

Universidade de Évora
Mestrado em Matemática Aplicada

Modelos de selecção natural com dependência da densidade

Dissertação de mestrado
Realizada por:

Ana Isabel G. R. C. Mendes dos Santos

Évora
1998

Universidade de Évora
Mestrado em Matemática Aplicada

Modelos de selecção natural com dependência da densidade

Dissertação de mestrado
Realizada por:

Ana Isabel G. R. C. Mendes dos Santos



92187

Évora
1998

100 200
1000 1

“Este trabalho não inclui as observações
e críticas feitas pelo júri.”

Índice

1. Introdução	
1.1 Selecção com dependência da densidade	1
1.2 Modelos em tempo discreto e modelos em tempo contínuo	3
1.3 Breve resenha sobre modelos de selecção com dependência da densidade em tempo discreto	4
1.4 Estrutura do trabalho	9
2. Modelos gerais em tempo discreto	
2.1 O modelo	11
2.2 Equilíbrios do modelo	13
2.3 Estabilidade local dos equilíbrios	20
2.4 Referência a ciclo limite e outros comportamentos dinâmicos	39
2.5 Teorema de Fisher	43
3. Modelos específicos	
3.1 Modelo logístico	48
3.2 Modelo de Gompertz	60
3.3 Modelo de Ricker	70
4. Conclusões	81
Bibliografia	86

1. *Introdução*

1.1. *Seleccção com dependência da densidade*

O *crescimento da população* e a *selecção natural* são dois processos fundamentais que operam no interior de uma população. Ao estudo do primeiro dedica-se a dinâmica de populações e ao do segundo a genética de populações. Apesar de, no início, estes processos serem estudados separadamente, concluiu-se que eles estão intimamente relacionados. Essa relação é estabelecida na *teoria da selecção natural com dependência da densidade* através de modelos de selecção regulada pela densidade onde as viabilidades são funções do tamanho da população. Tais modelos serão o objecto de estudo deste trabalho.

A teoria tradicional da dinâmica de populações considera que todos os indivíduos são geneticamente idênticos. Especificando, supõe que, durante o processo de crescimento da população a selecção natural não provoca alterações nos parâmetros que caracterizam o crescimento.

Os teóricos iniciais pensavam que a evolução, por selecção natural, se efectuava numa escala de tempo maior do que as alterações no tamanho da população. Como tal, as teorias da dinâmica e da genética de populações eram objecto de estudo separado. Por exemplo, Lotka afirmou que as escalas de tempo para a evolução e para o crescimento da população são diferentes.

Ao provar-se que a selecção natural era, com frequência, mais forte do que inicialmente se supunha, as escalas passaram a ser as mesmas. De tal modo que a substituição de genes ocorreria no mesmo espaço de tempo que a população necessitaria para atingir o equilíbrio de abundância. Assim, era indefensável a separação entre evolução e ecologia.

Consequentemente, tem sido dada grande atenção à interacção entre a composição genética de uma população e as pressões ecológicas realizadas sobre esta. Lewontin [18] efectuou uma descoberta importante: que o tamanho da população pode afectar dramaticamente a selecção natural. Esta foi mais tarde confirmada por numerosos estudos experimentais, efectuados em várias espécies. Nomeadamente, os estudos de Sokal e Sullivan [38] na *Musca domestica*; Sokal e Huber [36], Schlager [35], Sokal e Karten [37] no *Tribolium castaneum*; Lewontin e Matsuo [19], Mueller e Ayala [26], Bierbaum e outros [7], Mueller [25], Mueller e outros [27]

na *Drosophila melanogaster*; O'Hara e Brown [29] no *Erysiphe graminis*, o fungo que provoca o míldio no trigo. Estes estudos evidenciam a existência na natureza de selecção com dependência da densidade. Com efeito, concluiu-se que as populações que se desenvolvem em altas densidades (denominadas *K*-seleccionadas) têm geralmente taxas de crescimento *per capita*, em ambientes superpovoados, mais elevadas do que as que se desenvolvem em baixas densidades (denominadas *r*-seleccionadas).

Outro tipo de experiências analisam a evolução de determinados caracteres fenotípicos à medida que a densidade da população se altera. Como, por exemplo, os estudos de:

- Moorcroft e outros [24], relativamente aos caracteres corno da lã e de tipo corno das ovelhas Soay, *Ovis aries*, que vivem na Escócia; o estudo relevou que a selecção é mais forte nos anos de alta densidade e mais fraca nos anos de baixa densidade;

- Gurevitch e outros [15], em relação à performance (biomassa e número de flores) de plantas *Brassica rapa* consanguíneas e não-consanguíneas; os autores concluíram que, em alta densidade, ambos os tipos sofrem igualmente os efeitos de superpovoação enquanto que, em densidade intermédia, a redução no tamanho da planta é mais acentuada nas plantas consanguíneas;

- Dudley e Schmitt [11], relativamente ao comprimento do caule na *Impatiens capensis*; a análise fenotípica revelou selecção para o aumento da altura em relação ao comprimento das folhas em densidade elevada e para a sua diminuição em baixa densidade.

Partindo da hipótese de que as alterações fenotípicas podem ser determinadas, pelo menos parcialmente, pelo genoma e que este está sujeito a selecção natural, estes estudos constituem evidência de que essa selecção depende da densidade da população.

Existem, também, abundantes evidências de que a taxa de sobrevivência e reprodução de um genótipo pode depender da composição genética da população. De facto, as interacções entre genótipos têm sido citadas como um factor importante na manutenção da variabilidade genética. Estas foram encontradas em estudos realizados por Kojima e Yarbrough [17], Kojima e Tobarí [16] e DeBenedictis [10] na *Drosophila melanogaster*, e por Sakai [32] e Allard e Adams [1] [2] em populações de plantas, onde a performance de um indivíduo é afectada pelos seus vizinhos. Este fenómeno também tem sido examinado teoricamente através de vários *modelos de selecção natural com dependência da frequência*. No entanto, a teoria da selecção com dependência da frequência permanece consideravelmente subdesenvolvida quando comparada com a teoria da selecção com dependência da densidade. O problema da primeira teoria é a escolha de funções específicas que descrevam o modo como a viabilidade de diferentes genótipos depende da sua

frequência. Com a escolha arbitrária de funções e sem qualquer possibilidade real de medir a viabilidade na natureza, a dependência da frequência produz modelos de enorme complexidade, que admitem quase todo o tipo de comportamento dinâmico imaginável. Ao contrário dos anteriores, este tipo de modelos não farão parte do nosso estudo.

1.2. Modelos em tempo discreto e modelos em tempo contínuo

Os modelos de selecção natural com dependência de densidade dividem-se em dois tipos: os modelos em tempo contínuo e em tempo discreto. Os primeiros são mais fáceis de estudar e poderão ser mais adequados quando exista sobreposição de gerações. Os segundos são claramente indicados quando não exista sobreposição de gerações, com épocas de reprodução bem definidas.

O estudo de modelos de selecção natural com dependência da densidade, em tempo contínuo, pode encontrar-se, por exemplo, em Ginzburg [12] [13], Nagylaki [28] e Selgrade e Namgoong [33] [34].

As principais semelhanças, ao nível da dinâmica, entre os modelos em tempo discreto e em tempo contínuo são:

- os equilíbrios dos modelos (homomórficos e polimórficos) são os mesmos;
- a condição necessária para a existência de um equilíbrio polimórfico é igual;
- no caso de um equilíbrio interior não-degenerado (isto é, quando a matriz de linearização, em torno do equilíbrio, tem todos os valores próprios diferentes de zero) as condições de instabilidade são as mesmas.

As principais diferenças entre estes dois tipos de modelos são:

- a superioridade do heterozigoto, em relação aos homozigotos, na população de equilíbrio implica que o equilíbrio polimórfico seja localmente assintoticamente estável. No caso discreto esta condição não é suficiente, dado que a estabilidade do equilíbrio depende do valor das taxas intrínsecas de crescimento;
- nos modelos em tempo contínuo não existem soluções periódicas;
- nos modelos em tempo contínuo não existe comportamento caótico relativamente ao tamanho da população;
- um equilíbrio é localmente atractivo se e só se é maximizada a função que descreve o tamanho da população em termos da frequência génica. No caso dos modelos em tempo discreto esta afirmação só é válida quando a frequência génica está no intervalo $]0, 1[$.

Neste trabalho iremos apenas estudar os modelos em tempo discreto.

1.3. *Breve resenha sobre modelos de selecção com dependência da densidade em tempo discreto*

O estudo da selecção natural com dependência da densidade é uma intersecção natural entre as teorias ecológica e genética de populações.

As diferenças de viabilidade entre fenótipos ou genótipos podem ser consideradas como resultado de diferentes respostas às pressões ecológicas. Consequentemente, estas diferentes respostas podem ser introduzidas nos modelos ecológicos clássicos sob a forma de efeitos da dependência da densidade.

A necessidade de uma teoria que englobe quer as diferenças genéticas, quer as pressões ecológicas foi salientada por vários autores.

MacAuthur [21] parece ter sido o primeiro a considerar a selecção natural num modelo onde a regulação do crescimento da população desempenha um papel central. No seu modelo, os valores selectivos são definidos em ordem aos K , capacidades de sustento do meio relativamente aos genótipos. MacAuthur mostrou que se obteria um equilíbrio polimórfico genético estável se a capacidade de sustento do heterozigoto fosse superior à dos homozigotos. Além disso, apresentou um teorema análogo ao Teorema fundamental da selecção natural de Fisher.

Os estudos de Roughgarden [30], Charlesworth [8], Anderson [3] e Clarke [9] têm por base um modelo clássico de genética de populações de um locus com dois alelos, em tempo discreto, onde as viabilidades são funções do tamanho da população. Assim, as alterações determinísticas, ao longo do tempo, da frequência do gene e do tamanho da população são interdependentes. A dependência da densidade é incorporada, nos modelos de Roughgarden, Charlesworth, Anderson e Clarke, através da escolha das viabilidades dos genótipos como funções decrescentes do tamanho da população.

Segundo Roughgarden [31], o princípio chave em combinar a genética com a dinâmica de populações é a associação de r (taxa de crescimento) e K (capacidade de sustento), com um fenótipo. Usualmente, r e K referem-se às propriedades de crescimento de uma população. Mas, por outro lado, também determinam a função que relaciona a capacidade reprodutiva de um indivíduo com o tamanho da população.

Por este motivo, o autor procura relacionar os valores selectivos absolutos, com os parâmetros da dinâmica de populações.

Assim, Roughgarden [30] usa um modelo logístico para as viabilidades dos genótipos como funções do tamanho da população. Deste modo, as viabilidades são de facto úteis para estudar como é que a evolução influencia r e K .

Ele parte do princípio que um fenótipo pode ter um K elevado ou um r elevado mas não ambos, pois um elevado valor de r ou K é obtido à custa do outro. Esta hipótese justifica-se porque, para obter um r elevado, um organismo deve utilizar

rapidamente a energia que adquiriu na produção de descendentes, enquanto que, para obter um K elevado, essa energia deve ser canalizada para o desenvolvimento das capacidades de sobrevivência em condições de superpovoação. Admite-se que, um organismo tem ao seu dispor, durante uma estação, quantidades finitas de energia e tempo, que só podem ser usadas em um dos dois modos.

Usando um sistema de recorrência bi-dimensional relativamente à frequência do gene e ao tamanho da população, produz sucessivas iterações a partir de diferentes condições iniciais. Deste modo, o autor obtém os seguintes resultados:

- se a capacidade de sustento de um homocigoto for a maior, então o alelo a ele associado é fixado;
- se a capacidade de sustento do heterocigoto for a maior, então existe um equilíbrio polimórfico estável;
- se a menor for a do heterocigoto, então um ou outro alelo será fixado, dependendo das condições iniciais.

Assim, Roughgarden conclui que os K controlam, essencialmente, o resultado qualitativo da selecção natural, desde que a população não seja perturbada ao longo da sua trajectória.

No caso de uma pequena população, isto é, uma população com poucos indivíduos, o resultado da selecção natural é determinado pela relação entre os r . Deste modo conclui-se que a selecção em populações em expansão favorecerá, predominantemente, os genótipos com uma taxa reprodutiva grande (selecção- r), ao passo que, numa população estável, favorecerá os genótipos com uma maior habilidade para explorar os recursos ambientais limitados (selecção- K).

Tendo por base o artigo de Roughgarden, Charlesworth [8] apresenta uma generalização do modelo logístico, onde as viabilidades são consideradas como funções estritamente decrescentes do tamanho da população.

Este autor parece ter sido o primeiro a tentar obter um modelo de selecção natural com dependência da densidade com hipóteses mais gerais para o caso de um locus com dois alelos.

A partir da análise de estabilidade local dos equilíbrios, Charlesworth conclui que as condições:

(1) taxa intrínseca média de crescimento da população no equilíbrio positiva e menor do que 2,

(2) capacidade de sustento do heterocigoto maior do que a dos homocigotos; são necessárias para existir um equilíbrio conjunto da frequência do gene e do tamanho da população que seja não trivial e estável.

No entanto, ao determinar os valores próprios, o autor comete um erro. Na expressão que obtém para o valor próprio associado à frequência do gene não existe dependência relativamente ao valor de equilíbrio dessa frequência, o que é incorreto. Consequentemente, o exemplo apresentado conducente a um equilíbrio

onde existiriam oscilações perpétuas locais em torno do valor de equilíbrio da frequência do gene, está errado. Igualmente incorreta é a condição geral de instabilidade obtida.

O autor mostra que o resultado da selecção (quer exista um equilíbrio polimórfico ou a fixação de um dos alelos) é determinado pelos valores genotípicos de K , mas são os valores de r que influenciam a composição das populações de equilíbrio.

Charlesworth conclui que, para certos valores da taxa intrínseca de crescimento r , pode haver oscilações permanentes no tamanho da população e na frequência do gene. Além disso, determina em que condições um dos alelos será eliminado da população.

Independentemente, Anderson [3] sugere o mesmo modelo que Roughgarden, e obtém, analiticamente os seguintes resultados:

- o crescimento da população, como um todo, é logístico;
- a taxa intrínseca de crescimento da população é a média aritmética ponderada das taxas dos genótipos;
- a capacidade de sustento é a média harmónica ponderada das capacidades de sustento dos genótipos;
- um equilíbrio genético polimórfico estável/instável ocorre num máximo/mínimo da capacidade de sustento média dos genótipos.

Anderson conclui que, se existe vantagem do heterozigoto relativamente a K , então existe um equilíbrio genético polimórfico. Reciprocamente se existe um equilíbrio genético polimórfico ele ocorre num máximo da capacidade de sustento média dos genótipos.

Clarke [9] considera uma população hermafrodita com um grande número de indivíduos. Clarke parte da hipótese que é segregado um par de alelos, onde um alelo é completamente dominante sobre o outro. Além disso, supõe que os acasalamentos são aleatórios e que produzem um excesso de descendentes, que, a seguir são sujeitos a selecção. O autor define as viabilidades, como funções do tamanho da população, através de um modelo que garante que o seu valor varia entre 0 e 1.

Efectua um tratamento completo dos equilíbrios do modelo, incluindo a análise local de estabilidade. Isto permite-lhe concluir que os equilíbrios fronteiros são estáveis. Como as condições de não-trivialidade do equilíbrio (ou seja, existência do equilíbrio polimórfico) e de estabilidade são idênticas, o autor conclui que o equilíbrio polimórfico também é estável.

Neste modelo, a selecção- K produz um polimorfismo equilibrado. Em pequenas populações, a selecção- K é relativamente ineficiente e o sistema é instável. Assim, os efeitos da selecção com dependência da densidade podem imitar os da deriva genética aleatória, uma vez que a redução no tamanho da população promove a homozigocidade.

Segundo o modelo, a selecção com dependência da densidade combinada com um grau de especialização genotípica permite a manutenção de um equilíbrio polimórfico sob uma grande variedade de condições. Além disso, mudanças na densidade da população podem provocar "revoluções genéticas" que imitam os efeitos do princípio do fundador ou da deriva genética aleatória.

Asmussen e Feldman [6] dão a conhecer alguns dos problemas de se considerar as viabilidades dos genótipos definidas por funções logísticas do tamanho da população, nomeadamente o facto de existirem determinados conjuntos de estados iniciais que conduzem a comportamentos bizarros. Para evidenciar tais comportamentos, os autores definem dois tipos de equilíbrios: os realizáveis e os atingíveis.

Além disso, apresentam vários exemplos de conjuntos de condições iniciais que conduzem a viabilidades negativas. Tais viabilidades podem forçar a trajectória a passar em regiões onde as frequências do gene são negativas, onde são superiores a um, ou onde o tamanho da população é negativo. Estes casos são biologicamente inadmissíveis. O que lhes permite concluir que é possível um equilíbrio ser realizável e localmente estável mas existir um conjunto inicial de frequências do gene e tamanhos da população a partir do qual esse equilíbrio não seja atingível.

De modo a evitar tais problemas, os autores sugerem vários modelos alternativos. O primeiro é o modelo logístico truncado no zero, o segundo é a versão exponencial do modelo logístico e o terceiro emprega viabilidades com dependência da densidade que refletem um crescimento hiperbólico da população.

Considerando um modelo geral com dependência da densidade onde as viabilidades são funções do tamanho da população, decrescentes, não-negativas e diferenciáveis, Asmussen e Feldman provaram, analiticamente, que num equilíbrio (conjunto da frequência génica e do tamanho da população) estável é maximizada a função que descreve o equilíbrio do tamanho da população em termos da frequência génica.

Asmussen [4] investiga a possibilidade de existência de comportamento cíclico em modelos de selecção com dependência da densidade, nomeadamente, em modelos determinísticos simples sem elementos estocásticos, como sendo o logístico e o exponencial. Se os mecanismos que regulam o tamanho da população reagirem muito bruscamente a perturbações no tamanho podem surgir ciclos limite estáveis ou comportamento caótico.

O autor estabelece, analiticamente, que a população pode convergir para a fixação de um gene ou uma composição genética polimórfica invariante, ao passo que o tamanho da população oscila entre dois valores, quatro valores, oito valores e assim sucessivamente.

Asmussen, através de cálculos numéricos, descreveu as seguintes possibilidades:

- a frequência do gene alcança um valor de equilíbrio, enquanto o tamanho da

população passa a ter um comportamento caótico;

- existência de um estado caótico, aparente, no ponto de equilíbrio interior;
- existência de ciclos limite no ponto de equilíbrio interior, mantendo-se deste modo, ambos os alelos na população, apesar da capacidade de sustento do heterozigoto ser intermédia ou inferior à dos homozigotos.

Consequentemente, conclui que a superioridade da capacidade de sustento do heterozigoto não é necessária para manter a variação genética na população e que, aparentemente, podem existir ciclos limite interiores estáveis, apesar de um ou ambos os equilíbrios fronteiros serem localmente estáveis. Contudo, é possível ocorrerem oscilações caóticas na presença de equilíbrios localmente estáveis.

Gregorius [14] faz o estudo de um modelo de selecção com dependência da densidade para um único locus com múltiplos alelos. Sob a hipótese mais geral do ponto de vista matemático (mas poderão não existir condições biológicas que justifiquem a necessidade desta generalização) de que a viabilidade média da população decresce à medida que a densidade aumenta, o autor prova que é necessário caracterizar três tipos de regiões das frequências dos alelos:

- a região onde a população tem crescimento limitado;
- a região onde o crescimento é ilimitado;
- e a região onde a população se extingue.

A região onde o crescimento da população é limitado é analisada com especial cuidado, assim como a função capacidade de sustento θ , nela definida. Esta função divide o conjunto de estados da população em duas regiões: a região viabilidade média da população superior a 1 (onde a população cresce) e a região viabilidade média da população inferior a 1 (onde a população decresce). Deste modo, o autor conclui que todos os equilíbrios do modelo se situam na região onde a população decresce.

Gregorius chama ainda a atenção para o facto de que, se um ponto de equilíbrio é localmente assintoticamente estável, o vector das frequências dos alelos correspondente é um máximo local da função θ , quer se trate de um ponto interior ou fronteiro. No entanto, o recíproco não é verdadeiro. Como tal, as afirmações feitas por Charlesworth [8] e por Asmussen e Feldman [6] a este respeito, relativamente a um locus com dois alelos, têm que ser tratadas com algum cuidado. Contudo, se considerarmos apenas modelos que impliquem a invariância da região viabilidade média da população maior ou igual a 1, então o recíproco já é verdadeiro.

No caso dos modelos em tempo contínuo, a propriedade "um ponto de equilíbrio (N, p) é localmente atractivo se e só se a função capacidade de sustento, θ , atinge um máximo local em p " é sempre verdadeira.

Selgrade e Namkoong [34] efectuam o estudo do comportamento dinâmico de modelos bidimensionais de uma população diploíde de um locus com dois alelos, em tempo contínuo e discreto. Usam um sistema de equações diferenciais or-

dinárias quando a população se reproduz continuamente e um sistema de equações às diferenças no caso discreto.

Com o objectivo de estudar em simultâneo ambos os modelos, os autores introduzem uma constante que estabelece a ligação entre os dois tipos de equações.

A inovação neste estudo reside no facto de não impôr restrições em relação à monotonia das viabilidades dos genótipos como funções do tamanho da população. Os autores apenas supõem que as viabilidades são funções regulares relativamente ao tamanho da população.

Sob esta hipótese mais geral, analisam as condições de estabilidade e instabilidade, apenas em equilíbrios interiores. Em relação à estabilidade local, chegam às mesmas conclusões que nos modelos anteriormente descritos.

No caso do comportamento global, os autores provam, apenas para modelos em tempo contínuo, que não existem soluções periódicas. Portanto, nestes modelos, é de esperar que exista convergência para um equilíbrio.

Lin [20] estuda um modelo geral de selecção com dependência da densidade, onde as viabilidades dos genótipos são definidas em função do tamanho da população normalizado. O autor supõe que a função que dá a população na geração seguinte é regular e concava e aplica o intervalo $[0, 1]$ (para o tamanho da população normalizado) nele próprio. A suposição basicamente impede que o tamanho da população ultrapasse um determinado valor N_0 ou desça abaixo de zero, para que a "população normalizada" $\frac{N}{N_0}$ fique sempre no intervalo $[0, 1]$. Tal hipótese implica que as viabilidades dos genótipos (como funções do tamanho da população) são monótonas decrescentes.

Nestas condições, Lin prova que existem, no máximo, seis pontos fixos (cinco pontos fronteiros e um interior). As conclusões de estabilidade local a que chega, são análogas às obtidas em outros modelos, já mencionados. As novidades, relativamente a outros artigos já descritos, são:

- mostrar, analiticamente, que o facto das viabilidades serem funções dependentes da densidade possibilita a ocorrência genérica de caos na evolução da densidade;

- provar que, no caso da superioridade do heterozigoto, a convergência global para o equilíbrio polimórfico (sob determinadas condições relativamente às viabilidades) é possível.

1.4. Estrutura do trabalho

O estudo de modelos de selecção natural com dependência da densidade, que nos propomos realizar, reduzir-se-á a uma população de organismos diploides que segregam um único locus com dois alelos.

Para tal, ir-se-ão considerar modelos bastantes gerais com hipóteses pouco restritivas (particularmente a das viabilidades dos genótipos decrescerem com o tamanho da população), para que as conclusões a obter sejam robustas e independentes da forma concreta (geralmente mal conhecida ou desconhecida) como as viabilidades dos genótipos dependem do tamanho da população. Não se irá, porém, considerar a máxima generalidade possível por se pensar que pouco se ganha do ponto de vista do interesse biológico.

Suporemos que a população em questão se reproduz sem sobreposição de gerações. Portanto, trabalharemos com modelos em tempo discreto.

O objectivo principal do trabalho é o de agrupar, de forma sistemática e organizada, resultados dispersos na literatura, corrigindo erros e completando tratamentos incompletos (nomeadamente no estudo cuidadoso dos equilíbrios fronteiros). Este será o objecto do capítulo 2.

Assim, o plano de trabalho é o seguinte: na secção 1 do capítulo 2 introduz-se o modelo a estudar. Na secção 2 determinam-se os equilíbrios do modelo e as suas condições de existência e unicidade. Na terceira secção estuda-se a estabilidade local dos equilíbrios, onde se prova que, nos casos biologicamente razoáveis (ou seja, quando as viabilidades dos genótipos são não-negativas), o valor próprio associado à frequência do gene é sempre superior a -1 . Por último, na secção 4, apresenta-se e demonstra-se um teorema análogo ao teorema fundamental de selecção natural de Fisher. O primeiro autor a obter esse resultado foi Anderson em [3], para o caso particular do modelo logístico.

No capítulo 3 apresentam-se três exemplos de aplicação das conclusões obtidas a modelos particulares de selecção natural: o modelo logístico, o modelo de Gompertz e o modelo de Ricker. Enquanto que o primeiro e o último encontram-se habitualmente propostos na literatura, o segundo não está ainda tratado.

Finalmente, no capítulo 4, expõem-se as conclusões.

2. Modelos gerais em tempo discreto

2.1. O modelo

Considere-se um organismo diploide, com reprodução sexual em gerações discretas. Seja N_k o número de zigotos que se formam na k -ésima geração. Suponha-se que, na população, é segregado um único locus autossômico com alelos A_1 e A_2 . Sejam p_k e $q_k = 1 - p_k$ as frequências de A_1 e A_2 , respectivamente, na k -ésima geração. Note-se que as frequências são medidas entre os novos zigotos da k -ésima geração, para que as frequências dos zigotos (A_1A_1 , A_1A_2 e A_2A_2) sejam as do equilíbrio de Hardy-Weinberg (p_k^2 , $2p_kq_k$ e q_k^2 , respectivamente).

Se existirem acasalamentos aleatórios e se se puder desprezar as variações aleatórias da frequência do gene, então o número de zigotos na $k+1$ -ésima geração é dado por

$$N_{k+1} = W(N_k, p_k)N_k \quad (2.1)$$

onde

$$W(N, p) = p^2w_{11}(N) + 2pqw_{12}(N) + q^2w_{22}(N)$$

é a *viabilidade média* da população quando p é a frequência de A_1 e N o tamanho da população e onde a *viabilidade* $w_{ij}(N)$ do zigoto A_iA_j é o número médio de descendentes, na geração seguinte, de um zigoto com alelos A_i e A_j quando o tamanho da população é N . Supõe-se, pois, que as viabilidades dos zigotos podem depender da densidade da população mas não da frequência dos alelos.

Para $N_k > 0$, as frequências dos genes, na k -ésima geração, são dadas pelas equações padrão de Wright [39]:

$$p_{k+1} = \frac{p_k w_1(N_k, p_k)}{W(N_k, p_k)} \quad (2.2)$$

$$q_{k+1} = \frac{q_k w_2(N_k, p_k)}{W(N_k, p_k)} \quad (2.3)$$

onde

$$w_1(N, p) = pw_{11}(N) + qw_{12}(N)$$

e

$$w_2(N, p) = pw_{12}(N) + qw_2(N)$$

são as viabilidades dos alelos A_1 e A_2 , respectivamente. Note-se que

$$W(N, p) = pw_1(N, p) + qw_2(N, p). \quad (2.4)$$

No entanto, para $N = 0$ as frequências dos genes não estão definidas.

Ao modelo de selecção acabado de descrever costuma chamar-se *selecção com dependência da densidade*.

Dadas as funções $w_{ij}(N)$ é possível, em princípio, calcular a trajectória de qualquer população a partir das equações (2.1) e (2.2) (ou (2.1) e (2.3)), conhecidas a frequência do gene e o tamanho da população iniciais. Roughgarden [31] propôs a seguinte expressão para as viabilidades:

$$w_{ij}(N) = 1 + \frac{r_{ij}(K_{ij} - N)}{K_{ij}}, \quad (2.5)$$

com $r_{ij} > 0$ e $K_{ij} > 0$, dado que nenhuma população sobreviveria se a sua taxa de crescimento r_{ij} a baixa densidade fosse negativa e que o número de elementos de uma população é sempre uma quantidade positiva.

Charlesworth [8] considerou, como iremos fazer aqui, o caso geral, pondo

$$w_{ij}(N) = 1 + f_{ij}(N), \quad (2.6)$$

onde f_{ij} é uma função de classe C^1 , estritamente decrescente.

No modelo em estudo vamos supor que as funções f_{ij} verificam

$$\lim_{N \rightarrow +\infty} f_{ij}(N) < 0,$$

o que se justifica porque, caso contrário, uma população com um número elevado de indivíduos cresceria indefinidamente mesmo quando os recursos territoriais e alimentares estivessem esgotados, o que não faz sentido.

As funções f_{ij} denominam-se *coeficientes de selecção*. O significado biológico de os coeficientes de selecção f_{ij} serem funções estritamente decrescentes é que a taxa de crescimento da população depende do número de indivíduos, dado que a quantidade de recursos disponíveis no meio, por indivíduo, diminui à medida que o seu número aumenta.

Designemos por

$$r_{ij} = \lim_{N \rightarrow 0^+} f_{ij}(N) \quad (2.7)$$

e por

$$K_{ij} = f_{ij}^{-1}(0) = w_{ij}^{-1}(1), \quad (2.8)$$

onde f_{ij}^{-1} é a função inversa de $f_{ij}(N_k)$ e w_{ij}^{-1} é a função inversa de w_{ij} , a taxa de crescimento intrínseca e a capacidade de sustento do zigoto A_iA_j . Daqui resulta que $K_{ij} > 0$. Estamos a supor que $r_{ij} > 0$, isto é, que a taxa de crescimento é positiva para populações pequenas.

