Sôbre um sistema de equações relativas a um modêlo matemático de populações de Himenópteros endogâmicos

FREDERICO PIMENTEL GOMES

Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz",
Universidade de São Paulo

ÍNDICE

1 — INTRODUÇÃO

KERR (1950, pp. 28-34), estudando a composição de uma população de Himenópteros endogâmicos com seleção, chegou às equações

$$
(1,1) \quad \begin{cases}
p = \left(p + \frac{q}{2}\right) R_A^2 : \Sigma \\[2mm]
q = \left(\frac{r}{2} + \frac{s}{4}\right) R_A : \Sigma \\[2mm]
r = \frac{q}{2} R_A R_a : \Sigma \\[2mm]
s = \left[\left(\frac{r}{2} + \frac{s}{4}\right) R_A + \left(\frac{s}{4} + \frac{t}{2}\right) R_a \right] : \Sigma \\[2mm]
t = \frac{u}{2} R_A R_a : \Sigma \\[2mm]
u = \left(\frac{t}{2} + \frac{s}{4}\right) R_a : \Sigma \\[2mm]
v = \left(v + \frac{u}{2}\right) R_a^2 : \Sigma
\end{cases}
$$

onde

$$\Sigma = p + q + r + s + t + u + v,$$

sendo estas letras as probabilidades dos diversos tipos possíveis de cruzamento, de acôrdo com o esquema seguinte:

$$p \longrightarrow AA \times A$$

$$q \longrightarrow AA \times \left(\frac{1}{2} A + \frac{1}{2} a\right),$$

$$
\begin{array}{lcl}
r & \longrightarrow & Aa \times A, \\
s & \longrightarrow & Aa \times \left(\frac{1}{2} A + \frac{1}{2} a\right), \\
t & \longrightarrow & Aa \times a \\
u & \longrightarrow & aa \times \left(\frac{1}{2} A + \frac{1}{2} a\right), \\
v & \longrightarrow & aa \times a
\end{array}
$$

No trabalho citado, KERR, com a colaboração do Autor, resolveu o sistema acima para o caso de RA = Ra e verificou, então, que só haverá possibilidade de permanecerem na população todos os genotipos se tivermos

$$R_A < 0{,}75.$$

Faltava, porém, verificar se era geral esta condição e resolver o sistema (1,1) em condições menos restritivas, o que será feito no presente trabalho.

2 — A RESOLUÇÃO DO SISTEMA DE EQUAÇÕES

Desprezemos provisòriamente, no sistema (1,1), a primeira equação e a última e façamos, para maior facilidade de notação,

$$R_A = C, \qquad R_a = B.$$

Teremos, pois, por definição, $C \geq B$. Como o caso de $B = C$ já foi estudado, consideraremos sempre $C > B$, salvo declaração expressa em contrário.

A terceira equação de (1,1) nos dá logo

$$\Sigma = \frac{B\ C\ q}{2\ r},$$

valor êste que pode ser substituido nas equações restantes. Obtemos então :

$$\begin{cases} q = \left(r + \dfrac{s}{2}\right) \dfrac{r}{q\,B}, \\ s = \left(r + \dfrac{s}{2}\right) \dfrac{r}{q\,B} + \left(\dfrac{s}{2} + t\right) \dfrac{r}{q\,C}, \\ t = \dfrac{r\,u}{q}, \\ u = \left(t + \dfrac{s}{2}\right) \dfrac{r}{q\,C}. \end{cases}$$

Tomemos

$$R = \frac{r}{q}, \quad S = \frac{s}{q}, \quad T = \frac{t}{q}, \quad U = \frac{u}{q},$$

e obteremos:

$$\begin{cases} 1 = \left(R + \dfrac{S}{2}\right) \dfrac{R}{B}, \\ S = \left(R + \dfrac{S}{2}\right) \dfrac{R}{B} + \left(\dfrac{S}{2} + T\right) \dfrac{R}{C}, \\ T = R\,U, \\ U = \left(T + \dfrac{S}{2}\right) \dfrac{R}{C}. \end{cases}$$

Vê-se logo que

$$\begin{cases} S = 1 + U \\ T = RU \\ B = (R + \dfrac{S}{2})\ R, \\ UC = (T + \dfrac{S}{2})\ R. \end{cases}$$

Podemos, agora, substituir S e T pelos seus valores expressos nas duas primeiras equações do último sistema. Fica:

$$(2,1)\quad \begin{cases} B = R^2 + \dfrac{1 + U}{2} . R, \\ UC = R^2U + \dfrac{1 + U}{2} R. \end{cases}$$

A subtração destas duas equações nos dá:

$$UC - B = R^2U - R^2,$$

de onde tiramos:

$$(2,2)\qquad U = \frac{B - R^2}{C - R^2}.$$

Como U não deve ser negativo, devem-se excluir, em virtude de (2,2) os valores de R compreendidos entre $\sqrt{B}$ e $\sqrt{C}$.

