Bol. Soc. Esp. Mat. Apl. n^o*31(2005), 53–72*

Análisis de algunos modelos de dinámica de poblaciones no lineales estructurados en edad y espacio*

M. Delgado, M. Molina-Becerra y A. Suárez

Departamento de Ecuaciones Diferenciales y Análisis Numérico, Universidad de Sevilla

madelgado@us.es, monica@us.es y suarez@us.es

Resumen

En este trabajo estudiamos modelos de la dinámica de poblaciones estructurados en edad con difusión. Construiremos un método de sub-supersolución y veremos que, efectivamente, bajo la hipótesis de la existencia de un par de sub-supersoluciones, encontramos existencia de solución entre dicho par. Después, aplicaremos este método a un problema logístico generalizado y a un modelo de tipo Holling-Tanner.

Palabras clave: *modelos estructurados en edad, método de sub-supersolución, condición inicial no local*

Clasificación por materias AMS: *95B25, 35K57, 35B05, 35Q80*

1 Introducción

1.1 Una breve introducción a los modelos estructurados en edad sin difusión

En los últimos doscientos años se han usado diversas teorías matemáticas para modelar y comprender el comportamiento de poblaciones humanas, animales, células, epidemias...

La primera contribución significativa a la teoría de la dinámica de poblaciones fue la de T. Malthus, quien en 1798 publicó su célebre *Ensayo sobre el principio de la población.* Su modelo lineal era satisfactorio siempre que la población no fuese demasiado grande. Es importante señalar que cuando la

*Este trabajo ha sido parcialmente financiado por el Ministerio de Ciencia y Tecnología bajo el proyecto BFM2003-06446-C02-01

Fecha de recepción: 25/01/05

población es “grande”, los modelos lineales no pueden ser exactos ya que no contemplan el hecho de que los individuos compiten entre sí por los recursos (como puede ser comida, espacio...). Posteriormente, en 1837, P. F. Verhulst añadió un término no lineal a la ley de Malthus que tenía en cuenta esta limitación de crecimiento, formulando un modelo conocido como *la ley logística*.

Más adelante se introduce la consideración de la edad de la población, que es un dato decisivo por ejemplo para las tasas de natalidad y mortalidad de las especies. F. R. Sharpe, A. Lotka (1911) y A. G. McKendrick (1926) (véanse [33, 29]) fueron los primeros en introducir la edad en los modelos de dinámica de poblaciones.

El *modelo de Sharpe-Lotka-McKendrick*, también llamado *modelo de von Foerster-McKendrick* o simplemente *ecuación de McKendrick*, supone que una población asexual puede ser descrita por una función de dos variables: edad y tiempo. En él se denota $\rho(a,t)$ la densidad de población de edad a en el instante de tiempo t. Entonces se tiene que

$$D\rho := \lim_{h\to 0} \frac{\rho(a+h,t+h)-\rho(a,t)}{h}$$

es la razón con la que la población de edad a cambia en tiempo. Cuando ρ es diferenciable, claramente, se tiene que

$$D\rho = \rho_t + \rho_a.$$

Se denota $d(a,t)$ el número de individuos de edad a que mueren en el tiempo t. Se supone que

$$d(a,t) = \mu(a)\,\rho(a,t),$$

donde $\mu(a)$ es la tasa de mortalidad para los individuos de edad a. A su vez, se supone que el proceso de nacimiento es descrito por la ecuación de renovación

$$\rho(0,t) = \int_0^\infty \beta(a)\rho(a,t)\,\mathrm{d}a,$$

donde $\beta(a)$ es la tasa de descendencia que tiene un individuo de edad a. Por último, se añade una condición inicial

$$\rho(a,0) = \rho_0(a).$$

El modelo resultante es

$$\begin{cases} D\rho(a,t) + \mu(a)\rho(a,t) = 0, \\ \rho(a,0) = \rho_0(a), \\ \rho(0,t) = \displaystyle\int_0^\infty \beta(a)\,\rho(a,t)\,\mathrm{d}a. \end{cases}$$

Este modelo es lineal y, como hemos comentado, no es aplicable a muchas situaciones reales. Así, como sucede habitualmente, el modelo ha ido mejorando desde su introducción, quedando incorporados nuevos aspectos y quedando planteadas nuevas dificultades matemáticas. Así, un modelo más de acuerdo con la realidad hace pensar en variar las tasas de mortalidad y fertilidad por ejemplo con la población total, P (parece lógico suponer que a mayor población mayor será su tasa de mortalidad).

En 1974, Gurtin y MacCamy, [18], introducen una formulación más realista de un modelo de dinámica de poblaciones no lineal, determinista y estructurado en edad. Consideran que tanto la tasa de natalidad como la tasa de mortalidad son funciones no lineales de P. El resultado es entonces el siguiente:

$$\begin{cases} \dfrac{\partial\rho}{\partial t}(a,t) + \dfrac{\partial\rho}{\partial a}(a,t) + \mu(a,P(t))\rho(a,t) = 0, \\ \rho(a,0) = \rho_0(a), \\ \rho(0,t) = \displaystyle\int_0^\infty \beta(a,P(t))\,\rho(a,t)\,\mathrm{d}a \end{cases} \tag{1}$$

donde la población total P está dada por

$$P(t) := \int_0^\infty \rho(a,t)\,\mathrm{d}a.$$

En los últimos años se ha avanzado en el estudio de estos modelos. Se tienen resultados de existencia y unicidad de solución para distintas expresiones de las tasas de nacimiento y mortalidad, en particular modelos logísticos [7], modelos con tasas de natalidad y mortalidad no acotada en tiempo [9], etc.

También se han estudiado otras cuestiones, como la existencia de estados de equilibrios, su estabilidad, el comportamiento asintótico global de las soluciones, etc.

Las técnicas básicas para el estudio de este tipo de modelos son las siguientes:

- Para el estudio de la existencia y unicidad de solución, principalmente, se utiliza un método de integración a lo largo de las líneas características $a+t = cte.$ que nos permite reducir el problema a un sistema de ecuaciones integrales para otras variables, cuya existencia y unicidad de solución se sigue de un teorema de punto fijo.

- Para el comportamiento asintótico, en el caso de procesos lineales, se suele buscar la existencia de soluciones *persistentes*, que tienen la forma $\rho(a,t) = T(t)\,A(a)$ (cf. [5]).

  Para modelos no lineales que no son de ecuaciones separables, los mejores resultados se siguen de la teoría de semigrupos de operadores no lineales (véase por ejemplo [32, 35]).

