doble

$$\int_0^T \int_{(s,l]} \frac{v_0(\tau-s)}{1-F(\tau-s)}dF(\tau)\ ds,$$

la regió d'integració es transforma en

$$R = \{(\tau, \sigma) \in [0, l]^2 : \tau - T < \sigma < \tau\}$$

i per tant

$$\begin{aligned}
\int_0^T \int_{(s,l]} \frac{v_0(\tau - s)}{1 - F(\tau - s)} dF(\tau)\, ds &= \left(\int_0^{l-T} \int_{[\sigma,\sigma+T]} + \int_{l-T}^{l} \int_{[\sigma,l]} \right) \frac{v_0(\sigma)}{1 - F(\sigma)} dF(\tau)\, d\sigma \\
&= \int_0^{l-T} \frac{F(\sigma + T) - F(\sigma)}{1 - F(\sigma)} v_0(\sigma)\, d\sigma \\
&+ \int_{l-T}^{l} \frac{1 - F(\sigma)}{1 - F(\sigma)} v_0(\sigma)\, d\sigma \\
&\leq ||v_0||_{L^1(0,l)}.
\end{aligned}$$

D'això es segueix que

$$L_0(s) := Re^{-\delta s} \int_{(s,l]} \frac{b(\tau)}{1 - F(\tau - s)} v_0(\tau - s) dF(\tau)$$

pertany a $L^1(0, T)$ amb

$$||L_0||_{L^1(0,T)} \leq R||v_0||_{L^1(0,l)}. \tag{2.9}$$

Llavors $V_0(t) \in \mathcal{C}$ pel mateix raonament anterior, amb norma

$$||V_0||_{\mathcal{C}} \leq \max(1, R)||(v_0, P_0)||_{L^1(0,l)\times\mathbb{R}} = R||(v_0, P_0)||_{L^1(0,l)\times\mathbb{R}}. \tag{2.10}$$

□

Teorema 2.3.1 *Donada una condició inicial* $(v_0(\tau), P_0) \in X$ *el sistema d'equacions lineals (2.4) té una única solució local* $(\widehat{v}(\tau, t), \widehat{P}(t))$*. Si* $(v_0(\tau), P_0)$ *és positiva també n'és la solució.*

Demostració

Provem primer l'existència i unicitat de solució $\widehat{P}(t)$ de (2.7) . Podrem aïllar $P(t)$ de (2.7) si l'operador $(Id - B)$ és invertible, i així la solució $\widehat{P}(t)$ serà

$$\widehat{P}(t) = (Id - B)^{-1} V_0(t).$$

Podrem assegurar que l'operador $(Id - B)$ és invertible si $||B|| < 1$:

$$\begin{aligned}
||B|| &= \sup_{||f||_{\mathcal{C}}\leq 1} ||Bf(t)||_{\mathcal{C}} \\
&= \sup_{||f||_{\mathcal{C}}\leq 1}\sup_{t\in[0,T]}\left| kSR\int_0^t e^{-(m+kS)(t-s)}\int_{(0,s]} b(\tau)f(s-\tau)e^{-\delta\tau}dF(\tau)\ ds\right| \\
&\leq kSR\sup_{||f||_{\mathcal{C}}\leq 1}\sup_{t\in[0,T]}\int_0^t\int_{(0,s]}|f(s-\tau)|dF(\tau)\ ds \\
&\leq kSR\sup_{||f||_{\mathcal{C}}\leq 1}||f||_{\mathcal{C}}T = kSRT.
\end{aligned}$$

Llavors, prenent T prou petit, $||B|| < 1$. Per a aquest valor T podem escriure $\widehat{P}(t), t\in[0,T]$ com

$$\widehat{P}(t) = \sum_{n\geq 0} B^n V_0(t)$$

i per tant la positivitat de $\widehat{P}(t)$ si la condició inicial és positiva és evident per construcció.

I si $\widehat{P}(t)$ existeix per a tot t i és única, $\widehat{v}(\tau,t)$, donada en funció de $\widehat{P}(t)$ al sistema (2.4), també. Com abans és evident que $\widehat{v}(\tau,t)$ és positiva si la condició inicial ho és.

□

Definició 2.3.1 *Denotarem per $S(t)$ als operadors lineals que ens donen la solució del sistema (2.4), és a dir, que*

$$S(t)\begin{pmatrix} v_0(\tau) \\ P_0 \end{pmatrix}$$

serà l'única solució de (2.4) amb condició inicial $\begin{pmatrix} v_0(\tau) \\ P_0 \end{pmatrix} \in X$.

Provarem ara que els operadors $S(t)$ formen un semigrup fortament continu. Donem abans un lema:

Lema 2.3.1 *Si* $\begin{pmatrix} v(\tau,t) \\ P(t) \end{pmatrix}$ *és la solució del sistema (2.4) amb condició inicial* $\begin{pmatrix} v_0(\tau) \\ P_0 \end{pmatrix}$ *aleshores*

$$\begin{pmatrix} w(\tau,t) \\ Q(t) \end{pmatrix} := \begin{pmatrix} v(\tau,t+s) \\ P(t+s) \end{pmatrix}$$

és també solució de (2.4), amb condició inicial $\begin{pmatrix} w_0(\tau) \\ Q_0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} v(\tau,s) \\ P(s) \end{pmatrix}$.

Demostració

Hem de provar que $\begin{pmatrix} w(\tau,t) \\ Q(t) \end{pmatrix}$ compleix el següent sistema:

$$\left\{ \begin{array}{l} w(\tau,t) = \left\{ \begin{array}{ll} kSQ(t-\tau)(1-F(\tau))e^{-\delta\tau} & \tau < t \\ \\ w_0(\tau - t)\dfrac{1-F(\tau)}{1-F(\tau-t)}e^{-\delta t} & \tau > t \end{array} \right. \\ \\ Q(t) = Q_0 e^{-(m+kS)t} + \displaystyle\int_0^t L_{w,Q}(\sigma) e^{-(m+kS)(t-\sigma)} d\sigma, \end{array} \right. \tag{2.11}$$

amb

$$L_{w,Q}(\sigma) = RkS \int_{(0,\sigma]} b(\tau)\; Q(\sigma-\tau)\; e^{-\delta\tau}\; dF(\tau) \tag{2.12}$$

$$+ \; Re^{-\delta\sigma} \int_{(\sigma,l]} \frac{b(\tau)}{1-F(\tau-\sigma)} w_0(\tau-\sigma)\; dF(\tau). \tag{2.13}$$

Comencem comprovant que $Q(t)$ compleix la segona equació de (2.11):

$$\begin{aligned} Q(t) &:= P(t+s) = P_0 e^{-(m+kS)(t+s)} + \int_0^{t+s} L(\sigma) e^{-(m+kS)(t+s-\sigma)} d\sigma \\ &= e^{-(m+kS)t} \Bigg(P_0 e^{-(m+kS)s} + \int_0^s L(\sigma) e^{-(m+kS)(s-\sigma)} d\sigma \\ &+ \int_s^{t+s} L(\sigma) e^{-(m+kS)(s-\sigma)} d\sigma \Bigg) \\ &= e^{-(m+kS)t} \left(Q_0 + \int_s^{t+s} L(\sigma) e^{-(m+kS)(s-\sigma)} d\sigma \right) \\ &= e^{-(m+kS)t} Q_0 + \int_0^t L(\xi+s) e^{-(m+kS)(t-\xi)} d\xi. \end{aligned}$$

Cal provar que $L(\xi+s) = L_{w,Q}(\xi)$. Fent servir que $Q(\xi-\tau) = P(\xi+s-\tau)$ tenim que

$$\begin{aligned}
L(\xi+s) &= RkS\int_{(0,\xi+s]} b(\tau)P(\xi+s-\tau)e^{-\delta\tau}dF(\tau) \\
&+ Re^{-\delta(\xi+s)}\int_{(\xi+s,l]} \frac{b(\tau)}{1-F(\tau-\xi-s)}v_0(\tau-\xi-s)dF(\tau) \\
&= RkS\int_{(0,\xi]} b(\tau)Q(\xi-\tau)e^{-\delta\tau}dF(\tau) \qquad (2.14)\\
&+ RkS\int_{(\xi,\xi+s]} b(\tau)Q(\xi-\tau)e^{-\delta\tau}dF(\tau) \qquad (2.15)\\
&+ Re^{-\delta(\xi+s)}\int_{(\xi+s,l]} \frac{b(\tau)}{1-F(\tau-\xi-s)}v_0(\tau-\xi-s)dF(\tau). \qquad (2.16)
\end{aligned}$$

Com que les expressions (2.12) i (2.14) són iguals, només cal provar que (2.13)=(2.15)+(2.16). Utilitzant que $w_0(\tau-\xi)=v(\tau-\xi,s)$ tenim que

$$\begin{aligned}
(2.13) &= Re^{-\delta\xi}\int_{(\xi,l]} \frac{b(\tau)}{1-F(\tau-\xi)}w_0(\tau-\xi)dF(\tau) \\
&= Re^{-\delta\xi}\int_{(\xi,\xi+s]} b(\tau)kSP(s-\tau+\xi)e^{-\delta(\tau-\xi)}dF(\tau) \\
&+ Re^{-\delta\xi}\int_{(\xi+s,l]} \frac{b(\tau)}{1-F(\tau-\xi-s)}v_0(\tau-\xi-s)e^{-\delta s}dF(\tau) \\
&= RkS\int_{(\xi,\xi+s]} b(\tau)Q(\xi-\tau)e^{-\delta\tau}dF(\tau) \\
&+ Re^{-\delta(\xi+s)}\int_{(\xi+s,l]} \frac{b(\tau)}{1-F(\tau-\xi-s)}v_0(\tau-\xi-s)dF(\tau) \\
&= (2.15)+(2.16).
\end{aligned}$$

Provem ara que $w(\tau,t)$ compleix la primera equació de (2.11):

$$w(\tau,t) = v(\tau,t+s) = \begin{cases} kSP(t+s-\tau)(1-F(\tau))e^{-\delta\tau} & \tau < t+s \\ v_0(\tau-t-s)\dfrac{1-F(\tau)}{1-F(\tau-t-s)}e^{-\delta(t+s)} & \tau > t+s \end{cases}$$

$$= \begin{cases} kSQ(t-\tau)(1-F(\tau))e^{-\delta\tau} & \tau < t \\ \\ kSQ(t-\tau)(1-F(\tau))e^{-\delta\tau} & t < \tau < t+s \\ \\ v_0(\tau-t-s)\dfrac{1-F(\tau)}{1-F(\tau-t-s)}e^{-\delta(t+s)} & \tau > t+s. \end{cases} \tag{2.17}$$

Com que $w_0(\tau - t)$ és, si $\tau > t$,

$$w_0(\tau-t) = v(\tau-t,s) = \begin{cases} kSQ(t-\tau)(1-F(\tau-t))e^{-\delta(\tau-t)} & \tau-t < s \\ \\ v_0(\tau-t-s)\dfrac{1-F(\tau-t)}{1-F(\tau-t-s)}e^{-\delta s} & \tau-t > s, \end{cases}$$

aleshores

$$w_0(\tau-t)\frac{1-F(\tau)}{1-F(\tau-t)}e^{-\delta t} = \begin{cases} kSQ(t-\tau)(1-F(\tau)e^{-\delta\tau} & \tau < t+s \\ \\ v_0(\tau-t-s)\dfrac{1-F(\tau)}{1-F(\tau-t-s)}e^{-\delta(t+s)} & \tau > t+s, \end{cases}$$

i substituint aquesta expressió a (2.17) obtenim el que volíem provar: que $w(\tau, t)$ compleix la primera equació de (2.11):

$$w(\tau,t) = \begin{cases} kSQ(t-\tau)(1-F(\tau))e^{-\delta\tau} & \tau < t \\ \\ w_0(\tau-t)\dfrac{1-F(\tau)}{1-F(\tau-t)}e^{-\delta t} & \tau > t. \end{cases}$$

□

Proposició 2.3.2 *El conjunt d'operadors $S(t)$ per a $t \geq 0$ de la definició 2.3.1 (els que donen la solució del sistema (2.4)) formen un semigrup fortament continu d'operadors lineals acotats sobre X.*

Demostració

Provem primer que $S(t)$, per a $t \geq 0$ és un semigrup.

Sigui $\begin{pmatrix} v(\tau,t) \\ P(t) \end{pmatrix}$ la solució de (2.4) amb condició inicial $\begin{pmatrix} v_0(\tau) \\ P_0 \end{pmatrix}$. Pel lema 2.3.1

$$\begin{pmatrix} w(\tau,t) \\ Q(t) \end{pmatrix} := \begin{pmatrix} v(\tau,t+s) \\ P(t+s) \end{pmatrix}$$

és la solució de (2.4) amb condició inicial $\begin{pmatrix} v(\tau,s) \\ P(s) \end{pmatrix}$. Llavors

$$\begin{aligned} S(t+s)\begin{pmatrix} v_0(\tau) \\ P_0 \end{pmatrix} &= \begin{pmatrix} v(\tau,t+s) \\ P(t+s) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} w(\tau,t) \\ Q(t) \end{pmatrix} \\ &= S(t)\begin{pmatrix} v(\tau,s) \\ P(s) \end{pmatrix} = S(t)S(s)\begin{pmatrix} v_0(\tau) \\ P_0 \end{pmatrix}, \end{aligned}$$

i, per unicitat de solucions, podem concloure que

$$S(t+s) = S(t)S(s).$$

També es comprova fàcilment que $S(0) = Id$.

Provem que el semigrup és fortament continu.

Hem de demostrar que

$$\lim_{t\to 0} S(t)\begin{pmatrix} v_0(\tau) \\ P_0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} v_0(\tau) \\ P_0 \end{pmatrix}.$$

Que el límit de $P(t)$ quan t s'acosta a 0 és P_0 és evident (recordem que $L(t) \in L^1(0,T)$ per (2.8) i (2.9)).

Falta veure, doncs, que

$$\lim_{t\to 0} v(\tau,t) = v_0(\tau),$$

és a dir, ens preguntem si el valor absolut de la diferència entre $v(\cdot,t)$ i v_0 tendeix a 0 quan t tendeix a 0:

$$\int_0^t \left|kSP(t-\tau)(1-F(\tau))e^{-\delta\tau} - v_0(\tau)\right| d\tau + \int_t^l \left|v_0(\tau-t)\frac{1-F(\tau)}{1-F(\tau-t)}e^{-\delta t} - v_0(\tau)\right| d\tau.$$

Com que P i v_0 són funcions contínues integrables és clar que el primer sumand tendeix a 0 quan t tendeix a 0. Pel que fa a l'altre:

$$\int_t^l \left| v_0(\tau - t)\frac{1 - F(\tau)}{1 - F(\tau - t)}e^{-\delta t} - v_0(\tau)\right| d\tau = \int_0^{l-t} \left| v_0(s)\frac{1 - F(t+s)}{1 - F(s)}e^{-\delta t} - v_0(s+t)\right| ds \leq$$

$$\int_0^{l-t} \left| v_0(s)\frac{1 - F(t+s)}{1 - F(s)}e^{-\delta t} - v_0(s)\right| ds + \int_0^{l-t} |v_0(s+t) - v_0(s)|\, ds.$$

Pel que fa a la primera integral, com que

$$\left(v_0(s)\frac{1 - F(t+s)}{1 - F(s)}e^{-\delta t} - v_0(s)\right) \mathcal{X}_{[0,l-t]}(s)$$

tendeix puntualment a 0 si s és un punt de continuïtat de $F(s)$ i diferent de l, i

$$\left|\left(v_0(s)\frac{1 - F(t+s)}{1 - F(s)}e^{-\delta t} - v_0(s)\right) \mathcal{X}_{[0,l-t]}(s)\right| \leq |v_0(s)| \in L^1(0,l),$$

pel teorema de la convergència dominada podem concloure que la convergència és en el sentit de $L^1(0,l)$. I pel que fa a la segona també tendeix a 0 ja que el semigrup de les trasllacions és fortament continu.

□

Corol·lari 2.3.1 *Utilitzant la unicitat de solucions i la propietat de semigrup que acabem de demostrar podem assegurar que la solució del model (2.4) no és només local ja que el valor del temps on està definida (vegi's el teorema 2.3.1) no depèn de les condicions inicials.*

2.4 Cota de creixement del semigrup

Des del punt de vista evolutiu estem interessats en trobar la funció de distribució F que resultaria per selecció natural, i aquesta correspondrà a la que faci màxima la taxa de creixement de la població de virus, és a dir, la cota de creixement del semigrup solució del sistema (2.4). Donem abans unes quantes definicions que podem trobar, per exemple, a [4]:

Definició 2.4.1 *La cota espectral d'un operador lineal A és el nombre real*

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

on $\sigma(A)$ és l'espectre de A.