O valor de U obtido em (2,2) pode ser substituído na primeira equação de (2,1) e obtemos então:

$$2B = 2R^2 + R + \frac{B - R^2}{C - R^2} . R,$$

de onde conseguimos a equação

(2,3) $F(R) = 2R^4 + 2R^3 - 2R^2 (B+C) - R (B+C) + 2BC = 0.$

Esta equação tem duas variações, logo poderá admitir até duas raízes reais positivas. Mas é fácil verificar que temos

$$F(0) = 2BC > 0,$$
$$F(\sqrt{B}) = \sqrt{B}\ (B - C) < 0,$$
$$F(\sqrt{C}) = \sqrt{C}\ (C - B) > 0.$$

Logo temos uma raíz entre zero e $\sqrt{B}$ e outra entre $\sqrt{B}$ e $\sqrt{C}$. Esta última deve ser desprezada, pelo motivo já exposto. Segue-se que há uma só raíz que convém, e que essa raiz estará compreendida entre zero e $\sqrt{B}$. Ela poderá ser obtida, pelos métodos correntes da Álgebra, a partir da equação (2,3).

No caso particular de $B = C$, $\sqrt{B}$ é raíz de (2,3), mas então èste valor, substituido na primeira equação de (2,1) nos dá $U = -1$ e, portanto, deve ser excluido. Podemos então eliminar de (2,3) as raízes $\sqrt{B}$ e $-\sqrt{B}$ e obter a equação

(2,4) $G(R) = R^2 + R - B = 0,$

cuja raíz

$$R = \frac{-1 + \sqrt{1 + 4B}}{2}$$

é a única que convém. Fàcilmente se prova que esta raíz está entre zero e $\sqrt{B}$, pois temos

$$G(0) = -B < 0,$$
$$G(\sqrt{B}) = \sqrt{B} > 0.$$

3 — UMA RESTRIÇÃO ACIMA PARA OS VALORES DE SOBREVIVÊNCIA

A primeira equação de (1,1) nos dá:

$$p = \left(p + \frac{q}{2}\right) C^2 . \frac{2r}{B\,C\,q},$$

$$\therefore p = (2p + q) \frac{C\,r}{B\,q}.$$

Sendo $P = \dfrac{p}{q}$, temos logo:

$$B\,P = (2P + 1)\,CR,$$

e, portanto,

$$P = \frac{CR}{B - 2CR}.$$

Para que P não seja negativo, devêmos ter

$$B - 2CR \geqq 0.$$

Mas o sinal de igualdade implicaria em tomar $q = 0$, logo não convém, se não quizermos que haja eliminação de fatores hereditários. A equação que devemos resolver é, pois,

$$(3{,}01) \quad B - 2CR > 0,$$

logo

$$(3{,}02) \quad R < \frac{B}{2\,C},$$

$$(3{,}03) \quad \text{e ainda } \frac{1}{R} > \frac{2\,C}{B}.$$

Multipliquemos por U a primeira equação de (2,1) e a subtraiamos da segunda. Obtemos:

$$2U\,(C - B) = R - RU^2,$$

$$(3{,}04) \quad R = \frac{2U\,(C - B)}{1 - U^2}.$$

De (3,03) e (3,04) resulta que temos

$$\frac{1 - U^2}{2U\,a} > \frac{2\,C}{B},$$

onde $a = C - B > 0$. Logo fica

$$(3{,}05) \quad B\,U^2 + 4\,C\,a\,U - B < 0.$$

A única raíz positiva da equação

$$B\,U^2 + 4C\,a\,U - B = 0$$

é

$$U = \frac{-2Ca + \sqrt{B^2 + 4C^2 a^2}}{B}$$

Logo devemos ter, para satisfazer (3,05),

$$(3.06) \quad U < -2ab + \sqrt{1 + 4a^2 b^2},$$

onde $b = \dfrac{C}{B} > 1$ e o radical é necessàriamente positivo.

A primeira equação de (2,1) nos dá

$$2B = 2R^2 + R + RU,$$

de onde se conclui, à vista de (3,06) e (3,02), que temos

$$2B < \frac{1}{2b^2} + \frac{1}{2b} + \frac{1}{2b}\left(\sqrt{1 + 4a^2 b^2} - 2ab\right),$$

$$\therefore\ 2b^2 (2B + a) - b - 1 < \sqrt{1 + 4a^2 b^2},$$

$$(3,07) \qquad 2b^2 (B+C) - b - 1 < \sqrt{1 + 4a^2 b^2},$$

$$\therefore\ 2\frac{C^2}{B^2}(B+C) - \frac{C}{B} - 1 < \sqrt{1 + 4(C-B)^2 \frac{C^2}{B^2}}$$

logo

$$(3,08) \qquad \frac{(B+C)\ (2C^2 - B)}{B^2} < \sqrt{1 + 4(C-B)^2 \frac{B^2}{C^2}}.$$

Como o radical deve ser tomado com sinal positivo, é claro que sempre que tivermos

$$2C^2 - B < 0,$$

isto é,

$$2C^2 - \frac{C}{b} < 0,$$

logo

$$C < \frac{1}{2b},$$

a inequação (3,08) estará satisfeita.

