Tema 1: Models discrets

Jordi Villà i Freixa

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

jordi.villa@uvic.cat

darrera actualització 5 d'octubre de 2025

curs 2025-2026

Índex

1. Prèvia
2. Models discrets unidimensionals exponencials
   - Model exponencial: Malthus
   - Model exponencial amb reintroducció
3. Models discrets unidimensionals amb creixement restringit
   - Model de Beverton-Holt
   - Model logístic discret
   - Model de Ricker
   - Comparativa dels models amb creixement restringit
4. Equilibri en models unidimensionals
   - Punts d'equilibri
   - Estabilitat dels punts d'equilibri

FACULTAT DE CIÈNCIES, TECNOLOGIA I ENGINYERIES
UVIC | UVIC-UCC

Referències

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)].

Models unidimensionals

En aquesta secció estudiarem models de creixement i decreixement de poblacions d'espècies que es reprodueixen en períodes de temps donats.

Exemples:

- Poblacions de plantes que es reprodueixen un cop a l'any i després moren.
- Poblacions de bacteris que es divideixen en un període fix.

Exemple. Creixement exponencial de bacteris

Suposem una població de bacteris que es divideixen cada 20 minuts. Inicialment ($k = 0$) hi ha 2 bacteris, i a cada període k doblem la població:

Temps (min)	0	20	40	60	80	100	120	140
Nombre de bacteris	2	4	8	16	32	64	128	256
k	0	1	2	3	4	5	6	7
x_k	x_0	x_1	x_2	x_3	x_4	x_5	x_6	x_7

Taula 1: Evolució del nombre de bacteris cada 20 minuts

Utilitzarem la notació x_k per indicar el nombre de bacteris transcorreguts k períodes de divisió. Així, obtenim una **successió** de valors a partir d'una **recurrència**:

$$
\begin{aligned}
x_0 &= 2, \\
x_k &= 2\,x_{k-1}, \quad k = 1, 2, \ldots \\
x_k &= 2^k\,x_0, \quad k = 0, 1, 2, \ldots
\end{aligned}
$$

Equacions recursives

Anem a generalitzar el tipus d'equacions que hem escrit.

Si x_k és el nombre d'individus en la generació k, fem servir la fórmula recursiva

$$x_k = f(x_{k-1}), \quad k \geq 1, \tag{1}$$

on f és una funció coneguda que varia segons el model considerat.

Aquesta expressió s'anomena **equació recursiva de primer ordre**. En elles, el valor de la variable en l'instant k depèn **només** del valor en l'instant anterior $k-1$.

Exemple. Creixement exponencial de bacteris

Exercici 1: Creixement de bacteris

Quan superarà la població els 60 bacteris?

$$x_k = 2^{k+1} \geq 60$$
$$k \geq \frac{\ln 60}{\ln 2} - 1 \approx 4.91$$

■

Per tant, al cap de $k = 5$ períodes (100 minuts), $x_5 = 64 \geq 60$. Quan $k \to \infty$, $x_k \to \infty$.

Exemple. Creixement exponencial de plantes

Una població de plantes es reprodueix anualment, cada planta en genera tres de noves i mor un cop ho ha fet. Inicialment hi ha $x_0 = 30$ plantes.

$$
\begin{aligned}
x_k &= 3\,x_{k-1}, \\
x_k &= 30 \cdot 3^k = 3^k\,x_0, \quad k = 0, 1, 2, \ldots
\end{aligned}
$$

Exercici 2: Creixement de plantes

Quantes plantes hi haurà als 4 anys? i als 4 i mig? Quan superarà la població les 30000 plantes? ■

Exemple. Creixement exponencial de truites

Una fàbrica redueix un 11% anual la població de truites d'un riu. Inicialment $x_0 = 1000$.

$$x_k = 0.89^k \cdot 1000, \quad k = 0, 1, 2, \ldots \tag{2}$$

Exercici 3: Decreixement de truites

- Quantes truites hi haurà als 6 anys? Als 7 anys i 10 mesos?
- Quan caurà la població per sota de 400 truites?

