



UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

DIPARTIMENTO DI MATEMATICA
“TULLIO LEVI-CIVITA”

Corso di Laurea Magistrale in Matematica

**Un'equazione di Hamilton-Jacobi
con vincolo che modella l'adattamento
delle specie biologiche**

Relatore:
Prof. Martino Bardi

Laureanda:
Emma Bissoli

(Mat.1206961)

25 Settembre 2020
a.a. 2019-2020

*A mia mamma
che ha sempre creduto in me*

Indice

1	Introduzione	7
2	Modello	11
2.1	Esempi	11
2.2	Dinamica di adattamento	12
2.3	Il principio di selezione	13
2.4	Mutazioni	14
2.5	Piccole mutazioni, vincolo di Hamilton-Jacobi	16
2.6	Evoluzione del tratto dominante	18
3	Unicità della soluzione in un caso particolare	21
3.1	Il nuovo modello	21
3.2	Unicità della soluzione	23

Capitolo 1

Introduzione

Nata dalla più nota teoria dell'evoluzione Darwiniana, la **dinamica di adattamento** è una teoria che ha avuto grandi sviluppi dagli inizi del 1900 fino ai giorni nostri. Questa studia e analizza un modello che si basa sull'evoluzione di una specie biologica quando il fitness, ovvero probabilità che ha un individuo di sopravvivere fino alla riproduzione, dipende dalla densità di popolazione o da altre variabili. (In questo elaborato il fitness dipenderà solo dalla densità di popolazione.)

In particolare la dinamica di adattamento studia alcuni cambiamenti fenotipici che avvengono nel lungo periodo in una popolazione di microorganismi che si evolve.

Il termine dinamica di adattamento è stato introdotto per la prima volta negli articoli da J. Hofbauer e K. Sigmund (1990) e M. Nowak e K. Sigmund (1990) ed è nata dai primi lavori sulla teoria dei giochi (tra cui I. Eshel e U. Motro [7]; I. Eshel [6]; P.D. Taylor [8]; J. Hofbauer e K. Sigmund [10]; M. Nowak e K. Sigmund [9]), da un gruppo di genetisti (tra cui F.B. Christiansen [13]; P.A. Abrams [11],[12]) e da ecologisti teorici (tra cui W. Schaffer [14]; J. Reed e N. Stenseth [16]; J.A.J Metz [15]) che cercavano metodi semplici e alternativi per studiare il cambiamento evolutivo di una popolazione. Essa è basata sull'ipotesi che le mutazioni appaiano raramente e causino solo piccoli mutamenti nei vari individui.

In questo elaborato verrà analizzato un modello basato sull'evoluzione di una popolazione di microorganismi seguendo il percorso sviluppato in [1]. In particolare si partirà considerando una popolazione strutturata di microorganismi di densità $n(t, x)$ e si analizzerà l'andamento di quest'ultima sul lungo periodo.

In seguito si complicherà il modello aggiungendo la possibilità che negli individui possano avvenire mutazioni nel DNA (escluse le mutazioni nei geni sessuali). Questo modello sarà rappresentato da un sistema composto da un'equazione differenziale nell'incognita $n(t, x)$.

Successivamente si supporrà che le mutazioni siano piccole (un esempio di piccole mutazioni possono essere i polimorfismi) e che avvengano frequentemente. In questo caso il sistema sarà composto da un'equazione di Hamilton-Jacobi caratterizzata dalla presenza di un vincolo derivato dall'ipotesi che la popolazione nè si estingue nè cresce illimitatamente. In quest'ultimo caso le incognite del

1. Introduzione

problema sono: $\varphi(t, x)$ e la densità $\rho(\bar{t})$ che definisce i moltiplicatori di Lagrange $Q_b(\rho_b)$ e $Q_d(\rho_d)$.

Nella Seconda parte dell'elaborato si farà riferimento all'articolo [4] il quale, seguendo il modello in [1], semplifica il sistema ponendosi in un caso particolare in cui si può dimostrare un risultato di unicità attraverso un teorema di punto fisso.

Di seguito sarà presentato un riassunto più dettagliato dell'elaborato.

Si partirà con la presentazione di alcuni modelli base riguardanti la crescita di una popolazione costruiti alla fine del XVII secolo, implementati poi nel corso dei secoli successivi.

Successivamente si daranno le ipotesi necessarie per la costruzione del modello, in particolare si daranno alcune definizioni elementari nell'ambito della dinamica di adattamento e si enunceranno due condizioni fondamentali per implementare il modello: il principio di selezione e l'insorgere delle mutazioni.

Si parlerà quindi di mutazioni e si introdurrà un modello che descrive l'evoluzione della popolazione di cui si discuterà l'interpretazione biologica delle varie funzioni coinvolte. Il sistema che apparirà alla fine di questo paragrafo è il seguente.

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}n(t, x) = Q_b(\rho_b(t)) \int_{\mathbb{R}} b(y)K(x-y)n(t, y) dy - d(x)Q_d(\rho_d(t))n(t, x), \\ \rho_b(t) = \int_{\mathbb{R}} \psi_b(x)n(t, x) dx, \quad \rho_d(t) = \int_{\mathbb{R}} \psi_d(x)n(t, x) dx, \\ n(0, x) = n^0(x) \geq 0 \end{cases}$$

Nel paragrafo successivo si andrà a riscalarare il tempo per ottenere un sistema che descrive l'evoluzione di una popolazione in cui possono insorgere piccole mutazioni. Inoltre si ridefinirà la densità di popolazione ponendola uguale a

$$n_\epsilon(t, x) = e^{\varphi_\epsilon(t, x)/\epsilon}$$

con $\varphi_\epsilon(t, x)$ una funzione data non positiva. Sostituendo $n_\epsilon(t, x)$ nel sistema precedente e mandando $\epsilon \rightarrow 0$ si otterrà il sistema limite per $\varphi(t, x)$

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t}\varphi(t, x) = Q_b(\rho_b(t))b(x)H\left(\frac{\partial}{\partial x}\varphi(t, x)\right) - Q_d(\rho_d(t))d(x), & t \geq 0, x \in \mathbb{R}, \\ \max_{x \in \mathbb{R}} \varphi(t, x) = 0, & \forall t \geq 0, \\ \varphi(0, x) = \varphi^0(x) \leq 0 \end{cases} \quad (1.1)$$

Nell'ultimo paragrafo si andrà ad analizzare l'evoluzione del tratto dominante $\bar{x}(t)$.

Nel capitolo successivo si discuterà l'unicità della soluzione in un caso particolare. Si inizierà dunque definendo le nuove condizioni del sistema: si sceglierà

$$Q_b(\rho) = \frac{1}{1 + \rho} \quad Q_d(\rho) = 1 + \rho$$

per le quali $\psi_b(x) = \psi_d(x) = 1$.

Nel paragrafo finale verrà dimostrato il teorema di unicità della soluzione attraverso un argomento di punto fisso. Infatti si costruirà una contrazione $\chi[\Sigma]$ e il

punto fisso di quest'ultima si rivelerà essere la soluzione del sistema

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial s} \phi(s, x) = b(x) + \beta(x)H(\frac{\partial}{\partial x} \phi(s, x) - \Sigma(s) \frac{d}{dx} d(x)) \\ \phi(0, x) = \varphi_0(x) \\ \sup_{x \in \mathbb{R}} (\phi(s, x) - d(x)\Sigma(s)) = 0, \quad \forall s > 0 \end{cases} \quad (1.2)$$

con $\phi[\Sigma](s, x)$ e $\Sigma(s)$ definite da un cambio di variabili a partire da $\varphi(t, x)$ e $\rho(t)$.

Infine, per concludere la prova del teorema di unicità, verrà inoltre dimostrato che, nel caso particolare del cambio di variabile scelto, si ha che l'unicità del sistema (1.1) equivale all'unicità del sistema (1.2).

Capitolo 2

Modello

Molti problemi che sorgono in biologia, a prima vista, possono essere trattati usando equazioni differenziali. Ciò significa che il modello che si vuole descrivere è costruito a partire da una media aritmetica di una certa popolazione, e che il tempo è l'unica variabile libera. Solitamente questa media nasconde alcune caratteristiche che possono variare da un individuo ad un altro. Se, invece, si inseriscono tali caratteristiche nel modello si arriva all'equazione **della dinamica di una popolazione strutturata**. L'obiettivo di questo capitolo è di fornire alcuni esempi di modelli e dare varie interpretazioni delle variabili considerate. Infatti le variabili alcune volte possono rappresentare una variabile biologica o fisiologica le quali non sono direttamente misurabili ma aiutano nella comprensione del fenomeno.

