



---

**Universidad de Valladolid**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

TRABAJO FIN DE MÁSTER

Máster en Matemáticas

**El método Escalator Boxcar Train (EBT) para modelos de poblaciones  
estructuradas**

Autora: Alazne Angulo Conde

Tutor: Luis M. Abia Llera

Año:2.024



# AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mi tutor del TFM, Luis, por la contribución en la configuración, desarrollo y redacción de este documento. Quiero agradecer a mi familia, su esfuerzo y su apoyo sin pausa y sin retribución salvo la anímica. El lugar principal está reservado para quienes me han soportado todos los días, mis padres y mi hermano Iker, los cuales han sido mi mayor apoyo todos estos años.

En particular, quiero agradecer a mi padre, por la ayuda y la paciencia recibida durante toda mi formación.

Gracias.





# ÍNDICE GENERAL

Índice de figuras	vi
Índice de tablas	vii
Preámbulo	1
1 Descripción del modelo y la teoría de existencia y unicidad	3
1.1 Primeros modelos de poblaciones	3
1.2 Modelos de poblaciones estructuradas por la edad	6
1.2.1 El modelo de Lotka-McKendrick	7
1.2.2 El modelo de Gurtin-MacCamy	8
1.3 Existencia y unicidad de soluciones en el modelo de Gurtin-MacCamy	9
1.4 Modelos de poblaciones estructuradas por el tamaño	20
2 El Escalator Boxcar Train (EBT)	25
2.1 Introducción	25
2.2 Escalator Boxcar Train	27
2.2.1 Motivación	28
2.2.2 La integración en el interior.	29
2.2.3 La integración en el intervalo frontera	32
2.2.4 Aproximación numérica	34
2.3 Resumen	40
3 Convergencia del Escalator Boxcar Train	43
3.1 Introducción	43
3.2 Resultados previos de Teoría de la Medida	45
3.3 Definiciones previas. Inicialización del método	48
3.4 Análisis de Convergencia	51
4 Experimentación numérica	63
4.1 Modelo estructurado por la edad: ejemplo teórico	63
4.2 Modelo estructurado por la longitud: <i>Daphnia magna</i>	69
4.3 Modelo forestal	75
5 Conclusiones	85

A	Modelo Estructurado en edad	89
B	Modelo Estructurado por la longitud: <i>Daphnia magna</i>	93
c	Modelo Forestal	99

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1	Grafico de eficiencia entre el método Escalator Boxcar Train y el método Upwind con $r = 0.5$ . . . . .	69
Figura 2	Solución numérica del ejemplo (4.22)-(4.24) con el método Escalator Boxcar Train (3.5)-(3.8), con parámetros iniciales $N = 100$ , $k = 0.05$ , $dt = 2$ . La gráfica de la izquierda describe la densidad de población para $T = 200$ . La gráfica de la derecha muestra la evolución de la población hasta $T = 200$ . . . . .	83



## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1	escalator Boxcar Train. Diferentes valores de error para distintos valores del parámetro $k$ . . . . .	65
Tabla 2	Método Upwind. $T = 20$ . Error calculado como $e_N^P = \max_{0 \leq n \leq N}  P(t^n) - P^n $ , para distintos valores del parámetro $\Delta t$ y $\Delta a$ . . . . .	67
Tabla 3	Método Upwind. $T = 20$ . Error calculado como $e_{N,J}^u = \max_{0 \leq n \leq N, 0 \leq j \leq J}  u(a_j, t^n) - U_j^n $ , para distintos valores del parámetro $\Delta t$ y $\Delta a$ . . . . .	67
Tabla 4	Método Upwind. $T = 20$ . Error calculado como $e_{\Delta t, \Delta a} = \max_{0 \leq n \leq N, 0 \leq j \leq J}  \lambda_j^n - P_{I_j}(t^n) $ , para distintos valores del parámetro $\Delta t$ y $\Delta a$ . . . . .	68
Tabla 5	Método Upwind. $T = 20$ . Tiempo de cpu en segundos, para distintos valores del parámetro $\Delta t$ y $\Delta a$ . . . . .	68
Tabla 6	Elementos del modelo Daphnia Magna . . . . .	71
Tabla 7	Parámetros del modelo Daphnia Magna . . . . .	71
Tabla 8	Error en norma infinito para $P(t)$ , $0 \leq t \leq T = 250$ , $\Delta t = 0.5$ . . . . .	73
Tabla 9	Error en norma infinito para $P(t)$ , $0 \leq t \leq T = 250$ , $\Delta t = 0.125$ . . . . .	73
Tabla 10	Error en norma infinito para $P(t)$ , $0 \leq t \leq T = 250$ , $\Delta t = 0.015625$ . . . . .	74
Tabla 11	Error en norma infinito para $S(t)$ , $0 \leq t \leq T = 250$ , $\Delta t = 0.5$ . . . . .	74
Tabla 12	Error en norma infinito para $S(t)$ , $0 \leq t \leq T = 250$ , $\Delta t = 0.125$ . . . . .	74
Tabla 13	Error en norma infinito para $S(t)$ , $0 \leq t \leq T = 250$ , $\Delta t = 0.015625$ . . . . .	75
Tabla 14	Elementos del modelo vegetal. Componentes de una planta. . . . .	76
Tabla 15	Elementos del modelo vegetal. Producción, asimilación del carbono y apertura de la cubierta forestal. . . . .	78
Tabla 16	Elementos del modelo vegetal. Tasas individuales. . . . .	79
Tabla 17	Parámetros del modelo vegetal. Rasgos distintivos de la especie. . . . .	79
Tabla 18	Parámetros del modelo vegetal. Alometría individual. . . . .	80
Tabla 19	Parámetros del modelo vegetal. Producción y asimilación de $CO_2$ . . . . .	81
Tabla 20	Parámetros del modelo vegetal. Producción de semillas. . . . .	81
Tabla 21	Parámetros del modelo vegetal. Conversión del $CO_2$ . . . . .	82



# PREÁMBULO

La presente memoria desarrolla el documento oficial resultado de la asignatura *Trabajo Fin de Máster* dentro de la titulación *Máster en Matemáticas* de la Universidad de Valladolid.

En particular, ha consistido en la investigación sobre la integración numérica de modelos que describen la dinámica de poblaciones cuyos individuos se diferencian a partir de una característica fisiológica mediante el método “Escalator Boxcar Train”, que se sale de los estándares de la integración de ecuaciones en derivadas parciales.

El capítulo 1 aborda la formulación del modelo general de población estructurada, bien por la edad o por otra variable fisiológica, detallando los antecedentes históricos de estos modelos. Se desarrolla una teoría completa de existencia, unicidad y dependencia continua en el marco natural de las funciones  $\mathcal{L}^1$  para el modelo de edad, remitiendo a las referencias bibliográficas la prueba de los resultados análogos para el modelo de tamaño.

La contribución principal de la memoria son los capítulos 2, 3 y 4. En el capítulo 2 se detalla la descripción del método “Escalator Boxcar Train”, objeto de estudio en esta memoria, dando versiones del método para discretizaciones de primer, segundo y tercer orden. El método “Escalator Boxcar Train”, fue propuesto por primera vez por de Roos en 1988, el capítulo se reelabora sobre las ideas en [13].

El capítulo 3, se centra en el estudio del marco funcional apropiado para el análisis de la convergencia de las aproximaciones dadas por el método “Escalator Boxcar Train”. La teoría es la síntesis de trabajos de varios autores que generalizan el concepto de solución dada por una medida de Radon finita del problema de Cauchy para ecuaciones no lineales de transporte y que en el contexto de los modelos de poblaciones estructuradas fue desarrollada por primera vez en [10], fuente que utilizamos principalmente en esta memoria. Este área del análisis es muy reciente y está todavía en desarrollo [12].

El último capítulo aborda la aplicación del método “Escalator Boxcar Train” de segundo orden para la aproximación de modelos relevantes en biología de poblaciones estructuradas (4.1 y 4.2). Ilustrando una comparación somera con una discretización mediante el método de “Upwind” de diferencias finitas de los mismos de una población con solución teórica conocida (4.3).

# 1

## DESCRIPCIÓN DEL MODELO Y LA TEORÍA DE EXISTENCIA Y UNICIDAD

Se inicia el capítulo con una introducción sobre los primeros modelos que surgen para describir la dinámica de poblaciones, principalmente para la población humana. En estos primeros modelos demográficos no se consideraban diferencias entre los individuos para representar la evolución de la población, de este modo la dinámica de la misma se basaba emplear la población total como variable de estado. A continuación, se incorporan las diferencias entre los individuos con los modelos estructurados. En primer lugar, los modelos estructurados por la edad con el objetivo de observar la población humana, demografía, que lleva a considerar la edad como variable que diferencia a los individuos en la población. En este caso se incluye la demostración de existencia y unicidad de soluciones para el modelo no lineal típico en problemas estructurados por la edad, el modelo de Gurtin-McCamy. Se concluye el capítulo con la introducción de los modelos estructurados por otra variable diferenciadora, cualquier otra característica fisiológica diferente de la edad, que habitualmente se denomina bajo el nombre genérico de tamaño.

### 1.1 PRIMEROS MODELOS DE POBLACIONES

En el siglo XVII, L. Euler [14] demostró un profundo interés en la modelización de poblaciones, sugiriendo que el crecimiento de la población humana seguía un patrón geométrico. Basándose en esta idea T.R. Malthus [27] propuso un modelo sencillo para describir el crecimiento de poblaciones y prever un aumento exponencial de la población humana a lo largo del tiempo.

Este modelo asume que la población es homogénea, lo que significa que todos los individuos dentro de la población son fisiológicamente idénticos. Esta suposición permite predecir el estado completo de la población utilizando solo algunos datos estadísticos,

que se basan únicamente en la cantidad total de individuos en la población en un momento dado. Por lo tanto, la única variable relevante es el número total de individuos, denotado como  $P(t)$ , en cualquier instante de tiempo. Además, se supone que la población vive en un entorno aislado con recursos ilimitados y un hábitat invariable. Esto implica que el crecimiento de la población depende únicamente de dos valores constantes: la tasa de fertilidad, representada por  $\alpha$ , y la tasa de mortalidad, representada por  $\mu$ . La diferencia de estos dos parámetros,  $\delta = \alpha - \mu$ , se suele denominar el *parámetro Malthusiano* de la población. De este modo, la dinámica de la población viene determinada por la siguiente ecuación diferencial ordinaria (EDO), denominada *Ley de Malthus*:

$$\frac{\partial}{\partial t} P(t) = \alpha P(t) - \mu P(t) = \delta P(t), \quad (1.1)$$

cuya solución es

$$P(t) = P(0)\exp(\delta t). \quad (1.2)$$

El modelo de Malthus es lineal y su posible utilidad se reduce al caso en que se estudia el crecimiento de una población durante un intervalo corto de tiempo, en el que se pueden dar las severas hipótesis en las que se basa el modelo. En función del signo del parámetro Malthusiano, para un dato inicial  $P(0)$  positivo, la solución puede decrecer exponencialmente, ser constante o estar abocada a la extinción.

Resulta claro que, aún suponiendo que no se producen variaciones en el hábitat externo, las cuales se suelen modelar haciendo depender el parámetro Malthusiano explícitamente del tiempo, la población por si misma causa cambios en las condiciones de vida debido a la competencia por los recursos necesarios para sobrevivir. Según esto, podemos admitir que la fertilidad y la mortalidad dependen del tamaño de la población, y el modelo lineal de Malthus debería ser reemplazado por uno no lineal.

El primer modelo de este tipo fue propuesto por Verhulst [34] (*ecuación logística*) y sirvió para subsanar las objeciones de mayor calado realizadas al modelo de Malthus. En este modelo, Verhulst impone un tamaño máximo  $K$  para la población (*capacidad del entorno*) bajo la hipótesis de que la variación de la población con el tiempo es proporcional tanto a su tamaño como a la diferencia entre 1 y la proporción entre el tamaño de la población actual y la capacidad de carga, es decir,

$$\frac{d}{dt} P(t) = \delta_0 \left(1 - \frac{P(t)}{K}\right) P(t). \quad (1.3)$$

Este modelo se podría interpretar diciendo que se considera la fertilidad constante,  $\alpha = \delta_0$ , y la mortalidad proporcional al tamaño de la población,  $\mu = \delta_0 \frac{P(t)}{K}$ . La solución de (1.3) viene dada por la siguiente expresión

$$P(t) = \frac{K}{1 + \left( \frac{K}{P(0)} - 1 \right) e^{-\delta_0 t}}, \quad (1.4)$$

donde se supone que  $\delta_0$  y  $K$  son positivos. Nótese que el tamaño de las poblaciones que verifiquen  $P(0) > K$ , decrece monótonamente hacia  $K$ , cuando  $t \rightarrow \infty$ . Por el contrario, el tamaño de poblaciones cumpliendo  $P(0) < K$ , crece monótonamente hacia  $K$ , cuando  $t \rightarrow \infty$ . Finalmente,  $K$  es un punto de equilibrio estable.

El modelo logístico fue debatido a fondo hasta llegar a considerarse como una ley universal que regía el crecimiento de una población, y tuvo su verificación mediante experimentos de laboratorio con colonias de bacterias: el hongo de levadura y otros organismos sencillos que se dejaban desarrollar en condiciones ambientales constantes, con ausencia de predadores y con una provisión suficiente de alimentos. También fue aplicado por Lotka para ajustar la curva de crecimiento de la población de los Estados Unidos en los años 30 [26]. Estos experimentos proporcionaban curvas de crecimiento que coincidían con las predicciones de la ecuación logística. Sin embargo, esta similitud no fue conseguida para organismos con un ciclo vital complejo (huevos-larva-crisálida-adulto), como las mosca de la fruta, el escarabajo y otros. En otros organismos no se observa una aproximación de la población total hacia la capacidad de carga, sino que, en su lugar, estas poblaciones exhiben fluctuaciones tras un periodo de crecimiento logístico.

El modelo de Verhulst también se puede generalizar suponiendo que el parámetro Malthusiano es una función,  $\delta : [0, \infty) \rightarrow \mathbb{R}$ , que depende de la población total,  $\delta = \delta(P(t))$ , verificando las siguientes hipótesis

$$(H1). \quad \delta'(x) > 0, \quad \text{si } 0 < x < x_0,$$

$$(H2). \quad \delta'(x) < 0, \quad \text{si } x > x_0,$$

$$(H3). \quad \lim_{x \rightarrow +\infty} \delta(x) < 0,$$

con  $x_0 \geq 0$  (en el caso  $x_0 = 0$ , solo (H2) y (H3) tienen sentido). Estas hipótesis contienen las principales características que aparecen durante el estudio del crecimiento de una población aislada. La hipótesis (H1) modela el denominado *efecto Allee* que establece

que, cuando la densidad de población es baja, un incremento en el tamaño de la población tiene un efecto positivo en el crecimiento de la misma. Las hipótesis (H<sub>2</sub>) y (H<sub>3</sub>), por el contrario, introducen el *efecto logístico* estableciendo que, cuando existe una alta densidad de población, un incremento del tamaño de la población tiene una influencia negativa sobre su crecimiento. El modelo de Verhulst puede entenderse como caso puramente logístico. Estos modelos previenen el crecimiento ilimitado de la población cuando el tiempo crece hacia infinito, de hecho  $P(t)$  siempre converge monótonamente hacia un estado de equilibrio.

Esta estrategia de modelización que considera que las poblaciones son homogéneas, nos conduce hacia modelos matemáticos que están limitados a unos pocos casos biológicos reales. Esta incapacidad para simular la realidad biológica en la mayor parte de los casos ha llevado al desarrollo de modelos matemáticos más elaborados en los que los individuos no se consideran iguales. Así, aunque puede resultar imposible recoger la singularidad de cada individuo y su aportación a la dinámica de la población a la que pertenece, parece claro que existe una relación entre ciertas propiedades fisiológicas de los individuos y su papel en la dinámica de la población.

## 1.2 MODELOS DE POBLACIONES ESTRUCTURADAS POR LA EDAD

Para conseguir una adecuada descripción de un fenómeno biológico es necesario considerar modelos matemáticos cada vez más complejos para describir la dinámica de un población o sistema de poblaciones, en contraposición a modelos simplificados que postulan, explícita o implícitamente, condiciones de uniformidad y homogeneidad en la distribución de los individuos de la población, en aras de un análisis matemático más tratable.

Numerosos ecólogos sugirieron que los modelos matemáticos serían más realistas si incorporaban dependencia de la edad ya que, por ejemplo, las observaciones realizadas permiten aseverar que, la población de los recién nacidos se comporta de manera diferente a la de los adultos.

### 1.2.1 El modelo de Lotka-McKendrick

Los primeros intentos de incorporar los efectos de la edad al modelo continuo se iniciaron en el campo de la demografía humana, considerando que los procesos de reproducción y mortalidad dependían de la edad. El primer trabajo en el que se estructura la población en función de la edad es de Sharpe y Lotka [31], que desarrollaron una formulación en términos de una ecuación integral. Posteriormente, McKendrick [28] tomó esta idea para presentar el modelo formado por la siguiente ecuación en derivadas parciales hiperbólica de primer orden

$$u_t(a, t) + u_a(a, t) = -\mu(a)u(a, t), \quad t > 0, \quad a > 0. \quad (1.5)$$

La función  $u(a, t)$  representa la densidad de población con respecto a la edad  $a$  en el instante de tiempo  $t$ . Según esto, el número de individuos de la población en el tiempo  $t$  entre dos edades  $a_1$  y  $a_2$  es

$$\int_{a_1}^{a_2} u(a, t) da,$$

y la población total en el mismo instante de tiempo  $t$  viene dada por

$$P(t) = \int_0^{\infty} u(a, t) da. \quad (1.6)$$

Esta función de densidad satisface la *ley de balance*:

$$Du(a, t) = -\mu(a)u(a, t), \quad (1.7)$$

donde el operador de diferenciación  $D$  está definido por

$$Du(a, t) = \lim_{h \rightarrow 0^+} \frac{u(a+h, t+h) - u(a, t)}{h}. \quad (1.8)$$

El término  $\mu(a)u(a, t)$  representa la disminución de individuos de la población a causa de la mortalidad, siendo  $\mu(a)$  una función no negativa determinada por la edad, denominada *tasa de mortalidad específica por la edad*.

Para completar la descripción de la dinámica de la población deben considerarse los nacimientos que ocurren en la misma. El proceso de nacimiento de la población (el número de nuevos individuos de edad 0) satisface la *ley de nacimiento*:

$$u(0, t) = \int_0^{\infty} \alpha(a)u(a, t) da, \quad t > 0, \quad (1.9)$$

donde  $\alpha(a)$  es una función no negativa denominada *tasa de fertilidad específica por la edad*. Esta ecuación juega el papel de la condición frontera del problema, y es no local. Para determinar completamente la dinámica de la población se debe considerar la distribución inicial de la densidad de población

$$u(a, 0) = u_0(a), \quad a \geq 0, \quad (1.10)$$

donde  $u_0(a)$  es una función no negativa. El problema (1.5)-(1.10) es lineal, constituido por una ecuación en derivadas parciales hiperbólica de primer orden, con condición frontera no local, y condición inicial. Este modelo se asocia también a Von Förster [35], ya que considera la ecuación (1.5) en su estudio sobre poblaciones celulares.

Una primera extensión del modelo se obtiene considerando que las funciones vitales (mortalidad y fertilidad) dependen explícitamente de la variable temporal, es decir, convertir el problema en uno no autónomo. De esta forma, se tienen en cuenta tanto las variables del entorno como los cambios debidos a los periodos estacionales. También es posible introducir en el modelo otros factores diferentes de la natalidad y mortalidad, como es la migración  $m(a, t)$ . Los modelos resultantes son relativamente recientes: la primera referencia conocida en la literatura que se ocupa de ellos es de Langhaar en 1972 [24]. El problema resultante constaría de una ley de conservación hiperbólica de primer orden

$$u_t(a, t) + u_a(a, t) = -\mu(a, t)u(a, t) + m(a, t), \quad t > 0, \quad a > 0, \quad (1.11)$$

de una condición frontera no local,

$$u(0, t) = \int_0^{\infty} \alpha(a, t) u(a, t) da, \quad t > 0, \quad (1.12)$$

y de una condición inicial dada por (1.10).

### 1.2.2 El modelo de Gurtin-MacCamy

El modelo de McKendrick-Von Förster, y la extensión de éste, presentan los mismos inconvenientes que el modelo Malthusiano, como las funciones vitales son independientes de la población total  $P(t)$ , no permiten describir los cambios en el hábitat y en las condiciones de vida de los individuos causados por el tamaño de la población

total. Parece razonable suponer que existen situaciones en las que, si una población alcanza un determinado tamaño, entonces las condiciones de vida para los individuos se hacen más difíciles y, consecuentemente, la mortalidad aumenta y la fertilidad disminuye. En 1974, Gurtin y MacCamy [17] y Hoppensteadt [19], introdujeron los primeros modelos continuos no lineales para describir la dinámica de poblaciones estructuradas por edad. En el estudio de Gurtin y MacCamy, los efectos del tamaño de la población fueron incorporados dentro del modelo permitiendo que los procesos de nacimiento y mortalidad fueran funciones no lineales de la densidad de población, haciendo que las funciones vitales dependiesen explícitamente de la población total  $P(t)$ .

El modelo constaba de una ecuación en derivadas parciales no lineal con un término no local

$$u_t(a, t) + u_a(a, t) = -\mu(a, P(t)) u(a, t), \quad a > 0, \quad t > 0, \quad (1.13)$$

donde la función de mortalidad  $\mu(a, P(t))$  era una función dato no negativa. La ley de nacimientos del modelo Gurtin-MacCamy venía dada por

$$u(0, t) = \int_0^{\infty} \alpha(a, P(t)) u(a, t) da, \quad t > 0, \quad (1.14)$$

donde la función de fertilidad  $\alpha(a, P(t))$  era también una función dato no negativa, obteniéndose una condición frontera no lineal y no local. El modelo se completaba con la condición inicial (1.10). Además de introducir el modelo, Gurtin y MacCamy realizaron en su trabajo un amplio análisis teórico de éste, y mostraron que el modelo no lineal presentaba una dinámica más rica que el lineal.

La investigación en torno al modelo de Gurtin-MacCamy ha sido muy extensa, considerándose tanto situaciones específicas como posibles generalizaciones.

### 1.3 EXISTENCIA Y UNICIDAD DE SOLUCIONES EN EL MODELO DE GURTIN-MCCAMY

En esta sección se demostrará la existencia y unicidad de soluciones del problema (1.13)-(1.14), (1.10), que se representa mediante una formulación alternativa ba-

sada en un par de ecuaciones integrales tanto para los nacimientos de cada periodo de tiempo  $B(t) = u(0, t)$  como para la población total  $P(t)$ .

Se supondrán ciertas las siguientes hipótesis sobre la condición inicial y las funciones vitales del problema, tasa de mortalidad y de natalidad:

(H1).  $u_0 \in \mathcal{L}_1(\mathbb{R}^+)$  es continua a trozos.

(H2).  $\mu, \alpha \in \mathcal{C}(\mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^+)$ ;

$\mu_P(a, P)$  y  $\alpha_P(a, P)$ , la derivada parcial con respecto de  $P$  de las funciones  $\mu$  y  $\alpha$ , existen para todo  $a \geq 0$  y  $P \geq 0$ ;

$\mu(\cdot, P)$ ,  $\mu_P(\cdot, P)$ ,  $\alpha(\cdot, P)$  y  $\alpha_P(\cdot, P)$ , como funciones de  $P$ , son funciones acotadas (pertenecen a  $\mathcal{C}(\mathbb{R}^+ : \mathcal{L}_\infty(\mathbb{R}^+))$ ).

(H3).  $u_0 \geq 0$ ,  $\mu \geq 0$ ,  $\alpha \geq 0$ .

La hipótesis (H3) indica que para que el problema tenga sentido biológico todas las funciones involucradas deben ser positivas. Así mismo, la hipótesis (H1) introduce el requisito de que la población inicial sea finita  $u_0(a)$ .

A continuación se introduce el concepto de solución hasta tiempo  $T > 0$  del problema de referencia.

**Definición 1** Una solución del problema (1.13)-(1.14), (1.10) hasta tiempo  $T > 0$  es una función no negativa  $u(a, t)$  en  $\mathbb{R}^+ \times [0, T]$  que cumpla las siguientes propiedades:

- $Du$  existe en  $\mathbb{R}^+ \times [0, T]$ ;
- $u(\cdot, t) \in \mathcal{L}_1(\mathbb{R}^+)$ ;
- (1.6) es continua para  $0 \leq t \leq T$ ;

y satisface

$$Du(a, t) + \mu(a, P(t))u(a, t) = 0, \quad a > 0, \quad 0 < t < T, \quad (1.15)$$

$$u(0, t) = B(t) = \int_0^\infty \alpha(a, P(t))u(a, t) da, \quad 0 < t \leq T, \quad (1.16)$$

$$u(a, 0) = u_0(a), \quad a \geq 0. \quad (1.17)$$

Es importante observar que no es necesario que se satisfaga la condición (1.16) para  $t = 0$ . De hecho, a partir de (1.17), esta relación se satisface para  $t = 0$  si y solo si  $u_0$  verifica la siguiente condición de compatibilidad:

$$u_0(0) = \int_0^\infty \alpha(a, \phi) u_0(a) da, \quad \phi = \int_0^\infty u_0(a) da, \quad (1.18)$$

la cual simplemente se trata de requerir que los datos iniciales sean consistentes con el proceso de nacimiento. No se impone la restricción (1.18), porque se pueden tratar situaciones en las que la que la distribución de edad inicial  $u_0$  es completamente arbitraria, tal y como aparecen en la mayoría de los problemas con datos reales.

Se enuncia, previamente a las demostraciones referentes al teorema de existencia y unicidad, una versión del Teorema de Gronwall que será empleada posteriormente.

**Lema 1 (de Gronwall)** Si  $f : \mathcal{I} \subseteq \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$  y  $x_0 \in \mathcal{I}$  tales que

$$0 \leq f(x) \leq \alpha + \beta \int_{x_0}^x f(t) dt,$$

$\forall x \in \mathcal{I}$  con  $\alpha, \beta \geq 0$  constantes, entonces

$$f(x) \leq \alpha e^{\beta(x-x_0)}.$$

A continuación se demuestra el teorema que asegura la equivalencia de soluciones entre el problema diferencial y un problema basado en ecuaciones integrales para los nacimientos y la población total.

**Teorema 1** Sea  $u$  una solución del problema (1.13)-(1.14), (1.10) para un tiempo  $T > 0$ . Entonces la población total  $P(t)$  y la tasa de nacimiento  $B(t)$  satisfacen el sistema de ecuaciones integrales acopladas

$$P(t) = \int_0^t H(t-a, t; P) B(a) da + \int_0^\infty L(a, t; P) u_0(a) da \quad (1.19)$$

$$B(t) = \int_0^t \alpha(t-a, P(t)) H(t-a, t; P) B(a) da + \int_0^\infty \alpha(a+t, P(t)) L(a, t; P) u_0(a) da, \quad (1.20)$$

donde

$$H(\gamma, t; P) = e^{-\int_{t-\gamma}^t \mu(\alpha+\tau-t, P(\tau)) d\tau}, \quad 0 \leq \gamma \leq t, \quad (1.21)$$

$$L(\gamma, t; P) = e^{-\int_0^t \mu(\tau+\gamma, P(\tau)) d\tau}, \quad 0 \leq \gamma \leq t, \quad (1.22)$$

en  $[0, T]$ .

Recíprocamente, si  $P(t)$  y  $B(t)$  son funciones continuas no negativas que satisfacen (1.19) y (1.20) en  $[0, T]$  y  $u$  está definida en  $\mathbb{R}^+ \times [0, T]$  por

$$u(a, t) = \begin{cases} u_0(a - t) \exp\left(-\int_0^t \mu(a - t + \tau, P(\tau)) d\tau\right), & a \geq t, \\ B(t - a) \exp\left(-\int_0^a \mu(\sigma, P(t - a + \sigma)) d\sigma\right), & t > a, \end{cases} \quad (1.23)$$

entonces  $u$  es una solución del problema para un tiempo  $T$ .

**Demostración:** Sea  $u$  una solución del problema (1.13)-(1.14), (1.10) en tiempo  $T$  y sea  $(a_0, t_0) \in \mathbb{R}^+ \times [0, T]$ , se definen

$$\bar{u}(h) = u(a_0 + h, t_0 + h), \quad \bar{\mu}(h) = \mu(a_0 + h, P(t_0 + h)), \quad (1.24)$$

para describir la solución a lo largo de la recta característica. Entonces, a partir de (1.8) y (1.15), se obtiene la siguiente ecuación diferencial

$$\bar{u}' + \bar{\mu}(h)\bar{u} = 0, \quad (1.25)$$

que tiene como única solución la expresión

$$u(a_0 + h, t_0 + h) = u(a_0, t_0) \exp\left(-\int_0^h \bar{\mu}(\eta) d\eta\right), \quad (1.26)$$

calculando todos los valores de  $u$  en todos los puntos de la característica que pasa por  $(a_0, t_0)$  en función del valor  $u(a_0, t_0)$ .

En particular, si en (1.26) se sustituye  $(a_0, t_0) = (a - t, 0)$  y  $h = t$ , empleando la condición inicial (1.10), se concluye que

$$u(a, t) = u_0(a - t) \exp\left(-\int_0^t \mu(a - t + \tau, P(\tau)) d\tau\right), \quad a \geq t. \quad (1.27)$$

Por otro lado, si se sustituye  $(a_0, t_0) = (0, t - a)$  y  $h = a$  en (1.26) se obtiene

$$u(a, t) = B(t - a) \exp\left(-\int_0^a \mu(\sigma, P(t - a + \sigma)) d\sigma\right), \quad t > a, \quad (1.28)$$

dónde  $B(t) = u(0, t)$  representa el total de los nacimientos en cada instante de tiempo. Finalmente, si se sustituye (1.27) y (1.28) en (1.6) y (1.16), se llega al sistema de ecuaciones integrales acopladas para  $P$  y  $B$ , (1.19)-(1.20).

Para demostrar la afirmación recíproca, sean  $P(t) \geq 0$  y  $B(t) \geq 0$  funciones continuas en  $[0, T]$  definidas por (1.19) y (1.20) y sea  $u$  definida en  $\mathbb{R}^+ \times [0, T]$  por (1.23).

Entonces  $u \geq 0$  (porque  $u_0$  y  $\alpha$  son no negativas), cumple (1.17),  $u(0, t) = B(t)$  para  $t > 0$  y  $u(\cdot, t) \in \mathcal{L}_1(\mathbb{R}^+)$  (porque  $\mu$ ,  $B$  y  $P$  son funciones continuas y  $u_0 \in \mathcal{L}_1(\mathbb{R}^+)$ ).

Además, a partir de la definición de la solución (1.23), del sistema de ecuaciones integrales acopladas (1.19), (1.20) se verifican tanto la expresión de la población total en términos de la solución (1.6) como la condición frontera (1.16).

Finalmente, a partir de (1.8) y la definición de la solución (1.23) se obtiene que  $Du$  existe en  $\mathbb{R}^+ \times [0, T]$  y que la ecuación en derivadas parciales (1.15) se satisface.  $\square$

De la expresión de la solución (1.27), se puede deducir que las discontinuidades en  $u_0$  se propagan a lo largo de la característica. Incluso cuando  $u_0$  es continua, (1.27) y (1.28) implican que  $u$  será discontinua a través de  $t = a$  salvo en el caso en que  $B(0^+) = u_0(0)$ . Por (1.20),  $B(0^+)$  es equivalente a la parte derecha de (1.18). Por lo tanto, cuando  $u_0$  es continua, una condición necesaria y suficiente para que  $u$  sea continua en  $t = a$  es que (1.18) se cumpla.

Cuando (1.18) no se satisface en  $t = 0$ ,  $B(t) = u(0, t)$  tendrá una discontinuidad en  $t = 0$ , y por lo tanto la definición de  $B$  en  $t = 0$  no corresponde a la dada por (1.20).

Con el objetivo de solventar esta dificultad se puede definir  $B$  de la siguiente manera:

$$B(t) = u(0, t), \quad t > 0, \quad B(0) = \int_0^\infty \alpha(a, \phi) u_0(a) da.$$

A continuación, se demuestra la existencia y unicidad local del problema (1.13)-(1.14), (1.10) basado en la expresión de la solución en términos integrales.

