

# Tema 2: Models discrets multidimensionals lineals

Jordi Villà i Freixa

Universitat de Vic - Universitat Central de Catalunya  
Matemàtiques  
Troc comú en Biologia i Biotecnologia

*jordi.villa@uvic.cat*

darrera actualització 20 d'octubre de 2025

curs 2025-2026

- 1 Models discrets multidimensionals lineals
- 2 Models lineals: el model de Leslie
- 3 Matrius de Leslie: cas general
- 4 Recursivitat en dues dimensions: joves i madurs
- 5 Anàlisi a llarg termini
- 6 Referències

# Models multidimensionals

En aquesta secció considerarem models en què la població no queda representada per un sol valor numèric, sinó que està dividida en diversos **grups**, **blocs** o **estrats**, en funció de diverses circumstàncies:

- Edat
- Capacitat reproductiva
- Característiques vitals
- Localització

Cada grup tindrà la seva pròpia variable, que representa el nombre d'individus en aquest grup a cada instant de temps.

# Equacions recurrents per a cada grup

L'evolució de cada grup vindrà descrita per una **equació recursiva** que dona el nombre d'individus en el moment  $k$  a partir del nombre d'individus de tots els grups en el moment anterior  $k - 1$ .

## Sistema recursiu

Tindrem, doncs, una equació recursiva per a cada grup: és a dir, un **sistema d'equacions recurrents**.

Matemàticament, el model tindrà més d'una dimensió.

# Models lineals: el model de Leslie

En particular, ens centrarem en models multidimensionals del tipus més simple possible: els que tenen equacions recurrents de forma lineal. Aquest tipus de model és conegut com el **model de Leslie**, en honor al seu autor, el fisiòleg **Patrick Holt Leslie (1900-1974)**. Veure'n un bon resum a [bio.libretexts.org](https://bio.libretexts.org).

# Un primer exemple simple

Un determinat insecte té 3 etapes vitals:

ou  $\rightarrow$  larva  $\rightarrow$  adult

- L'insecte passa d'ou a larva en un període de temps.
- De larva a adult en un altre període.
- L'adult pon ous i mor en el següent període.

# Variables del model

Definim:

$H_k$  := nombre d'ous en l'instant  $k$

$L_k$  := nombre de larves en l'instant  $k$

$A_k$  := nombre d'adults en l'instant  $k$

Es coneix que:

- Només un 4% dels ous arriben a larva.
- Només un 39% de les larves arriben a adults.
- Cada adult pon una mitjana de 73 ous.

# Equacions del model

Aquestes dades es poden expressar així:

$$\begin{cases} H_k = 73A_{k-1} & \text{(cada adult pon 73 ous)} \\ L_k = 0.04H_{k-1} & \text{(4\% dels ous passen a larves)} \\ A_k = 0.39L_{k-1} & \text{(39\% de les larves passen a adults)} \end{cases}$$



# Representació matricial

Les equacions anteriors formen un sistema lineal que pot expressar-se en forma matricial:

$$\begin{pmatrix} H_k \\ L_k \\ A_k \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 73 \\ 0.04 & 0 & 0 \\ 0 & 0.39 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} H_{k-1} \\ L_{k-1} \\ A_{k-1} \end{pmatrix}$$

$$\Rightarrow P_k = MP_{k-1}$$

# Relació amb el model unidimensional

En el cas unidimensional, el model de Malthus deia:

$$x_k = R x_{k-1}, \quad R > 0$$

En aquest cas, per descriure la situació de la població en el moment  $k$ , necessitem un **vector** de variables:

$$P_k = \begin{pmatrix} H_k \\ L_k \\ A_k \end{pmatrix}$$

# Forma general del sistema

El sistema d'equacions recurrents s'escriu:

$$P_k = MP_{k-1}, \quad k \geq 1$$

on  $M$  és una matriu quadrada de mida  $n \times n$ , sent  $n$  el nombre de grups en què dividim la població.

$$M = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 73 \\ 0.04 & 0 & 0 \\ 0 & 0.39 & 0 \end{pmatrix}$$

# Evolució temporal del sistema

Si es coneix la distribució inicial  $P_0$ , podem calcular els valors futurs:

$$P_1 = MP_0$$

$$P_2 = MP_1 = M^2 P_0$$

$$P_3 = MP_2 = M^3 P_0$$

$$\vdots$$

$$P_k = M^k P_0$$

$$\Rightarrow \boxed{P_k = M^k P_0}$$

Aquesta expressió és anàloga a  $x_k = R^k x_0$  del cas unidimensional. Tot i que la fórmula general  $P_k = M^k P_0$  és elegant, el càlcul de potències successives d'una matriu  $M^k$  no és immediat manualment.

