



HAL
open science

Breve história matemática da dinâmica populacional

Nicolas Bacaër, José Paulo Viana, Paulo Doutor

► **To cite this version:**

Nicolas Bacaër, José Paulo Viana, Paulo Doutor. Breve história matemática da dinâmica populacional. [s.n.], 159 p., 2021, 9791034371778. hal-03313528

HAL Id: hal-03313528

<https://hal.science/hal-03313528>

Submitted on 27 Oct 2023

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Copyright

Nicolas Bacaër

com

José Paulo Viana & Paulo Doutor

Breve História Matemática da Dinâmica Populacional



Breve História Matemática da Dinâmica Populacional

Nicolas Bacaër

com

José Paulo Viana & Paulo Doutor

Nicolas Bacaër
Institut de recherche pour le développement
nicolas.bacaer@ird.fr

José Paulo Viana
zepaulo46@gmail.com

Paulo Doutor
Universidade Nova de Lisboa
pjd@fct.unl.pt

Os leitores que desejem adquirir a versão em papel deste livro podem enviar uma mensagem para nicolas.bacaer@ird.fr.

Fotos da capa: a Casa de Portugal - André de Gouveia e a Casa do Brasil na Cidade Internacional Universitária de Paris.

Titre original :
Histoires de mathématiques et de populations
© Cassini, Paris, 2008

Pour l'édition portugaise :
© Nicolas Bacaër, 2021
ISBN : 9791034371778
Dépôt légal : mai 2021

Introdução

A dinâmica populacional é a área da ciência que tenta explicar de uma forma mecanicista simples as variações temporais do tamanho e da composição de populações biológicas, tais como as dos seres humanos, animais, plantas ou microrganismos. Está relacionada, mas sendo bastante distinta, com a área mais descritiva das estatísticas demográficas. Um ponto comum é que fazem um uso extensivo da linguagem matemática.

A dinâmica populacional está na intersecção de vários campos: matemática, ciências sociais (demografia), biologia (genética e ecologia da população) e medicina (epidemiologia). Devido a isto, não é frequentemente apresentada como um todo, apesar das semelhanças entre os problemas encontrados em várias aplicações. Uma notável exceção em francês é o livro *Teorias matemáticas das populações*¹ de Alain Hillion, que apresenta o assunto do ponto de vista do matemático, distinguindo vários tipos de modelos: modelos de tempo discreto ($t = 0, 1, 2, \dots$) e modelos de tempo contínuo (t é um número real), modelos determinísticos (os estados futuros são conhecidos com exatidão se o estado actual for conhecido exatamente) e modelos estocásticos (onde as probabilidades desempenham um papel importante). O livro considera por isso modelos determinísticos discretos, modelos determinísticos contínuos, modelos estocásticos discretos e modelos estocásticos contínuos.

Neste livro tentei discutir o mesmo assunto, mas de um ponto de vista histórico, com a investigação a ser explicada no seu contexto, incluindo pequenas biografias de cientistas. Isto deve facilitar a leitura do livro para os menos familiarizados com a matemática e pode normalmente ajudar a compreender a origem dos problemas em estudo. Mas este livro não é apenas sobre história. Pode também servir como uma introdução à modelação matemática. Pareceu importante incluir os detalhes da maioria dos cálculos para que o leitor possa realmente ver as limitações dos modelos. As partes técnicas são enfatizadas em caixas cinzentas e podem ser ignoradas numa primeira leitura. O último capítulo centra-se nos numerosos problemas contemporâneos da dinâmica populacional que se podem tentar analisar de um ponto de vista matemático. Para quem queira saber mais, as listas de referências no final de cada capítulo também incluem sítios web a partir dos quais podem ser descarregados os artigos originais.

¹ *Presses Universitaires de France*, Paris, 1986.

Não foi possível, num livro desta extensão, dar uma imagem completa de todo o trabalho desenvolvido até agora ou falar de todos os cientistas que contribuíram para o assunto. A escolha feita contém necessariamente uma componente arbitrária, particularmente para as últimas décadas. Espero, no entanto, que a amostra escolhida seja suficientemente representativa, e que as pessoas, que trabalham neste campo e cujo trabalho não é mencionado, não fiquem aborrecidas. O público ideal para este livro inclui:

- Estudantes do ensino secundário e universitário que se interroguem sobre que ligações podem existir entre os cursos de matemática que têm de frequentar e o mundo à sua volta, ou estudantes que preparem trabalhos pessoais sobre um tema relacionado com a dinâmica populacional.
- Professores de Matemática que tentam tornar o seu curso mais atractivo. O conhecimento das quatro operações elementares é suficiente para compreender a maioria dos capítulos 1, 2 e 5. O capítulo 3 pode servir como introdução às aplicações de logaritmos. Este livro também cobre: equações de recorrência nos capítulos 1, 3, 8, 11, 14, 21, 23, 24; equações diferenciais nos capítulos 4, 6, 12, 13, 16; equações às derivadas parciais nos capítulos 20, 25; uma equação integral no capítulo 10; e aplicações da teoria das probabilidades nos capítulos 20, 25; Halley, 7, 8, 9, 15, 16, 17, 18, 19, 22.
- Pessoas já familiarizadas com demografia, epidemiologia, genética ou ecologia e dispostas a comparar a sua área favorita com outras que possam envolver modelos matemáticos semelhantes; leitores interessados na história da ciência.

Este livro é essencialmente uma tradução da edição francesa publicada por Cassini (Paris) em 2008 sob o título *Histoires de mathématiques et de populations*. Alguns capítulos foram reorganizados ou reescritos e acrescentaram-se quatro figuras. Foram corrigidos alguns erros de impressão e aumentaram-se e atualizaram-se as listas de referências no final de cada capítulo. Estas listas incluem sítios web que mostram as obras originais. Uma referência seguida de um URL (endereço de rede) significa que pode ser facilmente encontrada através de uma pesquisa na World Wide Web. Foi publicada uma tradução inglesa com o título *A Short History of Mathematical Population Dynamics* (Springer, 2011).

Algumas pessoas fizeram observações sobre as várias versões do livro, forneceram referências e imagens ou discutiram questões de direitos de autor. Pela tradução portuguesa, estou muito grato a José Paulo Viana e Paulo Doutor, que reviram e corrigiram a tradução automática do software DeepL.

Capítulo 1

A sequência de Fibonacci (1202)

Em 1202, Leonardo de Pisa, também conhecido como Fibonacci, publicou um livro que popularizou na Europa o sistema numérico decimal indiano que já tinha sido adotado pelos matemáticos árabes. Entre os muitos exemplos dados no livro, um refere-se ao crescimento de uma população de coelhos. É um dos exemplos mais antigos de um modelo matemático para a dinâmica de uma população.

Leonardo de Pisa, conhecido como Fibonacci muito depois da sua morte, nasceu por volta de 1170, na República de Pisa, quando esta estava no auge do seu poder comercial e militar no mundo mediterrânico. Por volta de 1192, o pai de Fibonacci foi enviado pela República para o porto de Bejaia, agora na Argélia, para dirigir um posto de comércio. O filho juntou-se a ele pouco depois para se preparar para ser comerciante. Leonardo começou a aprender o sistema numérico decimal que os árabes tinham trazido da Índia e que ainda hoje está em uso quase na mesma forma: 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 e 9. Quando, por questões de negócios, viajava pelo Mar Mediterrânico, comparou os diferentes sistemas numéricos e estudou matemática árabe. De volta a Pisa, terminou em 1202 um livro em latim intitulado *Liber abaci* (Livro de Cálculo) no qual explicou o novo sistema numérico e mostrou como utilizá-lo em contabilidade, conversões de pesos e moedas, taxas de juro e muitas outras aplicações. Compilou também a maior parte dos resultados de álgebra e aritmética conhecidos pelos árabes.

Fibonacci analisou no seu livro o que hoje se chamaria um problema de dinâmica populacional, mas apresentou-o apenas como um exercício computacional no meio de outros assuntos não relacionados: a secção anterior do livro é sobre números perfeitos que são a soma dos seus divisores, como $28 = 14 + 7 + 4 + 2 + 1$, e a secção seguinte é um problema sobre a partilha de dinheiro entre quatro pessoas que é equivalente a um sistema linear de quatro equações. Eis aqui esse problema, numa tradução do latim:

«Um homem tinha um casal de coelhos num certo lugar fechado. Queremos saber quantos coelhos serão criados a partir deste par ao fim de um ano, quando é a natureza deles gerar outro par num único mês e aqueles que nasceram gerarem também a partir do seu segundo mês.»

Se houver um par de coelhos recém-nascidos no início do primeiro mês, este par ainda não será fértil após um mês, continuando a haver apenas um par de coelhos no início do segundo mês. Este par de coelhos irá dar à luz outro par no início do terceiro mês, pelo que haverá dois pares no total. O par inicial de coelhos dará novamente à luz um outro par no início do quarto mês. Mas o segundo par de coelhos ainda não será fértil. Haverá apenas três pares de coelhos.