**Teorema 2** *Existe  $T > 0$ , tal que el problema (1.13)-(1.14), (1.10) tiene solución única para un tiempo  $T$ .*

**Demostración:** Sea  $\mathcal{C}^+[0, T] = \{f \in \mathcal{C}[0, T] / f \geq 0\}$ . Según el Teorema 1 es suficiente con encontrar funciones  $P, B \in \mathcal{C}^+[0, T]$ , que satisfagan las ecuaciones integrales (1.19) y (1.20).

En primer lugar, se considera (1.20). Fijada la función  $P \in \mathcal{C}^+[0, T]$ , esta ecuación es una ecuación lineal integral de Volterra para  $B$  y, por lo tanto, tiene solución única en  $[0, T]$ , la cual se denotará como

$$B(t) := \mathcal{B}_T(P)(t). \tag{1.29}$$

Usando esta solución, se puede definir un operador  $\mathcal{P}_T$  sobre  $\mathcal{C}^+[0, T]$  a partir de la parte derecha de la ecuación integral (1.19) reemplazando  $B$  por  $\mathcal{B}_T(P)$ :

$$\mathcal{P}_T(P)(t) = \int_0^t H(a-t, t; P) \mathcal{B}_T(P)(a) da + \int_0^\infty L(a, t; P) u_0(a) da. \quad (1.30)$$

Claramente, las hipótesis (H1)-(H3) implican que

$$\mathcal{B}_T, \mathcal{P}_T : \mathcal{C}^+[0, T] \rightarrow \mathcal{C}^+[0, T]. \quad (1.31)$$

De este modo, la solución del problema se reduce a encontrar un punto fijo  $P$  del operador  $\mathcal{P}_T$  y, por lo tanto, el Teorema 2 es una consecuencia directa del lema 2 que se demostrará a continuación.  $\square$

**Lema 2** *Existe  $T > 0$  tal que el operador  $\mathcal{P}_T : \mathcal{C}^+[0, T] \rightarrow \mathcal{C}^+[0, T]$  definido por (1.30) tiene un único punto fijo.*

**Demostración:** Se considera el espacio de Banach  $\mathcal{C}[0, T]$  con la norma del supremo  $\|\cdot\|_T$ . Se elige  $r > 0$ , y sean

$$\phi = \int_0^\infty u_0(a) da \quad (1.32)$$

y

$$\Sigma_T = \{f/f \in \mathcal{C}^+[0, T], \|f - \phi\|_T \leq r\}. \quad (1.33)$$

Como  $\Sigma_T$  es cerrado, para completar la prueba es suficiente con mostrar que  $\mathcal{P}_T$  envía  $\Sigma_T$  en sí mismo y que es contractiva.

Sea

$$\Omega = \{(a, P)/a \geq 0, P \geq 0, |P - \phi| \leq r\}. \quad (1.34)$$

La hipótesis (H2) implica que las cantidades

$$\mu_0 = \sup_{(a, P) \in \Omega} \mu(a, P), \quad \mu_1 = \sup_{(a, P) \in \Omega} \mu_P(a, P), \quad (1.35)$$

$$\alpha_0 = \sup_{(a, P) \in \Omega} \alpha(a, P), \quad \alpha_1 = \sup_{(a, P) \in \Omega} \alpha_P(a, P), \quad (1.36)$$

son todas finitas. Así, para  $P \in \Sigma_T$ , a partir de la definición de las ecuaciones integrales acopladas (1.19)-(1.22) y de la definición de la población total (1.32), se obtiene que

$$\mathcal{B}_T(P)(t) \leq \alpha_0 \int_0^t \mathcal{B}_T(P)(a) da + \alpha_0 \phi, \quad (1.37)$$

y, aplicando la desigualdad de Gronwall, Lema 1, implica que

$$\mathcal{B}_T(P)(t) \leq \alpha_0 \phi e^{\alpha_0 t}. \quad (1.38)$$

Entonces, empleando las definiciones del operador  $\mathcal{P}_T(P)(t)$ , (1.30), de los funcionales  $H$  y  $L$ , (1.21)-(1.22), de la población total (1.32), de las cotas de las funciones vitales y sus derivadas (1.35)-(1.36) y (1.38) se obtiene que

$$\begin{aligned} |\mathcal{P}_T(P)(t) - \phi| &\leq \alpha_0 \phi \int_0^t e^{\alpha_0 a} da + \int_0^\infty |L(a, t; P) - 1| u_0(a) da \\ &\leq \phi(e^{\alpha_0 T} - 1) + \phi \sup_{a \geq 0, 0 \leq \tau \leq T} |L(a, \tau; P) - 1|, \end{aligned} \quad (1.39)$$

para  $0 \leq t \leq T$  y  $P \in \Sigma_T$ . A partir de

$$|e^z - 1| \leq |z|e^{|z|}, \quad (1.40)$$

se puede concluir, de la definición del funcional  $L$ , (1.22) y de las cotas de las funciones vitales, (1.35)-(1.36), que

$$\sup_{a \geq 0, 0 \leq \tau \leq T} |L(a, \tau; P) - 1| \leq \mu_0 T e^{\mu_0 T}. \quad (1.41)$$

La combinación de las desigualdades (1.39) y (1.41) muestra que  $\mathcal{P}_T(P) \in \Sigma_T$ , si  $T$  es suficientemente pequeño.

A continuación se muestra como  $\mathcal{P}_T$  es contractiva para  $T$  pequeño. Así, se eligen  $P, \hat{P} \in \Sigma_T$ . A partir de la definición del operador  $\mathcal{P}_T(P)$  (1.30), se obtiene

$$\|\mathcal{P}_T(P) - \mathcal{P}_T(\hat{P})\|_T \leq I + III + III, \quad (1.42)$$

donde  $I$ ,  $II$  y  $III$  son, respectivamente, el supremo (en  $0 \leq t \leq T$ ) de

$$\begin{aligned} &\int_0^t |H(t-a, t; P) - H(t-a, t; \hat{P})| \mathcal{B}_T(P)(a) da, \\ &\int_0^t H(t-a, t; \hat{P}) |\mathcal{B}_T(P)(a) - \mathcal{B}_T(\hat{P})(a)| da, \\ &\int_0^\infty |L(a, t; P) - L(a, t; \hat{P})| u_0(a) da. \end{aligned}$$

Únicamente hay que estimar el valor de cada una de estas integrales.

Para acotar  $I$  y  $III$ , se emplea la definición de los operadores funcionales, (1.21)-(1.22), los valores de las cotas de las funciones vitales, (1.35)-(1.36) y (1.40),

$$\begin{aligned} |L(a, t; P) - L(a, t; \hat{P})| &\leq |1 - e^{\int_0^t [\mu(\tau+a, P(\tau)) - \mu(\tau+a, \hat{P}(\tau))] da}| \\ &\leq \mu_1 T e^{2\mu_0 T} \|P - \hat{P}\|_T, \end{aligned} \quad (1.43)$$

y, similarmente,

$$|H(t-a, t; P) - H(t-a, t; \hat{P})| \leq \mu_1 T e^{2\mu_0 T} \|P - \hat{P}\|_T. \quad (1.44)$$

Por lo que, a partir de (1.38) y (1.43)-(1.44) se obtiene que, para  $T$  suficientemente pequeño, I y III son, cada una, menores que  $k\|P - \hat{P}\|_T$  con  $k \in [0, \frac{1}{3})$ , constante (independiente de  $P$  y  $\hat{P}$ ).

Para completar la prueba únicamente se debe mostrar que

$$II \leq \frac{1}{3} \|P - \hat{P}\|_T, \quad (1.45)$$

para  $T$  suficientemente pequeño.

Para ello, sea

$$\xi(t) = \mathcal{B}_T(P)(t) - \mathcal{B}_T(\hat{P})(t). \quad (1.46)$$

Se puede concluir a partir de las definiciones de las ecuaciones integrales acopladas (1.19)-(1.20) y de la definición de  $\mathcal{B}_T$  que

$$\begin{aligned} \xi(t) &= \int_0^t \alpha(t-a, P(t))H(t-a, t; P)\xi(a) da \\ &+ \int_0^t (\alpha(t-a, P(t))H(t-a, t; P) - \alpha(t-a, \hat{P}(t))H(t-a, t; \hat{P})) \mathcal{B}_T(\hat{P})(a) da \\ &+ \int_0^\infty [\alpha(t-a, P(t))L(a, t; P) - \alpha(a+t, \hat{P}(t))L(a, t; \hat{P})]u_0(a) da. \end{aligned} \quad (1.47)$$

Si se denota por  $f(t)$  a la suma de las dos últimas integrales en (1.47), de las definiciones de los funcionales, (1.21)-(1.22) y las acotaciones de las funciones vitales (1.35)-(1.36), se llega a

$$\xi(t) \leq \alpha_0 \int_0^t \xi(a) da + |f(t)|, \quad (1.48)$$

y por lo tanto,

$$|\xi(t)| \leq |f(t)| + \alpha_0 \int_0^t |f(a)|e^{\alpha_0(t-a)} da. \quad (1.49)$$

Procediendo igual que antes, se puede verificar que, con la definición de los funcionales (1.21)-(1.22), de la población total, (1.32), las acotaciones sobre las funciones vitales (1.35)-(1.36) y (1.38), que

$$\|f\|_T \leq k_0 \|P - \hat{P}\|_T, \quad (1.50)$$

donde  $k_0$  es una constante dependiente solo de  $\alpha_0, \alpha_1, \mu_0, \mu_1$  y  $T$ . Por la definición de II y de los funcionales, (1.21)-(1.22), las desigualdades (1.49)-(1.50) implican (1.45) para  $T$  suficientemente pequeño, lo que concluye la prueba.  $\square$

El Teorema 2 es un teorema de existencia local, esto es todo lo que se puede esperar en ausencia de hipótesis adicionales sobre  $\alpha$  y  $\mu$ . Para obtener existencia global lo que se necesita un tipo de estimación *a priori*.

De este modo se va a considerar ahora  $\mu$  y  $\alpha$  con más cuidado. Se recuerda que  $\alpha(a, P)$  corresponde al número de descendientes (por unidad de tiempo) producidos por un individuo de edad  $a$  cuando la población total es  $P$ , por lo tanto es razonable esperar que la cantidad estará uniformemente acotada para todo  $a$  y  $P$ ,

$$\bar{\alpha} = \sup_{a \geq 0, P \geq 0} \alpha(a, P) < \infty. \quad (1.51)$$

Por otra parte, de la hipótesis (H3),

$$\underline{\mu} = \inf_{a \geq 0, P \geq 0} \mu(a, P), \quad (1.52)$$

no sólo es finito sino que también es no negativo. Cuando se cumple (1.51), a la cantidad

$$\delta = \bar{\alpha} - \underline{\mu}, \quad (1.53)$$

se le denomina cota del ratio de crecimiento. Esta terminología está justificada por el siguiente resultado, el cual muestra que  $P$  y  $B$  pueden crecer como mucho en proporción a  $e^{\delta t}$ , es decir, como mucho su crecimiento es similar al de una población Malthusiana con ratio de crecimiento  $\delta$ .

**Teorema 3** *Asumiendo que se verifica (1.51). Sea  $u$  la solución del problema (1.13)-(1.14), (1.10) para un tiempo  $T$ . Entonces para  $0 \leq t \leq T$*

$$P(t) \leq \phi e^{\delta t}, \quad (1.54)$$

$$B(t) \leq \bar{\alpha} \phi e^{\delta t}, \quad (1.55)$$

y

$$u(a, t) \leq \bar{\alpha} \phi e^{-\underline{\mu} a} e^{\delta t}, \quad a < t, \quad (1.56)$$

$$u(a, t) \leq \|u_0\|_t e^{-\underline{\mu} a}, \quad a \geq t, \quad (1.57)$$

donde  $\phi$  es la población total en el instante de tiempo inicial (1.18) y  $\|u_0\|_t = \sup_{[0, t]} u_0$ .

### Demostración

De la definición de los funcionales (1.21)-(1.22)

$$H(\gamma, t; P) \leq e^{-\underline{\mu} \gamma}, \quad (1.58)$$

$$L(\gamma, t; P) \leq e^{-\mu t}. \quad (1.59)$$

Así, a partir de la definición integral de  $B(t)$ , (1.20), y de la acotación de la tasa de natalidad (1.51), se obtiene que

$$B(t) \leq \bar{\alpha} \int_0^t e^{-\mu(t-a)} B(a) da + \bar{\beta} \phi e^{-\mu t}, \quad (1.60)$$

y, utilizando la desigualdad de Gronwall, Lema 1, se llega a la desigualdad (1.55).

Sustituyendo este resultado en la definición integral de  $P(t)$ , (1.19), y con el uso de la definición de los funcionales, (1.58)-(1.59), se obtiene inmediatamente (1.54).

Finalmente, (1.56) es una consecuencia directa de (1.27)-(1.28) junto con (1.54)-(1.55).  $\square$

Se debe observar que si  $u_0$  es uniformemente acotada, entonces  $u_{0,\max} = \sup u_0 < \infty$ , entonces, las desigualdades (1.56)-(1.57) implican que

$$u(a, t) \leq C e^{\delta t}, \quad (1.61)$$

para  $a \geq 0$  y  $0 \leq t \leq T$ , donde  $C$  es el mayor valor entre  $u_{0,\max}$  y  $\bar{\alpha}\phi$ .  $\square$

De este modo, la hipótesis (1.51) lleva a la existencia global, suponiendo el estimativo *a priori* (1.54).

**Teorema 4** *Asumiendo que se cumple (1.51), entonces el problema (1.13)-(1.14), (1.10) tiene solución única para cualquier tiempo.*

### Demostración

Por la hipótesis (H1), las cantidades  $\alpha_0, \alpha_1, \mu_0, \mu_1$ , definidas en (1.34), (1.35)-(1.36) son funciones continuas con respecto a  $\phi$ . Por lo tanto, a partir de la demostración del Lema 2, el intervalo temporal  $T$  (de ese lema) puede ser elegido como una función continua  $T(\phi)$  de  $\phi$ . Por lo tanto, para cualquier par de valores  $0 \leq \phi_0 < \phi_1$  se asegura la existencia para  $0 \leq t \leq T(\phi_0, \phi_1) = \min_{\phi_0 \leq \phi \leq \phi_1} T(\phi)$  siempre y cuando la población inicial  $\phi$  se encuentre en el intervalo  $\phi_0 \leq \phi \leq \phi_1$ .

Eligiendo  $\bar{T} > 0$ . Para probar la existencia para todo tiempo, es suficiente con establecer la existencia hasta dicho valor  $\bar{T}$ . Por el Teorema 3, siempre y cuando una solución exista en  $0 \leq t \leq \bar{T}$  debe satisfacer que  $0 \leq P(t) \leq \phi e^{\delta \bar{T}}$ . Entonces, se actúa en los intervalos de tamaño  $T(0, \phi e^{\delta \bar{T}})$ , tomando como dato inicial en cada intervalo el valor

final de  $u$  en el intervalo anterior. En un número finito de pasos, esto conduce a una solución hasta tiempo  $\bar{T}$ .

Para probar la unicidad, se asume que  $u_1$  y  $u_2$  son soluciones para cualquier valor del tiempo. Entonces  $(B_1, P_1)$  y  $(B_2, P_2)$  son soluciones de (1.19)-(1.20) para cualquier valor del tiempo. Por el Lema 2 tenemos unicidad local para el sistema (1.19)-(1.20). Así el conjunto de puntos  $t$  tales que  $(B_1, P_1) = (B_2, P_2)$  en  $[0, t]$  debe ser un intervalo de la forma  $[0, T)$  y como  $B_k$  y  $P_k$  son funciones continuas debe ser  $T = \infty$ . Entonces, se puede concluir de (1.27)-(1.28) que  $u_1 = u_2$ .  $\square$

Como ya se ha mencionado, una condición necesaria y suficiente para que  $u$  sea continua es que  $u_0$  sea continua y satisfaga la condición de compatibilidad (1.18). El siguiente teorema proporciona una condición de compatibilidad adicional que debe satisfacerse para que  $u$  sea de clase  $C^1$ .

**Teorema 5** *Asumiendo que  $u_0 \in C^1(\mathbb{R}^+)$ , con  $\dot{u}_0 \in \mathcal{L}_1(\mathbb{R}^+)$ . Supongamos que  $\mu, \alpha \in C^1(\mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^+)$  y que las asignaciones  $(t, P)$ , en las funciones  $a \mapsto \alpha_a(a + t, P)$  y  $a \mapsto \alpha_p(a + t, P)$  pertenecen a  $C(\mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^+ : \mathcal{L}_\infty(\mathbb{R}^+))$ . Sea  $u$  la solución del problema (1.13)-(1.14), (1.10) en el tiempo  $T$ . Entonces  $u \in C^1(\mathbb{R}^+ \times [0, T])$  si y solo si  $u_0$  satisface las condiciones de compatibilidad (1.18) y*

$$\dot{u}_0(0) = (\mu(0, \phi) - \alpha(0, \phi)) u_0(0) - \int_0^\infty (\alpha_a(a, \phi) + \alpha_b(a, \phi)\dot{\phi} - \alpha(a, \phi)\mu(a, \phi)) u_0(a) da, \quad (1.62)$$

donde

$$\dot{\phi} = u_0(0) - \int_0^\infty \mu(a, \phi)u_0(a) da. \quad (1.63)$$

**Demostración:** Cuando  $u_0 \in C^1(\mathbb{R}^+)$ , (1.18) es necesaria y suficiente para que  $u$  sea continua. Por lo tanto es suficiente con ver que garantizándose (1.18), la condición (1.62) es necesaria y suficiente para  $u$  que sea de clase  $C^1$ .

A partir de las hipótesis y las definiciones de las ecuaciones integrales (1.19)-(1.20) se obtiene que  $B, P \in C^1(\mathbb{R}^+)$ . Por lo tanto, es claro que, a partir de (1.27)-(1.28),  $u$  será de clase  $C^1$  si y solo si tiene esta propiedad a través de la recta característica  $t = a$ , o lo que es equivalente, si y solo si

$$\dot{B}(0) = -\dot{u}_0(0) - \mu(0, \phi)u_0(0), \quad (1.64)$$

donde

$$\phi = P(0) = \int_0^\infty u_0(a) da. \quad (1.65)$$

Esta afirmación se resuelve mediante un cambio de variable  $\tau = t - a + \lambda$  en (1.28). Posteriormente, en la derivación de (1.64) se emplea la relación

$$u_0(0) = B(0), \quad (1.66)$$

lo que es una consecuencia directa de (1.18) y de la definición (1.20).

Entonces, debido a las definiciones (1.19)-(1.20) y las expresiones (1.65)-(1.66),

$$\dot{P}(0) = \dot{\phi}, \quad (1.67)$$

y

$$\dot{B}(0) = \alpha(0, \phi)u_0(0) + \int_0^\infty [\alpha_a(a, \phi) + \alpha_p(a, \phi)\dot{\phi} - \alpha(a, \phi)]u_0(a) da, \quad (1.68)$$

donde  $\dot{\phi}$  viene se ha definido en (1.63).

Finalmente, a partir de (1.68), la ecuación (1.64) es equivalente a (1.62).  $\square$

## 1.4 MODELOS DE POBLACIONES ESTRUCTURADAS POR EL TAMAÑO

Aunque la variable que ha sido utilizada de forma más habitual como estructurante es la edad, a mediados del siglo pasado comienzan a aparecer estudios que muestran que en ciertas poblaciones, la edad no es la característica fisiológica más importante para determinar la capacidad de un individuo para sobrevivir y reproducirse. Como alternativa se pueden utilizar otros parámetros como el peso, la longitud, la masa, la biomasa, la madurez, las reservas de energía, etc., que se agrupan generalmente bajo el nombre de tamaño. Por otra parte, la edad de los individuos, inicialmente, es desconocida cuando se trabaja con grupos de animales y plantas no controladas, por lo que resulta más sencillo estimar las funciones vitales utilizando alguno de los parámetros asociados a los individuos mencionados anteriormente. Esto llevó a la formulación de modelos en los que no se utiliza la edad como variable estructurante de la población, en su lugar, utilizaremos otras características fisiológicas como las mencionadas anteriormente.

Estos modelos, al igual que los modelos estructurados por la edad, involucran una ecuación en derivadas parciales de primer orden hiperbólica para la distribución de la

población sobre su dominio de tamaño, una condición frontera no local que representa el proceso de reproducción, y una distribución inicial de la población.

Los primeros modelos que consideran el tamaño como variable estructurante se deben a Sinko y Streiffer [32], y Bell y Anderson [8]. Van Sickle [33] analizó teóricamente el caso lineal más simple, comprobó la existencia de comportamientos similares a los estudiados en el caso estructurado por la edad. Sin embargo, los primeros resultados teóricos para el modelo donde se introduce un valor máximo para el tamaño se desarrolla cuando Ito *et al.* [22], demostraron la existencia y unicidad de soluciones para el problema que describimos a continuación.

Este modelo esta formado por una ecuación en derivadas parciales hiperbólica lineal

$$u_t(x, t) + (g(x)u(x, t))_x = -\mu(x)u(x, t), \quad t > 0, \quad (1.69)$$

donde  $g(x)$  es la *tasa de crecimiento específica por el tamaño*, y  $\mu(x)$  vuelve a ser la *tasa de mortalidad específica por el tamaño*.

Los nacimientos vienen regulados por la siguiente ley

$$g(0)u(0, t) = \int_0^1 \alpha(x)u(x, t) dx, \quad t > 0, \quad (1.70)$$

que conforma la condición frontera no local del modelo, donde  $\alpha(x)$  es la función de fertilidad específica por el tamaño.

El problema se completa con la condición inicial

$$u(x, 0) = u_0(x), \quad 0 \leq x \leq 1. \quad (1.71)$$

En este modelo se supone que el crecimiento de los individuos sigue la ley

$$\frac{\partial x}{\partial t} = g(x), \quad 0 \leq x \leq 1, \quad (1.72)$$

verificándose que  $g(x) > 0$ ,  $x \in [0, 1)$ , y

$$\int_0^1 \frac{1}{g(x)} dx = \infty \quad (1.73)$$

lo que significa que los individuos de la población no alcanza el tamaño máximo considerado.

El modelo planteado es el análogo al correspondiente en edad de McKendrick-Von Förster, y al igual que sucedía en dicho modelo, no se tienen en cuenta ni la posible

influencia del tamaño de la población total en la dinámica de la población, es decir la competencia por los recursos limitados, ni la probable influencia del tiempo sobre ella, es decir, las modificaciones ambientales del entorno. Por lo tanto, el primer paso para poder tratar situaciones más reales consiste en considerar que las funciones vitales de mortalidad, fertilidad y crecimiento, son dependientes del tamaño total de la población, introduciéndose no linealidades similares a las desarrolladas por Gurtin-MacCamy para los modelos de poblaciones estructuradas por la edad. Un modelo no lineal de este tipo no se propone hasta 1983 y fue planteado por Murphy [30].

Murphy supuso que el tamaño y la edad estaban relacionados y que, en una primera etapa, el crecimiento dependía únicamente del tamaño, planteándose así la siguiente ecuación diferencial,  $x'(a) = g(x(a))$ , conocida como *Murphy's trick*, que permitía obtener a partir del modelo de McKendrick-Von Förster su análogo estructurado por tamaño. En una segunda parte, se introdujo la dependencia explícita de la población total en las funciones vitales y, utilizando la misma técnica se obtiene el siguiente modelo formado por una ecuación en derivadas parciales con términos no locales

$$u_t(x, t) + (g(x, P(t))u(x, t))_x = -\mu(x, P(t))u(x, t), \quad x > x_0, \quad t > 0, \quad (1.74)$$

una condición frontera no local con términos no locales que simula la ley de nacimientos

$$g(x_0, P(t))u(x_0, t) = \int_{x_0}^{\infty} \alpha(x, P(t))u(x, t) dx, \quad t > 0, \quad (1.75)$$

y que se completa con la distribución inicial por tamaño

$$u(x, 0) = u_0(x), \quad x \geq x_0, \quad (1.76)$$

donde  $x_0$  representa el tamaño mínimo de cada individuo en el momento del nacimiento. Además, incluyendo la posibilidad de utilizar las funciones vitales la dependencia del momento de primero orden (biomasa) en lugar del tamaño total de la población

$$M(t) = \int_{x_0}^{\infty} xu(x, t) dx, \quad t > 0. \quad (1.77)$$

Kato en [23], realizó la demostración de existencia y unicidad de soluciones para un problema más general que (1.74)-(1.76) consistente en introducir en las funciones vitales la dependencia con respecto al tamaño de la población a través de ponderaciones de la población total, para distinguir la diferente influencia que los individuos de distinto tamaño tienen en las condiciones vitales, e introducir el tamaño máximo que un

individuo de la población pueda alcanzar. El modelo queda descrito por el siguiente problema de valores iniciales y de frontera,

$$u_t(x, t) + (g(x, I_g(t)) u(x, t))_x = -\mu(x, I_\mu(t)) u(x, t), \quad 0 < x < l, \quad t > 0, \quad (1.78)$$

$$g(0, I_g(t)) u(0, t) = C(t) + \int_0^l \alpha(x, I_\alpha(t)) u(x, t) dx, \quad t > 0, \quad (1.79)$$

$$u(x, 0) = u_0(x), \quad x \in [0, l], \quad (1.80)$$

donde

$$I_g(t) = \int_0^l \gamma_g(x) u(x, t) dx, \quad I_\mu(t) = \int_0^l \gamma_\mu(x) u(x, t) dx, \quad I_\alpha(t) = \int_0^l \gamma_\alpha(x) u(x, t) dx, \quad (1.81)$$

$t > 0$ .

**Teorema 6** *Suponiendo que*

- $g : [0, l] \times \mathbb{R} \rightarrow (0, \infty)$  es una función continua y acotada y  $g(l, \cdot) = 0$ , si  $l < \infty$ . Para todo  $P \in \mathbb{R}$ ,  $g(x, P)$  es de clase  $C^1([0, l])$ ;
- existe  $V_r > 0$  tal que

$$|g(x_1, P_1) - g(x_2, P_2)| \leq V_r (|x_1 - x_2| + |P_1 - P_2|), \quad 0 \leq |P_1|, |P_2| \leq r, \quad x_1, x_2 \in [0, l];$$

$$|g_x(x, P_1) - g_x(x, P_2)| \leq V_r |P_1 - P_2|, \quad 0 \leq |P_1|, |P_2| \leq r, \quad x \in [0, l];$$

- existe una función creciente  $d_1 : [0, \infty) \rightarrow [0, \infty)$ , tal que

$$|\mu(x_1, P) - \mu(x_2, P)| \leq d_1(|P|) |x_1 - x_2|, \quad P \in \mathbb{R}, \quad x_1, x_2 \in [0, l];$$

- existe una función creciente  $d_2 : [0, \infty) \rightarrow [0, \infty)$ , tal que

$$|\mu(x, P)| \leq d_2(|P|), \quad P \in \mathbb{R}, \quad x \in [0, l];$$

- existe una función creciente  $d_3 : [0, \infty) \rightarrow [0, \infty)$ , tal que

$$|\mu(x, P_1) - \mu(x, P_2)| \leq d_3(r) |P_1 - P_2|, \quad 0 \leq |P_1|, |P_2| \leq r, \quad x \in [0, l];$$

- existe una función creciente  $d_4 : [0, \infty) \rightarrow [0, \infty)$ , tal que

$$|\alpha(x_1, P) - \alpha(x_2, P)| \leq d_4(|P|) |x_1 - x_2|, \quad P \in \mathbb{R}, \quad x_1, x_2 \in [0, l];$$

- existe una función creciente  $d_5 : [0, \infty) \rightarrow [0, \infty)$ , tal que

$$|\alpha(x, P)| \leq d_5(|P|), \quad P \in \mathbb{R}, \quad x \in [0, l];$$

- existe una función creciente  $d_6 : [0, \infty) \rightarrow [0, \infty)$ , tal que

$$|\alpha(x, P_1) - \alpha(x, P_2)| \leq d_6(r) |P_1 - P_2|, \quad 0 \leq |P_1|, |P_2| \leq r, \quad x \in [0, l];$$

- $\gamma_g, \gamma_\mu, \gamma_\alpha$  son funciones no negativas, Lipschitz continuas en  $(0, l)$ .
- $C : [0, T] \rightarrow \mathbb{R}$  es una función continua.

existe una única solución local positiva  $u(x, t)$  de (1.78)-(1.81). Más aún, si las condiciones iniciales  $u_{0,n} > 0$  convergen a  $u_0 > 0$  en  $\mathcal{L}^1([0, l])$  y que las correspondientes soluciones  $u_n$  y  $u$  existen en  $[0, T]$ , entonces  $u_n$  converge a  $u$  en  $\mathcal{C}([0, T]; \mathcal{L}^1([0, l]))$ .

# 2 | EL ESCALATOR BOXCAR TRAIN (EBT)

Este capítulo se inicia con la descripción del estado del arte de la integración numérica de modelos de poblaciones estructuradas por cantidades fisiológicas en la que se justifica la necesidad de la integración numérica frente a la solución analítica. A continuación se describe completamente el método objeto de estudio, el Escalator Boxcar Train. La idea fundamental del método consiste en la aproximación de cantidades relevantes de la función de densidad en lugar de su descripción en una red que discretice el dominio, tanto temporal como espacial, del problema. Para ello, se transformará el problema de valor inicial y frontera en un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias.

## 2.1 INTRODUCCIÓN

Los modelos de poblaciones estructuradas describen la distribución de los individuos a través de diferentes clases o categorías, basadas en características biológicas o de comportamiento (la edad, el tamaño o volumen del individuo, los ciclos vitales, la localización espacial, etc.) que condicionan su interacción y su relación con el entorno. De este modo, los procesos vitales a escala individual (nacimiento, muerte, crecimiento, escisión, alimentación, etc.) dependen del estado del individuo, del estado de la población y de la interacción con los recursos del entorno. Sin embargo, la mayor complejidad de estos modelos tiene como consecuencia que su resolución analítica no sea factible salvo en casos muy especiales. Este desconocimiento de las soluciones hace que el proceso de modelización no esté plenamente contrastado. Así pues, debemos acudir a la integración numérica para aproximar las soluciones del modelo, y comparar dicha experimentación numérica con los datos empíricos que nos permitan profundizar en dicha modelización.

Desde un punto de vista numérico los modelos estructurados que describen la dinámica de una población presentan algunas dificultades. Aunque las ecuaciones en derivadas parciales hiperbólicas son similares a otras ecuaciones de convección no lineales, la condición frontera no local es especial porque depende de un funcional de la solución (población). Además, habitualmente no se asume regularidad en la función de densidad debido a la naturaleza del proceso de reproducción que, a menudo, fluctúa dando paso a explosiones de nuevos individuos y los correspondientes picos en la densidad. Finalmente, la naturaleza no conservativa de la ecuación como resultado del proceso de mortalidad dentro de la población requiere que la aproximación numérica de la distribución sea decreciente a lo largo de sus características. Estas razones, fundamentalmente la falta de regularidad, hacen que los métodos desarrollados para ecuaciones de convección sean difíciles de aplicar, especialmente los métodos de integración de orden alto.

La integración numérica de modelos de poblaciones estructuradas ha sido abordada desde finales de los años 80. Los primeros métodos se propusieron para aproximar los modelos estructurados por la edad. Típicamente, los algoritmos desarrollados para simular estos problemas están basados en técnicas estándar de discretización para ecuaciones en derivadas parciales hiperbólicas que se adaptan para tratar, tanto no linealidades de tipo no local, como la condición frontera no local que describe la ley de nacimientos. De este modo, es frecuente encontrar métodos basados en la discretización de la ecuación en derivadas parciales mediante esquemas clásicos en diferencias finitas (upwind, Lax-Wendroff, método box, Crank-Nicholson) combinados con reglas de cuadratura que aproximan los términos no locales. Sin embargo, la técnica más empleada es aplicar técnicas de discretización a la transformación de la ecuación en derivadas parciales en una ecuación diferencial a lo largo de la recta característica. La razón principal es la relación natural entre la edad y el tiempo, que ha sido continuamente empleada en los estudios teóricos de existencia, unicidad y estabilidad de soluciones (1.25). Esta ecuación se ha discretizado mediante métodos clásicos para ecuaciones diferenciales ordinarias, pero también se ha empleado directamente la representación de la solución (1.23) y su discretización empleando reglas de cuadratura. Otras técnicas empleadas han sido: el método de líneas, métodos de proyección o esquemas de colocación. Se puede consultar una revisión del estado del arte hasta el año 2005 en [3], donde se muestra una descripción detallada de los principales

métodos numéricos desarrollados hasta 2005 y su comparación por su generalidad y eficiencia.

