

Bol. Soc. Esp. Mat. Apl. n°20(2002), 97–122

Algunos Modelos de la Dinámica de Poblaciones

A. SUÁREZ

Departamento de Ecuaciones Diferenciales y Análisis Numérico
Facultad de Matemáticas, Universidad de Sevilla

`suarez@numer.us.es`

Resumen

En este trabajo presentamos el estudio teórico de algunos modelos de ecuaciones en derivadas parciales que aparecen en la modelización de la dinámica de poblaciones.

Palabras clave: *Ecuación logística, difusión degenerada, sistemas de Lotka-Volterra.*

Clasificación por materias AMS: *35B32, 35J25, 92D25.*

1. Introducción

El estudio teórico (existencia, unicidad y/o multiplicidad de solución, propiedades cualitativas de ésta,...) de algunos modelos de la dinámica de poblaciones es considerado en este trabajo. Hemos dividido el artículo en tres partes: en la primera (y más extensa) estudiamos modelos en los que la difusión es *degenerada* (también llamada difusión *lenta*), una segunda donde estudiaremos un modelo simbiótico con difusión lineal y una tercera donde presentamos otros modelos en los que los datos dependen de la edad de la población.

En cada una de las secciones describiremos el problema que pretendemos resolver, así como los resultados principales obtenidos. Para ello nos alejaremos, en la medida de lo posible, de detalles técnicos que puedan dificultar la comprensión de los resultados. Tampoco escribiremos los problemas en la forma más general y abstracta posible, ni seremos estrictos a la hora de escribir las hipótesis requeridas a los distintos datos que aparecen en el problema.

Por último y con el objetivo de que no aparezca una lista interminable de referencias, hemos sólo citado aquéllas que creemos más representativas en cada campo, remitiendo a la bibliografía que aparece en cada uno de los trabajos para una lista más completa.

En cambio, haremos especial hincapié en los distintos métodos utilizados para la resolución de los problemas, ya que ello puede dar una idea de las dificultades de los mismos.

2. Modelos con difusión degenerada

2.1. La ecuación logística degenerada

Una de las ecuaciones más estudiadas en dinámica de poblaciones es la ecuación logística, introducida por el matemático y biólogo holandés P. F. Verhulst. En esta sección estudiamos la ecuación logística degenerada, también llamada ecuación logística con difusión no lineal (lenta). Esta ecuación presenta la siguiente forma general

$$\begin{cases} -\Delta w^m = a(x)w - b(x)w^2 & \text{en } \Omega, \\ w = 0 & \text{sobre } \partial\Omega, \end{cases} \quad (1)$$

donde Ω es un dominio acotado y regular de \mathbb{R}^N , $w : \overline{\Omega} \mapsto \mathbb{R}_+$, a y b son funciones regulares definidas sobre $\overline{\Omega}$, $-\Delta = \sum_{i=1}^N \partial^2 / \partial x_i^2$ es el operador Laplaciano¹ y, por último, el parámetro m es un número real mayor que 1.

Cuando $m = 1$, (1) es la clásica ecuación logística introducida para modelar el comportamiento de una especie, cuya densidad de población es $w(x)$ (por lo que sólo estaremos interesados en soluciones positivas), Ω representa el hábitat de la especie, del que suponemos que está rodeado de regiones hostiles.

En (1), la función $a = a(x)$ representa la tasa de crecimiento de w , siendo positiva en regiones favorables y negativa en las desfavorables. La función $b = b(x)$ tiene distintas representaciones dependiendo de su signo. Donde sea positiva actúa como un término de competición, como un control del crecimiento, que viene determinado por las propias limitaciones del medio. En la región donde sea negativa actúa como un efecto de simbiosis; y, por último, donde $b = 0$, la especie sólo está afectada por su tasa de crecimiento y por la difusión.

La mayor novedad de (1) es sin duda el parámetro $m > 1$. Recordemos que el operador $-\Delta$ mide los términos de difusión. En el contexto de la dinámica de poblaciones, la difusión representa el movimiento espacial de la especie de zonas de altas densidad de población a bajas. Este movimiento es más lento cuando mayor sea m . Es por eso que para el caso $m > 1$ el modelo es conocido con el nombre de difusión lenta, frente al caso lineal, en que $m = 1$.

El nuevo parámetro m fue introducido en dinámica de poblaciones, por Gurtin y MacCamy [31], aunque previamente había sido utilizado para modelar la dinámica de fluidos que discurren a través de medios porosos, cf. [52].

Para la resolución de (1), realizaremos el cambio de variable $w^m = u$, que

¹Los resultados de esta sección pueden ser generalizados a operadores de segundo orden uniformemente elípticos de la forma

$$\mathcal{L} := - \sum_{i,j=1}^N a_{ij} D_{ij} + \sum_{i=1}^N b_i D_i, \quad (2)$$

donde las $a_{ij} = a_{ji}$, b_i son funciones regulares.

transforma (1) en

$$\begin{cases} -\Delta u = a(x)u^q - b(x)u^p & \text{en } \Omega, \\ u = 0 & \text{sobre } \partial\Omega, \end{cases} \quad (3)$$

donde $q = 1/m$ y $p = 2/m$. En realidad, nuestro estudio se centra en (3) suponiendo que

$$(H) \quad 0 < q < 1, \quad p > q,$$

lo que haremos a lo largo del trabajo si bien, con el propósito de comparar nuestros resultados con el caso en que hay difusión lineal, recuperaremos más adelante el parámetro m .

A modo de introducción, diremos que la incorporación de m trae consigo varias consecuencias importantes:

- a) El término no lineal en (3) es no regular. En realidad, sólo es Hölder-continuo, lo que no hace posible la utilización de técnicas de linealización directamente.
- b) El Principio del Máximo Fuerte² no se satisface en general. Esto supone una importante diferencia y novedad respecto al caso lineal $m = 1$. En efecto, en el caso lineal, o bien una solución es trivial, o bien es positiva en todo el dominio. Es decir, o la especie sobrevive en todo su hábitat o muere en todo el hábitat. En cambio, en el caso $m > 1$, pueden existir (y de hecho existen) soluciones que son positivas en parte del dominio y nulas en otras. A la zona donde la especie muere, se le conoce en la literatura como *núcleo muerto*, cf. [25].
- c) Hay una mayor riqueza de soluciones. Efectivamente, debido a que el Principio del Máximo Fuerte no se satisface, aparecen soluciones con nuevas propiedades, lo que trae consigo resultados más realistas desde el punto de vista biológico. Además, podrán probarse resultados de multiplicidad de soluciones.
- d) Se evita la pérdida de estimaciones “a priori” en algún caso concreto. Para la explicación de este punto debemos esperar al próximo apartado.

Una vez vistas cuáles son las principales dificultades y diferencias de la ecuación logística degenerada frente al caso no degenerado, dividiremos nuestro estudio en dos apartados. En el primero de ellos daremos resultados concernientes a las soluciones clásicas de (1); en el segundo trataremos con soluciones de otros tipos, cuyas definiciones serán allí detalladas.

²Este resultado asegura que si una solución es positiva y no trivial, entonces es positiva en todo Ω , cf. [51].

2.1.1. Soluciones clásicas

En este apartado estudiaremos la existencia, unicidad o multiplicidad y propiedades cualitativas de las soluciones clásicas de (1) en distintos casos, según sean los valores de a y b . Debido sobre todo al signo que tome b , el método de resolución del problema será distinto en cada caso.

Caso $a(x) \equiv \lambda$ y $b(x) \geq 0$ para $x \in \Omega$: supongamos además que $b \not\equiv 0$, con un conjunto

$$\Omega_{b=0} := \{x \in \Omega : b(x) = 0\}$$

conexo y regular. Para mostrar nuestros resultados necesitamos introducir alguna notación. Dado un dominio de $D \subset \mathbb{R}^N$ y dada $h \in L^\infty(\Omega)$, denotaremos $\sigma_1^D[h]$ el autovalor principal de $-\Delta + h$ en D , bajo condiciones Dirichlet homogéneas. Si $D = \emptyset$, entonces pondremos $\sigma_1^D[h] = +\infty$. Cuando no haya confusión posible, escribiremos $\sigma_1[h] = \sigma_1^\Omega[h]$ y $\sigma_1^D = \sigma_1^D[0]$.

En el caso $m = 1$ es bien conocido (cf. [27] y [4] por ejemplo) que (1) tiene solución positiva clásica si y sólo si,

$$\lambda \in (\sigma_1, \sigma_1^{\Omega_{b=0}}).$$

Además, en este caso la solución es única y se denota θ_λ .