Usando notações modernas, seja P_n ser o número de pares de coelhos no início do mês n . O número de pares de coelhos P_{n+1} no mês $n + 1$ é a soma do número P_n de pares no mês n e do número de pares de recém-nascidos no mês $n + 1$. Mas só os pares de coelhos com pelo menos dois meses dão à luz novos pares de coelhos no mês $n + 1$. Estes são os pares que já lá estavam no mês $n - 1$ e o seu número é P_{n-1} . Por isso

$$P_{n+1} = P_n + P_{n-1}.$$

Temos aqui uma relação de recorrência, que nos dá a população no mês $n + 1$ em função da população nos meses anteriores. Por conseguinte, Fibonacci poderia facilmente construir a seguinte tabela, onde $1 + 1 = 2$, $1 + 2 = 3$, $2 + 3 = 5$, $3 + 5 = 8$, etc.

n	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
P_n	1	1	2	3	5	8	13	21	34	55	89	144	233

De facto, Fibonacci considerou como condição inicial a situação no mês $n = 2$. Como $P_{14} = 144 + 233 = 377$, obtendo-se 377 pares de coelhos doze meses após o início. Salientou ainda que esta sequência de números poderia continuar indefinidamente.

Depois de 1202, Fibonacci escreveu vários outros livros, tais como *Practica geometriae* em 1220 e *Liber quadratorum* (Livro dos Quadrados) em 1225. A sua reputação levou-o a ser recebido pelo imperador Frederico II, que era um amante da ciência. A partir de 1240, a República de Pisa concedeu a Fibonacci uma pensão anual. O ano da sua morte é desconhecido.

Durante os séculos seguintes, o problema dos coelhos de Fibonacci foi esquecido e não teve qualquer influência no desenvolvimento de modelos matemáticos para a dinâmica populacional. Vários cientistas encontraram a mesma sequência de números nos seus estudos, mas não se referiam a Fibonacci nem a qualquer população. Vários livros de Kepler contêm a obser-

vação de que a relação P_{n+1}/P_n converge, quando n tende ao infinito, para o número de ouro $\phi = (1 + \sqrt{5})/2$. Este é um caso particular de uma propriedade comum à maioria dos modelos populacionais: a tendência para aumentar geometricamente (ver capítulos 3 e 21). Em 1728 Daniel Bernoulli deduziu a fórmula exacta

$$P_n = \frac{1}{\sqrt{5}} \left[\frac{1 + \sqrt{5}}{2} \right]^n - \frac{1}{\sqrt{5}} \left[\frac{1 - \sqrt{5}}{2} \right]^n$$

enquanto estudava as séries definidas por recorrência. As obras completas de Fibonacci foram publicadas no século XIX. A partir daí, a sequência (P_n) começou a ser encontrada em livros de matemática recreativa sob o nome de sequência de Fibonacci.

É evidente que, para modelar uma população de coelhos, as hipóteses que levam à sequência de Fibonacci estão longe de ser realistas: não há mortalidade, sem separação de sexos, etc. Nas últimas décadas, o interesse por esta sequência na biologia advém do facto de várias plantas conterem estruturas que envolvem alguns dos números P_n . Por exemplo, 8 e 13 em pinhas ou 34 e 55 em girassóis. Uma revista científica, *The Fibonacci Quarterly*, é mesmo inteiramente dedicada às propriedades e aplicações da sequência de Fibonacci!

Leitura adicional

1. Bernoulli, D.: *Observationes de seriebus... Comment. Acad. Sci. Imp. Petropolitanae* 3, 85–100 (1728/1732) → *Die Werke von Daniel Bernoulli*, Band 2, Birkhäuser, Basel, 1982, 49–64.
2. Sigler, L.E.: *Fibonacci's Liber Abaci*. Springer, New York (2002).
3. Vogel, K.: Leonardo Fibonacci. In: Gillespie, C.C. (ed.) *Dictionary of Scientific Biography*, vol. 4, 604–613. Scribner, New York (1971)

Capítulo 2

Tabela de mortalidade de Halley (1693)

Em 1693, o famoso astrónomo inglês Edmond Halley estudou os registos de nascimento e morte da cidade de Breslávia, que tinham sido transmitidos à *Royal Society* por Caspar Neumann. Construiu uma tabela de mortalidade para todas as idades, com o número de sobreviventes de um grupo de pessoas nascidas no mesmo ano. Utilizou depois esta sua tabela para calcular o preço das rendas vitalícias. Este capítulo recorda este trabalho e coloca-o no contexto da vida de Halley e dos primeiros desenvolvimentos da «aritmética política» e da teoria das probabilidades, que interessou cientistas como Graunt, Petty, De Witt, Hudde, Huygens, Leibniz e de Moivre.

Edmond Halley nasceu em 1656, perto de Londres, filho de um rico fabricante de sabão. Começou a estudar no *Queen's College* da Universidade de Oxford e interessou-se ainda jovem pela astronomia. Quando o Observatório de Greenwich foi inaugurado em 1675, já Halley ia visitar Flamsteed, o Astrónomo Real. Interrompeu os estudos de 1676 a 1678 para ir à ilha de Santa Helena e estabelecer um catálogo das estrelas que se avistam no hemisfério sul. Regressado a Inglaterra, tornou-se membro da *Royal Society*. Publicou também as observações que tinha feito sobre a circulação dos ventos durante a viagem a Santa Helena. Em 1684 visitou Newton em Cambridge para discutir a ligação entre as leis de Kepler do movimento planetário e a força de atracção exercida pelo Sol. Encorajou Newton a escrever os famosos *Princípios Matemáticos da Filosofia Natural*, um livro que finalmente publicou às suas próprias custas. Trabalhava então como escrivão da *Royal Society*. Em 1689 concebeu um sino para o mergulho subaquático, que ele próprio testou.

Nessa época, Caspar Neumann, um teólogo de Breslávia, estava a recolher dados sobre o número de nascimentos e mortes na sua cidade. Breslávia pertencia ao império dos Habsburgos (está agora na Polónia e chama-se Wrocław). Os dados incluíam a idade com que as pessoas tinham morrido, pelo que podiam ser utilizados para construir uma tabela de mortalidade mostrando a probabilidade de sobrevivência até uma determinada idade.

A primeira tabela de mortalidade tinha sido publicada em Londres em 1662, num livro intitulado *Observações naturais e políticas feitas a partir dos boletins da mortalidade*. Este livro é geralmente considerado como o texto

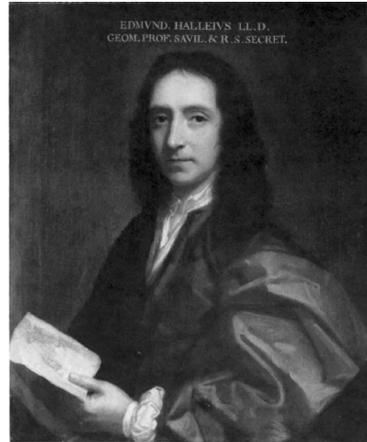


Figura 2.1:
Edmond Halley (1656–1742)

fundador quer da estatística quer da demografia e tem uma curiosa particularidade: as pessoas ainda hoje se perguntam se foi escrito por John Graunt, um comerciante indicado como autor na capa do livro, ou pelo seu amigo William Petty, um dos fundadores da *Royal Society*. Em todo o caso, a tabela de mortalidade contida no livro tentou tirar partido dos boletins com os registos regulares dos enterros e dos baptismos em Londres desde o início do século XVII. Estes documentos eram usados sobretudo para informar as pessoas das recorrentes epidemias de peste. Por este motivo, indicavam a causa de morte e não a idade com que as pessoas morriam. Para obter uma tabela de mortalidade com as hipóteses de sobrevivência em função da idade, Graunt ou Petty tiveram de adivinhar de que forma as diferentes causas de morte estavam relacionadas com os grupos etários. Assim sendo, esta tábua de mortalidade estava sujeita a grandes erros. No entanto, o livro teve muito êxito, com cinco edições entre 1662 e 1676. Várias cidades na Europa tinham começado a publicar boletins semelhantes aos de Londres.

Foi quase trinta anos após esta primeira tabela de mortalidade que, seguindo a sugestão de Leibniz, Neumann enviou a Henry Justel, o secretário da *Royal Society*, os seus dados demográficos da cidade de Breslavia para os anos 1687-1691. Justel morreu pouco tempo depois, e Halley ficou com os dados. Analisou-os e em 1693 publicou as suas conclusões no *Philosophical Transactions of the Royal Society*. O seu artigo chama-se *Uma estimativa dos graus de mortalidade da humanidade, extraída de curiosas tabelas de nascimentos e funerais na cidade de Breslavia, com uma tentativa de determinar o preço das rendas vitalícias*.