Suposem que, en l'instant inicial  $k = 0$ , la població d'insectes és:

$$H_0 = 1000 \text{ ous}, \quad L_0 = 100 \text{ larves}, \quad A_0 = 10 \text{ adults.}$$

Utilitzant les equacions recurrents del model:

$$P_k = MP_{k-1}, \quad M = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 73 \\ 0.04 & 0 & 0 \\ 0 & 0.39 & 0 \end{pmatrix}$$

## Càlcul per al primer període ( $k = 1$ )

$$\begin{pmatrix} H_1 \\ L_1 \\ A_1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 73 \\ 0.04 & 0 & 0 \\ 0 & 0.39 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1000 \\ 100 \\ 10 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 730 \\ 40 \\ 39 \end{pmatrix}$$

### Resultat

En el moment  $k = 1$ :

$$H_1 = 730, \quad L_1 = 40, \quad A_1 = 39$$

## Càlcul per al segon període ( $k = 2$ )

$$\begin{pmatrix} H_2 \\ L_2 \\ A_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 73 \\ 0.04 & 0 & 0 \\ 0 & 0.39 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 730 \\ 40 \\ 39 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2847 \\ 29.2 \\ 15.6 \end{pmatrix}$$

### Resultat

En el moment  $k = 2$ :

$$H_2 = 2847, \quad L_2 = 29.2, \quad A_2 = 15.6$$

# Evolució de la població

A partir d'aquestes dades i utilitzant un full de càlcul (prova de fer-ho amb Matlab), es pot obtenir la següent taula d'evolució temporal:

| $k$ | $H_k$ (ous) | $L_k$ (larves) | $A_k$ (adults) |
|-----|-------------|----------------|----------------|
| 0   | 1000.0      | 100.0          | 10.0           |
| 1   | 730.0       | 40.0           | 39.0           |
| 2   | 2847.0      | 29.2           | 15.6           |
| 3   | 113.9       | 113.9          | 11.4           |
| 4   | 831.3       | 4.6            | 44.4           |
| 5   | 3242.2      | 33.3           | 1.8            |
| 6   | 129.7       | 129.7          | 13.0           |
| 7   | 946.7       | 5.2            | 50.6           |
| 8   | 3692.2      | 37.9           | 2.0            |
| 9   | 147.7       | 147.7          | 14.8           |
| 10  | 1078.1      | 5.9            | 57.6           |
| 11  | 4204.7      | 43.1           | 2.3            |



# Observacions

- Es pot veure que les poblacions d'ous, larves i adults fluctuen amb el temps.
- El sistema mostra un comportament **periòdic o quasi periòdic** segons els valors dels paràmetres.
- Aquest tipus de model permet analitzar la **dinàmica temporal** de poblacions estructurades.

# Matrius de Leslie: cas general

Les **matrius de Leslie** apareixen en el model del mateix nom. Aquest model descriu l'evolució d'una població dividida en grups segons l'**edat**.

## Idea bàsica

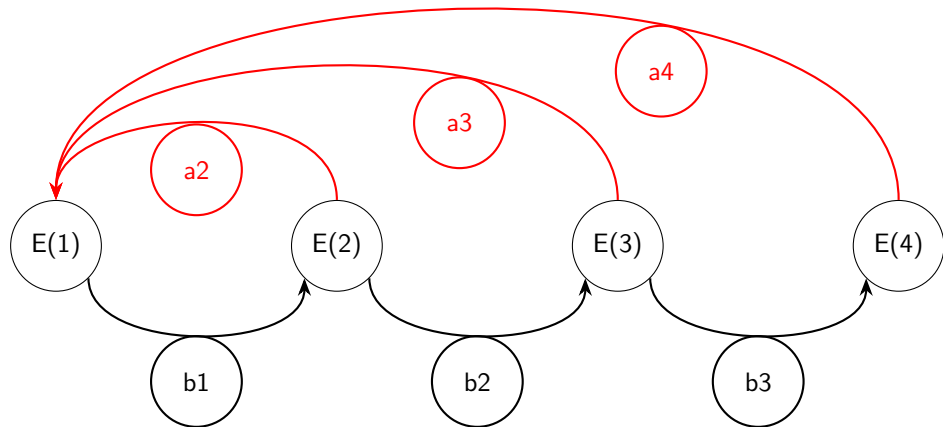
Es subdivideix l'esperança de vida  $V$  en  $n$  subintervalls de igual longitud, i es classifica la població en  $n$  grups:

$$E^{(1)}, E^{(2)}, \dots, E^{(n)}$$

on:

$$E^{(i)} : \text{individus d'edat entre } \frac{(i-1)V}{n} \text{ i } \frac{iV}{n}.$$

