Tema 3: Models discrets multidimensionals no 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

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

Índex

Context i objectiu

En aquesta secció estudiarem la dinàmica de dues poblacions relacionades. Concretament, presentem dos models hoste–parasitoide i farem simulacions del nombre d'individus de cada espècie en cada instant discret k.
També veurem com extreure conclusions sobre el nombre d'individus per a temps grans, com en models anteriors. En concret, començarem plantejant dos models clàssics: el model de Nicholson–Bailey i el model binomial negatiu.

Introducció al model de Nicholson–Bailey

Molts insectes paràsits ajuden al control de plagues en cultius: p. ex. les vespes del gènere *Trichogramma*. Nicholson (entomòleg) i Bailey (físic) als anys 30 van proposar un model discret hoste–parasitoide. Denotem:

- x_k = nombre d'hostes en l'instant discret k.
- y_k = nombre de parasitoides en l'instant discret k.

En absència de parasitoides la població d'hostes té un factor de creixement R i evolucionaria segons

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

Interès principal quan $R > 1$ (creixement exponencial si no hi ha parasitoides).

Efecte de la parasitació

Reducció de natalitat dels hostes per parasitació:

$$x_k = R\, x_{k-1}\, e^{-a y_{k-1}}, \tag{1}$$

amb $a > 0$ mesurant l'eficiència dels parasitoides en la cerca d'hostes. Observa que $0 < e^{-a y_{k-1}} \leq 1$ és la fracció d'hostes no parasitades en $k-1$. Com que $1 - e^{-a y_{k-1}}$ és la fracció d'hostes parasitats, multiplicant per x_{k-1} obtenim el nombre d'hostes parasitats. Nicholson i Bailey proposen:

$$y_k = S\, x_{k-1} \left(1 - e^{-a y_{k-1}}\right), \tag{2}$$

on S és el nombre mitjà d'ous viables de parasitoide per cada hoste infectat.

Sistema Nicholson–Bailey

Reunint (1) i (2):

$$\begin{cases} x_k = R\, x_{k-1}\, e^{-a y_{k-1}}, & k > 0, \\ y_k = S\, x_{k-1} \left(1 - e^{-a y_{k-1}}\right), & k > 0. \end{cases}$$

També podem definir les funcions

$$f(x, y) = Rxe^{-ay}, \qquad g(x, y) = Sx(1 - e^{-ay}).$$

Comportament del model

Veure exemple matlab. El model de Nicholson–Bailey és inestable: petites

variacions en les condicions inicials poden produir grans diferències en el comportament futur. A més, sovint no s'ajusta bé a dades empíriques. Conseqüències observades en simulacions: o bé el parasitoide s'extingeix i l'hoste creix exponencialment, o bé l'hoste s'extingeix i, per tant, també el parasitoide.

Motivació

Per estabilitzar el comportament a llarg termini, es proposa una modificació: el model binomial negatiu (també anomenat Griffiths–May). Amb la mateixa notació que en el model de Nicholson–Bailey, les equacions són

$$\begin{cases} x_k = R\, x_{k-1} \left(1 + \dfrac{a y_{k-1}}{m}\right)^{-m}, \\ y_k = S\, x_{k-1} \left(1 - \left(1 + \dfrac{a y_{k-1}}{m}\right)^{-m}\right), \end{cases} \qquad k > 0, \tag{3}$$

on $m > 0$ és un paràmetre addicional i R, S, a mantenen el mateix sentit que abans.

Comentari sobre el terme de supervivència

El terme

$$\left(1+\frac{ay}{m}\right)^{-m}$$

representa la fracció d'hostes no parasitades en lloc de e^{-ay}. Per $z>0$, la funció $p(z)=\left(1+\frac{az}{m}\right)^{-m}$ s'assembla a $q(z)=e^{-az}$ i satisfà $p(z)>q(z)$, i la semblança augmenta quan m creix.
Igual que abans, podem definir

$$f(x,y)=Rx\left(1+\frac{ay}{m}\right)^{-m}, \qquad g(x,y)=Sx\left(1-\left(1+\frac{ay}{m}\right)^{-m}\right).$$

El sistema (3) permet simular l'evolució de les poblacions.