Durante o período de cinco anos em estudo, Halley notou que o número

de nascimentos em Breslávia era mais ou menos igual ao número de mortes, de modo que a população total era quase constante. Para simplificar a análise, ele assumiu que a população era exactamente estável: os números anuais de nascimentos (chamemos-lhe P_0), da população total, da população com a idade k (P_k) e de mortes com idade k (D_k) são todos constantes ao longo do tempo. Isto enfatiza uma outra interessante propriedade dos dados de Breslávia, porque tal simplificação não teria sido possível numa cidade em rápido crescimento como Londres, onde as estatísticas eram enviesadas pelo fluxo de população proveniente do campo.

Tabela 2.1: Tabela de mortalidade da Halley mostrando a população P_k de idade k .

k	P_k										
1	1000	15	628	29	539	43	417	57	272	71	131
2	855	16	622	30	531	44	407	58	262	72	120
3	798	17	616	31	523	45	397	59	252	73	109
4	760	18	610	32	515	46	387	60	242	74	98
5	732	19	604	33	507	47	377	61	232	75	88
6	710	20	598	34	499	48	367	62	222	76	78
7	692	21	592	35	490	49	357	63	212	77	68
8	680	22	586	36	481	50	346	64	202	78	58
9	670	23	579	37	472	51	335	65	192	79	49
10	661	24	573	38	463	52	324	66	182	80	41
11	653	25	567	39	454	53	313	67	172	81	34
12	646	26	560	40	445	54	302	68	162	82	28
13	640	27	553	41	436	55	292	69	152	83	23
14	634	28	546	42	427	56	282	70	142	84	20

Os dados de Breslávia tinham uma média de 1238 nascimentos por ano e foi este o valor que Halley atribuiu a P_0 . Em princípio, também calculou, a partir dos dados, a média anual de D_k , número de mortes das pessoas de idade k , para todos os $k \geq 0$. Construiu depois a Tabela 2.1 com os valores de P_k usando a fórmula

$$P_{k+1} = P_k - D_k, \quad (2.1)$$

Inversamente, pode-se encontrar os valores de D_k que utilizou a partir da fórmula $D_k = P_k - P_{k+1}$: $D_0 = 238$, $D_1 = 145$, $D_2 = 57$, $D_3 = 38$ e assim por diante. De facto, Halley alterou um pouco estes resultados, quer para obter números inteiros (este é o caso de D_1 , que foi ligeiramente alterado para que $P_1 = 1000$), quer para suavizar certas irregularidades devido ao pequeno número de mortes na velhice num estudo de cinco anos. Tomando a soma de

todos os números P_k na tabela, Halley obteve uma estimativa da população total de Breslávia, próxima¹ dos 34 000. Em resumo, este método tinha a grande vantagem de não exigir um censo geral, mas apenas o conhecimento do número de nascimentos e mortes e da idade com que as pessoas morreram durante alguns anos.

A tabela de mortalidade de Halley serviu de referência para várias obras no século XVIII (ver capítulo 4). De facto, embora os valores de P_k fossem específicos da cidade de Breslávia, pode-se considerar que a razão P_{k+1}/P_k era a probabilidade de sobreviver até à idade $k + 1$ sabendo que já se tinha atingido a idade k . Esta probabilidade podia ser razoavelmente utilizada para as populações de outras cidades europeias da época. Por exemplo, seria de esperar que uma criança com um ano de idade tivesse 661 hipóteses em 1 000 de atingir os 10 anos ou 598 hipóteses em 1 000 de atingir os 20 anos de idade.

Halley utilizou também a sua tabela de mortalidade para calcular o preço das rendas vitalícias. Durante os séculos XVI e XVII, várias cidades e estados vendiam estas rendas aos seus cidadãos para angariar dinheiro. Os compradores recebiam anualmente, e até à sua morte, uma quantia fixa de dinheiro, que era igual a uma certa percentagem da soma inicialmente paga, frequentemente o dobro da taxa de juros da época, mas independente da idade do comprador. Claro que a instituição corria o risco de falência se demasiadas pessoas com uma esperança de vida muito longa comprassem estas anuidades. O problema não poderia ser correctamente resolvido sem uma tabela de mortalidade fiável.

Em 1671, Johan De Witt, primeiro-ministro da Holanda, e Johannes Hudde, um dos presidentes de câmara da cidade de Amesterdão, já tinham pensado no problema de calcular o preço das rendas vitalícias. Temendo uma invasão das tropas francesas, queriam angariar dinheiro para fortalecer o exército. Existiam dados relativos a pessoas que tinham comprado rendas vitalícias várias décadas antes, em particular com a idade em que as rendas tinham sido compradas e com a idade em que as pessoas tinham morrido. Tinham conseguido calcular o preço das anuidades de forma mais ou menos correcta, mas o método foi posteriormente esquecido. A Holanda foi invadida no ano seguinte e De Witt foi linchado pela multidão.

Halley voltou a considerar o problema em 1693, com a tábua de mortalidade de Breslávia e assumindo uma taxa de juro de 6 %. O método de cálculo é simples. Sejam i a taxa de juros e R_k o preço pelo qual uma pessoa de idade k pode comprar uma renda de uma libra por ano. Esta pessoa tem uma probabilidade P_{k+n}/P_k de ainda estar viva na idade $k + n$. A libra que o Estado promete pagar se ela atingir esta idade pode ser obtida colocando $1/(1 + i)^n$

¹Halley indicou que o número de pessoas com mais de 84 anos era 107.

libras da soma inicial à taxa de juro i . Assim, se se assumir simplificadamente que a soma inicial é utilizada apenas para pagar as anuidades, o preço deve ser

$$R_k = \frac{1}{P_k} \left(\frac{P_{k+1}}{1+i} + \frac{P_{k+2}}{(1+i)^2} + \frac{P_{k+3}}{(1+i)^3} + \dots \right). \quad (2.2)$$

Halley obteve desta forma a Tabela 2.2, que mostra o factor R_k pelo qual a renda desejada tem de ser multiplicada para se obter a quantia inicial necessária. Em cada ano, um homem de 20 anos de idade receberia assim $1/12,78 \approx 7,8\%$ da quantia inicial. Mas um homem de 50 anos receberia $1/9,21 \approx 10,9\%$, porque teria menos anos para viver. Note-se que o dobro da taxa de juro corresponderia a uma renda igual a $12,0\%$ do valor inicial, ou equivalente a um preço igual a 8,33 vezes a renda.

Tabela 2.2: Factor multiplicador que dá o preço das rendas vitalícias.

Idade k	Preço R_k	Idade k	Preço R_k	Idade k	Preço R_k
1	10,28	25	12,27	50	9,21
5	13,40	30	11,72	55	8,51
10	13,44	35	11,12	60	7,60
15	13,33	40	10,57	65	6,54
20	12,78	45	9,91	70	5,32

Os cálculos são, evidentemente, bastante enfadonhos. Contudo, Halley pôde utilizar tabelas de logaritmos para obter mais rapidamente o termo geral $P_{k+n}/(1+i)^n$. Uma vez que não apresentou valores para P_k acima de 84 anos, não é possível verificar exactamente os seus cálculos. Finalmente, o trabalho de Halley não teve qualquer impacto imediato: durante várias décadas, as rendas vitalícias, em Inglaterra e noutros países, continuaram a ser vendidas a um preço independente da idade do comprador e a um preço muito inferior ao que deveria ser, por exemplo, 7 vezes a renda.

As questões derivadas das tabelas de mortalidade interessaram muitos cientistas durante o tempo de Halley. Em 1669, na correspondência com o seu irmão, o holandês Christiaan Huygens, autor em 1657 do primeiro folheto dedicado à teoria das probabilidades, discutiu a tabela de mortalidade de Graunt e o cálculo da esperança de vida ². Alguns anos antes de pôr Neumann em contacto com a *Royal Society*, Leibniz também escreveu sobre o cálculo da esperança de vida num ensaio que permaneceu inédito. Em 1709 foi a vez

²A esperança de vida na idade k é dada pela fórmula (2.2) com $i = 0$.

de Nikolaus I Bernoulli. Em 1725, Abraham de Moivre publicou todo um *Tratado sobre as anuidades*. Notou, em particular, que o preço R_k podia ser facilmente calculado para a velhice, uma vez que a fórmula (2.2) continha apenas alguns termos. Poder-se-ia então usar a fórmula de recorrência para trás

$$R_k = \frac{P_{k+1}}{P_k} \frac{1 + R_{k+1}}{1 + i},$$

o que é facilmente comprovado a partir de (2.2). Usando o valor que Halley dá para o preço aos 70 anos de idade, é possível verificar os outros valores³ da Tabela 2.2.

Depois desta pausa centrada na demografia, Halley voltou aos seus principais temas de investigação. Entre 1698 e 1700 navegou pelo Oceano Atlântico para desenhar um mapa do campo magnético da Terra. Em 1704 tornou-se professor da Universidade de Oxford. No ano seguinte, publicou um livro sobre cometas e previu que o cometa de 1682, que Kepler tinha observado em 1607, voltaria em 1758: ficou conhecido como «o cometa de Halley». Publicou também uma tradução do livro de Apollonius de Perga sobre cônicas. Em 1720, substituiu Flamsteed como Astrónomo Real. Tentou resolver o problema da determinação com precisão da longitude no mar a partir da observação da Lua, um problema de grande importância prática para a navegação. Morreu em Greenwich, em 1742, aos 86 anos de idade.

