

Models matemàtics en dinàmica de poblacions

CARLES BARRIL, SÍLVIA CUADRADO I JORDI RIPOLL

Resum: La dinàmica de poblacions, com el seu nom indica, estudia l'evolució de la mida i la composició de les poblacions. En aquest article presentem un recull dels principals models matemàtics que descriuen la dinàmica de poblacions biològiques. Primerament, farem una introducció històrica a la matèria tot descrivint diferents problemes en ecologia, demografia i epidemiologia, així com les eines i tècniques matemàtiques emprades. Seguidament, descriurem una nova formulació en termes d'equacions amb retard que estableix un marc general rigorós per a la modelització matemàtica de la dinàmica de poblacions.

Paraules clau: biologia matemàtica, poblacions estructurades, equacions amb retard, equacions en derivades parcials.

Classificació MSC2010: 92D25, 35Q92, 47N20

La biologia matemàtica és la disciplina que s'encarrega de proporcionar models i eines matemàtiques per a entendre processos biològics. En l'actualitat s'ocupa d'una gran varietat de tòpics, però les primeres interaccions entre biologia i matemàtiques van ser en el que s'anomena dinàmica de poblacions que és la branca de la biologia matemàtica que té per objecte l'estudi de l'evolució de la mida de les poblacions i la seva composició. Començarem fent-ne un breu repàs històric (veure, per a més informació [3, 12, 9, 34, 46, 52]). Tot i que els models presentats en aquest treball són, en la nostra opinió, molt representatius de la història de la dinàmica de poblacions, degut al gran desenvolupament en els últims anys d'aquesta disciplina, una descripció exhaustiva de la matèria aniria més enllà de l'objectiu d'aquest treball.

1 La dinàmica de poblacions anterior al segle XX

El que podríem considerar el primer problema en dinàmica de poblacions va ser el proposat per Leonardo de Pisa, més conegut com a Fibonacci, en el seu llibre *Liber*

Els autors han estat parcialment recolzats pel Ministerio de Ciencia e Innovación, referència MTM2017-84214-C2 i MTM2014-52402-C3, i per l'Agència de Gestió d'Ajuts Universitaris i de Recerca-Generalitat de Catalunya, referència 2017-SGR-1392.

Abaci publicat el 1202:

Un home té una parella de conills en un lloc tancat. Es voldria saber quantes parelles més s'obtenen de la primera parella, en un any, si la natura d'aquests conills és tal que engendren una nova parella cada mes i comencen a ser fèrtils a partir del segon mes de vida.

Si diem u_n al número de parelles de conills joves i v_n al de parelles adultes, al començament del mes n , aleshores el problema anterior dóna lloc a les relacions de recurrència

$$\begin{aligned}u_{n+1} &= v_n, \\v_{n+1} &= u_n + v_n.\end{aligned}$$

Això equival a l'equació de recurrència $v_{n+1} = u_n + v_n = v_{n-1} + v_n$, a partir de la qual Fibonacci va construir la famosa successió que porta el seu nom i que amb els anys s'ha observat que apareix de manera freqüent a la natura. Existeix fins i tot una revista científica, *The Fibonacci Quarterly*, que publica articles relacionats amb aquesta successió.

Tenim doncs, que el primeríssim problema de dinàmica de poblacions ja considerava dues variables independents (discretes): temps i edat.

Després de Fibonacci, la història de la dinàmica de poblacions ha d'esperar cinc segles per a que es plantegi un nou problema, tot i que entremig es van fer grans aportacions a la matemàtica com és el desenvolupament modern del càlcul diferencial.

Va ser Leonhard Euler qui el 1748 publicà el llibre *Introductio in analysin infinitorum* [23] on, al capítol sobre exponencials i logaritmes, inclou exemples de dinàmica de poblacions com el següent:

Si la població d'una certa regió augmenta anualment en una trentena part i inicialment hi havia 100.000 habitants, voldríem saber la població després de 100 anys.

Es tracta d'un exemple d'una població amb creixement geomètric i la resposta és $P_{100} = (1 + \frac{1}{30})^{100} 100.000$.

L'any 1760 publica als proceedings de la Acadèmia de Ciències de Berlín el treball *Recherches generales sur la mortalité et la multiplication du genre humain* on es planteja el problema de trobar la distribució en edats d'una població sota certes hipòtesis ([24], [25]):

Si diem P_n a la població l'any n i B_n al nombre de naixements l'any n , Euler va suposar que la població creix geomètricament, és a dir,

$$P_{n+1} = \lambda P_n, \tag{1}$$

i que el quocient entre el nombre de naixements i la població és constant:

$$B_n = m P_n. \tag{2}$$

Notem que aquestes dues hipòtesis impliquen que el número de naixements creix geomètricament i amb la mateixa taxa:

$$B_{n+1} = \lambda B_n \tag{3}$$

Denotant per l_k la proporció de nounats que encara són vius l'any k i suposant que ningú sobreviu més de 100 anys Euler es planteja si, coneguts B_n , P_n i l_k podem conèixer quants individus hi ha a cada grup d'edat. Tenim, fent servir reiteradament (1) i (3)

$$\begin{aligned}\lambda^{100}P_0 = P_{100} &= B_{100} + l_1B_{99} + l_2B_{98} + \dots + l_{100}B_0 \\ &= (\lambda^{100} + \lambda^{99}l_1 + \lambda^{98}l_2 + \dots + l_{100})B_0.\end{aligned}$$

Dividint per $\lambda^{100}P_0$ obtenim l'anomenada *Equació d'Euler*

$$1 = \left(1 + \frac{l_1}{\lambda} + \frac{l_2}{\lambda^2} + \dots + \frac{l_{100}}{\lambda^{100}}\right) \frac{B_0}{P_0}. \quad (4)$$

Suposant coneguts els naixements i la població en un determinat any, B_n , P_n i per tant el paràmetre $m = B_n/P_n = \dots = B_0/P_0$, i conegudes les probabilitats de supervivència l_k , $k \geq 1$, l'Equació d'Euler ens permet trobar λ .

Tenint en compte que durant l'any n el nombre d'individus nascuts l'any $n - k$ que encara són vius és

$$l_k B_{n-k} = \frac{l_k}{\lambda^k} B_n,$$

la proporció d'individus d'edat k és

$$\frac{\frac{l_k}{\lambda^k} B_n}{P_n} = \frac{\frac{l_k}{\lambda^k} B_n}{B_n(1 + \frac{l_1}{\lambda} + \frac{l_2}{\lambda^2} + \dots + \frac{l_{100}}{\lambda^{100}})} = \frac{\frac{l_k}{\lambda^k}}{(1 + \frac{l_1}{\lambda} + \frac{l_2}{\lambda^2} + \dots + \frac{l_{100}}{\lambda^{100}})}.$$

Aquesta proporció és constant i per tant la piràmide d'edat no canvia amb el temps i es diu que la població és “*estable*”.

Tot i que l'equació (1) va ser proposada per Euler, es coneix com a “Model de Malthus” en referència a Thomas Malthus qui, l'any 1798 va publicar *An essay on the Principle of Population* [44], que, tot i generar una gran controvèrsia en el moment de la seva publicació, va tenir una gran influència en les teories econòmiques del segle XIX així com en el desenvolupament de la teoria de l'evolució. Efectivament, tant Charles Darwin com Alfred Russell Wallace van afirmar que el llibre de Malthus els havia inspirat per formular la teoria de l'evolució per selecció natural, la qual, descoberta pels dos de manera independent, fou publicada de manera conjunta en un article presentat a la Linnean Society de Londres [13]. La tesi de Malthus al seu llibre és que la població creix de manera geomètrica (o exponencial) mentre que els recursos necessaris per donar suport a la població creixen de manera aritmètica, el que dóna lloc al que s'ha conegut com a “catàstrofe malthusiana”.