Di seguito verrà enunciato il principio di selezione di un tratto di un individuo che si trova in un specifico ambiente. Infine si tratterà l'argomento delle mutazioni durante la replicazione del DNA. In particolare si enfatizzerà sulle piccole mutazioni della prole sul lungo periodo da cui emergerà un sistema di equazioni integro-differenziale con un vincolo, detto vincolo di Hamilton-Jacobi.

2.1 Esempi

L'obiettivo di questa prima parte dell'elaborato è fornire alcuni semplici esempi e diversi tipi di modelli matematici che si sono sviluppati nel corso degli anni. Il modello più semplice della biologia riguardante la popolazione è la **crescita illimitata**. Si consideri dunque una popolazione di dimensione $N(t)$,

$$\frac{dN(t)}{dt} = \alpha N(t).$$

Tale equazione, introdotta da Th. Maltus alla fine del diciottesimo secolo, è ispirata ai primi stadi della colonizzazione di una terra ancora "vergine"; il termine α rappresenta una risorsa data che descrive l'aumento della popolazione, mentre $N(t)$ rappresenta l'incognita. Un modello più elaborato è la **crescita logistica** in cui la saturazione, ovvero la dimensione massima che può raggiungere la popolazione, avviene a causa di un massimo K di densità possibile,

$$\frac{dN(t)}{dt} = \alpha N(t)(K - N(t)).$$

2. Modello

Siccome $\alpha > 0$, lo stato $N = 0$ è instabile e la densità di popolazione converge in modo monotono a $N(T = +\infty) = K$.

Un'ulteriore complicazione di tale modello è supporre che a una densità $N(t)$ troppo bassa corrisponda l'estinzione, portando così a una mancanza di incontri tra soggetti e quindi alla mancanza di nuovi individui. Questa situazione porta ad un'equazione detta **bistabile** in cui i punti stazionari $N(t) = 0$ e $N(t) = K_+$ sono stabili, mentre $N(t) = K_-$ risulta essere instabile

$$\frac{dN(t)}{dt} = \alpha N(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K_-}\right) \left(\frac{N(t)}{K_+} - 1\right), \quad 0 < K_- < K_+, \quad \alpha > 0.$$

Un'altra complicazione del modello è data dal moto bidimensionale degli individui. In questo modello oltre alla variabile temporale t , compare una variabile spaziale $x \in \mathbb{R}^2$ che indica la posizione occupata dall'individuo al tempo t . In questo caso si indica la densità di popolazione con $n(t, x)$, essa rappresenta l'incognita. Supponendo un moto casuale dei soggetti si arriva all'**equazione di Fisher o KKP**

$$\frac{\partial}{\partial t} n(t, x) - \Delta n(t, x) = \alpha n(t, x) (K - n(t, x))$$

Questa equazione è stata introdotta da Fisher per studiare la diffusione dei tratti genetici, ovvero i caratteri genitoriali ereditati dai nuovi individui, in una popolazione data.

L'equazione bistabile, citata in precedenza, è stata in seguito estesa introducendo il moto bidimensionale degli individui e la densità di popolazione $n(t, x)$ al posto dell'incognita $N(t)$, che indicava la numerosità della popolazione, per diventare l'equazione di Allen-Cahn

$$\frac{\partial}{\partial t} n(t, x) - \Delta n(t, x) = n(t, x) (1 - n(t, x)) (n(t, x) - \alpha),$$

con $0 < \alpha < 1$ termine dato.

Quest'ultima è anche detta **equazione di Fitzhugh-Nagumo** e ammette come soluzione un'onda.

2.2 Dinamica di adattamento

Una parte della teoria dell'evoluzione (concepita nelle sue linee essenziali da Charles Darwin nel corso del diciottesimo secolo) è la teoria della **dinamica di adattamento**. Essa si concentra sull'evoluzione fenotipica (ovvero sull'evoluzione delle caratteristiche manifeste) degli individui ed è guidata da piccole mutazioni durante la replicazione del DNA (in questa teoria non vengono considerate le mutazioni riguardanti entrambi i geni sessuali). La replicazione è il processo biologico che consiste nella produzione di due copie identiche del DNA partendo da una molecola di DNA originale.

Questa teoria si basa sulle seguenti ipotesi:

- **il principio di selezione**, che favorisce le popolazioni che sviluppano il miglior adattamento rispetto all'ambiente in cui vivono gli individui;

- **le mutazioni** (piccole e frequenti), che consentono alla prole di avere tratti leggermente diversi rispetto ai genitori.

In particolare la dinamica di adattamento studia la combinazione di questi due effetti in rapporto con l'ambiente circostante. Questa teoria è molto complicata poiché risulta quasi impossibile considerare il problema senza introdurre piccoli parametri per risolvere le equazioni risultanti (in questo elaborato il parametro sarà indicato con ϵ).

Tale teoria può essere studiata con diversi strumenti matematici. Tra questi vi è la teoria dei giochi che permette di studiare il fenomeno da un punto di vista standard, mentre la teoria della probabilità propone uno studio del problema in modo naturale ma permette di focalizzarsi sulle fluttuazioni che si possono osservare nel problema. In questo elaborato verrà dato un punto di vista elementare del problema basato su una equazione differenziale che include le mutazioni genetiche che si sviluppano in seguito all'adattamento o meno di una popolazione di individui. In un secondo momento si applicherà la corrispondente teoria asintotica e si mostrerà come il concetto di popolazione monomorfica sorge spontaneamente nel limite delle piccole mutazioni sul lungo periodo. Il metodo usato per riscaldare il tempo, in modo da considerare il problema nel lungo periodo, può essere anche usato per la diffusione di tratti genici in un certo campione di individui.

2.3 Il principio di selezione

In questa sezione si cercherà di rispondere alla seguente domanda: considerando due popolazioni cresciute in due diversi ambienti, come si spiega in ambito matematico perché alcuni tratti vengono modificati? Si cercherà, dunque, di spiegare perché alcuni tratti di un individuo che vive in un ambiente specifico, vengano "preferiti" rispetto ad altri in ambito matematico. Il tratto che riesce a sopravvivere a questa selezione risulta essere il migliore per quel determinato ambiente ed è chiamato **strategia evolutivamente stabile** o **ESS**.

Quest'ultimo consiste nella selezione di una strategia o un insieme di strategie le quali non vengono rimpiazzate da una o più strategie mutanti che compaiono nella popolazione.

Consideriamo il seguente sistema nell'incognita $n(t, x)$

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}n(t, x) = [b(x)Q_b(\rho(t)) - d(x)Q_d(\rho(t))]n(t, x), & x \in \mathbb{R} \\ \rho(t) = \int_{\mathbb{R}} n(t, x) dx, \\ n(0, x) = n^0(x) > 0 \end{cases} \quad (2.1)$$

in cui il termine $b(x)$ corrisponde alla velocità di riproduzione e dipende dal tratto x , $d(x)$ corrisponde alla velocità di morte degli individui e anch'esso dipende da x . La funzione $b(x)Q_b(\rho(t)) - d(x)Q_d(\rho(t))$ può essere interpretato come il fitness degli individui aventi il tratto x , ovvero la probabilità che ha un individuo di sopravvivere fino alla riproduzione. Con $\rho(t)$ si indica il numero di individui presenti nel campione al tempo t , mentre Q_b e Q_d vengono interpretati come i tassi di crescita di nascita e di morte degli individui, entrambi dipendenti

2. Modello

dal parametro $\rho(t)$.