Leitura adicional

1. Fox, M.V.: *Scheduling the Heavens: The Story of Edmond Halley*. Morgan Reynolds, Greensboro, North Carolina (2007)
2. Graunt, J.: *Natural and Political Observations Mentioned in a Following Index and Made upon the Bills of Mortality* (1665). echo.mpiwg-berlin.mpg.de
3. Hald, A.: *A History of Probability and Statistics and Their Applications before 1750*. Wiley, Hoboken, New Jersey (2003).
4. Halley, E.: An estimate of the degrees of the mortality of mankind, drawn from curious tables of the births and funerals at the city of Breslávia; with an attempt to ascertain the price of annuities upon lives. *Phil. Trans. Roy. Soc. London* 17, 596–610 (1693). gallica.bnf.fr
5. Heyde, C.C.: John Graunt. In: Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.) *Statisticians of the Centuries*, 14–16. Springer, New York (2001)
6. Koch, P.: Caspar Neumann. In: Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.) *Statisticians of the Centuries*, 29–32. Springer, New York (2001)
7. Le Bras, H.: *Naissance de la mortalité*. Gallimard, Paris (2000)

³Parece haver alguns erros na tabela, em particular para as idades de 5 e 15 anos.

Capítulo 3

Euler e o crescimento geométrico das populações (1748–1761)

Euler escreveu sobre a dinâmica populacional em várias ocasiões. No seu tratado de 1748, *Introdução à Análise do Infinito*, o capítulo que trata da função exponencial contém quatro exemplos sobre o crescimento exponencial da população. Em 1760 publicou um artigo em que combinava o crescimento exponencial com a estrutura etária para a população. Este trabalho é precursor da teoria das populações estáveis, que foi desenvolvida no século XX e desempenha um papel importante na demografia. Em 1761, Euler ajudou também Süssmilch com a segunda edição do seu tratado sobre demografia. Elaborou um modelo interessante, que é uma espécie de variante da sequência de Fibonacci, mas não publicou a sua análise detalhada.

Leonhard Euler nasceu em 1707, em Basileia, na Suíça, filho de um pastor protestante. Em 1720, Euler iniciou os estudos na universidade, recebendo também aulas particulares de matemática de Johann Bernoulli, um dos matemáticos mais famosos da geração após Leibniz e Newton. Fez amizade com dois dos filhos de Johann Bernoulli: Nikolaus II e Daniel. Em 1727, Euler juntou-se a Daniel na recém-criada Academia de Ciências de São Petersburgo. Para além da matemática, interessou-se ainda pela física e por muitas outras disciplinas científicas e técnicas. Em 1741, o Rei Frederico II da Prússia convidou-o para director da secção de matemática da Academia das Ciências em Berlim. Euler publicou um número considerável de artigos e livros sobre todos os aspectos da mecânica (astronomia, elasticidade, fluidos, sólidos) e da matemática (teoria dos números, álgebra, séries infinitas, funções elementares, números complexos, cálculo diferencial e integral, equações diferenciais e às derivadas parciais, optimização, geometria) mas também sobre demografia. Foi o matemático mais prolífico do seu tempo.

Em 1748, Euler publicou um tratado em latim intitulado *Introdução à Análise do Infinito*. No capítulo sobre exponenciais e logaritmos apresentou seis exemplos: um sobre a teoria matemática das escalas musicais, outro sobre o reembolso de um empréstimo com juros, e quatro sobre a dinâmica populacional. No último, Euler assumiu que a população P_n no ano n satisfaz



Figura 3.1:
Euler (1707–1783)

$P_{n+1} = (1+x)P_n$ para todos os números inteiros n e em que a taxa de crescimento x é um número real positivo. Partindo de uma condição inicial P_0 , a população no ano n é dada por $P_n = (1+x)^n P_0$. A isto chama-se crescimento geométrico ou exponencial. O primeiro exemplo tem esta pergunta:

«Se a população de uma determinada região aumentar anualmente de um trigésimo e, a certa altura, houver 100 000 habitantes, queremos conhecer a população 100 anos depois.»

A resposta é $P_{100} = (1 + 1/30)^{100} \times 100\,000 \approx 2\,654\,874$. Para este exemplo Euler inspirou-se no censo de Berlim que teve lugar em 1747 e que rendeu uma estimativa de 107 224 para a população. Os cálculos mostram que a população pode aumentar mais de dez vezes no espaço de um século. Isto é precisamente o que tinha sido observado na altura para a cidade de Londres.

Deve-se notar que computar $(1 + 1/30)^{100}$ é muito fácil com uma calculadora de bolso moderna. Mas, no tempo de Euler, para obter rapidamente o resultado era necessário utilizar logaritmos, evitando assim numerosas multiplicações à mão. Primeiro calculava-se o logaritmo decimal (na base 10) de P_{100} . Pela propriedade fundamental dos logaritmos $\log(ab) = \log a + \log b$ temos $\log P_{100} = 100 \log(31/30) + \log(100\,000) = 100(\log 31 - \log 30) + 5$. Os logaritmos tinham sido introduzidos em 1614 pelo escocês John Napier. O seu amigo Henry Briggs publicou a primeira tabela de logaritmos decimais em 1617. Em 1628, o holandês Adriaan Vlacq completou o trabalho de Briggs publicando uma tabela com os logaritmos decimais de números inteiros de 1 a 100 000 com dez dígitos de precisão. Foi uma destas tabelas que Euler utilizou para obter $\log 30 \approx 1,477121255$, $\log 31 \approx 1,491361694$ e, finalmente, $\log P_{100} \approx 6,4240439$. Faltava encontrar o número P_{100} cujo

logaritmo era conhecido. Uma vez que os logaritmos decimais de números inteiros de 1 a 100.000 variam de 0 a 5, procura-se o logaritmo de $P_{100}/100$, que é 4,4240439. Pode verificar-se na tabela de logaritmos que $\log 26548 \approx 4,424031809$ e $\log 26549 \approx 4,424048168$. Substituindo a função logarítmica por uma linha recta entre 26 548 e 26 549, Euler obteve que

$$\frac{P_{100}}{100} \approx 26548 + \frac{4,4240439 - 4,424031809}{4,424048168 - 4,424031809} \approx 26548,74 .$$

Assim $P_{100} \approx 2\ 654\ 874$.

O segundo exemplo relativo à dinâmica populacional no livro de Euler é o seguinte:

«Uma vez que, após o Dilúvio, todos os homens descenderam de uma população de seis elementos, e supondo que a população duzentos anos depois era de 1 000 000, queremos determinar a taxa de crescimento anual.»

Partindo de $10^6 = (1+x)^{200} \times 6$, com uma calculadora de bolso obtemos $x = (10^6/6)^{1/200} - 1 \approx 0,061963$. Usando tabelas de logaritmos seria preciso passar por $\log(10^6) = 200 \log(1+x) + \log 6$ para obter $\log(1+x) = (6 - \log 6)/200 \approx 0,0261092$ e $1+x \approx 1,061963$. Assim, Euler poderia concluir que a população aumentava de $x \approx 1/16$ por ano. Para compreender a origem deste exemplo, é preciso lembrar que os filósofos contemporâneos começavam a negar a verdade das histórias bíblicas. Uma leitura literal fixava a época do Dilúvio Universal por volta de 2350 AC com os seguintes sobreviventes: Noé, os seus três filhos e as suas esposas. O livro de Génesis diz:

«Esses foram os três filhos de Noé; a partir deles toda a terra foi povoada.»

Uma taxa de crescimento da população de 1/16 (ou 6,25 %) por ano após o Dilúvio não parecia demasiado irrealista para Euler. Sendo o filho de um pastor protestante e mantendo-se religioso toda a vida, concluiu:

«Por esta razão, é bastante ridículo que os incrédulos objectem que, começando com um único homem e num espaço de tempo tão curto, a Terra inteira não pudesse ser povoada.»¹

¹No livro publicado por Graunt em 1662 (ver capítulo 2), encontra-se uma observação semelhante:

«Um casal, Adão e Eva, duplicando-se a cada 64 anos durante 5 160 anos, que é

Euler também notou que, se o crescimento tivesse continuado ao mesmo ritmo até 400 anos após o Dilúvio, a população teria sido de $(1+x)^{400} \times 6 = (10^6/6)^2 \times 6 \approx 166$ mil milhões:

«No entanto, a Terra inteira nunca seria capaz de suportar essa população.»

Esta ideia seria detalhadamente desenvolvida por Malthus meio século mais tarde (ver capítulo 5).

No terceiro exemplo, Euler pergunta:

«Se em cada século a população humana duplicar, qual é a taxa anual de crescimento?»

