



UNIVERSIDAD DE VALLADOLID

Escuela Técnica Superior de Ingenierías Industriales

Máster en Modelización Matemática y Computacional

Trabajo Fin de Máster

**Estudio numérico de un modelo matemático de
poblaciones estructuradas por la edad con difusión
espacial**

Rafael Alberto Méndez Romero

Tutores: Óscar Angulo Torga y Miguel Ángel López Marcos

Valladolid, 6 de septiembre 2013.

Autorización de los tutores

Óscar Angulo Torga y Miguel Ángel López Marcos, Profesores Titulares de Matemática Aplicada de la Universidad de Valladolid, CERTIFICAN que la presente memoria *Estudio numérico de un modelo matemático de poblaciones estructuradas por la edad con difusión espacial* ha sido realizada por Rafael Alberto Méndez Romero en la Universidad de Valladolid, y que constituye la memoria de su trabajo de fin de máster, preceptiva para la finalización de sus estudios en el máster de modelización matemática y computacional de la Universidad de Valladolid.

Valladolid, 6 de septiembre 2013.

Fdo:

ÓSCAR ANGULO TORGA

MIGUEL ÁNGEL LÓPEZ MARCOS

Índice general

1. Introducción	5
2. Modelos matemáticos de poblaciones	7
2.1. Introducción a los modelos matemáticos de poblaciones	7
2.2. Un modelo matemático de poblaciones estructuradas por la edad con difusión espacial	14
3. Métodos numéricos para modelos de poblaciones	19
3.1. Métodos numéricos para modelos matemáticos de poblaciones estructuradas por la edad	19
3.1.1. Para modelos de poblaciones sin difusión espacial	20
3.1.2. Para modelos de poblaciones con difusión espacial	21
3.2. Un método numérico para el modelo matemático de pobla- ciones estructuradas por la edad con difusión espacial	26
4. Experimentos numéricos	34
4.1. Módulo de difusión constante	39
4.2. Módulo de difusión que depende de la variable espacial	55

4.3. Módulo de difusión que depende del tamaño de la población	
total	72

Bibliografía	82
---------------------	-----------

Capítulo 1

Introducción

En el presente trabajo hemos realizado un estudio numérico de un modelo de poblaciones estructuradas por la edad con difusión espacial. Estos modelos matemáticos están adquiriendo un enorme interés por su aplicabilidad al estudio de la dinámica de diferentes poblaciones como, por ejemplo, bacterias o células tumorales.

La imposibilidad de resolver este tipo de modelos, excepto en situaciones muy simples, hace necesario el uso de métodos numéricos para la obtención de aproximaciones a su solución. Sin embargo, el número de trabajos dedicados a este fin es muy escaso en la literatura.

En nuestro estudio trataremos de poner de manifiesto el papel que tiene la difusión en estos modelos en diferentes situaciones. Para ello propondremos un nuevo método basado en la integración a lo largo de las curvas características en las variables tiempo-edad, y de elementos finitos para la variable espacial.

Consideraremos la situación, especialmente ardua, en la que el coeficiente de difusión depende de la función de densidad, además de añadir la actual-

mente interesante situación de que la edad máxima de los individuos sea finita.

La memoria está estructurada de la forma siguiente: en el capítulo dos trataremos brevemente los modelos de poblaciones, perfilando su descripción desde los modelos originales más sencillos a los modelos de poblaciones con estructura demográfica y difusión espacial. Al final del capítulo describiremos el modelo matemático de poblaciones estructuradas por la edad con difusión espacial con el que se trabajará numéricamente más adelante. En el capítulo tres se hará una breve introducción sobre los métodos numéricos para modelos de poblaciones, finalizando con el método numérico que utilizaremos para aproximar la solución del modelo matemático con el que trabajamos. Por último, en el capítulo cuatro, se mostrará una amplia simulación numérica con resultados gráficos de las experimentaciones realizadas en la búsqueda de la solución numérica del modelo, mostrando el diferente comportamiento que se produce dependiendo del coeficiente de difusión.

Capítulo 2

Modelos matemáticos de poblaciones

2.1. Introducción a los modelos matemáticos de poblaciones

Es bien sabido que el origen del conocimiento matemático se encuentra muchas veces en ese intento por responder y pormenorizar los fenómenos específicos que ocurren en ciencias como la física, la biología, la astronomía y la ingeniería, entre otras. Es precisamente la curiosidad científica la fuente inagotable que permite dar explicación a las cuestiones que relacionan la matemática con las demás disciplinas.

En el trabajo de revelar conexiones y esclarecer los problemas a los que se enfrenta el ser humano, el matemático explora un sinnúmero de posibilidades, de rutas de interpretación y solución.

Pretender hacer una lista en la que quede manifiesta la utilidad o relación

que tiene la matemática con cuestiones en el estudio de la naturaleza, el hombre y la relación de la primera con la segunda, es una larga y casi imposible tarea. Podemos mencionar la necesidad del hombre de explicar el movimiento, de dar cuenta de los fenómenos de tipo vibratorio, los fenómenos del calor, como su difusión, comprender la conducta de los movimientos bursátiles, interpretar los portentos en medicina y psicología y entender los comportamientos biológicos de las poblaciones, su movimiento, crecimiento y propagación, por ejemplo, en poblaciones celulares, forestales o animales.

A ello hay que sumarle que los problemas en ingeniería, ciencias computacionales y ciencias físicas y biológicas actualmente están usando, cada vez más, técnicas matemáticas sofisticadas, de modo que el puente entre las ciencias matemáticas y otras disciplinas está bien explorado. La idea es, entonces, estudiar y aplaudir la interacción entre diversas ciencias, la matemática y las aplicaciones tecnológicas.

En la presente memoria, nuestro interés estará centrado en el estudio, principalmente numérico, de la dinámica de poblaciones con estructura demográfica y espacial. Examinaremos modelos que revisan el crecimiento y la difusión de dichas poblaciones estructuradas, particularmente con respecto a la variable de edad.

A continuación revisaremos brevemente los detalles relativos a los modelos matemáticos para dinámicas poblacionales e iremos perfilando particularidades, para llegar finalmente al modelo que trabajaremos computacionalmente.

El estudio de la dinámica poblacional tiene quizá sus comienzos a principios del siglo XIII con los trabajos de Leonardo Pisano, quien no sólo propuso sino que solucionó un modelo matemático que describía la dinámica de una

población. Fue en este escenario en el que se dio uso a la tan conocida sucesión de Fibonacci. Posteriormente Euler sugirió que la población humana crecía de manera geométrica, y fue a partir de esta idea que Robert Malthus [42] en 1798, propuso un modelo sencillo que describía el crecimiento de la población humana. El modelo tenía en cuenta una población homogénea, es decir, suponía que todos los individuos en la población eran fisiológicamente idénticos (observación claramente teórica). La única variable que este modelo matemático tenía en cuenta era el tamaño de la población en un instante de tiempo determinado, $P(t)$. También se suponía que la población permanecía aislada en un hábitat invariable, con recursos ilimitados y dependiendo de tasas constantes de fertilidad y mortalidad, β y μ respectivamente.¹ La dinámica poblacional podría ser descrita por la siguiente ecuación diferencial ordinaria, llamada la ley de Malthus:

$$\frac{d}{dt}P(t) = \beta P(t) - \mu P(t) = \delta P(t). \quad (2.1)$$

Este modelo es claramente teórico y resulta inaplicable a situaciones comunes en la realidad como, por ejemplo, en aquella en que los individuos que configuran la población compiten por recursos como el espacio que habitan o la comida que consumen para sobrevivir, como ocurre naturalmente. Por ello aparece la necesidad de representar más de cerca el comportamiento real de las poblaciones, yendo un poco más allá del supuesto teórico y aproximándose a la realidad biológica.

Podría esperarse que el parámetro de Malthus dependiese del tamaño de la población, es decir, que conforme ella sea más grande, más lento su tasa de crecimiento. De esta manera, la fertilidad y la mortalidad dependiendo de

¹ $\delta = \beta - \mu$ es llamado el parámetro de Malthus para una población.

la población total permitirían sobrellevar la deficiencia en la ley de Malthus, así el modelo cambia a un modelo no lineal. El primer modelo de este estilo fue el trabajado por Pierre François Verhulst [55] en 1845 a través de su modelo logístico. Uno de los diferenciadores de este modelo es que Verhulst impuso una cantidad, llamada “carrying capacity”, que se puede entender como el tamaño de la población que puede soportar el sistema y que actúa como un atractor de la solución. De esta manera propuso que la dinámica podía ser representada así:

$$\frac{d}{dt}P(t) = \delta_0 \left(1 - \frac{P(t)}{K}\right) P(t). \quad (2.2)$$

Evidentemente, el modelo de Verhulst puede verse como un modelo de Malthus con fertilidad $\beta = \delta_0$ y mortalidad $\mu = \delta_0 \frac{P(t)}{K}$ proporcional al tamaño relativo de la población total.

Este tipo de modelos logísticos, que se trabajaron durante décadas, estudiaba poblaciones con condiciones constantes en el ambiente, con ausencia de depredadores y con suficientes fuentes de alimentación. Incluso Alfred J. Lotka lo utilizó para representar la curva de crecimiento de la población norteamericana que se ajustaba a datos recopilados entre 1790 y 1910, en su obra *Elements of Physical Biology* [40].

Una notoria desventaja para este par de modelos radica en el hecho de que no revela información sobre la distribución de edades de la población, y tiene la tácita suposición de que los procesos de nacimiento y muerte de los individuos son independientes de la edad. Éstos, aunque novedosos, se quedaban cortos en situaciones biológicas elementales, su falta de idoneidad para la descripción de la dinámica poblacional de sistemas mucho más realistas alienta a la elaboración de estudios más detallados en los que se tiene en cuenta la influencia individual de los sujetos en la dinámica global de

la población. Evidentemente, particularizar el modelo teniendo en cuenta el aporte específico de los sujetos a la generalidad del grupo es casi imposible. Sin embargo, lo que sí es más sensato es detectar una variable fisiológica que estructure a la población y además contribuya a su dinámica.

Los individuos que pertenecen a una población estructurada se distinguen por características físicas o fisiológicas tales como el sexo, la edad, el tamaño, la madurez, etc. Esa estructura poblacional que ocurre en algún momento y en un lugar determinado precisa aún más el comportamiento dinámico de la población estudiada.

Los pioneros en tener en cuenta variables que estructuran la población fueron Sharpe y Lotka [51] en 1911, quienes propusieron una expresión matemática para relacionar las tasas de fertilidad y mortalidad en poblaciones con condiciones generales constantes y con un efecto despreciable de migración, y posteriormente MacKendrick [43] en 1926, incorporando también la edad como variable estructurante y trabajando específicamente con la dependencia de ésta en las tasas de fertilidad y mortalidad. Esta dinámica para una población estructurada con respecto a la edad es descrita por la siguiente ecuación en derivadas parciales:

$$\frac{\partial u(a, t)}{\partial t} + \frac{\partial u(a, t)}{\partial a} = -\mu(a)u(a, t), \quad t > 0, \quad a > 0, \quad (2.3)$$

siendo $u(a, t)$ la función de densidad de población en el instante t y con una edad a . Así, la población total en el instante t estaría dada por

$$P(t) = \int_0^{\infty} u(a, t) da, \quad t > 0. \quad (2.4)$$

En (2.3), $\mu(a)$ representa la tasa de mortalidad a una edad a específica en la población y, por ende, $\mu(a)u(a, t)$ revela la pérdida por muerte de individuos en la misma. Este estudio detallado de la población también tiene en

cuenta una ley de nacimientos, es decir, el número de nacimientos que ocurren en cada instante t de tiempo. Esta ley puede ser descrita por la siguiente ecuación integral:

$$u(0, t) = \int_0^{\infty} \beta(a)u(a, t)da, \quad t > 0, \quad (2.5)$$

donde $\beta(a)$ es una función no negativa que representa la tasa de fertilidad de los individuos que conforman la población en una edad específica a . La función de densidad poblacional debe ser determinada teniendo en cuenta, en principio, una distribución de población inicial, a saber:

$$u(a, 0) = u_0(a), \quad a \geq 0. \quad (2.6)$$

Aunque más realistas, los modelos de Sharpe-Lotka y McKendrick adolecen de las mismas carencias que el modelo de Malthus, no describen los cambios poblacionales que son causados directamente por el tamaño de la población. Sin embargo, en 1974 Gurtin y MacCamy [24] estudiaron poblaciones para las cuales su fertilidad y su mortalidad no sólo dependían de la edad, sino también del tamaño de la población total, en contraposición, o más bien complementación, de los modelos más tradicionales que les precedían.

El modelo consistía en una ecuación en derivadas parciales de este estilo:

$$\frac{\partial u(a, t)}{\partial t} + \frac{\partial u(a, t)}{\partial a} = -\mu(a, P(t))u(a, t), \quad a > 0, \quad t > 0, \quad (2.7)$$

asociada a la ley de nacimientos

$$u(0, t) = \int_0^{\infty} \beta(a, P(t))u(a, t)da, \quad t > 0, \quad (2.8)$$

donde la fertilidad, que esta vez también depende de la población, sigue siendo una función no negativa. El modelo se completa con la condición inicial (2.6). En [24] también se establece la existencia de una solución única

para este modelo en un intervalo lo suficientemente pequeño, bajo la hipótesis básica de que μ , β y u_0 sean funciones no negativas y continuamente diferenciables. Cuando describamos el modelo que estudiaremos, daremos mayor detalle a estas hipótesis. Pueden encontrarse más especificaciones sobre este tipo de modelos matemáticos de poblaciones estructuradas por la edad, por ejemplo, en la monografía escrita por Webb en 1985 [56].

Respecto a la variable edad, existe una dificultad práctica y es que ella es difícil de medir experimentalmente en poblaciones no humanas. Las observaciones sobre el comportamiento y la dinámica en poblaciones permitieron entrever que la edad no es la característica fisiológica principal cuando se quiere revisar la habilidad de un individuo para sobrevivir, crecer y reproducirse. Existen otras características que en la práctica se dejan medir con mayor facilidad: longitud, peso, masa, biomasa, madurez, reserva de energía, etc. Todas ellas se denominan en general, tamaño.

Este tipo de modelos estructurados por el tamaño incluyen una ecuación hiperbólica en derivadas parciales para la distribución de la población sobre su dominio de tamaño, una condición de frontera no local que refleja el proceso de reproducción y finalmente una distribución poblacional inicial. Los primeros modelos de este estilo fueron trabajados en la década de los sesenta por Sinko y Streiffer [52] y Bell y Anderson [14]. Para un estudio más detallado sobre modelos estructurados por el tamaño, puede revisarse el trabajo de Metz y Diekmann [44].

La presencia de variables demográficas diferentes a la edad en el modelo de poblaciones es de gran importancia. Sin embargo centraremos nuestra atención en la dinámica de poblaciones estructuradas por la edad.

Por otro lado, los anteriores modelos matemáticos que describen la dinámi-

ca poblacional no dan protagonismo a la difusión espacial de los individuos en el recinto donde ellos se desenvuelven. La incorporación del efecto del entorno físico sobre la dinámica poblacional aproxima mucho más el modelo a la realidad.

Skellam [53], en 1951, fue el primero en estudiar este tipo de dinámicas poblacionales que incluían difusión. Trabajó el problema de los caminos aleatorios adaptados como punto de inicio para el estudio analítico de la dispersión de organismos vivientes. La solución de las ecuaciones del modelo es usada como una base para el estudio de la expansión de una población en crecimiento. La ley de difusión es deducida y aplicada al entendimiento de la distribución espacial de la densidad de población en hábitats lineales y bidimensionales. Rotenberg [50] en 1972 también estudia la difusión en comunidades de individuos y define una ecuación de transporte para sistemas poblacionales como función de distribución en la cual la posición, edad y tiempo son variables independientes. En este estudio incluye casos especiales de las ecuaciones clásicas de Malthus, Verhulst y Volterra. Posteriores a ellos, algunos autores han investigado los aspectos analíticos de varios modelos estructurados por la edad con difusión lineal y no lineal. Pueden revisarse, por ejemplo, los trabajos de Di Blasio [20] y de Mac Camy [41].

2.2. Un modelo matemático de poblaciones estructuradas por la edad con difusión espacial

Habiendo revelado algunos detalles que permiten entender mejor los modelos matemáticos que describen la dinámica poblacional concreta que nos

interesa revisar, en esta sección exponemos el modelo poblacional con el que trabajaremos de aquí en adelante, de esta manera haremos un recorrido por su descripción para dar respuesta a nuestro objetivo: poner de manifiesto el papel de la difusión en la modelización. La evidencia empírica revela que la difusión espacial de los individuos, así como la heterogeneidad interna en la población influyen de manera capital en su dinámica.

Consideramos una población estructurada por la edad que se difunde en un dominio espacial acotado $\Omega \subseteq \mathbb{R}^n$ con frontera $\delta\Omega \in C^2$. La densidad por unidad de espacio y edad de la población en el momento t la denotaremos como $u(x, a, t)$.

Entonces, dado un instante final $T > 0$, la densidad de población $u(x, a, t)$ satisface el siguiente modelo de poblaciones estructuradas por la edad y con difusión espacial, como el tratado en [37]:

$$\frac{\partial u}{\partial t} + \frac{\partial u}{\partial a} - \nabla \cdot (k\nabla u) + \mu u = 0, \quad x \in \Omega, \quad a_+ > a > 0, \quad T > t > 0, \quad (2.9)$$

$$u(x, 0, t) = \int_0^{a_+} \beta u(x, a, t) da, \quad x \in \Omega, \quad T > t > 0, \quad (2.10)$$

$$k\nabla u(x, a, t) \cdot n = 0, \quad x \in \partial\Omega, \quad a_+ > a > 0, \quad T > t > 0, \quad (2.11)$$

$$u(x, a, 0) = u_0(x, a), \quad x \in \Omega, \quad a_+ > a > 0, \quad (2.12)$$

Donde $\nabla \cdot ()$ y $\nabla()$ son los operadores estándar para divergencia y gradiente en Ω , n es el vector unitario ortogonal a $\delta\Omega$ que apunta hacia fuera y a_+ es la edad máxima de los individuos de la población. Además μ y β representan respectivamente las tasas de mortalidad y fertilidad; ambas funciones se suponen no negativas. Inicialmente, la primera depende de las variables posición, edad y tiempo, y la segunda de la posición, edad y de la función de densidad de población a través del tamaño local de la misma

$p(x, t) = \int_0^{a^+} u(x, a, t) da$. Consideramos una dispersión aleatoria, de tal forma que el flujo local de población tiene lugar en la dirección de decrecimiento de la densidad; el flujo de la población tiene la forma $q = -k\nabla u$, donde k es el coeficiente de difusión. Otros flujos han sido considerados en la literatura como, por ejemplo, el que considera la difusión dirigida en la dirección de menor aglutinación. El coeficiente de difusión k , al igual que la mortalidad, será una función, en este caso positiva, que depende de la posición, la edad y el tamaño de la población. La ecuación (2.10) es la ley de nacimientos que provee la distribución de los nacimientos. Obsérvese que la condición frontera Neumann homogénea (2.11) evidencia que la población permanece siempre en el dominio Ω , es decir, se pone de manifiesto que el comportamiento de la población en el recinto está libre de inmigración y emigración. También pueden considerarse otras condiciones frontera. Por ejemplo, la condición Dirichlet homogénea representaría un hábitat hostil en la frontera de Ω . Por otro lado, (2.12) es la condición inicial no negativa que explicita la distribución de densidad poblacional en $t = 0$.

Asumimos las mismas hipótesis que en [37] sobre las funciones vitales:

- (I) El coeficiente de difusión $k(x, a, p)$ es una función dos veces derivable con continuidad, con derivadas acotadas y $0 < k_* \leq k(x, a, p) \leq k^* < \infty$, para ciertos reales k_* y k^* .
- (II) La tasa de mortalidad $\mu(x, a, p)$ es una función dos veces derivable con continuidad, con derivadas acotadas y $0 < \mu_* \leq \mu(x, a, p) \leq \mu^* < \infty$, para ciertos reales μ_* y μ^* .
- (III) La tasa de fertilidad $\beta(x, a, t)$ es una función medible que satisface $0 < \beta_* \leq \beta(x, a, t) \leq \beta^*$, para ciertos β_* y β^* .

Bajo estas hipótesis puede demostrarse (véase [19], [28], [36], [20]) la existencia y unicidad de una solución no negativa para (2.9)-(2.12).

Para este modelo, estudiaremos el caso en el que el coeficiente de difusión $k(x, P(t))$ depende de la variable espacial y del tamaño total de la población definido por

$$P(t) = \int_{\Omega} \int_0^{a_+} u(x, a, t) da dx, \quad (2.13)$$

es decir, se estará teniendo en cuenta que la difusión de los individuos depende de su localización y de la cantidad de ellos que componen la población.

Ya que nuestro interés radica en dar protagonismo al papel de la difusión en la modelización, consideraremos la situación en la que la mortalidad y natalidad dependen sólo de la edad, y la dependencia de la densidad de la población sólo aparece en el coeficiente de difusión y no en las demás funciones vitales.

Por otra parte, centramos nuestra atención en la edad máxima a_+ de los individuos que conforman la población. En muchos de los modelos de poblaciones estructuradas por la edad se asume, por sencillez, que dicha edad máxima es infinita. Sin embargo, desde un punto de vista biológico esta condición carece de sentido y debe considerarse un valor de a_+ finito. Para que la función

$$\pi(a) = e^{-\int_0^a \mu(\sigma) d\sigma} \quad (2.14)$$

represente una función de supervivencia (la probabilidad de que un individuo alcance una edad igual a a) debe anularse en la edad máxima a_+ (edad que no puede alcanzar ningún individuo en la población). Así pues, con este fin, asumimos que

$$\int_0^{a_+} \mu(\sigma) d\sigma = +\infty. \quad (2.15)$$

Sin embargo, esta singularidad de la mortalidad cerca de la edad máxima

introduce dificultades en el modelo. Puede revisarse en detalle la monografía que Iannelli [25] escribió en 1994 y en la que se refiere, entre otras cosas, a esta función de supervivencia.

Capítulo 3

Métodos numéricos para modelos de poblaciones

3.1. Métodos numéricos para modelos matemáticos de poblaciones estructuradas por la edad

Ya hemos dicho que la solución explícita y analítica de los modelos de poblaciones descritos en secciones anteriores es inviable y sólo posible en algunos casos muy especiales. De esta manera aparece una completa plétora de diferentes esquemas numéricos para dar respuesta a la solución de las ecuaciones que describen el modelo matemático. Consideramos a continuación un recorrido por algunos trabajos numéricos relevantes en los que daremos cuenta de sus características más importantes.

3.1.1. Para modelos de poblaciones sin difusión espacial

La integración numérica de modelos estructurados por la edad ha sido muy estudiada durante las últimas tres décadas. Principalmente, los algoritmos para simular estos problemas están basados en técnicas estándar de discretización para la solución numérica de ecuaciones en derivadas parciales hiperbólicas. Sin embargo, estas técnicas deben ser adaptadas para enfrentarse con las no linealidades de tipo no local que aparecen en las ecuaciones que gobiernan el sistema, y con las condiciones frontera no locales que describen la correspondiente ley de nacimientos. Por tanto, el incremento en la complejidad de los métodos numéricos se debe principalmente a la incorporación de términos no lineales en las funciones vitales. Por ejemplo Kostova [33] usó un método de discretización basado en el método de líneas con el fin de aplicarlo a un caso especial del modelo de Gurtin-MacCamy. Esquemas basados en una discretización upwind fueron analizados por López-Marcos [38] y esquemas numéricos de segundo orden usando el método box fueron considerados por Fairweather y López-Marcos [22], [23]. Sin embargo, la técnica más popular para integrar numéricamente tal tipo de problemas es el método de las características. Por ejemplo, citaremos a Douglas y Milner [21] quienes fueron los primeros en considerar un esquema en diferencias de primer orden con condiciones lineales de frontera, Chiu [16], Kostova [34] (para un modelo que describe interacción entre dinámicas poblacionales), Kwon y Cho [35] y Milner y Rabbiolo [46] (métodos explícitos de dos pasos basados en operadores de diferencias centradas a lo largo de las características con tasa de fertilidad independiente del tamaño total de la población). Los últimos autores también consideraron sus métodos numéricos para la

solución numérica de modelos de dos sexos, y analizaron para los modelos lineales un método de cuarto orden basado en el método clásico Runge-Kutta de cuarto orden. Estos métodos son generalizados en Abia y López-Marcos [3] donde métodos numéricos de orden arbitrario basados en métodos de Runge-Kutta son analizados. La integración a lo largo de las características mediante una representación de la solución teórica fue introducida por Abia y López-Marcos [4]. En este trabajo se consideran y analizan esquemas de segundo orden basados en aproximaciones racionales Padé para las exponenciales. El uso de métodos de dos pasos (como el que fue hecho por Milner y Rabbio [46] y Kwon y Cho [35]) junto con reglas de cuadraturas abiertas se presentan en [5] para obtener métodos explícitos de segundo orden.