Per questo problema si assumono le seguenti ipotesi: $b, d \in C(\mathbb{R})$, $Q_b, Q_d \in C^1(\mathbb{R}^+)$ ed esistono $b_m, b_M, d_m, d_M \in \mathbb{R}$ tali che:

$$b_M \geq b(\cdot) \geq b_m > 0 \quad d_M \geq d(\cdot) \geq d_m > 0 \quad (2.2)$$

ovvero le velocità di nascita e di morte siano positive e limitate inferiormente e superiormente

$$\exists 0 < \rho_m < \rho_M \quad \text{tale che} \quad \begin{cases} \max_{x \in \mathbb{R}} [b(x)Q_b(\rho_M) - d(x)Q_d(\rho_M)] < 0 \\ \min_{x \in \mathbb{R}} [b(x)Q_b(\rho_m) - d(x)Q_d(\rho_m)] > 0 \end{cases} \quad (2.3)$$

Assumiamo inoltre che le funzioni Q_b e Q_d siano strettamente monotone, ovvero

$$Q'_b(\rho) < 0 \quad Q'_d(\rho) > 0 \quad (2.4)$$

Si suppone inoltre che

$$\begin{cases} \text{esiste un'unica coppia } (\bar{x}, \bar{\rho}) \in \mathbb{R} \times [\rho_m, \rho_M] \text{ tale che} \\ [b(\bar{x})Q_b(\bar{\rho}) - d(\bar{x})Q_d(\bar{\rho})] = 0 = \max_{x \in \mathbb{R}} [b(x)Q_b(\bar{\rho}) - d(x)Q_d(\bar{\rho})] \end{cases} \quad (2.5)$$

come conseguenza diretta si ha

Osservazione 1. *Esiste un'unica $\bar{\rho}$ che soddisfa*

$$0 = \max_{x \in \mathbb{R}} [b(x)Q_b(\bar{\rho}) - d(x)Q_d(\bar{\rho})]$$

Assumiamo inoltre che in (2.5) il massimo è raggiunto in un singolo punto \bar{x} e che esiste un $R > 0$ tale che per ρ vicini a $\bar{\rho}$ si ha

$$\beta_R := \max_{|x| \leq R} [b(x)Q_b(\rho) - d(x)Q_d(\rho)] < 0 \quad (2.6)$$

Viene riportato di seguito il principio di selezione in un caso generale.

Teorema 1. *Con le ipotesi (2.2)-(2.6), e assumendo che $n^0(x) > 0$ e $\rho_m \leq \rho(0) \leq \rho_M$, la soluzione di (2.1) soddisfa*

$$\rho_m \leq \rho(t) \leq \rho_M, \quad \forall t \geq 0 \quad (2.7)$$

$$\rho(t) \rightarrow \bar{\rho}, \quad n(t, x) \rightarrow \bar{\rho} \delta(x = \bar{x}), \quad t \rightarrow \infty \quad (2.8)$$

In altre parole si scopre che la ESS, ovvero la strategia imbattibile è caratterizzata da (2.5)

2.4 Mutazioni

In questa sezione verrà incluso nell'equazione (2.1) un miglior adattamento della popolazione in termini di ambiente, ovvero verranno considerate due nuove funzioni ψ_b e ψ_d che andranno ad influire sia sul numero di individui presenti al

tempo t , sia sul tasso di natalità e mortalità della popolazione. Consideriamo quindi il seguente sistema

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}n(t, x) = [b(x)Q_b(\rho_b(t)) - d(x)Q_d(\rho_d(t))]n(t, x), & x \in \mathbb{R}, t \geq 0 \\ \rho_b(t) = \int_{\mathbb{R}} \psi_b(x)n(t, x) dx, & \rho_d(t) = \int_{\mathbb{R}} \psi_d(x)n(t, x) dx, \\ n(0, x) = n^0(x) \geq 0 \end{cases} \quad (2.9)$$

La differenza dei sistemi (2.1) e (2.9) consiste nell'aggiunta di due nuovi parametri $\rho_b(t)$ e $\rho_d(t)$ dipendenti dalle funzioni $\psi_b(x)$ e $\psi_d(x)$. La funzione Q_b può ora essere interpretato come il tasso di natalità dipendente da ρ_b ; la dipendenza di quest'ultima da ψ_b identifica una sorta di peso sulla popolazione che aumenta o diminuisce la probabilità di avere nuovi individui. La stessa cosa vale per Q_d , in questo caso però ψ_d aumenta o diminuisce la probabilità che ha un individuo di morire.

Un esempio banale per intuire il significato dei vari parametri: se si immagina di avere una popolazione di umani al posto di microorganismi, si può pensare che ρ_b possa indicare una probabilità maggiore di riproduzione negli individui giovani rispetto agli anziani, mentre ρ_d una maggiore probabilità di morte negli individui anziani rispetto ai giovani.

Assumiamo che le notazioni siano le stesse della sezione precedente. Si suppone che $b, d, \psi_b, \psi_d \in C(\mathbb{R})$, $Q_b, Q_d \in C^1(\mathbb{R}^+)$ e che esistano $\psi_M, \psi_m, b_m, b_M, d_m, d_M$ numeri reali tali che

$$Q'_b(\cdot) \leq 0, \quad Q'_d(\cdot) \geq 0, \quad (2.10)$$

$$\begin{cases} b_M \geq b(\cdot) \geq b_m > 0 & d_M \geq d(\cdot) \geq d_m > 0, \\ \psi_M \geq \psi_b(\cdot), \psi_d(\cdot) \geq \psi_m > 0 \end{cases} \quad (2.11)$$

$$\exists 0 < \rho_m < \rho_M \quad \text{tale che} \quad \begin{cases} \max_{x \in \mathbb{R}} [b(x)Q_b(\psi_m \rho_M) - d(x)Q_d(\psi_m \rho_M)] < 0 \\ \min_{x \in \mathbb{R}} [b(x)Q_b(\psi_M \rho_m) - d(x)Q_d(\psi_M \rho_m)] > 0 \end{cases} \quad (2.12)$$

Se la replicazione del DNA non è completamente esatta, un individuo con il tratto y può generare un figlio con il tratto x , quindi diremo che il figlio, rispetto ai genitori, presenta una mutazione nel tratto y . Sia $K(x, y)$ un nucleo che corrisponde alla velocità della mutazione. Per semplificare il modello si considera il caso in cui $K = K(x - y)$ con $K(\cdot)$ una densità di probabilità.

Assumiamo inoltre che ogni processo di nascita dia origine a nuove mutazioni per evitare di aggiungere nuovi parametri. Ovviamente $K(\cdot)$ sarà moltiplicato solo per $b(x)$ perché le mutazioni avvengono nel processo di nascita.

Osservazione 2. *Questa ipotesi non cambia radicalmente il modello. (Nel capitolo successivo verrà inclusa questa ipotesi e si discuterà l'unicità del sistema risultante)*

2. Modello

Aggiungendo tale ipotesi al sistema (2.9), si arriva alla dinamica data da

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}n(t, x) = Q_b(\rho_b(t)) \int_{\mathbb{R}} b(y)K(x-y)n(t, y) dy - d(x)Q_d(\rho_d(t))n(t, x), \\ \rho_b(t) = \int_{\mathbb{R}} \psi_b(x)n(t, x) dx, \quad \rho_d(t) = \int_{\mathbb{R}} \psi_d(x)n(t, x) dx, \\ n(0, x) = n^0(x) \geq 0 \end{cases} \quad (2.13)$$

Osservazione 3. Per quanto riguarda l'esistenza, il sistema non risulta essere più difficile di un'equazione differenziale ordinaria.

Teorema 2. Assumiamo (2.10)-(2.12), che $K(\cdot) \in L^1(\mathbb{R})$ sia una densità di probabilità, $n^0 \in L^1$ e che ρ soddisfa $\rho_m \leq \rho(0) \leq \rho_M$. Allora il sistema (2.13) ha un'unica soluzione non-negativa tale che $n, \frac{\partial}{\partial t}n \in C(\mathbb{R}^+; L^1(\mathbb{R}))$ e per ogni $t \geq 0$

$$\rho_m \leq \rho(t) \leq \rho_M \quad (2.14)$$

Osserviamo che grazie a questo teorema possiamo dire che la popolazione rappresentata da $n(t, x)$ non si estingue grazie al risultato di non-negatività della soluzione.

2.5 Piccole mutazioni, vincolo di Hamilton-Jacobi

In accordo con il principio della dinamica di adattamento, assumiamo che le mutazioni nella replicazione del DNA siano piccole ovvero mutano solo alcune basi azotate del DNA in un specifico gene; un esempio di piccole mutazioni sono i polimorfismi (ovvero le mutazioni geniche che hanno una frequenza nella popolazione maggiore del 1%).