Uma vez que $(1+x)^{100} = 2$, usando uma calculadora de bolso temos $x = 2^{1/100} - 1 \approx 0,00695$. Com tabelas de logaritmos, $100 \log(1+x) = \log 2$. Então, $\log(1+x) \approx 0,0030103$ e $1+x \approx 1,00695$. Portanto, a população cresce $x \approx 1/144$ por ano. O quarto e último exemplo levanta uma questão semelhante:

«Se a população humana aumentar anualmente de $1/100$, gostaríamos de saber quanto tempo será preciso para que a população se torne dez vezes maior.»

Sendo $(1+1/100)^n = 10$, obtemos $n \log(101/100) = 1$. Então, $n \approx 231$ anos. Isto é tudo o que se pode encontrar na *Introdução à Análise do Infinito*, de 1748, relativamente à dinâmica das populações. Alguns anos mais tarde, Euler voltaria a este assunto com mais detalhe.

Em 1760 publicou nos anais da Academia das Ciências de Berlim uma obra intitulada *Uma investigação geral sobre a mortalidade e a multiplicação da espécie humana*. Este trabalho foi uma espécie de síntese entre a sua anterior análise do crescimento geométrico das populações e estudos anteriores sobre tabelas de vida (ver capítulo 2). Euler apresentou, por exemplo, este problema:

«Conhecendo o número de nascimentos e enterros que ocorrem no decurso de um ano, encontrar o número de todos os vivos e o seu aumento anual, para uma dada hipótese de mortalidade.»

a idade do mundo de acordo com as Sagradas Escrituras, produzirá muito mais pessoas do que as que estão agora nele. Portanto, a idade do mundo não está acima dos 100 mil anos, como alguns imaginam em vão, nem é superior ao que as Escritura indicam.»

Euler assumiu serem conhecidos os seguintes números:

- o número de nascimentos B_n durante o ano n ;
- o número de mortes D_n durante o ano n ;
- a proporção q_k de recém-nascidos que atingem a idade $k \geq 1$.

Sendo P_n a população no ano n , Euler ainda supôs implicitamente que:

- a população aumenta geometricamente: $P_{n+1} = rP_n$ (fixamos $r = 1 + x$);
- a proporção entre nascimentos e população é constante: $B_n/P_n = m$.

Estes dois pressupostos implicam que o número de nascimentos aumenta geometricamente e ao mesmo ritmo: $B_{n+1} = rB_n$. Euler considerou então o estado da população com cem anos de intervalo, ou seja, entre os anos $n = 0$ e $n = 100$, assumindo que ninguém sobrevive para além de cem anos. Para esclarecer este raciocínio, seja $P_{k,n}$ ($k \geq 1$) a população viva no início do ano n e que nasceu no ano $n - k$. Seja $P_{0,n} = B_n$ o número de nascimentos durante o ano n . A partir da definição da taxa de sobrevivência q_k , temos $P_{k,n} = q_k P_{0,n-k} = q_k B_{n-k}$. Portanto

$$\begin{aligned} r^{100} P_0 = P_{100} &= P_{0,100} + P_{1,100} + \cdots + P_{100,100} \\ &= B_{100} + q_1 B_{99} + \cdots + q_{100} B_0 \\ &= (r^{100} + r^{99} q_1 + \cdots + q_{100}) B_0. \end{aligned}$$

Dividindo esta equação por $r^{100} P_0$, obtemos

$$1 = m \left(1 + \frac{q_1}{r} + \frac{q_2}{r^2} + \cdots + \frac{q_{100}}{r^{100}} \right). \quad (3.1)$$

É esta a equação que, por vezes em demografia, se denomina por «equação de Euler». Contando separadamente os nascimentos e as mortes, obtemos

$$rP_n = P_{n+1} = P_n - D_n + B_{n+1} = P_n - D_n + rB_n. \quad (3.2)$$

Assim, o número de mortes também aumenta geometricamente: $D_{n+1} = rD_n$. Além disso,

$$\frac{1}{m} = \frac{P_n}{B_n} = \frac{D_n/B_n - r}{1 - r}. \quad (3.3)$$

Substituindo isto na equação (3.1), chegamos finalmente à equação

$$\frac{D_n/B_n - 1}{1 - r} = \frac{q_1}{r} + \frac{q_2}{r^2} + \cdots + \frac{q_{100}}{r^{100}}, \quad (3.4)$$

onde já só existe uma incógnita: r . Temos aqui aquilo a que normalmente se chama uma equação implícita, porque não podemos obter r em função dos outros parâmetros. Contudo, podemos calcular separadamente o primeiro e o segundo membros da equação (3.4) para um valor fixo de r e depois variar r até que os dois lados sejam iguais. O valor de r assim obtido dá a taxa de crescimento $x = r - 1$ da população. Note-se que a partir das equações (3.1) e (3.3), obtemos a seguinte expressão para a população P_n :

$$P_n = B_n \left(1 + \frac{q_1}{r} + \frac{q_2}{r^2} + \dots + \frac{q_{100}}{r^{100}} \right).$$

Quando a população é estacionária ($r = 1$), esta expressão é a mesma que Halley usou para estimar a população da cidade de Breslávia (ver capítulo 2).

Euler também analisou a seguinte questão:

«Sendo dadas as hipóteses de mortalidade e fecundidade, e conhecido o número total de pessoas vivas, descobrir quantas existem em cada idade.»

Uma vez que as taxas de sobrevivência q_k e de fertilidade m são conhecidos, a taxa de crescimento r pode ser calculada a partir da equação (3.1). Durante o ano n , o número de pessoas nascidas no ano $n - k$ é $q_k B_{n-k} = q_k B_n / r^k$ (com $q_0 = 1$). Assim, a proporção da população total que tem a idade k é

$$\frac{q_k / r^k}{1 + q_1 / r + q_2 / r^2 + \dots + q_{100} / r^{100}}.$$

Esta proporção é constante. Usando a terminologia de Lotka (ver capítulo 10), diz-se que a população é «estável»: a pirâmide etária mantém a mesma forma ao longo do tempo.

Euler voltou depois ao problema da construção de uma tabela de mortalidade quando a população não é estacionária mas aumenta geometricamente:

«Descobrir a lei da mortalidade quando se conhece o número de todos os vivos, bem como o número de nascimentos e o número de mortes em cada idade no decurso de um ano.»

Euler definia lei de mortalidade como sendo o conjunto dos coeficientes de sobrevivência q_k . Presume-se aqui que a população total é conhecida através de um censo, o que não era o caso de Halley (ver capítulo 2). A equação (3.2) mostra que a taxa de crescimento é $r = (P_n - D_n) / (P_n - B_n)$. Seja $D_{k,n}$ o número de pessoas que morrem com a idade k durante o ano n : estas pessoas nasceram no ano $n - k$. Portanto, $D_{k,n} = (q_k - q_{k+1}) B_{n-k}$. Mas

$B_{n-k} = B_n/r^k$. Os coeficientes de sobrevivência q_k podem, assim, ser calculados através da fórmula de recorrência $q_{k+1} = q_k - r^k D_{k,n}/B_n$ para todos os $k \geq 0$, com $q_0 = 1$. Esta fórmula, multiplicada por B_n , dá a fórmula (2.1) utilizada por Halley para o caso estacionário $r = 1$. No entanto, Euler insistiu no facto de o seu método de cálculo dos coeficientes de sobrevivência q_k assumir que a população aumenta regularmente, excluindo incidentes como epidemias de peste, guerras, fome, etc. Se os censos no tempo de Euler tivessem registado a idade da população (como na Suécia), esta suposição teria sido desnecessária e os coeficientes q_k poderiam ter sido calculados mais facilmente.

Conhecidos os coeficientes de sobrevivência q_k , Euler mostrou também como calcular o preço das anuidades de vida. Euler utilizou uma taxa de juro de 5% e a tabela de vida publicada em 1742 pelo holandês Willem Kersseboom, mas não mencionou as obras de Halley ou de Moivre sobre este assunto.

Euler não era o único cientista interessado em demografia na Academia de Berlim. O seu colega Johann Peter Süssmilch tinha publicado, em 1741, um tratado em alemão intitulado *A Ordem Divina nas Mudanças da Geração Humana, Através do Nascimento, da Morte e da Procriação do Mesmo Estabelecido*, que é actualmente considerado como o primeiro tratado inteiramente dedicado à demografia. Süssmilch também escreveu o livro *Sobre o Rápido Crescimento da Cidade de Berlim*, em 1752.