Una revisión más detallada sobre la integración numérica de modelos para poblaciones estructuradas por la edad puede encontrarse en [1].

Para los modelos de poblaciones estructuradas por el tamaño muchas de las técnicas numéricas empleadas derivan de los métodos utilizados para el problema estructurado por la edad. Sin embargo, una dificultad añadida es que las curvas características ya no son líneas rectas. Véase [2] para una revisión de las técnicas utilizadas para estos problemas.

3.1.2. Para modelos de poblaciones con difusión espacial

Si ya el estudio numérico de modelos de poblaciones estructuradas por medio de propiedades fisiológicas de los individuos no es muy abundante, cuando se introduce la variable espacial en dichos modelos, los trabajos que existen en la literatura sobre su aproximación numérica son escasos. Los primeros en estudiarlos fueron López y Trigante [39] en 1985, quienes pro-

pusieron un esquema en diferencias finitas para la solución numérica de un modelo de crecimiento de poblaciones estructuradas por la edad y con difusión espacial. Para evitar los problemas computacionales debidos a las singularidades de la mortalidad, este esquema incluía un método explícito para la región $[0, w)$ donde la tasa de mortalidad $\mu(a)$ es pequeña e implícito donde $\mu(a)$ se acerca a ∞ .

En 1990, para un modelo de poblaciones con edad infinita y difusión dirigida, Milner [45] propone un procedimiento para aproximar la solución en el que usa un método de diferencias finitas a lo largo de las direcciones características edad-tiempo combinado con elementos finitos para las variables espaciales. A través de un replanteamiento del modelo, el método consta de dos fases, en la primera se hace uso de una variante del método de diferencias finitas empleado en [21] y en la segunda un proceso acoplado de aproximación basado en el método de Euler.

Existen muchos trabajos numéricos de M.-Y. Kim que responden a la solución de los modelos de poblaciones estructuradas por la edad con difusión. En [28] propone un método de diferencias finitas a lo largo de las características en la dirección edad-tiempo combinada con elementos finitos en la variable espacial para aproximar la solución del modelo. Kim escoge este método porque a lo largo de las características en edad-tiempo, la ecuación principal del modelo puede ser vista como una ecuación diferencial parabólica. Tiene, además, la particularidad de que estas ecuaciones diferenciales parabólicas están acopladas o articuladas entre ellas debido a la dependencia con respecto a la población total de la tasa de mortalidad en una edad específica y del módulo de difusión, y también debido a la condición inicial. Para tratar esto, Kim retrasa el cálculo de los coeficientes del modelo y calcula el valor de edad inicial (condición integral de nacimientos) con cuadraturas numéricas

apropiadas, que permiten trabajar con un esquema lineal. En 1995, junto a Park [31] revisaron un método en diferencias finitas a lo largo de las características en la dirección edad-tiempo combinadas con elementos finitos mixtos para la variable espacial, estos aproximan el flujo poblacional y la distribución de densidad del sistema, y es utilizado para aproximar ambas variables simultáneamente con el mismo grado de precisión. En 1998, de nuevo Kim y Park [32] usan esta técnica refiriéndose a un modelo de epidemiología.

Todos los métodos hasta ese momento involucraban discretizaciones uniformes en tiempo y edad, y con el tamaño de paso en edad igual al tamaño de paso en tiempo. Sin embargo, esto produce dificultades. Por un lado, el uso de pasos constantes en edad y tiempo impide adaptar la discretización. Por otro lado, el acoplamiento en las redes de ambas variables puede causar una gran pérdida de eficiencia. En [9], Ayati propone un método numérico que permite pasos en tiempo variables y discretización en edad y tiempo independientes. El autor considera una discretización móvil de la edad que transforma el problema en un sistema acoplado de ecuaciones parabólicas. El sistema resultante se discretiza usando un método en diferencias para la variable temporal y un método Galerkin para la variable espacial. Más tarde Ayati y Dupont [11] consideran una generalización usando elementos finitos de mayor orden.

Por otro lado, Ayati [10] realiza simulaciones numéricas utilizando discretizaciones en edad y espacio consideradas en los trabajos anteriores y haciendo la integración temporal usando extrapolación de paso doble para un modelo que describía el desarrollo de la bacteria *Proteus mirabilis*. Finalmente en [12], Ayati et al. (2006) revisan un interesante modelo para representar la invasión en tumores cancerígenos en los que se puede distinguir tres tipos de componentes: uno molecular en los procesos de difusión y

taxis, otro celular con la presencia de la variable de edad celular y otro de tejido con la presencia de variables espaciales. La dinámica espacial se revela en la difusión y la haptotaxis. Los autores tuvieron en cuenta que las variables edad y tiempo estaban desacopladas y así proponen primero un modelo multiescala para el envejecimiento, crecimiento y difusión de las subpoblaciones celulares, y segundo un detallado trabajo numérico de la solución que consiste en el uso de un método numérico de paso doble para la variable temporal, que se fundamenta en un método Galerkin de malla movible para la variable edad y uno de paso doble para la variable tiempo, y para la integración con la variable espacial, el uso de un método implícito de dirección alternante, en particular un método de esquema implícito de direcciones alternadas (Alternating Direction Implicit -ADI-).

Por otro lado, Deng y Hallam [19] enuncian su esquema numérico en el que se aplica una discretización en diferencias finitas para el dominio tiempo-edad a lo largo de las características y una discretización tipo elementos finitos para el dominio espacial. El modelo matemático utilizado en su trabajo tiene en cuenta dos etapas de maduración de los individuos de la población, un primer estado sésil o de inmovilidad y un segundo momento de individuos maduros que se mueven en un dominio espacial.

En el año 2006, Kim [29] propone un método Galerkin para la variable espacial y el método de Euler regresivo para las variables edad y tiempo para un modelo epidémico SIS con difusión y mortalidad no acotada. En 2008, este mismo autor [30], presenta un método de elementos finitos híbrido: un método Galerkin discontinuo en el dominio edad-tiempo y un método de elementos finitos estándar para las variables espaciales. En el método resultante las discretizaciones en edad y tiempo están desacopladas, permitiendo pasos variables. Pelovska [49] en 2008, introduce un método explícito al que llama

Super Time Stepping (STS) para problemas parabólicos. El método consiste en una variación del esquema explícito estándar para la ecuación del calor adaptado para resolver modelos de poblaciones estructuradas por la edad con difusión espacial lineal. Este algoritmo es un método de aceleración para esquemas explícitos en problemas parabólicos. La técnica relaja la condición de estabilidad al final de cada paso temporal que se impone para el esquema explícito normal y demanda estabilidad al final de cada superpaso, donde un superpaso consiste de K subpasos. Esto implica que se pueden tomar pasos temporales más largos y, en consecuencia, el número total de pasos se reduce haciendo que las computaciones sean más veloces comparadas con un esquema explícito estándar. Los pasos intermedios (subpasos) se escogen a través de una formula detallada en dicho trabajo.

En 2009, Cusulin y Gerardo-Giorda en [18] proponen un método integrando separadamente las variables tiempo y edad por medio de diferencias finitas y la variable espacial por elementos finitos. El método es implícito en tiempo y para cada paso en tiempo, implícito en edad. Se trata específicamente la situación en que la mortalidad no está acotada en las proximidades de la edad máxima finita.

Finalmente Liang et al. en el año 2011, en [37], proponen un esquema implícito de segundo orden a lo largo de las características en tiempo y edad, aunque también se propone una aproximación explícita usando extrapolación. El método se complementa con el uso de elementos finitos para las coordenadas espaciales.

3.2. Un método numérico para el modelo matemático de poblaciones estructuradas por la edad con difusión espacial

Por otro lado, no todos los trabajos anteriormente citados presentan simulaciones numéricas que validen los métodos numéricos propuestos. Además las pocas experimentaciones llevadas a cabo, se realizan en situaciones muy sencillas: sobretodo en lo que se refiere al coeficiente de difusión que se suele considerar constante o, desde luego, independiente de la densidad de población. Esta es la motivación de nuestro trabajo: proponer un método numérico adecuado para realizar una simulación en casos de difusión más compleja, como por ejemplo, dependiente del tamaño de la población total.

La condición (2.15) conlleva a que la mortalidad μ sea una función no acotada, lo que implica dificultades tanto desde el punto de vista del análisis como del tratamiento numérico del modelo. Para evitar los problemas que acarrea el considerar una función de mortalidad no acotada, diferentes autores proponen reescribir el problema de encontrar la solución de (2.9)-(2.13), realizando un cambio de variable (véase, por ejemplo, para poblaciones estructuradas por la edad sin difusión [6], [7] y [8], y para poblaciones estructuradas por la edad y con difusión [18]). Para ello, introducimos una nueva función incógnita v relacionada con la densidad de población original u en la forma

$$u(x, a, t) = \pi(a)v(x, a, t), \quad (3.1)$$

donde $\pi(a)$ es la función de supervivencia definida en (2.14).

Esto nos lleva al problema de encontrar $v(x, a, t)$ solución del problema:

$$\frac{\partial v}{\partial t} + \frac{\partial v}{\partial a} - \nabla \cdot (k(x, P(t)) \nabla v) = 0, \quad x \in \Omega, \quad a_+ > a > 0, \quad T > t > 0, \quad (3.2)$$

$$v(x, 0, t) = \int_0^{a_+} \alpha(a) v(x, a, t) da, \quad x \in \Omega, \quad T > t > 0, \quad (3.3)$$

$$k(x, P(t)) \nabla v(x, a, t) \cdot n = 0, \quad x \in \partial\Omega, \quad a_+ > a > 0, \quad T > t > 0, \quad (3.4)$$

$$v(x, a, 0) = v_0(x, a), \quad x \in \Omega, \quad a_+ > a > 0, \quad (3.5)$$

$$P(t) = \int_{\Omega} \int_0^{a_+} \pi(a) v(x, a, t) dadx. \quad (3.6)$$

Donde $v_0(x, a) = \frac{u_0(x, a)}{\pi(a)}$ y $\alpha(a) = \beta(a)\pi(a)$.

Nótese que el cambio de variable elimina la tasa de mortalidad no acotada de la ecuación en derivadas parciales, y sólo aparece en el modelo a través de la función de supervivencia que ya es una función acotada.

Consideramos el problema alternativo (3.2)-(3.6) obtenido tras el cambio de variable. La ecuación (3.2), por la identidad de Green y la condición frontera (3.4), se puede escribir en su forma débil: buscamos $v \in H^1(\Omega)$ que satisfaga

$$\left\langle \frac{\partial v}{\partial t} + \frac{\partial v}{\partial a}, w \right\rangle + \langle k(x, P) \nabla v, \nabla w \rangle = 0, \quad w \in H^1(\Omega). \quad (3.7)$$

Para obtener el procedimiento numérico asociado al modelo de poblaciones estructuradas por la edad con difusión espacial, discretizamos (3.7) junto con (3.3), (3.6) y el dato inicial (3.5). El método numérico que proponemos integra el modelo a lo largo de las curvas características. Si consideramos las curvas características, que en este caso se corresponden con $a - t = c$, con c constante, la ecuación (3.7) se puede reescribir así:

$$\left\langle \frac{d}{dt} v(x, t + c, t), w(x) \right\rangle + \langle k(x, P(t)) \nabla v(x, t + c, t), \nabla w(x) \rangle = 0, \quad (3.8)$$

$$t + c < a_+. \quad (3.8)$$

Es decir, en una curva característica que parte del punto (\bar{a}, \bar{t}) , la ecuación se representa mediante:

$$\left\langle \frac{d}{dt}v(x, \bar{a} + t, \bar{t} + t), w(x) \right\rangle + \langle k(x, P(\bar{t} + t))\nabla v(x, \bar{a} + t, \bar{t} + t), \nabla w(x) \rangle = 0, \\ \bar{a} + t < a_+, \bar{t} + t < T. \quad (3.9)$$

Consideramos primero la discretización en las variables tiempo y edad: introducimos una malla uniforme para la edad en el intervalo $[0, a_+]$, y el tiempo en el intervalo $[0, T]$. El tamaño de paso en edad y tiempo, Δt , se define de la siguiente manera, sea J un entero positivo dado, entonces $\Delta t = \frac{a_+}{J}$ y el número de pasos en tiempo será $N = \left\lceil \frac{T}{\Delta t} \right\rceil$. Las edades discretas serán $a_j = j\Delta t$, con $j = 0, 1, \dots, J$ y los tiempos discretos $t^n = n\Delta t$, con $n = 0, 1, \dots, N$. En este orden de ideas, $v_j^n(x)$ representa una aproximación a la solución $v(x, a_j, t^n)$, con $0 \leq j \leq J$, $0 \leq n \leq N$ y $x \in \Omega$, que se obtiene utilizando la siguiente discretización de las ecuaciones (3.9), (3.3) y (3.6):

$$\langle v_{j+1}^{n+1}(x), w(x) \rangle - \langle v_j^n(x), w(x) \rangle = -\Delta t \langle k(x, P^n)\nabla v_{j+1}^{n+1}(x), \nabla w(x) \rangle, \\ 0 \leq j \leq J - 1, \quad (3.10)$$

con

$$v_0^{n+1}(x) = \sum_{j=0}^{J-1} \Delta t \alpha_j v_j^{n+1}(x), \quad (3.11)$$

$$P^{n+1} = \int_{\Omega} \sum_{j=0}^{J-1} \Delta t \pi_j v_j^{n+1}(x) dx, \quad (3.12)$$

para cada $0 \leq n \leq N - 1$. Aquí hemos utilizado la notación $\pi_j = \pi(a_j)$ y $\alpha_j = \alpha(a_j)$, $0 \leq j \leq J$. Nótese que, para discretizar el segundo sumando de (3.9), estamos discretizando implícitamente el término lineal relativo a la densidad de población, y explícitamente el término no lineal relativo al

coeficiente de difusión dependiente de la población total, lo que da lugar a una discretización de primer orden.

La condición inicial de la que partimos se obtiene de la discretización del dato inicial del problema, es decir,

$$v_j^0(x) = v_0(x, a_j), 0 \leq j \leq J - 1, \quad (3.13)$$

y

$$P^0 = \int_{\Omega} \sum_{j=0}^{J-1} \Delta t \pi_j v_j^0(x) dx. \quad (3.14)$$

Así pues, en cada nivel de tiempo t^n , disponemos de $v_j^n(x)$, $0 \leq j \leq J$, y P^n ; y el método numérico nos proporciona la aproximación en el nuevo nivel t^{n+1} , es decir, $v_j^{n+1}(x)$, $0 \leq j \leq J$, y P^{n+1} .

Consideramos ahora la discretización espacial. Introducimos una triangulación \mathcal{J}_h para Ω . Asumimos que \mathcal{J}_h es una partición regular y simple cuasi uniforme de Ω con tamaño de malla h . En términos generales, hacemos una partición de Ω en símlices con longitud de borde $O(h)$. Por simplicidad, asumimos que $\bar{\Omega} = \bigcup_{e \in \mathcal{J}_h} e$, donde e es un elemento (símplice) de \mathcal{J}_h . Sea V_h el espacio de funciones polinómicas a trozos continuas, de grado menor o igual que $r \geq 1$ sobre \mathcal{J}_h . Para más detalles sobre la definición de V_h , puede revisarse [17]. También asumimos que \mathcal{N}_h es el conjunto de nodos desconocidos de V_h y $\{\varphi_m\}_{m \in \mathcal{N}_h}$ es la base nodal estándar de elementos finitos de V_h . Entonces, el esquema de aproximación numérica por elementos finitos para el modelo, se formula de la siguiente manera. Para $0 \leq j \leq J$ y $0 \leq n \leq N$, definimos $v_{j,h}^n(x)$ aproximación a $v_j^n(x)$ sobre V_h así:

$$v_{j,h}^n(x) = \sum_{m \in \mathcal{N}_h} v_{j,m}^n \varphi_m(x), \quad (3.15)$$

y, a partir de (3.10), se obtiene:

$$\begin{aligned} \sum_{m \in \mathcal{N}_h} v_{j+1,m}^{n+1} \langle \varphi_m(x), w(x) \rangle - \sum_{m \in \mathcal{N}_h} v_{j,m}^n \langle \varphi_m(x), w(x) \rangle \\ = -\Delta t \sum_{m \in \mathcal{N}_h} v_{j+1,m}^{n+1} \langle k(x, P^n) \nabla \varphi_m(x), \nabla w(x) \rangle, \quad \forall w \in V_h. \end{aligned} \quad (3.16)$$

Tomando $w(x) = \varphi_l(x)$, $l \in \mathcal{N}_h$, (3.16) se reescribe así:

$$\begin{aligned} \sum_{m \in \mathcal{N}_h} v_{j+1,m}^{n+1} \langle \varphi_m(x), \varphi_l(x) \rangle - \sum_{m \in \mathcal{N}_h} v_{j,m}^n \langle \varphi_m(x), \varphi_l(x) \rangle \\ = -\Delta t \sum_{m \in \mathcal{N}_h} v_{j+1,m}^{n+1} \langle k(x, P^n) \nabla \varphi_m(x), \nabla \varphi_l(x) \rangle. \end{aligned} \quad (3.17)$$

Para completar la descripción del método, hay que añadir las aproximaciones en V_h de las ecuaciones (3.11) y (3.12).

El esquema presentado, válido para el problema espacial n dimensional, será particularizado al caso unidimensional con elementos finitos lineales. Así pues, a partir de este momento nos centramos en el caso unidimensional: tomamos $\Omega = [x_{min}, x_{max}] \subset \mathbb{R}$ y $V_h = M_0^1(\Omega)$, siendo $M_0^1(\Omega)$ el conjunto de funciones polinómicas a trozos de grado menor o igual que 1 y continuas. De esta forma, introducimos una malla uniforme para este intervalo de la siguiente manera: sea L un entero positivo, definimos el tamaño de paso espacial $h = \frac{x_M - x_m}{L}$, y así los nodos espaciales se describen como $x_l = x_m + hl$, con $l = 0, 1, \dots, L$. Sea \mathcal{B} la base nodal estándar de elementos finitos para $M_0^1(\Omega)$ definida como $\mathcal{B} = \{\phi_0, \phi_1, \dots, \phi_L\}$, tal que para cada $0 \leq l \leq L$:

$$\phi_l(x_m) = \delta_{lm} = \begin{cases} 1 & \text{si } m = l \\ 0 & \text{si } m \neq l \end{cases} \quad (3.18)$$

para $0 \leq m \leq L$. Entonces en este caso, (3.17) se escribe, para $0 \leq l \leq L$,

como:

$$\begin{aligned} \sum_{m=0}^L v_{j+1,m}^{n+1} \langle \phi_m(x), \phi_l(x) \rangle - \sum_{m=0}^L v_{j,m}^n \langle \phi_m(x), \phi_l(x) \rangle \\ = -\Delta t \sum_{m=0}^L v_{j+1,m}^{n+1} \langle k(x, P^n) \phi'_m(x), \phi'_l(x) \rangle. \end{aligned} \quad (3.19)$$

En lo que respecta al producto interno de los elementos de la base, teniendo en cuenta el soporte compacto de dichas funciones, sólo es necesario calcular los productos internos $\langle \phi_l, \phi_l \rangle$, $\langle \phi_{l-1}, \phi_l \rangle$ y $\langle \phi_{l+1}, \phi_l \rangle$, pues en los demás casos estas integrales son nulas.

De esta manera, definimos una matriz cuadrada $A = (a_{ml})$, de orden $L + 1$, con componentes $a_{ml} = \langle \phi_m, \phi_l \rangle$. Los elementos no nulos vienen dados por las siguientes integrales:

$$\langle \phi_l(x), \phi_l(x) \rangle = \frac{2h}{3}, \quad 1 \leq l \leq L - 1, \quad (3.20)$$

$$\langle \phi_0(x), \phi_0(x) \rangle = \frac{h}{3}, \quad (3.21)$$

$$\langle \phi_L(x), \phi_L(x) \rangle = \frac{h}{3}, \quad (3.22)$$

$$\langle \phi_{l-1}(x), \phi_l(x) \rangle = \frac{h}{6}, \quad 1 \leq l \leq L, \quad (3.23)$$

$$\langle \phi_{l+1}(x), \phi_l(x) \rangle = \frac{h}{6}, \quad 0 \leq l \leq L - 1, \quad (3.24)$$

quedando la matriz A así:

$$A = \frac{h}{6} \begin{pmatrix} 2 & 1 & 0 & \cdots & 0 \\ 1 & 4 & 1 & \cdots & 0 \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & \cdots & 1 & 4 & 1 \\ 0 & \cdots & 0 & 1 & 2 \end{pmatrix}. \quad (3.25)$$

Análogamente, definimos una matriz cuadrada $B^n = (b_{ml}^n)$, de orden $L+1$, correspondiente a los productos internos $b_{ml}^n = \langle k(x, P^n)\phi'_m(x), \phi'_l(x) \rangle$. Como antes, debido al carácter local de las funciones de la base, solo algunos elementos son no nulos, estos son:

$$b_{ll}^n = \langle k(x, P^n)\phi'_l, \phi'_l \rangle = \frac{1}{h^2} \int_{x_{l-1}}^{x_{l+1}} k(x, P^n) dx, \quad 1 \leq l \leq L-1, \quad (3.26)$$

$$b_{00}^n = \langle k(x, P^n)\phi'_0, \phi'_0 \rangle = \frac{1}{h^2} \int_{x_0}^{x_1} k(x, P^n) dx, \quad (3.27)$$

$$b_{LL}^n = \langle k(x, P^n)\phi'_L, \phi'_L \rangle = \frac{1}{h^2} \int_{x_{L-1}}^{x_L} k(x, P^n) dx. \quad (3.28)$$

$$b_{l-1,l}^n = \langle \phi'_{l-1}, \phi'_l \rangle = \frac{-1}{h^2} \int_{x_{l-1}}^{x_l} k(x, P^n) dx, \quad 1 \leq l \leq L, \quad (3.29)$$

y

$$b_{l+1,l}^n = \langle \phi'_{l+1}, \phi'_l \rangle = \frac{-1}{h^2} \int_{x_l}^{x_{l+1}} k(x, P^n) dx, \quad 0 \leq l \leq L-1. \quad (3.30)$$

Y así (3.19) se reescribe, para $0 \leq j \leq J-1$, como:

$$A\mathbf{v}_{j+1}^{n+1} - A\mathbf{v}_j^n = -\Delta t B^n \mathbf{v}_{j+1}^{n+1}. \quad (3.31)$$

Aunque el método es implícito, sólo lo es de forma lineal, podemos reescribirlo como:

$$\mathbf{v}_{j+1}^{n+1} = (A + \Delta t B^n)^{-1} A\mathbf{v}_j^n, \quad 0 \leq j \leq J-1, \quad (3.32)$$

siendo $\mathbf{v}_{j+1}^{n+1} = (v_{j+1,0}^{n+1}, v_{j+1,1}^{n+1}, \dots, v_{j+1,L}^{n+1})'$.

Completamos con la aproximación a los nacimientos describiendo la proyección de las funciones en el espacio V_h , obteniendo

$$\mathbf{v}_0^{n+1} = \sum_{j=0}^{J-1} \Delta t \alpha_j \mathbf{v}_j^{n+1}, \quad (3.33)$$

ecuación que también es linealmente implícita, siguiendo un procedimiento similar al anterior.