Per ottenere effetti visibili delle mutazioni sul modello appena presentato, si riscalerà il tempo così da arrivare alla situazione in cui i limiti sorgono naturalmente.

Introduciamo quindi il parametro $\epsilon > 0$ nel nucleo della mutazione e poniamo

$$K_\epsilon(z) = \frac{1}{\epsilon}K\left(\frac{z}{\epsilon}\right), \quad K(\cdot) \geq 0, \quad \int K = 1, \quad \int e^{z^2}K(z) dz < \infty \quad (2.15)$$

Osserviamo che se si sostituisce K_ϵ al posto di $K(\cdot)$ nel sistema (2.13), si arriva a una dinamica non interessante poiché gli effetti della mutazione sono troppo piccoli e mandando $\epsilon \rightarrow 0$ si arriva al sistema (2.9) già analizzato. Infatti, dopo il cambio di variabile $y = x - \epsilon z$ si ha,

$$\begin{aligned} \int_{\mathbb{R}} b(y)K_\epsilon(x-y)n(t, y) dy &= \int_{\mathbb{R}} b(x - \epsilon z)K(z)n(t, x - \epsilon z) dz \\ &\xrightarrow{\epsilon \rightarrow 0} \int_{\mathbb{R}} b(x)K(z)n(t, x) = b(x)n(t, x) \end{aligned}$$

e ricadiamo nel modello originale (2.9).

Per evitare questo inconveniente, si osserva il fenomeno nel lungo periodo e si riscalda il problema con lo stesso parametro ϵ .

Consideriamo il seguente sistema

$$\begin{cases} \epsilon \frac{\partial}{\partial t} n_\epsilon(t, x) = Q_b(\rho_{b,\epsilon}(t)) \int_{\mathbb{R}} b(y) K_\epsilon(x-y) n_\epsilon(t, y) dy - d(x) Q_d(\rho_{d,\epsilon}(t)) n_\epsilon(t, x), \\ \rho_{b,\epsilon}(t) = \int_{\mathbb{R}} \psi_b(x) n_\epsilon(t, x) dx, \quad \rho_{d,\epsilon}(t) = \int_{\mathbb{R}} \psi_d(x) n_\epsilon(t, x) dx, \\ n_\epsilon(0, x) = n_\epsilon^0(x) \geq 0 \end{cases} \quad (2.16)$$

Seguendo il principio di selezione viene scelto il tratto dominante $\bar{x}(t)$ il quale evolve con una particolare dinamica trattata in seguito. Tipicamente per $n_\epsilon(t, x)$ si arriva alla dinamica

$$n_\epsilon(t, x) \xrightarrow{\epsilon \rightarrow 0} \bar{\rho}(t) \delta(x - \bar{x}(t)) \quad (2.17)$$

Una popolazione limite di questo tipo è detta monomorfica ovvero una popolazione in cui il tratto dominante $\bar{x}(t)$ è unico. Per derivare tale risultato, si assume una popolazione iniziale monomorfica e si considera

$$n_\epsilon(t, x) = e^{\varphi_\epsilon(t, x)/\epsilon}, \quad n_\epsilon^0(x) = e^{\varphi_\epsilon^0(x)/\epsilon} \quad (2.18)$$

tale che quando ϵ tende a zero, valga

$$\begin{cases} \int_{\mathbb{R}} n_\epsilon^0(x) dx \rightarrow M^0 > 0, \quad \varphi_\epsilon^0 \rightarrow \varphi^0 \leq 0 \quad \text{uniformemente in } \mathbb{R} \\ \max_{x \in \mathbb{R}} \varphi^0(x) = 0 = \varphi^0(\bar{x}^0) \quad \text{per un unico } \bar{x}^0 \end{cases} \quad (2.19)$$

con $\bar{x}^0 = \bar{x}(0)$.

Come esempio si può pensare a una distribuzione gaussiana dei tratti di una popolazione

$$n_\epsilon^0(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\epsilon}} e^{-|x|^2/2\epsilon}, \quad \varphi_\epsilon^0(x) = \frac{-|x|^2 - \epsilon \ln(2\pi\epsilon)}{2}.$$

Osservazione 4. *L'unicità del massimo raggiunto in $\varphi^0(x)$ equivale alla concentrazione di Dirac monomorfica di $n(t, x)$.*

La ragione del cambio di incognita (2.18) risulta essere utile poiché riscrivendo l'equazione con $\varphi_\epsilon(t, x)$ si ottiene

$$\begin{aligned} \frac{\partial \varphi_\epsilon(t, x)}{\partial t} &= e^{-\frac{\varphi_\epsilon(t, x)}{\epsilon}} Q_b(\rho_{b,\epsilon}(t)) \int_{\mathbb{R}} b(y) K_\epsilon(x-y) e^{\frac{\varphi_\epsilon(t, x)}{\epsilon}} dy - Q_d(\rho_{d,\epsilon}(t)) d(x) \\ &= Q_b(\rho_{b,\epsilon}(t)) \int_{\mathbb{R}} K(z) b(x + \epsilon z) e^{\frac{\varphi_\epsilon(t, x + \epsilon z) - \varphi_\epsilon(t, x)}{\epsilon}} dz - Q_d(\rho_{d,\epsilon}(t)) d(x) \\ &\xrightarrow{\epsilon \rightarrow 0} Q_b(\rho_b(t)) b(x) \int_{\mathbb{R}} K(z) e^{z \frac{\partial}{\partial x} \varphi(t, x)} dz - Q_d(\rho_d(t)) d(x) \end{aligned}$$

Perciò la funzione limite $\varphi(t, x)$ soddisfa il seguente sistema caratterizzato dal vincolo di Hamilton-Jacobi

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} \varphi(t, x) = Q_b(\rho_b(t)) b(x) H\left(\frac{\partial}{\partial x} \varphi(t, x)\right) - Q_d(\rho_d(t)) d(x), & t \geq 0, x \in \mathbb{R}, \\ \max_{x \in \mathbb{R}} \varphi(t, x) = 0, & \forall t \geq 0, \\ \varphi(0, x) = \varphi^0(x) \leq 0 \end{cases} \quad (2.20)$$

2. Modello

con

$$H(p) := \int_{\mathbb{R}} K(z)e^{zp} dz. \quad (2.21)$$

La funzione $H(\cdot)$ è detta **hamiltoniana** e presenta le seguenti proprietà

$$\begin{cases} H(p) > 0, & H(0) = \int_{\mathbb{R}} K(z) dz = 1, & H''(p) = \int_{\mathbb{R}} K(z)z^2 e^{zp} dz > 0, \\ H'(0) = \int_{\mathbb{R}} K(z)z dz = 0 & \text{per } K(\cdot) \text{ funzione pari} \end{cases} \quad (2.22)$$

In altre parole, $H(\cdot)$ è una hamiltoniana positiva, convessa e pari per funzione $K(\cdot)$ pari.

Osserviamo che la condizione $\max_{x \in \mathbb{R}} \varphi(t, x) = 0$ deriva dal **Teorema 2** poiché la funzione $n(t, x)$ è non-negativa. Quindi $\varphi(t, x)$ deve essere non-positiva (altrimenti la funzione $n(t, x)$ salta) ma non può essere ovunque negativa (altrimenti $n(t, x)$ si annulla).

Il vincolo $\max_{x \in \mathbb{R}} \varphi(t, x) = 0$ è equivalente a dire che $n(t, x)$ ha una massa limitata e non nulla.

Il problema (2.20)-(2.22) si interpreta nel seguente modo: le incognite sono $\varphi(t, x)$ e la densità $\bar{\rho}(t)$ nella (2.17). In particolare il parametro $\bar{\rho}(t)$ definisce i moltiplicatori di Lagrange $Q_b(\bar{\rho}_b(t))$ e $Q_d(\bar{\rho}_d(t))$ per il vincolo di Hamilton-Jacobi $\max_{x \in \mathbb{R}} \varphi(t, \cdot) = 0$.