Ya que muchos problemas de población implican interacciones entre subclases de poblaciones, también se han estudiados modelos de sistemas con estructura de edad [35]. Esta formulación de sistemas se ha utilizado, entre otras muchas, para modelar epidemias. En estos modelos, se divide habitualmente la población p en tres subpoblaciones s, i y r, individuos susceptibles de contraer la enfermedad, individuos infectados por la misma e individuos inmunes (tras haber contraído la enfermedad y haber sanado), respectivamente. Evidentemente, se tiene que $p = s + i + r$. Se han considerado modelos denotados en la literatura por SIS (susceptibles-infectados-susceptibles) donde pasar la enfermedad no implica inmunidad y por SIR (susceptibles-infectados-inmunes) donde ocurre lo contrario. Modelos como éstos han sido estudiados por ejemplo en [6] y [20].

También, se han incorporado modelos de dinámicas de poblaciones en el que interactúan dos especies diferentes con estructura de edad, como por ejemplo modelos de presa-depredador (cf. [17, 34]). En otros modelos introducidos se mezclan sistemas de presa-depredador con sistemas de epidemias (véase por ejemplo [8] sin estructura en edad y [4, 11] con estructura en edad en la presa).

Pero, en general, la abundante literatura resulta poco sistemática (véase [31]), puesto que es bastante complicado desarrollar argumentos que sirvan para cualquier tipo de problemas con estructura en edad.

1.2 Introducción a los modelos estructurados en edad con difusión

En [16], Gurtin introduce la edad en los modelos de dinámica de poblaciones con difusión. Así, supuso que la evolución de la población estaba gobernada por la ley

$$\rho_t + \rho_a = -div\, q + s,$$

donde $\rho(x, a, t)$ denota la función distribución de la población, $x \in \Omega$ (Ω un abierto acotado y regular de $\mathbb{R}^N$), q el flujo de la población debido a la dispersión y s representa la variación neta de los individuos, debida generalmente a la mortalidad de la especie.

En 1977, Gurtin y MacCamy [19] diferenciaron entre dos clases de difusión: la difusión debida a una dispersión aleatoria (lineal) y la difusión para evitar el hacinamiento, es decir aquélla en la que las especies migran de zonas de alta a baja densidad de población (difusión no lineal). Los autores aplicaron los resultados que se conocían para el caso sin estructura en edad, a una extensión no lineal de un modelo con estructura en edad aparecido en [16]. Supusieron que la tasa de variación de individuos era debida exclusivamente a la muerte en la población y tomaba la forma:

$$s(x, a, t) := -\mu(a, P)\rho,$$

donde μ representa la tasa de mortalidad de la especie y P denota la población total, es decir

$$P(x, t) = \int_0^\infty \rho(x, a, t)\, \mathrm{d}a.$$

El proceso de nacimiento venía modelado por la siguiente ecuación:

$$\rho(x, 0, t) = \int_0^\infty \beta(a, P)\rho(x, a, t)\, \mathrm{d}a.$$

Además, el flujo de la población debido a la dispersión seguía la ley usual

$$q = \rho\mathbf{v},$$

siendo $\mathbf{v}$ la velocidad de difusión. Puesto que estaban interesados en situaciones en las que la difusión evitaba la concentración, asumieron que:

$$\mathbf{v} = -k(a, \rho, P)\nabla P.$$

Así, suponiendo que tanto μ como β y k son independientes de a y además k es independiente de ρ, obtuvieron el sistema de ecuaciones:

$$\begin{cases} \rho_t + \rho_a + \mu(P)\rho = div\left[\rho k(P)\nabla P\right], \\ \rho(x, 0, t) = \beta(P)P(x, t). \end{cases}$$

Integrando en la variable edad, se tiene una ecuación sin estructura en edad.

A partir de la década de los años 80, estos modelos empiezan a desarrollarse y así muchos trabajos aparecen en la literatura [14, 15, 23, 26, 28]. Estudian modelos lineales y no lineales, a causa de la dependencia de la población total en las tasas de mortalidad y fertilidad y también consideran distintos tipos de difusión.

Más recientemente, Kubo y Langlais [21, 22] introducen en el término de variación neta una función lineal positiva, es decir, suponen que la densidad de población puede aumentar por agentes externos. Además, bajo ciertas hipótesis de periocidad en los datos, dan resultados de existencia y no existencia de solución periódica, aplicando los resultados obtenidos a un sistema de epidemias con difusión.

Pero, que nosotros sepamos, en ninguno de estos modelos se estudia el caso en el que la tasa de variación neta de la especie puede deberse tanto a entrada como a salida de individuos (no sólo natalidad y mortalidad, sino también inmigración y emigración) y además es un término no lineal dependiente de la densidad de población.

Últimamente, se ha comenzado con el estudio de los problemas de control y controlabilidad aplicados a problemas lineales y no lineales con difusión (véanse por ejemplo los trabajos de Ainseba, Langlais y Aniţa [1, 2, 3] entre otros).

En este trabajo analizaremos modelos evolutivos no lineales con dependencia en edad y espacio [12]. En la sección siguiente veremos que un método de sub-supersolución para este tipo de problemas funciona y después se lo aplicaremos a un par de problemas ecológicos: a un modelo logístico generalizado y a un modelo de tipo Holling-Tanner. En la última sección, analizaremos los problemas estacionarios en tiempo asociados [10].

2 Modelos evolutivos dependientes en edad con difusión

En esta sección vamos a considerar un modelo semilineal que describe la dinámica de una especie con dependencia en edad y estructura espacial.

El modelo que estudiamos es una generalización de modelos estudiados anteriormente (véanse por ejemplo los modelos aparecidos en los trabajos de Langlais [25, 27, 28]). En éstos se supone que la variación neta de individuos viene únicamente dada por la mortalidad de la especie, es decir es un término de salida de individuos, mientras que en el modelo que detallaremos a continuación aparece además un término de reacción con el medio donde habita la especie no lineal.

Sea $u(x,a,t)$ la densidad de la población de edad $a>0$, en el instante de tiempo $t>0$ y en la posición $x\in\Omega$, donde Ω es un dominio acotado de $\mathbb{R}^N$, con frontera, $\partial\Omega$, regular. Supondremos que la difusión es lineal, i.e. el flujo de población viene dado por ∇u, donde ∇ es el gradiente con respecto a la variable espacial. Además, asumiremos que la entrada-salida de individuos viene dada por un término de mortalidad y un término de reacción, i.e.

$$s := -\mu(x,a,t)u + f(x,a,t,u),$$

donde $\mu(x,a,t)$ es la tasa de la mortalidad natural de la especie y f describe el efecto del entorno en la población, es decir migración e inmigración de la especie. Tendremos que f es positiva cuando el entorno es favorable y negativa cuando es hostil.

Además, supondremos que los individuos de la población no alcanzan la edad máxima, $A_\dagger$; es decir, mueren antes de alcanzar dicha edad.

Asumiremos que el proceso de nacimiento viene dado por la ecuación

$$u(x,0,t) = \int_0^{A_\dagger} \beta(x,a,t)u(x,a,t)\,\mathrm{d}a,$$

donde $\beta(x,a,t)$ representa la tasa de fertilidad.