En el caso $m > 1$, en [22] y [14], hemos probado el resultado siguiente:

Teorema 11 *En las condiciones precedentes, si $m > 1$, se cumplen las siguientes propiedades:*

- a) (1) tiene solución positiva si y sólo si $\lambda > 0$. En tal caso, la solución es positiva en todo Ω , es la única solución positiva de (1) y es globalmente atractiva. En adelante, será denotada por $\theta_{[\lambda, m]}$.
- b) Si $\lambda < \sigma_1^{\Omega_{b=0}}$, entonces

$$\theta_{[\lambda, m]} \rightarrow \theta_\lambda \quad \text{cuando } m \downarrow 1.$$

- c) Supongamos que $b > 0$ en Ω . Si $1 < m < 2$,

$$\frac{\theta_{[\lambda, m]}}{\lambda^m} \rightarrow \left(\frac{1}{b}\right)^m \quad \text{uniformemente sobre compactos de } \Omega$$

cuando $\lambda \uparrow +\infty$ y

$$\theta_{[\lambda, m]} = O(\lambda^{m/(m-1)});$$

cuando $\lambda \downarrow 0^+$; por otra parte, si $2 < m$,

$$\theta_{[\lambda, m]} = O(\lambda^{m/(m-1)});$$

cuando $\lambda \uparrow +\infty$ y

$$\frac{\theta_{[\lambda, m]}}{\lambda^m} \rightarrow \left(\frac{1}{b}\right)^m \quad \text{uniformemente sobre compactos de } \Omega$$

cuando $\lambda \downarrow 0^+$; finalmente, si $m = 2$,

$$\theta_{[\lambda,m]} = \lambda^{m/(m-1)}\theta_{[1,m]}.$$

Hemos representado en la Figura 1 (superpuestos) los distintos diagramas de bifurcación en los casos $m = 1$ y $m > 1$. En esta figura, $\sigma^0 = \sigma_1^{\Omega_{b=0}}$.

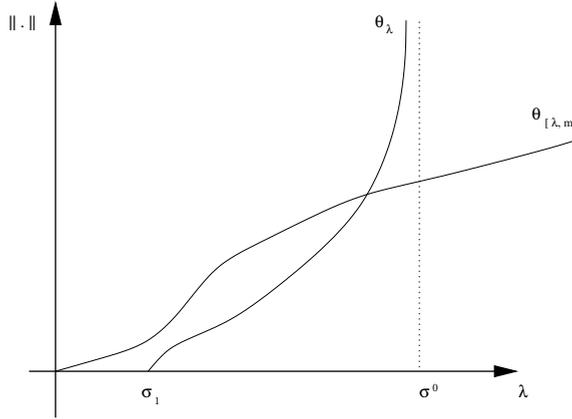


Figura 1: Diagramas de bifurcación para $a(x) \equiv \lambda$ y $b \geq 0$.

Para la prueba del resultado se usa principalmente el método de sub-supersolución. Para la unicidad, se utiliza el cambio de variable

$$z = u^{1-1/m},$$

al que ya han recurrido con anterioridad otros autores (ver [49] y [9]) en un contexto diferente.

Algunas consideraciones son también necesarias:

- a) El comportamiento de la solución para valores de λ cercanos a cero y a $+\infty$, aparte de su interés intrínseco, resulta crucial para algunos resultados en el caso de sistemas análogos.
- b) Para obtener los resultados de estabilidad, es útil estudiar el signo de los autovalores del problema linealizado de (1). Obsérvese que la linealizada de (1) alrededor de la solución $\theta_{[\lambda,m]}$ satisface

$$-\Delta\xi + M(x)\xi = \sigma\xi \quad \text{en } \Omega, \quad \xi = 0 \quad \text{sobre } \partial\Omega, \quad (4)$$

donde

$$M(x) = -\frac{1}{m}\theta_{[\lambda,m]}^{1/m-1}(\lambda - 2b(x)\theta_{[\lambda,m]}^{1/m}).$$

Obsérvese que M es una función que se va a infinito cerca de la frontera. Pero gracias a que lo hace de forma controlada³ existen una teoría

³De hecho, $M(x)$ se comporta como $[dist(x, \partial\Omega)]^\gamma$, con $\gamma \in (0, 2)$.

espectral y un principio del máximo para problemas de autovalores como (4), cf. [8] y [33].

- c) El comportamiento de $\theta_{[\lambda, m]}$ cuando $m \downarrow 1$ y $\lambda \geq \sigma_1^{\Omega_{b=0}}$ es más delicado y será estudiado en un apartado posterior.

Caso a variable y $b > 0$: en este caso se pone de manifiesto una de las características fundamentales de (1) cuando $m > 1$, la existencia de núcleo muerto. Efectivamente, en [19] probamos el siguiente resultado:

Teorema 12 *Supongamos que $m > 1$. Se tiene entonces lo siguiente:*

- a) *Existe una solución maximal positiva y no trivial de (1) si y sólo si el máximo de a es positivo.*
- b) *Si el mínimo de a es positivo, entonces cualquier solución de (1) es positiva en todo Ω . Además, sólo existe en este caso una solución positiva.*
- c) *Si el mínimo de a es suficientemente pequeño y $m \leq 2$, cualquier solución no negativa de (1) es positiva en todo el dominio.*
- d) *Si el mínimo de a es cero, $m > 2$ y la zona donde se anula la función a es suficientemente grande, entonces cualquier solución de (1) tiene núcleo muerto. Lo mismo ocurre si el máximo de a es suficientemente pequeño⁴.*
- e) *Si a cambia de signo y la zona donde es negativa la función a es suficientemente grande, cualquier solución de (1) tiene núcleo muerto. Lo mismo ocurre si la parte negativa de a es suficientemente grande. En estos casos, pueden ser deducidos resultados de multiplicidad de solución positiva pero no estrictamente positiva de (1)⁵.*

Caso $a \equiv \lambda$ y b cambiando de signo: este es el caso en el que existe una parte cóncava u^q y otra convexa u^p , pero con signo indefinido para este último término. Cuando b es negativa, el estudio de esta ecuación fue llevado a cabo en [3], trabajo pionero en este campo. Cuando b cambia de signo, (3) ha sido estudiado extensivamente en el caso $q = 1$ y $p > 1$ (cf. [7], [2] y sus referencias), pero menos en cambio en el caso en el que q y p satisfacen (H), ver [44] para algunos casos concretos.

Para el estudio de esta ecuación usaremos, además de los métodos de sub-supersolución y la teoría espectral de potenciales singulares de la forma (4), métodos de bifurcación y la teoría del grado topológico de Leray-Schauder (índice de punto fijo), cf. [5]. En el caso $p > 1$ se pierden en general las estimaciones “a priori” de las soluciones, y debemos imponer condiciones a p y a la función b y usar la técnica de “blow-up” (cf. [29]) para recuperar éstas.

Los siguientes resultados han sido obtenidos en [21] y [23]:

Teorema 13 *Supongamos que $a(x) \equiv \lambda$ y b cambia de signo. Se tienen los siguientes resultados:*

⁴Una estimación de tales cantidades se da en el Teorem 2.5 de [19].

⁵Cf. Proposición 3 de [47].

a) En $\lambda = 0$ bifurca desde la solución trivial $u = 0$ un continuo C de soluciones de (3) no triviales que es no acotado.

b) Cuando $p > 1$,

a) La dirección de bifurcación es supercrítica ⁶.

b) Existe $\lambda^* > 0$, tal que para $\lambda \geq \lambda^*$ (3) no tiene solución positiva.

c) Si $b^-(x) \approx (\text{dist}(x, \partial B_-))^\gamma$ para x en un entorno de ∂B_- (donde b^- es la parte negativa de b y B_- es el conjunto donde b es negativa) y

$$p < \min\left\{\frac{N+1+\gamma}{N-1}, \frac{N+2}{N-2}\right\}, \quad (5)$$

entonces para cualquier intervalo compacto $\Gamma \subset \mathbb{R}$ y para cualquier solución (λ, u) con $\lambda \in \Gamma$, existe $K > 0$ tal que

$$\|u\|_\infty \leq K.$$

d) Supongamos (5). Entonces, existe $\lambda^0 > 0$ tal que (3) tiene solución positiva si y sólo si

$$\lambda \in (-\infty, \lambda^0].$$

En tal caso, si $\lambda \in (0, \lambda^0)$, (3) tiene al menos dos soluciones positivas, pero sólo una linealmente asintóticamente estable.

c) Supongamos ahora $p < 1$. Entonces

a) La dirección de bifurcación es subcrítica.

b) Existe $\lambda_* < 0$, tal que para, $\lambda \leq \lambda_*$, (3) no tiene solución positiva.

c) Existe $\lambda_0 < 0$ tal que (3) tiene solución positiva si y sólo si

$$\lambda \in [\lambda_0, +\infty).$$

Además, existe λ_1 tal que $\lambda_0 \leq \lambda_1 < 0$ y, si $\lambda \in (\lambda_1, 0)$, (3) tiene al menos dos soluciones positivas. Finalmente, (3) tiene una única solución para $\lambda > 0$.

d) Si $p = 1$, se cumple lo siguiente:

a) Si $\sigma_1[b] = 0$, entonces (3) tiene solución positiva si y sólo si $\lambda = 0$ (bifurcación vertical). Además, en este caso (3) tiene infinitas soluciones.

b) Si $\sigma_1[b] > 0$, entonces (3) tiene solución positiva si y sólo si $\lambda > 0$. Además, en este caso (3) tiene una única solución que es globalmente estable.

c) Si $\sigma_1[b] < 0$, entonces (3) tiene solución positiva si y sólo si $\lambda < 0$.