Definició 2.4.2 *La cota de creixement d'un semigrup $T(t)$ és el nombre*

$$\omega := \inf\{w \in \mathbb{R} / \exists M \geq 1 : ||T(t)|| \leq Me^{wt}, t \geq 0\},$$

que es demostra que coincideix amb

$$\omega = \lim_{t\to\infty} \frac{1}{t} \ln ||T(t)|| = \inf_{t>0} \frac{1}{t} \ln ||T(t)||.$$

Cada funció de distribució tindrà associat el seu corresponent semigrup fortament continu d'operadors lineals positius (solució del sistema (2.4)) i aquest la seva cota de creixement, que és el que ens dóna el ritme al qual poden créixer o decréixer les solucions del sistema. En general per a tot semigrup fortament continu $T(t)$ es té que la cota de creixement d'aquest és més gran o igual que la cota espectral del seu generador A, és a dir, $\omega(T(t)) \geq s(A)$.

Definició 2.4.3 *La norma essencial d'un operador lineal T sobre un espai de Banach E es defineix com*

$$||T||_{ess} := \mathrm{dist}(T, \mathcal{K}(E)) := \inf\{||T - K|| : K \in \mathcal{K}(E)\},$$

amb $\mathcal{K}(E)$ l'ideal de tots els operadors compactes sobre E.

Definició 2.4.4 *La cota essencial de creixement d'un semigrup $T(t)$ és*

$$\omega_{ess} := \lim_{t\to\infty} \frac{1}{t} \ln ||T(t)||_{ess} = \inf_{t>0} \frac{1}{t} \ln ||T(t)||_{ess}.$$

En general per a tot semigrup fortament continu es té que $\omega_{ess} \leq \omega$.

Ens interessem per la cota essencial de creixement del semigrup perquè volem utilitzar el corol·lari 3.16 del capítol III de [4], que diu el següent:

Teorema 2.4.1 [4, Corol·lari 3.16] *Sigui $T(t)$ un semigrup positiu d'operadors i A el seu generador infinitesimal tal que*

$$\omega_{ess}(T(t)) < \omega(T(t)).$$

Aleshores $s(A) = \omega(T(t))$ és un valor propi estrictament dominant de l'operador A (és a dir, si $\lambda \in \sigma(A) \setminus \{s(A)\}$ aleshores $Re(\lambda) < s(A)$).

Lema 2.4.1 *Si* $(\widehat{v}(\tau,t),\widehat{P}(t))$ *és la solució de (2.4) amb condicions inicials* $(v_0(\tau),P_0)$ *aleshores* $\widehat{P}(\cdot)\in W^{1,1}(0,T)$ *per a tot* T *fixat, amb*

$$||\widehat{P}||_{W^{1,1}(0,T)}\leq c||(v_0,P_0)||_X.$$

Demostració

Si t és prou petit

$$\widehat{P}(t)=(Id-B)^{-1}V_0(t)$$

com hem vist al teorema 2.3.1 i, utilitzant (2.10) tenim que

$$||\widehat{P}||_{\mathcal{C}}\leq ||(Id-B)^{-1}||_{\mathcal{L}(\mathcal{C})}R||(v_0,P_0)||_X=C||(v_0,P_0)||_X,$$

i per tant

$$||\widehat{P}||_{L^1(0,t)}\leq C_1||(v_0,P_0)||_X. \tag{2.18}$$

Sigui $t\in(0,T)$ un temps qualsevol. Si t_1 és un valor per al qual $(Id-B)^{-1}$ existeix,

$$\int_0^{t_1}|\widehat{P}(s)|\;ds\leq C_1||(v_0,P_0)||_X,$$

i com que, tal com hem vist al teorema 2.3.1, aquest valor t_1 no depèn de les condicions inicials,

$$\begin{aligned}\int_{t_1}^{2t_1}|\widehat{P}(s)|\;ds &\leq C_1||(\widehat{v}(t_1),\widehat{P}(t_1))||=C_1(||\widehat{v}(t_1)||+|\widehat{P}(t_1)|)\\ &\leq C_1\left(kS\int_0^{t_1}|\widehat{P}(s)|\;ds+||v_0||+C||(v_0,P_0)||\right)\\ &\leq C_1(kSC_1+C+1)||(v_0,P_0)||.\end{aligned}$$

Per tant, de manera recurrent, podem assegurar que

$$\int_{(n-1)t_1}^{nt_1}|\widehat{P}(s)|\;ds \;\leq\; C_n||(v_0,P_0)||,$$

i llavors

$$||\widehat{P}||_{L^1(0,T)}\leq c_1||(v_0,P_0)||_X. \tag{2.19}$$

A més,
$$\widehat{P} \in W^{1,1}(0,T)$$
perquè $\widehat{P}$ compleix l'equació
$$P'(t) = -(m+kS)P(t) + L_1(t) + L_0(t),$$
de forma que
$$||\widehat{P}'||_{L^1(0,T)} \leq (m+kS+RkS)||\widehat{P}||_{L^1(0,T)} + R||v_0||_{L^1(0,l)} \leq c_2||(v_0,P_0)||_X,$$
on hem utilitzat (2.8), (2.9) i (2.19), i per tant
$$||\widehat{P}||_{W^{1,1}(0,T)} \leq c||(v_0,P_0)||_X.$$
□

Definició 2.4.5 *Definim els operadors lineals $T(t)$ de X a X com*
$$T(t)\begin{pmatrix} v_0 \\ P_0 \end{pmatrix} := \begin{pmatrix} kS\widehat{P}(t-\tau)(1-F(\tau))e^{-\delta\tau}\cdot 1_{\{(\tau,t):\tau<t\}}(\tau) \\ \widehat{P}(t) \end{pmatrix}, \qquad (2.20)$$
on $\widehat{P}(t)$ és la solució de (2.4) amb condició inicial $(v_0(\tau), P_0)$.

Demostrarem que aquests operadors $T(t)$ que acabem de definir són compactes. Per a això utilitzarem dos resultats sobre funcions de $W^{1,1}(0,t)$ que podem trobar a [7]:

Teorema 2.4.2 [7, Teorema VIII.2] *Sigui I un interval obert, acotat o no, i $p \in \mathbb{R}$ amb $1 \leq p \leq \infty$. Sigui $u \in W^{1,p}(I)$; aleshores existeix una funció $\widetilde{u} \in \mathcal{C}(\overline{I})$ tal que*
$$u = \widetilde{u} \qquad q.p.t.\ en\ I$$
i
$$\widetilde{u}(x) - \widetilde{u}(y) = \int_y^x u'(t)\,dt \qquad \forall\ x,y \in I.$$

Ara farem servir la primera part d'aquest teorema, que ens assegura que existeix un representant continu de la funció u (per la relació d'equivalència $u \sim v$ si $u = v$ q.p.t.). Recordem que aquest representant continu és únic i que per comoditat posarem $\widetilde{u} = u$ (tindrem present, però, que $u(x)$ té sentit per a tot $x \in \overline{I}$ fent la imatge de x per $\widetilde{u}$).

Teorema 2.4.3 [7, Teorema VIII.7] *Existeix una constant C (dependent només de $|I| \leq \infty$) tal que*

$$||u||_{L^\infty(I)} \leq C||u||_{W^{1,p}(I)} \qquad \forall\ u \in W^{1,p}(I), \quad \forall\ 1 \leq p \leq \infty,$$

dit d'una altra manera $W^{1,p}(I) \subset L^\infty(I)$ amb injecció contínua per a tot $1 \leq p \leq \infty$.
A més, quan I és acotat es verifica

1. *la injecció $W^{1,p}(I) \subset \mathcal{C}(\overline{I})$ és compacte per a $1 < p \leq \infty$,*
2. *la injecció $W^{1,1}(I) \subset L^q(I)$ és compacte per a $1 \leq q < \infty$.*

Lema 2.4.2 *Els operadors lineals $T(t)$ definits a (2.20) són compactes.*

Demostració

Siguin $T_1(t)$ els operadors de $L^1(0,l) \times \mathbb{R}$ a $W^{1,1}(0,t)$ definits per

$$T_1(t) \begin{pmatrix} v_0 \\ P_0 \end{pmatrix} := \widehat{P}(\cdot).$$

Recordem que $\widehat{P}(\cdot) \in W^{1,1}(0,t)$ pel lema 2.4.1. Aquests operadors són acotats pel mateix lema.

També són acotats els operadors $T_3(t)$ de $L^1(0,t) \times \mathbb{R}$ a $L^1(0,l) \times \mathbb{R}$ definits per

$$T_3(t) \begin{pmatrix} P \\ r \end{pmatrix} := \begin{pmatrix} kSP(t-\tau)(1-F(\tau))e^{-\delta\tau} \cdot 1_{\{(\tau,t):\tau<t\}}(\tau) \\ r \end{pmatrix}.$$

Definim els operadors E_t de $W^{1,1}(0,t)$ a $\mathbb{R}$ com

$$E_t(u) := u(t),$$

entenent-los com avaluar l'únic representant continu de u (donat pel teorema 2.4.2) a l'extrem de l'interval t. Aquests operadors són compactes gràcies al teorema 2.4.3 ja que si prenem una funció v de la bola de radi R de $W^{1,1}(0,t)$ i fem la imatge per E_t tenim que

$$|E_t(v)| = |v(t)| \leq \sup_{x\in(0,t)} |v(x)| \leq C||v||_{W^{1,1}(0,t)} \leq CR.$$

Això ens diu que la imatge d'un acotat de $W^{1,1}(0,t)$ per E_t és un acotat de $\mathbb{R}$ i per tant un conjunt precompacte.

Sigui i la injecció de $W^{1,1}(0,t)$ en $L^1(0,t)$, que és compacte també pel teorema 2.4.3. Comsiderem els operadors compactes $T_2(t)(u) := \begin{pmatrix} i(u) \\ E_t(u) \end{pmatrix}$ de $W^{1,1}(0,t)$ a $L^1(0,t) \times \mathbb{R}$.

Amb aquestes definicions

$$T(t) = T_3(t) \circ T_2(t) \circ T_1(t),$$

i per tant són compactes al ser composició d'operadors acotats amb un operador compacte.

□

Si diem $S(t)$ al semigrup solució del sistema (2.4) aleshores

Proposició 2.4.1 *La cota essencial de creixement de $S(t)$ és menor o igual que $-\delta$ (la mortalitat dels bacteris infectats).*

Demostració

Siguin $T_0(t)$ els operadors de $L^1(0,l) \times \mathbb{R}$ a $L^1(0,l) \times \mathbb{R}$ definits per

$$T_0(t) \begin{pmatrix} v_0 \\ P_0 \end{pmatrix} := \begin{pmatrix} v_0(\tau - t) \dfrac{1 - F(\tau)}{1 - F(\tau - t)} e^{-\delta t} \cdot 1_{\{(\tau,t):\tau > t\}}(\tau) \\ 0 \end{pmatrix}.$$

Amb aquestes definicions el semigrup solució de (2.4) $S(t)$ s'escriu

$$S(t) = T(t) + T_0(t).$$

I la seva cota essencial serà:

$$\omega_{ess} = \lim_{t\to\infty} \frac{\ln ||S(t)||_{ess}}{t} \leq \lim_{t\to\infty} \frac{\ln ||T_0(t)||}{t} \leq \lim_{t\to\infty} \frac{\ln e^{-\delta t}}{t} = -\delta.$$

□

2.5 Equació característica

Trobem l'equació característica per als valors propis del generador del semigrup. Més endavant veurem que, en certs casos, per determinar la cota de creixement del semigrup solució $S(t)$ podrem restringir-nos al càlcul d'aquests valors propis.

Sigui A el generador del semigrup $S(t)$ i λ un valor propi d'aquest operador. Aleshores $e^{\lambda t}$ és un valor propi de l'operador $S(t)$. Llavors les funcions pròpies corresponents a aquest valor propi s'obtindran de buscar solucions de la forma

$$\left\{\begin{array}{lcl} v(\tau,t) & = & e^{\lambda t}\varphi(\tau) \\ P(t) & = & e^{\lambda t} \end{array}\right. \tag{2.21}$$

del sistema (2.4). Més precisament, una funció pròpia serà qualsevol múltiple no nul de

$$\left(\begin{array}{c} \varphi(\tau) \\ 1 \end{array}\right).$$

La funció (2.21) ha de complir el sistema (2.4), per tant:

$$\left\{\begin{array}{l} e^{\lambda t}\varphi(\tau) = \left\{\begin{array}{ll} kSe^{\lambda(t-\tau)}(1-F(\tau))e^{-\delta\tau} & \tau < t \\ \varphi(\tau - t)\dfrac{1-F(\tau)}{1-F(\tau-t)}e^{-\delta t} & \tau > t \end{array}\right. \\ \\ \lambda = -m - kS + \widehat{L}, \end{array}\right. \tag{2.22}$$

amb $\widehat{L} = R\displaystyle\int_{(0,l]} b(\tau)\frac{\varphi(\tau)}{1-F(\tau)}dF(\tau)$.

Aïllant $\varphi(\tau)$ de la primera igualtat obtenim

$$\varphi(\tau) = \left\{\begin{array}{ll} kSe^{-\lambda\tau}(1-F(\tau))e^{-\delta\tau} & \tau < t \\ e^{-\lambda t}\varphi(\tau-t)\dfrac{1-F(\tau)}{1-F(\tau-t)}e^{-\delta t} & \tau > t. \end{array}\right.$$

Si $t < \tau < 2t$ aleshores, com que $0 < \tau - t < t$, tindrem que

$$\varphi(\tau) = e^{-(\lambda+\delta)t}\frac{1-F(\tau)}{1-F(\tau-t)}\varphi(\tau-t) = kSe^{-(\lambda+\delta)\tau}(1-F(\tau)).$$

El mateix podem fer si $2t < \tau < 3t$, i, per recurrència, podem concloure que

$$\varphi(\tau) = kSe^{-(\lambda+\delta)\tau}(1-F(\tau))$$

per a tot τ.

I amb aquesta expressió de $\varphi(\tau)$, $\widehat{L}$ serà:

$$\begin{aligned}\widehat{L} &= R\int_{(0,l]} b(\tau)\frac{kS(1-F(\tau))}{1-F(\tau)}e^{-(\lambda+\delta)\tau}dF(\tau)\\ &= kSR\int_{(0,l]} b(\tau)\; e^{-(\lambda+\delta)\tau}\; dF(\tau).\end{aligned}$$

Substituint aquesta expressió a $(2.22)_2$ obtenim l'equació característica per als valors propis de l'operador A:

$$\lambda = -m - kS + kSR\int_{(0,l]} b(\tau)\; e^{-(\lambda+\delta)\tau}dF(\tau). \tag{2.23}$$

Notem que aquesta equació és equivalent a

$$\frac{kS\displaystyle\int_0^l Rb(\tau)e^{-(\lambda+\delta)\tau}dF(\tau)}{kS+m} = 1,$$

on el terme de l'esquerra de la igualtat és (per a $\lambda = 0$) el que habitualment a la literatura es denota per R_0 i no és res més que el nombre esperat de nous virus que generarà al llarg de la seva existència un fag.

Estem interessats en trobar, si existeix, la distribució F que fa màxima la cota de creixement del corresponent semigrup solució de (2.4). En alguns casos, com veurem més endavant, aquesta cota coincidirà amb l'única solució real, fixada F, de (2.23) pensat com una equació per a λ.

Vegem primer que (2.23) defineix implícitament una funció a valors reals λ_F. Si definim la funció G com

$$G(\lambda, F) := \lambda + m + kS - kSR\int_{(0,l]} b(\tau)\; e^{-(\lambda+\delta)\tau}dF(\tau),$$

amb domini maximal $\bigcup_{F\in\mathcal{F}}(I_F \times \{F\})$ on I_F és de la forma $[a,\infty)$ o (a,∞) i $-\infty \le a \le -\delta$, contenint $[-\delta,+\infty)\times\mathcal{F}$ amb $\mathcal{F}$ denotant el conjunt de funcions de distribució sobre $\mathbb{R}^+$, tindrem

Lema 2.5.1 *Per a cada funció de distribució F, si existeix un valor $\lambda_F \in \mathbb{R}$ tal que $G(\lambda_F, F) = 0$, aleshores és únic.*

Demostració

Com que $G(\lambda, F)$ és estrictament creixent amb $\lambda \in \mathbb{R}$ aleshores o bé no existeix cap valor de λ que faci que $G(\lambda, F) = 0$, o bé existeix un únic λ_F tal que $G(\lambda_F, F) = 0$.

