



UNIVERSITAT DE  
BARCELONA

Treball final de grau

GRAU DE MATEMÀTIQUES

Facultat de Matemàtiques i Informàtica  
Universitat de Barcelona

---

ESTUDI D'UN SISTEMA DE  
REACCIÓ-DIFUSIÓ.

El model depredador-presa

---

Autora: Meritxell Cruañas Baqué

Director: Dr. Arturo Vieiro

Realitzat a: Departament de Matemàtiques  
i Informàtica

Barcelona, 18 de gener de 2019

## Abstract

A prey-predator model is a reaction-diffusion system that describes the prey and predator population densities evolution in an ecosystem. Turing patterns are geometrical patterns such as lines or spots that can arise naturally from the perturbation of a reaction-diffusion system initially in equilibrium. The main purpose of this project is to study a prey-predator model with ratio-dependent Holling type II functional response. We have seen the characteristics this system must fulfil in order to arise Turing patterns. We wanted to illustrate these patterns graphically; for that reason, we have simulated the system numerically using a finite differences method, the Euler method.

## Resum

Un model depredador-presa és un sistema de reacció-difusió que descriu l'evolució de les densitats de població de depredadors i de preses en un ecosistema. Els patrons de Turing són patrons geomètrics com línies o punts que poden sorgir de manera natural a partir de la pertorbació d'un sistema de reacció-difusió inicialment en equilibri. L'objectiu d'aquest treball és estudiar un model depredador-presa dependent de la ràtio amb resposta funcional Holling tipus II. Hem vist les característiques que ha de complir per tal que es generin patrons de Turing i, simulant numèricament el sistema amb la implementació d'un mètode de diferències finites, l'Euler explícit, hem vist que es formen patrons d'aquest tipus i els hem representat gràficament.

# Agraïments

M'agradaria donar les gràcies a tothom qui m'ha acompanyat al llarg d'aquests anys.

A l'Arturo Vieiro, el meu tutor, per tota la seva ajuda, que ha estat imprescindible, per implicar-se tant, per fer-me sortir motivada de cada reunió i per no desesperar-se amb mi.

A en Jordi Soriano, que em va fascinar amb les aplicacions a la biologia de la física i les matemàtiques.

A la meva família, pel seu suport incondicional i per confiar sempre en mi. Us ho dec tot.

A en Sergi, per ser un pilar fonamental d'aquesta etapa i de la meva vida.

A l'Anna Campaña, per ser un bon model a seguir. Sense tu, potser no seria aquí.

# Índex

<b>Introducció</b>	<b>1</b>
<b>1 Sistemes de reacció-difusió</b>	<b>3</b>
1.1 Derivació del sistema . . . . .	3
<b>2 Condicions de Turing per la formació de patrons</b>	<b>6</b>
<b>3 El model depredador-presa</b>	<b>10</b>
3.1 Resposta funcional . . . . .	10
3.1.1 Tipus I . . . . .	10
3.1.2 Tipus II . . . . .	11
3.1.3 Tipus III . . . . .	12
3.2 Interaccions biològiques . . . . .	12
3.3 El model depredador-presa . . . . .	14
3.3.1 Model depredador-presa dependent de la ràtio . . . . .	14
3.3.2 El model depredador-presa dependent de la ràtio amb difusió	17
<b>4 Estudi de l'estabilitat</b>	<b>19</b>
4.1 Estudi de l'estabilitat sense difusió . . . . .	19
4.2 Estudi de l'estabilitat amb difusió . . . . .	25
<b>5 Simulació: mètode numèric i tria de paràmetres</b>	<b>28</b>
5.1 Introducció al mètode . . . . .	28
5.1.1 Discretització espacial . . . . .	29
5.1.2 Euler explícit . . . . .	31
5.2 Detalls sobre la implementació del mètode . . . . .	32
5.3 Tria dels paràmetres . . . . .	33
5.3.1 Tria del pas espacial i temporal . . . . .	33
5.3.2 Tria dels paràmetres del sistema . . . . .	33
<b>6 Simulació: resultats i conclusions</b>	<b>35</b>
6.1 Reproducció dels resultats numèrics de l'article [15] . . . . .	35
6.2 Resultats del model (5.1) i conclusions . . . . .	37
<b>A Estabilitat del mètode d'Euler explícit</b>	<b>42</b>

<b>B Codi</b>	<b>45</b>
B.1 Programa principal . . . . .	45
B.2 Euler explícit . . . . .	46
B.3 Part reactiva del sistema (5.1) . . . . .	49
B.4 Part reactiva de l'article [15] . . . . .	49

# Introducció

El principal objectiu d'aquest treball és estudiar la dinàmica d'un sistema de reacció-difusió. En concret, considerarem el model depredador-presa, àmpliament usat en l'àmbit de l'ecologia.

Crec que una de les coses més boniques que tenen les matemàtiques és que ens permeten deduir, explicar i descriure amb detall una gran diversitat de fenòmens del món que ens envolta. Per fer-ho, es necessita representar els aspectes essencials d'un sistema d'una manera utilitzable, això és el que fa la modelització matemàtica. Un cop tenim un model matemàtic que descriu el comportament d'un entorn amb equacions, podem estudiar-les per predir com evolucionarà en un futur i per entendre el per què d'aquest comportament.

Aquests models tenen importants aplicacions en moltes branques de la ciència, en particular, la biologia. Existeixen models, per exemple, que descriuen el desenvolupament animal (com el model Gierer-Meinhart) o la interacció biològica entre individus (depredació, competició i simbiosi, vegeu la secció 3.2). Després d'una primera recerca d'informació, vaig escollir estudiar un model poblacional que descriu el comportament depredador-presa en un ecosistema. Aquest és un sistema de reacció-difusió.

Els models depredador-presa serveixen per preveure la mobilitat dels individus d'una espècie i entendre la fragilitat d'un ecosistema. Poden ser molt complexos i rics perquè intenten acostar-se a la realitat ecològica de cada sistema i moltes variables hi juguen un paper important. Poden tenir en compte factors com la cooperació entre depredadors a l'hora de caçar, la presència d'altres espècies o la geografia de l'ecosistema, entre d'altres.

Una característica interessant dels sistemes de reacció-difusió és que, sota certes condicions (que veurem al capítol 2), generen uns patrons espacials anomenats patrons de Turing. Les poblacions evolucionen en el temps i tendeixen a agrupar-se segons aquests patrons. Aquest és un camp de recerca molt nou encara i els patrons que es formen en sistemes molt realistes no s'han arribat a comprendre amb exactitud.

En aquest treball, estudiarem la formació de patrons de Turing en un model depredador-presa (que presentarem en detall a la secció 3) que combina característiques dels models estudiats als articles [3] i [15].

## Estructura del treball

El treball es divideix en sis seccions i dos apèndixs. A continuació explicarem breument els temes que desenvoluparem a cada una d'elles.

Començarem a la secció 1 presentant què és un sistema de reacció-difusió i quina forma té, en general.

Tot seguit, a la secció 2, prenem el sistema de reacció-difusió que acabem de presentar i deduïm les característiques que han de complir la part reactiva i la part difusiva per tal que el sistema estigui sota les condicions necessàries per generar patrons de Turing al voltant d'un punt d'equilibri.

A continuació, comencem l'estudi específic d'un model depredador-presa a la secció 3. En aquest capítol, primer de tot, parlem dels diferents tipus de respostes funcionals que poden tenir aquests tipus de models; després, expliquem les característiques que té un sistema de reacció-difusió per tal de classificar-se com a model d'una interacció de depredació; i finalment, presentem el model depredador-presa dependent de la ràtio amb resposta funcional Holling tipus II que serà objecte d'estudi a tota la resta del treball.

A la secció 4 mirem les condicions que s'han de donar entre els paràmetres del model depredador-presa que hem presentat a l'anterior secció per tal que es compleixin les condicions de Turing trobades a la secció 2. Estudiem primer el sistema sense difusió per trobar-ne el punt d'equilibri i les condicions que fan que aquest sigui estable. Per estudiar l'evolució de l'espai de fase de la part reactiva respecte els paràmetres del sistema, fem servir el software PPLANE (vegi's [16]). Finalment, afegim la part difusiva al sistema, imposem que ara el punt d'equilibri sigui inestable i analitzem com modifica això, les condicions que havíem trobat per l'estabilitat.

Trobades les condicions sobre els paràmetres del sistema, a la secció 5 primer introduïm el mètode d'Euler explícit que utilitzarem per fer la simulació numèrica del sistema. Comencem fent la discretització espacial per convertir el sistema d'equacions en derivades parcials que tenim en un sistema d'equacions diferencials ordinàries i un cop completada, fem la discretització temporal. Acabem usant les expressions del mètode d'Euler explícit a les que arribem per fer un programa en C (que adjuntem a l'Apèndix B) que ens simuli numèricament el sistema amb paràmetres adequats per tal que apareixin patrons de Turing.

Finalment, a la secció 6, presentem els patrons de Turing obtinguts amb les simulacions numèriques per a diferents paràmetres del sistema. Primer mostrem una reproducció dels resultats de l'article [15] que ens permet confiar en la correcta implementació del codi. Per últim, presentem els resultats de les simulacions del model depredador-presa que hem estat estudiant i n'extraïem, breument, conclusions.

# 1 Sistemes de reacció-difusió

Un *sistema de reacció-difusió* és un model matemàtic que descriu com diferents individus o substàncies distribuïts en l'espai canvien sota la influència de dos processos: les *reaccions* entre ells, que representen la interacció entre els individus, i la *difusió*, que representa el moviment dels individus per l'espai.

La difusió és un mecanisme que modela el moviment d'individus en un medi. Aquests individus poden ser molt petits com partícules, bacteris, molècules o cèl·lules, o bé de dimensions grans com animals, plantes o fins i tot esdeveniments com epidèmies.

Una equació en derivades parcials de la forma

$$Au_{xx} + 2Bu_{xt} + Cu_{tt} + \mathcal{D}u_x + Eu_t + F = 0,$$

on  $u = u(x, t)$  i  $x \in \Omega \subseteq \mathbb{R}^n$ ; es diu que és *parabòlica* si satisfà  $B^2 - AC = 0$ . Un sistema de reacció-difusió pren la forma d'una equació en derivades parcials tal com:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = f(u) + D\nabla^2 u,$$

on  $u = u(t, x)$  és la densitat d'un individu o substància en la posició  $x \in \Omega \subseteq \mathbb{R}^n$  i temps  $t$ ,  $D$  és el coeficient de difusió i  $f$  és una funció que descriu les reaccions locals. En aquesta equació, tenim  $B = 0$  (no apareix la derivada creuada) i  $C = 0$  (no apareix la derivada segona respecte el temps); per tant, es compleix  $B^2 - AC = 0$  i diem que es tracta d'una *equació parabòlica en derivades parcials*.

En aquest primer apartat del treball veurem com s'obté l'equació que descriu un sistema de reacció-difusió seguint el desenvolupament que es fa a [18].

## 1.1 Derivació del sistema

Definim  $\Omega$  com l'entorn on la població d'individus o partícules que volem estudiar evoluciona al llarg del temps. Suposem que  $\Omega \subseteq \mathbb{R}^n$ ,  $n > 1$ , és un domini obert, relativament compacte amb frontera  $\partial\Omega$  diferenciable. Definim la funció de densitat de la població com  $u(x, t)$ , amb  $x \in \Omega$  la posició i  $t$  el temps. Com que partim del supòsit que tenim una població gran, té sentit suposar que la seva funció de densitat  $u$  és contínua i diferenciable en  $\Omega \times [0, \infty)$ .

La funció de densitat de població proporciona una millor descripció de la població com més petita és l'escala de recol·lecció de les dades. Per aquest motiu, ens restringim a una subregió  $\Theta \subset \Omega$  i definim la *població total* en  $\Theta$  en el temps  $t$  com

$$\int_{\Theta} u(x, t) dx.$$



L'objectiu és descriure com varia  $u(x, t)$  en l'espai amb el pas del temps. Aquesta variació té lloc en el moment en què els individus es mouen, n'apareixen de nous o en desapareixen per raons físiques, químiques o biològiques. Les partícules, independentment de la seva naturalesa, solen seguir una mateixa tendència, vegem-ne diferents exemples:

- Una població va cap allà on la densitat de població és més baixa.
- La calor es transfereix de zones càlides a zones més fredes.
- Un producte químic es dissol en aigua des d'allà on n'hi ha major concentració cap a on n'hi ha menys.

Podem generalitzar aquest fet dient que una població d'individus o partícules es mourà des d'una regió de  $\Omega$  on la densitat poblacional sigui superior cap a una regió de  $\Omega$  on sigui més baixa. El moviment d'una població defineix un *flux* sobre  $\Omega$ . Si considerem aquest flux normalitzat adequadament, aleshores  $u(x, t)$  és solució a temps  $t$ . Aquest flux, associa a cada punt  $x \in \Omega$  un vector que sempre apunta en la direcció en què la densitat de població disminueix més ràpid, és a dir, en la direcció del *gradient* negatiu de  $u(x, t)$ ,  $-\nabla_x u(x, t)$ . Aquesta propietat es coneix com la *lleï de Fick*. Si anomenem  $J(x, t)$  al flux de  $u$ ,  $D(x)$  al coeficient de difusió en  $x$  i  $\nabla_x$  a l'operador gradient ( $\nabla_x u(x) = (\frac{\partial u}{\partial x_1}, \dots, \frac{\partial u}{\partial x_n})$ ), aleshores, podem formular la *lleï de Fick* de la següent manera:

$$J(x, t) = -D(x)\nabla_x u(x, t),$$

i la part difusiva d'una equació de reacció-difusió es deriva d'aquesta lleï (vegi's secció 11.2 de [13]).

D'altra banda, la part reactiva de l'equació consisteix en els canvis que experimenta la densitat de població  $u(x, t)$  degut a factors com els naixements, les morts, la caça o les reaccions químiques. Anomenem *taxa de reacció*  $f(x, t, u)$  a la taxa de canvis que experimenta  $u(x, t)$  degut als factors que acabem d'esmentar.

Recordem que la població total en una regió  $\Theta$  de  $\Omega$  és  $\int_{\Theta} u(x, t)dx$  i, per tant, la taxa de canvi en el temps de la població total és  $\frac{d}{dt} \int_{\Theta} u(x, t)dx$ . Amb tot el que hem vist fins ara, podem definir el creixement net de la població en  $\Theta$  com  $\int_{\Theta} f(x, t, u)dx$  i el flux d'eliminació total és  $\int_{\partial\Theta} J(x, t) \cdot \eta(x)dS$ , on  $S = \partial\Theta$  és la frontera de  $\Theta$  i  $\eta(x)$  és el vector normal exterior unitari en  $x$ .

Amb tot això, podem escriure la variació total de la població de la següent manera:

$$\frac{d}{dt} \int_{\Theta} u(x, t)dx = - \int_{\partial\Theta} J(x, t) \cdot \eta(x)dS + \int_{\Theta} f(x, t, u)dx. \quad (1.1)$$

Recordem que, pel *teorema de la Divergència*, si  $U$  és un subconjunt obert de  $\mathbb{R}^n$  compacte i  $S = \partial U$  és la frontera de  $U$ , aleshores, si  $F$  és un camp vectorial definit

en un entorn de  $U$  es compleix

$$\iiint_U (\nabla \cdot F) dU = \iint_S (F \cdot \eta) dS.$$

Per tant, si utilitzem aquest teorema, podem veure que tenim la igualtat

$$\int_{\partial\Theta} J(x, t) \cdot \eta(x) dS = \int_{\Theta} \nabla \cdot J(t, x) dx. \quad (1.2)$$

Ara, si substituïm la llei de Fick a l'expressió (1.1), hi apliquem la igualtat (1.2) i intercanviem l'ordre de diferenciació i integració, arribem a:

$$\int_{\Theta} \frac{\partial u}{\partial t}(x, t) dx = \int_{\Theta} (\nabla \cdot (D(x) \nabla_x u(x, t)) + f(x, t, u)) dx,$$

que, com que l'elecció de  $\Theta$  és arbitrària, podem escriure com

$$\frac{\partial u}{\partial t}(x, t) = \nabla \cdot (D(x) \nabla_x u(x, t)) + f(x, t, u), \quad \forall(x, t).$$

I aquesta és l'expressió de l'*equació de reacció-difusió* que buscàvem, on  $\nabla \cdot (D(x) \nabla_x u(x, t)) = D(x) \nabla^2 u(x, t)$  és el terme difusiu que descriu el moviment dels individus i  $f(x, t, u)$  és el terme reactiu.

Quan la regió de difusió és aproximadament homogènia, podem suposar  $D(x) = D$  constant i  $f(x, t, u) = f(u)$ . D'aquesta manera, retrobem l'equació que hem presentat al principi del capítol,

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \nabla^2 u + f(u).$$

En els següents capítols, estudiarem equacions de reacció-difusió en  $\Omega \subset \mathbb{R}^2$  que s'escriuen com

$$\begin{cases} u_t = D_u \nabla^2 u + f(u, v) \\ v_t = D_v \nabla^2 v + g(u, v) \end{cases} \quad (1.3)$$

on  $u$  serà la densitat de població d'un individu o substància i  $v$  serà la densitat de població d'un altre.

## 2 Condicions de Turing per la formació de patrons

L'any 1952, Alan Turing va publicar "*The chemical basis of morphogenesis*", [20], on proposava que, sota certes condicions, els compostos químics poden reaccionar i difondre's de manera que es formen patrons espacials.

Considerem el sistema de reacció-difusió (1.3) obtingut en el capítol anterior, adimensional i escalat adequadament per prendre una forma general:

$$\begin{cases} u_t = \nabla^2 u + f(u, v) \\ v_t = d\nabla^2 v + g(u, v) \end{cases}, \quad t > 0, (x, y) \in \Omega, u = u(x, y), v = v(x, y) \quad (2.1)$$

on  $d > 0$  és la ràtio dels coeficients de difusió de les espècies  $u$  i  $v$  ( $d = \frac{D_v}{D_u}$ ), i  $\Omega \subset \mathbb{R}^2$  és un domini espacial obert, relativament compacte amb frontera  $\partial\Omega$  diferenciable.

Turing va observar, [20], que, si en absència de difusió (és a dir,  $d = 0$ ),  $u$  i  $v$  tendeixen a un estat d'equilibri estable, aleshores, sota certes condicions, es poden formar patrons espacials inhomogenis (sempre que  $d \neq 1$ ) deguts a la inestabilitat del sistema en presència de difusió. Aquests patrons s'anomenen *patrons de Turing*.

A continuació, seguint el desenvolupament que es fa a [14], obtindrem les condicions necessàries i suficients per a les quals es formaran aquests patrons. Per fer-ho, necessitem condicions inicials i de contorn pel sistema (2.1). Escollim condicions inicials donades i condicions de contorn de tipus Neumann de flux nul. Així, el problema a estudiar està definit per

$$\begin{cases} u_t = \nabla^2 u + f(u, v) \\ v_t = d\nabla^2 v + g(u, v) \end{cases}, \quad t > 0, (x, y) \in \Omega, u = u(x, y), v = v(x, y), \quad (2.2)$$

$$(\mathbf{n} \cdot \nabla) \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} = 0, \quad \mathbf{r} \text{ en } \partial\Omega; \quad u(\mathbf{r}, 0), \quad v(\mathbf{r}, 0) \text{ donades,}$$

on  $\partial\Omega$  és la frontera del domini de reacció difusió  $\Omega \subset \mathbb{R}^2$  i  $\mathbf{n}$  és el vector unitari normal a  $\partial\Omega$  en el punt  $(u_0, v_0)$ . Hem escollit condicions de contorn de flux nul perquè ens interessa l'autoorganització del patró; el flux nul en el contorn ens assegura que no hi ha cap input extern.

Sigui  $\mathbf{X} = (f, g)$  el camp vectorial sense difusió. La part reactiva segueix la llei d'evolució

$$\mathbf{z}_t = \mathbf{X}(\mathbf{z}).$$

on  $\mathbf{z} = (u, v)$ .

Suposem que existeix un punt d'equilibri no trivial del sistema (2.2),  $(u_0, v_0)$ , que és un punt fix de  $\mathbf{X}$ , és a dir, compleix  $f(u_0, v_0) = 0$ ,  $g(u_0, v_0) = 0$ .