Comportament observat

En la Figura (vegeu material original) s'observen diferents comportaments segons les condicions inicials. A diferència del model de Nicholson–Bailey, en aquest model les poblacions tendeixen a un equilibri de coexistència: no s'extingeixen sinó que s'adapten a una situació estable a llarg termini.
Veure script matlab.

Conclusió

- El model de Nicholson–Bailey és senzill i il·lustra la interacció hoste–parasitoide, però pot ser inestable i poc realista.
- El model binomial negatiu introdueix un terme que estabilitza la dinàmica, fent-la més coherent amb algunes dades empíriques en què es veu coexistència.

Introducció

Les simulacions numèriques mostren diferències clares entre els models:

- En el model binomial negatiu, les dues poblacions evolucionen cap a un comportament semblant a llarg termini, fins i tot amb condicions inicials diferents.
- En el model de Nicholson–Bailey, l'evolució és molt sensible a les condicions inicials i difícil de predir.

Això ens porta a estudiar els **punts d'equilibri** i la seva estabilitat, per comprendre el comportament a llarg termini.

Model bidimensional general

En general, un model bidimensional discret s'escriu com

$$\begin{cases} x_k = f(x_{k-1}, y_{k-1}), \\ y_k = g(x_{k-1}, y_{k-1}), \end{cases} \tag{4}$$

Les funcions f i g corresponen, segons el model:

- Nicholson–Bailey
- Binomial negatiu

Es diu que (x^*, y^*) és un **punt d'equilibri** del sistema (4) si es compleix:

$$\begin{cases} x^* = f(x^*, y^*), \\ y^* = g(x^*, y^*). \end{cases}$$

Com en el cas unidimensional, els punts d'equilibri són punts especials: si el sistema comença en (x^*, y^*), hi resta per sempre.

Exemple: punts d'equilibri del model de Nicholson–Bailey I

Per al model

$$f(x,y) = Rxe^{-ay}, \quad g(x,y) = Sx(1-e^{-ay}),$$

els punts d'equilibri satisfan

$$\begin{cases} Rxe^{-ay} = x, \\ Sx(1-e^{-ay}) = y. \end{cases}$$

De la primera equació: $x = 0$ o bé $Re^{-ay} = 1$.

- Si $x = 0$, llavors $y = 0$. Punt trivial: $(0,0)$.
- Si $Re^{-ay} = 1$, aleshores $y = \dfrac{\ln R}{a}$.

Exemple: punts d'equilibri del model de Nicholson–Bailey II

Substituint a la segona equació:

$$y = Sx(1 - e^{-ay}) = Sx(1 - 1/R) = Sx\frac{R-1}{R}.$$

D'on

$$x = \frac{R \ln R}{aS(R-1)}.$$

Per tant, els punts d'equilibri del model de Nicholson–Bailey són:

$$(0,0) \quad \text{i} \quad \left(\frac{R \ln R}{aS(R-1)}, \frac{\ln R}{a}\right).$$

El segon només és biològicament significatiu si $R > 1$.

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

Exemple: punts d'equilibri del model binomial negatiu I

En aquest model

$$f(x,y) = Rx\left(1+\frac{ay}{m}\right)^{-m}, \quad g(x,y) = Sx\left(1-\left(1+\frac{ay}{m}\right)^{-m}\right).$$

El sistema d'equilibri és

$$\begin{cases} Rx\left(1+\frac{ay}{m}\right)^{-m} = x, \\ Sx\left(1-\left(1+\frac{ay}{m}\right)^{-m}\right) = y. \end{cases}$$

De la primera equació: $x = 0$ o bé $(1+\frac{ay}{m})^m = R$, d'on $y = \frac{m}{a}(R^{1/m}-1)$.

- Si $x = 0$, llavors $y = 0$. Punt trivial: $(0,0)$.
- Si $(1+\frac{ay}{m})^m = R$, aleshores $y = \dfrac{m}{a}(R^{1/m}-1)$.