Por último, para el cálculo de la población total, la integración en la variable espacial de funciones lineales a trozos proporciona la fórmula

$$P^{n+1} = \sum_{l=0}^L {}'' h \left(\sum_{j=0}^{J-1} \Delta t \pi_j v_{j,l}^{n+1} \right), \quad (3.34)$$

donde la doble prima en la suma indica que el primer y último término están multiplicados por 1/2.

Capítulo 4

Experimentos numéricos

Para el tratamiento de los experimentos numéricos, damos cuenta del modelo de poblaciones estructuradas por la edad con difusión espacial (3.2)-(3.6), utilizando el método presentado en el capítulo anterior. La experimentación que hemos realizado pretende poner de manifiesto el papel de la difusión en los modelos de poblaciones estructuradas por la edad.

En las simulaciones hemos considerado un recinto y una edad máxima similares a los tomados por Cusulin y Gerardo-Giorda en [18], es decir, $\Omega = [0, 1]$ y $a_+ = 100$. Hemos considerado un horizonte temporal de simulación $T = 60$ para el que hemos podido observar una dinámica significativa en la evolución de la población.

En lo que se refiere a la función de mortalidad, consideramos la típica función test $\mu(a) = \frac{1}{a_+ - a}$. Recordemos que dicha función sólo se utiliza en el método numérico a través de la función de supervivencia (2.14) en los puntos de la red de edad. Teniendo en cuenta que estos valores no varían con el tiempo, podrían obtenerse de una vez por todas antes de empezar la simulación. Iannelli y Milner [27] proponen diferentes técnicas para aproximar

dichos valores. Aquí, nosotros utilizaremos el valor exacto $\pi(a) = 1 - \frac{a}{a_+}$.

Respecto a la función de tasa de fertilidad, escogemos una similar a la que utiliza Cusulin y Gerardo-Giorda [18], caracterizada por tener una ventana de fertilidad finita, en nuestro caso $[20, 50]$, regular y con un máximo en el punto medio de dicha ventana, esto es:

$$\beta(a) = \begin{cases} 0 & \text{si } 0 \leq a \leq 20 \\ \frac{10^{-7}}{1.2}(a - 20)^3(50 - a)^3 & \text{si } 20 < a \leq 50 \\ 0 & \text{si } a > 50 \end{cases} \quad (4.1)$$

Su gráfica puede verse en la Figura 4.1.

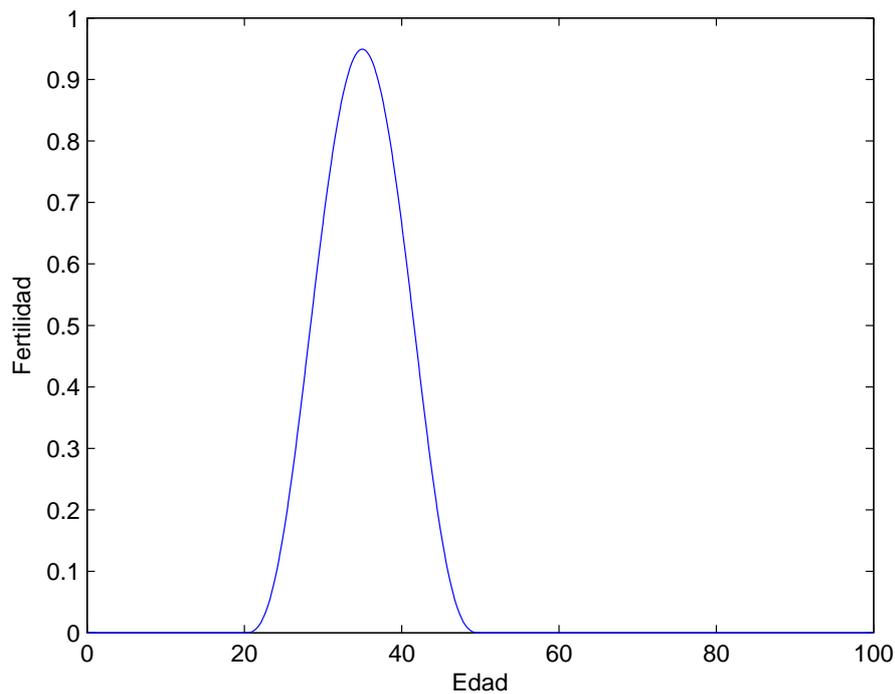


Figura 4.1: Función de fertilidad

Consideramos una distribución inicial de población localizada dentro de

$[0, 1] \times [0, a_+]$. Será una función de clase C^2 con soporte compacto y simétrica respecto a las variables x y a , respectivamente.

Denotando por

$$w = \left(\frac{a - 10}{5}\right)^2 + \left(\frac{x - 0.2}{0.1}\right)^2, \quad (4.2)$$

entonces

$$v_0(x, a) = \begin{cases} 5w^3 - 21w + 43 & \text{si } 0 \leq w \leq 1, \\ (4 - w)^3 & \text{si } 1 < w < 4, \\ 0 & \text{si } w \geq 4. \end{cases} \quad (4.3)$$

La Figura 4.2 presenta dicha distribución inicial.

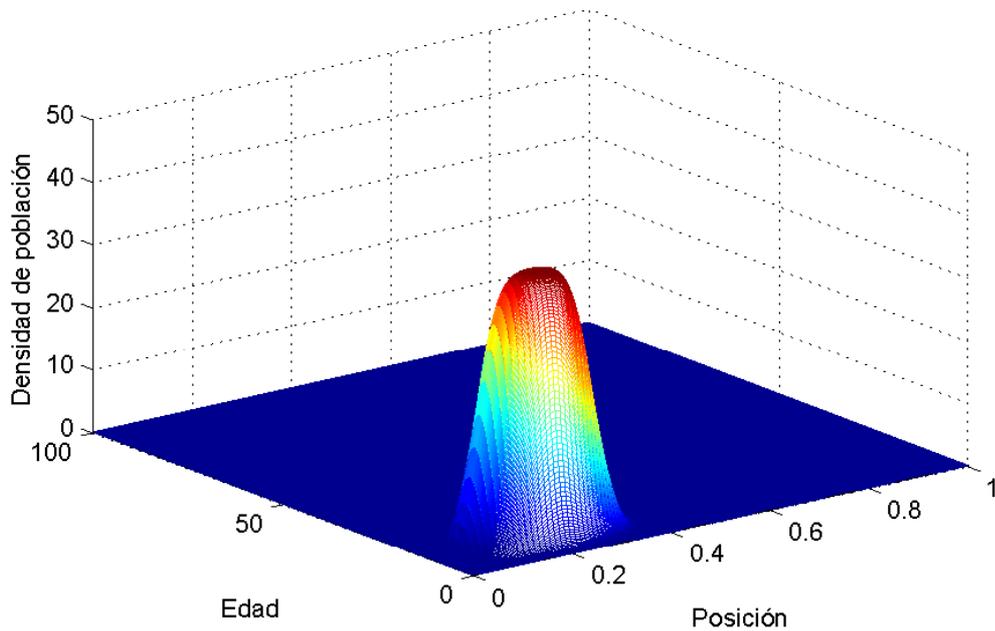


Figura 4.2: Distribución inicial

Vale la pena aclarar que el dato inicial y la tasa de fertilidad (4.1) respetan

la compatibilidad entre la condición inicial (3.5) y la condición integral de nacimientos (3.3): esto es, v_0 satisface (3.3) en $a = 0$. Para $a = 0$ tenemos que $w \geq 4$, con lo que:

$$v_0(x, 0) = 0. \quad (4.4)$$

De otro lado,

$$\int_0^{a+} \beta(a)\pi(a)v_0(x, a)da = \int_0^{20} \beta(a)\pi(a)v_0(x, a)da + \int_{20}^{a+} \beta(a)\pi(a)v_0(x, a)da \quad (4.5)$$

y como $\beta(a) = 0$ para $a \leq 20$ y $v_0(x, a) = 0$ para $a > 20$ pues $w \geq 4$, entonces

$$v(x, 0, 0) = 0, \quad (4.6)$$

cumpléndose la igualdad.

La compatibilidad entre la condición inicial y la condición integral de nacimientos es de suma importancia a la hora de trabajar los experimentos computacionales para que no se añadan discontinuidades que el modelo no contiene; Cusulin y Gerardo-Giorda, por ejemplo, no la tienen en cuenta en [18].

Los tamaños de paso en la discretización están tomados de manera que la solución numérica del problema no suscita mejoras significativas si estos se refinan, así pues se tomarán como parámetros de la discretización $L = 100$ y $J = 1000$. Los tamaños de paso podrían proveer niveles en tiempo sin interés biológico, pero es posible organizar la solución numérica en tiempos para el output relevantes, por ejemplo, una semana o un año.

Los siguientes experimentos están clasificados dependiendo del coeficiente de difusión elegido. Debido a que la difusión no interfiere con las tasas de mortalidad y de fertilidad, la evolución de la población total a lo largo del

tiempo es la misma en todos los experimentos que se presentan, independientemente del tipo de difusión con que se esté trabajando. En la Figura 4.3 podemos observar dicha evolución: con las funciones vitales elegidas, la población total aumenta con el tiempo.

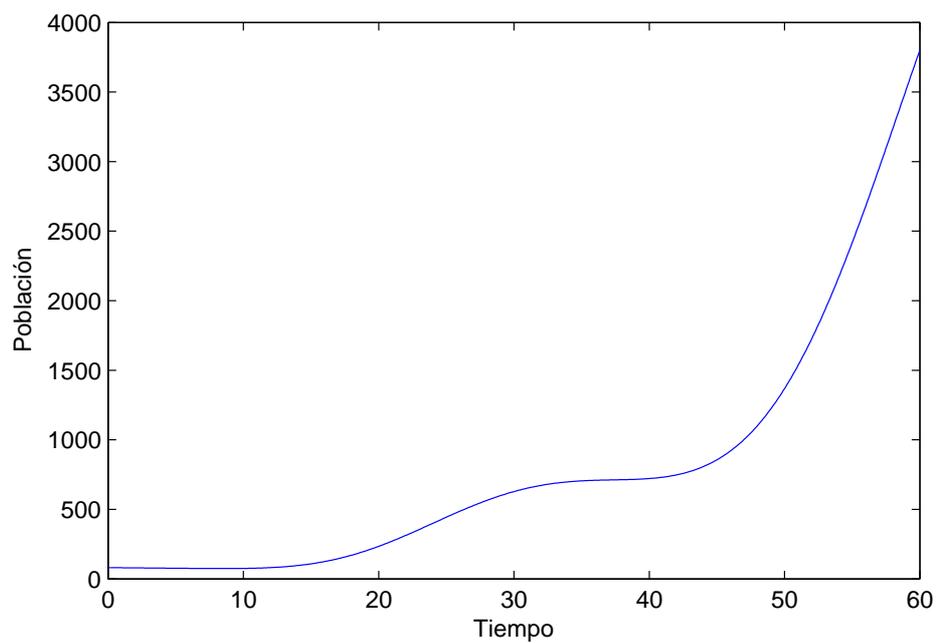


Figura 4.3: Evolución de la Población Total

4.1. Módulo de difusión constante

En esta sección consideramos el caso más sencillo en el que el coeficiente de difusión es constante y veremos el comportamiento de la población dependiendo del valor de dicho coeficiente.

Dado que la difusión se toma constante, la matriz B definida para describir el método numérico no cambia con el tiempo y se escribe:

$$B = \frac{k}{h} \begin{pmatrix} 1 & -1 & 0 & \cdots & 0 \\ -1 & 2 & -1 & \cdots & 0 \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & \cdots & -1 & 2 & -1 \\ 0 & \cdots & 0 & -1 & 1 \end{pmatrix}. \quad (4.7)$$

Hemos considerado los coeficientes de difusión $k = 10^{-3}$, $k = 5.71 \times 10^{-3}$ y $k = 10^{-2}$. Partiendo del mismo dato inicial (Figura 4.2) hemos observado la evolución en cada caso. Nos fijamos en primer lugar en la población local

$$p(x, t) = \int_0^{a+} \pi(a)v(x, a, t)da, \quad (4.8)$$

que inicialmente está distribuida en el intervalo $[0, 0.4]$ (ver Figura 4.4).

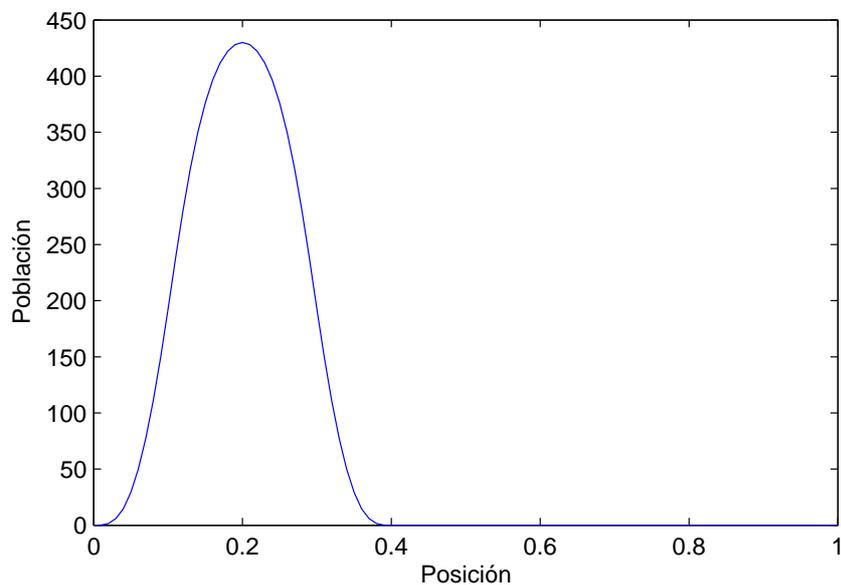


Figura 4.4: $p(t, x)$ inicial

En las siguientes figuras, para cada valor de k podemos observar la evolución de dicha población calculada numéricamente en los instantes $t = 10, 25, 40$ y 55 (Figuras 4.5, 4.6, 4.7 y 4.8, respectivamente). Puede apreciarse cómo cuanto mayor es el valor del coeficiente de difusión, más rápidamente se difunde la población en la región espacial, tendiendo con el tiempo a alcanzar un valor constante de la población local $p(t, x)$ (véase la última gráfica de la Figura 4.8, que es prácticamente plana). En cada instante, los picos más altos de población se alcanzan para los valores de k más pequeños, de menor difusión.

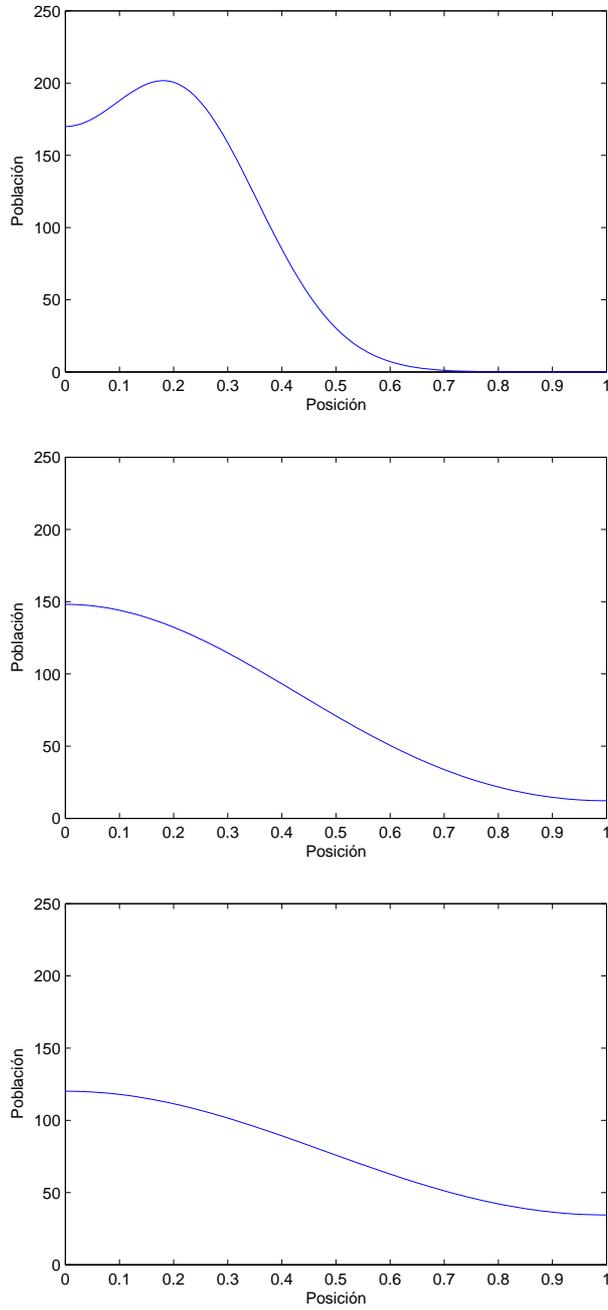


Figura 4.5: $p(t, x)$ en el instante $t=10$ para $k = 10^{-3}, 5.71 \times 10^{-3}$ y 10^{-2}

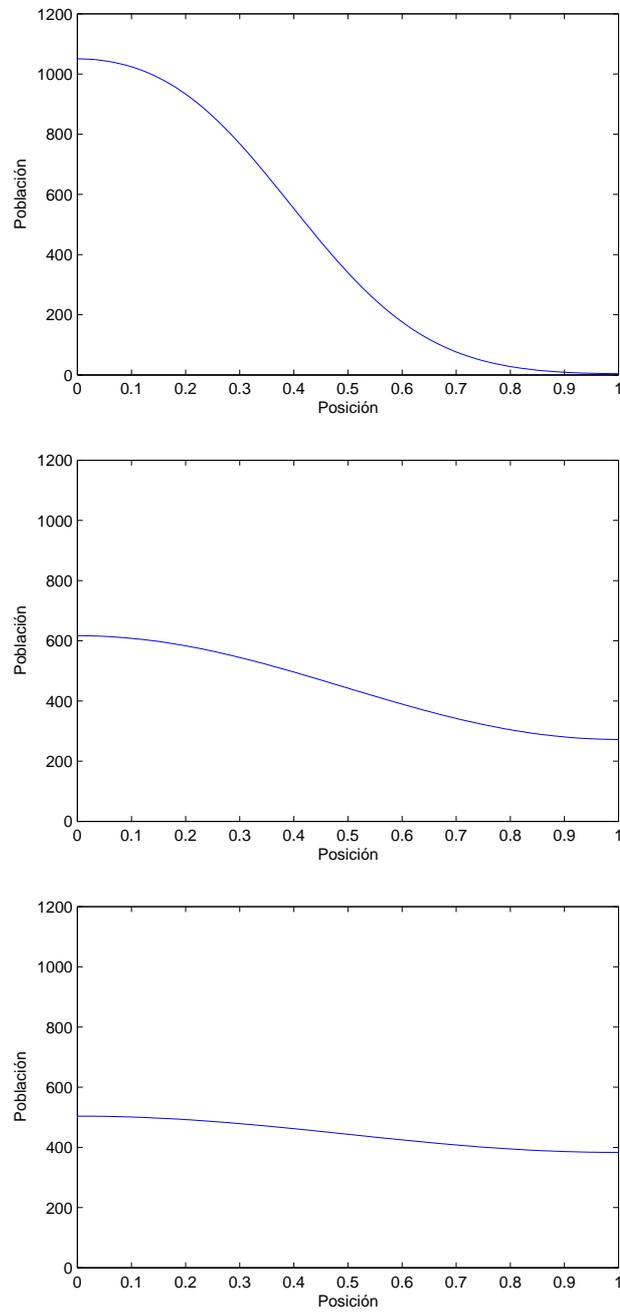


Figura 4.6: $p(t, x)$ en el instante $t=25$ para $k = 10^{-3}, 5.71 \times 10^{-3}$ y 10^{-2}

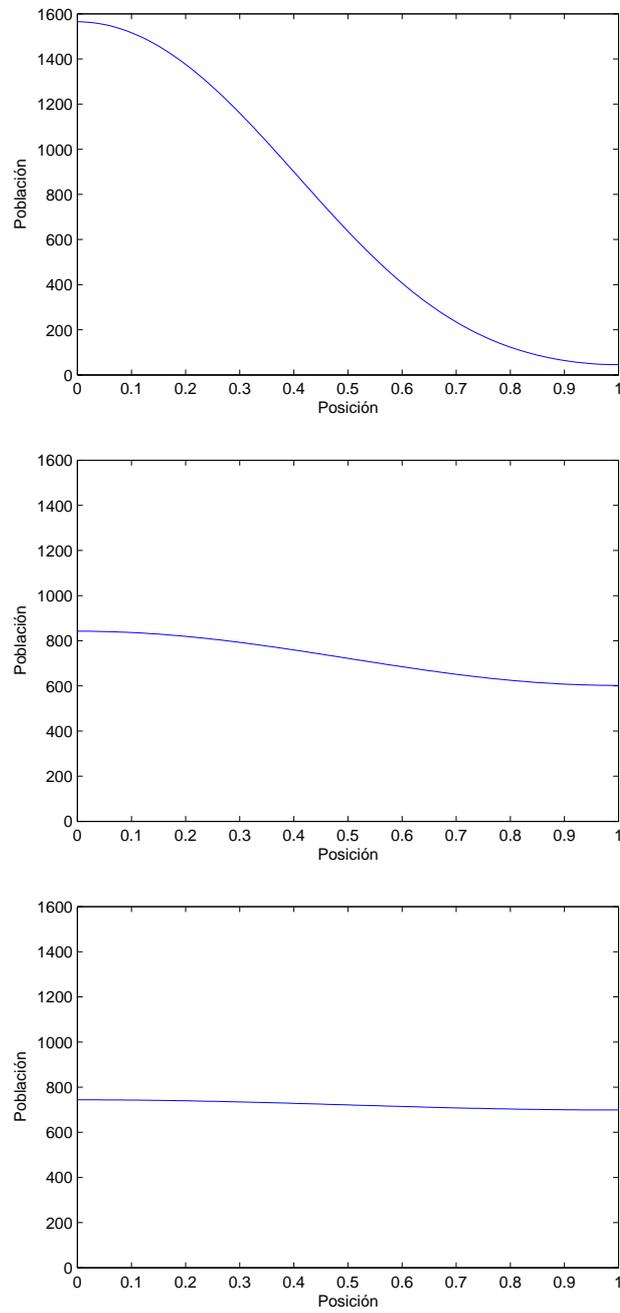


Figura 4.7: $p(t, x)$ en el instante $t=40$ para $k = 10^{-3}, 5.71 \times 10^{-3}$ y 10^{-2}

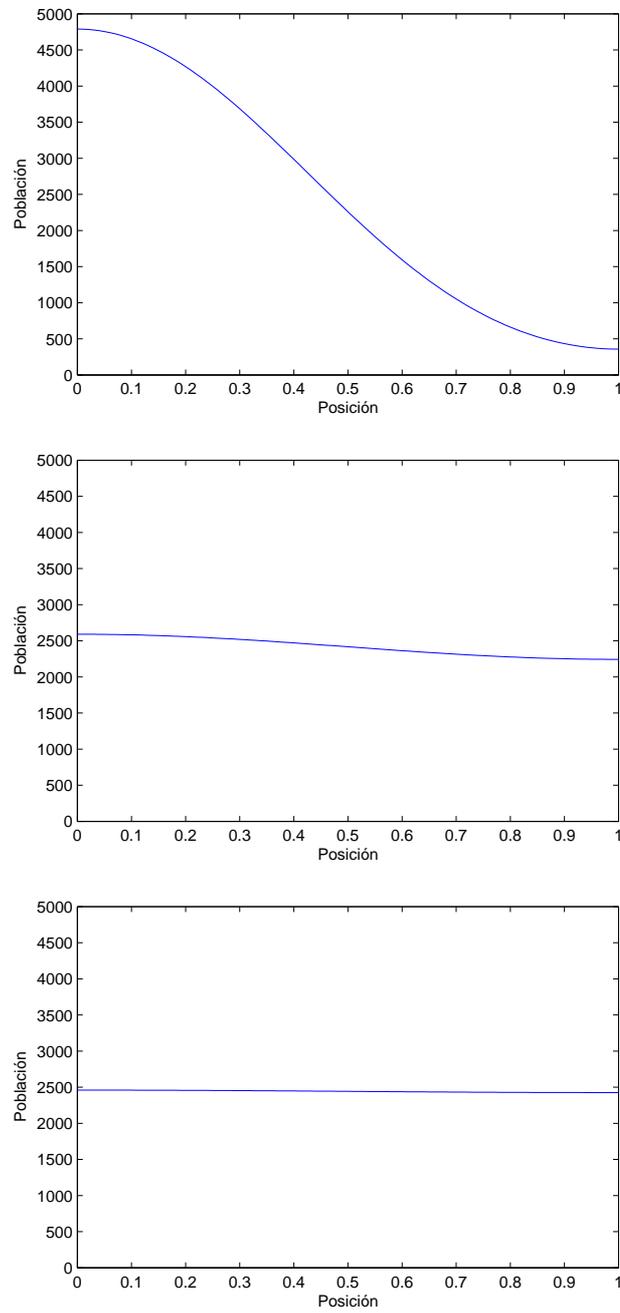


Figura 4.8: $p(t, x)$ en el instante $t=55$ para $k = 10^{-3}, 5.71 \times 10^{-3}$ y 10^{-2}

Puede observarse mejor esta dinámica en las siguientes figuras (4.9, 4.10, 4.11 y 4.12) que presentan, para cada uno de los valores de k , la densidad de población v computada en los diferentes instantes de output ($t = 10, 25, 40$ y 55). Aquí de nuevo se aprecia la rapidez con que se difunde la población a lo largo de la región espacial. Por ejemplo, en la Figura 4.9, se observa que la densidad de población empieza a distribuirse rápidamente para $k = 5.71 \times 10^{-3}$ y $k = 10^{-2}$. Sin embargo, la difusión es más lenta para $k = 10^{-3}$. Con el tiempo, se sigue apreciando la difusión de la población junto con los procesos de envejecimiento y nacimientos. Finalmente, en el instante $t = 55$ (Figura 4.12), para el mayor valor de k , se obtiene el mismo perfil en edad en todos los puntos del recinto, no así para $k = 10^{-3}$.