Per tal de formar-se patrons de Turing cal que  $(u_0, v_0)$  sigui un estat d'equilibri inestable del sistema (2.2) alhora que un estat d'equilibri estable del sistema sense presència de difusió.

El camp  $\mathbf{X}$  modelitza els canvis en la densitat de les poblacions. En particular, si no hi ha individus de la població, no hi pot haver canvis de densitat. És a dir,  $\mathbf{X}$  deixa invariants les rectes  $u = 0$  i  $v = 0$ . Estem interessats en el quadrant positiu (densitats de poblacions positives) i, com que volem estudiar patrons de formació, podem restringir l'estudi a camps  $\mathbf{X} : \Omega \rightarrow \mathbb{R}^2$  tals que  $\Omega \subset \mathbb{R}^2$ ,  $\Omega = \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+ = (0, \infty)^2$  és un obert. Si linealitzem el sistema al voltant del punt d'equilibri  $(u_0, v_0)$ , aquest esdevé

$$\mathbf{w}_t = A\mathbf{w}, \quad \text{on } \mathbf{w} = \mathbf{w}(x, y, t), (x, y, t) \in \mathbb{R}^2 \times \mathbb{R}_+$$

on  $A = D\mathbf{X}(u_0, v_0) \in \mathbb{R}^{2 \times 2}$  és la matriu diferencial del camp vectorial  $\mathbf{X}$  avaluada en el punt  $(u_0, v_0)$ , és a dir

$$A = \begin{pmatrix} f_u & f_v \\ g_u & g_v \end{pmatrix} \Big|_{u_0, v_0}.$$

A partir d'aquí considerem les derivades parcials de  $f$  i  $g$  evaluades a l'estat d'equilibri. Volem que  $(u_0, v_0)$  sigui un punt d'equilibri estable del sistema sense difusió. L'estabilitat lineal la podem estudiar determinant els valors propis  $\lambda_{\pm}$  de la matriu  $A$ , que seran les solucions del polinomi característic

$$p_A(\lambda) = \lambda^2 - \text{tr}A \cdot \lambda + \det A,$$

per tant,

$$\lambda_{\pm} = \frac{1}{2} \left( \text{tr}A \pm \sqrt{\text{tr}A^2 - 4\det A} \right).$$

L'estabilitat lineal es dona si  $\text{Re}\lambda < 0 \forall \lambda \in \text{Spec}(A)$ , és a dir,  $(u_0, v_0)$  serà un punt d'equilibri estable del sistema sense difusió quan

$$\text{tr}A = f_u + g_v < 0 \quad i \quad \det A = f_u g_v - f_v g_u > 0. \quad (2.3)$$

En aquest cas, el punt  $(u_0, v_0)$  podrà ser, o bé un *focus atractor* si  $\text{tr}A^2 - 4\det A < 0$ , o bé un *node estable* si  $\text{tr}A^2 - 4\det A > 0$ .

Un cop vista l'estabilitat del punt  $(u_0, v_0)$  pel sistema sense difusió, considerarem el sistema de reacció-difusió (2.2) i buscarem les condicions per les quals  $(u_0, v_0)$  n'és un punt d'equilibri inestable.

Igual que hem fet abans, linealitzem el sistema (2.2) al voltant del punt d'equilibri  $(u_0, v_0)$  de manera que ens queda

$$\mathbf{w}_t = A\mathbf{w} + \mathcal{D}\nabla^2\mathbf{w}, \quad \text{on } \mathbf{w} = \mathbf{w}(x, y, t), \quad \mathcal{D} = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & d \end{pmatrix} \quad (2.4)$$

amb les condicions de contorn de (2.2); on  $\mathcal{D}$  és la matriu dels coeficients de difusió. Fixem-nos que aquesta matriu és diagonal, això és perquè només estem considerant l'autodifusió de  $u$  i  $v$ . Hi ha articles on s'estudien sistemes de reacció-difusió amb difusió creuada, per exemple [15]. A la secció 6 considerarem exemples amb difusió creuada i analitzarem els patrons de Turing associats. En l'estudi teòric presentat aquí, considerarem només un terme autodifusiu, la qual cosa ens simplifica l'estudi de l'estabilitat.

Utilitzant mètodes espectrals podem escriure la solució  $\mathbf{w}$  del sistema (2.4) com una sèrie de Fourier:

$$\mathbf{w}(x, y, t) = \sum_{\vec{k}} w_{\vec{k}}(t) e^{ik_x x} e^{ik_y y},$$

on  $\vec{k} = (k_x, k_y) \in \mathbb{Z}^2$ . Si ho substituïm a (2.4), ens queda

$$\sum_{\vec{k}} \dot{w}_{\vec{k}}(t) e^{ik_x x} e^{ik_y y} = \sum_{\vec{k}} A w_{\vec{k}}(t) e^{ik_x x} e^{ik_y y} - \sum_{\vec{k}} \mathcal{D} w_{\vec{k}}(t) e^{ik_x x} e^{ik_y y} (k_x^2 + k_y^2),$$

on  $k_x^2 + k_y^2 = \|\mathbf{k}\|^2 = k^2$ , i  $k$  és el vector propi espacial o nombre d'ona; per tant, per cada  $k$ , podem escriure

$$\dot{w}_{\vec{k}}(t) = A w_{\vec{k}}(t) - k^2 \mathcal{D} w_{\vec{k}}(t) = (A - k^2 \mathcal{D}) w_{\vec{k}}(t) = M_k w_{\vec{k}}(t),$$

on hem definit  $M_k = A - k^2 \mathcal{D} \in \mathbb{R}^{2 \times 2}$  per cada  $k$ , això és

$$M_k = \begin{pmatrix} f_u - k^2 & f_v \\ g_u & g_v - dk^2 \end{pmatrix} \Big|_{u_0, v_0}.$$

Ara volem que el punt  $(u_0, v_0)$  sigui un punt d'equilibri inestable del sistema (2.4). Aleshores, l'estabilitat del sistema la podem estudiar amb els valors propis  $\lambda_{\pm}$  de la matriu  $M_k$ . Aquests seran les solucions del polinomi característic

$$p_{M_k}(\lambda) = \lambda^2 - \text{tr} M_k \cdot \lambda + \det M_k,$$

per tant,

$$\lambda_{\pm} = \frac{1}{2} \left( \text{tr} M_k \pm \sqrt{\text{tr} M_k^2 - 4 \det M_k} \right).$$

Per tal que l'estat d'equilibri  $(u_0, v_0)$  sigui inestable respecte pertorbacions espacials del sistema (2.2) cal que  $\text{Re} \lambda > 0$  per algun  $k \neq 0$ .

Com que  $\text{tr} M_k = [(f_u + g_v) - k^2(1 + d)] < 0$  sempre, ja que  $k^2(1 + d) > 0 \quad \forall k$  i  $(f_u + g_v) < 0$  tal com hem vist a (2.3), tenim que  $M_k$  no pot ser ni un focus repulsor

ni un node inestable. Així doncs, per tal de tenir inestabilitat,  $M_k$  ha de ser un punt de sella, és a dir, cal que  $\det M_k < 0$ . Definim la funció  $h(k^2) = \det M_k$ , és a dir,

$$\begin{aligned} h(k^2) &= (f_u - k^2)(g_v - dk^2) - f_v g_u = f_u g_v - dk^2 f_u - k^2 g_v + dk^4 - f_v g_u = \\ &= f_u g_v - f_v g_u - (df_u + g_v)k^2 + dk^4 = \det A - (df_u + g_v)k^2 + dk^4. \end{aligned}$$

Veient que  $h(0) = \det A > 0$  per la condició (2.3) i que quan  $k^2 \rightarrow \infty$  es té  $h(k^2) \rightarrow \infty$ , és necessari, per algun  $0 < k^2 < \infty$ ,  $h(k^2) < 0$ . Al ser  $h(k^2)$  una paràbola, cal que  $h_{min} < 0$ , calculem-lo i imposem-ho

$$\begin{aligned} \frac{dh(k^2)}{dk^2} = -(df_u + g_v) + 2dk^2 = 0 &\Rightarrow k_0^2 = \frac{(df_u + g_v)}{2d} \Rightarrow \\ \Rightarrow h_{min} = h(k_0^2) = \det A - \frac{(df_u + g_v)^2}{4d}, \end{aligned}$$

així doncs,

$$h_{min} < 0 \Rightarrow \det A < \frac{(df_u + g_v)^2}{4d} \Rightarrow (df_u + g_v)^2 - 4d \cdot \det A > 0. \quad (2.5)$$

A més, ja que  $k^2 > 0$ ,

$$df_u + g_v > 0, \quad (2.6)$$

i sabent de (2.3) que  $f_u + g_v < 0$ , ens adonem que  $d \neq 1$  i que  $f_u$  i  $g_v$  han de tenir signes diferents.

Resumint, les condicions per a què es formin patrons de Turing en un sistema de reacció-difusió de la forma (2.2) són

$$\begin{aligned} f_u + g_v < 0, \quad f_u g_v - f_v g_u > 0, \\ df_u + g_v > 0, \quad (df_u + g_v)^2 - 4d(f_u g_v - f_v g_u) > 0. \end{aligned} \quad (2.7)$$

A partir d'aquestes condicions, podem calcular un valor  $d_k$  tal que si  $d > d_k$  per algun  $k$ , es tingui inestabilitat en el punt d'equilibri  $(u_0, v_0)$  pel sistema (2.2). Imposant  $\det M_k < 0$  i prenent  $f_u > 0$  i  $g_v < 0$ , tenim

$$\det M_k < 0 \Rightarrow \det A - (df_u + g_v)k^2 + dk^4 < 0 \Rightarrow d > d_k := \frac{\det A - g_v k^2}{k^2(f_u - k^2)}.$$

## 3 El model depredador-presa

Fins ara hem introduït un model general de sistema de reacció-difusió i hem vist quines condicions s'han de complir perquè es puguin formar patrons de Turing al voltant d'un punt d'equilibri de dit sistema. En aquest apartat, presentarem el model depredador-presa que serà objecte d'estudi al llarg del treball.

Un model depredador-presa consisteix en un sistema d'equacions diferencials que descriuen la dinàmica de poblacions de dues espècies que interactuen; una d'elles - el depredador - es menja l'altra - la presa. D'interaccions biològiques entre espècies o entre individus d'una mateixa espècie, n'hi ha de diferents tipus i cada una d'elles ve descrita per un model amb certes particularitats; les comentarem a l'apartat 3.2.

Hem escollit un model dependent de la ràtio entre presa i depredador i amb resposta funcional Holling tipus II. A continuació, introduïrem el concepte de *resposta funcional* i veurem de quins tipus n'hi ha.

### 3.1 Resposta funcional

En els articles de Holling sobre la dinàmica depredador-presa ([10], [11], [12]) s'introdueix el terme *resposta funcional* per descriure el canvi en la taxa de presa consumida per un depredador quan la densitat de la presa varia. Holling classifica les respostes funcionals en tres tipus, dels quals, ens interessa el II, que serà el que apareixerà en el nostre model. A continuació, discutirem aquests tres tipus de resposta funcional basant-nos en la comparació que se'n fa a [9].

#### 3.1.1 Tipus I

La resposta funcional tipus I està caracteritzada per una relació lineal entre el número de preses consumides i la densitat de presa. S'obté aquest tipus de resposta funcional assumint que la probabilitat que un depredador trobi una presa en un interval de temps  $T_t > 0$  i en una regió fixada, depèn linealment de la densitat de presa, és a dir.

$$g(N) = \alpha T_s N, \quad (3.1)$$

on  $g$  representa el nombre de preses consumides per un depredador,  $N$  la densitat de presa,  $T_s > 0$  el temps de què disposa el depredador per buscar una presa i  $\alpha > 0$  és l'àrea de descobriment del depredador per unitat de temps ( $\frac{1}{\alpha}$  s'anomena temps de descobriment).

Es defineix com a *temps de processament*  $\beta$ , el temps que necessita un depredador per *encarregar-se* de la presa (caçar-la, matar-la, menjar-se-la i digerir-la). Si considerem  $\beta = 0$ , pot fer servir tot el temps disponible per buscar-ne, això és,

$T_s = T_t$ , i la resposta funcional tipus I, en aquest cas, la podem escriure com

$$g(N) = \alpha T_t N.$$

A més, assumint que una mateixa presa és caçada per un sol depredador (els depredadors actuen de manera independent), en un temps  $T_t$  el nombre total de preses s'haurà reduït  $\alpha T_t NP$ , on  $P$  és la densitat del depredador.

Aquest tipus de resposta funcional s'utilitza en el model depredador-presa de Lotka-Volterra:

$$\begin{cases} \frac{\partial N}{\partial t} = rN - \alpha T_t NP \\ \frac{\partial P}{\partial t} = -\gamma P + e\alpha T_t NP, \end{cases} \quad (3.2)$$

on  $r$  és la taxa de creixement intrínsec de la presa,  $\gamma$  és la taxa de mortalitat del depredador i  $e$  s'anomena eficiència de conversió. A l'apartat 3.3.1 parlarem amb més detall sobre aquests paràmetres.

De fet, però, la formulació adequada de la resposta funcional tipus I és una relació lineal per a densitats de presa petites amb un brusc troncamet per a densitats de presa grans. La podem escriure com

$$g(N) = \min\{\alpha T_t N, g(N)_{max}\}.$$

### 3.1.2 Tipus II

Aquest és el tipus de resposta funcional que utilitzarem en el nostre model. La relació entre el nombre de presa consumida i la densitat de presa ve donada per una corba, el gradient de la qual disminueix en augmentar la densitat de presa, que se satura a un valor constant de presa consumida.

Podem obtenir la resposta funcional tipus II a partir de la tipus I, considerant que ara el depredador necessita un temps major que 0 per encarregar-se de la presa, és a dir, el temps de processament serà  $\beta \neq 0$  i el temps destinat a processar totes les preses que consumeix serà  $\beta g(N)$ . D'aquesta manera, ara el temps disponible per buscar preses serà  $T_s = T_t - \beta g(N)$ . Substituint l'anterior expressió a (3.1), arribem a la resposta funcional tipus II:

$$g(N) = \alpha(T_t - \beta g(N))N = \alpha T_t N - \alpha \beta N g(N) \Rightarrow g(N) = \frac{\alpha T_t N}{1 + \alpha \beta N}. \quad (3.3)$$

Ara, en un temps  $T_t$ , el nombre total de preses s'haurà reduït  $\frac{\alpha T_t NP}{1 + \alpha \beta N}$ .

Adonem-nos que  $\alpha\beta$  és adimensional:

$$\alpha\beta = \frac{\beta}{\frac{1}{\alpha}},$$



recordem que  $\beta$  és el temps de processament i  $\frac{1}{\alpha}$  és el temps de descobriment. Amb això, podem veure que si  $\beta \gg \frac{1}{\alpha}$  tenim resposta funcional tipus II; en canvi, si  $\beta \ll \frac{1}{\alpha}$  recuperem la tipus I.

### 3.1.3 Tipus III

Podem entendre la resposta funcional tipus III com un cas general de les altres dues. Per trobar-la, suposem que la població de depredadors aprèn a trobar preses a mesura que es van produint encontres entre elles; en conseqüència, augmenta la taxa de descobriment  $\alpha$ .

Com més gran sigui la densitat de preses, més encontres previs s'hauran produït amb depredadors; això motiva a modificar  $\alpha$  de manera que creixi monòtonament amb la densitat de preses, quedant  $\alpha' = \alpha N^{k-1}$  amb  $k > 1$ ,  $k \in \mathbb{R}$ .

Així doncs, la resposta funcional tipus III té la forma

$$g(N) = \frac{\alpha T_t N^k}{1 + \alpha \beta N^k}, \quad (3.4)$$

i, com hem dit abans, és un cas general dels tipus I i II perquè mentre per a  $k = 1$  i  $\beta > 0$  recuperem el tipus II, per a  $k = 1$  i  $\beta = 0$  recuperem el tipus I.

En ecologia, per descriure la resposta funcional tipus III se sol prendre  $k = 2$ . Tot i que els tipus I, II i III es consideren molt sovint categories discretes, cada una d'elles pròpia de certs éssers vius (per exemple, el tipus II és característic dels invertebrats i, en canvi, el tipus III ho seria dels vertebrats), el cert és que són tres casos particulars de (3.4) al llarg d'un continu (podríem dir, seguint amb l'exemple anterior, que els invertebrats presenten respostes funcionals que abracen la bretxa entre els tipus II i III).

## 3.2 Interaccions biològiques

En aquest apartat previ al desenvolupament del model que volem estudiar, parlarem breument dels tipus d'interaccions que es poden donar entre espècies (o entre individus d'una mateixa espècie) i veurem què diferencia els models característics de cada una d'elles.

En ecologia, una *interacció biològica* es descriu com l'efecte que un parell d'organismes que viuen junts tenen l'un sobre l'altre. Considerarem tres tipus d'interaccions:

- *Depredació*: un dels individus, el depredador, captura i mata a l'altre, la presa.
- *Competició*: dos individus d'una mateixa espècie o bé, d'espècies diferents, depenen dels mateixos recursos i els han de compartir.
- *Simbiosi*: els dos individus s'associen en una relació beneficiosa pels dos o, com a mínim, per un d'ells.

Podem escriure un sistema de reacció-difusió general per descriure aquestes interaccions com

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} - D_u \nabla^2 u = uF(u, v) \\ \frac{\partial v}{\partial t} - D_v \nabla^2 v = vG(u, v) \end{cases}, \quad (3.5)$$

on  $u$  representa la densitat de població d'un dels organismes i  $v$  la de la l'altre;  $D_u$  i  $D_v$  són els coeficients de difusió de cada una de les poblacions. El terme de la dreta de l'igual representa la interacció entre els organismes i serà el que determinarà quin dels tres tipus de relació descriu el model que tenim. Així doncs, segons el signe de  $\frac{\partial F}{\partial v}$  i  $\frac{\partial G}{\partial u}$  podem tenir:

- una relació de depredació, si

$$\begin{cases} \frac{\partial F}{\partial v}(u, v) < 0 \\ \frac{\partial G}{\partial u}(u, v) > 0 \end{cases},$$

En aquest cas, direm que tenim un model depredador-presa.

- una relació de competició, si

$$\begin{cases} \frac{\partial F}{\partial v}(u, v) < 0 \\ \frac{\partial G}{\partial u}(u, v) < 0 \end{cases},$$

- una relació de simbiosi, si

$$\begin{cases} \frac{\partial F}{\partial v}(u, v) > 0 \\ \frac{\partial G}{\partial u}(u, v) > 0 \end{cases},$$

Aquest criteri que acabem de veure ens permetrà comprovar que el model que estudiarem en el següent apartat serà, en efecte, el model depredador-presa.

### 3.3 El model depredador-presa

Després d'introduir el concepte de resposta funcional, explicar els diferents tipus que en podem trobar i comentar les diferències entre els models de les interaccions biològiques de depredació, competició i simbiosi, ja podem començar a parlar de models depredador-presa. En aquest apartat, seguirem els raonaments de [8] per arribar al model que ens interessa.

Els primers en presentar un model depredador-presa van ser Lotka i Volterra a mitjans del 1920. El seu model, que incorpora la resposta funcional tipus I és el que hem vist a (3.2). El seu era un model dependent de la presa, que vol dir que la resposta funcional només depenia de la densitat de presa i no de la de depredador.

Posteriorment, es van estudiar altres models també dependents de la presa, que integraven un creixement logístic d'aquesta. Aquests prenen la forma (o alguna d'equivalent)

$$\begin{cases} \frac{\partial N}{\partial t} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) - g(N)P \\ \frac{\partial P}{\partial t} = -\gamma P + eg(N)P \end{cases}, \quad (3.6)$$

on  $K$  és la *capacitat de càrrega ambiental*, això és, el nombre màxim de membres de l'espècie que un hàbitat pot suportar indefinidament;  $g(N)$  és la resposta funcional dependent de la presa i  $r$ ,  $e$  i  $\gamma$  són les mateixes que a (3.2).