Finalmente, supondremos que la frontera $\partial\Omega$ del dominio Ω es inhabitable, lo que implica una condición frontera de tipo Dirichlet homogénea.

Sea T un número real positivo y denotemos $\mathcal{O}$ el abierto $(0,A_\dagger)\times(0,T)$. Entonces, el modelo que consideramos es el siguiente:

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t} + \dfrac{\partial u}{\partial a} - \Delta u + \mu(x,a,t)u = f(x,a,t,u) & \text{en } \Omega\times\mathcal{O}, \\ u(x,a,t) = 0 & \text{sobre } \partial\Omega\times\mathcal{O}, \\ u(x,a,0) = u_0(x,a) & \text{en } \Omega\times(0,A_\dagger), \\ u(x,0,t) = \displaystyle\int_0^{A_\dagger} \beta(x,a,t)u(x,a,t)\mathrm{d}a & \text{en } \Omega\times(0,T). \end{cases} \tag{2}$$

En primer lugar vamos a dar el concepto de solución que emplearemos a lo largo de la sección:

Definición 1 *Una función $u:\Omega\times\mathcal{O}\to\mathbb{R}$ es una solución del problema* (2) *si $u\in L^2(\mathcal{O};H_0^1(\Omega))$ y además verifica*

$$(\partial_t+\partial_a)u + \mu u \in L^2(\mathcal{O};H^{-1}(\Omega)),$$
$$f(\cdot,\cdot,\cdot,u)\in L^2(\mathcal{O};H^{-1}(\Omega))$$

y, para cualquier $w \in L^2(\mathcal{O}; H_0^1(\Omega))$*, se tiene que*

$$\begin{aligned}\iint_{\mathcal{O}} \langle (\partial_t + \partial_a)u + \mu u, w\rangle \mathrm{d}a\,\mathrm{d}t + \iiint_{\Omega\times\mathcal{O}} \nabla u \cdot \nabla w \,\mathrm{d}x\,\mathrm{d}a\,\mathrm{d}t \\ = \iint_{\mathcal{O}} \langle f(\cdot, a, t, u), w\rangle \mathrm{d}a\,\mathrm{d}t,\end{aligned} \tag{3}$$

donde $\langle \cdot\,, \cdot \rangle$ *denota el producto de dualidad entre* $H^{-1}(\Omega)$ *y* $H_0^1(\Omega)$*.*

Gracias a la regularidad pedida a una solución u, las condiciones iniciales tienen sentido en $L^2(\Omega \times (0, A_\dagger))$ y $L^2(\Omega \times (0, T))$, respectivamente y, por tanto, u tiene que verificar:

$$\begin{aligned} u(x,a,0) &= u_0(x,a), \text{ en } L^2(\Omega \times (0,A_\dagger)) \\ u(x,0,t) &= \int_0^{A_\dagger} \beta(x,a,t)u(x,a,t)\mathrm{d}a, \text{ en } L^2(\Omega \times (0,T)). \end{aligned}$$

Vamos a suponer que

($\mathcal{H}_\mu$) La tasa de mortalidad verifica

$$\mu \in \mathcal{C}^0(\overline{\Omega} \times [0, A_\dagger) \times [0,T]), \qquad \mu(x,a,t) \geq 0 \text{ en } \Omega \times \mathcal{O} \tag{4}$$

y su comportamiento en $a = A_\dagger$ viene dado por la “condición de divergencia”(véase por ejemplo [24]):

$$\begin{cases} 0 < t < A_\dagger, & x \in \Omega, \quad \lim\limits_{a \to A_\dagger} \displaystyle\int_0^t \mu(x, a - t + \tau, \tau)\mathrm{d}\tau = +\infty, \\ A_\dagger < t < T, & x \in \Omega, \quad \lim\limits_{a \to A_\dagger} \displaystyle\int_0^a \mu(x, \alpha, t - a + \alpha)\mathrm{d}\alpha = +\infty. \end{cases} \tag{5}$$

($\mathcal{H}_\beta$) La tasa de natalidad β, definida en $\Omega \times \mathcal{O}$, verifica

$$\beta \in L^\infty(\Omega \times \mathcal{O}), \qquad \beta(x,a,t) \geq 0 \;\text{ e.c.t }\; \Omega \times \mathcal{O}. \tag{6}$$

Pondremos

$$\bar{\beta} := \sup\{\beta(x,a,t) : (x,a,t) \in \Omega \times \mathcal{O}\} \tag{7}$$

($\mathcal{H}_0$) Asumiremos que la condición inicial, u_0, verifica

$$u_0 \in L^2(\Omega \times (0, A_\dagger)). \tag{8}$$

Nota 1 La condición (5) nos garantiza que, bajo ciertas hipótesis sobre f, la solución del problema (2) se anula en $a = A_\dagger$. Es decir, la población muere al alcanzar la edad $a = A_\dagger$ (véase por ejemplo [15, teorema 3]).

El siguiente resultado nos da la existencia y unicidad de solución de (2) bajo la hipótesis de lipschitzianidad global de f. La demostración está basada en la definición de una aplicación y la búsqueda de su único punto fijo (basada en el teorema del punto fijo de Banach), que será justamente la solución del problema.

Teorema 1 *Supongamos* $(\mathcal{H}_\mu)$, $(\mathcal{H}_\beta)$, $(\mathcal{H}_0)$ *y además*

$(\mathcal{H}_f)$ f *es lipschitziana con respecto a la cuarta variable, i.e. existe una constante L positiva tal que e.c.t.* $(x,a,t) \in \Omega \times \mathcal{O}$

$$|f(x,a,t,s_1) - f(x,a,t,s_2)| \le L|s_1 - s_2| \text{ e.c.t } s_1, s_2 \in \mathbb{R}.$$

Además suponemos que

$$f(\cdot,\cdot,\cdot,0) \in L^2(\Omega \times \mathcal{O}). \tag{9}$$

Entonces existe una única solución, u, del problema (2).

2.1 El método de sub-supersolución

En una segunda etapa hemos establecido un método de sub-supersolución para problemas del tipo (2). Dicho método nos permitirá debilitar la hipótesis de lipschitzianidad global de f a carácter Lipschitz en la zona comprendida entre la sub y la supersolución. También nos ayudará en el estudio del comportamiento asintótico de la solución.