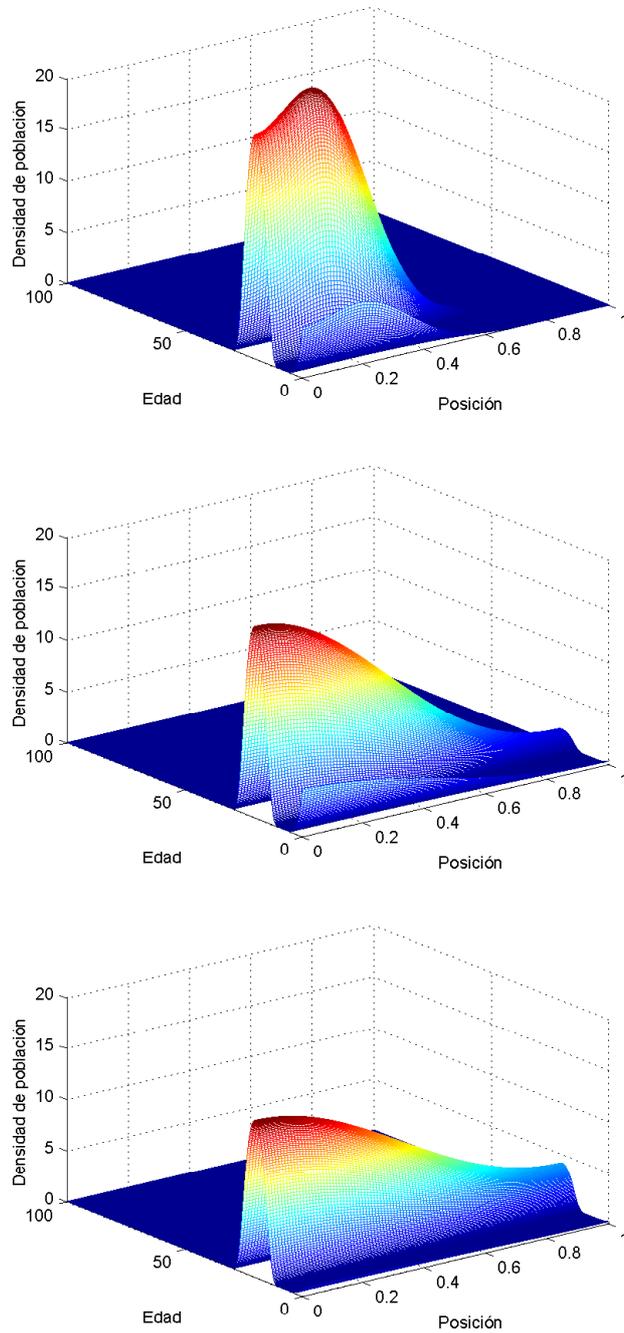


Figura 4.9: Densidades de población en el instante $t=10$ para $k = 10^{-3}$, 5.71×10^{-3} y 10^{-2}

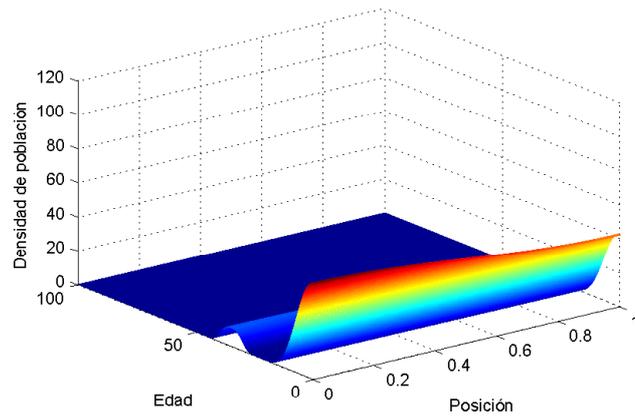
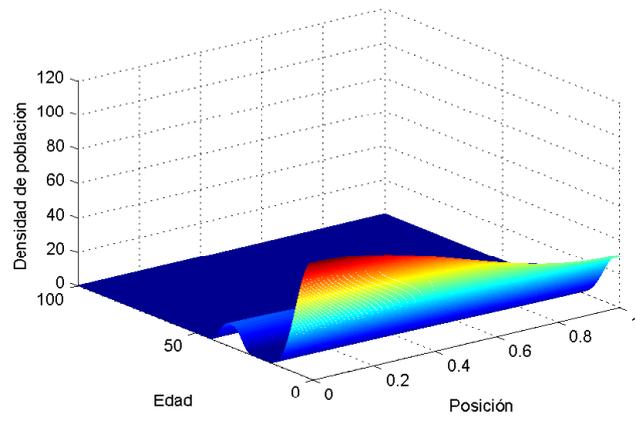
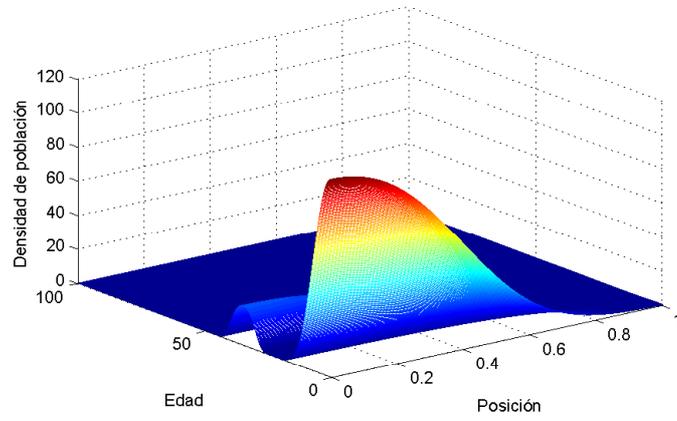


Figura 4.10: Densidades de población en el instante $t=25$ para $k = 10^{-3}$, 5.71×10^{-3} y 10^{-2}

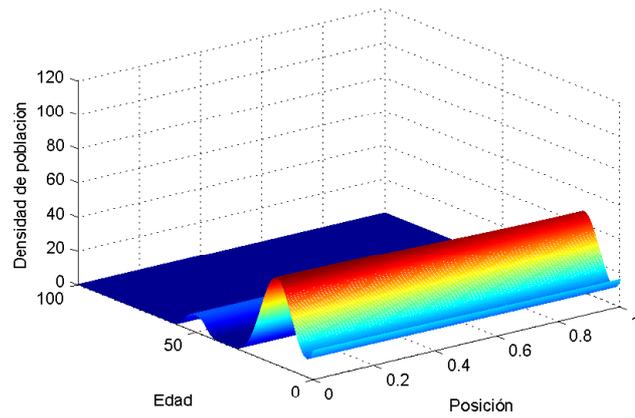
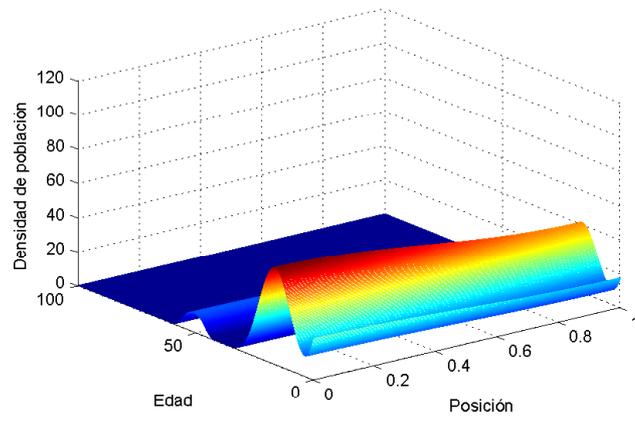
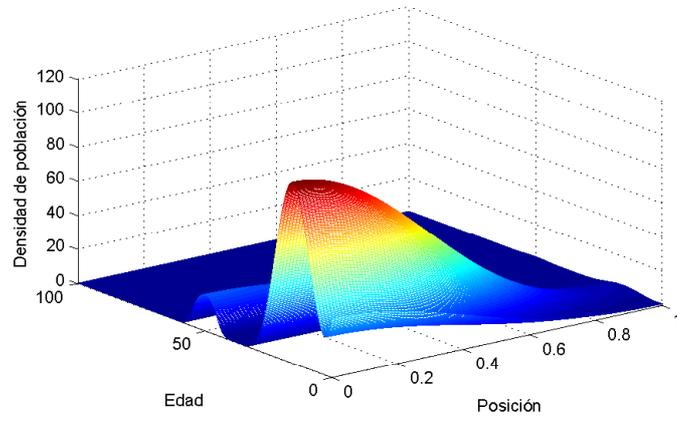


Figura 4.11: Densidades de población en el instante $t=40$ para $k = 10^{-3}$, 5.71×10^{-3} y 10^{-2}

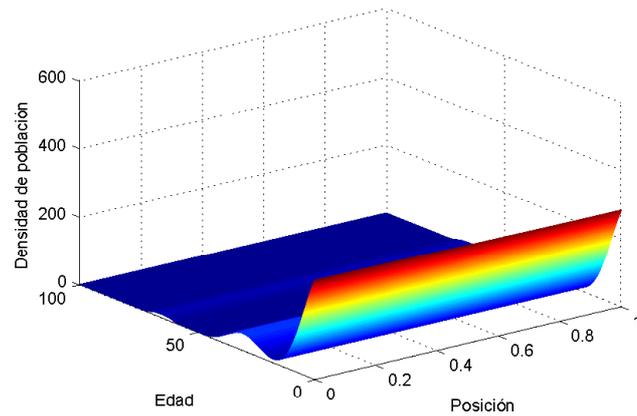
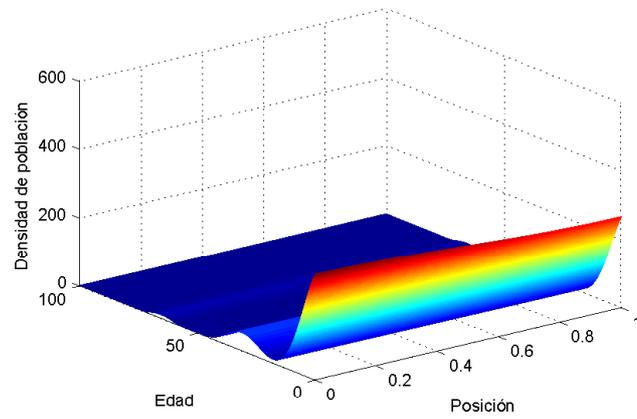
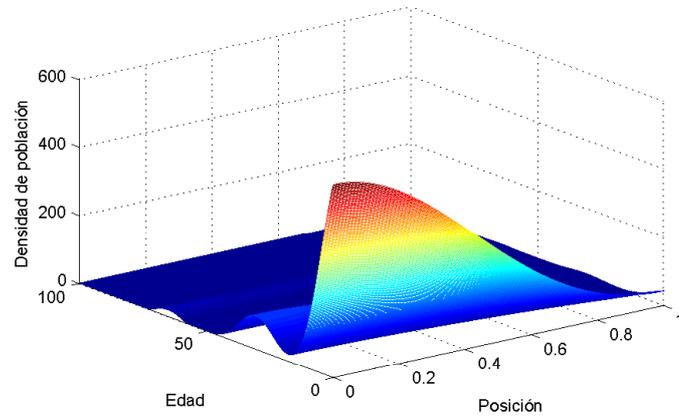


Figura 4.12: Densidades de población en el instante $t=55$ para $k = 10^{-3}$, 5.71×10^{-3} y 10^{-2}

Finalmente, en las Figuras 4.13, 4.14, 4.15 y 4.16 podemos observar las curvas de nivel de las densidades de población presentadas en las gráficas anteriores.

Para cada valor de k , se aprecia el envejecimiento de la población inicial y la aparición de nuevos individuos por nacimientos. Sin embargo, el valor de la difusión influye en las curvas de nivel: más alargadas cuando mayor es el valor de k . El caso extremo se observa en la Figura 4.16 para $k = 10^{-2}$.

Por otro lado se obtienen valores de las curvas de nivel más grandes cuando menor sea k . Así, por ejemplo, en la Figura 4.13, en el que principalmente se observa el envejecimiento de la población, en $k = 10^{-3}$ se obtienen las curvas de nivel asociadas a un valor mayor.

En la Figura 4.14 se aprecian curvas de nivel correspondientes a los nacimientos. Para $k = 10^{-3}$, se observan en los nacimientos curvas de nivel correspondientes a valores mayores que para k mayor. Esto se debe a que el número de nacimientos depende de la densidad de población, como lo refleja la ley integral de recién nacidos. Sin embargo, para $k = 10^{-3}$, los nacimientos se reducen al intervalo espacial $[0, 0.7]$ aproximadamente, teniendo nacimientos en todo el recinto espacial para los valores mayores de k .

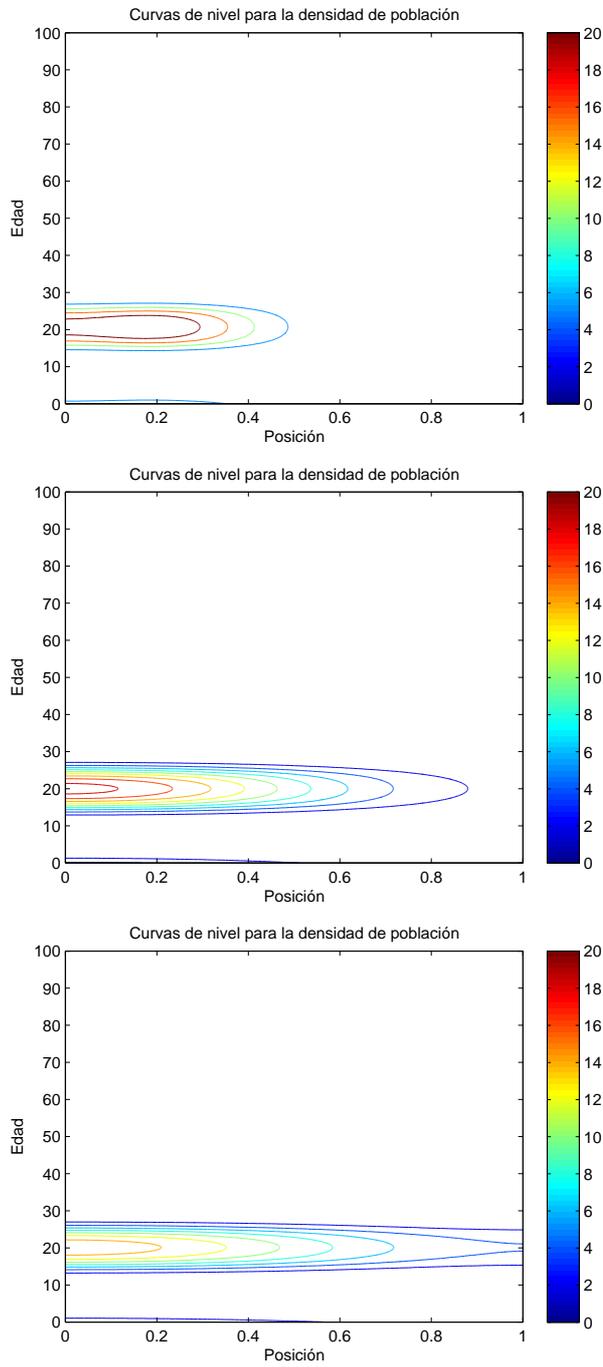


Figura 4.13: Curvas de nivel para la densidad en el instante $t=10$ para $k = 10^{-3}, 5.71 \times 10^{-3}$ y 10^{-2}

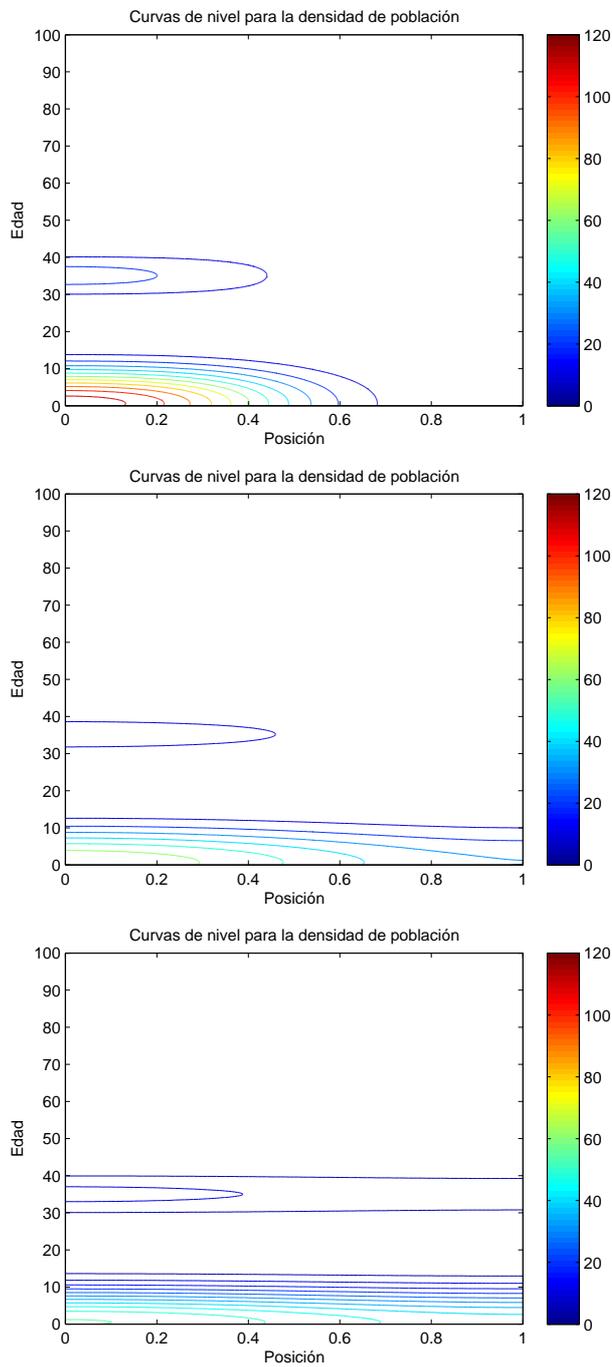


Figura 4.14: Curvas de nivel para la densidad en el instante $t=25$ para $k = 10^{-3}, 5.71 \times 10^{-3}$ y 10^{-2}

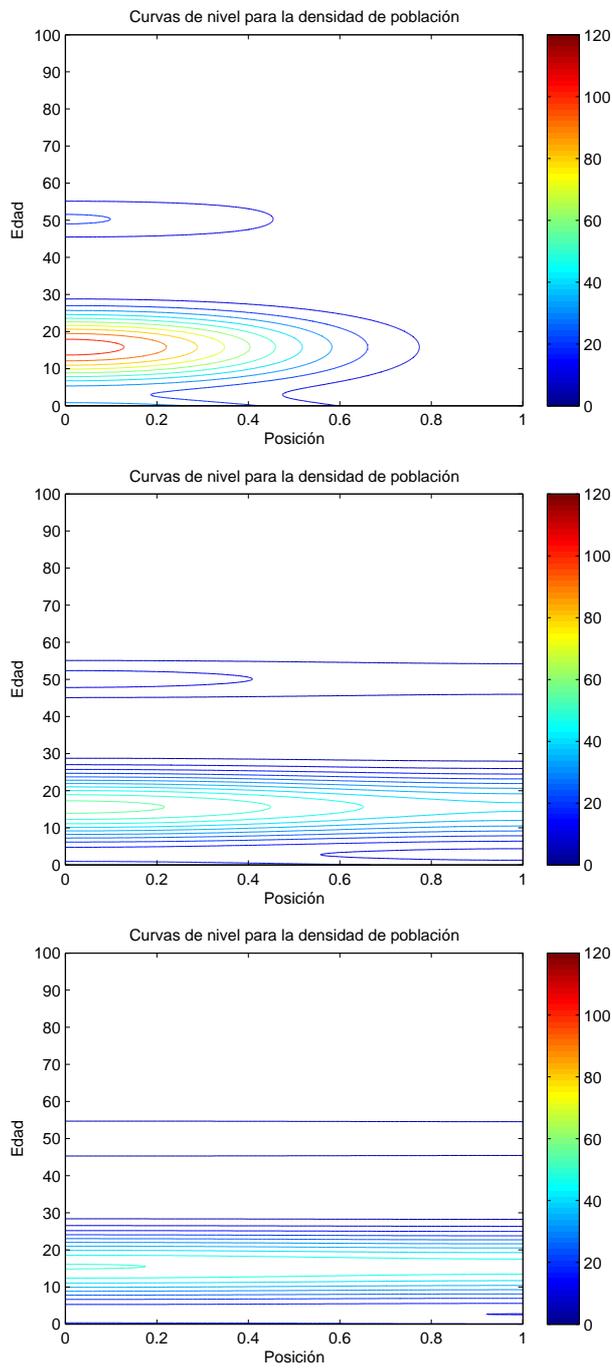


Figura 4.15: Curvas de nivel para la densidad en el instante $t=40$ para $k = 10^{-3}, 5.71 \times 10^{-3}$ y 10^{-2}