Recentment, s'ha vist que l'abundància de depredador també influeix en la resposta funcional, ja que aquests han de buscar menjar i fins i tot compartir-lo i competir per aconseguir-ne. De fet, es creu que en situacions caracteritzades per fortes heterogeneïtats espacials i temporals, la resposta funcional pot ser aproximada per una funció dependent de la ràtio presa-depredador ([1], [5], [6]). Per aquest motiu, el model que nosaltres hem escollit per estudiar i que presentarem en el següent apartat és un model de la forma (3.6) però amb la resposta funcional dependent de la ràtio presa-depredador.

#### 3.3.1 Model depredador-presa dependent de la ràtio

De manera general, podem escriure el model dependent de la ràtio presa-depredador que estudiarem de la següent manera:

$$\begin{cases} \frac{\partial N}{\partial t} = rf(N) - g(N, P)P \\ \frac{\partial P}{\partial t} = -\gamma P + eg(N, P)P \end{cases}, \quad (3.7)$$

on

- $N(t)$  i  $P(t)$  són les densitats de presa i depredador en qualsevol instant de temps, respectivament;

- $f(N)$  és la taxa d'increment per càpita de la presa en absència de depredació, que, igual que en (3.6), la considerarem  $f(N) = r(1 - \frac{N}{K})$ , on
  - $r$  és la taxa de creixement intrínsec de la presa i es pot tenir  $r < 0$ ,  $r > 0$  i  $r = 0$ ; i
  - $K$  és la capacitat de càrrega ambiental. Si tinguéssim  $K = 0$  voldria dir que l'ecosistema no pot suportar cap individu d'aquella espècie, per tant, no tindria sentit de parlar de l'espècie en l'ecosistema; per aquest motiu, considerarem  $K \neq 0$ . A més, fixem-nos que si  $K \rightarrow \infty$ , l'ecosistema suporta tants individus de l'espècie com calgui; aleshores, no cal considerar cap restricció en aquest sentit i el nombre d'individus que hi haurà només dependrà de la taxa de creixement intrínsec:  $\frac{\partial N}{\partial t} = rN$ .
- $g(N, P)$  és la resposta funcional Holling tipus II dependent de la ràtio presa-depredador, de la qual parlarem més endavant;
- $\gamma$  és la taxa de mortalitat del depredador,  $0 < \gamma < 1$ , i aquí la considerem com una constant, però és interessant veure que hi ha estudis que la consideren dependent de la densitat de depredador (per exemple, [3], on és considerada  $\gamma(P) = \frac{\tilde{\gamma} + \delta P}{1 + P}$ ); i
- $e$  és l'eficiència de conversió, que satisfà  $0 < e < 1$ . A més, adonem-nos que  $e$  és la constant de proporcionalitat entre la quantitat de biomassa de presa consumida per depredador per unitat de temps,  $g(N, P)$ , i la taxa de producció per càpita de depredador,  $h(N, P) = eg(N, P)$ . Podem entendre  $e$  com l'eficiència del depredador per convertir menjar en descendència.

Pels models dependents de la presa, com (3.6), la resposta funcional  $g(N, P)$  només depèn de  $N$ . Un model depredador-presa creïble i consistent ha de complir que quan els recursos siguin baixos respecte la densitat de població, la taxa de creixement per càpita del depredador disminueixi amb la seva densitat. El model dependent de la presa no compleixi aquest criteri perquè la taxa de creixement per càpita del depredador és només funció de la població de presa,  $N$ , que és independent de la densitat de depredador. Per aquest motiu, aproximem la resposta funcional Holling tipus II, (3.3), amb una funció de la ràtio presa-depredador  $\frac{N}{P}$ :

$$g\left(\frac{N}{P}\right) = \frac{\alpha T_t \left(\frac{N}{P}\right)}{1 + \alpha \beta \left(\frac{N}{P}\right)} = \frac{\alpha T_t N}{P + \alpha \beta N}, \quad (3.8)$$

Amb tot això, la dinàmica del sistema depredador-presa dependent de la ràtio que volem estudiar està descrita pel sistema d'equacions diferencials

$$\begin{cases} \frac{\partial N}{\partial t} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{\alpha T_t NP}{P + \alpha \beta N} \\ \frac{\partial P}{\partial t} = -\gamma P + e \frac{\alpha T_t NP}{P + \alpha \beta N} \end{cases}, \quad (3.9)$$

Si definim

$$F(N, P) = r\left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{\alpha T_t P}{P + \alpha\beta N}$$

$$G(N, P) = -\gamma + \frac{e\alpha T_t N}{P + \alpha\beta N}$$

com les funcions  $F$  i  $G$  del sistema (3.5), podem comprovar que (3.9) descriu una relació de depredació. En efecte,

$$\frac{\partial F}{\partial P}(N, P) = -\alpha T_t \frac{(P + \alpha\beta N) - P}{(P + \alpha\beta N)^2} = \frac{-\alpha^2 T_t \beta N}{(P + \alpha\beta N)^2}$$

$$\frac{\partial G}{\partial N}(N, P) = \frac{e\alpha T_t (P + \alpha\beta N) - e\alpha^2 \beta N}{(P + \alpha\beta N)^2} = \frac{e\alpha T_t P}{(P + \alpha\beta N)^2},$$

i com que  $N, P > 0$  i  $T_t, \beta, \alpha, e > 0$ , tenim  $\frac{\partial F}{\partial P} < 0$  i  $\frac{\partial G}{\partial N} < 0$ ; per tant, acabem de corroborar que es tracta d'un model depredador-presa.

Per simplicitat, ara reescalarem el sistema (3.9) per obtenir un sistema adimensional. Considerem els canvis de variable següents (recordem que  $K \neq 0$ ,  $\alpha \neq 0$ ,  $\beta \neq 0$ ,  $T_t > 0$  i prenem  $r \neq 0$ ):

$$\tilde{N} = \frac{N}{K}, \quad \tilde{P} = \frac{P}{K\alpha\beta}, \quad \tau = \tilde{r}T_t t, \quad \tilde{r} = \frac{r}{T_t}, \quad \tilde{\gamma} = \frac{\gamma}{T_t}, \quad a = \frac{\alpha}{\tilde{r}}, \quad b = \frac{e}{\beta\tilde{r}}, \quad c = \frac{\tilde{\gamma}}{\tilde{r}}$$

i els apliquem al sistema (3.9):

$$\begin{aligned} \bullet \quad & \frac{\partial \tilde{N} K}{\partial \frac{\tau}{\tilde{r}}} = \tilde{r} K T_t \tilde{N} (1 - \tilde{N}) - \frac{\alpha T_t \tilde{N} K \tilde{P} K \alpha \beta}{\tilde{P} K \alpha \beta + K \tilde{N} \alpha \beta} \Rightarrow K \tilde{r} T_t \frac{\partial \tilde{N}}{\partial \tau} = \tilde{r} T_t K \tilde{N} (1 - \tilde{N}) - \\ & - \frac{a \tilde{r} T_t K \tilde{N} \tilde{P}}{\tilde{P} + \tilde{N}} \Rightarrow \frac{\partial \tilde{N}}{\partial \tau} = \tilde{N} (1 - \tilde{N}) - \frac{a \tilde{N} \tilde{P}}{\tilde{P} + \tilde{N}}, \\ \bullet \quad & \frac{\partial \tilde{P} K \alpha \beta}{\partial \frac{\tau}{\tilde{r}}} = -\tilde{\gamma} T_t K \alpha \beta \tilde{P} + \frac{e \alpha T_t \tilde{N} K \tilde{P} K \alpha \beta}{\tilde{P} K \alpha \beta + K \tilde{N} \alpha \beta} \Rightarrow K \tilde{r} T_t \alpha \beta \frac{\partial \tilde{P}}{\partial \tau} = -c \tilde{r} T_t K \alpha \beta \tilde{P} + \\ & + \frac{b \tilde{r} \beta K \alpha T_t \tilde{N} \tilde{P}}{\tilde{P} + \tilde{N}} \Rightarrow \frac{\partial \tilde{P}}{\partial \tau} = -c \tilde{P} + \frac{b \tilde{N} \tilde{P}}{\tilde{P} + \tilde{N}}, \end{aligned}$$

Denotant novament les variables sense la  $\sim$ , és a dir, posem  $\tilde{N} = N$ ,  $\tilde{P} = P$  i  $\tau = t$  per simplificar la notació, el sistema queda:

$$\begin{cases} \frac{\partial N}{\partial t} = N(1 - N) - \frac{aNP}{P + N} \\ \frac{\partial P}{\partial t} = -cP + \frac{bNP}{P + N} \end{cases}, \quad (x, y) \in \Omega, \quad t > 0, \quad (3.10)$$

que és el sistema que nosaltres estudiarem; on  $\Omega = (0, L) \times (0, L) \subseteq \mathbb{R}^2$  és un domini espacial obert, relativament compacte amb frontera  $\partial\Omega$  suau.

Ens interessaran les solucions  $N, P : \Omega \times \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$  que satisfacin les condicions de contorn de Neumann:

$$\begin{cases} N_x(0, y, t) = N_x(L, y, t) = P_x(0, y, t) = P_x(L, y, t) = 0 \\ N_y(x, 0, t) = N_y(x, L, t) = P_y(x, 0, t) = P_y(x, L, t) = 0 \end{cases}$$

i condicions inicials

$$N(x, y, 0) \geq 0, \quad P(x, y, 0) \geq 0, \quad (x, y) \in \Omega.$$

**Cas  $r = 0$**

Hem vist que podem tenir  $r = 0$ . En aquest cas, els canvis de variable que acabem de fer servir per obtenir el sistema adimensional no ens serveixen. Fixem-nos que si  $r = 0$ , (3.9) queda

$$\begin{cases} \frac{\partial N}{\partial t} = -\frac{\alpha T_t NP}{P + \alpha\beta N} \\ \frac{\partial P}{\partial t} = -\gamma P + e\frac{\alpha T_t NP}{P + \alpha\beta N}. \end{cases}$$

Per tant, per reescalar-lo podem considerar els canvis de variable següents:

$$\tilde{P} = \frac{P}{\alpha\beta}, \quad \tau = T_t t, \quad c = \frac{\gamma}{T_t}, \quad a = \alpha, \quad b = \frac{e}{\beta}$$

i procedint igual que abans, arribaríem a obtenir el sistema reescalat

$$\begin{cases} \frac{\partial N}{\partial t} = -\frac{aNP}{P + N} \\ \frac{\partial P}{\partial t} = -cP + \frac{bNP}{P + N} \end{cases}, \quad (x, y) \in \Omega, \quad t > 0,$$

on  $\Omega = (0, L) \times (0, L) \subseteq \mathbb{R}^2$  és un domini espacial obert, relativament compacte amb frontera  $\partial\Omega$  suau.

Aquest, però, no és el sistema que ens interessa estudiar, per tant, considerarem  $r \neq 0$  a partir d'ara.

### 3.3.2 El model depredador-presa dependent de la ràtio amb difusió

Les preses i els depredadors es distribueixen per l'espai amb diferents densitats en posicions diferents i són difusius. És per això que afegirem al model (3.10) un terme difusiu. Assumint que la presa i el depredador es difonen d'acord amb la llei de Fick a  $\Omega$ , el sistema amb difusió resulta ser

$$\begin{cases} \frac{\partial N}{\partial t} = N(1 - N) - \frac{aNP}{P + N} + D_N \nabla^2 N \\ \frac{\partial P}{\partial t} = -cP + \frac{bNP}{P + N} + D_P \nabla^2 P \end{cases}, \quad (x, y) \in \Omega, \quad t > 0,$$

on

- $D_N$  i  $D_P$  són els coeficients de difusió de  $N$  i  $P$ , respectivament; i
- $\nabla^2 = \frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2}$  és l'operador Laplaciana en 2 dimensions.

Igual que hem fet a l'apartat anterior, reescalarem aquest sistema per fer-lo adimensional. Si utilitzem el canvi  $\tilde{x} = xD_N^{-\frac{1}{2}}$  i  $\tilde{y} = yD_N^{-\frac{1}{2}}$ , l'operador  $\nabla^2$  queda  $\tilde{\nabla}^2 = D_N \nabla^2$ . Definint  $d = \frac{D_P}{D_N}$ , el sistema adimensional amb difusió serà

$$\begin{cases} \frac{\partial N}{\partial t} = N(1 - N) - \frac{aNP}{P + N} + \nabla^2 N \\ \frac{\partial P}{\partial t} = -cP + \frac{bNP}{P + N} + d \nabla^2 P \end{cases}, \quad (x, y) \in \Omega, \quad t > 0, \quad (3.11)$$

i seguim tenint condicions de contorn de Neumann i condicions inicials com les d'abans.

## 4 Estudi de l'estabilitat

Al capítol 2, hem vist les condicions 2.7 que s'han de complir en un sistema de reacció difusió per tal que es formin patrons de Turing. Recordem-les:

$$\begin{aligned} f_u + g_v < 0, \quad f_u g_v - f_v g_u > 0, \\ df_u + g_v > 0, \quad (df_u + g_v)^2 - 4d(f_u g_v - f_v g_u) > 0. \end{aligned} \quad (4.1)$$

En aquest apartat, buscarem els punts d'equilibri del sistema (3.11). En aquests punts d'equilibri, primer pel sistema sense difusió i després afegint-hi la difusió, avaluarem les condicions anteriors per determinar per a quins valors dels paràmetres  $a$ ,  $b$  i  $c$  tindrem patrons de Turing.

### 4.1 Estudi de l'estabilitat sense difusió

Per estudiar l'estabilitat del model depredador-presa sense difusió corresponent al sistema (3.10) primer hem de trobar-ne els punts d'equilibri, és a dir, els punts  $E_i = (N_0, P_0)$  tals que

$$\frac{\partial N}{\partial t} = 0 \quad i \quad \frac{dP}{dt} = 0,$$

això és

$$\begin{cases} \frac{\partial N}{\partial t} = N(1 - N) - \frac{aNP}{P + N} = 0 \\ \frac{\partial P}{\partial t} = -cP + \frac{bNP}{P + N} = 0 \end{cases} .$$

Trivialment, veiem que els punts  $E_1 = (0, 0)$  i  $E_2 = (1, 0)$  són punts d'equilibri, però haurem de vigilar què passa amb  $E_1$  perquè la part reactiva del sistema (3.10) té una singularitat en aquest punt. Per trobar algun punt d'equilibri no trivial, buscarem les isoclines  $P(N)$  per a la presa i el depredador i veurem en quins punt es tallen. Suposem ara  $P, N \neq 0$ .

- Isoclina de la presa, N:

$$\begin{aligned} \frac{\partial N}{\partial t} = N(1 - N) - \frac{aNP}{P + N} = 0 &\Leftrightarrow N(1 - N) = \frac{aNP}{P + N} \Leftrightarrow (1 - N)(P + N) = \\ aP &\Leftrightarrow N(1 - N) = P(a - 1 + N) \Leftrightarrow P_1(N) = \frac{N(1 - N)}{a - (1 - N)}. \end{aligned}$$

- Isoclina del depredador, P:

$$\begin{aligned} \frac{\partial P}{\partial t} = -cP + \frac{bNP}{P + N} = 0 &\Leftrightarrow cP = \frac{bNP}{P + N} \Leftrightarrow c = \frac{bN}{P + N} \Leftrightarrow cP + cN = \\ bN &\Leftrightarrow P = \frac{bN - cN}{c} \Leftrightarrow P_2(N) = \frac{N(b - c)}{c}. \end{aligned}$$

Aquestes són les expressions de les isoclines de la presa ( $P_1(N)$ ) i del depredador ( $P_2(N)$ ). Igualant-les, trobarem el punt d'equilibri no trivial  $E_3 = (N_0, P_0)$  que



buscàvem:

$$\begin{aligned} \frac{N_0(1 - N_0)}{a - (1 - N_0)} &= \frac{N_0(b - c)}{c} \Leftrightarrow 1 - N_0 = \frac{a(b - c) - (b - c) + N_0(b - c)}{c} \Leftrightarrow \\ \Leftrightarrow 1 + \frac{-a(b - c) + (b - c)}{c} &= N_0 \left( 1 + \frac{b - c}{c} \right) \Leftrightarrow \frac{c - ab + ac + b - c}{c} = N_0 \frac{b}{c} \Leftrightarrow \end{aligned}$$

- $N_0 = 1 - \frac{a(b - c)}{b},$
- $P_0 = N_0 \frac{b - c}{c} = \left( 1 - \frac{a(b - c)}{b} \right) \frac{b - c}{c} = \frac{(b - c)(ac - ab + b)}{bc},$

així doncs,  $E_3 = \left( 1 - \frac{a(b - c)}{b}, \frac{(b - c)(ac - ab + b)}{bc} \right)$  és el punt d'equilibri que ens faltava.

Ara, dels tres punts d'equilibri d'aquest sistema,  $E_1$ ,  $E_2$  i  $E_3$ , n'hem d'estudiar l'estabilitat. Per tal de formar-se patrons de Turing, cal que, en aquests punts, el sistema (3.10) sigui estable, és a dir, que es compleixin les dues primeres condicions de (4.1). Si  $E = (N, P)$  és un punt d'equilibri d'aquest sistema, la matriu d'estabilitat avaluada en aquest punt és

$$A(E) = \begin{pmatrix} f_N & f_P \\ g_N & g_P \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 - 2N - \frac{aP^2}{(N + P)^2} & \frac{-aN^2}{(N + P)^2} \\ \frac{bP^2}{(N + P)^2} & \frac{bN^2}{(N + P)^2} - c \end{pmatrix},$$

i per a cada punt es té

- $E_1 = (0, 0)$ : Si considerem  $P$  i  $N$  estrictament positives, el terme  $(P + N)^2$  és un factor integrant i si multipliquem per ell, obtenim una equació amb les mateixes òrbites però amb el  $(0, 0)$  com un punt parabòlic on la matriu diferencial  $A$  s'anul·la; per tant, no aplica el teorema de Hartman-Grobman, [19], i no podem deduir el comportament local del sistema prop del punt de l'estudi lineal.
- $E_2 = (1, 0)$ :

$$A(E_2) = \begin{pmatrix} -1 & -a \\ 0 & b - c \end{pmatrix}.$$

Aleshores,  $E_2$  serà un punt d'equilibri estable del sistema sense difusió si

- $tr E_2 = -1 + b - c < 0$  i
- $det E_2 = -(b - c) > 0$ ;

per tant, si  $c > b$ ,  $E_2$  serà un punt d'equilibri estable, en concret, un node atractor; en canvi, si  $b > c$ ,  $E_2$  serà un punt de sella (inestable).

- $E_3 = \left(1 - \frac{a(b-c)}{b}, \frac{(b-c)(ac-ab+b)}{bc}\right)$ :

$$A(E_3) = A_{E_3} = \begin{pmatrix} a\left(1 - \frac{c^2}{b^2}\right) - 1 & \frac{-ac^2}{b^2} \\ \frac{(b-c)^2}{b} & \frac{c(c-b)}{b} \end{pmatrix}.$$

Abans d'estudiar l'estabilitat del punt  $E_3$ , adonem-nos que, com que només ens interessin els punts amb  $N, P > 0$ , cal que  $E_3$  es trobi al primer quadrant.