Malthus va considerar una població homogènia (tots els individus són idèntics) d'una sola espècie, aïllada o tancada (no hi ha migracions), gran (per tal de negligir factors estocàstics) i en un hàbitat invariant (la quantitat de recursos no canvia degut a factors externs ni a la mateixa població). Per a formular el model, denotem per $x(t)$ la mida de la població (número total d'individus) a temps t . Tot i que $x(t)$ és de fet discreta, com que s'està suposant una població molt gran, es considera

$x(t)$ una funció real de la variable real t . Donat que no hi ha migració, la mida de la població canvia només degut a naixements i morts i per tant la taxa de canvi en la mida de la població serà la fertilitat (taxa per capita de naixements) menys la mortalitat (taxa per capita de morts). Atès que s'està suposant que l'hàbitat no canvia, aquestes dues taxes no dependran del temps ni de la població mateixa. Denotant per β la fertilitat i per μ la mortalitat tenim

$$x'(t) = (\beta - \mu)x(t), \quad x(0) = x_0. \quad (5)$$

El paràmetre $r := \beta - \mu$ és la taxa per capita de creixement (o decreixement) exponencial i rep el nom de paràmetre Malthusià. En funció de la població inicial $x_0 \geq 0$, l'evolució de la població ve donada per

$$x(t) = e^{rt} x_0, \quad (6)$$

que és la solució del problema de valor inicial (5). La població s'extingirà, romandrà constant o creixerà il·limitadament depenent de si $r < 0$, $r = 0$ o $r > 0$ respectivament. Equivalentment, definint la quantitat $R_0 := \frac{\beta}{\mu}$, tenim el mateix resultat si $R_0 < 1$, $R_0 = 1$ o $R_0 > 1$ respectivament. R_0 , que és la taxa de fertilitat per l'esperança de vida $1/\mu$, dona el nombre esperat de descendents que té cada individu al llarg de la seva vida, vegi's [4].

Les hipòtesis considerades per Malthus sobre la població poden ser vàlides per a certes espècies en un període de temps suficientment curt per a les quals s'observa efectivament un creixement exponencial. No obstant, la hipòtesi que la taxa de creixement d'una població és proporcional a la mida de la població (model lineal) és poc realista a escales de temps més grans.

Anys més tard, el 1838, Pierre-François Verhulst publica el treball *Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement*, on proposa, donant-li el nom d'equació logística, el model

$$x'(t) = r \left(1 - \frac{x(t)}{K} \right) x(t), \quad x(0) = x_0, \quad (7)$$

on la taxa per capita de creixement de la població ja no és constant com en el model de Malthus, sinó que depèn de manera decreixent de la població: $r(x) := r(1 - \frac{x}{K})$ amb $r > 0$. En efecte, r és el valor màxim de la funció $r(x)$ que s'anul·la per a $x = K$ i es fa negativa quan $x > K$. Notem que si la població és petita aleshores la població té un creixement exponencial ($x' \approx rx$) mentre que quan la població té un valor proper a K , pràcticament no canvia ($x' \approx 0$).

La solució de (7) en funció de la població inicial és

$$x(t) = \frac{Kx_0}{x_0 + (K - x_0)e^{-rt}} \quad (8)$$

d'on podem veure que per a una població inicial $x_0 > 0$, la població s'acosta a K quan el temps t tendeix a infinit. K s'anomena la capacitat de càrrega de la població perquè representa la mida màxima sostenible de la població. Així doncs, el

model logístic¹ prediu, si la població inicial és petita, creixement exponencial seguit d'un decreixement en la taxa de creixement quan el temps avança de manera que la població s'acosta al límit K .

2 La dinàmica de poblacions del segle XX

El treball de Verhulst va inspirar molts dels investigadors que desenvoluparien la dinàmica de poblacions de començaments del segle XX. Un d'ells va ser el matemàtic italià Vito Volterra a qui, el seu futur gendre i biòleg marí Umberto d'Ancona demanà si era possible estudiar matemàticament les variacions poblacionals observades en una població de peixos. D'Ancona ([10], [1]) tenia dades sobre el percentatge total de captures de condictis (taurons, rajades...) sobre el total de peixos capturats durant un període al voltant de la primera guerra mundial.

Percentatge de captures de condictis al port del mar Adriàtic Fiume (Rijeka, Croàcia)									
1914	1915	1916	1917	1918	1919	1920	1921	1922	1923
11.9%	21.4%	22.1%	21.2%	36.4%	27.3%	16.0%	15.9%	14.8%	10.7%

D'Ancona va observar l'augment d'aquest depredadors, que en aquell moment no es consideraven comestibles, durant la guerra i creia que era degut a la disminució de la pesca en aquest període. El seu raonament era que, en pescar menys, hi havia més preses i per això el nombre de condictis augmentava. Sorprenentment però, semblava que el nombre de preses, en comptes d'augmentar havia disminuït quan es pescava menys. Per tal d'entendre com aquesta disminució de la pesca podia afectar les poblacions de peixos va demanar ajut a Volterra. En resposta a D'Ancona, Volterra publicà l'any 1926 el treball *Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi* [56].

El mateix model proposat per Volterra va ser analitzat de manera independent (en un context diferent) per Alfred Lotka el 1920 a l'article [39] i el 1925 a la seva obra, publicada primer amb el títol *Elements of Physical Biology* [40] i posteriorment amb el títol *Elements of Mathematical Biology* [42] i per això es coneix com a model de Lotka i Volterra. Passem ara a descriure'l.

Denotem per $x(t)$ i $y(t)$ el número de preses i depredadors a temps t respectivament. Se suposa que, en absència de depredadors, les preses experimenten un creixement malthusià amb taxa de creixement $r > 0$, mentre que, en absència de preses, els depredadors s'extingeixen de manera exponencial amb taxa de mortalitat $\mu > 0$. També se suposa que la dinàmica d'aquestes poblacions vindrà donada només per les interaccions entre preses i depredadors, de manera que la supervivència dels depredadors depèn de la quantitat de preses i les preses a la vegada tenen només als depredadors com a factor de control. La taxa de predació s'obté del que s'anomena *lei d'acció de masses* que estableix que el nombre de trobades entre preses i depredadors és proporcional al producte de les respectives poblacions.

¹ No està del tot clar, però sembla ser que el nom de logística té a veure amb els logaritmes (M. Iannelli, comunicació personal). Així per exemple, de $x = 1/(1 + e^{-t})$ obtenim la relació inversa $t = \ln(x/(1 - x))$.

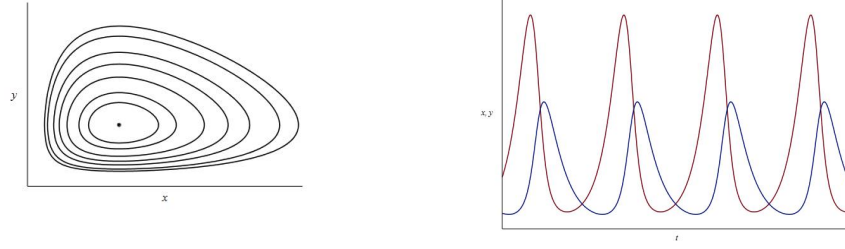


FIGURA 1: Simulacions numèriques del retrat de fase i de les solucions al llarg del temps en un sistema Lotka-Volterra.

Suposant que una fracció a de totes les trobades és efectiva (el depredador mata la presa), el nombre de preses consumides pels depredadors per unitat de temps és axy . Això s'anomena *resposta funcional de tipus I*. El nombre de nous depredadors per unitat de temps serà αaxy on α denota la taxa de conversió (habilitat dels depredadors de convertir les preses en taxa per capita de creixement per al predador). Amb tots aquests ingredients podem escriure ja el model de Lotka i Volterra

$$\begin{cases} x'(t) &= rx(t) - ax(t)y(t) \\ y'(t) &= -\mu y(t) + \alpha ax(t)y(t) \end{cases}. \quad (9)$$

Aquest sistema té dos equilibris $(0, 0)$ i $(\frac{\mu}{\alpha a}, \frac{r}{a})$. Si $x \neq 0, y \neq 0$ es té

$$(\mu - \alpha ax) \frac{x'}{x} + (r - ay) \frac{y'}{y} = 0$$

o, equivalentment

$$\frac{d}{dt}(\ln(x^\mu y^r) - \alpha ax - ay) = 0,$$

pel que es té

$$\frac{x^\mu y^r}{e^{\alpha ax} e^{ay}} = K$$

per a qualsevol constant positiva K . Tenim doncs que la funció $F(x, y) := \frac{x^\mu y^r}{e^{\alpha ax} e^{ay}}$ és una integral primera del sistema, les òrbites de (9) estan contingudes als conjunts de nivell de F . Aquestes corbes de nivell són tancades al voltant de l'equilibri $(\frac{\mu}{\alpha a}, \frac{r}{a})$ ([10, 1]) i per tant les solucions de (9) són periòdiques.