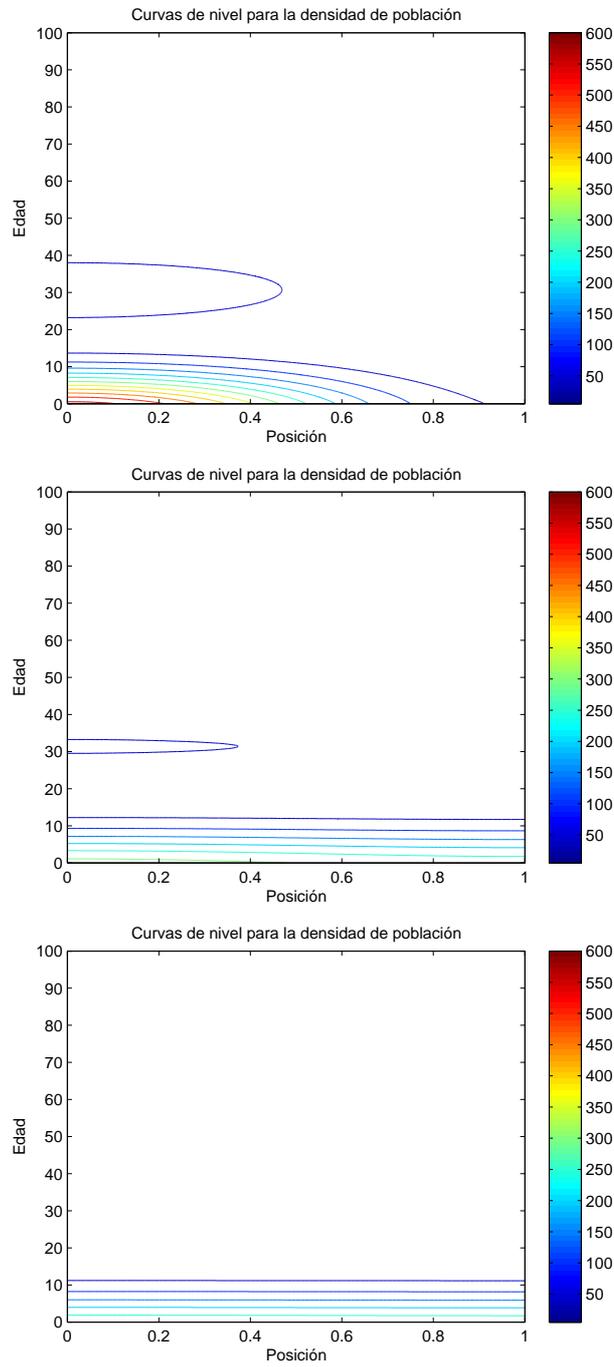


Figura 4.16: Curvas de nivel para la densidad en el instante $t=55$ para $k = 10^{-3}, 5.71 \times 10^{-3}$ y 10^{-2}

4.2. Módulo de difusión que depende de la variable espacial

A continuación estudiaremos el caso en el que el coeficiente de difusión ya no es constante, pero depende sólo de la variable espacial. Para poner de manifiesto el diferente comportamiento dependiendo de cómo es el coeficiente, consideramos dos funciones distintas. La primera es una función a trozos: en un primer intervalo espacial $[0, x_0]$ tomará un valor ϵ muy pequeño (prácticamente nulo), y en el intervalo final $[x_1, 1]$ un valor constante máximo $\lambda + \epsilon$. La transición entre estos dos intervalos se producirá con regularidad utilizando un polinomio de grado menor o igual que 3. Así podemos escribir:

$$k_1(x) = \begin{cases} \epsilon & 0 \leq x \leq x_0 \\ c_3x^3 + c_2x^2 + c_1x + c_0 & x_0 < x \leq x_1 \\ \lambda + \epsilon & x > x_1 \end{cases} \quad (4.9)$$

$$\text{con } c_3 = \frac{2\lambda}{(x_0 - x_1)^3}, c_2 = \frac{3\lambda(-x_0 - x_1)}{(x_0 - x_1)^3}, c_1 = \frac{6\lambda x_0 x_1}{(x_0 - x_1)^3}, c_0 = \frac{\lambda(x_0^3 - 3x_0^2 x_1)}{(x_0 - x_1)^3}.$$

Como segunda función k_2 intercambiaremos los papeles dentro del intervalo espacial: pasaremos de un valor constante máximo $\lambda + \epsilon$ en $[0, x_0]$, a un valor constante mínimo ϵ en $[x_1, 1]$. Podemos escribir k_2 como:

$$k_2(x) = (2\epsilon + \lambda) - k_1(x). \quad (4.10)$$

Para los valores $x_0 = 0.3$, $x_1 = 0.7$, $\lambda = 5.6 \times 10^{-2}$ y $\epsilon = 5 \times 10^{-4}$, presentamos en la Figura 4.17 las gráficas de k_1 y k_2 , respectivamente.

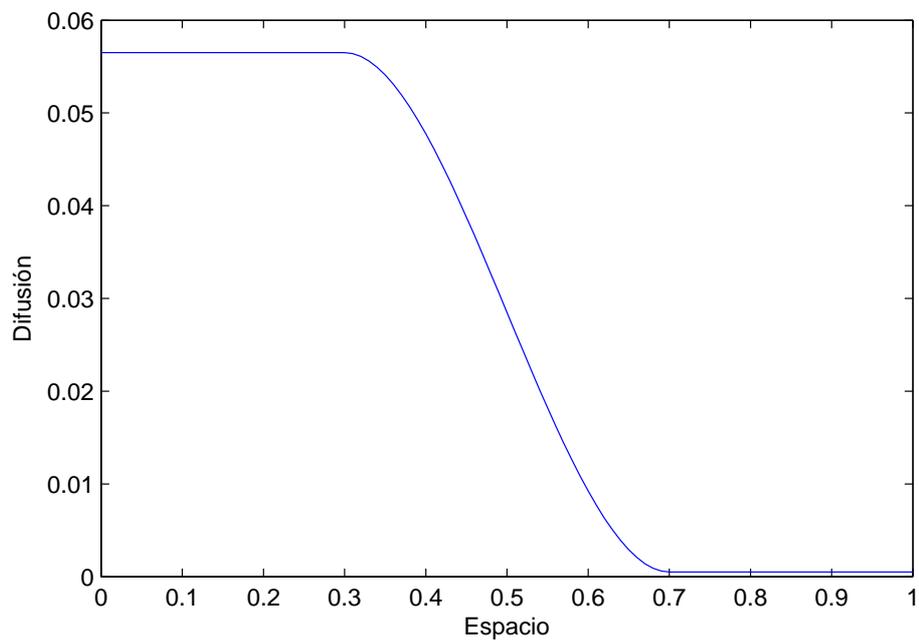
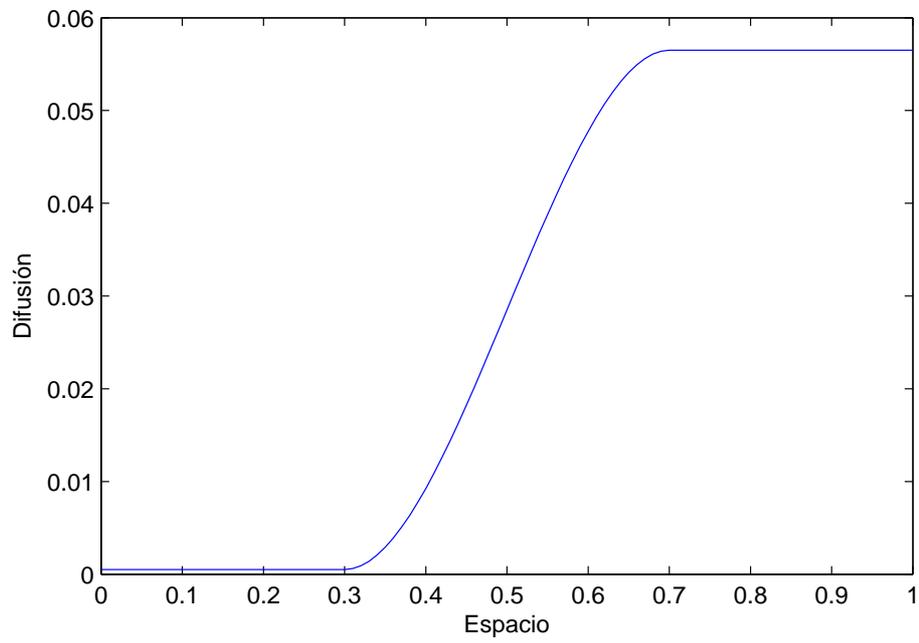


Figura 4.17: Coeficiente de difusión k_1 y k_2 definidos por (4.9) y (4.10)

Como en el caso de difusión constante, la matriz B que aparece en el método numérico no varía con el tiempo. Sin embargo, dado que la función coeficiente de difusión es una función que depende de la variable espacial, es necesario el cálculo de las integrales que aparecen en la definición de dicha matriz B . En algunos casos sencillos, es posible realizar el cálculo directo de las integrales. Sin embargo, en la mayor parte de los casos se harán utilizando adecuadas fórmulas de cuadratura.

En las Figuras 4.18, 4.19, 4.20 y 4.21 presentamos en los instantes $t = 5, 20, 35$ y 50 , para las dos funciones $k_1(x)$ y $k_2(x)$ anteriormente definidas, el valor de la población local $p(x, t)$ computada con el método numérico. Puede apreciarse para ambas funciones, cómo se difunde la población con el tiempo dentro del recinto. Como la población inicial de la que se parte está localizada en el intervalo espacial $[0, 0.4]$, en este intervalo la función k_1 toma valores pequeños, por lo tanto en $t = 5$ (primera gráfica de la Figura 4.18) la población sigue prácticamente localizada en ese intervalo. Sin embargo, k_2 toma valores mayores en $[0, 0.4]$ y por lo tanto la población se difunde con más rapidez (segunda gráfica de la Figura 4.18). Por eso mismo, en cada instante de tiempo, los picos más altos de población se alcanzan para k_1 . Por otro lado, tiende a distribuirse homogéneamente más rápidamente la población correspondiente a k_2 , sobre todo en el intervalo espacial $[0, 0.7]$ donde dicho coeficiente de difusión es significativo.

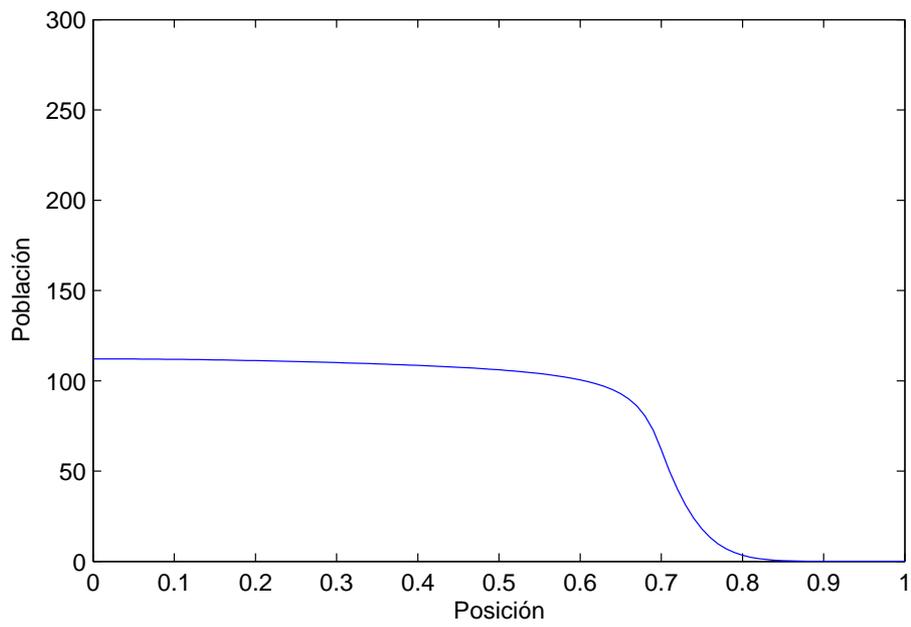
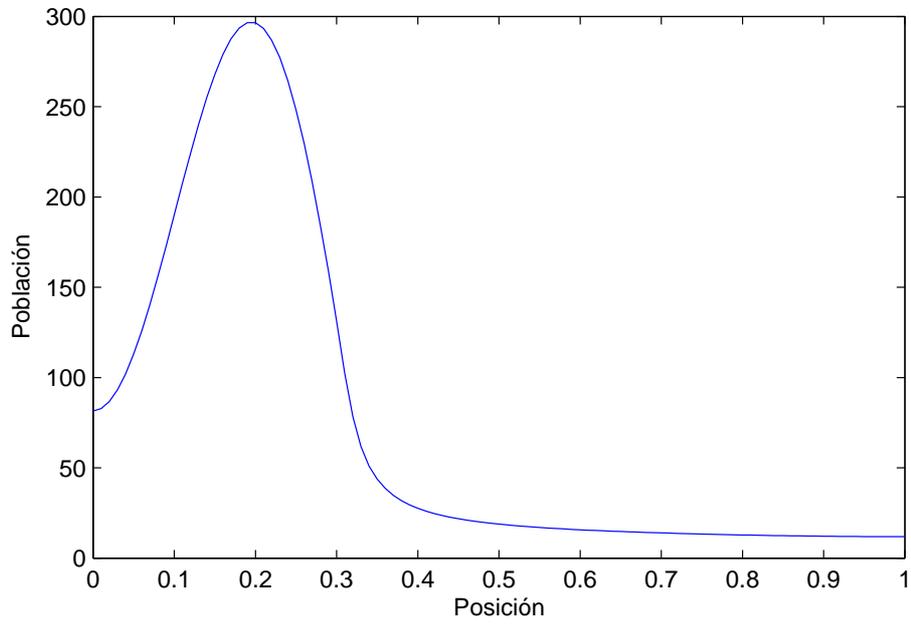


Figura 4.18: $p(x, t)$ en el instante $t=5$ para $k_1(x)$ y $k_2(x)$ definidas en (4.9) y (4.10), respectivamente

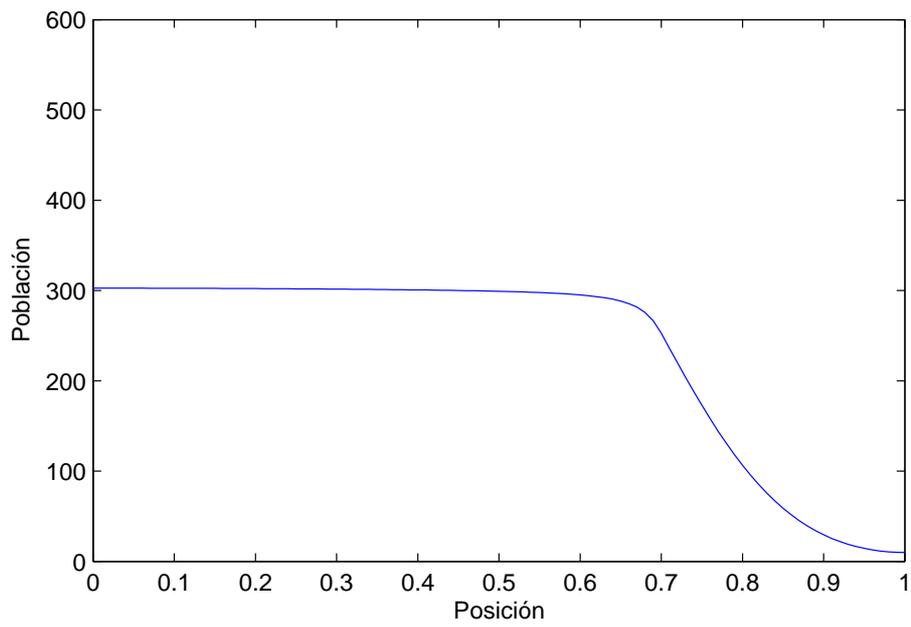
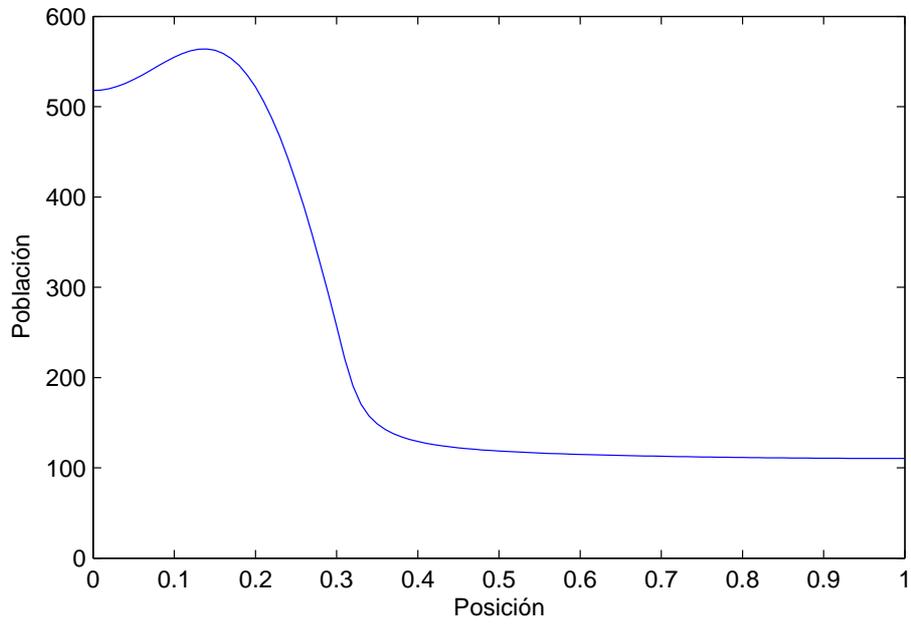


Figura 4.19: $p(x, t)$ en el instante $t=20$ para $k_1(x)$ y $k_2(x)$ definidas en (4.9) y (4.10), respectivamente

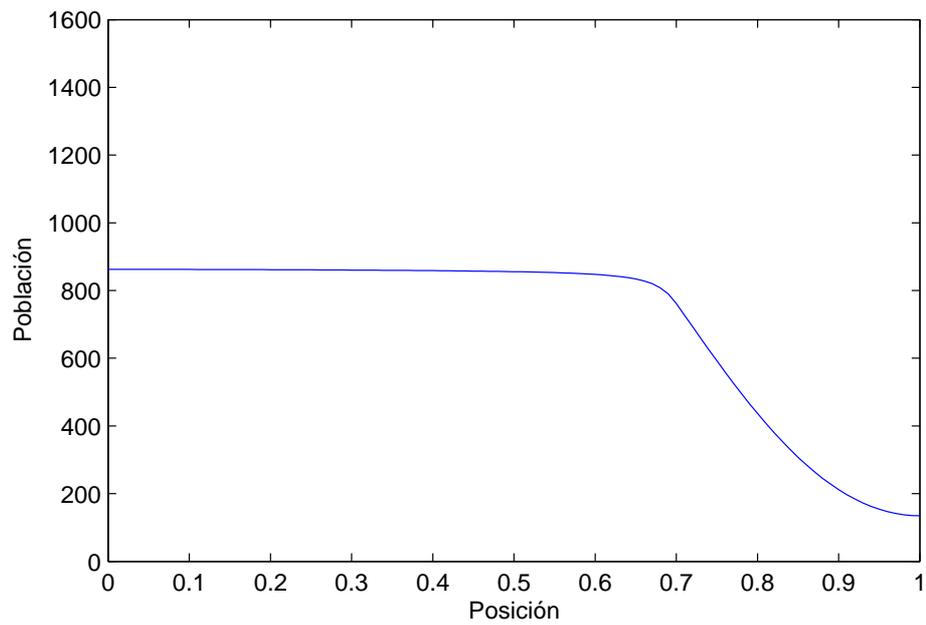
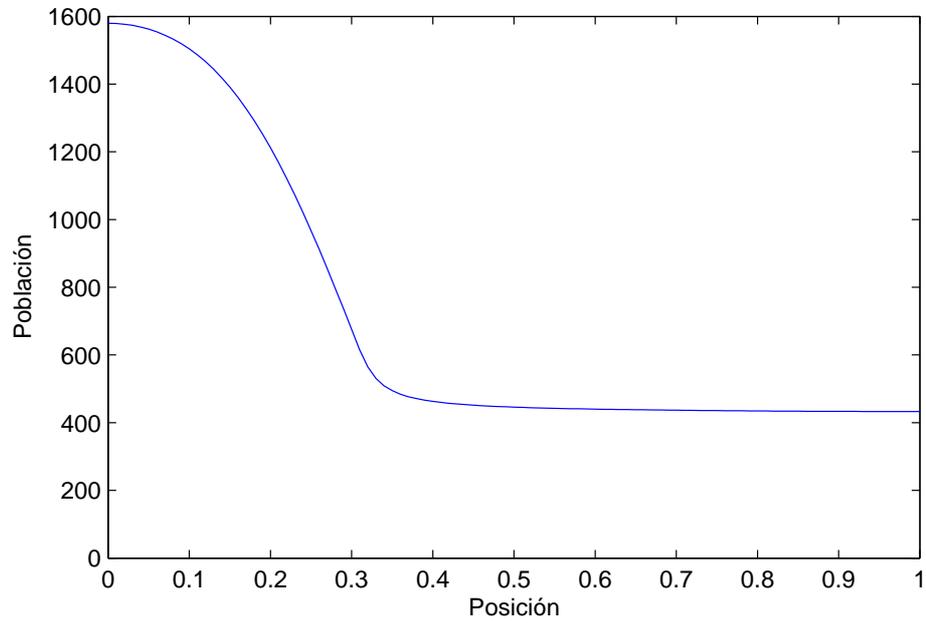


Figura 4.20: $p(x, t)$ en el instante $t=35$ para $k_1(x)$ y $k_2(x)$ definidas en (4.9) y (4.10), respectivamente

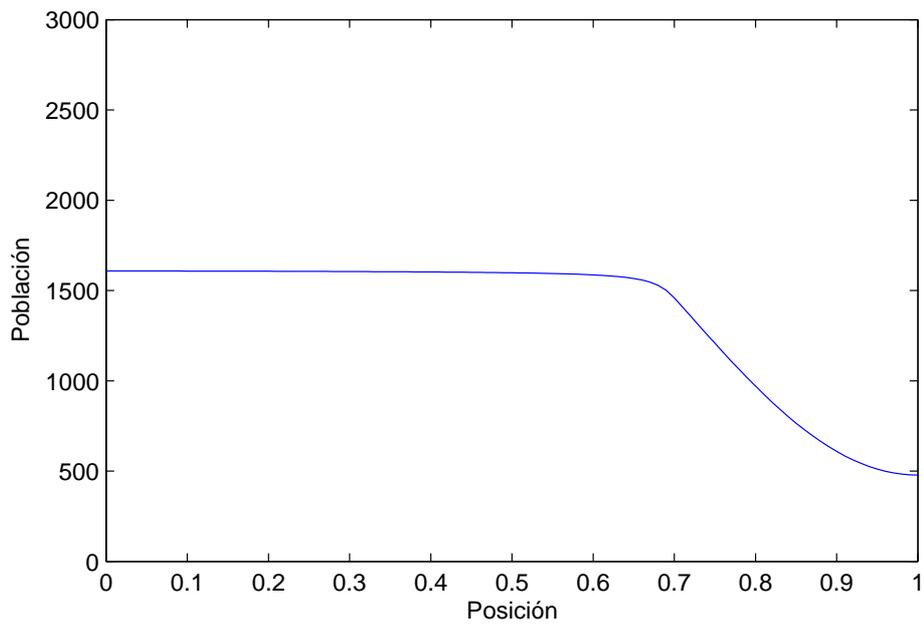
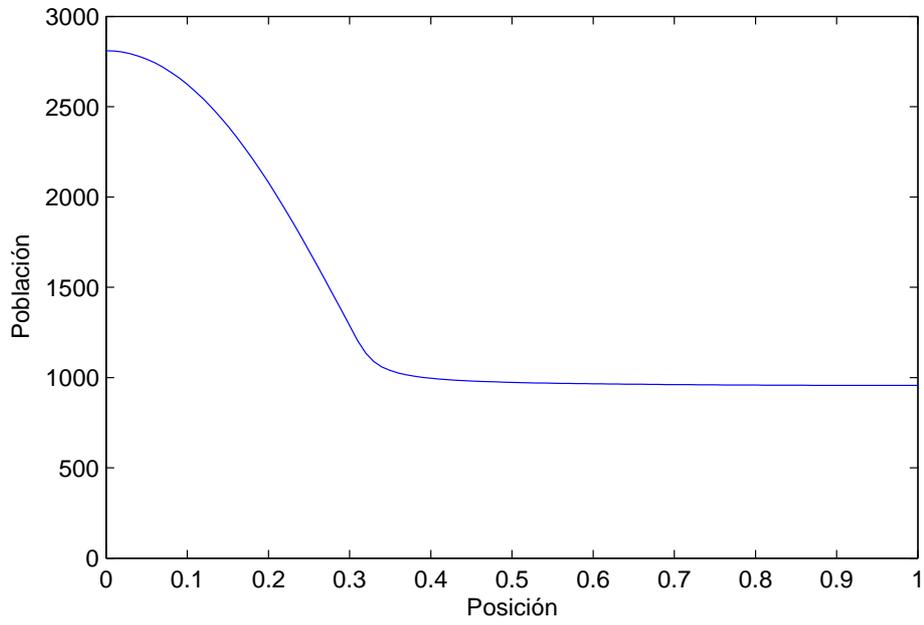


Figura 4.21: $p(x, t)$ en el instante $t=50$ para $k_1(x)$ y $k_2(x)$ definidas en (4.9) y (4.10), respectivamente

Podemos observar esta diferente dinámica en las Figuras 4.22, 4.23, 4.24 y 4.25 para los tiempos $t = 5, 20, 35$ y 50 , donde se presenta la densidad de población v computada, correspondiente a las funciones $k_1(x)$ y $k_2(x)$. Observamos la mayor rapidez de difusión a lo largo de la región espacial para la función $k_2(x)$.