Exemple: punts d'equilibri del model binomial negatiu II

Substituint $y = \frac{m}{a}(R^{1/m} - 1)$ a la segona equació:

$$y = Sx\left(1 - \frac{1}{R}\right) = Sx\frac{R-1}{R}.$$

D'on

$$x = \frac{mR(R^{1/m} - 1)}{aS(R-1)}.$$

Per tant, els punts d'equilibri del model binomial negatiu són:

$$(0,0) \quad \text{i} \quad \left(\frac{mR(R^{1/m} - 1)}{aS(R-1)}, \frac{m(R^{1/m} - 1)}{a}\right).$$

Igual que abans, el punt no trivial només té sentit biològic si $R > 1$.

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

Reflexió final

Si $R < 1$, la població d'hostes tendeix a l'extinció fins i tot sense parasitoides.

Un cop coneguts els punts d'equilibri, cal estudiar-ne l'**estabilitat**. Si el sistema s'inicia prop de l'equilibri,

- s'hi acostarà (estabilitat), o
- se n'allunyarà (inestabilitat)?

Per això caldrà noves eines matemàtiques, ja que ara tenim dues funcions (f, g) i dues variables (x, y).

Com trobem l'estabilitat dels punts d'equilibri en sistemes no lineals multidimensionals?

Tornem ara al nostre propòsit: obtenir informació sobre l'**estabilitat** dels punts d'equilibri del model discret bidimensional no lineal

$$\begin{cases} x_k = f(x_{k-1}, y_{k-1}), \\ y_k = g(x_{k-1}, y_{k-1}). \end{cases} \tag{5}$$

Volem determinar si, en petites pertorbacions al voltant d'un punt d'equilibri, el sistema tendeix a tornar-hi (estable) o a allunyar-se'n (inestable).

Definició: Matriu jacobiana associada

Definició

Anomenem **matriu jacobiana** associada al sistema (5) la matriu de derivades parcials següent:

$$J(x,y) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial x}(x,y) & \frac{\partial f}{\partial y}(x,y) \\ \frac{\partial g}{\partial x}(x,y) & \frac{\partial g}{\partial y}(x,y) \end{pmatrix}.$$

Aquesta matriu recull la dependència local de les funcions f i g respecte de les variables x i y.

Interpretació geomètrica

La matriu jacobiana $J(x^*, y^*)$ mesura com petites variacions al voltant del punt d'equilibri (x^*, y^*) afecten l'evolució del sistema.
En concret:

- Si les variacions inicials tendeixen a disminuir amb el temps, l'equilibri és **estable**.
- Si les variacions creixen, l'equilibri és **inestable**.

Per analitzar-ho, caldrà estudiar els **valors propis** (autovalors) de $J(x^*, y^*)$.

- La dinàmica local ve aproximada pel sistema lineal:

$$\begin{pmatrix} \Delta x_k \\ \Delta y_k \end{pmatrix} = J(x^*, y^*) \begin{pmatrix} \Delta x_{k-1} \\ \Delta y_{k-1} \end{pmatrix}.$$

- L'estabilitat depèn del mòdul dels autovalors λ_1, λ_2 de $J(x^*, y^*)$:
    - Si $|\lambda_1| < 1$ i $|\lambda_2| < 1$, equilibri **asimpòticament estable**.
    - Si algun $|\lambda_i| > 1$, equilibri **inestable**.

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

Criteri d'estabilitat local

Teorema

Sigui (x^*, y^*) un punt d'equilibri del model discret bidimensional

$$\begin{cases} x_k = f(x_{k-1}, y_{k-1}), \\ y_k = g(x_{k-1}, y_{k-1}), \end{cases} \quad \text{, isigui}$$

$$J(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} \dfrac{\partial f}{\partial x}(x^*, y^*) & \dfrac{\partial f}{\partial y}(x^*, y^*) \\ \dfrac{\partial g}{\partial x}(x^*, y^*) & \dfrac{\partial g}{\partial y}(x^*, y^*) \end{pmatrix}$$

la **matriu jacobiana associada** en el punt (x^*, y^*).