Los resultados quedan resumidos en los diagramas de bifurcación que se presentan en la Figura 2.

⁶Es decir, las soluciones (λ, u) de (3) cercanas a $(0, 0)$ satisfacen que $\lambda > 0$.

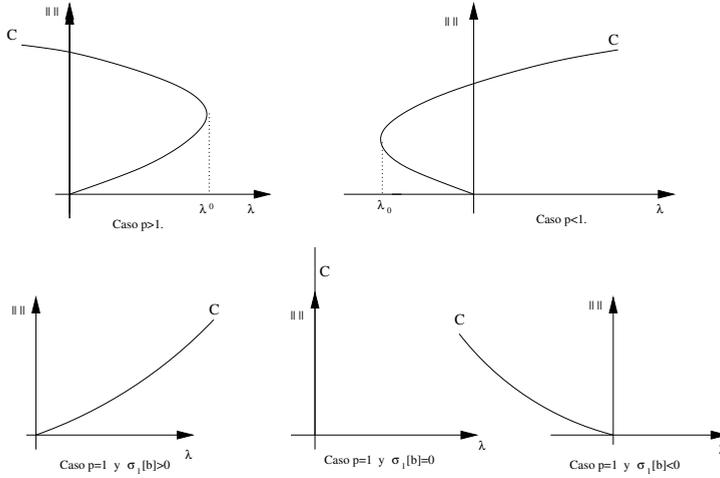


Figura 2: Diagramas de bifurcación en el caso $a(x) \equiv \lambda$ y b cambiando de signo.

2.1.2. Soluciones de otro tipo: metasoluciones y soluciones “grandes”

Nos situamos ahora en el caso en que $m = 1$, $a(x) \equiv \lambda$ y $b \geq 0$, con $\Omega_{b=0}$ no vacío y conexo. Como dijimos anteriormente, existe una solución positiva clásica si y sólo si $\lambda \in (\sigma_1, \sigma_1^{\Omega_{b=0}})$. Así, cabe plantearse qué ocurre cuando λ no pertenece a dicho intervalo. No es difícil mostrar que si $\lambda \leq \sigma_1$ la única solución de (1) es la trivial.

En cambio, en [28] quedó probado que, cuando $\lambda \uparrow \sigma_1^{\Omega_{b=0}}$, la solución θ_λ diverge a infinito uniformemente sobre los compactos de $\Omega_{b=0}$, pero se estabiliza en la parte positiva de b . Como consecuencia, se puede demostrar (ver [41]) que para cada $x \in B_+$ ($B_+ = \{x \in \Omega : b(x) > 0\}$) la función M , con

$$M(x) = \lim_{\lambda \uparrow \sigma_1^{\Omega_{b=0}}} \theta_\lambda(x)$$

está bien definida y es una solución positiva clásica del problema “singular”

$$\begin{cases} -\Delta w = \lambda w - b(x)w^2 & \text{en } B_+, \\ w = +\infty & \text{sobre } \partial B_+, \end{cases} \tag{6}$$

para el valor del parámetro $\lambda = \sigma_1^{\Omega_{b=0}}$, donde la condición de contorno significa que

$$\lim_{\text{dist}(x, \partial B_+) \rightarrow 0} w(x) = +\infty.$$

A las soluciones de (6), se les conoce con el nombre de soluciones grandes (*large solutions*) (ver por ejemplo [6] y [53]) y son de interés entre otras cosas en

cuestiones ligadas a la Geometría de Riemanniana y al Electromagnetismo, cf. [37].

Usando este hecho, López-Gómez [41] (ver también [30]) introduce el concepto de *metasolución*: una metasolución de (1) es una prolongación por infinito de las soluciones de (6). En otras palabras, las metasoluciones son prolongaciones por infinito de soluciones “grandes”.

Evidentemente, puede parecer que la anterior definición es artificial, pero estas soluciones toman importancia por el hecho de que sean las soluciones atractivas del correspondiente problema de evolución cuando $\lambda \geq \sigma_1^{\Omega_{b=0}}$, ver [41].

Además, gracias a este concepto en [14] pudimos concluir el estudio del comportamiento de las soluciones de (1) cuando $m \downarrow 1$ (recuérdese el teorema 11, c)). Más precisamente, probamos lo siguiente:

Proposición 14 *Supongamos que $\lambda \geq \sigma_1^{\Omega_{b=0}}$. Entonces $\theta_{[\lambda, m]}$ tiende a una metasolución de (1) con $m = 1$ cuando $m \downarrow 1$.*

Por último, y con el objetivo de estudiar las propiedades de atracción de las metasoluciones de (1), nos propusimos estudiar la existencia de soluciones “grandes” de

$$\begin{cases} -\Delta u = \lambda u^{1/m} - b(x)u^{2/m} & \text{en } \Omega, \\ u = +\infty & \text{sobre } \partial\Omega, \end{cases} \quad (7)$$

cuestión abordada previamente en [36] cuando $\lambda = 0$. El siguiente resultado ha sido demostrado en [15]:

Teorema 15 *Supongamos que $b \geq 0$. Entonces, (7) tiene solución si y sólo si $m < 2$.*

Como consecuencia de estos resultados, podemos construir metasoluciones para (1) para todo $\lambda \in \mathbb{R}$. La gran diferencia con respecto al caso $m = 1$ es que, cuando $m > 1$, las metasoluciones son inestables.

2.1.3. Problemas de control óptimo en dinámica de poblaciones

Los problemas de control óptimo en dinámica de poblaciones han sido considerados muy recientemente, cf. [10]. En efecto, en [38] se considera como ecuación de estado la ecuación logística (1) no degenerada ($m = 1$) con

$$a(x) = h(x) - f(x),$$

donde h representa el grado de crecimiento intrínscico de la especie y f juega el papel del control. Si llamamos u_f a la solución maximal de (1) para cada f^7 , el objetivo es maximizar el funcional

$$J(f) = \int_{\Omega} (\gamma u_f f - f^2),$$

⁷Dicha solución existe para f perteneciente a un adecuado subconjunto de $L^\infty(\Omega)$.

que representa la diferencia entre el beneficio (en una posible venta de la especie) y el coste del control. Aquí, γ es un parámetro positivo que describe el cociente entre el precio de la especie y el coste del control.

En [38], está demostrada la existencia de control óptimo, se formula el sistema de optimalidad y se construye una aproximación del control óptimo. Estos resultados han sido notablemente mejorados en [12] (véanse también las referencias que allí se dan).

En [17] hemos considerado como ecuación de estado (1) y el mismo funcional. Hemos obtenido los siguientes resultados:

Teorema 16 Sean $h \in L^\infty_+(\Omega)$ y $\mathcal{C} := \{f \in L^\infty_+(\Omega) : f \leq h\}$. Entonces:

a) Existe un control óptimo en \mathcal{C} , esto es, existe $f \in \mathcal{C}$ tal que

$$J(f) = \sup_{g \in \mathcal{C}} J(g).$$

b) El beneficio es positivo, i.e., $J(f) > 0$.

c) Existe γ_0 tal que, para $\gamma \leq \gamma_0$, existe un único control óptimo. Además, el control óptimo puede ser caracterizado a partir de las soluciones de un sistema de optimalidad.

La principal dificultad que encontramos en la prueba de este resultado frente al caso $m = 1$ fue que para la unicidad de control óptimo, hizo falta demostrar previamente que el funcional J era estrictamente cóncavo. Para ello usamos la diferenciabilidad de las aplicaciones $f \mapsto u_f$, $f \mapsto J(f)$, lo que involucra funciones que explotan en la frontera. Hemos podido solventar este inconveniente usando teoría espectral para esta clase de problemas (ver (4)) y un resultado de Krasnoselski en el que se obtiene la derivabilidad Fréchet de una aplicación a partir de la derivabilidad Gâteaux con respecto al cono de funciones positivas.

2.2. Sistemas de Lotka-Volterra degenerados

En esta sección estudiamos los sistemas de Lotka-Volterra degenerados⁸

$$\begin{cases} -\Delta w^m = w(\lambda - aw \pm bz) & \text{en } \Omega, \\ -\Delta z^n = z(\mu - dz \pm cw) & \text{en } \Omega, \\ w = z = 0 & \text{sobre } \partial\Omega, \end{cases} \quad (8)$$

donde w, z son las densidades de población de especies que cohabitan en Ω manteniendo entre ellos una interacción que depende de los signos que acompañan a los términos wz . Si ambos son negativos, las especies compiten; si ambos son positivos, cooperan. Por último, si el primero de ellos es positivo y

⁸Estudiados previamente en [11] y [46].

el segundo negativo, la primera especie devora a la segunda, que actuará como presa de la primera.

Aquí, a , d , b y c son constantes positivas; las dos primeras indican la tasa de autolimitación de las propias especies, mientras que b y c son los grados de interacción entre las especies. Los parámetros reales λ y μ son las tasas de natalidad o mortalidad, dependiendo de su signo, de cada especie. Por último, $m > 1$ y $n > 1$ determinan el tipo de difusión, siendo ésta más lenta cuanto más grandes sean.