# Model de Leslie amb 4 generacions



## Exemple de partició en 4 grups d'edat

$$0 \quad \frac{V}{4} \quad \frac{2V}{4} \quad \frac{3V}{4} \quad V$$

$$E^{(1)} \quad E^{(2)} \quad E^{(3)} \quad E^{(4)}$$

- $E^{(1)}$ : individus més joves (recent nascuts).
- $E^{(4)}$ : individus més vells (proper a la fi de la vida esperada).

### Paràmetres del model

- $a_i$ : taxa de fertilitat del grup  $E^{(i)}$ .
- $b_i$ : taxa de supervivència del grup  $E^{(i)}$  (proporció que passa al següent).

# Supervivència i procreació

El model considera dues relacions principals entre grups:

- **Supervivència:** fracció d'individus que passen del grup  $E^{(i)}$  al  $E^{(i+1)}$ .

$b_i$  = proporció de supervivents del grup  $E^{(i)}$ .

- **Procreació:** nombre mitjà de nous individus (grup  $E^{(1)}$ ) generats pels individus de cada grup.

$a_i$  = nombre mitjà de descendents del grup  $E^{(i)}$ .

## Exemples:

- Si el 45% del grup  $E^{(1)}$  sobreviu  $\Rightarrow b_1 = 0.45$ .
- Si cada individu del grup  $E^{(3)}$  té 4 descendents  $\Rightarrow a_3 = 4$ .

# Sistema d'equacions recurrents

Per a quatre grups d'edat:

$$\begin{cases} E_k^{(1)} = a_1 E_{k-1}^{(1)} + a_2 E_{k-1}^{(2)} + a_3 E_{k-1}^{(3)} + a_4 E_{k-1}^{(4)} \\ E_k^{(2)} = b_1 E_{k-1}^{(1)} \\ E_k^{(3)} = b_2 E_{k-1}^{(2)} \\ E_k^{(4)} = b_3 E_{k-1}^{(3)} \end{cases}$$

$$\Rightarrow P_k = AP_{k-1}$$

on  $P_k$  és el vector de poblacions per grup d'edat:

$$P_k = \begin{pmatrix} E_k^{(1)} \\ E_k^{(2)} \\ E_k^{(3)} \\ E_k^{(4)} \end{pmatrix}$$

# Forma matricial del model de Leslie

$$A = \begin{pmatrix} a_1 & a_2 & a_3 & a_4 \\ b_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & b_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & b_3 & 0 \end{pmatrix}$$

## Estructura característica

- **Primera fila:** coeficients de procreació ( $a_i$ ).
- **Subdiagonal:** coeficients de supervivència ( $b_i$ ).
- La resta de posicions són zeros.

Aquest tipus de matriu s'anomena **matriu de Leslie**.

# Interpretació biològica

- El model de Leslie permet descriure l'evolució d'una població **estructurada per edats**.
- La dinàmica temporal es determina mitjançant:

$$P_k = A^k P_0$$

on  $P_0$  és la distribució inicial.

- El valor propi dominant de  $A$  indica la **taxa de creixement poblacional**.
- El vector propi associat dona la **distribució estable d'edats**.



## Exemple

Volem estudiar una població d'una espècie amb una **edat màxima de 20 anys**, dividint la vida en **períodes de 5 anys**.

Divisió per grups d'edat

$E^{(1)} : 0-5$  anys

$E^{(2)} : 6-10$  anys

$E^{(3)} : 11-15$  anys

$E^{(4)} : 16-20$  anys

- Només una **quarta part** del primer grup sobreviu ( $b_1 = 0.25$ ).
- Només la **meitat** del segon grup sobreviu ( $b_2 = 0.5$ ).
- Només una **dècima part** del tercer grup arriba al quart ( $b_3 = 0.1$ ).
- Fertilitat:  $a_2 = 1$ ,  $a_3 = 3$ ,  $a_4 = 2$ .