Quando il massimo di $\varphi(t, \cdot)$ è unico (si tratta di una situazione monomorfica), si può ritrovare il tratto dominante di (2.17) da

$$\max_{x \in \mathbb{R}} \varphi(t, x) = 0 = \varphi(t, \bar{x}(t)).$$

Inoltre le funzioni $Q_b(\bar{\rho}_b(t))$ e $Q_d(\bar{\rho}_d(t))$ sono date da

$$\bar{\rho}_b(t) = \psi_b(\bar{x}(t))\bar{\rho}(t) \quad \bar{\rho}_d(t) = \psi_d(\bar{x}(t))\bar{\rho}(t)$$

Osservazione 5. *Il formalismo asintotico è molto robusto e può essere esteso in altre situazioni. Per esempio si estende a un sistema dove la popolazione è composta da giovani e adulti. In questo caso l'hamiltoniana sarà più complicata.*

2.6 Evoluzione del tratto dominante

Dall'equazione di Hamilton-Jacobi (2.20) e (2.21), si può derivare l'equazione dell'evoluzione del tratto dominante $\bar{x}(t)$. Tale equazione, detta **equazione canonica**, fu proposta da Dieckmann e Law per un modello basato sui processi stocastici.

Per la derivazione assumiamo

$$\frac{\partial H(0)}{\partial p} = 0 \quad (2.23)$$

ovvero $K(\cdot)$ pari. Lo scopo di questa sezione è quello di provare il seguente risultato

Lemma 1. *Assumendo (2.23), in un contesto il cui tutte le funzioni siano regolari, un tratto dominante $\bar{x}(t)$ si evolve secondo la dinamica*

$$Q_b(\bar{\rho}_b(t))b(\bar{x}(t)) = Q_d(\bar{\rho}_d(t))d(\bar{x}(t)), \quad (2.24)$$

$$\frac{d}{dt}\bar{x}(t) = \left(-\frac{\partial^2 \varphi(t, \bar{x}(t))}{\partial x^2} \right)^{-1} \left[Q_b(\bar{\rho}_b(t))\frac{\partial b(\bar{x}(t))}{\partial x} - Q_d(\bar{\rho}_d(t))\frac{\partial d(\bar{x}(t))}{\partial x} \right], \quad (2.25)$$

e siccome $\varphi(t, x)$ raggiunge il massimo a $\bar{x}(t)$, si ha $\frac{\partial^2}{\partial x^2}\varphi(t, \bar{x}(t)) \leq 0$

In termini di dinamica di adattamento, la quantità tra le parentesi è detta **gradiente di selezione**. Essa descrive la relazione che intercorre tra un tratto dell'individuo e il fitness relativo della specie.

Dimostrazione. Partendo dalla proprietà che soddisfa il tratto dominante $\varphi(t, \bar{x}(t)) = 0$ e $\varphi(t, x) \leq 0$, si deduce che

$$\frac{\partial}{\partial t}\varphi(t, \bar{x}(t)) = 0, \quad \frac{\partial}{\partial x}\varphi(t, \bar{x}(t)) = 0, \quad \frac{\partial^2}{\partial x^2}\varphi(t, \bar{x}(t)) \leq 0,$$

Dalla prima equazione (2.20) e dal fatto che $H(0) = 1$ si deduce direttamente (2.24).

Si può inoltre calcolare

$$\begin{aligned} 0 &= \frac{d}{dt} \left[\frac{\partial}{\partial x}\varphi(t, \bar{x}(t)) \right] \\ &= \frac{\partial}{\partial t} \frac{\partial}{\partial x}\varphi(t, \bar{x}(t)) + \dot{\bar{x}}(t) \frac{\partial^2}{\partial x^2}\varphi(t, \bar{x}(t)). \end{aligned}$$

In seguito, derivando rispetto ad x l'equazione (2.20), si arriva a

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 \varphi(t, x)}{\partial t \partial x} &= Q_b(\bar{\rho}_b(t))\frac{\partial b(x)}{\partial x} H\left(\frac{\partial}{\partial x}\varphi(t, x)\right) + b(x)H_p\left(\frac{\partial}{\partial x}\varphi(t, x)\right)\frac{\partial^2 \varphi(t, x)}{\partial x^2} - \\ &\quad - Q_d(\bar{\rho}_d(t))\frac{\partial d(x)}{\partial x}. \end{aligned}$$

Al punto $\bar{x}(t)$ si ha, in accordo con (2.23), $\frac{\partial H(0)}{\partial p} = 0$ e dunque si ottiene semplicemente

$$\frac{\partial}{\partial t} \frac{\partial}{\partial x}\varphi(t, \bar{x}(t)) = Q_b(\bar{\rho}_b(t))\frac{\partial b(\bar{x}(t))}{\partial x} - Q_d(\bar{\rho}_d(t))\frac{\partial d(\bar{x}(t))}{\partial x}$$

Insieme al calcolo fatto in precedenza si arriva a

$$\frac{d}{dt}\bar{x}(t) = \left(-\frac{\partial^2 \varphi(t, \bar{x}(t))}{\partial x^2} \right)^{-1} \left[Q_b(\bar{\rho}_b(t))\frac{\partial b(\bar{x}(t))}{\partial x} - Q_d(\bar{\rho}_d(t))\frac{\partial d(\bar{x}(t))}{\partial x} \right]$$

□

Capitolo 3

Unicità della soluzione in un caso particolare

In questo capitolo si descriverà inizialmente un caso particolare del sistema appena descritto

$$\begin{cases} \epsilon \frac{\partial}{\partial t} n_\epsilon(t, x) = Q_b(\rho_{b,\epsilon}(t)) \int_{\mathbb{R}} b(y) K_\epsilon(x-y) n_\epsilon(t, y) dy - d(x) Q_d(\rho_{d,\epsilon}(t)) n_\epsilon(t, x), \\ \rho_{b,\epsilon}(t) = \int_{\mathbb{R}} \psi_b(x) n_\epsilon(t, x) dx, \quad \rho_{d,\epsilon}(t) = \int_{\mathbb{R}} \psi_d(x) n_\epsilon(t, x) dx, \\ n_\epsilon(0, x) = n_\epsilon^0(x) \geq 0 \end{cases}$$

In particolare si andrà a distinguere la velocità di nascita dei nuovi individui nati senza mutazioni $b(x)$ e quelli nati con una mutazione $\beta(x)$. In seguito si discuterà l'unicità di tale sistema attraverso un classico argomento riguardante un teorema di punto fisso.

3.1 Il nuovo modello

In questo capitolo per descrivere il modello si assumeranno ipotesi leggermente diverse rispetto alla parte precedente.

Si suppone che:

- la nascita di nuovi individui possa portare a piccole ma frequenti **mutazioni**;
- l'**ambiente reagisca** istantaneamente **all'evoluzione della popolazione**;
- l'interazione ambiente-popolazione sia considerata in maniera semplificata, infatti si considera un'**interazione lineare del numero totale della popolazione** che accresce la velocità di morte e che decresce il termine che corrisponde alla nascita.

A differenza del capitolo precedente, viene introdotto un nuovo parametro: $\beta(x)$ il quale rappresenta le nuove nascite di individui in cui avvengono piccole mutazioni, mentre $b(x)$ indica gli individui nati senza mutazioni (nel capitolo precedente tale parametro non era inserito per le ipotesi fatte nel paragrafo 2.4).

3. Unicità della soluzione in un caso particolare

Assumiamo dunque che

$$\psi_b(t, x) = 1 \quad \psi_d(t, x) = 1,$$

in questo modo si avrà che $\rho_b(t) = \rho_d(t) = \rho(t)$.

Si suppone inoltre che Q_b e Q_d siano due funzioni date dipendenti dal parametro $\rho(t)$. Definiamo dunque

$$Q_b(\rho) = \frac{1}{1 + \rho} \quad Q_d(\rho) = 1 + \rho \quad (3.1)$$

Osserviamo che l'ipotesi di monotonia delle funzioni Q_b e Q_d fatta nel capitolo precedente è soddisfatta, infatti

$$Q'_b(\rho) = -\frac{1}{(1 + \rho)^2} \quad Q'_d(\rho) = 1$$

dunque $Q'_b(\rho) \leq 0$ e $Q'_d(\rho) \geq 0$

Come nel capitolo precedente si introduce il parametro ϵ per riscaldare il tempo e considerare l'equazione nel lungo periodo.