Per tal de comparar les solucions del seu model amb les dades de D'Ancona, Volterra calcula $\hat{x}$ i $\hat{y}$, les mitjanes en un període T , de les poblacions de preses i depredadors respectivament, i demostra

$$\hat{x} = \frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt = \frac{\mu}{\alpha a}, \quad \hat{y} = \frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt = \frac{r}{a}.$$

És a dir, les mitjanes del nombre de preses i del nombre de depredadors en un període són independents de les condicions inicials i iguals a les poblacions en equilibri.

Volterra considerarà els efectes de la pesca, afegint a les equacions (9) un terme per a modelitzar les captures, que suposà proporcionals a les respectives poblacions i amb la mateixa intensitat per a totes dues:

$$\begin{cases} x'(t) &= rx(t) - ax(t)y(t) - \varepsilon x(t) \\ y'(t) &= -\mu y(t) + \alpha ax(t)y(t) - \varepsilon y(t) \end{cases} . \quad (10)$$

Per aquest sistema les mitjanes són $\hat{x} = \frac{\mu + \varepsilon}{\alpha a}$, $\hat{y} = \frac{r - \varepsilon}{a}$, el que explica les dades de D'Ancona: un decreixement moderat de la pesca (reducció d' ε) augmenta en mitjana el nombre de depredadors mentre que disminueix el nombre de preses.

Com comentàvem anteriorment, Alfred Lotka va arribar a les mateixes conclusions que Volterra, pensant en reaccions químiques i en una població de plantes i herbívors. Però abans d'interessar-se per això, Lotka havia fet contribucions molt importants en d'altres aspectes de la dinàmica de poblacions, en particular en demografia. Els anys 1907 i 1911 publica els treballs [38], [48] (el segon conjuntament amb F.R. Sharpe) on estudia la dinàmica de poblacions estructurades per l'edat. Desconeixedor dels treballs d'Euler sobre aquest tema, Lotka proposa el mateix model però considerant el temps i l'edat com a variables contínues (veure també [36], [35], [54]).

Considerant una població de femelles (de fet, al seu article, Sharpe i Lotka consideren una població de mascles), denotem per $B(t)$ la taxa de naixements a temps t , és a dir, el nombre total de naixements per unitat de temps, per $\mathcal{F}(a)$ la probabilitat de sobreviure fins a edat $a \geq 0$, i per $\beta(a)$ la taxa de fertilitat de les femelles d'edat a (nombre mitjà de filles per unitat de temps i per femella en l'interval infinitesimal $[a, a + da]$).

Aleshores, ja que les femelles d'edat a a temps t han nascut a temps $t - a$, tenim que el nombre de femelles nascudes entre el temps $t - a$ i $t - a + da$ que encara són vives a temps t és $B(t - a)\mathcal{F}(a)da$. Aquestes femelles tenen $\beta(a)B(t - a)\mathcal{F}(a)da$ filles per unitat de temps i obtenim la següent equació de renovació (o de Volterra)

$$B(t) = \int_0^t \beta(a)B(t - a)\mathcal{F}(a)da + F(t) \quad t \geq 0, \quad (11)$$

on el primer terme de la dreta ens dóna el nombre de naixements de filles de femelles nascudes en l'interval de temps $[0, t]$ i el segon terme $F(t)$ són els naixements deguts a les femelles ja presents a la població a temps $t = 0$. L'equació integral (11) és equivalent a

$$B(t) = \int_0^\infty \beta(a)B(t - a)\mathcal{F}(a)da \quad t \geq 0, \quad (12)$$

si suposem una història de naixements coneguda $B(\theta) = \phi(\theta)$, $\theta \leq 0$. Notis que l'edat màxima dels individus d'una població es pot suposar finita o potencialment

infinita. Buscant una solució exponencial, $B(t) = be^{\lambda t}$, $b > 0$, d'aquesta equació integral, Lotka obté l'anomenada *equació característica de Lotka*

$$1 = \int_0^\infty \beta(a)e^{-\lambda a}\mathcal{F}(a)da, \quad (13)$$

que és la versió contínua de l'equació d'Euler (4).

Per a λ real, el costat dret de (13) és una funció decreixent de λ que tendeix a $+\infty$ quan $\lambda \rightarrow -\infty$ i a 0 quan $\lambda \rightarrow +\infty$. Per tant hi ha un únic valor real λ^* satisfent (13) que a més serà positiu si i només si

$$R_0 := \int_0^\infty \beta(a)\mathcal{F}(a)da > 1.$$

Aquesta quantitat és el famós nombre reproductiu bàsic (la notació va ser introduïda per Dublin i Lotka el 1925, [22]) i s'interpreta com el nombre esperat de fills que té cada individu de la població al llarg de la seva vida.

Sharpe i Lotka [48] van enunciar que el nombre de naixements per unitat de temps satisfà

$$B(t) \sim be^{\lambda^* t}$$

quan $t \rightarrow +\infty$ amb b una constant positiva.

Això va ser demostrat de manera rigorosa per W. Feller el 1941 [26] i es coneix com el *Teorema Fonamental de la Demografia*.

Tenint en compte que la població total a temps t és

$$P(t) = \int_0^\infty B(t-a)\mathcal{F}(a)da$$

tenim que l'estructura en edat de la població (distribució normalitzada d'edats) ve donada per

$$\frac{B(t-a)\mathcal{F}(a)}{P(t)}$$

que tendeix a

$$\frac{e^{-\lambda^* a}\mathcal{F}(a)}{\int_0^\infty e^{-\lambda^* a}\mathcal{F}(a)da}$$

que no depèn del temps (ni de la distribució inicial de la població) i per tant es té, com en el cas discret d'Euler, el que Lotka anomenà *població estable*: la piràmide d'edats manté la mateixa forma al llarg del temps però la població total creix o decreix exponencialment.

Una manera alternativa de formular aquest model va ser donada per A.G. McKendrick el 1926 [43] i més tard per H. von Foerster [57] donant lloc a la que es coneix com equació de *McKendrick-von Foerster*, que va ser la primera equació en derivades parcials de la dinàmica de poblacions estructurades.

Denotant per $n(a, t)$ la densitat d'individus d'edat a a temps t i per $\mu(a)$ la taxa per capita de mortalitat a edat a tenim

$$n(a + \Delta t, t + \Delta t) - n(a, t) = -\mu(a)n(a, t)\Delta t, \quad (14)$$

és a dir, els individus d'edat a a temps t tindran edat $a + \Delta t$ quan ha passat un temps Δt i l'únic canvi en el nombre d'individus vindrà donat pels que han mort durant l'interval $(t, t + \Delta t)$. Dividint (14) per Δt i fent el límit $\Delta t \rightarrow 0$ suposant que n és diferenciable respecte a i t obtenim

$$n_t(a, t) + n_a(a, t) = -\mu(a)n(a, t). \quad (15)$$

McKendrick va especificar que (per a $t > a$)

$$n(a, t) = n(0, t - a)e^{-\int_0^a \mu(s)ds}$$

però no va definir condició inicial ni condició de frontera. Per a descriure el model complet, denotant per $\beta(a)$ la taxa de fertilitat a edat a tenim que els naixements venen donats per la condició de frontera (no local) a edat zero

$$B(t) = n(0, t) = \int_0^\infty \beta(a)n(a, t)da. \quad (16)$$

Si denotem per $n_0(a)$ la distribució inicial de població tenim que el model complet serà

$$\begin{cases} n_t(a, t) + n_a(a, t) &= -\mu(a)n(a, t), \\ n(0, t) &= \int_0^\infty \beta(a)n(a, t)da, \\ n(a, 0) &= n_0(a). \end{cases} \quad (17)$$

Per veure l'equivalència entre els models de McKendrick-von Foerster i Sharpe-Lotka resollem (17) pel mètode de les característiques obtenint

$$n(a, t) = \begin{cases} n(0, t - a)e^{-\int_0^a \mu(s)ds} & a < t \\ n(a - t, 0)e^{-\int_{a-t}^a \mu(s)ds} & a \geq t \end{cases}$$

Substituint aquesta expressió a la condició de frontera (16) escrivim

$$\begin{aligned} n(0, t) &= \int_0^\infty \beta(a)n(a, t)da \\ &= \int_0^t \beta(a)n(0, t - a)e^{-\int_0^a \mu(s)ds}da \\ &\quad + \int_t^\infty \beta(a)n(a - t, 0)e^{-\int_{a-t}^a \mu(s)ds}da. \end{aligned} \quad (18)$$

Definint $\mathcal{F}(a) := e^{-\int_0^a \mu(s)ds}$ i fent un canvi de variable al segon sumand, es pot escriure (18) com

$$n(0, t) = \int_0^t \beta(a)n(0, t - a)\mathcal{F}(a)da + \int_0^\infty \beta(a + t)n(a, 0)\frac{\mathcal{F}(a + t)}{\mathcal{F}(a)}da,$$

que és l'equació de renovació (11) amb $n(0, t) = B(t)$.