La Figura 4.22 muestra esta mayor rapidez en la población original. En la Figura 4.23, se aprecia el diferente perfil espacial en los nacimientos y en la Figura 4.24, el envejecimiento de los mismos.

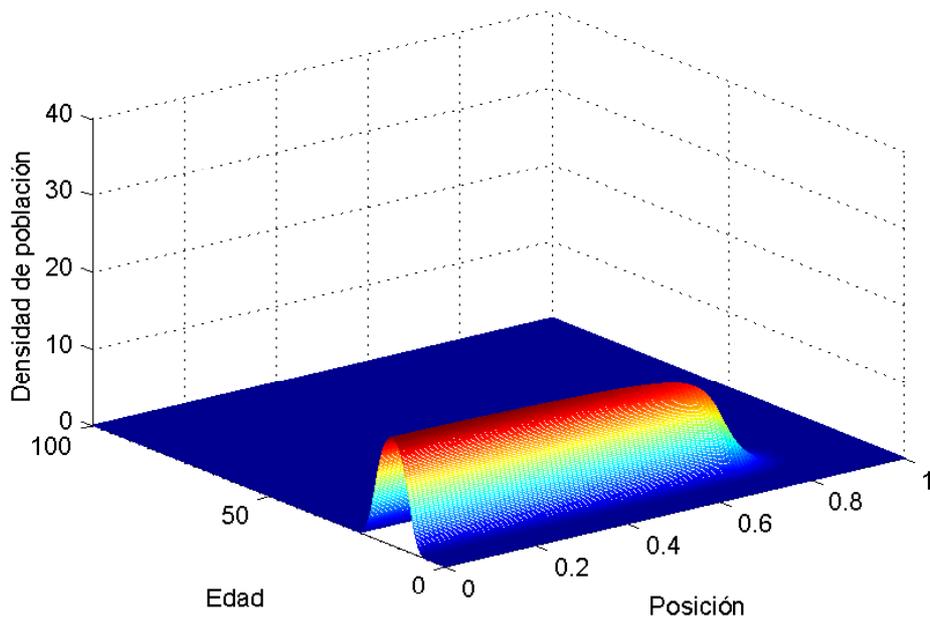
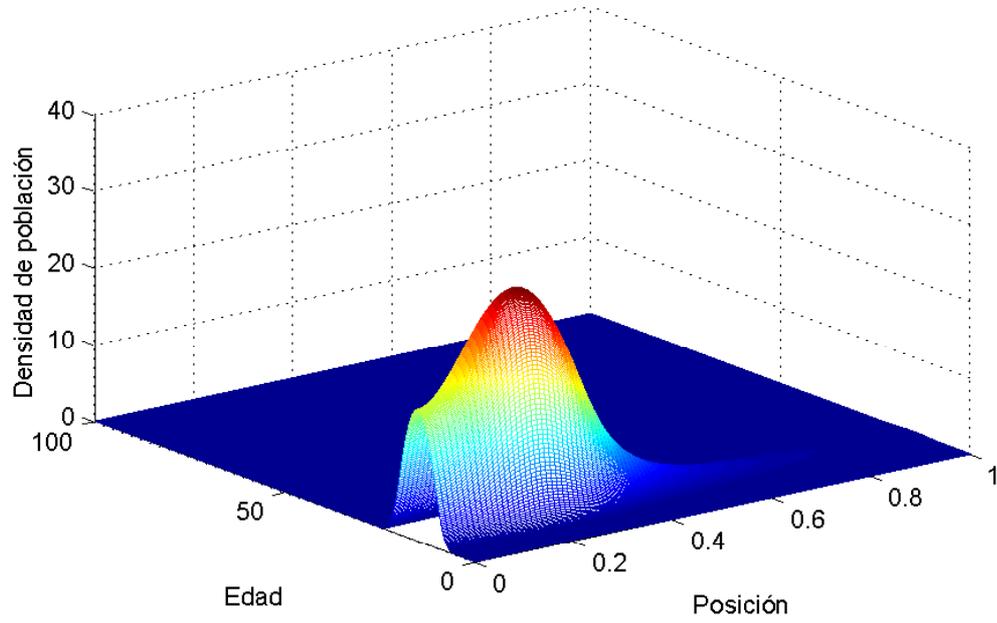


Figura 4.22: Densidades de población en el instante $t=5$ para $k_1(x)$ y $k_2(x)$ definidas en (4.9) y (4.10), respectivamente

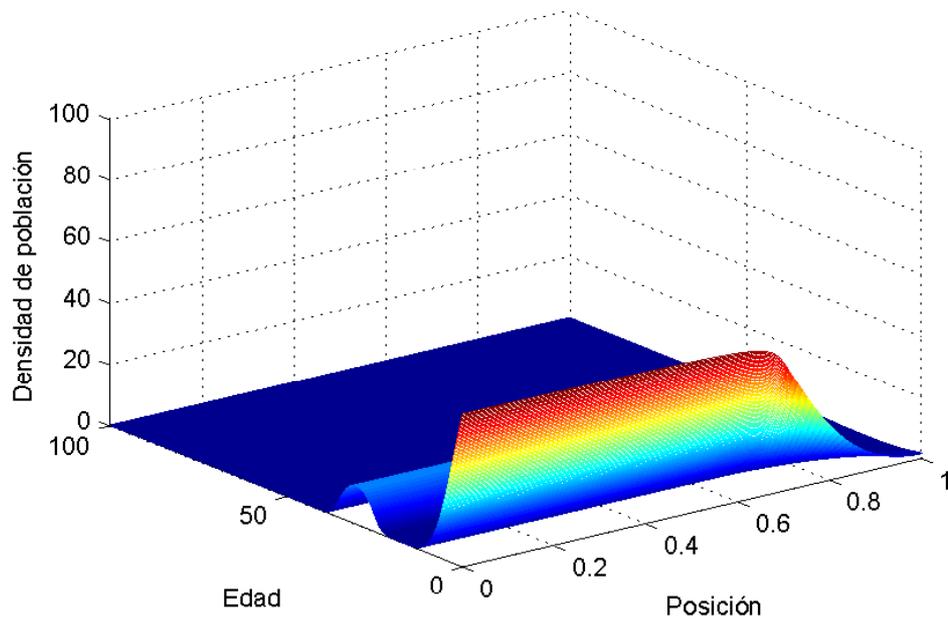
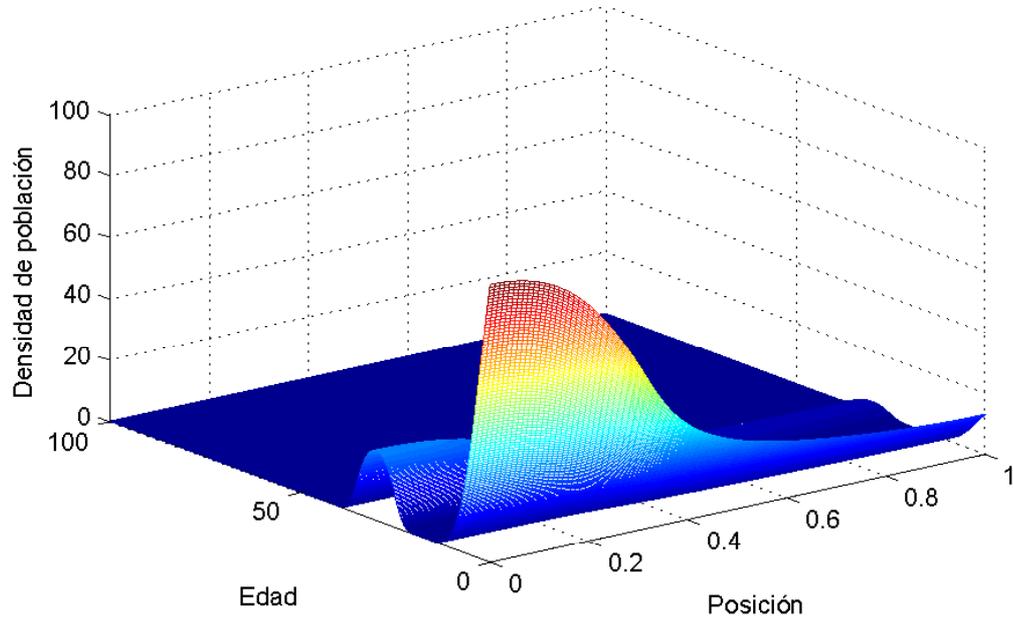


Figura 4.23: Densidades de población en el instante $t=20$ para $k_1(x)$ y $k_2(x)$ definidas en (4.9) y (4.10), respectivamente

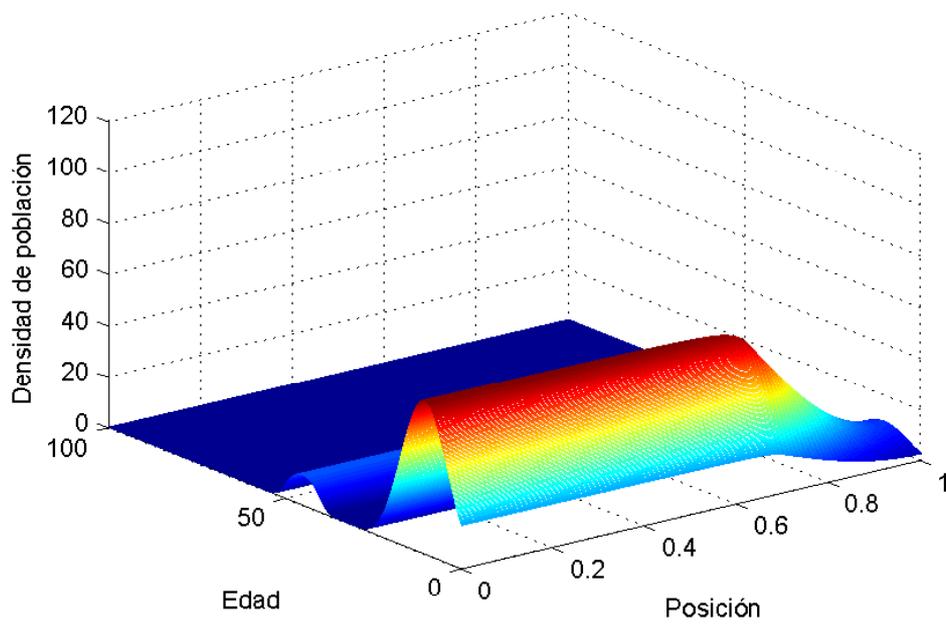
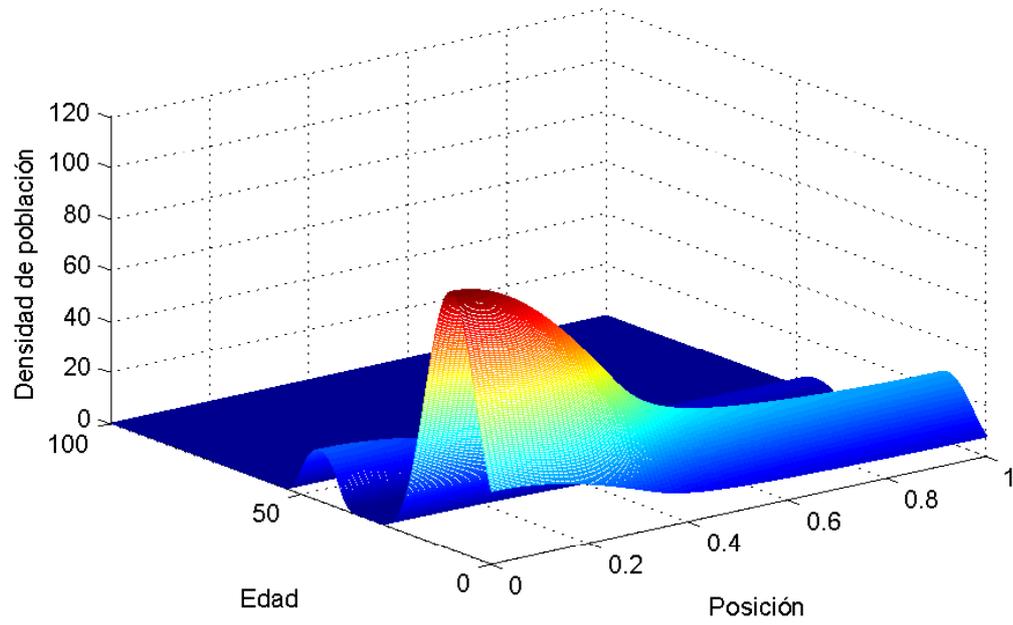


Figura 4.24: Densidades de población en el instante $t=35$ para $k_1(x)$ y $k_2(x)$ definidas en (4.9) y (4.10), respectivamente

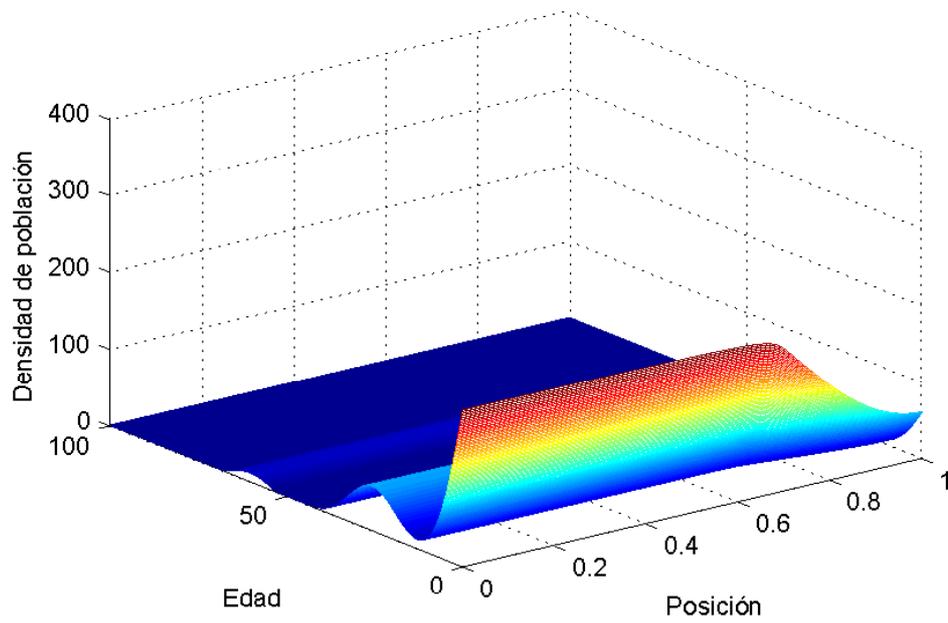
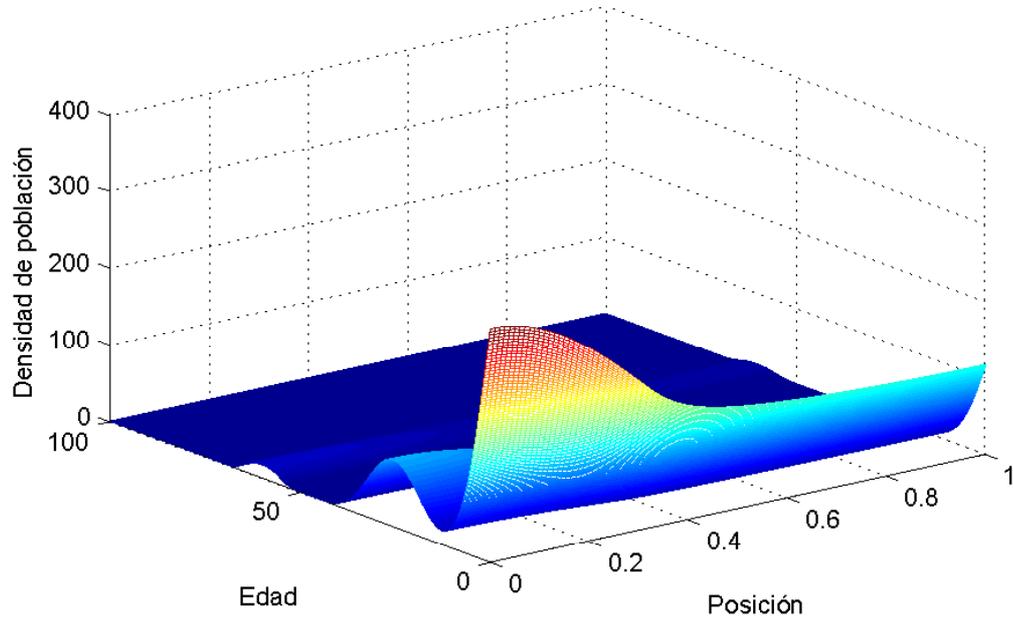


Figura 4.25: Densidades de población en el instante $t=50$ para $k_1(x)$ y $k_2(x)$ definidas en (4.9) y (4.10), respectivamente

Las curvas de nivel asociadas a las densidades anteriormente presentadas pueden verse en las Figuras 4.26, 4.27, 4.28 y 4.29. Para cada función $k(x)$ observamos los procesos de envejecimiento de la población inicial y de nacimientos. De nuevo se aprecian curvas de nivel más alargadas cuando la velocidad con que se difunde la población es mayor (en este caso para k_2). Las curvas de nivel correspondientes a valores más altos se obtienen para k_1 .

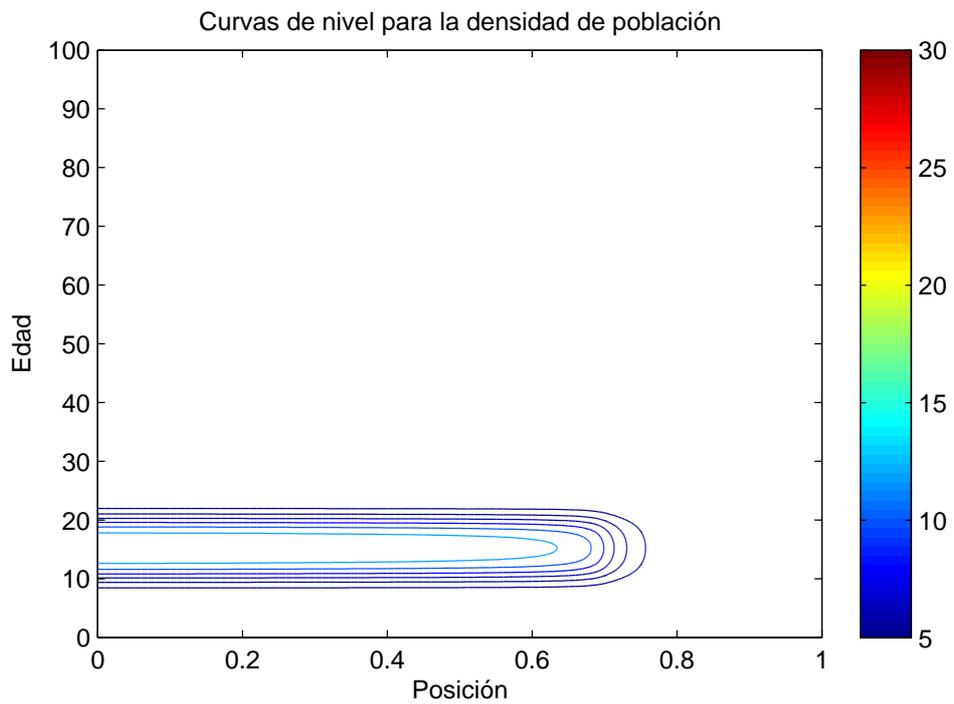
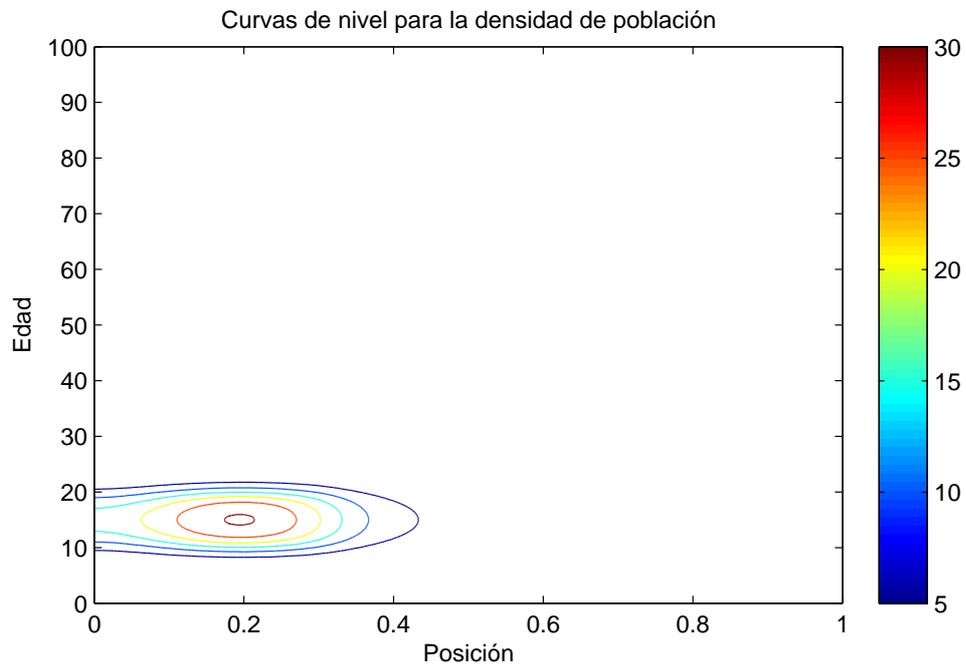


Figura 4.26: Curvas de nivel para la densidad en el instante $t=5$ para $k_1(x)$ y $k_2(x)$ definidas en (4.9) y (4.10), respectivamente