El cambio de variable $w^m = u$ y $z^n = v$ transforma (8) en

$$\begin{cases} -\Delta u = u^{1/m}(\lambda - au^{1/m} \pm bv^{1/n}) & \text{en } \Omega, \\ -\Delta v = v^{1/n}(\mu - dv^{1/n} \pm cu^{1/m}) & \text{en } \Omega, \\ u = v = 0 & \text{sobre } \partial\Omega, \end{cases} \quad (9)$$

que es un sistema con segundo miembro Hölder-continuo, pero no regular cuando u o v están cerca de 0.

Obsérvese también que en ausencia de una especie (por ejemplo si $v = 0$), la otra especie se rige por una ecuación de la forma (1), por lo que un buen entendimiento de esa ecuación será esencial para el estudio posterior del sistema.

En los tres modelos citados anteriormente, existen la solución trivial $(u, v) = (0, 0)$; las semitriviales $(u, 0)$ y $(0, v)$; y las más interesantes desde el punto de vista biológico, que son las que tienen ambas componentes no triviales. Llamaremos *estado de coexistencia* a una solución (u, v) de (9) con ambas componentes positivas en todo Ω ; llamaremos estado de *semi-coexistencia* a aquellas soluciones (u, v) de (9) donde al menos una componente puede no ser positiva en todo Ω , es decir, puede tener núcleo muerto.

2.2.1. Método de sub-supersolución para sistemas de segundo miembro Hölder-continuo

Uno de los métodos más usados para obtener existencia de solución de un problema como (9) es el de sub-supersolución. Al intentar aplicar dicho método a nuestro sistema, nos encontramos con la necesidad de regularidad en los términos no lineales. Es por ello por lo que, en primer lugar, daremos un resultado de existencia de solución, a partir de una sub-supersolución, para un sistema de la forma

$$\begin{cases} -\Delta u = f(x, u, v) & \text{en } \Omega, \\ -\Delta v = g(x, u, v) & \text{en } \Omega, \\ u = v = 0 & \text{sobre } \partial\Omega, \end{cases} \quad (10)$$

donde f y g son funciones sólo Hölder-continuas. Es conocido ⁹ que si f y g son funciones C^1 y existe una pareja de sub-supersoluciones, es decir funciones

⁹Ver Sattinger [48] y el libro de Pao [45], donde puede ser encontrado un desarrollo exhaustivo del método de sub-supersolución.

regulares (\underline{u}, \bar{u}) y (\underline{v}, \bar{v}) con $\underline{u} \leq \bar{u}$ en Ω y $\underline{u} \leq 0 \leq \bar{u}$ sobre $\partial\Omega$ tales que

$$-\Delta \underline{u} - f(x, \underline{u}, v) \leq 0 \leq -\Delta \bar{u} - f(x, \bar{u}, v) \quad \forall v \in [\underline{v}, \bar{v}]$$

y hay similares desigualdades para (\underline{v}, \bar{v}) , entonces existe una solución (u, v) de (10) con

$$\underline{u} \leq u \leq \bar{u} \quad \underline{v} \leq v \leq \bar{v}.$$

De hecho, imponiendo ciertas hipótesis de monotonía a f y g respecto a las variables v y u respectivamente, se puede probar la existencia de solución maximal y minimal, que pueden ser aproximadas por una sucesión convergente.

En el caso de una ecuación, Amann [1] probó en 1970 que este resultado seguía siendo cierto si la función era sólo Hölder-continua.

En [18] conseguimos generalizar dicho resultado a sistemas como (10), probando lo siguiente:

Teorema 17 *Supongamos que f y g son funciones Hölder-continuas y que existe una pareja (\underline{u}, \bar{u}) y (\underline{v}, \bar{v}) de sub-supersoluciones de (10). Entonces:*

- a) *Existe una solución (u, v) de (10) con $\underline{u} \leq u \leq \bar{u}$ y $\underline{v} \leq v \leq \bar{v}$.*
- b) *Si además el sistema es monótono (más precisamente, f es no decreciente en v y g es no decreciente en u), existen una solución maximal (u^*, v^*) y otra minimal (u_*, v_*) de (10), de tal forma que para cualquier otra solución (u, v) con $\underline{u} \leq u \leq \bar{u}$ y $\underline{v} \leq v \leq \bar{v}$ se tiene*

$$\underline{u} \leq u_* \leq u \leq u^* \leq \bar{u}, \quad \underline{v} \leq v_* \leq v \leq v^* \leq \bar{v}.$$

Además, en este caso podemos construir sucesiones u^n , u_n , v^n y v_n tal que $u^n \rightarrow u^$, $u_n \rightarrow u_*$, $v^n \rightarrow v^*$ y $v_n \rightarrow v_*$ cuando $n \rightarrow \infty$ ¹⁰.*

- c) *Cuando f es no decreciente en v y g no creciente en u o viceversa, se puede construir dos sucesiones alternantes u_n y v_n que aproximan a la solución, esto es,*

$$\begin{aligned} \underline{u} = u_0 \leq u_2 \leq \dots \leq u_{2r} \leq \dots \leq u \leq \dots \leq u_{2r-1} \leq \dots \leq u_1 \leq u_{-1} = \bar{u}, \\ \underline{v} = u_0 \leq v_2 \leq \dots \leq v_{2r} \leq \dots \leq v \leq \dots \leq v_{2r-1} \leq \dots \leq v_1 \leq v_{-1} = \bar{v}. \end{aligned}$$

2.2.2. Caso competitivo

En el caso en el que las dos especies compiten (ambos signos negativos en (9)), hemos obtenido el resultado siguiente:

Teorema 18 a) *(9) posee un estado de semicoexistencia si y sólo si $\lambda > 0$ y $\mu > 0$.*

¹⁰Un resultado similar puede ser obtenido en el caso en el que f es no creciente en v y g en u .

- b) Supongamos $bc < ad$, $\lambda > b/d\mu$ y $\mu > c/a\lambda$. Entonces existe al menos un estado de coexistencia de (9). Además, en este caso cualquier estado de semicoexistencia es de coexistencia.
- c) Fijemos $\lambda > 0$. Existen $\mu_1(\lambda) < \mu_2(\lambda)$ tal que para $0 < \mu < \mu_1(\lambda)$ cualquier solución positiva de (9) tiene núcleo muerto, en concreto, la componente v se anula en parte de Ω . Para $\mu > \mu_2(\lambda)$, cualquier solución positiva de (9) tiene núcleo muerto, siendo ahora la componente u la que se anula.
- d) Si $\lambda > 0$ y $\mu > 0$, existe un único estado de coexistencia si b o c es pequeño.

Hemos resumido la información del teorema en la Figura 3. En dicha figura, la parte rayada corresponde a zonas de no existencia de solución. La región de semicoexistencia es el primer cuadrante. Denotamos por RC la región de coexistencia y, por último, NM es la región donde tenemos asegurado la existencia de núcleo muerto.

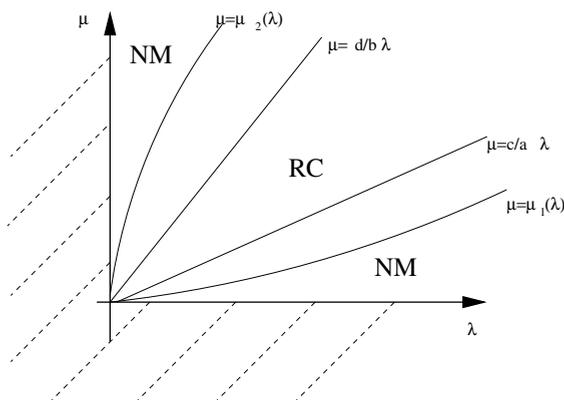


Figura 3: Diagrama $\lambda - \mu$ en el caso competición.

Evidentemente, existe un análogo del apartado c) del resultado precedente fijando el parámetro μ .

Estos resultados han sido extendidos a sistemas más generales que (9)¹¹ en [50] donde, además, usando el índice de punto fijo en conos, hemos obtenido resultados de unicidad de estados de coexistencia más generales.

Podemos dar una interpretación biológica al Teorema 18 (similares interpretaciones pueden obtenerse en los otros casos). Fijemos la tasa de natalidad $\lambda > 0$ de la especie u . Entonces, si la tasa de natalidad de la otra especie es suficientemente pequeña ($\mu < \mu_1(\lambda)$) ésta no puede sobrevivir en

¹¹Permitiendo operadores de segundo orden más generales y permitiendo también que las funciones a , b , c y d puedan anularse en parte de Ω .

todo su hábitat. En cambio, si $\mu \in (c/a\lambda, d/b\lambda)$, ambas especies coexisten en todo el dominio. Por último, si la tasa es muy grande, $\mu > \mu_2(\lambda)$, ocurre que la densidad de población de esta especie crece mucho, y u no puede sobrevivir en todo el dominio.