Figura 3.2:
Süssmilch (1707–1767)

Em 1761, Süssmilch publicou uma segunda edição do seu tratado. No capítulo *Sobre a taxa de aumento e sobre o tempo de duplicação das populações*, incluiu um interessante modelo matemático que Euler elaborou para ele. O modelo era semelhante ao de Fibonacci (ver capítulo 1), mas para uma população humana. Começando com um casal (um homem e uma mulher)

ambos com 20 anos de idade no ano 0, Euler assumiu que as pessoas casam aos 20, morrem aos 40 anos e que cada casal terá seis filhos: dois filhos (um menino e uma menina) aos 22, outros dois aos 24 e os últimos dois aos 26. Contando os anos dois a dois para que B_i seja o número de nascimentos durante o ano $2i$, Euler concluiu que

$$B_i = B_{i-11} + B_{i-12} + B_{i-13} \tag{3.5}$$

para todo o $i \geq 1$. As condições iniciais correspondem a $B_{-12} = 0, B_{-11} = 0, B_{-10} = 2$ e $B_i = 0$ para $-9 \leq i \leq 0$. Euler pode assim calcular o número de nascimentos, como mostra a segunda coluna da tabela de Euler. O número de mortes D_i no ano $2i$ é então igual ao número de nascimentos no ano $2i - 40$: $D_i = B_{i-20}$ para $i \geq 10$, enquanto $D_i = 0$ para $i \leq 9$. Quanto ao número P_i de pessoas vivas no ano $2i$, é igual ao número de pessoas vivas no ano $2i - 2$, mais o número de nascimentos no ano $2i$, menos o número de mortes no ano $2i$: $P_i = P_{i-1} + B_i - D_i$.

Este capítulo do livro de Süßmilch termina com uma observação que já poderia ter sido feita sobre a sequência de Fibonacci:

«A grande desordem que parece prevalecer na tabela de Euler não impede que o número de nascimentos siga uma espécie de progressão a que se pode chamar série recorrente [...] Qualquer que seja a desordem inicial destas progressões, elas transformam-se numa progressão geométrica se não forem interrompidas e as desordens do início desvanecem-se pouco a pouco e desaparecem quase completamente.»

O livro não avança mais sobre as questões matemáticas deste modelo populacional. No entanto, Euler levou o estudo muito mais longe num manuscrito intitulado *Sobre a multiplicação da raça humana*, que permaneceu inédito durante a sua vida. Procurando uma solução para a equação (3.5) na forma $B_i = cr^i$, ou seja, na forma de uma progressão geométrica, obteve após simplificação uma equação polinomial de grau 13: $r^{13} = r^2 + r + 1$. Procurou uma solução próxima de $r = 1$ e notou, usando uma tabela de logaritmos para o cálculo de r^{13} , que

$$1 + r + r^2 - r^{13} \approx \begin{cases} 0,212 & \text{si } r = 1,09, \\ -0,142 & \text{si } r = 1,10. \end{cases}$$

Assim, a equação tem uma raiz entre 1,09 e 1,10. Aproximando a função $1 + r + r^2 - r^{13}$ por um segmento de reta neste intervalo, Euler obteve

$$r \approx \frac{0,142 \times 1,09 + 0,212 \times 1,10}{0,142 + 0,212} \approx 1,0960.$$

Tabela 3.1: Tabela de Euler.

i	Nasci- mentos	Mortes	Vivos	i	Nasci- mentos	Mortes	Vivos
0	0	0	2	40	20	0	206
1	2	0	4	41	8	0	214
2	2	0	6	42	2	0	216
3	2	0	8	43	0	2	214
4	0	0	8	44	0	6	208
5	0	0	8	45	2	12	198
6	0	0	8	46	10	14	194
7	0	0	8	47	30	12	212
8	0	0	8	48	60	6	266
9	0	0	8	49	90	2	354
10	0	2	6	50	102	0	456
11	0	0	6	51	90	0	546
12	2	0	8	52	60	0	606
13	4	0	12	53	30	0	636
14	6	0	18	54	10	2	644
15	4	0	22	55	2	8	638
16	2	0	24	56	2	20	620
17	0	0	24	57	12	32	600
18	0	0	24	58	42	38	604
19	0	0	24	59	100	32	672
20	0	0	24	60	180	20	832
21	0	2	22	61	252	8	1076
22	0	2	20	62	282	2	1356
23	2	2	20	63	252	0	1608
24	6	0	26	64	180	0	1788
25	12	0	38	65	100	2	1886
26	14	0	52	66	42	10	1918
27	12	0	64	67	14	30	1902
28	6	0	70	68	16	60	1858
29	2	0	72	69	56	90	1824
30	0	0	72	70	154	102	1876
31	0	0	72	71	322	90	2108
32	0	2	70	72	532	60	2580
33	0	4	66	73	714	30	3264
34	2	6	62	74	786	10	4040
35	8	4	66	75	714	2	4752
36	20	2	84	76	532	2	5282
37	32	0	116	77	322	12	5592
38	38	0	154	78	156	42	5706
39	32	0	186	79	72	100	5678

Sendo os anos contados dois a dois, o número de nascimentos tende a ser multiplicado por \sqrt{r} em cada ano. Este número duplica a cada n anos se $(\sqrt{r})^n = 2$, i.e. a cada $n = 2 \log 2 / \log r \approx 15$ anos. Uma vez que assintoticamente $B_i \approx c r^i$ e que o número D_i de mortes no ano $2i$ é igual a B_{i-20} , obtemos $D_i \approx B_i / r^{20}$ com $r^{20} \approx 6,25$. O número de nascimentos é cerca de seis vezes o número de mortes. Sendo o número P_i de pessoas vivas no ano $2i$ igual a $B_i + B_{i-1} + \dots + B_{i-19}$, também obtemos que

$$P_i \approx B_i \left(1 + \frac{1}{r} + \dots + \frac{1}{r^{19}} \right) = B_i \frac{1 - r^{20}}{r^{19} - r^{20}} \approx 9,59 B_i .$$

A população total é cerca de dez vezes maior do que o número de nascimentos.

A prova de que a sequência (B_i) apresentada na Tabela 3.1 cresce de facto assintoticamente com r^i é mais complicada. Era conhecido desde o trabalho de Abraham de Moivre sobre as séries recorrentes que, ao introduzir a função geradora $f(x) = \sum_{i=0}^{+\infty} B_i x^i$, poderia exprimir-se $f(x)$ como uma função racional. Euler tinha explicado o método na sua *Introdução à Análise do Infinito*, em 1748: a relação recorrente (3.5) dá de facto

$$\begin{aligned} f(x) &= \sum_{i=0}^{12} B_i x^i + \sum_{i=13}^{+\infty} (B_{i-11} + B_{i-12} + B_{i-13}) x^i \\ &= 2x + 2x^2 + 2x^3 + 2x^{12} + f(x) (x^{11} + x^{12} + x^{13}) . \end{aligned}$$

Por isso

$$f(x) = \frac{2x + 2x^2 + 2x^3 + 2x^{12}}{1 - x^{11} - x^{12} - x^{13}} .$$

Euler sabia que uma tal função racional podia decompor-se na forma

$$f(x) = \frac{a_1}{1 - \frac{x}{x_1}} + \dots + \frac{a_{13}}{1 - \frac{x}{x_{13}}} ,$$

em que os números x_1, \dots, x_{13} são as raízes reais ou complexas da equação $1 - x^{11} - x^{12} - x^{13} = 0$. Portanto

$$f(x) = \sum_{i \geq 0} a_1 \left(\frac{x}{x_1} \right)^i + \dots + a_{13} \left(\frac{x}{x_{13}} \right)^i .$$

Dado que B_i é o coeficiente de x^i em $f(x)$, Euler obteve

$$B_i = \frac{a_1}{(x_1)^i} + \dots + \frac{a_{13}}{(x_{13})^i} \approx \frac{a_k}{(x_k)^i}$$

com $i \rightarrow +\infty$, onde x_k é a raiz com o menor módulo. Por outras palavras, B_i tende a crescer geometricamente como $(1/x_k)^i$. Resta notar que x_k é a raiz da equação $1 - x^{11} - x^{12} - x^{13} = 0$ se e só se $r = 1/x_k$ for uma raiz da equação $r^{13} = r^2 + r + 1$. Alguns detalhes da prova foram posteriormente esclarecidos por Gumbel em 1916.

Süssmilch publicou uma terceira edição do seu tratado em 1765 e morreu em Berlim em 1767. Euler regressou a São Petersburgo em 1766, quando se deterioraram as suas relações com o rei da Prússia. Apesar de ter perdido a visão, continuou a publicar, com a ajuda dos seus filhos e colegas, um grande número de obras, especialmente sobre álgebra, cálculo integral, óptica e construção naval. As suas *Cartas Sobre Diferentes Assuntos de Filosofia Natural Dirigidas a uma Princesa Alemã*, escritas em Berlim entre 1760 e 1762, foram publicadas entre 1768 e 1772 e tornaram-se um best-seller em toda a Europa. Euler morreu em São Petersburgo, em 1783. A sua contribuição para a demografia matemática, especialmente a sua análise da pirâmide etária «estável» numa população em crescimento exponencial, só seria redescoberta no século XX (ver capítulos 10 e 21).