Se a população fosse inteiramente constituída por homozigotos A_iA_i , a variação do tamanho da população seria dada pela equação:

$$\Delta N_k = N_{k+1} - N_k = N_k f_{ii}(N_k).$$

Daqui se concluiria que, quando o tamanho dessa população fosse muito pequeno, ter-se-ia $\Delta N_k \approx r_{ii} N_k$, pelo que r_{ii} representaria a taxa de crescimento do zigoto A_iA_i correspondente a baixas populações; quando $N_k = K_{ii}$ (ou seja, quando o tamanho da população atingisse a capacidade de sustento) ter-se-ia $\Delta N_k = 0$.

2.2. Equilíbrios do modelo

Nesta secção, o objectivo é determinar os pontos de equilíbrio do modelo. Para tal deverá ter-se $N_{k+1} = N_k = \widehat{N}$ e $p_{k+1} = p_k = \widehat{p}$ (o que implica que $q_{k+1} = q_k = \widehat{q}$) onde, \widehat{p} e \widehat{N} representam, respectivamente, o equilíbrio da frequência do gene e o equilíbrio do tamanho da população do sistema.

Para a primeira igualdade $N_{k-1} = N_k = \widehat{N}$, a partir da equação (2.1), obtem-se $\widehat{N} = 0$ (solução trivial) ou $W(\widehat{N}, \widehat{p}) = 1$.

Vamos estudar a primeira situação ou seja, $\widehat{N} = 0$.

Seja $\Delta N_k = N_{k-1} - N_k$.

Considere-se uma vizinhança aberta de raio $\delta > 0$ de $\widehat{N} = 0$, $V_\delta(0)$, e seja $N_k \in V_\delta(0)$, $N_k > 0$. Seja $p \in [0, 1]$ arbitrário mas fixo.

Escolha-se δ suficientemente pequeno para que $\delta < K_{11}, K_{12}, K_{22}$. Portanto, $f_{ij}(N_k) > f_{ij}(\delta) > 0, \forall i, j = 1, 2$. Por definição de W , tem-se

$$W(N_k, p) = p^2 w_{11}(N_k) + 2pq w_{12}(N_k) + q^2 w_{22}(N_k)$$

o que é equivalente, por (2.6), a

$$W(N_k, p) = p^2 [1 + f_{11}(N_k)] + 2pq [1 + f_{12}(N_k)] + q^2 [1 + f_{22}(N_k)].$$

Logo, tem-se

$$W(N_k, p) = 1 + p^2 f_{11}(N_k) + 2pq f_{12}(N_k) + q^2 f_{22}(N_k) > 1$$

e portanto $\Delta N_k = N_k [W(N_k, p) - 1] > 0$ ou seja, se a população se desviar do equilíbrio $\widehat{N} = 0$ para um valor $N_k > 0$ suficientemente próximo, afastar-se-

-á ainda mais do equilíbrio na geração seguinte. Daqui se conclui que nenhum equilíbrio em que se tenha $\widehat{N} = 0$ pode ser estável. A partir de agora, vamos estudar apenas os casos com $\widehat{N} > 0$.

Estudemos, agora, a segunda situação ou seja, $W(\widehat{N}, \widehat{p}) = 1$.

Por definição de $W(N, p)$, tem-se

$$\widehat{p}^2 w_{11}(\widehat{N}) + 2\widehat{p}\widehat{q} w_{12}(\widehat{N}) + \widehat{q}^2 w_{22}(\widehat{N}) = 1,$$

donde, por (2.6), se obtém

$$\widehat{p}^2 [1 + f_{11}(\widehat{N})] + 2\widehat{p}\widehat{q} [1 + f_{12}(\widehat{N})] + \widehat{q}^2 [1 + f_{22}(\widehat{N})] = 1$$

ou, equivalentemente, dado que $\widehat{p} + \widehat{q} = 1$,

$$\widehat{p}^2 f_{11}(\widehat{N}) + 2\widehat{p}\widehat{q} f_{12}(\widehat{N}) + \widehat{q}^2 f_{22}(\widehat{N}) = 0. \quad (2.9)$$

Como $\lim_{N \rightarrow 0^+} f_{ij}(N) = r_{ij} > 0$ e $\lim_{N \rightarrow +\infty} f_{ij}(N) < 0$, e as funções f_{ij} são contínuas e estritamente decrescentes, a equação

$$p^2 f_{11}(\widehat{N}) + 2pq f_{12}(\widehat{N}) + q^2 f_{22}(\widehat{N}) = 0.$$

terá, para cada p fixo, uma e uma só solução (relativamente a N) que designemos por $K^*(p)$. Note-se que $K^*(p)$ é também, obviamente, a solução, para cada p fixo, da equação equivalente $W(N, p) = 1$. Também se reconhece que $K^*(p)$ é uma função contínua (pelo Teorema da Função Implícita).

Então num equilíbrio $(\widehat{N}, \widehat{p})$ com $\widehat{N} > 0$, que, como vimos, satisfaz $W(\widehat{N}, \widehat{p}) = 1$, vem $\widehat{N} = K^*(\widehat{p})$. É fácil verificar que

$$\min_{i,j=1,2} \{K_{ij}\} \leq \widehat{N} \leq \max_{i,j=1,2} \{K_{ij}\},$$

isto é, \widehat{N} será, simultaneamente, maior ou igual que o menor dos K_{ij} e menor ou igual que o maior dos K_{ij} . De facto, caso contrário, todos os $f_{ij}(\widehat{N})$ seriam, respectivamente, positivos ou negativos (dado que $f_{ij}(K_{ij}) = 0$) e (2.9) falhava.

No caso da segunda igualdade $p_{k-1} = p_k = \widehat{p}$, de (2.2), obtém-se $\widehat{p} = 0$ (solução trivial) ou $w_1(\widehat{N}, \widehat{p}) = W(\widehat{N}, \widehat{p})$. Portanto tem-se:

Caso 1: $\widehat{p} = 0$ (o que implica $\widehat{q} = 1$).

Neste caso, por (2.9), obtém-se $f_{22}(\widehat{N}) = 0$ ou seja, que $w_{22}(\widehat{N}) = 1$. Donde, por (2.8), conclui-se que $\widehat{N} = K_{22}$. Portanto, tem-se uma população homozigótica apenas constituída por indivíduos com alelo A_2 e cujo equilíbrio para o tamanho

da população é a capacidade de sustento do homozigoto A_2A_2 , como seria de esperar.

Caso 2: $w_1(\widehat{N}, \widehat{p}) = W(\widehat{N}, \widehat{p})$.

Como

$$W(N, p) = pw_1(N, p) + qw_2(N, p),$$

obtem-se

$$W(\widehat{N}, \widehat{p}) = \widehat{p} W(\widehat{N}, \widehat{p}) + \widehat{q} w_2(\widehat{N}, \widehat{p}),$$

o que é equivalente a ter-se

$$\widehat{q} [W(\widehat{N}, \widehat{p}) - w_2(\widehat{N}, \widehat{p})] = 0.$$

Logo obtem-se

$$\widehat{q} = 0 \text{ ou } W(\widehat{N}, \widehat{p}) = w_2(\widehat{N}, \widehat{p})$$

ou, equivalentemente,

$$\widehat{p} = 1 \text{ ou } W(\widehat{N}, \widehat{p}) = w_2(\widehat{N}, \widehat{p}).$$

Portanto, conclui-se que:

Caso 2a) Consideremos o caso $\widehat{p} = 1$.

Obtem-se, novamente por (2.9), $f_{11}(\widehat{N}) = 0$ o que é equivalente a $w_{11}(\widehat{N}) = 1$, donde, por (2.8), se conclui que $\widehat{N} = K_{11}$. Neste caso, tem-se, novamente, uma população homozigótica inteiramente composta por indivíduos com alelo A_1 e cujo equilíbrio para o tamanho da população é a capacidade de sustento do homozigoto A_1A_1 .

Caso 2b) Consideremos o caso $W(\widehat{N}, \widehat{p}) = w_1(\widehat{N}, \widehat{p}) = w_2(\widehat{N}, \widehat{p})$ com \widehat{p} diferente de 0 e 1 (equilíbrio polimórfico), dado que já considerámos os casos $\widehat{p} = 0$ e $\widehat{p} = 1$.

Como se verifica $W(\widehat{N}, \widehat{p}) = 1$, então, de (2.2) e de (2.3), $\widehat{N} > 0$ satisfaz as equações:

$$\begin{aligned} \widehat{p} f_{11}(\widehat{N}) + \widehat{q} f_{12}(\widehat{N}) &= 0 \\ \widehat{p} f_{12}(\widehat{N}) + \widehat{q} f_{22}(\widehat{N}) &= 0 \end{aligned} \tag{2.10}$$

Vejamos como se chegou a esta conclusão:

Dado que, no equilíbrio, se verifica $p_{k+1} = p_k = \hat{p}$, o que implica $q_{k-1} = q_k = \hat{q}$. Então, de (2.2) e (2.3) e desde que p seja diferente de 0 e 1, obtêm-se $W(\hat{N}, \hat{p}) = w_1(\hat{N})$ e $W(\hat{N}, \hat{p}) = w_2(\hat{N})$. Logo, por definição de w_1 e de w_2 e porque, no equilíbrio, $W(\hat{N}, \hat{p}) = 1$, obtêm-se as igualdades

$$\hat{p} w_{11}(\hat{N}) + \hat{q} w_{12}(\hat{N}) = 1$$

e

$$\hat{p} w_{12}(\hat{N}) + \hat{q} w_{22}(\hat{N}) = 1.$$

Por (2.6), tem-se

$$\hat{p} [1 + f_{11}(\hat{N})] + \hat{q} [1 + f_{12}(\hat{N})] = \hat{p} + \hat{q} + \hat{p} f_{11}(\hat{N}) + \hat{q} f_{12}(\hat{N}) = 1$$

e

$$\hat{p} [1 + f_{12}(\hat{N})] + \hat{q} [1 + f_{22}(\hat{N})] = \hat{p} + \hat{q} + \hat{p} f_{12}(\hat{N}) + \hat{q} f_{22}(\hat{N}) = 1.$$

Como $\hat{p} + \hat{q} = 1$, vem que

$$\hat{p} f_{11}(\hat{N}) + \hat{q} f_{12}(\hat{N}) = 0$$

e

$$\hat{p} f_{12}(\hat{N}) + \hat{q} f_{22}(\hat{N}) = 0,$$

como pretendido. \square

Note-se que a equação (2.9) é consequência das equações (2.10), dado que, quando estas se verificam, (2.9) também se verifica. Note-se ainda que o equilíbrio polimórfico fica perfeitamente definido através das equações (2.10).

Igualando as duas equações (2.10) e substituindo \hat{q} por $1 - \hat{p}$ tem-se

$$\hat{p} f_{11}(\hat{N}) + (1 - \hat{p}) f_{12}(\hat{N}) = \hat{p} f_{12}(\hat{N}) + (1 - \hat{p}) f_{22}(\hat{N})$$

o que é equivalente a

$$\hat{p} f_{11}(\hat{N}) - 2\hat{p} f_{12}(\hat{N}) + \hat{p} f_{22}(\hat{N}) = f_{22}(\hat{N}) - f_{12}(\hat{N})$$

ou seja,

$$\hat{p} [f_{11}(\hat{N}) - 2f_{12}(\hat{N}) + f_{22}(\hat{N})] = f_{22}(\hat{N}) - f_{12}(\hat{N}). \quad (2.11)$$

Resolvendo em ordem a \hat{p} , obtêm-se

$$\hat{p} = \frac{f_{12}(\hat{N}) - f_{22}(\hat{N})}{[f_{12}(\hat{N}) - f_{11}(\hat{N})] + [f_{12}(\hat{N}) - f_{22}(\hat{N})]} \quad (2.12)$$

desde que o denominador seja diferente de zero. Esta é a expressão para o equilíbrio genético polimórfico.

Definam-se

$$s_1(\widehat{N}) = f_{12}(\widehat{N}) - f_{11}(\widehat{N}) = w_{12}(\widehat{N}) - w_{11}(\widehat{N})$$

e

$$s_2(\widehat{N}) = f_{12}(\widehat{N}) - f_{22}(\widehat{N}) = w_{12}(\widehat{N}) - w_{22}(\widehat{N}).$$

Então \widehat{p} pode escrever-se na forma

$$\widehat{p} = \frac{s_2(\widehat{N})}{s_1(\widehat{N}) + s_2(\widehat{N})}.$$

Esta expressão é análoga à que se obtém para o equilíbrio polimórfico no caso da selecção natural sem dependência da densidade.

Note-se que o denominador de (2.12) só poderia ser nulo se fosse

$$s_1(\widehat{N}) + s_2(\widehat{N}) = 0,$$

ou seja se $s_2(\widehat{N}) = -s_1(\widehat{N})$, mas, nesse caso, viria, de (2.11), $0 = -s_2(\widehat{N})$, pelo que teríamos $s_1(\widehat{N}) = s_2(\widehat{N}) = 0$, ou seja

$$f_{11}(\widehat{N}) = f_{12}(\widehat{N}) = f_{22}(\widehat{N}) = 0.$$

Se $f_{11}(\widehat{N}) = f_{12}(\widehat{N}) = f_{22}(\widehat{N}) = 0$, por (2.8), tem-se $\widehat{N} = K_{11} = K_{12} = K_{22}$ (ou seja, as capacidades de sustento dos três génotipos são iguais) e \widehat{p} poderá tomar qualquer valor. No entanto, na natureza, esta situação é praticamente impossível. Exceptuando o caso $K_{11} = K_{12} = K_{22}$, o equilíbrio polimórfico $(\widehat{N}, \widehat{p})$ pode obter-se resolvendo o sistema (2.10) ou o sistema equivalente (2.9)-(2.12), caso tenha solução.

As equações (2.10) podem ser consideradas como um sistema de equações lineares homogêneas em \widehat{p} e \widehat{q} . Para que haja um equilíbrio polimórfico, este sistema não pode admitir apenas a solução nula, pelo que o determinante da matriz dos coeficientes deve ser zero, o que conduz às seguintes condições em \widehat{N} :

$$f_{12}^2(\widehat{N}) - f_{11}(\widehat{N}) \cdot f_{22}(\widehat{N}) = 0 \quad (2.13)$$

ou

$$F(\widehat{N}) - G(\widehat{N}) = 0$$

com $F(\widehat{N}) = f_{12}^2(\widehat{N})$ e $G(\widehat{N}) = f_{11}(\widehat{N}) \cdot f_{22}(\widehat{N})$.

Seja $H(N) = F(N) - G(N)$, que é de classe C^1 .

Propriedade 1: Uma condição necessária e suficiente para a existência de equilíbrio polimórfico é que se verifique

$$K_{12} < \min \{K_{11}, K_{22}\} \text{ ou } K_{12} > \max \{K_{11}, K_{22}\}$$

ou

$$K_{11} = K_{12} = K_{22}.$$

Se $K_{11} = K_{12} = K_{22}$, todos os pontos da forma $(\widehat{N}, \widehat{p})$ com $\widehat{N} = K_{11} = K_{12} = K_{22}$ e $\widehat{p} \in [0, 1]$, são pontos de equilíbrio.

Se $K_{12} < \min \{K_{11}, K_{22}\}$, existe um único equilíbrio polimórfico $(\widehat{N}, \widehat{p})$, onde \widehat{N} é solução da equação

$$H(N) = 0$$

no intervalo $]K_{12}, \min \{K_{11}, K_{22}\}[$ e

$$\widehat{p} = \frac{f_{12}(\widehat{N})}{f_{12}(\widehat{N}) - f_{11}(\widehat{N})} \quad (2.14)$$

(donde $\widehat{q} = 1 - \widehat{p} = \frac{f_{12}(\widehat{N})}{f_{12}(\widehat{N}) - f_{22}(\widehat{N})}$).

Se $K_{12} > \max \{K_{11}, K_{22}\}$, existe um único equilíbrio polimórfico $(\widehat{N}, \widehat{p})$, onde \widehat{N} é solução da equação

$$H(N) = 0$$

no intervalo $] \max \{K_{11}, K_{22}\}, K_{12}[$ e \widehat{p} satisfaz (2.14).

É de realçar a maior simplicidade da expressão (2.14), relativamente à expressão (2.12). para o cálculo do equilíbrio.

Demonstração:

No caso $K_{11} = K_{12} = K_{22}$, já vimos que $(\widehat{N}, \widehat{p})$, com $\widehat{N} = K_{11} = K_{12} = K_{22}$ e $\widehat{p} \in [0, 1]$, eram pontos de equilíbrio. Naturalmente, destes equilíbrios são polimórficos aqueles em que $\widehat{p} \neq 0, 1$. Excluamos, pois, este caso da análise subsequente.

Condição necessária:

Suponhamos, com vista a um absurdo, que

$$\min \{K_{11}, K_{22}\} \leq K_{12} \leq \max \{K_{11}, K_{22}\}.$$

Como já excluimos o caso $K_{11} = K_{12} = K_{22}$, não pode ter-se

$$\min \{K_{11}, K_{22}\} = \max \{K_{11}, K_{22}\},$$

pelo que será $K_{11} < K_{22}$ ou $K_{11} > K_{22}$.

Vamos supor que $K_{11} < K_{22}$ (o tratamento de $K_{11} > K_{22}$ seria semelhante), pelo que se tem $K_{11} < K_{12} \leq K_{22}$ ou $K_{11} \leq K_{12} < K_{22}$. Supondo $\hat{p} \neq 0, 1$ (equilíbrio polimórfico), viria

$$\hat{p}^2 f_{11}(K_{11}) + 2\hat{p}\hat{q} f_{12}(K_{11}) + \hat{q}^2 f_{22}(K_{11}) > 0$$

e

$$\hat{p}^2 f_{11}(K_{22}) + 2\hat{p}\hat{q} f_{12}(K_{22}) + \hat{q}^2 f_{22}(K_{22}) < 0,$$

pelo que $K_{11} < \widehat{N} < K_{22}$ e $G(\widehat{N}) < 0$. Como $F(\widehat{N}) \geq 0$, a equação (2.13) nunca se anularia, o que impossibilitaria a existência de equilíbrio polimórfico, contrariamente ao suposto.

Condição suficiente no caso $K_{12} < \min \{K_{11}, K_{22}\}$:

Suponhamos que $K_{11} \leq K_{22}$ (a demonstração para $K_{11} \geq K_{22}$ será análoga).

Vem $K_{12} < K_{11} \leq K_{22}$, $H(K_{11}) = f_{12}^2(K_{11}) > 0$, $H(K_{22}) = f_{12}^2(K_{22}) > 0$ e $H(K_{12}) = -f_{11}(K_{12})f_{22}(K_{12}) < 0$. Então H admite pelo menos um zero N^* no intervalo $]K_{12}, K_{22}[$. Como $G(N)$ decresce estritamente e $F(N)$ cresce estritamente no intervalo $[K_{12}, K_{22}]$, vem $H(N)$ estritamente crescente nesse intervalo, pelo que só admite aí quando muito um zero; como, nos equilíbrios polimórficos, \widehat{N} está em $[K_{12}, K_{22}]$, existe quando muito um valor de N conducente a um equilíbrio polimórfico.

Vejamos se (\widehat{N}, \hat{p}) , com $\widehat{N} = N^*$, poderá conduzir a um equilíbrio polimórfico. Substituamos em (2.10). Como $\hat{q} = 1 - \hat{p}$, obtemos a expressão (2.14) e verifica-se que (\widehat{N}, \hat{p}) , com $\widehat{N} = N^*$ e \hat{p} dado por (2.14), satisfaz (2.10), pelo que será um equilíbrio polimórfico e será o único equilíbrio polimórfico, desde que provemos que $\hat{p} \in]0, 1[$. Ora facilmente se reconhece da equação (2.14), que vem $\hat{p} > 0$, e da expressão de \hat{q} , que $\hat{q} > 0$, donde $\hat{p} < 1$.

Para terminar esta parte da demonstração vejamos como se obteve a expressão (2.14).

De (2.10) tem-se

$$\hat{p} f_{11}(\widehat{N}) + \hat{q} f_{12}(\widehat{N}) = 0.$$

Como $\hat{q} = 1 - \hat{p}$, a igualdade anterior é equivalente a

$$\hat{p} f_{11}(\widehat{N}) + (1 - \hat{p}) f_{12}(\widehat{N}) = 0$$

ou seja

$$\hat{p} [f_{11}(\widehat{N}) - f_{12}(\widehat{N})] = -f_{12}(\widehat{N}).$$

Dado que \widehat{N} está em $[K_{12}, K_{22}]$, então $f_{11}(\widehat{N}) - f_{12}(\widehat{N}) \neq 0$, e, portanto, obtem-se

$$\hat{p} = \frac{f_{12}(\widehat{N})}{f_{12}(\widehat{N}) - f_{11}(\widehat{N})}.$$

Condição suficiente no caso $K_{12} > \max \{K_{11}, K_{22}\}$:

Demonstração semelhante à anterior. \square

Consequentemente, para garantir a existência de um único equilíbrio polimórfico basta exigir que $F(N)$ e $G(N)$ sejam funções decrescentes relativamente a N tais que, nenhuma secção das curvas coincida quando $\frac{dF}{dN}$ e $\frac{dG}{dN}$ são ambas zero para $N \in \left] \max_{i=1,2} \{K_{ii}\}, K_{ij} \right[$ ou $N \in \left] K_{ij}, \min_{i=1,2} \{K_{ii}\} \right[$, com $j = 1, 2$. Deste modo, podíamos até deixar "cair" a condição das funções $f_{ij}(N)$ serem estritamente decrescentes relativamente a N , substituindo-a pela condição agora referida.

Com estas hipóteses, existirá um e um só equilíbrio génico polimórfico quando K_{12} é, respectivamente, maior ou menor que K_{11} e K_{22} . O \widehat{N} correspondente a este equilíbrio obtém-se como sendo a raiz da equação (2.13) entre $\max \{K_{11}, K_{22}\}$ e K_{12} ou entre K_{12} e $\min \{K_{11}, K_{22}\}$, respectivamente. Virá então

$$\widehat{p} = \frac{f_{12}(\widehat{N})}{f_{12}(\widehat{N}) - f_{11}(\widehat{N})} \text{ e } \widehat{q} = \frac{f_{12}(\widehat{N})}{f_{12}(\widehat{N}) - f_{22}(\widehat{N})} \quad (2.15)$$

Da conjunção das condições obtidas para \widehat{N} e \widehat{p} obtêm-se os seguintes equilíbrios do sistema:

Caso 1) $(K_{22}, 0)$.

Caso 2a) $(K_{11}, 1)$.

Caso 2b₁) Equilíbrio polimórfico único $(\widehat{N}, \widehat{p})$, onde \widehat{N} é dado por (2.13) e $\widehat{p} \neq 0, 1$ é dado por (2.14), na condição de se ter

$$K_{12} < \min \{K_{11}, K_{22}\} \text{ ou } K_{12} > \max \{K_{11}, K_{22}\}$$

e não se ter $K_{11} = K_{12} = K_{22}$. Note-se que

$$\min \{K_{11}, K_{12}, K_{22}\} < \widehat{N} < \max \{K_{11}, K_{12}, K_{22}\}.$$

Caso 2b₂) Uma infinidade de equilíbrios polimórficos $(\widehat{N}, \widehat{p})$ com $\widehat{N} = K_{11} = K_{12} = K_{22}$ e \widehat{p} arbitrário diferente de 0 e 1, no caso de se verificar $K_{11} = K_{12} = K_{22}$.

2.3. Estabilidade local dos equilíbrios

Depois de identificados os equilíbrios do modelo pretende-se, agora, estudar a sua estabilidade. O primeiro passo será determinar os valores próprios da matriz que se segue (note-se que as derivadas parciais são calculadas no equilíbrio):

$$A = \begin{bmatrix} \frac{\partial N_{k+1}}{\partial N_k} & \frac{\partial N_{k+1}}{\partial p_k} \\ \frac{\partial p_{k+1}}{\partial N_k} & \frac{\partial p_{k+1}}{\partial p_k} \end{bmatrix} (N_k = \widehat{N}, p_k = \widehat{p})$$

Sabe-se que quando todos os valores próprios são, em módulo, inferiores a 1, o equilíbrio é localmente estável. e que, quando um deles é, em módulo, superior a 1, o equilíbrio é localmente instável.

Por (2.1) e dado que $W(\widehat{N}, \widehat{p}) = 1$ tem-se

$$\begin{aligned} \left(\frac{\partial N_{k-1}}{\partial N_k} \right)_{(\widehat{N}, \widehat{p})} &= W(N_k, p_k) \Big|_{(\widehat{N}, \widehat{p})} + \widehat{N} \frac{\partial W(N_k, p_k)}{\partial N_k} \Big|_{(\widehat{N}, \widehat{p})} = \\ &= 1 + \widehat{N} \left[\widehat{p}^2 f'_{11}(\widehat{N}) + 2\widehat{p}\widehat{q}f'_{12}(\widehat{N}) + \widehat{q}^2 f'_{22}(\widehat{N}) \right]. \end{aligned}$$

Logo, tem-se

$$\left(\frac{\partial N_{k-1}}{\partial N_k} \right)_{(\widehat{N}, \widehat{p})} = 1 + \widehat{N} \left[\widehat{p}^2 f'_{11}(\widehat{N}) + 2\widehat{p}\widehat{q}f'_{12}(\widehat{N}) + \widehat{q}^2 f'_{22}(\widehat{N}) \right]. \quad (2.16)$$

Observação 1: a derivada parcial de N_{k-1} em ordem a N_k é sempre inferior a 1 porque as funções f_{ij} , $\forall i, j = 1, 2$ são funções de N_k estritamente decrescentes.

Por definição de W tem-se:

$$\begin{aligned} \frac{\partial W(N, p)}{\partial p} &= 2pw_{11}(N) + 2qw_{12}(N) - 2pw_{12}(N) - 2qw_{22}(N) = \\ &= 2p[w_{11}(N) - w_{12}(N)] + 2q[w_{12}(N) - w_{22}(N)]. \end{aligned}$$

Usando (2.6), vem

$$\frac{\partial W(N, p)}{\partial p} = 2[pf_{11}(N) + qf_{12}(N)] - 2[pf_{12}(N) + qf_{22}(N)].$$

Portanto, tem-se

$$\frac{\partial W(\widehat{N}, \widehat{p})}{\partial p} = 2[\widehat{p}f_{11}(\widehat{N}) + \widehat{q}f_{12}(\widehat{N})] - 2[\widehat{p}f_{12}(\widehat{N}) + \widehat{q}f_{22}(\widehat{N})]. \quad (2.17)$$

Vamos primeiro determinar os valores próprios da matriz anterior para o caso de um equilíbrio polimórfico $(\widehat{N}, \widehat{p})$ (com $\widehat{p} \neq 0, 1$).

Propriedade 2: Se $(\widehat{N}, \widehat{p})$ é um equilíbrio polimórfico, a equação (2.10) é equivalente a

$$\frac{\partial W(\widehat{N}, \widehat{p})}{\partial p} = 0.$$

Demonstração:

Se $(\widehat{N}, \widehat{p})$ for um equilíbrio polimórfico, tem-se (2.10) e, portanto, devido a (2.17)

$$\frac{\partial W(\widehat{N}, \widehat{p})}{\partial p} = 0.$$

Reciprocamente, suponhamos que $\frac{\partial W(\widehat{N}, \widehat{p})}{\partial p} = 0$ ou seja,

$$\widehat{p}f_{11}(\widehat{N}) + \widehat{q}f_{12}(\widehat{N}) = \widehat{p}f_{12}(\widehat{N}) + \widehat{q}f_{22}(\widehat{N}).$$

Sabemos que $W(\widehat{N}, \widehat{p}) = 1$, o que, por (2.9), é equivalente a

$$\widehat{p}^2 f_{11}(\widehat{N}) + 2\widehat{p}\widehat{q}f_{12}(\widehat{N}) + \widehat{q}^2 f_{22}(\widehat{N}) = 0$$

ou seja,

$$\widehat{p} [\widehat{p}f_{11}(\widehat{N}) + \widehat{q}f_{12}(\widehat{N})] + \widehat{q} [\widehat{p}f_{12}(\widehat{N}) + \widehat{q}f_{22}(\widehat{N})] = 0.$$

Caso o equilíbrio polimórfico não seja único, vem $\widehat{N} = K_{11} = K_{12} = K_{22}$, donde $f_{11}(\widehat{N}) = f_{12}(\widehat{N}) = f_{22}(\widehat{N}) = 0$, pelo que (2.10) se verifica trivialmente. Caso o equilíbrio polimórfico seja único, (2.15) implica

$$(\widehat{p} + \widehat{q}) [\widehat{p}f_{11}(\widehat{N}) + \widehat{q}f_{12}(\widehat{N})] = 0$$

ou equivalentemente

$$\widehat{p}f_{11}(\widehat{N}) + \widehat{q}f_{12}(\widehat{N}) = 0$$

dado que $\widehat{p} + \widehat{q} = 1$. Logo, usando novamente a hipótese vem também que

$$\widehat{p}f_{12}(\widehat{N}) + \widehat{q}f_{22}(\widehat{N}) = 0.$$

Portanto, verifica-se (2.10). \square

Assim, por (2.1), conclui-se que

$$\frac{\partial N_{k-1}}{\partial p_k} = N_k \frac{\partial W(N_k, p_k)}{\partial p_k}$$

se anula num equilíbrio polimórfico.