La isoclina  $P_2(N)$  és una recta que passa pel punt  $(0, 0)$ ; per tant, cal que aquesta tingui pendent positiu per tal que el punt de tall entre  $P_1(N)$  i  $P_2(N)$  es trobi al primer quadrant. Imposem, doncs, que el pendent  $m$  de  $P_2(N)$  sigui positiu:

$$m = \frac{b-c}{c} > 0 \Leftrightarrow \begin{cases} \text{si } c < 0 \text{ i } b-c < 0 & (a) \\ \text{si } c > 0 \text{ i } b-c > 0. & (b) \end{cases} \quad (4.2)$$

Ara veurem què passa amb l'estabilitat del punt  $E_3$  en aquests dos casos:

- Primer de tot ens situem sota les condicions de (4.2a):  $c < 0$  i  $b - c < 0$ , és a dir,  $b < c < 0$ . Per tal que el punt  $E_3$  sigui estable cal

$$\begin{cases} \text{tr}A_{E_3} = a\left(1 - \frac{c^2}{b^2}\right) - 1 + \frac{c(c-b)}{b} < 0 & (1) \\ \text{det}A_{E_3} = \left(a\left(1 - \frac{c^2}{b^2}\right) - 1\right)\frac{c(c-b)}{b} + \frac{ac^2}{b^2}\frac{(b-c)^2}{b} > 0. & (2) \end{cases}$$

De (2) es té:

$$\begin{aligned} \left(a\left(1 - \frac{c^2}{b^2}\right) - 1\right)\frac{c(c-b)}{b} + \frac{ac^2}{b^2}\frac{(b-c)^2}{b} &= (b-c)\left(\frac{c}{b}\left(1 - a\left(1 - \frac{c^2}{b^2}\right)\right)\frac{ac^2}{b^2}\frac{(b-c)}{b}\right) = \\ &= (b-c)\left(\frac{c}{b} - \frac{ac}{b} + \frac{ac^2}{b^2}\right) = (b-c)\frac{c}{b}\left(1 - a + \frac{ac}{b}\right) > 0. \end{aligned}$$

Hem de veure quan es compleix això. D'una banda, tenim  $b-c < 0$  i  $0 < \frac{c}{b} < 1$ , per tant, cal que  $1 - a + \frac{ac}{b} < 0$ :

$$1 - a + \frac{ac}{b} = 1 - a\left(1 - \frac{c}{b}\right) < 0 \Leftrightarrow a > \frac{1}{1 - \frac{c}{b}} = \frac{b}{b-c}.$$

Així doncs, per a  $a > \frac{b}{b-c}$ ,  $\text{det}A_{E_3} > 0$ . Hem de veure què passa amb  $\text{tr}A|_{E_3}$  quan  $a$  pren valors en aquest rang. Si  $a > \frac{b}{b-c}$ , hem vist que  $a\left(1 - \frac{c}{b}\right) > 1$ , aleshores

$$a\left(1 - \frac{c^2}{b^2}\right) > a\left(1 - \frac{c}{b}\right) > 1 \Leftrightarrow a\left(1 - \frac{c^2}{b^2}\right) - 1 > 0,$$

i com que  $\frac{c(c-b)}{b} > 0$ , tenim que  $\text{tr}A_{E_3} > 0 \forall a > \frac{b}{b-c}$ .

Per tant, en aquest cas no es compleixen mai (1) i (2) alhora; així doncs,  $E_3$  no serà mai estable sota les condicions (4.2a). Es tractarà, aleshores, d'un punt de sella si  $a < \frac{b}{b-c}$  o d'un node inestable si  $a > \frac{b}{b-c}$ . Adonem-nos també que sota aquestes condicions, el punt  $E_2 = (1, 0)$  és un node estable.

- Ara ens situem sota les condicions de (4.2b):  $c > 0$  i  $b - c > 0$ , és a dir,  $b > c > 0$ . Altra vegada, per tal que el punt  $E_3$  sigui estable cal

$$\begin{cases} \text{tr}A_{E_3} = a\left(1 - \frac{c^2}{b^2}\right) - 1 + \frac{c(c-b)}{b} < 0 & (1) \\ \text{det}A_{E_3} = \left(a\left(1 - \frac{c^2}{b^2}\right) - 1\right)\frac{c(c-b)}{b} + \frac{ac^2(b-c)^2}{b^2} > 0. & (2) \end{cases}$$

Igual que abans, de (2), arribem a voler

$$(b-c)\frac{c}{b}\left(1 - a + \frac{ac}{b}\right) > 0.$$

En aquest cas, però, tenim  $b - c > 0$  i  $0 < \frac{c}{b} < 1$ , per tant, ens cal que  $1 - a + \frac{ac}{b} > 0$ , i això, seguint un procediment anàleg al d'abans, veiem que passa quan  $a < \frac{b}{b-c}$ , condició per a la qual es complirà (2).

De (1) es té:

$$a\left(1 - \frac{c^2}{b^2}\right) < 1 - \frac{c(c-b)}{b},$$

que, com que  $0 < \frac{c^2}{b^2} < 1$ , queda

$$a < \left(1 - \frac{c(c-b)}{b}\right)\left(1 - \frac{c^2}{b^2}\right)^{-1} = \frac{b-c(c-b)}{b} \frac{b^2}{b^2-c^2} = \frac{b^2 - cb(c-b)}{b^2 - c^2},$$

per tant, per a valors d' $a$  en aquest rang, es complirà (1).

Combinant aquestes dues condicions que acabem de trobar, podem dir que, en aquest cas, el punt  $E_3$  serà estable si

$$a < \min \left\{ \frac{b}{b-c}, \frac{b^2 - cb(c-b)}{b^2 - c^2} \right\}.$$

Podem estudiar quant valdrà aquest mínim segons  $b$  i  $c$ :

- $\frac{b}{b-c} < \frac{b^2 - cb(c-b)}{(b-c)(b+c)} \Leftrightarrow b(b+c) < (b-c(c-b))b \Leftrightarrow b+c < b-c(c-b) \Leftrightarrow c(c+1-b) < 0$  Com que  $c > 0$ , estarem en aquest cas quan  $c < b-1$ ; és a dir,  $\forall b > 1$  i  $0 < c < b-1$ .
- $\frac{b}{b-c} > \frac{b^2 - cb(c-b)}{(b-c)(b+c)} \Leftrightarrow b(b+c) > (b-c(c-b))b \Leftrightarrow b+c > b-c(c-b) \Leftrightarrow c(c+1-b) > 0$  Com que  $c > 0$ , estarem en aquest cas quan  $c > b-1$ ; és a dir, si  $b \geq 1$  i  $b-1 < c < b$  o bé  $\forall 0 < c < b$  si  $b < 1$ .

En resum, el punt  $E_3$  serà un punt d'equilibri estable del sistema (3.11) sense difusió si:

- $b > 1$ ,  $0 < c < b - 1$  i  $a < \frac{b}{b - c}$  o bé,
- $a < \frac{b^2 - cb(c - b)}{b^2 - c^2}$  i  $0 < c < b$  si  $b < 1$  o  $b - 1 < c < b$  si  $b > 1$ .

A més, adonem-nos que, com que  $c < b$ , el punt  $E_2 = (1, 0)$  serà un punt de sella, per tant, un punt d'equilibri inestable, quan es tingui estabilitat pel punt  $E_3$ .

Per il·lustrar aquestes condicions i comprovar que no hi ha errors en el càlcul analític que ens ha portat a elles, hem realitzat un programa en C que ens retorna conjunts de punts  $a$ ,  $b$  i  $c$  pels quals es té estabilitat del punt  $E_3$  diferenciant si aquest es tracta d'un focus atractor o d'un node estable. Hem representat aquests punts gràficament (veure Fig. 1).

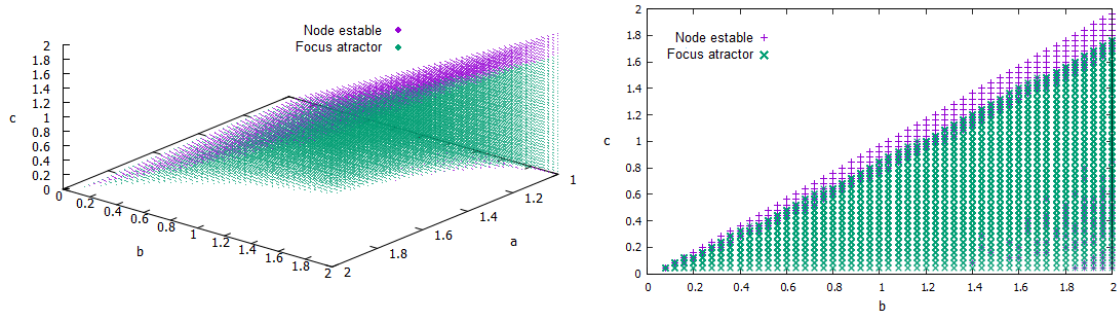


Figura 1: Dreta: representació gràfica obtinguda amb *gnuplot* dels valors d' $a \in [1, 2]$ ,  $b \in [0, 2]$  i  $c \in [0, 2]$  pels quals el punt  $E_3$  és un punt d'equilibri estable del sistema (3.11) sense difusió. En lila, els punts pels que  $E_3$  es tracta d'un node estable i en verd els punts pels que és un focus atractor. Esquerra: projecció de la figura de la dreta sobre el pla  $bc$ . Es pot observar clarament la condició  $c < b$ .

Vist això, ens hem d'assegurar l'existència d'aquest punt  $E_3$  comprovant que, sota aquestes condicions, les isoclines  $P_1(N)$  i  $P_2(N)$  es tallen en algun punt del 1r quadrant. Això dependrà de la forma que tingui la isoclina  $P_1(N)$ , que canvia segons el paràmetre  $a$ . Estudiem, doncs, quina forma pren  $P_1(N) = \frac{N(1-N)}{a-1+N}$  pels possibles valors del paràmetre  $a$ :

- Si  $a = 1$ :  $P_1(N) = \frac{N(1-N)}{N} = 1 - N$  és una recta de pendent  $-1$  que passa pels punts  $(0, 1)$  i  $(1, 0)$ ; per tant, tallarà  $P_2$  en algun punt entre aquests dos (Fig.2A).
- Si  $0 < a < 1$ :  $a - 1 < 0$ , és a dir,  $P_1$  té una asíptota vertical que ve del  $+\infty$  entre  $N = 0$  i  $N = 1$  i passa pel punt  $(1, 0)$ ; per tant, tallarà  $P_2$  entre aquests dos punts (Fig.2B).

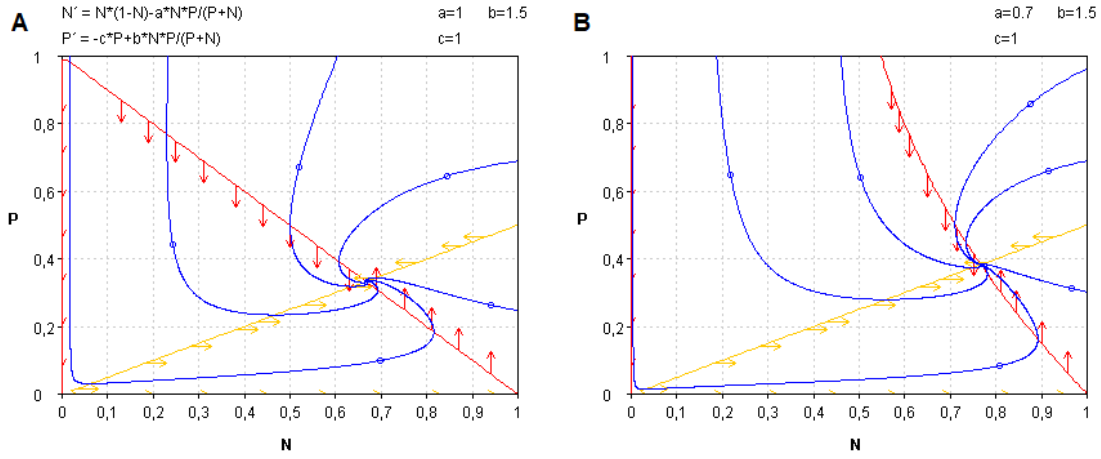


Figura 2: Retrats de fase del sistema (3.10) realitzats amb pplane, [16]. S'il·lustren les isoclines  $P_1$  (en vermell) i  $P_2$  (en groc). A: Prenem els valors  $a = 1$ ,  $b = 1.5$  i  $c = 1$ ; B: Prenem els valors  $a = 0.7$ ,  $b = 1.5$  i  $c = 1$ .

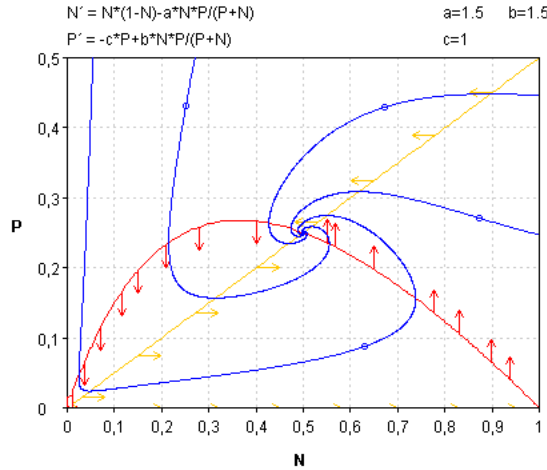


Figura 3: Retrat de fase del sistema (3.10) realitzat amb pplane, [16]. S'il·lustren les isoclines  $P_1$  (en vermell) i  $P_2$  (en groc) pels valors  $a = 1.5$ ,  $b = 1.5$  i  $c = 1$ .

- Si  $a > 1$ :  $a - 1 > 0$ , és a dir,  $P_1$  té una asímptota vertical abans de  $N = 0$  que ve del  $-\infty$ , passa pels punts  $(0, 0)$  i  $(0, 1)$  i, per tant, té un màxim entre aquests dos punts. En aquest cas, per veure que  $P_1$  i  $P_2$  es tallen en el primer quadrant, cal que comprovem que el pendent  $m_1$  de la recta tangent a  $P_1$  en el punt  $(0, 0)$  és més gran que el pendent  $m_2$  de la recta  $P_2$ :

$$m_1|_{(0,0)} = \frac{(1 - 2N)(a - (1-N)) - N + N^2}{(a - (1 - N))^2} \Big|_{(0,0)} = \frac{a - 1}{(a - 1)^2} = \frac{1}{a - 1}$$

$$m_2|_{(0,0)} = \frac{b - c}{c}$$

$$m_1 > m_2 \Leftrightarrow \frac{1}{a - 1} > \frac{b - c}{c} \Leftrightarrow \frac{c}{b - c} - 1 > a \Leftrightarrow a < \frac{b}{b - c}$$

Com que això, amb els paràmetres que tenim, sempre passa perquè és una condició necessària per l'estabilitat,  $P_1$  i  $P_2$  es tallen entre els punts  $(0, 0)$  i  $(1, 0)$  (Fig.3).

- Si  $a = 0$ :  $\frac{dN}{dt} = N(1 - N) = 0$  no depèn de  $P$ , per tant, les isoclines són les rectes verticals  $N = 0$  i  $N = 1$ .  $P_2$  talla la isoclina  $N = 2$  en algun punt del primer quadrant (Fig.4A).
- Si  $a < 0$ :  $a - 1 < 0$ , és a dir,  $P_1$  té una asymptota vertical després de  $N = 1$  que va al  $+\infty$ , passa pels punts  $(0, 0)$  i  $(1, 0)$  i té un mínim entre aquests dos punts; per tant,  $P_2$  talla  $P_1$  en algun punt del primer quadrant després de  $N = 1$  (Fig.4B).

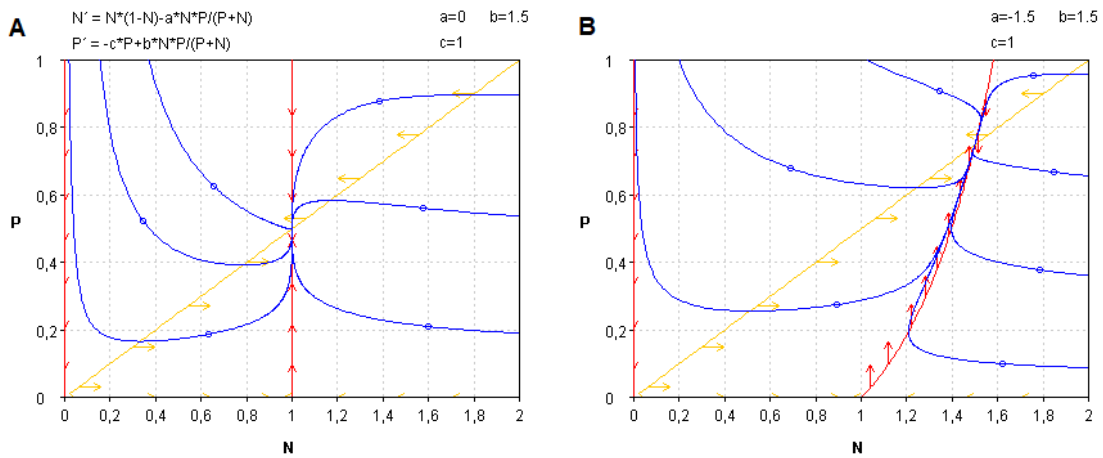


Figura 4: Retrats de fase del sistema (3.10) realitzats amb pplane, [16]. S'il·lustren les isoclines  $P_1$  (en vermell) i  $P_2$  (en groc). A: Prenem els valors  $a = 0$ ,  $b = 1.5$  i  $c = 1$ ; B: Prenem els valors  $a = -1.5$ ,  $b = 1.5$  i  $c = 1$ .

Per tant, per qualsevol valor possible del paràmetre  $a$ , existeix un punt de tall  $E_3$  de les isoclines  $P_1(N)$  i  $P_2(N)$  en el primer quadrant.

## 4.2 Estudi de l'estabilitat amb difusió

Recordem que per tal de formar-se patrons de Turing en un sistema cal que els punts d'equilibri que hem estudiat esdevinguin inestables en afegir els termes difusius al sistema. En aquest apartat ens dedicarem a ajustar els paràmetres  $a$ ,  $b$ ,  $c$  i  $d$  d'acord amb les restriccions que acabem de trobar a l'apartat anterior, amb l'objectiu d'aconseguir que el punt  $E_3$  sigui inestable respecte el sistema (3.11).

Les condicions que s'han de complir per aconseguir-ho són les següents:

$$df_N + g_P > 0 \quad (1)$$

$$(df_N + g_P)^2 - 4d(f_N g_P - f_P g_N) > 0. \quad (2)$$

Tornem a escriure la matriu d'estabilitat del sistema en el punt  $E_3$  per tenir presents les expressions de  $f_N$ ,  $f_P$ ,  $g_N$ ,  $g_P$  avaluades en aquest punt:

$$A(E_3) = \begin{pmatrix} f_N & f_P \\ g_N & g_P \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a\left(1 - \frac{c^2}{b^2}\right) - 1 & \frac{-ac^2}{b^2} \\ \frac{(b-c)^2}{b} & \frac{c(c-b)}{b} \end{pmatrix}.$$

A l'apartat anterior, hem trobat els paràmetres pels quals es compleix  $f_N + g_P < 0$ . Ara, a més, volem que es compleixi (1), per tant, recordant que  $d > 0$ , veiem que cal que  $f_N$  i  $g_P$  tinguin signes diferents. Hem vist que es necessita  $b > c$  perquè el punt  $E_3$  sigui un punt d'equilibri estable en absència de difusió, per tant, com a resultat d'això tenim  $g_P = \frac{c(c-b)}{b} < 0$ ; així doncs, hem d'imposar  $f_N > 0$ . D'aquesta manera, trobem una nova condició sobre el paràmetre  $a$ :

$$f_N = a\left(1 - \frac{c^2}{b^2}\right) - 1 > 0 \Leftrightarrow a > \frac{1}{1 - \frac{c^2}{b^2}} = \frac{b^2}{b^2 - c^2},$$

que afegida a la condició trobada a l'apartat anterior,  $a$  queda definida de la següent manera:

$$\frac{b^2}{b^2 - c^2} < a < \min \left\{ \frac{b}{b-c}, \frac{b^2 - cb(c-b)}{b^2 - c^2} \right\}.$$

I així, com que  $g_P < 0$  i  $f_N > 0$ , de (1) trobem:

$$d > \frac{-g_P}{f_N} = \frac{c(b-c)}{b} \frac{1}{a\left(1 - \frac{c^2}{b^2}\right) - 1} = \frac{c(b-c)}{b\left(\frac{ab^2 - ac^2 - b^2}{b^2}\right)} = \frac{b^2c - bc^2}{ab^2 - ac^2 - b^2} = d_{min}.$$

De (2) podem trobar alguna altra restricció sobre  $d$ :

$$\begin{aligned} (df_N + g_P)^2 - 4d(f_N g_P - f_P g_N) &= d^2 f_N^2 + 2df_N g_P + g_P^2 - 4df_N g_P + 4df_P g_N = \\ &= d^2 f_N^2 + d(4f_P g_N - 2f_N g_P) + g_P^2 > 0. \end{aligned}$$

Per estudiar quins valors pot prendre  $d$ , hem de factoritzar l'anterior expressió resolent l'equació de 2n grau  $d^2 f_N^2 + d(4f_P g_N - 2f_N g_P) + g_P^2 = 0$ . Si ho fem, trobem

$$\begin{aligned} d &= \frac{1}{2f_N^2} \left( 2f_N g_P - 4f_P g_N \pm \sqrt{(4f_P g_N - 2f_N g_P)^2 - 4g_P^2 f_N^2} \right) = \\ &= \frac{1}{2f_N^2} \left( 2f_N g_P - 4f_P g_N \pm \sqrt{16f_P^2 g_N^2 - 8f_N f_P g_N g_P} \right), \end{aligned}$$

i, si definim  $d_- = (2f_N g_P - 4f_P g_N - \sqrt{16f_P^2 g_N^2 - 8f_N f_P g_N g_P})/2f_N^2$  i  $d_+ = (2f_N g_P - 4f_P g_N + \sqrt{16f_P^2 g_N^2 - 8f_N f_P g_N g_P})/2f_N^2$ , la descomposició factorial queda

$$d^2 f_N^2 + d(4f_P g_N - 2f_N g_P) + g_P^2 = (d - d_-)(d - d_+) > 0.$$

Aquesta desigualtat es compleix si  $d > d_-$  i  $d > d_+$ , o bé, si  $d < d_-$  i  $d < d_+$ . Com que  $d_+ > d_-$ , tindrem

$$(d - d_-)(d - d_+) > 0 \Leftrightarrow d > d_+ \text{ o } d < d_-.$$

En resum, es formaran patrons de Turing si els paràmetres  $a$ ,  $b$  i  $c$  compleixen:

- $b > 1$ ,  $0 < c < b - 1$  i  $\frac{b^2}{b^2 - c^2} < a < \frac{b}{b - c}$  o bé,
- $\frac{b^2}{b^2 - c^2} < a < \frac{b^2 - cb(c - b)}{b^2 - c^2}$  i  $0 < c < b$  si  $b < 1$ , o  $b - 1 < c < b$  si  $b > 1$ ,

i si  $d$ , que recordem que ha de ser positiva, compleix:

- $d > d_{min} = \frac{b^2c - bc^2}{ab^2 - ac^2 - b^2}$  i
- $d < d_-$ , o  $d > d_+$ .