En cuanto a la integración de modelos de poblaciones estructuradas por el tamaño, el trabajo en [2] contiene una descripción del estado del arte hasta el año 2004, realizando una descripción detallada de los distintos métodos numéricos y las técnicas empleadas. Salvando la dificultad intrínseca del modelo que considera una nueva función vital, la tasa de crecimiento, que puede ser empleada para limitar el tamaño máximo que un individuo de la población puede alcanzar [22]. La integración numérica de este tipo de modelos ha seguido una vía paralela a la de los estructurados por la edad en cuanto al incremento de complejidad y las técnicas empleadas. De este modo, se han propuesto métodos basados en técnicas clásicas de discretización de ecuaciones diferenciales (métodos en diferencias), se ha empleado la descripción de la solución a lo largo de las curvas características, discretizando directamente la ecuación diferencial o empleando la representación de la solución a lo largo de las mismas. Sin embargo, el único método que, inicialmente, se desmarca de esta trayectoria fue pionero en la integración de modelos de poblaciones estructuradas: el Escalator Boxcar Train. Este método, propuesto por de Roos en su estudio de 1988 [13], ha sido empleado con frecuencia en biología teórica. Sin embargo, la falta de una prueba de su convergencia ha limitado, en cierto modo, la fiabilidad de sus resultados. Esta prueba de convergencia, que se desarrollará completamente en el último capítulo, se basa en los método de partículas y se publica 25 años más tarde en [10]. Fue especialmente desarrollado para la integración de ecuaciones en derivadas parciales hiperbólicas para modelos estructurados con la intención de resolver problemas biológicos reales, es por esto que no aproxima directamente la función de densidad, al contrario que los métodos clásicos, sino de cantidades de la misma con una clara interpretación biológica.

## 2.2 ESCALATOR BOXCAR TRAIN

A lo largo de esta sección se realizará una descripción del método a partir del modelo que describe la evolución de una población estructurada fisiológicamente. Este modelo será transformado para su expresión matemática en forma de la dinámica de diferentes cantidades a nivel de población. Para ello, se distinguirá entre el estudio

de la ecuación en derivadas parciales y el estudio de la condición frontera. En la última parte de la sección, se proponen discretizaciones basadas en el uso de desarrollos limitados en serie de Taylor.

### 2.2.1 Motivación

El hecho de que las integrales de la densidad de población sean particularmente importantes, desde un punto de vista biológico, por su interpretación como cantidades de individuos hace plantearse un método de integración que aproxime ciertos momentos de la función de densidad original sobre dominios móviles en lugar de aproximar la función de densidad original sobre determinados valores nodales. Estos dominios se moverán a lo largo de las curvas características de la ecuación en derivadas parciales. De este modo, no se realiza ninguna hipótesis sobre la forma o regularidad de la densidad de población, en su lugar, las funciones vitales deben cumplir ciertas condiciones de regularidad.

El método, en su versión original introducida por de Roos [13], fue propuesto en un escenario lineal pero multidimensional, es decir, con un número determinado de estructuras que clasificaban fisiológicamente a los individuos de la población. El desarrollo que se hará en esta sección particularizará el esquema para el modelo no lineal estructurado únicamente por el tamaño en la versión descrita por Murphy, ecuaciones (1.74)-(1.76), que se recuerda a continuación

$$u_t(x, t) + (g(x, P(t))u(x, t))_x = -\mu(x, P(t))u(x, t), \quad x > x_0, \quad t > 0, \quad (2.1)$$

$$g(x_0, P(t))u(x_0, t) = \int_{x_0}^{\infty} \alpha(x, P(t))u(x, t) dx = B(t, x_0, u(x, t)), \quad t > 0, \quad (2.2)$$

$$u(x, 0) = u_0(x), \quad x \geq x_0, \quad (2.3)$$

donde  $x_0$  representa el tamaño mínimo de cada individuo en el momento del nacimiento,

$$P(t) = \int_{x_0}^{\infty} u(x, t) dx,$$

representa la población total y  $B(t, x_0, u(x, t))$  representa el flujo de entrada (nacimientos) en la población. Hay que tener en cuenta que, con ligeros cambios en el procedimiento, el método se puede adaptar a otros tipos de situaciones como un intervalo acotado para el tamaño o funcionales diferentes de la población total para la descripción de la competencia por los recursos limitados.

En primer lugar, se realizará una descripción del modelo como un sistema de ecuaciones diferenciales que describen la dinámica de ciertos momentos de la población. Los dominios de estos momentos evolucionarán con el tiempo. Se diferenciará entre los dominios interiores y el dominio frontera que tendrá una consideración especial ya que, tras un tiempo indeterminado, pasará a formar parte de los dominios interiores y, en ese momento, un nuevo dominio frontera se creará. A continuación, se aproximarán los términos fuente de las ecuaciones diferenciales para obtener la dinámica de los diferentes momentos como un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias al que, finalmente, se le aplicará un método de discretización temporal para obtener su expresión numérica completa.

### 2.2.2 La integración en el interior.

Se considera que la evolución del tamaño de cada uno de los individuos viene descrito por el siguiente problema de valor inicial

$$\begin{cases} x'(t) = g(x(t), P(t)), & t > 0, \\ x(t_0) = x_0, \end{cases} \quad (2.4)$$

que, se supone, genera una única solución, para cada  $(t_0, x_0) \in [0, T] \times (0, \infty)$ ,

$$x(t; t_0, x_0) = \mathcal{T}(t_0, t)x_0,$$

donde el operador  $\mathcal{T}$  relaciona el tamaño después del periodo de tiempo  $[t_0, t]$  con el tamaño inicial  $x_0$  en tiempo  $t_0$ .

A continuación, se supone que el interior del dominio  $(0, \infty)$  está subdividido en un conjunto de intervalos arbitrarios  $\Omega_i(t_0)$ , en  $t = t_0$ , de modo que  $(0, \infty) = \bigcup_{i \in I} \Omega_i(t_0)$ . Estos intervalos iniciales evolucionan en el tiempo con la ecuación (2.4), como

$$\Omega_i(t) = \{x(t; t_0, x_0) / x_0 \in \Omega_i(t_0)\}.$$

De esta manera, se observa que el dominio se transporta a lo largo de las características de la ecuación en derivadas parciales y está cerrado a procesos que ocurren en su frontera. Aunque, de momento no se ha introducido su solución discreta, es factible considerar una cantidad finita  $N$  de subintervalos. El último de ellos sería, posiblemente, no acotado.

A partir de ahora, por sencillez, se presentará la evolución de uno de estos subdominios que se denotará por  $\Omega(t) = [a(t), b(t)]$  perdiendo la referencia al subíndice.

Para describir la evolución de  $u(x, t)$  en  $\Omega(t)$  se definen las siguientes cantidades:

- Momento de orden 0 de  $u$  en  $\Omega(t)$

$$\lambda(t) = \int_{a(t)}^{b(t)} u(\epsilon, t) d\epsilon.$$

Este momento hace referencia al número total de individuos cuyo tamaño se encuentra en  $\Omega(t)$ .

- Primer momento de la distribución condicional para  $u(\cdot, t)$  en  $\Omega(t)$

$$M(t) = \frac{\int_{a(t)}^{b(t)} \epsilon u(\epsilon, t) d\epsilon}{\lambda(t)}.$$

Este momento representa el tamaño medio de los individuos dentro de  $\Omega(t)$ .

- El momento producto de la distribución condicional para  $u(\cdot, t)$  en  $\Omega(t)$

$$V(t) = \frac{\int_{a(t)}^{b(t)} (\epsilon - M(t))^2 u(\epsilon, t) d\epsilon}{\lambda(t)}.$$

Este momento representa la varianza de la distribución de tamaños dentro de  $\Omega(t)$ .

Estas cantidades pueden emplearse para aproximar valores habitualmente requeridos por este tipo de modelos, que estén basados en integrales de  $u(x, t)$  sobre  $\Omega(t)$  con funciones peso  $\Psi$  arbitrarias y suficientemente regulares. Por ejemplo, se puede describir la población total como  $P(t) = \sum_{i \in I} \lambda_i(t)$ .

A continuación, se deriva un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias que describan la evolución de  $\lambda(t)$ ,  $M(t)$  y  $V(t)$ . Con este objetivo, se calculan las derivadas de estas cantidades.

$$\begin{aligned} \lambda'(t) &= \int_{a(t)}^{b(t)} u_t(\epsilon, t) d\epsilon + b'(t)u(b(t), t) - a'(t)u(a(t), t) \\ &= \int_{a(t)}^{b(t)} u_t(\epsilon, t) d\epsilon + \int_{a(t)}^{b(t)} (g(\epsilon, P(t))u(\epsilon, t))_x d\epsilon \\ &= - \int_{a(t)}^{b(t)} \mu(\epsilon, P(t))u(\epsilon, t) d\epsilon, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
M'(t) &= \frac{\int_{a(t)}^{b(t)} \epsilon u_t(\epsilon, t) d\epsilon + b'(t)b(t)u(b(t), t) - a'(t)a(t)u(a(t), t)}{\lambda(t)} \\
&\quad - \frac{\lambda'(t) \int_{a(t)}^{b(t)} \epsilon u(\epsilon, t) d\epsilon}{\lambda^2(t)} \\
&= \frac{\int_{a(t)}^{b(t)} g(\epsilon, P(t))u(\epsilon, t) d\epsilon + \int_{a(t)}^{b(t)} (M(t) - \epsilon)\mu(\epsilon, P(t))u(\epsilon, t) d\epsilon}{\lambda(t)},
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
V'(t) &= \frac{\int_{a(t)}^{b(t)} 2M'(t)(\epsilon - M(t))u(\epsilon, t) d\epsilon + \int_{a(t)}^{b(t)} (\epsilon - M(t))^2 u_t(\epsilon, t) d\epsilon}{\lambda(t)} \\
&\quad + \frac{b'(t)(b(t) - M(t))^2 u(b(t), t) - a'(t)(a(t) - M(t))^2 u(a(t), t)}{\lambda(t)} \\
&\quad - \frac{\lambda'(t) \int_{a(t)}^{b(t)} (\epsilon - M(t))^2 u(\epsilon, t) d\epsilon}{\lambda^2(t)} \\
&= \frac{\int_{a(t)}^{b(t)} 2M'(t)(\epsilon - M(t))u(\epsilon, t) d\epsilon + \int_{a(t)}^{b(t)} 2(\epsilon - M(t))g(\epsilon, P(t))u(\epsilon, t) d\epsilon}{\lambda(t)} \\
&\quad - \frac{\int_{a(t)}^{b(t)} (\epsilon - M(t))^2 \mu(\epsilon, P(t))u(\epsilon, t) d\epsilon - V(t) \int_{a(t)}^{b(t)} \mu(\epsilon, P(t))u(\epsilon, t) d\epsilon}{\lambda(t)} \\
&= \frac{2 \int_{a(t)}^{b(t)} (\epsilon - M(t))g(\epsilon, P(t))u(\epsilon, t) d\epsilon - \int_{a(t)}^{b(t)} ((\epsilon - M(t))^2 - V(t))\mu(\epsilon, P(t))u(\epsilon, t) d\epsilon}{\lambda(t)}.
\end{aligned}$$

De este modo, se obtiene el siguiente sistema de ecuaciones que describe la evolución de  $\lambda$ ,  $M$  y  $V$  con respecto al tiempo:

$$\lambda'(t) = - \int_{a(t)}^{b(t)} \mu(\epsilon, P(t))u(\epsilon, t) d\epsilon, \quad (2.5)$$

$$M'(t) = \frac{\int_{a(t)}^{b(t)} g(\epsilon, P(t))u(\epsilon, t) d\epsilon + \int_{a(t)}^{b(t)} (M(t) - \epsilon)\mu(\epsilon, P(t))u(\epsilon, t) d\epsilon}{\lambda(t)}, \quad (2.6)$$

$$\begin{aligned}
V'(t) &= \frac{2 \int_{a(t)}^{b(t)} (\epsilon - M(t))g(\epsilon, P(t))u(\epsilon, t) d\epsilon}{\lambda(t)} \\
&\quad - \frac{\int_{a(t)}^{b(t)} ((\epsilon - M(t))^2 - V(t))\mu(\epsilon, P(t))u(\epsilon, t) d\epsilon}{\lambda(t)}. \quad (2.7)
\end{aligned}$$

El anterior sistema de ecuaciones diferenciales no es aún una aproximación, además no es cerrado en el sentido de que el lado derecho no está expresado únicamente mediante funciones de  $\lambda$ ,  $M$  y  $V$ , y necesita de cierta manipulación posterior. Por otra parte, como se ha especificado, las cantidades  $\lambda$ ,  $M$  y  $V$  pueden utilizarse para aproximar  $u(x, t)$  en el dominio  $\Omega$ .

### 2.2.3 La integración en el intervalo frontera

Una vez descrito el método para los intervalos interiores del dominio, se aborda el intervalo que se solapa con la condición frontera (2.2). La condición frontera es más difícil de tratar que la ecuación en derivadas parciales porque el operador de nacimientos, relacionado con el flujo hacia el interior del dominio, no tiene una forma específica, porque depende fuertemente de las especificaciones del modelo.

En este modelo, la frontera está formada por un único punto,  $\partial^+ \Omega = \{x_0\}$ , cuando avance el tiempo este tamaño inicial se modificará siguiendo las características de la ecuación en derivadas parciales. De este modo nos encontraremos con un subintervalo  $w(t) = [x_0, A(t)]$  entorno que contiene a la frontera. Este dominio se trata como los dominios del interior de  $(x_0, \infty)$  salvo que el extremo (inferior) que pertenece a la frontera no se traslada siguiendo las curvas características como sucede en los intervalos interiores. De este modo, el intervalo frontera crece en tamaño hasta que alcanza un valor clave a partir del cual se convierte en un subdominio del interior y aparece un nuevo subintervalo frontera del mismo tipo que le sustituye.

Dentro del subintervalo  $w(t)$  se pueden definir, de nuevo, un conjunto de momentos de la función de densidad original  $u(x, t)$ , de una manera ligeramente diferente. La diferencia radica en que el momento que describe la población toma el valor cero en el instante inicial (o cuando cambia de intervalo frontera), de este modo el nuevo sistema de ecuaciones diferenciales debe ser correctamente inicializado. Para resolver

esta circunstancia, los momentos (análogos a los correspondientes de los intervalos interiores) se definen, en general, como

$$\begin{aligned}\lambda(t) &= \int_{w(t)} u(\epsilon, t) d\epsilon, \\ \Pi(t) &= \int_{w(t)} (\epsilon - a)u(\epsilon, t) d\epsilon, \\ \rho(t) &= \int_{w(t)} (\epsilon - a)^2 u(\epsilon, t) d\epsilon,\end{aligned}$$

donde  $a$  es el punto de la frontera, por lo tanto  $a = x_0$  y obtenemos que

$$\lambda(t) = \int_{w(t)} u(\epsilon, t) d\epsilon, \quad (2.8)$$

$$\Pi(t) = \int_{w(t)} (\epsilon - x_0)u(\epsilon, t) d\epsilon, \quad (2.9)$$

$$\rho(t) = \int_{w(t)} (\epsilon - x_0)^2 u(\epsilon, t) d\epsilon. \quad (2.10)$$

Una vez que se alcanza el umbral, el subdominio  $w(t)$  se cierra, se convierte en un dominio del interior, aparece un nuevo dominio frontera, y se necesita la siguiente transformación no lineal de los momentos entre cada uno de los dos estados debido a las diferencias en las definiciones de los momentos en el interior del subdominio  $(x_0, \infty)$  y en el subdominio de la frontera  $w(t)$ :

$$\lambda_{\Omega} = \lambda_w, \quad (2.11)$$

$$M_{\Omega} = \frac{\Pi_w}{\lambda_w} + x_0, \quad (2.12)$$

$$V_{\Omega} = \frac{\rho_w}{\lambda_w} - \frac{M_w^2}{\lambda_w^2}. \quad (2.13)$$

A continuación, de forma análoga al proceso ejecutado con los intervalos interiores de  $(x_0, \infty)$ , se derivan los nuevos momentos para  $w(t) = [x_0, b(t)]$  y se obtiene un sistema de ecuaciones diferenciales. Se deriva el momento de orden 0,

$$\begin{aligned}\lambda'(t) &= \int_{x_0}^{b(t)} u_t(\epsilon, t) d\epsilon + b'(t)u(b(t), t) \\ &= - \int_{x_0}^{b(t)} \mu(\epsilon, P(t))u(\epsilon, t) d\epsilon + g(x_0, P(t))u(x_0, t) \\ &= \int_{x_0}^{\infty} \alpha(\epsilon, P(t))u(\epsilon, t) d\epsilon - \int_{x_0}^{b(t)} \mu(\epsilon, P(t))u(\epsilon, t) d\epsilon,\end{aligned}$$

el momento de primer orden,

$$\begin{aligned}\Pi'(t) &= \int_{x_0}^{b(t)} (\epsilon - x_0)u_t(\epsilon, t) d\epsilon + b'(t)(b(t) - x_0)u(b(t), t) \\ &= - \int_{x_0}^{b(t)} (\epsilon - x_0)\mu(\epsilon, P(t))u(\epsilon, t) d\epsilon + \int_{x_0}^{b(t)} g(\epsilon, P(t))u(\epsilon, t) d\epsilon,\end{aligned}$$

y, finalmente, se deriva el momento de segundo orden,

$$\begin{aligned}\rho'(t) &= \int_{x_0}^{b(t)} (\epsilon - x_0)^2 u_t(\epsilon, t) d\epsilon + g(b(t), P(t))(b(t) - x_0)^2 u(b(t), t) \\ &= - \int_{x_0}^{b(t)} (\epsilon - x_0)^2 \mu(\epsilon, P(t)) u(\epsilon, t) d\epsilon + 2 \int_{x_0}^{b(t)} (\epsilon - x_0) g(\epsilon, P(t)) u(\epsilon, t) d\epsilon,\end{aligned}$$

para obtener el siguiente sistema de ecuaciones ordinarias que describe la evolución en el tiempo de  $\lambda$ ,  $\Pi$  y  $\rho$  en el subdominio frontera  $w(t)$ :

$$\lambda'(t) = \int_{x_0}^{\infty} \alpha(\epsilon, P(t)) u(\epsilon, t) d\epsilon - \int_{x_0}^{b(t)} \mu(\epsilon, P(t)) u(\epsilon, t) d\epsilon, \quad (2.14)$$

$$\Pi'(t) = \int_{x_0}^{b(t)} g(\epsilon, P(t)) u(\epsilon, t) d\epsilon - \int_{x_0}^{b(t)} (\epsilon - x_0) \mu(\epsilon, P(t)) u(\epsilon, t) d\epsilon, \quad (2.15)$$

$$\rho'(t) = 2 \int_{x_0}^{b(t)} (\epsilon - x_0) g(\epsilon, P(t)) u(\epsilon, t) d\epsilon - \int_{x_0}^{b(t)} (\epsilon - x_0)^2 \mu(\epsilon, P(t)) u(\epsilon, t) d\epsilon. \quad (2.16)$$

De nuevo, este sistema de ecuaciones diferenciales no es una aproximación. Tampoco es cerrado en el sentido de que los términos del lado derecho de las ecuaciones diferenciales no dependen únicamente de las funciones  $\lambda$ ,  $\Pi$  y  $\rho$ .

#### 2.2.4 Aproximación numérica

A continuación se aproximan, en parte, los sistemas de ecuaciones (2.5)-(2.7) y (2.14)-(2.16), para describir la dinámica de las distintas cantidades en términos de las funciones  $\lambda_{\Omega}$ ,  $M$  y  $V$ , y  $\lambda_w$ ,  $\Pi$  y  $\rho$ .

Con esta intención, se describen las funciones  $\mu$  y  $g$  como expansiones en serie de Taylor en  $M(t)$ :

$$\begin{aligned}g(\epsilon, P(t)) &= g(M(t), P(t)) + (\epsilon - M(t)) \frac{\partial g}{\partial x}(M(t), P(t)) \\ &\quad + \frac{1}{2} (\epsilon - M(t))^2 \frac{\partial^2 g}{\partial x^2}(M(t), P(t)) + \dots\end{aligned} \quad (2.17)$$

$$\begin{aligned}\mu(\epsilon, P(t)) &= \mu(M(t), P(t)) + (\epsilon - M(t)) \frac{\partial \mu}{\partial x}(M(t), P(t)) \\ &\quad + \frac{1}{2} (\epsilon - M(t))^2 \frac{\partial^2 \mu}{\partial x^2}(M(t), P(t)) + \dots\end{aligned} \quad (2.18)$$

De esta manera, se crean métodos numéricos de órdenes diferentes cuando se desprecian en el desarrollo términos superiores, obteniendo así una aproximación truncada

al sistema de ecuaciones correspondiente, siempre que se verifiquen las condiciones de regularidad necesarias sobre las tasas de crecimiento, de mortalidad y de fertilidad.

Si se desprecian los términos correspondientes a partir del segundo orden obtenemos la siguiente aproximación para las ecuaciones (2.5)-(2.7), que debería ser de segundo orden,

$$\begin{aligned}\lambda'(t) &= - \int_{a(t)}^{b(t)} \mu(M(t), P(t)) u(\epsilon, t) d\epsilon - \int_{a(t)}^{b(t)} (\epsilon - M(t)) \frac{\partial \mu}{\partial x}(M(t), P(t)) u(\epsilon, t) d\epsilon \\ &= - \mu(M(t), P(t)) \int_{a(t)}^{b(t)} u(\epsilon, t) d\epsilon \\ &= - \mu(M(t), P(t)) \lambda(t),\end{aligned}$$

simplificando del mismo modo en la segunda ecuación, y considerando sólo el desarrollo de orden cero en la tasa de mortalidad porque ya incluye un término del tipo  $(\epsilon - M(t))$ , el término de primer orden desaparece, y se obtiene que

$$\begin{aligned}M'(t) &= \frac{\int_{a(t)}^{b(t)} g(M(t), P(t)) u(\epsilon, t) d\epsilon + \int_{a(t)}^{b(t)} (M(t) - \epsilon) (\mu(M(t), P(t)) u(\epsilon, t)) d\epsilon}{\lambda} \\ &= \frac{g(M(t), P(t)) \lambda + \mu(M(t), P(t)) \int_{a(t)}^{b(t)} (M(t) - \epsilon) u(\epsilon, t) d\epsilon}{\lambda} \\ &= \frac{g(M(t), P(t)) \lambda + \mu(M(t), P(t)) \lambda [M(t) - M(t)]}{\lambda} = g(M(t), P(t)).\end{aligned}$$

No es necesaria la aproximación de la tercera ecuación del sistema de ecuaciones diferenciales (2.7), ya que no interviene en estas dos primeras obteniendo así el sistema

$$\lambda'(t) = -\mu(M(t), P(t)) \lambda(t), \quad (2.19)$$

$$M'(t) = g(M(t), P(t)). \quad (2.20)$$

Si se despreciaran los términos del desarrollo a partir del tercer orden obtenemos la siguiente aproximación para las ecuaciones (2.5)-(2.7), que debería ser de tercer orden.

En primer lugar, para la ecuación diferencial del primer momento,

$$\begin{aligned}\lambda'(t) &= - \left( \mu(M(t), P(t)) \lambda(t) + \int_{a(t)}^{b(t)} (\epsilon - M(t)) \frac{\partial \mu}{\partial x}(M(t), P(t)) u(\epsilon, t) d\epsilon \right. \\ &\quad \left. + \frac{1}{2} \int_{a(t)}^{b(t)} (\epsilon - M(t))^2 \frac{\partial^2 \mu}{\partial x^2}(M(t), P(t)) u(\epsilon, t) d\epsilon \right) \\ &= - \left( \mu(M(t), P(t)) + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 \mu}{\partial x^2}(M(t), P(t)) V(t) \right) \lambda(t),\end{aligned}$$

se repiten los cálculos para la ecuación correspondiente al momento de primer orden, en el que, repitiendo los argumentos esgrimidos anteriormente, la mortalidad sólo se desarrolla hasta primer orden,

$$\begin{aligned}\lambda(t)M'(t) &= g(M(t), P(t))\lambda(t) + \frac{1}{2}V(t)\lambda(t)\frac{\partial^2 g}{\partial x^2}(M(t), P(t)) \\ &\quad - \lambda(t)V(t)\frac{\partial \mu}{\partial x}(M(t), P(t)) \\ &= \lambda(t)\left(g(M(t), P(t)) + \frac{1}{2}V(t)\frac{\partial^2 g}{\partial x^2}(M(t), P(t)) - V(t)\frac{\partial \mu}{\partial x}(M(t), P(t))\right),\end{aligned}$$

ahora si que se necesita involucrar a la tercera ecuación que, de nuevo utilizando desarrollos de menor orden tanto en la tasa de crecimiento como en la tasa de mortalidad, se aproxima como

$$\begin{aligned}\lambda(t)V'(t) &= 2\lambda(t)\frac{\partial g}{\partial x}(M(t), P(t))V(t) - V(t)\mu(M(t), P(t))\lambda(t) + V(t)\lambda(t)\mu(M(t), P(t)) \\ &= 2\lambda(t)\frac{\partial g}{\partial x}(M(t), P(t))V(t).\end{aligned}$$

El sistema aproximado resultante es:

$$\lambda'(t) = -\left(\mu(M(t), P(t)) + \frac{1}{2}V(t)\frac{\partial^2 \mu}{\partial x^2}(M(t), P(t))\right)\lambda(t), \quad (2.21)$$

$$M'(t) = g(M(t), P(t)) + \frac{1}{2}V(t)\frac{\partial^2 g}{\partial x^2}(M(t), P(t)) - V(t)\frac{\partial \mu}{\partial x}(M(t), P(t)), \quad (2.22)$$

$$V'(t) = 2V(t)\frac{\partial g}{\partial x}(M(t), P(t)). \quad (2.23)$$

Estos dos sistemas, (2.19)-(2.20) y (2.21)-(2.23) representan, respectivamente, las aproximaciones de segundo y tercer orden del sistema de ecuaciones en derivadas parciales original (2.1)-(2.3), cuando se integra en cada uno de los subdominios  $\Omega_i(t)$  interiores de  $(0, \infty)$ . Se puede ver como el esquema (2.19)-(2.20) describe exactamente la dinámica de los individuos de la población de una cohorte de individuos, la cual no se distribuye de forma continua sobre el espacio de tamaños pero, biológicamente, queda dividido en clases discretas, cuyo tamaño medio evoluciona con la ecuación (2.20).

Los esquemas (2.19)-(2.20) y (2.21)-(2.23) son, respectivamente, parte del Escalator Boxcar Train de segundo y tercer orden, que trata la ecuación (2.1) en el interior del dominio. El método es fácil de extender a un orden superior siempre que se incluyan momentos adicionales de la distribución original  $u(x, t)$  en los subdominios  $\Omega_i(t)$ .

Hay que tener en cuenta que esta discretización sólo ha considerado las derivadas espaciales y las ecuaciones de la aproximación numérica deben completarse mediante un método estándar de integración en tiempo.

Para obtener aproximaciones al sistema de ecuaciones formado por  $\lambda$ ,  $\Pi$  y  $\rho$ , se emplean, de nuevo, las expansiones en desarrollo de Taylor, en este caso, en el punto frontera  $a = x_0$ , de las funciones  $\mu$  y  $g$ :

$$\mu(\epsilon, P(t)) = \mu(x_0, P(t)) + (\epsilon - x_0) \frac{\partial \mu}{\partial x}(x_0, P(t)) + \frac{1}{2}(\epsilon - x_0)^2 \frac{\partial^2 \mu}{\partial x^2}(x_0, P(t)) + \dots$$

$$g(\epsilon, P(t)) = g(x_0, P(t)) + (\epsilon - x_0) \frac{\partial g}{\partial x}(x_0, P(t)) + \frac{1}{2}(\epsilon - x_0)^2 \frac{\partial^2 g}{\partial x^2}(x_0, P(t)) + \dots$$

y la expansión de la función  $\alpha$  obtenida a partir de los desarrollos de Taylor en  $M_i(t)$ , donde  $i$  es cada uno de los índices de los dominios interiores:

$$\begin{aligned} \alpha(\epsilon, P(t)) &= \alpha(M_i(t), P(t)) + (\epsilon - M_i(t)) \frac{\partial \alpha}{\partial x}(M_i(t), P(t)) \\ &\quad + \frac{1}{2}(\epsilon - M_i(t))^2 \frac{\partial^2 \alpha}{\partial x^2}(M_i(t), P(t)) + \dots \end{aligned}$$

**Nota 1** Con el objetivo de respetar la redacción original del artículo [13] y de la demostración realizada en el capítulo 3 y su correspondencia con el artículo [18], en los desarrollos de la tasa de fertilidad siempre se considerarán dominios interiores. Por tanto, cuando el dominio frontera no tenga anchura equivaldría a no tenerlo en cuenta y, en caso contrario, se considerará como un intervalo interior haciendo los cambios pertinentes dados por la transformación no lineal. Esta consideración, por una parte, respeta las descripciones originales y, por otra parte, no incrementa la complejidad de las ecuaciones.

**Nota 2** El hecho de tener que considerar la aproximación de la ley de nacimientos hace que se involucren todos los intervalos interiores. En analogía con la demostración realizada en el capítulo 3, se empleará el subíndice  $B$  para hacer referencia al dominio frontera y los índices  $i = B + 1, \dots, N$  harán referencia a los dominios interiores.

De este modo, si se sigue el mismo procedimiento, se obtienen aproximaciones de segundo orden al sistema de ecuaciones ordinarias si empleamos términos hasta el primer orden en los correspondientes desarrollos de Taylor. La diferencia más notable radica en el término no local en (2.14), cuyo tratamiento es ligeramente distinto, ya

que se describe como suma de términos integrales en cada uno de los subdominios interiores. Para el momento de orden 0,

$$\begin{aligned}\lambda'_B(t) &= \sum_{i=B}^N \int_{\Omega_i} \alpha(M_i(t), P(t)) u(\epsilon, t) d\epsilon \\ &\quad - \int_{x_0}^{b(t)} \left( \mu(x_0, P(t)) + (\epsilon - x_0) \frac{\partial \mu}{\partial x}(x_0, P(t)) \right) u(\epsilon, t) d\epsilon \\ &= \sum_{i=B}^N \alpha(M_i(t), P(t)) \lambda_i(t) - \mu(x_0, P(t)) \lambda_B(t) - \frac{\partial \mu}{\partial x}(x_0, P(t)) \Pi(t),\end{aligned}$$

la aproximación del primer momento resulta

$$\begin{aligned}\Pi'(t) &= \int_{x_0}^{b(t)} \left( g(x_0, P(t)) + (\epsilon - x_0) \frac{\partial g}{\partial x}(x_0, P(t)) \right) u(\epsilon, t) d\epsilon \\ &\quad - \int_{x_0}^{b(t)} (\epsilon - x_0) \mu(x_0, P(t)) u(\epsilon, t) d\epsilon \\ &= g(x_0, P(t)) \lambda_B(t) + \frac{\partial g}{\partial x}(x_0, P(t)) \Pi(t) - \mu(x_0, P(t)) \Pi(t),\end{aligned}$$

donde, de nuevo, se ha empleado un desarrollo de un orden menor en la tasa de mortalidad para no involucrar al momento de segundo orden.