Des del punt de vista biològic, el model lineal (17) suposa que les taxes vitals β i μ són paràmetres intrínsecs del sistema i no tenen en compte la competència entre els individus pels recursos que són limitats. Aquesta limitació va ser considerada per Gurtin i MacCamy el 1974, [29], on van introduir taxes vitals dependents, a part de l'edat, de la pròpia població. Igual que en el cas de l'equació logística (7), això dóna lloc a un model no lineal que permet que el creixement de la població vingui auto-regulat per la pròpia població:

$$\left\{ \begin{array}{l} n_t(a, t) + n_a(a, t) = -\mu(a, P(t))n(a, t), \quad P(t) = \int_0^\infty n(a, t)da, \\ n(0, t) = \int_0^\infty \beta(a, P(t))n(a, t)da, \\ n(a, 0) = n_0(a). \end{array} \right. \quad (19)$$

En aquest model, la influència de les *condicions ambientals* en els individus de la població es resumeix en una sola quantitat que és la població total. Altres autors, com per exemple M. Iannelli el 1995, vegi's [33], han considerat aquest mateix model però per edat màxima finita i que la influència ambiental ve donada per una col·lecció finita de mides de la població amb un pes, és a dir, $S(t) = \int_0^\infty \gamma_i(a)n(a, t)da$, per $i = 1, \dots, m$.

Una gran varietat de models no lineals amb dependència en edat van aparèixer posteriorment. Podríem dir que la teoria de la dinàmica de poblacions estructurades per l'edat va quedar molt ben recollida per G. Webb a les referències [59], [58]. Webb estudia un model no lineal molt general per a la densitat respecte l'edat a de m tipus o grups d'individus:

$$\left\{ \begin{array}{l} D\vec{n}(a, t) = \mathcal{G}(\vec{n}(\cdot, t))(a), \\ \vec{n}(0, t) = \mathcal{B}(\vec{n}(\cdot, t)), \\ \vec{n}(a, 0) = \vec{n}_0(a), \end{array} \right. \quad (20)$$

on $D\phi(a, t) := \lim_{h \rightarrow 0^+} \frac{\phi(a+h, t+h) - \phi(a, t)}{h}$ és la “derivada direccional” en la direcció del vector $(1, 1)$ de la densitat vectorial de població a temps $t \geq 0$, $\vec{n}(\cdot, t)$ pertany a l'espai de Banach $X := L^1((0, \infty); \mathbb{R}^m)$ equipat amb la norma $\|\phi\| = \sum_{i=1}^m \int_0^\infty |\phi_i(a)|da$. En el sistema (20), per una banda tenim l'operador $\mathcal{G} : X \rightarrow X$ que s'anomena *funció d'envelliment* i pot incloure termes relacionats amb la mortalitat i amb les transicions entre tipus o grups d'individus, i per l'altra banda, tenim l'operador $\mathcal{B} : X \rightarrow \mathbb{R}^m$ que s'anomena *funció de naixements* i dóna el nombre de nous nats de cada tipus per unitat de temps.

Per acabar aquesta exposició històrica, volem destacar que no gaire lluny d'aquests models ecològics hi ha tota una classe de models en dinàmica de poblacions que constitueixen el que s'anomena epidemiologia matemàtica. Els primers treballs que es coneixen en aquest camp són els de Daniel Bernoulli sobre la inoculació de la verola [7] (gairabé quaranta anys abans del descobriment de les vacunes, atribuït a

Edward Jenner, 1798) i els de Ronald Ross sobre la malària [47]. Ross va ser un dels primers en formular un model compartimental donat que considerava una població de mosquits i una d'humans i també va ser un dels primers en parlar d'un llindar de l'epidèmia que més endavant s'anomenà nombre reproductiu bàsic (nombre esperat d'infeccions produïdes per un individu típic de la població a l'inici de l'epidèmia) i que és l'equivalent a la R_0 definida anteriorment en el context ecològic.

Hi ha una classe de models epidèmics que també consideren l'edat però en el sentit del temps transcorregut des del moment en que un individu contrau una malaltia infecciosa (*edat de la infecció*). L'article de W. Kermack i A.G. McKendrick del 1927 [37] ha esdevingut un clàssic de l'epidemiologia matemàtica que ha estat citat una infinitat de vegades. Per tal de fer justícia, cal destacar que aquest article es coneix principalment pel famós model SIR (sistema simplificat d'EDOs) però que en realitat tracta d'un model més general tenint en compte l'edat de la infecció. El model clàssic de *Kermack-McKendrick* descriu l'evolució del brot epidèmic d'una malaltia infecciosa on els naixements i les morts per causes naturals són negligits i per tant la mida de la població es manté constant. La població es divideix en 3 grups: individus *Susceptibles* (d'adquirir la malaltia), densitat d'individus *Infectats* respecte de l'edat d'infecció (poden transmetre la malaltia), i individus *Recuperats* (els que han superat la malaltia i ara són immunes permanentment, per exemple) i evoluciona segons:

$$\begin{cases} S'(t) = - \int_0^{\tau_1} \beta(\tau) i(\tau, t) d\tau \cdot S(t) \\ i_t(\tau, t) + i_\tau(\tau, t) + \gamma(\tau) i(\tau, t) = 0 \\ i(0, t) = \int_0^{\tau_1} \beta(\tau) i(\tau, t) d\tau \cdot S(t) \\ R'(t) = \int_0^{\tau_1} \gamma(\tau) i(\tau, t) d\tau \end{cases} \quad (21)$$

amb condicions inicials $S(0) = S_0$, $i(\theta, 0) = i_0(\theta)$, $R(0) = R_0$, i a on $\tau \in [0, \tau_1]$ és l'edat de la infecció, $\beta(\tau)$ és la taxa de transmissió de la malaltia i $\gamma(\tau)$ és la taxa de recuperació, vegi's [37, 33]. En el cas que les taxes β, γ siguin constants, llavors integrant respecte l'edat de la infecció l'equació en derivades parcials a (21) obtenim el famós sistema d'equacions diferencials ordinàries SIR:

$$S'(t) = -\beta I(t)S(t), \quad I'(t) = \beta I(t)S(t) - \gamma I(t), \quad R'(t) = \gamma I(t),$$

amb $I(t) = \int_0^{\tau_1} i(\tau, t) d\tau$ (nombre total d'infectats a temps t).

Fins aquí hem exposat el desenvolupament històric de la dinàmica de poblacions aprofundint especialment en les poblacions estructurades per l'edat, ja que podríem dir que tot model de dinàmica de poblacions considera implícitament l'edat dels individus donat que l'edat no és res més que el temps transcorregut des del moment del naixement dels individus. En resum, la cronologia de la teoria de les poblacions estructurades per l'edat comença essencialment amb Euler [24], passant per Lotka [38, 48, 41], Feller [26], McKendrick [43], Von Foerster [57], Gurtin i MacCamy [29], i conclou substancialment amb Webb [58, 59].

Paradoxalment, l'edat és una variable massa senzilla per a descriure amb detall els processos fisiològics de les poblacions. Això fa que depenent del tipus de problema

biològic que vulguem analitzar, per exemple per a poblacions cel·lulars, estructurar la població per la mida, és a dir classificar els individus segons alguna mesura biomètrica, en comptes (o a més) de per l'edat cronològica, pot ser convenient. Els primers que van considerar poblacions estructurades fisiològicament van ser Fredrickson et al. [53, 27, 28], Bell et al. [5, 6, 2] i Sinko i Streifer [49, 50], vegi's [30] per a més detalls. El model més senzill d'una població estructurada per la mida dels individus va ser analitzat per Van Sickle a [55]. Aquest model, que és un cas particular dels models introduïts pels grups d'investigadors citats anteriorment, suposa que els nounats tenen tots una mida $\epsilon > 0$ i que la densitat respecte de la mida $x \geq \epsilon$ a temps t , $n(x, t)$ evoluciona segons (veure [45] per a la derivació del model) :

$$\begin{cases} n_t(x, t) + (g(x) n(x, t))_x &= -\mu(x) n(x, t), \\ g(\epsilon) n(\epsilon, t) &= \rho \int_{\epsilon}^{\infty} \beta(x) n(x, t) dx, \\ n(x, 0) &= n_0(x), \end{cases} \quad (22)$$

on $g(x) > 0$ és la taxa per capita de creixement individual, és a dir, $x'(t) = g(x(t))$, $\mu(x)$ és la taxa per capita de mortalitat a mida x , $\beta(x)$ és la taxa per capita de fertilitat a mida x , i ρ és la probabilitat dels nounats de sobreviure durant el *nursery stage*. Vegi's Heijmans i Metz [31] per a una millora d'aquest model lineal.