2.2.3. Caso presa-depredador

El modelo presa-depredador (positivo el signo que acompaña a b y negativo el de c en (9)), es el que más dificultades presenta para usar el método de sub-supersolución, debido a que no es monótono. Usando el Teorema 17 y los resultados obtenidos para la ecuación logística degenerada, obtuvimos en [19] varios resultados que son resumidos en el siguiente

Teorema 19 *a) Si $\mu \leq 0$ ó $\lambda + b/d\mu \leq 0$, entonces no existen estados de semicoexistencia de (9).*

b) Supongamos $\mu > 0$. Entonces existe $\lambda_0(\mu) < 0$ tal que, para cada $\lambda > \lambda_0(\mu)$, existe al menos un estado de semicoexistencia de (9).

c) Supongamos $bc < ad$, $\lambda > 0$ y $\mu > c/a(\lambda + b/d\mu)$. Entonces existe al menos un estado de coexistencia de (9). Además, en este caso cualquier estado de semicoexistencia es de coexistencia.

d) Fijemos $\lambda > 0$. Entonces existe $\mu_0(\lambda)$ tal que, si $0 < \mu < \mu_0(\lambda)$, cualquier solución positiva de (9) tiene núcleo muerto.

e) Fijemos $\mu > 0$. Entonces existe $\varepsilon > 0$ tal que para $\lambda \in (\lambda_0(\mu), \lambda_0(\mu) + \varepsilon)$ cualquier solución positiva de (9) tiene núcleo muerto.

Hemos representado el resultado gráficamente en la Figura 4, donde hemos usado la misma notación que en la Figura 3. Ahora la región de semicoexistencia está delimitada por la curva $\lambda = \lambda_0(\mu)$ en el semiplano $\mu > 0$. En esta figura, hemos usado la notación $\tau(\lambda) = ad/(ad - bc)\lambda$.

2.2.4. Simbiosis

Es sin duda el modelo al que más atención hemos prestado, ya que no sólo hemos estudiado el modelo estacionario, sino también el evolutivo. El modelo de simbiosis se comporta de forma muy diferente si $ad > bc$ (simbiosis débil) o si $ad < bc$ (simbiosis fuerte). En [19] estudiamos el caso $bc < ad$ (cuyos resultados resumimos en la Figura 5) y en [20] estudiamos el caso $bc > ad$. Para decir lo que ocurre en ambos casos en un mismo resultado, supondremos que $m = n$.

Teorema 20 *a) Si $bc < ad$ y $\lambda + b/d\mu \leq 0$ ó $\mu + c/a\lambda \leq 0$ no existe solución positiva de (9).*

b) Supongamos $bc < ad$. Fijado $\lambda > 0$ existe $\mu_0(\lambda) < 0$ tal que, para $\mu > \mu_0(\lambda)$, (9) posee al menos un estado de semicoexistencia. Por otra parte, fijado $\mu > 0$ existe $\lambda_0(\mu) < 0$ tal que, para $\lambda > \lambda_0(\mu)$, (9) posee al menos un estado de semicoexistencia.

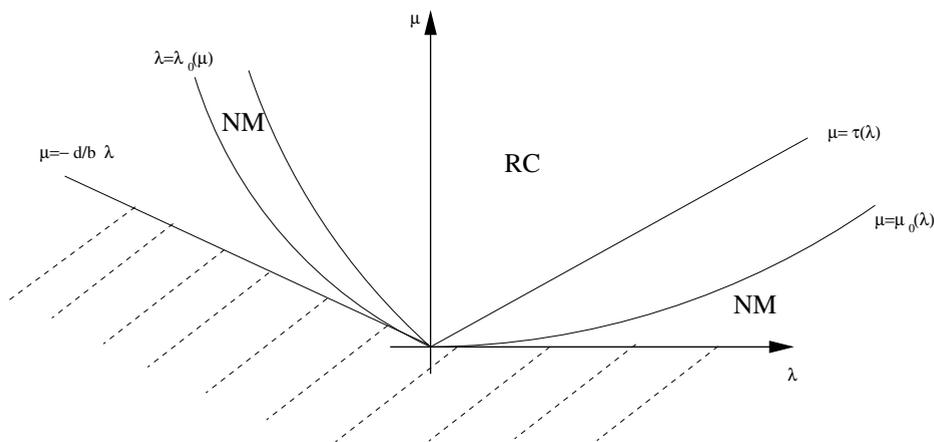


Figura 4: Diagrama $\lambda - \mu$ para el caso presa-depredador.

- c) Si $bc < ad$ y $\lambda, \mu > 0$, entonces existe una única solución positiva del problema evolutivo, y al menos un estado de coexistencia de (9). Además, si $m < 2$ y b es suficientemente pequeña, existe un único estado de coexistencia de (9) que además es globalmente estable. Lo mismo ocurre si $m < 2$ y c es suficientemente pequeña. También se tiene esto si $m = 2$. Por último, también si $m > 2$ y (λ, μ) pertenecen a una determinada región del cuadrante $\lambda > 0, \mu > 0$.
- d) Si $bc = ad$, $m > 1$ y $\lambda, \mu > 0$, existe una única solución positiva del problema de evolución y existe al menos un estado de coexistencia de (9).
- e) Supongamos $bc > ad$.
- Si $1 < m < 2$ y λ y μ son suficientemente grandes, entonces la solución del problema evolutivo explota en tiempo finito. Si λ y μ son positivos y suficientemente pequeños, existe una solución global del problema evolutivo y al menos un estado de coexistencia de (9).
 - Si $m = 2$, existe una solución del problema evolutivo que puede ser no acotada.
 - Si $m > 2$ y λ, μ son positivas, existe una única solución del problema evolutivo y existe al menos un estado de coexistencia de (9).

En el caso $m = 1$, es conocido (cf. [35] y [43]) que si $bc > ad$ y λ y μ son grandes, la solución del problema de evolución explota en tiempo finito. En cambio, el resultado precedente muestra que cuando la difusión es muy lenta ($m \geq 2$), ésta domina a la simbiosis fuerte, haciendo que las soluciones no exploten en tiempo finito.

Para la obtención de todos estos resultados, además de usar el Teorema 17 y los resultados de la Sección 2,1, hemos tenido que generalizar otros resultados

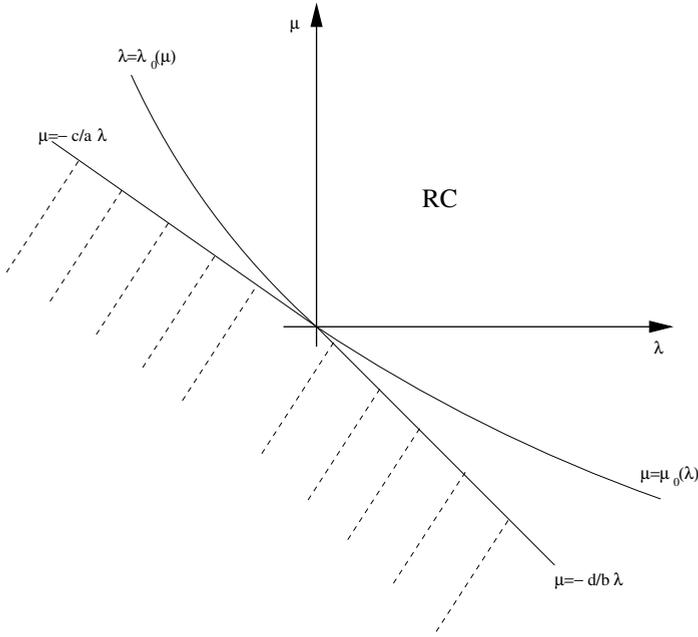


Figura 5: Diagrama $\lambda - \mu$ en el caso de simbiosis débil.

conocidos para sistemas con segundos miembros regulares (como el problema de autovalores con pesos que son no acotados cerca de la frontera de Ω , el principio del máximo para sistemas cooperativos y el principio del barrido) a sistemas con funciones Hölder-continuas.

El caso de un número cualquiera de especies

El cambio tan drástico que se daba al pasar del caso $bc > ad$ al caso $bc < ad$ llamó nuestra atención y nos propusimos entender qué significa esa relación cuando, en lugar de trabajar con dos especies, lo hacemos con n especies u_i que cooperan mutuamente. Tras un sencillo cambio de variable, podemos suponer que en (9) los coeficientes $a = d = 1$ y por tanto tenemos un sistema de la forma

$$\begin{cases} -\Delta u_i = u_i^{1/m} (\lambda_i - u_i^{1/m} + \sum_{i \neq j} a_{ij} u_j^{1/m}) & \text{en } \Omega \\ u_i = 0 & \text{sobre } \partial\Omega, \end{cases} \tag{11}$$

donde $i = 1, \dots, n$ y los $a_{ij} > 0$. Por un argumento de inducción en el número de especies y usando resultados bien conocidos del análisis matricial, obtuvimos en [24] que la condición que hace que la solución explote en tiempo finito es que

se tenga $\rho(A) > 1$, donde $\rho(A)$ es radio espectral de la matriz

$$A = \begin{pmatrix} 0 & a_{12} & \cdots & a_{1n} \\ a_{21} & 0 & \cdots & a_{2n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{n1} & a_{n2} & \cdots & 0 \end{pmatrix}.$$

Es decir, el resultado anterior puede ser prácticamente extendido al caso de n especies cambiando las condiciones $bc > ad$, $bc = ad$ y $bc < ad$ por $\rho(A) > 1$, $\rho(A) = 1$ y $\rho(A) < 1$, respectivamente. Este resultado es nuevo en el caso $m > 1$ y mejora a otros en el caso $m = 1$, cf. [40].