□

Vegem ara que si estem interessats en el valor propi amb part real més gran aleshores podem restringir-nos a valors reals:

Lema 2.5.2 *Si $\lambda \in \mathbb{C} \setminus \mathbb{R}$ és tal que $G(\lambda, F) = 0$, aleshores existeix un únic $\widetilde{\lambda} \in \mathbb{R}$ amb $\widetilde{\lambda} > Re(\lambda)$ de manera que $G(\widetilde{\lambda}, F) = 0$.*

Demostració

Suposem que tenim un $\lambda \in \mathbb{C} \setminus \mathbb{R}$ tal que $G(\lambda, F) = 0$. Si $\lambda = x + iy$ aleshores, substituint aquesta expressió a (2.23),

$$x + iy + m + kS = kSR \int_{(0,l]} b(\tau)\ e^{-(x+\delta)\tau}(\cos y\tau - i \sin y\tau)\ dF(\tau), \qquad (2.24)$$

i prenent la part real:

$$x + m + kS = kSR \int_{(0,l]} b(\tau)\ e^{-(x+\delta)\tau} \cos y\tau\ dF(\tau) < kSR \int_{(0,l]} b(\tau)\ e^{-(x+\delta)\tau} dF(\tau).$$

La desigualtat és estricta perquè en cas d'igualtat tindríem

$$\text{supp}\ dF \subseteq \{2k\frac{\pi}{y} : k \in \mathbb{Z}\}$$

i llavors la part imaginària de (2.24) donaria

$$y = -kSR \int_{(0,l]} b(\tau) e^{-(x+\delta)\tau} \sin y\tau\ dF(\tau) = 0,$$

que és una contradicció.

Per tant,

$$G(x, F) = x + m + kS - kSR \int_{(0,l]} b(\tau)\ e^{-(x+\delta)\tau} dF(\tau) < 0.$$

A més la funció $G(z,l)$, respecte la variable real z té límit infinit quan $z \to +\infty$, i és creixent.

Per tant existeix un únic $\widetilde{\lambda} > x$, $\widetilde{\lambda} \in \mathbb{R}$, tal que $G(\widetilde{\lambda}, F) = 0$. Aquest és el valor propi dominant de l'operador A corresponent a la funció de distribució F.

$\square$

2.6 Període de latència òptim

Una funció de distribució $F(\tau)$ farà òptim el creixement de fags si la cota de creixement del semigrup corresponent a aquesta distribució és més gran que la cota de creixement del semigrup referit a qualsevol altra distribució.

Per a cada funció F per a la qual existeix un nombre real λ que compleix $G(\lambda, F) = 0$ denotarem al valor propi dominant (real) de l'operador A referit a aquesta distribució per $\lambda_F (= \lambda)$, que gràcies als lemes 2.5.1 i 2.5.2 podem assegurar que està ben definit. Quan la cota de creixement del semigrup solució de (2.4) coincideixi amb l'única solució real de (2.23) ens preguntarem si existeix el

$$\max_F \lambda_F.$$

λ_F és una funció definida sobre el conjunt de les funcions de distribució F de $\mathbb{R}^+$ per a les que $G(\lambda, F) \leq 0$ per a alguna λ.

Per a $\lambda \geq -\delta$, definim el funcional lineal $L(\lambda)$ (sobre el conjunt de les funcions de distribució F de $\mathbb{R}^+$) com

$$L(\lambda)F := kSR \int_{(0,l]} b(\tau) e^{-(\lambda+\delta)\tau} dF(\tau).$$

Amb aquesta definició $G(\lambda, F) = \lambda + m + kS - L(\lambda)F$.

Notem que $L(\lambda)F$ és de fet el valor esperat de $kSRb(\tau)e^{-(\lambda+\delta)\tau}$, que és sempre finit si $\lambda \geq -\delta$, tot i que pot ser-ho per a valors menors de λ (per exemple, per a tot λ real si $l < \infty$).

En el cas que hi hagi funcions de distribució F que compleixin que $G(-\delta, F) < 0$ (si no passa això la cota de creixement del semigrup solució de (2.4) pot no venir donada pel valor propi dominant) provarem l'existència d'una funció de distribució $\widehat{F}$ que fa màxima la funció λ_F. També provarem que aquesta funció ha de ser alhora un punt de màxim del funcional $L(\lambda_{\widehat{F}})$ i que $\widehat{F}$ ha de ser una translació de la funció de Heaviside.

Per determinar la funció de distribució F que fa màxim el valor $L(\lambda_{\widehat{F}})F$ utilitzarem la teoria d'optimització de funcionals sobre conjunts convexos i compactes de manera molt similar a com es fa a [64]. Tot això es pot trobar a [3, Capítol 5] i a [47].

Definició 2.6.1 *Sigui X un espai vectorial. Un subconjunt $C \subseteq X$ és convex si*

$$tx + (1 - t)y \in C$$

per a tots $x, y \in C$, $t \in [0, 1]$.

Definició 2.6.2 *Sigui X un espai vectorial i C un conjunt convex de X. Un subconjunt convex $E \subseteq C$ és un conjunt extrem de $C \subseteq X$ si $x, y \in C$ i $tx + (1 - t)y \in E$ per a algun $t \in (0, 1)$, impliquen que $x, y \in E$.*

Definició 2.6.3 *Sigui C un conjunt convex d'un espai vectorial. Un element $z \in C$ es diu un punt extrem de C si el conjunt $\{z\}$ es un conjunt extrem de C, és a dir, que si $z = tx + (1 - t)y$ amb $t \in (0, 1)$, aleshores $x = y = z$.*

Al conjunt de tots els punts extrems de C el denotarem $ext(C)$.

Definició 2.6.4 *Sigui X un espai vectorial, i $C \subseteq X$ un subconjunt. L'embolcall convex de C és el conjunt convex més petit que conté C i el denotarem com $co(C)$.*

L'embolcall convex de C consisteix en totes les combinacions convexes de C:

$$co(C) = \{x : \exists x_i \in C (1 \leq i \leq n), t_i \geq 0, \sum_{i=1}^{n} t_i = 1 \text{ } i \text{ } x = \sum_{i=1}^{n} t_i x_i\},$$

amb $n = n(x)$.

Teorema 2.6.1 (Krein-Milman) [47] *Sigui K un subconjunt no buit, compacte i convex d'un espai de Hausdorff X localment convex. Aleshores K és l'adherència de l'embolcall convex dels seus punts extrems, és a dir,*

$$K = \overline{co(ext(K))}.$$

Els funcionals lineals continus sempre assoleixen el màxim i el mínim sobre conjunts compactes no buits. Si a més el conjunt és convex, aleshores aquests extrems es prenen en algun dels seus punts extrems, com es dedueix del següent teorema, resultat directe del teorema de Krein-Milman:

Teorema 2.6.2 (Principi del màxim de Bauer) *Si K és un subconjunt no buit, convex i compacte d'un espai de Hausdorff localment convex, aleshores qualsevol funció sobre K a valors reals convexa i semicontínua superiorment pren el seu màxim en algun dels punts extrems de K.*

Farem servir també el següent teorema, que podem trobar a [58]:

Teorema 2.6.3 (Helly-Bray) *Sigui $\{f_n : n \geq 1\}$ una successió de funcions de $\mathbb{R}$ a $[0,d]$, no decreixents i contínues per la dreta. Aleshores existeix una funció $f : \mathbb{R} \longrightarrow [0,d]$ no decreixent i contínua per la dreta, i una subsuccessió $\{f_{n_k}\}$ tal que*

$$\lim f_{n_k}(x) = f(x)$$

per a tot punt de continuïtat x de f.

Recordem que una funció monòtona és contínua excepte potser en un conjunt numerable. Volem aplicar aquesta teoria al funcional definit anteriorment com $F \longrightarrow L(\lambda)F$. Anem a definir els espais on treballarem.

Definició 2.6.5 *Sigui $\widetilde{M}$ l'espai vectorial de les mesures μ sobre $\mathbb{R}^+$ tals que $\int_0^\infty e^{-x}|\mu([0,x])|\,dx < \infty$, amb la norma*

$$||\mu||_{\widetilde{M}} = \int_0^\infty e^{-x}|\mu([0,x])|\,dx.$$

Definim el subconjunt $M_1 \subset \widetilde{M}$ com

$$M_1 := \{\mu \in \widetilde{M} : \mu(B) \geq 0 \text{ per a tot } B \text{ mesurable i } \mu(\mathbb{R}^+) = 1\},$$

el subconjunt M com

$$M := \{\mu \in \widetilde{M} : \mu(B) \geq 0 \text{ per a tot } B \text{ mesurable i } \mu(\mathbb{R}^+) \leq 1\},$$

i el subconjunt $\Delta \subset M_1$ com les mesures μ del tipus $\mu = \delta_x$, $x \geq 0$, és a dir

$$\Delta := \{\mu \in M : \exists x \geq 0 / \forall A \text{ mesurable } \mu(A) = 1 \text{ si } x \in A, \mu(A) = 0 \text{ si } x \notin A\}.$$

Clarament tenim que

$$\Delta \subset M_1 \subset M \subset \widetilde{M}.$$

Proposició 2.6.1 *El conjunt M és un subconjunt no buit, convex i compacte de l'espai vectorial normat $\widetilde{M}$.*

Demostració

Que el conjunt M no és buit és evident.

La convexitat també és immediata: si tenim dos elements μ_1 i μ_2 de M, aleshores

$$\mu = t\mu_1 + (1-t)\mu_2$$

també és de M per a tot $t \in [0,1]$ ja que

$$\mu(\mathbb{R}^+) = t\mu_1(\mathbb{R}^+) + (1-t)\mu_2(\mathbb{R}^+) \leq 1.$$

Pel que fa a la compacitat prenem una successió $\{\mu_n\} \in M$. Hem de provar l'existència d'una parcial convergent a una mesura de M. Definim les funcions

$$f_n(x) := \mu_n([0,x]).$$

$\{f_n\}$ és una successió de funcions de $\mathbb{R}^+$ a $[0,1]$ no decreixents i contínues per la dreta.

Pel teorema de Helly-Bray existeix una subsuccessió $\{f_{n_k}\}$ que tendeix puntualment a una funció f a valors a $[0,1]$, no decreixent i contínua per la dreta, per a tots els punts de continuïtat de f, o sigui, quasi per a tot $x \in \mathbb{R}^+$.

Considerem la successió $\{e^{-x} f_{n_k}(x)\}$. Pel teorema de la convergència dominada de Lebesgue (veure [7]) la funció $e^{-x}f(x) \in L^1(\mathbb{R}^+, [0,1])$ i a més la convergència és en el sentit de L^1.

Definim μ com $\mu([0,x]) := f(x)$. D'una banda μ_{n_k} tendeix a μ amb la norma de M:

$$\begin{aligned} ||\mu_{n_k} - \mu||_{\widetilde{M}} &= \int_0^\infty e^{-x}|\mu_{n_k}([0,x]) - \mu([0,x])|\, dx \\ &= \int_0^\infty e^{-x}|f_{n_k}(x) - f(x)|\, dx = ||e^{-x}f_{n_k}(x) - e^{-x}f(x)||_{L^1}, \end{aligned}$$

i d'altra banda $\mu \in M$:

$$\mu(\mathbb{R}^+) = \mu([0,\infty)) = \lim_{x\to\infty} f(x) \leq 1$$

i

$$||\mu||_{\widetilde{M}} = \int_0^\infty e^{-x}|\mu([0,x])|\, dx = \int_0^\infty e^{-x} f(x)\, dx < \infty.$$

Per tant M és compacte (precompacte i tancat).

$\square$

Proposició 2.6.2 *El conjunt dels punts extrems de M, $ext(M)$, és el subconjunt $\Delta \cup \{0\}$.*

Demostració

Vegem primer que $\Delta \cup \{0\} \subseteq ext(M)$.

Prenem una mesura del tipus δ_x amb $x \in \mathbb{R}^+$ i suposem que la podem escriure com

$$\delta_x = t\mu_1 + (1-t)\mu_2$$

amb $t \in (0,1)$ i $\mu_1, \mu_2 \in M$ i diferents.

Agafem un borelià qualsevol de $A \in \mathbb{R}^+$, amb $x \notin A$, aleshores

$$0 = \delta_x(A) = t\mu_1(A) + (1-t)\mu_2(A),$$

la qual cosa implica que

$$\mu_1(A) = \mu_2(A) = 0.$$

I si $x \in A$ tenim que

$$1 = \delta_x(A) = t\mu_1(A) + (1-t)\mu_2(A),$$

i per tant tindrem que

$$\mu_1(A) = \mu_2(A) = 1,$$

la qual cosa està en contradicció amb les nostres hipòtesis.
Evidentment, si $\mu \equiv 0$, $0 = t\mu_1 + (1-t)\mu_2$ implica que $\mu_1 = \mu_2 = 0$.

Vegem l'altra inclusió, $ext(M) \subseteq \Delta \cup \{0\}$.

Prenem ara $\mu \in M$ amb $\mu \notin \Delta \cup \{0\}$. Hem de provar que μ no és un element extrem de M, és a dir, que podem posar μ com

$$\mu = t\mu_1 + (1-t)\mu_2,$$

amb $\mu_1, \mu_2 \in M$ i diferents, i $t \in (0,1)$.

Per a $\mu \in M$ i $\mu \notin \Delta \cup \{0\}$, existeix un borelià $A \subset \mathbb{R}^+$ amb $0 < \mu(A) < 1$. Construim les següents mesures a $\mathbb{R}^+$:

$$\mu_1(B) := \frac{\mu(A \cap B)}{\mu(A)}$$

i

$$\mu_2(B) := \frac{\mu(B) - \mu(A \cap B)}{1 - \mu(A)}.$$

Es comprova fàcilment que μ_1 i μ_2 són mesures de M diferents ($\mu_1(A) = 1$ i $\mu_2(A) = 0$), i a més, prenent $t = \mu(A) \in (0,1)$, tenim que

$$\begin{aligned} t\mu_1(B) + (1-t)\mu_2(B) &= \mu(A)\mu_1(B) + (1-\mu(A))\mu_2(B) \\ &= \mu(A)\frac{\mu(A\cap B)}{\mu(A)} + (1-\mu(A))\frac{\mu(B)-\mu(A\cap B)}{1-\mu(A)} \\ &= \mu(B). \end{aligned}$$

□

Lema 2.6.1 *Sigui μ una mesura sobre $\mathbb{R}^+$ i $\varphi(x)$ una funció regular amb límit 0 quan x tendeix a infinit i μ-integrable. Aleshores*

$$\int_{[0,\infty)} \varphi(x) d\mu(x) = -\int_0^\infty \varphi'(x)\mu([0,x])\ dx.$$

Demostració

Aplicant el teorema de Fubini tenim que

$$\begin{aligned} \int_0^\infty \varphi'(x)\mu([0,x])\ dx &= \int_0^\infty \varphi'(x)\int_{[0,x]} d\mu(y)\ dx \\ &= \int_{[0,\infty)}\int_y^\infty \varphi'(x)dx\ d\mu(y) \\ &= \int_{[0,\infty)} \left(\lim_{x\to+\infty}\varphi(x) - \varphi(y)\right) d\mu(y) \\ &= -\int_{[0,\infty)} \varphi(y)d\mu(y). \end{aligned}$$

□

Observació 2.6.1 *Existeix una relació biunívoca entre el conjunt de les funcions de distribució sobre $\mathbb{R}^+$ i el conjunt M_1 de les mesures positives sobre $\mathbb{R}^+$ tals que la mesura de $\mathbb{R}^+$ és 1: donada una funció de distribució F podem definir la mesura $\mu \in M_1$ com $\mu([0,x]) := F(x)$; i, recíprocament, donada una mesura $\mu \in M_1$ li podem fer correspondre la funció de distribució $F(x) := \mu([0,x])$. Així quan escrivim que una funció de distribució $F(x)$ pertany a un cert conjunt de mesures M volem significar que és la mesura associada a F la que hi pertany.*

Per tant el funcional $L(\lambda)$, que tenim definit sobre el conjunt de funcions de distribució sobre $\mathbb{R}^+$, també el podem pensar definit sobre el conjunt M_1 per

$$L(\lambda)\mu = kSR \int_{(0,l]} b(\tau)e^{-(\lambda+\delta)\tau} d\mu(\tau).$$

Ampliem ara el domini del funcional lineal $\mu \longrightarrow L(\lambda)\mu$ i el definim sobre el conjunt M. Aleshores

Proposició 2.6.3 $L(\lambda) : M \longrightarrow \mathbb{R}$ *és un funcional lineal continu si i només si* $\lambda > -\delta$.