Definición 2 *Se dice que una función* $\underline{u} \in L^2(\mathcal{O}; H^1(\Omega))$ *es una subsolución del problema* (2) *si*

$$(\partial_t + \partial_a)\underline{u} + \mu\underline{u} \in L^2(\mathcal{O}; (H^1(\Omega))'),$$
$$f(\cdot,\cdot,\cdot,\underline{u}) \in L^2(\Omega \times \mathcal{O})$$

y además verifica

a) Para toda $v \in L^2(\mathcal{O}; H_0^1(\Omega))$ *positiva*

$$\begin{aligned}\iint_{\mathcal{O}} \langle (\partial_t + \partial_a)\,\underline{u} + \mu\underline{u}, v\rangle \,\mathrm{d}a\,\mathrm{d}t + \iiint_{\Omega\times\mathcal{O}} \nabla\underline{u}\cdot\nabla v \,\mathrm{d}x\,\mathrm{d}a\,\mathrm{d}t \\ \le \iint_{\mathcal{O}} f(x,a,t,\underline{u})\, v \,\mathrm{d}a\,\mathrm{d}t,\end{aligned} \tag{10}$$

b) $\underline{u}(x,a,t) \le 0$ *sobre* $\partial\Omega \times \mathcal{O}$*, en el sentido débil,*

c) $\underline{u}(x,0,t) \le \int_0^{A_\dagger} \beta(x,a,t)\underline{u}(x,a,t)\,\mathrm{d}a$ *en* $\Omega \times (0,T)$*,*

d) $\underline{u}(x,a,0) \le u_0(x,a)$ *en* $\Omega \times (0, A_\dagger)$.

Análogamente, se define una supersolución, $\overline{u}$*, invirtiendo las desigualdades anteriores.*

El siguiente resultado proporciona la existencia y unicidad de solución de (2) entre la sub y la supersolución:

Teorema 2 *Supongamos que existe un par de sub-supersoluciones de* (2), $\underline{u}$, $\overline{u}$, *y que* f *verifica*

$$|f(x,a,t,s_1) - f(x,a,t,s_2)| \leq L|s_1 - s_2| \ p.c.t. \ s_1, s_2 \in [u_*, u^*]\,, \tag{11}$$

con

$$\begin{aligned} u_* &= \inf_{(x,a,t)\in\Omega\times\mathcal{O}} \{\underline{u}(x,a,t), \overline{u}(x,a,t)\}, \\ u^* &= \sup_{(x,a,t)\in\Omega\times\mathcal{O}} \{\underline{u}(x,a,t), \overline{u}(x,a,t)\}. \end{aligned} \tag{12}$$

Entonces

$$\underline{u} \leq \overline{u}.$$

Además, (2) *posee una única solución,* u*, tal que*

$$\underline{u} \leq u \leq \overline{u}. \tag{13}$$

La prueba de este resultado está basada en un principio del máximo y en la aplicación de un método de punto fijo; para una demostración detallada, ver [12, teoremas 3.2 y 3.4].

2.2 Aplicación a algunos modelos ecológicos

Vamos a aplicar el método de sub-supersolución descrito anteriormente a algunos modelos ecológicos. En concreto, consideraremos el modelo

$$\begin{cases} \partial_t u + \partial_a u - \Delta u + \mu(a)u = \lambda u + F(u) & \text{en } \Omega\times\mathcal{O}, \\ u(x,a,t) = 0 & \text{sobre } \partial\Omega\times\mathcal{O}, \\ u(x,a,0) = u_0(x,a) & \text{en } \Omega\times(0,A_\dagger), \\ u(x,0,t) = \displaystyle\int_0^{A_\dagger} \beta(a)u(x,a,t)\,\mathrm{d}a & \text{en } \Omega\times(0,T), \end{cases} \tag{14}$$

con las particularizaciones siguientes:

- Un modelo **logístico generalizado**, es decir

  $$F(s) \equiv -g(s),$$

  donde g satisface la siguiente condición

  ($\mathcal{H}_g$) g es localmente lipschitziana, $g(0) = 0$, $g(s) \geq 0$ para todo $s \in \mathbb{R}_+$,

  $$\lim_{s\to 0} \frac{g(s)}{s} = 0, \tag{15}$$

  $$\lim_{s\to +\infty} \frac{g(s)}{s} = +\infty. \tag{16}$$

El caso típico es $g(s) \equiv s^p$, con $p > 1$.

- Un modelo de **tipo Holling-Tanner**, es decir,

$$F(s) \equiv \frac{s}{1+s}.$$

Obsérvese que en este caso podemos escribir que

$$\lambda s + F(s) \equiv (\lambda+1)s - \frac{s^2}{1+s}$$

y es trivial comprobar que este caso no está incluido en el precedente, pues no se verifica la condición (16).

En primer lugar, analicemos el problema lineal asociado a (14), es decir el caso en que $F \equiv 0$. El problema es el que sigue:

$$\begin{cases} \partial_t \omega + \partial_a \omega - \Delta\omega + \mu(a)\omega = \lambda\omega & \text{en } \Omega \times \mathcal{O}, \\ \omega(x,a,t) = 0 & \text{sobre } \partial\Omega \times \mathcal{O}, \\ \omega(x,a,0) = u_0(x,a) & \text{en } \Omega \times (0, A_\dagger), \\ \omega(x,0,t) = \displaystyle\int_0^{A_\dagger} \beta(a)\omega(x,a,t)\,\mathrm{d}a & \text{en } \Omega \times (0,T), \end{cases} \tag{17}$$

donde β satisface la condición $(\mathcal{H}_\beta)$, $\lambda \in \mathbb{R}$ y u_0 y μ verifican

$(\mathcal{H}_0^*)$ $u_0 \in L^\infty(\Omega \times (0, A_\dagger))$ y $u_0(x,a) \geq 0$ e.c.t. $(x,a) \in \Omega \times (0, A_\dagger)$,

$(\mathcal{H}_\mu^*)$ μ es una función tal que $\mu \in L^\infty(0,r)$ para $r < A_\dagger$ y

$$\int_0^{A_\dagger} \mu(a)\,\mathrm{d}a = +\infty. \tag{18}$$

Observemos que (18) es equivalente a (5) cuando $\mu \equiv \mu(a)$. Este problema fue estudiado en 1988 por Langlais [28]. Siguiendo la notación de dicho trabajo, pondremos

$$\pi(a) = \exp\left(-\int_0^a \mu(\sigma)\,\mathrm{d}\sigma\right),$$

y denotaremos r_μ la única solución real de la ecuación

$$\int_0^{A_\dagger} \beta(a)\pi(a)e^{-ra}\,\mathrm{d}a = 1. \tag{19}$$

Finalmente, λ_1 denotará el primer autovalor del problema de Dirichlet homogéneo para el operador $-\Delta$ en Ω.