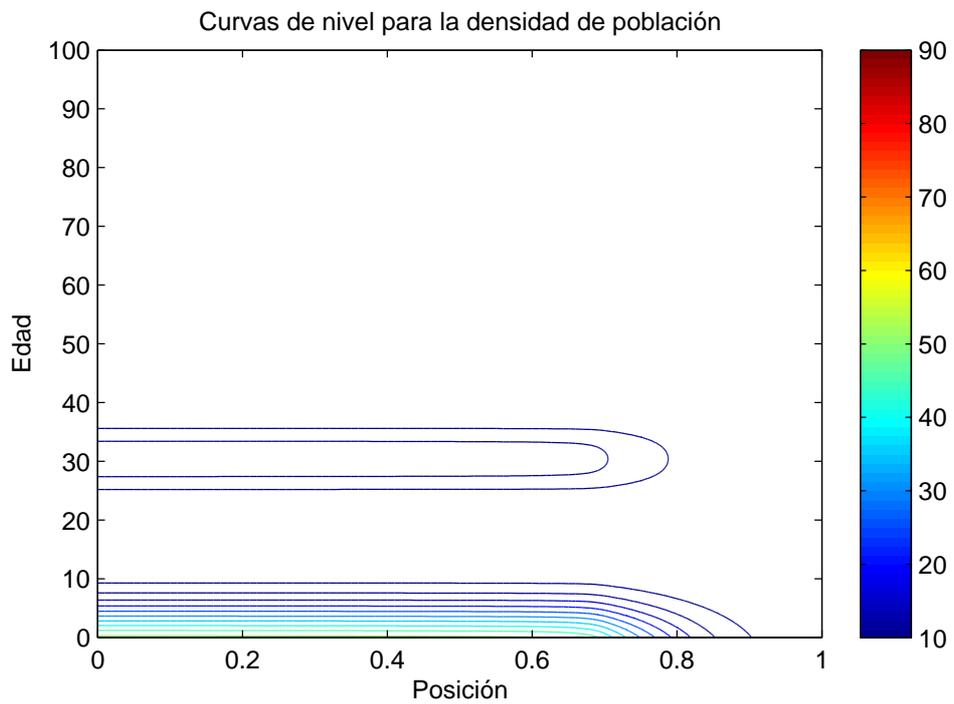
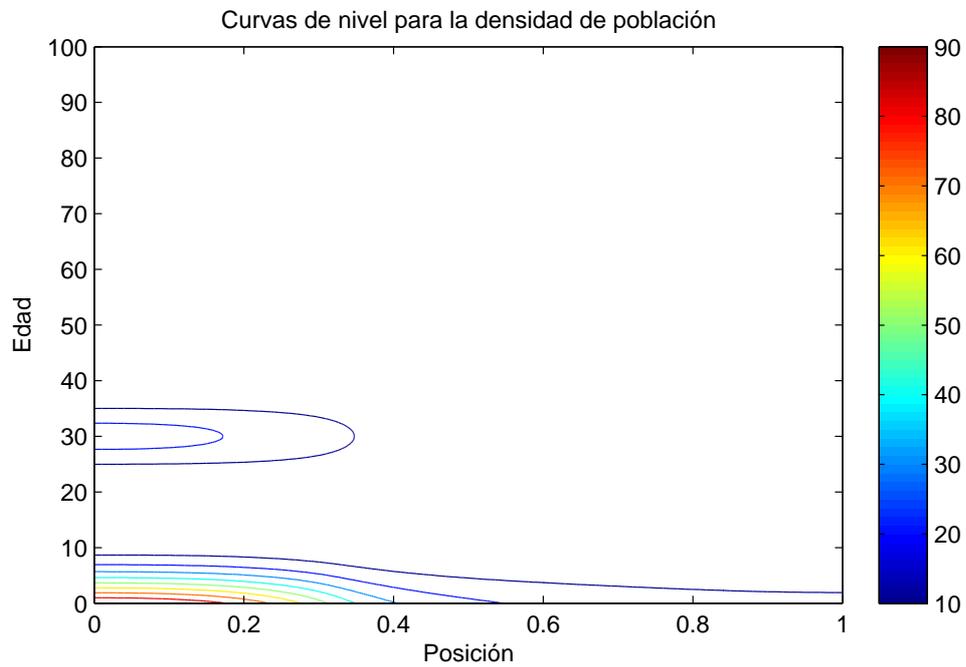


Figura 4.27: Curvas de nivel para la densidad en el instante $t=20$ para $k_1(x)$ y $k_2(x)$ definidas en (4.9) y (4.10), respectivamente

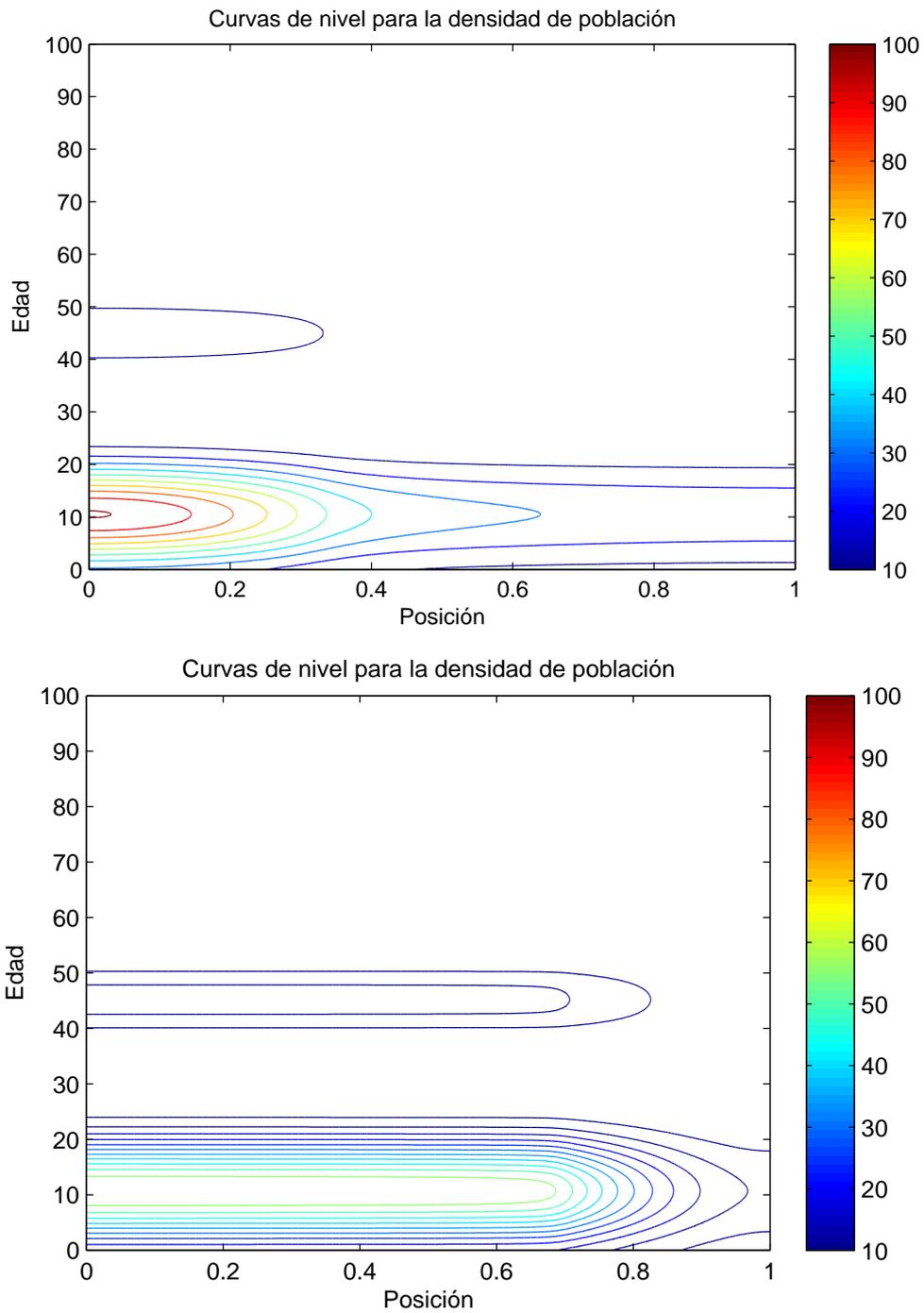


Figura 4.28: Curvas de nivel para la densidad en el instante $t=35$ para $k_1(x)$ y $k_2(x)$ definidas en (4.9) y (4.10), respectivamente

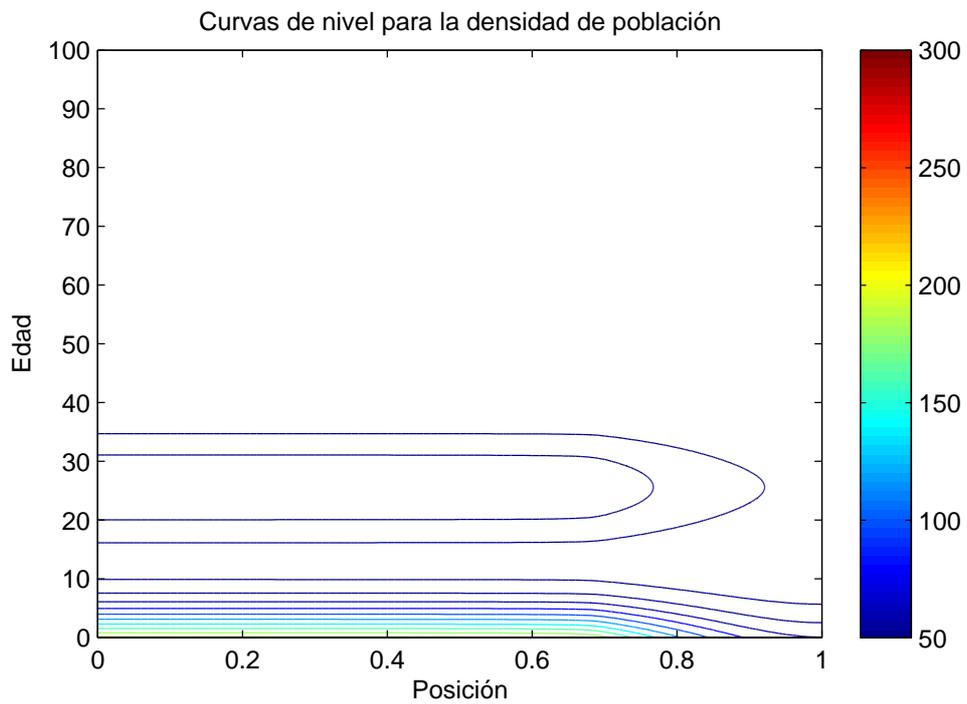
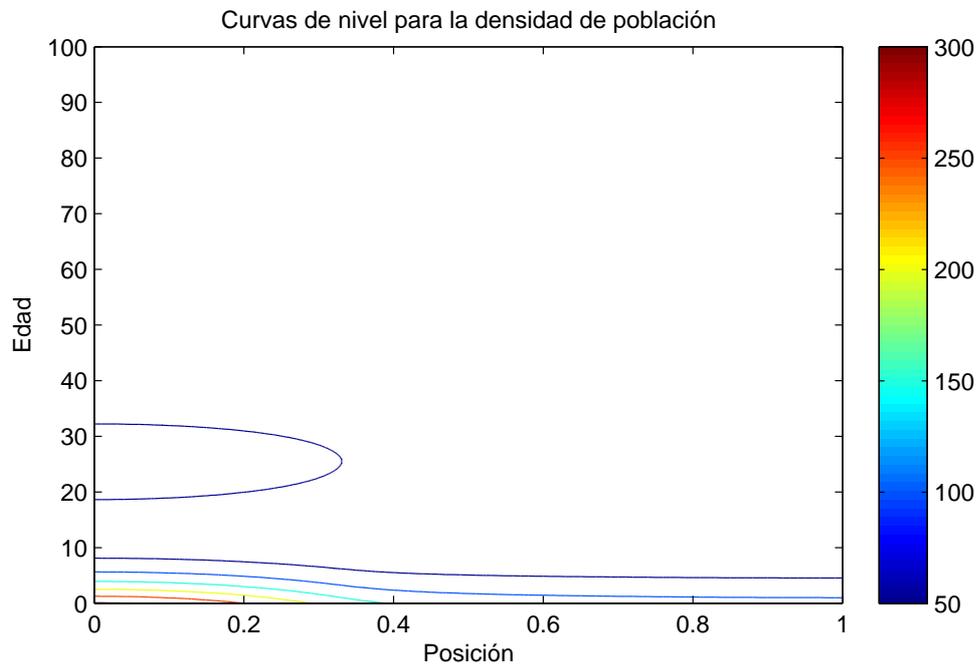


Figura 4.29: Curvas de nivel para la densidad en el instante $t=50$ para $k_1(x)$ y $k_2(x)$ definidas en (4.9) y (4.10), respectivamente

4.3. Módulo de difusión que depende del tamaño de la población total

Finalmente consideramos el caso que, desde el punto de vista computacional, es más complicado: cuando el módulo de difusión depende de la población total. Ahora, el valor de dicho coeficiente variará con el tiempo y, por tanto, la matriz B^n que aparece en el método deberá ser actualizada en cada paso.

Con el fin de simplificar la situación, suponemos que dicho módulo de difusión sólo depende de $P(t)$ con lo cual

$$B^n = \frac{k(P^n)}{h} \begin{pmatrix} 1 & -1 & 0 & \cdots & 0 \\ -1 & 2 & -1 & \cdots & 0 \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & \cdots & -1 & 2 & -1 \\ 0 & \cdots & 0 & -1 & 1 \end{pmatrix}. \quad (4.11)$$

Como caso particular, tomamos el coeficiente de difusión directamente proporcional al tamaño de la población total, esto es, de la forma:

$$k(P(t)) = \lambda_3 P(t), \quad (4.12)$$

donde elegimos como coeficiente de proporcionalidad el valor $\lambda_3 = 10^{-5}$.

En las Figuras 4.30 y 4.31 presentamos la evolución con el tiempo, del valor de la población total computado en l de tiempo $t = 10, 25, 40$ y 55 . Se observa cómo la población se difunde a lo largo del intervalo espacial, tendiendo a distribuirse homogéneamente con el tiempo (ver la segunda gráfica de la Figura 4.31). Como la población va aumentando con el tiempo (véase su evolución en la Figura 4.3), entonces el coeficiente de difusión también

aumenta con el tiempo. Así la evolución de la población local en cada tiempo recuerda la del caso k constante para diferentes valores de k . Por ejemplo, las gráficas correspondientes a $t = 10$ y $t = 25$ recuerdan a las obtenidas en esos instantes para $k = 10^{-3}$. Las de $t = 40$ y $t = 55$ son similares a las obtenidas en esos mismos tiempos para $k = 5.71 \times 10^{-3}$.

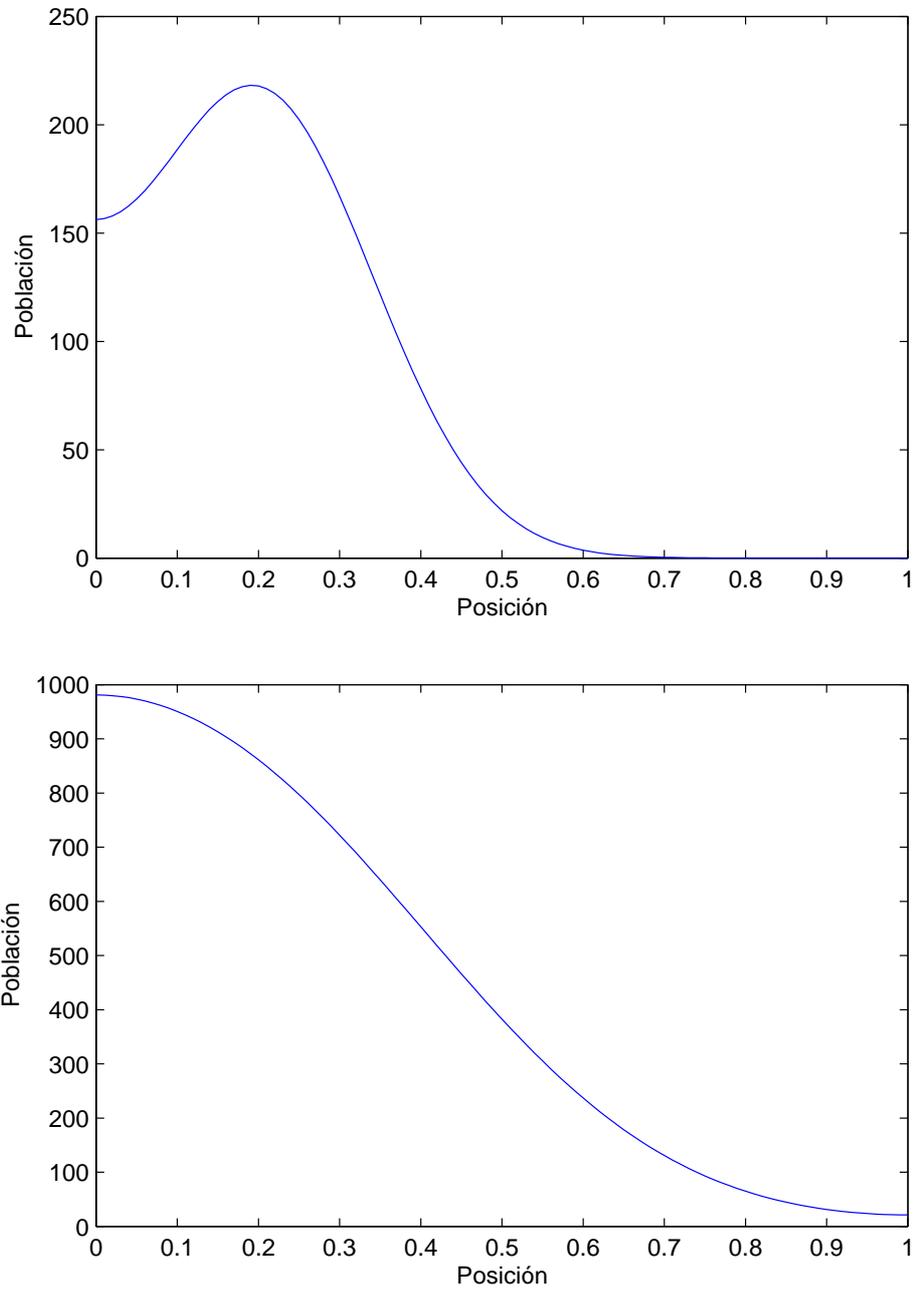


Figura 4.30: $p(x, t)$ en los instantes $t=10$ y $t=25$ para k definida por (4.12)

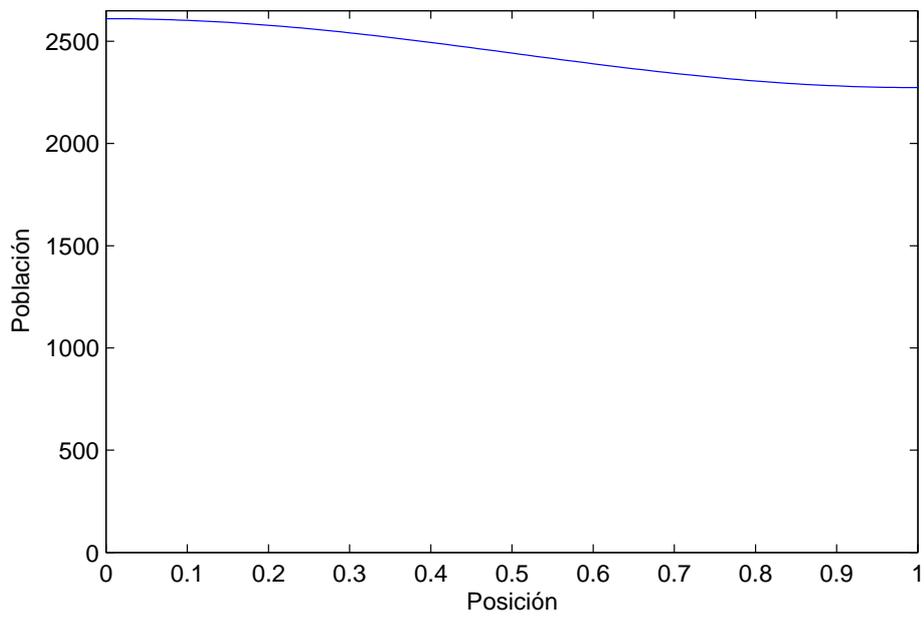
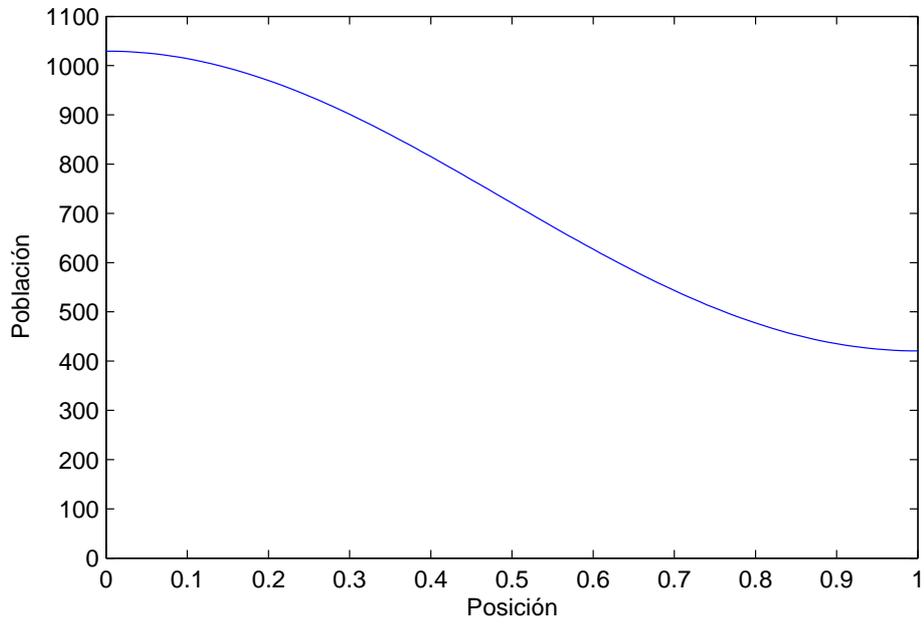


Figura 4.31: $p(x, t)$ en los instantes $t=40$ y $t=55$ para k definida por (4.12)

Las figuras 4.32 y 4.33 presentan la evolución de la densidad de población con el tiempo. Aquí también se aprecia cómo se difunde la población. De nuevo, las gráficas correspondientes a los tiempos $t = 10$ y $t = 25$ (Figura 4.32) recuerdan a las presentadas en esos instantes para el caso de difusión constante $k = 10^{-3}$ (primera gráfica de las Figuras 4.9 y 4.10). En los tiempos $t = 40$ y $t = 55$ (Figura 4.33) son similares a los obtenidos para $k = 5.71 \times 10^{-3}$ (segunda gráfica de las Figuras 4.11 y 4.12).

Comentarios similares se pueden hacer a la vista de las Figuras 4.34 y 4.35 que muestran las curvas de nivel de las densidades de población anteriores. En el tiempo final se aprecian estas curvas prácticamente como rectas horizontales correspondientes a una distribución homogénea de la población en el espacio. Si observamos la densidad de población en ese instante final (última gráfica de la Figura 4.33), vemos prácticamente un mismo perfil en edad en todos los puntos del recinto espacial.