Igual que pel cas sense difusió, per comprovar que no hem comès errors en el càlcul analític hem elaborat un programa en C per poder il·lustrar gràficament els valors dels paràmetres  $a$ ,  $b$  i  $c$  pels quals el punt  $E_3$  compleix les condicions de Turing, és a dir, és estable pel sistema sense difusió, i és inestable pel sistema amb difusió (veure Fig. 5). En aquest cas, hem representat per separat el valors dels paràmetres que fan de  $E_3$  un node estable (Fig. 5A i B) i els que en fan un focus atractor (Fig. 5C).

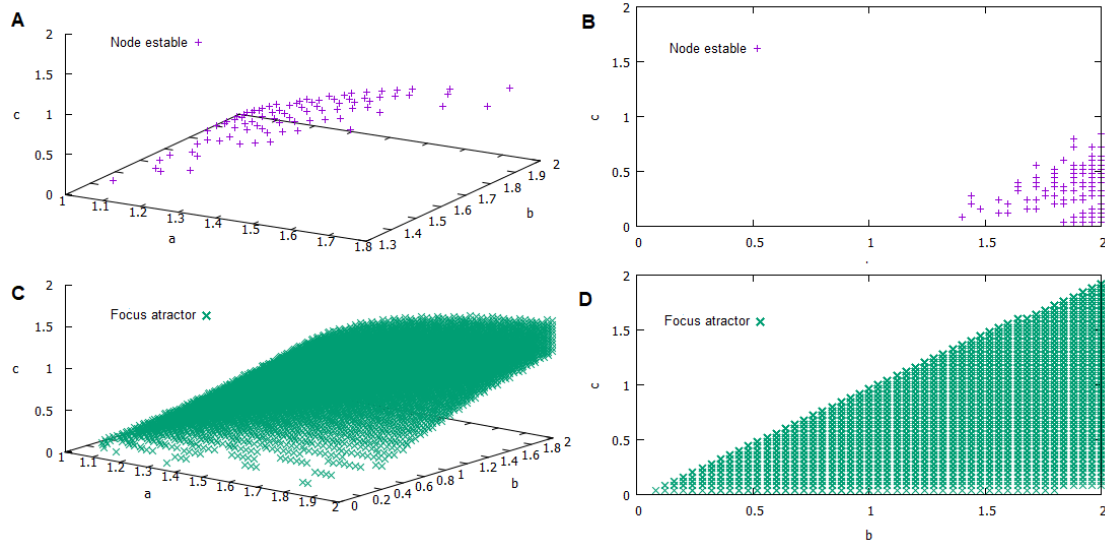


Figura 5: A, C: representació gràfica obtinguda amb *gnuplot* dels valors d' $a \in [1, 2]$ ,  $b \in [0, 2]$  i  $c \in [0, 2]$  pels quals el punt  $E_3$  és un punt d'equilibri estable del sistema (3.11) sense difusió i inestable pel mateix sistema quan hi afegim la difusió. En lila a A, els punts pels que  $E_3$  es tracta d'un node estable i a C, en verd, els punts pels que és un focus atractor. B: projecció de la figura A sobre el pla  $bc$ . D: projecció de la figura C sobre el pla  $bc$ . Les figures B i D ens permeten veure clarament que per qualsevol parella de punts  $b$  i  $c$  que compleixin  $c < b$ , existeix  $a$  per a la qual el sistema compleix les condicions (4.1).



## 5 Simulació: mètode numèric i tria de paràmetres

### 5.1 Introducció al mètode

En aquest apartat presentarem el mètode que utilitzarem per fer la simulació numèrica del sistema de reacció-difusió (3.11).

Al capítol 1 hem vist que un sistema de reacció-difusió com el que estem tractant pren la forma d'una equació en derivades parcials parabòlica. Per resoldre numèricament aquest tipus d'equacions diferencials, se solen fer servir mètodes de diferències finites per aproximar les derivades. Ens interessava poder reproduir els patrons resultants de la simulació feta a l'article [15] per poder comprovar que el nostre programa funcionava correctament; per aquest motiu, el mètode que hem escollit és el *mètode d'Euler explícit*. Els mètodes explícits com aquest tenen problemes d'estabilitat si el pas temporal que s'utilitza és massa gran, per això haurem d'anar amb compte quan l'escollim. Per estalviar-nos el problema de l'estabilitat, podríem utilitzar un mètode implícit com el *mètode d'Euler implícit* o el *mètode de Crank-Nicolson*, que és incondicionalment estable, [4], [17].

En el següent apartat, mostrarem la discretització espacial del sistema

$$\begin{cases} \frac{\partial N}{\partial t} = f_N(N, P) + \left( \frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2} \right) N \\ \frac{\partial P}{\partial t} = f_P(N, P) + d \left( \frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2} \right) P \end{cases}, \quad (5.1)$$

on  $N = N(x, y, t)$  i  $P = P(x, y, t)$  amb  $(x, y) \in \Omega = (0, L) \times (0, L)$ ,  $t \in (0, T)$  i  $f_N(N, P) = N(1 - N) - \frac{aNP}{P+N}$  i  $f_P(N, P) = -cP + \frac{bNP}{P+N}$  són les parts reactives de l'equació de la presa i del depredador, respectivament.

Com a condició inicial per generar els patrons de Turing hem considerat una petita pertorbació aleatòria al voltant del punt d'equilibri  $E_3 = (N_*, P_*)$  trobat a l'apartat 4.1. Concretament, considerem  $(N_0, P_0) = (N_* + F_1(\eta), P_* + F_2(\eta))$ , on  $|F_1(\eta)| \leq 10^{-5}$  i  $|F_2(\eta)| \leq 10^{-5}$  són pertorbacions espacials que es generen com a realitzacions d'una variable aleatòria uniforme.

Pel que fa a les condicions de contorn, prenem condicions de contorn de Neumann de flux nul, com hem dit en apartats anteriors. Això és:

$$\begin{aligned} \frac{\partial N}{\partial t}(0, y, t) = \frac{\partial N}{\partial t}(x, 0, t) = \frac{\partial N}{\partial t}(L, y, t) = \frac{\partial N}{\partial t}(x, L, t) = 0, \\ \frac{\partial P}{\partial t}(0, y, t) = \frac{\partial P}{\partial t}(x, 0, t) = \frac{\partial P}{\partial t}(L, y, t) = \frac{\partial P}{\partial t}(x, L, t) = 0, \end{aligned}$$

Amb tot això, podem fixar la discretització espacial i transformar el sistema d'equacions diferencials en derivades parcials que tenim en un sistema d'equacions diferencials ordinàries.

### 5.1.1 Discretització espacial

Comencem fixant una discretització en l'espai  $\Omega = (0, L) \times (0, L)$  de  $(x, y)$  sobre una graella de punts  $\{(x_i, y_j)\}_{i=0, \dots, I; j=0, \dots, J}$  de manera que hem dividit l'interval  $(0, L)$  on es troba  $x$  en  $I$  subintervalls i l'interval  $(0, L)$  on es troba  $y$  en  $J$  subintervalls de longituds  $k_x$  i  $k_y$ , respectivament.

Primer de tot, fem el desenvolupament de Taylor de segon ordre de  $N(x + k_x, y, t)$  i  $N(x - k_x, y, t)$ :

$$N(x + k_x, y, t) = N(x, y, t) + \frac{\partial N}{\partial x}(x, y, t)k_x + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 N}{\partial x^2} k_x^2 + O(k_x^3),$$

$$N(x - k_x, y, t) = N(x, y, t) - \frac{\partial N}{\partial x}(x, y, t)k_x + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 N}{\partial x^2} k_x^2 + O(k_x^3),$$

restant aquestes dues expressions obtenim una discretització espacial en  $x$  de  $\frac{\partial N}{\partial x}$  de segon ordre:

$$\begin{aligned} N(x + k_x, y, t) - N(x - k_x, y, t) &= 2 \frac{\partial N}{\partial x}(x, y, t)k_x + O(k_x^3) \Leftrightarrow \\ \Leftrightarrow \frac{\partial N}{\partial x}(x, y, t) &= \frac{N(x + k_x, y, t) - N(x - k_x, y, t)}{2k_x} + O(k_x^2). \end{aligned}$$

Ara, si fem el desenvolupament de Taylor de tercer ordre de  $N(x + k_x, y, t)$  i  $N(x - k_x, y, t)$ :

$$N(x + k_x, y, t) = N(x, y, t) + \frac{\partial N}{\partial x}(x, y, t)k_x + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 N}{\partial x^2} k_x^2 + \frac{1}{3!} \frac{\partial^3 N}{\partial x^3}(x, y, t)k_x^3 + O(k_x^4),$$

$$N(x - k_x, y, t) = N(x, y, t) - \frac{\partial N}{\partial x}(x, y, t)k_x + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 N}{\partial x^2} k_x^2 - \frac{1}{3!} \frac{\partial^3 N}{\partial x^3}(x, y, t)k_x^3 + O(k_x^4),$$

sumant aquestes dues expressions obtenim una discretització espacial en  $x$  de  $\frac{\partial^2 N}{\partial x^2}$  de segon ordre:

$$\begin{aligned} N(x + k_x, y, t) + N(x - k_x, y, t) &= 2N(x, y, t) + \frac{\partial^2 N}{\partial x^2}(x, y, t)k_x^2 + O(k_x^4) \Leftrightarrow \\ \Leftrightarrow N(x + k_x, y, t) + N(x - k_x, y, t) - 2N(x, y, t) &= \frac{\partial^2 N}{\partial x^2}(x, y, t)k_x^2 + O(k_x^4) \Leftrightarrow \\ \Leftrightarrow \frac{\partial^2 N}{\partial x^2}(x, y, t) &= \frac{N(x + k_x, y, t) - 2N(x, y, t) + N(x - k_x, y, t)}{k_x^2} + O(k_x^2). \end{aligned}$$

Trobat això, per simplificar la notació, definim sobre cada punt de la graella  $\{(x_i, y_j)\}_{i=0, \dots, I; j=0, \dots, J}$ ,  $N(x_i, y_j, t) = N_{i,j}(t)$ . Així, ignorant els termes  $O(k_x^2)$ , les discretitzacions anteriors les podem escriure com:

$$\frac{\partial N_{i,j}(t)}{\partial x} \approx \frac{N_{i+1,j}(t) - N_{i-1,j}(t)}{2k_x}; \quad \frac{\partial^2 N_{i,j}(t)}{\partial x^2} \approx \frac{N_{i+1,j}(t) - 2N_{i,j}(t) + N_{i-1,j}(t)}{k_x^2}.$$

Anàlogament, podem trobar les discretitzacions per a les derivades de  $N$  en  $y$  i per a les derivades de  $P$  en  $x$  i  $y$ . Com que en el nostre sistema no hi apareix la derivada primera, ja no l'escriurem. D'aquesta manera, les discretitzacions espacials que necessitem per reescriure el sistema d'equacions diferencials en derivades parcials que tenim i convertir-lo en un sistema d'equacions diferencials ordinàries són:

$$\begin{aligned}\frac{\partial^2 N_{i,j}(t)}{\partial x^2} &\approx \frac{N_{i+1,j}(t) - 2N_{i,j}(t) + N_{i-1,j}(t)}{k_x^2} & \frac{\partial^2 N_{i,j}(t)}{\partial y^2} &\approx \frac{N_{i,j+1}(t) - 2N_{i,j}(t) + N_{i,j-1}(t)}{k_y^2} \\ \frac{\partial^2 P_{i,j}(t)}{\partial x^2} &\approx \frac{P_{i+1,j}(t) - 2P_{i,j}(t) + P_{i-1,j}(t)}{k_x^2} & \frac{\partial^2 P_{i,j}(t)}{\partial y^2} &\approx \frac{P_{i,j+1}(t) - 2P_{i,j}(t) + P_{i,j-1}(t)}{k_y^2}\end{aligned}$$

Si substituïm aquesta discretització que acabem de trobar al sistema de EDP's (5.1), ens queda el següent sistema de EDO's:

$$\left\{ \begin{aligned} \frac{\partial N_{i,j}(t)}{\partial t} &\approx f_N(N_{i,j}(t), P_{i,j}(t)) + \\ &+ \left[ \frac{N_{i+1,j}(t) - 2N_{i,j}(t) + N_{i-1,j}(t)}{k_x^2} + \frac{N_{i,j+1}(t) - 2N_{i,j}(t) + N_{i,j-1}(t)}{k_y^2} \right] \\ \frac{\partial P_{i,j}(t)}{\partial t} &\approx f_P(N_{i,j}(t), P_{i,j}(t)) + \\ &+ d \left[ \frac{P_{i+1,j}(t) - 2P_{i,j}(t) + P_{i-1,j}(t)}{k_x^2} + \frac{P_{i,j+1}(t) - 2P_{i,j}(t) + P_{i,j-1}(t)}{k_y^2} \right] \end{aligned} \right. \quad (5.2)$$

Adonem-nos, però, que tindrem problemes quan ens situem a la frontera de la graella  $\{(x_i, y_j)\}$  (quan  $i = 0$ ,  $I$  o  $j = 0$ ,  $J$ ) perquè la discretització utilitza el valor en els punts anterior i posterior per donar un valor numèric a les derivades. Per aquest motiu, haurem d'utilitzar les condicions de contorn de Neumann de flux nul que hem definit abans per trobar el valor dels punts problemàtics.

Aquests punts problemàtics són:  $N_{-1,j}(t)$ ,  $N_{i,-1}(t)$ ,  $N_{I+1,j}(t)$ ,  $N_{i,J+1}(t)$ ,  $P_{-1,j}(t)$ ,  $P_{i,-1}(t)$ ,  $P_{I+1,j}(t)$ ,  $P_{i,J+1}(t)$ ,  $\forall i \in \{0, \dots, I\}$  i  $\forall j \in \{0, \dots, J\}$ . Gràcies a les condicions de contorn de Neumann de flux nul podem trobar el seu valor de la següent manera:

$$\begin{aligned} 0 = \frac{\partial N_{0,j}(t)}{\partial x} &= \frac{N_{1,j}(t) - N_{-1,j}(t)}{2k_x} \Leftrightarrow N_{-1,j}(t) = N_{1,j}(t), \\ 0 = \frac{\partial N_{I,j}(t)}{\partial x} &= \frac{N_{I+1,j}(t) - N_{I,j}(t)}{2k_x} \Leftrightarrow N_{I+1,j}(t) = N_{I,j}(t).\end{aligned}$$

Els altres casos són anàlegs, per tant, podem extrapolar el que acabem de trobar de manera que

$$\begin{aligned} N_{-1,j}(t) &= N_{1,j}(t), & N_{i,-1}(t) &= N_{i,1}(t), & P_{-1,j}(t) &= P_{1,j}(t), & P_{i,-1}(t) &= P_{i,1}(t), \\ N_{I+1,j}(t) &= N_{I,j}(t), & N_{i,J+1}(t) &= N_{i,J}(t), & P_{I+1,j}(t) &= P_{I,j}(t), & N_{i,J+1}(t) &= N_{i,J}(t).\end{aligned} \quad (5.3)$$

Amb això, ja tenim completa la discretització espacial del sistema. En el següent apartat, aplicarem el mètode d'Euler explícit per poder resoldre l'equació diferencial ordinària  $(I + 1) \times (J + 1)$ -dimensional (5.2) que ens ha quedat.

**Comentari 1.** Hem escollit utilitzar el mètode d'Euler explícit, però podríem utilitzar qualsevol altre mètode d'integració d'equacions diferencials ordinàries, ja sigui explícit (per exemple, mètodes de Runge-Kutta, veure [7]) o implícit (per exemple, Euler implícit o Crank-Nikolson). En general, un mètode explícit és més senzill de programar, requereix menys operacions en cada pas, però té restriccions a l'hora d'escollir el pas temporal per tal de garantir l'estabilitat (veure els detalls a la següent secció). D'altra banda, pot no ser adequat si els coeficients de difusió en direccions diferents són molt heterogenis. En aquest cas, podria ser més convenient un mètode implícit. En aquest treball només considerem el mètode d'Euler explícit, quedant pendent una comparativa de la seva eficiència enfront d'altres mètodes.

### 5.1.2 Euler explícit

Com hem dit al principi d'aquest capítol, hem escollit el mètode d'Euler explícit per resoldre numèricament el nostre sistema. Per utilitzar aquest mètode, fixada una discretització espacial, ens cal fixar una discretització temporal. Escollim un pas temporal  $h$  constant de manera que divideix l'interval  $(0, T)$  en  $M$  subintervalls. Per tant, considerem valors de  $t = t_m$ ,  $m = 0, \dots, M$ .