Leitura adicional

1. Euler, L.: Recherches générales sur la mortalité et la multiplication du genre humain. *Hist. Acad. R. Sci. B.-Lett. Berl.* 16, 144–164 (1760). eulerarchive
2. Euler, L.: Sur la multiplication du genre humain. In: *Leonhardi Euleri Opera omnia*, Ser. I, vol. 7, 545–552. Teubner, Leipzig (1923)
3. Euler, L.: *Introductio in analysin infinitorum* (1748) → *Opera omnia*, Ser. I, vol. 8, Teubner, Leipzig (1922). gallica.bnf.fr
4. Fellmann, E.A.: *Leonhard Euler*. Birkhäuser, Basel (2007)
5. Gumbel, E.J.: Eine Darstellung statistischer Reihen durch Euler. *Jahresber. dtsh. Math. Ver.* 25, 251–264 (1917). digizeitschriften.de
6. Reimer, K.F.: Johann Peter Süssmilch, seine Abstammung und Biographie. *Arch. soz. Hyg. Demogr.* 7, 20–28 (1932)
7. Rohrbasser, J.M.: Johann Peter Süssmilch. In: Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.) *Statisticians of the Centuries*, 72–76. Springer, New York (2001)
8. Süssmilch, J.P.: *Die göttliche Ordnung*. Berlin (1761). mpiwg-berlin.mpg.de
9. Warusfel, A.: *Euler, les mathématiques et la vie*. Vuibert, Paris (2009)

Capítulo 4

Daniel Bernoulli, d'Alembert e a inoculação da varíola (1760)

Em 1760, Daniel Bernoulli escreveu um artigo modelando a varíola. Nessa época havia grande controvérsia em torno da inoculação, uma prática que podia proteger as pessoas mas que também podia ser mortal. Bernoulli utilizou as tabelas de vida de Halley e dados relativos à varíola para mostrar que a inoculação era vantajosa se o risco associado de morrer fosse inferior a 11 %. A inoculação poderia aumentar a esperança de vida à nascença até três anos. D'Alembert criticou o trabalho de Bernoulli, que foi o primeiro modelo matemático em epidemiologia.

Daniel Bernoulli nasceu em 1700 em Groningen, nos Países Baixos. A sua família incluía já dois matemáticos famosos: o pai Johann Bernoulli e o tio Jakob Bernoulli. Em 1705, Johann mudou-se para Basileia, na Suíça, onde assumiu a cátedra deixada vaga pela morte de Jakob. Johann não queria que o filho estudasse matemática e, por isso, Daniel virou-se para a medicina, obtendo o doutoramento em 1721 com uma tese sobre a respiração. Mudou-se para Veneza e começou a debruçar-se sobre a Matemática, publicando um livro em 1724. Tendo ganho um prémio da Academia das Ciências de Paris nesse mesmo ano pelo ensaio *Sobre a perfeição da ampulheta num navio no mar*, conseguiu uma cátedra na nova Academia de São Petersburgo. Durante esses anos, trabalhou especialmente em séries recorrentes e no «Paradoxo de São Petersburgo» da teoria das probabilidades. Em 1733, Daniel Bernoulli regressou à Universidade de Basileia, onde, sucessivamente, ensinou botânica, fisiologia e física. Em 1738 publicou um livro sobre dinâmica dos fluidos que se tornou famoso na história da Física. Por volta de 1753 interessou-se, ao mesmo tempo que Euler e d'Alembert, pelo problema das cordas vibratórias, o que deu origem a uma importante controvérsia matemática.

Em 1760 submeteu à Academia das Ciências de Paris um trabalho intitulado *A tentativa de uma nova análise da mortalidade causada pela varíola e das vantagens da inoculação para a evitar*. A questão era se a inoculação (a introdução voluntária de uma pequena quantidade de varíola menos virulenta no corpo para a proteger contra infecções posteriores) deveria ser encorajada, mesmo que por vezes se tratasse de uma intervenção mortal. Esta técnica



Figura 4.1: Daniel Bernoulli
(1700–1782)

era conhecida há muito tempo na Ásia e tinha sido introduzida em 1718 em Inglaterra por Lady Montagu, esposa do embaixador britânico no Império Otomano. Em França, apesar da morte do filho mais velho de Luís XIV devido à varíola em 1711, a inoculação foi olhada com desconfiança. Voltaire, que tinha sobrevivido à varíola em 1723 e que tinha vivido vários anos no exílio em Inglaterra, ficando a par das últimas inovações, apelou à inoculação nas suas *Cartas Filosóficas* de 1734. O cientista francês La Condamine, que também tinha sobrevivido à varíola, defendeu a inoculação na Academia das Ciências em Paris em 1754.

Antes de morrer em Basileia em 1759, Maupertuis encorajou Daniel Bernoulli a estudar o problema da inoculação de um ponto de vista matemático. Mais precisamente, o desafio era encontrar uma forma de comparar o benefício a longo prazo da inoculação com o risco imediato de morrer. Para este fim, Bernoulli fez as seguintes hipóteses simplificadoras:

- pessoas infectadas com varíola pela primeira vez morrem com probabilidade p (independentemente da idade) e sobrevivem com probabilidade $1 - p$;
- todos têm a probabilidade q de ser infectados todos os anos; mais precisamente, a probabilidade de um indivíduo ser infectado entre as idades x e $x + dx$ é qdx , onde dx é um período de tempo infinitesimal;
- as pessoas que sobrevivem à varíola estão protegidas contra novas infecções para o resto da vida (ficam imunizadas).

Seja $m(x)$ a mortalidade na idade x devido a outras causas que não a varíola: a probabilidade de um indivíduo morrer num período de tempo infinitesimal

dx entre as idades x e $x + dx$ é $m(x) dx$. Considerando um grupo de P_0 pessoas nascidas no mesmo ano, vamos chamar

- $S(x)$ ao número de pessoas «susceptíveis» que ainda estão vivas na idade x sem nunca terem sido infectadas com varíola;
- $R(x)$ ao número de pessoas que estão vivas na idade de x e que sobreviveram à varíola;
- $P(x) = S(x) + R(x)$ ao número total de pessoas vivas na idade x .

O nascimento corresponde à idade $x = 0$. Portanto $S(0) = P(0) = P_0$ e $R(0) = 0$. Aplicando os métodos de cálculo desenvolvidos no final do século XVII por Newton, por Leibniz e mais tarde pelo seu pai, Daniel Bernoulli notou que, entre a idade x e a idade $x + dx$ (com dx infinitamente pequeno), cada indivíduo susceptível tem uma probabilidade $q dx$ de ser infectado com varíola e uma probabilidade $m(x) dx$ de morrer de outras causas. Assim, a variação do número de pessoas susceptíveis é $dS = -Sq dx - Sm(x) dx$, dando origem à equação diferencial

$$\frac{dS}{dx} = -qS - m(x)S. \quad (4.1)$$

Nesta equação, dS/dx é a derivada da função $S(x)$. Durante o mesmo pequeno intervalo de tempo, o número de pessoas que morrem de varíola é $pSq dx$ e o número de pessoas que sobrevivem à varíola é $(1 - p)Sq dx$. Além disso, há também $Rm(x) dx$ pessoas que morrem de causas diferentes da varíola. Isto leva a uma segunda equação diferencial:

$$\frac{dR}{dx} = q(1 - p)S - m(x)R. \quad (4.2)$$

Adicionando as duas equações, obtemos

$$\frac{dP}{dx} = -pqS - m(x)P. \quad (4.3)$$

A partir das equações (4.1) e (4.3), Bernoulli deduziu que a fracção de pessoas que ainda são susceptíveis na idade x é

$$\frac{S(x)}{P(x)} = \frac{1}{(1 - p)e^{qx} + p}. \quad (4.4)$$

Para obter a fórmula (4.4), Bernoulli eliminou $m(x)$ das equações (4.1) e (4.3):

$$-m(x) = q + \frac{1}{S} \frac{dS}{dx} = pq \frac{S}{P} + \frac{1}{P} \frac{dP}{dx}.$$

Reorganizando os termos, vem

$$\frac{1}{P} \frac{dS}{dx} - \frac{S}{P^2} \frac{dP}{dx} = -q \frac{S}{P} + pq \left[\frac{S}{P} \right]^2.$$

O primeiro membro da equação é a derivada de $f(x) = S(x)/P(x)$, que é a fracção de pessoas susceptíveis da população com a idade x . Assim,

$$\frac{df}{dx} = -qf + pqf^2. \quad (4.5)$$

A solução deste tipo de equações era conhecida há várias décadas, graças aos trabalhos de Jakob Bernoulli, tio de Daniel. Dividindo a equação por f^2 e fixando $g(x) = 1/f(x)$, vemos que $dg/dx = qg - pq$ e que $g(0) = 1/f(0) = 1$. Definindo $h(x) = g(x) - p$, obtemos $dh/dx = qh$. Portanto $h(x) = h(0)e^{qx} = (1-p)e^{qx}$. Finalmente $g(x) = (1-p)e^{qx} + p$ e $f(x) = 1/g(x)$.

Para aplicar a sua teoria, Bernoulli usou a tabela de mortalidade de Halley (ver capítulo 2). Esta tabela dá o número de pessoas ainda vivas no início do ano x (com $x = 1, 2, \dots$) a partir de um grupo de 1238 pessoas nascidas durante o ano 0. Mas, no âmbito do seu modelo, Bernoulli precisava do número de pessoas $P(x)$ que realmente atingem a idade x , o que é ligeiramente diferente. Porque Bernoulli - como a maioria dos seus contemporâneos - não percebeu a diferença (o artigo de Halley não é muito explícito), manteve os números da tabela de Halley excepto o primeiro número 1238, que substituiu por 1300 para obter uma mortalidade realista durante o primeiro ano de vida. Estes números são mostrados na segunda coluna da tabela 4.1.