■

Model general de creixement exponencial

Suposem que cada individu produeix, de mitjana, $R > 0$ descendents per cicle vital.

$$x_k = R\, x_{k-1}, \quad k \geq 1,$$
$$x_k = R^k x_0, \quad k = 0, 1, 2, \ldots$$

On:

- R és la **constant de creixement**.
- x_0 és la població inicial.

Depenent del valor de R:

1. $R > 1$: la població creix indefinidament ($x_k \to +\infty$).
2. $R = 1$: la població roman constant ($x_k = x_0$).
3. $0 < R < 1$: la població decreix i tendeix a 0 (extinció).

Exemple. Creixement exponencial de truites amb reintroducció

Si, partint de l'Eq. (2), cada any es reintrodueixen 100 truites addicionals:

$$x_k = 0.89\, x_{k-1} + 100, \quad k = 1, 2, \ldots \tag{3}$$

Aquest model mostra que la població tendeix a estabilitzar-se entorn de 909 truites.

FACULTAT DE CIÈNCIES, TECNOLOGIA I ENGINYERIES
UVIC | UVIC-UCC

Exemple gràfic: Creixement exponencial

k	x_k
1	990.000
2	981.100
3	973.179
4	966.129
5	959.855
6	954.271
7	949.301
8	944.878
9	940.941
10	937.438
...	
48	909.429
49	909.392
50	909.359
51	909.329
52	909.303
53	909.280
54	909.259
55	909.241
56	909.224
57	909.209
58	909.196

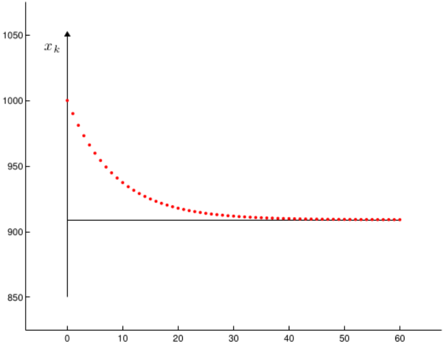

Figura 1: Representació gràfica del creixement exponencial d'una població de truites que decreix amb reintroducció segons l'Eq. (3) [de Souza(2025)].

Generalització: Model amb immigració/reintroducció

En general, si cada període es reintrodueixen C individus i la taxa de supervivència és R:

$$x_k = R\,x_{k-1} + C, \quad k = 1, 2, \ldots$$

La solució explícita és:

$$x_k = R^k x_0 + C\frac{1 - R^k}{1 - R}, \quad \text{si } R \neq 1$$

Quan $0 < R < 1$, la població s'estabilitza a:

$$x_\infty = \frac{C}{1 - R}$$

Models discrets amb creixement restringit

A la Secció 2 hem estudiat un primer model discret de creixement d'una població (model exponencial) on calculàvem el nombre d'individus x_k de la generació k amb la fórmula:

$$x_k = Rx_{k-1}, \quad k \geq 1,$$

on x_{k-1} és el nombre d'individus de la generació anterior i $R > 0$ és la constant de creixement.

Si $R > 1$, el nombre d'individus creix indefinidament, cosa que només és raonable en intervals limitats de temps, ja que cap hàbitat pot suportar poblacions amb creixement il·limitat.
Per tal d'ajustar-nos millor a la realitat, introduirem una reducció del creixement quan la població assoleix valors grans.

Capacitat de càrrega

Partim del model exponencial per $R > 1$:

$$\frac{x_k}{x_{k-1}} = R, \quad k \geq 1.$$

Una manera d'introduir la limitació del creixement és considerar que la taxa de creixement disminueix quan la població és gran. Per exemple, podem incloure un factor del tipus:

$$\frac{x_k}{x_{k-1}} = \frac{R}{1 + a x_{k-1}}, \quad k \geq 1.$$

On $a > 0$ és una constant que mesura la influència de la població en el creixement. Típicament es defineix un paràmetre $K > 0$, anomenat **capacitat de càrrega**, que és la població màxima que pot suportar l'hàbitat.