## Equacions recurrents

Denotem  $E_k^{(i)}$  com el nombre d'individus del grup  $i$  al període  $k$ .

$$\begin{cases} E_k^{(1)} = E_{k-1}^{(2)} + 3E_{k-1}^{(3)} + 2E_{k-1}^{(4)} \\ E_k^{(2)} = 0.25E_{k-1}^{(1)} \\ E_k^{(3)} = 0.5E_{k-1}^{(2)} \\ E_k^{(4)} = 0.1E_{k-1}^{(3)} \end{cases}$$

En forma matricial:

$$P_k = AP_{k-1}, \quad A = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 3 & 2 \\ 0.25 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.1 & 0 \end{pmatrix}$$

# Condicions inicials

Distribució inicial per grups ( $k = 0$ ):

$$P_0 = \begin{pmatrix} 100 \\ 70 \\ 70 \\ 40 \end{pmatrix}$$

**Objectiu:** calcular la distribució poblacional al cap de 10 anys. Com que cada període és de 5 anys:

$$10 \text{ anys} \Rightarrow k = 2.$$

Calculem:

$$P_1 = AP_0, \quad P_2 = AP_1.$$

# Resultats numèrics

$$P_1 = \begin{pmatrix} 360 \\ 25 \\ 35 \\ 7 \end{pmatrix}, \quad P_2 = \begin{pmatrix} 144 \\ 90 \\ 12.5 \\ 3.5 \end{pmatrix}$$

## Interpretació

- Després de 5 anys ( $k = 1$ ), augmenta la població més jove (360 individus).
- Després de 10 anys ( $k = 2$ ), disminueixen tots els grups.

# Evolució temporal de la població

| $k$ | $E_k^{(1)}$ | $E_k^{(2)}$ | $E_k^{(3)}$ | $E_k^{(4)}$ |
|-----|-------------|-------------|-------------|-------------|
| 0   | 100.0       | 70.0        | 70.0        | 40.0        |
| 1   | 360.0       | 25.0        | 35.0        | 7.0         |
| 3   | 134.5       | 36.0        | 45.0        | 1.25        |
| 5   | 96.6        | 43.4        | 16.8        | 1.8         |
| 7   | 92.6        | 24.4        | 12.1        | 2.2         |
| 9   | 62.1        | 16.2        | 11.6        | 1.2         |
| 11  | 42.2        | 13.3        | 7.8         | 0.8         |
| 13  | 32.1        | 9.6         | 5.3         | 0.7         |
| 15  | 23.4        | 6.7         | 4.0         | 0.5         |
| 17  | 16.7        | 4.9         | 2.9         | 0.3         |
| 19  | 12.1        | 3.6         | 2.1         | 0.2         |

# Conclusions biològiques

- El nombre total d'individus  $T_k$  disminueix progressivament.
- El model indica una **tendència cap a l'extinció**.
- És possible analitzar aquest comportament sense calcular cada etapa mitjançant:

$$P_k = A^k P_0$$

i estudiant els **valors propis** de  $A$ .

# Estructura poblacional

Considerem una espècie estructurada en dues classes:

- **Joves** ( $J_k$ ): individus sense capacitat reproductiva.
- **Madurs** ( $M_k$ ): individus amb capacitat reproductiva.

Suposicions:

- Cada individu madur produeix, de mitjana, **3 nous joves** per període.
- Un **40% dels joves** sobreviu i esdevé madur.
- Un **50% dels madurs** sobreviu al següent període.

# Sistema d'equacions

El model discret ve donat per:

$$\begin{cases} J_k = 3M_{k-1}, \\ M_k = 0.40 J_{k-1} + 0.50 M_{k-1}. \end{cases}$$

En forma matricial:

$$\begin{pmatrix} J_k \\ M_k \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 3 \\ 0.4 & 0.5 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} J_{k-1} \\ M_{k-1} \end{pmatrix} \implies \mathbf{x}_k = A \mathbf{x}_{k-1}.$$



# Evolució temporal

Partint de la configuració inicial:

$$\begin{pmatrix} J_0 \\ M_0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2 \\ 4 \end{pmatrix},$$

obtenim:

$$\begin{pmatrix} J_1 \\ M_1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 12 \\ 2.8 \end{pmatrix},$$

$$\begin{pmatrix} J_2 \\ M_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 8.4 \\ 6.2 \end{pmatrix},$$

$$\begin{pmatrix} J_3 \\ M_3 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 18.6 \\ 6.4 \end{pmatrix}, \quad \text{etc.}$$

La població total augmenta amb el temps, mostrant un creixement exponencial.