Logo, podemos concluir que a equação característica associada à matriz acima, para um equilíbrio polimórfico, se reduz a

$$\left(\frac{\partial N_{k-1}}{\partial N_k} - \lambda \right) \left(\frac{\partial p_{k-1}}{\partial p_k} - \lambda \right) |_{(\widehat{N}, \widehat{p})} = 0. \quad (2.18)$$

Por (2.2) e dado que $W(\widehat{N}, \widehat{p}) = w_1(\widehat{N}, \widehat{p}) = 1$ vem

$$\begin{aligned}
\left(\frac{\partial p_{k-1}}{\partial p_k}\right)_{(\widehat{N}, \widehat{p})} &= \left(\frac{w_1(N_k, p_k)}{W(N_k, p_k)}\right)_{(\widehat{N}, \widehat{p})} + \left(p_k \frac{\frac{\partial w_1(N_k, p_k)}{\partial p_k}}{W(N_k, p_k)}\right)_{(\widehat{N}, \widehat{p})} = \\
&= \left(p_k \frac{\frac{\partial w_1(N_k, p_k)}{\partial p_k} W(N_k, p_k) - w_1(N_k, p_k) \frac{\partial W(N_k, p_k)}{\partial p_k}}{W^2(N_k, p_k)}\right)_{(\widehat{N}, \widehat{p})} = \\
&= 1 + \left(p_k \frac{\frac{\partial w_1(N_k, p_k)}{\partial p_k}}{W(N_k, p_k)}\right)_{(\widehat{N}, \widehat{p})}
\end{aligned}$$

porque $\frac{\partial W(\widehat{N}, \widehat{p})}{\partial p} = 0$, como já vimos. Logo, pela definição de w_1 vem

$$\begin{aligned}
\left(\frac{\partial p_{k-1}}{\partial p_k}\right)_{(\widehat{N}, \widehat{p})} &= 1 + \left(p_k \frac{w_{11}(N_k) - w_{12}(N_k)}{W(N_k, p_k)}\right)_{(\widehat{N}, \widehat{p})} = \\
&= 1 + \widehat{p} \frac{1 + f_{11}(\widehat{N}) - 1 - f_{12}(\widehat{N})}{W(\widehat{N}, \widehat{p})} = \\
&= 1 - \widehat{p} [f_{12}(\widehat{N}) - f_{11}(\widehat{N})]
\end{aligned}$$

Portanto, tem-se

$$\left(\frac{\partial p_{k-1}}{\partial p_k}\right)_{(\widehat{N}, \widehat{p})} = 1 - \widehat{p} [f_{12}(\widehat{N}) - f_{11}(\widehat{N})]. \quad (2.19)$$

A expressão (2.19) difere da obtida por Charlesworth [8]; Segundo esse autor, obter-se-ia

$$\left(\frac{\partial p_{k-1}}{\partial p_k}\right)_{(\widehat{N}, \widehat{p})} = 1 - [f_{12}(\widehat{N}) - f_{11}(\widehat{N})]$$

o que não está correcto.

Finalmente, de (2.2), por definição de w_1 e por (2.4) e (2.6) tem-se

$$\begin{aligned}
\left(\frac{\partial p_{k-1}}{\partial N_k}\right)_{(\widehat{N}, \widehat{p})} &= \left[p_k \frac{\frac{\partial w_1(N_k, p_k)}{\partial N_k} W(N_k, p_k) - w_1(N_k, p_k) \frac{\partial W(N_k, p_k)}{\partial N_k}}{W^2(N_k, p_k)}\right]_{(\widehat{N}, \widehat{p})} = \\
&= \widehat{p} \left\{ [W(N_k, p_k) - p_k w_1(N_k, p_k)] \frac{\partial w_1(N_k, p_k)}{\partial N_k} - q_k w_1(N_k, p_k) \frac{\partial w_2(N_k, p_k)}{\partial N_k} \right\}_{(\widehat{N}, \widehat{p})}
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
&= \widehat{p} \left\{ q_k w_2(N_k, p_k) \frac{\partial w_1(N_k, p_k)}{\partial N_k} - q_k w_1(N_k, p_k) \frac{\partial w_2(N_k, p_k)}{\partial N_k} \right\}_{(\widehat{N}, \widehat{p})} = \\
&= \widehat{p}\widehat{q} \left\{ \frac{\partial w_1(N_k, p_k)}{\partial N_k} - \frac{\partial w_2(N_k, p_k)}{\partial N_k} \right\}_{(\widehat{N}, \widehat{p})} = \\
&= \widehat{p}\widehat{q} \left\{ [p_k f'_{11}(N_k) + q_k f'_{12}(N_k)] - [p_k f'_{12}(N_k) + q_k f'_{22}(N_k)] \right\}_{(\widehat{N}, \widehat{p})} = \\
&= \widehat{p}\widehat{q} \left[\widehat{p} f'_{11}(\widehat{N}) + (2\widehat{q} - 1) f'_{12}(\widehat{N}) - \widehat{q} f'_{22}(\widehat{N}) \right]
\end{aligned}$$

Daqui por diante vamos adotar a seguinte notação: λ_1 representará o valor próprio $\left(\frac{\partial N_{k+1}}{\partial N_k}\right)_{(\widehat{N}, \widehat{p})}$ e λ_2 o valor próprio $\left(\frac{\partial p_{k+1}}{\partial p_k}\right)_{(\widehat{N}, \widehat{p})}$. Assim, para o equilíbrio polimórfico, tem-se

$$\lambda_1 = 1 + \widehat{N} \left[\widehat{p}^2 f'_{11}(\widehat{N}) + 2\widehat{p}\widehat{q} f'_{12}(\widehat{N}) + \widehat{q}^2 f'_{22}(\widehat{N}) \right]$$

e

$$\lambda_2 = 1 - \widehat{p} \left[f_{12}(\widehat{N}) - f_{11}(\widehat{N}) \right].$$

A matriz A associada a um equilíbrio polimórfico é pois

$$A_{12} = \begin{bmatrix} 1 + \widehat{N} \left[\widehat{p}^2 f'_{11}(\widehat{N}) + 2\widehat{p}\widehat{q} f'_{12}(\widehat{N}) + \widehat{q}^2 f'_{22}(\widehat{N}) \right] & 0 \\ \widehat{p}\widehat{q} \left[\widehat{p} f'_{11}(\widehat{N}) + (2\widehat{q} - 1) f'_{12}(\widehat{N}) - \widehat{q} f'_{22}(\widehat{N}) \right] & 1 - \widehat{p} \left[f_{12}(\widehat{N}) - f_{11}(\widehat{N}) \right] \end{bmatrix}$$

Vejamos agora o caso do equilíbrio monomórfico $(\widehat{N}, \widehat{p}) = (K_{22}, 0)$.

Propriedade 3:

$$\left(\frac{\partial p_{k-1}}{\partial N_k}\right)_{(K_{22}, 0)} = 0.$$

Demonstração:

Por (2.2), tem-se que

$$\begin{aligned}
\left(\frac{\partial p_{k-1}}{\partial N_k}\right)_{(\widehat{N}, \widehat{p})} &= \left(\frac{\partial \frac{p_k \times w_1(N_k, p_k)}{W(N_k, p_k)}}{\partial N_k}\right)_{(K_{22}, 0)} = \left(p_k \frac{\partial \frac{w_1(N_k, p_k)}{W(N_k, p_k)}}{\partial N_k}\right)_{(K_{22}, 0)} = \\
&= \left(p_k \frac{\frac{\partial w_1(N_k, p_k)}{\partial N_k} W(N_k, p_k) - w_1(N_k, p_k) \frac{\partial W(N_k, p_k)}{\partial N_k}}{W^2(N_k, p_k)}\right)_{(K_{22}, 0)} = 0.
\end{aligned}$$

□

Logo a equação característica é também dada por (2.18).

Agora obtêm-se as seguintes expressões para as derivadas parciais: por (2.16) vem que

$$\begin{aligned} \left(\frac{\partial N_{k-1}}{\partial N_k} \right)_{(\hat{N}, \hat{p})} &= \left\{ 1 + \hat{N} [\hat{p}^2 f'_{11}(\hat{N}) + 2\hat{p}\hat{q}f'_{12}(\hat{N}) + \hat{q}^2 f'_{22}(\hat{N})] \right\}_{(K_{22}, 0)} = \\ &= 1 + K_{22} f'_{22}(K_{22}). \end{aligned}$$

A partir de (2.1), da definição de W e de (2.6) e de (2.7), vem que

$$\begin{aligned} \left(\frac{\partial N_{k-1}}{\partial p_k} \right)_{(\hat{N}, \hat{p})} &= \left(\frac{\partial W(N_k, p_k) N_k}{\partial p_k} \right)_{(K_{22}, 0)} = \left(N_k \frac{\partial W(N_k, p_k)}{\partial p_k} \right)_{(K_{22}, 0)} = \\ &= \{ N_k [2p_k w_{11}(N_k) + 2(1 - 2p_k)w_{12}(N_k) - 2(1 - p_k)w_{12}(N_k)] \}_{(K_{22}, 0)} = \\ &= K_{22} [2w_{12}(N_k) - 2w_{22}(N_k)] \Big|_{\hat{N}=K_{22}} = \\ &= 2K_{22} \{ [1 + f_{12}(N_k)] - [1 + f_{22}(N_k)] \} \Big|_{\hat{N}=K_{22}} = 2K_{22} f_{12}(K_{22}). \end{aligned}$$

Finalmente, de (2.2), por definição de w_1 e por (2.6) tem-se

$$\begin{aligned} \left(\frac{\partial p_{k-1}}{\partial p_k} \right)_{(\hat{N}, \hat{p})} &= \\ &= \left(\frac{w_1(N_k, p_k)}{W(N_k, p_k)} + p_k \frac{\frac{\partial w_1(N_k, p_k)}{\partial p_k} W(N_k, p_k) - w_1(N_k, p_k) \frac{\partial W(N_k, p_k)}{\partial p_k}}{W^2(N_k, p_k)} \right)_{(K_{22}, 0)} = \\ &= \left(\frac{w_1(N_k, p_k)}{W(N_k, p_k)} \right)_{(K_{22}, 0)} + 0 = \frac{w_{12}(K_{22})}{1} = 1 + f_{12}(K_{22}). \end{aligned}$$

Portanto, a matriz associada ao equilíbrio $(\hat{N}, \hat{p}) = (K_{22}, 0)$ é a seguinte:

$$\begin{aligned} A_{22} &= \begin{bmatrix} 1 + \hat{N} [\hat{p}^2 f'_{11}(\hat{N}) + 2\hat{p}\hat{q}f'_{12}(\hat{N}) + \hat{q}^2 f'_{22}(\hat{N})] & N_k \frac{\partial W(N_k, p_k)}{\partial p_k} \\ p_k \frac{\frac{\partial w_1(N_k, p_k)}{\partial p_k} W(N_k, p_k)}{\partial N_k} & \frac{w_1(N_k, p_k)}{W(N_k, p_k)} \end{bmatrix}_{(\hat{N}=K_{22}, \hat{p}=0)} \\ &= \begin{bmatrix} 1 + K_{22} f'_{22}(K_{22}) & 2 K_{22} f_{12}(K_{22}) \\ 0 & 1 + f_{12}(K_{22}) \end{bmatrix} \end{aligned}$$



Os valores próprios desta matriz são

$$\lambda_1 = 1 + K_{22}f'_{22}(K_{22})$$

e

$$\lambda_2 = 1 + f_{12}(K_{22}).$$

No caso do equilíbrio monomórfico $(\widehat{N}, \widehat{p}) = (K_{11}, 1)$, analogamente ao que foi feito para o equilíbrio anterior, tem-se

Propriedade 4:

$$\left(\frac{\partial p_{k-1}}{\partial N_k} \right)_{(K_{11}, 1)} = 0.$$

Demonstração:

Como $p_k = 1 - q_k$ então

$$\left(\frac{\partial p_{k-1}}{\partial N_k} \right)_{(\widehat{N}, \widehat{p})} = - \left(\frac{\partial q_{k-1}}{\partial N_k} \right)_{(\widehat{N}, \widehat{p})}.$$

Logo, por (2.3), tem-se

$$\begin{aligned} - \left(\frac{\partial q_{k-1}}{\partial N_k} \right)_{(\widehat{N}, \widehat{p})} &= \left[- \frac{\frac{\partial q_k \times w_2(N_k, p_k)}{W(N_k, p_k)}}{\partial N_k} \right]_{(K_{11}, 1)} = \left[-q_k \frac{\frac{\partial w_2(N_k, p_k)}{W(N_k, p_k)}}{\partial N_k} \right]_{(K_{11}, 1)} = \\ &= \left[-q_k \frac{\frac{\partial w_2(N_k, p_k)}{\partial N_k} W(N_k, p_k) - w_2(N_k, p_k) \frac{\partial W(N_k, p_k)}{\partial N_k}}{W^2(N_k, p_k)} \right]_{(K_{11}, 1)} = 0, \end{aligned}$$

porque $\widehat{q} = 1 - \widehat{p} = 0$. \square

Logo, é igualmente válida a equação característica (2.18) para este equilíbrio. Por (2.16) obtemos

$$\begin{aligned} \left(\frac{\partial N_{k-1}}{\partial N_k} \right)_{(\widehat{N}, \widehat{p})} &= \left\{ 1 + \widehat{N} \left[\widehat{p}^2 f'_{11}(\widehat{N}) + 2\widehat{p}\widehat{q} f'_{12}(\widehat{N}) + \widehat{q}^2 f'_{22}(\widehat{N}) \right] \right\}_{(K_{11}, 1)} = \\ &= 1 + K_{11} f'_{11}(K_{11}) \end{aligned}$$

A partir de (2.1), da definição de W e de (2.6) e de (2.7), tem-se

$$\left(\frac{\partial N_{k-1}}{\partial p_k} \right)_{(\widehat{N}, \widehat{p})} = \left(\frac{\partial W(N_k, p_k) N_k}{\partial p_k} \right)_{(K_{11}, 1)} = \left(N_k \frac{\partial W(N_k, p_k)}{\partial p_k} \right)_{(K_{11}, 1)} =$$

$$\begin{aligned}
&= \{N_k [2p_k w_{11}(N_k) + 2(1 - 2p_k)w_{12}(N_k) - 2(1 - p_k)w_{12}(N_k)]\}_{(K_{11},1)} = \\
&= K_{11} [2w_{11}(N_k) - 2w_{12}(N_k)] |_{\hat{N}=K_{11}} = \\
&= 2K_{11} \{[1 + f_{11}(N_k)] - [1 + f_{12}(N_k)]\} |_{\hat{N}=K_{11}} = -2K_{11}f_{12}(K_{11}).
\end{aligned}$$

Finalmente, e usando novamente a igualdade entre as frequências dos alelos, tem-se

$$\left(\frac{\partial p_{k+1}}{\partial p_k} \right)_{(\hat{N}, \hat{p})} = \left(-\frac{\partial q_{k-1}}{\partial p_k} \right)_{(\hat{N}, \hat{p})} = \left(\frac{\partial q_{k-1}}{\partial q_k} \right)_{(\hat{N}, \hat{p})};$$

portanto, por (2.3), pela definição de w_2 e por (2.6) vem que

$$\begin{aligned}
&\left(\frac{\partial q_{k-1}}{\partial q_k} \right)_{(\hat{N}, \hat{q})} = \\
&= \left[\frac{w_2(N_k, p_k)}{W(N_k, p_k)} + q_k \frac{\frac{\partial w_2(N_k, p_k)}{\partial q_k} W(N_k, p_k) - w_2(N_k, p_k) \frac{\partial W(N_k, p_k)}{\partial q_k}}{W^2(N_k, p_k)} \right]_{(K_{11},1)} = \\
&= \left[\frac{w_2(N_k, p_k)}{W(N_k, p_k)} \right]_{(K_{11},1)} + 0 = \frac{w_{12}(\hat{N}) |_{\hat{N}=K_{11}}}{1} = 1 + f_{12}(K_{11}).
\end{aligned}$$

Assim a matriz associada ao equilíbrio $(\hat{N}, \hat{p}) = (K_{11}, 1)$ é

$$\begin{aligned}
A_{11} &= \begin{bmatrix} 1 + \hat{N} [\hat{p}^2 f'_{11}(\hat{N}) + 2\hat{p}\hat{q}f'_{12}(\hat{N}) + \hat{q}^2 f'_{22}(\hat{N})] & N_k \frac{\partial W(N_k, p_k)}{\partial p_k} \\ q_k \frac{\frac{\partial w_2(N_k, p_k)}{\partial N_k}}{W(N_k, p_k)} & \frac{w_2(N_k, p_k)}{W(N_k, p_k)} \end{bmatrix}_{(\hat{N}=K_{11}, \hat{p}=1)} \\
&= \begin{bmatrix} 1 + K_{11}f'_{11}(K_{11}) & -2 K_{11}f_{12}(K_{11}) \\ 0 & 1 + f_{12}(K_{11}) \end{bmatrix}
\end{aligned}$$

Daqui se deduz que os valores próprios desta matriz são

$$\lambda_1 = 1 + K_{11}f'_{11}(K_{11})$$

e

$$\lambda_2 = 1 + f_{12}(K_{11}).$$

Depois de determinados os valores próprios de cada equilíbrio, vejamos em que condições eles são localmente estáveis. Sabemos que, se os valores próprios forem em módulo inferiores a 1, o equilíbrio é localmente estável. Deste modo, tem-se:

(i) **Caso do equilíbrio** $(\widehat{N}, \widehat{p}) = (K_{22}, 0)$:

Para que este equilíbrio seja localmente estável é suficiente que $|\lambda_1| < 1$ e $|\lambda_2| < 1$. Já sabemos que, no equilíbrio $f_{22}(K_{22}) = 0$ ou seja, que $w_{22}(K_{22}) = 1$ e que λ_1 é sempre inferior a 1. Então, basta que

$$\lambda_1 = 1 + K_{22}f'_{22}(K_{22}) > -1$$

e que

$$|\lambda_2| = |1 + f_{12}(K_{22})| = |w_{12}(K_{22})| < 1.$$

Portanto, existe estabilidade local se se verificam simultaneamente as condições $a_1)$ e $b)$ (aproximação ao equilíbrio em que N oscila) ou as condições $a_2)$ e $b)$ (aproximação monótona de N ao equilíbrio), com

$$a_1) -1 < \lambda_1 < 0, \text{ ou seja } -\frac{2}{K_{22}} < f'_{22}(K_{22}) < -\frac{1}{K_{22}} \text{ e}$$

$a_2) 0 < \lambda_1 < 1, \text{ ou seja } -\frac{1}{K_{22}} < f'_{22}(K_{22}) < 0$ (estabilidade relativamente a N).

$b) -1 < w_{12}(K_{22}) < 1$ o que é equivalente a $-2 < f_{12}(K_{22}) < 0$ ou seja, por (2.7), $f_{12}^{-1}(-2) > K_{22} > f_{12}^{-1}(0) = K_{12}$ isto é,

$$K_{12} < K_{22} < f_{12}^{-1}(-2)$$

(estabilidade relativamente a p).

No entanto, a condição $w_{12}(K_{22}) < 0$ não é biologicamente razoável, pois uma viabilidade negativa não tem sentido. Assim, **se impusermos a condição biologicamente necessária de que as funções f são tais que as viabilidades $w_{11}(N)$, $w_{12}(N)$, $w_{22}(N)$ nunca são negativas qualquer que seja N** , então $f_{ij}(N) \geq -1$ e podemos por convenção escrever $f_{ij}^{-1}(-2) = +\infty$. Neste caso, a condição $b)$ reduz-se a $K_{12} < K_{22}$.

Em conclusão, existe estabilidade local nos modelos biologicamente razoáveis se

$$-\frac{2}{K_{22}} < f'_{22}(K_{22}) < 0 \text{ e } K_{12} < K_{22}.$$

Nos casos biologicamente razoáveis vem $\lambda_2 \geq 0$ e, portanto, a aproximação de p ao equilíbrio é monótona.

Tem-se instabilidade se $\lambda_1 < -1$ ou se $|\lambda_2| > 1$, isto é, se

$$f'_{22}(K_{22}) < -\frac{2}{K_{22}}$$

ou $f_{12}^{-1}(-2) < K_{22}$ ou $K_{22} < K_{12}$. Mas as condições biologicamente razoáveis são:

$$f'_{22}(K_{22}) < -\frac{2}{K_{22}} \text{ ou } K_{22} < K_{12},$$

com oscilações de amplitude localmente crescente em N e/ou afastamento monótono local do equilíbrio em p .

Finalmente, se:

$$f'_{22}(K_{22}) = -\frac{2}{K_{22}} \text{ com } K_{12} \leq K_{22} \leq f_{12}^{-1}(-2)$$

ou

$$f'_{22}(K_{22}) > -\frac{2}{K_{22}} \text{ com } K_{12} = K_{22}$$

ou

$$f'_{22}(K_{22}) > -\frac{2}{K_{22}} \text{ com } K_{22} = f_{12}^{-1}(-2),$$

estamos perante casos duvidosos. sendo o último deles biologicamente não razoável.

(ii) Caso do equilíbrio $(\widehat{N}, \widehat{p}) = (K_{11}, 1)$:

Analogamente ao caso anterior, sabemos que, no equilíbrio, $f_{11}(K_{11}) = 0$ ou seja, que $w_{11}(K_{11}) = 1$ e que λ_1 é sempre inferior a 1. Então, basta que

$$\lambda_1 = 1 + K_{11}f'_{11}(K_{11}) > -1$$

e que

$$|\lambda_2| = |1 + f_{12}(K_{11})| = |w_{12}(K_{11})| < 1.$$

Assim, o equilíbrio é localmente estável se se verificam simultaneamente as condições c_1) e d) (aproximação ao equilíbrio em que N oscila) ou as condições c_2) e d) (aproximação monótona de N ao equilíbrio), com

$$c_1) -1 < \lambda_1 < 0, \text{ ou seja } -\frac{2}{K_{11}} < f'_{11}(K_{11}) < -\frac{1}{K_{11}} \text{ e}$$

$$c_2) 0 < \lambda_1 < 1, \text{ ou seja } -\frac{1}{K_{11}} < f'_{11}(K_{11}) < 0 \text{ (estabilidade relativamente a } N).$$

d) $-1 < w_{12}(K_{11}) < 1$ o que é equivalente a $-2 < f_{12}(K_{11}) < 0$ ou seja, por (2.7), $f_{12}^{-1}(-2) > K_{11} > f_{12}^{-1}(0) = K_{12}$ isto é,

$$K_{12} < K_{11} < f_{12}^{-1}(-2)$$

(estabilidade relativamente a p).

No entanto, a condição $w_{12}(K_{11}) < 0$ não é biologicamente razoável, pois voltamos a ter uma viabilidade negativa. Se impusermos, novamente, a condição biologicamente necessária sobre as funções f e considerarmos a convenção acima, a condição d) reduz-se a $K_{12} < K_{11}$.

Assim, existe estabilidade local nos modelos biologicamente razoáveis se

$$-\frac{2}{K_{11}} < f'_{11}(K_{11}) < 0 \text{ e } K_{12} < K_{11},$$

e, neste caso, a aproximação de p ao equilíbrio é monótona.

O equilíbrio é instável se $\lambda_1 < -1$ ou se $|\lambda_2| > 1$, isto é

$$f'_{11}(K_{11}) < -\frac{2}{K_{11}}$$

ou $f_{12}(-2) < K_{11}$ ou $K_{11} < K_{12}$. Mas as condições biologicamente razoáveis são:

$$f'_{11}(K_{11}) < -\frac{2}{K_{11}} \text{ ou } K_{11} < K_{12}.$$

com oscilações de amplitude localmente crescente em N e/ou afastamento monótono local do equilíbrio em p .

Finalmente, se:

$$f'_{11}(K_{11}) = -\frac{2}{K_{11}} \text{ com } K_{12} \leq K_{11} \leq f_{12}^{-1}(-2)$$

ou

$$f'_{11}(K_{11}) > -\frac{2}{K_{11}} \text{ com } K_{12} = K_{11}$$

ou

$$f'_{11}(K_{11}) > -\frac{2}{K_{11}} \text{ com } K_{11} = f_{12}^{-1}(-2)$$

estamos novamente, perante casos duvidosos. O último deles é, igualmente, biologicamente não razoável.

(iii) Caso do equilíbrio polimórfico único (isto é, supondo que não se tem $K_{11} = K_{12} = K_{22}$)

Pelo que vimos na secção 2.2. tem-se

$$\hat{p} = \frac{f_{12}(\widehat{N})}{f_{12}(\widehat{N}) - f_{11}(\widehat{N})}$$

por (2.15).

Por outro lado, sabemos que os valores próprios da matriz associada a este equilíbrio são:

$$\lambda_1 = 1 + \widehat{N} \left[\hat{p}^2 f'_{11}(\widehat{N}) + 2\hat{p}\hat{q}f'_{12}(\widehat{N}) + \hat{q}^2 f'_{22}(\widehat{N}) \right]$$

e

$$\lambda_2 = 1 - \hat{p} [f_{12}(\widehat{N}) - f_{11}(\widehat{N})]; \quad (2.20)$$

Substituindo \hat{p} pela expressão anterior vem

$$\lambda_2 = 1 - f_{12}(\widehat{N}). \quad (2.21)$$

Pela propriedade 1, sabemos que existe um único equilíbrio polimórfico se K_{12} é menor que K_{11} e K_{22} ou maior que K_{11} e K_{22} . E, pela observação 1, tem-se $\lambda_1 < 1$; logo, para que $|\lambda_1| < 1$ basta que se verifique $\lambda_1 > -1$, ou seja que

$$1 + \widehat{N} [\hat{p}^2 f'_{11}(\widehat{N}) + 2\hat{p}\hat{q}f'_{12}(\widehat{N}) + \hat{q}^2 f'_{22}(\widehat{N})] > -1$$

o que é equivalente a

$$\hat{p}^2 f'_{11}(\widehat{N}) + 2\hat{p}\hat{q}f'_{12}(\widehat{N}) + \hat{q}^2 f'_{22}(\widehat{N}) > -\frac{2}{\widehat{N}},$$

com \hat{p} dado por (2.15) ou, equivalentemente, por (2.12). Portanto, este equilíbrio é localmente estável se forem simultaneamente satisfeitas as seguintes condições:

e) $\lambda_1 > -1$. ou seja

$$\hat{p}^2 f'_{11}(\widehat{N}) + 2\hat{p}\hat{q}f'_{12}(\widehat{N}) + \hat{q}^2 f'_{22}(\widehat{N}) > -\frac{2}{\widehat{N}},$$

f) $\lambda_2 > -1$. Usando a expressão (2.20), esta condição equivale a

$$1 - \hat{p} [f_{12}(\widehat{N}) - f_{11}(\widehat{N})] > -1$$

ou seja

$$\hat{p} [f_{12}(\widehat{N}) - f_{11}(\widehat{N})] < 2;$$

Como \hat{p} é diferente de zero tem-se

$$f_{12}(\widehat{N}) - f_{11}(\widehat{N}) < \frac{2}{\hat{p}}. \quad (2.22)$$

Usando a expressão (2.21), a condição $\lambda_2 > -1$ é equivalente a $f_{12}(\widehat{N}) < 2$.

g) $\lambda_2 < 1$. Usando a expressão (2.20), esta condição equivale a

$$1 - \hat{p} [f_{12}(\widehat{N}) - f_{11}(\widehat{N})] < 1$$

ou seja

$$\hat{p} [f_{12}(\widehat{N}) - f_{11}(\widehat{N})] > 0$$

Como $\hat{p} \in]0, 1[$ a última expressão reduz-se a $f_{12}(\widehat{N}) - f_{11}(\widehat{N}) > 0$ ou seja, $f_{12}(\widehat{N}) > f_{11}(\widehat{N})$, o que é equivalente a $K_{12} > K_{11}$.

Vejamus que, de facto, $K_{12} > K_{11}$ é uma *condição necessária e suficiente* para que $f_{12}(\widehat{N}) > f_{11}(\widehat{N})$. Como se trata de um equilíbrio polimórfico único então temos que K_{12} é menor que K_{11} e K_{22} ou é maior que K_{11} e K_{22} . Por outro lado, sabemos que $\min_{i,j=1,2} \{K_{ij}\} < \widehat{N} < \max_{i,j=1,2} \{K_{ij}\}$. Se $K_{12} > K_{11}$ então tem-se $K_{12} > K_{11}, K_{22}$. Logo,

$$\min_{i,j=1,2} \{K_{ii}\} < \widehat{N} < K_{12}$$

o que implica que $f_{12}(\widehat{N}) > f_{11}(\widehat{N})$. Reciprocamente, suponhamos agora que $f_{12}(\widehat{N}) > f_{11}(\widehat{N})$. Se tivéssemos $K_{12} < K_{11}$ (o que implica $K_{12} < K_{11}, K_{22}$), então ter-se-ia $K_{12} < \widehat{N} < \max_{i,j=1,2} \{K_{ii}\}$. e, portanto, $f_{12}(\widehat{N}) < 0 < f_{11}(\widehat{N})$, o que é uma contradição.

A condição f_2) é, pois, equivalente a $K_{12} > K_{11}, K_{22}$.

Em conclusão, existe estabilidade local se

$$-\frac{2}{\widehat{N}} < \hat{p}^2 f'_{11}(\widehat{N}) + 2\hat{p}\hat{q}f'_{12}(\widehat{N}) + \hat{q}^2 f'_{22}(\widehat{N}),$$

$K_{12} > K_{11}, K_{22}$ e $f_{12}(\widehat{N}) < 2$.