Si definim  $g_N(k_x, k_y, N_{i+1,j}, N_{i,j}, N_{i,j+1}, N_{i,j-1})$  i  $g_P(k_x, k_y, P_{i+1,j}, P_{i,j}, P_{i,j+1}, P_{i,j-1})$  com les parts difusives discretitzades de l'equació de la presa i del depredador, respectivament, el sistema (5.2) el podem escriure de la següent manera:

$$\begin{cases} \frac{\partial N_{i,j}(t)}{\partial t} \approx f_N(N_{i,j}(t), P_{i,j}(t)) + g_N(k_x, k_y, N_{i+1,j}(t), N_{i,j}(t), N_{i,j+1}(t), N_{i,j-1}(t)) \\ \frac{\partial P_{i,j}(t)}{\partial t} \approx f_P(N_{i,j}(t), P_{i,j}(t)) + g_P(k_x, k_y, P_{i+1,j}(t), P_{i,j}(t), P_{i,j+1}(t), P_{i,j-1}(t)) \end{cases}.$$

Ara volem discretitzar la derivada temporal  $\frac{\partial N}{\partial t}$ . Per fer-ho, fem el desenvolupament de Taylor de primer ordre de  $N_{i,j}(t+h)$ :

$$N_{i,j}(t+h) = N_{i,j}(t) + \frac{\partial N_{i,j}(t)}{\partial t} h + O(h^2),$$

i d'aquí, ignorant el terme  $O(h^2)$ , n'aïllem 1a derivada, de manera que en trobem la discretització temporal:

$$\frac{\partial N_{i,j}(t)}{\partial t} \approx \frac{N_{i,j}(t+h) - N_{i,j}(t)}{h},$$

i per a  $P$

$$\frac{\partial P_{i,j}(t)}{\partial t} \approx \frac{P_{i,j}(t+h) - P_{i,j}(t)}{h}.$$

Si utilitzem la notació  $N_{i,j}(t+mh) = N_{i,j}(t_m) = N_{i,j,m}$ ,  $\forall m \in \{0, \dots, M\}$  i substituïm aquestes expressions al sistema anterior, ens queda

$$\begin{cases} \frac{N_{i,j,m+1} - N_{i,j,m}}{h} \approx f_N(N_{i,j,m}, P_{i,j,m}) + g_N(k_x, k_y, N_{i+1,j,m}, N_{i,j,m}, N_{i,j+1,m}, N_{i,j-1,m}) \\ \frac{P_{i,j,m+1} - P_{i,j,m}}{h} \approx f_P(N_{i,j,m}, P_{i,j,m}) + g_P(k_x, k_y, P_{i+1,j,m}, P_{i,j,m}, P_{i,j+1,m}, P_{i,j-1,m}) \end{cases},$$

i d'aquí podem aïllar  $N_{i,j,m+1}$  i  $P_{i,j,m+1}$  trobant així la fórmula del mètode d'Euler explícit que ens donarà la solució del sistema en el temps  $t + h$  coneguda la solució a temps  $t$ . Aquesta és:

$$\begin{cases} N_{i,j,m+1} \approx N_{i,j,m} + h[f_N(N_{i,j,m}, P_{i,j,m}) + g_N(k_x, k_y, N_{i+1,j,m}, N_{i,j,m}, N_{i,j+1,m}, N_{i,j-1,m})] \\ P_{i,j,m+1} \approx P_{i,j,m} + h[f_P(N_{i,j,m}, P_{i,j,m}) + g_P(k_x, k_y, P_{i+1,j,m}, P_{i,j,m}, P_{i,j+1,m}, P_{i,j-1,m})]. \end{cases} \quad (5.4)$$

Usarem aquestes expressions per fer un programa en C que ens torni  $(I + 1) \times (J + 1)$  punts en l'instant de temps  $t_M$ . Representant aquests valors podrem veure com s'han format els patrons de Turing que esperàvem.

Aquest mètode és simple, però la seva estabilitat és limitada. Com es veu a l'Apèndix A, per tal de garantir l'estabilitat del mètode hem d'escollir un pas temporal  $h$  que compleixi:

$$h \leq \frac{k^2}{2D_i},$$

on  $k = \sqrt{k_x^2 + k_y^2}$  i  $D_i$  és el coeficient de difusió de cada variable ( $D_N$  o  $D_P$ ).

## 5.2 Detalls sobre la implementació del mètode

S'ha fet una implementació del mètode d'Euler explícit per al sistema de reacció-difusió. El codi, en C, es pot consultar a l'Apèndix B. En aquest apartat explicarem breument les tres parts en què consisteix el codi que hem programat:

- El programa principal (B.1), on primer es llegeix un fitxer d'entrada que conté els valors dels paràmetres del sistema (que discutirem a l'apartat (5.3)). Tot seguit, es crea una pertorbació aleatòria del punt d'equilibri i es crida la funció *EulerExpl* (de la que parlarem en el següent punt). Finalment, s'escriuen en un fitxer de sortida els  $(I+1) \times (J+1)$  punts  $N$ , i en un altre els  $(I+1) \times (J+1)$  punts  $P$  en l'instant de temps  $t_M$ . D'aquesta manera, obtenim dos fitxers de dades per representar amb el software *gnuplot*.
- L'Euler explícit (B.2), que consta de les funcions:
  - *difusio* (línies 83-154), on es calcula la part difusiva discretitzada que apareix al sistema (5.2) i que hem definit com  $g_N$  i  $g_P$ . Per fer-ho, hem separat els casos en què tenim punts problemàtics (ja que ens situem a la frontera de la graella  $\{(x_i, y_j)\}$ ) i hem utilitzat les igualtats (5.3) trobades gràcies les condicions de Neumann de flux nul.
  - *reaccio* (línies 57-81), on es calcula la part reactiva del sistema utilitzant les funcions  $f_N$  i  $f_P$  de la secció B.3.
  - *camp* (línies 34-55), on s'avalua el camp de reacció-difusió en cada instant de temps  $t$  cridant les funcions *difusio* i *reaccio*.

- *EulerExpl* (línies 13-32), on s'implementa el mètode d'Euler explícit i, utilitzant l'equació (5.4), es troben els valors de  $N$  i  $P$  en el temps  $t + h$  coneeguts els seus valors en l'instant de temps  $t$ .
- La part reactiva (B.3), on es calculen les funcions  $f_N$  i  $f_P$  del sistema (5.1) per a un punt  $(N, P)$  i paràmetres  $a, b, c$  donats. Mentre que l'Euler explícit està programat de manera que pren una forma general i serveix per fer una simulació de qualsevol sistema de reacció-difusió, aquesta tercera part del codi és específica per a cada sistema. Com veurem al capítol 6, a part de fer la simulació del sistema (5.1), també volem reproduir els resultats de l'article [15]; per aquest motiu, a l'Apèndix B hi posem també la part reactiva corresponent al sistema que s'estudia a aquest article (B.4).

A continuació, triarem els paràmetres del sistema que utilitzarem per fer la simulació numèrica.

## 5.3 Tria dels paràmetres

### 5.3.1 Tria del pas espacial i temporal

Com hem vist a l'apartat 5.1, per fer la simulació del sistema que estem estudiant, utilitzem un mètode de diferències finites, en concret el mètode d'Euler explícit. Per fer servir aquest mètode, ens cal triar adequadament un pas espacial i temporal que ens en garanteixin l'estabilitat.

Recordem que hem definit les variables  $N(x, y, t)$  i  $P(x, y, t)$  del sistema (5.1) en un domini espacial obert  $\Omega = (0, L) \times (0, L) \subseteq \mathbb{R}^2$  i en un temps  $t \in (0, T)$ .

Primer de tot, escollim els valors de  $L$  i  $T$  que utilitzarem en la simulació. Aquests seran  $L = 200$  i  $T = 10000$ . A continuació, ens cal fixar un pas espacial en  $x$  i en  $y$ :  $k_x = 1$ ,  $k_y = 1$ . Finalment, podem triar un pas temporal  $h = 0.005$  complint

$$h \leq \frac{k_x^2 + k_y^2}{2D_i} = 1/D_i \Leftrightarrow h \leq \frac{1}{\max D_N, D_P}, \quad (5.5)$$

on  $D_i$  és el coeficient de difusió de la presa ( $D_N$ ) o el depredador ( $D_P$ ). Al següent apartat veurem que pels valors de  $d$  que prendrem,  $h = 0.005$  és un pas suficientment petit per garantir que el mètode que utilitzem és estable, d'acord amb el que hem vist a l'Apèndix A.

### 5.3.2 Tria dels paràmetres del sistema

En aquest apartat, escollirem els paràmetres  $a, b, c$  i  $d$  del sistema (5.1). Perquè la simulació funcioni i puguem veure els patrons de Turing, cal que ens posem sota

les condicions que hem trobat al capítol 4. Recordem-les. Si definim  $a_{min} = \frac{b^2}{b^2-c^2}$ ,  $a_{max1} = \frac{b}{b-c}$  i  $a_{max2} = \frac{b^2-cb(c-b)}{b^2-c^2}$ , per a  $a$ ,  $b$  i  $c$  cal que es compleixi:

- $b > 1$ ,  $0 < c < b - 1$  i  $a_{min} < a < a_{max1}$  o bé,
- $a_{min} < a < a_{max2}$  i  $0 < c < b$  si  $b < 1$ , o  $b - 1 < c < b$  si  $b > 1$ ,

i per a  $d$ , que és positiva, cal:

- $d > d_{min} = \frac{b^2c - bc^2}{ab^2 - ac^2 - b^2}$  i
- $d < d_-$ , o  $d > d_+$ ,

on  $d_-$  i  $d_+$  són els definits a l'apartat (4.2).

A continuació, presentem una taula (Taula 1) amb valors de  $b$  i  $c$ . A partir d'aquests valors, hem calculat i afegit a la taula els valors de  $a_{min}$ ,  $a_{max1}$ ,  $a_{max2}$  que ens permeten escollir una  $a$  adequada, que hem fixat i tabulat. Fixats  $a$ ,  $b$  i  $c$ , podem calcular i afegir també a la taula  $d_{min}$ ,  $d_-$ ,  $d_+$ , de manera que ens és possible veure quins valors del paràmetre  $d$  podem prendre perquè es formin patrons de Turing.

<b>b</b>	<b>c</b>	$a_{min}$	$a_{max1}$	$a_{max2}$	<b>a</b>	$d_+$	$d_-$	$d_{min}$
<b>1.3</b>	<b>0.2</b>	1.024	1.182	1.198	<b>1.1</b>	14.201	-1.059	2.288
<b>1.5</b>	<b>1</b>	1.8	3	2.4	<b>2</b>	43.450	-1.450	3
<b>2</b>	<b>0.04</b>	1.0004	1.02	1.04	<b>1.02</b>	4.999	-0.834	2.001

Taula 1: Valors dels paràmetres del sistema que generaran patrons de Turing.

Per cada un dels conjunts de paràmetres  $a$ ,  $b$  i  $c$  provarem de fer simulacions amb diferents valors de  $d$  (50, 100 i 400) d'acord amb les condicions abans esmentades.

Adonem-nos que aquests valors de  $d = \frac{D_P}{D_N}$  surten de prendre  $D_N = 0.1$  i  $D_P = 5, 10, 40$ . Podem comprovar que,

$$h = 0.005 \leq \frac{1}{\max D_N, D_P} = \frac{1}{40} = 0.025,$$

tal com volíem veure a l'equació (5.5), per garantir l'estabilitat del mètode d'Euler explícit.

## 6 Simulació: resultats i conclusions

En aquest capítol final presentem els resultats obtinguts de la simulació numèrica explicada al capítol 5 i en traurem conclusions. Primer de tot, reproduïm alguns dels resultats numèrics de l'article [15]. Finalment, fem la simulació del sistema (5.1).

### 6.1 Reproducció dels resultats numèrics de l'article [15]

A l'article [15] es considera un model depredador-presa amb resposta funcional Holling tipus II amb algunes diferències notables respecte el sistema que ha estat objecte d'estudi en aquest treball, aquestes són:

- La resposta funcional només depèn de la presa (té la forma de (3.3)).
- A la part reactiva de l'equació de reacció-difusió del depredador es considera un terme quadràtic ( $\tilde{d}P^2$  a l'equació (6.1)) que fa referència a la competició entre depredadors d'una mateixa espècie per aconseguir aliment.
- No només es tenen en compte els coeficients d'autodifusió  $D_N$  i  $D_P$ , sinó que també es consideren els coeficients de difusió creuada entre depredador i presa  $D_{NP}$  i  $D_{PN}$ . Biològicament, aquests termes creuats simbolitzen l'autodefensa de la presa per protegir-se de l'atac dels depredadors.

Després de reescalar-lo de manera adequada, el model depredador-presa que s'estudia a l'article [15] pren la forma:

$$\begin{cases} \frac{\partial N}{\partial t} = N(1 - N) - \frac{\tilde{b}NP}{\tilde{a} + N} + D_N \nabla^2 N + D_{NP} \nabla^2 P \\ \frac{\partial P}{\partial t} = -\tilde{c}P + \frac{\tilde{b}NP}{\tilde{a} + N} - \tilde{d}P^2 + D_P \nabla^2 P + D_{PN} \nabla^2 N \end{cases}, \quad (x, y) \in \Omega, t \in (0, T), \quad (6.1)$$

on  $N = N(x, y, t)$ ,  $P = P(x, y, t)$ ,  $\Omega = (0, L) \times (0, L) \subseteq \mathbb{R}^2$  i  $\tilde{a}$ ,  $\tilde{b}$ ,  $\tilde{c}$  i  $\tilde{d}$  són els paràmetres del sistema que resulten del reescament.

Igual que pel sistema (5.1), ens interessen les solucions  $N, P : \Omega \times \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$  que satisfan les condicions de contorn de Neumann:

$$\begin{cases} N_x(0, y, t) = N_x(L, y, t) = P_x(0, y, t) = P_x(L, y, t) = 0 \\ N_y(x, 0, t) = N_y(x, L, t) = P_y(x, 0, t) = P_y(x, L, t) = 0 \end{cases}$$

i condicions inicials

$$N(x, y, 0) \geq 0, \quad P(x, y, 0) \geq 0, \quad (x, y) \in \Omega.$$

El fet que apareguin els termes de difusió creuada en aquest sistema ha fet que elaboréssim el codi de l'Apèndix B de manera general i consideréssim nuls  $D_{NP}$  i



$D_{PN}$  en fer la simulació del sistema (5.1).

Considerant  $\Omega = (0, 200) \times (0, 200)$ , a les Figs. 6, 7 i 8 podem veure els patrons de Turing de la presa (figures (a)) i el depredador (figures (b)) obtinguts després de fer la simulació numèrica del sistema 6.1 per a diferents valors dels paràmetres del sistema. Hem utilitzat el *gnuplot* per representar gràficament amb la paleta de colors que hem considerat adequada les dades obtingudes amb la simulació.

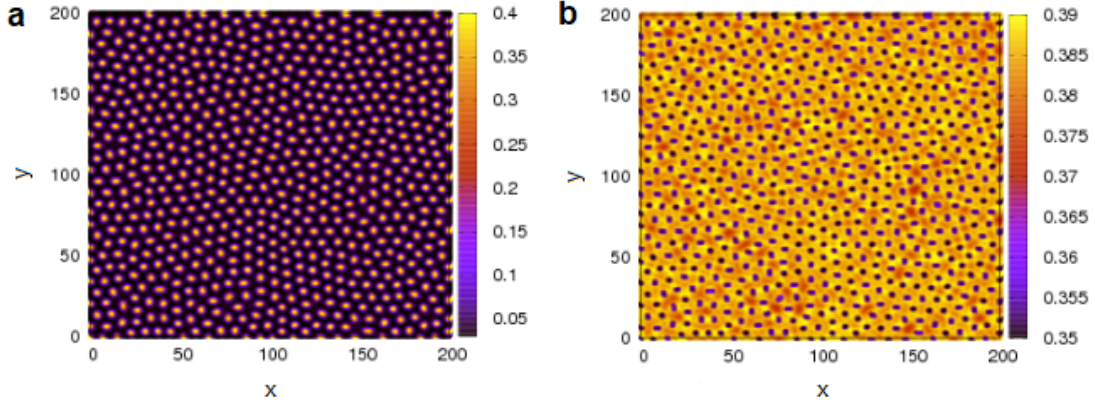


Figura 6: Reproducció de la Fig.3(a) i (b) a la pàg.180 de l'article [15].

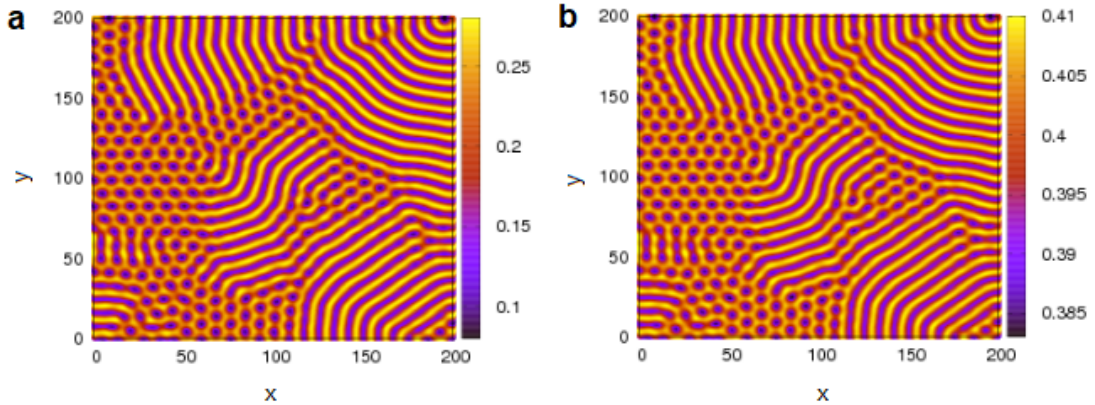


Figura 7: Reproducció de la Fig.4(c) i (d) a la pàg.181 de l'article [15].

La Fig. 6 mostra els patrons de Turing de la presa i el depredador generats amb petites perturbacions aleatòries del punt d'equilibri  $(0.08194776254, 0.3684129935)$  pels paràmetres  $\tilde{a} = 0.52$ ,  $\tilde{b} = 1.5$ ,  $\tilde{c} = 0.02$ ,  $\tilde{d} = 0.5$ ,  $D_N = 0.1$ ,  $D_{NP} = 0.4$ ,  $D_{PN} = 1.8$ ,  $D_P = 10$ .

Les Figs. 7 i 8 mostren els patrons de Turing de la presa i el depredador generats amb petites perturbacions aleatòries del punt d'equilibri  $(0.2, 0.4)$  pels paràmetres  $\tilde{a} = 0.3$ ,  $\tilde{b} = 1$ ,  $\tilde{c} = 0.02$ ,  $\tilde{d} = 0.5$ ,  $D_N = 0.1$  i  $D_P = 6$ . La diferència entre elles es

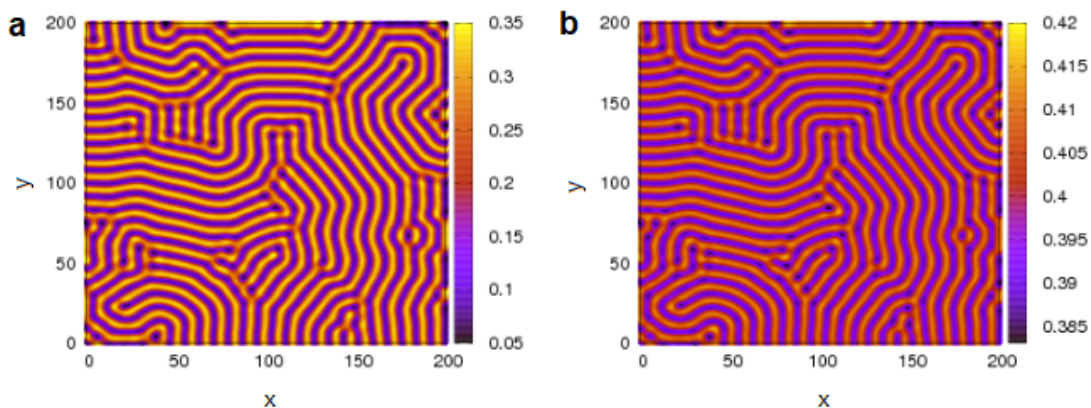


Figura 8: Reproducció de la Fig.5(e) i (f) a la pàg.182 de l'article [15].

troba en els coeficients de difusió creuada; per a la Fig. 7 utilitzem  $D_{NP} = 0.1185$  i  $D_{PN} = 0.1$ , en canvi, fem servir  $D_{NP} = 0.1$  i  $D_{PN} = 0.3$  per a la Fig. 8.

Aquestes tres figures ens serveixen, a més, per il·lustrar diferents tipus de patrons de Turing que podem trobar: *punts* (Fig. 6), *línies* (Fig. 8) o una combinació dels dos (Fig. 7).

En particular, aquesta reproducció de la simulació feta a l'article [15] que acabem de fer, ens dona confiança en la correcta implementació del codi.

## 6.2 Resultats del model (5.1) i conclusions

L'objectiu del treball era estudiar sota quines condicions s'haurien de formar patrons de Turing en un model depredador-presa concret (el (5.1)) i comprovar mitjançant una simulació numèrica del sistema que, efectivament, aquests es formen per paràmetres que compleixen les restriccions trobades.