3. Modelos con difusión lineal: sistema cooperativo de Lotka-Volterra

En el caso no degenerado, $m = 1$ (difusión lineal), los modelos de competición y de presa-predador han recibido gran atención en las dos últimas décadas, cf. [26] y [39] y referencias allí por ejemplo. En cambio, llama la atención el escaso números de trabajos existentes para el modelo simbiótico. Esto era debido fundamentalmente a la pérdida de estimaciones “a priori” que existía en tal modelo para el caso de simbiosis fuerte $bc > ad$ y $N > 5$. En [13] realizamos un estudio exhaustivo de tal sistema, que se reescribe como¹²

$$\begin{cases} -\Delta u = u(\lambda - au + bv) & \text{en } \Omega, \\ -\Delta v = v(\mu - dv + cu) & \text{en } \Omega, \\ u = v = 0 & \text{sobre } \partial\Omega, \end{cases} \quad (1)$$

mejorando los resultados anteriores (cf. Lou [42]) en el caso de simbiosis débil y fuerte. Para ello usamos técnicas de sub-supersolución, bifurcación local y global, teoría espectral, índice de punto fijo y la teoría algebraica de singularidades.

Para mostrar los resultados más importantes de [13] necesitamos introducir alguna notación. Obsérvese que en ausencia de una especie, la otra sigue una ley logística de la forma (1) con $m = 1$. Llamaremos θ_λ (resp. θ_μ) a la única solución positiva de (1) con $m = 1$ y $a(x) \equiv \lambda$, $b(x) \equiv a$ (resp. $a(x) \equiv \mu$, $b(x) \equiv d$). Pongamos

$$f(\lambda) = \sigma_1[-c\theta_\lambda] \quad \text{y} \quad g(\mu) = \sigma_1[-b\theta_\mu],$$

con $f(\lambda) = \sigma_1$ si $\lambda \leq \sigma_1$ y $g(\mu) = \sigma_1$ si $\mu \leq \sigma_1$.¹³

¹²En realidad, en [13] estudiamos un sistema más general que éste.

¹³En la Sección 4 de [13] se demuestra que estas funciones describen dos curvas decrecientes en sus respectivas variables. Cabe destacar que estas curvas marcan el cambio de estabilidad de las soluciones semitriviales.

Fijemos $\lambda > \sigma_1$ y supongamos que $bc < ad$ (Caso b, Figura 6). No es difícil probar que desde $\mu = f(\lambda)$ bifurca un continuo no acotado \mathcal{C} de soluciones positivas de (1) a partir de la solución semitrivial $(u, v) = (\theta_\lambda, 0)$. Además, existe $\mu_0 \in \mathbb{R}$ tal que, para $\mu \leq \mu_0$ no existe solución positiva de (1). Gracias a que $bc < ad$ podemos probar que las soluciones están acotadas, luego por la teoría de bifurcación global, existe solución positiva para todo $\mu > f(\lambda)$.

Análogo resultado podemos probar fijando $\mu > \sigma_1$: existe solución positiva para $\lambda > g(\mu)$ (Caso a, Figura 6.)

Supongamos ahora que $bc > ad$ y $N \leq 5$. Fijemos $\lambda < \sigma_1$ (Caso d, Figura 6). Desde la solución semitrivial $(u, v) = (0, \theta_\mu)$ bifurca un continuo no acotado \mathcal{C} de soluciones positivas de (1) desde el valor μ_λ tal que $\lambda = g(\mu_\lambda)$. Ahora se puede probar que existe μ^0 tal que para $\mu \geq \mu^0$ no hay solución positiva de (1). Ahora gracias a que $N \leq 5$ y aplicando un argumento de “blow-up”¹⁴, deducimos que las soluciones están acotadas y, por tanto, existe solución positiva para $\mu < \mu_\lambda$. Análogo resultado para $\mu < \sigma_1$ fijado: existe λ_μ que satisface que $\mu = f(\lambda_\mu)$, tal que desde la solución semitrivial $(u, v) = (\theta_\lambda, 0)$ bifurca un continuo no acotado \mathcal{C} de soluciones positivas de (1), de tal forma que hay soluciones para todo $\lambda < \lambda_\mu$ (Caso c, Figura 6.)

Además, en la Sección 10 de [13] estudiamos, con la ayuda de la teoría algebraica de las singularidades, las direcciones de bifurcación en los casos anteriores.

Hemos resumido estas afirmaciones, junto con otras relativas a la unicidad y multiplicidad de soluciones, en el siguiente

Teorema 21 a) *Supongamos que $bc < ad$. Entonces si*

$$\lambda > g(\mu) \quad y \quad \mu > f(\lambda), \quad (2)$$

el sistema (1) posee un estado de coexistencia.

b) *Supongamos que $N \leq 5$, $bc > ad$ y*

$$\lambda < g(\mu) \quad \acute{o} \quad \mu < f(\lambda). \quad (3)$$

Entonces (1) posee un estado de coexistencia.

c) *Fijemos $\mu > \sigma_1$, supongamos $bc < ad$ y denotemos Λ el conjunto de λ 's para los que (1) tiene solución (del que sabemos que es un intervalo). Si*

$$\Lambda = [\lambda_*, \infty)$$

con $\lambda_ < g(\mu)$, entonces (1) tiene al menos dos soluciones para $\lambda \in (\lambda_*, g(\mu))$. Análogo resultado para $\lambda > \sigma_1$ fijado.*

d) *Supongamos $N \leq 5$, $bc > ad$ y fijemos $\mu < \sigma_1$. Asumamos ahora que*

$$\Lambda = (-\infty, \lambda^*]$$

¹⁴Teorema 7.4 en [13].

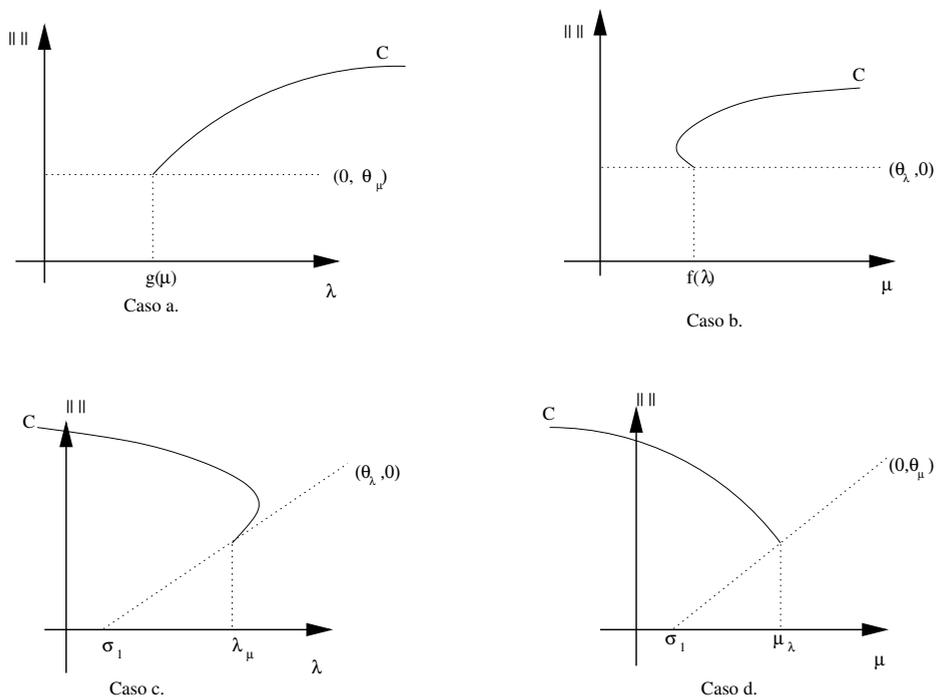


Figura 6: Diagramas de bifurcación para simbiosis.

con $\lambda^* > \lambda_\mu$, donde λ_μ es tal que $\mu = f(\lambda_\mu)$. Entonces, (1) posee al menos dos soluciones para $\lambda \in (\lambda_\mu, \lambda^*)$.

e) Supongamos que $bc < ad$, $\lambda > g(\mu)$ y $\mu > f(\lambda)$. Entonces, (1) posee un único estado de coexistencia si b o c es suficientemente pequeño.

En la Figura 7 mostramos las regiones de coexistencia en los casos $bc < ad$ y $bc > ad$, denotadas por A y B , determinadas por (2) y (3), respectivamente.