Siguin λ_1 i λ_2 els **autovalors** (reals o complexos) de $J(x^*, y^*)$. Aleshores:

- Si $|\lambda_1| < 1$ i $|\lambda_2| < 1$, el punt d'equilibri (x^*, y^*) és **estable**.
- Si algun $|\lambda_i| > 1$, aleshores el punt d'equilibri (x^*, y^*) és **inestable**.

Comentari sobre el teorema

Aquest resultat és l'extensió natural del criteri d'estabilitat lineal per a sistemes unidimensionals.

- Els valors propis determinen el comportament local de les òrbites pròximes a l'equilibri.
- Si els mòduls són menors que la unitat, les trajectòries s'aproximen al punt d'equilibri amb el temps.
- Si algun mòdul supera la unitat, les trajectòries divergeixen: l'equilibri és inestable.

Exemple: Estabilitat dels punts d'equilibri

Considerem el model discret bidimensional:

$$\begin{cases} x_k = y_{k-1} \\ y_k = \frac{1}{2}x_{k-1} + y_{k-1} - y_{k-1}^2 \end{cases}$$

Volem analitzar l'estabilitat dels seus punts d'equilibri. Aquest model correspon a la forma general:

$$\begin{cases} x_k = f(x_{k-1}, y_{k-1}) \\ y_k = g(x_{k-1}, y_{k-1}) \end{cases}$$

on

$$f(x,y) = y, \quad g(x,y) = \frac{1}{2}x + y - y^2.$$

Càlcul dels punts d'equilibri

Calculem les solucions del sistema (no lineal):

$$\begin{cases} x = y, \\ y = \dfrac{1}{2}x + y - y^2. \end{cases}$$

De la primera equació es dedueix que $x = y$. Substituint a la segona:

$$0 = -y^2 + \frac{1}{2}y - y = -y^2 - \frac{1}{2}y = 0.$$

Això dóna dues solucions possibles:

$$y = 0 \quad \text{o bé} \quad y = \frac{1}{2}.$$

En conseqüència, els punts d'equilibri són:

$$(x_1^*, y_1^*) = (0, 0), \quad (x_2^*, y_2^*) = \left(\frac{1}{2}, \frac{1}{2}\right).$$

Jacobià del sistema i estabilitat dels punts d'equilibri I

La matriu jacobiana és:

$$J(x,y) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1/2 & 1-2y \end{pmatrix}.$$

Analitzem l'estabilitat per a cadascun dels punts d'equilibri.

- Punt d'equilibri: $(x_1^*, y_1^*) = (0,0)$:

$$J(0,0) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1/2 & 1 \end{pmatrix}.$$

  Els autovalors λ són solucions de

$$\det\begin{pmatrix} -\lambda & 1 \\ 1/2 & 1-\lambda \end{pmatrix} = 0 \Rightarrow \lambda^2 - \lambda - 1/2 = 0.$$

Jacobià del sistema i estabilitat dels punts d'equilibri II

$$\lambda_{1,2} = \frac{1 \pm \sqrt{3}}{2}.$$

Com que $|\lambda_1| > 1$, el punt $(0,0)$ és **inestable**.

- Punt d'equilibri $(x_2^*, y_2^*) = (1/2, 1/2)$:

$$J(1/2, 1/2) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1/2 & 0 \end{pmatrix}.$$

Els autovalors λ són solucions de

$$\det \begin{pmatrix} -\lambda & 1 \\ 1/2 & -\lambda \end{pmatrix} = 0 \Rightarrow \lambda^2 - 1/2 = 0.$$

$$\lambda_1 = \frac{1}{\sqrt{2}}, \quad \lambda_2 = -\frac{1}{\sqrt{2}}.$$

En aquest cas, com que $|\lambda_1| < 1$ i $|\lambda_2| < 1$, el punt és **estable**.

Exercici

Exercici 1: Representació de l'espai de les variables i simulació del sistema
Construeix un fitxer matlab que simuli el sistema discret bidimensional explicat en les pàgines anteriors. Utilitza diferents condicions inicials per observar el comportament de les òrbites i comprova si coincideixen amb l'estabilitat calculada dels punts d'equilibri. Representa tant les variables en funció del temps com les trajectòries en el pla (x, y). ■

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.