Demostració

Sigui $\{\mu_n\}$ una successió de mesures de M amb límit $\mu \in M$ i $\lambda > -\delta$. Volem veure que $L(\lambda)\mu_n \longrightarrow L(\lambda)\mu$.

Sabem que $||\mu_n - \mu||_{\widetilde{M}} \to 0$, és a dir, recordant la definició de la norma i posant $F_n(x) = \mu_n([0,x])$ i $F(x) = \mu([0,x])$,

$$\int_0^\infty e^{-x}|F_n(x) - F(x)|\ dx \to 0.$$

Pel teorema de Helly-Bray existeix una parcial F_{n_k} convergent puntualment a una funció $G(x)$ (en els punts de continuïtat de G), i per tant la successió $e^{-x}F_{n_k}$ convergeix puntualment a la funció $e^{-x}G(x)$ gairebé per tot. Aquesta convergència és també en el sentit de la norma de $L^1(0,\infty)$ pel teorema de la convergència dominada, i per tant $G(x) = F(x)$.

Pel mateix motiu les funcions $((\lambda+\delta)b(x) - b'(x))e^{-(\lambda+\delta)x}F_n(x)$ convergeixen puntualment i en la norma de $L^1(0,\infty)$ a la funció $((\lambda+\delta)b(x) - b'(x))e^{-(\lambda+\delta)x}F(x)$ (recordem que $\lambda > -\delta$ i que $b'(x)e^{-(\lambda+\delta)x} \in L^1(0,\infty)$), i per tant, utilitzant el lema 2.6.1,

$$\int_{(0,\infty)} b(x)e^{-(\lambda+\delta)x}dF_n(x) \longrightarrow \int_{(0,\infty)} b(x)e^{-(\lambda+\delta)x}dF(x),$$

on hem usat també que $b(0) = 0$.

Per altra banda, si $\lambda \leq -\delta$ el funcional $L(\lambda)$ no és continu perquè per exemple les mesures de Dirac concentrades en $\{n\}$, δ_n, tendeixen, en la norma de $\widetilde{M}$, a zero:

$$||\delta_n||_{\widetilde{M}} = \int_0^\infty e^{-x}\mathcal{X}_{[n,\infty)}(x)\ dx = \int_n^\infty e^{-x}dx = e^{-n},$$

en canvi

$$L(\lambda)\delta_n = kSR\int_{(0,\infty)} b(x)e^{-(\lambda+\delta)x}d\delta_n(x) = kSRb(n)e^{-(\lambda+\delta)n},$$

que té límit infinit si $\lambda < -\delta$, i el límit és $kSR \neq 0$ si $\lambda = -\delta$.

□

Proposició 2.6.4 *Suposem que $m - \delta \geq kS(R-1)$ i que F és una funció de distribució per a la qual λ_F està definit. Llavors $\lambda_F < -\delta$.*

Demostració

Sigui F una funció de distribució de $\mathbb{R}^+$ per a la qual està definit el valor λ_F.
Com que $G(\lambda, F)$ és una funció estrictament creixent respecte λ per a una F donada, aleshores λ_F serà menor que $-\delta$ si

$$G(-\delta, F) > 0.$$

Però això és cert ja que

$$\begin{aligned} G(-\delta, F) &= -\delta + m + kS - kSR\int_{(0,\infty)} b(\tau)\, dF(\tau) \\ &> -\delta + m + kS - kSR \geq 0. \end{aligned}$$

□

Proposició 2.6.5 *Si $m - \delta < kS(R-1)$ aleshores existeix alguna funció de distribució F tal que $\lambda_F > -\delta$.*

Demostració

Sigui τ_0 tal que $m + kS < kSRb(\tau_0) + \delta$ (recordi's que $b(\tau)$ tendeix a 1 quan τ tendeix a infinit). Considerem la funció de distribució

$$F(\tau) = \mathcal{X}_{[\tau_0,\infty)}(\tau).$$

Aleshores

$$G(-\delta, F) = -\delta + m + kS - kSRb(\tau_0) < 0,$$

i per tant per a aquesta distribució es té que

$$\lambda_F > -\delta.$$

□

2.6.1 Cas $m - \delta \geq kS(R-1)$

En aquest apartat provarem que la cota de creixement del semigrup solució de (2.4) és negativa per a qualsevol distribució F i que per tant la població de fags s'extingirà. També provarem l'existència (i no la unicitat) d'una funció de distribució que farà òptima aquesta extinció (en el sentit que farà que sigui el més lenta possible).

Proposició 2.6.6 *Si*

$$m - \delta \geq kS(R-1)$$

aleshores per a tota funció de distribució F la cota de creixement ω del corresponent semigrup solució de (2.4) compleix $\omega \leq -\delta$, i per tant la població de fags lliures acabarà extingint-se.

Demostració

Suposem que $\omega > -\delta$. Com que la cota essencial de creixement és $\omega_{ess} \leq -\delta$ per la proposició 2.4.1, tindríem que (utilitzant el teorema 2.4.1) ω és el valor propi dominant i per tant l'única solució de l'equació característica. Però això és una contradicció ja que sota la hipòtesi $m-\delta \geq kS(R-1)$ tota funció de distribució F per a la qual estigui definit el valor propi dominant λ_F es té que $\lambda_F < -\delta$ (vegi's la proposició 2.6.4).

□

Llavors, en aquest cas ($m - \delta \geq kS(R-1)$), si trobem alguna funció de distribució F per a la qual el semigrup solució de (2.4) tingui cota de creixement $\omega = -\delta$, aleshores F farà que el decreixement de fags (en aquest cas es produeix l'extinció d'aquests) sigui el més lent possible.

Provarem que la funció de distribució

$$F(\tau) = \frac{2}{\pi} \arctan \tau$$

fa que la cota de creixement del semigrup solució sigui $\omega = -\delta$, i per tant tindrem provada l'existència d'una funció F que ens dóna l'òptim decreixement de fags (és a dir, que els fags s'extingeixen de la manera més lenta possible).

Lema 2.6.2 *1. Les funcions $f(x) = \dfrac{\pi}{2} - \arctan(1+x)$ i $g(x) = \dfrac{1}{x}$ són infinitèsims equivalents quan x tendeix a infinit.*

2. La funció $h(x) = \dfrac{\ln(\frac{\pi}{2} - \arctan(1+x))}{x}$ *té límit zero quan* x *tendeix a infinit.*

Demostració

1. Aplicant la regla de l'Hôpital tenim que

$$\lim_{x\to\infty} \frac{\dfrac{\pi}{2} - \arctan(1+x)}{\dfrac{1}{x}} = \lim_{x\to\infty} \frac{\dfrac{-1}{1+(1+x)^2}}{\dfrac{-1}{x^2}} = 1.$$

2. Aplicant novament la regla de l'Hôpital (ara a la funció $h(x)$) i fent servir l'apartat anterior tenim que

$$\begin{aligned} \lim_{t\to\infty} \frac{\ln(\frac{\pi}{2} - \arctan(1+x))}{x} &= \lim_{t\to\infty} \frac{1}{\frac{\pi}{2} - \arctan(1+x)} \cdot \frac{-1}{1+(1+x)^2} \\ &= \lim_{t\to\infty} \frac{-x}{1+(1+x)^2} = 0. \end{aligned}$$

□

Teorema 2.6.4 *Suposem que*

$$m - \delta \geq kS(R-1).$$

Sigui $S(t)$ *el semigrup solució del sistema (2.4) corresponent a la funció de distribució*

$$F(\tau) = \frac{2}{\pi} \arctan \tau.$$

Aleshores $S(t)$ *té cota de creixement* $\omega(S) = -\delta$ *i per tant existeix almenys una funció de distribució (aquesta* $F(\tau)$*) que optimitza la desaparició dels fags.*

Demostració

Per trobar la cota de creixement del semigrup $S(t)$ hem de calcular el següent límit:

$$\omega(S) = \lim_{t\to\infty} \frac{\ln ||S(t)||}{t}.$$

Sigui $\begin{pmatrix} v_0(\tau) \\ P_0 \end{pmatrix} \in X$. Aleshores, per (2.4), tenim que

$$\begin{aligned}
\left|\left| S(t) \begin{pmatrix} v_0(\tau) \\ P_0 \end{pmatrix} \right|\right| &\geq e^{-\delta t} \int_t^\infty |v_0(\tau - t)| \frac{\frac{\pi}{2} - \arctan \tau}{\frac{\pi}{2} - \arctan(\tau - t)} d\tau \\
&= e^{-\delta t} \int_0^\infty |v_0(s)| \frac{\frac{\pi}{2} - \arctan(s + t)}{\frac{\pi}{2} - \arctan s} ds \\
&\geq \frac{2}{\pi} e^{-\delta t} \int_0^\infty |v_0(s)| \left(\frac{\pi}{2} - \arctan(s + t) \right) ds.
\end{aligned}$$

i per tant

$$\begin{aligned}
||S(t)|| &\geq \frac{2}{\pi} e^{-\delta t} \int_0^1 \left(\frac{\pi}{2} - \arctan(s + t) \right) ds \\
&\geq \frac{2}{\pi} e^{-\delta t} \left(\frac{\pi}{2} - \arctan(1 + t) \right).
\end{aligned}$$

Aleshores la cota de creixement serà, utilitzant el lema 2.6.2,

$$\begin{aligned}
\omega(S) &= \lim_{t \to \infty} \frac{\ln ||S(t)||}{t} \\
&\geq \lim_{t \to \infty} \frac{\ln \left(\frac{2}{\pi} e^{-\delta t} \left(\frac{\pi}{2} - \arctan(1 + t) \right) \right)}{t} \\
&= \lim_{t \to \infty} \frac{\ln \frac{2}{\pi} - \delta t + \ln \left(\frac{\pi}{2} - \arctan(1 + t) \right)}{t} = -\delta.
\end{aligned}$$

Com que la proposició 2.6.6 diu que si $m - \delta \geq kS(R-1)$ aleshores $\omega(S) \leq -\delta$ podem assegurar que per a aquesta funció de distribució F tenim que

$$\omega(S) = -\delta.$$

□

2.6.2 Cas $m - \delta < kS(R - 1)$

En aquest apartat abordarem el cas que $m - \delta < kS(R - 1)$, per tant si no es diu el contrari es suposarà que es compleix aquesta desigualtat.

Si

$$m - \delta < kS(R - 1)$$

aleshores, per la proposició 2.6.5, existeix alguna funció de distribució F tal que $\lambda_F > -\delta$. Ja havíem vist que el semigrup solució corresponent a qualsevol funció de distribució té cota essencial de creixement $\omega_{ess} \leq -\delta$ (vegi's la proposició 2.4.1), i per tant, utilitzant el teorema 2.4.1, el valor propi dominant λ_F (l'única solució real de l'equació característica) és la cota de creixement del semigrup (que coincideix amb la cota espectral del seu generador).

Per tant en aquest cas, per veure quina funció de distribució F és la que dóna un semigrup amb la cota de creixement més gran, ens podem restringir a trobar aquella F que fa que el valor propi dominant del seu generador (l'única solució de $G(F, \lambda) = 0$) sigui el més gran.

Proposició 2.6.7 *La funció $G(\lambda, F)$, definida sobre $(-\delta, \infty) \times M$, és una funció contínua.*

Demostració

Sigui (λ, F) fixat i considerem una successió (λ_n, F_n) amb límit (λ, F). Volem veure que per a tot $\epsilon > 0$ existeix un n_0 tal que

$$|G(\lambda_n, F_n) - G(\lambda, F)| < \epsilon$$

si $n > n_0$.

$$\begin{aligned} |G(\lambda_n, F_n) - G(\lambda, F)| &= |\lambda_n - \lambda - L(\lambda_n)F_n + L(\lambda)F| \\ &\leq |\lambda_n - \lambda| + |L(\lambda_n)F_n - L(\lambda)F|. \end{aligned}$$

Sabem que existeix un n_1 de manera que si $n > n_1$ podem assegurar que

$$|\lambda_n - \lambda| < \frac{\epsilon}{2}.$$

Pel que fa al segon sumand

$$\begin{aligned} |L(\lambda_n)F_n - L(\lambda)F| &= |L(\lambda_n)F_n - L(\lambda)F_n + L(\lambda)F_n - L(\lambda)F| \\ &\leq |L(\lambda_n)F_n - L(\lambda)F_n| + |L(\lambda)F_n - L(\lambda)F|. \end{aligned}$$

D'una banda,

$$|L(\lambda)F_n - L(\lambda)F| < \frac{\epsilon}{4}$$

si n és més gran que un n_2 per la continuïtat de $L(\lambda)$ (proposició 2.6.3). I l'altre sumand,

$$\begin{aligned}
|L(\lambda_n)F_n - L(\lambda)F_n)| &= \left|kSR\int_{(0,\infty)} b(\tau)e^{-(\lambda_n+\delta)\tau}dF_n(\tau) - kSR\int_{(0,\infty)} b(\tau)e^{-(\lambda+\delta)\tau}dF_n(\tau)\right| \\
&= \left|kSR\int_{(0,\infty)} b(\tau)(e^{-(\lambda_n+\delta)\tau} - e^{-(\lambda+\delta)\tau})dF_n(\tau)\right| \\
&\leq kSR\int_{(0,\infty)} |e^{-(\lambda_n+\delta)\tau} - e^{-(\lambda+\delta)\tau}|dF_n(\tau) \\
&\leq c|\lambda_n - \lambda| < \frac{\epsilon}{4}
\end{aligned}$$

amb c una constant, i sempre que n sigui més gran que un n_3. Hem utilitzat que la funció $f(x) = e^{-x\tau}$ compleix, per x, x' i τ positius, que

$$|f(x) - f(x')| \leq \frac{1}{e\min(x, x')}|x - x'|$$

i que

$$\inf_n(\lambda_n + \delta) > 0.$$

Per tant

$$|G(\lambda_n, F_n) - G(\lambda, F)| < \epsilon$$

si $n > \max(n_1, n_2, n_3)$.

□

Definició 2.6.6 *Per a $\epsilon > 0$, anomenarem M^ϵ al conjunt de funcions de distribució per a les quals està definit el valor λ_F i a més aquest és més gran o igual que $-\delta + \epsilon$, és a dir*

$$M^\epsilon := \{F \in M_1 : G(-\delta + \epsilon, F) \leq 0\}.$$

Existeix un ϵ tal que $M^\epsilon \neq \emptyset$ si i només si $m - \delta < kS(R-1)$ per les proposicions 2.6.4 i 2.6.5. A partir d'ara ϵ serà tal que, sota la hipòtesi esmentada, es té $M^\epsilon \neq \emptyset$.

Lema 2.6.3 *Suposem $m - \delta < kS(R-1)$. Llavors λ_F, definit sobre M^ϵ, és un funcional acotat.*

Demostració

Tenim que, per a tota funció $F \in M^\epsilon$,

$$G(kS(R-1) - m, F) = kSR - L(\lambda)F > 0 = G(\lambda_F, F),$$

del que es dedueix

$$\lambda_F \leq kS(R-1) - m$$

perquè la funció $\lambda \to G(\lambda, F)$ és creixent.

$\square$

Proposició 2.6.8 *1. M^ϵ és un subconjunt tancat del conjunt compacte M, i per tant també és compacte.*

2. λ_F és una funció contínua a M^ϵ.

3. λ_F té un punt de màxim $\widehat{F}$ a M^ϵ.

Demostració

Prenem una successió $\{F_n\} \in M^\epsilon$ que té límit la funció de distribució $F \in M$. Hem de provar que $F \in M^\epsilon$.

Per a cada F_n existeix $\lambda_n (= \lambda_{F_n}) \geq \epsilon$ tal que $G(\lambda_n, F_n) = 0$.

Com que $\{\lambda_n\}$ és una successió acotada (lema 2.6.3), té parcials convergents. Sigui $\{\lambda_{n_k}\}$ una parcial convergent qualsevol amb límit $\widetilde{\lambda} \geq -\delta + \epsilon$. Aleshores, com que la funció $G(\lambda, F)$ és contínua a $(\widetilde{\lambda}, F)$ (proposició 2.6.7) tenim que

$$0 = G(\lambda_{n_k}, F_{n_k}) \to G(\widetilde{\lambda}, F),$$

i per tant $G(\widetilde{\lambda}, F) = 0$ amb $\widetilde{\lambda} \geq -\delta + \epsilon$. Llavors $F \in M_\epsilon$ i $\lambda_F = \widetilde{\lambda}$.

A més com totes les parcials convergents de $\lambda_n = \lambda_{F_n}$ tenen el mateix límit $\widetilde{\lambda} = \lambda_F$, la successió λ_{F_n} tendeix a λ_F, és a dir, la funció $F \to \lambda_F$ és contínua.