Con queste condizioni si può scrivere il sistema per la densità $n_\epsilon(t, x)$ di individui con tratto x nel seguente modo

$$\begin{cases} \epsilon \frac{\partial}{\partial t} n_\epsilon(t, x) = \left[\frac{b(x)}{1 + \rho_\epsilon(t)} - (1 + \rho_\epsilon(t))d(x) \right] n_\epsilon(t, x) + \frac{1}{1 + \rho_\epsilon(t)} \int \frac{1}{\epsilon} K\left(\frac{x-y}{\epsilon}\right) \beta(y) n_\epsilon(t, y) dy, \\ \rho_\epsilon(t) = \int n_\epsilon(t, x) dx, \\ n_\epsilon(0, x) = n_\epsilon^0(x) \geq 0, \quad n_\epsilon^0(x) \in L^1 \cap L^\infty(\mathbb{R}). \end{cases} \quad (3.2)$$

Osserviamo che in questo caso il nucleo, ovvero la velocità delle mutazioni, è moltiplicato solo per $\beta(x)$. Tale fatto è giustificato anche in senso biologico; infatti le nuove nascite che hanno creato mutazioni sono solo quelle indicate con $\beta(x)$ e quindi la velocità di mutazione interpretata dalla funzione $K(\cdot)$ riguarderà solo questi ultimi.

Si assume che la popolazione descritta da questo modello non esplosce e non si estingue ovvero che $n(t, x)$ sia limitata e non sia ovunque nulla. Per questo assumendo

$$b, d, d' \text{ e } \beta \text{ continue e Lipschitziane} \quad (3.3)$$

$$0 < b_m \leq b(x) + \beta(x) \leq b_M < \infty, \quad 0 < d_m \leq d(x) \leq d_M < \infty \quad (3.4)$$

con

$$\rho_m = \sqrt{\frac{b_m}{d_M}} - 1 > 0, \quad \rho_M = \sqrt{\frac{b_M}{d_m}} - 1 \quad (3.5)$$

si può dimostrare il seguente risultato simile al **Teorema 2** della sezione 2.4

Teorema 3. *Assumendo (3.3)-(3.5) e (2.15), il sistema (3.2) ha un'unica soluzione non-negativa tale che $n, \frac{\partial}{\partial t} n \in C(\mathbb{R}^+; L^1 \cap L^\infty(\mathbb{R}))$.*

Inoltre se assumiamo che $\rho^0 := \rho(0)$, soddisfa $\rho_m \leq \rho^0 \leq \rho_M$; allora per ogni $t \geq 0$ si ha

$$\rho_m \leq \rho(t) \leq \rho_M \quad (3.6)$$

Come nella parte precedente consideriamo una popolazione di individui monomorfica, ovvero sia $n_\epsilon(t, x)$ tale che portando ϵ a zero otteniamo la concentrazione di Dirac per il lungo periodo

$$n_\epsilon(t, x) \rightarrow \bar{\rho}(t)\delta(x = \bar{x}(t)) \quad \text{con } t \rightarrow \infty$$

Come in precedenza, per riformulare il sistema poniamo

$$n_\epsilon(t, x) = e^{\varphi_\epsilon(t, x)/\epsilon}$$

da cui si ottiene, con passaggi simili al paragrafo 2.5, la seguente equazione

$$\frac{\partial}{\partial t}\varphi(t, x) = \frac{b(x)}{1 + \rho(t)} - (1 + \rho(t))d(x) + \frac{1}{1 + \rho(t)}\beta(x)H\left(\frac{\partial}{\partial x}\varphi(t, x)\right)$$

3.2 Unicità della soluzione

Consideriamo ora il sistema limite e riscriviamo il problema di Cauchy. Per fare ciò riscaliamo appropriatamente il dato iniziale, $n_\epsilon^0 = e^{\varphi_\epsilon^0/\epsilon}$ in modo tale che $\varphi_\epsilon^0 \rightarrow \varphi_0$ quando $\epsilon \rightarrow 0$. Consideriamo dunque

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t}\varphi(t, x) = \frac{b(x)}{1 + \rho(t)} - (1 + \rho(t))d(x) + \frac{1}{1 + \rho(t)}\beta(x)H\left(\frac{\partial}{\partial x}\varphi(t, x)\right) \\ \varphi(0, x) = \varphi^0(x) \in Lip(\mathbb{R}) \\ \max_{x \in \mathbb{R}} \varphi^0(x) = 0 \\ \max_{x \in \mathbb{R}} \varphi(t, x) = 0 \quad \forall t > 0 \end{cases} \quad (3.7)$$

In questo caso le incognite del sistema sono $\varphi(t, x)$ e $\rho(t)$ il quale rappresenta il moltiplicatore di Lagrange del vincolo $\max_{x \in \mathbb{R}} \varphi(t, x) = 0$.

In questa sezione supponiamo che l'Hamiltoniana soddisfi

$$H(\cdot) \text{ è funzione liscia} \quad H(0) = 1 \quad (3.8)$$

Dal **Teorema 3** ricordiamo che

$$\rho_m \leq \rho(t) \leq \rho_M \quad (3.9)$$

Formalmente questa disuguaglianza vale perché seguendo le ipotesi (2.3) e (2.4), sostituendo (3.5) si ha

$$\begin{aligned} \frac{b(x)}{1 + \rho_m} - (1 + \rho_m)d(x) + \frac{1}{1 + \rho_m}\beta(x) &\geq 0 \quad \forall x \in \mathbb{R} \\ \frac{b(x)}{1 + \rho_M} - (1 + \rho_M)d(x) + \frac{1}{1 + \rho_M}\beta(x) &\leq 0 \quad \forall x \in \mathbb{R} \end{aligned}$$

e quindi il moltiplicatore di Lagrange $\rho(t)$ dovrebbe soddisfare (3.9) per essere in grado di verificare il vincolo $\max_{x \in \mathbb{R}} \varphi(t, x) = 0$. Infatti al punto massimo $\bar{x}(t)$ della funzione che manda $x \rightarrow \varphi(x, t)$, vale

$$\frac{\partial}{\partial x}\varphi(t, \bar{x}(t)) = 0, \quad \frac{\partial}{\partial t}\varphi(t, \bar{x}(t)) = 0$$

3. Unicità della soluzione in un caso particolare

e ciò significa che

$$\frac{b(t, \bar{x}(t))}{1 + \rho(t)} - (1 + \rho(t))d(t, \bar{x}(t)) + \frac{1}{1 + \rho(t)}\beta(t, \bar{x}(t)) = 0$$

In particolare, la stima a priori (3.9) non è abbastanza per affermare che $\rho(\cdot)$ è continua, fatto generalmente falso poiché il tratto di miglior adattamento $\bar{x}(t)$ può saltare.

In generale, nella teoria delle soluzioni in viscosità, i coefficienti sono considerati in un contesto continuo, ipotesi che questa teoria esclude. Si cercherà dunque di usare una teoria specifica. Infatti per provare l'unicità di (3.7), si cambierà il formalismo del sistema tramite un cambio di incognite e di variabile.

Consideriamo il seguente cambio di variabili

$$t = \tau(s), \quad \tau'(s) = 1 + \rho(\tau(s)), \quad \tau(0) = 0 \quad (3.10)$$

Ponendo $\psi(s, x) = \varphi(\tau(s), x)$ otteniamo

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial s}\psi(s, x) &= \frac{d}{ds}[\varphi(\tau(s), x)] = \\ &= \frac{\partial}{\partial t}\varphi(\tau(s), x)\tau'(s) = \\ &= b(x) - (1 + \rho(\tau(s)))^2 d(x) + \beta(x)H\left(\frac{\partial}{\partial x}\psi(s, x)\right). \end{aligned}$$

E dunque l'equazione risultante è

$$\frac{\partial}{\partial s}\psi(s, x) = b(x) - (1 + \rho(\tau(s)))^2 d(x) + \beta(x)H\left(\frac{\partial}{\partial x}\psi(s, x)\right)$$

Una delle difficoltà che si riscontrano è che a priori si ha solo una stima superiore di $\rho(t)$ mentre per le soluzioni in viscosità, come detto in precedenza, è più conveniente considerare un contesto continuo.