Model de Beverton-Holt

Si prenem $a = \frac{R-1}{K}$, obtenim el model de Beverton-Holt:

$$\frac{x_k}{x_{k-1}} = \frac{R}{1 + \frac{R-1}{K} x_{k-1}}, \quad k \geq 1.$$

Si x_{k-1} és petit, aleshores $x_k \approx R x_{k-1}$. Si x_{k-1} és gran, el creixement s'alenteix, cosa biològicament més raonable. Operant:

$$x_k = \frac{R x_{k-1}}{1 + \frac{R-1}{K} x_{k-1}}, \quad k \geq 1.$$

És un altre cas particular de la forma recursiva que hem vist a la pàgina 6:

$$x_k = f(x_{k-1}), \quad k \geq 1, \quad f(x) = \frac{Rx}{1 + \frac{R-1}{K} x}. \tag{4}$$

FACULTAT DE CIÈNCIES, TECNOLOGIA I ENGINYERIES
UVIC | UVIC-UCC

Comportament del Model de Beverton-Holt respecte x_0

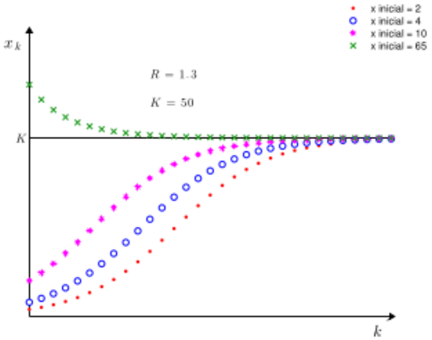

Figura 2: Comportament del model de Beverton-Holt amb $R = 1.3$ i capacitat de càrrega $K = 50$, per diferents valors inicials x_0. En tots els casos, el creixement s'atenua a mesura que la població augmenta, tendint asimptòticament a K.[de Souza(2025)].

FACULTAT DE CIÈNCIES, TECNOLOGIA I ENGINYERIES
UVIC | UVIC-UCC

Model logístic discret

Aquest model també limita el creixement, però d'una altra manera:

$$\frac{x_k}{x_{k-1}} = R - \frac{R-1}{K} x_{k-1}, \quad k \geq 1, \tag{5}$$

on $R > 1$ és la constant de creixement i $K > 0$ és la capacitat de càrrega.

Comportament en funció de la població

Si x_{k-1} és petit ($x_{k-1} \ll K$), aleshores

$$x_k \approx R x_{k-1},$$

i el creixement és pràcticament exponencial. Per contra, quan la població augmenta de mida,

$$\frac{x_{k-1}}{K} \to 1 \implies x_k \approx x_{k-1},$$

La població creix cada vegada més lentament. De nou estem limitant el creixement de la població mitjançant la constant $K > 0$, que representa la capacitat màxima que pot suportar el medi.

Forma recursiva del model logístic

Operant a l'expressió 5, arribem a l'equació recursiva:

$$x_k = x_{k-1}\left(R - \frac{R-1}{K}x_{k-1}\right), \quad k \geq 1,$$

Aquesta té de nou l'estructura de l'equació recursiva, Eq. 1, amb

$$x_k = f(x_{k-1}), \quad k \geq 1, \quad f(x) = x\left(R - \frac{R-1}{K}x\right), \quad x \geq 0. \tag{6}$$

Comportament del Model de logístic x_0

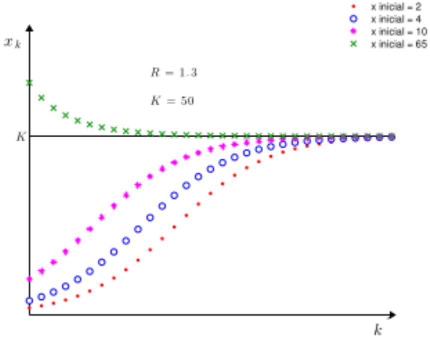

Figura 3: Comportament del model logístic amb $R = 1.3$ i capacitat de càrrega $K = 50$, per diferents valors inicials x_0. Notar que és similar al model Beverton-Holt.[de Souza(2025)].