En la propera secció es veurà com tots aquests models estructurats per l'edat o per una variable fisiològica més general, que fins ara han estat escrits en termes de taxes instantànies de canvi i per tant, amb equacions diferencials, es poden descriure amb una nova formulació desenvolupada per O. Diekmann, M. Gyllenberg i H. Metz, i H. Thieme i altres col·laboradors (1986 – actualitat) que ve a estendre i generalitzar la ja famosa equació de Volterra (12) afegint-hi un recurs dinàmic que és consumit pels individus de la població. Aquesta teoria va ser iniciada amb el llibre [45] i desenvolupada posteriorment als treballs (entre d'altres) [15, 16, 17] i [19, 20, 21]

3 Formulació de la dinàmica de poblacions usant equacions amb retard

Per estudiar la dinàmica d'una població des d'un punt de vista mecanicista cal considerar el comportament dels seus individus. Un individu particular actuarà d'una manera o altra en funció de les seves característiques i de l'ambient en el qual viu. És oportú, per tant, estructurar la població de forma que s'agrupin els individus que són anàlegs. En aquest sentit, cada individu és dotat d'un *estat individual* (també anomenat *estat-i*) i es consideren equivalents els individus que comparteixen el mateix estat. L'*estat-i* és la variable d'estructura de la població i pot fer referència tant a variables internes de l'individu (com l'edat, la mida, el fenotip, l'estat d'alerta o el que sigui que ens interessi) com a variables externes (com la posició en un hàbitat donat). Al seu torn, es defineix l'*estat poblacional* (també anomenat *estat-p*) com la densitat poblacional respecte l'*estat-i* dels seus individus.

Clàssicament la dinàmica de poblacions, com hem vist a les seccions anteriors, ha considerat l'*estat-p* com la variable dependent del problema. La formulació amb retard es diferencia en aquest punt perquè, enlloc de considerar l'*estat-p*, utilitza la *història dels naixements*. Aquesta variable descriu com han estat els naixements en el passat, i en concret es pot utilitzar per saber quants individus d'*estat individual* x estaven naixent τ unitats de temps en el passat. En particular, si coneixem la *història de naixements* i com són les trajectòries de cada individu per l'espai d'*estats-i* des del moment en què neixen fins al present, aleshores podem recuperar la densitat poblacional al present, és a dir l'*estat-p*.

Com hem dit, per saber com varia l'*estat-i* d'un individu en un instant no n'hi ha prou amb conèixer l'*estat-i* de l'individu en aquell instant. A part d'aquesta variable també cal saber quina és la *condició ambiental* en aquell instant. Remarquem que n'hi ha prou amb la *condició ambiental* instantània i que no cal conèixer com era l'ambient en el passat. Això és així perquè l'efecte que ha tingut l'ambient del passat en l'individu està contingut implícitament en el seu *estat-i* actual. Notem també que la *condició ambiental* és una variable global en el sentit que és la mateixa per a tots els individus. És l'efecte que té l'ambient sobre els diferents subjectes el que pot variar. Per exemple, pot passar que certa font d'aliment només sigui accessible als individus petits o que els individus grans no siguin perseguits pels depredadors. L'ambient, però, és el que és.

Si es coneix la *condició ambiental* al llarg del temps, aleshores es pot escriure una equació de renovació o equació de Volterra per a la *història de naixements*. La població, però, té un impacte sobre l'ambient ja sigui perquè consumeix recursos o perquè contamina, la qual cosa impedeix conèixer, a priori, com serà l'ambient. La *condició ambiental* és, de fet, una variable del sistema que depèn tant de la *condició ambiental* en el passat com de la *història de naixements*. Així s'arriba a un sistema de dues equacions amb retard acoblades. L'objectiu d'aquesta part és donar una expressió explícita del sistema anterior en termes de quatre ingredients fenomenològics. El primer ingredient conté la informació sobre com canvia l'*estat-i* d'un individu per l'espai d'*estats individuals*, i per tant té en compte processos com el desenvolupament, el creixement, el moviment o la supervivència. El segon ingredient inclou tot el que està relacionat amb la reproducció dels individus. El tercer ingredient descriu l'impacte que té un individu sobre l'ambient mentre que el quart descriu com varia el medi en absència de població. Tots quatre ingredients s'especificaran formalment quan sigui necessari.

Dels individus a la població

Comencem introduint Ω com el conjunt de tots els *estats individuals* admissibles. Els elements d' Ω depenen tant del que s'està modelitzant com del nivell de detall del model. Per exemple, si estem interessats en la mida dels individus, podem optar per exemple per un model molt senzill, en què $\Omega = \{\text{petit}, \text{gran}\}$ o per un model una mica més ric en el qual es distingeixen els individus en funció de la seva massa corporal, de manera que $\Omega = \mathbb{R}_+$. Fins i tot es podria classificar els individus en funció de diverses mesures biomètriques. Per exemple, si volguéssim estudiar una

població d'aus, podria ser rellevant distingir els ocells en funció de la mida del bec i de la longitud de les ales. En aquest cas prendríem $\Omega = \mathbb{R}_+^2$.

De forma similar, considerem el conjunt de totes les *condicions ambientals* admissibles i el denotem amb el símbol $\mathcal{E}$. De forma més o menys general es pot dir que la dinàmica d'una població està determinada per dos factors: els recursos de què disposa i les amenaces a les quals està exposada. En aquest sentit, el conjunt de *condicions ambientals* hauria de reflectir aquesta informació i obviar altres característiques ambientals supèrflues com, per exemple, la posició dels planetes al firmament (notem, però, que aquesta informació seria important si estudiéssim una població d'astrònoms i astrònomes, o fins i tot si consideréssim una població d'escarabats piloters, dels quals se sap que s'orienten amb el firmament). En cas que la població només depengui d'un tipus de recurs, $\mathcal{E}$ pot anar, en funció de la simplicitat del model, des d'un conjunt de dos elements com $\{\text{poc}, \text{molt}\}$ a un conjunt continu com $\mathbb{R}_+$ que reflecteixi la concentració del recurs en el medi. Si es tingué en compte la distribució espacial dels individus, aleshores els elements d' $\mathcal{E}$ serien funcions que especifiquen la concentració de recurs a cada posició.

3.1 Dinàmica poblacional donat el medi: teoria lineal

Per tal de plantejar el sistema dinàmic comencem suposant que la *condició ambiental* està donada per a tot temps. És a dir, considerem una funció $E : \mathbb{R} \rightarrow \mathcal{E}$ tal que $E(t)$ denota l'ambient del sistema a l'instant t . Sigui $t \geq s$.

Primer ingredient Sigui $u_E(t, s, \xi, \omega)$ la probabilitat que un individu amb *estat individual* $\xi \in \Omega$ a l'instant s tingui un *estat-i* contingut a $\omega \subset \Omega$ a l'instant posterior t sabent que la *condició ambiental* ve donada per E entre s i t .

Per definició es té que $u_E(s, s, \xi, \omega)$ és 1 si $\xi \in \omega$ i 0 en cas contrari, la qual cosa es pot escriure formalment utilitzant la delta de Dirac com $u_E(s, s, \xi, \omega) = \delta_\xi(\omega)$. Observis també que la probabilitat que un individu amb estat individual ξ a l'instant s segueixi viu a l'instant posterior t és $u_E(t, s, \xi, \Omega) \leq 1$. A més a més, com que la dinàmica d'un individu només depèn del seu *estat-i* a l'instant s i de les *condicions ambientals* entre s i t , es conclou que les equacions de Chapman-Kolmogorov (vegi's [30]) se satisfan, és a dir, $\forall \tau \in (s, t)$

$$u_E(t, s, \xi, \omega) = \int_{\Omega} u_E(t, \tau, \eta, \omega) u_E(\tau, s, \xi, d\eta). \quad (23)$$

Observem que E només cal que estigui definida entre τ i t al primer terme de la integral i entre s i τ en el segon. D'ara en endavant utilitzarem, com a norma notacional, que el subíndex E en una funció que depèn de dues variables temporals indica que la funció només està afectada per la part d' E definida entre aquestes dues variables.