Assumiamo quindi il cambio di incognite

$$\phi(s, x) = \psi(s, x) + d(x)\Sigma(s), \quad \Sigma(s) := \int_0^s (1 + \rho(\tau(s')))^2 ds' \quad (3.11)$$

Poniamo tale cambio nell'equazione

$$\frac{\partial}{\partial s}\phi(s, x) = \frac{\partial}{\partial s}\psi(s, x) + d(x)\frac{d}{ds}\Sigma(s),$$

e si arriva all'equazione

$$\frac{\partial}{\partial s}\phi(s, x) = b(x) + \beta(x)H\left(\frac{\partial}{\partial x}\phi(s, x) - \Sigma(s)\frac{d}{dx}d(x)\right). \quad (3.12)$$

Inoltre il vincolo di $\psi(s, x)$ su $\phi(s, x)$ diventa

$$\sup_{x \in \mathbb{R}}(\phi(s, x) - d(x)\Sigma(s)) = 0, \quad \forall s > 0 \quad (3.13)$$

con la condizione iniziale

$$\phi(0, x) = \varphi^0(x) \quad \text{in } \mathbb{R} \quad (3.14)$$

Il primo risultato che si dimostra è

Proposizione 1. *Assumiamo (3.3)-(3.5), (3.8). (φ, ρ)   una soluzione di (3.7) se e solo se (ϕ, Σ)   soluzione di (3.12)-(3.14).*

Dimostrazione. Si reinterpreti l'equazione differenziale ordinaria soddisfatta da τ con

$$\int_0^{\tau(s)} \frac{du}{1 + \rho(u)} = s$$

ci  significa che l'equazione differenziale ordinaria   equivalente a $\psi(\tau(s)) = s$ dove ψ   una funzione continua, lipshitziana (poich  ha derivata prima limitata) e strettamente crescente. Dunque per il teorema della funzione inversa, τ   ben definita ma non necessariamente liscia.

Per giustificare il cambio di variabile nell'equazione, consideriamo la sequenza $(\rho_n)_n$ di funzioni lisce, tali che soddisfano gli stessi limiti di ρ e converga a ρ in L^1 . Definiamo τ_n con ρ_n come

$$\tau_n'(s) = 1 + \rho_n(\tau_n(s)) \quad \tau_n(0) = 0$$

Siccome τ_n   liscia, il cambio di variabili pu  essere fatto con τ_n . Per concludere usiamo il risultato di stabilit  per soluzioni viscosse di equazioni misurabili dipendenti dal tempo insieme al fatto che $\rho_n \rightarrow \rho$ in L^1 e $\tau_n \rightarrow \tau$ uniformemente per t limitati. \square

Possiamo ora dare il risultato di unicit  per equazioni di Hamilton-Jacobi con vincolo.

Teorema 4. *Assumiamo (3.3)-(3.5) e $H(\cdot)$ sia Lipschitziana e continua. Allora esiste un'unica soluzione lipschitziana (ϕ, Σ) al sistema di Hamilton-Jacobi*

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial s} \phi(s, x) = b(x) + \beta(x)H\left(\frac{\partial}{\partial x} \phi(s, x) - \Sigma(s) \frac{\partial}{\partial x} d(x)\right) \\ \phi(0, x) = \varphi_0(x) \\ \sup_{x \in \mathbb{R}} (\phi(s, x) - d(x)\Sigma(s)) = 0, \quad \forall s > 0 \end{cases}$$

Da questo teorema e la **Proposizione 1** si deriva

Corollario 1. *Nelle ipotesi del Teorema 4 con (3.8), si ha che il sistema (3.7) ha al pi  una soluzione*

Osservazione 6. *Nell'articolo di Bares e Perthame ([4]) il teorema viene enunciato anche sotto le seguenti ipotesi: (2.15), (2.21) e β costante.*

Prima della dimostrazione del teorema   necessario dare alcune informazioni preliminari

Consideriamo E come lo spazio di Banach delle funzioni continue reali Σ su $[0, T]$ tali che $\Sigma(0) = 0$, equipaggiato dall'usuale norma infinito e con $T > 0$ scelto successivamente.

Consideriamo ora la seguente mappa

$$\chi : E \rightarrow E$$

definita da, per $s \in [0, T]$

$$\chi(\Sigma)(s) = \Sigma(s) + \kappa \sup_{x \in \mathbb{R}} (\phi[\Sigma](s, x) - d(x)\Sigma(s))$$

3. Unicit  della soluzione in un caso particolare

con $\kappa > 0$ scelta successivamente e per ogni $\Sigma \in E$, indichiamo con $\phi[\Sigma]$ l'unica soluzione in viscosit  (continua, limitata e Lipschitziana) di

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial s}\phi(s, x) = b(x) + \beta(x)H(\frac{\partial}{\partial x}\phi(s, x) - \Sigma(s)\frac{d}{dx}d(x)) & \text{in } (0, T) \times \mathbb{R}, \\ \phi(0, x) = \varphi^0(x) & \text{in } \mathbb{R} \end{cases} \quad (3.15)$$

Lemma 2. *La mappa χ   ben definita ed esistono $T, \kappa > 0$ dipendenti solo dai dati del problema tale che χ sia una contrazione su E .*

Dimostrazione. La dimostrazione sar  divisa in tre punti:

1. per prima cosa si mostrer  che χ   ben definita;
2. in seguito si stimer  la quantit  $\|\phi[\Sigma_1] - \phi[\Sigma_2]\|_{L^\infty([0, T])}$;
3. infine si prover  che χ   una contrazione ovvero $\|\chi(\Sigma_1) - \chi(\Sigma_2)\|_{L^\infty([0, T])} \leq K\|\Sigma_1 - \Sigma_2\|_{L^\infty([0, T])}$ con $0 < K < 1$

Si procede dunque con la prova dei vari punti.

1. Dimostriamo ora che $\chi(\Sigma)(s)$   una funzione continua. Sappiamo per ipotesi che Σ   uniformemente continua (perch  continua su un compatto) e $\phi[\Sigma]$   una funzione lipschitziana. Si ha dunque che la funzione

$$g(s, x) = \phi[\Sigma](s, x) - d(x)\Sigma(s)$$

  maggiorata da un modulo di continuit  ovvero $\forall x \in \mathbb{R}, \forall |s|, |s'| \leq R$

$$|g(s, x) - g(s', x)| \leq w(|s - s'|, R)$$

Quindi la funzione marginale $\chi[\Sigma] = \Sigma(s) + \kappa \sup_{x \in \mathbb{R}} (\phi[\Sigma](s, x) - d(x)\Sigma(s))$   una funzione continua.

Il fatto che χ sia ben definita deriva dalla definizione di E e dal fatto che $\phi[\Sigma]$   una funzione Lipschitz per ogni scelta di T .

2. Si prova ora la stima

$$\|\phi[\Sigma_1] - \phi[\Sigma_2]\|_{L^\infty([0, T] \times \mathbb{R})} \leq KT\|\Sigma_1 - \Sigma_2\|_{L^\infty([0, T])} \quad (3.16)$$

Di tale stima verr  provata solo una parte poich  l'altra risulta essere molto simile.

Siccome H   continua e Lipschitziana, $w := \phi[\Sigma_1] - \phi[\Sigma_2]$   una sottosoluzione di

$$\frac{\partial}{\partial s}w(s, x) \leq K|\frac{\partial}{\partial x}w(s, x)| + K|(\Sigma_1 - \Sigma_2)(s)| \quad \text{in } (0, T) \times \mathbb{R} \quad (3.17)$$

dove K dipende dalla costante Lipschitziana di H , dalla norma L^∞ di β e di $\frac{\partial}{\partial x}d$, ipotesi fatte in (3.3).

Osserviamo infatti che

$$\begin{aligned}
\frac{\partial}{\partial s} w(s, x) &= \frac{\partial}{\partial s} (\phi[\Sigma_1](s, x) - \phi[\Sigma_2](s, x)) \\
&= \beta(x)H \left(\frac{\partial}{\partial x} \phi[\Sigma_1](s, x) - \Sigma_1(s) \frac{d}{dx} d(x) \right) - \\
&\quad - \beta(x)H \left(\frac{\partial}{\partial x} \phi[\Sigma_2](s, x) - \Sigma_2(s) \frac{d}{dx} d(x) \right) \\
&\leq \beta(x)K_H \left| \frac{\partial}{\partial x} \phi[\Sigma_1](s, x) - \frac{\partial}{\partial x} \phi[\Sigma_2](s, x) + \frac{d}{dx} d(x) (\Sigma_2(s) - \Sigma_1(s)) \right| \\
&\leq b_M K_H \left| \frac{\partial}{\partial x} \phi[\Sigma_1](s, x) - \frac{\partial}{\partial x} \phi[\Sigma_2](s, x) \right| + b_M K_d |(\Sigma_1 - \Sigma_2)(s)| \\
&\leq K \left| \frac{\partial}{\partial x} w(s, x) \right| + K |(\Sigma_1 - \Sigma_2)(s)|
\end{aligned}$$

con K_H e K_d costante di Lipschitz rispettivamente di $H(\cdot)$ e $d(x)$, e $K = \max\{b_M k_H, b_M K_d\}$.

