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 8 d'octubre de 2025

curs 2025-2026

Índex

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.

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

Un primer exemple simple

Un determinat insecte té 3 etapes vitals:

$$\text{ou} \to \text{larva} \to \text{adult}$$

- 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:

$$H_k := \text{nombre d'ous en l'instant } k$$
$$L_k := \text{nombre de larves en l'instant } k$$
$$A_k := \text{nombre d'adults en l'instant } k$$

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:

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

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

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

Relació amb el model unidimensional

En el cas unidimensional, el model de Malthus deia:

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

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.

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

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

Evolució temporal del sistema

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

$$
\begin{aligned}
P_1 &= MP_0 \\
P_2 &= MP_1 = M^2 P_0 \\
P_3 &= MP_2 = M^3 P_0 \\
&\vdots \\
P_k &= M^k P_0
\end{aligned}
$$

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

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 $k = 2$:

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

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

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

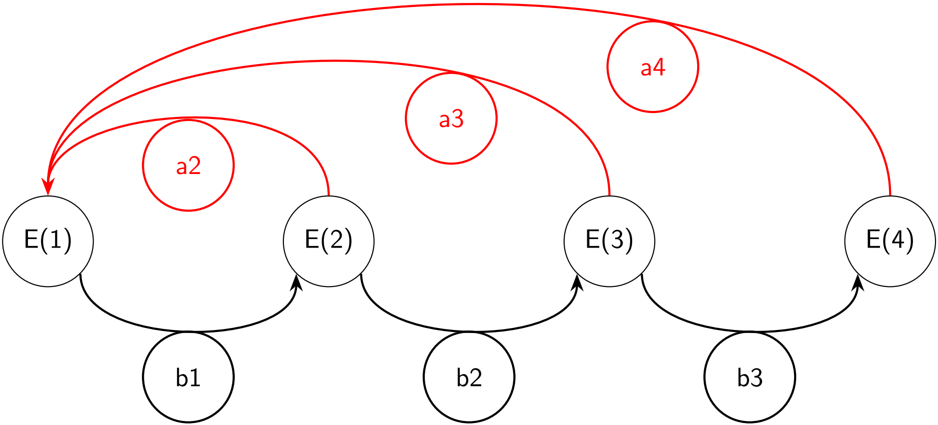
Es subdivideix l'esperança de vida V en n subintervals de igual longitud, i es classifica la població en n grups:

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

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 $E^{(i+1)}$.

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

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

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

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:

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

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

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**.

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

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

$$E^{(1)} : 0\text{—}5 \text{ anys}$$
$$E^{(2)} : 6\text{—}10 \text{ anys}$$
$$E^{(3)} : 11\text{—}15 \text{ anys}$$
$$E^{(4)} : 16\text{—}20 \text{ anys}$$

- 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:

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

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

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:

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

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 $\dfrac{J_k}{M_k} \to 2.184$
- La raó $\dfrac{T_k}{T_{k-1}} \to 1.374$

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:

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

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

Autovectors associats:

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

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

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:

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

Interpretació biològica

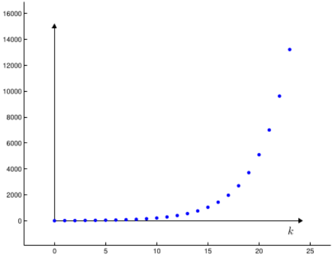


Figura 1: Evolució de la població total - creixement exponencial.

- La població creix exponencialment amb una taxa del 37,4%.
- Les proporcions joves/madurs tendeixen a valors constants.
- L'autovector associat a λ_1 indica l'estructura estable d'edats.

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

Teorema general (Leslie)

Teorema: Si una matriu A de Leslie té un autovalor positiu dominant λ_1 amb autovector $v_1 > 0$, aleshores:

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

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

Exemple amb tres classes d'edat

Suposem un model amb tres classes i:

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

Aleshores:

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

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.

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

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 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.

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