Pel teorema de Weierstrass el funcional continu λ_F, definit sobre el compacte no buit M^ϵ, té un màxim dins aquest conjunt que denotarem $\widehat{F}$. Òbviament $\lambda_{\widehat{F}} \geq -\delta + \epsilon$.

$\square$

Vegem que $\widehat{F}$ també és punt de màxim de la funció lineal (convexa) i contínua (per la proposició 2.6.3 perquè $\lambda_{\widehat{F}} > -\delta$) $L(\lambda_{\widehat{F}})$ sobre M:

Proposició 2.6.9 *Sigui $\widehat{F}$ un punt de màxim absolut del funcional λ_F definit sobre M^ϵ, aleshores també és un màxim de la funció lineal contínua $L(\lambda_{\widehat{F}})$ definida sobre M.*

Demostració

Sigui $F \in M^\epsilon$. Com que $\widehat{F}$ és el màxim absolut de λ_F tindrem que $\lambda_F \leq \lambda_{\widehat{F}}$, i com que $G(\lambda, F)$ és una funció creixent respecte de λ,

$$0 = G(\lambda_F, F) = \lambda_F + m + kS - L(\lambda_F)F \leq G(\lambda_{\widehat{F}}, F) = \lambda_{\widehat{F}} + m + kS - L(\lambda_{\widehat{F}})F,$$

és a dir, que

$$G(\lambda_{\widehat{F}}, \widehat{F}) = \lambda_{\widehat{F}} + m + kS - L(\lambda_{\widehat{F}})\widehat{F} = 0 \leq \lambda_{\widehat{F}} + m + kS - L(\lambda_{\widehat{F}})F,$$

i per tant

$$L(\lambda_{\widehat{F}})\widehat{F} \geq L(\lambda_{\widehat{F}})F.$$

Si $F \notin M^\epsilon$ aleshores

$$0 < G(-\delta + \epsilon, F) \leq G(\lambda_{\widehat{F}}, F) = \lambda_{\widehat{F}} + m + kS - L(\lambda_{\widehat{F}})F,$$

perquè $G(\lambda, F)$ és una funció creixent de λ i $\lambda_{\widehat{F}} \geq -\delta + \epsilon$.

És a dir, que, igual com abans,

$$\lambda_{\widehat{F}} + m + kS - L(\lambda_{\widehat{F}})\widehat{F} = 0 < \lambda_{\widehat{F}} + m + kS - L(\lambda_{\widehat{F}})F,$$

i per tant per a tota $F \in M$ tenim que

$$L(\lambda_{\widehat{F}})\widehat{F} \geq L(\lambda_{\widehat{F}})F.$$

□

El següent teorema ens assegura l'existència d'un únic període de latència òptim. A més, aquest període de latència serà decreixent respecte de la quantitat de bacteris S (sempre que la mortalitat dels bacteris infectats δ no superi cert valor), i també respecte de la seva qualitat, que considerarem quantificada, com es fa a [72], pel valor de R (l'augment de la qualitat dels bacteris es tradueix en una taxa d'adsorció més gran dels fags pel fet que la superfície de contacte entre bacteris i fags és més gran -és a dir, en un valor de k més gran- i alhora s'ha comprovat experimentalment -vegi's [1], [35]- que també augmenta el nombre de virions produïts per unitat de temps dins del bacteri, el que implica un valor de R més gran).

Enunciem dos lemes previs:

Lema 2.6.4 *Sigui $f(x)$ una funció estrictament decreixent a $[c, \infty)$, $c > 0$, i amb*

$$\int_c^\infty f(x)\, dx < \infty.$$

Aleshores

$$\lim_{x \to \infty} x f(x) = 0.$$

Demostració

Sigui g la funció inversa de f definida a l'interval $(0, f(c)]$. Aleshores la integral de g a l'interval $(0, f(c))$ és convergent perquè

$$\int_0^{f(c)} g(x)\ dx = cf(c) + \int_c^{\infty} f(x)\ dx < \infty.$$

Llavors, si diem $y := f(x)$,

$$xf(x) = g(y)y \leq \int_0^y g(t)\ dt.$$

Com que $\lim_{y \to 0} \int_0^y g(t)\ dt = 0$ per ser convergent la integral de g a $(0, f(c))$, i x s'acosta a ∞ quan y s'acosta a 0, $\lim_{x \to \infty} xf(x) = 0$ (f és positiva).

□

Lema 2.6.5 *Sigui C un conjunt no buit, convex i compacte i L una funció lineal contínua sobre C. Sigui E_α el conjunt d'elements de C que fan màxima L. Aleshores*

1. *$ext(C) \cap E_\alpha = ext(E_\alpha)$.*
2. *Si $ext(C) \cap E_\alpha = \{x\}$ llavors $E_\alpha = \{x\}$.*

Demostració

1. La inclusió
$$ext(C) \cap E_\alpha \subseteq ext(E_\alpha)$$
està clara ja que si un element $x \in E_\alpha$ no el podem posar com $x = ty + (1-t)z$ amb $t \in (0,1)$ i $y, z \in C$, tampoc el podrem pensar com un element interior d'un segment d'extrems $y, z \in E_\alpha \subset C$, per tant és un element de $ext(E_\alpha)$.

   Pel que fa a l'altra inclusió d'una banda $ext(E_\alpha) \subset E_\alpha$. D'altra banda si $x \in ext(E_\alpha) \setminus ext(C)$ aleshores
$$x = ty + (1-t)z \tag{2.25}$$
amb $y, z \in C$ i o bé $y \notin E_\alpha$ o bé $z \notin E_\alpha$. Aleshores, aplicant la funció lineal L sobre la igualtat (2.25) tenim que
$$\alpha = Lx = tLy + (1-t)Lz < \alpha,$$
i per tant hem de concloure que si $x \in ext(E_\alpha)$ aleshores $x \in ext(C)$.

2. De l'apartat anterior deduïm que

$$\overline{co(ext(C) \cap E_\alpha)} = \overline{co(ext(E_\alpha))},$$

però com que E_α és un conjunt no buit, convex i compacte podem aplicar el teorema de Krein-Milman i per tant

$$\overline{co(ext(E_\alpha))} = E_\alpha.$$

$\square$

Teorema 2.6.5 *Suposem que $b(l)$ és una funció regular (per a $l \geq E$), no negativa, acotada i amb $\lim_{l\to\infty} b(l) = 1$, amb $b(l) = 0$ per a $l \leq E$, $b'(l) > 0$ i $b''(l) < 0$ per a $l > E$. Suposem també que*

$$m - \delta < kS(R-1).$$

Aleshores existeix una única funció de distribució $\widehat{F}$ que fa màxima la cota de creixement del semigrup associat a les solucions del model (2.4). A més $\widehat{F}$ té la forma $\widehat{F}(\tau) = \mathcal{X}_{[\widehat{l},\infty)}(\tau)$ on $\widehat{l}$ és l'única solució de l'equació

$$\frac{b'(l)}{b(l)} - \delta + m = kS\left(Rb(l)e^{-\frac{b'(l)}{b(l)}l} - 1\right),$$

és a dir, el període de latència òptim és $\widehat{l}$ amb probabilitat 1.

A més, el període de latència òptim $\widehat{l}$ és estrictament decreixent respecte de la taxa de producció dels virions R (és a dir, respecte de la qualitat dels bacteris) i d'altra banda, existeix un valor per a la mortalitat dels bacteris infectats $\delta_c > m$ tal que $\widehat{l}$ depèn de manera estrictament decreixent respecte la quantitat de bacteris S si i només si $\delta < \delta_c$.

Demostració

Si $F \in M_1 \setminus M^\epsilon$ llavors o bé λ_F no existeix i la cota de creixement del semigrup és menor o igual que $-\delta$ (teorema 2.4.1 i proposició 2.4.1) o bé $G(-\delta+\epsilon, F) > 0$ i $\lambda_F < -\delta + \epsilon$. Per això la cota de creixement màxima la buscarem per a $F \in M^\epsilon$.

Sabem, sota la condició $m - \delta < kS(R-1)$, per la proposició 2.6.8, que λ_F té un punt de màxim, $\widehat{F}$, sobre M^ϵ. Aquest màxim també ho és de la funció lineal $L(\lambda_{\widehat{F}})$ definida sobre M (veure la proposició 2.6.9). Aplicarem ara tota la teoria citada anteriorment d'anàlisi convexa a l'operador $L(\lambda_{\widehat{F}})$ definit sobre M (convex compacte per la proposició 2.6.1).

Sabem, pel teorema 2.6.2 i la proposició 2.6.2, que existeix una funció de distribució del tipus $F(\tau) = \mathcal{X}_{[\hat{l},\infty)}(\tau)$ que també fa màxima la funció $L(\lambda_{\widehat{F}})$ i, per tant, que es compleix

$$\lambda_{\widehat{F}} + m + kS = L(\lambda_{\widehat{F}})\widehat{F} = L(\lambda_{\widehat{F}})\mathcal{X}_{[\hat{l},\infty)}.$$

Com que el valor propi dominant corresponent a la funció de distribució $\mathcal{X}_{[\hat{l},\infty)}$, que denotarem per $\lambda(\widehat{l})$, és únic, aleshores $\lambda_{\widehat{F}}$ ha de coincidir amb $\lambda(\widehat{l})$. També sabem que $\lambda_{\widehat{F}}$ és el valor màxim que pren la funció λ_F, per tant ha de coincidir amb el valor màxim que s'assoleix per a les funcions del tipus $\mathcal{X}_{[l,\infty)}$, de manera que $\widehat{l}$ ha de ser el màxim de la funció $\lambda(l)$ definida implícitament per

$$\lambda + m + kS = kSRb(l)e^{-(\lambda+\delta)l}. \tag{2.26}$$

Derivem implícitament (2.26), pensant λ com a funció de l:

$$\lambda'(l) = kSRe^{-(\lambda(l)+\delta)l}(b'(l) - b(l)(\lambda'(l)l + \lambda(l) + \delta)).$$

Busquem un valor de l de manera que $\lambda'(l) = 0$:

$$0 = kSRe^{-(\lambda(l)+\delta)l}(b'(l) - b(l)(\lambda(l) + \delta)),$$

és a dir, que

$$\lambda(l) = \frac{b'(l)}{b(l)} - \delta. \tag{2.27}$$

Substituint aquesta expressió de λ a (2.26) obtenim

$$\frac{b'(l)}{b(l)} - \delta + m + kS = kSRb(l)e^{-\frac{b'(l)}{b(l)}l},$$

és a dir,

$$\frac{b'(l)}{b(l)} - \delta + m = kS\left(Rb(l)e^{-\frac{b'(l)}{b(l)}l} - 1\right). \tag{2.28}$$

Vegem que (2.28) té una única solució. Definim les funcions (la part esquerra i la part dreta de (2.28))

$$f(l) := \frac{b'(l)}{b(l)} - \delta + m$$

i

$$g(l) := kS\left(Rb(l)e^{-\frac{b'(l)}{b(l)}l} - 1\right).$$

La funció $f(l)$ és estrictament decreixent per a $l \geq E$:

$$f'(l) = \frac{b''(l)b(l) - b'^2(l)}{b^2(l)} < 0,$$

i a més $\lim_{l\to E^+} f(l) = +\infty$ i $\lim_{l\to+\infty} f(l) = -\delta + m$.

Pel que fa a la funció $g(l)$ és estrictament creixent per a $l \geq E$:

$$g'(l) = kSRle^{-\frac{b'(l)}{b(l)}l}\frac{b'^2(l) - b(l)b''(l)}{b(l)} > 0,$$

el $\lim_{l\to+\infty} g(l) = kS\left(R\exp\left(\lim_{l\to+\infty} -\frac{b'(l)}{b(l)}l\right) - 1\right) = kS(R-1)$ pel lema 2.6.4 i, com que

$$\lim_{l\to E^+} \frac{b'(l)}{b(l)}l = +\infty,$$

el $\lim_{l\to E^+} g(l) = -kS$.

Com que

$$-\delta + m < kS(R-1),$$

podem assegurar l'existència d'un únic valor $\widehat{l} > E$ que compleix (2.28), és a dir, que existeix un únic màxim de λ_F sobre les funcions de distribució del tipus $\mathcal{X}_{[l,\infty)}$. Vegem que aquest és també l'únic màxim de la funció lineal $L(\lambda_{\widehat{F}})$. Utilitzant la monotonia de $L(\lambda)$ respecte λ tenim que, si $l \neq \widehat{l}$,

$$\begin{aligned}
L(\lambda_{\widehat{F}})\mathcal{X}_{[l,\infty)} &< L(\lambda(l))\mathcal{X}_{[l,\infty)} \\
&= \lambda(l) + m + kS < \lambda(\widehat{l}) + m + kS \\
&= \lambda_{\widehat{F}} + m + kS = L(\lambda_{\widehat{F}})\mathcal{X}_{[\widehat{l},\infty)},
\end{aligned}$$

i per tant

$$L(\lambda_{\widehat{F}})\mathcal{X}_{[\widehat{l},\infty)} > L(\lambda_{\widehat{F}})\mathcal{X}_{[l,\infty)}$$

per a tot $l \neq \widehat{l}$.

Com que existeix una única funció de distribució del tipus $F(\tau) = X_{[\widehat{l},\infty)}(\tau)$ que dóna el màxim de la funció $L(\lambda_{\widehat{F}})$, pel lema 2.6.5, podem assegurar que $\widehat{F}(\tau)$ és única i coincideix amb $\mathcal{X}_{[\widehat{l},\infty)}(\tau)$, on $\widehat{l}$ és l'única solució de (2.28).

A més existeix un únic valor de la mortalitat dels bacteris infectats, δ_c, tal que $\widehat{l}$ compleix

$$Rb(\widehat{l})e^{-\frac{b'(\widehat{l})}{b(\widehat{l})}\widehat{l}} = 1,$$

i

$$Rb(\widehat{l})e^{-\frac{b'(\widehat{l})}{b(\widehat{l})}\widehat{l}} > 1 \tag{2.29}$$

si i només si $\delta < \delta_c$. Noti's que aquest valor ha de ser $\delta_c > m$ i que si $\delta = 0$ aleshores la desigualtat (2.29) es compleix sempre.

Per veure que el valor òptim del període de latència $\widehat{l}$ és decreixent respecte la quantitat de bacteris S si $\delta < \delta_c$ derivem implícitament (2.28), pensant $\widehat{l}$ com una funció de S: $\widehat{l} = \widehat{l}(S)$. Aïllant $\widehat{l}'(S)$ obtenim:

$$\widehat{l}'(S) = \frac{k\left(1 - Rb(\widehat{l})e^{-\frac{b'(\widehat{l})}{b(\widehat{l})}\widehat{l}}\right)}{kSR\widehat{l}e^{-\frac{b'(\widehat{l})}{b(\widehat{l})}\widehat{l}}\dfrac{b'^2(\widehat{l}) - b(\widehat{l})b''(\widehat{l})}{b(\widehat{l})} + \dfrac{b'^2(\widehat{l}) - b(\widehat{l})b''(\widehat{l})}{b^2(\widehat{l})}}. \tag{2.30}$$

Com que per a $\delta < \delta_c$ es compleix (2.29),

$$\widehat{l}'(S) < 0.$$

Vegem ara que el valor òptim del període de latència és decreixent també respecte la taxa de producció de nous virus dins del bacteri (R). Derivem implícitament (2.28), pensant ara $\widehat{l}$ com una funció de R: $\widehat{l} = \widehat{l}(R)$. Aïllant $\widehat{l}'(R)$ obtenim:

$$\widehat{l}'(R) = \frac{-kSb(\widehat{l})e^{-\frac{b'(\widehat{l})}{b(\widehat{l})}\widehat{l}}}{kSR\widehat{l}e^{-\frac{b'(\widehat{l})}{b(\widehat{l})}\widehat{l}}\dfrac{b'^2(\widehat{l}) - b(\widehat{l})b''(\widehat{l})}{b(\widehat{l})} + \dfrac{b'^2(\widehat{l}) - b(\widehat{l})b''(\widehat{l})}{b^2(\widehat{l})}}, \tag{2.31}$$

que és evidentment negatiu.