Nos casos biologicamente razoáveis tem-se, como veremos mais adiante, $\lambda_2 > -1$. Deste modo, a condição $f_{12}(\widehat{N}) - f_{11}(\widehat{N}) < \frac{2}{\hat{p}}$, ou a equivalente $f_{12}(\widehat{N}) < 2$, está imediatamente verificada.

O equilíbrio polimórfico é instável se $\lambda_1 < -1$ ou se $|\lambda_2| > 1$, isto é se

$$\hat{p}^2 f'_{11}(\widehat{N}) + 2\hat{p}\hat{q}f'_{12}(\widehat{N}) + \hat{q}^2 f'_{22}(\widehat{N}) < -\frac{2}{\widehat{N}}$$

(oscilações de amplitude localmente crescente em N) ou $K_{12} < K_{11}, K_{22}$ (afastamento monótono local do equilíbrio de p) ou $f_{12}(\widehat{N}) > 2$ (caso biologicamente não razoável com oscilações locais de amplitude crescente em p).

Finalmente, se

$$\hat{p}^2 f'_{11}(\widehat{N}) + 2\hat{p}\hat{q}f'_{12}(\widehat{N}) + \hat{q}^2 f'_{22}(\widehat{N}) = -\frac{2}{\widehat{N}}$$

com $K_{12} > K_{11}, K_{22}$ e $f_{12}(\widehat{N}) \leq 2$ ou se

$$\hat{p}^2 f'_{11}(\widehat{N}) + 2\hat{p}\hat{q}f'_{12}(\widehat{N}) + \hat{q}^2 f'_{22}(\widehat{N}) > -\frac{2}{\widehat{N}}$$

com $K_{12} > K_{11}, K_{22}$ e $f_{12}(\widehat{N}) = 2$ (caso biologicamente não razoável), estamos perante casos duvidosos.

(iv) Caso do equilíbrio polimórfico múltiplo $(\widehat{N}, \widehat{p})$ com $\widehat{N} = K_{11} = K_{12} = K_{22}$ e $\widehat{p} \in]0, 1[$.

Neste caso, vem $\lambda_2 = 1 - \widehat{p} [f_{12}(\widehat{N}) - f_{11}(\widehat{N})] = 1$ e temos um caso duvidoso.

Em relação à desigualdade (2.22), Charlesworth (1971) conclui que deve ter-se $f_{12}(\widehat{N}) - f_{11}(\widehat{N}) < 2$ o que está incorreto. Este erro é uma consequência do outro anteriormente referido, relativamente à expressão do valor próprio λ_2 . Como tal, o caso particular que o autor apresenta, em que se $w_{11}(\widehat{N}) = w_{22}(\widehat{N}) = 0$ então $\widehat{p} = \frac{1}{2}$ e $w_{12}(\widehat{N}) = 2$, não conduz a $\lambda_2 = -1$. Charlesworth pretendia dar um exemplo de um caso em que uma pequena perturbação no equilíbrio génico, \widehat{p} , originaria oscilações perpétuas de amplitude crescente em torno de \widehat{p} . No entanto, estes valores conduzem a $\lambda_2 = 0$. Logo, existe estabilidade relativamente à frequência génica, não se tendo um caso extremo como diz o autor.

Como consequência deste erro surgiu a seguinte questão: Será possível ter-se $\lambda_2 \leq -1$, num equilíbrio polimórfico (único)?

Resposta: com significado biológico, não (à semelhança do que já vimos para os equilíbrios monomórficos).

Demonstração:

Admitindo que $\widehat{p} \in]0, 1[$ e que não se tem $K_{11} = K_{12} = K_{22}$ (equilíbrio polimórfico único), pretende-se provar que, se $\lambda_2 \leq -1$, então os $w_{ij}, \forall i, j = 1, 2$ não podem ser simultaneamente não-negativos.

Suponhamos, com vista a um absurdo, que $w_{ij}(\widehat{N}) \geq 0, \forall i, j = 1, 2$.

De (2.14) vem $\widehat{p} [f_{12}(\widehat{N}) - f_{11}(\widehat{N})] = f_{12}(\widehat{N})$. Então $\lambda_2 \leq -1$ implica

$$1 - f_{12}(\widehat{N}) \leq -1, \text{ donde } f_{12}(\widehat{N}) \geq 2.$$

Seja $f_{12}(\widehat{N}) = 2 + \delta$ com $\delta \geq 0$.

Como, por (2.15),

$$\widehat{q} = \frac{f_{12}(\widehat{N})}{f_{12}(\widehat{N}) - f_{22}(\widehat{N})},$$

para que $\widehat{q} > 0$, temos que ter $f_{12}(\widehat{N}) - f_{22}(\widehat{N}) > 0$ e, para que $\widehat{q} < 1$, temos que ter $f_{12}(\widehat{N}) < f_{12}(\widehat{N}) - f_{22}(\widehat{N})$, donde $f_{22}(\widehat{N}) < 0$.

Se os $w_{ij}(\widehat{N})$ forem todos simultaneamente não-negativos, viria em particular $w_{22}(\widehat{N}) \geq 0$, donde $f_{22}(\widehat{N}) \geq -1$ e, como $f_{22}(\widehat{N}) < 0$, viria

$$-1 \leq f_{22}(\widehat{N}) < 0,$$

donde $\frac{1}{f_{22}(\widehat{N})} \leq -1$.

De (2.13) vem

$$f_{11}(\widehat{N}) = \frac{f_{12}^2(\widehat{N})}{f_{22}(\widehat{N})} = \frac{(2 + \delta)^2}{f_{22}(\widehat{N})}.$$

Logo

$$f_{11}(\widehat{N}) \leq -(2 + \delta)^2 \leq -4,$$

donde $w_{11}(\widehat{N}) \leq -3$, o que demonstra que os $w_{ij}(\widehat{N})$ não podem ser todos simultaneamente não-negativos. \square

Assim, podemos concluir que, se $w_{ij}(N) \geq 0$, $\forall i, j = 1, 2 \forall N > 0$, então $\lambda_2 > -1$. Isto significa que, em todos os casos com significado biológico, o valor próprio associado à frequência do gene é sempre superior a -1 .

A partir da análise de estabilidade efectuada conclui-se que a condição de estabilidade para N é muito difícil de verificar. Vamos procurar uma que seja mais fácil.

Teorema 1: Se $f'_{ij}(\widehat{N}) < \frac{2}{\widehat{N}}$, então $\lambda_1 > -1$.

Uma condição suficiente para que se verifique

$$|f'_{ij}(\widehat{N})| < \frac{2}{\widehat{N}}$$

é que

$$|f'_{ij}(N)| \leq \frac{2}{\max_{i,j=1,2} K_{ij}} \text{ para } N \in \left[\min_{i,j=1,2} K_{ij}, \max_{i,j=1,2} K_{ij} \right].$$

Demonstração:

Por (2.16) sabemos que

$$\lambda_1 = 1 + \widehat{N} \left[\widehat{p}^2 f'_{11}(\widehat{N}) + 2\widehat{p}\widehat{q} f'_{12}(\widehat{N}) + \widehat{q}^2 f'_{22}(\widehat{N}) \right],$$

qualquer que seja o equilíbrio em questão.

Usando a hipótese, temos que

$$\begin{aligned} \lambda_1 &> 1 + \widehat{N} \left[\widehat{p}^2 \left(-\frac{2}{\widehat{N}} \right) + 2\widehat{p}\widehat{q} \left(-\frac{2}{\widehat{N}} \right) + \widehat{q}^2 \left(-\frac{2}{\widehat{N}} \right) \right] = \\ &= 1 - \widehat{N} (\widehat{p} + \widehat{q})^2 \frac{2}{\widehat{N}} = 1 - 2 = -1. \end{aligned}$$

Como $\widehat{N} \in \left[\min_{i,j=1,2} K_{ij}, \max_{i,j=1,2} K_{ij} \right]$ a condição

$$\left| \frac{df_{ij}(N)}{dN} \right| \leq \frac{2}{\max_{i,j=1,2} K_{ij}} \text{ para } N \in \left[\min_{i,j=1,2} K_{ij}, \max_{i,j=1,2} K_{ij} \right]$$

implica que

$$\left| \frac{df_{ij}(N)}{dN} \right|_{\widehat{N}} \leq \frac{2}{\max_{i,j=1,2} K_{ij}} \leq \frac{2}{\widehat{N}}.$$

□

O Teorema que acabamos de demonstrar fornece uma condição suficiente de estabilidade relativamente a N .

Nos quadros 1 e 2 que se seguem resume-se as conclusões até agora obtidas. Na elaboração do Quadro 1 apenas se consideram os casos biologicamente razoáveis, isto é, que as viabilidades $w_{ij}(N)$ dos zigotos são sempre não-negativas, o que implica que o valor próprio associado à frequência de gene, λ_2 , seja superior a -1 . Quanto à elaboração do Quadro 2 não foram impostas quaisquer restrições. Em ambos os quadros encontram-se representados todos os equilíbrios do modelo, as condições de estabilidade, instabilidade ou casos duvidosos de cada um, relativamente às possíveis relações entre as capacidades de sustento dos homozigotos e do heterozigoto.

Nos dois quadros usou-se F' para designar a seguinte expressão

$$F' = \widehat{p}^2 f'_{11}(\widehat{N}) + 2\widehat{p}\widehat{q} f'_{12}(\widehat{N}) + \widehat{q}^2 f'_{22}(\widehat{N}) = \frac{\partial W(\widehat{N}, \widehat{p})}{\partial N}.$$

Nas condições supostas no texto, dos f_{ij} serem estritamente decrescentes, tem-se sempre que $F' < 0$.

No caso $p = 0$, vem $F' = f'_{22}(\widehat{N})$ e, como o equilíbrio neste caso é $(\widehat{N}, \widehat{p}) = (K_{22}, 0)$, vem $F' = f'_{22}(K_{22})$ e vem $-\frac{2}{\widehat{N}} = -\frac{2}{K_{22}}$, pelo que a condição $F' > -\frac{2}{\widehat{N}}$ equivale a $f'_{22}(K_{22}) > -\frac{2}{K_{22}}$.

Analogamente, no caso $p = 1$, vem $F' = f'_{11}(\widehat{N})$ e, como o equilíbrio neste caso é $(\widehat{N}, \widehat{p}) = (K_{11}, 1)$, vem $F' = f'_{11}(K_{11})$ e vem $-\frac{2}{\widehat{N}} = -\frac{2}{K_{11}}$, pelo que a condição $F' > -\frac{2}{\widehat{N}}$ equivale a $f'_{11}(K_{11}) > -\frac{2}{K_{11}}$.

Quadro 1 – Equilíbrios e sua estabilidade nos casos biologicamente razoáveis

	$K_{11} < K_{12}$	$K_{11} = K_{12}$	$K_{11} > K_{12}$
$K_{22} < K_{12}$	$(K_{22}, 0)$ – Instável <i>Eq. poli. único</i> $(\hat{N}, \hat{p})^{(1)}$ $\begin{cases} Est. & \text{se } F' > -\frac{2}{\hat{N}} \\ C.Duv.^{(2)} & \text{se } F' = -\frac{2}{\hat{N}} \\ Inst. & \text{se } F' < -\frac{2}{\hat{N}} \end{cases}$ $(K_{11}, 1)$ – Instável	$(K_{22}, 0)$ – Instável $(K_{11}, 1)$: $\begin{cases} C.Duv.^{(2)} & \text{se } f'_{11}(K_{11}) \geq -\frac{2}{K_{11}} \\ Inst. & \text{se } f'_{11}(K_{11}) < -\frac{2}{K_{11}} \end{cases}$	$(K_{22}, 0)$ – Instável $(K_{11}, 1)$: $\begin{cases} Est. & \text{se } f'_{11}(K_{11}) > -\frac{2}{K_{11}} \\ C.Duv.^{(2)} & \text{se } f'_{11}(K_{11}) = -\frac{2}{K_{11}} \\ Inst. & \text{se } f'_{11}(K_{11}) < -\frac{2}{K_{11}} \end{cases}$
$K_{22} = K_{12}$	$(K_{22}, 0)$: $\begin{cases} C.Duv.^{(2)} & \text{se } f'_{22}(K_{22}) \geq -\frac{2}{K_{22}} \\ Inst. & \text{se } f'_{22}(K_{22}) < -\frac{2}{K_{22}} \end{cases}$ $(K_{11}, 1)$ – Instável	$(K_{22}, 0)$: $\begin{cases} C.Duv.^{(2)} & \text{se } f'_{22}(K_{22}) \geq -\frac{2}{K_{22}} \\ Inst. & \text{se } f'_{22}(K_{22}) < -\frac{2}{K_{22}} \end{cases}$ <i>múltiplos eq. poli.</i> $(\hat{N}, \hat{p})^{(3)}$ – C.Duv. ⁽²⁾ $(K_{11}, 1)$: $\begin{cases} C.Duv.^{(2)} & \text{se } f'_{11}(K_{11}) \geq -\frac{2}{K_{11}} \\ Inst. & \text{se } f'_{11}(K_{11}) < -\frac{2}{K_{11}} \end{cases}$	$(K_{22}, 0)$: $\begin{cases} C.Duv.^{(2)} & \text{se } f'_{22}(K_{22}) \geq -\frac{2}{K_{22}} \\ Inst. & \text{se } f'_{22}(K_{22}) < -\frac{2}{K_{22}} \end{cases}$ $(K_{11}, 1)$: $\begin{cases} Est. & \text{se } f'_{11}(K_{11}) > -\frac{2}{K_{11}} \\ C.Duv.^{(2)} & \text{se } f'_{11}(K_{11}) = -\frac{2}{K_{11}} \\ Inst. & \text{se } f'_{11}(K_{11}) < -\frac{2}{K_{11}} \end{cases}$
$K_{22} > K_{12}$	$(K_{22}, 0)$: $\begin{cases} Est. & \text{se } f'_{22}(K_{22}) > -\frac{2}{K_{22}} \\ C.Duv.^{(2)} & \text{se } f'_{22}(K_{22}) = -\frac{2}{K_{22}} \\ Inst. & \text{se } f'_{22}(K_{22}) < -\frac{2}{K_{22}} \end{cases}$ $(K_{11}, 1)$ – Instável	$(K_{22}, 0)$: $\begin{cases} Est. & \text{se } f'_{22}(K_{22}) > -\frac{2}{K_{22}} \\ C.Duv.^{(2)} & \text{se } f'_{22}(K_{22}) = -\frac{2}{K_{22}} \\ Inst. & \text{se } f'_{22}(K_{22}) < -\frac{2}{K_{22}} \end{cases}$ $(K_{11}, 1)$: $\begin{cases} C.Duv.^{(2)} & \text{se } f'_{11}(K_{11}) \geq -\frac{2}{K_{11}} \\ Inst. & \text{se } f'_{11}(K_{11}) < -\frac{2}{K_{11}} \end{cases}$	$(K_{22}, 0)$: $\begin{cases} Est. & \text{se } f'_{22}(K_{22}) > -\frac{2}{K_{22}} \\ C.Duv.^{(2)} & \text{se } f'_{22}(K_{22}) = -\frac{2}{K_{22}} \\ Inst. & \text{se } f'_{22}(K_{22}) < -\frac{2}{K_{22}} \end{cases}$ <i>Eq. poli. único</i> $(\hat{N}, \hat{p})^{(1)}$ – Instável $(K_{11}, 1)$: $\begin{cases} Est. & \text{se } f'_{11}(K_{11}) > -\frac{2}{K_{11}} \\ C.Duv.^{(2)} & \text{se } f'_{11}(K_{11}) = -\frac{2}{K_{11}} \\ Inst. & \text{se } f'_{11}(K_{11}) < -\frac{2}{K_{11}} \end{cases}$

(1) Equilíbrio polimórfico significa p diferente de 0 e 1 e que \hat{N} e \hat{p} são dados pelas equações (2.13) e (2.14).

(2) Os casos duvidosos são aqueles em que a matriz de linearização do modelo em torno do ponto de equilíbrio tem raio espectral um.

(3) Com $\hat{N} = K_{11} = K_{12} = K_{22}$ e \hat{p} arbitrário diferente de 0 e 1.

Quadro 2 – Equilíbrios e sua estabilidade no caso geral

	$K_{11} < K_{12}$	$K_{11} = K_{12}$	$K_{11} > K_{12}$
$K_{22} < K_{12}$	$(K_{22}, 0)$ – Instável $(K_{11}, 1)$ – Instável $(K_{11}, 1)$ – Instável $(K_{11}, 1)$ – Instável	$(K_{22}, 0)$ – Instável $(K_{11}, 1)$	$(K_{22}, 0)$ – Instável $(K_{11}, 1)$
$K_{22} = K_{12}$	$(K_{22}, 0)$ – Instável $(K_{11}, 1)$ – Instável	$(K_{22}, 0)$ – Instável $(K_{11}, 1)$	$(K_{22}, 0)$ – Instável $(K_{11}, 1)$

Quadro 2 – Equilíbrios e sua estabilidade no caso geral (continuação)

	$K_{11} < K_{12}$	$K_{11} = K_{12}$	$K_{11} > K_{12}$
$K_{22} > K_{12}$	$\left. \begin{array}{l} \text{Est.} \quad \text{se } f_{22}'(K_{22}) > -\frac{2}{K_{22}} \text{ e } f_{12}'(-2) > K_{22} \\ \left\{ \begin{array}{l} \text{se } f_{22}''(K_{22}) = -\frac{2}{K_{22}}, f_{12}'(-2) \geq K_{22} \text{ ou} \\ \text{se } f_{22}''(K_{22}) > -\frac{2}{K_{22}}, f_{12}'(-2) = K_{22} \end{array} \right\} \\ \text{C.Div.}^{(2)} \\ \text{Inst.} \quad \text{se } f_{22}'(K_{22}) < -\frac{2}{K_{22}} \text{ ou } f_{12}'(-2) < K_{22} \end{array} \right\} (K_{22}, 0) : \text{C.Div.}^{(2)}$	$\left. \begin{array}{l} \text{Est.} \quad \text{se } f_{22}'(K_{22}) > -\frac{2}{K_{22}} \text{ e } f_{12}'(-2) > K_{22} \\ \left\{ \begin{array}{l} \text{se } f_{22}''(K_{22}) = -\frac{2}{K_{22}}, f_{12}'(-2) \geq K_{22} \text{ ou} \\ \text{se } f_{22}''(K_{22}) > -\frac{2}{K_{22}}, f_{12}'(-2) = K_{22} \end{array} \right\} \\ \text{C.Div.}^{(2)} \\ \text{Inst.} \quad \text{se } f_{22}'(K_{22}) < -\frac{2}{K_{22}} \text{ ou } f_{12}'(-2) < K_{22} \end{array} \right\} (K_{22}, 0) : \text{C.Div.}^{(2)}$	$\left. \begin{array}{l} \text{Est.} \quad \text{se } f_{22}'(K_{22}) > -\frac{2}{K_{22}} \text{ e } f_{12}'(-2) > K_{22} \\ \left\{ \begin{array}{l} \text{se } f_{22}''(K_{22}) = -\frac{2}{K_{22}}, f_{12}'(-2) \geq K_{22} \text{ ou} \\ \text{se } f_{22}''(K_{22}) > -\frac{2}{K_{22}}, f_{12}'(-2) = K_{22} \end{array} \right\} \\ \text{C.Div.}^{(2)} \\ \text{Inst.} \quad \text{se } f_{22}'(K_{22}) < -\frac{2}{K_{22}} \text{ ou } f_{12}'(-2) < K_{22} \end{array} \right\} (K_{22}, 0) : \text{C.Div.}^{(2)}$
	$(K_{11}, 1) - \text{Instável}$	$\left. \begin{array}{l} \text{C.Div.}^{(2)} \text{ se } f_{11}'(K_{11}) \geq -\frac{2}{K_{11}} \\ \text{Inst.} \quad \text{se } f_{11}'(K_{11}) < -\frac{2}{K_{11}} \end{array} \right\} (K_{11}, 1) :$	$\left. \begin{array}{l} \text{Est.} \quad \text{se } f_{11}'(K_{11}) > -\frac{2}{K_{11}} \text{ e } f_{12}'(-2) > K_{11} \\ \left\{ \begin{array}{l} \text{se } f_{11}''(K_{11}) = -\frac{2}{K_{11}}, f_{12}'(-2) \geq K_{11} \text{ ou} \\ \text{se } f_{11}''(K_{11}) > -\frac{2}{K_{11}}, f_{12}'(-2) = K_{11} \end{array} \right\} \\ \text{C.Div.}^{(2)} \\ \text{Inst.} \quad \text{se } f_{11}'(K_{11}) < -\frac{2}{K_{11}} \text{ ou } f_{12}'(-2) < K_{11} \end{array} \right\} (K_{11}, 1) : \text{C.Div.}^{(2)}$
			$\text{Eq. poli. único } (\hat{N}, \hat{p})^{(1)} - \text{Instável}$

(1) Equilíbrio polimórfico significa p diferente de 0 e 1 e que \hat{N} e \hat{p} são dados pelas equações (2.13) e (2.14).

(2) Os casos duvidosos são aqueles em que a matriz de linearização do modelo em torno do ponto de equilíbrio tem raio espectral um.

(3) Com $\hat{N} = K_{11} = K_{12} = K_{22}$ e \hat{p} arbitrário diferente de 0 e 1.

2.4. Referência a ciclos limite e outros comportamentos dinâmicos

Em vez de, ou juntamente com, pontos de equilíbrio estáveis ou instáveis, podem existir ciclos limite estáveis ou instáveis entre vários pontos. Além disso, é possível a população ter comportamentos completamente imprevisíveis sem nenhum padrão definido, usualmente denominados por comportamentos caóticos. A existência, em sistemas determinístico não lineares, de ciclos limite e comportamento caótico mostra que, mesmo em modelos simples, é possível obterem-se comportamentos complexos. Este tipo de comportamentos foi investigado por Asmussen [4].

A possibilidade de existirem ciclos limite para o tamanho da população, N , com a fixação de um dos alelos é uma consequência dos resultados obtidos na dinâmica de populações. Com a fixação de A_i , o sistema de recorrência definido pelas equações (2.1) e (2.2), reduz-se à equação de crescimento

$$N_{k-1} = N_k w_{ii}(N_k). \quad (2.23)$$

É bem conhecida a existência de ciclos limite e comportamentos caóticos para certas funções $w_{ii}(N)$.

A questão é saber sob que condições a população pode convergir para um tal ciclo limite no caso do sistema bi-dimensional definido por (2.1) e (2.2). Para tal, é necessário determinar as propriedades de estabilidade local para o ciclo limite.

Consideremos, primeiro, um ciclo limite entre dois pontos distintos da população $(\widehat{N}_1, \widehat{p}_1)$ e $(\widehat{N}_2, \widehat{p}_2)$, onde $N_k = \widehat{N}_1$ e $p_k = \widehat{p}_1$ implica $N_{k-1} = \widehat{N}_2$ e $p_{k-1} = \widehat{p}_2$, que implica $N_{k-2} = \widehat{N}_1$ e $p_{k-2} = \widehat{p}_1$ e assim sucessivamente. Neste caso, é necessário analisar os dois pontos como equilíbrios do sistema de recorrência

$$N_{k-2} = N_k W(N_k, p_k) W(N_{k-1}, p_{k-1}) \quad (2.24)$$

$$p_{k-1} = \frac{p_k w_1(N_k, p_k) w_1(N_{k-1}, p_{k-1})}{W(N_k, p_k) W(N_{k-1}, p_{k-1})}$$

o qual se obtém por iteração de (2.1) e (2.2) sobre duas gerações. Analogamente ao que acontecia no sistema definido por (2.1) e (2.2), um ponto de equilíbrio tem que verificar a igualdade

$$W(N_k, p_k) W(N_{k+1}, p_{k+1}) = 1.$$

No caso da fixação do alelo A_i na população, esta igualdade reduz-se a

$$w_{ii}(N_k w_{ii} [N_k w_{ii}(N_k)]) = 1. \quad (2.25)$$

Um ciclo limite entre dois pontos, $(\widehat{N}_1, \widehat{p}_1)$ e $(\widehat{N}_2, \widehat{p}_2)$, é localmente estável se e só se cada um dos pontos da população $(\widehat{N}_i, \widehat{p}_i)$, como equilíbrio do sistema de recorrência (2.24), é localmente estável.

Linearizando (2.24) na vizinhança de $(\widehat{N}_i, \widehat{p}_i)$ obtemos a matriz de estabilidade local definida por

$$B = \begin{bmatrix} \frac{\partial N_{k+2}}{\partial N_k} & \frac{\partial N_{k+2}}{\partial p_k} \\ \frac{\partial p_{k+2}}{\partial N_k} & \frac{\partial p_{k+2}}{\partial p_k} \end{bmatrix}_{(\widehat{N}_i, \widehat{p}_i)} \quad (2.26)$$

Como $\frac{\partial p_{k+2}}{\partial N_k}$ se anula quando $\widehat{p}_i = 0$ ou 1, os valores próprios para um ciclo de fixação de dois pontos são

$$\lambda_1 = \frac{\partial N_{k+2}}{\partial N_k} = [w_{ii}(\widehat{N}_1) + \widehat{N}_1 w'_{ii}(\widehat{N}_1)] [w_{ii}(\widehat{N}_2) + \widehat{N}_2 w'_{ii}(\widehat{N}_2)] \quad (2.27)$$

e

$$\lambda_2 = \frac{\partial p_{k+2}}{\partial p_k} = w_{12}(\widehat{N}_1) w_{12}(\widehat{N}_2). \quad (2.28)$$

O ciclo limite de dois pontos, em N , com a fixação de A_i é localmente estável se e só se os dois valores próprios λ_1 e λ_2 são em módulo inferiores a 1.

Note-se que λ_1 , o valor próprio associado ao tamanho da população, coincide com o que se obtém para a equação em dois passos (equivalente a (2.23)) para o crescimento da população. Consequentemente, as condições para que λ_1 seja, em módulo, inferior a 1 são precisamente as de estabilidade local para um ciclo limite de dois pontos em (2.23).

A análise de λ_2 torna-se muito complicada devido ao facto das viabilidades dos genótipos em (2.28) poderem ser negativas. No entanto, em modelos particulares essa análise é possível, como veremos no capítulo seguinte.

O estudo de ciclos limite de período $d = 2^n$ em N , com a fixação de A_i efectua-se de modo similar.

Os pontos $(\widehat{N}_1, \widehat{p}_1)$, $(\widehat{N}_2, \widehat{p}_2)$, ..., $(\widehat{N}_d, \widehat{p}_d)$ formam um ciclo limite de período d se $N_k = \widehat{N}_1$ e $p_k = \widehat{p}_1$ implica $N_{k-1} = \widehat{N}_2$ e $p_{k-1} = \widehat{p}_2$, ..., $N_{k+d} = \widehat{N}_1$ e $p_{k+d} = \widehat{p}_1$, onde $(\widehat{N}_i, \widehat{p}_i) \neq (\widehat{N}_j, \widehat{p}_j)$ para $i \neq j$. Estes pontos obtêm-se como os equilíbrios do sistema de recorrência em d passos produzido pela iteração de (2.1) e (2.2) ao longo de d gerações. Pode mostrar-se, por indução matemática, que o ciclo limite entre os tamanhos da população $\widehat{N}_1, \widehat{N}_2, \dots, \widehat{N}_d$, com a fixação de A_i , é localmente estável se, e só se os dois valores próprios

$$\lambda_1 = [w_{ii}(\widehat{N}_1) + \widehat{N}_1 w'_{ii}(\widehat{N}_1)] \dots [w_{ii}(\widehat{N}_d) + \widehat{N}_d w'_{ii}(\widehat{N}_d)] \quad (2.29)$$

e

$$\lambda_2 = w_{12}(\widehat{N}_1)w_{12}(\widehat{N}_2)\dots w_{12}(\widehat{N}_d) \quad (2.30)$$

são ambos, em módulo, inferiores a 1.

λ_1 corresponde, novamente, ao valor próprio que se obtém para o estudo da estabilidade local do ciclo de $d = 2^n$ pontos da equação (2.23).

Tal como acontecia no caso $d = 2$, a análise de λ_1 é muito complicada, sendo, no entanto, possível em modelos particulares como veremos adiante.

Pretendemos, agora, averiguar a existência de ciclos limite interiores (polimórficos), com frequência genética polimórfica e tamanho da população positivo em cada um dos pontos do ciclo. A partir de (2.24) conclui-se que um ciclo limite interior de dois pontos é dado pelas soluções (N, p) das equações

$$w_1(N_k, p_k)w_1(N_{k+1}, p_{k-1}) = 1 \quad (2.31)$$

$$w_2(N_k, p_k)w_2(N_{k+1}, p_{k-1}) = 1 \quad (2.32)$$

para $0 < p < 1$ e $N > 0$. Apesar deste conjunto de equações ser muito complicado, certos casos especiais permitem algum conhecimento.

Um caso especial é o de existir uma frequência genética p^* invariante relativamente à transformação (2.1)-(2.2), no sentido que $p_k = p^*$ implica $p_{k-1} = p^*$; por outras palavras, quando a frequência genética iguala p^* , aí permanece, independentemente do tamanho da população. Os casos $p = 0$ e $p = 1$ (correspondentes à fixação) verificam esta propriedade.

Um valor polimórfico p^* é invariante relativamente a (2.1)-(2.2) se, e só se

$$w_1(N, p^*) \equiv w_2(N, p^*) \text{ para todo o } N > 0.$$

Mas isto é equivalente (tal como vimos anteriormente) à condição

$$p^*(N) = \frac{w_{12}(N) - w_{22}(N)}{2w_{12}(N) - w_{11}(N) - w_{22}(N)} \equiv p^* \quad (2.33)$$

onde $p^*(N)$ é independente de N . Isto verifica-se, por exemplo, se os dois homozigotos têm viabilidades idênticas isto é, $w_{11}(N) \equiv w_{22}(N)$, onde se tem $p^* = \frac{1}{2}$.