Podemos conseguir, porém, uma restrição mais alta para C. Admitamos, pois, $2C^2 - B \geqq 0$ e teremos, como consequência de (3,08), a inequação

$$(B + C)^2 (2C^2 - B)^2 < B^4 + 4B^2 C^2 (C - B)^2,$$

ou ainda

$$\begin{aligned} &4C^5 + 8BC^4 - 4BC^3 + 8B^2 (B - 1) C^2 - \\ (3{,}09) \qquad &- B^2 (4B^2 + 4B - 1) C + 2B^3 < 0. \end{aligned}$$

Tomemos agora $B = \dfrac{C}{b}$ e fica :

$$C^2 (4b^4 + 8b^3 + 8b - 4) - C (4b^3 + 8b^2 + 4b) + b^2 + + 2b < 0.$$

Esta inequação está satisfeita para

$$(3{,}10) \qquad C < \frac{b^3 + 2b^2 + b + \sqrt{2b^4 + 2b^3 - 2b^2 + 2b}}{2 (b^4 + 2b^3 + 2b - 1)} = f (b)$$

Fàcilmente se mostra que

$$f (b) = \frac{1}{2b} + \frac{(b - 1)^2}{2b (b^4 + 2b^3 + 2b - 1)} + + \frac{\sqrt{2 b^4 + 2b^3 - 2b^2 + 2b}}{2 (b^4 + 2 b^3 + 2b - 1)}$$

e que, portanto, temos sempre

$$f (b) > \frac{1}{2 b},$$

isto é, a nova restrição acima é superior à que vimos antes.

Verifica-se que temos f' $(b) < 0$ para $b \geq 1$ e que, portanto, f (b) decresce quando b cresce. O valor máximo de f (b) se dará, pois, para $b = 1$ e é igual a 0,75.

4 — CONCLUSÕES

No caso de uma população de Himenópteros endogâmicos só poderá haver equilíbrio, sem eliminação de gens, quando os valores de sobrevivência RA = C e Ra = B satisfizerem a inequação

$$4C^5 + 8BC^4 - 4BC^3 + 8B^2 (B - 1) C^2 -$$
$$- B^2 (4B^2 + 4B - 1) C + 2B^3 < 0,$$

ou, o que dá no mesmo, quando tivermos

$$C < \frac{b^3 + 2b^2 + b + \sqrt{2b^4 + 2b^3 - 2b^2 + 2b}}{2 \, (b^4 + 2b^3 + 2b - 1)}$$

onde $b = \dfrac{C}{B} \geqq 1.$

Os valores de equilíbrio p, q, r, s, t, u, v definidos no capítulo 1 são determinados fàcilmente quando se conhece o valor de $R = \dfrac{r}{q}$, dado pela raíz entre zero e $\sqrt{B}$ da equação

$$2R^4 + 2R^3 - 2R^2 (B + C) - R (B + C) + 2BC = 0.$$

No caso particular de $B = C$, temos $b = 1$, $C < 0{,}75$ e a raíz R que convém é igual a $\dfrac{-1 + \sqrt{1 + 4B}}{2}$.

Do que foi exposto conclui-se também que nessas populações difìcilmente serão encontrados gens heteróticos, pois, devem satisfazer uma condição muito restritiva.

5 — ABSTRACT

This paper deals with the solution of a system of equations relating with a mathematical model of populations of endogamic Hymenoptera. The Author proves that, unless inequality

$$(5.1) \qquad 4R_A^5 + 8R_a R_A^4 - 4R_a R_A^3 + 8R_a^2 (R_a - 1) R_A^2 -$$
$$- R_a^2 (4R_a^2 + 4R_a - 1) R_A + 2R_a^3 < 0$$

is satisfied, one of the genes is eliminated from the population. He shows that the relative frequencies of different kinds of matings in the population can be obtained when the root R between zero and $\sqrt{Ra}$ of equation

$$2R^4 + 2R^3 - 2R^2 \ (RA + Ra) - R(RA + Ra) + 2RA \ Ra = 0$$

is known.

In special, if we let $b = \dfrac{RA}{Ra} \geqq 1$,

inequation (5.1) shows that we must have

$$R_A < \frac{b^3 + 2b^2 + b + \sqrt{2b^4 + 2b^3 - 2b^2 + 2b}}{2\ (b^4 + 2b^3 + 2b - 1)} = f(b)$$

The greatest value of $f(b)$ is 0,75 and is obtained for $b = 1$, that is for RA = Ra.

6 — BIBLIOGRAFIA

KERR, Warwick Estevam — (1950) — Estudos Sôbre a Genética de Populações de Himenópteros em Geral e dos Apineos Sociais em Particular. I — III, 1 — 100, 10 figs. Piracicaba.

7 — AGRADECIMENTO

Agradecemos ao Sr. Dr. Warwick Estevam Kerr a revisão dêste trabalho sob o ponto de vista biológico.