Hem començat introduint de manera general els sistemes de reacció-difusió i deduint les condicions de Turing que han d'obeir aquest tipus de sistemes per tal que es formin patrons espacials. Tot seguit, hem presentat el model depredador-presa dependent de la ràtio amb resposta funcional Holling tipus II que hem estudiat al llarg del treball:

$$\begin{cases} \frac{\partial N}{\partial t} = N(1 - N) - \frac{aNP}{P + N} + \nabla^2 N \\ \frac{\partial P}{\partial t} = -cP + \frac{bNP}{P + N} + d\nabla^2 P \end{cases}, \quad (6.2)$$

on  $N = N(x, y, t)$  i  $P = P(x, y, t)$  amb  $(x, y) \in \Omega = (0, L) \times (0, L)$ ,  $t \in (0, T)$ .

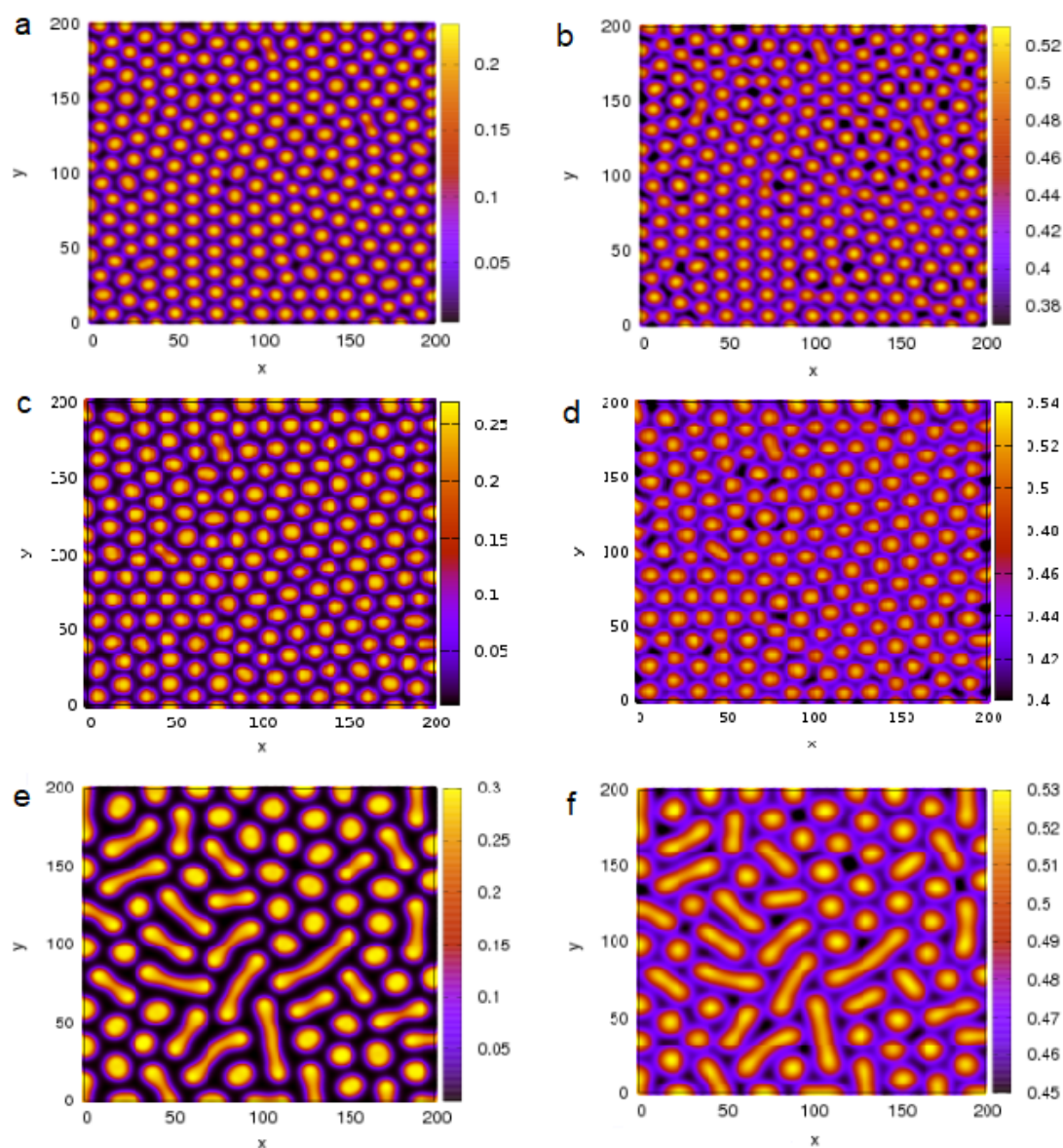


Figura 9: Patrons de Turing de la presa ((a), (c) i (e)) i del depredador ((b), (d) i (f)) generats amb petites perturbacions aleatòries del punt d'equilibri  $(0.06923, 0.38077)$ , que és un focus atractor del sistema. Paràmetres utilitzats:  $a = 1.1$ ,  $b = 1.3$ ,  $c = 0.2$  i, de dalt a baix,  $d = 50, 100, 400$ .

A continuació, hem fet un estudi de l'estabilitat d'aquest model i hem trobat condicions sobre els paràmetres  $a$ ,  $b$ ,  $c$  i  $d$  per a què es generin patrons de Turing.

Coberta aquesta part del treball, ens faltava fer una tria dels paràmetres i programar un codi que ens permetés simular el sistema i comprovar que en condicions adequades, apareixen patrons de Turing. A la secció 5.3 hem fet la tria de paràmetres i, finalment, en aquesta secció mostrem els resultats de les simulacions numèriques del sistema (6.2) fetes amb el codi de l'Apèndix B. Per crear les imatges,

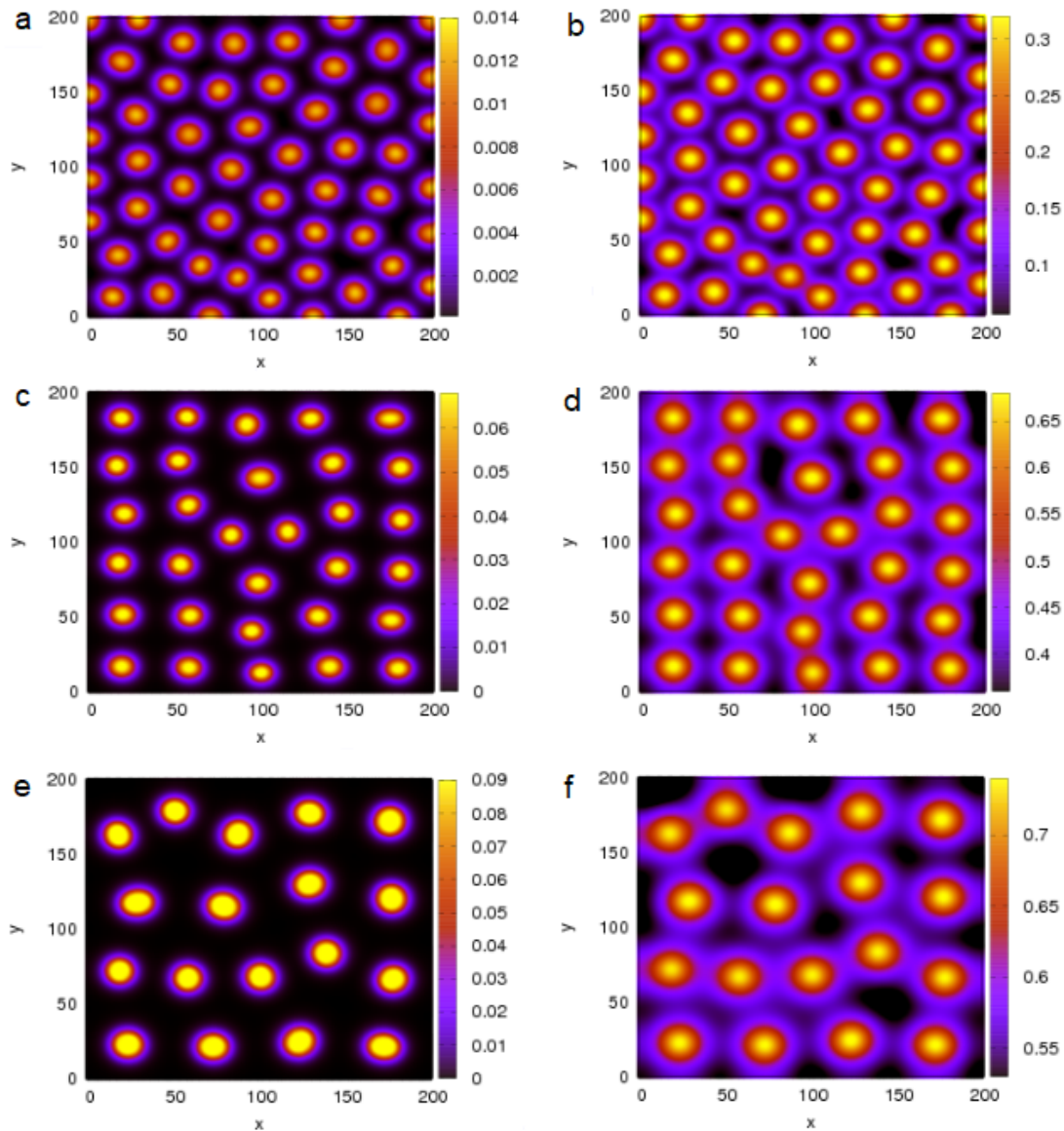


Figura 10: Patrons de Turing de la presa ((a), (c) i (e)) i del depredador ((b), (d) i (f)) generats amb petites perturbacions aleatòries del punt d'equilibri  $(0.0004, 0.0196)$ , que és un node estable. Paràmetres utilitzats:  $a = 1.02$ ,  $b = 2$ ,  $c = 0.04$  i, de dalt a baix,  $d = 50, 100, 400$ .

hem representat amb el *gnuplot* les dades obtingudes de la simulació.

Així doncs, si mirem les Figs. 9, 10 i 11, podem observar que, tant per la presa (imatges de la columna esquerra) com pel depredador (imatges de la columna dreta), s'han generat patrons de Turing, com prediu la teoria. A més, per a valors dels paràmetres del sistema diferents, veiem que es formen patrons de Turing diferents.

Notem que el fet que la part reactiva tingui una singularitat (com hem comentat

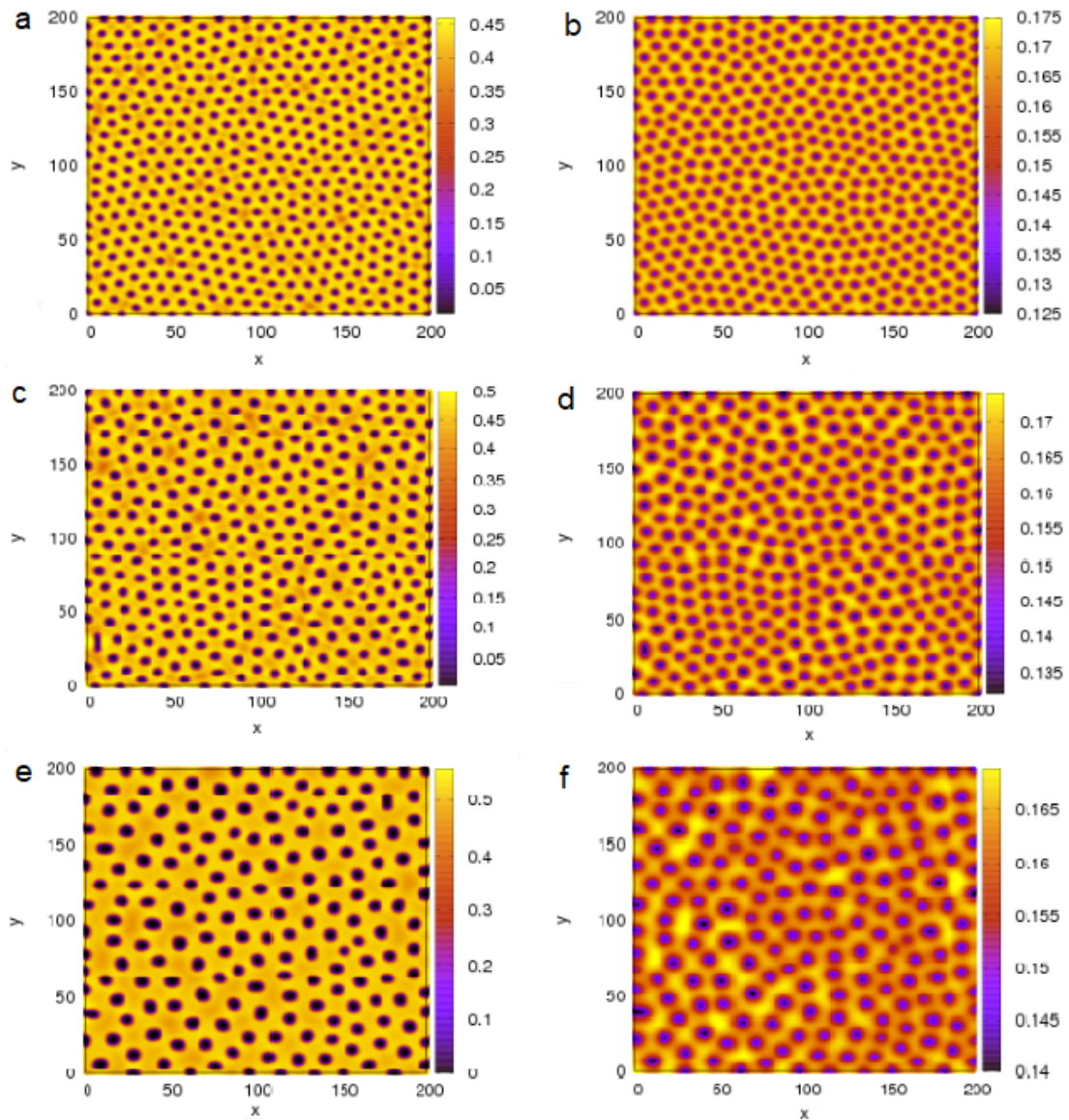


Figura 11: Patrons de Turing de la presa ((a), (c) i (e)) i del depredador ((b), (d) i (f)) generats amb petites perturbacions aleatòries del punt d'equilibri  $(0.33333, 0.16667)$ , que és un focus atractor. Paràmetres utilitzats:  $a = 2$ ,  $b = 1.5$ ,  $c = 1$  i, de dalt a baix,  $d = 50, 100, 400$ .

a la secció 4.1) no afecta en els patrons que s'observen. Això és degut al fet que les solucions es mantenen relativament lluny de la singularitat.

Si ens fixem en la Fig. 9, podem veure que quan el paràmetre  $d$  pren valors petits ( $d = 50$ ), es té un patró de punts petits. Conforme va augmentant aquest valor, veiem com aquest patró de punts es va convertint en un patró de línies. A la secció 5.1.1 hem comentat que el mètode d'Euler explícit que hem utilitzat pot no ser adequat quan els coeficients de difusió en direccions diferents són molt heterogenis.

Per aquest motiu, quan hem provat d'utilitzar  $d > 400$  el programa ens donava errors i no hem pogut completar l'evolució del patró de punts cap a un patró de línies.

La Fig. 10 té la particularitat que els patrons de Turing sorgeixen de la pertorbació d'un dels pocs nodes estables (de la part reactiva) a partir dels quals poden aparèixer (veure Fig. 5A). Observem un patró de punts que, a mesura que el paràmetre  $d$  pren valors més grans, van augmentant el seu diàmetre. Ecològicament, els patrons de punts mostren la tendència dels depredadors a impulsar les poblacions de preses a agrupar-se en aquestes regions.

A la Fig. 11 hi veiem un patró de forats que, com a la Fig. 10, augmenten el seu diàmetre conforme  $d$  creix. En aquest cas, el significat ecològic dels patrons de forats és la tendència dels depredadors a impulsar les preses a marxar d'aquelles regions.

És comú esperar veure que els depredadors es moguin cap a regions amb densitats altes de presa i que les preses es moguin cap a regions amb densitats baixes de depredadors. La natura, però, és molt més complexa que els models i s'ha observat que els depredadors intenten els grups grans de preses, que es poden defensar millor, i trien caçar les que s'ajunten en grups més petits, incapaces de resistir.

A part d'això, en un ecosistema hi poden intervenir molts altres factors que en el nostre model no hem tingut en compte com són el soroll, les migracions, la competició entre espècies, la caça en grup... Tots aquests, són factors que seria interessant poder considerar en futurs estudis.

## A Estabilitat del mètode d'Euler explícit

Seguint el procediment que es fa a [2], desenvoluparem aquesta secció al voltant del cas unidimensional

$$\frac{\partial N}{\partial t} = f(N) + D \frac{\partial^2 N}{\partial x^2}.$$

Com que no és l'objectiu principal d'aquest treball, simplifiquem el problema considerant només la part difusiva. Aleshores, ens queda l'equació

$$\frac{\partial N}{\partial t} = D \frac{\partial^2 N}{\partial x^2},$$

que és l'equació de difusió en una dimensió. En aquest cas, l'expressió (5.4) obtinguda a l'apartat 5.1.2 es pot reescriure així:

$$N_{i,m+1} = N_{i,m} + \frac{Dh}{k_x^2} (N_{i+1,m} - 2N_{i,m} + N_{i-1,m}),$$

on  $i = 0, \dots, I$  i els punts "problemàtics"  $N_{-1,m}$  i  $N_{I+1,m}$  s'entenen igual que en l'apartat 5.1.1.

En notació matricial:

$$\begin{pmatrix} N_{0,m+1} \\ N_{1,m+1} \\ \vdots \\ N_{I,m+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} N_{0,m} \\ N_{1,m} \\ \vdots \\ N_{I,m} \end{pmatrix} + \frac{Dh}{k_x^2} \begin{pmatrix} -2 & 1 & 0 & \dots & 1 \\ 1 & -2 & 1 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \dots & \vdots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \dots & \vdots \\ 1 & 0 & 0 & \dots & -2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N_{0,m} \\ N_{1,m} \\ \vdots \\ N_{I,m} \end{pmatrix}$$

Si anomenem

$$C = \begin{pmatrix} -2 & 1 & 0 & \dots & 1 \\ 1 & -2 & 1 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \dots & \vdots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \dots & \vdots \\ 1 & 0 & 0 & \dots & -2 \end{pmatrix}, \quad N_{m+1} = \begin{pmatrix} N_{0,m+1} \\ N_{1,m+1} \\ \vdots \\ N_{I,m+1} \end{pmatrix} \quad i \quad N_m = \begin{pmatrix} N_{0,m} \\ N_{1,m} \\ \vdots \\ N_{I,m} \end{pmatrix},$$

un pas del mètode d'Euler s'escriu de la forma:

$$N_{m+1} = \left( I + \frac{Dh}{k_x^2} C \right) N_m.$$

Aleshores, podem escriure per qualsevol temps  $t_m$ :

$$N_m = \left( I + \frac{Dh}{k_x^2} C \right)^m N_0.$$

Ara, per tal de tenir estabilitat, hem d'imposar que els valors propis  $\sigma_i$  de la matriu  $(I + \frac{Dh}{k_x^2}C)$  satisfacin:

$$|\sigma_i| \leq 1,$$

per  $i = 0, \dots, I$ . Per tant, hem de calcular aquests valors propis. Primer de tot, donem una definició i un lema que ens seran útils per fer el càlcul.

**Definició A.1.** *Una matriu circulant és una matriu  $(I + 1) \times (I + 1)$  les columnes de la qual estan formades de versions desplaçades cíclicament de la llista  $(c_0, \dots, c_I)$ , això és, una matriu que té la forma*

$$\begin{pmatrix} c_0 & c_I & c_{I-1} & \dots & c_1 \\ c_1 & c_0 & c_I & \dots & c_2 \\ c_2 & c_1 & c_0 & \dots & c_3 \\ \cdot & \cdot & \cdot & \dots & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \dots & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \dots & \cdot \\ c_I & c_{I-1} & c_{I-2} & \dots & c_0 \end{pmatrix}.$$

**Lema A.2.** *Els valors propis  $\lambda$  d'una matriu circular  $C$  amb components  $(c_0, \dots, c_I)$  són:*

$$\lambda_i = c_0 + c_I \omega_i + c_{I-1} \omega_i^2 + \dots + c_1 \omega_i^I,$$

on  $\omega_i = \exp\left(\frac{2\pi \mathbf{i} i}{I+1}\right)$ ,  $\mathbf{i} = \sqrt{-1}$   $i = 0, \dots, I$ .