Los resultados sobre el comportamiento asintótico de (17) son los siguientes (para una demostración ver [28, secciones 3 y 4]):

Teorema 3 *Supongamos que se verifican las hipótesis* $(\mathcal{H}_\beta)$, $(\mathcal{H}_0^*)$ *y* $(\mathcal{H}_\mu^*)$ *y que existe* $0 \leq A_0 \leq A_\dagger$ *tal que* $\operatorname{sop}(\beta) \subset [0, A_0]$. *Entonces existe una única solución,* ω_λ, *de* (17). *Además, fijado* $T > 0$, ω_λ *está acotada en* $\Omega \times \mathcal{O}$. *Además,*

1. *Si* $\operatorname{sop}(u_0) \subset \bar{\Omega} \times (A_0, A_\dagger)$, *la solución de* (17) *satisface* $\omega_\lambda(x, a, t) = 0$ *para* $t > a$ *y* $x \in \Omega$. *Además, para cada* $A > 0$

$$\omega_\lambda(\cdot, \cdot, t) \underset{t \to +\infty}{\longrightarrow} 0 \text{ uniformemente en } \bar{\Omega} \times [0, A].$$

2. *Supongamos que la condición inicial* u_0 *verifica*

$$\operatorname{sop}(u_0) \cap (\Omega \times (0, A_0)) \neq \emptyset.$$

Entonces

i) *Si* $\lambda < \lambda_1 - r_\mu$, *la solución de* (17) *verifica*

$$\omega_\lambda(\cdot, \cdot, t) \underset{t \to +\infty}{\longrightarrow} 0 \text{ uniformemente en } \bar{\Omega} \times [0, A_\dagger].$$

ii) *Si* $\lambda = \lambda_1 - r_\mu$, *la solución de* (17) *verifica*

$$\omega_\lambda(x, a, t) \underset{t \to +\infty}{\longrightarrow} g(x, a) \text{ en } L^2(\Omega \times (0, A_\dagger))$$

para una cierta función $g \in L^2_+(\Omega \times (0, A_\dagger))$.

iii) *Si* $\lambda > \lambda_1 - r_\mu$, *la solución de* (17) *verifica*

$$\omega_\lambda(x, a, t) \underset{t \to +\infty}{\longrightarrow} +\infty \text{ en } L^2(\Omega \times (0, A_\dagger)).$$

Para una descripción de la función g que aparece en este resultado, véase [28, Teorema 4.9].

2.2.1 Un problema logístico generalizado

Primero aplicaremos los resultados del teorema 2 al problema logístico generalizado

$$\begin{cases} \partial_t u + \partial_a u - \Delta u + \mu(a) u = \lambda u - g(u) & \text{en } \Omega \times \mathcal{O}, \\ u(x, a, t) = 0 & \text{sobre } \partial\Omega \times \mathcal{O}, \\ u(x, a, 0) = u_0(x, a) & \text{en } \Omega \times (0, A_\dagger), \\ u(x, 0, t) = \displaystyle\int_0^{A_\dagger} \beta(a) u(x, a, t) \, \mathrm{d}a & \text{en } \Omega \times (0, T), \end{cases} \tag{20}$$

donde $\lambda \in \mathbb{R}$.

Teorema 4 *Supongamos que se verifican las hipótesis* $(\mathcal{H}_\beta)$, $(\mathcal{H}_0^*)$, $(\mathcal{H}_g)$ *y* $(\mathcal{H}_\mu^*)$. *Entonces existe una única solución positiva,* u, *del problema* (20). *Supongamos que existe* $0 \leq A_0 \leq A_\dagger$ *tal que* $\operatorname{sop}(\beta) \subset [0, A_0]$. *Entonces*

1. *Si* $\operatorname{sop}(u_0) \subset \bar{\Omega} \times (A_0, A_\dagger)$*, la solución de* (20) *satisface* $u(x,a,t) = 0$ *para* $t > a$ *y* $x \in \Omega$*. Además, para cada* $A > 0$

$$u(\cdot,\cdot,t) \underset{t\to+\infty}{\longrightarrow} 0 \text{ uniformemente en } \bar{\Omega} \times [0, A].$$

2. *Supongamos que la condición inicial,* u_0*, verifica*

$$\operatorname{sop}(u_0) \cap (\Omega \times (0, A_0)) \neq \emptyset.$$

Entonces

i) Si $\lambda < \lambda_1 - r_\mu$*, la solución de* (20) *satisface*

$$u(\cdot,\cdot,t) \underset{t\to+\infty}{\longrightarrow} 0 \text{ uniformemente en } \bar{\Omega} \times [0, A_\dagger].$$

ii) Si $\lambda > \lambda_1 - r_\mu$ *y* $u_0(x,a) > 0$ *en* $\Omega \times (0, A_\dagger)$*, entonces el modelo* (20) *es permanente en el sentido siguiente: existe una subsolución* $\underline{u}$ *y una supersolución* $\overline{u}$ *de* (20) *tales que p.c.t.* $(x,a,t) \in \Omega \times (0, A_\dagger) \times (0, +\infty)$*:*

$$\underline{u}(x,a) \leq u(x,a,t) \leq \overline{u}(x,a). \tag{21}$$

Demostración. Vamos a dar a continuación una idea de la demostración.

Claramente, se tiene que 0 y la solución ω_λ de (17) son un par de sub-supersoluciones de (20). Luego una aplicación directa del teorema 2 nos da la existencia y unicidad de solución positiva. Además, aplicando el teorema 3, obtenemos *1* y *2 i)*.

Para la demostración de (21), consideramos como subsolución la función:

$$\underline{u}(x,a) := \varepsilon \exp\left(-r_\mu a - \int_0^a \mu(s)\,\mathrm{d}s\right)\varphi_1(x)$$

con $\varepsilon > 0$ suficientemente pequeño y φ_1 una autofunción positiva asociada al autovalor λ_1. Y como supersolución consideramos la función:

$$\overline{u}(x,a) := K \exp\left(-r_m a - \int_0^a m(s)\,\mathrm{d}s\right)\widetilde{\varphi_1}(x),$$

donde $\widetilde{\varphi_1}$ es la autofunción positiva asociada a $\widetilde{\lambda_1}$, el primer autovalor del problema de Dirichlet homogéneo para $-\Delta$ en el dominio $\widetilde{\Omega}$, siendo $\Omega \subset\subset \widetilde{\Omega}$ y $m \in \mathcal{C}^0([0, A_\dagger])$ tal que $m(a) \leq \mu(a)$ para todo $a \in [0, A_\dagger]$. Entonces, aplicando (13) se obtiene (21). $\square$

2.2.2 Un modelo de tipo Holling-Tanner

Ahora, vamos a aplicar el teorema 2 a un modelo de Holling-Tanner, es decir al problema

$$\begin{cases} \partial_t u + \partial_a u - \Delta u + \mu(a)u = \lambda u + \dfrac{u}{1+u} & \text{en } \Omega \times \mathcal{O}, \\ u(x,a,t) = 0 & \text{sobre } \partial\Omega \times \mathcal{O}, \\ u(x,a,0) = u_0(x,a) & \text{en } \Omega \times (0, A_\dagger), \\ u(x,0,t) = \displaystyle\int_0^{A_\dagger} \beta(a) u(x,a,t)\,\mathrm{d}a & \text{en } \Omega \times (0,T), \end{cases} \tag{22}$$

donde $\lambda \in \mathbb{R}$.