Assim, se $p_k = p^*$ o sistema conjunto (2.1)-(2.2) reduz-se à equação

$$N_{k-1} = N_k W(N_k, p^*) \quad (2.34)$$

Os critérios de estabilidade local para um ciclo limite interior determinam-se através da linearização do sistema de $d = 2^n$ passos, obtido por iteração de (2.1)-(2.2) ao longo de 2^n gerações, na vizinhança de um dos pontos (\widehat{N}_1, p^*) , (\widehat{N}_2, p^*) , ... (\widehat{N}_d, p^*) ao longo do ciclo limite. Isto conduz aos valores próprios

$$\lambda_1 = \left[W(\widehat{N}_1, p^*) + \widehat{N}_1 \frac{\partial W}{\partial N}(\widehat{N}_1, p^*) \right] \dots \left[W(\widehat{N}_d, p^*) + \widehat{N}_d \frac{\partial W}{\partial N}(\widehat{N}_d, p^*) \right] \quad (2.35)$$

e

$$\lambda_2 = \left(1 + \frac{p^* [w_{11}(\widehat{N}_1) - w_{12}(\widehat{N}_1)]}{W(\widehat{N}_1, p^*)} \right) \dots \left(1 + \frac{p^* [w_{11}(\widehat{N}_d) - w_{12}(\widehat{N}_d)]}{W(\widehat{N}_d, p^*)} \right). \quad (2.36)$$

Nos casos especiais para os quais as viabilidades dos genótipos estão na mesma ordem relativa de grandeza para todo o $N > 0$, obtêm-se resultados fortes. Nestes casos, se existe uma frequência genética polimórfica invariante, as viabilidades devem satisfazer

$$w_{12}(N) < w_{11}(N), w_{22}(N) \text{ para todo o } N > 0$$

ou

$$w_{12}(N) > w_{11}(N), w_{22}(N) \text{ para todo o } N > 0.$$

Para as viabilidades que decrescem estritamente com o tamanho da população, estas condições são equivalentes a $K_{12} < K_{11}, K_{22}$ ou $K_{12} > K_{11}, K_{22}$, respectivamente. Examinando o sinal de

$$\Delta p = p_{k-1} - p_k = p_k \frac{w_1(N_k, p_k) - W(N_k, p_k)}{W(N_k, p_k)}$$

a partir de (2.24) pode mostra-se que, para qualquer frequência genética polimórfica inicial, a população aproximar-se-á monotonamente do valor p^* invariante no caso em que $K_{12} > K_{11}, K_{22}$, mas convergirá monotonamente para a fixação no caso $K_{12} < K_{11}, K_{22}$. Estas alterações na frequência genética ocorrerão quaisquer que sejam as correspondentes alterações no tamanho da população. Uma vez que o equilíbrio genético seja atingido, as alterações no tamanho da população serão determinadas por (2.23) ou por (2.34). De facto, é possível que a frequência genética convirja para um valor polimórfico, enquanto que o tamanho da população está sujeito a oscilações caóticas características da equação (2.34).

Em geral, não existe uma frequência genética polimórfica invariante para o sistema bi-dimensional (2.1)-(2.2). Devido às complicadas interdependências das variáveis do referido sistema a análise completa do seu comportamento ciclico é muito difícil.

Veremos alguns casos particulares no capítulo 3.

2.5. Teorema de Fisher

Nesta secção pretende-se demonstrar um teorema análogo ao Teorema de Fisher. O primeiro autor a obter tal resultado foi Anderson em [3] para o caso particular do modelo logístico. Resultados análogos foram obtidos por Asmussen e Feldman em [6], Charlesworth em [8] e Gregorius em [14] para o caso geral.

Para tal vamos considerar apenas casos biologicamente razoáveis o que implica, como anteriormente referido, que $\lambda_2 > -1$.

Defina-se a função $K^*(p)$ como sendo, para cada p fixo, a única solução N da equação $W(N, p) = 1$ ou seja

$$p^2 w_{11}(K^*(p)) + 2pqw_{12}(K^*(p)) + q^2 w_{22}(K^*(p)) = 1.$$

Considere-se a função

$$\begin{aligned} F(N, p) &= p^2 f_{11}(N) + 2pqf_{12}(N) + q^2 f_{22}(N) = \\ &= p^2 w_{11}(N) + 2pqw_{12}(N) + q^2 w_{22}(N) - 1. \end{aligned}$$

Pelo teorema da função implícita, tem-se que a derivada de $K^*(p)$ em ordem a p é dada por

$$\begin{aligned} \frac{dK^*(p)}{dp} &= \left(-\frac{\frac{\partial F(N,p)}{\partial p}}{\frac{\partial F(N,p)}{\partial N}} \right)_{N=K^*(p)} = \\ &= -\frac{2pw_{11}(K^*(p)) + 2qw_{12}(K^*(p)) - 2pw_{12}(K^*(p)) - 2qw_{22}(K^*(p))}{p^2 w'_{11}(K^*(p)) + 2pqw'_{12}(K^*(p)) + q^2 w'_{22}(K^*(p))} = \\ &= \frac{2 \{ [pw_{11}(K^*(p)) + qw_{12}(K^*(p))] - [pw_{12}(K^*(p)) + qw_{22}(K^*(p))] \}}{-p^2 w'_{11}(K^*(p)) - 2pqw'_{12}(K^*(p)) - q^2 w'_{22}(K^*(p))} = \\ &= \frac{2 [w_1(K^*(p), p) - w_2(K^*(p), p)]}{-p^2 w'_{11}(K^*(p)) - 2pqw'_{12}(K^*(p)) - q^2 w'_{22}(K^*(p))}. \end{aligned}$$

onde $w'_{ij}(N) = \frac{dw_{ij}(N)}{dN}$.

Portanto,

$$\frac{dK^*(p)}{dp} = \frac{2 [w_1(K^*(p), p) - w_2(K^*(p), p)]}{-p^2 w'_{11}(K^*(p)) - 2pqw'_{12}(K^*(p)) - q^2 w'_{22}(K^*(p))}. \quad (2.37)$$

Como $w'_{ij}(N) < 0$, para todo $i, j = 1, 2$, e $p \in [0, 1]$, então o sinal de $\frac{dK^*(p)}{dp}$ depende apenas de $w_1(K^*(p), p) - w_2(K^*(p), p)$.

A derivada anula-se quando $w_1(K^*(p), p) = w_2(K^*(p), p) = 1$, mas isto ocorre, tal como vimos na secção 2.2, exactamente num ponto $(\widehat{N}, \widehat{p})$ desde que

$$K_{12} > K_{11}, K_{22} \text{ ou } K_{12} < K_{11}, K_{22}.$$

O caso de múltiplos equilíbrios polimórficos exige $K_{11} = K_{12} = K_{22}$ e vem que $(\widehat{N}, \widehat{p})$, com $\widehat{N} = K_{11} = K_{12} = K_{22}$, e qualquer \widehat{p} , é ponto de equilíbrio. Logo $K^*(p) \equiv \widehat{N} = K_{11} = K_{12} = K_{22}$ é uma função constante. Excluamos este caso trivial da análise para verificar se a função $K^*(p)$ é maximizada nos equilíbrios estáveis e em que condições o é.

Vamos demonstrar que

$$\left(\frac{dK^*(p)}{dp} \right)_{p=0} \begin{cases} > 0 \text{ se } K_{22} < K_{12}, \\ = 0 \text{ se } K_{22} = K_{12}, \\ < 0 \text{ se } K_{22} > K_{12}. \end{cases} \quad (\text{a})$$

Basta para isso notar que $K^*(0) = K_{22}$ e, portanto, como $w_{22}(K_{22}) = 1$,

$$\left(\frac{dK^*(p)}{dp} \right)_{p=0} = \frac{2[w_{12}(K_{22}) - 1]}{-w'_{22}(K_{22})}.$$

Como o denominador é positivo, o sinal da derivada é dado pelo numerador, donde, atendendo a que $w_{12}(K_{12}) = 1$, resulta imediatamente (a). Então, se $K_{22} > K_{12}$, $K^*(p)$ tem um máximo local extrito K_{22} em $p = 0$.

Analogamente se demonstra que

$$\left(\frac{dK^*(p)}{dp} \right)_{p=1} \begin{cases} < 0 \text{ se } K_{11} < K_{12}, \\ = 0 \text{ se } K_{11} = K_{12}, \\ > 0 \text{ se } K_{11} > K_{12}. \end{cases} \quad (\text{b})$$

Visto que $K^*(1) = K_{11}$ e, por (2.37), tem-se

$$\left(\frac{dK^*(p)}{dp} \right)_{p=1} = \frac{2[1 - w_{12}(K_{11})]}{-w'_{11}(K_{11})}.$$

Logo como o sinal da derivada depende, novamente, apenas do numerador, resulta imediatamente (b). Então, se $K_{11} > K_{12}$, $K^*(p)$ tem um máximo local extrito K_{11} em $p = 1$.

Demonstremos agora que

$$\left(\frac{dK^*(p)}{dp} \right)_{p=\widehat{p}} \begin{cases} > 0 \text{ se } 0 \leq p < \widehat{p}, \\ = 0 \text{ se } p = \widehat{p}, \\ < 0 \text{ se } \widehat{p} < p \leq 1. \end{cases}$$

onde \hat{p} é o equilíbrio polimórfico, no caso $K_{12} > K_{11}, K_{22}$.

Se (\hat{N}, \hat{p}) é o equilíbrio polimórfico, então tem-se $w_1(\hat{N}, \hat{p}) = w_2(\hat{N}, \hat{p}) = 1$ e vem $K^*(\hat{p}) = \hat{N}$. Logo de (2.37) vem

$$\left(\frac{dK^*(p)}{dp} \right)_{p=\hat{p}} = 0.$$

Caso $K_{12} > K_{11}, K_{22}$ então as equações (a) e (b) e a continuidade de

$$w_1(N, p) - w_2(N, p)$$

sobre $W = 1$ asseguram que

$$\left(\frac{dK^*(p)}{dp} \right)_{p=\hat{p}} \begin{array}{l} > 0 \text{ se } 0 \leq p < \hat{p}, \\ = 0 \text{ se } p = \hat{p}, \\ < 0 \text{ se } \hat{p} < p \leq 1. \end{array}$$

Logo a função $K^*(p)$ tem um máximo estrito local e absoluto \hat{N} em \hat{p} .

De modo análogo se demonstra que

$$\left(\frac{dK^*(p)}{dp} \right)_{p=\hat{p}} \begin{array}{l} < 0 \text{ se } 0 \leq p < \hat{p}, \\ = 0 \text{ se } p = \hat{p}, \\ > 0 \text{ se } \hat{p} < p \leq 1. \end{array}$$

quando $K_{12} < K_{11}, K_{22}$. Logo $K^*(p)$ tem um mínimo local estrito \hat{N} em \hat{p} .

Vamos demonstrar que se $K_{11} < K_{12} < K_{22}$, então $K^*(p)$ é decrescente e tem máximo local absoluto K_{22} em $p = 0$.

Se $K_{11} < K_{12} < K_{22}$ então

$$\frac{dK^*(p)}{dp} \neq 0 \text{ para } p \in [0, 1].$$

E de (a) e (b) conclui-se que $\frac{dK^*(p)}{dp} < 0$ para qualquer $p \in [0, 1]$. Portanto a função $K^*(p)$ é decrescente e tem máximo estrito absoluto K_{22} em $p = 0$.

De modo análogo se demonstra que se $K_{22} < K_{12} < K_{11}$ então $K^*(p)$ é crescente e tem máximo estrito absoluto K_{11} em $p = 1$.

Teorema 2: Consideremos funções $w_{11}(N)$, $w_{12}(N)$, $w_{22}(N)$ não-negativas (caso biologicamente razoável). Suponhamos que não se tem $K_{11} = K_{12} = K_{22}$.

Seja (\hat{N}, \hat{p}) um qualquer equilíbrio com $\hat{N} > 0$ e seja A a matriz associada a esse equilíbrio. Seja $\rho(A)$ o raio espectral da matriz A (isto é, o maior dos módulos dos seus valores próprios λ_1, λ_2).

Se $\rho(A) < 1$, então a função $K^*(p)$ tem um máximo local estrito em \hat{p} e vem

$$N \frac{\partial W(K^*(\hat{p}), \hat{p})}{\partial N} > -2.$$

Caso $0 < \hat{p} < 1$, o recíproco também é verdadeiro.

Observação:

Note-se que $\rho(A) < 1$ é condição suficiente de estabilidade local de $(\widehat{N}, \hat{p}) = (K^*(\hat{p}), \hat{p})$ e, também, como acabámos de ver, condição suficiente para que $K^*(p)$ tenha um máximo local no equilíbrio \hat{p} .

Demonstração:

Para qualquer dos equilíbrios (ver secção 2.3) vem

$$\lambda_1 = 1 + \widehat{N} \frac{\partial W(\widehat{N}, \hat{p})}{\partial N}.$$

Como $\widehat{N} = K^*(\hat{p})$, é óbvio que

$$N \frac{\partial W(K^*(\hat{p}), \hat{p})}{\partial N} > -2$$

é equivalente a $\lambda_1 > -1$ e também equivalente a $|\lambda_1| < 1$ (pois têm-se sempre $\lambda_1 < 1$). Logo é óbvio que $\rho(A) < 1$ implica

$$N \frac{\partial W(K^*(\hat{p}), \hat{p})}{\partial N} > -2.$$

Vejamos que $\rho(A) < 1$ implica que $K^*(p)$ tem um máximo local em \hat{p} .

No equilíbrio $(K_{22}, 0)$, vem que $\rho(A) < 1$ implica $K_{22} > K_{12}$ (secção 2.3), o que implica, como vimos há pouco, que $K^*(p)$ tem um máximo local estrito K_{22} em $p = 0$.

No equilíbrio $(K_{11}, 1)$, vem que $\rho(A) < 1$ implica $K_{11} > K_{12}$ (secção 2.3), o que implica, como vimos acima, que $K^*(p)$ tem um máximo local estrito K_{11} em $p = 1$.

No caso de equilíbrio polimórfico único (\widehat{N}, \hat{p}) , vimos (secção 2.3) que $\rho(A) < 1$ implica $K_{12} > K_{11}, K_{22}$ e, como vimos antes, isso implica que $K^*(p)$ tem um máximo local estrito $\widehat{N} = K^*(\hat{p})$ em $p = \hat{p}$.

Vejamos agora que, no caso $0 < \hat{p} < 1$, as condições

$$N \frac{\partial W(K^*(\hat{p}), \hat{p})}{\partial N} > -2.$$

e $K^*(\hat{p})$ ter um máximo local estrito em \hat{p} implicam que $\rho(A) < 1$.

A primeira implica, como vimos, que $|\lambda_1| < 1$. A condição $K_{12} > K_{11}, K_{22}$ implica, nos casos biologicamente razoáveis, $|\lambda_2| < 1$.

Resta apenas mostrar que, se $K^*(p)$ tem um máximo estrito local em \hat{p} , então vem $K_{12} > K_{11}, K_{22}$. Ora, isso resulta precisamente da análise feita no início desta secção. \square

3. Modelos específicos

Nesta secção são apresentados e estudados modelos particulares de selecção natural com dependência da densidade particularmente relevantes, como o modelo logístico, o modelo de Gompertz e o modelo de Ricker.

3.1. Modelo logístico

Suponhamos que numa população com um único locus e dois alelos A_1 e A_2 , N_k e p_k representam, respectivamente, o tamanho da população e a frequência de A_1 na k -ésima geração; a *viabilidade do genótipo* A_iA_j na k -ésima geração é dada por

$$w_{ij}(N_k) = 1 + f_{ij}(N_k),$$

onde f_{ij} é uma função logística do tamanho da população ou seja

$$f_{ij}(N_k) = \frac{r_{ij}(K_{ij} - N_k)}{K_{ij}}$$

Este é o modelo logístico de viabilidade de Roughgarden [30], onde os genótipos A_iA_j ($i, j = 1, 2$) têm a *taxa intrínseca de crescimento* $r_{ij} > 0$ e a *capacidade de sustento do meio* $K_{ij} > 0$.

O principal problema desta discretização do modelo logístico em tempo contínuo é que o tamanho da população pode crescer tanto que a viabilidade de um ou mais dos genótipos se torne negativa (isto é, se N for bastante superior a K_{ij} , obtem-se $w_{ij} < 0$), o que biologicamente não é razoável. De facto, veremos que isto provoca comportamentos bizarros. É possível que o modelo esteja inicialmente bem definido mas, com o decorrer da evolução, encontremos tamanhos da população e frequências de genes negativos, o que impede que o equilíbrio localmente estável seja alcançado.

Como o modelo logístico verifica as condições do modelo geral anteriormente apresentado, os resultados obtidos continuam válidos. Assim, a equação (2.9) é equivalente a

$$\hat{p}^2 \frac{r_{11}(K_{11} - \hat{N})}{K_{11}} + 2\hat{p}\hat{q} \frac{r_{12}(K_{12} - \hat{N})}{K_{12}} + \hat{q}^2 \frac{r_{22}(K_{22} - \hat{N})}{K_{22}} = 0.$$

Donde, resolvendo em ordem a \widehat{N} vem

$$\widehat{N} = \frac{\widehat{p}^2 r_{11} + 2\widehat{p}\widehat{q}r_{12} + \widehat{q}^2 r_{22}}{\widehat{p}^2 \frac{r_{11}}{K_{11}} + 2\widehat{p}\widehat{q} \frac{r_{12}}{K_{12}} + \widehat{q}^2 \frac{r_{22}}{K_{22}}} \quad (3.1)$$

onde $\min_{i,j=1,2} \{K_{ij}\} \leq \widehat{N} \leq \max_{i,j=1,2} \{K_{ij}\}$; portanto, no caso logístico, a população de equilíbrio \widehat{N} é a média harmónica dos K_{ij} ponderada pelos r_{ij} .

Tal como no modelo geral excluiramos da análise os equilíbrios com $N = 0$, que são obviamente instáveis.

Os *equilíbrios* deste modelo são:

i) $(K_{22}, 0)$,

ii) $(K_{11}, 1)$,

iii) equilíbrio polimórfico único $(\widehat{N}, \widehat{p})$ com $0 < \widehat{p} < 1$ definido pela seguinte expressão

$$\widehat{p} = \frac{r_{12}(K_{12} - \widehat{N})/K_{12}}{r_{12}(K_{12} - \widehat{N})/K_{12} - r_{11}(K_{11} - \widehat{N})/K_{11}}. \quad (3.2)$$

(dado que \widehat{p} verifica a equação (2.14) e \widehat{N} a raiz da equação (2.13), ou seja de

$$\frac{r_{12}^2(K_{12} - \widehat{N})^2}{K_{12}^2} - \frac{r_{11}r_{22}(K_{11} - \widehat{N})(K_{22} - \widehat{N})}{K_{11}K_{22}} = 0.$$

Mas esta última igualdade é equivalente a dizer que \widehat{N} é a raiz apropriada da equação quadrática

$$aN^2 + bN + c = 0 \quad (3.3)$$

onde

$$\begin{aligned} a &= \frac{r_{11}r_{22}}{K_{11}K_{22}} - \frac{r_{12}^2}{K_{12}^2}, \\ b &= \frac{2r_{12}^2}{K_{12}} - \frac{r_{11}r_{22}(K_{11}+K_{22})}{K_{11}K_{22}}, \\ c &= r_{11}r_{22} - r_{12}^2; \end{aligned}$$

isto significa que a raiz tem que ser escolhida de tal modo que

$$\min \{K_{11}, K_{12}, K_{22}\} < \widehat{N} < \max \{K_{11}, K_{12}, K_{22}\},$$

onde não se verifica $K_{11} = K_{12} = K_{22}$ e onde $K_{12} < K_{11}, K_{22}$ ou $K_{12} > K_{11}, K_{22}$, para que o equilíbrio polimórfico exista e seja único.

Consequentemente, \widehat{p} obtém-se substituindo em (3.2) o valor de \widehat{N} encontrado.

No caso particular de $r_{11} = r_{12} = r_{22} = r$, por (2.12) vem

$$\widehat{p} = \frac{\frac{1}{K_{12}} - \frac{1}{K_{22}}}{\frac{2}{K_{12}} - \frac{1}{K_{11}} - \frac{1}{K_{22}}} \quad (3.4)$$

e substituindo esta expressão em (3.1) tem-se

$$\widehat{N} = \frac{\frac{2}{K_{12}} - \frac{1}{K_{11}} - \frac{1}{K_{22}}}{\left(\frac{1}{K_{12}}\right)^2 - \frac{1}{K_{11}K_{22}}}. \quad (3.5)$$

iv) Uma infinidade de equilíbrios polimórficos $(\widehat{N}, \widehat{p})$ com $\widehat{N} = K_{11} = K_{12} = K_{22}$ e \widehat{p} qualquer diferente de 0 e 1.

Estudemos, agora, a *estabilidade local dos equilíbrios*:

i) Equilíbrio fronteiro $(K_{22}, 0)$:

Tal como foi visto na secção 2.3, a matriz associada a este equilíbrio é

$$A_{22} = \begin{bmatrix} 1 + K_{22}f'_{22}(K_{22}) & 2 K_{22}f_{12}(K_{22}) \\ 0 & 1 + f_{12}(K_{22}) \end{bmatrix}.$$

Dado que

$$f'_{22}(K_{22}) = -\frac{r_{22}}{K_{22}}$$

e que a expressão da função f_{12} é conhecida, a matriz anterior toma a forma

$$A_{22} = \begin{bmatrix} 1 - r_{22} & 2 K_{22} \frac{r_{12}(K_{12} - K_{22})}{K_{12}} \\ 0 & 1 + \frac{r_{12}(K_{12} - K_{22})}{K_{12}} \end{bmatrix}.$$

E os valores próprios associados à matriz são

$$\lambda_1 = 1 - r_{22}$$

e

$$\lambda_2 = 1 + \frac{r_{12}(K_{12} - K_{22})}{K_{12}}.$$

Sabe-se que uma condição necessária para que haja estabilidade local é que os valores próprios sejam, em módulo, menores que 1; portanto

$$|\lambda_1| = |1 - r_{22}| < 1$$

e

$$|\lambda_2| = \left| 1 + \frac{r_{12}(K_{12} - K_{22})}{K_{12}} \right| < 1$$

é equivalente a

$$r_{22} < 2,$$

(pois suposemos que $r_{ij} > 0$) e

$$K_{12} < K_{22} \text{ e } K_{22} < K_{12} \left(\frac{2}{r_{12}} + 1 \right).$$

Donde se conclui que o equilíbrio $(K_{22}, 0)$ é localmente:

a) estável se

$$r_{22} < 2 \text{ e } K_{12} < K_{22} < K_{12} \left(\frac{2}{r_{12}} + 1 \right);$$

b) instável se

$$r_{22} > 2 \text{ ou } K_{22} < K_{12} \text{ ou } K_{22} > K_{12} \left(\frac{2}{r_{12}} + 1 \right);$$

c) um caso duvidoso se

$$c_1) r_{22} = 2 \text{ com } K_{12} \leq K_{22} \leq K_{12} \left(\frac{2}{r_{12}} + 1 \right), \text{ ou}$$

$$c_2) r_{22} < 2 \text{ com } K_{12} = K_{22}, \text{ ou}$$

$$c_3) r_{22} < 2 \text{ com } K_{22} = K_{12} \left(\frac{2}{r_{12}} + 1 \right).$$

ii) Estudemos, agora, o outro equilíbrio fronteiro $(K_{11}, 1)$.

A matriz associada a este equilíbrio que se obteve na secção 2.3 é

$$A_{11} = \begin{bmatrix} 1 + K_{11}f'_{11}(K_{11}) & -2 K_{11}f_{12}(K_{11}) \\ 0 & 1 + f_{12}(K_{11}) \end{bmatrix};$$

Portanto, no caso do modelo logístico e dado que

$$f'_{11}(K_{11}) = -\frac{r_{11}}{K_{11}}$$

tem-se

$$A_{11} = \begin{bmatrix} 1 - r_{11} & -2 K_{11} \frac{r_{12}(K_{12} - K_{11})}{K_{12}} \\ 0 & 1 + \frac{r_{12}(K_{12} - K_{11})}{K_{12}} \end{bmatrix}.$$

Como os valores próprios associados a esta matriz são

$$\lambda_1 = 1 - r_{11}$$

e

$$\lambda_2 = 1 + \frac{r_{12}(K_{12} - K_{11})}{K_{12}},$$

conclui-se que $|\lambda_1| < 1$ e $|\lambda_2| < 1$ é equivalente a

$$r_{11} < 2;$$

e

$$K_{12} < K_{11} \text{ e } K_{11} < K_{12} \left(\frac{2}{r_{12}} + 1 \right).$$

Analogamente ao caso anterior, estas são as condições necessárias de estabilidade local. Deste modo, podemos dizer que o equilíbrio é localmente

d) estável se

$$r_{11} < 2 \text{ e } K_{12} < K_{11} < K_{12} \left(\frac{2}{r_{12}} + 1 \right);$$

e) instável se

$$r_{11} > 2 \text{ ou } K_{11} < K_{12} \text{ ou } K_{11} > K_{12} \left(\frac{2}{r_{12}} + 1 \right);$$

f) um caso duvidoso se

$$f_1) r_{11} = 2 \text{ com } K_{12} \leq K_{11} \leq K_{12} \left(\frac{2}{r_{12}} + 1 \right)$$

$$f_2) r_{11} < 2 \text{ com } K_{12} = K_{11}$$

$$f_3) r_{11} < 2 \text{ com } K_{11} = K_{12} \left(\frac{2}{r_{12}} + 1 \right).$$

iii) Analisemos o caso do equilíbrio polimórfico único $(\widehat{N}, \widehat{p})$.

No modelo geral anteriormente apresentado os valores próprios associados ao equilíbrio polimórfico tinham as seguintes expressões

$$\lambda_1 = 1 + \widehat{N} \left[\widehat{p}^2 f'_{11}(\widehat{N}) + 2\widehat{p}\widehat{q} f'_{12}(\widehat{N}) + \widehat{q}^2 f'_{22}(\widehat{N}) \right]$$

e

$$\lambda_2 = 1 - \widehat{p} \left[f_{12}(\widehat{N}) - f_{11}(\widehat{N}) \right]$$

ou equivalentemente

$$\lambda_2 = 1 - f_{12}(\widehat{N}).$$

Assim, no caso particular do modelo logístico obtém-se

$$\lambda_1 = 1 + \widehat{N} \left(-\widehat{p}^2 \frac{r_{11}}{K_{11}} - 2\widehat{p}\widehat{q} \frac{r_{12}}{K_{12}} - \widehat{q}^2 \frac{r_{22}}{K_{22}} \right)$$

e, substituindo \widehat{N} pela expressão (3.1) vem

$$\lambda_1 = 1 - \left(\widehat{p}^2 r_{11} + 2\widehat{p}\widehat{q} r_{12} + \widehat{q}^2 r_{22} \right).$$

Vem também

$$\lambda_2 = 1 - \hat{p} \left[\frac{r_{12}(K_{12} - \widehat{N})}{K_{12}} - \frac{r_{11}(K_{11} - \widehat{N})}{K_{11}} \right],$$

ou equivalentemente

$$\lambda_2 = 1 - \frac{r_{12}(K_{12} - \widehat{N})}{K_{12}}.$$

Defina-se \bar{r} como sendo $\bar{r} = \hat{p}^2 r_{11} + 2\hat{p}\hat{q}r_{12} + \hat{q}^2 r_{22}$. Então o valor próprio λ_1 pode ser escrito na forma

$$\lambda_1 = 1 - \bar{r}.$$

Deste modo tem-se $|\lambda_1| < 1$ se e só se $0 < \bar{r} < 2$; como $\bar{r} > 0$, esta condição equivale a

$$\bar{r} < 2$$

e, pelas conclusões da secção 2.3, $|\lambda_2| < 1$ se e só se

$$K_{12} > K_{11}, K_{22} \text{ e } \frac{r_{12}(K_{12} - \widehat{N})}{K_{12}} < 2$$

o que é equivalente a

$$K_{12} > K_{11}, K_{22} \text{ e } \widehat{N} > K_{12} \left(1 - \frac{2}{r_{12}} \right).$$

Assim podemos afirmar que o equilíbrio é localmente

g) estável se

$$\bar{r} < 2, K_{12} > K_{11}, K_{22} \text{ e } \widehat{N} > K_{12} \left(1 - \frac{2}{r_{12}} \right);$$

h) instável se

$$\bar{r} > 2 \text{ ou } K_{12} < K_{11}, K_{22} \text{ ou } \widehat{N} < K_{12} \left(1 - \frac{2}{r_{12}} \right);$$

i) um caso duvidoso se

$$\bar{r} = 2 \text{ com } K_{12} > K_{11}, K_{22} \text{ e } \widehat{N} \geq K_{12} \left(1 - \frac{2}{r_{12}} \right)$$

ou se

$$\bar{r} < 2 \text{ com } K_{12} > K_{11}, K_{22} \text{ e } \widehat{N} = K_{12} \left(1 - \frac{2}{r_{12}} \right).$$

iv) Vejamos o caso do equilíbrio polimórfico múltiplo $(\widehat{N}, \widehat{p})$ com $\widehat{N} = K_{11} = K_{12} = K_{22}$ e \widehat{p} qualquer diferente de 0 e 1.