De este modo, se ha obtenido la siguiente aproximación de segundo orden al sistema de ecuaciones diferenciales:

$$\lambda'_B(t) = \sum_{i=B}^N \alpha(M_i(t), P(t)) \lambda_i(t) - \mu(x_0, P(t)) \lambda_B(t) - \frac{\partial \mu}{\partial x}(x_0, P(t)) \Pi(t), \quad (2.24)$$

$$\Pi'(t) = g(x_0, P(t)) \lambda_B(t) + \frac{\partial g}{\partial x}(x_0, P(t)) \Pi(t) - \mu(x_0, P(t)) \Pi(t). \quad (2.25)$$

Para obtener una aproximación de tercer orden al sistema de ecuaciones diferenciales, se utilizan términos del desarrollo de orden superior en cada una de las funciones vitales. De este modo, para el momento de primer orden,  $\lambda_B(t)$ ,

$$\begin{aligned}\lambda'_B(t) &= \sum_{i=B}^N \int_{\Omega_i} \left( \alpha(M_i(t), P(t)) + (\epsilon - M_i(t)) \frac{\partial \alpha}{\partial x}(M_i(t), P(t)) \right. \\ &\quad \left. + \frac{1}{2} (\epsilon - M_i(t))^2 \frac{\partial^2 \alpha}{\partial x^2}(M_i(t), P(t)) \right) u(\epsilon, t) d\epsilon \\ &\quad - \int_{x_0}^{b(t)} \left( \mu(x_0, P(t)) + (\epsilon - x_0) \frac{\partial \mu}{\partial x}(x_0, P(t)) + \frac{1}{2} (\epsilon - x_0)^2 \frac{\partial^2 \mu}{\partial x^2}(x_0, P(t)) \right) u(\epsilon, t) d\epsilon \\ &= \sum_{i=B}^N \left( \alpha(M_i(t), P(t)) \lambda_i(t) + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 \alpha}{\partial x^2}(M_i(t), P(t)) \lambda_i(t) V_i(t) \right) \\ &\quad - \mu(x_0, P(t)) \lambda_B(t) - \frac{\partial \mu}{\partial x}(x_0, P(t)) \Pi(t) - \frac{1}{2} \frac{\partial^2 \mu}{\partial x^2}(x_0, P(t)) \rho(t).\end{aligned}$$

Para la aproximación de la evolución del momento de primer orden,  $\Pi$ , se utilizan los desarrollos de Taylor de las funciones  $g$  (de grado dos) y  $\mu$  (de grado uno), para obtener

$$\begin{aligned}\Pi'(t) &= \int_{x_0}^{b(t)} \left( g(x_0, P(t)) + (\epsilon - x_0) \frac{\partial g}{\partial x}(x_0, P(t)) + \frac{1}{2}(\epsilon - x_0)^2 \frac{\partial^2 g}{\partial x^2}(x_0, P(t)) \right) u(\epsilon, t) d\epsilon \\ &\quad - \int_{x_0}^{b(t)} (\epsilon - x_0) \left( \mu(x_0, P(t)) + (\epsilon - x_0) \frac{\partial \mu}{\partial x}(x_0, P(t)) \right) u(\epsilon, t) d\epsilon \\ &= g(x_0, P(t))\lambda_B(t) + \frac{\partial g}{\partial x}(x_0, P(t))\Pi(t) + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 g}{\partial x^2}(x_0, P(t))\rho(t) \\ &\quad - \mu(x_0, P(t))\Pi(t) - \frac{\partial \mu}{\partial x}(x_0, P(t))\rho(t).\end{aligned}$$

Finalmente, se aproxima la ecuación diferencial correspondiente al momento de segundo orden,  $\rho$ , con el desarrollo de Taylor de la tasa de crecimiento de primer orden y empleando sólo la aproximación constante en la tasa de mortalidad. Otras elecciones nos llevarían a involucrar momentos de mayor orden. De este modo,

$$\begin{aligned}\rho'(t) &= 2 \int_{x_0}^{b(t)} (\epsilon - x_0) \left( g(x_0, P(t)) + (\epsilon - x_0) \frac{\partial g}{\partial x}(x_0, P(t)) \right) u(\epsilon, t) d\epsilon \\ &\quad - \int_{x_0}^{b(t)} (\epsilon - x_0)^2 \mu(x_0, P(t)) u(\epsilon, t) d\epsilon \\ &= 2g(x_0, P(t))\Pi(t) + 2 \frac{\partial g}{\partial x}(x_0, P(t))\rho(t) - \mu(x_0, P(t))\rho(t).\end{aligned}$$

obteniéndose así el siguiente sistema de orden 3:

$$\begin{aligned}\lambda'_B(t) &= \sum_{i=B}^N \left( \alpha(M_i(t), P(t))\lambda_i(t) + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 \alpha}{\partial x^2}(M_i(t), P(t))\lambda_i(t)V_i(t) \right) \\ &\quad - \mu(x_0, P(t))\lambda_B(t) - \frac{\partial \mu}{\partial x}(x_0, P(t))\Pi(t) - \frac{1}{2} \frac{\partial^2 \mu}{\partial x^2}(x_0, P(t))\rho(t).\end{aligned}\quad (2.26)$$

$$\begin{aligned}\Pi'(t) &= g(x_0, P(t))\lambda_B(t) + \frac{\partial g}{\partial x}(x_0, P(t))\Pi(t) + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 g}{\partial x^2}(x_0, P(t))\rho(t) \\ &\quad - \mu(x_0, P(t))\Pi(t) - \frac{\partial \mu}{\partial x}(x_0, P(t))\rho(t).\end{aligned}\quad (2.27)$$

$$\rho'(t) = 2g(x_0, P(t))\Pi(t) + 2 \frac{\partial g}{\partial x}(x_0, P(t))\rho(t) - \mu(x_0, P(t))\rho(t).\quad (2.28)$$

Estos dos sistemas de EDOs son, respectivamente, similares a los obtenidos para los dominios interiores y describen la evolución en el tiempo de los momentos de  $u(x, t)$  en un subdominio frontera  $w(t)$ . Las diferencias entre estos sistemas y los correspondientes del interior del dominio es la ligera modificación en la definición de los

momentos y que los dominios frontera involucran aproximaciones a la condición frontera (2.2). De nuevo, se puede observar que, aumentando los términos de los correspondientes desarrollos de Taylor, se puede incrementar la aproximación a la dinámica de los distintos momentos.

### 2.3 RESUMEN

Se han diseñado aproximaciones a la dinámica de momentos asociados a la población tanto en dominios interiores como frontera. Estos permiten la aproximación de momentos biológicos de la densidad de población (como la población total o la biomasa) sólo con considerar combinaciones apropiadas. El procedimiento consiste, por una parte, en la división del intervalo en una serie de subintervalos indeterminado (suficiente para la convergencia) y la consideración de un subintervalo que contiene el término frontera. Por otra parte, en la consideración de un umbral que determina cuando un subintervalo frontera pasa a ser un subintervalo interior, con la consiguiente creación de un nuevo intervalo frontera. En este proceso, los valores del correspondiente intervalo frontera deben ser transformados en momentos válidos para un subintervalo interior. Finalmente, en cada uno de estos subintervalos se ha aproximado la dinámica de cada uno de los momentos que conlleva la solución de sistemas de ecuaciones, que deben ser resueltos mediante un integrador temporal numérico.

Así, se ha creado una aproximación de segundo orden, que consiste en la aproximación a la dinámica de cada uno de los momentos de los subintervalos interiores, dado por (2.19)-(2.20) y la aproximación a la dinámica de los momentos en el intervalo frontera (2.24)-(2.25), junto con el proceso que transforma los momentos frontera en momentos de un subintervalo interior (2.11)-(2.13). En este proceso se requiere que las funciones vitales sean continuas y que existan las derivadas parciales espaciales de primer orden.

Del mismo modo, se ha creado una aproximación de tercer orden. En este caso, la aproximación a la dinámica de los momentos de subintervalos interiores viene descrita por (2.21)-(2.23) y la de los momentos del intervalo frontera por (2.26)-(2.28). Se mantiene, además, el proceso que transforma los momentos frontera en momentos de un subintervalo interior (2.11)-(2.13). Para este proceso se requiere que las funciones

vitales sean continuas y que existan las derivadas parciales espaciales de segundo orden.



# 3

## CONVERGENCIA DEL ESCALATOR BOXCAR TRAIN

El capítulo se dedica a realizar la demostración completa de la convergencia del Escalator Boxcar Train para el modelo estructurado por el tamaño no lineal de Murphy, donde la dependencia no lineal se describe mediante una medida asociada a la solución del problema. Se inicia con una descripción de los elementos fundamentales de la Teoría de la Medida y algún resultado de la Teoría de Distribuciones para continuar con una descripción de los elementos iniciales del método numérico para abordar la convergencia. Se concluye con el estudio de convergencia en dos fases dado que la definición no coincide con la definición original descrita en el Capítulo 2.

### 3.1 INTRODUCCIÓN

Como se ha adelantado en la descripción, el método Escalator Boxcar Train fue introducido hace más de dos décadas [13]. En lugar de aproximar la solución directamente, se aproximan distintas características medibles de la solución, es decir, aproxima la medida inducida por la solución. Esta técnica se ha empleado en física computacional durante décadas y se conoce como métodos de partículas, aunque parece que el EBT se desarrolló de manera independiente. La diferencia con los métodos de partículas tradicionales consiste en que los nuevos individuos necesitan ser reintroducidos recurrentemente como nuevas partículas (internalización). Así, la precisión de la aproximación numérica depende tanto de la buena aproximación de los datos iniciales como de las frecuentes internalizaciones.

El estudio de convergencia se realizará para el siguiente modelo estructurado por el tamaño, de nuevo, en la versión descrita por Murphy, ecuaciones (1.74)-(1.76), que se recuerda a continuación

$$u_t(x, t) + (g(x, E_t)u(x, t))_x = -\mu(x, E_t)u(x, t), \quad x > x_0, \quad t > 0, \quad (3.1)$$

$$g(x_0, E_t)u(x_0, t) = \int_{x_0}^{\infty} \alpha(x, E_t)u(x, t) dx, \quad t > 0, \quad (3.2)$$

$$u(x, 0) = u_0(x), \quad x \geq x_0, \quad (3.3)$$

donde  $x_0$  representa el tamaño mínimo de cada individuo en el momento del nacimiento, y  $E_t$  al entorno que los individuos experimentan en el instante de tiempo  $t$ . El entorno es un factor clave en la formulación de los modelos estructurados y puede representar, la cantidad de nutrientes disponible en el instante de tiempo  $t$  o la tasa específica por tamaño de predación [29]. Una de las dificultades del problema consiste en que la no localidad no sólo aparece en la condición frontera sino también en la dependencia del entorno de los coeficientes (tasas de mortalidad, fertilidad y crecimiento). Se asume que  $E_t$  representa cierto funcional de la función de densidad  $u = u(\cdot, t)$  en el instante  $t$ . Una elección conveniente en muchos modelos es identificar  $E_t$  con  $P(t) = \int_{x_0}^{\infty} u(x, t) dx$ , el número total de individuos en la población. En otros modelos  $E_t$  incorpora dependencias adicionales de variables que caracterizan el estado del entorno o habitat de la población, como puede ser un recurso dinámico, etc. La inclusión del funcional  $E_t$  introduce una no linealidad en el problema, a través de la dependencia de las funciones vitales del funcional  $u(\cdot, t)$  en cada instante de tiempo  $t$ .

Como se ha descrito en el Capítulo 2, el método EBT se ha utilizado con frecuencia en biología porque se puede inferir una interpretación biológica a los componentes del método numérico: el dominio se divide en cohortes iniciales, y para cada una de ellas el EBT sigue su tamaño y su localización respecto del centro de masas. La medida, basada en la solución,  $d\zeta_t := u(x, t) dx$  se aproxima como

$$d\zeta_t \approx d\zeta_t^N = \sum_{i=B}^N \lambda_i(t) \delta_{M_i(t)}, \quad (3.4)$$

donde  $\delta_x$  es la medida de Dirac concentrada en  $x$  y las dinámicas de las funciones  $M_i$  y  $\lambda_i$  han sido introducidas en (2.5)-(2.6). La cohorte frontera se corresponde con  $i = B$  y su dinámica se ha descrito en (2.14)-(2.16).

A pesar de su popularidad, sólo se comprobó que el método aproximaba consistentemente momentos de la solución de (3.1)-(3.3). La falta de progreso en este aspecto se encontraba, por una parte, en la dificultad de aplicar, al caso de evaluaciones de medidas, las técnicas usuales para analizar esquemas en diferencias finitas y elementos finitos. Por otra parte, en la naturaleza no conservativa del problema que dificultaba

el uso de técnicas clásicas en la literatura de partículas. Primero porque la aproximación (3.4) no es una solución del problema (3.1)-(3.3). Los errores se acumulan debido a los nacimientos de nuevos individuos y para mantenerlos pequeños se deben realizar frecuentes internalizaciones de nuevas partículas. Los estimativos de los errores acumulados deben derivarse tanto de la aproximación a los datos iniciales como de las internalizaciones, estas además se realizan con una transformación no lineal. Segundo, las curvas características pueden haber empezado en la condición inicial o en la frontera. En esta última, la precisión es difícil de asegurar por su dependencia no local. En [10], se obtiene la convergencia a partir de la definición de soluciones de valor medido para modelos de poblaciones fisiológicamente estructuradas desarrollado en [18].

## 3.2 RESULTADOS PREVIOS DE TEORÍA DE LA MEDIDA

Reunimos en esta sección resultados generales de teoría de la medida que servirán de aplicación en la teoría de convergencia del Escalator Boxcar Train desarrollada a partir de la sección 3.4.

La clase de las medidas de Radon, que definimos a continuación, es la clase de medidas más importante que surge en las aplicaciones. En muchos espacios topológicos, por ejemplo en un espacio métrico completo separable [9], la clase de medidas de Borel y medidas de Radón coinciden.

**Definición 2 (Medida de Borel)** Sea  $\mathcal{X}$  un espacio topológico. Una medida numerablemente aditiva en la  $\sigma$ -álgebra  $\mathcal{B}(\mathcal{X})$  se denomina medida de Borel en  $\mathcal{X}$ .

**Definición 3 (internamente regular)** Una medida de Borel es internamente regular si y sólo si para todo  $\epsilon > 0$  existe un compacto  $K_\epsilon$  tal que  $|\mu|(\mathcal{X} \setminus K_\epsilon) < \epsilon$ .

Aquí,  $|\mu|$  denota la variación total de una medida, dada por  $|\mu|(A) = |\mu(A)|$ .

**Definición 4 (Medida de Radon)** Sea  $\mathcal{X}$  un espacio topológico. Una medida de Borel  $\mu$  en  $\mathcal{X}$  se denomina medida de Radon si para cada  $B \in \mathcal{B}(\mathcal{X})$  y  $\epsilon > 0$ , existe un conjunto compacto  $K_\epsilon \subset B$  tal que  $|\mu|(B \setminus K_\epsilon) < \epsilon$ .

Denotamos con  $\mathcal{M}(\mathcal{X})$  el conjunto de medidas de Radón definidas en  $\mathcal{X}$  y con  $\mathcal{M}_+(\mathcal{X})$  el cono de todas las medidas finitas y positivas de Radon en  $\mathcal{X}$ .

**Definición 5 (Familia de medidas uniformemente internamente regular)** Una familia  $\mathcal{F}$  de medidas de Radon sobre un espacio topológico  $\mathcal{X}$  se denomina uniformemente internamente regular si para todo  $\epsilon > 0$  existe un conjunto compacto  $K_\epsilon$  tal que  $|\mu|(\mathcal{X} \setminus K_\epsilon) < \epsilon$  para todo  $\mu \in \mathcal{F}$ .

**Definición 6 (Medida de Dirac)** Si  $(\Omega, \mathcal{A})$  es un espacio medible y  $\omega \in \Omega$ , la función de conjuntos  $\delta_\omega$  definida para  $A \in \mathcal{A}$  por

$$\delta_\omega(A) = \begin{cases} 1, & \text{si } \omega \in A, \\ 0, & \text{si } \omega \notin A, \end{cases}$$

se denomina medida de Dirac (o distribución de probabilidad degenerada) en el punto  $\omega$ .

Para estudiar la convergencia del método en primer lugar necesitamos establecer la siguiente definición de convergencia débil.

**Definición 7 (Convergencia débil)** Una sucesión de medidas  $\{\mu_k\}$  en  $\Omega$  converge débilmente a una medida  $\mu$  si

$$\int_{\Omega} \phi(x) d\mu_k(x) \rightarrow \int_{\Omega} \phi(x) d\mu(x)$$

cuando  $k \rightarrow \infty$  para cualquier función continua acotada  $\phi$  en  $\Omega$ .

De forma análoga, se define la continuidad débil.

**Definición 8 (Débilmente continua)** Un funcional  $\zeta_t : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathcal{M}_+(\Omega)$  es débilmente continuo con respecto al tiempo si, para toda función real continua y acotada  $\phi$  en  $\Omega$ ,

$$\int_{\Omega} \phi(x) d\zeta_t$$

es continua en el sentido clásico como función de  $t$ .

El siguiente teorema asegura que las medidas de Dirac son uniformemente internamente regular en la topología débil [9].

**Teorema 7** Sea  $\mathcal{X}$  un espacio completamente regular y separable. Los espacios de medidas de Borel y de Radon son separables en la topología débil, así como los subespacios correspondientes de medidas de probabilidad no negativas.

**Teorema 8 (Prohorov [9])** Sea  $\mathcal{X}$  un espacio métrico completo y separable y sea  $\mathcal{M}$  el conjunto de medidas de Borel definidas en  $\mathcal{X}$ . Entonces, son equivalentes:

1. Cada sucesión  $\{\mu_n\} \subset \mathcal{M}$  contiene una subsucesión convergente débilmente.
2. La familia  $\mathcal{M}$  es uniformemente internamente regular y uniformemente acotada en la norma de la variación total.

**Teorema 9** Dado un espacio topológico  $\mathcal{X}$ , un conjunto de medidas de Radon  $\{\mu_\alpha\}$  y una medida de Radon  $\mu$  sobre  $\mathcal{X}$ . Las siguientes condiciones son equivalentes:

1. el conjunto  $\{\mu_\alpha\}$  converge débilmente a  $\mu$ ,
2. para toda función continua  $f : \mathcal{X} \rightarrow \mathbb{R}$ , se tiene que

$$\limsup_{\alpha} \mu_{\alpha}(\{x : f(x) \geq 0\}) \leq \mu(\{x : f(x) \geq 0\}),$$

3. para toda función continua  $f : \mathcal{X} \rightarrow \mathbb{R}$ , se tiene que

$$\liminf_{\alpha} \mu_{\alpha}(\{x : f(x) > 0\}) \geq \mu(\{x : f(x) > 0\}).$$

La convergencia débil induce una topología asociada con la métrica Kantorovich-Rubinstein (métrica plana),  $\rho(\cdot, \cdot)$ , definida como

**Definición 9** La métrica  $\rho : \mathcal{M}_+(\mathbb{R}^+) \times \mathcal{M}_+(\mathbb{R}^+) \rightarrow \mathbb{R}^+$  se define por

$$\rho(\mu, \nu) := \sup \left\{ \int_{\mathbb{R}^+} \psi d((\mu - \nu)) : \psi \in \mathcal{C}^1(\mathbb{R}^+), \|\psi\|_{\infty} \leq 1, \|\partial_x \psi\|_{\infty} \leq 1 \right\}.$$

Con esta métrica  $\mathcal{M}_+(\mathbb{R}^+)$ , es un espacio métrico completo [18].

El siguiente teorema resume las principales propiedades de  $\rho$ . En particular, especifica la relación entre la métrica plana y la convergencia debil-\*

**Teorema 10**

1. Para cualquier sucesión internamente regular  $\{\mu_n\}_{n \in \mathbb{N}}$  y  $\mu$  medida positiva de Radon ( $\mathcal{M}(\mathbb{R}^+)$ ),

$$\mu_n \rightarrow \mu \text{ débil-}^* \text{ cuando } n \rightarrow \infty \Leftrightarrow \begin{cases} \lim_{n \rightarrow \infty} \rho(\mu_n, \mu) = 0, \\ \sup_{n \in \mathbb{N}} |\mu_n|(\mathbb{R}^+) < \infty. \end{cases}$$

2. Para cualquier  $r > 0$ , el conjunto  $\{\mu \in \mathcal{M}(\mathbb{R}^+) : |\mu|(\mathbb{R}^+) \leq r\}$  dotado de la norma  $\rho(\cdot, \cdot)$  es un espacio métrico completo y separable.
3. Para cualquier  $r > 0$ , el conjunto  $\mathcal{K} \subset \{\mu \in \mathcal{M}(\mathbb{R}^+) : |\mu|(\mathbb{R}^+) \leq r\}$  es relativamente compacto con respecto a la métrica plana si el conjunto  $\mathcal{K}$  es internamente regular.

Como para toda sucesión  $\{\mu_n\}$  de medidas de Radon finitas uniformemente internamente regular, la convergencia debil-\* es equivalente a la convergencia débil, en el teorema anterior se puede remplazar débil-\* por débil.

También se añaden resultados clásicos en la teoría de distribuciones [20] necesarios para la demostración. Sea  $X$  un conjunto abierto de  $\mathbb{R}^n$ , y  $\mathcal{D}'(X)$  el conjunto de todas las distribuciones en  $X$ .

**Teorema 11** *Si  $u$  es una distribución en  $X$  con  $u(\phi) \geq 0$  para cualquier función no negativa  $\phi \in \mathcal{C}_0^\infty(X)$ , entonces  $u$  es una medida positiva.*

**Teorema 12** *Sea  $\{u_j\}$  una sucesión en  $\mathcal{D}'(X)$  y  $u(\phi) = \lim_{j \rightarrow \infty} u_j(\phi)$  existe para cada  $\phi \in \mathcal{C}_0^\infty(X)$ , entonces  $u \in \mathcal{D}'(X)$ .*

**Teorema 13** *Sea  $\{u_j\}$  una sucesión en  $\mathcal{D}'(X)$ ,  $u_j \geq 0$  y  $u = \lim_{j \rightarrow \infty} u_j$  en  $\mathcal{D}'(X)$  entonces  $u \geq 0$  y  $u = \lim_{j \rightarrow \infty} u_j$  en la topología débil, es decir,  $u(\phi) = \lim_{j \rightarrow \infty} u_j(\phi)$  para cada  $\phi \in \mathcal{C}_0^\infty(X)$ .*

### 3.3 DEFINICIONES PREVIAS. INICIALIZACIÓN DEL MÉTODO

Consideramos la solución numérica del problema unidimensional estructurado fisiológicamente (3.1)-(3.3). El Escalator Boxcar Train determinará una solución de valor medido aproximada,  $\zeta_t^N$ , del problema como una combinación lineal de medidas de Dirac,

$$\zeta_t^N = \sum_{i=B}^N \lambda_i(t) \delta_{M_i(t)}.$$

Cada término de la aproximación se puede interpretar biológicamente como una cohorte de  $\lambda_i$  individuos con tamaño individual medio  $M_i$  en el instante de tiempo  $t$ . Como se ha adelantado, los nuevos nacimientos tienen tamaño  $x_0$ , así que se distinguen entre cohortes de un intervalo interior (cohortes internas) y de un intervalo frontera (cohorte frontera).

Las cohortes internas,  $i = B + 1, \dots, N$ , se eligen para que en  $t = 0$ ,  $\zeta_0^N$  converge débilmente al dato inicial,  $u_0(x) dx$ , cuando  $N \rightarrow \infty$ . Es posible, porque las combinaciones

de medidas de Dirac son internamente regulares en la topología débil (Teorema 8). Sin pérdida de generalidad, se asume que la masa total  $\zeta_0^N([x_0, \infty)) = \nu_0([x_0, \infty))$ , donde  $\nu_0$  es una medida de Radon positiva general, que no limita el análisis con dato inicial  $u_0$ .

La cohorte frontera se corresponde con el índice B. En tiempo  $t = 0$ ,  $B = 0$  y  $\lambda_0(0) = 0$  y  $M_0(0) = x_0$ . A medida que avanza el tiempo, se añadirán cohortes adicionales con índice negativo mediante el proceso de internalización.

Se recuerda que en el método de aproximación de primer orden la dinámica de las cohortes internas, adaptadas a la expresión del modelo como (3.1)-(3.3), quedan como

$$\lambda_i'(t) = -\mu(M_i(t), \zeta^N)\lambda_i(t), \quad (3.5)$$

$$M_i'(t) = g(M_i(t), \zeta^N). \quad (3.6)$$

De forma similar, la dinámica de las cohortes de la frontera se deriva de

$$\lambda_B'(t) = \sum_{i=B}^N \alpha(M_i(t), \zeta^N)\lambda_i(t) - \mu(M_B(t), \zeta^N)\lambda_B(t), \quad (3.7)$$

$$M_B'(t) = g(M_B(t), \zeta^N), \quad (3.8)$$

donde se ha modificado ligeramente la aproximación original. Además se supone que las tasas vitales son positivas.

Con esta descripción, tanto la anchura como el número de individuos en la cohorte frontera se incrementará con el tiempo lo que introducirá un gran error de aproximación. Por esta razón, las cohortes deben ser internalizadas a menudo. De este modo se incrementará el número de cohortes. La nueva cohorte frontera en tiempo  $t$ , se inicializa con  $\lambda_B(t) = 0$  y  $M_B(t) = x_0$ , donde B se decrementará en una unidad respecto de la anterior cohorte frontera que se convierte en una cohorte interna. Para prevenir que el número de las cohortes internas sea excesivo, deben ser eliminadas cuando los individuos vayan desapareciendo.

De nuevo, se recuerda que el método EBT difiere de los esquemas habituales en que aproxima la solución como una medida de masas puntuales, así que se extiende el concepto de solución débil a las medidas. Se trabajará en el cono de todas las medidas finitas y positivas de Radon denotadas por  $\mathcal{M}_+(\Omega)$ ,  $\Omega = [0, \infty)$ . Una característica importante de las medidas de Radon finitas es que para cada  $\varepsilon > 0$  existe un conjunto compacto  $K_\varepsilon$  tal que  $|\mu|([0, \infty) \setminus K_\varepsilon) < \varepsilon$  (definición 4).

A continuación, se define las soluciones débiles al problema (3.1)-(3.3).

**Definición 10 (Solución débil)** *Un funcional  $\zeta_t : [0, T] \rightarrow \mathcal{M}_+([0, \infty))$  es una solución débil de (3.1)-(3.3) hasta tiempo  $T$  si  $\zeta_t$  es débilmente continua en tiempo y*

$$\begin{aligned} & \int_{x_0}^{\infty} \phi(x, T) d\zeta_T(x) - \int_{x_0}^{\infty} \phi(x, 0) dv_0(x) \\ &= \int_0^T \int_{x_0}^{\infty} \left( \frac{\partial \phi}{\partial t}(x, t) + g(x, \zeta_t) \frac{\partial \phi}{\partial x}(x, t) - \mu(x, \zeta_t) \phi(x, t) \right) d\zeta_t(x) dt \\ & \quad + \int_0^T \phi(x_0, t) \int_{x_0}^{\infty} \alpha(x, \zeta_t) d\zeta_t(x) dt, \end{aligned}$$

para todo función test  $\phi$  real infinitamente diferenciable en  $\mathbb{R} \times \mathbb{R}$  con soporte compacto, lo que se describirá partir de ahora como  $\phi \in C_0^\infty(\mathbb{R} \times \mathbb{R})$ . Donde,  $v_0 \in \mathcal{M}_+(\Omega)$  es el dato inicial en  $t = 0$ .

**Nota 3** *La definición esta inspirada por [18], modificada con el uso de funciones test regulares. Estas funciones son internamente regulares en el espacio  $C^1 \cap W^{1, \infty}$  empleado en [18].*

**Nota 4** *La dependencia sobre la variable del entorno,  $E$ , se representa como una dependencia directa en la medida a partir de la solución  $\zeta_t$ .*

Para obtener la convergencia se define el residuo.

**Definición 11 (Residuo)** *Sea  $0 \leq t_1 < t_2 \leq T$  y  $\nu \in \mathcal{M}_+(\Omega)$ , para una función test  $\phi \in C_0^\infty(\mathbb{R} \times \mathbb{R})$  y una familia de medidas  $\sigma_t$  se define el residuo como*

$$\begin{aligned} R_\phi(\sigma_t, \nu, t_1, t_2) &= \int_{x_0}^{\infty} \phi(x, t_2) d\sigma_{t_2}(x) - \int_{x_0}^{\infty} \phi(x, t_1) d\nu(x) \\ & \quad - \int_{t_1}^{t_2} \int_{x_0}^{\infty} \left( \frac{\partial \phi}{\partial t}(x, t) + g(x, \zeta_t) \frac{\partial \phi}{\partial x}(x, t) - \mu(x, \zeta_t) \phi(x, t) \right) d\sigma_t(x) dt \\ & \quad - \int_{t_1}^{t_2} \phi(x_0, t) \left( \int_{x_0}^{\infty} \alpha(x', \zeta_t) d\sigma_t(x') \right) dt, \end{aligned} \tag{3.9}$$

donde la medida  $\nu$  es independiente del dato inicial en tiempo  $t = t_1$ .

De este modo, si  $R_\phi(\sigma_t, \nu_0, 0, T) = 0$  para todas las funciones test  $\phi$  y la familia de medidas  $\sigma_t$  es débilmente continua en tiempo, entonces  $\sigma_t$  es una solución débil de (3.1)-(3.3).

**Nota 5** *En ocasiones se escribe  $R_\phi(\sigma_t)$  para hacer referencia a  $R_\phi(\sigma_t, \nu_0, 0, T)$ .*

### 3.4 ANÁLISIS DE CONVERGENCIA

Para establecer la convergencia del método Escalator Boxcar Train se distinguen cinco pasos:

1. Para cada tiempo  $t$  fijo, la sucesión de medidas aproximadas del EBT contiene una subsucesión que converge débilmente a una medida de Radon positiva  $\zeta_t$ .
2. Se encuentra una subsucesión que para todo tiempo  $t$  converja débilmente al funcional  $\zeta_t$ , que sea débilmente continua en tiempo.
3. Los residuos de las medidas aproximadas del EBT,  $\zeta_t^N$ , convergen al residuo de  $\zeta_t$  para cualquier función test.
4. Los residuos de las medidas aproximadas del EBT,  $\zeta_t^N$ , convergen a cero y, por lo tanto, la medida  $\zeta_t$  es una solución débil.
5. La sucesión completa de medidas aproximadas del EBT converge débilmente a  $\zeta_t$ . Para este paso, se supone la existencia de una única solución débil para el problema (3.1)-(3.3) y se verá que en otro caso, resulta una contradicción.

Para ello, en primer lugar, se supone que las tasas vitales  $g$ ,  $\mu$  y  $\alpha$  son funciones no negativas, continuas y acotadas en la variable  $x$ . Además, se supone que son Lipschitzianas con respecto a la variable de medida (la influencia del entorno en el individuo). Específicamente,

$$\sup_x |\alpha(x, \sigma) - \alpha(x, \gamma)| \leq C_\alpha \rho(\sigma, \gamma), \quad (3.10)$$

$$\sup_x |g(x, \sigma) - g(x, \gamma)| \leq C_g \rho(\sigma, \gamma), \quad (3.11)$$

$$\sup_x |\mu(x, \sigma) - \mu(x, \gamma)| \leq C_\mu \rho(\sigma, \gamma). \quad (3.12)$$

En este caso, la continuidad Lipschitz en  $\mathcal{M}_t(\Omega)$  se toma con respecto a la métrica de Kantorovich-Rubinstein, y las constantes se suponen independientes de  $x$  y de las variables de medida  $\sigma$  y  $\gamma$ .

**Lema 3 (Paso 1)** *Para cada  $t \in [0, T]$ , la sucesión  $\{\zeta_t^N\}$  de medidas aproximadas del EBT contiene una subsucesión que converge débilmente. De hecho, cualquier subsucesión  $\{\zeta_t^{N'}\}$  de  $\{\zeta_t^N\}$  contiene un subsucesión que converge débilmente.*

**Demostración:** Por el teorema de Prohorov, Teorema 8, es suficiente con ver que la sucesión  $\{\zeta_t^N\}$  está uniformemente acotada para la norma variacional y uniformemente

internamente regular. Como, por construcción, las medidas son positivas es suficiente con mostrar  $\zeta_t^N([x_0, \infty))$  está uniformemente acotada en  $N$ , con  $\lim_{M \rightarrow \infty} \sup_N \zeta_t^N((M, \infty)) = 0$ . Una interpretación biológica de estos requisitos es que la cantidad y el tamaño típico de los individuos de la población están acotados superiormente.

Si se toma  $P_N(s) = \zeta_s^N([x_0, \infty))$ ,

$$\begin{aligned} P'_N(s) &= \sum_{i=B}^N \lambda'_i(s) = \sum_{i=B}^N \alpha(M_i, \zeta_s^N) \lambda_i(s) - \sum_{i=B}^N \mu(M_i, \zeta_s^N) \lambda_i(s) \\ &\leq \sum_{i=B}^N \alpha(M_i, \zeta_s^N) \lambda_i(s) \\ &\leq \alpha_{\text{sup}} \sum_{i=B}^N \lambda_i(s) \\ &= \alpha_{\text{sup}} P_N(s), \end{aligned}$$

dónde  $\alpha_{\text{sup}}$  es el superior de  $\alpha$ , es decir, el máximo de la tasa de nacimiento.