Teorema 5 *Supongamos que se verifican las hipótesis* $(\mathcal{H}_\beta)$, $(\mathcal{H}_0^*)$, $(\mathcal{H}_\mu^*)$ *y que* $\mu \in \mathcal{C}^0([0, A_\dagger))$ *es una función creciente. Entonces existe una única solución positiva* u *de* (22).

Supongamos además que existe $0 \le A_0 \le A_\dagger$ *tal que* $\mathrm{sop}(\beta) \subset [0, A_0]$. *Entonces:*

1. *Si* $\mathrm{sop}(u_0) \subset \bar{\Omega} \times (A_0, A_\dagger)$, *la solución de* (22) *verifica* $u(x,a,t) = 0$ *para* $t > a$ *y* $x \in \Omega$. *Además, para cada* $A > 0$,

$$u(\cdot,\cdot,t) \to 0 \text{ uniformemente } \bar{\Omega} \times [0, A] \text{ cuando } t \to +\infty.$$

2. *Supongamos que la condición inicial* u_0 *verifica*

$$\mathrm{sop}(u_0) \cap (\Omega \times (0, A_0)) \neq \emptyset.$$

Entonces

   i) Si $\lambda < \lambda_1 - r_\mu - 1$, *la solución de* (22) *verifica*

$$u(\cdot,\cdot,t) \to 0 \text{ uniformemente en } \bar{\Omega} \times [0, A_\dagger] \text{ cuando } t \to +\infty.$$

   ii) Si $\lambda > \lambda_1 - r_\mu$, *la solución de* (22) *verifica*

$$u(x,a,t) \to +\infty \text{ en } L^2(\Omega \times (0, A_\dagger)) \text{ cuando } t \to +\infty.$$

   iii) Si $\lambda \in (\lambda_1 - r_\mu - 1, \lambda_1 - r_\mu)$ *y* $u_0(x,a) > 0$ *en* $\Omega \times (0, A_\dagger)$, *entonces* (22) *es un sistema permanente, en el sentido que se explica en el teorema* 4.

Demostración. Daremos a continuación una idea de la prueba.

Primero, para ver la existencia y unicidad de solución positiva del problema, tomamos como subsolución la función idénticamente nula y como supersolución $\omega_{\lambda+1}$, solución del problema (17) donde en el término de la derecha en vez de λ tenemos $\lambda + 1$. Con este par de sub-supersoluciones y una aplicación directa de los teoremas 2 y 3, se tienen *1* y *2 i)*.

Por otra parte, tenemos que la solución u de (22) es una supersolución de (17) y por consiguiente $\omega_\lambda \leq u$; y de aquí se sigue *2 ii)*.

Para la demostración de *2 iii)*, tomaremos como subsolución la misma que en el teorema 4, es decir, la función

$$\underline{u}(x,a) := \varepsilon \exp\left(-r_\mu a - \int_0^a \mu(s)\,\mathrm{d}s\right)\varphi_1(x).$$

Y tomaremos como supersolución

$$\overline{u}(x,a) := K \exp\left(-r_{\mu_n} a - \int_0^a \mu_n(s)\,\mathrm{d}s\right)\overline{\varphi}_1(x)$$

con $K > 0$ suficientemente grande, donde

$$\mu_n(s) := \begin{cases} \mu(0) & 0 \leq s \leq 1/n, \\ \mu(s-1/n) & 1/n < s < A_\dagger + 1/n, \end{cases}$$

$\overline{\varphi}_1$ es la autofunción positiva asociada a $\overline{\lambda}_1$, $\overline{\lambda}_1$ es el primer autovalor del problema de Dirichlet homogéneo para $-\Delta$ en el dominio Ω_1 y Ω_1 está elegido de forma que $\Omega \subset\subset \Omega_1$. Y aplicando (13) se obtiene directamente *2 iii)*.

□

3 Estudio del problema estacionario asociado al modelo con difusión

Vamos a estudiar el problema estacionario asociado al problema (2). Por tanto, supondremos que la tasa de mortalidad μ es independiente del tiempo. Así, conservando la notación de la sección anterior, estudiamos el problema no lineal siguiente:

$$\begin{cases} \partial_a u - \Delta u + \mu(x,a)u = f(x,a,u) & \text{en } \Omega \times (0, A_\dagger), \\ u(x,a) = 0 & \text{sobre } \partial\Omega \times (0, A_\dagger), \\ u(x,0) = \displaystyle\int_0^{A_\dagger} \beta(x,a)u(x,a)\mathrm{d}a & \text{en } \Omega. \end{cases} \tag{23}$$

Una de las principales dificultades que nos encontramos en el estudio del problema (23) es que vamos a suponer que μ explota en edad finita, para poder garantizar que la población se extingue al llegar a la edad máxima $A_\dagger$ y además la condición inicial es no local. Es por ello que no podemos aplicar el método clásico de sub-supersoluciones para problemas parabólicos (véase por ejemplo [13] y [30]). Por esta razón, en esta sección, análogamente a como se ha hecho en la sección precedente, vamos a justificar un método de sub-supersolución.

El concepto de solución es ahora el siguiente:

Definición 3 *Diremos que una función u es una solución del problema* (23) *si* $u \in L^2(0, A_\dagger; H^1(\Omega))$, *se tiene que*

$$\partial_a u + \mu u \in L^2(0, A_\dagger; H^{-1}(\Omega)),$$
$$f(\cdot, \cdot, u) \in L^2(0, A_\dagger; H^{-1}(\Omega)),$$

para cualquier $v \in L^2(0, A_\dagger; H_0^1(\Omega))$ *se tiene que*

$$\int_0^{A_\dagger} \langle \partial_a u + \mu u, v\rangle \, \mathrm{d}a + \iint_{\Omega\times(0,A_\dagger)} \nabla u \cdot \nabla v \, \mathrm{d}x \, \mathrm{d}a$$
$$= \iint_{\Omega\times(0,A_\dagger)} f(x, a, u) v \, \mathrm{d}x \, \mathrm{d}a,$$

$$u(x, a) = 0 \textit{ sobre } \partial\Omega \times (0, A_\dagger)$$

y

$$u(x, 0) = \int_0^{A_\dagger} \beta(x, a) u(x, a) \, \mathrm{d}a, \textit{ en } \Omega.$$

Supondremos que se cumplen las siguientes hipótesis:

$(\widetilde{\mathcal{H}_\mu})$ μ es una función tal que $\mu \in L^\infty(\overline{\Omega} \times (0, r))$ para $r < A_\dagger$,

$$\int_0^r \mu_M(a) \, \mathrm{d}a < \infty \quad \text{y} \quad \int_0^{A_\dagger} \mu_L(a) \, \mathrm{d}a = +\infty, \tag{24}$$

donde

$$\mu_L(a) := \inf_{x\in\overline{\Omega}} \mu(x, a) \quad \text{y} \quad \mu_M(a) := \sup_{x\in\overline{\Omega}} \mu(x, a).$$

$(\widetilde{\mathcal{H}_\beta})$ $\beta \in L^\infty(\Omega \times (0, A_\dagger))$ es positiva y no trivial.