Ara observem que la nostra matriu  $C$  de l'expressió d'Euler explícit és una matriu circulant amb coeficients:

$$c_0 = 2, \quad c_1 = c_I = 1, \quad c_2 = \dots = c_{I-1} = 0$$

Per tant, els seus valors propis  $\lambda_i$  són:

$$\lambda_i = -2 + \omega_i + \omega_i^I = -2 + \exp\left(\frac{2\pi \mathbf{i} i}{I+1}\right) + \exp\left(\frac{2\pi \mathbf{i} I}{I+1}\right).$$

Nosaltres, però, els valors propis que volem estudiar són els de la matriu  $(I + \frac{Dh}{k_x^2}C)$ . Podem observar, doncs que aquests són:

$$\sigma_i = 1 + \frac{Dh}{k_x^2} \lambda_i = 1 + \frac{Dh}{k_x^2} \left( -2 + \exp\left(\frac{2\pi \mathbf{i} i}{I+1}\right) + \exp\left(\frac{2\pi \mathbf{i} I}{I+1}\right) \right).$$

Ara podem imposar la condició d'estabilitat:

$$|\sigma_i| \leq 1 \Leftrightarrow \left| 1 + \frac{Dh}{k_x^2} \left( -2 + \exp\left(\frac{2\pi \mathbf{i} i}{I+1}\right) + \exp\left(\frac{2\pi \mathbf{i} I}{I+1}\right) \right) \right| \leq 1,$$

que, utilitzant que l'exponencial complexa és  $2\pi \mathbf{i}$  periòdica equival a

$$\left| \left( 1 - 2\frac{Dh}{k_x^2} \right) + \frac{Dh}{k_x^2} + \left( \exp\left(\frac{2\pi \mathbf{i} i}{I+1}\right) + \exp\left(\frac{2\pi \mathbf{i} I}{I+1}\right) \right) \right| \leq 1.$$



Com que  $e^{xi} + e^{-xi} = 2 \cos(x)$ , tenim

$$\left| \left( 1 - 2 \frac{Dh}{k_x^2} \right) + 2 \frac{Dh}{k_x^2} \cos \left( \frac{2\pi i}{I+1} \right) \right| \leq 1,$$

i com que  $\cos 2\alpha = 1 - 2 \sin^2 \alpha$ , podem escriure-ho com

$$\begin{aligned} \left| 1 - 4 \frac{Dh}{k_x^2} \sin^2 \left( \frac{2\pi i}{2(I+1)} \right) \right| \leq 1 &\Leftrightarrow 0 \leq 4 \frac{Dh}{k_x^2} \sin^2 \left( \frac{2\pi i}{2(I+1)} \right) \leq 2 \\ &\Leftrightarrow 0 \leq \frac{Dh}{k_x^2} \leq \frac{1}{2 \sin^2 \left( \frac{2\pi i}{2(I+1)} \right)}. \end{aligned}$$

La última condició que hem obtingut és equivalent a:

$$0 \leq \frac{Dh}{k_x^2} \leq \frac{1}{2} \Leftrightarrow h \leq \frac{k_x^2}{2D}.$$

# B Codi

## B.1 Programa principal

```
1 #include <stdio.h>
2 #include <stdlib.h>
3 #include <math.h>
4 #include <time.h>
5
6 double a, b, c, d11, d12, d21, d22, kx, ky;
7 int I,J;
8
9 int EulerExpl (int n, double *NP, double h, double *t);
10 int camp (int n, double *NP, double *RD);
11 int difusio (int n, double *NP, double *fD);
12 int reaccio (int n, double *NP, double *fR);
13 int fN (double N, double P, double *f);
14 int fP (double N, double P, double *f);
15
16 int main () {
17
18     double *NP, t, h, xmin, xmax, ymin, ymax, tmax, CIN, CIP;
19     int k, n, n2, indx, ix, iy;
20     char nom[50], nom2N[50], nom2P[50];
21     FILE *qf, *dadesN, *dadesP;
22
23
24     printf("#inputfile?\n");
25     scanf("%s", nom);
26
27     qf = fopen(nom, "r");
28     if(qf==NULL){printf("kk\n"); exit(1);}
29
30     //Els paràmetres d11 i d22 corresponen als coeficients autodifusius (D_N i D_P).
31     //El paràmetre d del sistema equival al quocient d22/d11
32     //Els paràmetres d12 i d21 corresponen als coeficients de difusió creuada (D_NP
33     //i D_PN)
34     printf("#a, b, c, d11, d12, d21, d22?\n");
35     fscanf(qf, "%lf%lf%lf%lf%lf%lf", &a, &b, &c, &d11, &d12, &d21, &d22);
36
37     printf("#Domini: xmin, xmax, ymin, ymax?\n");
38     fscanf(qf, "%lf%lf%lf%lf", &xmin, &xmax, &ymin, &ymax);
39
40     printf("#Intervals per a x i y?\n");
41     fscanf(qf, "%d%d", &I, &J);
42
43     printf("#Temps: tmax, pas temporal?\n");
44     fscanf(qf, "%lf%lf", &tmax, &h);
45
46     printf("#Condicions inicials: N(x,y,0) i P(x,y,0)?\n");
47     fscanf(qf, "%lf%lf", &CIN, &CIP);
48
49     printf("outputfileN, outputfileP?\n");
50     fscanf(qf, "%s%s", nom2N, nom2P);
51     fclose(qf);
52
53     dadesN = fopen (nom2N, "w");
54     if (dadesN == NULL){
55         printf("Error en el fitxer de dadesN\n");
56         exit(1);
57     }
58     dadesP = fopen (nom2P, "w");
59     if (dadesP == NULL){
60         printf("Error en el fitxer de dadesP\n");
61         exit(1);
62     }
63 }
```

```

62
63 fprintf(dadesN, "#\e_\e_\e\n", a, b, c);
64 fprintf(dadesN, "#\e_\e_\e_\e_\e\n", xmin, xmax, ymin, ymax);
65 fprintf(dadesN, "#\d_\d\n", I, J);
66 fprintf(dadesN, "#\e_\e_\e\n", tmax, h);
67 fprintf(dadesN, "#\e_\e_\e\n", CIN, CIP);
68
69 fprintf(dadesP, "#\e_\e_\e_\e_\e\n", a, b, c);
70 fprintf(dadesP, "#\e_\e_\e_\e_\e_\e_\e\n", xmin, xmax, ymin, ymax);
71 fprintf(dadesP, "#\d_\d_\d\n", I, J);
72 fprintf(dadesP, "#\e_\e_\e_\e\n", tmax, h);
73 fprintf(dadesP, "#\e_\e_\e_\e\n", CIN, CIP);
74
75 kx = (xmax-xmin)/I;
76 ky = (ymax-ymin)/J;
77
78 printf ("kx_ky:\e_\e_\e\n", kx, ky);
79
80 n2 = (I+1)*(J+1);
81 n = 2*n2;
82
83 NP = (double*) calloc (n, sizeof(double));
84
85 //c. ini a t=0
86 srand(time(NULL));
87 for (k = 0; k < n2; k++){
88     NP[k] = CIN + 1.e-5*rand()/(double)RAND_MAX;
89 }
90 for (k = n2; k < n; k++){
91     NP[k] = CIP + 1.e-5*rand()/(double)RAND_MAX;
92 }
93
94 t = 0;
95 do{
96     indx = EulerExpl (n, NP, h, &t);
97     if(indx!=0){
98         printf("no!!\n"); exit(1);
99     }
100 } while (t<tmax);
101 h = tmax - t;
102 EulerExpl (n, NP, h, &t);
103
104 fprintf (dadesN, "\n#results_t=%g\n", t);
105 for (k = 0; k < n2; k++){
106     ix=k/(I+1); iy=k/(I+1);
107     fprintf (dadesN, "%d_\d_\d%24.16e\n", ix, iy, NP[k]);
108 }
109 for (k = n2; k < n; k++){
110     ix=(k-n2)/(I+1); iy=(k-n2)/(I+1);
111     fprintf (dadesP, "%d_\d_\d%24.16e\n", ix, iy, NP[k]);
112 }
113
114 fclose (dadesN);
115 fclose (dadesP);
116 free (NP);
117
118 return 0;
119 }

```

## B.2 Euler explícit

```

1 #include <stdlib.h>
2
3 extern double d11, d12, d21, d22, kx, ky;
4 extern int I, J;
5

```

```

6 int EulerExpl (int n, double *NP, double h, double *t);
7 int camp (int n, double *NP, double *RD);
8 int difusio (int n, double *NP, double *fD);
9 int reaccio (int n, double *NP, double *fR);
10 int fN (double N, double P, double *f);
11 int fP (double N, double P, double *f);
12
13 int EulerExpl (int n, double *NP, double h, double *t){
14
15     int k, indx; //L'índex és un control perquè tenim una singularitat en N+P = 0.
16     double *RD; //Vector amb els valors de la part de reacció-difusió
17
18     RD = (double*) calloc (n, sizeof(double));
19
20     indx = camp (n, NP, RD); //avaluo el camp a temps t
21
22     if (indx == 0){
23         for (k = 0; k < n; k++){
24             NP[k] = NP[k] + h*RD[k];
25         }
26     }
27     *t=*t+h;
28
29     free (RD);
30
31     return indx;
32 }
33
34 int camp (int n, double *NP, double *RD){
35
36     int k, indx, indx1, indx2;
37     double *fR, *fD;
38
39     fR = (double*) calloc (n, sizeof(double));
40     fD = (double*) calloc (n, sizeof(double));
41
42     indx1 = reaccio (n, NP, fR);
43     indx2 = difusio (n, NP, fD);
44
45     for (k = 0; k < n; k++){
46         RD[k] = fR[k] + fD[k];
47     }
48
49     indx = indx1+indx2;
50
51     free (fR);
52     free (fD);
53
54     return indx;
55 }
56
57 int reaccio (int n, double *NP, double *fR){
58
59     int k, n2, indx;
60     double N, P, aux;
61
62     n2 = n/2;
63
64     for (k = 0; k < n2; k++){
65         N = NP[k];
66         P = NP[k+n2];
67         indx = fN(N,P,&aux);
68         if(indx!=0) return indx;
69         fR[k]=aux;
70     }
71
72     for (k = n2; k < n; k++){
73         N = NP[k-n2];
74         P = NP[k];
75         indx = fP(N,P,&aux);

```

```

76     if(indx!=0) return indx;
77     fR[k]=aux;
78 }
79
80 return 0;
81 }
82
83 int difusio (int n, double *NP, double *fD){
84     int i, j, n2;
85     double kx2, ky2, aux1,aux2;
86     int Ip1, ii, jj;
87
88     kx2 = kx *kx; kx2 = 1./kx2; ky2 = ky*ky; ky2=1./ky2; n2 = n/2; Ip1=I+1;
89
90     //Comencem omplint la part difusiva per les N's i les P's
91
92     ii=0; jj=ii+n2;
93     aux1 = 2*(NP[ii+1] - NP[ii])*kx2 + 2*(NP[ii+Ip1] - NP[ii])*ky2;
94     aux2 = 2*(NP[jj+1] - NP[jj])*kx2 + 2*(NP[jj+Ip1] - NP[jj])*ky2;
95     fD[ii] = aux1*d11 + aux2*d12;
96     fD[jj] = aux1*d21 + aux2*d22;
97
98     for (i = 1; i < I; i++){
99     ii=i; jj=ii+n2;
100     aux1 = (NP[ii+1] - 2*NP[ii] + NP[ii-1])*kx2 + 2*(NP[ii+Ip1] - NP[ii])*ky2;
101     aux2 = (NP[jj+1] - 2*NP[jj] + NP[jj-1])*kx2 + 2*(NP[jj+Ip1] - NP[jj])*ky2;
102     fD[ii] = aux1*d11 + aux2*d12;
103     fD[jj] = aux1*d21 + aux2*d22;
104 }
105
106     ii=I; jj=ii+n2;
107     aux1 = 2*(NP[ii-1] - NP[ii])*kx2 + 2*(NP[ii+Ip1] - NP[ii])*ky2;
108     aux2 = 2*(NP[jj-1] - NP[jj])*kx2 + 2*(NP[jj+Ip1] - NP[jj])*ky2;
109     fD[ii] = aux1*d11 + aux2*d12;
110     fD[jj] = aux1*d21 + aux2*d22;
111
112     for (j = 1; j < J; j++){
113     ii=j*Ip1; jj=ii+n2;
114     aux1 = 2*(NP[ii+1] - NP[ii])*kx2 + (NP[ii+Ip1] - 2*NP[ii] + NP[ii-Ip1])*
115     ky2;
116     aux2 = 2*(NP[jj+1] - NP[jj])*kx2 + (NP[jj+Ip1] - 2*NP[jj] + NP[jj-Ip1])*
117     ky2;
118     fD[ii] = aux1*d11 + aux2*d12;
119     fD[jj] = aux1*d21 + aux2*d22;
120
121     for (i = 1; i < I; i++){
122     ii = j*Ip1+i; jj=ii+n2;
123     aux1 = (NP[ii+1] - 2*NP[ii] + NP[ii-1])*kx2 + (NP[ii+Ip1] - 2*NP[ii] + NP[ii-
124     Ip1])*ky2;
125     aux2 = (NP[jj+1] - 2*NP[jj] + NP[jj-1])*kx2 + (NP[jj+Ip1] - 2*NP[jj] + NP[jj-
126     Ip1])*ky2;
127     fD[ii] = aux1*d11 + aux2*d12;
128     fD[jj] = aux1*d21 + aux2*d22;
129 }
130
131     ii=j*Ip1+I; jj=ii+n2;
132     aux1 = 2*(NP[ii-1] - NP[ii])*kx2 + (NP[ii+Ip1] - 2*NP[ii] + NP[ii-Ip1])*
133     ky2;
134     aux2 = 2*(NP[jj-1] - NP[jj])*kx2 + (NP[jj+Ip1] - 2*NP[jj] + NP[jj-Ip1])*ky2;
135     fD[ii] = aux1*d11 + aux2*d12;
136     fD[jj] = aux1*d21 + aux2*d22;
137
138     for (i = 1; i < I; i++){
139     ii = J*Ip1+i; jj=ii+n2;

```

```

141  aux1 = (NP[ii+1] - 2*NP[ii] + NP[ii-1])*kx2 + 2*(NP[ii-1p1] - NP[ii])*ky2;
142  aux2 = (NP[jj+1] - 2*NP[jj] + NP[jj-1])*kx2 + 2*(NP[jj-1p1] - NP[jj])*ky2;
143  fD[ii] = aux1*d11 + aux2*d12;
144  fD[jj] = aux1*d21 + aux2*d22;
145  }
146
147  ii=(J+1)*Ip1-1; jj=ii+n2;
148  aux1 = 2*(NP[ii-1] - NP[ii])*kx2 + 2*(NP[ii-1p1] - NP[ii])*ky2;
149  aux2 = 2*(NP[jj-1] - NP[jj])*kx2 + 2*(NP[jj-1p1] - NP[jj])*ky2;
150  fD[ii] = aux1*d11 + aux2*d12;
151  fD[jj] = aux1*d21 + aux2*d22;
152
153  return 0;
154 }

```

### B.3 Part reactiva del sistema (5.1)

```

1  #include <stdio.h>
2  #include <stdlib.h>
3  #include <math.h>
4
5  extern double a, b, c;
6
7  int fN (double N, double P, double *f) { //Part reactiva de l'equació de N
8  if(fabs(P+N)<1.e-12) return 1;
9  *f = N*(1-N)-a*N*P/(P+N);
10 return 0;
11 }
12
13 int fP (double N, double P, double *f) { //Part reactiva de l'equació de P
14 if(fabs(P+N)<1.e-12) return 1;
15 *f = -c*P + b*N*P/(P+N);
16 return 0;
17 }

```

### B.4 Part reactiva de l'article [15]

```

1  #include <stdio.h>
2  #include <stdlib.h>
3  #include <math.h>
4
5  extern double a, b, c, d;
6
7  int fN (double N, double P, double *f) { //Part reactiva de l'equació de N
8  *f = N*(1-N)-b*N*P/(N+a);
9  return 0;
10 }
11
12 int fP (double N, double P, double *f) { //Part reactiva de l'equació de P
13 *f = -c*P + b*N*P/(N+a) - d*P*P;
14 return 0;
15 }

```

## Referències

- [1] Akçakaya, H. R.: *Population cycles of mammals: evidence for a ratio-dependent predator-prey hypothesis*, Ecological Monographs, Vol. 62, 119-142, 1992.
- [2] Alonso, L. A.: *Reaction-diffusion Systems and Pattern Formation*, Treball final de grau, Universitat de Barcelona, 2016, dirigit pel Dr. A. Haro.
- [3] Aly, S.; Kim, I.; Sheen, D.: *Turing instability for a ratio-dependent predator-prey model with diffusion*, Applied Mathematics and Computation, 217, 7265-7281, 2011.
- [4] Ames, W. F.: *Numerical Methods for Partial Differential Equations*, Academic Press, 1977.
- [5] Arditi, R.; Berryman, A. A.: *The biological control paradox*, Trends in Ecology and Evolution, Vol. 6, 32-43, 1991.
- [6] Arditi, R.; Ginzburg, L. R.: *Coupling in predator-prey dynamics: ratio-dependence*, Journal of Theoretical Biology, Vol. 139, 311-326, 1989.
- [7] Atkinson, K.; Han, W.; Stewart, D.: *Numerical Solution of Ordinary Differential Equations*, John Wiley and Sons, 2009.
- [8] Bandyopadhyay, M.; Chattopadhyay, J.: *Ratio-Dependent Predator-Prey Model: Effect of Environmental Fluctuation and Stability*, Nonlinearity, Vol. 18, 913-937, 2005.
- [9] Dawes, J. H. P.; Souza, M. O.: *A derivation of Holling's type I, II and III functional responses in predator-prey systems*, Journal of Theoretical Biology, Vol. 327, 11-22, 2013.
- [10] Holling, C. S.: *The Components of Predation as Revealed by a Study of Small-Mammal Predation of the European Pine Sawfly*, The Canadian Entomologist, Vol. 91, 293-320, 1959.
- [11] Holling, C. S.: *Some Characteristics of Simple Types of Predation and Parasitism*, The Canadian Entomologist, Vol. 91, 385-398, 1959.
- [12] Holling, C. S.: *The Functional Response of Predators to Prey Density and its Role in Mimicry and Population Regulation*, The Memoirs of the Entomological Society, Vol. 97, 5-60, 1965.
- [13] Murray, J. D.: *Mathematical Biology I: An Introduction*, Springer-Verlag, 3a ed., 2002.
- [14] Murray, J. D.: *Mathematical Biology II: Spatial Models and Biomedical Applications*, Springer-Verlag, 3a ed., 2003.

- [15] Guin, L. N.: *Spatial patterns through Turing instability in a reaction-diffusion predator-prey model*, Mathematics and Computers in Simulation, Vol. 109, 174-185, 2015.
- [16] Polking, J.: *PPLANE: Phase Plane Analysis of a System of Differential Equations*, Rice University, 2005, <https://math.rice.edu/~dfield/dfpp.html>.
- [17] Raviart, P. A.; Thomas, J. M.: *Introduction à l'Analyse Numérique des Équations aux Dérivées Partielles*, Masson, 1988.
- [18] Shi, J.: *Partial Differential Equations and Mathematical Biology*, Math 490 Course, College of William and Mary, Williamsburg, USA, Chap. 1, 2004.
- [19] Sotomayor, J.: *Lições de equações diferenciais ordinárias*, Instituto de Matemática Pura e Aplicada, Rio de Janeiro, 1979.
- [20] Turing, A. M.: *The Chemical Basis of Morphogenesis*, Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences, Vol. 237, 37-72, 1952.