Problema amb la interpretació biològica del model logístic

Exercici 4: Problema biològic del model logístic
El model logístic analitzat té un inconvenient: si la població inicial x_0 és gran, el valor de x_1 que dóna el model pot ser negatiu. Per exemple, si

$$x_0 = \frac{2K}{R-1} \quad \Rightarrow \quad x_1 = \frac{Rx_0}{1 + \frac{R-1}{K}x_0} = \frac{2R^2}{R-1} < 0,$$

el que és biològicament impossible, ja que el nombre d'individus no pot ser negatiu. Usa Matlab per a comprovar aquest fet. Què passa si jugues amb un valor de R de 1, 2, 3 o 4? ■

Per evitar aquest problema introduirem un nou model amb bones propietats biològiques: la corba de Ricker.

Introducció del model de Ricker

Partim del model de creixement exponencial discret per $R > 1$:

$$\frac{x_k}{x_{k-1}} = R, \quad k \geq 1.$$

Escrivim $R = e^r$, amb $r > 0$ el **paràmetre de creixement**. Aleshores:

$$\frac{x_k}{x_{k-1}} = e^r.$$

Per tal de limitar el creixement proposem:

$$\frac{x_k}{x_{k-1}} = e^{r\left(1-\frac{x_{k-1}}{K}\right)}, \quad k \geq 1,$$

on, novament, $K > 0$ és la capacitat de càrrega.

Comportament del model de Ricker

Si x_{k-1} és petit comparat amb K, aleshores

$$\frac{x_k}{x_{k-1}} \approx e^r = R, \quad \Rightarrow \quad x_k \approx R x_{k-1},$$

és a dir, creixement gairebé exponencial.

Quan x_{k-1} augmenta i s'acosta a K, aleshores

$$\frac{x_k}{x_{k-1}} = e^{r\left(1-\frac{x_{k-1}}{K}\right)} \approx 1, \tag{7}$$

i el creixement es limita progressivament.

FACULTAT DE CIÈNCIES, TECNOLOGIA I ENGINYERIES UVIC | UVIC-UCC

Equació recursiva de la corba de Ricker

Operant en l'Eq. 7 anterior obtenim:

$$x_k = x_{k-1}\, e^{r\left(1-\frac{x_{k-1}}{K}\right)}, \quad k \geq 1.$$

La funció del model és:

$$x_k = f(x_{k-1}), \quad k \geq 1, \quad f(x) = x\, e^{r(1-x/K)}, \quad x \geq 0. \tag{8}$$

Comportament del Model de Ricker x_0

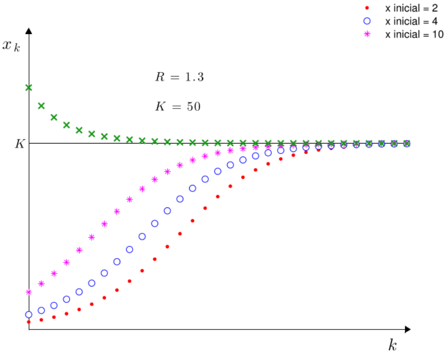

Figura 4: Comportament del model de Ricker amb $R = 1.3$ i capacitat de càrrega $K = 50$, per diferents valors inicials x_0. Ben similar a les figures .[de Souza(2025)].

Comparativa dels models amb creixement restringit

Hem vist que, aefectes pràctics, els tres models amb creixement restringit (Beverton-Holt, logístic i Ricker) tenen un comportament similar.

Exercici 5: En què difereixen els models de Beverton-Holt, logístic i Ricker?

Usant Matlab, compara les funcions recursives de creixement dels models de Beverton-Holt (Eq. 4), logístic (Eq. 6) i Ricker (Eq. 8) per a $R = 2$ i $K = 100$. Quina diferència hi ha entre els tres models? Com es comporten per a diferents valors inicials x_0? Quin model et sembla més raonable biològicament? ■

Punts d'equilibri de models discrets unidimensionals

En l'estudi de l'evolució d'una població al llarg del temps, sovint interessa conèixer el seu comportament a llarg termini. En aquest context, hi ha certs valors de la variable x que són fonamentals: els anomenats **punts d'equilibri** o **punts fixos** de la funció f.

Punts fixos o d'equilibri

Es diu que x^* és un punt fix o d'equilibri de f si x^* pertany al domini de f i és solució de l'equació:

$$x = f(x),$$

és a dir, $f(x^*) = x^*$.