La inecuación se cumple para cada  $s \in [0, T]$ , excepto el número finito de veces en los que las cohortes fronteras se convierten en interiores. En estos puntos, la función  $P_N$  es continua. Por lo tanto,  $0 \leq P_N(t) \leq P_N(0) \exp(\alpha_{\text{sup}} T)$ . Por lo tanto  $P_N(t) = \zeta_t^N([x_0, \infty))$  está uniformemente acotada en  $[0, T]$  porque  $P_N(0)$  es independiente de  $N$ . (Hay que recordar que establecemos que la masa inicial debe ser independiente de  $N$  e igual a la medida de la población dada como condición inicial).

Para probar que  $\lim_{M \rightarrow \infty} \sup_N \zeta_t^N((M, \infty)) = 0$  se establece primero que la afirmación es cierta para  $t = 0$ .

Sea  $\varepsilon > 0$ . Como el dato inicial,  $\nu_0$ , es una medida de Radon positiva y, por lo tanto, fuertemente controlada en el infinito, se elige  $M_1$  suficientemente grande para que  $\nu_0((M_1, \infty)) < \varepsilon/2$ . Tomando cualquier función continua  $\psi$  en  $[x_0, \infty)$  tal que  $0 \leq \psi(x) \leq 1$ , con  $\psi(x) = 1$  para  $x > M_1 + 1$ , y  $\psi(x) = 0$ , para  $x < M_1$ . Entonces

$$\zeta_0^N([M_1 + 1, \infty)) \leq \int_{M_1}^{\infty} \psi d\zeta_0^N < \int_{M_1}^{\infty} \psi d\nu_0 + \varepsilon/2 < \varepsilon,$$

con  $N > N_0$  para un  $N_0$  suficientemente grande, porque  $\zeta_0^N$  converge débilmente a  $\nu_0$  cuando  $N \rightarrow \infty$ . Para justificar las medidas cuando  $N \leq N_0$ , se elige  $M_2$  suficientemente grande para que  $\zeta_0^N([M_2, \infty)) < \varepsilon$ , para  $N = 1, 2, \dots, N_0$ . Finalmente, se escoge  $M = \max\{M_1 + 1, M_2\}$ .

Para demostrar la afirmación con un tiempo general  $t \in [0, T]$ , hay que notar que el centro de masas y la cantidad en tiempo  $t$  para cada cohorte interior,  $i > 0$ , con

$M_i(t)$  suficientemente grande, puede estimarse por sus respectivos valores en  $t = 0$ . Específicamente,  $M_i(t) \leq M_i(0) + t g_{\text{sup}}$ , donde  $g_{\text{sup}}$  es el supremo de la tasa de crecimiento  $g$ , y  $\lambda_i(t) \leq \lambda_i(0)$ .

Combinando estas dos estimaciones se tiene que  $\zeta_t^N(M, \infty) \leq \zeta_0^N(M - t g_{\text{sup}}, \infty)$  y por tanto se cumple la primera parte del lema. Para terminar, el argumento se cumple para cualquier subsucesión de  $\{\zeta_t^N\}$ .  $\square$

**Lema 4 (Paso 2)** *La sucesión de aproximaciones del EBT  $\{\zeta_t^N\}$  contiene una subsucesión que, para cada  $t \in [0, T]$ , converge a una medida finita positiva  $\zeta_t$ . El funcional  $\zeta_t : [0, T] \rightarrow \mathcal{M}_+(\Omega)$  es débilmente continuo en tiempo.*

**Demostración:** Sea  $\{q_k\}_{k=1}^\infty$  una numeración de los racionales en  $[0, T]$ . Por el Lema 3, existe una subsucesión convergente  $\{\zeta_{q_1}^{N_j^1}\}$  de  $\{\zeta_{q_1}^N\}$ . Repitiendo dicho argumento existe una subsucesión convergente  $\{\zeta_{q_2}^{N_j^2}\}$  de  $\{\zeta_{q_2}^N\}$ . Aplicando inducción se obtiene para cada  $k$  una sucesión  $\{\zeta_{q_k}^{N_j^k}\}$  que converge débilmente a  $\zeta_{q_k}$ , que es una subsucesión de todas las sucesiones anteriores. Gracias al argumento diagonal de Cantor, se define ahora la sucesión  $\hat{\zeta}_t^k := \zeta_t^{N_j^k}$ . Se sigue que, para cada  $t \in [0, T] \cap \mathbb{Q}$ , dicha sucesión converge débilmente a una medida  $\zeta_t$ .

Ahora se muestra que la subsucesión también converge a una medida de Radon positiva para todo  $t \in [0, T]$ . Primero, se debe probar que para cada función test fija  $\phi \in \mathcal{C}^\infty(\mathbb{R})$  y cada  $t$ , la sucesión de números reales

$$\int_{x_0}^\infty \phi d\hat{\zeta}_t^k, \quad (3.13)$$

converge cuando  $k \rightarrow \infty$ . Entonces, se obtiene que  $\hat{\zeta}_t^k$  converge débilmente a una medida positiva  $\zeta_t$ . Esta será la medida que estamos buscando.

Para probar la convergencia de la sucesión en (3.13), primero se observa que para un  $k$  fijo la medida  $\hat{\zeta}_t^k$  es débilmente continua porque  $\lambda_i(\cdot)$  y  $M_i(\cdot)$  son funciones continuas. Sea  $t \in [0, T]$  y  $\phi$  la función test. Dado  $\varepsilon > 0$ , se tiene que

$$\begin{aligned} & \left| \int_{x_0}^\infty \phi d\hat{\zeta}_t^j - \int_{x_0}^\infty \phi d\hat{\zeta}_t^k \right| \\ & \leq \left| \int_{x_0}^\infty \phi d\hat{\zeta}_t^j - \int_{x_0}^\infty \phi d\hat{\zeta}_q^j \right| + \left| \int_{x_0}^\infty \phi d\hat{\zeta}_q^j - \int_{x_0}^\infty \phi d\hat{\zeta}_q^k \right| + \left| \int_{x_0}^\infty \phi d\hat{\zeta}_q^k - \int_{x_0}^\infty \phi d\hat{\zeta}_t^k \right|, \end{aligned}$$

para todo  $j, k$  y  $q$ .

Como las tasas de nacimiento y mortalidad están acotadas, se puede usar el mismo argumento del Lema 3 para ver que el primer y último término están acotados por

una constante múltiplo de  $|t - q|$ . En particular, esta constante no depende ni de  $j$  ni de  $k$ . Eligiendo  $q$  como un número racional suficientemente cercano a  $t$ , la suma de estos dos términos serán inferiores a  $\varepsilon/2$ . Finalmente, como  $q$  es racional, podríamos elegir  $j$  y  $k$  suficientemente grandes para que el término intermedio sea menor que  $\varepsilon/2$ . Por lo tanto, se ha establecido la propiedad de Cauchy para la sucesión (3.13) y, por tanto, converge para cualquier función test  $\phi$ . Esto indica que  $\hat{\zeta}_t^j$  converge débilmente a una medida de Radon positiva y acotada  $\hat{\zeta}_t$  para todo  $t \in [0, T]$ .

Empleando la misma idea, se puede ver que  $\hat{\zeta}_t$  es débilmente continua en tiempo. Concretamente,

$$\begin{aligned} & \left| \int_{x_0}^{\infty} \phi d\hat{\zeta}_s - \int_{x_0}^{\infty} \phi d\hat{\zeta}_t \right| \\ & \leq \left| \int_{x_0}^{\infty} \phi d\hat{\zeta}_s - \int_{x_0}^{\infty} \phi d\hat{\zeta}_s^k \right| + \left| \int_{x_0}^{\infty} \phi d\hat{\zeta}_s^k - \int_{x_0}^{\infty} \phi d\hat{\zeta}_t^k \right| + \left| \int_{x_0}^{\infty} \phi d\hat{\zeta}_t^k - \int_{x_0}^{\infty} \phi d\hat{\zeta}_t \right| \end{aligned}$$

en el que, el término del medio esta acotado por una constante múltiplo de  $|t - s|$ , independientemente de  $k$ . Finalmente, el primer y el último término se pueden hacer arbitrariamente pequeños como consecuencia de la convergencia débil de la sucesión  $\hat{\zeta}_s^k$  a  $\hat{\zeta}_s$ .  $\square$

**Lema 5** Sea  $\zeta_t^k$  una sucesión que converge débilmente a una medida de Radon finita  $\zeta_t$ . Si  $\psi \in C_0^\infty(\mathbb{R} \times \mathbb{R})$ , entonces, para toda función continua y acotada  $f = f(\cdot, x)$  con respecto a la variable de estado satisfaciendo que

$$\sup_x |f(x, \sigma) - f(x, \lambda)| \leq C_f \rho(\sigma, \lambda),$$

para todo  $\sigma, \lambda \in \mathcal{M}_+(\Omega)$ , se obtiene que, cuando  $k$  tiende a infinito,

$$\int_0^T \int_{x_0}^{\infty} \psi(x, t) f(x, \zeta_t^k) d\zeta_t^k(x) dt \rightarrow \int_0^T \int_{x_0}^{\infty} \psi(x, t) f(x, \zeta_t) d\zeta_t(x) dt.$$

**Demostración:** Se tiene que

$$\begin{aligned} \int_{x_0}^{\infty} \psi(x, t) f(x, \zeta_t^k) d\zeta_t^k(x) &= \int_{x_0}^{\infty} \psi(x, t) f(x, \zeta_t) d\zeta_t^k(x) \\ &+ \int_{x_0}^{\infty} \psi(x, t) (f(x, \zeta_t^k) - f(x, \zeta_t)) d\zeta_t^k(x). \end{aligned}$$

Por el Teorema 9, el primer término del lado derecho de la suma converge a

$$\int_{x_0}^{\infty} \psi(x, t) f(x, \zeta_t) d\zeta_t(x).$$

Queda ver que el segundo término de la suma desaparece cuando  $k \rightarrow \infty$ ,

$$\begin{aligned} \left| \int_{x_0}^{\infty} \psi(x, t) (f(x, \zeta_t^k) - f(x, \zeta_t)) d\zeta_t^k(x) \right| &\leq \sup_x |\psi(x, t) (f(x, \zeta_t^k) - f(x, \zeta_t))| \zeta_t^k([x_0, \infty)) \\ &\leq \sup_x |\psi(x, t)| \sup_x |f(x, \zeta_t^k) - f(x, \zeta_t)| \zeta_t^k([x_0, \infty)) \\ &\leq C_\psi C_f \rho(\zeta_t^k, \zeta_t) \zeta_t^k([x_0, \infty)). \end{aligned}$$

Como  $\zeta_t^k$  converge débilmente a  $\zeta_t$ , entonces  $\zeta_t^k([x_0, \infty))$  es uniformemente acotada y  $\rho(\zeta_t^k, \zeta_t)$  tiende a 0 cuando  $k$  tiende a infinito [18]. Como se establece el cálculo puntualmente en  $t$ , el lema se obtiene a partir del Teorema de la convergencia dominada de Lebesgue.  $\square$

**Lema 6 (Paso 3)** *Sea  $\zeta_t^k$  una sucesión que converge débilmente a la medida de Radon finita  $\zeta_t$ . Entonces, el residuo  $R_\phi(\zeta_t^k)$  converge a  $R_\phi(\zeta_t)$  para todas las funciones test  $\phi \in C_0^\infty(\mathbb{R}_+ \times [0, T])$ .*

**Demostración:** Se considera

$$\begin{aligned} R_\phi(\zeta_t^k) &= \int_{x_0}^{\infty} \phi(x, T) d\zeta_t^k(x) - \int_{x_0}^{\infty} \phi(x, 0) d\nu_0(x) \\ &\quad - \int_0^T \int_{x_0}^{\infty} \left( \frac{\partial \phi}{\partial t}(x, t) + g(x, \zeta_t^k) \frac{\partial \phi}{\partial x}(x, t) - \mu(x, \zeta_t^k) \phi(t, x) \right) d\zeta_t^k(x) dt \\ &\quad - \int_0^T \phi(x_0, t) \left( \int_{x_0}^{\infty} \alpha(x', \zeta_t^k) d\zeta_t^k(x') \right) dt \\ &= \text{I} - \text{II} - \text{III} - \text{IV}. \end{aligned}$$

El primer término converge por la definición de convergencia débil y segundo término es constante. El tercer y cuarto término convergen por el Lema 5.  $\square$

**Lema 7** *Sea  $0 \leq t_1 < t_2 \leq T$  y  $\nu \in \mathcal{M}_+(\Omega)$ . Suponiendo que en el intervalo  $(t_1, t_2)$  no se ha realizado ninguna internalización, entonces para toda función test  $\phi \in C_0^\infty(\mathbb{R} \times \mathbb{R})$  se tiene que*

$$\begin{aligned} R_\phi(\zeta_t^N, \nu, t_1, t_2) &= \sum_{i=B}^N \lambda_i(t_1) \phi(M_i(t_1), t_1) - \int_{x_0}^{\infty} \phi(x, t_1) d\nu(x) \\ &\quad - \int_{t_1}^{t_2} (\phi(M_B(t), t) - \phi(x_0, t)) \sum_{i=B}^N \alpha(M_i(t), \zeta_t^N) \lambda_i(t) dt, \end{aligned}$$

donde la suma se realiza en todas las cohortes, incluyendo la cohorte frontera.

**Demostración:** Por la definición del residuo (3.9) se puede escribir como

$$\begin{aligned}
R_\phi(\zeta_t^N, \nu, t_1, t_2) &= \int_{x_0}^{\infty} \phi(x, t_2) d\zeta_{t_2}^N(x) - \int_{x_0}^{\infty} \phi(x, t_1) d\nu(x) \\
&\quad - \int_{t_1}^{t_2} \int_{x_0}^{\infty} (\phi_2(x, t) + g(x, \zeta_t^N)\phi_1(x, t) - \mu(x, \zeta_t^N)\phi(x, t)) d\zeta_t^N(x) dt \\
&\quad - \int_{t_1}^{t_2} \phi(x_0, t) \left( \int_{x_0}^{\infty} \alpha(x', \zeta_t^N) d\zeta_t^N(x') \right) dt \\
&= I(\zeta_{t_2}^N) - II(\nu) - III(\zeta_t^N) - IV(\zeta_t^N).
\end{aligned}$$

Donde se emplea la notación  $\phi_1(x, t) = \frac{\partial \phi(x, t)}{\partial x}$  y  $\phi_2(x, t) = \frac{\partial \phi(x, t)}{\partial t}$ .

Recordando que

$$\zeta_t^N = \sum_{i=B}^N \lambda_i(t) \delta_{M_i(t)},$$

se tiene que

$$\begin{aligned}
I(\zeta_{t_2}^N) &= \sum_{i=B}^N \lambda_i(t_2) \phi(M_i(t_2), t_2), \\
III(\zeta_t^N) &= \sum_{i=B}^N \int_{t_1}^{t_2} \lambda_i(t) (\phi_2(M_i(t), t) + g(M_i(t), \zeta_t^N)\phi_1(M_i(t), t) \\
&\quad - \mu(x_i(t), \zeta_t^N)\phi(M_i(t), t)) dt \\
&= III_B(\zeta_t^N) + \sum_{i=B+1}^N III_i(\zeta_t^N).
\end{aligned}$$

Por la definición de las derivadas de dichas cantidades (3.5)-(3.6), se tiene que

$$\begin{aligned}
III_i(\zeta_t^N) &= \int_{t_1}^{t_2} \left( \lambda_i(t) \phi_2(M_i(t), t) + \lambda_i(t) \frac{\partial M_i(t)}{\partial t} \phi_1(M_i(t), t) + \frac{\partial \lambda_i(t)}{\partial t} \phi(M_i(t), t) \right) dt \\
&= \int_{t_1}^{t_2} \frac{\partial}{\partial t} (\lambda_i(t) \phi(M_i(t), t)) dt \\
&= \lambda_i(t_2) \phi(M_i(t_2), t_2) - \lambda_i(t_1) \phi(M_i(t_1), t_1).
\end{aligned}$$

Entonces

$$I(\zeta_{t_2}^N) - \sum_{i=B+1}^N III_i(\zeta_t^N) = \lambda_B(t_2) \phi(M_B(t_2), t_2) + \sum_{i=B+1}^N \lambda_i(t_1) \phi(M_i(t_1), t_1).$$

De la misma manera, empleando (3.7)-(3.8), se razona que

$$\begin{aligned}
III_B(\zeta_{t_2}^N) &= \int_{t_1}^{t_2} \left( \frac{\partial}{\partial t} (\lambda_B(t) \phi(M_B(t), t)) - \phi(M_B(t), t) \sum_{i=B}^N \alpha(M_i(t), \zeta_t^N) \lambda_i(t) \right) dt \\
&= \lambda_B(t_2) \phi(M_B(t_2), t_2) - \lambda_B(t_1) \phi(M_B(t_1), t_1) \\
&\quad - \int_{t_1}^{t_2} \phi(M_B(t), t) \sum_{i=B}^N \alpha(M_i(t), \zeta_t^N) \lambda_i(t) dt.
\end{aligned}$$

Como

$$IV(\zeta_t^N) = \int_{t_1}^{t_2} \phi(x_0, t) \sum_{i=B}^N \alpha(M_i(t), \zeta_t^N) \lambda_i(t) dt,$$

se obtiene que

$$\begin{aligned} -III_B(\zeta_t^N) - IV(\zeta_t^N) &= -\lambda_B(t_2)\phi(M_B(t_2), t_2) + \lambda_B(t_1)\phi(M_B(t_1), t_1) \\ &\quad + \int_{t_1}^{t_2} (\phi(M_B(t), t) - \phi(x_0, t)) \sum_{i=B}^N \alpha(M_i(t), \zeta_t^N) \lambda_i(t) dt. \end{aligned}$$

Agregando todos los cálculos anteriores

$$\begin{aligned} I(\zeta_{t_2}^N) - \sum_{i=B+1}^N III_i(\zeta_t^N) - III_B(\zeta_t^N) - IV(\zeta_t^N) \\ &= \lambda_B(t_2)\phi(M_B(t_2), t_2) + \sum_{i=B+1}^N \lambda_i(t_1)\phi(M_i(t_1), t_1) - \lambda_B(t_2)\phi(M_B(t_2), t_2) \\ &\quad + \lambda_B(t_1)\phi(M_B(t_1), t_1) + \int_{t_1}^{t_2} (\phi(M_B(t), t) - \phi(x_0, t)) \sum_{i=B}^N \alpha(M_i(t), \zeta_t^N) \lambda_i(t) dt \\ &= \sum_{i=B}^N \lambda_i(t_1)\phi(M_i(t_1), t_1) + \int_{t_1}^{t_2} (\phi(M_B(t), t) - \phi(x_0, t)) \sum_{i=B}^N \alpha(M_i(t), \zeta_t^N) \lambda_i(t) dt. \end{aligned}$$

Finalmente,

$$\begin{aligned} R_\phi(\zeta_t^N, \nu, t_1, t_2) &= \sum_{i=B}^N \lambda_i(t_1)\phi(M_i(t_1), t_1) - \int_{x_0}^{\infty} \phi(x, t_1) d\nu(x) \\ &\quad + \int_{t_1}^{t_2} (\phi(M_B(t), t) - \phi(x_0, t)) \sum_{i=B}^N \alpha(M_i(t), \zeta_t^N) \lambda_i(t) dt. \quad \square \end{aligned}$$

**Nota 6** De este modo, el residuo puede ser interpretado como la suma del error de discretización derivado del dato inicial y el error derivado de la cohorte frontera. En el interior del intervalo de tamaños, el método de Escalator Boxcar Train proporciona una solución exacta, es decir, no existen errores en el movimiento de las cohortes interiores.

**Lema 8 (Paso 4)** Sea  $\zeta_t^N$  definido por el método de Escalator Boxcar Train con internalizaciones en valores de tiempo  $t_i = \frac{iT}{n}$ , se tiene que

$$R_\phi(\zeta_t^N, \nu_0, 0, T) \rightarrow 0,$$

cuando  $N$  y  $n$  tienden a infinito. Aquí  $\nu_0$  es el dato inicial en tiempo  $t = t_0 = 0$ .

**Demostración:** En primer lugar se escribe

$$R_\phi(\zeta_t^N, \nu_0, 0, T) = R_\phi(\zeta_t^N, \nu_0, 0, t_1) + \sum_{i=1}^{n-1} R_\phi(\zeta_t^N, \zeta_{t_i}^N, t_i, t_{i+1}).$$

Por el Lema 7 se obtiene que

$$\begin{aligned} R_\phi(\zeta_t^N, \nu_0, 0, t_1) &= \sum_{i=B}^N \lambda_i(0) \phi(M_i(0), 0) - \int_{x_0}^{\infty} \phi(x, 0) d\nu_0(x) \\ &\quad + \int_0^{t_1} (\phi(M_B(t), t) - \phi(x_0, t)) \sum_{i=B}^N \alpha(M_i(t), \zeta_t^N) \lambda_i(t) dt, \end{aligned}$$

y

$$R_\phi(\zeta_t^N, \zeta_{t_i}^N, t_i, t_{i+1}) = \int_{t_i}^{t_{i+1}} (\phi(M_B(t), t) - \phi(x_0, t)) \sum_{j=B}^N \alpha(M_j(t), \zeta_t^N) \lambda_j(t) dt.$$

Una estimación directa hace que

$$\begin{aligned} |R_\phi(\zeta_t^N, \nu_0, 0, T)| &\leq \left| \sum_{i=B}^N \lambda_i(0) \phi(M_i(0), 0) - \int_{x_0}^{\infty} \phi(x, 0) d\nu_0(x) \right| \\ &\quad + \sum_{i=0}^{n-1} \int_{t_i}^{t_{i+1}} |\phi(M_B(t), t) - \phi(x_0, t)| \sum_{j=B}^N \alpha(M_j(t), \zeta_t^N) \lambda_j(t) dt. \end{aligned}$$

El primer término, por hipótesis, tiende a cero cuando el número inicial de cohortes,  $N$ , tiende a infinito. Además como tenemos  $x_0 = M_B(t_i)$  y usando que la tasa de crecimiento está acotada, entonces se llega a que

$$|\phi(M_B(t), t) - \phi(x_0, t)| \leq C_{\phi g} |t - t_i|.$$

Por lo tanto

$$\sum_{i=0}^{n-1} \int_{t_i}^{t_{i+1}} |\phi(M_B(t), t) - \phi(x_0, t)| \sum_{j=B}^N \alpha(x_j(t), \zeta_t^N) \lambda_j(t) dt \leq \sum_{i=0}^{n-1} C_{\phi g} |t_{i+1} - t_i|^2 C_{\alpha \nu_0}$$

dónde  $C_{\alpha \nu_0} = \alpha_{\sup} \nu_0([x_0, \infty)) \exp(\alpha_{\sup} T)$ . Por lo tanto la última suma esta acotada por  $\frac{C(T)}{n}$  que tiende a cero cuando el número de internalizaciones tiende a infinito.  $\square$

**Nota 7** *A través de la prueba hemos visto que el residuo tiende a cero siempre que el tiempo máximo entre dos cohortes de la frontera que se convierten en interior tiende a cero. Entonces se puede relajar la hipótesis de que los valores a los que la cohorte frontera se internaliza están distribuidos uniformemente en el tiempo.*

Recordando que las cohortes iniciales se eligen para que converjan débilmente al dato inicial, se puede probar la convergencia del Escalator Boxcar Train.

**Teorema 14 (Paso 5)** *Supongamos que se cumplen las condiciones referidas a las tasas de nacimiento, mortalidad y crecimiento presentadas en (3.10), (3.11) y (3.12). Si el modelo de*

poblaciones estructurado dado por (3.1)-(3.3) tiene una solución única  $\zeta_t$ , entonces las soluciones  $\zeta_t^N$  obtenidas por el método de Escalator Boxcar Train convergen débilmente a  $\zeta_t$  cuando el número de cohortes iniciales tienden a infinito y el tiempo máximo entre dos cohortes frontera que se internalizan tiende a cero.

**Demostración:** Suponiendo que la sucesión  $\zeta_t^N$  no converge a  $\zeta_t$ . Entonces, en la topología débil, existe una colección de abiertos  $U$  de  $\zeta_t$  y una subsucesión  $\zeta_t^{N_k}$  de  $\zeta_t^N$  tal que  $\zeta_t^{N_k} \notin U$  para todo  $N_k$ .

Por los Lemas 3-8, se concluye que  $\{\zeta_t^{N_k}\}$  contiene una subsucesión convergente con un punto límite diferente a  $\zeta_t$ , lo que entra en contradicción con la unicidad de la solución.  $\square$

La prueba de convergencia supone soluciones exactas en los sistemas de ecuaciones diferenciales ordinarias (EDOs) del método del Escalator Boxcar Train. En la implementación práctica estos necesitan ser resueltos numéricamente, lo que introduce pequeños pero finitos errores de aproximación. Ahora, se extiende la prueba de convergencia para tener en cuenta los errores introducidos por la resolución de las EDOs subyacentes.

El siguiente lema es consecuencia directa del Lema 6.

**Lema 9** Sea  $\zeta_t^{N,h} = \sum_{i=B}^N \lambda_i^h(t) \delta_{M_i^h(t)}$ . Si para cada  $t$  se tiene que  $\lambda_i^h(t) \rightarrow \lambda_i(t)$  y  $M_i^h(t) \rightarrow M_i(t)$  cuando  $h \searrow 0$ , entonces  $R_\phi(\zeta_t^{N,h}, \nu_0, 0, T) \rightarrow R_\phi(\zeta_t^N, \nu_0, 0, T)$  cuando  $h \searrow 0$ .

Combinando el lema anterior con el Teorema 14 se obtiene la prueba final.

**Teorema 15** Supongamos que se cumplen las condiciones referidas a las tasas de nacimiento, mortalidad y crecimiento presentadas en (3.10), (3.11) y (3.12). Si el modelo de poblaciones estructurado (3.1)-(3.3) tiene solución única  $\zeta_t$ , entonces las soluciones  $\zeta_t^{N,h}$ , obtenidas por la integración numérica del método de Escalator Boxcar Train, convergen débilmente a  $\zeta_t$  si el número de cohortes iniciales tiende a infinito y el tiempo máximo entre dos cohortes frontera que se internalizan tiende a cero, cuando  $h$  tiende a 0 suficientemente rápido.

Para concluir con la demostración, hay que hacer notar que la expresión de la dinámica de las cohortes de la frontera no se describen igual que en la introducción del método, esto es debido a que se ha trabajado con la hipótesis de que sólo se añade el término que recoge los nuevos nacimientos. A continuación se va a considerar el método tal y como se presenta originalmente.

En la expresión original, el centro de masas se deriva a partir de una expansión en serie alrededor del tamaño con el que los individuos nacen. Así en lugar de tomar el centro de masas directamente, se considera una cantidad  $\Pi$  que representa la cantidad acumulada por los individuos que en la cohorte frontera exceden su tamaño de nacimiento. Esta cantidad se traslada al centro de masas a partir de la transformación (2.12), que se recuerda aquí por comodidad

$$M_B = \frac{\Pi_B}{\lambda_B} + x_0, \quad (3.14)$$

y que si  $\Pi_B = 0$ , se corresponde con  $M_B = x_0$ . Las ecuaciones específicas para definir la cohorte frontera vendrían descritas por

$$\lambda'_B = \sum_{i=B}^N \alpha(M_i, \zeta^N) \lambda_i - \mu(x_0, \zeta^N) \lambda_B - \frac{\partial \mu}{\partial x}(x_0, \zeta^N) \Pi_B, \quad (3.15)$$

$$\Pi'_B = g(x_0, \zeta^N) \lambda_B + \frac{\partial g}{\partial x}(x_0, \zeta^N) \Pi_B - \mu(x_0, \zeta^N) \Pi_B, \quad (3.16)$$

con condiciones iniciales  $\lambda_B = \Pi_B = 0$ . El hecho de que en estas fórmulas aparezcan derivadas parciales junto con la transformación no lineal de  $\Pi_B$  y  $\lambda_B$  en  $M_B$  añade un reto para demostrar la convergencia, sin embargo la prueba se puede ajustar a estas expresiones, observando que las únicas partes en las que la ecuación que define la cohorte frontera se emplean en el Lema 7 e implícitamente en el Teorema 15. Se puede, entonces, modificar las demostraciones de estas dos partes para completar la prueba. De este modo, añadimos un lema para describir el comportamiento del cociente  $\frac{\Pi_B}{\lambda_B}$ .

**Lema 10** Siendo  $\lambda_B$  y  $\Pi_B$  definidos por (3.15)-(3.16), se obtiene que  $0 \leq M_B - x_0 \leq C t$ ,  $t \in [t_0, t_0 + h]$  y constantes positivas  $C$  y  $h$  que sólo dependen de  $g$ ,  $\frac{\partial g}{\partial x}$ , y  $\frac{\partial \mu}{\partial x}$ .

**Demostración:** A partir de las definiciones de  $\lambda_B$  y  $\Pi_B$  se obtiene que

$$\begin{aligned} M'_B(t) &= \frac{1}{\lambda_B} \Pi'_B - \frac{\Pi_B}{\lambda_B^2} \lambda'_B = g + \frac{\partial g}{\partial x} \frac{\Pi_B}{\lambda_B} + \frac{\partial \mu}{\partial x} \frac{\Pi_B^2}{\lambda_B^2} - \frac{\Pi_B}{\lambda_B^2} \sum_{i=B}^N \alpha_i \lambda_i \\ &\leq g + \frac{\partial g}{\partial x} \frac{\Pi_B}{\lambda_B} + \frac{\partial \mu}{\partial x} \frac{\Pi_B^2}{\lambda_B^2}. \end{aligned}$$

Como  $M_B = \frac{\Pi_B}{\lambda_B} + x_0$ , entonces  $M'_B \leq a + b(M_B - x_0) + c(M_B - x_0)^2$  para constantes positivas  $a, b, c$ . Entonces  $M'_B \leq 2a$  cuando  $M_B \leq M_B^*$  para algún valor positivo  $M_B^*$ .

Como  $M_B(0) = x_0$ , se tiene que  $M_B(t) = x_0 + 2at$ , para  $t \in \left[0, \frac{X_B^*}{2a}\right]$ .  $\square$

A continuación obtenemos el siguiente lema.

**Lema 11** *Asumiendo que una nueva cohorte de la frontera se crea en el momento  $t = t_1$ . Para  $t_2 > t_1$  suficientemente cerca de  $t_1$ , para todo  $t \in [t_1, t_2]$  se verifica que*

$$|\lambda_B(t) (M'_B(t) - g(M_B(t), \zeta^N))| \leq C_1(t_2 - t_1), \quad (3.17)$$

y

$$\left| \Pi_B(t) \frac{\partial}{\partial x} \mu(M_B(t), \zeta^N) \right| \leq C_2(t_2 - t_1). \quad (3.18)$$

**Demostración:** Como  $\lambda_B$  está acotada y  $\Pi_B = \lambda_B(M_B - x_0)$ , se obtiene del lema anterior que  $|\Pi_B| \leq C(t_2 - t_1)$ , con  $C$  constante positiva. Entonces, como  $\frac{\partial}{\partial x} \mu(M_B(t), \zeta^N)$ , por hipótesis, está acotada, la desigualdad (3.18) se obtiene inmediatamente.

Para demostrar (3.18), se observa que

$$\lambda_B(t) (M'_B(t) - g(M_B(t), \zeta^N)) = \frac{\partial g}{\partial x} \Pi_B + \frac{\partial \mu}{\partial x} \Pi_B \frac{\Pi_B}{\lambda_B} - \frac{\Pi_B}{\lambda_B} \sum_{i=B}^N \alpha_i \lambda_i.$$

Entonces, como  $\Pi_B$  y  $\frac{\Pi_B}{\lambda_B}$  crecen como mucho linealmente, se obtiene (3.18).  $\square$

Con estos dos lemas, se puede acotar el residuo entre dos internalizaciones.