□

Observació 2.6.2 *Dues funcions que estan en les condicions del teorema 2.6.5 i que poden modelitzar el burst size en alguna situació són:*

$$B_1(l) = \frac{R(l-E)}{l-E+1} \qquad l > E,$$

i la utilitzada a [72]:

$$B_2(l) = \frac{r}{D}(1 - e^{-D(l-E)}) \qquad l > E.$$

En el primer cas R és el límit de la funció a l'infinit. Llavors la condició d'existència i unicitat donada pel teorema 2.6.5 és

$$m - \delta < kS(R-1).$$

Pel que fa a la segona funció la condició d'existència i unicitat donada pel teorema és

$$m - \delta < kS\left(\frac{r}{D} - 1\right).$$

2.7 Elasticitat

A [72] es considera el següent model per a la població de fags lliures:

$$P_T = P_0\,(g(t))^{\frac{T}{\frac{1}{kS}+h+t}}, \tag{2.32}$$

amb $g(t)$ el burst size i t el temps de latència comptat a partir de la primera observació de virions dins el bacteri, és a dir, a partir del període d'eclipsi (noti's que es considera constant, és a dir, que tots els bacteris lisen al cap de t unitats de temps després de ser infectats per un fag). El període d'eclipsi (també constant) ve representat per h. k i S són, respectivament, la taxa d'adsorció dels fags per part dels bacteris i la quantitat (constant) de bacteris lliures d'infecció. T és el temps que ha passat des de la primera infecció d'un bacteri i P_T és la quantitat de fags lliures en aquest moment. P_0 és la quantitat de fags lliures a l'instant $T = 0$. El sentit que té el temps $\frac{1}{kS}$ és, en mitjana, el que tarda un fag des del moment que és alliberat per efecte d'una lisi a infectar un bacteri.

Cal observar que en aquest model es considera que tots els fags lliures infecten algun bacteri al mateix moment i per tant que al cap de $h+t$ unitats de temps tots aquests bacteris lisen. Això es considera igualment per a les següents generacions. Si bé això és cert si pensem que de mitjana serà així, a la llarga P_T farà referència a la quantitat de fags lliures de la generació número T i no a la quantitat de fags lliures en aquell moment. Aquesta és la principal diferència entre aquest model i el nostre.

Les propietats que es proposen per a la funció $g(t)$ són les mateixes que hem descrit en el nostre model sobre la funció $b(l)$. De fet a [72] s'acaba prenent, com hem comentat abans,

$$g(t) = \frac{cm_0}{D}(1 - e^{-Dt}).$$

c, m_0 i D són constants que es prenen convenientment i que en la nostra notació posaríem com

$$R = \frac{cm_0}{D}.$$

Fent servir funcions exponencials, (2.32) es pot escriure

$$P_T = P_0 \exp\left(\frac{\ln g(t)}{\frac{1}{kS} + h + t} T\right) := P_0 e^{\lambda_t T}. \tag{2.33}$$

En l'article [72] s'estudia a partir d'aquest model el període de latència òptim, és a dir, aquell valor de t que fa que

$$\lambda_t = \frac{\ln g(t)}{\frac{1}{kS} + h + t} \tag{2.34}$$

sigui màxim. Això es fa igualant la derivada de λ_t a zero. Cal comentar que equival a preguntar-se quin és el valor de t que fa que el paràmetre malthusià de (2.33) sigui el més gran possible. L'equació que surt no es pot resoldre analíticament, però es fan simulacions numèriques fixant valors dels diferents paràmetres i es comprova que el període de latència òptim és decreixent respecte de la quantitat S i de la qualitat dels bacteris (mesurada per la constant m_0 o, equivalentment, per R). En aquest model no es detecta, com veurem més endavant, la possibilitat que en algunes ocasions el període de latència òptim sigui creixent respecte de la quantitat de bacteris lliures S ja que s'ha considerat d'entrada que la mortalitat dels bacteris infectats és nul·la (és a dir, $\delta = 0$).

Per poder comparar bé els dos models, i per simplificar, prendrem $\delta = m = 0$ i $E = h = 0$ en el nostre. Així $t = l$ i $g(l)$ serà igual a $Rb(l)$. Ara (2.34) s'escriu

$$\lambda(l) = \frac{\ln Rb(l)}{\frac{1}{kS} + l},$$

d'on surt que λ és màxim si

$$\lambda(l) = \frac{b'(l)}{b(l)}$$

igual que en el nostre model (si $\delta = 0$). És a dir, que el valor de l que fa màxim $\lambda(l)$ ha de complir

$$\frac{b'(l)}{b(l)} = \frac{\ln Rb(l)}{\frac{1}{kS} + l}. \tag{2.35}$$

Si derivem (2.35) implícitament respecte S (suposant l una funció de S) per estudiar la monotonia de l respecte aquest paràmetre obtenim:

$$l'(S) = \frac{1}{S} \cdot \frac{b(l)b'(l)}{b''(l)b(l) - b'^2(l)} \cdot \frac{1}{1 + kSl}, \tag{2.36}$$

i si derivem respecte R tenim que

$$l'(R) = \frac{1}{R} \cdot \frac{b^2(l)}{b''(l)b(l) - b'^2(l)} \cdot \frac{1}{\frac{1}{kS} + l}. \tag{2.37}$$

Les dues derivades són negatives i per tant l resulta ser decreixent respecte S i respecte R. En el nostre model surt molt semblant. Utilitzant les expressions (2.30) i (2.31), juntament amb (2.28) fent $\delta = m = 0$, obtenim que

$$l'(S) = \frac{1}{S} \cdot \frac{b(l)b'(l)}{b''(l)b(l) - b'^2(l)} \cdot \frac{1}{1 + \left(kS + \frac{b'(l)}{b(l)}\right) l}, \tag{2.38}$$

i

$$l'(R) = \frac{1}{R} \cdot \frac{b^2(l)}{b''(l)b(l) - b'^2(l)} \cdot \frac{1}{\frac{1}{kS + \frac{b'(l)}{b(l)}} + l}, \tag{2.39}$$

que, com que hem considerat $\delta = 0$, surten les dues negatives.

A [72] també es fa un estudi de l'elasticitat del període de latència òptim respecte S i respect R per veure la influència relativa d'aquests dos factors de canvi.

Definició 2.7.1 *Sigui $y = f(x)$. L'elasticitat de y respecte de x es defineix com un quocient de variacions percentuals:*

$$e_{y,x} := \frac{d \ln y}{d \ln x},$$

que coincideix amb

$$e_{y,x} = \frac{dy}{dx} \cdot \frac{x}{y}.$$

L'elasticitat no té unitats de mesura i no es veu efectada per canvis d'escala de les variables.

A [72] es calcula la ratio dels coeficients d'elasticitat del període de latència òptim respecte R i S:

$$r_w = \frac{e_{l,R}}{e_{l,S}},$$

que resulta, utilitzant (2.35), (2.36) i (2.37),

$$r_w = \frac{Rl'(R)}{Sl'(S)} = \frac{b(l)}{b'(l)} \cdot \frac{1+kSl}{\frac{1}{kS}+l} = \frac{b(l)}{b'(l)} \cdot kS = \frac{1+kSl}{\ln Rb(l)}.$$

Es comprova numèricament que si la densitat de bacteris S és baixa (de l'ordre de $5 \cdot 10^5$ a 10^7 individus) aleshores $r_w < 1$ i per tant es conclou que per a aquestes densitats té una incidència més gran sobre el període de latència òptim la quantitat davant de la qualitat dels bacteris (si la quantitat i la qualitat dels bacteris varien en la mateixa proporció aleshores el període de latència òptim experimenta un increment més gran respecte de la quantitat dels bacteris).

Si la densitat del bacteris és gran (l'estudi es fa per a valors de $5 \cdot 10^7$ a 10^9 individus) aleshores $r_w > 1$ i per tant influeix més la qualitat que la quantitat.

En canvi en el nostre model passa una cosa diferent. La ratio dels coeficients d'elasticitat sempre surt més gran que 1. Utilitzant (2.38) i (2.39) tenim que

$$\begin{aligned} r &= \frac{Rl'(R)}{Sl'(S)} = \frac{b(l)}{b'(l)} \cdot \frac{1+\left(kS+\frac{b'(l)}{b(l)}\right)l}{\frac{1}{kS+\frac{b'(l)}{b(l)}}+l} \\ &= \left(kS+\frac{b'(l)}{b(l)}\right) \cdot \frac{b(l)}{b'(l)} = 1 + kS \cdot \frac{b(l)}{b'(l)} > 1. \end{aligned}$$

Llavors hem de concloure que sobre el període de latència òptim sempre influirà més la qualitat que la quantitat dels bacteris lliures d'infecció.

2.8 Un cas particular per al burst size

Tot i que és lògic biològicament pensar que el burst size $B(l)$ sigui una funció acotada (l'espai disponible per a la replicació dels fags és l'interior del bacteri), en molts articles que fan referència a aquest tema (vegi's [1], [2], [63] i [73], per exemple) es pren

$$B(l) = \begin{cases} 0 & l \leq E \\ R(l-E) & l > E, \end{cases}$$

on E és el període d'eclipsi.

Aquesta funció no és acotada, però pot modelitzar el burst size força bé com a mínim per al rang de valors de l experimentalment observats.

Per fer-ho més realista prendrem la funció (acotada)

$$B(l) = \begin{cases} 0 & l \leq E \\ R(l-E) & E < l < L \\ \widetilde{R} & l \geq L, \end{cases} \tag{2.40}$$

on $\widetilde{R} = R(L-E)$. Això equival a pensar que l'aparició de nous virions a partir del període d'eclipsi E és lineal (amb velocitat R) fins arribar a la saturació (a partir del moment L ja no se'n generen de nous).

Fixem-nos que la funció $B(l)$ definida a (2.40) no compleix algunes de les hipòtesis fetes fins ara del burst size: no és diferenciable arreu, la derivada no és estrictament positiva ni la segona derivada és negativa. Tot i així podrem enunciar un teorema semblant al teorema 2.6.5, és a dir, que sota certes hipòtesis existirà una única funció de distribució (del tipus Heaviside) que farà òptim el creixement de fags. Provarem també, encara que la funció $B(l)$ no compleixi les condicions abans esmentades sobre les seves derivades, que aquest període de latència és decreixent respecte la quantitat de bacteris lliures S si la mortalitat dels bacteris infectats δ és menor, igual que abans, que un cert valor δ_c. També provarem que és decreixent respecte de la qualitat dels bacteris (és a dir, decreixent respecte el paràmetre R).

Teorema 2.8.1 *Sigui $B(l)$ la funció definida a (2.40). Suposem també que*

$$\frac{1}{L-E} + m - \delta < kS\left(\widetilde{R}e^{-\frac{L}{L-E}} - 1\right).$$

Aleshores existeix una única funció de distribució $\widehat{F}$ que fa màxima la cota de creixement del semigrup associat a les solucions del model (2.4). A més $\widehat{F}$ té la forma $\widehat{F}(\tau) = \mathcal{X}_{[\widehat{l},\infty)}(\tau)$ on $E < \widehat{l} < L$ és l'única solució de (2.28).

A més existeix un valor per a la mortalitat de bacteris infectats, δ_c, de manera que el període de latència òptim $\widehat{l}$ depèn de manera decreixent de S (respecte de la quantitat de bacteris) si i només si $\delta < \delta_c$. Aquest període de latència òptim també és decreixent respecte de R (respecte de la qualitat dels bacteris).

Demostració

Provarem l'existència d'una única funció de distribució del tipus $\mathcal{X}_{[l,\infty)}(\tau)$ que fa màxim el valor de la funció λ_F i per tant, pel mateix raonament que al teorema 2.6.5, aquesta serà l'única funció de distribució on es prendrà aquest màxim.

Amb aquesta expressió de $B(l)$, (2.28) s'escriu (per a $E < l < L$)

$$\frac{1}{l-E} - \delta + m = kS\left(R(l-E)e^{-\frac{l}{l-E}} - 1\right). \tag{2.41}$$

La part esquerra, $f(l)$, per a $l > E$, és una funció estrictament decreixent, amb $\lim_{l\to E^+} f(l) = +\infty$ i $\lim_{l\to L^-} f(l) = \dfrac{1}{L-E} - \delta + m$.

I la part dreta, $g(l)$, per a $E < l < L$, és una funció estrictament creixent:

$$g'(l) = kSRe^{-\frac{l}{l-E}}\frac{l}{l-E} > 0,$$

el $\lim_{l\to E^+} g(l) = -kS$ i el $\lim_{l\to L^-} g(l) = kS\left(\widetilde{R}e^{-\frac{L}{L-E}} - 1\right)$.

Per tant, com que

$$\frac{1}{L-E} + m - \delta < kS\left(\widetilde{R}e^{-\frac{L}{L-E}} - 1\right),$$

podem assegurar que existeix un únic valor $E < \widehat{l} < L$ que compleix (2.41).

A més existeix un únic valor δ_c per a la mortalitat dels bacteris infectats tal que $\widehat{l}$ compleix

$$R(\widehat{l}-E)e^{-\frac{\widehat{l}}{\widehat{l}-E}} = 1,$$

i

$$R(\widehat{l}-E)e^{-\frac{\widehat{l}}{\widehat{l}-E}} > 1 \tag{2.42}$$

si i només si $\delta < \delta_c$.

Vegem que el període de latència és decreixent respecte de la quantitat de bacteris lliures d'infecció (S) si $\delta < \delta_c$. Derivant implícitament respecte S (2.41) i pensant $\widehat{l} = \widehat{l}(S)$, obtenim que

$$\widehat{l}'(S) = \frac{k\left(1 - R(\widehat{l}-E)e^{-\frac{\widehat{l}}{\widehat{l}-E}}\right)}{kSRe^{-\frac{\widehat{l}}{\widehat{l}-E}}\dfrac{\widehat{l}}{\widehat{l}-E} + \dfrac{1}{(\widehat{l}-E)^2}}.$$

Com que per a $\delta < \delta_c$ es compleix (2.42),

$$\widehat{l}'(S) < 0.$$

Vegem ara que el període de latència és decreixent respecte de R, és a dir, respecte de la qualitat dels bacteris. Derivant implícitament respecte R (2.41) i pensant $\widehat{l} = \widehat{l}(R)$ obtenim que

$$\widehat{l}'(R) = \frac{-kS(\widehat{l} - E)e^{-\frac{\widehat{l}}{\widehat{l}-E}}}{kSRe^{-\frac{\widehat{l}}{\widehat{l}-E}}\dfrac{\widehat{l}}{\widehat{l} - E} + \dfrac{1}{(\widehat{l} - E)^2}},$$

que és obviament negatiu.

$\square$

Un cas particular, en el qual es pot calcular explícitament el període de latència òptim, es presenta si negligim el període d'eclipsi ($E = 0$), i pensem el burst size de la forma

$$B(l) = \begin{cases} Rl & 0 \leq l < L \\ RL & l \geq L. \end{cases}$$

La condició que garantirà que el període de latència òptim $\widehat{l}$ sigui menor que L és ara:

$$\frac{1}{L} + m - \delta < kS\left(\frac{RL}{e} - 1\right).$$

En aquestes condicions l'equació (2.28) (o la (2.41) amb $E = 0$) queda

$$\frac{1}{l} - \delta + m = kS\left(\frac{R}{e}l - 1\right), \tag{2.43}$$

que té com a única solució positiva

$$\widehat{l} = \frac{-\delta + m + kS + \sqrt{(-\delta + m + kS)^2 + 4kSRe^{-1}}}{2kSRe^{-1}}, \tag{2.44}$$

i el valor propi corresponent a aquest valor és, per (2.27),

$$\lambda = \frac{-(-\delta + m + kS) + \sqrt{(-\delta + m + kS)^2 + 4kSRe^{-1}}}{2} - \delta.$$

En aquest cas podem calcular també explícitament el valor δ_c per al qual, si $\delta < \delta_c$, $\widehat{l}$ és decreixent respecte S: la part dreta de l'equació (2.43) s'anul·la per al valor de $l = \frac{e}{R}$, llavors

$$\delta_c = m + \frac{R}{e}.$$

Llavors $\widehat{l}$ és decreixent respecte S si i només si $\delta < m + \frac{R}{e}$. Si δ està per sobre d'aquest valor aleshores $\widehat{l}$ és creixent amb S i el cas particular $\delta = m + \frac{R}{e}$ dóna lloc a un període de latència independent de S.

A més també es pot veure que el període de latència òptim és menor si augmenta la qualitat dels bacteris derivant implícitament l'expressió (2.43) respecte de R i pensant $\widehat{l}$ en funció d'aquest paràmetre. Queda:

$$\widehat{l}'(R) = \frac{-\frac{kS}{e}\widehat{l}}{\frac{1}{\widehat{l}^2} + \frac{kSR}{e}},$$

que és obviament negatiu.

2.9 El model no lineal. Dinàmica adaptativa.

2.9.1 Descripció del model no lineal

Pensem ara que el nombre de bacteris no és constant, que aquesta població varia al llarg del temps. El fet de pensar la quantitat de bacteris lliures d'infecció constant venia donat per l'interès que teníem d'estudiar el període de latència òptim en les mateixes condicions que es feia en tots els articles citats anteriorment. En els experiments que s'hi fan es manté constant la quantitat de bacteris de manera artificial, però si no s'hi intervé és clar que aquesta població variarà.