Els punts fixos de f, en ser les arrels de $x = f(x)$, corresponen a les abscisses dels punts d'intersecció entre la recta $y = x$ i la corba $y = f(x)$.

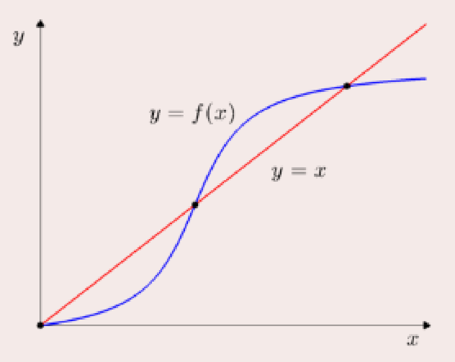

Figura 5: Punts d'equilibri o punts fixos de la funció f (en blau) com a interseccions amb la recta $y = x$ (en vermell).[de Souza(2025)].

Model exponencial

Si a és un punt d'equilibri de f i prenem $x_0 = a$, el tamany de la població es manté constant.
Considerem el model discret exponencial:

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

Els punts d'equilibri satisfan $x = Rx$, és a dir:

$$x(1 - R) = 0.$$

En una població on $R \neq 1$, l'única solució és:

$$\boxed{x^* = 0.}$$

Model amb immigració

Per al model

$$x_k = 0.89x_{k-1} + 100,$$

tenim $f(x) = 0.89x + 100$ i per tant:

$$x = 0.89x + 100 \Rightarrow x^* = \frac{100}{0.11} = 909.09.$$

Aquest és el valor al qual x_k tendeix quan k és gran.

Model de Beverton-Holt

El model ve donat per:

$$x_k = \frac{Rx_{k-1}}{1 + \frac{R-1}{K} x_{k-1}}, \quad x \geq 0.$$

Els punts d'equilibri satisfan:

$$x = \frac{Rx}{1 + \frac{R-1}{K} x}.$$

D'aquí obtenim dues solucions:

$$\boxed{x_1^* = 0, \quad x_2^* = K.}$$

Model logístic discret

El model és:

$$x_k = x_{k-1}\left(R - \frac{R-1}{K}x_{k-1}\right), \quad x \geq 0.$$

Els punts d'equilibri satisfan:

$$x = x\left(R - \frac{R-1}{K}x\right).$$

Les solucions són:

$$\boxed{x_1^* = 0, \quad x_2^* = K.}$$

Model de Ricker

El model és:

$$x_k = x_{k-1} e^{r(1 - x_{k-1}/K)}, \quad x \geq 0.$$

Els punts d'equilibri satisfan:

$$x = x e^{r(1 - x/K)}.$$

Dividint per $x \neq 0$ obtenim:

$$1 = e^{r(1 - x/K)} \Rightarrow x^* = K.$$

Per tant:

$$\boxed{x_1^* = 0, \quad x_2^* = K.}$$

Estabilitat dels punts d'equilibri

- Estudiarem models discrets de poblacions, definits per la relació:

$$x_k = f(x_{k-1}), \quad k \geq 1,$$

  on x_k és el nombre d'individus a la generació k.
- Ens interessa el comportament a llarg termini ($k \to \infty$).
- Els punts d'equilibri (o punts fixos) són aquells x^* tals que $f(x^*) = x^*$.
- Si $x_0 = x^*$, aleshores $x_k = x^*$ per a tot $k \geq 1$: la població no varia.

Definicions intuïtives d'estabilitat

1. **Estable:** si per a qualsevol $x_0 \neq x^*$ però proper a x^*, els valors x_k s'apropen a x^* quan $k \to \infty$.
2. **Inestable:** si, fins i tot prenent x_0 tan proper com es vulgui a x^* (però diferent), els x_k no s'apropen a x^* quan $k \to \infty$.

Interpretació biològica: Un equilibri estable indica que petites pertorbacions inicials es corregeixen amb el temps; un equilibri inestable fa que la població s'allunyi de l'equilibri.