**Lema 12** *Sea  $0 \leq t_1 < t_2 \leq T$  y  $\nu \in \mathcal{M}_+(\Omega)$ . Suponiendo que en el intervalo  $(t_1, t_2)$  no se ha realizado ninguna internalización, entonces para toda función test  $\phi \in C_0^\infty(\mathbb{R} \times \mathbb{R})$  y una familia de medidas  $\sigma_t$  se tiene que*

$$\begin{aligned} \mathbb{R}_\phi(\zeta_t^N, \nu, t_1, t_2) &= \sum_{i=B}^N \lambda_i(t_1) \phi(M_i(t_1), t_1) - \int_{x_0}^{\infty} \phi(x, t_1) d\nu(x) \\ &+ \int_{t_1}^{t_2} (\phi(M_B(t), t) - \phi(x_0, t)) \sum_{i=B}^N \alpha(M_i(t), \zeta_t^N) \lambda_i(t) dt \\ &+ \int_{t_1}^{t_2} \left( \lambda_B(t) (M'_B(t) - g(M_B(t), \zeta^N)) \frac{\partial \phi}{\partial x}(M_B(t), t) \right. \\ &\quad \left. + \Pi_B(t) \frac{\partial \mu}{\partial x}(M_B(t), \zeta^N) \phi(M_B(t), t) \right) dt, \end{aligned}$$

donde la suma se realiza en todas las cohortes, incluyendo la cohorte frontera.

**Demostración:** A partir de la demostración del Lema 7, se observa que la cohorte de la frontera sólo aparece en el término  $\text{III}_B$ ,

$$\begin{aligned} \text{III}_B(\zeta_t^N) &= \int_{t_1}^{t_2} \lambda_B(t) (\phi_2(M_B(t), t) + g(M_B(t), \zeta_t^N) \phi_1(M_B(t), t) \\ &\quad - \mu(M_B(t), \zeta_t^N) \phi(M_B(t), t)) dt. \end{aligned}$$

Que es equivalente a

$$\int_{t_1}^{t_2} \left( \frac{\partial}{\partial t} (\lambda_B(t) \phi(M_B(t), t)) - \phi(M_B(t), t) \sum_{i=B}^N \alpha(M_i(t), \zeta_t^N) \lambda_i(t) \right) dt.$$

Empleando la definición original de la dinámica de la cohorte de la frontera (3.15) y (3.16) se obtiene

$$\begin{aligned} & \int_{t_1}^{t_2} \left( \frac{\partial}{\partial t} (\lambda_B(t) \phi(M_B(t), t)) - \phi(M_B(t), t) \sum_{i=B}^N \alpha(M_i(t), \zeta_t^N) \lambda_i(t) \right) dt - III_B(\zeta_t^N) \\ &= \int_{t_1}^{t_2} (\lambda_B(t) (M_B'(t) - g(M_B(t), \zeta^N)) \phi_1(M_B(t), t) \\ & \quad + \mu_1(M_B(t), \zeta_t^N) \Pi_B(t) \phi(M_B(t), t)) dt. \quad \square \end{aligned}$$

Debido al Lema 11, este término corregido está acotado por  $C(t_2 - t_1)^2$ . Semejante al Lema 8, se puede obtener el siguiente lema.

**Lema 13** Sea  $\zeta_t^N$  definido por el método de Escalator Boxcar Train con internalizaciones en valores de tiempo  $t_i = \frac{iT}{n}$ , se tiene que

$$R_\phi(\zeta_t^N, \nu_0, 0, T) \rightarrow 0,$$

cuando  $N$  y  $n$  tienden a infinito. Aquí  $\nu_0$  es el dato inicial en tiempo  $t = t_0 = 0$ .

Desde una perspectiva numérica, la definición de las cohortes de la frontera podrían provocar más retos. Sin embargo, si se puede determinar numéricamente las soluciones  $\zeta_t^{N,h}$ , para las ecuaciones del método EBT tales que el centro de masas,  $M_B^h$ , determinado por la transformación no lineal converge a su valor real  $M_B$  cuando  $h \searrow 0$ , el residuo también converge a cero de acuerdo con el Lema 9. Por tanto, la convergencia también se obtiene.

# 4

## EXPERIMENTACIÓN NUMÉRICA

En este capítulo se muestran los resultados obtenidos a partir de ciertos ejemplos numéricos en los que podemos aplicar dicho método. Estos tres problemas tienen características completamente diferentes. Concretamente, en primer lugar, se ha realizado la experimentación numérica con un problema académico estructurado por la edad. En segundo lugar, con un problema estructurado por la longitud, propuesto originalmente en [13] para justificar la introducción del Escalator Boxcar Train. Finalmente, un problema más complejo que describe una población vegetal de donde se ha descrito completamente un problema y se han obtenido numéricamente los resultados esperados [39].

### 4.1 MODELO ESTRUCTURADO POR LA EDAD: EJEMPLO TEÓRICO

Como primer ejemplo, se ha estudiado un ejemplo académico para el modelo de Gurtin-MacCamy, (1.13)-(1.14), propuesto en [6],

$$\begin{aligned} u_t(a, t) + u_a(a, t) &= -P(t)u(a, t), \quad a > 0, \quad t > 0, \\ u(0, t) &= \int_0^\infty \frac{4P(t) \alpha e^{-\alpha} (2 + e^{-t})^2}{(1 + P(t))^2 (1 + e^{-t})} u(a, t) da, \quad t > 0, \end{aligned}$$

con condición inicial  $u_0(a) = \frac{1}{2} e^{-a}$ , cuya solución exacta es  $u(a, t) = \frac{1}{1 + e^{-t}} e^{-a}$ , y donde  $P(t) = \frac{1}{1 + e^{-t}}$ .

Para este problema, se consideran  $N$  cohortes de intervalos interiores uniformemente distribuidas en un intervalo finito. La cohorte del dominio frontera, denotada por  $B$ , inicialmente es  $B = 0$  y tras la internalización el contador disminuye una unidad (las cohortes de los dominios interiores siempre se denotan entre  $B + 1$  y  $N$ ). Las

ecuaciones del método escalator Boxcar Train, vienen dadas por (2.19)-(2.20) para las cohortes de dominios internos

$$\lambda'_i(t) = -\mu(M_i(t), P(t))\lambda_i(t), \quad (4.1)$$

$$M'_i(t) = 1. \quad (4.2)$$

y para la cohorte del dominio frontera por las ecuaciones (2.24)-(2.25)

$$\lambda'_B(t) = \sum_{i=B}^N \alpha(M_i(t), P(t))\lambda_i(t) - \mu(0, P(t))\lambda_B(t) - \frac{\partial \mu}{\partial x}(0, P(t))\Pi(t), \quad (4.3)$$

$$\Pi'(t) = \lambda_B(t) - \mu(0, P(t))\Pi(t). \quad (4.4)$$

La internalización de la cohorte del dominio frontera como cohorte del dominio interior viene descrito por las ecuaciones (2.11)-(2.12)

$$\lambda_\Omega = \lambda_w, \quad (4.5)$$

$$M_\Omega = \frac{\Pi_w}{\lambda_w}. \quad (4.6)$$

El problema se ha integrado hasta  $T = 20$ . Las cohortes internas se han considerado uniformemente distribuidas en el intervalo de edades  $[0, 5]$ . La solución de las diferentes ecuaciones diferenciales se ha realizado con el método de Euler y los valores iniciales de las poblaciones en cada cohorte interna con el método del punto medio para representar de forma más fidedigna el tamaño medio en cada intervalo. El tamaño de paso en cada integración temporal se ha escogido como  $k = 5/N$  y, dado que es un problema en edad, cada avance en la integración temporal supone un avance en la edad del individuo, se ha supuesto una internalización inmediata, es decir, en cada paso en tiempo la cohorte frontera pasa a ser cohorte interna, incrementándose esta cantidad sin ninguna acotación.

Como se conoce el valor exacto de la solución del problema se ha comparado con la población total en el instante final para distintos valores de  $k$ . Los resultados se muestran en la tabla 1.

En los resultados de la tabla se observa como los errores convergen a cero cuando se disminuye el tamaño de la discretización temporal, que también coincide con la internalización y la anchura de los intervalos interiores. También se observa que el error se divide por 4 al dividir por 2 el tamaño de paso. Este hecho sugiere que se ha desarrollado un posible método de segundo orden para la descripción de la población total.

**Tabla 1:** escalator Boxcar Train. Diferentes valores de error para distintos valores del parámetro  $k$ .

$k$	$N_{\max}$	$\left  P(T) - \sum_{n=1}^N \lambda_n(T) \right $	$e_k$	tiempo de cpu
$2.5e-1$	100	$9.625746e-3$	$1.824366e-2$	$8.75320e-3$
$1.25e-1$	200	$2.346063e-3$	$6.155855e-3$	$5.40420e-3$
$6.25e-2$	400	$5.783171e-4$	$1.743120e-3$	$1.81412e-2$
$3.125e-2$	800	$1.435102e-4$	$4.618154e-4$	$4.80702e-2$
$1.5625e-2$	1600	$3.574070e-5$	$1.187476e-4$	$1.54482e-1$
$7.8125e-3$	3200	$8.917768e-6$	$3.070567e-5$	$4.70463e-1$
$3.90625e-3$	6400	$2.227269e-6$	$9.205282e-6$	1.55659
$1.953125e-3$	12800	$5.566305e-7$	$3.221455e-6$	5.28835
$9.765625e-4$	25600	$1.392553e-7$	$1.330178e-6$	17.0622
$4.882813e-4$	51200	$3.496478e-8$	$6.656510e-7$	65.7712

Como complemento se ha comparado el método Escalator Boxcar Train con el resultado que produce un método clásico en diferencias finitas para la ecuación en edad como es el método upwind, que fue utilizado para obtener la aproximación numérica a la solución de un modelo estructurado por la edad por primera vez en [25]. El método upwind empleado considera que la población inicial tiene una edad máxima finita  $[0, A]$  y, en consecuencia, si se realiza una integración en un tiempo finito, la edad máxima no superará el valor  $A + T$ . Así, si  $\Delta t$  y  $\Delta a$  son los tamaños de la discretización en la variable temporal y estructurante, respectivamente, y  $N = \lfloor T/\Delta t \rfloor$  y  $J = \lfloor (T + A)/\Delta a \rfloor$ , el número de pasos en tiempo y el número de subintervalos en la variable edad, la malla de la red queda definida por

$$\{(a_j, t^n), \quad a_j = j \Delta a, \quad t^n = n \Delta t, \quad 0 \leq j \leq J, \quad 0 \leq n \leq N\}.$$

De este modo, si se supone que la aproximación numérica a la solución para edad  $a_j$  en el nivel de tiempo  $t^n$  es  $U_j^n \approx u(a_j, t^n)$ , la discretización del modelo (1.13)-(1.14), con el método upwind viene dada por las siguientes ecuaciones

$$\frac{U_j^{n+1} - U_j^n}{\Delta t} + \frac{U_j^n - U_{j-1}^n}{\Delta a} = -\mu(a_j, P^n) U_j^n, \quad 1 \leq j \leq J, \quad 0 \leq n \leq N-1, \quad (4.7)$$

$$U_0^{n+1} = \Delta a \alpha(a_1, P^{n+1}) U_1^{n+1} + \frac{\Delta a}{2} \sum_{j=1}^{J-1} \left( \alpha(a_j, P^{n+1}) U_j^{n+1} + \alpha(a_{j+1}, P^{n+1}) U_{j+1}^{n+1} \right),$$

$$0 \leq n \leq N-1, \quad (4.8)$$

$$U_j^0 = u_0(a_j), \quad 0 \leq j \leq J, \quad (4.9)$$

donde la aproximación a la población total (1.6) se realiza mediante la regla de los trapecios compuesta, salvo en el primer intervalo donde se emplea la regla del rectángulo por la derecha para hacer explícito el método, al igual que en (4.8), mediante la siguiente expresión

$$P^n = \frac{\Delta a}{2} (3 U_1^n + U_J^n) + \Delta a \sum_{j=2}^{J-1} U_j^n, \quad 0 \leq n \leq N.$$

Estas ecuaciones se pueden describir explícitamente mediante el siguiente algoritmo, definiendo  $r = \frac{\Delta t}{\Delta a}$ ,  $U_j^0 = u_0(a_j)$ ,  $0 \leq j \leq J$  y  $P^0$ , para  $0 \leq n \leq N-1$ ,

$$U_j^{n+1} = U_j^n - r (U_j^n - U_{j-1}^n) - \Delta t \mu(a_j, P^n) U_j^n, \quad 1 \leq j \leq J, \quad (4.10)$$

$$P^{n+1} = \frac{\Delta a}{2} (3 U_1^{n+1} + U_J^{n+1}) + \Delta a \sum_{j=2}^{J-1} U_j^{n+1}, \quad (4.11)$$

$$U_0^{n+1} = \frac{\Delta a}{2} (3 \alpha(a_1, P^{n+1}) U_1^{n+1} + \alpha(a_J, P^{n+1}) U_J^{n+1}) + \Delta a \sum_{j=2}^{J-1} \alpha(a_j, P^{n+1}) U_j^{n+1}. \quad (4.12)$$

De nuevo, se conoce el valor exacto de la solución del problema y se ha calculado tanto  $e_N^P = \max_{0 \leq n \leq N} |P(t^n) - P^n|$  como  $e_{N,J}^u = \max_{0 \leq n \leq N, 0 \leq j \leq J} |u(a_j, t^n) - U_j^n|$ , para distintos valores de  $\Delta t$  y  $\Delta a$ , comparando con la población total y la solución de la ecuación en derivadas parciales, cuyo resultado se muestran en cada una de las entradas de las Tablas 2-3.

Se observa que el método upwind converge con orden uno en ambos casos. También la condición CFL (Courant-Friedrichs-Levy) que impone una restricción  $\frac{\Delta t}{\Delta x} < 1$  para este resultado, de ahí la forma triangular de las tablas en las que los resultados vacíos muestran valores de los parámetros donde no se obtiene convergencia.

**Tabla 2:** Método Upwind.  $T = 20$ . Error calculado como  $e_N^P = \max_{0 \leq n \leq N} |P(t^n) - P^n|$ , para distintos valores del parámetro  $\Delta t$  y  $\Delta a$ .

$\Delta t   \Delta a$	$7.8125e-3$	$3.90625e-3$	$1.953125e-3$	$9.765625e-4$	$4.882813e-4$
$7.8125e-3$	$4.572710e-3$				
$3.90625e-3$	$4.412279e-3$	$2.259057e-3$			
$1.953125e-3$	$4.336378e-3$	$2.178960e-3$	$1.122655e-3$		
$9.765625e-4$	$4.299837e-3$	$2.141035e-3$	$1.082636e-3$	$5.596032e-4$	
$4.882813e-4$	$4.281974e-3$	$2.122770e-3$	$1.063679e-3$	$5.396008e-4$	$2.793697e-4$

**Tabla 3:** Método Upwind.  $T = 20$ . Error calculado como  $e_{N,J}^u = \max_{0 \leq n \leq N, 0 \leq j \leq J} |u(a_j, t^n) - U_j^n|$ , para distintos valores del parámetro  $\Delta t$  y  $\Delta a$ .

$\Delta t   \Delta a$	$7.8125e-3$	$3.90625e-3$	$1.953125e-3$	$9.765625e-4$	$4.882813e-4$
$7.8125e-3$	$5.365928e+2$				
$3.90625e-3$	$4.661645e-3$	$1.351643e+2$			
$1.953125e-3$	$4.575513e-3$	$2.274960e-3$	$3.392766e+1$		
$9.765625e-4$	$4.533492e-3$	$2.231797e-3$	$1.123404e-3$	$8.499591e+0$	
$4.882813e-4$	$4.512784e-3$	$2.210723e-3$	$1.101797e-3$	$5.581690e-4$	$2.127130e+0$

Con el objetivo de realizar una comparación de la eficiencia de los dos métodos y dada la distinta naturaleza de ambos, se ha obtenido el error cometido por ambos métodos en el cálculo de los momentos de las cohortes. En el caso del Escalator Boxcar Train, para cada valor de la discretización temporal, calculado como  $e_k = \max_{0 \leq n \leq 4N, 0 \leq j \leq N+n} |\lambda_j^n - P_{I_j}(t^n)|$ , cuyos valores se encuentran en la Tabla 1. En el caso del método upwind, para cada valor del parámetro de discretización temporal y espacial, calculado como  $e_{\Delta t, \Delta a} = \max_{0 \leq n \leq N, 0 \leq j \leq J} |\lambda_j^n - P_{I_j}(t^n)|$ , cuyo resultado se muestran en cada una de las entradas de la Tabla 4. Se han empleado los valores  $T = 20$ ,  $A = 5$  (para el método upwind se mantiene  $A + T$  como intervalo de edad),  $N = \frac{A}{k}$  (por tanto, el número total de intervalos en cada nivel de tiempo es  $N + n$ ),  $P_{I_j}(t^n) = \int_{j_k}^{j^{(k+1)}} u(a, t^n) da$ ,  $0 \leq j \leq N + n - 1$ ,  $0 \leq n \leq 4N$ . En cuanto al valor  $\lambda_j^n$  se corresponde con el valor de la aproximación  $\lambda_j(t^n)$  en el método Escalator Boxcar Train y, para el método Upwind,

**Tabla 4:** Método Upwind.  $T = 20$ . Error calculado como  $e_{\Delta t, \Delta a} = \max_{0 \leq n \leq N, 0 \leq j \leq J} |\lambda_j^n - P_{I_j}(t^n)|$ , para distintos valores del parámetro  $\Delta t$  y  $\Delta a$ .

$\Delta t   \Delta a$	$7.8125e-3$	$3.90625e-3$	$1.953125e-3$	$9.765625e-4$	$4.882813e-4$
$7.8125e-3$	$3.152938e-1$				
$3.90625e-3$	$3.631102e-5$	$3.959499e-2$			
$1.953125e-3$	$3.564096e-5$	$8.873618e-6$	$4.962102e-3$		
$9.765625e-4$	$3.531408e-5$	$8.705370e-6$	$2.192566e-6$	$6.210980e-4$	
$4.882813e-4$	$3.515299e-5$	$8.623228e-6$	$2.150410e-6$	$5.448914e-7$	$7.769012e-5$

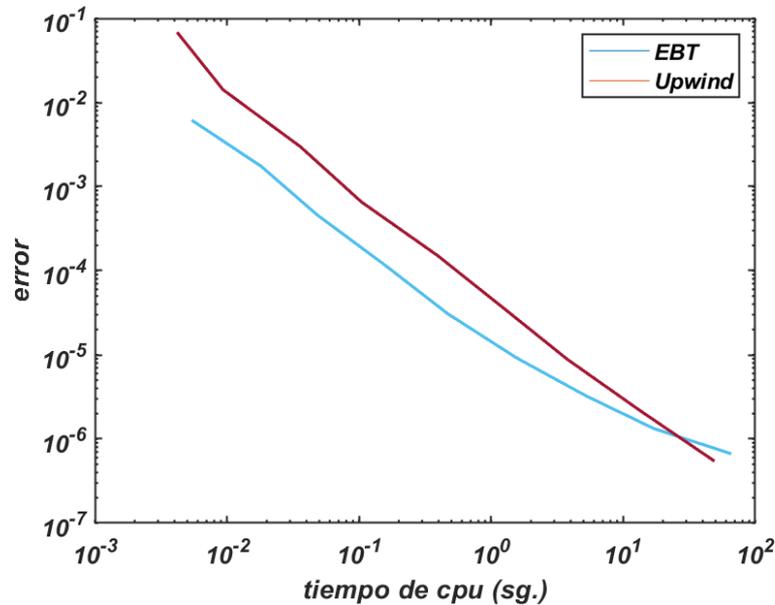
**Tabla 5:** Método Upwind.  $T = 20$ . Tiempo de cpu en segundos, para distintos valores del parámetro  $\Delta t$  y  $\Delta a$ .

$\Delta t   \Delta a$	$7.8125e-3$	$3.90625e-3$	$1.953125e-3$	$9.765625e-4$	$4.882813e-4$
$7.8125e-3$	0.5839161				
$3.90625e-3$	1.231300	1.799516			
$1.953125e-3$	2.297569	3.762361	6.514014		
$9.765625e-4$	4.855773	8.011454	13.30443	24.26053	
$4.882813e-4$	9.515715	15.01648	26.73702	49.04490	93.82507

se emplea la aproximación a  $P_{I_j}(t^n)$  con la regla de cuadratura de los trapecios compuesta. Por otra parte, también se ha obtenido el tiempo de cpu empleado por cada uno de los dos métodos, cuyos valores se presentan en las Tablas 1 y 5, respectivamente. En el gráfico de eficiencia, de la Figura 1, que compara el tiempo de cpu y el error cometido de ambos métodos (para el Upwind la relación más eficiente de las empleadas es  $r = 0.5$ ), se observa como el Escalator Boxcar Train es más eficiente en los primeros tramos y, como el método upwind lo es más para valores más exigentes de la discretización. Este hecho puede demostrar la eficiencia de los métodos en diferencias y también la necesidad de realizar una acotación del número de cohortes que se emplean en el Escalator Boxcar Train.

Los programas que desarrollan este ejemplo se encuentran en el apéndice A.

Figura 1: Grafico de eficiencia entre el método Escalator Boxcar Train y el método Upwind con  $r = 0.5$ .



## 4.2 MODELO ESTRUCTURADO POR LA LONGITUD: *DAPHNIA MAGNA*

Como segundo ejemplo de aplicación del método de integración numérica se investigará un modelo de población estructurado en tamaño la cual se alimentará de una fuente no estructurada. El modelo parte de una población de invertebrados ectotérmicos como, por ejemplo, el crustáceo planctónico *Daphnia magna*. Esta población se alimenta de una población de algas. Además de los supuestos del modelo original se hacen dos simplificaciones:

1. Los individuos comienzan a reproducirse inmediatamente después de nacer.
2. Los individuos pueden encoger en tamaño cuando están hambrientos y así no morir de hambre.

Esta situación no es realista biológicamente pero nos puede servir para reescribir el modelo como un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias. Los resultados numéricos obtenidos por el sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias nos servirán

para comparar los resultados obtenidos mediante la integración usando el Escalator Boxcar Train de segundo orden.

En el ejemplo los individuos se caracterizaran por su tamaño, mientras que la superficie y el peso de los mismos se asumen proporcionales, respectivamente, a la segunda y tercera potencia de su tamaño. Los individuos se alimentan con una tasa de alimentación proporcional a su superficie y que depende de la concentración de partículas de comida. La tasa de alimentación por unidad de superficie evoluciona con la concentración de comida siguiendo una relación hiperbólica conocida como la respuesta funcional de Holling o Curva de Monod. La propia fuente de comida se recupera de esta actividad de pastoreo mediante un proceso de crecimiento logístico.

El consumo de energía, el cual se asume proporcional a la tasa de alimentación, está asignado en proporción constante, por un lado a la reproducción y por otro lado a la respiración, es decir, el crecimiento y el mantenimiento. La energía entrante en la reproducción es el cociente de la entrada de energía en la reproducción y la energía constante requerida para lograr el nacimiento de un nuevo individuo.

La energía necesaria para el mantenimiento se toma proporcional al tamaño del individuo mientras que la energía respiratoria se gasta en el crecimiento del tejido. Se sabe que se necesita una cantidad constante de energía por unidad de tamaño incrementado. La tasa de mortalidad ( $\mu$ ) se asume independiente y constante con el tiempo.

Con todas estas suposiciones obtenemos el siguiente sistema de ecuaciones:

$$u_t(x, t) + (g(x, S)u(x, t))_x = -\mu u(x, t), \quad t > 0, \quad 0 < x < 1, \quad (4.13)$$

$$g(0, S)u(0, t) = \int_0^1 \alpha \frac{S}{1+S} x^2 u(x, t) dx, \quad t > 0, \quad (4.14)$$

$$g(x, S) = \frac{S}{1+S} - x, \quad (4.15)$$

$$\frac{\partial S}{\partial t} = rS \left(1 - \frac{S}{K}\right) - \int_0^1 \frac{S}{1+S} x^2 u(x, t) dx, \quad t > 0, \quad (4.16)$$

$$u(x, 0) = 1, \quad 0 < x < 1, \quad (4.17)$$

donde  $x$  es tamaño individual, el cual se encuentra entre 0 y 1.  $S(t)$  es la concentración de comida (recurso dinámico),  $u(x, t)$  es la densidad de la población,  $g(x, S)$  es la tasa de crecimiento individual,  $\mu$  es la tasa de mortalidad,  $\alpha$  es la tasa de reproducción,  $r$  es la tasa de crecimiento del recurso y  $K$  la capacidad del sistema con respecto a la

fuente de alimento. Los diferentes términos y funciones y los parámetros empleados en el modelo vienen descritos en las Tablas 6-7.

**Tabla 6:** Elementos del modelo Daphnia Magna

No.	Ecuación	Interpretación
E1	$g(x, S) = \frac{S}{1+S} - x$	Tasa de crecimiento individual.
E2	$\alpha(S, t) = \alpha x^2 \frac{S}{1+S}$	Tasa de nacimiento individual.
E3	$\mu(S, t) = \mu$	Tasa de mortalidad individual.
E4	$\frac{\partial S}{\partial t} = rS \left(1 - \frac{S}{K}\right) - \int_0^1 \frac{S}{1+S} x^2 u(x, t) dx$	Recurso dinámico.

**Tabla 7:** Parámetros del modelo Daphnia Magna

Parámetro	Valor	Unidad	Descripción
$\alpha$	0.75	-	Tasa de reproducción
$\mu$	0.1	día <sup>-1</sup>	Tasa de mortalidad natural
$r$	0.5	día <sup>-1</sup>	Tasa de crecimiento intrínseco por superficie
$K$	3	célula · ml <sup>-1</sup>	Capacidad del sistema (recurso)

Si llamamos  $N_i = \int_0^1 x^i u(x, t) dx$ , podemos obtener un sistema de ecuaciones diferenciales equivalente para  $S$ ,  $N_0$ ,  $N_1$  y  $N_2$ .

Integrando entre 0 y 1 la ecuación (4.13) se obtiene:

$$\int_0^1 u_t(x, t) dx + \int_0^1 (g(x, S)u(x, t))_x dx = -\mu \int_0^1 u(x, t) dx,$$

$$\frac{\partial}{\partial t} \int_0^1 u(x, t) dx - \alpha \frac{S}{1+S} \int_0^1 x^2 u(x, t) dx = -\mu N_0,$$

$$N_0' = \alpha \frac{S}{1+S} N_2 - \mu N_0.$$

Multiplicando ambas partes de la ecuación (4.13) por  $x$  e integrando entre 0 y 1 resulta:

$$\int_0^1 x u_t(x, t) dx + \int_0^1 x (g(x, S)u(x, t))_x dx = -\mu \int_0^1 x u(x, t) dx,$$

$$\frac{\partial}{\partial t} \int_0^1 x u(x, t) dx + \int_0^1 (xg(x, S)u(x, t))_x dx - \int_0^1 g(x, S)u(x, t) dx = -\mu \int_0^1 x u(x, t) dx,$$

$$N_1' + g(1, S)u(1, t) - \int_0^1 \left( \frac{S}{1+S} - x \right) u(x, t) dx = -\mu N_1,$$

$$N_1' + g(1, S)u(1, t) - \frac{S}{1+S} N_0 + N_1 = -\mu N_1,$$

$$N_1' = \frac{S}{1+S} N_0 - (1 + \mu) N_1,$$

donde se supone que no hay población de tamaño máximo.

Multiplicando ambas partes de la ecuación (4.13) por  $x^2$  e integrando entre 0 y 1 se llega a:

$$\int_0^1 x^2 u_t(x, t) dx + \int_0^1 x^2 (g(x, S)u(x, t))_x dx = -\mu \int_0^1 x^2 u(x, t) dx,$$

$$\frac{\partial}{\partial t} \int_0^1 x^2 u(x, t) dx + \int_0^1 (x^2 g(x, S)u(x, t))_x dx - 2 \int_0^1 x g(x, S)u(x, t) dx = -\mu \int_0^1 x^2 u(x, t) dx,$$

$$N_2' + g(1, S)u(1, t) - 2 \int_0^1 x \left( \frac{S}{1+S} - x \right) u(x, t) dx = -\mu N_2,$$

$$N_2' = 2 \frac{S}{1+S} N_1 - (2 + \mu) N_2,$$

de nuevo, se supone que no existe población con el tamaño máximo. Finalmente, con la aportación de la dinámica del recurso se obtiene el siguiente sistema cerrado de ecuaciones diferenciales:

$$S' = rS \left( 1 - \frac{S}{K} \right) - \frac{S}{1+S} N_2, \quad (4.18)$$

$$N_0' = \alpha \frac{S}{1+S} N_2 - \mu N_0, \quad (4.19)$$

$$N_1' = \frac{S}{1+S} N_0 - (1 + \mu) N_1, \quad (4.20)$$

$$N_2' = 2 \frac{2S}{1+S} N_1 - (2 + \mu) N_2. \quad (4.21)$$

En el artículo de de Roos [13], se indica además que el análisis de la ecuación característica del problema muestra que el sistema presenta un cambio de estabilidad cuando  $K$  se incrementa, y como resultado una bifurcación de Hopf.

La obtención de la aproximación numérica del problema (4.13)-(4.17) se ha realizado con el método numérico de segundo orden dado por las fórmulas (2.19)-(2.20), (2.24)-(2.25) que junto con (4.16) forman un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias resuelto con el método de Euler modificado. Como no conocemos una solución exacta del problema se ha considerado como tal la aproximación del sistema (4.18)-(4.21)

mediante la función de matlab ode45 con tolerancias adecuadas, y tomado las dos primeras componentes para su comparación. Los parámetros que se han utilizado son:  $k$  tamaño de paso de la integración temporal,  $\Delta t$  el tiempo que transcurre hasta que un dominio frontera se convierte en dominio interior y  $N$  el número inicial de dominios interiores del intervalo.

Se ha realizado una batería de experimentos numéricos considerando como tiempo final el valor  $T = 250$ . Se han tomado distintos valores para los parámetros  $\Delta t$ ,  $k$  y  $N$ . Los resultados obtenidos se muestran en las Tablas 8-13, donde para cada tabla, cada fila y cada columna muestra el valor del error en la norma del máximo, tanto para la población total como para el recurso.

**Tabla 8:** Error en norma infinito para  $P(t)$ ,  $0 \leq t \leq T = 250$ ,  $\Delta t = 0.5$ .

$N k$	0.5	0.25	0.125	0.0625	0.03125	0.015625
2	2.3187259	1.3763658	$3.1487927e-1$	$3.2050832e-1$	$4.4535026e-1$	$4.7583373e-1$
4	2.3211158	1.3763255	$3.1506289e-1$	$3.2026793e-1$	$4.4511587e-1$	$4.7560127e-1$
8	2.3217633	1.3763078	$3.1503133e-1$	$3.2028429e-1$	$4.4513070e-1$	$4.7561580e-1$
16	2.3219279	1.3763029	$3.1501846e-1$	$3.2029330e-1$	$4.4513912e-1$	$4.7562410e-1$
32	2.3219693	1.3763016	$3.1501493e-1$	$3.2029586e-1$	$4.4514153e-1$	$4.7562647e-1$
64	2.3219796	1.3763013	$3.1501403e-1$	$3.2029652e-1$	$4.4514215e-1$	$4.7562708e-1$

**Tabla 9:** Error en norma infinito para  $P(t)$ ,  $0 \leq t \leq T = 250$ ,  $\Delta t = 0.125$ .

$N k$	0.5	0.25	0.125	0.0625	0.03125	0.015625
2	2.3187259	1.3273514	$6.6774607e-1$	$1.5674846e-1$	$2.3399211e-2$	$1.3781113e-2$
4	2.3211158	1.3272366	$6.6794798e-1$	$1.5703299e-1$	$2.3685435e-2$	$1.3457393e-2$
8	2.3217633	1.3272165	$6.6793747e-1$	$1.5702674e-1$	$2.3679223e-2$	$1.3450361e-2$
16	2.3219279	1.3272120	$6.6793092e-1$	$1.5702020e-1$	$2.3672671e-2$	$1.3453351e-2$
32	2.3219693	1.3272110	$6.6792903e-1$	$1.5701825e-1$	$2.3670719e-2$	$1.3454397e-2$
64	2.3219796	1.3272107	$6.6792855e-1$	$1.5701774e-1$	$2.3670211e-2$	$1.3454677e-2$

Parece que el parámetro  $N$  es irrelevante, esto es debido a que se añade un nuevo intervalo interior cada  $\Delta t$  y no se elimina ninguno, luego el número inicial de intervalos, de momento, no tiene ningún interés. Esto se refleja en todas las tablas .