Sabemos, pelo que foi demonstrado na secção 2.3, que os valores próprios associados a este equilíbrio são da forma

$$\lambda_1 = 1 + \widehat{N} [\widehat{p}^2 f'_{11}(\widehat{N}) + 2\widehat{p}\widehat{q}f'_{12}(\widehat{N}) + \widehat{q}^2 f'_{22}(\widehat{N})]$$

e

$$\lambda_2 = 1 - \widehat{p} [f_{12}(\widehat{N}) - f_{11}(\widehat{N})].$$

Dado que $\widehat{N} = K_{11} = K_{12} = K_{22}$, tem-se $\lambda_2 = 1$. Logo temos um caso duvidoso.

No quadro que se segue encontram-se resumidas as condições de estabilidade referentes a cada um dos equilíbrios deste modelo. Note-se que este quadro é semelhante ao Quadro 2 do modelo geral.

Quadro 3 – Equilíbrios e sua estabilidade para o modelo logístico

	$K_{11} < K_{12}$	$K_{11} = K_{12}$	$K_{11} > K_{12}$
$K_{22} < K_{12}$	$(K_{22}, 0)$ – Instável $Eq. poli. único (\hat{N}, \hat{p})^{(1)}$ $\left. \begin{array}{l} Est. \quad se \bar{r} < 2 \text{ e } \hat{N} > K_{12} \left(1 - \frac{2}{r_{12}}\right) \\ C.Duv.^{(2)} \quad \left\{ \begin{array}{l} se \bar{r} = 2, \hat{N} \geq K_{12} \left(1 - \frac{2}{r_{12}}\right) \text{ ou} \\ se \bar{r} < 2, \hat{N} = K_{12} \left(1 - \frac{2}{r_{12}}\right) \end{array} \right\} \\ Inst. \quad se \bar{r} > 2 \text{ ou } \hat{N} < K_{12} \left(1 - \frac{2}{r_{12}}\right) \end{array} \right\} (K_{11}, 1)$ – Instável	$(K_{22}, 0)$ – Instável $\left. \begin{array}{l} C.Duv.^{(2)} \quad se \ r_{11} \leq 2 \\ Inst. \quad se \ r_{11} > 2 \end{array} \right\} (K_{11}, 1)$	$(K_{22}, 0)$ – Instável $\left. \begin{array}{l} Est. \quad se \ r_{11} < 2 \text{ e } K_{11} < K_{12} \left(1 + \frac{1}{r_{12}}\right) \\ C.Duv.^{(2)} \quad \left\{ \begin{array}{l} se \ r_{11} = 2, K_{11} \leq K_{12} \left(1 + \frac{1}{r_{12}}\right) \text{ ou} \\ se \ r_{11} < 2, K_{11} = K_{12} \left(1 + \frac{1}{r_{12}}\right) \end{array} \right\} \\ Inst. \quad se \ r_{11} > 2 \text{ ou } K_{11} > K_{12} \left(1 + \frac{1}{r_{12}}\right) \end{array} \right\} (K_{11}, 1)$
$K_{22} = K_{12}$	$(K_{22}, 0)$: $\left\{ \begin{array}{l} C.Duv.^{(2)} \quad se \ r_{22} \leq 2 \\ Inst. \quad se \ r_{22} > 2 \end{array} \right\}$ múltiplos eq. poli. $(\hat{N}, \hat{p})^{(3)}$ – C.Duv. ⁽²⁾ $(K_{11}, 1)$: $\left\{ \begin{array}{l} C.Duv.^{(2)} \quad se \ r_{11} \leq 2 \\ Inst. \quad se \ r_{11} > 2 \end{array} \right\}$	$(K_{22}, 0)$: $\left\{ \begin{array}{l} C.Duv.^{(2)} \quad se \ r_{22} \leq 2 \\ Inst. \quad se \ r_{22} > 2 \end{array} \right\}$ $(K_{11}, 1)$: $\left\{ \begin{array}{l} Est. \quad se \ r_{11} < 2 \text{ e } K_{11} < K_{12} \left(1 + \frac{1}{r_{12}}\right) \\ C.Duv.^{(2)} \quad \left\{ \begin{array}{l} se \ r_{11} = 2, K_{11} \leq K_{12} \left(1 + \frac{1}{r_{12}}\right) \text{ ou} \\ se \ r_{11} < 2, K_{11} = K_{12} \left(1 + \frac{1}{r_{12}}\right) \end{array} \right\} \\ Inst. \quad se \ r_{11} > 2 \text{ ou } K_{11} > K_{12} \left(1 + \frac{1}{r_{12}}\right) \end{array} \right\}$	

Quadro 3 – Equilíbrios e sua estabilidade para o modelo logístico (continuação)

	$K_{11} < K_{12}$	$K_{11} = K_{12}$	$K_{11} > K_{12}$
$K_{22} > K_{12}$	$\left. \begin{array}{l} \text{Est. se } r_{22} < 2 \text{ e } K_{22} < K_{12} \left(1 + \frac{1}{r_{12}}\right) \\ \text{se } r_{22} = 2, K_{22} \leq K_{12} \left(1 + \frac{1}{r_{12}}\right) \text{ ou} \\ \text{se } r_{22} < 2, K_{22} = K_{12} \left(1 + \frac{1}{r_{12}}\right) \\ \text{Inst. se } r_{22} > 2 \text{ ou } K_{22} > K_{12} \left(1 + \frac{1}{r_{12}}\right) \end{array} \right\} C.Duv.^{(2)}$ $(K_{22}, 0) : \left. \begin{array}{l} \text{Est. se } r_{22} < 2 \text{ e } K_{22} < K_{12} \left(1 + \frac{1}{r_{12}}\right) \\ \text{se } r_{22} = 2, K_{22} \leq K_{12} \left(1 + \frac{1}{r_{12}}\right) \text{ ou} \\ \text{se } r_{22} < 2, K_{22} = K_{12} \left(1 + \frac{1}{r_{12}}\right) \\ \text{Inst. se } r_{22} > 2 \text{ ou } K_{22} > K_{12} \left(1 + \frac{1}{r_{12}}\right) \end{array} \right\} C.Duv.^{(2)}$	$\left. \begin{array}{l} \text{Est. se } r_{22} < 2 \text{ e } K_{22} < K_{12} \left(1 + \frac{1}{r_{12}}\right) \\ \text{se } r_{22} = 2, K_{22} \leq K_{12} \left(1 + \frac{1}{r_{12}}\right) \text{ ou} \\ \text{se } r_{22} < 2, K_{22} = K_{12} \left(1 + \frac{1}{r_{12}}\right) \\ \text{Inst. se } r_{22} > 2 \text{ ou } K_{22} > K_{12} \left(1 + \frac{1}{r_{12}}\right) \end{array} \right\} C.Duv.^{(2)}$ $(K_{22}, 0) : \left. \begin{array}{l} \text{Est. se } r_{22} < 2 \text{ e } K_{22} < K_{12} \left(1 + \frac{1}{r_{12}}\right) \\ \text{se } r_{22} = 2, K_{22} \leq K_{12} \left(1 + \frac{1}{r_{12}}\right) \text{ ou} \\ \text{se } r_{22} < 2, K_{22} = K_{12} \left(1 + \frac{1}{r_{12}}\right) \\ \text{Inst. se } r_{22} > 2 \text{ ou } K_{22} > K_{12} \left(1 + \frac{1}{r_{12}}\right) \end{array} \right\} C.Duv.^{(2)}$	$\left. \begin{array}{l} \text{Est. se } r_{11} < 2 \text{ e } K_{11} < K_{12} \left(1 + \frac{1}{r_{12}}\right) \\ \text{se } r_{11} = 2, K_{11} \leq K_{12} \left(1 + \frac{1}{r_{12}}\right) \text{ ou} \\ \text{se } r_{11} < 2, K_{11} = K_{12} \left(1 + \frac{1}{r_{12}}\right) \\ \text{Inst. se } r_{11} > 2 \text{ ou } K_{11} > K_{12} \left(1 + \frac{1}{r_{12}}\right) \end{array} \right\} C.Duv.^{(2)}$ $(K_{11}, 1) : \left. \begin{array}{l} \text{Est. se } r_{11} < 2 \text{ e } K_{11} < K_{12} \left(1 + \frac{1}{r_{12}}\right) \\ \text{se } r_{11} = 2, K_{11} \leq K_{12} \left(1 + \frac{1}{r_{12}}\right) \text{ ou} \\ \text{se } r_{11} < 2, K_{11} = K_{12} \left(1 + \frac{1}{r_{12}}\right) \\ \text{Inst. se } r_{11} > 2 \text{ ou } K_{11} > K_{12} \left(1 + \frac{1}{r_{12}}\right) \end{array} \right\} C.Duv.^{(2)}$
	$(K_{11}, 1) - \text{Instável}$	$(K_{11}, 1) : \left. \begin{array}{l} C.Duv.^{(2)} \text{ se } r_{11} \leq 2 \\ \text{Inst. se } r_{11} > 2 \end{array} \right\}$	$Eq. \text{ pol. único } (\hat{N}, \hat{p})^{(1)} - \text{Instável}$

- (1) Equilíbrio polimórfico significa p diferente de 0 e 1 e que \hat{N} e \hat{p} são dados pelas equações (3.3) e (3.2).
- (2) Os casos duvidosos são aqueles em que a matriz de linearização do modelo em torno do ponto de equilíbrio tem raio espectral um.
- (3) Com $\hat{N} = K_{11} = K_{12} = K_{22}$ e \hat{p} arbitrário diferente de 0 e 1.

Como sabemos, em termos informais, um equilíbrio diz-se localmente assintoticamente estável se pequenas perturbações no equilíbrio resultarem num regresso ao equilíbrio.

Asmussen e Feldman [6] definiram dois tipos de equilíbrios: os *realizáveis* e os *atingíveis*.

Segundo estes autores, um equilíbrio diz-se *realizável* se, no equilíbrio, o tamanho da população é um número não-negativo, e a frequência do gene é um número pertencente ao intervalo $[0, 1]$.

Um equilíbrio realizável localmente estável diz-se *atingível* a partir de um conjunto de valores iniciais S (tamanhos da população e frequências de gene) se, na iteração das variáveis dependentes do tempo, estas passam, no seu caminho para o equilíbrio, apenas em valores biologicamente realistas. Isto é, o tamanho da população permanece positivo e as frequências dos genes entre 0 e 1. Esta definição permite que um equilíbrio seja atingível a partir de alguns valores iniciais mas não a partir de outros.

Asmussen e Feldman apresentam, no artigo acima referido, resultados para o modelo logístico de selecção com dependência da densidade que provam ser possível, quer no caso do equilíbrio interior polimórfico quer no dos equilíbrios fronteiros homomórficos, existir equilíbrios realizáveis e localmente estáveis para os quais existe um conjunto inicial de tamanhos da população e frequências dos genes a partir do qual esses equilíbrios não são atingíveis. Devido ao facto de as viabilidades, no caso do modelo logístico, poderem tomar valores negativos, existem regiões a partir das quais as trajectórias podem passar por valores biologicamente inadmissíveis. Isto é, os valores negativos das viabilidades podem conduzir as trajectórias através de frequências de gene negativas, frequências de gene superiores à unidade ou a tamanhos da população negativos.

Analogamente ao que foi feito para o modelo geral, procuremos agora analisar a possibilidade de, em certas condições, termos ciclos limite ou comportamento caótico no modelo logístico.

Averiguemos, em primeiro lugar, sobre a possibilidade de existirem ciclos limite para o tamanho da população com a fixação do alelo A_i . Deste modo o sistema (2.1)-(2.2) reduz-se a (2.23) ou seja

$$N_{k+1} = N_k w_{ii}(N_k) = N_k \left[1 + \frac{r_{ii}(K_{ii} - N_k)}{K_{ii}} \right]. \quad (3.6)$$

Consideremos que existe um ciclo limite entre dois pontos distintos da população (\hat{N}_1, \hat{p}_1) e (\hat{N}_2, \hat{p}_2) . Tais pontos são equilíbrios do sistema (2.24) onde

$$W(N_{k-1}, p_{k+1}) = w_{ii} [N_k w_{ii}(N_k)] = \frac{r_{ii}^2}{K_{ii}^2} N_k^2 - (1 + r_{ii}) \frac{r_{ii}}{K_{ii}} N_k + 1 + r_{ii}. \quad (3.7)$$

Se $N_{k+2} = N_k$ então verifica-se (2.25) ou seja

$$w_{ii}(N)w_{ii}[Nw_{ii}(N)] = 1$$

o que é equivalente a

$$\left[1 + \frac{r_{ii}(K_{ii} - N_k)}{K_{ii}}\right] \left[\frac{r_{ii}^2}{K_{ii}^2}N^2 - (1 + r_{ii})\frac{r_{ii}}{K_{ii}}N + 1 + r_{ii}\right] = 1$$

onde se obtém

$$-\frac{r_{ii}^2}{K_{ii}^3}N^3 + 2(1 + r_{ii})\frac{r_{ii}}{K_{ii}^2}N^2 - \frac{(1 + r_{ii})(2 + r_{ii})}{K_{ii}}N + 2 + r_{ii} = 0. \quad (3.8)$$

Como $N = K_{ii}$ é solução desta equação, vem

$$(N - K_{ii}) \left[-\frac{r_{ii}^2}{K_{ii}^3}N^2 + (2 + r_{ii})\frac{r_{ii}}{K_{ii}^2}N - \frac{2 + r_{ii}}{K_{ii}} \right] = 0$$

donde se conclui que as outras soluções são

$$\widehat{N}_1, \widehat{N}_2 = \frac{K_{ii}}{2r_{ii}} \left[(2 + r_{ii}) \pm \sqrt{r_{ii}^2 - 4} \right] \quad (3.9)$$

desde que $r_{ii} > 2$.

Como $\widehat{N} = K_{ii}$ representa um ciclo limite degenerado de período 2, não será considerado como um ciclo limite válido.

Analisemos a estabilidade local do ciclo limite de dois pontos. Sabemos que um ciclo limite de dois pontos, em N , com a fixação de A_i é localmente estável se e só se os dois valores próprios λ_1 e λ_2 , definidos em (2.27) e (2.28), forem em módulo inferiores a 1. Como vimos no modelo geral, as condições para que λ_1 seja em módulo inferior a 1 são as de estabilidade local para um ciclo limite de dois pontos em (3.7). May [22] [23] descobriu que estas são $2 < r_{ii} < 2.449$.

A análise de λ_2 é mais complicada devido à potencial negatividade das viabilidades dos genótipos. No entanto, alguns casos especiais podem ser analisados.

Suponhamos, por exemplo, que as viabilidades dos genótipos estão sempre na mesma ordem relativa de grandeza para todo o $N > 0$ (isto é, $w_{11}(N) < w_{12}(N) < w_{22}(N)$ para todo o $N > 0$) e que $r_{ij} \equiv r, \forall i, j = 1, 2$. Então, $|\lambda_2| < 1$ se e só se $K_{12} < K_{ii}$.

Em geral,

$$\lambda_2 = (1 + r_{12})^2 - \frac{r_{12}K_{ii}}{r_{ii}K_{12}}(1 + r_{12})(2 + r_{ii}) + \left(\frac{r_{12}K_{ii}}{r_{ii}K_{12}}\right)^2 (2 + r_{ii}). \quad (3.10)$$

Restringindo a atenção para os valores dos parâmetros r_{ij} , K_{ij} , $i, j = 1, 2$ que asseguram que as viabilidades dos genótipos são positivas ao longo do ciclo limite entre os pontos \widehat{N}_1 e \widehat{N}_2 , podemos encontrar exemplos, com $2 < r_{ii} < 2.449$, onde:

- (i) o ciclo limite de dois pontos pode ser instável apesar de $K_{12} < K_{ii}$,
- (ii) o ciclo limite de dois pontos é localmente estável apesar de $K_{12} \geq K_{ii}$, ou
- (iii) a estabilidade do ciclo limite de dois pontos requer $K_{12} > K_{ii}$.

A análise de ciclos limite de período $d = 2^n$ em N com a fixação de A_i efectua-se de modo similar. No caso do modelo logístico, quando as viabilidades dos genótipos permanecem positivas e estão na mesma ordem de grandeza para todo o $N > 0$, existirá um ciclo limite estável em N com a fixação de A_i sempre que $K_{12} < K_{ii}$, desde que $r_{ii} > 2$ permaneça abaixo de um valor crítico (o período do ciclo limite depende do valor de r_{ii}). Caso contrário, pode existir uma relação muito complicada entre λ_2 e o rácio K_{ii}/K_{12} , tal como acontecia no caso $d = 2$.

Para averiguarmos a existência de ciclos limite interiores, com frequência génica polimórfica e tamanho da população positivo em cada um dos pontos do ciclo, teremos que recorrer a casos especiais.

Suponhamos que existe uma frequência p^* invariante relativamente à transformação (2.1)-(2.2), no sentido que $p_k = p^*$ implica $p_{k+1} = p^*$. No entanto, isto é equivalente a $p^*(N) \equiv p^*$, onde $p^*(N)$ é dado por (3.2). Tal situação verifica-se, por exemplo, se $w_{11}(N) \equiv w_{22}(N)$, onde se tem $p^* = 1/2$ (tal como no caso geral), ou se $r_{ij} \equiv r$ com $p^* \equiv \widehat{p}$ dado pela equação (3.4), quando $K_{12} > K_{11}, K_{22}$ ou $K_{12} < K_{11}, K_{22}$.

Assim, se $p_k = p^*$ o sistema conjunto (2.1)-(2.2) reduz-se à equação (2.34), que no caso do modelo logístico é equivalente a

$$N_{k+1} = N_k \left[1 + \frac{r(K - N_k)}{K} \right], \quad (3.11)$$

onde K verifica (3.5) ou seja, K é o equilíbrio do tamanho da população correspondente ao equilíbrio génico p^* . Portanto, a equação (3.11) tem um ciclo limite de dois pontos análogos a (3.9) quando $r > 2$.

O sistema bi-dimensional (2.1)-(2.2) correspondente ao modelo logístico, com $r_{ij} \equiv r$, tem ciclos limite de período 2, 4, 8, 16, etc relativamente ao tamanho da população, com frequência génica fixa num valor p^* invariante, quando $r > 2$ se $K_{12} > K_{11}, K_{22}$ ou $K_{12} < K_{11}, K_{22}$.

O mesmo é verdade quando $w_{11}(N) \equiv w_{22}(N)$ e $p^* = 1/2$ dado que (2.34) é equivalente a (3.11) com

$$r = \frac{r_{11} + r_{12}}{2} \text{ e } K = (r_{11} + r_{12}) \left(\frac{r_{11}}{K_{11}} + \frac{r_{12}}{K_{12}} \right)^{-1}.$$

Os critérios de estabilidade local para ciclos limite interiores conduzem aos valores próprios λ_1 e λ_2 definidos por (2.35) e (2.36), respectivamente. Para o modelo logístico com $r_{ij} \equiv r$ e p^* dado por (3.4) existe um ciclo limite localmente estável entre $d = 2^n$ pontos se e só se $K_{12} > K_{11}, K_{22}$, e r pertencer ao domínio onde a equação (3.11) tem um ciclo limite estável de período $d = 2^n$. Verifica-se um resultado similar quando $w_{11}(N) \equiv w_{22}(N)$ e $p^* = 1/2$.

Se os genótipos não tiverem a mesma taxa intrínseca de crescimento, o módulo de λ_2 tem uma dependência mais complicada relativamente aos parâmetros, analogamente ao que acontecia em (3.10). No entanto, nos casos especiais em que as viabilidades dos genótipos estão na mesma ordem relativa de grandeza para todo o $N > 0$, podemos chegar à conclusão de que se existe uma frequência génica polimórfica invariante tem que se ter $K_{12} > K_{11}, K_{22}$ ou $K_{12} < K_{11}, K_{22}$.

No caso em que $K_{12} > K_{11}, K_{22}$, a população aproximar-se-á monotonamente do valor p^* invariante, mas convergirá monotonamente para a fixação no caso $K_{12} < K_{11}, K_{22}$. Uma vez que o equilíbrio génico seja atingido, as alterações no tamanho da população serão determinadas por (3.6) ou por (3.11). De facto, é possível que a frequência génica convirja para um valor polimórfico, enquanto que o tamanho da população está sujeito a oscilações caóticas características da equação (3.11).

3.2. Modelo de Gompertz

Vamos supor que estamos a trabalhar com uma população que segrega um locus com dois alelos A_1 e A_2 , e que o tamanho da população e a frequência do gene se denotam como habitualmente. No modelo de Gompertz a *viabilidade do genótipo* $A_i A_j$ é dada por

$$w_{ij}(N) = 1 + f_{ij}(N)$$

onde f_{ij} , como função do tamanho da população, se define do seguinte modo

$$f_{ij}(N) = r_{ij} \ln \frac{K_{ij}}{N}, \quad (3.12)$$

com $r_{ij} > 0$ e $K_{ij} > 0, \forall i, j = 1, 2$.

Este modelo é também um caso particular do modelo geral apresentado no capítulo 2, dado que fica definido pelo sistema de recorrência em N e p dado pelas equações (2.1) e (2.2), os *coeficientes de selecção*, ou seja as funções f_{ij} são de classe C^∞ (portanto de classe C^1), estritamente decrescentes, verificam (2.8) ou seja,

$$K_{ij} = f_{ij}^{-1}(0) = w_{ij}^{-1}(1)$$

e

$$\lim_{N \rightarrow -\infty} f_{ij}(N) < 0.$$

O limite em (2.7) é agora

$$\lim_{N \rightarrow 0^+} f_{ij}(N) = +\infty,$$

mas continua a se positivo.

Note-se que, para N suficientemente grande, podemos obter viabilidades $w_{ij}(N)$ negativas, pelo que este modelo enferma dos mesmos problemas do modelo logístico.

Assim, a equação (2.9) é equivalente a

$$\hat{p}^2 r_{11} \ln \left(\frac{K_{11}}{N} \right) + 2\hat{p}\hat{q}r_{12} \ln \left(\frac{K_{12}}{N} \right) + \hat{q}^2 r_{22} \ln \left(\frac{K_{22}}{N} \right) = 0.$$

Donde, resolvendo em ordem a \hat{N} vem

$$\hat{N} = K_{11}^{\frac{\hat{p}^2 r_{11}}{\bar{r}}} K_{12}^{\frac{2\hat{p}\hat{q}r_{12}}{\bar{r}}} (K_{22})^{\frac{\hat{q}^2 r_{22}}{\bar{r}}} \quad (3.13)$$

com $\bar{r} = \hat{p}^2 r_{11} + 2\hat{p}\hat{q}r_{12} + \hat{q}^2 r_{22}$ e onde $\min_{i,j=1,2} \{K_{ij}\} \leq \hat{N} \leq \max_{i,j=1,2} \{K_{ij}\}$.

Os equilíbrios do modelo de Gompertz são:

i) $(K_{22}, 0)$,

ii) $(K_{11}, 1)$,

iii) equilíbrio polimórfico único (\hat{N}, \hat{p}) com $0 < \hat{p} < 1$ definido pela expressão

$$\hat{p} = \frac{r_{12} \ln \left(\frac{K_{12}}{\hat{N}} \right)}{r_{12} \ln \left(\frac{K_{12}}{\hat{N}} \right) - r_{11} \ln \left(\frac{K_{11}}{\hat{N}} \right)} \quad (3.14)$$

(pois \hat{p} verifica a equação (2.14)). E \hat{N} é a raiz da equação (2.13), ou seja a solução de

$$\left(r_{12} \ln \frac{K_{12}}{\hat{N}} \right)^2 - \left(r_{11} \ln \frac{K_{11}}{\hat{N}} \right) \left(r_{22} \ln \frac{K_{22}}{\hat{N}} \right) = 0. \quad (3.15)$$

Esta última igualdade equivale a dizer que \hat{N} é a raiz apropriada da equação quadrática

$$a \ln^2 N + b \ln N + c = 0 \quad (3.16)$$

onde

$$\begin{aligned} a &= r_{12}^2 - r_{11}r_{22}, \\ b &= r_{11}r_{22} \ln(K_{11}K_{22}) - 2r_{12}^2 \ln K_{12}, \\ c &= r_{12}^2 \ln^2 K_{12} - r_{11}r_{22} \ln K_{11} \ln K_{22}. \end{aligned}$$

No caso particular de $r_{11} = r_{12} = r_{22} = r$, por (2.12) vem

$$\hat{p} = \frac{\ln K_{12} - \ln K_{22}}{2 \ln K_{12} - \ln K_{11} - \ln K_{22}}. \quad (3.17)$$

Relembre-se que, para que o equilíbrio polimórfico exista e seja único, teremos que ter

$$\min \{K_{11}, K_{12}, K_{22}\} < \widehat{N} < \max \{K_{11}, K_{12}, K_{22}\},$$

onde $K_{12} < K_{11}, K_{22}$ ou $K_{12} > K_{11}, K_{22}$.

Deste modo, \hat{p} obtém-se substituindo em (3.14) o valor de \widehat{N} encontrado.

iv) Uma infinidade de equilíbrios polimórficos (\widehat{N}, \hat{p}) com $\widehat{N} = K_{11} = K_{12} = K_{22}$ e \hat{p} qualquer diferente de 0 e 1.

Estudemos, agora, a *estabilidade local dos equilíbrios*:

i) Equilíbrio fronteiro $(K_{22}, 0)$:

Tal como foi visto na secção 2.3, a matriz associada a este equilíbrio é

$$A_{22} = \begin{bmatrix} 1 + K_{22}f'_{22}(K_{22}) & 2 K_{22}f_{12}(K_{22}) \\ 0 & 1 + f_{12}(K_{22}) \end{bmatrix}.$$

Dado que

$$f'_{22}(K_{22}) = -\frac{r_{22}}{K_{22}}$$

e que a expressão da função f_{12} é conhecida, a matriz anterior toma a forma

$$A_{22} = \begin{bmatrix} 1 - r_{22} & 2 K_{22}r_{12} \ln \left(\frac{K_{12}}{K_{22}} \right) \\ 0 & 1 + r_{12} \ln \left(\frac{K_{12}}{K_{22}} \right) \end{bmatrix}.$$

E os valores próprios associados à matriz são

$$\lambda_1 = 1 - r_{22}$$

e

$$\lambda_2 = 1 + r_{12} \ln \left(\frac{K_{12}}{K_{22}} \right).$$

Note-se que o valor próprio λ_1 é sempre inferior a 1 pois suposemos que $r_{ij} > 0$.

Como uma condição suficiente para que haja estabilidade local é que os valores próprios sejam, em módulo, menores que 1, então tem-se

$$|\lambda_1| = |1 - r_{22}| < 1$$

e

$$|\lambda_2| = \left| 1 + r_{12} \ln \left(\frac{K_{12}}{K_{22}} \right) \right| < 1$$

é equivalente a

$$r_{22} < 2,$$

(pois $\lambda_1 < 1$) e

$$K_{12} < K_{22} \text{ e } K_{22} < K_{12} \cdot e^{\frac{2}{r_{12}}}.$$

Donde se conclui que o equilíbrio $(K_{22}, 0)$ é localmente:

a) estável se

$$r_{22} < 2 \text{ e } K_{12} < K_{22} < K_{12} \cdot e^{\frac{2}{r_{12}}};$$

b) instável se

$$r_{22} > 2 \text{ ou } K_{22} < K_{12} \text{ ou } K_{22} > K_{12} \cdot e^{\frac{2}{r_{12}}};$$

c) um caso duvidoso se

$$c_1) r_{22} = 2 \text{ com } K_{12} \leq K_{22} \leq K_{12} \cdot e^{\frac{2}{r_{12}}}, \text{ ou}$$

$$c_2) r_{22} < 2 \text{ com } K_{12} = K_{22}, \text{ ou}$$

$$c_3) r_{22} < 2 \text{ com } K_{22} = K_{12} \cdot e^{\frac{2}{r_{12}}}.$$

ii) Estudemos, agora, o outro equilíbrio fronteiro $(K_{11}, 1)$.

A matriz associada a este equilíbrio que se obteve na secção 2.3 é

$$A_{11} = \begin{bmatrix} 1 + \frac{K_{11} f'_{11}(K_{11})}{0} & -2 K_{11} f_{12}(K_{11}) \\ 0 & 1 + f_{12}(K_{11}) \end{bmatrix};$$

Portanto, no caso do modelo de Gompertz e dado que

$$f'_{11}(K_{11}) = -\frac{r_{11}}{K_{11}}$$

tem-se

$$A_{11} = \begin{bmatrix} 1 - r_{11} & -2 K_{11} r_{12} \ln \left(\frac{K_{12}}{K_{11}} \right) \\ 0 & 1 + r_{12} \ln \left(\frac{K_{12}}{K_{11}} \right) \end{bmatrix}.$$

Como os valores próprios associados a esta matriz são

$$\lambda_1 = 1 - r_{11}$$

e

$$\lambda_2 = 1 + r_{12} \ln \left(\frac{K_{12}}{K_{11}} \right),$$

conclui-se que $|\lambda_1| < 1$ e $|\lambda_2| < 1$ é equivalente (pois tem-se, novamente, $\lambda_1 < 1$)

a

$$r_{11} < 2;$$

e

$$K_{12} < K_{11} \text{ e } K_{11} < K_{12}.e^{\frac{2}{r_{12}}}.$$

Analogamente ao caso anterior, estas são as condições suficientes de estabilidade local. Deste modo, podemos dizer que o equilíbrio é localmente

d) estável se

$$r_{11} < 2 \text{ e } K_{12} < K_{11} < K_{12}.e^{\frac{2}{r_{12}}};$$

e) instável se

$$r_{11} > 2 \text{ ou } K_{11} < K_{12} \text{ ou } K_{11} > K_{12}.e^{\frac{2}{r_{12}}};$$

f) um caso duvidoso se

$$f_1) r_{11} = 2 \text{ com } K_{12} \leq K_{11} \leq K_{12}.e^{\frac{2}{r_{12}}}$$

$$f_2) r_{11} < 2 \text{ com } K_{12} = K_{11}$$

$$f_3) r_{11} < 2 \text{ com } K_{11} = K_{12}.e^{\frac{2}{r_{12}}}.$$

iii) Analisemos o caso do equilíbrio polimórfico único $(\widehat{N}, \widehat{p})$.