Criteri d'estabilitat

Teorema d'estabilitat

Sigui x^* un punt fix de f, amb f derivable a x^*. Llavors:

1. Si $|f'(x^*)| < 1$, el punt d'equilibri x^* és **estable**.
2. Si $|f'(x^*)| > 1$, el punt d'equilibri x^* és **inestable**.

(Nota: en un context matemàtic més formal, es parlaria de punts *atractors* o *repulsius*.)

Model exponencial

Model: $x_k = Rx_{k-1}$.

$$f(x) = Rx, \quad f'(x) = R.$$

Punt d'equilibri: $x^* = 0$.

- Si $R > 1 \Rightarrow |f'(0)| = R > 1 \ \ x^* = 0$ és **inestable**.
- Si $R < 1 \Rightarrow |f'(0)| = R < 1 \ \ x^* = 0$ és **estable**.

Això és coherent amb la interpretació biològica: si $R > 1$, la població creix sense límit; si $R < 1$, decau fins a zero.

Model amb immigració

Model: $f(x) = 0{,}89\,x + 100$, amb $x \geq 0$. Derivada: $f'(x) = 0{,}89$ (constant). Punt d'equilibri:

$$x^* = \frac{100}{0{,}11} \approx 909{,}1.$$

$$|f'(x^*)| = 0{,}89 < 1 \Rightarrow x^* \text{ és estable.}$$

FACULTAT DE CIÈNCIES, TECNOLOGIA I ENGINYERIES
UVIC | UVIC-UCC

Model de Beverton-Holt

Model:

$$x_k = \frac{Rx_{k-1}}{1 + \frac{R-1}{K}x_{k-1}}, \quad R > 1,\ K > 0.$$

Definim $f(x) = \frac{Rx}{1+\frac{R-1}{K}x}$. Punts d'equilibri: $x_1^* = 0$, $x_2^* = K$.

$$f'(x) = R\left(1 + \frac{R-1}{K}x\right)^{-2}.$$

- $|f'(0)| = R > 1 \Rightarrow x_1^* = 0$ inestable.
- $|f'(K)| = \frac{1}{R} < 1 \Rightarrow x_2^* = K$ estable.

FACULTAT DE CIÈNCIES, TECNOLOGIA I ENGINYERIES
UVIC | UVIC-UCC

Model logístic discret

$$f(x) = x\left(R - \frac{R-1}{K}x\right), \quad R > 1,\ K > 0.$$

Derivada:

$$f'(x) = R - \frac{2(R-1)}{K}x.$$

Punts d'equilibri: $x_1^* = 0$, $x_2^* = K$.

- $|f'(0)| = R > 1 \Rightarrow x_1^* = 0$ inestable.
- $|f'(K)| = |2 - R|$.

Anàlisi:

- Si $1 < R < 3 \Rightarrow |2 - R| < 1 \Rightarrow x_2^* = K$ estable.
- Si $R > 3 \Rightarrow |2 - R| > 1 \Rightarrow x_2^* = K$ inestable.

Corba de Ricker

$$f(x) = xe^{r(1-x/K)}, \quad x \geq 0,$$

amb $r = \ln R > 0$ i $K > 0$. Derivada:

$$f'(x) = e^{r(1-x/K)} \left(1 - \frac{rx}{K}\right).$$

Punts d'equilibri: $x_1^* = 0$, $x_2^* = K$.

- $|f'(0)| = e^r = R > 1 \Rightarrow x_1^* = 0$ inestable.
- $|f'(K)| = |1 - r|$.

Anàlisi:

- Si $0 < r < 2 \Rightarrow |1 - r| < 1 \Rightarrow x_2^* = K$ estable.
- Si $r > 2 \Rightarrow |1 - r| > 1 \Rightarrow x_2^* = K$ inestable.

FACULTAT DE CIÈNCIES, TECNOLOGIA I ENGINYERIES
UVIC | UVIC-UCC

Comentaris finals

- El criteri $|f'(x^*)| < 1 \Rightarrow$ estable, $|f'(x^*)| > 1 \Rightarrow$ inestable és molt útil per analitzar models discrets.
- En situacions més complexes poden aparèixer bifurcacions i comportament caòtic.

Bibliografia

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 Análsis 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.