**Tabla 10:** Error en norma infinito para  $P(t)$ ,  $0 \leq t \leq T = 250$ ,  $\Delta t = 0.015625$ .

$N k$	0.5	0.25	0.125	0.0625	0.03125	0.015625
2	2.3187259	1.3273514	$6.6774607e-1$	$1.7224726e-1$	$4.2434608e-2$	$1.0326807e-2$
4	2.3211158	1.3272366	$6.6794798e-1$	$1.7253122e-1$	$4.2727683e-2$	$1.0628810e-2$
8	2.3217633	1.3272165	$6.6793747e-1$	$1.7252553e-1$	$4.2723269e-2$	$1.0635676e-2$
16	2.3219279	1.3272120	$6.6793092e-1$	$1.7251917e-1$	$4.2717172e-2$	$1.0632595e-2$
32	2.3219693	1.3272110	$6.6792903e-1$	$1.7251728e-1$	$4.2715333e-2$	$1.0631523e-2$
64	2.3219796	1.3272107	$6.6792855e-1$	$1.7251678e-1$	$4.2714854e-2$	$1.0631236e-2$

**Tabla 11:** Error en norma infinito para  $S(t)$ ,  $0 \leq t \leq T = 250$ ,  $\Delta t = 0.5$ .

$N k$	0.5	0.25	0.125	0.0625	0.03125	0.015625
2	1.2297367	$8.2603770e-1$	$1.7617274e-1$	$1.9239669e-1$	$2.7660494e-1$	$2.9710143e-1$
4	1.2279838	$8.2601612e-1$	$1.7629678e-1$	$1.9224321e-1$	$2.7645219e-1$	$2.9695228e-1$
8	1.2274812	$8.2601931e-1$	$1.7627853e-1$	$1.9225612e-1$	$2.7646489e-1$	$2.9696432e-1$
16	1.2273513	$8.2602066e-1$	$1.7627081e-1$	$1.9226264e-1$	$2.7647133e-1$	$2.9697051e-1$
32	1.2273186	$8.2602103e-1$	$1.7626867e-1$	$1.9226448e-1$	$2.7647315e-1$	$2.9697225e-1$
64	1.2273104	$8.2602112e-1$	$1.7626813e-1$	$1.9226495e-1$	$2.7647362e-1$	$2.9697270e-1$

**Tabla 12:** Error en norma infinito para  $S(t)$ ,  $0 \leq t \leq T = 250$ ,  $\Delta t = 0.125$ .

$N k$	0.5	0.25	0.125	0.0625	0.03125	0.015625
2	1.2297367	$8.2632042e-1$	$4.3602921e-1$	$1.0305863e-1$	$1.4092164e-2$	$8.1344037e-3$
4	1.2279838	$8.2629140e-1$	$4.3617162e-1$	$1.0326161e-1$	$1.4298795e-2$	$7.9246697e-3$
8	1.2274812	$8.2627857e-1$	$4.3616846e-1$	$1.0326165e-1$	$1.4299198e-2$	$7.9229183e-3$
16	1.2273513	$8.2627500e-1$	$4.3616517e-1$	$1.0325841e-1$	$1.4296005e-2$	$7.9257376e-3$
32	1.2273186	$8.2627408e-1$	$4.3616420e-1$	$1.0325739e-1$	$1.4294999e-2$	$7.9266474e-3$
64	1.2273104	$8.2627385e-1$	$4.3616394e-1$	$1.0325712e-1$	$1.4294735e-2$	$7.9268877e-3$

Parece que el parámetro  $\Delta t$  tiene algo de influencia pero solamente se refleja cuando su tamaño es muy parecido al de  $k$  y  $k$  es pequeño. Pudiendo tener un determinado

**Tabla 13:** Error en norma infinito para  $S(t)$ ,  $0 \leq t \leq T = 250$ ,  $\Delta t = 0.015625$ .

$N k$	0.5	0.25	0.125	0.0625	0.03125	0.015625
2	1.2297367	$8.2632042e-1$	$4.3602921e-1$	$1.1479028e-1$	$2.8458156e-2$	$6.9316621e-3$
4	1.2279838	$8.2629140e-1$	$4.3617162e-1$	$1.1499740e-1$	$2.8668350e-2$	$7.1427678e-3$
8	1.2274812	$8.2627857e-1$	$4.3616846e-1$	$1.1499833e-1$	$2.8669780e-2$	$7.1443899e-3$
16	1.2273513	$8.2627500e-1$	$4.3616517e-1$	$1.1499530e-1$	$2.8666852e-2$	$7.1415080e-3$
32	1.2273186	$8.2627408e-1$	$4.3616420e-1$	$1.1499433e-1$	$2.8665914e-2$	$7.1405807e-3$
64	1.2273104	$8.2627385e-1$	$4.3616394e-1$	$1.1499408e-1$	$2.8665666e-2$	$7.1403359e-3$

orden de convergencia respecto del valor de este parámetro como se puede ver en la última columna de las tablas 8-9 y 11-12, tanto para la población como el recurso.

Respecto al parámetro  $k$ , solo se observa el orden de convergencia en las tablas 10 y 13 con el valor más pequeño de  $\Delta t$  que se ha utilizado. Observándose de nuevo segundo orden de convergencia. En las tablas 9 y 12 también se puede apreciar pero solamente para los valores más pequeños de  $k$ .

Los programas que desarrollan este ejemplo se encuentran en el apéndice B.

### 4.3 MODELO FORESTAL

En la siguiente sección se probará la efectividad del método numérico con un modelo que se denomina modelo forestal, al ser utilizado para la descripción de la evolución de especies vegetales con fuerte aplicación, en particular, a las especies forestales [39]. Consiste en una simplificación del modelo introducido por Falster *et al.* [15] cuyas ecuaciones no aparecen ni siquiera en el artículo de referencia [39], debido a su complejidad. El modelo describe una metapoblación estructurada por tamaño, su rasgo distintivo (relación entre la masa y el área ocupada por la hoja) y por parcela de plantación que está sujeta a perturbaciones probabilísticas y a la competencia por la luz aplicándose, en general, a la dinámica forestal. Este modelo no entraría dentro de la descripción realizada, ya que la competencia por la luz obliga a otro tipo de modelización, denominada jerarquizada que hace depender la historia vital de cada individuo

del tamaño del mismo en relación a los que le rodean, sin embargo, como se indicará, se adaptará el método para realizar la integración. La modelización jerarquizada ha sido estudiada con anterioridad, desde el punto de vista teórico [11, 38], numérico [4] y aplicado [37, 7] para funciones cuyas dependencias funcionales son más simples. Este tipo de modelos, incluso el más sencillo muestra su alto grado de complejidad como se puede observar en los trabajos citados.

Como se ha adelantado, el modelo que se va a integrar es una simplificación que consiste en la reducción del mismo a una única parcela excluyendo la contribución de semillas (reproducción) del resto de parcelas. Para una información detallada del modelo completo se sugiere la lectura del artículo original [15].

**Tabla 14:** Elementos del modelo vegetal. Componentes de una planta.

No.	Función	Interpretación
N1	$w(x) = \frac{x}{\phi}$	Área de la hoja (m <sup>2</sup> ).
N2	$h(x) = \alpha_1 w(x)^{\beta_1}$	Altura (m).
N3	$m_s(x) = \rho \eta_c w(x) h(x) / \theta$	Masa de la albura (kg).
N4	$m_h(x) = \rho \eta_c \alpha_2 w(x)^{\beta_2}$	Masa del duramen (kg).
N5	$m_b(x) = b m_s(x)$	Masa de la corteza (kg).
N6	$m_r(x) = \alpha_3 w(x)$	Masa de las raíces finas (kg).
N7	$m_t(x) = x + m_s(x) + m_h(x) + m_b(x) + m_r(x)$	Masa total (kg).

En el modelo se utiliza como estructura la masa de hoja,  $x$ , y se describe la dinámica de la población solución,  $u(x, t)$ , densidad de plantas con masa de hoja  $x$  en el instante de tiempo  $t$ . En él se asumen los siguientes componentes de una planta (se indica entre paréntesis su referencia dentro de la Tabla 14)

- área de hoja (N1),  $w$ ,
- altura individual (N2),  $h$ ,
- masa de la albura (Capa blanda, de color blanquecino, que se halla inmediatamente debajo de la corteza en los tallos leñosos o troncos de los vegetales gimnospermos y angiospermos dicotiledóneos, formada por los anillos anuales más jóvenes [1]) (N3),  $m_s$ ,

- masa de su duramen (Parte más seca, compacta y de color más oscuro por lo general, del tronco y ramas gruesas de un árbol, [1]) (N4),  $m_h$ ,
- masa de su corteza (N5),  $m_b$ ,
- masa de sus raíces finas (N6),  $m_r$ ,

que se escalan alométricamente con la variable estructural  $x$  y con el rasgo distintivo definido por  $\phi$  (LMA), Tabla 17.

A continuación se describe el modelo y la influencia de la altura en cada una de las tasas individuales. Se hace referencia a la Tabla 15 para la expresión explícita de las diferentes funciones. Tal y como hacen los autores originales, se supone una relación constante en la forma de la corona, parámetro  $\eta = 12$ , que hace referencia a la distribución vertical de área de hoja, de modo que la densidad del área de la hoja a una determinada altura para un individuo de altura  $h$ , viene dada por  $q(z, h)$  (N18) y, consecuentemente, la fracción de área de área por encima de la altura  $z$  para un individuo de altura  $h$  es descrita por  $Q(z, h)$  (N17). De este modo, combinándolo con la distribución de la población por la variable estructural,  $u(x, t)$ , proporciona el nivel de sombra acumulada a través de la cubierta forestal,  $E(z, t)$  para una determinada altura (N16).

El nivel de entrada de luz influye en la captura de  $\text{CO}_2$  anual de cada individuo. Este valor se obtiene contabilizando la tasa de fotosíntesis instantánea, es decir, su asimilación de  $\text{CO}_2$  y su transformación en Nitrógeno (N12) y computándolo para toda su área de hoja (N11). El aumento de  $\text{CO}_2$  se consume en la función de respiración (N13) y la renovación de los tejidos (N14). La cantidad restante corresponde a la producción neta de materia seca (N15) combinando las distintas unidades de los diferentes consumos de  $\text{CO}_2$  capturado.

La producción de materia seca se manifiesta tanto en el crecimiento de la masa de hoja,  $g(x, t, u)$ , donde también se tiene en cuenta la masa del resto de componentes (N9), como en la reproducción  $\alpha(x, t, u)$ . Hay que notar que la asignación de recursos para la reproducción sigue una estrategia bang-bang, es decir, una vez alcanzada la madurez (relacionada en este caso con la altura) los recursos se asignan a la generación de semillas y se reducen al mínimo para el crecimiento.

Finalmente, la tasa instantánea de mortalidad  $\mu(x, t, u)$  se deriva de dos fuentes, una mortalidad intrínseca que proviene de la densidad del tejido de los tallos (troncos,

**Tabla 15:** Elementos del modelo vegetal. Producción, asimilación del carbono y apertura de la cubierta forestal.

No.	Función	Interpretación
N8	$r(x) = \frac{c_{r1}}{1 + \exp\left(c_{r2}\left(1 - \frac{h(x)}{h_m}\right)\right)}$	Fracción de la producción asignada a la reproducción.
N9	$\frac{dx}{dx_t} = \left(1 + \frac{dm_s}{dx} + \frac{dm_b}{dx} + \frac{dm_h}{dx} + \frac{dm_r}{dx}\right)^{-1}$	Fracción del crecimiento de la planta entera que corresponde a la hoja.
N10	$\pi_1(P(x_0, t, u)) = \left(\left(\frac{w(x_0)}{P(x_0, t, u)}c_{s0}\right)^2 + 1\right)^{-1}$ si $P(x_0, t, u) > 0$ , en otro caso 0	Fracción de plántulas supervivientes durante la germinación.
N11	$A(x, t, u) = w(x) \times \int_0^{h(x)} A_{lf}(A_{0v}, E(z, t, u))q(z, h(x)) dz$	Asimilación total anual de CO <sub>2</sub> (mol/año).
N12	$A_{lf}(A_{0v}, E(z, t, u)) = c_{p1} \frac{E(z, t, u)}{E(z, t, u) + c_{p2}}$	Asimilación anual bruta de CO <sub>2</sub> para una hoja con capacidad fotosintética máxima $A_{0v}$ y apertura de la cubierta forestal $E$ (mol · año <sup>-1</sup> · m <sup>-2</sup> ).
N13	$R(x) = w(x)v_{cR1} + \frac{m_s(x) + 2m_b(x)}{\rho}c_{Rs} + m_r(x)c_{Rr}$	Gasto total en la respiración (mol/año).
N14	$T(x) = \alpha_4\phi^{-\beta_4}x + m_b(x)k_b + m_r(x)k_r$	Gasto total en la renovación de tejidos (kg/año).
N15	$P(x, t, u) = (c_{bio}Y(A(x, t, u) - R(x)) - T(x))_+$	Producción neta de materia seca (kg/año).
N16	$E(z, t, u) = \exp\left(-c_{ext} \int_{x_0}^{\infty} Q(z, h(x))w(x)u(x, t) dx\right)$	Apertura de la cubierta forestal a la altura $z$ .
N17	$Q(z, h) = \int_z^h q(z', h) dz' = \left(1 - \left(\frac{z}{h}\right)^\eta\right)^2,$ si $z \leq h$	Fracción del área de hoja a la altura $z$ de un individuo de altura $h$ .
N18	$q(z, h) = 2\frac{\eta}{h}\left(1 - \left(\frac{z}{h}\right)^\eta\right)\left(\frac{z}{h}\right)^{\eta-1}$ $= -\frac{d}{dz}\left(1 - \left(\frac{z}{h}\right)^\eta\right)^2, \text{ si } z \leq h$	Densidad de probabilidad de la hoja a la altura $z$ para un individuo de altura $h$ (m <sup>-1</sup> ).

pedúnculos, raíces,...) junto con una mortalidad relacionada con el crecimiento y que cambia con los individuos de acuerdo con la producción neta de materia seca por área de hoja.

**Tabla 16:** Elementos del modelo vegetal. Tasas individuales.

No.	Función	Interpretación
N19	$g(x, t, u) = (1 - r(x))P(x, t, u) \frac{dx}{dx_t}$	Tasa de crecimiento en la masa de hoja (kg/año).
N20	$\alpha(x, t, u) = \frac{\pi_0}{c_{ass} s} \pi_1 (P(x_0, t, u)) r(x) P(x, t, u)$	Tasa de producción de nuevos individuos (año <sup>-1</sup> ).
N21	$\mu(x, t, u) = c_{d0} e^{-c_{d1} \rho} + c_{d2} \exp\left(-c_{d3} \frac{P(x, t, u)}{w(x)}\right)$	Tasa de mortalidad (año <sup>-1</sup> ).
N22	$u_0(x) = (1 - x + x_0)^2, x_0 \leq x \leq 1 + x_0, 0$ en otro caso.	Condición inicial (individuos/kg).

De este modo, el modelo queda descrito por las ecuaciones

$$u_t(x, t) + (g(x, t, u)u(x, t))_x = -\mu(x, t, u)u(x, t), \quad t > 0, \quad x > x_0, \quad (4.22)$$

$$g(x_0, t, u)u(x_0, t) = \int_{x_0}^{\infty} \alpha(x, t, u)u(x, t) dx, \quad t > 0, \quad (4.23)$$

$$u(x, 0) = u_0(x), \quad x \geq x_0, \quad (4.24)$$

donde las tasas individuales explícitas se presentan en la tabla 16.

Estas tasas dependen de funciones relacionadas con la producción neta de materia seca,  $P(x, t, u)$ , que está influenciada por la apertura de la cubierta forestal en cada altura,  $E(z, t, u)$ , y la asimilación total del CO<sub>2</sub>,  $A(x, t, u)$ , cuya descripción explícita se ha presentado en la Tabla 15.

Cada una de las funciones incluye determinados parámetros que se han incluido en tablas, organizados por tipo. En primer lugar todos aquellos que distinguen a un tipo de planta, Tabla 17.

**Tabla 17:** Parámetros del modelo vegetal. Rasgos distintivos de la especie.

	Valor	Unidad	Descripción
$\phi$	0.11	kg · m <sup>-2</sup>	Masa de hoja por unidad de área (LMA).
$s$	$3.8 \times 10^{-5}$	kg	Tamaño semilla.
$x_0$	$m_t(x_0) = s$	kg	Tamaño de la masa de hoja en la germinación
$\rho$	608	kg · m <sup>-2</sup>	Densidad del tejido del tallo.
$h_m$	12	m	Altura de maduración.

A continuación, los parámetros que describen la alometría individual, Tabla 18.

**Tabla 18:** Parámetros del modelo vegetal. Alometría individual.

	Valor	Unidad	Descripción
$\eta$	12	-	Parámetro que determina la forma de la corona
$\eta_c$	$1 - \frac{2}{1+\eta} + \frac{1}{1+2\eta}$	-	Ajuste en el volumen del tallo debido a la forma de la corona.
$\theta$	4669	-	Área de hoja por área de albura.
$b$	0.17	-	Ratio de área de la corteza por area de albura.
$\alpha_1, \beta_1$	5.44, 0.306	$m^{-1}, -$	Describen la escala de la altura con respecto al área de hoja.
$\alpha_2, \beta_2$	$6.67 \times 10^{-5}, 1.75$	$m, -$	Describen la escala del volumen de duramen con respecto al área de hoja.
$\alpha_3$	0.07	$kg \cdot m^{-2}$	Describe la escala de la masa de la raíz con respecto al área de hoja.

Seguidamente, los correspondientes a la producción y asimilación del  $CO_2$  y su uso en la renovación de tejidos y en la respiración, Tabla 19 <sup>1</sup>.

Finalmente, aquellos relacionados con la tasa de mortalidad y fertilidad, Tablas 20-21.

Para la aproximación de la función  $E(z, t, u)$  se ha considerado

$$E(z, t, u) = \exp\left(-c_{\text{ext}} \sum_{i=B}^N Q(z, h(M_i(t)))w(M_i(t))\lambda_i(t)\right),$$

en cuanto a la aproximación de  $A(x, t, u)$ , en particular de su término no local, se ha considerado una partición uniforme del intervalo  $[0, h(x)]$ , para cada valor de la masa de hoja. Teniendo en cuenta que  $h_m$  indica la altura de maduración y, sabiendo que a partir de dicha altura el esfuerzo se dedica en su mayoría a la generación de semillas, se utiliza la regla de cuadratura de los trapecios compuesta con tamaño de discretización  $\Delta z$ , que esté relacionado con el tamaño de discretización de la anchura de las cohortes iniciales, y  $\Delta z = \frac{h(x)}{2N}$  y  $z_i = i\Delta z$ ,  $i = 0, \dots, 2N$ ,

$$A(x, t, u) = \left( \frac{\Delta z}{2} (A_{lf}(A_0v, E(0, t, u))q(0, h(x)) + A_{lf}(A_0v, E(z_{2N}, t, u))q(z_{2N}, h(x))) + \Delta z \sum_{i=1}^{2N-1} A_{lf}(A_0v, E(z_i, t, u))q(z_i, h(x)) \right) w(x).$$

<sup>1</sup> Valor original de [15] sin embargo debería ser  $\beta_4 = -1$  para que la ecuación estuviera bien dimensionada.

**Tabla 19:** Parámetros del modelo vegetal. Producción y asimilación de CO<sub>2</sub>.

	Valor	Unidad	Descripción
c <sub>ext</sub>	0.5	-	Coefficiente de extinción de la luz.
A <sub>0</sub>	$1.78 \times 10^5$	$\text{mol} \cdot \text{año}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$	Ratio de asimilación de ligero-saturado CO <sub>2</sub> a masa de nitrógeno de la hoja.
v	$1.87 \times 10^{-3}$	$\text{kg} \cdot \text{m}^{-2}$	Masa de nitrógeno por área de hoja.
c <sub>P1</sub>	150.36	$\text{mol} \cdot \text{año}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$	Rendimiento de asimilación de carbono en el proceso de fotosíntesis en el máximo de apertura de la cubierta forestal.
c <sub>P2</sub>	0.19	-	Tamaño de referencia de la proporción de apertura de la cubierta forestal.
c <sub>R1</sub>	$2.1 \times 10^4$	$\text{mol} \cdot \text{año}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$	Ratio de respiración de la parte oscura de la hoja por masa de nitrógeno de la hoja.
c <sub>Rs</sub>	4012	$\text{mol} \cdot \text{año}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$	Respiración de la albura por volumen del tallo.
c <sub>Rr</sub>	217	$\text{mol} \cdot \text{año}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$	Respiración de las raíces finas por masa.
Y	0.7	-	Rendimiento: ratio de carbono fijado en masa por carbono asimilado.
c <sub>bio</sub>	$2.45 \times 10^{-2}$	$\text{kg} \cdot \text{mol}^{-1}$	Conversión del CO <sub>2</sub> asimilado en masa seca.
α <sub>4</sub> , β <sub>4</sub>	$2.86 \times 10^{-2}, 1.71$	$\text{m}^2 \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}, -$	Describen la escala de la tasa de renovación para las hojas con respecto a φ.
k <sub>r</sub>	1.0	$\text{año}^{-1}$	Tasa de renovación de las raíces finas.
k <sub>b</sub>	0.2	$\text{año}^{-1}$	Tasa de renovación de la corteza.

**Tabla 20:** Parámetros del modelo vegetal. Producción de semillas.

	Valor	Unidad	Descripción
c <sub>ass</sub>	4.0	-	Costes accesorios para la producción de semillas.
c <sub>r1</sub>	1.0	-	Máxima asignación para la reproducción.
c <sub>r2</sub>	50	-	Parámetro que determina la tasa de cambio en r(x) en relación a h <sub>m</sub> .

Para obtener la solución del problema (4.22)-(4.24) con las funciones proporcionadas en las Tablas 14-16 y los valores de los parámetros de las Tablas 17-21, se ha empleado el método objeto del estudio en la versión indicada en (3.5)-(3.8). Se ha realizado una amplia simulación numérica con distintos valores de los parámetros y se muestra un ejemplo concreto. Se ha empleado N = 100 cohortes iniciales y se ha realizado la integración numérica hasta T = 200 con parámetro de discretización temporal k = 0.05 y el

**Tabla 21:** Parámetros del modelo vegetal. Conversión del CO<sub>2</sub>.

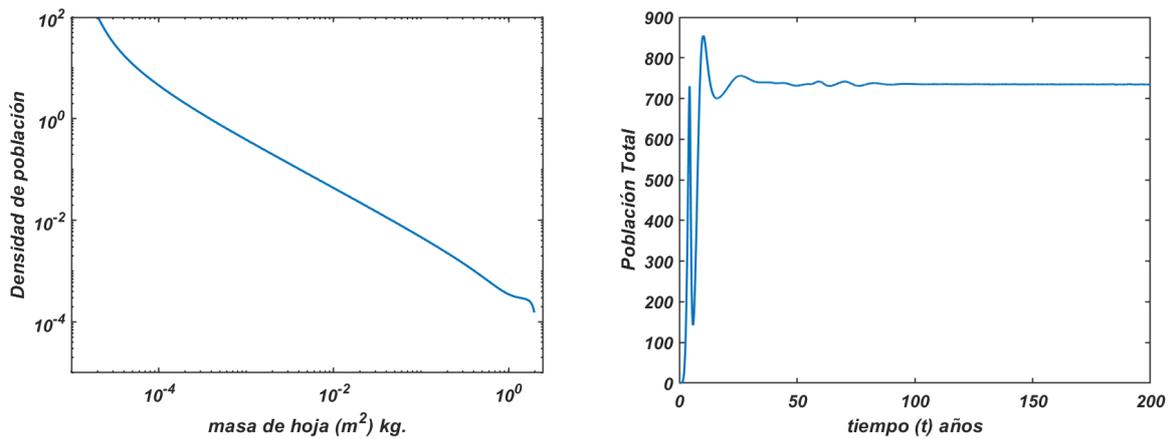
	Valor	Unidad	Descripción
$\pi_0$	0.25	-	Probabilidad de supervivencia en la dispersión.
$c_{s0}$	0.1	$\text{kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$	Influencia en la supervivencia a través de la germinación.
$c_{d0}$	0.52	$\text{año}^{-1}$	Referencia para la tasa de mortalidad intrínseca.
$c_{d1}$	$6.5 \times 10^{-3}$	$\text{m}^3 \cdot \text{kg}^{-1}$	Coefficiente de riesgo por la densidad del tejido en la mortalidad intrínseca.
$c_{d2}$	5.5	$\text{año}^{-1}$	Tasa de referencia para la mortalidad relacionada con el crecimiento.
$c_{d3}$	20.0	$\text{año} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$	Coefficiente de riesgo por la producción de masa seca producida por area de hoja en la mortalidad relacionada con el crecimiento.

método de Euler mejorado para la solución de las distintas ecuaciones diferenciales. El cambio de cohorte frontera a cohorte interna se ha realizado en  $\Delta t = 2$ .

En la Figura 2, se muestra la evolución con el tiempo de la población total, que parece tiende hacia un equilibrio, tal y como se aseguraba numéricamente en [15] y la densidad de tal equilibrio viene mostrada en gráfica de la derecha que describe un rápido decaimiento de la población cercano a 2 kg de masa de hoja, estos experimentos estan en correspondencia con los realizados en [39].

Los programas que desarrollan este ejemplo se encuentran en el apéndice C.

Figura 2: Solución numérica del ejemplo (4.22)-(4.24) con el método Escalator Boxcar Train (3.5)-(3.8), con parámetros iniciales  $N = 100$ ,  $k = 0.05$ ,  $dt = 2$ . La gráfica de la izquierda describe la densidad de población para  $T = 200$ . La gráfica de la derecha muestra la evolución de la población hasta  $T = 200$ .





# 5

## CONCLUSIONES

Frente a los modelos compartimentales de poblaciones en las que los individuos se consideran idénticos, los modelos de poblaciones estructuradas aportan un mayor realismo biológico al incorporar diferencias entre los individuos de la población en términos de una variable fisiológica.

El ejemplo más ilustrativo de variable estructurante es la edad, que es fundamental en Demografía en la determinación de las tasas vitales: fertilidad, mortalidad, etc. En Ecología y, en general, en otros ámbitos de la Biología, la variable edad se reemplaza por una variable representando alguna característica biológica, como puede ser la masa corporal, el diámetro del tronco de un árbol, etc.

Los modelos de poblaciones estructurados por una variable fisiológica están descritos por una ecuación en derivadas parciales de primer orden hiperbólica que satisface la función de densidad de la distribución de los individuos de la población según dicha variable. Las ecuaciones son no lineales si los coeficientes de la ecuación (tasas de mortalidad y de crecimiento) se hacen depender de diferentes funcionales de la función de densidad (solución) y, además, la condición frontera o ley de “nacimientos” introduce una dependencia de dicha función de densidad que, naturalmente, es de naturaleza local.

El precio que hay que pagar por esta mayor complejidad del modelo en aras de un mayor realismo es una mayor complejidad en el análisis matemático del mismo, cuestiones resueltas en los últimos cincuenta años por contribuciones de varios autores [36, 21, 23], en relación con la existencia, unicidad y dependencia continua de las soluciones en espacios apropiados de funciones. Pero también esta complejidad introduce dificultades adicionales metodológicas en la aproximación numérica de las soluciones de estas ecuaciones.

El “Escalator Boxcar Train” es una técnica propuesta por de Roos [13], como alternativa a los métodos de discretización de ecuaciones en derivadas parciales: diferencias fi-

nitias, elementos finitos, métodos lagrangianos, etc. El método aproxima momentos de la función de densidad sobre dominios de una partición que divide a los individuos de la población en cohortes que se mueven según las características de la ecuación en derivadas parciales. El nombre de “Escalator Boxcar Train” [16] proviene precisamente de la semejanza con el funcionamiento de las estructuras de carga y descarga empleadas en las minas formadas por vagones o canjilones llenos de mineral.

Al particionar los individuos de la población estructurada en diferentes cohortes, la evolución de éstas se puede aproximar en términos de momentos de la función de densidad, que satisfacen un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias. Se recupera así la conveniencia propia de los modelos compartimentales de poblaciones no estructuradas descritas por sistemas de EDOs, pero teniendo en cuenta el efecto de la variable estructurante en la formulación del problema aproximado.

Esta estrategia para modelar la dinámica de una población tiene el atractivo doble de ser natural desde un punto de vista biológico y permite incorporar fácilmente en el modelo otros mecanismos que sean relevantes para la dinámica, por ejemplo, efectos estocásticos, modelos jerarquizados de la población, etc.

Esta memoria contribuye al estudio de ciertos aspectos matemáticos de esta metodología y a la aplicación de la misma para la aproximación de modelos relevantes de poblaciones estructuradas en biología:

1. El capítulo 1 hace una presentación sucinta de los modelos estructurados por edad y por tamaño, revisando los resultados de existencia y unicidad de soluciones en el marco funcional del espacio  $\mathcal{L}_1(\mathbb{R}^+)$  para el caso del problema estructurado por edad. Se formulan, sin prueba, los resultados de existencia y unicidad para modelos estructurados por otra variable estructurante distinta de la edad, remitiendo a la bibliografía para los detalles.
2. El capítulo 2 describe con detalle la formulación del método “Escalator Boxcar Train” para aproximaciones de primero, segundo y tercer orden.
3. Si bien el “Escalator Boxcar Train” fue propuesto por primera vez por de Roos en 1988 [13], su análisis de convergencia ha tenido que esperar a contribuciones de los últimos 10 años [10, 12]. Un primer ingrediente de esta teoría de convergencia es la definición del marco funcional en el que consideramos habita la solución del método. Cuando se consideran poblaciones cuya distribución inicial de los

individuos está concentrada con respecto a la variable estructurante es necesario considerar los datos iniciales en un espacio de medidas finitas de Radon, que se define como el espacio dual de las funciones continuas que se anulan en el infinito.

Por tanto, la memoria elabora en el capítulo 3, sobre el concepto de solución débil o generalizada dada por una medida finita de Radon positiva que evoluciona con el tiempo. En particular, la convergencia débil-\* de medidas de Radon positivas, podemos caracterizarla en términos de la métrica plana de Kantorovich-Rubinstein. En la memoria se presenta una prueba completa de la convergencia en este marco funcional de las aproximaciones dadas por el método “Escalator Boxcar Train”.

4. El último capítulo ilustra la aplicación del método “Escalator Boxcar Train” en algunos modelos de relevancia biológica. En primer lugar, un ejemplo de un modelo estructurado por la edad básico, que ya fue propuesto en [5], y del que se dispone de la solución exacta, lo cual nos permite obtener errores en diferentes situaciones y ver la influencia de los distintos parámetros que se involucran en la discretización. Además, se ha introducido una discretización del mismo con un método en diferencias clásico, el método upwind (empleado por primera vez en este ámbito en el estudio de [25]), que nos permite comparar su eficiencia. A continuación, el modelo que originalmente propuso de Roos en la presentación del “Escalator Boxcar Train” [13] que describe la dinámica de una pulga de agua *Daphnia magna* que se alimenta en una población dinámica de algas. Es un modelo que excede las pretensiones de esta memoria ya que acopla la dinámica no estructurada de una segunda población. Este ejemplo nos permite aplicar el método en un problema estructurado fisiológicamente (por la longitud) y, debido a las peculiares características de las funciones vitales, describirlo como un sistema dinámico de cuatro cantidades que nos permite observar numéricamente la influencia de los distintos parámetros y como la solución se aproxima a un equilibrio asintóticamente estable. Una de las características del modelo es que la población puede encoger en longitud y que la solución de la ecuación en derivadas parciales es no acotada. Finalmente, se presenta un modelo más complejo que hemos denominado forestal con el objetivo de ver la potencia del método numérico. Se ha incluido la descripción completa del modelo y de sus diferentes parámetros y funciones, se ha incorporado la discretización de distin-

tos funcionales extraordinarios y se ha obtenido la solución numérica del mismo y su aproximación a un estado asintóticamente estable.

5. En los apéndices que acompañan la memoria se han incluido los programas empleados en la elaboración de los distintos resultados numéricos.

El campo de investigación en este tema es amplio tanto desde el punto de vista analítico como numérico, con su aplicación a diversidad de modelos que describen situaciones biológicas. La memoria es un punto de partida para un trabajo futuro.