No modelo geral anteriormente apresentado os valores próprios associados ao equilíbrio polimórfico tinham as seguintes expressões

$$\lambda_1 = 1 + \widehat{N} \left[\widehat{p}^2 f'_{11}(\widehat{N}) + 2\widehat{p}\widehat{q} f'_{12}(\widehat{N}) + \widehat{q}^2 f'_{22}(\widehat{N}) \right]$$

e

$$\lambda_2 = 1 - \widehat{p} \left[f_{12}(\widehat{N}) - f_{11}(\widehat{N}) \right]$$

ou equivalentemente

$$\lambda_2 = 1 - f_{12}(\widehat{N}).$$

Assim, no caso particular do modelo de Gompertz obtém-se

$$\lambda_1 = 1 - \bar{r},$$

com $\bar{r} = \widehat{p}^2 r_{11} + 2\widehat{p}\widehat{q} r_{12} + \widehat{q}^2 r_{22}$, e

$$\lambda_2 = 1 - \widehat{p} \left[r_{12} \ln \left(\frac{K_{12}}{\widehat{N}} \right) - r_{11} \ln \left(\frac{K_{11}}{\widehat{N}} \right) \right]$$

ou equivalentemente

$$\lambda_2 = 1 - r_{12} \ln \left(\frac{K_{12}}{\widehat{N}} \right).$$

Como λ_1 é sempre inferior a 1, então para que $|\lambda_1| < 1$ basta vermos em que condições se tem $\lambda_1 > -1$. Mas isto equivale a

$$\bar{r} < 2.$$

Pelas conclusões da secção 2.3, $|\lambda_2| < 1$ se e só se

$$K_{12} > K_{11}, K_{22} \text{ e } r_{12} \ln \left(\frac{K_{12}}{\widehat{N}} \right) < 2$$

o que é equivalente a

$$K_{12} > K_{11}, K_{22} \text{ e } \widehat{N} > K_{12} \cdot e^{-\frac{2}{r_{12}}}.$$

Assim podemos afirmar que o equilíbrio é localmente

g) estável se

$$\bar{r} < 2 \text{ e } K_{12} > K_{11}, K_{22} \text{ e } \widehat{N} > K_{12} \cdot e^{-\frac{2}{r_{12}}};$$

h) instável se

$$\bar{r} > 2 \text{ ou } K_{12} < K_{11}, K_{22} \text{ ou } \widehat{N} < K_{12} \cdot e^{-\frac{2}{r_{12}}};$$

i) um caso duvidoso se

$$\bar{r} = 2 \text{ com } K_{12} > K_{11}, K_{22} \text{ e } \widehat{N} > K_{12} \cdot e^{-\frac{2}{r_{12}}}$$

ou se

$$\bar{r} < 2 \text{ com } K_{12} > K_{11}, K_{22} \text{ e } \widehat{N} = K_{12} \cdot e^{-\frac{2}{r_{12}}}.$$

iv) Vejamos o caso do equilíbrio polimórfico múltiplo (\widehat{N} , \widehat{p}) com $\widehat{N} = K_{11} = K_{12} = K_{22}$ e \widehat{p} qualquer diferente de 0 e 1.

Sabemos, pelo que foi demonstrado na secção 2.3, que os valores próprios associados a este equilíbrio são da forma

$$\lambda_1 = 1 + \widehat{N} \left[\widehat{p}^2 f'_{11}(\widehat{N}) + 2\widehat{p}\widehat{q}f'_{12}(\widehat{N}) + \widehat{q}^2 f'_{22}(\widehat{N}) \right]$$

e

$$\lambda_2 = 1 - \widehat{p} \left[f_{12}(\widehat{N}) - f_{11}(\widehat{N}) \right].$$

Dado que $\widehat{N} = K_{11} = K_{12} = K_{22}$, tem-se $\lambda_2 = 1$. Logo temos um caso duvidoso.

O quadro que se segue, Quadro 4, apresenta em forma de síntese os equilíbrios do modelo e as suas condições de estabilidade.

Quadro 4 – Equilíbrios e sua estabilidade para o modelo de Gompertz

	$K_{11} < K_{12}$	$K_{11} = K_{12}$	$K_{11} > K_{12}$
$K_{22} < K_{12}$	$(K_{22}, 0)$ – Instável <i>Eq. poli. único</i> $(\hat{N}, \hat{p})^{(1)}$	$(K_{22}, 0)$ – Instável $(K_{11}, 1)$	$(K_{22}, 0)$ – Instável $(K_{11}, 1)$
	$\left. \begin{array}{l} \text{Est. se } \bar{r} < 2 \text{ e } \hat{N} > K_{12} \exp(-2/r_{12}) \\ \text{C.Duv.}^{(2)} \left\{ \begin{array}{l} \text{se } \bar{r} = 2 \text{ ou } \hat{N} \geq \exp(-2/r_{12}) \\ \text{ou} \\ \text{se } \bar{r} < 2 \text{ ou } \hat{N} = \exp(-2/r_{12}) \end{array} \right. \\ \text{Inst. se } \bar{r} > 2 \text{ ou } \hat{N} < K_{12} \exp(-2/r_{12}) \end{array} \right\}$	$\left. \begin{array}{l} \text{C.Duv.}^{(2)} \text{ se } r_{11} \leq 2 \\ \text{Inst. se } r_{11} > 2 \end{array} \right\}$	$\left. \begin{array}{l} \text{Est. se } r_{11} < 2 \text{ e } K_{11} < K_{12} \exp(2/r_{12}) \\ \text{C.Duv.}^{(2)} \left\{ \begin{array}{l} \text{se } r_{11} = 2, K_{11} \leq K_{12} \exp(2/r_{12}) \\ \text{ou} \\ \text{se } r_{11} < 2, K_{11} = K_{12} \exp(2/r_{12}) \end{array} \right. \\ \text{Inst. se } r_{11} = 2 \text{ ou } K_{11} > K_{12} \exp(2/r_{12}) \end{array} \right\}$
$K_{22} = K_{12}$	$(K_{11}, 1)$ – Instável $(K_{22}, 0)$	$(K_{22}, 0)$ – Instável $(K_{11}, 1)$	$(K_{22}, 0)$ – Instável $(K_{11}, 1)$
	$\left. \begin{array}{l} \text{C.Duv.}^{(2)} \text{ se } r_{22} \leq 2 \\ \text{Inst. se } r_{22} > 2 \end{array} \right\}$	$\left. \begin{array}{l} \text{C.Duv.}^{(2)} \text{ se } r_{22} \leq 2 \\ \text{Inst. se } r_{22} > 2 \end{array} \right\}$	$\left. \begin{array}{l} \text{C.Duv.}^{(2)} \text{ se } r_{22} \leq 2 \\ \text{Inst. se } r_{22} > 2 \end{array} \right\}$
	$(K_{11}, 1)$ – Instável	<i>multiplos eq. poli.</i> $(\hat{N}, \hat{p})^{(3)}$ – C.Duv. ⁽²⁾	$\left. \begin{array}{l} \text{Est. se } r_{11} < 2 \text{ e } K_{11} < K_{12} \exp(2/r_{12}) \\ \text{C.Duv.}^{(2)} \left\{ \begin{array}{l} \text{se } r_{11} = 2, K_{11} \leq K_{12} \exp(2/r_{12}) \\ \text{ou} \\ \text{se } r_{11} < 2, K_{11} = K_{12} \exp(2/r_{12}) \end{array} \right. \\ \text{Inst. se } r_{11} = 2 \text{ ou } K_{11} > K_{12} \exp(2/r_{12}) \end{array} \right\}$

Quadro 4 – Equilíbrios e sua estabilidade para o modelo de Gompertz (continuação)

	$K_{11} < K_{12}$	$K_{11} = K_{12}$	$K_{11} > K_{12}$
$K_{22} > K_{12}$	$\left\{ \begin{array}{l} \text{Est.} \quad \text{se } r_{22} < 2 \text{ e } K_{22} < K_{12} \exp(2/r_{12}) \\ \text{C.Div.}^{(2)} : \left\{ \begin{array}{l} \text{se } r_{22} = 2, K_{22} \leq K_{12} \exp(2/r_{12}) \\ \text{ou} \\ \text{se } r_{22} < 2, K_{22} = K_{12} \exp(2/r_{12}) \end{array} \right. \\ \text{Inst.} \quad \text{se } r_{22} > 2 \text{ ou } K_{22} > K_{12} \exp(2/r_{12}) \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} \text{Est.} \quad \text{se } r_{22} < 2 \text{ e } K_{22} < K_{12} \exp(2/r_{12}) \\ \text{C.Div.}^{(2)} : \left\{ \begin{array}{l} \text{se } r_{22} = 2, K_{22} \leq K_{12} \exp(2/r_{12}) \\ \text{ou} \\ \text{se } r_{22} < 2, K_{22} = K_{12} \exp(2/r_{12}) \end{array} \right. \\ \text{Inst.} \quad \text{se } r_{22} > 2 \text{ ou } K_{22} > K_{12} \exp(2/r_{12}) \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} \text{Est.} \quad \text{se } r_{22} < 2 \text{ e } K_{22} < K_{12} \exp(2/r_{12}) \\ \text{C.Div.}^{(2)} : \left\{ \begin{array}{l} \text{se } r_{22} = 2, K_{22} \leq K_{12} \exp(2/r_{12}) \\ \text{ou} \\ \text{se } r_{22} < 2, K_{22} = K_{12} \exp(2/r_{12}) \end{array} \right. \\ \text{Inst.} \quad \text{se } r_{22} > 2 \text{ ou } K_{22} > K_{12} \exp(2/r_{12}) \end{array} \right.$
	$\left\{ \begin{array}{l} \text{C.Div.}^{(2)} \text{ se } r_{11} \leq 2 \\ \text{Inst.} \quad \text{se } r_{11} > 2 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} \text{C.Div.}^{(2)} \text{ se } r_{11} \leq 2 \\ \text{Inst.} \quad \text{se } r_{11} > 2 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} \text{Est.} \quad \text{se } r_{11} < 2 \text{ e } K_{11} < K_{12} \exp(2/r_{12}) \\ \text{C.Div.}^{(2)} : \left\{ \begin{array}{l} \text{se } r_{11} = 2, K_{11} \leq K_{12} \exp(2/r_{12}) \\ \text{ou} \\ \text{se } r_{11} < 2, K_{11} = K_{12} \exp(2/r_{12}) \end{array} \right. \\ \text{Inst.} \quad \text{se } r_{11} > 2 \text{ ou } K_{11} > K_{12} \exp(2/r_{12}) \end{array} \right.$

(1) Equilíbrio polimórfico significa p diferente de 0 e 1 e que \hat{N} e \hat{p} são dados pelas equações (3.16) e (3.14).

(2) Os casos duvidosos são aqueles em que a matriz de linearização do modelo em torno do ponto de equilíbrio tem raio espectral um.

(3) Com $\hat{N} = K_{11} = K_{12} = K_{22}$ e \hat{p} arbitrário diferente de 0 e 1.

Analogamente ao que foi feito para o modelo logístico, procuremos analisar a possibilidade de, em certas condições, termos ciclos limite ou comportamento caótico no modelo de Gompertz.

Averiguemos, em primeiro lugar, sobre a possibilidade de existirem ciclos limite para o tamanho da população com a fixação do alelo A_i . Deste modo o sistema (2.1)-(2.2) reduz-se a (2.23) ou seja

$$N_{k+1} = N_k w_{ii}(N_k) = N_k \left[1 + r_{ii} \ln \left(\frac{K_{ii}}{N_k} \right) \right]. \quad (3.18)$$

Consideremos que existe um ciclo limite entre dois pontos distintos da população (\hat{N}_1, \hat{p}_1) e (\hat{N}_2, \hat{p}_2) . Tais pontos são equilíbrios do sistema (2.24) onde

$$W(N_{k+1}, p_{k+1}) = w_{ii} [N_k w_{ii}(N_k)] = 1 + r_{ii} \ln \frac{K_{ii}}{N_k \left(1 + r_{ii} \ln \frac{K_{ii}}{N_k} \right)}. \quad (3.19)$$

Se $N_{k+2} = N_k$ então verifica-se (2.25) ou seja

$$w_{ii}(N) w_{ii} [N w_{ii}(N)] = 1$$

o que é equivalente a

$$\left[1 + r_{ii} \ln \left(\frac{K_{ii}}{N_k} \right) \right] \left[1 + r_{ii} \ln \frac{K_{ii}}{N_k \left(1 + r_{ii} \ln \frac{K_{ii}}{N_k} \right)} \right] = 1.$$

Analisemos a estabilidade local do ciclo limite de dois pontos. Sabemos que um ciclo limite de dois pontos, em N , com a fixação de A_i é localmente estável se e só se os dois valores próprios λ_1 e λ_2 , definidos em (2.27) e (2.28), forem em módulo inferiores a 1. Como vimos no modelo geral, as condições para que λ_1 seja em módulo inferior a 1 são as de estabilidade local para um ciclo limite de dois pontos em (3.19).

A análise de λ_2 é mais complicada devido à potencial negatividade das viabilidades dos genótipos. No entanto, alguns casos especiais podem ser analisados.

Suponhamos, por exemplo, que as viabilidades dos genótipos estão sempre na mesma ordem relativa de grandeza para todo o $N > 0$ (isto é, $w_{11}(N) < w_{12}(N) < w_{22}(N)$ para todo o $N > 0$) e que $r_{ij} \equiv r, \forall i, j = 1, 2$. Então, $|\lambda_2| < 1$ se e só se $K_{12} < K_{ii}$.

A análise de ciclos limite de período $d = 2^n$ em N com a fixação de A_i efectua-se de modo similar. No caso do modelo de Gompertz, quando as viabilidades dos genótipos permanecem positivas e estão na mesma ordem de grandeza para todo

o $N > 0$, existirá um ciclo limite estável em N com a fixação de A_i sempre que $K_{12} < K_{ii}$, desde que $r_{ii} > 2$ permaneça abaixo de um valor crítico. O período de tal ciclo limite depende do valor de r_{ii} .

Para averiguarmos a existência de ciclos limite interiores, com frequência génica polimórfica e tamanho da população positivo em cada um dos pontos do ciclo, teremos que recorrer a casos especiais.

Suponhamos que existe uma frequência p^* invariante relativamente à transformação (2.1)-(2.2), no sentido que $p_k = p^*$ implica $p_{k+1} = p^*$. No entanto, isto é equivalente a $p^*(N) \equiv p^*$, onde $p^*(N)$ é dado por (3.14). Tal situação verifica-se, por exemplo, se $w_{11}(N) \equiv w_{22}(N)$, onde se tem $p^* = 1/2$ (tal como no caso geral), ou se $r_{ij} \equiv r$ com $p^* \equiv \hat{p}$ dado pela equação (3.17), quando $K_{12} > K_{11}, K_{22}$ ou $K_{12} < K_{11}, K_{22}$.

Assim, se $p_k = p^*$ o sistema conjunto (2.1)-(2.2) reduz-se à equação (2.34), que no caso do modelo de Gompertz é equivalente a

$$N_{k-1} = N_k \left[1 + r \ln \frac{K}{N_k} \right], \quad (3.20)$$

onde K é o equilíbrio do tamanho da população correspondente ao equilíbrio génico p^* .

Os critérios de estabilidade local para ciclos limite interiores conduzem aos valores próprios λ_1 e λ_2 definidos por (2.35) e (2.36), respectivamente. Para o modelo de Gompertz com $r_{ij} \equiv r$ e p^* dado por (3.14) existe um ciclo limite localmente estável entre $d = 2^n$ pontos se e só se $K_{12} > K_{11}, K_{22}$, e r pertencer ao domínio onde a equação (3.20) tem um ciclo limite estável de período $d = 2^n$. Verifica-se um resultado similar quando $w_{11}(N) \equiv w_{22}(N)$ e $p^* = 1/2$.

Se os genótipos não tiverem a mesma taxa intrínseca de crescimento, o módulo de λ_2 tem uma dependência mais complicada relativamente aos parâmetros. No entanto, nos casos especiais em que as viabilidades dos genótipos estão na mesma ordem relativa de grandeza para todo o $N > 0$, podemos chegar à conclusão de que se existe uma frequência génica polimórfica invariante tem que se ter $K_{12} > K_{11}, K_{22}$ ou $K_{12} < K_{11}, K_{22}$.

No caso em que $K_{12} > K_{11}, K_{22}$, a população aproximar-se-á monotonamente do valor p^* invariante, mas convergirá monotonamente para a fixação no caso $K_{12} < K_{11}, K_{22}$. Uma vez que o equilíbrio génico seja atingido, as alterações no tamanho da população serão determinadas por (3.18) ou por (3.20). De facto, é possível que a frequência génica convirja para um valor polimórfico, enquanto que o tamanho da população está sujeito a oscilações caóticas características da equação (3.20).

3.3. Modelo de Ricker

O modelo logístico, no qual a viabilidade decresce linearmente com o tamanho da população, fornece talvez o exemplo mais simples de selecção com dependência da densidade. No entanto, é esta construção linear que permite que as viabilidades tomem valores negativos. Daí a importância de considerar outros modelos para as viabilidades.

Uma alternativa é a discretização de forma exponencial do modelo logístico, também conhecida por modelo de Ricker, onde a viabilidade decresce assintoticamente para zero à medida que o tamanho da população cresce. Neste modelo a *viabilidade do genótipo* $A_i A_j$ é dada por

$$w_{ij}(N) = e^{r_{ij} \left(1 - \frac{N}{K_{ij}}\right)} \quad \forall i, j = 1, 2, \quad (3.21)$$

com $r_{ij} > 0$ e $K_{ij} > 0$ ($i, j = 1, 2$).

Note-se que, para pequenos valores do expoente (isto é, para N próximo de K_{ij}). (3.) é aproximadamente igual à expressão usada para o modelo logístico. Saliente-se, ainda, que $w_{ij}(N) > 0$, $\forall N$ ou seja, as viabilidades dos genótipos são sempre positivas (modelo biologicamente razoável na nomenclatura da secção 2.3). Deste modo alguns dos problemas inerentes ao caso logístico desaparecem. Esta é a principal vantagem do modelo de Ricker relativamente ao modelo anterior.

Suponhamos que a população com que vamos trabalhar possui as mesmas características que a do modelo anterior ou seja, trata-se de uma população com um único locus com dois alelos A_1 e A_2 , e que as variáveis e os parâmetros em questão se denotam do mesmo modo.

Tal como acontecia como os modelos anteriores, o modelo de Ricker é também um caso particular do modelo geral definido na secção 2.1. Senão vejamos: o modelo fica perfeitamente definido pelo sistema de recorrência em N e p dado pelas equações (2.1) e (2.2), os *coeficientes de selecção*, ou seja as funções f_{ij} definidas por

$$f_{ij}(N) = w_{ij}(N) - 1 = e^{r_{ij} \left(1 - \frac{N}{K_{ij}}\right)} - 1,$$

são de classe C^∞ (portanto de classe C^1), estritamente decrescentes, verificam (2.8) ou seja,

$$K_{ij} = f_{ij}^{-1}(0) = w_{ij}^{-1}(1),$$

e

$$\lim_{N \rightarrow -\infty} f_{ij}(N) < 0.$$

No entanto, neste modelo, a igualdade (2.7) assume a seguinte expressão

$$\lim_{N \rightarrow 0^+} f_{ij}(N) = e^{r_{ij}} - 1$$

porém, este limite continua a ser positivo dado que, por hipótese, $r_{ij} > 0$.

Consequentemente, são válidos os resultados obtidos no modelo geral.

Os equilíbrios do modelo de Ricker são:

i) $(K_{22}, 0)$,

ii) $(K_{11}, 1)$,

iii) equilíbrio polimórfico único $(\widehat{N}, \widehat{p})$ com $0 < \widehat{p} < 1$ definido pela expressão

$$\widehat{p} = \frac{e^{r_{12}\left(1-\frac{\widehat{N}}{K_{12}}\right)} - 1}{e^{r_{12}\left(1-\frac{\widehat{N}}{K_{12}}\right)} - e^{r_{11}\left(1-\frac{\widehat{N}}{K_{11}}\right)}} \quad (3.22)$$

(pois \widehat{p} verifica a equação (2.14)). E \widehat{N} definido implicitamente através da equação (2.13), ou seja,

$$\left[e^{r_{12}\left(1-\frac{\widehat{N}}{K_{12}}\right)} - 1 \right]^2 - \left[e^{r_{11}\left(1-\frac{\widehat{N}}{K_{11}}\right)} - 1 \right] \left[e^{r_{22}\left(1-\frac{\widehat{N}}{K_{22}}\right)} - 1 \right] = 0. \quad (3.23)$$

Neste modelo não é possível obter uma expressão explícita para \widehat{N} .

Relembre-se que, para que o equilíbrio polimórfico exista e seja único, teremos que ter

$$\min \{K_{11}, K_{12}, K_{22}\} < \widehat{N} < \max \{K_{11}, K_{12}, K_{22}\},$$

onde $K_{12} < K_{11}, K_{22}$ ou $K_{12} > K_{11}, K_{22}$.

iv) Uma infinidade de equilíbrios polimórficos $(\widehat{N}, \widehat{p})$ com $\widehat{N} = K_{11} = K_{12} = K_{22}$ e \widehat{p} qualquer diferente de 0 e 1.

Estudemos, agora, a *estabilidade local dos equilíbrios*:

i) Equilíbrio fronteiro $(K_{22}, 0)$:

Tal como foi visto na secção 2.3, a matriz associada a este equilíbrio é

$$A_{22} = \begin{bmatrix} 1 + K_{22}f'_{22}(K_{22}) & 2K_{22}f_{12}(K_{22}) \\ 0 & 1 + f_{12}(K_{22}) \end{bmatrix}.$$

Dado que

$$f'_{22}(K_{22}) = -\frac{r_{22}}{K_{22}}$$

e que a expressão da função f_{12} é conhecida, a matriz anterior toma a forma

$$A_{22} = \begin{bmatrix} 1 - r_{22} & 2K_{22} \left[e^{r_{12}\left(1-\frac{K_{22}}{K_{12}}\right)} - 1 \right] \\ 0 & e^{r_{12}\left(1-\frac{K_{22}}{K_{12}}\right)} \end{bmatrix}.$$

E os valores próprios associados à matriz são

$$\lambda_1 = 1 - r_{22}$$

e

$$\lambda_2 = e^{r_{12} \left(1 - \frac{K_{22}}{K_{12}}\right)}.$$

Note-se que o valor próprio λ_2 é sempre maior que zero.

Como uma condição suficiente para que haja estabilidade local é que os valores próprios sejam, em módulo, menores que 1, então tem-se

$$|\lambda_1| = |1 - r_{22}| < 1$$

e

$$\lambda_2 = e^{r_{12} \left(1 - \frac{K_{22}}{K_{12}}\right)} < 1,$$

o que é equivalente a

$$r_{22} < 2,$$

(pois suposemos que $r_{ij} > 0$). E

$$K_{12} < K_{22} .$$

Donde se conclui que o equilíbrio $(K_{22}, 0)$ é localmente:

a) estável se

$$r_{22} < 2 \text{ e } K_{12} < K_{22};$$

b) instável se

$$r_{22} > 2 \text{ ou } K_{12} > K_{22} ;$$

c) um caso duvidoso se

$$c_1) r_{22} = 2 \text{ com } K_{12} \leq K_{22}, \text{ ou}$$

$$c_2) r_{22} < 2 \text{ com } K_{12} = K_{22}.$$

ii) Estudemos, agora, o outro equilíbrio fronteiro $(K_{11}, 1)$.

A matriz associada a este equilíbrio que se obteve na secção 2.3 é

$$A_{11} = \begin{bmatrix} 1 + K_{11}f'_{11}(K_{11}) & -2 K_{11}f_{12}(K_{11}) \\ 0 & 1 + f_{12}(K_{11}) \end{bmatrix};$$

Portanto, no caso do modelo de Ricker e dado que

$$f'_{11}(K_{11}) = -\frac{r_{11}}{K_{11}}$$

tem-se

$$A_{11} = \begin{bmatrix} 1 - r_{11} & -2 K_{11} \left[e^{r_{12} \left(1 - \frac{K_{11}}{K_{12}}\right)} - 1 \right] \\ 0 & e^{r_{12} \left(1 - \frac{K_{11}}{K_{12}}\right)} \end{bmatrix}.$$

Como os valores próprios associados a esta matriz são

$$\lambda_1 = 1 - r_{11}$$

e

$$\lambda_2 = e^{r_{12} \left(1 - \frac{K_{11}}{K_{12}}\right)}$$

onde λ_2 é, novamente, sempre positivo, conclui-se que $|\lambda_1| < 1$ e $\lambda_2 < 1$ é equivalente a

$$r_{11} < 2;$$

e

$$K_{12} < K_{11}.$$

Analogamente ao caso anterior, estas são as condições suficientes de estabilidade local. Deste modo, podemos dizer que o equilíbrio é localmente

d) estável se

$$r_{11} < 2 \text{ e } K_{12} < K_{11};$$

e) instável se

$$r_{11} > 2 \text{ ou } K_{12} > K_{11};$$

f) um caso duvidoso se

$$f_1) r_{11} = 2 \text{ com } K_{12} \leq K_{11}$$

$$f_2) r_{11} < 2 \text{ com } K_{12} = K_{11}.$$

iii) Analisemos o caso do equilíbrio polimórfico único $(\widehat{N}, \widehat{p})$.

No modelo geral, apresentado no capítulo 2, os valores próprios associados ao equilíbrio polimórfico tinham as seguintes expressões

$$\lambda_1 = 1 + \widehat{N} \left[\widehat{p}^2 f'_{11}(\widehat{N}) + 2\widehat{p}\widehat{q}f'_{12}(\widehat{N}) + \widehat{q}^2 f'_{22}(\widehat{N}) \right]$$

e

$$\lambda_2 = 1 - \widehat{p} \left[f_{12}(\widehat{N}) - f_{11}(\widehat{N}) \right]$$

ou equivalentemente

$$\lambda_2 = 1 - f_{12}(\widehat{N}).$$

Assim, no caso particular do modelo de Ricker, obtém-se

$$\lambda_1 = 1 - \widehat{N} \left(\widehat{p}^2 \frac{r_{11}}{K_{11}} e^{r_{11} \left(1 - \frac{\widehat{N}}{K_{11}}\right)} + 2\widehat{p}\widehat{q} \frac{r_{12}}{K_{12}} e^{r_{12} \left(1 - \frac{\widehat{N}}{K_{12}}\right)} + \widehat{q}^2 \frac{r_{22}}{K_{22}} e^{r_{22} \left(1 - \frac{\widehat{N}}{K_{22}}\right)} \right)$$

e

$$\lambda_2 = 1 - \widehat{p} \left[e^{r_{12} \left(1 - \frac{\widehat{N}}{K_{12}}\right)} - e^{r_{11} \left(1 - \frac{\widehat{N}}{K_{11}}\right)} \right]$$

ou equivalentemente

$$\lambda_2 = 2 - e^{r_{12} \left(1 - \frac{\widehat{N}}{K_{12}}\right)}.$$

Como sabemos, para que este equilíbrio seja localmente estável é suficiente que os dois valores próprios sejam em módulo inferiores a 1. Note-se que λ_1 é sempre inferior a 1.