3.1 El método de sub-supersolución

Vamos a presentar a continuación un método de sub-supersolución que conducirá a la existencia de una solución minimal y una solución maximal entre la subsolución y la supersolución. Primero, digamos qué entendemos por un par de sub-supersoluciones:

Definición 4 *Diremos que una función* $\overline{u} \in L^2(0, A_\dagger; H^1(\Omega))$ *es una supersolución de* (23) *si*

$$\partial_a \overline{u} + \mu \overline{u} \in L^2(0, A_\dagger; (H^1(\Omega))'),$$

$$f(\cdot, \cdot, \overline{u}) \in L^2(\Omega \times (0, A_\dagger)),$$

para toda $v \in L^2(0, A_\dagger; H_0^1(\Omega))$ *positiva se tiene que*

$$\int_0^{A_\dagger} \langle \partial_a \overline{u} + \mu \overline{u}, v \rangle \, \mathrm{d}a + \iint_{\Omega \times (0, A_\dagger)} \nabla \overline{u} \cdot \nabla v \, \mathrm{d}x \, \mathrm{d}a$$
$$\geq \iint_{\Omega \times (0, A_\dagger)} f(x, a, \overline{u}) v \, \mathrm{d}x \, \mathrm{d}a,$$
$$\overline{u}(x, a) \geq 0 \ \textit{sobre} \ \partial\Omega \times (0, A_\dagger)$$

y

$$\overline{u}(x, 0) \geq \int_0^{A_\dagger} \beta(x, a) \overline{u}(x, a) \, \mathrm{d}a \ \textit{en} \ \Omega.$$

Análogamente se define el concepto de subsolución (cambiando las desigualdades anteriores por sus contrarias).

Recordaremos ahora un resultado de existencia de solución bajo la hipótesis de existencia de un par de sub-supersoluciones. Dicho resultado está basado en la construcción de un par de sucesiones que arrancan respectivamente en la subsolución y supersolución.

Teorema 6 *Supongamos que se verifican las condiciones* $(\widetilde{\mathcal{H}_\mu})$ *y* $(\widetilde{\mathcal{H}_\beta})$ *y que además* f *verifica*

$$|f(x, a, s_1) - f(x, a, s_2)| \leq L|s_1 - s_2|, \ \textit{e.c.t.} \ (x, a) \in \Omega \times (0, A_\dagger), s_1, s_2 \in \mathbb{R}. \quad (25)$$

Si existe un par de sub-supersoluciones de (23) *tales que* $\underline{u} \leq \overline{u}$, *entonces existe una solución minimal* u_* *y una solución maximal* u^* *de* (23) *en el sentido siguiente: para cualquier otra solución*

$$u \in [\underline{u}, \overline{u}] := \{u \in L^2(\Omega \times (0, A_\dagger)) : \underline{u} \leq u \leq \overline{u}\},$$

se verifica que

$$\underline{u} \leq u_* \leq u \leq u^* \leq \overline{u}.$$

3.2 El problema de autovalores

Análogamente a como hemos hecho en la sección anterior, queremos aplicar el teorema 6 a un problema logístico generalizado. Como hicimos en el caso evolutivo, la primera etapa consistirá en estudiar el problema lineal asociado, es decir,

$$\begin{cases} \partial_a u - \Delta u + \mu(x, a) u = \lambda u & \text{en } \Omega \times (0, A_\dagger), \\ u(x, a) = 0 & \text{sobre } \partial\Omega \times (0, A_\dagger), \\ u(x, 0) = \displaystyle\int_0^{A_\dagger} \beta(x, a) u(x, a) \, \mathrm{d}a & \text{en } \Omega. \end{cases} \quad (26)$$

La situación no es la misma que la que corresponde al caso parabólico clásico, donde la condición inicial tiene carácter local ($u(x, 0) = u_0(x) > 0$).

Para el parabólico clásico sabemos que el problema (26) posee solución positiva para todo $\lambda \in \mathbb{R}$. Por el contrario, nos encontramos aquí ante un problema de autovalores.

Definición 5 *Diremos que λ es un autovalor de* (26) *si existe una solución u de* (26)*. Diremos que λ es un autovalor principal si existe una solución u que verifica $u > 0$ en $\Omega \times (0, A_\dagger)$.*

En el siguiente resultado, que reposa sobre el teorema de Krein-Rutman, queda asegurada la existencia de un único autovalor principal:

Teorema 7 *Supongamos que se verifican las hipótesis $(\widetilde{\mathcal{H}_\mu})$ y $(\widetilde{\mathcal{H}_\beta})$. Entonces existe un único autovalor principal de* (26)*, que será denotado por $\lambda_0(\mu)$, que es simple y es el único que tiene asociada una autofunción positiva. Además, las autofunciones positivas pueden elegirse acotadas. Finalmente, la aplicación $\mu \mapsto \lambda_0(\mu)$ es creciente.*

3.3 Aplicación a un problema logístico generalizado

Ahora vamos a aplicar los teoremas 6 y 7 al problema logístico generalizado siguiente:

$$\begin{cases} \partial_a u - \Delta u + \mu(x,a)u = \lambda u - g(u) & \text{en } \Omega \times (0, A_\dagger), \\ u(x,a) = 0 & \text{sobre } \partial\Omega \times (0, A_\dagger), \\ u(x,0) = \displaystyle\int_0^{A_\dagger} \beta(x,a)u(x,a)\,\mathrm{d}a & \text{en } \Omega, \end{cases} \tag{27}$$

con $\lambda \in \mathbb{R}$ y g verificando las hipótesis $(\mathcal{H}_g)$, (15) y (16). Supondremos además, para obtener unicidad, que $g(s)/s$ es una función estrictamente creciente.

El siguiente teorema es un resultado de existencia de solución para ciertos valores de λ donde, de nuevo, observamos un destacable cambio con respecto al problema parabólico clásico.

Teorema 8 *El problema* (27) *tiene una solución positiva si y sólo si $\lambda > \lambda_0(\mu)$. Además, caso de que exista la solución, ésta es única.*

Demostración. De nuevo nos limitaremos a dar una idea de la demostración.