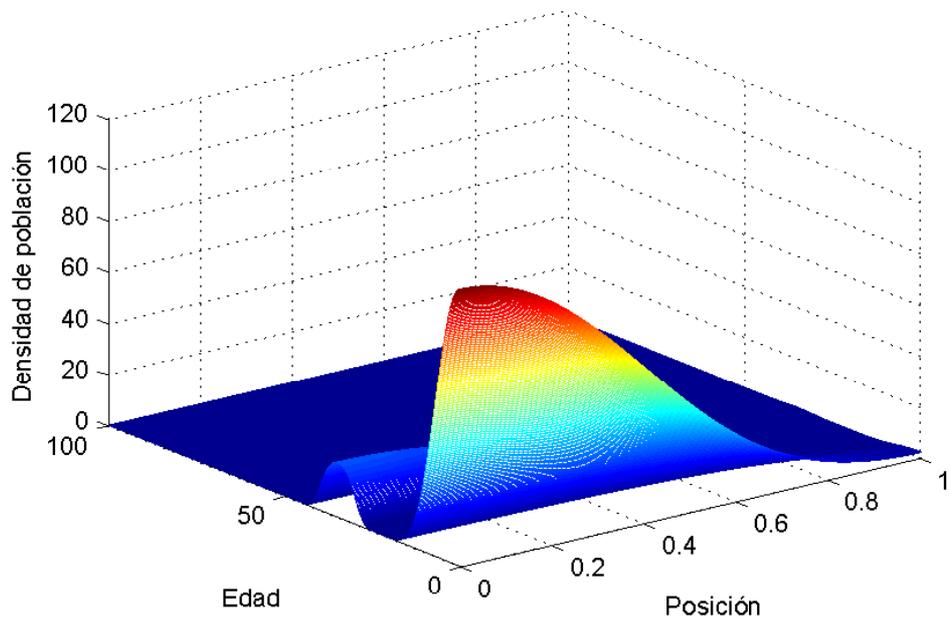
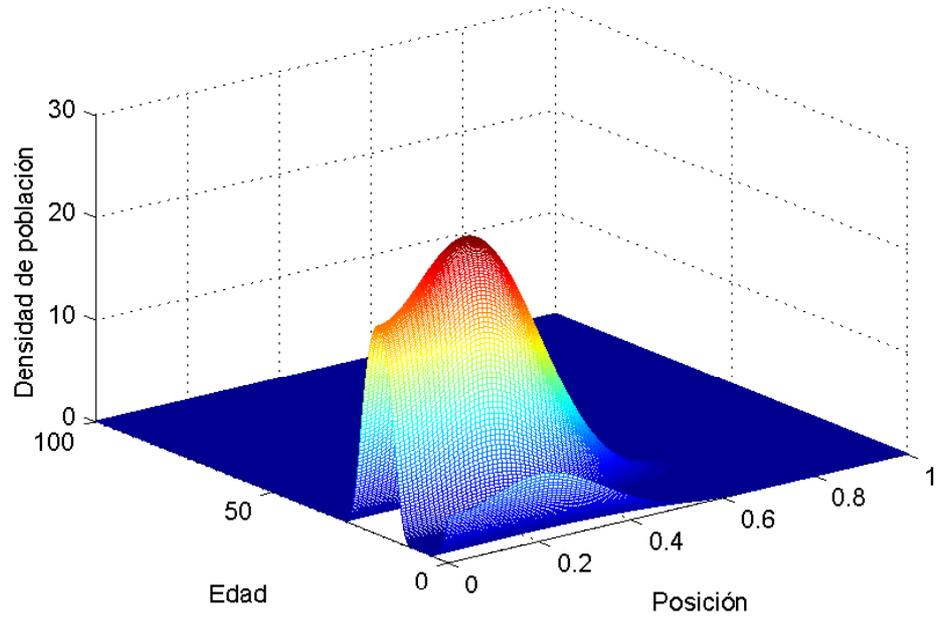


Figura 4.32: Densidades de población en los instantes $t=10$ y $t=25$ para k definida por (4.12)

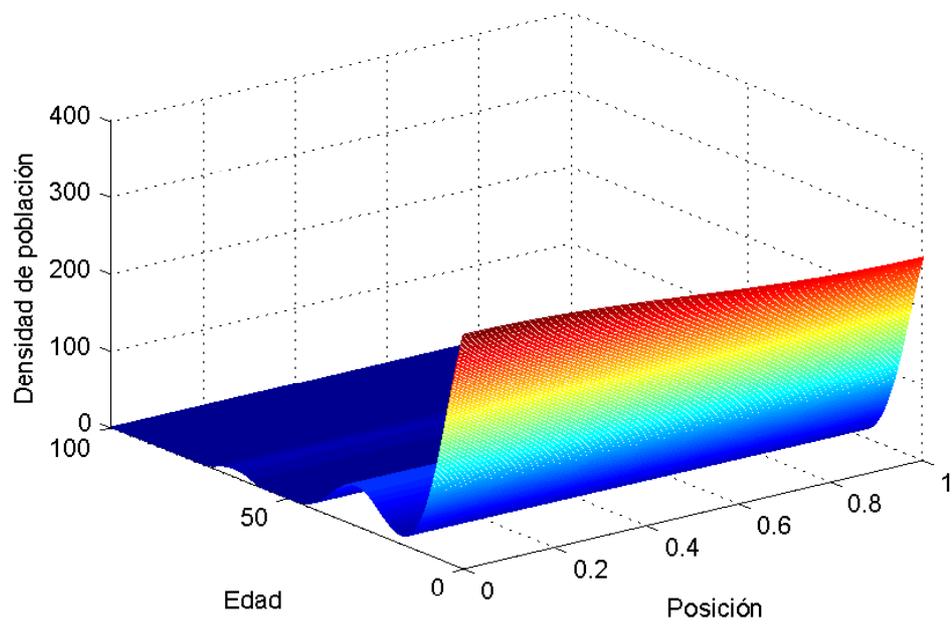
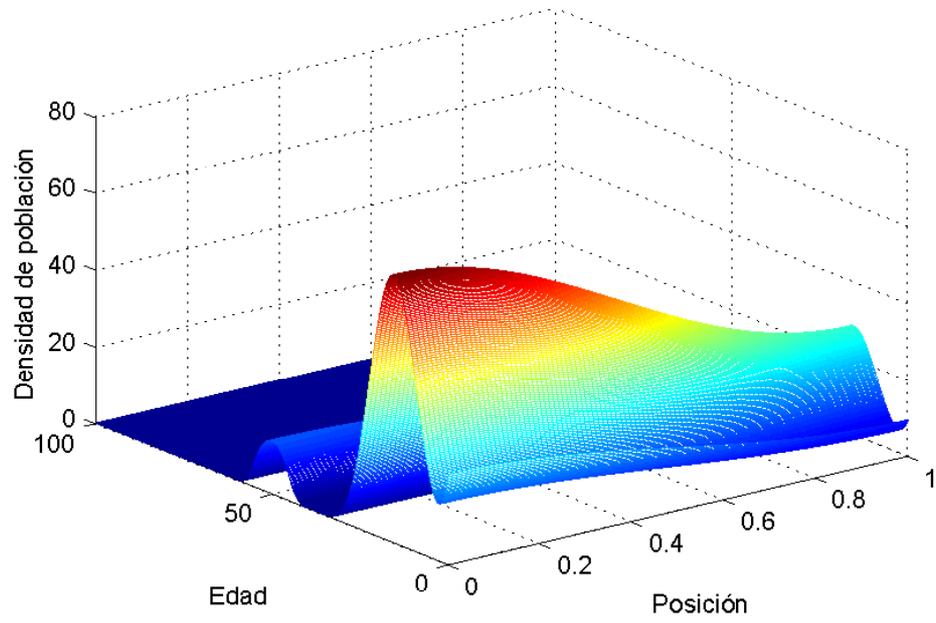


Figura 4.33: Densidades de población en los instantes $t=40$ y $t=55$ para k definida por (4.12)

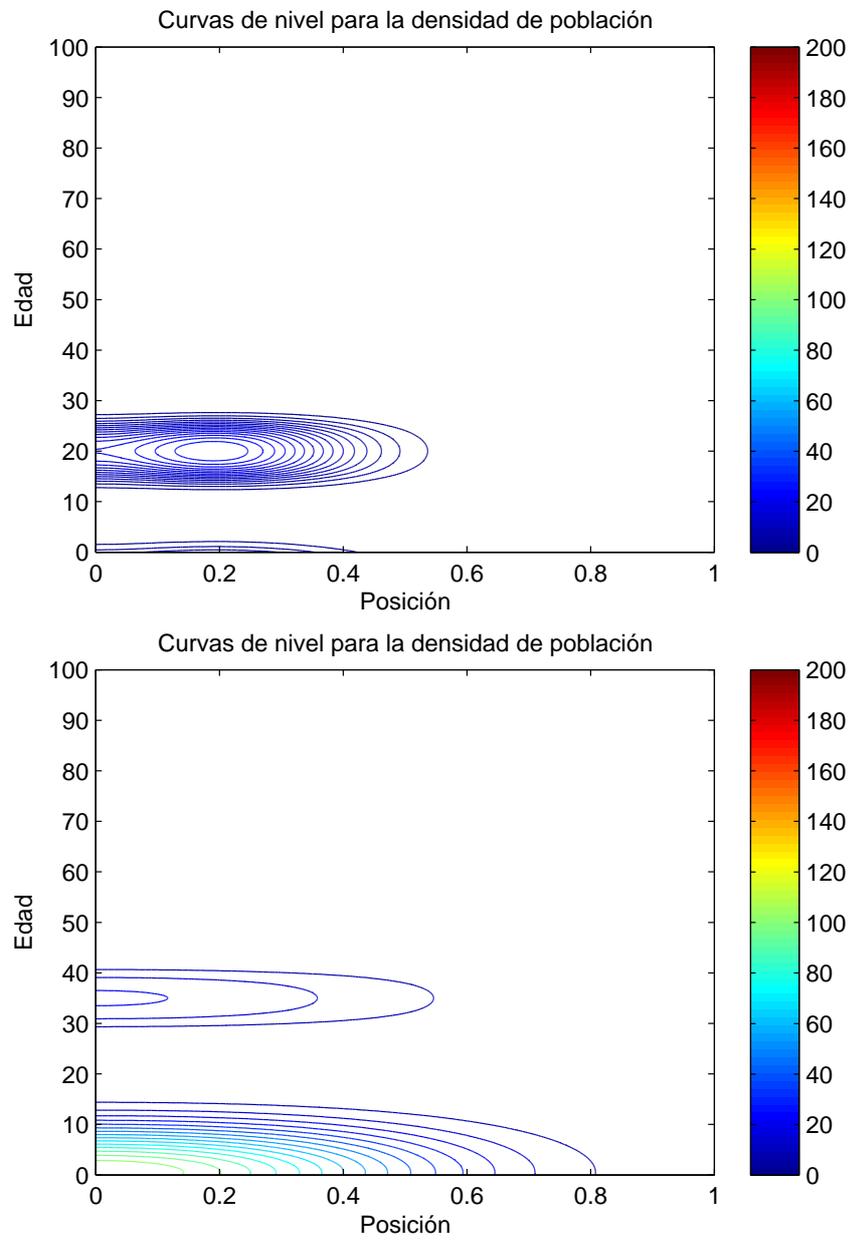


Figura 4.34: Curvas de nivel para la densidad en los instantes $t=10$ y $t=25$ para k definida por (4.12)

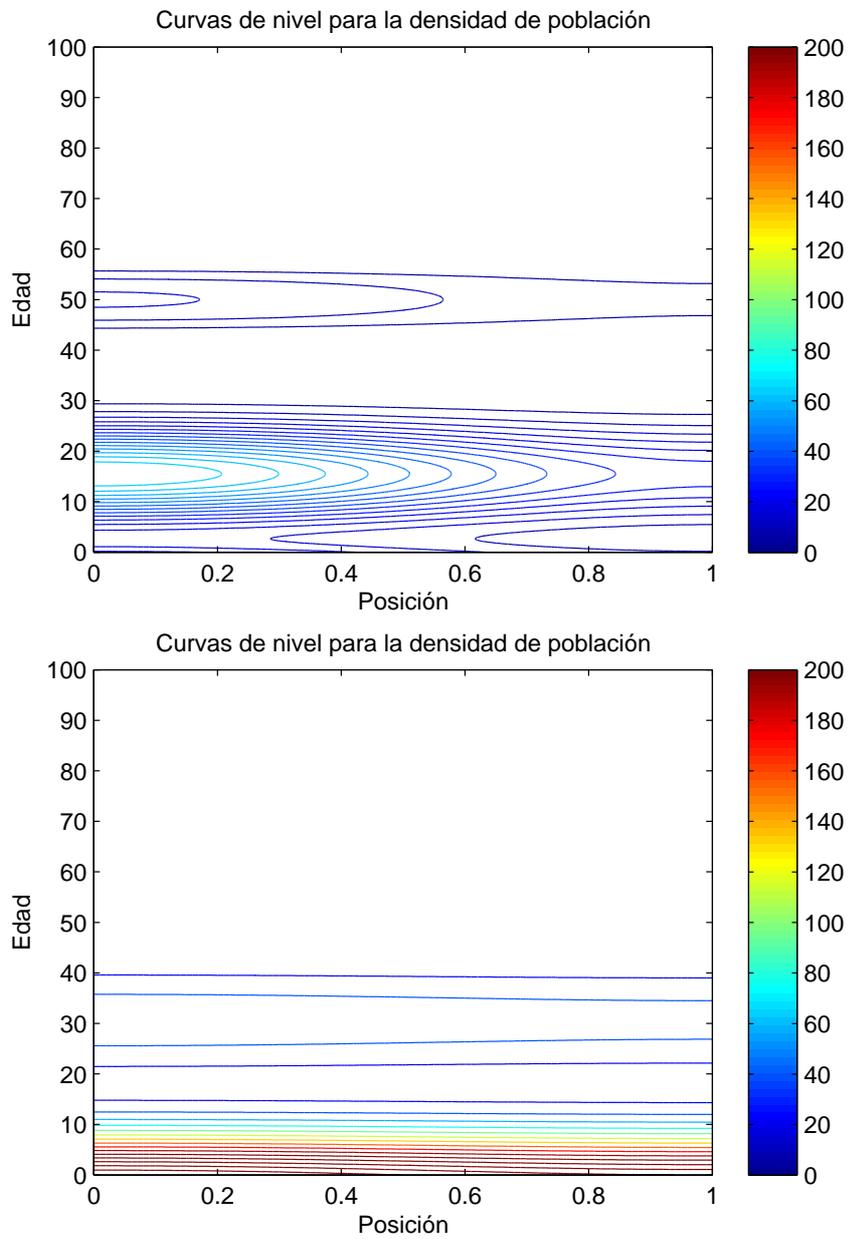


Figura 4.35: Curvas de nivel para la densidad en los instantes $t=40$ y $t=55$ para k definida por (4.12)

Debido a cómo se escogió la función de tasa de fertilidad (con un umbral de edad fértil) puede observarse un comportamiento interesante en la densidad de población a lo largo del tiempo: la aparición de generaciones de individuos. Conforme pasa el tiempo se empieza a notar la aparición de una segunda generación (véase la segunda gráfica de la Figura 4.32) que sucede a la inicial (que viene dada por la condición inicial). Una tercera generación (véase la primera gráfica de la Figura 4.33) empieza a aparecer inmediatamente después de la segunda, a diferencia de lo que sucedía entre la primera y la segunda, que tardaba un tiempo en aparecer.

Vemos pues cómo el método numérico presentado proporciona una herramienta valiosa para entender el fenómeno de la difusión en los modelos de poblaciones estructuradas por la edad. Nos ha permitido poner de manifiesto el efecto que produce dicho mecanismo en la distribución de la población en función de los parámetros de los que depende.

Bibliografía

- [1] ABIA, L.M.; ANGULO, O.; LÓPEZ-MARCOS, J.C.: *Age-structured population models and their numerical solution*. Ecological Modelling. Vol. 188 (2005) 112-136.
- [2] ABIA, L.M.; ANGULO, O.; LÓPEZ-MARCOS, J.C.: *Size-structured population models and their numerical solution*. Discrete and continuous dynamical systems. Series B. Vol. 4. (2005) 112-136.
- [3] ABIA, L.M.; LÓPEZ-MARCOS, J.C.: *Runge-Kutta methods for age-structured population models*. Applied Numerical Mathematics. Vol. 17 (1995) 1-17.
- [4] ABIA, L.M.; LÓPEZ-MARCOS, J.C.: *Second-order schemes for age structured population equations*. Journal of Biological Systems. Vol. 5(1) (1997) 1-16.
- [5] ABIA, L.M.; LÓPEZ-MARCOS, J.C.: *On the numerical integration of nonlocal terms for age-structured population models*. Journal of Mathematical Biosciences. Vol. 157 (1999) 147-167.
- [6] ANGULO, O; LÓPEZ-MARCOS, J.C.; LÓPEZ-MARCOS, M.A.; MARTÍNEZ-RODRÍGUEZ, J.: *Numerical analysis of an open marine population model with spaced-limited recruitment*. Mathematical and Computer Modelling. Vol. 52 (2010) 1037-1044.
- [7] ANGULO, O; LÓPEZ-MARCOS, J.C.; LÓPEZ-MARCOS, M.A.; MARTÍNEZ-RODRÍGUEZ, J.: *Numerical investigation of recruitment process in open marine population models*. Journal of Statistical Mechanics. Vol. 2011 (2011).
- [8] ANGULO, O; LÓPEZ-MARCOS, J.C.; LÓPEZ-MARCOS, M.A.; MARTÍNEZ-RODRÍGUEZ, J.: *Numerical analysis of a population mo-*

- del of marine invertebrates with different life stages.* Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation. Vol. 18 (2013) 2153-2163.
- [9] AYATI, B.: *A variable time step method for an age-dependent population model with nonlinear diffusion.* SIAM Journal of Numerical Analysis. Vol. 37 (2000) 1571-1589.
- [10] AYATI, B.: *A structured population model of Proteus mirabilis swarm-colony development.* Journal of Mathematical Biology. Vol. 52 (2006) 93-114.
- [11] AYATI, B.; DUPONT, T.: *Galerkin methods in age and space for a population model with nonlinear diffusion.* SIAM Journal of Numerical Analysis. Vol. 40 (2002) 1064-1073.
- [12] AYATI, B.; WEBB, G.; ANDERSON, A.: *Computational methods and results for structured multiscale models of tumor invasion.* Multiscale Modeling and Simulation. Vol. 5 (2006) 1-20.
- [13] BARR, T.H.: *Approximations for age-structured population models using projection methods.* Computers and Mathematics with Applications. Vol. 21 (1991) 17-40.
- [14] BELL, G.I.; ANDERSON, E.C.: *Cell growth and division: I. A mathematical model with applications to cell volume distributions in mammalian suspension cultures.* Biophysical Journal. Vol. 7 (1967) 329-351.
- [15] CALSINA, A.; SALDAÑA, J.: *A model of physiologically structured population dynamics with a nonlinear individual growth rate.* Journal of Mathematical Biology. Vol. 33 (1995) 335-364.
- [16] CHIU, C.: *A numerical method for nonlinear age dependent population models.* Differential and Integral Equations. Vol. 3 (1990) 767-782.
- [17] CIARLET, P.G.: *Finite element method for elliptic equations.* North Holland Publishing Company. (1978).
- [18] CUSULIN, C.; GERARDO-GIORDA, L.: *A numerical method for spatial diffusion in age-structured populations.* Numerical Methods for Partial Differential Equations. Vol. 26 (2010) 253-273.
- [19] DENG, Q.; HALLAM, T.: *Numerical approximations for an age-structured model of a population dispersing in a spatially heterogeneous environment.* Mathematical Medicine and Biology. Vol. 21 (2004) 247-268.

- [20] DI BLASIO, G.: *Non-linear age-dependent population diffusion*. Journal of Mathematical Biology. Vol. 8 (1979) 265-284.
- [21] DOUGLAS, J.; MILNER, F.A.: *Numerical methods for a model of population dynamics*. Calcolo. Vol. 24 (1987) 247-254.
- [22] FAIRWEATHER, G.; LÓPEZ-MARCOS, J.C.: *A box method for a non-linear equation of population dynamics*. IMA Journal of Numerical Analysis. Vol. 11 (1991) 525-538.
- [23] FAIRWEATHER, G.; LÓPEZ-MARCOS, J.C.: *An explicit extrapolated box scheme for the Gurtin-MacCamy equation*. Computers and Mathematics with Applications. Vol. 27(2) (1994) 41-53.
- [24] GURTIN, M.E.; MAC CAMY, R.C.: *Non-linear age-dependent population dynamics*. Archive for Rational Mechanics and Analysis. Vol. 54 (1974) 281-300.
- [25] IANNELLI, M.: *Mathematical theory of age-structured population dynamics*. Applied Mathematics Monographs C.N.R. Girardini Editori e Stampatori, Pisa (1994).
- [26] IANNELLI, M.; KIM, M.Y.; PARK, E.J.: *Splitting methods for the numerical approximation of some model of age-structured population dynamics and epidemiology*. Applied Mathematics and Computation. Vol. 87 (1997) 69-93.
- [27] IANNELLI, M.; MILNER F.A.: *On the approximation of the Lotka-McKendrick equation with finite life-span*. Journal of Computational and Applied Mathematics. Vol. 136 (2001) 245-254.
- [28] KIM, M.-Y.: *Galerkin methods for a model of populations dynamics with nonlinear diffusion*. Numerical Methods for Partial Differential Equations. Vol. 12 (1995) 59-73.
- [29] KIM, M.-Y.: *Global dynamics of approximate solutions to an age-structured epidemic model with diffusion*. Advances in Computational Mathematics. Vol. 25 (2006) 451-474.
- [30] KIM, M.-Y.: *Discontinuous-continuous Galerkin methods for a structured model of a biological system*. SIAM Journal on Scientific Computing. Vol. 31 (2008) 913-938.

- [31] KIM, M.Y.; PARK, E.J.: *Mixed approximation of a population diffusion equation*. Computers and Mathematics with Applications. Vol. 30 (1995) 23-33.
- [32] KIM, M.-Y.; PARK, E.-J.: *Characteristic finite element methods for diffusion epidemic models with age-structured populations*. Applied Mathematics and Computation. Vol. 97 (1998) 55-70.
- [33] KOSTOVA, T.V.: *Numerical solutions of a hyperbolic differential-integral equation*. Computers and Mathematics with Applications. Vol. 15 (1988) 427-436.
- [34] KOSTOVA, T.V.: *Numerical solutions to equations modelling nonlinearly interacting age-dependent populations*. Computers and Mathematics with Applications. Vol. 19 (1990) 95-103.
- [35] KWON, Y.; CHO, C.K.: *Second-order accurate difference methods for a one sex model of population dynamics*. SIAM Journal on Numerical Analysis. Vol. 30 (1993) 1385-1399.
- [36] LANGLAIS, M.: *Large time behavior in nonlinear age-dependent population dynamics problem with spacial diffusion*. Journal of Mathematical Biology. Vol. 26 (1988) 319-346.
- [37] LIANG, D.; SUN, G.; WANG, W.: *Second-order characteristic schemes in time and age for a nonlinear age-structured population model*. Journal of Computational and Applied Mathematics. Vol. 235 (2011) 3841-3858.
- [38] LÓPEZ-MARCOS, J.C.: *An upwind scheme for a nonlinear hyperbolic integro-differential equation with integral boundary condition*. Computers and Mathematics with Applications. Vol. 22 (1991) 15-28.
- [39] LÓPEZ, L.; TRIGIANTE, D.: *A finite difference scheme for a stiff problem arising in the numerical solution of a population dynamic model with spatial diffusion*. Nonlinear Analysis. Theory, Methods and Application. Vol. 9 (1985) 1-12.
- [40] LOTKA, A.J.: *Elements of Physical Biology*. Dover (reimpresión 1956) (1925) 66-76.
- [41] MAC CAMY, R.R.: *A population model with no linear diffusion*. Journal of differential equations. Vol. 39 (1981) 52-72.
- [42] MALTHUS, R.: *An Essay on the Principle of Population*. Library of Economics and Liberty (1798).

- [43] MCKENDRICK, A.G.: *Applications of mathematics to medical problems*. Proceedings of the Edinburgh Mathematical Society. Vol. 44 (1926) 98-130.
- [44] METZ, J.A.J.; DIEKMANN, E.O.: *The Dynamics of Physiologically structured populations*. Springer lecture notes in Biomathematics. Vol. 68 (1986).
- [45] MILNER, F.: *A numerical method for a model of population dynamics with spatial diffusion*. Computers and Mathematics with Applications. Vol. 19 (1990) 31-43.
- [46] MILNER, F.A.; RABBILOLO, G.: *Rapidly converging numerical algorithms for models of population dynamics*. Journal of Mathematical Biology. Vol. 30 (1992) 733-753.
- [47] MURPHY, L.F.: *A nonlinear growth mechanism in size-structured population dynamics*. Journal of Theoretical Biology. Vol. 104 (1983) 493-506.
- [48] OKUBO A.; LEVIN, S.A.: *Diffusion and ecological problems: modern perspectives*. Springer, New York, (2001).
- [49] PELOVSKA, G.: *An improved explicit scheme for age-dependent population models with spatial diffusion*. International Journal of Numerical Analysis and Modeling. Vol. 5 (2008) 466-490.
- [50] ROTENBERG, M.: *Theory of population transport*. Journal of Theoretical Biology. Vol. 37 (1972) 291-305.
- [51] SHARPE, F.R.; LOTKA, A.J.: *A problem in age-distribution*. Philosophical Magazine. Vol. 21 (1911) 435-438.
- [52] SINKO, J.W.; STREIFER, W.: *A new model for age-size structure of a population*. Ecology. Vol. 48 (1967) 910-918.
- [53] SKELLAM, J.G.: *Random dispersal in theoretical populations*. Biometrika. Vol. 38 (1951) 196-218.
- [54] TUCKER, S.L.; ZIMMERMAN, S.O.: *A nonlinear model of population dynamics containing an arbitrary number of continuous structure variables*. SIAM Journal on Applied Mathematics. Vol. 48 (1988) 549-591.
- [55] VERHULST, P.F.: *Recherches mathématiques sur la loi d'accroissement de la population*. Nouveaux mémoires de l'Académie Royale des Sciences et Belles-Lettres de Bruxelles. Vol. 18 (1845) 1-41.

- [56] WEBB, G.F.: *Theory of nonlinear age-dependent population dynamics*.
Marcel Dekker. New York. 1985.