## MODELO ESTRUCTURADO EN EDAD

```
1 clear;
2 global A;
3 A=5;
4 T=20;
5 N0=10;
6 for cont=1:10
7     errl=0;
8     tic
9     N=N0*2^cont;
10    k=A/N;
11    NT=T/k; %pasos en tiempo
12    %Aproximación inicial
13    for i=1:N
14        %Regla del punto medio
15        a(i)=(i-1/2)*k;
16        lamda(i)=k*u0(a(i));
17        %este calculo se comenta cuando se calcula el tiempo de cpu
18        %errl=max(errl,abs(lamda(i)-pobparcial(0,(i-1)*k,i*k)));
19    end
20    omega=0;
21
22    %Evolución en el tiempo
23    t=0;
24    for i=1:NT
25        P=sum(lamda);
26        aux=sum(alfa(a,t,P).*lamda);
27        omega=omega+k*(-mu(0,t,P)*omega+alfa(0,t,P)*omega+aux);
28
29        for n=N:-1:1
30            lamda(n+1)=lamda(n)-k*lamda(n)*mu(a(i),t,P);
31        end
32        lamda(1)=omega;
33        omega=0;
34        N=N+1;
35        a(N)=(N-1/2)*k;
36        t=t+k;
37        %este calculo se comenta cuando se calcula el tiempo de cpu
38    % for i=2:N
39    % errl=max(errl,abs(lamda(i)-pobparcial(t,(i-1)*k,i*k)));
40    % end
41    end
42    err(cont,5)=toc
43    err(cont,1)=k;
```

```

44     err(cont,2)=N;
45     err(cont,3)=abs(pob(T)-sum(lamda));
46     err(cont,4)=errl;
47 end
48
49 save errorcpu.dat err -ascii
50 save errorcpu

```

---

```

1 function [erroru,errorP,errorl]=upwind(Nx,Nt)
2 % dt: es el tiempo en el que el frontera se convierte en interior
3 % N: El intervalo [0,1] se divide en N subintervalos
4 % el tiempo final
5 global A T
6 erroru=0;
7 errorP=0;
8 errorl=0;
9 k=T/Nt;
10 % el tiempo actual
11 t0=0;
12 % Notacion
13 % h longitud de cada intervalo
14 % x valores donde se discretiza
15 % u aproximación a u(x,t0)
16 h=A/Nx;
17 x=(0:Nx)*h;
18 u=inicial(x);
19 % la población total con la regla compuesta de los trapecios
20 P=trapcomp(h,u);
21 % esta linea se comenta en el caso de calculo de eficiencia
22 nodoult=Nx/5+1;
23 erroru=norm(u-inicial(x),Inf);
24 errorP=abs(P-pob(0));
25 errorl=calcerrorl(t0,x,u,nodoult);
26 % Integración en tiempo
27 %r=delta t/ delta x
28 r=k/h;
29 while (t0+k<T)
30     for j=1:Nx
31         unew(j+1)=u(j+1)-r*(u(j+1)-u(j))-mu(x(j+1),P)*u(j+1)*k;
32     end
33     u=unew;
34     P=trapcomp(h,u);
35     t0=t0+k;
36     auxalpha=alpha(x,t0,P);
37     u(1)=trapcomp(h,auxalpha.*u);
38 % estas linea se comenta en el caso de calculo de eficiencia
39     nodoult=min(nodoult+1,Nx+1);
40     erroru=max(erroru,norm(u-usol(x,t0),Inf));
41     errorP=max(errorP,abs(P-pob(t0)));
42     errorl=max(errorl,calcerrorl(t0,x,u,nodoult));
43 end
44 k=T-t0;
45 r=k/h;

```

```

46 for j=1:Nx
47     unew(j+1)=u(j+1)-r*(u(j+1)-u(j))-mu(x(j+1),P)*u(j+1)*k;
48 end
49 u=unew;
50 P=trapcomp(h,u);
51 t0=t0+k;
52 auxalpha=alpha(x,t0,P);
53 u(1)=trapcomp(h,auxalpha.*u);
54 % estas linea se comenta en el caso de calculo de eficiencia
55 nodoult=min(nodoult+1,Nx+1);
56 erroru=max(erroru,norm(u-usol(x,t0),Inf));
57 errorP=max(errorP,abs(P-pob(t0)));
58 errorl=max(errorl,calcerrorl(t0,x,u,nodoult));

```

```

1 function y=alfa(a,t,z)
2 global A;
3 y=4*z.*a.*exp(-a)./(1+z).^2.*(2+exp(-t)).^2./(1+exp(-t));

```

```

1 function y=mu(a,t,z)
2 y=z;

```

```

1 function y=u0(a)
2 global A;
3 y=exp(-a)/2;

```

```

1 function y=pob(t)
2 y=1./(1+exp(-t));

```

```

1 function y=trapcomp(h,u)
2 y=(3*u(2)+u(end))/2+sum(u(3:(end-1)));
3 y=y*h;

```

```

1 %programa principal
2 global mu alfacon K r
3 mu=0.1;
4 alfacon=0.75;
5 K=8.3;
6 r=3;
7 dt0=1;
8 N0=1;
9 k0=1;
10 for i=1:1
11     dt=dt0/2^i;
12     for j=1:1
13         N=N0*2^j;
14         for l=1:6
15             k=k0/2^l;
16             [dt,N,k]
17             [errorS(i,j,l),errorP(i,j,l)]=upwind(10,100);
18         end
19     end
20 end

```

```
1 function y=inicial(a)
2 y=exp(-a)/2;
```

```
1 function y=usol(a,t),
2 y=1./(1+exp(-t)).*exp(-a);
```

# B

## MODELO ESTRUCTURADO POR LA LONGITUD: *DAPHNIA MAGNA*

```
1 %programa principal
2 global mu alfacon K r
3 mu=0.1;
4 alfacon=0.75;
5 K=8.3;
6 r=3;
7 dt0=1;
8 N0=1;
9 k0=1;
10 for i=1:6
11     dt=dt0/2^i;
12     for j=1:6
13         N=N0*2^j;
14         for l=1:6
15             k=k0/2^l;
16             [dt,N,k]
17             [errorS(i,j,l),errorP(i,j,l)]=programa(N,k,dt);
18         end
19     end
20 end
21 save deroos
```

```
1 function [errorS,errorP]=programa(N,k,dt)
2 % dt: es el tiempo en el que el frontera se convierte en interior
3 % N: El intervalo [0,1] se divide en N subintervalos
4 % k: El paso en tiempo de la integracion temporal es k
5 dt=max(dt,k);
6 % el tiempo final
7 T=250;
8 % el tiempo actual
9 t0=0;
10 % el tiempo actual frontera
11 t0dt=0;
12 % longitud de cada intervalo
13 h=1/N;
14 % Utilizamos como condicion inicial  $u_0(x)=18$ ; entonces la poblacion en cada
15 % intervalo es  $18*h$ 
16 % almacena el valor de k
17 kant=k;
18 % Notacion
19 % lambdap es un vector de N componentes que recoge la poblacion en cada
20 % subintervalo
21 % lambda0 es la poblacion en el intervalo frontera
```

```

22 % Mp es un vector de N componentes que recoge la biomasa media en cada
23 % subintervalo
24 % M0 es la biomasa en el intervalo frontera
25 % S recurso
26 S=3;
27 lambda0=0;
28 M0=0;
29 for i=1:N
30     lambdap(i)=18*h;
31     Mp(i)=h*(i-1/2);
32 end
33 % la población total es la suma de los lambda
34 P=lambda0+sum(lambdap);
35 TP=t0;
36 ST=S;
37 % Integración en tiempo
38 while (t0+k<T)
39     if (t0dt+k <dt)
40         [S, lambda0, M0, lambdap, Mp]=metodo(k, S, lambda0, M0, lambdap, Mp);
41         t0dt=t0dt+k;
42         t0=t0+k;
43     else
44         k=dt-t0dt;
45         [S, lambda0, M0, lambdap, Mp]=metodo(k, S, lambda0, M0, lambdap, Mp);
46         [lambda0, M0, lambdap, Mp]=cambio(lambda0, M0, lambdap, Mp);
47         t0=t0+k;
48         t0dt=0;
49         k=kant;
50     end
51     P=[P lambda0+sum(lambdap)];
52     TP=[TP t0];
53     ST=[ST S];
54 end
55 k=T-t0;
56 if (t0dt+k <dt)
57     [S, lambda0, M0, lambdap, Mp]=metodo(k, S, lambda0, M0, lambdap, Mp);
58     P=[P lambda0+sum(lambdap)];
59     TP=[TP T];
60     ST=[ST S];
61 else
62     kult=dt-t0dt;
63     [S, lambda0, M0, lambdap, Mp]=metodo(kult, S, lambda0, M0, lambdap, Mp);
64     [lambda0, M0, lambdap, Mp]=cambio(lambda0, M0, lambdap, Mp);
65     t0=t0+kult;
66     P=[P lambda0+sum(lambdap)];
67     TP=[TP t0];
68     ST=[ST S];
69     k=k-kult;
70     if k>0
71         [S, lambda0, M0, lambdap, Mp]=metodo(k, S, lambda0, M0, lambdap, Mp);
72         P=[P lambda0+sum(lambdap)];
73         TP=[TP T];
74         ST=[ST S];

```

```

75     end
76 end
77
78 %SOLUCIÓN EXACTA CON SISTEMA ODE
79 %Y0 condiciones iniciales
80 Y0(1)=3;
81 Y0(2)=18;
82 Y0(3)=9;
83 Y0(4)=6;
84 Y0=Y0';
85 %TSPAN tiempos en los que evaluo las funciones
86 %TSPAN=t0:k:T;
87 TSPAN=TP;
88 %ODEFUN=deroos.m
89 options=odeset('AbsTol',1e-14,'RelTol',1e-10);
90 [TOUT,YOUT]=ode45(@deroos,TSPAN,Y0,options);
91
92 %para evitar el error inicial, se empieza a medir a partir de T/4
93 Nerror=floor(length(P)/4);
94 %ERROR S
95 errorS=norm(ST(Nerror:end)'-YOUT(Nerror:end),1),Inf)
96 %ERROR P
97 errorP=norm(P(Nerror:end)'-YOUT(Nerror:end),2),Inf)
98 figure(1)
99 plot(TP,P,'b-',TOUT,YOUT(:,2),'r-')
100 figure(2)
101 plot(TP,ST,'b-',TOUT,YOUT(:,1),'r-')

```

---

```

1 function [S,lambda0,M0,lambda0,Mp]=metodo(k,S,lambda0,M0,lambda0,Mp)
2 N=length(lambda0);
3
4 %k1=k*f(t0,y0);
5 for i=1:N
6     k1l(i)=-k*mu(Mp(i),S)*lambda0(i);
7     k1m(i)=k*g(Mp(i),S);
8 end
9 k1S=k*(logistica(S)-peso(0,S).*lambda0-sum(peso(Mp,S).*lambda0));
10 k1l0=k*(-mu(0,S)*lambda0-mux(0,S)*M0+alpha(0,S)*lambda0+sum(alpha(Mp,S).*lambda0));
11 k1m0=k*(g(0,S)*lambda0+gx(0,S)*M0-mu(0,S)*M0);
12
13 %k2=k*f(t0+k,y0+k1);
14 for i=1:N
15     k2l(i)=-k*mu(Mp(i)+k1m(i),S+k1S)*(lambda0(i)+k1l(i));
16     k2m(i)=k*g(Mp(i)+k1m(i),S+k1S);
17 end
18 k2S=k*(logistica(S+k1S)-peso(0,S+k1S).*(lambda0+k1l0)-sum(peso(Mp+k1m,S+k1S).*(lambda0+k1l)));
19 k2l0=k*(-mu(0,S+k1S).*(lambda0+k1l0)-...
20     mux(0,S+k1S)*(M0+k1m0)+alpha(0,S+k1S).*(lambda0+k1l0)+...
21     sum(alpha(Mp+k1m,S+k1S).*(lambda0+k1l)));
22 k2m0=k*(g(0,S+k1S).*(lambda0+k1l0)+gx(0,S+k1S).*(M0+k1m0)-mu(0,S+k1S).*(M0+k1m0));
23
24 % y=y0+(k1+k2)/2;
25 for i=1:N

```

```

26 lambda0(i)=lambda0(i)+(k1l(i)+k2l(i))/2;
27 Mp(i)=Mp(i)+(k1m(i)+k2m(i))/2;
28 end
29 S=S+(k1S+k2S)/2;
30 lambda0=lambda0+(k1l0+k2l0)/2;
31 M0=M0+(k1m0+k2m0)/2;

```

```

1 function [lambda0,M0,lambda0,Mp]=cambio(lambda0,M0,lambda0,Mp)
2 N=length(lambda0);
3 for i=N+1:-1:2
4     lambda0(i)=lambda0(i-1);
5     Mp(i)=Mp(i-1);
6 end
7 lambda0(1)=lambda0;
8 Mp(1)=M0/lambda0;
9 lambda0=0;
10 M0=0;

```

```

1 clear
2 global mu alfacon K r
3 mu=0.1;
4 alfacon=0.75;
5 K=8.3;
6 r=3;
7 % el tiempo final
8 T=250;
9 % el tiempo actual
10 t0=0;
11 % El paso en tiempo de la integración temporal es k
12 k=0.05;
13
14 %Y0 condiciones iniciales
15 Y0(1)=3;
16 Y0(2)=18;
17 Y0(3)=9;
18 Y0(4)=6;
19 Y0=Y0';
20 %TSPAN tiempos en los que evaluo las funciones
21 %TSPAN=t0:k:T;
22 TSPAN=TP;
23 %ODEFUN=deroos.m
24 [TOUT,YOUT]=ode45(@deroos,TSPAN,Y0)

```

```

1 function ys=deroos(t,y)
2 global mu alfacon K r
3 ys(1)=r*y(1)*(1-y(1)/K)-y(1)/(1+y(1))*y(4);
4 ys(2)=alfacon*y(1)/(1+y(1))*y(4)-mu*y(2);
5 ys(3)=y(1)/(1+y(1))*y(2)-(1+mu)*y(3);
6 ys(4)=2*y(1)/(1+y(1))*y(3)-(2+mu)*y(4);
7 ys=ys';

```

```

1 function y=alpha(x,S)

```

```
2 global alfacon
3 y=alfacon*S/(1+S)*x.^2;
```

```
1 function y=g(x,S)
2 y=S/(1+S)-x;
```

```
1 function y=g(x,S)
2 y=-1;
```

```
1 function y=mu(x,S)
2 global mu
3 y=mu;
```

```
1 function y=mux(x,S)
2 y=0;
```

```
1 function y=logistica(S)
2 global K r
3 y=r*S*(1-S/K);
```

```
1 function y=peso(x,S)
2 y=S/(1+S)*x.^2;
```





## MODELO FORESTAL

```
1 global x0
2 s=3.8e-5;
3 m=@(x) (x+mh(x)+mr(x)+ms(x)+mb(x)-s);
4 x0=fzero(m,[0,1]);
5 %x0=0.0002;

1 function [Pob,TP,lambda0,M0,lambda0,Mp]=programa(Nsize,k,dt)
2 % inicialmente se toma el intervalo [0,1]
3 % dominio de la condicion inicial
4 % dt: es el tiempo en el que el frontera se convierte en interior
5 % N: El intervalo [0,1] se divide en N subintervalos. Aunque el intervalo
6 % en principio es no acotado y comienza en x0 de modo que el primer
7 % intervalo es [x0,x0+1]
8 % k: El paso en tiempo de la integracion temporal es k
9 global x0 Nsize
10 calculox0;
11 dt=max(dt,k);
12 % el tiempo final
13 T=200;
14 % el tiempo actual
15 t0=0;
16 % el tiempo actual frontera
17 t0dt=0;
18 % longitud de cada intervalo
19 h=1/Nsize;
20 % almacena el valor de k
21 kant=k;
22 % Notacion
23 % lambda0 es un vector de N componentes que recoge la poblacion en cada
24 % subintervalo
25 % lambda0 es la poblacion en el intervalo frontera
26 % Mp es un vector de N componentes que recoge la biomasa media en cada
27 % subintervalo
28 % M0 es la biomasa media en el intervalo frontera
29 lambda0=0;
30 M0=x0;
31 for i=0:Nsize-1
32     lambda0(i+1)=h*(1-i*h)*(1-(i+1)*h)+h^3/3;
33     Mp(i+1)=x0+h*(i+1/2);
34 end
35 % la poblacion total es la suma de los lambda
36 Pob=lambda0+sum(lambda0);
37 TP=t0;
```

```

38 % Integración en tiempo
39 while (t0+k<T)
40     if (t0dt+k <dt)
41         [lambda0,M0, lambdap,Mp]=metodo(k, lambda0,M0, lambdap,Mp);
42         t0dt=t0dt+k;
43         t0=t0+k;
44     else
45         k=dt-t0dt;
46         [lambda0,M0, lambdap,Mp]=metodo(k, lambda0,M0, lambdap,Mp);
47         [lambda0,M0, lambdap,Mp]=cambio(lambda0,M0, lambdap,Mp);
48         t0=t0+k;
49         t0dt=0;
50         k=kant;
51     end
52     Pob=[Pob lambda0+sum(lambdap)];
53     TP=[TP t0];
54 end
55 k=T-t0;
56 if (t0dt+k <dt)
57     [lambda0,M0, lambdap,Mp]=metodo(k, lambda0,M0, lambdap,Mp);
58     Pob=[Pob lambda0+sum(lambdap)];
59     TP=[TP T];
60 else
61     kult=dt-t0dt;
62     [lambda0,M0, lambdap,Mp]=metodo(kult, lambda0,M0, lambdap,Mp);
63     [lambda0,M0, lambdap,Mp]=cambio(lambda0,M0, lambdap,Mp);
64     t0=t0+kult;
65     Pob=[Pob lambda0+sum(lambdap)];
66     TP=[TP t0];
67     k=k-kult;
68     if k>0
69         [lambda0,M0, lambdap,Mp]=metodo(k, lambda0,M0, lambdap,Mp);
70         Pob=[Pob lambda0+sum(lambdap)];
71         TP=[TP T];
72     end
73 end

1 function [lambda0,M0, lambdap,Mp]=metodo(k, lambda0,M0, lambdap,Mp)
2 N=length(lambdap);
3
4 %k1=k*f(t0,y0);
5 for i=1:N
6     muaux(i)=mu(Mp(i), lambda0,M0, lambdap,Mp);
7     gaux(i)=g(Mp(i), lambda0,M0, lambdap,Mp);
8     alphaaux(i)=alpha(Mp(i), lambda0,M0, lambdap,Mp);
9 end
10 k1l=-k*muaux.*lambdap;
11 k1m=k*gaux;
12
13
14 k1l0=k*(-mu(M0, lambda0,M0, lambdap,Mp)*lambda0+...
15     alpha(M0, lambda0,M0, lambdap,Mp)*lambda0+...
16     sum(alphaaux.*lambdap));

```

```

17 k1m0=k*g(M0, lambda0, M0, lambdap, Mp);
18
19 % paso intermedio valores auxiliares
20 lambdapaux=lambdap+k1l;
21 Mpaux=Mp+k1m;
22 lambda0aux=lambda0+k1l0;
23 M0aux=M0+k1m0;
24
25 %k2=k*f(t0+k, y0+k1);
26 for i=1:N
27     muaux2(i)=mu(Mpau(x(i), lambda0aux, M0aux, lambdapaux, Mpau(x));
28     gau(x2(i)=g(Mpau(x(i), lambda0aux, M0aux, lambdapaux, Mpau(x));
29     alphaaux2(i)=alpha(Mpau(x(i), lambda0aux, M0aux, lambdapaux, Mpau(x));
30 end
31 k2l=-k*muaux2.*lambdapaux;
32 k2m=k*gau(x2;
33
34
35 k2l0=k*(-mu(M0aux, lambda0aux, M0aux, lambdapaux, Mpau(x)*lambda0aux-...
36     +alpha(M0aux, lambda0aux, M0aux, lambdapaux, Mpau(x)*lambda0aux+...
37     sum(alphaaux2.*lambdapaux));
38 k2m0=k*g(M0aux, lambda0aux, M0aux, lambdapaux, Mpau(x));
39
40 % y=y0+(k1+k2)/2;
41 lambdap=lambdap+(k1l+k2l)/2;
42 Mp=Mp+(k1m+k2m)/2;
43
44 lambda0=lambda0+(k1l0+k2l0)/2;
45 M0=M0+(k1m0+k2m0)/2;

```

```

1 function [lambda0, M0, lambdap, Mp]=cambio(lambda0, M0, lambdap, Mp)
2 global x0
3 i=find(lambdap>1e-5);
4 lambdap=lambdap(i);
5 Mp=Mp(i);
6 N=length(lambdap);
7 for i=N+1:-1:2
8     lambdap(i)=lambdap(i-1);
9     Mp(i)=Mp(i-1);
10 end
11 lambdap(1)=lambda0;
12 Mp(1)=M0;
13 lambda0=0;
14 M0=x0;

```

```

1 function y=alpha(x, lambda0, M0, lambdap, Mp)
2 global x0
3 cass=4;
4 pi0=0.25;
5 s=3.8e-5;
6 y=pi0/(cass*s)*pi1(P(x0, lambda0, M0, lambdap, Mp))*r(x)*P(x, lambda0, M0, lambdap, Mp);
7 end

```

```

1 function y=g(x,lambda0,M0,lambda0,Mp)
2 phi=0.11;
3 rho=608;
4 nu=12;
5 nc=1-2/(1+nu)+1/(1+2*nu);
6 alp1=5.44;
7 the=4669;
8 be1=0.306;
9 b=0.17;
10 alp2=6.67e-5;
11 be2=1.75;
12 alp3=0.07;
13
14
15 %Calculo fraccion del crecimiento de la planta que corresponde a la hoja
16 dms=rho*nc*alp1*(be1+1)/(phi*the)*(w(x)).^be1;
17 dmb=b*dms;
18 dmh=rho*nc*alp2*be2/phi*(w(x)).^(be2-1);
19 dmr=alp3/phi;
20 dx=1./(1+dms+dmb+dmh+dmr);
21
22 %valor de g
23 y=(1-r(x)).*P(x,lambda0,M0,lambda0,Mp).*dx;

```

```

1 function y=h(x)
2 alp1=5.44;
3 be1=0.306;
4 y=alp1*w(x).^be1;
5 end

```

```

1 function y=inicial(x)
2 global x0
3 y=(1-x+x0).^2.*(x<1+x0).*(x>=x0);

```

```

1 function y=mb(x)
2 b=0.17;
3 y=b*ms(x);
4 end

```

```

1 function y=mh(x)
2 rho=608;
3 nu=12;
4 nc=1-2/(1+nu)+1/(1+2*nu);
5 alp2=6.67e-5;
6 be2=1.75;
7
8 y=rho*nc*alp2*w(x).^be2;
9 end

```

```

1 function y=mr(x)
2 alp3=0.07;

```

```

3 y=alp3*w(x);
4 end

1 function y=ms(x)
2 the=4669;
3 rho=608;
4 nu=12;
5 nc=1-2/(1+nu)+1/(1+2*nu);
6
7 y=rho*nc*w(x).*h(x)/the;
8 end

1 function y=mu(x,lambda0,M0,lambdaP,Mp)
2 cd0=0.52;
3 cd1=6.5e-3;
4 cd2=5.5;
5 cd3=20;
6 rho=608;
7 y=cd0*exp(-cd1*rho)+cd2*exp(-cd3*P(x,lambda0,M0,lambdaP,Mp)/w(x));

1 function y=P(x,lambda0,M0,lambdaP,Mp)
2 phi=0.11;
3 rho=608;
4 cRs=4012;
5 cRr=217;
6 v=1.87e-3;
7 cR1=2.1e4;
8 alp4=2.86e-2;
9 be4=1.71;
10 cbio=2.45e-2;
11 kr=1;
12 kb=.2;
13 Y=0.7;
14
15 %Calculo de produccion neta de materia seca
16
17 R=w(x)*v*cR1+(ms(x)+2*mb(x))/rho*cRs+mr(x)*cRr;
18
19 T=alp4*phi^(-be4)*x+mb(x)*kb+mr(x)*kr;
20
21 y=max(cbio*Y*(A(x,lambda0,M0,lambdaP,Mp)-R)-T,0);
22 end

1 function y=A(x,lambda0,M0,lambdaP,Mp)
2 global Nsize
3 cp1=150.36;
4 cp2=0.19;
5
6
7 %Nz=length(lambdaP);
8 Nz=2*Nsize;
9 deltaz=h(x)/Nz;

```

```

10 z=(0:Nz)*deltaz;
11 qval=q(z,h(x));
12 for i=0:Nz
13     Eval(i+1)=E(z(i+1),lambda0,M0,lambda0,Mp);
14 end
15 Alf=cp1*Eval./(Eval+cp2);
16
17 y=(Alf(1)*qval(1)+Alf(end)*qval(end))/2;
18 y=y+sum(Alf(2:end-1).*qval(2:end-1));
19 y=deltaz*y;
20 y=w(x)*y;

```

---

```

1 function y=E(z,lambda0,M0,lambda0,Mp)
2 cext=0.5;
3
4 Qaux=Qh(z,h(Mp));
5 waux=w(Mp);
6 y=exp(-cext*(Qh(z,h(M0))*w(M0)*lambda0+sum(Qaux.*waux.*lambda0)));

```

---

```

1 function y=pi1(p)
2 global x0
3 cs0=0.1;
4 y=((w(x0)/p*cs0)^2+1)^(-1)*(p>0);

```

---

```

1 function y=q(z,h)
2 nu=12;
3 y=2*nu./h.*(1-(z./h).^nu).*(z./h).^nu-1;
4 end

```

---

```

1 function y=Qh(z,h)
2 nu=12;
3 y=((1-(z./h).^nu).^2).*(z<=h);
4 end

```

---

```

1 function y=r(x)
2 cr1=1;
3 cr2=50;
4 hm=12;
5 y=cr1./(1+exp(cr2*(1-h(x)/hm)));
6 end

```

---

```

1 function y=w(x)
2 phi=0.11;
3 y=x/phi;
4 end

```

## BIBLIOGRAFÍA

- [1] Diccionario de la real academia de la lengua, <https://dle.rae.es>.
- [2] L. M. Abia, Ó. Angulo, and J. C. López-Marcos. Size-structured population dynamics models and their numerical solutions. *Discrete and Contin. Dyn. Syst. Ser. B*, 4:1203–1222, 2004.
- [3] L. M. Abia, Ó. Angulo, and J. C. López-Marcos. Age-structured population models and their numerical solution. *Ecol. Model.*, 188:112–136, 2005.
- [4] L. M. Abia, Ó. Angulo, J. C. López-Marcos, and M. A. López-Marcos. Numerical integration of a hierarchically size-structured population model with contest competition. *J. Comput. Appl. Math.*, 258:116–134, 2014.
- [5] L. M. Abia and J. C. López-Marcos. Runge-Kutta methods for age-structured population models. *Appl. Numer. Math.*, 17:1–17, 1995.
- [6] L.M. Abia, O. Angulo, J.C. López-Marcos, and M.A. López-Marcos. Numerical integration of an age-structured population model with infinite life span. *Applied Mathematics and Computation*, 434:127401, dec 2022.
- [7] Ó. Angulo, R. Bravo de la Parra, J. C. López-Marcos, and M. A. Zavala. Stand dynamics and tree coexistence in an analytical structured model: The role of recruitment. *J. Theor. Biol.*, 333:91–101, 2013.
- [8] G. I. Bell and E. C. Anderson. Cell growth and division I. A mathematical model with applications to cell volume distributions in mammalian suspension cultures. *Biophys. J.*, 7:329–351, 1967.
- [9] V.I. Bogachev. *Measure Theory*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 2007.
- [10] Å. Brännström, L. Carlsson, and D. Simpson. On the convergence of the escalator boxcar train. *SIAM J. Numer. Anal.*, 51:3213–3231, 2013.

- [11] A. Calsina and J. Saldaña. Asymptotic behaviour of a model of hierarchically structured population dynamics. *J. Math. Biol.*, 35:967–987, 1997.
- [12] J. A. Carrillo, P. Gwiazda, K. Kropielnicka, and A. K. Marciniak-Czochra. The escalator boxcar train method for a system of age-structured equations in the space of measures. *SIAM J. Numer. Anal.*, 57:1842–1874, 2019.
- [13] A. M. de Roos. Numerical methods for structured population models: The escalator boxcar train. *Numer. Meth. Part. Differ. Equ.*, 4:173–195, 1988.
- [14] L. Euler. Reserches gènèrales sur la mortalitè et la multiplication du gènere humain. *Mem. Acad. R. Sci. Belles Lett. (Belg.)*, 16:144–146, 1760.
- [15] D.S. Falster, Å. Brännström, U. Dieckmann, and M. Westoby. Influence of four major plant traits on average height, leaf-area cover, net primary productivity, and biomass density in single-species forests: a theoretical investigation. *Journal of Ecology*, 99:148–164, 2010.
- [16] J. Goudriaan, W. S. C. Gurney, R. M. Nisbet, and S. P. Blythe. *Numerical approaches*, pages 452–494. Springer Berlin Heidelberg, 1986.
- [17] M. E. Gurtin and R. C. MacCamy. Nonlinear age-dependent population dynamics. *Arch. Ration. Mech. Anal.*, 54:281–300, 1974.
- [18] Piotr Gwiazda, Thomas Lorenz, and Anna Marciniak-Czochra. A nonlinear structured population model: Lipschitz continuity of measure-valued solutions with respect to model ingredients. *Journal of Differential Equations*, 248(11):2703–2735, 2010.
- [19] F. C. Hoppensteadt. An age dependent epidemic model. *J. Franklin Inst.*, 297:325–333, 1974.
- [20] L. Hörmander. *The Analysis of Linear Partial Differential Operators I*. Springer, New York, 1990.
- [21] M. Iannelli and F. A. Milner. *The Basic Approach to Age-Structured Population Dynamics*. Springer, Dordrecht, The Netherlands, 2017.
- [22] K. Ito, F. Kappel, and G. Peichl. A fully discretized approximation scheme for size-structured population models. *SIAM J. Numer. Anal.*, 28:923–954, 1991.

- [23] N. Kato. A general model of size-dependent population dynamics with nonlinear growth rate. *J. Math. Anal. Appl.*, 297:234–256, 2004.
- [24] H. L. Langhaar. General population theory in the age-time continuum. *J. Franklin Inst.*, 293:199–214, 1972.
- [25] J. C. López-Marcos. An upwind scheme for a nonlinear hyperbolic integro-differential equation with integral boundary condition. *Comput. Math. Appl.*, 22:15–28, 1991.
- [26] A. J. Lotka. The structure of a growing population. *Human Biol.*, 3:459–493, 1931.
- [27] T. R. Malthus. *An Essay on the Principle of Population*. J. Johnson, St. Paul's Churchyard, London, I edition, 1798.
- [28] A. G. McKendrick. Applications of mathematics to medical problems. *Proc. Edinburgh Math. Soc.*, 44:98–130, 1926.
- [29] J. A. J. Metz and O. Diekmann, editors. *The Dynamics of Physiologically Structured Populations*, volume 68 of *Springer Lecture Notes in Biomathematics*. Springer, Heidelberg, 1986.
- [30] L. F. Murphy. A nonlinear growth mechanism in size-structured population dynamics. *J. Theor. Biol.*, 104:493–506, 1983.
- [31] F. R. Sharpe and A. J. Lotka. A problem in age distribution. *Philos. Mag.*, 21:435–438, 1911.
- [32] J. W. Sinko and W. Streifer. A new model for age-size structure of a population. *Ecology*, 48:910–918, 1967.
- [33] J. Van Sickle. Analysis of a distributed-parameter population model based on physiological age. *J. Theor. Biol.*, 64:571–586, 1977.
- [34] P. F. Verhulst. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Corr. Math. et Phys.*, 10:113–121, 1838.
- [35] H. von Förster. *The Kinetics of Cellular Proliferation*, chapter Some remarks on changing populations, pages 382–407. Grune & Straton, New York, 1959.
- [36] G. F. Webb. *Theory of Nonlinear Age-Dependent Population Dynamics*. Marcel Dekker, eds, New York, 1985.

- [37] M. A. Zavala, Ó. Angulo, R. Bravo de la Parra, and J. C. López-Marcos. An analytical model of stand dynamics as a function of tree growth, mortality and recruitment: The shade tolerance-stand structure hypothesis revisited. *J. Theor. Biol.*, 244:440–450, 2007.
- [38] M. A. Zavala and R. Bravo de la Parra. A mechanistic model of tree competition and facilitation for mediterranean forests: Scaling from leaf physiology to stand dynamics. *Ecol. Model.*, 188:76–92, 2005.
- [39] L. Zhang, U. Dieckmann, and Å. Brännström. On the performance of four methods for the numerical solution of ecologically realistic size-structured population models. *Methods Ecol. Evol.*, 8:948–956, 2017.