Segon ingredient Sigui $\beta(\xi, \tilde{E}, \omega)$ el nombre esperat de descendents directes nascuts en $\omega \subset \Omega$ per unitat de temps que produeix un individu amb *estat individual* $\xi \in \Omega$ sabent que la *condició ambiental* instantània és $\tilde{E}$.

Combinant els ingredients β i u_E es pot definir

$$\beta_E^1(t, s, \xi, \omega) := \int_{\Omega} \beta(\eta, E(t), \omega) u_E(t, s, \xi, d\eta) \quad (24)$$

com el nombre esperat de nounats amb *estat-i* contingut a $\omega \subset \Omega$ que estan naixent per unitat de temps a l'instant t i que són descendents directes (fills i filles només) d'un individu amb *estat individual* $\xi \in \Omega$ a l'instant s , sabent que la *condició ambiental* entre s i t és la donada per E .

A partir del significat de la funció β_E^1 és possible construir un sistema dinàmic per a les *històries dels naixements*. El sistema pren la forma d'una equació de renovació, i es deriva observant que els nounats que estan naixent al present són necessàriament descendents directes d'individus nascuts al passat. Així, el nombre esperat de nounats amb *estat-i* contingut a $\omega \subset \Omega$ que estan naixent per unitat de temps a l'instant t , magnitud que denotem com $B(t, \omega)$, s'obté “sumant” els descendents directes de les diferents cohorts d'edat nascudes al passat. La descripció anterior s'escriu formalment com

$$B(t, \omega) = \int_0^\infty \int_{\Omega} \beta_E^1(t, t-a, \xi, \omega) B(t-a, d\xi) da. \quad (25)$$

Observem que és possible recuperar la mesura poblacional en un instant t si es coneix la història de B fins a l'instant t . Només cal seguir la dinàmica dels individus des del moment en què neixen fins l'instant t , la qual cosa és possible si es disposa del primer ingredient del model. En efecte, denotant $m(t, \omega)$ com la quantitat d'individus que hi ha d'*estat-i* contingut a $\omega \subset \Omega$ a l'instant t , es té

$$m(t, \omega) = \int_0^\infty \int_{\Omega} u_E(t, t-a, \xi, \omega) B(t-a, d\xi) da. \quad (26)$$

3.2 Dinàmica poblacional i ambiental: teoria no lineal

Considerem ara que els individus de la població poden alterar la *condició ambiental*, de manera que aquesta deixa de ser independent de la població. L'efecte concret que tenen els individus sobre l'ambient és un altre ingredient del model.

Tercer ingredient Sigui $\gamma(\xi, \tilde{E})$ la taxa de canvi que experimenta el medi quan la *condició ambiental* és $\tilde{E}$ degut a les accions d'un individu d'*estat individual* ξ . Ens referim a la funció γ com l'alteració ambiental per càpita.

“Sumant” l'alteració ambiental que provoca cada individu d'una població obtenim la taxa de canvi ambiental degut a la població en conjunt. Denotem aquesta taxa amb la lletra g i ens referim a ella com l'alteració ambiental poblacional. Formalment, si m és la mesura poblacional i $\tilde{E}$ és la *condició ambiental*, l'alteració ambiental poblacional ve donada per

$$g(\tilde{E}, m) := \int_{\Omega} \gamma(\eta, \tilde{E}) m(d\eta). \quad (27)$$

Notem que implícitament estem assumint que cada individu afecta l'ambient de forma independent. Això, però, no és una restricció sinó conseqüència del fet que la informació que determina el comportament d'un individu està continguda a la *condició ambiental*. En aquest sentit, si es produeixen interaccions directes entre individus diferents (depredació, cooperació, aparellament, etc.), aleshores la *condició ambiental* ha de recollir els detalls pertinents de la distribució poblacional per tal de reflectir aquestes interaccions. De fet, el que passa en aquestes situacions és que l'ambient efectiu d'un individu no només conté recursos aliens a la població sinó també elements de la pròpia població.

A més a més dels canvis ambientals provocats per la població, el medi també pot manifestar una dinàmica intrínseca. Aquest és el darrer ingredient del model.

Quart ingredient Sigui $g_0(\tilde{E})$ la taxa de canvi que experimenta el medi quan la *condició ambiental* és $\tilde{E}$ degut a causes alienes a la població.

Amb aquesta informació és possible donar una equació diferencial per la *condició ambiental*. Si no hi ha cap individu de la població modelitzada, aleshores l'alteració ambiental poblacional és nul·la i l'equació diferencial és simplement

$$E'(t) = g_0(E(t)).$$

En general, si la mesura poblacional està descrita per una funció $m(t)$, es té

$$E'(t) = g_0(E(t)) + g(E(t), m(t)). \quad (28)$$

Com hem vist en l'apartat anterior, la mesura poblacional $m(t)$ es pot escriure en termes de la història de naixements fins l'instant t utilitzant l'equació (26). Per tant, l'equació (28) relaciona la dinàmica dels naixements amb la dinàmica ambiental, la qual cosa acobla les equacions (25) i (28). D'aquesta manera s'obté un sistema no lineal amb retard que involucra una equació de renovació i una equació diferencial amb retard. Prenent $t > 0$ i $\theta \leq 0$, de manera que t es pot pensar com instants del futur (posteriors a 0) i θ com instants del passat (anteriors a 0), el problema en qüestió s'escriu com

$$\begin{cases} B(t, \omega) = \int_{-\infty}^t \int_{\Omega} \beta_E^1(t, \tau, \xi, \omega) B(\tau, d\xi) d\tau \\ E'(t) = g_0(E(t)) + \int_{\Omega} \gamma(\eta, E(t)) \int_0^{\infty} \int_{\Omega} u_E(t, t-a, \xi, d\eta) B(t-a, d\xi) da \\ B(\theta, \omega) = \phi_1(\theta, \omega) \\ E(\theta) = \phi_2(\theta) \end{cases}, \quad (29)$$

on ϕ_1 i ϕ_2 són les històries inicials de B i E . Observem que com a variables d'estat estem agafant històries tant de les taxes de naixement com de la *condició ambiental*. Observem també que l'equació de renovació per a la funció B pot fer que aquesta presenti discontinuïtats, mentre que l'equació diferencial amb retard suggereix que la funció E és contínua. Per aquests motius prenem com a espai de fase del sistema dinàmic definit per (29) l'espai

$$L^1((-\infty, 0]; \mathcal{M}(\Omega)) \times C((-\infty, 0]; \mathcal{E}),$$

on $\mathcal{M}(\Omega)$ denota el conjunt de mesures definides sobre el conjunt Ω i recordem que la condició ambiental pren valors al conjunt $\mathcal{E}$. Com és habitual en equacions amb retard, una solució $(B(t, \cdot), E(t))$ de (29) defineix un punt d'aquest espai d'estats mitjançant les definicions $B_t(\theta) := B(t + \theta, \cdot)$, $E_t(\theta) := E(t + \theta)$.

Notem també que si la història de B fins l'instant s està donada per ϕ , de manera que $B(\tau, \omega) := \phi(\tau, \omega)$ per a tot $\tau \leq s$, aleshores (25) es pot reescriure com

$$B(t, \omega) = \int_s^t \int_{\Omega} \beta_E^1(t, \sigma, \xi, \omega) B(\sigma, d\xi) d\sigma + F(t, \omega) \quad (30)$$

amb $F(t, \omega)$ essent la taxa de naixements de nounats amb *estat-i* contingut a $\omega \subset \Omega$ que són descendents directes d'individus que a l'instant s ja existien, i.e.,

$$F(t, \omega) := \int_{-\infty}^s \int_{\Omega} \beta_E^1(t, \sigma, \xi, \omega) \phi(\sigma, d\xi) d\sigma = \int_{-\infty}^0 \int_{\Omega} \beta_E^1(t, s-a, \xi, \omega) \phi(s-a, d\xi) da. \quad (31)$$

En resum, el sistema (29) es pot interpretar com una extensió de l'equació (25) que a la seva vegada és una generalització de l'equació de Volterra (12).