Pel que fa a l'equació per als bacteris infectats $v(\tau, t)$ no varia pràctiment en res, només que en lloc de posar S a la primera part de l'equació ara haurem de substituir-ho per $S(t - \tau)$:

$$v(\tau,t) = \begin{cases} kS(t-\tau)P(t-\tau)(1-F(\tau))e^{-\delta\tau} & \tau < t \\ \\ v_0(\tau - t)\dfrac{1-F(\tau)}{1-F(\tau-t)}e^{-\delta t} & \tau > t. \end{cases} \tag{2.45}$$

L'equació per als fags lliures vindrà donada per:

$$P'(t) = -mP(t) - kS(t)P(t) + L(t),$$

on, igual que abans,

$$L(t) = \int_{(0,l]} Rb(\tau)\frac{v(\tau,t)}{1-F(\tau)}dF(\tau). \tag{2.46}$$

Pensarem que els bacteris lliures d'infecció tenen una taxa de creixement constant $\alpha > 0$ en absència de fags, i que la població es manté acotada de manera natural per manca de recursos (això es modelitzarà utilitzant l'equació logística). En presència de fags la població experimentarà un decreixement proporcional al producte $S(t)P(t)$, amb constant de proporcionalitat igual a k (la taxa d'adsorció dels fags). Si $\beta > 0$ és la constant que té a veure amb la càrrega màxima que pot suportar la població en absència de fags, l'equació queda:

$$S'(t) = (\alpha - \beta S(t) - kP(t))S(t). \tag{2.47}$$

Es poden trobar molts treballs que fan referència a models de poblacions de bacteris i fags on es fan aquestes mateixes consideracions sobre la dinàmica dels bacteris no infectats i, per tant, on s'estudia la mateixa equació (2.47). Alguns d'aquests models són el donat per Campbell (1961) a [19], el donat per Bremermann (1983) a [6] i, més recentment, el donat per Kuang (2005) a [32]. També aquest últim autor, a [5] (2001), considera una variant de l'equació (2.47) suposant que els bacteris infectats també competeixen pels recursos amb els bacteris lliures d'infecció.

En tots aquests treballs es suposa que tots els bacteris infectats lisen al cap d'un temps fixat (és a dir, es pren la funció de distribució $F(\tau)$ del nostre model com $F(\tau) = \mathcal{X}_{[T,\infty)}(\tau)$, on T és el període de latència).

El sistema (no lineal) que incorpora la dinàmica dels bacteris no infectats s'escriu, doncs,

$$\left\{\begin{array}{l} v(\tau,t)=\left\{\begin{array}{ll} kS(t-\tau)P(t-\tau)(1-F(\tau))e^{-\delta\tau} & \tau<t \\ \\ v_0(\tau-t)\dfrac{1-F(\tau)}{1-F(\tau-t)}e^{-\delta t} & \tau>t \end{array}\right. \\ \\ P'(t)=-mP(t)-kS(t)P(t)+L(t) \\ \\ S'(t)=(\alpha-\beta S(t)-kP(t))S(t), \end{array}\right. \tag{2.48}$$

amb $L(t)$ donat per (2.46).

2.9.2 Existència de solucions

Veurem ara l'existència (local) de solucions del model (2.48). Posant l'expressió (2.45) de $v(\tau,t)$ a (2.46) obtenim:

$$\begin{aligned} L(t) &= Rk\int_{(0,t]} b(\tau)S(t-\tau)P(t-\tau)e^{-\delta\tau}dF(\tau) \\ &+ Re^{-\delta t}\int_{(t,l]}\frac{b(\tau)v_0(\tau-t)}{1-F(\tau-t)}dF(\tau), \end{aligned}$$

i amb aquesta expressió de $L(t)$ el sistema (2.48) s'escriu

$$\left\{\begin{array}{l} P'(t)=(-m-kS(t))P(t)+Rk\displaystyle\int_{(0,t]} b(\tau)S(t-\tau)P(t-\tau)e^{-\delta\tau}dF(\tau) \\ \qquad\qquad\qquad\qquad\qquad +Re^{-\delta t}\displaystyle\int_{(t,l]}\frac{b(\tau)v_0(\tau-t)}{1-F(\tau-t)}dF(\tau) \\ \\ S'(t)=(\alpha-\beta S(t)-kP(t))S(t). \end{array}\right.$$

Intregrant les dues equacions obtenim:

$$
\begin{cases}
P(t) = P_0 + \displaystyle\int_0^t (-m - kS(s))P(s)ds \\
\qquad\qquad +Rk \displaystyle\int_0^t \int_{(0,s]} b(\tau)S(s-\tau)P(s-\tau)e^{-\delta\tau}dF(\tau)ds \qquad (\clubsuit) \\
\qquad\qquad +R \displaystyle\int_0^t e^{-\delta s} \int_{(s,l]} \frac{b(\tau)v_0(\tau-s)}{1-F(\tau-s)}dF(\tau)ds \\
\\
S(t) = S_0 + \displaystyle\int_0^t (\alpha - \beta S(s) - kP(s))S(s)ds.
\end{cases}
\tag{2.49}
$$

Així el problema de provar l'existència i unicitat de solucions del sistema (2.48) queda reduït a un problema de punt fix.

Considerem l'espai $Y := \mathcal{C}((0,T),\mathbb{R}) \times \mathcal{C}((0,T),\mathbb{R})$ i B_r la bola de Y de radi r centrada a (P_0, S_0). La idea és fer el mateix que al teorema de Picard per a equacions diferencials ordinàries. Fixem-nos que l'únic terme de la dreta de (2.49) que fa que aquest problema de punt fix no provingui d'un sistema d'equacions diferencials ordinàries és ($\clubsuit$), pel que ens restringirem a considerar l'operador donat per aquest sumand:

$$
D\begin{pmatrix} P \\ S \end{pmatrix} := \begin{pmatrix} P_0 + \displaystyle\int_0^t \int_{(0,s]} b(\tau)S(s-\tau)P(s-\tau)e^{-\delta\tau}dF(\tau)ds \\ S_0 + \displaystyle\int_0^t (\alpha - \beta S(s) - kP(s))S(s)ds \end{pmatrix},
$$

i provarem que, si T és prou petit, $D(B_r) \subset B_r$ i que D és una contracció. Prendrem únicament la primera component D_1 de l'operador D ja que per a la segona repetiríem el que es fa al teorema de Picard.

Teorema 2.9.1 *Donada una condició inicial* $(P_0, S_0) \in Y$ *el sistema (2.48) admet una única solució definida a* $(0, t_{max})$.

Demostració

Vegem primer que $D(B_r) \subset B_r$ si T és prou petit. Siguin $P(t)$ i $S(t)$ dues funcions de $B_r \subset Y$. Com hem comentat abans provant-ho per a la primera component de D serà suficient. Hem de veure que, si T és prou petit, $\left\| D_1 \begin{pmatrix} P \\ S \end{pmatrix} - P_0 \right\|_\infty \leq \frac{r}{2}$:

$$\begin{aligned}\left|D_1\begin{pmatrix}P\\S\end{pmatrix}-P_0\right| &\leq \int_0^t\int_{(0,s]} b(\tau)e^{-\delta\tau}|S(s-\tau)||P(s-\tau)|dF(\tau)ds\\ &\leq ||S||_\infty||P||_\infty\int_0^t\int_{(0,s]}dF(\tau)ds\\ &\leq (r+P_0)(r+S_0)t,\end{aligned}$$

i per tant

$$\left|\left|D_1\begin{pmatrix}P\\S\end{pmatrix}-P_0\right|\right|_\infty \leq (r+P_0)(r+S_0)T\leq\frac{r}{2}$$

si T és prou petit.

Vegem ara que és una contracció (també únicament la primera component D_1 de D). Si diem $\varphi(\tau):=b(\tau)e^{-\delta\tau}$ tenim que

$$\begin{aligned}\left|D_1\begin{pmatrix}P_1\\S_1\end{pmatrix}-D_1\begin{pmatrix}P_2\\S_2\end{pmatrix}\right| &\leq \int_0^t\int_{(0,s]}\varphi(s-\sigma)|S_1(\sigma)P_1(\sigma)-S_2(\sigma)P_2(\sigma)|dF(s-\sigma)ds\\ &\leq \int_0^t\int_{(0,s]}\varphi(s-\sigma)|S_1(\sigma)P_1(\sigma)-S_1(\sigma)P_2(\sigma)|dF(s-\sigma)ds\\ &+ \int_0^t\int_{(0,s]}\varphi(s-\sigma)|S_1(\sigma)P_2(\sigma)-S_2(\sigma)P_2(\sigma)|dF(s-\sigma)ds\\ &\leq ||S_1||_\infty||P_1-P_2||_\infty t+||P_2||_\infty||S_1-S_2||_\infty t\\ &\leq \max\{r+P_0,r+S_0\}t(||P_1-P_2||_\infty+||S_1-S_2||_\infty)\\ &= \max\{r+P_0,r+S_0\}t\left|\left|\begin{pmatrix}P_1\\S_1\end{pmatrix}-\begin{pmatrix}P_2\\S_2\end{pmatrix}\right|\right|_Y.\end{aligned}$$

Aleshores

$$\left|\left|D_1\begin{pmatrix}P_1\\S_1\end{pmatrix}-D_1\begin{pmatrix}P_2\\S_2\end{pmatrix}\right|\right|_\infty\leq\max\{r+P_0,r+S_0\}T\left|\left|\begin{pmatrix}P_1\\S_1\end{pmatrix}-\begin{pmatrix}P_2\\S_2\end{pmatrix}\right|\right|_Y,$$

i per tant, si T és prou petit, $\max\{r+P_0,r+S_0\}T$ és tan petit com vulguem.

$\square$

2.9.3 Solucions estacionàries

En aquest apartat veurem l'existència de solucions estacionàries (amb sentit físic, és a dir, no negatives) del sistema (2.48). Hi ha dues solucions corresponents a l'absència de fags: si $P(t) \equiv 0$, aleshores $L(t) \equiv 0$ i per tant $v(\tau, t) \equiv 0$ i llavors $S(t)$ pot ser idènticament 0 o bé $S(t) \equiv \dfrac{\alpha}{\beta}$. El següent teorema dóna l'existència d'una altra solució estacionària:

Teorema 2.9.2 *Suposem que*

$$R\mathrm{E}_F\left[b(T)e^{-\delta T}\right] - 1 > \frac{\beta m}{\alpha k}, \tag{2.50}$$

on $\mathrm{E}_F\left[b(T)e^{-\delta T}\right]$ *és l'esperança de la variable aleatòria* $b(T)e^{-\delta T}$ *respecte de la funció de distribució* $F(\tau)$*, és a dir,*

$$\mathrm{E}_F\left[b(T)e^{-\delta T}\right] := \int_{(0,l]} b(\tau)e^{-\delta\tau} dF(\tau).$$

Llavors a part de les dues solucions estacionàries $(P = 0; v = 0; S = 0)$ *i* $(P = 0; v = 0; S = \frac{\alpha}{\beta})$ *el sistema (2.48) en té una altra (no negativa) que ve donada per:*

$$\begin{cases} \widehat{P} = \dfrac{\alpha}{k} - \dfrac{\beta m}{k^2(R\mathrm{E}_F\left[b(T)e^{-\delta T}\right] - 1)} \\ \\ \widehat{v}(\tau) = k\widehat{S}\widehat{P}(1 - F(\tau))e^{-\delta\tau} \\ \\ \widehat{S} = \dfrac{m}{k(R\mathrm{E}_F\left[b(T)e^{-\delta T}\right] - 1)}. \end{cases}$$

Demostració

Si $\widehat{S}$ i $\widehat{P}$ són els valors (constants) de l'estat estacionari, llavors $\widehat{v}(\tau)$ serà:

$$\widehat{v}(\tau) = \begin{cases} k\widehat{S}\widehat{P}(1 - F(\tau))e^{-\delta\tau} & \tau < t \\ \\ \widehat{v}(\tau - t)\dfrac{1 - F(\tau)}{1 - F(\tau - t)}e^{-\delta t} & \tau > t. \end{cases}$$

Però, si $t < \tau < 2t$ aleshores, com que $\tau - t < t$,

$$\widehat{v}(\tau) = \widehat{v}(\tau - t)\frac{1 - F(\tau)}{1 - F(\tau - t)}e^{-\delta t} = k\widehat{S}\widehat{P}(1 - F(\tau))e^{-\delta\tau}.$$

El mateix podem fer, per recurrència, per a tot valor de τ i per tant

$$\widehat{v}(\tau) = k\widehat{S}\widehat{P}(1 - F(\tau))e^{-\delta\tau}$$

per a tot τ.

Amb aquesta expressió de $\widehat{v}(\tau)$, L (que no depèn de t) s'expressarà:

$$L = \int_{(0,l]} R \frac{b(\tau)}{1-F(\tau)} k\widehat{S}\widehat{P}(1-F(\tau))e^{-\delta\tau} dF(\tau) = Rk\widehat{S}\widehat{P}\mathrm{E}_F\left[b(T)e^{-\delta T}\right].$$

Si substituim aquesta expressió a $(2.48)_2$ i fent $P'(t) = 0$ obtenim que

$$0 = -m\widehat{P} - k\widehat{S}\widehat{P} + Rk\widehat{S}\widehat{P}\mathrm{E}_F\left[b(T)e^{-\delta T}\right].$$

Eliminant $\widehat{P} \neq 0$ i aïllant $\widehat{S}$ tenim que

$$\widehat{S} = \frac{m}{k(R\mathrm{E}_F\left[b(T)e^{-\delta T}\right] - 1)}.$$

Finalment, aïllant $\widehat{P}$ de l'equació

$$\alpha - \beta\widehat{S} - k\widehat{P} = 0$$

obtenim

$$\widehat{P} = \frac{\alpha - \beta\widehat{S}}{k},$$

i per tant,

$$\widehat{P} = \frac{\alpha}{k} - \frac{\beta m}{k^2(R\mathrm{E}_F\left[b(T)e^{-\delta T}\right] - 1)},$$

que és no negativa per (2.50).

□

2.9.4 Estratègia evolutivament estable

En aquest apartat estudiarem la dinàmica adaptativa del sistema (2.48) prenent com a variable evolutiva la funció de distribució $F(\tau)$. Noti's que aquesta variable pren valors en un conjunt infinito-dimensinal. Ens preguntem per l'existència d'un òptim d'aquesta variable, en el sentit que si tenim una població (en equilibri ecològic) que hagi adoptat aquest valor (també s'anomena estratègia) no pot ser envaïda per cap altra població petita amb una estratègia diferent (amb una funció de distribució diferent). Aquest òptim s'anomena *estratègia evolutivament estable (ESS).*

Suposarem que la població es troba en l'equilibri no trivial (el donat pel teorema 2.9.2) corresponent a una funció de distribució $F_r(\tau)$ (l'estratègia resident), que suposarem asimptòticament estable. Com és habitual en el context de la dinàmica adaptativa (vegi's en particular el capítol 1), introduirem en aquesta població una quantitat d'individus (fags) prou petita per poder suposar que l'ambient no es modifica (continuem estant en equilibri ecològic) i amb una funció de distribució $F_i(\tau)$ (l'estratègia invasora) diferent de $F_r(\tau)$.

Definició 2.9.1 *$F_r(\tau)$ és una ESS per a la dinàmica adaptativa del sistema (2.48) si qualsevol invasió per part d'una població (amb una quantitat d'individus prou petita perquè puguem considerar que no es modifica l'ambient) amb una estratègia invasora $F_i(\tau)$ diferent de $F_r(\tau)$ s'acaba extingint, és a dir, que la cota de creixement del semigrup lineal corresponent a la dinàmica de la població invasora és negativa. Això implica que si la població adopta l'estratègia $F_r(\tau)$ aquesta no pot ser envaïda per cap altra població petita amb una estratègia diferent.*

Lema 2.9.1 *El valor $\widehat{S}$ donat per l'equilibri del teorema 2.9.2 compleix la condició*

$$m - \delta < k\widehat{S}(R-1).$$

Demostració

$$k\widehat{S}(R-1) = k\frac{m}{k(R\mathrm{E}_F\left[b(T)e^{-\delta T}\right] - 1)}(R-1) \geq m,$$

i per tant, si $\delta > 0$,

$$m - \delta < k\widehat{S}(R-1).$$

□

Teorema 2.9.3 *Suposem que ens trobem en l'equilibri del teorema 2.9.2 corresponent a una estratègia $F_r(\tau)$ i que aquest és asimptòticament estable. Suposem que introduïm en aquest equilibri ecològic una quantitat prou petita de fags (de manera que podem pensar que es manté l'ambient) amb una estratègia $F_i(\tau)$ diferent de $F_r(\tau)$. Aleshores existeix una única funció de distribució $F_r(\tau)$ per a la qual qualsevol població invasora s'acaba extingint, és a dir, que $F_r(\tau)$ és una ESS. A més aquesta funció de distribució és una translació de la funció de Heaviside.*

Demostració

Sigui $P_i(t)$ la quantitat de fags lliures en el moment t que tenen estratègia $F_i(\tau)$ (els invasors), i $v_i(\tau, t)$ la densitat a temps t de bacteris infectats per aquests fags $\tau \in (0, l)$ unitats de temps abans de t.