Si ha dunque che $w(t, x)$   soprassoluzione di (3.17). Da un risultato standard di confronto, siccome $w(0, x) = 0$ in \mathbb{R} , si ha per $s \in [0, s]$

$$w(s, x) \leq K \int_0^s |(\Sigma_1 - \Sigma_2)(s)| ds$$

Scambiando i ruoli di $\phi[\Sigma_1]$ e $\phi[\Sigma_2]$ e applicando l'estremo superiore ad entrambi i lati, deduciamo la disuguaglianza (3.16).

3. Ora si considera la quantit  $\|\chi(\Sigma_1) - \chi(\Sigma_2)\|_{L^\infty([0, T])}$.

Supponiamo che il massimo sia raggiunto nel punto $s_0 \in [0, T]$, ovvero

$$\|\chi(\Sigma_1) - \chi(\Sigma_2)\|_{L^\infty([0, T])} = |(\chi(\Sigma_1) - \chi(\Sigma_2))(s_0)|.$$

Inoltre si pu  assumere che $(\chi(\Sigma_1) - \chi(\Sigma_2))(s_0) > 0$ (altrimenti si scambiano i ruoli delle due funzioni) allora si ha

$$\begin{aligned}
(\chi(\Sigma_1) - \chi(\Sigma_2))(s_0) &= \Sigma_1(s_0) - \Sigma_2(s_0) + \\
&\quad + \kappa \left(\sup_{x \in \mathbb{R}} (\phi[\Sigma_1](s_0, x) - d(x)) \Sigma_1(s_0) - \sup_{x \in \mathbb{R}} (\phi[\Sigma_2](s_0, x) - d(x)) \Sigma_2(s_0) \right)
\end{aligned}$$

Assumiamo che, dato $\epsilon > 0$, x_ϵ sia l'estremo superiore a meno di ϵ , ovvero $\phi[\Sigma_1](s_0, x_\epsilon) - d(x_\epsilon) = \sup_{x \in \mathbb{R}} (\phi[\Sigma_1](s_0, x) - d(x)) - \epsilon$, per cui si ha

$$\begin{aligned}
(\chi(\Sigma_1) - \chi(\Sigma_2))(s_0) &= (1 - \kappa d(x_\epsilon)) (\Sigma_1(s_0) - \Sigma_2(s_0)) + \\
&\quad + \kappa (\phi[\Sigma_1](s_0, x_\epsilon) - \phi[\Sigma_2](s_0, x_\epsilon)) + \epsilon
\end{aligned}$$

e finalmente

$$(\chi(\Sigma_1) - \chi(\Sigma_2))(s_0) \leq (1 - \kappa d(x_\epsilon)) (\Sigma_1(s_0) - \Sigma_2(s_0)) + \kappa K T \|\Sigma_1 - \Sigma_2\|_{L^\infty([0, T])}$$

Si scelga κ in modo tale che $0 < \kappa d_m < 1$; in questo modo si ha

$$0 < 1 - \kappa d(\bar{x}) \leq 1 - \kappa d_m < 1$$

3. Unicità della soluzione in un caso particolare

e quindi

$$(\chi(\Sigma_1) - \chi(\Sigma_2))(s_0) \leq (1 - \kappa d_m + \kappa KT) \|\Sigma_1 - \Sigma_2\|_{L^\infty([0, T])}$$

Scegliendo $KT = d_m/2$ la disuguaglianza diventa

$$\|\chi(\Sigma_1) - \chi(\Sigma_2)\|_{L^\infty([0, T])} \leq (1 - \kappa d_m/2) \|\Sigma_1 - \Sigma_2\|_{L^\infty([0, T])}$$

che è la proprietà che definisce l'essere contrazione. \square

Si può ora dimostrare il **Teorema 4**

Dimostrazione. Per dimostrare questo teorema si usa un teorema di punto fisso per la contrazione χ definita in precedenza.

Dalla definizione di χ e dal teorema di punto fisso si ottiene

$$\chi(\Sigma)(s) = \Sigma(s),$$

ovvero

$$\kappa \sup_{x \in \mathbb{R}} (\phi[\Sigma](s, x) - d(x)\Sigma(s)) = 0$$

da cui si ottiene direttamente la formula (3.13).

Osserviamo inoltre che $\phi[\Sigma]$ è definita come una soluzione del sistema (3.15).

Dunque si ottiene che la coppia $(\phi[\Sigma], \Sigma)$ è soluzione di (3.12) e (3.14).

Siccome χ è una contrazione, essa ha un unico punto fisso e quindi la soluzione è unica nell'intervallo $(0, T)$.

Ma T dipende solo dai dati del problema, dunque si può ripetere lo stesso argomento per gli intervalli successivi $(T, 2T)$, $(2T, 3T)$, \dots e si ottiene così l'unicità della soluzione in $(0, +\infty)$. \square

Bibliografia

- [1] Perthame Benoît (2007), *Transport Equation in Biology*, Birkhäuser Verlagen, Basel · Boston · Berlin.
- [2] Evans Lawrence Craig (1998), *Partial Differential Equations*, Providence, A.M.S. 2nd edition 2010.
- [3] Bardi Martino, Capuzzo-Dolcetta Italo (1997), *Optimal control and viscosity solutions of Hamilton-Jacobi-Bellman equations*, Boston, Birkhauser. 2nd printing, 2008.
- [4] Barles Guy, Perthame Benoît, *Concentration and constrained Hamilton-Jacobi equations arising in adaptive dynamics*, in "Contemporary Mathematics", 2007, Vol. 439.
- [5] Waxman David, Gavrilets Sergey, *20 Questions on Adaptive Dynamics*, <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2005.00948.x>, (2005).
- [6] Eshel Ilan, *Evolutionary and continuous stability*. Journal of Theoretical Biology, 1983, Vol. 103: pag. 99–111.
- [7] Eshel Ilan e Motro Uzi, *Kin selection and strong evolutionary stability of mutual help* Theoretical Population Biology, 1981, Vol 19: pag. 420–433.
- [8] Taylor Peter D. *Evolutionary stability in one-parameter models under weak selection*, in *Theoretical Population Biology*, 1989, Vol. 36: pag. 125–143.
- [9] Nowak Martin e Sigmund Karl *The Evolution of stochastic strategies in the prisoner's dilemma*, in *Acta Applicandae Mathematica*, 1990, Vol. 20: pag. 247–265.
- [10] Hofbauer Josef e Sigmund Karl, *Adaptive Dynamics and evolutionary stability*, in *Applied Mathematics Letters*, 1990, Vol 3: pag. 75–79.
- [11] Abrams Peter A., Matsuda Hiroyuki e Harada Yasushi, *Evolutionarily unstable fitness maxima and stable fitness minima of continuous traits*, in *Evolutionary Ecology*, 1993, Vol. 7: pag. 465–487.
- [12] Abrams Peter A., Matsuda Hiroyuki e Harada Yasushi, *On the relationship between quantitative genetic and ESS models*, in *Evolution*, 1993, Vol. 47: pag. 982–985.
- [13] Freddy Bugge Christiansen, *On conditions for evolutionary stability for a continuously varying character*, in *American Naturalist*, 1991, Vol. 138: pag. 37–50.

Bibliografia

- [14] Schaffer William, *Evolution, population dynamics, and stability: a comment*, in *Theoretical Population Biology*, 1997, Vol. 11: pag. 326–329.
- [15] Metz Johan A. Jacob, Nisbet Roger M. e Geritz Stefan A.H., *How should we define fitness for general ecological scenarios*, in *Trends in Ecology & Evolution*, 1992, Vol. 7: pag. 198–202.
- [16] Reed Jon e Stenseth Nils *On evolutionarily stable strategies*, in *Journal of Theoretical Biology*, 1984, Vol. 108: pag. 491–508.