Finalment volem acabar aquesta teoria abstracta de poblacions amb un exemple il·lustratiu a la vegada que entenedor. En efecte, considerem una població estructurada per l'edat, de manera que $\Omega = [0, \infty)$. Suposem que la condició ambiental és un escalar que representa la concentració de nutrients, de manera que $\mathcal{E} = [0, \infty)$. Per determinar el primer ingredient assumim que la taxa de mortalitat és una funció que depèn de l'edat i de la concentració de nutrients $\mu(a, E)$. En símbols tenim que

$$u_E(t, s, \xi, \omega) = e^{-\int_s^t \mu(\xi + \tau - s, E(\tau)) d\tau} \delta_{\xi + t - s}(\omega). \quad (32)$$

Per al segon ingredient, prenem $\beta(\eta, \tilde{E}, \omega) = \beta_0(\eta, \tilde{E}) \delta_0(\omega)$, la qual cosa significa que quan la condició ambiental és $\tilde{E}$, un individu d'edat η té una taxa de fertilitat $\beta_0(\eta, \tilde{E})$ i la δ_0 apareix de manera natural ja que tots els individus neixen amb edat zero.

Per al tercer ingredient, suposem que el consum de nutrients per part d'un individu és proporcional a la concentració de nutrients i independent de la seva edat, de manera que $\gamma(\eta, \tilde{E}) = -c\tilde{E}$, $c > 0$.

Per al quart ingredient, suposem que els nutrients s'estan generant a una taxa constant $r > 0$ i que no es degraden de forma natural, de manera que $g_0(\tilde{E}) = r$. Tots aquests ingredients, usant (32), (24) i les formes especials de les funcions β i γ a (29), donen lloc al següent sistema no lineal amb retard

$$\begin{cases} B(t, \omega) = \int_{-\infty}^t \int_{[0, \infty)} \beta_0(\xi + t - \tau, E(t)) e^{-\int_{\tau}^t \mu(\sigma - \tau, E(\sigma)) d\sigma} B(\tau, d\xi) d\tau \delta_0(\omega) \\ E'(t) = r - cE(t) \int_{[0, \infty)} \int_0^{\infty} e^{-\int_{t-a}^t \mu(\sigma - t + a, E(\sigma)) d\sigma} \delta_{\xi + a}(d\eta) B(t - a, d\xi) da \\ B(\theta, \omega) = \phi_1(\theta, \omega) \\ E(\theta) = \phi_2(\theta) \end{cases} \quad (33)$$

Observem que la primera equació és de la forma $B(t, \omega) = b(t)\delta_0(\omega)$. Considerant que això es dona per qualsevol temps (cosa raonable ja que tots els individus neixen amb edat zero), les equacions dinàmiques del sistema anterior esdevenen:

$$\begin{cases} b(t)\delta_0(\omega) = \int_{-\infty}^t \beta_0(t-\tau, E(t)) e^{-\int_{\tau}^t \mu(\sigma-\tau, E(\sigma)) d\sigma} b(\tau) d\tau \delta_0(\omega) \\ E'(t) = r - cE(t) \int_0^{\infty} e^{-\int_{t-a}^t \mu(\sigma-t+a, E(\sigma)) d\sigma} b(t-a) da \end{cases} \quad (34)$$

Si a més, suposem que el recurs té una dinàmica ràpida i que està en un estat quasi-estacionari (i.e. $E'(t) \approx 0$) llavors podem relacionar la població total, que recordem que ve donada per $P(t) = \int_0^{\infty} e^{-\int_{t-a}^t \mu(\sigma-t+a, E(\sigma)) d\sigma} b(t-a) da$, amb el propi recurs:

$$E(t) = \frac{r}{cP(t)}$$

i aleshores (34) es redueix a una sola equació de renovació

$$b(t) = \int_{-\infty}^t \beta_0\left(t-\tau, \frac{r}{cP(t)}\right) e^{-\int_{\tau}^t \mu(\sigma-\tau, \frac{r}{cP(t)}) d\sigma} b(\tau) d\tau$$

que és equivalent a l'equació de renovació del model no lineal de Gurtin i MacCamy (19) amb funcions β i μ adequades.

Certament, l'exemple anterior és prou senzill per a poder-se tractar directament utilitzant la formulació amb equacions en derivades parcials. No obstant això, quan els estats dels individus són més complicats (vegi's, per exemple [32] i [18] on els individus estan estructurats per la mida i [8] on es té en compte la concentració intracel·lular d'una proteïna) llavors la formulació amb retard no només ens ajuda a plantejar el model en termes de propietats bàsiques dels individus sinó que també ens permet fer una anàlisi més rigorosa sobre el comportament asimptòtic de les solucions entorn dels estats estacionaris.

Referències

- [1] ALLEN, L.J.S. *An introduction to Mathematical Biology*. Pearson Prentice Hall, 2007.
- [2] ANDERSON, E.C., BELL, G.I., PETERSEN, D.F. AND TOBEY, R.A. «Cell growth and division IV. Determination of volume growth rate and division probability.» *Biophysical Journal*, 9, (1969), 246–263.
- [3] BACAËR, N. *A Short History of Mathematical Population Dynamics*. Springer-Verlag London, 2011.
- [4] BARRIL, C. CALSINA, À., RIPOLL, J. «A practical approach to R_0 in continuous-time ecological models.» *Mathematical Methods in the Applied Sciences*, 2017-11-17, DOI: 10.1002/mma.4673
- [5] BELL, G.I. AND ANDERSON, E.C. «Cell growth and division I. A mathematical model with applications to cell volume distributions in mammalian suspension cultures.» *Biophysical Journal*, 7, (1967), 329–351.

- [6] BELL, G.I. «Cell growth and division II. Conditions for balanced exponential growth in a mathematical model». *Biophysical Journal*, 8, (1968), 431–444.
- [7] BERNOUILLI, D. «Essai d’une nouvelle analyse de la mortalité causée par la petite vérole et des avantages de l’inoculation pour la prévenir». *Académie royale des sciences. Mémoires de mathématiques et de physique*, (1760), 1–45.
- [8] BORGES, R., CALSINA, A., CUADRADO, S., DIEKMANN, O., «Delay equation formulation of a cyclin-structured cell population model», *Journal of Evolution Equations* 14 (4-5), (2014), 841-862
- [9] BRAUER, F., CASTILLO-CHÁVEZ, C. *Mathematical models in population biology and epidemiology*. Texts in Applied Mathematics, 40. Springer-Verlag, New York, 2001.
- [10] BRAUN, M. *Differential Equations and Their Applications*. Springer-Verlag, New York, 1975.
- [11] BREDÁ, D., DIEKMANN O., DE GRAAF W., PUGLIESE A. AND VERMIGLIO R. «On the formulation of epidemic models (an appraisal of Kermack and McKendrick)». *J. Biol. Dyn.*, 6(2), (2012), 103–117.
- [12] BRITTON, N. *Essential mathematical biology*. Springer Undergraduate Mathematics Series. Springer-Verlag London, Ltd., London, 2003.
- [13] DARWIN, C., WALLACE, A.R. «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.
- [14] DE ROOS, A. M.; DIEKMANN, O.; GETTO, P.; KIRKILIONIS, M. A. «Numerical equilibrium analysis for structured consumer resource models». *Bull. Math. Biol.* 72 (2010), no. 2, 259–297.
- [15] DIEKMANN O., GYLLENBERG M., METZ J. (2007) Physiologically Structured Population Models: Towards a General Mathematical Theory. In: Takeuchi Y., Iwasa Y., Sato K. (eds) *Mathematics for Ecology and Environmental Sciences. Biological and Medical Physics, Biomedical Engineering*. Springer, Berlin, Heidelberg
- [16] DIEKMANN, O., GETTO, PH. AND GYLLENBERG, M., 2006, Stability and Bifurcation Analysis of Volterra Functional Equations in the Light of Suns and Stars, *SIAM J. Math. Anal.*, 39(4), 1023–1069. (47 pages)
- [17] DIEKMANN O., GYLLENBERG M. (2007) Abstract Delay Equations Inspired by Population Dynamics. In: Amann H., Arendt W., Hieber M., Neubrander F.M., Nicaise S., von Below J. (eds) *Functional Analysis and Evolution Equations*. Birkhäuser Basel, 187–200.
- [18] DIEKMANN, O., GYLLENBERG, M., METZ, J.A.J. ET AL. «Daphnia revisited: local stability and bifurcation theory for physiologically structured population models explained by way of an example». *J. Math. Biol.* (2010) 61: 277–318.
- [19] DIEKMANN, O., GYLLENBERG, M., THIEME, H. Semigroups and renewal equations on dual Banach spaces with application to population dynamics.