Assim, para que $|\lambda_1| < 1$ basta verificar-se $\lambda_1 > -1$ o que é equivalente a

$$\widehat{N} \left(\widehat{p}^2 \frac{r_{11}}{K_{11}} e^{r_{11} \left(1 - \frac{\widehat{N}}{K_{11}}\right)} + 2\widehat{p}\widehat{q} \frac{r_{12}}{K_{12}} e^{r_{12} \left(1 - \frac{\widehat{N}}{K_{12}}\right)} + \widehat{q}^2 \frac{r_{22}}{K_{22}} e^{r_{22} \left(1 - \frac{\widehat{N}}{K_{22}}\right)} \right) < 2$$

ou seja,

$$-F' = \left(\widehat{p}^2 \frac{r_{11}}{K_{11}} e^{r_{11} \left(1 - \frac{\widehat{N}}{K_{11}}\right)} + 2\widehat{p}\widehat{q} \frac{r_{12}}{K_{12}} e^{r_{12} \left(1 - \frac{\widehat{N}}{K_{12}}\right)} + \widehat{q}^2 \frac{r_{22}}{K_{22}} e^{r_{22} \left(1 - \frac{\widehat{N}}{K_{22}}\right)} \right) < \frac{2}{\widehat{N}}.$$

Pelas conclusões da secção 2.3, sabemos (por ser um modelo biologicamente razoável) que $\lambda_2 > -1$, bastando verificar se $\lambda_2 < 1$. Pela secção 2.3, $\lambda_2 < 1$ é equivalente a

$$K_{12} > K_{11}, K_{22}$$

Assim podemos afirmar que o equilíbrio é localmente

a) estável se

$$F' > -\frac{2}{\widehat{N}} \text{ e } K_{12} > K_{11}, K_{22}$$

b) instável se

$$F' < -\frac{2}{\widehat{N}} \text{ ou } K_{12} < K_{11}, K_{22}$$

c) um caso duvidoso se

$$F' = -\frac{2}{\widehat{N}}$$

Quadro 5 – Equilíbrios e sua estabilidade para o modelo de Ricker

	$K_{11} < K_{12}$	$K_{11} = K_{12}$	$K_{11} > K_{12}$
$K_{22} < K_{12}$	$(K_{22}, 0) - \text{Instável}$ $\left. \begin{array}{l} \text{Eq. poli.} \\ \text{único} \\ (\hat{N}, \hat{P}) \end{array} \right\} \begin{array}{l} \text{Est. se } F' > -\frac{2}{\hat{N}} \\ \text{C.Div.}^{(2)} \text{ se } F' = -\frac{2}{\hat{N}} \\ \text{Inst. se } F' < -\frac{2}{\hat{N}} \end{array}$ $(K_{11}, 1) - \text{Instável}$	$(K_{22}, 0) - \text{Instável}$ $(K_{11}, 1) : \left\{ \begin{array}{l} \text{C.Div.}^{(2)} \text{ se } r_{11} \leq 2 \\ \text{Inst. se } r_{11} > 2 \end{array} \right.$	$(K_{22}, 0) - \text{Instável}$ $(K_{11}, 1) : \left\{ \begin{array}{l} \text{Est. se } r_{11} < 2 \\ \text{C.Div.}^{(2)} \text{ se } r_{11} = 2 \\ \text{Inst. se } r_{11} > 2 \end{array} \right.$
$K_{22} = K_{12}$	$(K_{22}, 0) : \left\{ \begin{array}{l} \text{C.Div.}^{(2)} \text{ se } r_{22} \leq 2 \\ \text{Inst. se } r_{22} > 2 \end{array} \right.$ múltiplos eq. poli. $(\hat{N}, \hat{P})^{(3)} - \text{C.Div.}^{(2)}$ $(K_{11}, 1) : \left\{ \begin{array}{l} \text{C.Div.}^{(2)} \text{ se } r_{11} \leq 2 \\ \text{Inst. se } r_{11} > 2 \end{array} \right.$	$(K_{22}, 0) : \left\{ \begin{array}{l} \text{C.Div.}^{(2)} \text{ se } r_{22} \leq 2 \\ \text{Inst. se } r_{22} > 2 \end{array} \right.$ múltiplos eq. poli. $(\hat{N}, \hat{P})^{(3)} - \text{C.Div.}^{(2)}$ $(K_{11}, 1) : \left\{ \begin{array}{l} \text{C.Div.}^{(2)} \text{ se } r_{11} \leq 2 \\ \text{Inst. se } r_{11} > 2 \end{array} \right.$	$(K_{22}, 0) : \left\{ \begin{array}{l} \text{C.Div.}^{(2)} \text{ se } r_{22} \leq 2 \\ \text{Inst. se } r_{22} > 2 \end{array} \right.$ $(K_{11}, 1) : \left\{ \begin{array}{l} \text{Est. se } r_{11} < 2 \\ \text{C.Div.}^{(2)} \text{ se } r_{11} = 2 \\ \text{Inst. se } r_{11} > 2 \end{array} \right.$

Quadro 5 – Equilíbrios e sua estabilidade para o modelo de Ricker (continuação)

	$K_{11} < K_{12}$	$K_{11} = K_{12}$	$K_{11} > K_{12}$
$K_{22} > K_{12}$	$\begin{cases} \text{Est.} & \text{se } r_{22} < 2 \\ (K_{22}, 0) : \begin{cases} \text{C.Div.}^{(2)} & \text{se } r_{22} = 2 \\ \text{Inst.} & \text{se } r_{22} > 2 \end{cases} \end{cases}$ $(K_{11}, 1) - \text{Instável}$	$\begin{cases} \text{Est.} & \text{se } r_{22} < 2 \\ (K_{22}, 0) : \begin{cases} \text{C.Div.}^{(2)} & \text{se } r_{22} = 2 \\ \text{Inst.} & \text{se } r_{22} > 2 \end{cases} \end{cases}$ $\begin{cases} \text{C.Div.}^{(2)} & \text{se } r_{11} \leq 2 \\ (K_{11}, 1) : \begin{cases} \text{Inst.} & \text{se } r_{11} > 2 \end{cases} \end{cases}$	$\begin{cases} \text{Est.} & \text{se } r_{22} < 2 \\ (K_{22}, 0) : \begin{cases} \text{C.Div.}^{(2)} & \text{se } r_{22} = 2 \\ \text{Inst.} & \text{se } r_{22} > 2 \end{cases} \end{cases}$ $\text{Eq. poli. único } (\hat{N}, \hat{p}) - \text{Instável}$ $\begin{cases} \text{Est.} & \text{se } r_{11} < 2 \\ (K_{11}, 1) : \begin{cases} \text{C.Div.}^{(2)} & \text{se } r_{11} = 2 \\ \text{Inst.} & \text{se } r_{11} > 2 \end{cases} \end{cases}$

(1) Equilíbrio polimórfico significa p diferente de 0 e 1 e que \hat{N} e \hat{p} são dados pelas equações (3.7) e (3.6).

(2) Os casos duvidosos são aqueles em que a matriz de linearização do modelo em torno do ponto de equilíbrio tem raio espectral um.

(3) Com $\hat{N} = K_{11} = K_{12} = K_{22}$ e \hat{p} arbitrário diferente de 0 e 1.

Note-se que, no modelo de Ricker, apesar das viabilidades serem funções do tamanho da população sempre positivas é igualmente possível que nenhum dos equilíbrios existentes seja estável. Sob tais condições é previsível a existência de comportamento ciclico ou caótico para certos valores dos parâmetros do modelo.

Procuramos agora analisar em que condições teremos ciclos limite ou comportamento caótico neste modelo.

Averiguemos, em primeiro lugar, sobre a possibilidade de existirem ciclos limite para o tamanho da população com a fixação do alelo A_i . Deste modo o sistema (2.1)-(2.2) reduz-se a (2.23) ou seja

$$N_{k+1} = N_k w_{ii}(N_k) = N_k e^{r_{ii} \left(1 - \frac{N_k}{K_{ii}}\right)}. \quad (3.24)$$

Consideremos que existe um ciclo limite entre dois pontos distintos da população $(\widehat{N}_1, \widehat{p}_1)$ e $(\widehat{N}_2, \widehat{p}_2)$. Tais pontos são equilíbrios do sistema (2.24) onde

$$W(N_{k+1}, p_{k+1}) = w_{ii} [N_k w_{ii}(N_k)] = e^{r_{ii} \left[1 - \frac{N_k}{K_{ii}} w_{ii}(N_k)\right]}. \quad (3.25)$$

No caso do modelo de Ricker, o ciclo limite de dois pontos não degenerado não se pode obter explicitamente, mas os tamanhos da população são dados implicitamente pelas raízes de

$$w_{ii}(N) w_{ii} [N w_{ii}(N)] = 1 \quad (3.26)$$

ou equivalentemente

$$e^{r_{ii} \left(1 - \frac{N}{K_{ii}}\right)} \cdot e^{r_{ii} \left[1 - \frac{N}{K_{ii}} w_{ii}(N)\right]} = 1,$$

o que se reduz a

$$r_{ii} \left[2 - \frac{N}{K_{ii}} - \frac{N}{K_{ii}} e^{r_{ii} \left(1 - \frac{N}{K_{ii}}\right)}\right] = 0 \quad (3.27)$$

ou seja

$$2 = \frac{N}{K_{ii}} \left[1 + e^{r_{ii} \left(1 - \frac{N}{K_{ii}}\right)}\right].$$

Usando (3.26) pode mostrar-se que os pontos num ciclo limite de dois pontos, \widehat{N}_1 e \widehat{N}_2 , satisfazem

$$1 = w_{ii}(\widehat{N}_1) w_{ii}(\widehat{N}_2) = e^{r_{ii} [2 - (\widehat{N}_1 + \widehat{N}_2)/K_{ii}]} \quad (3.28)$$

e portanto $K_{ii} = \frac{\widehat{N}_1 + \widehat{N}_2}{2}$; por outras palavras, a média dos tamanhos da população ao longo de um ciclo limite de dois pontos com fixação de A_i é igual à capacidade

de sustento do homozigoto $A_i A_i$. Logo, um ponto do ciclo deve estar acima de K_{ii} e outro abaixo.

Analisemos a estabilidade local do ciclo limite de dois pontos. Sabemos que um ciclo limite de dois pontos, em N , com a fixação de A_i é localmente estável se e só se os dois valores próprios λ_1 e λ_2 , definidos em (2.27) e (2.28), forem em módulo inferiores a 1. Como vimos no modelo geral, as condições para que λ_1 seja em módulo inferior a 1 são as de estabilidade local para um ciclo limite de dois pontos em (3.25). May [22] [23] descobriu que estas são $2 < r_{ii} < 2.562$.

Resta ver em que condições o módulo de λ_2 , o valor próprio associado à componente genética, é inferior a 1. (3.28), (2.27) e (2.28) implicam que $|\lambda_2| < 1$ se e só se $K_{12} < K_{ii}$.

Portanto, no modelo de Ricker, a condição necessária e suficiente para que exista um ciclo limite de dois pontos, em N , com a fixação de A_i estável é que o homozigoto $A_i A_i$ tenha capacidade de sustento superior à do heterozigoto $A_1 A_2$ e que a sua taxa intrínseca de crescimento r_{ii} satisfaça $2 < r_{ii} < 2.562$.

A análise de ciclos limite de período $d = 2^n$ em N com a fixação de A_i efectua-se de modo similar. No caso do modelo de Ricker, pode mostrar-se, novamente, que o valor médio dos d tamanhos da população ao longo de um ciclo limite de d pontos com a fixação de A_i é igual a K_{ii} , capacidade de sustento do homozigoto $A_i A_i$. Assim, a partir de (2.29) e (2.30) conclui-se que $|\lambda_2| < 1$ se e só se $K_{12} < K_{ii}$. Logo, existirá um ciclo limite estável em N com a fixação de A_i sempre que $K_{12} < K_{ii}$, desde que $r_{ii} > 2$ permaneça abaixo de um valor crítico. O período de tal ciclo limite depende do valor de r_{ii} .

Para averiguarmos a existência de ciclos limite interiores, com frequência génica polimórfica e tamanho da população positivo em cada um dos pontos do ciclo, teremos que recorrer a casos especiais.

Suponhamos que existe uma frequência p^* invariante relativamente à transformação (2.1)-(2.2), no sentido que $p_k = p^*$ implica $p_{k-1} = p^*$. No entanto, isto é equivalente a $p^*(N) \equiv p^*$, onde $p^*(N)$ é dado por (3.22). Tal situação verifica-se, por exemplo, se $w_{11}(N) \equiv w_{22}(N)$, onde se tem $p^* = 1/2$ (tal como no caso geral).

Assim, se $p_k = p^*$ o sistema conjunto (2.1)-(2.2) reduz-se à equação (2.34) que no modelo de Ricker é equivalente a

$$N_{k+1} = N_k e^{r \left(1 - \frac{N_k}{K}\right)} \quad (3.29)$$

onde K é o equilíbrio do tamanho da população correspondente ao equilíbrio génico p^* . Portanto, a existência de ciclos limite em N com a frequência génica fixa num valor p^* invariante depende do comportamento do tamanho da população definido pela equação (3.29).

Os critérios de estabilidade local para ciclos limite interiores conduzem aos valores próprios λ_1 e λ_2 definidos por (2.35) e (2.36), respectivamente. Nos casos especiais em que as viabilidades dos genótipos estão na mesma ordem relativa de grandeza para todo o $N > 0$, podemos chegar à conclusão de que se existe uma frequência génica polimórfica invariante tem que se ter $K_{12} > K_{11}, K_{22}$ ou $K_{12} < K_{11}, K_{22}$.

No caso em que $K_{12} > K_{11}, K_{22}$, a população aproximar-se-á monotonamente do valor p^* invariante, mas convergirá monotonamente para a fixação no caso $K_{12} < K_{11}, K_{22}$. Uma vez que o equilíbrio génico seja atingido, as alterações no tamanho da população serão determinadas por (3.24) ou por (3.20). De facto, é possível que a frequência génica convirja para um valor polimórfico, enquanto que o tamanho da população está sujeito a oscilações caóticas características da equação (3.20).

4. Conclusões

Os modelos de selecção com dependência da densidade foram desenvolvidos com o objectivo de se estudar a interacção entre as componentes genéticas de uma população e as pressões ecológicas exercidas sobre ela, podendo-se deste modo examinar as consequências da selecção natural quando o tamanho da população é condicionado por factores dependentes da densidade e quando os genótipos respondem de modo diferenciado a esses factores.

Neste trabalho procurou-se apresentar, de forma organizada, resultados sobre selecção com dependência da densidade que se encontravam dispersos na literatura, corrigindo alguns lapsos aí encontrados e colmatando algumas lacunas de tratamento. Estudou-se um modelo geral de selecção com dependência da densidade, em tempo discreto, relativamente a uma população de organismos diplóide, que segregam um locus com dois alelos. O modelo foi construído sob a hipótese de as viabilidades dos genótipos decrescerem com o tamanho da população.

Este modelo possui, além do equilíbrio trivial $N = 0$, que é sempre instável, dois tipos de equilíbrios: os fronteiros, $(K_{11}, 1)$ e $(K_{22}, 0)$, e os interiores ou polimórficos. Provou-se que existe um único equilíbrio polimórfico quando a capacidade de sustento do heterozigoto é maior que o máximo das capacidades de sustento dos homozigotos, ou então menor que o mínimo destas, e que existe uma infinidade de equilíbrios polimórficos quando as capacidades de sustento dos zigotos são iguais.

A análise da estabilidade local dos equilíbrios efectuou-se através do estudo do raio espectral da matriz de linearização do modelo, em torno dos pontos de equilíbrio.

Assim, ao impôr-se a condição biologicamente necessária de que as viabilidades são funções não-negativas, qualquer que seja o tamanho da população, provámos que o valor próprio associado à frequência do gene, λ_2 , era sempre superior a -1 . Deste modo, bastava exigir que λ_2 fosse inferior a 1 para um equilíbrio ser localmente estável relativamente à frequência do gene. No entanto, esta condição, por si só, não era suficiente para garantir a estabilidade de um equilíbrio, pois o valor próprio associado ao tamanho da população, λ_1 , podia ter módulo superior a 1 . Embora provássemos que λ_1 era sempre inferior a 1 , dado que os coeficientes de selecção são funções estritamente decrescentes, restava verificar em que condições

ele era superior a -1 . No caso do equilíbrio polimórfico obtivemos uma condição de estabilidade complicada. Daí procurarmos obter uma condição suficiente de estabilidade, relativamente a N , mais simples de verificar (mas menos geral). A condição encontrada é apresentada no Teorema 1.

Consequentemente, no Quadro 1 (elaborado apenas para casos biologicamente razoáveis) estão referenciados vários tipos de situações. Procuraremos, em seguida, analisar cada uma delas e comparar com os resultados (expressos em termos das viabilidades constantes em vez das capacidades de sustento) do modelo clássico de selecção natural de viabilidades não dependentes da densidade:

- se a capacidade de sustento do heterozigoto for superior à dos homozigotos, então os dois equilíbrios fronteiros (isto é, monomórficos) são localmente instáveis. No entanto, a estabilidade local do equilíbrio polimórfico (único existente) depende da verificação de uma condição decorrente da exigência de o valor próprio associado ao tamanho da população ser maior que -1 . Se a desigualdade contrária a essa condição se verificar, o equilíbrio é instável, sendo a igualdade um caso indecível por estes métodos ("caso duvidoso"). No caso de o equilíbrio polimórfico ser também instável podemos ter dinâmicas mais complexas como ciclos estáveis ou comportamento caótico. No modelo clássico existem também três equilíbrios, sendo os equilíbrios homomórficos igualmente instáveis, mas o equilíbrio polimórfico é sempre estável:

- se a capacidade de sustento do heterozigoto for intermédia relativamente à dos homozigotos, então existem apenas equilíbrios fronteiros, um dos quais instável (aquele que possui a menor capacidade de sustento). O outro, consoante se verifique a condição suficiente de estabilidade relativamente a N ou a definida pela desigualdade contrária, poderá ser estável (com a consequente fixação do alelo, a ele associado, na população) ou instável. A igualdade que separa as referidas condições de estabilidade e instabilidade é indecível por estes métodos ("caso duvidoso"). Deste modo, poderão existir ciclos limite com o valor da frequência do gene fixo, ciclos limite interiores ou comportamento caótico. No modelo clássico tem-se um equilíbrio homomórfico estável e o outro instável;

- se a capacidade de sustento do heterozigoto for igual à maior das capacidades de sustento dos homozigotos, então existem, novamente, apenas equilíbrios fronteiros, um dos quais instável (aquele que possui a menor capacidade de sustento). O outro poderá ser estável, caso não se verifique a condição suficiente de estabilidade relativamente a N ou ter "comportamento duvidoso" (onde tudo é possível). No modelo clássico tem-se um equilíbrio homomórfico estável e o outro instável;

- se as capacidades de sustento dos zigotos (heterozigoto e homozigotos) são

iguais, então os múltiplos equilíbrios polimórficos existentes constituem um caso indecível por estes métodos pois o valor próprio (associado a p) é igual a 1. No entanto, os equilíbrios fronteiros poderão ser instáveis, caso não se verifique a condição suficiente de estabilidade relativamente a N ou ter "comportamento duvidoso". No modelo clássico, no caso correspondente onde as viabilidades são iguais, não existe selecção;

- se a capacidade de sustento do heterozigoto for igual à menor das capacidades de sustento dos homozigotos então existem, novamente, apenas equilíbrios fronteiros. O equilíbrio que possuir a menor capacidade de sustento poderá ser instável caso não se verifique a condição de estabilidade relativamente N , ou ter "comportamento duvidoso". O outro, consoante se verifique a condição suficiente de estabilidade relativamente N , ou a definida pela desigualdade contrária (sendo o caso de igualdade indecível por estes métodos), poderá ser estável (com a fixação do alelo a ele associado na população) ou instável. No modelo clássico tem-se novamente um equilíbrio homomórfico estável e outro instável;

- se o heterozigoto possuir capacidade de sustento inferior à dos homozigotos, então o equilíbrio polimórfico único é instável. Porém, a estabilidade dos equilíbrios fronteiros está dependente da verificação da condição suficiente de estabilidade relativamente a N , ou da definida pela desigualdade contrária (sendo o caso de igualdade indecível por estes métodos). Assim, podemos ter os dois equilíbrios fronteiros localmente estáveis (onde, a fixação de um ou outro alelo, na população, depende da composição da população fundadora), localmente instáveis ou um localmente estável e outro localmente instável. Deste modo, é possível a existência de ciclos limite interiores de 2^n pontos ou comportamento caótico. No modelo clássico existem três equilíbrios: um polimórfico instável e dois homomórficos estáveis. A fixação de um ou outro alelo na população depende da composição da população inicial.

Se no estudo não considerarmos apenas casos biologicamente razoáveis, para os quais foi necessário impôr a não negatividade das viabilidades, então o leque de possibilidades é, em cada um dos casos acima considerados, mais alargado, tal como referenciado no Quadro 2.

O resultado apresentado no Teorema 2 na secção 2.4 é uma extensão importante do célebre Teorema de Fisher para o caso biologicamente razoável. Diz-nos que, se a matriz de linearização de um modelo em torno do ponto de equilíbrio tem raio espectral menor que 1, então a função que descreve o equilíbrio do tamanho da população em termos da frequência génica tem um máximo local estrito em \hat{p} . No caso de $\hat{p} \in]0, 1[$ (equilíbrio polimórfico) e de se verificar cada desigualdade, o recíproco também é verdadeiro, pelo que, neste caso, se \hat{p} é um máximo local estrito da função acima referida, então o equilíbrio é estável.

No capítulo 3, estudámos modelos específicos a que tem sido dado relevo na literatura e que são casos particulares do modelo geral considerado no capítulo 2.

O modelo logístico, apresentado no referido capítulo, possui alguns defeitos, nomeadamente o de grandes valores de N poderem conduzir a viabilidades negativas, o que biologicamente não é razoável. Também, para determinados valores iniciais, relativamente aos parâmetros r e K , é possível obter populações negativas e/ou frequências génicas também negativas, o que não é admissível na natureza.

Para este modelo, uma condição suficiente de estabilidade relativamente ao tamanho da população é que a taxa intrínseca de crescimento média da população seja inferior a 2, situação que ocorre na maioria das populações.

Além disso, também é possível escrever de forma explícita a expressão para o tamanho da população correspondente ao equilíbrio polimórfico, sendo esta a média harmónica dos K_{ij} (capacidades de sustento), ponderada pelos r_{ij} (taxas intrínsecas de crescimento).

As conclusões de estabilidade dos equilíbrios deste modelo são, no essencial, análogas às do modelo geral. É possível, no entanto, visto trabalharmos com expressões concretas para as viabilidades, elaborar um quadro resumo semelhante ao Quadro 2 do capítulo 2 mas onde o tipo de estabilidade depende apenas das relações entre as capacidades de sustento, K_{ij} , e dos valores das taxas intrínsecas de crescimento, r_{ij} .

Mostrou-se que, para certos valores dos parâmetros do modelo, é possível existir ciclos limite ou comportamento caótico.

O segundo modelo específico estudado foi o modelo de Gompertz, o qual enferma dos mesmos defeitos que o modelo logístico. Neste modelo a condição suficiente de estabilidade relativamente ao tamanho da população é exactamente a mesma que no modelo logístico. É igualmente possível escrever de forma explícita a expressão para o tamanho da população correspondente ao equilíbrio polimórfico.

Em relação às conclusões de estabilidade dos equilíbrios do modelo, elas são análogas às do modelo anterior, diferindo apenas nas expressões que se obtêm quando se impõe a condição suficiente de estabilidade relativamente à frequência génica.

Tal como acontece no modelo logístico, também aqui é possível existirem ciclos limite ou comportamento caótico.

Quanto ao modelo de Ricker, trata-se de uma modificação do modelo logístico no sentido de não apresentar os defeitos a ele apontados. A sua principal vantagem é ter-se as viabilidades dos genótipos sempre positivas. No entanto, não é possível obter-se uma expressão explícita para o tamanho da população correspondente ao equilíbrio polimórfico, tal como acontecia nos modelos anteriores.

No modelo de Ricker, a condição suficiente de estabilidade relativamente ao

tamanho da população coincide com as anteriores no caso dos equilíbrios homomórficos, mas é mais complicada no caso do equilíbrio polimórfico.

As conclusões de estabilidade dos equilíbrios do modelo são análogas às do modelo geral, mais concretamente às apresentadas no Quadro 1, dado que se trata de um modelo biologicamente razoável (segundo a nomenclatura do capítulo 2). Estas dependem apenas das relações entre as capacidades de sustento, K_{ij} , e dos valores das taxas intrínsecas de crescimento, r_{ij} , serem ou não inferiores a 2.

No que se refere à existência de ciclos limite ou de comportamento caótico, tal como acontece nos modelos anteriores, não se pode excluir a possibilidade da sua existência para certos valores dos parâmetros do modelo.

Bibliografia

- [1] Allard, R. W. e Adams, J., *The American Naturalist* 103. 621 (1969)
- [2] Allard, R. W. e Adams, J., *Proc. XII Int. Cong. Genet.* 3, 349 (1969)
- [3] Anderson, W. W., Genetic equilibrium and population growth under density-regulated selection, *The American Naturalist* 105 (946), 489-498 (1971)
- [4] Asmussen, M. A., Regular and chaotic cycling in models of ecological genetics, *Theoretical Population Biology* 16, 172-190 (1979)
- [5] Asmussen, M. A., Density dependent selection incorporating intraspecific competition 1.A Haploid model, *J. Theor. Biol.* 101. 113-127 (1983)
- [6] Asmussen, M. A. e Feldman, M. W., Density dependent selection 1.A stable feasible equilibrium may not be attainable, *J. Theor. Biol.* 64, 603-618 (1977)
- [7] Bierbaum, T. J., Mueller, L. D. e Ayala, F. J., Density-dependent life history evolution in *Drosophila Melanogaster*, *Evolution* 43, 382-392 (1989)
- [8] Charlesworth, B., Selection in density-regulated populations, *Ecology* 52 (3), 469-474 (1971)
- [9] Clarke, B., Density-dependent selection, *The American Naturalist* 106 (947), 1-13 (1972)
- [10] DeBenedictis, P. A., Studies in the dynamics of genetically variable populations. I. Frequency- and density-dependent selection in experimental populations of *Drosophila Melanogaster*, *Genetics* 87, 343-356 (1977)

- [11] Dudley, S. A. e Schmitt. J., Testing the adaptive plasticity hypothesis: Density-dependent selection on manipulated stem length in *Impatiens Capensis*, *The American Naturalist* 147 (3), 445-465 (1996)
- [12] Ginzburg, L. R., The equilibrium and stability for n alleles under the density-dependent selection, *J. Theor. Biol.* 68, 545-550 (1977)
- [13] Ginzburg, L. R., *Theory of natural selection and population growth*, Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc. (1983)
- [14] Gregorius, H. R., Deterministic single-locus density-dependent selection, *J. Math. Biology* 8, 375-391 (1979)
- [15] Gurevitch, J., Taub, D. R., Morton, T. C., Gomez, P. L. e Wang, I. N., Competition and genetic background in a rapid-cycling cultivar of *Brassica rapa* (Brassicaceae), *American Journal of Botany* 83 (7), 932-938 (1996)
- [16] Kojima, K. e Tobari, Y. N., *Genetics* 61, 201 (1969)
- [17] Kojima, K. e Yarbrough, K. M., *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 57, 645 (1967)
- [18] Lewontin, R. C., The effects of population density and composition on viability in *Drosophila Melanogaster*, *Evolution* 9, 27-41 (1955)
- [19] Lewontin, R. C. e Matsuo, Y., Interaction of genotypes determining viability in *Drosophila buskii*, *Proc. Nat. Acad. Sci.* 49, 270-278 (1963)
- [20] Lin, H. T., A discrete one-locus two-allele density dependent selection model, *Bulletin of the Institute of Mathematics Academia Sinica* 21 (4), 303-324 (1993)
- [21] MacArthur, R. H., Some generalized theorems of natural selection, *Proc. Nat. Acad. Sci.* 48, 1893-1897 (1962)
- [22] May, R. M., Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles and chaos, *Science* 186, 645-647 (1974)
- [23] May, R. M., Biological populations obeying difference equations: stable points, stable cycles and chaos, *J. Theoret. Biol.* 51, 511-524 (1975)

- [24] Moorcroft, P.R., Albon, S. D., Pemberton, J. M., Stevenson, I. R. e Clutton-Brock, T. H., Density-dependent selection in a fluctuating ungulate population, *Proc. R. Soc. Lond. B* 263, 31-38 (1996)
- [25] Mueller, L. D., Density-dependent nature selection does not increase efficiency, *Evolutionary Ecology* 4, 290-297 (1990)
- [26] Mueller, L. D. e Ayala, F. J., Trade-off between r-selection and K-selection in *Drosophila* populations, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 78, 1303-1305 (1981)
- [27] Mueller, L. D., Guo, P. e Ayala F. J., Density-dependent natural selection and trade-offs in life history traits, *Science* 253, 433-435 (1991)
- [28] Nagylaki, T., Dynamics of density- and frequency-dependent selection, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 76 (1), 438-441 (1979)
- [29] O'Hara, R. B. e Brown, J. K. M., Frequency-and density-dependent selection in wheat powdery mildew, *Heredity* 77, 439-447 (1996)
- [30] Roughgarden, J., Density-dependent natural selection, *Ecology* 52 (3), 453-468 (1971)
- [31] Roughgarden, J., *Theory of population genetics and evolutionary ecology: An introduction*, Prentice Hall (1996)
- [32] Sakai. K., *Soc. Exp. Biol. Symp.* 15, 245 (1961)
- [33] Selgrade, J. F. e Namkoong, G., Dynamical behavior of differential equations models of frequency and density dependent populations, *Journal of Mathematical Biology* 19, 133-146 (1984)
- [34] Selgrade, J. F. e Namkoong, G., Dynamical behavior for population genetics models of differential and difference equations with nonmonotone fitnesses, *Journal of Mathematical Biology* 30, 815-826 (1992)
- [35] Schlager, G., The ecological genetics of the mutant sooty in populations of *Tribolium castaneum*, *Evolution* 17, 271-290 (1963)
- [36] Sokal. R. R. e Huber. I., Competition among genotypes in *Tribolium castaneum* at varying densities and gene frequencies (the *sooty* locus), *The American Naturalist* 97, 169-184 (1963)



- [37] Sokal, R. R. e Karten, I., Competition among genotypes in *Tribolium castaneum* at varying densities and gene frequencies (the *black* locus), *Genetics* 49, 195-211 (1964)
- [38] Sokal, R. R. e Sullivan, R. L., Competition between mutant and wild-type house-fly strains at varying densities, *Ecology* 44, 314-322 (1963)
- [39] Wright, S., Classification of the factors of evolution, *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 20, 16-24 (1955)

Agradecimentos

Ao Exmº Sr. Prof. Dr. Carlos Alberto dos Santos Braumann por amavelmente ter aceite orientar esta tese de mestrado e pela disponibilidade e apoio que sempre prestou ao longo da sua elaboração.