4. Modelos dependiendo de la edad

En esta sección presentamos el estudio de un modelo en dinámica de poblaciones cuya estructura depende de la edad de la especie.

En 1974, Gurtin y MacCamy [32], para solventar la carencia que tenía la ecuación logística de no tener en cuenta la edad de la población, modelaron (y estudiaron) el comportamiento de una especie p con la ecuación integro-

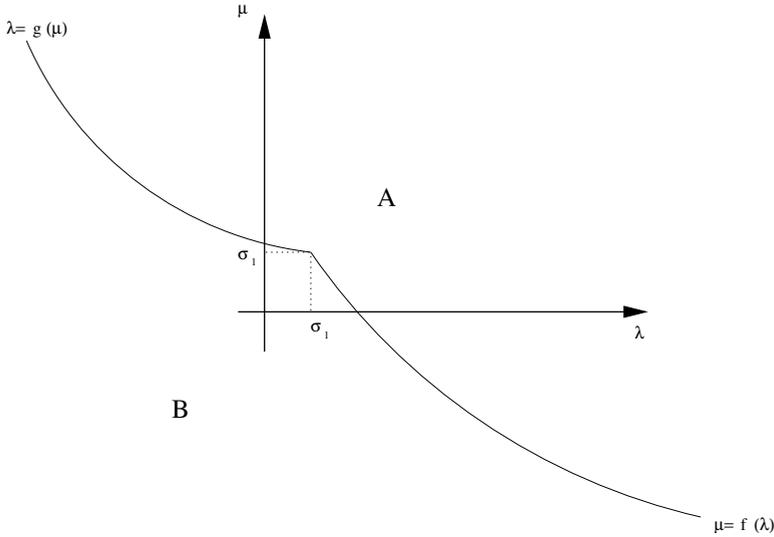


Figura 7: Regiones de coexistencia en simbiosis.

diferencial

$$\begin{cases} \frac{\partial p}{\partial t} + \frac{\partial p}{\partial a} + \mu(a, P(t))p(a, t) = 0, \\ p(a, 0) = p_0(a), \\ p(0, t) = \int_0^{+\infty} \beta(a, P(t))p(a, t)da, \end{cases} \quad (1)$$

donde $P(t)$ representa la población total, i.e.

$$P(t) = \int_0^{+\infty} p(a, t)da.$$

En (1), $p(a, t)$ representa la densidad de población de una especie en el instante $t > 0$ con edad $a > 0$, $\mu(a, P) \geq 0$ representa el grado de mortalidad de la especie y $\beta(a, P)$ representa la media de descendencia (por unidad de tiempo) que produce un individuo a la edad a ¹⁵.

Por otro lado, en modelos de epidemias (en los que una población se divide en dos subpoblaciones que interactúan entre sí) también se ha usado en los últimos años la dependencia de la edad, ya que aparecen parámetros como la fuerza de la infección que claramente dependen de la edad de la población.

Por último, recientemente modelos de presa-depredador que se ven afectados por una enfermedad en la presa han sido estudiados pero sin tener en cuenta la estructura de edad.

¹⁵En realidad, este modelo rectifica a otro propuesto por Lotka y Von Foerster en los años cincuenta que no tenía en consideración la población total.

En [16], consideramos un sistema con dos especies, una presa (p) que se ve afectada por una enfermedad cuya incidencia depende de la edad y un depredador (Y). Suponemos que, en ausencia de la presa, el depredador crece de acuerdo con una ley logística

$$Y' = mY(1 - Y/D)$$

donde m y D son las constantes positivas habituales. Por otro lado, consideramos que la presa está afectada de una enfermedad, de tal forma que se permite la recuperación de los individuos infectados, y viene estructurada en edad. Supondremos que la infección debilita la presa y hace crecer su susceptibilidad a ser depredada, mientras que el depredador no está afectado por la enfermedad.

En ausencia de depredadores, como estamos suponiendo que un fenómeno contagioso afecta a las presas, dividiremos la población de la presa en los individuos susceptibles (s) e infectados (i), es decir:

$$p = s + i.$$

Tanto p como s e i son funciones de las variables a (la edad) y t (el tiempo). En ausencia de depredadores, la presa está regida por el sistema

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial i}{\partial t} + \frac{\partial i}{\partial a} + \mu_1(a, P(t))i = \lambda(a, t; i)s - \gamma(a)i, \\ \frac{\partial s}{\partial t} + \frac{\partial s}{\partial a} + \mu_2(a, P(t))s = -\lambda(a, t; i)s + \gamma(a)i, \\ i(a, 0) = i_0(a), \quad s(a, 0) = s_0(a), \\ i(0, t) = q \int_0^{+\infty} \beta(a, P(t)) i(a, t) da, \\ s(0, t) = \int_0^{+\infty} \beta(a, P(t))(s(a, t) + (1 - q)i(a, t)) da. \end{array} \right. \quad (2)$$

Aquí, μ_1 y μ_2 representan las tasas de mortalidad de los infectados y de los susceptibles respectivamente ($\mu_1 \geq \mu_2$), λ es la tasa de infección ¹⁶, γ es la tasa de recuperación de los infectados y, por último, $q \in [0, 1]$ es la transmisión vertical, es decir, el ratio de descendientes infectados producidos por los infectados. Como es natural, supondremos que $i(a, t), s(a, t) \rightarrow 0$ cuando $a \rightarrow +\infty$.

¹⁶En realidad, este parámetro tiene una forma particular, ver [34].

El modelo completo ahora puede ser escrito como sigue:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial i}{\partial t} + \frac{\partial i}{\partial a} + \mu_1(a, P(t))i = \lambda(a, t; i)s - \gamma(a)i - M_1 iY(t), \\ \frac{\partial s}{\partial t} + \frac{\partial s}{\partial a} + \mu_2(a, P(t))s = -\lambda(a, t; i)s + \gamma(a)i - N_1 sY(t), \\ Y' = mY(t) - nY^2(t) + \varepsilon M_1 I(t)Y(t) + \varepsilon N_1 S(t)Y(t), \\ i(a, 0) = i_0(a), \quad s(a, 0) = s_0(a), \quad Y(0) = Y_0, \\ i(0, t) = q \int_0^{+\infty} \beta(a, P(t)) i(a, t) da, \\ s(0, t) = \int_0^{+\infty} \beta(a, P(t))(s(a, t) + (1 - q) i(a, t)) da, \\ i(a, t), s(a, t) \rightarrow 0, \text{ cuando } a \rightarrow +\infty. \end{array} \right. \quad (3)$$

En (3), las constantes positivas M_1 y N_1 representan las tasas de depredación de los individuos infectados y susceptibles, respectivamente ($M_1 \geq N_1$); $\varepsilon > 0$ es el coeficiente que mide la conversión de presas en depredadores y, por último,

$$I(t) = \int_0^{+\infty} i(a, t) da, \quad S(t) = \int_0^{+\infty} s(a, t) da.$$

En [16] probamos el siguiente resultado:

Teorema 22 *Supongamos que β y μ_i , $i = 1, 2$, son funciones acotadas, no negativas y lipschitzianas en la variable P y que γ es acotada y no negativa. Entonces existe una única solución de (3).*

Para la obtención de este resultado usaremos principalmente una técnica de desacoplamiento unida a un método de punto fijo. En efecto, para cada Y fijo, estudiamos un sistema similar a (2), con

$$\begin{aligned} \hat{\mu}_1(a, P(t)) &:= \mu_1(a, P(t)) + M_1 Y(t), \\ \hat{\mu}_2(a, P(t)) &:= \mu_2(a, P(t)) + N_1 Y(t). \end{aligned}$$

Para resolver (2), usamos el método de integración a lo largo de las curvas características ($a = t + k$), lo que transforma el sistema en un sistema diferencial ordinario. Ello nos conduce a la existencia y unicidad de solución de (2), a la que llamaremos (i_Y, s_Y) ¹⁷. Ahora, para probar que (3) tiene una solución es suficiente resolver la ecuación diferencial ordinaria que define la variable Y . Dicha ecuación puede ser resuelta de forma explícita, con solución w_Y . Basta ahora resolver, en adecuados espacios, la ecuación de punto fijo no lineal

$$w_Y = Y.$$

En la actualidad, estamos estudiando la existencia de soluciones estacionarias (independientes del tiempo) de (3) y su estabilidad respecto al problema

¹⁷Es de destacar que (2) sólo había sido resuelto anteriormente en el caso $\mu_1 = \mu_2$.

evolutivo. La intención es dar condiciones en función de los coeficientes que aparecen en (3) que aseguren la permanencia de las dos especies para tiempos futuros.