Com que estem suposant que l'ambient no varia pel fet que la quantitat de fags invasors és prou petita, la quantitat de bacteris lliures S es manté constant i igual a $\widehat{S}$ (l'equilibri).

Llavors la dinàmica d'aquests fags invasors ve regulada pel següent sistema lineal:

$$\begin{cases} v_i(\tau,t) = \begin{cases} k\widehat{S}P_i(t-\tau)(1-F_i(\tau))e^{-\delta\tau} & \tau < t \\ \\ v_{i0}(\tau - t)\dfrac{1-F_i(\tau)}{1-F_i(\tau-t)}e^{-\delta t} & \tau > t \end{cases} \\ \\ P_i(t) = P_{i0}e^{-(m+k\widehat{S})t} + \displaystyle\int_0^t L(s)e^{-(m+k\widehat{S})(t-s)}ds, \end{cases} \tag{2.51}$$

on P_{i0} i $v_{i0}(\tau)$ són la condició inicial i

$$L(t) = \int_{(0,l]} b(\tau)\frac{v_i(\tau,t)}{1-F_i(\tau)}dF_i(\tau).$$

Per veure que la dinàmica d'aquests fags invasors els porta a l'extinció hem de comprovar que la cota de creixement del semigrup solució del sistema (2.51) corresponent a la funció de distribució $F_i(\tau)$ és negativa. Pel lema 2.9.1 sabem que hi ha funcions de distribució que tenen cota de creixement més gran que $-\delta$ (vegi's la proposició 2.6.5) i que aquesta cota de creixement coincideix amb l'única solució real per a la λ de l'equació característica

$$\lambda + m + k\widehat{S} = kR\widehat{S}\int_{(0,l]} b(\tau)\ e^{-(\lambda+\delta)\tau}dF_i(\tau).$$

Aquesta equació ens defineix λ com una funció de $F_i(\tau)$: $\lambda(F_i)$ (aquesta funció és el que s'anomena la *fitness*).

$F_r(\tau)$ serà una ESS si és un màxim d'aquesta funció i a més pren el valor 0, és a dir, que $\lambda(F_r) = 0$ (això vindrà donat pel fet d'estar en l'equilibri).

Sabem que el màxim de la fitness vindrà donat per una funció de distribució del tipus Heaviside:

$$F(\tau) = \mathcal{X}_{[\widehat{l},\infty]}(\tau),$$

i que aquest màxim existeix i és únic (vegi's el teorema 2.6.5). $\widehat{l}$ és, de fet, el període de latència òptim corresponent a la quantitat $\widehat{S}$ de bacteris lliures d'infecció (donat pel mateix teorema). Llavors perquè $F_r(\tau)$ sigui ESS ha de ser $F_r(\tau) = F(\tau)$.

Vegem que es compleix, per a aquesta distribució, que $\lambda(F) = 0$. Hem de comprobar que es compleix

$$m + k\widehat{S} = kR\widehat{S}b(\widehat{l})e^{-\delta\widehat{l}},$$

on $\widehat{S}$ ve donada per:

$$\widehat{S} = \frac{m}{k(Rb(\widehat{l})e^{-\delta\widehat{l}} - 1)}.$$

Però

$$m + k\widehat{S}(1 - Rb(\widehat{l})e^{-\delta\widehat{l}}) = m + k\frac{m}{k(Rb(\widehat{l})e^{-\delta\widehat{l}} - 1)}(1 - Rb(\widehat{l})e^{-\delta\widehat{l}}) = 0.$$

□

Bibliografia

[1] S.T. Abedon, Selection for Bacteriophage Latent Period Length by Bacterial Density: A Theoretical Examination, *Microbial Ecology* **18**, (1989), 79-88.

[2] S.T. Abedon, T.D. Herschler and D. Stopar, Bacteriophage Latent-Period Evolution as a Response to Resource Availability, *Applied and Enviromental Microbiology* **67**, (2001), 4233-4241.

[3] C.D. Aliprantis and K.C. Border, *Infinite Dimensional Analysis:A Hitchhiker's Guide*, Springer-Verlag, Berlin, 1999.

[4] 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*, Springer-Verlag, Berlin, 1986.

[5] E. Beretta and Y. Kuang, Modeling and analysis of a marine bacteriophage infection with latency period, *Nonlinear Analysis: Real world Applications* **2**, (2001), 35-74.

[6] H.J. Bremermann, Parasites at the origin of life, *J. Math. Biol.* **16**, (1983), 165-180.

[7] H. Brézis, *Análisis Funcional. Teoría y Aplicaciones*, Alianza Editorial, Madrid, 1984.

[8] R. Bürger, Perturbations of Positive Semigroups and Aplications to Population Genetics, *Math. Zeitschrift*, **197**, (1988), 259-272.

[9] A. Calsina y C. Perelló, Modelos matemáticos de evolución darwiniana, *Actas de la Reunión Matemática en honor de A. Dou*, Universidad Complutense de Madrid (1989), 63-75.

[10] A. Calsina y C. Perelló, La Matemática de la evolución biológica, *Actas del XI C.E.D.Y.A.*, Universidad de Málaga (1990), 73-82.

[11] A. Calsina, C. Perelló and J. Saldaña, Non-local reaction diffusion equations modelling predator-prey coevolution, *Pub. Mat.*, **38**, (1994), 315-325.

[12] A. Calsina and C. Perelló, Equations for biological evolution, *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, **125 A**, (1995), 939-958.

[13] A. Calsina and O. El Idrissi, Asymptotic Behavior of an Age-Structured Population Model and Optimal Maturation Age, *J. Math. Anal. and Appl.*, **233**, (1999), 808-826.

[14] A. Calsina and J. Saldaña, Global dynamics and optimal life history of a structured population model, *J. Appl. Math.*, Vol. **59**, 5, (1999), 1667-1685.

[15] A. Calsina and O. El Idrissi, Asymptotic Behavior of a Semilinear Age-Structured Population Model with a Dynamics for the Resource, *Mathematical and Computer Modelling*, **35**, (2002), 403-427.

[16] A. Calsina and M. Sanchón, Stability and instability of equilibria of an equation of size structured population dynamics, *J. Math. Anal. and Appl.*, **286**, (2003), 435-452.

[17] A. Calsina and S. Cuadrado, Small mutation rate and evolutionarily stable strategies in infinite dimensional adaptive dynamics, *J. Math. Biol.*, **48**, (2004), 135-159.

[18] A. Calsina and S. Cuadrado, Stationary solutions of a selection mutation model: the pure mutation case, *Mathematical Models and Methods in the Applied Sciences*, **15**, 7, (2005), 1091-1119.

[19] A. Campbell, Conditions for the existence of bacteriophages, *Evolution* **15**, (1961), 153-165.

[20] J.A. Carrillo, S. Cuadrado and B Perthame, Adaptative dynamics via Hamilton-Jacobi approach and entropy methods for a juvenil-adult model, *Math. Biosci.*, **205**, 1, (2007), 137-161.

[21] M.G. Crandall and P.H. Rabinowitz, Bifurcation, perturbation of simple eigenvalues and linearized stability, *Arch. Rational Mech. Anal.*, **52**, (1973), 161-180.

[22] J.F. Crow and M. Kimura, The theory of genetic loads, *Proc. XI Int. Conf. Genetics*, Vol 2, (1965), 495-505. Oxford: Pergamon Press.

[23] J.M. Cushing and M. Saleem, A predator prey model with age structure, *J. Math. Biol.*, **14**, (1982), 231-250.

[24] J.M. Cushing, *An introduction to structured population dynamics*, CBMS-NSF Regional Conference Series in Applied Mathematics, 71. Society for Industrial and Applied Mathematics (SIAM), Philadelphia, PA, 1998.

[25] C. Darwin and A.R. Wallace, On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection, *Journal of the Proceedings of the Linnean Society Zoology*, **3**, (1858), 45-62.

[26] R. Dautray and J.L. Lions, *Mathematical Analysis and Numerical Methods for Science and Technology*, Springer-Verlag, 1988.

[27] O. Diekmann, M. Gyllenberg, J.A.J. Metz and H.R. Thieme, On the formulation and analysis of general deterministic structured population models I. Linear theory, *J. Math. Biol.*, **36**, no. 4, (1998), 349-388.

[28] O. Diekmann, M. Gyllenberg, H. Huang, M. Kirkilionis, J.A.J. Metz and H.R. Thieme, On the formulation and analysis of general deterministic structured population models II. Nonlinear theory, *J. Math. Biol.*, **43**, no. 2, (2001), 157-189.

[29] O. Diekmann, P. Jabin, S. Mischler and B. Perthame, The dynamics of adaptation: an illuminating example and a Hamilton-Jacobi approach, *Theor. Pop. Biol.*, **67** (4), (2005), 257-271.

[30] L. Euler, Recherches générales sur la mortalité et la multiplication du genre humain, *Mémoires de l'Académie Royale des Sciences et Belles Lettres*, **16**, (1760), 144-164.

[31] R.A. Fisher, *The genetical theory of natural selection. A complete variorum edition*, Oxford University Press, 1930.

[32] S.A. Gourley and Y. Kuang, A delay reaction-diffusion model of the spread of bacteriophage infection, *J. Applied Mathematics* Vol. 65, **2**, (2005), 550-566.

[33] I. Gudelj, C.D. Coman and R.E. Beardmore, Classifying the role of trade-offs in the evolutionary diversity of pathogens, *Proc. R. Soc. Lond. Ser. A Math. Phys. Eng. Sci.*, **462**, no. 2065, (2006), 97-116.

[34] M.E. Gurtin and R.C. MacCamy, Nonlinear age-dependent population dynamics, *Arch. Rat. Anal.*, **54**, (1974), 281-300.

[35] H. Hadas, M. Einav, I. Fishov and A. Zaritsky, Bacteriophage T4 development depends on the physiology of its host *Escherichia coli*, *Microbiology* **143**, (1997), 179-185.

[36] J.B.S. Haldane, *The causes of evolution*, Londres: Longsman, Green, 1932.

[37] W.H. Hamer, Epidemic disease in England, *Lancet*, **i**, (1906), 733-739.

[38] W.D. Hamilton, Extraordinary sex ratios, *Science*, **156**, (1967), 477-88.

[39] F. Hoppensteadt, An age-dependent epidemic model, *J Franklin Inst.*, **297**, (1974), 325-333.

[40] F. Hoppensteadt, Mathematical theories of populations: demographics, genetics and epidemics, *SIAM Reg. Conf. Series in Appl. Math.*, 1975.

[41] M. Iannelli, *Mathematical theory of age-structured population dynamics*, Applied Mathematics Monographs C.N.R. vol 7, Giardini, Pisa, 1995.

[42] K. Jörgens, *Linear Integral Operators*, Pitman Advanced Publishing Program, Boston, 1982.

[43] N. Kato, A general model of size-dependent population dynamics with nonlinear growth rate, *J. Math. Anal. Appl.*, **297**, (2004), no. 1, 234-256.

[44] W.O. Kermack and A.G. Mckendrick, Contributions to the mathematical theory of epidemics, *Proc. Roy. Soc. Edin.* A, **115**, (1927), 700-721.

[45] M. Kimura, A stochastic model concerning the maintenance of genetic variability in quantitative characters, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **54**, (1965), 731-736.

[46] E.A. Kraev, Existence and uniqueness for height structured hierarchical population models, *Natural resource modeling*, **14**, no. 1, (2001), 45-70.

[47] M.G. Krein and D. Milman, On extreme points of regular convex sets, *Studia Mathematica* **9**, (1940), 133-138.

[48] L.R. Lawlor and J. Maynard Smith, The coevolution and stability of competing species, *The American Naturalist*, **110**, (1976), 79-99.

[49] R.E. Lenski and B.R. Levin, Constraints on the coevolution of bacteria and virulent phage: a model, some experiments, and predictions for natural communities, *Amer. Naturalist*, **125**, (1985), 585-602.

[50] M. Llagostera (investigadora principal), RTA-2006-00065-00, Projecte. *Aislamiento y caracterización de* Salmonella enterica *para su aplicación en el sector avícola y porcino como agentes de biocontrol.*

[51] A.J. Lotka, *Elements of physical biology*, Baltimore: Williams and Wilkins, 1925.

[52] P. Magal and G.F. Webb, Mutation, selection and recombination in a model of phenotype evolution, *Discrete and Contin. Dynam. Systems*, **6**, no. 1, (2000), 221-236.

[53] T.R. Malthus, An essay on the principle of population, printed for *J. Johnson in St. Paul's Churchyard*, London, 1798.

[54] J. Maynard Smith and G.R. Price, The logic of animal conflict, *Nature*, **246**, (1973), 15-18.

[55] J. Maynard Smith, *Evolution and theory of games*, Cambridge Univ. Press, 1982.

[56] A.G. Mckendrick, Applications of mathematics to medical problems, *Proc. Edin. Math. Soc.*, **44**, (1926), 98-130.

[57] J.A.J. Metz, and O. Diekmann, *The dynamics of physiologically structured populations*, Lecture Notes in Biomath., 68, Springer, Berlín, 1986.

[58] D. Nualart i M. Sanz, *Curs de probabilitats, Estadística i anàlisis de dades 5*, PPU, Barcelona, 1990.

[59] J.D. Newburgh, The Variation of Spectra, *Duke Math. J.*, **18**, (1951), 165-176.

[60] K. Parvinen, U. Dieckmann and M. Heino, Function-valued adaptive dynamics and the calculus of variations, *J. Mathematical Biology*, Vol 52, **1**, (2006), 1-26.

[61] A. Pazy, *Semigroups of Linear Operators and Applications to Partial Differential Equations*, Springer-Verlag, New York, 1983.

[62] R. S. Phillips, Semigroups of Positive Contraction Operators, *Czechoslovak Math. J.*, **12**, (1962), 294-313.

[63] A. Rabinovitch, H. Hadas, M. Einav, Z. Melamed and A. Zaritski, Model for bacteriophage T4 development in *Escherichia coli*, *J. Bacteriol.* **181**, (1999), 1677-1683.

[64] J. Ripoll, *Evolution of sex-ratio in structured population dynamics*. Tesi doctoral. Universitat de Barcelona, 2005.

[65] J. Saldaña, S.F. Elena and R.V. Solé, Coinfection and superinfection in RNA virus populations: a selection-mutation model, *Mathematical Biosciences*, **183**, (2003), 135-160.

[66] H.H. Schaefer, *Banach Lattices and Positive Operators*, Springer-Verlag, Berlin, 1974.

[67] K.P. Sharpe and A.J. Lotka, A problem in age-distribution, *Philosophical Magazine*, **21**, (1911), 435-438.

[68] S. Steinberg, Meromorphic Families of Compact Operators, *Arch. Rational Mech. Anal.*, **31**, (1968), 372-379.

[69] E. Venturino, Age-structured predator-prey models, *Math. Modelling*, **5**, (1984), 117-128.

[70] P.F. Verhulst, Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement, *Correspondance Mathématique et Phisique*, **10**, (1838), 113-121.

[71] V. Volterra, Variazione e fluttuazini del numero d'individui in specie animali conviventi, *Men. Accad. Nazion. Lincei*, **2**, (1926), 31-113.

[72] I.-N. Wang, D.E. Dykhuizen and I.B. Slobodkin, The evolution of phage lysis timing, *Evol. Ecol.* **10**, (1996), 545-558.

[73] I.-N. Wang, Lysis Timing and Bacteriophage Fitness, *Genetics Society of America* **172**, (2006), 17-26.

[74] G. Webb, *Theory of nonlinear age-dependent population dynamics*, Monographs and Textbooks in Pure and Applied Mathematics, 89, Marcel Dekker, Inc., New York, 1985.

[75] L. Weis, A short proof for the stability theorem for positive semigroups on $L_p(\mu)$, *Proc. of the Amer. Math. Soc.*, **126**, n. 11, (1998), 3253-3256.

[76] S. Wright, Evolution in Mendelian populations, *Genetics*, **16**, (1931), 97-159.