# Tendència asimptòtica

De la simulació numèrica s'observa:

- La raó  $\frac{J_k}{M_k} \rightarrow 2.184$
- La raó  $\frac{T_k}{T_{k-1}} \rightarrow 1.374$

Interpretació:

- La **proporció joves/madurs** s'estabilitza.
- La **població total** creix un 37,4% a cada període.

$$T_k \approx 1.374 T_{k-1}.$$

# Explicació matemàtica

El comportament s'explica pels **autovalors i autovectors** de la matriu:

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 3 \\ 0.4 & 0.5 \end{pmatrix}.$$

$$\lambda_1 = 1.3736, \quad \lambda_2 = -0.8736.$$

Autovectors associats:

$$v_1 = \begin{pmatrix} 0.9092 \\ 0.4163 \end{pmatrix}, \quad v_2 = \begin{pmatrix} 0.9601 \\ 0.2796 \end{pmatrix}.$$

# Comportament a llarg termini

Qualsevol vector inicial es pot expressar com una combinació:

$$\mathbf{x}_0 = c_1 v_1 + c_2 v_2.$$

Aleshores:

$$\mathbf{x}_k = c_1 \lambda_1^k v_1 + c_2 \lambda_2^k v_2.$$

Com que  $|\lambda_2| < |\lambda_1|$ , per a  $k$  gran:

$$\mathbf{x}_k \approx c_1 \lambda_1^k v_1.$$

Per tant:

$$\frac{T_k}{T_{k-1}} \rightarrow \lambda_1 = 1.3736, \quad \frac{J_k}{M_k} \rightarrow \frac{0.9092}{0.4163} = 2.184.$$

# Interpretació biològica

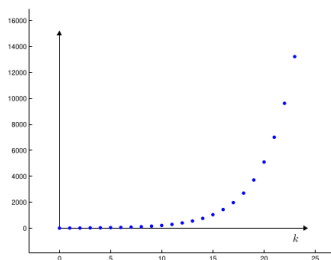


Figura 1: Evolució de la població total - creixement exponencial.

- La població creix exponencialment amb una taxa del 37,4%.
- Les proporcions joves/madurs tendeixen a valors constants.
- L'autovector associat a  $\lambda_1$  indica l'estructura estable d'edats.

# Teorema general (Leslie)

**Teorema:** Si una matriu  $A$  de Leslie té un autovalor positiu dominant  $\lambda_1$  amb autovector  $v_1 > 0$ , aleshores:

- 1 Per a  $k$  gran,  $P_k \rightarrow c v_1$ : les proporcions d'edats s'estabilitzen.
- 2  $\lim_{k \rightarrow \infty} \frac{T_k}{T_{k-1}} = \lambda_1$ .
- 3 Si  $\lambda_1 > 1$ , la població creix; si  $\lambda_1 = 1$ , s'estabilitza; si  $\lambda_1 < 1$ , s'extingeix.

# Exemple amb tres classes d'edat

Suposem un model amb tres classes i:

$$\lambda_1 = 1.3, \quad v = (0.9, 0.3, 0.18).$$

Aleshores:

$$\lim_{k \rightarrow \infty} \frac{T_k}{T_{k-1}} = 1.3, \quad T_k \approx 1.3 T_{k-1}.$$

Les proporcions asimptòtiques són:

$$\frac{A_k}{T_k} \approx 0.65, \quad \frac{B_k}{T_k} \approx 0.22, \quad \frac{C_k}{T_k} \approx 0.13.$$

**Conclusió:** la població creix indefinidament mantenint proporcions constants entre classes d'edat.

# Bibliografia

El material d'aquestes presentacions està basat en anteriors presentacions i apunts d'altres professors [Corbera(2019)] de la UVic-UCC i d'altres universitats [de Souza(2025)], pàgines web diverses (normalment enllaçades des del text), o bé monografies [Otto and Day(2007)].



[Montserrat Corbera.](#)

*Unitat 2. Càlcul integral.*

Universitat de Vic - Universitat Central de Catalunya, Facultat de Ciències i Tecnologia, Vic, Barcelona, 2019.

Drets reservats. No es pot copiar sense permís de l'autora.



[Diego Araújo de Souza.](#)

*Matemáticas aplicadas a la biología.*

Apuntes de classe; grado en Biología, asignatura de matemáticas, 2025.

Departamento de Ecuaciones diferenciales y Análisis Numérico; Universidad de Sevilla.



[Sarah P. Otto and Troy Day.](#)

*A biologist's guide to mathematical modeling in ecology and evolution.*

Princeton University Press, Princeton, 2007.

ISBN 978-0-691-12344-8.

OCLC: ocm65065577.