Referencias

- [1] H. Amann, On the existence of positive solution of nonlinear elliptic boundary value problems, *Indiana Univ. Math. J.*, **21**, 125-146 (1971).
- [2] H. Amann y J. López-Gómez, A priori bounds and multiple solutions for superlinear indefinite elliptic problems, *J. Differential Equations*, **146**, 336-374 (1998).
- [3] A. Ambrosetti, H. Brezis y G. Cerami, Combined effects of concave and convex nonlinearities in some elliptic problems, *J. Funct. Anal.*, **122**, 519-543 (1994).
- [4] A. Ambrosetti y J. L. Gámez, Branches of positive solutions for some semilinear Schrödinger equations, *Math. Z.*, **224**, 347-362 (1997).
- [5] D. Arcoya, J. Carmona y B. Pellacci, Bifurcation for some quasi-linear operators, *Proc. Royal Soc. Edinb.*, **131 A**, 733-766 (2001).
- [6] C. Bandle y M. Marcus, "Large" solutions of semilinear elliptic equations: existence, uniqueness, and asymptotic behaviour, *J. Anal. Math.*, **58**, 9-24 (1992).
- [7] H. Berestycki, I. Capuzzo-Dolcetta y L. Nirenberg, Superlinear indefinite problems and nonlinear Liouville theorems, *Topol. Methods Nonlinear Anal.*, **4**, 59-78 (1994).
- [8] M. Bertsch y R. Rostamian, The principle of linearized stability for a class of degenerate diffusion equations, *J. Differential Equations*, **57**, 373-405 (1985).
- [9] H. Brezis y S. Kamin, Sublinear elliptic equations in \mathbb{R}^n , *Manus. Math.*, **74**, 87-106 (1992).
- [10] A. Cañada, Análisis y Control Óptimo de Sistemas Elípticos que surgen en Dinámica de Poblaciones, *Boletín SĕMA*, **17**, 101-118 (2001).
- [11] A. Cañada y J. L. Gámez, Positive solutions of nonlinear elliptic systems, *Math. Mod. Meth. App. Sci.*, **3**, 823-837 (1993).
- [12] A. Cañada, J. L. Gámez y J. A. Montero, Study of an optimal control problem for diffusive nonlinear elliptic equations of logistic type, *SIAM J. Control Optim.*, **36**, 1171-1189 (1998).
- [13] M. Delgado, J. López-Gómez y A. Suárez, On the symbiotic Lotka-Volterra model with diffusion and transport effects, *J. Differential Equations*, **160**, 175-262 (2000).

- [14] M. Delgado, J. López-Gómez y A. Suárez, Non-linear versus linear diffusion. From classical solutions to metasolutions, sometido a publicación.
- [15] M. Delgado, J. López-Gómez y A. Suárez, Characterizing the existence of large solutions for a class of sublinear problems with nonlinear diffusion, sometido a publicación.
- [16] M. Delgado, M. Molina-Becerra y A. Suárez, Analysis of an age-structured predator-prey model with disease in the prey, sometido a publicación.
- [17] M. Delgado, J. A. Montero y A. Suárez, Optimal control for the degenerate elliptic logistic equation, aceptado en *Appl. Math. Opt.*
- [18] M. Delgado y A. Suárez, Existence of solutions for elliptic systems with Hölder continuous nonlinearities, *Diff. Int. Eqns.*, **13**, 453-477 (2000).
- [19] M. Delgado y A. Suárez, On the existence of dead cores for degenerate Lotka-Volterra models, *Proc. Royal Soc. Edinb.*, **130A**, 743-766 (2000).
- [20] M. Delgado y A. Suárez, Stability and uniqueness for cooperative degenerate Lotka-Volterra model, aceptado en *Nonlinear Anal.*
- [21] M. Delgado y A. Suárez, Nonnegative solutions for the degenerate logistic indefinite sublinear equation, aceptado en *Nonlinear Anal.*
- [22] M. Delgado y A. Suárez, On the structure of the positive solutions of the logistic equation with nonlinear diffusion, aceptado en *J. Math. Anal. Appl.*
- [23] M. Delgado y A. Suárez, Positive solutions for the degenerate logistic indefinite superlinear problem: the slow diffusion case, aceptado en *Houston J. Math.*
- [24] M. Delgado y A. Suárez, Cooperative systems with any number of species, sometido a publicación.
- [25] J. I. Díaz y J. Hernández, On the existence of a free boundary for a class of reaction-diffusion systems, *SIAM. J. Math. Anal.*, **15**, 670-685 (1984).
- [26] J. C. Eilbeck, J. E. Furter y J. López-Gómez, Coexistence in the competition model with diffusion, *J. Differential Equations*, **107**, 96-139 (1994).
- [27] J. M. Fraile, P. Koch, J. López-Gómez y S. Merino, Elliptic eigenvalue problems and unbounded continua of positive solutions of a semilinear elliptic equations, *J. Differential Equations*, **127**, 295-319 (1996).
- [28] J. García-Melián, R. Gómez-Reñasco, J. López-Gómez y J. C. Sabina de Lis, Pointwise growth and uniqueness of positive solutions for a class of sublinear elliptic problems where bifurcation from infinity occurs, *Arch. Rational Mech. Anal.* **145**, 261-298 (1998).

- [29] B. Gidas y J. Sprücker, A priori bounds for positive solutions of nonlinear elliptic equations, *Commun. Partial Differential Equations*, **6**, 883-901 (1981).
- [30] R. Gómez-Reñasco y J. López-Gómez, The effect of varying coefficients on the dynamics of a class of superlinear indefinite reaction-diffusion equations, *J. Differential Equations*, **167**, 36-72 (2000).
- [31] M. E. Gurtin y R. C. MacCamy, On the diffusion of biological populations, *Math. Biosci.*, **33**, 35-49 (1977).
- [32] M. E. Gurtin y R. C. MacCamy, Nonlinear age-dependent population dynamics, *Arch. Rational Mech. Anal*, **54**, 281-300 (1974).
- [33] J. Hernández, F. Mancebo y J. M. Vega de Prada, On the linearization of some singular nonlinear elliptic problem and applications, aceptado en *Ann. Inst. H. Poincaré*.
- [34] M. Iannelli, M. Y. Kim y E. J. Park, Asymptotic behaviour for a SIS epidemic model and its approximation, *Nonlinear Anal.*, **35**, 797-814 (1999).
- [35] P. Korman, Dynamics of the Lotka-Volterra systems with diffusion, *Appl. Anal.*, **44**, 191-207 (1992).
- [36] A. V. Lair, A necessary and sufficient condition for the existence of large solutions to semilinear elliptic equations, *J. Math. Anal. Appl.*, **240**, 205-218 (1999).
- [37] A. C. Lazer y P.J. McKenna, On a problem of Bieberbach and Rademacher, *Nonlinear Anal.*, **21**, 229-246 (1993).
- [38] A. Leung y S. Stojanovic, Optimal control for elliptic Volterra-Lotka type equations, *J. Math. Anal. Appl.*, **173**, 603-619 (1993).
- [39] L. Li, Coexistence theorems of steady states for predator-prey interacting systems, *Trans. Amer. Math. Soc.*, **305**, 143-166 (1988).
- [40] Y. Liu, Positive solutions to general elliptic systems, *Nonlinear Anal.*, **25**, 229-246 (1995).
- [41] J. López-Gómez, Large solutions, metasolutions, and asymptotic behaviour of the regular positive solutions of sublinear parabolic problems, *El. J. Differential Equations*, **Conf. 05**, 135-171 (2000).
- [42] Y. Lou, Necessary and sufficient condition for the existence of positive solutions of certain cooperative system, *Nonlinear Anal.*, **26**, 1079-1095 (1996).
- [43] Y. Lou, T. Nagylaki y W-M. Ni, On diffusion-induced blowups in a mutualistic model, *Nonlinear Anal.*, **45**, 329-342 (2001).

- [44] L. Moschini, S. I. Pohozaev y A. Tesei, Existence and nonexistence of solutions of nonlinear Dirichlet problems with first order terms, *J. Funct. Anal.*, **177**, 365-382 (2000).
- [45] C. V. Pao, *Nonlinear parabolic and elliptic equations*, Plenum Press, New York 1992.
- [46] M. A. Pozio y A. Tesei, Degenerate parabolic problems in population dynamics, *Japan J. Appl. Math.*, **2**, 351-380 (1985).
- [47] M. A. Pozio y A. Tesei, Support properties of solutions for a class of degenerate parabolic problems, *Commun. Partial Differential Equations*, **12**, 47-75 (1987).
- [48] D. H. Sattinger, Monotone methods in nonlinear elliptic and parabolic boundary value problems, *Indiana Univ. Math. J.*, **21**, 979-1000 (1972).
- [49] J. Sprücker, Uniqueness in a diffusion model of population biology, *Commun. in Partial Differential Equations*, **15**, 1605-1620 (1983).
- [50] A. Suárez, Nonnegative solutions for an heterogeneous degenerate competition model, sometido a publicación.
- [51] J. L. Vázquez, A strong maximum principle for some quasilinear elliptic equations, *Appl. Math. Optim.*, **12**, 191-202 (1984).
- [52] J. L. Vázquez, Las Ecuaciones de la Filtración de Fluidos en Medios Porosos, *Boletín SĒMA*, **14**, 37-83 (1999).
- [53] L. Véron, Semilinear elliptic equations with uniform blow-up on the boundary, *J. Anal. Math.*, **59**, 231-250 (1992).