- Supongamos en primer lugar que existe $u > 0$ solución de (27). Entonces es fácil comprobar que

$$\lambda = \lambda_0(\mu + g(u)/u) > \lambda_0(\mu). \tag{28}$$

- Supongamos ahora que $\lambda > \lambda_0(\mu)$. Veamos entonces la existencia de solución de (27). Para ello, tomamos como subsolución la función

$$\underline{u} := \varepsilon\varphi(x,a)$$

con $\varepsilon > 0$ suficientemente pequeño y φ una autofunción positiva asociada a $\lambda_0(\mu)$. Y como supersolución la función

$$\overline{u} := K\widetilde{\varphi}(x,a),$$

donde $K > 0$ suficientemente grande y $\widetilde{\varphi}(x,a)$ es la autofunción positiva asociada a $\widetilde{\lambda_0}(\mu)$, el autovalor principal del problema (26) correspondiente a un abierto $\widetilde{\Omega}$ tal que $\Omega \subset\subset \widetilde{\Omega}$.

Para demostrar la unicidad, supongamos que existen dos soluciones distintas u_1, u_2 de (26). Entonces se comprueba que en este caso $\lambda > \lambda_0(\mu + g(u_1)/u_1)$, lo cual está en contradicción con que u_1 sea solución de (26) por (28).

□

Referencias

[1] B. Ainseba, Exact and approximate controllability of the age and space population dynamics structured model. *J. Math. Anal. Appl.*, 275:562–574, 2002.

[2] B. Ainseba, M. Langlais, On a population dynamics control problem with age dependence and spatial structure. *J. Math. Anal. Appl.*, 248:455–474, 2000.

[3] S. Aniţa, *Analysis and control of age-dependent population dynamics*, volume 11 of *Mathematical Modelling: Theory and Applications*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 2000.

[4] O. Arino, M. Delgado, M. Molina-Becerra, Asymptotic behavior of disease-free equilibriums of an age-structured predator-prey model with disease in the prey. *Discrete Contin. Dyn. Syst. Ser. B*, 4:501–515, 2004.

[5] S. Busenberg, M. Iannelli, Separable models in age-dependent population dynamics. *J. Math. Biol.*, 22:145–173, 1985.

[6] S. Busenberg, M. Iannelli, H. R. Thieme, Global behavior of an age-structured epidemic model. *SIAM J. Math. Anal.*, 22:1065–1080, 1991.

[7] W. L. Chan, B. Z. Guo, Global behaviour of age-dependent logistic population models. *J. Math. Biol.*, 28:225–235, 1990.

[8] J. Chattopadhyay, O. Arino, A predator-prey model with disease in the prey. *Nonlinear Anal.*, 36:747–766, 1999.

[9] M. Chipot, On the equations of age-dependent population dynamics. *Arch. Rat. Mech. Anal.*, 82:13–25, 1983.

[10] M. Delgado, M. Molina-Becerra, A. Suárez, A nonlinear age-dependent model with spatial diffusion. Sometido a publicación.

[11] M. Delgado, M. Molina-Becerra, A. Suárez, Relating disease and predation: equilibria of an epidemic model. *Math. Methods Appl. Sci.*, 28:349–362, 2005.

[12] M. Delgado, M. Molina-Becerra, A. Suárez, The sub-supersolution method for an evolutionary reaction-diffusion age-dependent problem. *Differential Integral Equations*, 18:155–168, 2005.

[13] J. Deuel, P. Hess, Nonlinear parabolic boundary value problems with upper and lower solutions. *Israel J. Math.*, 29:92–104, 1978.

[14] G. Di Blasio, L. Lamberti, An initial-boundary value problem for age-dependent population diffusion. *SIAM J. Appl. Math.*, 35:593–615, 1978.

[15] M. G. Garroni, M. Langlais, Age-dependent population diffusion with external constraint. *J. Math. Biol.*, 14:77–94, 1982.

[16] M. E. Gurtin, A system of equations for age dependent population diffusion. *J. Theor. Biol.*, 40:389–392, 1973.

[17] M. E. Gurtin, D. S. Levine, On predator-prey interactions with predation dependent on age of prey. *Math. Biosc.*, 47:207–219, 1979.

[18] M. E. Gurtin, R. C. MacCamy, Non-linear age-dependent population dynamics. *Arch. Ration. Mech. Anal.*, 54:281–300, 1974.

[19] M. E. Gurtin, R. C. MacCamy, On the diffusion of biological populations. *Math. Biosci.*, 33:35–49, 1977.

[20] M. Iannelli, M. Y. Kim, E. J. Park, Asymptotic behavior for an SIS epidemic model and its approximation. *Nonlinear Anal.*, 35:797–814, 1999.

[21] M. Kubo, M. Langlais, Periodic solutions for a population dynamics problem with age-dependence and spatial structure. *J. Math. Biol.*, 29:363–378, 1991.

[22] M. Kubo, M. Langlais, Periodic solutions for nonlinear population dynamics models with age-dependence and spatial structure. *J. Differential Equations*, 109:274–294, 1994.

[23] K. Kunisch, W. Schappacher, G. F. Webb, Nonlinear age-dependent population dynamics with random diffusion. *Comput. Math. Appl.*, 11:155–173, 1985.

[24] H. L. Langhaar, General population theory in the age-time continuum. *J. Franklin Inst.*, 293:199–214, 1972.

[25] M. Langlais, Solutions fortes pour une classe de problèmes aux limites du second ordre dégénérés. *Comm. Partial Differential Equations*, 4:869–897, 1979.

[26] M. Langlais, On a linear age-dependent population diffusion model. *Quart. Appl. Math.*, 40:447–460, 1982/83.

[27] M. Langlais, A nonlinear problem in age-dependent population diffusion. *SIAM J. Math. Anal.*, 16:510–529, 1985.

[28] M. Langlais, Large time behavior in a nonlinear age-dependent population dynamics problem with spatial diffusion. *J. Math. Biol.*, 26:319–346, 1988.

[29] A. G. McKendrick, Applications of mathematics to medical problems. *Proc. Edin. Math. Soc.*, 98–130, 1926.

[30] C. V. Pao, *Nonlinear parabolic and elliptic equations.* Plenum Press, New York, 1992.

[31] B. Perthame, Quelques équations de transport apparaissant en biologie. *Boletín de la Sociedad Española de Matemática Aplicada*, 28:71–98, 2004.

[32] J. Prüss, Stability analysis for equilibria in age-specific population dynamics. *Nonlinear Anal.*, 7:1291–1313, 1983.

[33] F. R. Sharpe, A. J. Lotka, A problem in age-distribution. *Philosophical Magazine*, 435–438, 1911.

[34] E. Venturino, Age-structured predator-prey models. *Math. Modelling*, 5:117–128, 1984.

[35] G. F. Webb, *Theory of nonlinear Age-dependent Population Dynamics.* Pure Appl. Math. Monographs, Marcel Dekker, New York, 1985.