- Delay Differential Equations and Dynamical Systems (S. Busenberg, M. Martelli; eds.), 116–120. Lecture Notes in Mathematics 1475, Springer 1991
- [20] DIEKMANN, O., GYLLENBERG, M., METZ, J.A.J., THIEME, H. «On the formulation and analysis of general deterministic structured population models». I. Linear theory. *J. Math. Biol.* 36 (1998), 349–388
 - [21] DIEKMANN, O., GYLLENBERG, M., HUANG, H., KIRKILIONIS, M., METZ, J.A.J., THIEME, H. «On the formulation and analysis of general deterministic structured population models». II. Nonlinear theory. *J. Math. Biol.* 43 (2001), 157–189
 - [22] DUBLIN, L.I., LOTKA, A.J., «On the true rate of natural increase». *J. Amer. Stat. Assoc.* 20, (1925), 305–339
 - [23] EULER, L. *Introductio in analysin infinitorum*, Tomus primus. Lausannae :, apud Marcum-Michaelem Bousquet and Socies, 1748.
 - [24] EULER, L. *Recherches generales sur la mortalité et la multiplication du genre humain*, Mémoires de l'Académie Royale des Sciences et Belles Lettres, XVI, 144–164, 1760.
 - [25] EULER, L. «A general investigation into the mortality and multiplication of the human species, Translated by Nathan and Beatrice Keyfitz». *Theoretical Population Biology* 1, (1970), 307–314. (Traducció de [24])
 - [26] FELLER, W. «On the integral equation of renewal theory». *Ann. Math. Statistics*, 12, (1941), 243–267.
 - [27] FREDRICKSON, A.G., RAMKRISHNA, D., AND TSUCHIYA, H.M. «Statistics and dynamics of procaryotic cell populations.» *Mathematical Biosciences*, 1, (1967), 327–374.
 - [28] FREDRICKSON, A.G. AND TSUCHIYA, H.M. «Continuous propagation of microorganisms». *A.I.Ch.E. Journal*, 9, (1963), 459–468.
 - [29] GURTIN, M.E., MACCAMY, R.C. «Non-linear age-dependent population dynamics.» *Archive for Rational Mechanics and Analysis*, 54, (1974), 281–300.
 - [30] GYLLENBERG, M. «Mathematical aspects of physiologically structured populations: The contributions of J.A.J. Metz». *J. Biological Dyn.* 1 (2007), No. 1, 3–44.
 - [31] HEIJMANS, H.J.A.M. AND METZ, J.A.J. «Small parameters in structured population models and the Trotter-Kato theorem». *SIAM Journal of Mathematical Analysis*, 20, (1989), 870–885.
 - [32] HEIJMANS, H.J.A.M., 1986, The dynamical behaviour of the age-size distribution of a cell population. In: J.A.J. Metz and O. Diekmann (Eds) *The Dynamics of Physiologically Structured Populations*, Lecture Notes in Biomathematics, 68 (Berlin: Springer-Verlag), pp. 185–202.
 - [33] IANNELLI, M., MILNER, F. *The Basic Approach to Age-Structured Population Dynamics. Models, Methods and Numerics*, Lecture Notes on Mathematical Modelling in the Life Sciences, Springer 2017.

- [34] IANNELLI, M., MILNER, F. *An introduction to mathematical population dynamics. Along the trail of Volterra and Lotka*. Unitext, 79. La Matematica per il 3+2. Springer, Cham, 2014.
- [35] IANNELLI, M., MARTCHEVA, M., MILNER, F. *Gender-structured population modeling*. Mathematical methods, numerics, and simulations. Frontiers in Applied Mathematics, 31. Society for Industrial and Applied Mathematics (SIAM), Philadelphia, PA, 2005.
- [36] INABA, H. *Age-structured population dynamics in demography and epidemiology*. Springer, Singapore, 2017.
- [37] KERMACK, W.O., MCKENDRICK, A. G. «A contribution to the mathematical theory of epidemics». *Proc. R. Soc. Lond A*, 115, (1927), 700–721.
- [38] LOTKA, A.J. «Relation between birth rates and death rates.» *Science*, 26, (1907), 21–22.
- [39] LOTKA, A.J. «Analytical note on certain rhythmic relations in organic systems.» *Proc. Natl. Acad. Sci* 6, (1920), 410–415.
- [40] LOTKA, A.J. *Elements of Physical Biology*. Williams and Wilkins, Baltimore, 1925.
- [41] LOTKA, A.J. « On an integral equation in population analysis.» *Annals of Mathematics and Statistics*, 10, (1939) 1–25.
- [42] LOTKA, A.J. *Elements of Mathematical Biology*. Dover, New York, 1956. (Reedició de [40])
- [43] MCKENDRICK, A.G. «Applications of mathematics to medical problems». *Proceedings of the Edinburgh Mathematical Society*, 40, (1926), 98–130.
- [44] MALTHUS, T. *An essay on the Principle of Population*, J. Johnson editor, London, 1798.
- [45] METZ, J.A.J. AND DIEKMANN O., eds. The dynamics of physiologically structured populations, Lecture Notes in Biomathematics. Vol. 68. Springer, 1986.
- [46] MURRAY, J. D. *Mathematical biology*. Biomathematics, 19. Springer-Verlag, Berlin, 1989.
- [47] ROSS, R. A. *The prevention of malaria*. John Murray, London, 1911.
- [48] SHARPE, F.R., LOTKA, A.J. «A problem in age-distribution.» *Philos. Mag. Ser. 6*, (1911), 435–438.
- [49] SINKO, J.W. AND STREIFER, W. «A new model for age-size structure of a population». *Ecology*, 48, (1967), 910–918.
- [50] SINKO, J.W. AND STREIFER, W. «Applying models incorporating age-size structure of a population to Daphnia». *Ecology*, 50, (1969), 608–615.
- [51] SINKO, J.W. AND STREIFER, W. «A model for a population reproducing by fission». *Ecology*, 52, (1971), 330–335.
- [52] THIEME, H. *Mathematics in population biology*. Princeton Series in Theoretical and Computational Biology. Princeton University Press, Princeton, NJ, 2003.

- [53] TSUCHIYA, H.M., FREDRICKSON, A.G. AND ARIS, P. «Dynamics of microbial cell populations». *Advances in Chemical Engineering*, 6, (1966), 125–198.
- [54] TULJAPURKAR, S. «Stable population theory.» *The New Palgrave Dictionary of Economics*, (2008), 1–7.
- [55] VAN SICKLE, J. «Analysis of a distributed parameter population model based on physiological age». *Journal of Theoretical Biology*, 64, (1977), 571–586.
- [56] VOLTERRA, V. «Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi.» *Mem. Accad. Lincei* 6, (1926), 31–113.
- [57] VON FOERSTER, H. «Some remarks on changing populations». In *The Kinetics of Cellular Proliferation*, F. Stohlman, Jr, editor. Grune & Stratton, New York, (1959), 382–407.
- [58] WEBB, G.F. «Non-linear semigroups and age-dependent population models», *Annali di Matematica Pura ed Applicata*, 129, (1981), 43–55.
- [59] WEBB, G.F. *Nonlinear Age-dependent Population Dynamics*. New York: Marcel Dekker, 1986.

CARLES BARRIL I SÍLVIA CUADRADO
DEPARTAMENT DE MATEMÀTIQUES
UNIVERSITAT AUTÒNOMA DE BARCELONA
EDIFICI C, FACULTAT DE CIÈNCIES
08193, Cerdanyola del Vallès, Barcelona
carlesbarril@mat.uab.cat, silvia@mat.uab.cat

JORDI RIPOLL
DEPARTAMENT D'INFORMÀTICA, MATEMÀTICA APLICADA I ESTADÍSTICA
UNIVERSITAT DE GIRONA
AV. LLUÍS SANTALÓ, s/n
17003, GIRONA
jripoll@imae.udg.edu