Bernoulli escolheu $p = 1/8 = 12,5\%$ para a probabilidade de morrer de varíola, o que está de acordo com as observações do seu tempo. A probabilidade anual de apanhar a varíola q não pôde ser estimada directamente. Assim, Bernoulli provavelmente tentou vários valores para q e finalmente escolheu aquele para o qual o número de mortes devidas à varíola depois de todos os cálculos é de cerca de 1/13 do número total de mortes, uma proporção que tinha sido observada em várias cidades europeias. A escolha $q = 1/8$ por ano acabou por dar um bom ajuste, como veremos a seguir¹.

¹O facto de p e q serem iguais é apenas uma coincidência.

Tabela 4.1: A tábua de mortalidade de Halley com os cálculos de Bernoulli.

Idade x	Vivo $P(x)$	Susceptível $S(x)$	Imune $R(x)$	Mortes por varíola	Sem varíola $P^*(x)$
0	1 300	1 300	0	17,2	1 300
1	1 000	896	104	12,3	1 015
2	855	685	170	9,8	879
3	798	571	227	8,2	830
4	760	485	275	7,0	799
5	732	416	316	6,1	777
6	710	359	351	5,2	760
7	692	311	381	4,6	746
8	680	272	408	4,0	738
9	670	238	432	3,5	732
10	661	208	453	3,0	726
11	653	182	471	2,7	720
12	646	160	486	2,3	715
13	640	140	500	2,1	711
14	634	123	511	1,8	707
15	628	108	520	1,6	702
16	622	94	528	1,4	697
17	616	83	533	1,2	692
18	610	72	538	1,1	687
19	604	63	541	0,9	681
20	598	55	543	0,8	676
21	592	49	543	0,7	670
22	586	42	544	0,6	664
23	579	37	542	0,5	656
24	572	32	540		649
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮

Com a fórmula (4.4) e os valores de $P(x)$ na segunda coluna da tabela, podemos calcular o número $S(x)$ de pessoas susceptíveis com idade x : é a terceira coluna da tabela arredondada para o número inteiro mais próximo. A quarta coluna mostra o número $R(x) = P(x) - S(x)$ de pessoas com idade x que sobreviveram à varíola. A quinta coluna mostra, na linha correspondente à idade x , o número de mortes devidas à varíola entre as idades x e $x + 1$. Em teoria, este número deveria ser o integral $pq \int_x^{x+1} S(t) dt$ mas a fórmula $pq[S(x) + S(x + 1)]/2$ dá uma boa aproximação, como se vê na figura 4.2: a área do trapézio está próxima da área sob a curva, ou seja, do integral da função.

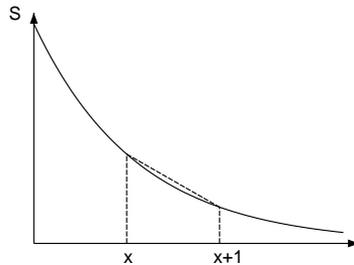


Figura 4.2: A área do trapézio a traçado é uma aproximação do integral da função S entre x e $x + 1$.

Bernoulli notou que a soma de todos os números da quinta coluna dá 98 mortes por varíola antes dos 24 anos de idade. Se mantivéssemos a tabela para as idades mais avançadas, encontraríamos apenas mais três mortes por varíola entre as 32 pessoas que ainda são susceptíveis aos 24 anos de idade. Em resumo, partindo de 1 300 nascimentos, o destino de 101 pessoas é morrer de varíola. Esta é quase exactamente a fracção esperada de $1/13$.

Bernoulli considerou então a situação em que a varíola seria inoculada a todos à nascença e não causaria quaisquer mortes. A varíola seria erradicada e a questão é estimar o aumento da esperança de vida. A partir do mesmo número de nascimentos P_0 , chamemos $P^*(x)$ ao número de pessoas com idade x quando a varíola tiver desaparecido. Então,

$$\frac{dP^*}{dx} = -m(x)P^*. \quad (4.6)$$

e temos

$$P^*(x) = \frac{P(x)}{1 - p + pe^{-qx}}, \quad (4.7)$$

onde $P(x)$ é, como anteriormente, a população com idade x quando a varíola está presente.

De facto, eliminando $m(x)$ nas equações (4.6) e (4.3), Bernoulli obteve, após simplificação,

$$\frac{1}{P^*} \frac{dP}{dx} - \frac{P}{P^{*2}} \frac{dP^*}{dx} = -pq \frac{S}{P} \frac{P}{P^*}.$$

Definindo $h(x) = P(x)/P^*(x)$ e usando a fórmula (4.4), multiplicou o numerador e o denominador por e^{-qx} e obteve

$$\frac{1}{h} \frac{dh}{dx} = -pq \frac{e^{-qx}}{1 - p + pe^{-qx}},$$

que é equivalente a $\frac{d}{dx} \log h = \frac{d}{dx} \log(1 - p + pe^{-qx})$, onde \log representa aqui o logaritmo neperiano e não o logaritmo decimal. Mas $h(0) = 1$. Então $h(x) = 1 - p + pe^{-qx}$.

Note-se que a proporção $P(x)/P^*(x)$ tende para $1 - p$ quando a idade x é suficientemente grande. A sexta coluna da tabela 4.1 mostra $P^*(x)$. Uma forma de comparar $P(x)$ e $P^*(x)$ é estimar a esperança de vida à nascença, cuja expressão teórica com a varíola é

$$\frac{1}{P_0} \int_0^{+\infty} P(x) dx.$$

Obtém-se uma expressão semelhante para o caso da não existência de varíola substituindo $P(x)$ por $P^*(x)$. Bernoulli utilizou a fórmula aproximada

$$\left[\frac{1}{2} P(0) + P(1) + P(2) + \dots \right] / P_0,$$

obtida pelo método dos trapézios (figura 4.2). Continuando a tabela para além dos 24 anos e até aos 84 anos (ver Tabela 2.1), obteve finalmente uma esperança de vida E com varíola igual a $[\frac{1}{2}1300 + 1000 + \dots + 20] / 1300 \approx 26,57$ anos, i.e. 26 anos e 7 meses. Sem varíola, obteve uma esperança de vida E^* igual a $[\frac{1}{2}1300 + 1015 + \dots + 23] / 1300 \approx 29,65$ anos, i.e. 29 anos e 8 meses. A inoculação à nascença aumentaria a esperança de vida em mais de três anos.

Podemos notar que existe um método mais simples e rápido do que o utilizado por Bernoulli para se chegar a estas fórmulas. Partindo da

equação diferencial (4.1) por $S(x)$, vemos primeiro que

$$S(x) = P_0 e^{-qx} \exp\left(-\int_0^x m(y) dy\right).$$

Usando esta expressão na equação (4.2) for $R(x)$, temos

$$R(x) = P_0 (1-p) (1 - e^{-qx}) \exp\left(-\int_0^x m(y) dy\right).$$

A equação (4.6) para $P^*(x)$ mostra que

$$P^*(x) = P_0 \exp\left(-\int_0^x m(y) dy\right). \quad (4.8)$$

Daqui resultam imediatamente as fórmulas (4.4) e (4.7)!

Naturalmente, a inoculação com uma estirpe menos virulenta de varíola não é completamente segura. Se p' é a probabilidade de morrer de varíola logo após a inoculação ($p' < p$), então a esperança de vida seria $(1 - p')E^*$ se todos passassem pela inoculação à nascença. Esta esperança de vida permanece superior à esperança de vida «natural» E se $p' < 1 - E/E^*$, ou seja, cerca de 11 %. Os dados relativos a p' eram difíceis de obter na altura. Mas Bernoulli estimou que o risco de p' era inferior a 1 %. Para ele não havia dúvidas, a inoculação tinha de ser promovida pelo Estado e concluiu:

«Desejo simplesmente que, num assunto que tão intimamente diz respeito ao bem-estar da raça humana, nenhuma decisão seja tomada sem todo aquele conhecimento que um pouco de análise e de cálculo podem proporcionar.»

O trabalho de Bernoulli foi apresentado em Abril de 1760 na Academia das Ciências em Paris. Em Novembro, foi d'Alembert que entregou um comentário intitulado *Sobre a aplicação da teoria das probabilidades à inoculação da varíola*. O comentário foi publicado pouco depois no segundo volume da sua obra *Opuscules mathématiques* com cálculos mais detalhados e em conjunto com outro trabalho intitulado *Teoria matemática da inoculação*. D'Alembert criticou as pressupostos de Bernoulli sobre a probabilidade de infecção e a probabilidade de morrer de varíola, independentemente da idade. Sugeriu uma solução diferente que não requer estas suposições. Sendo $v(x)$ a mortalidade devida à varíola na idade x , $m(x)$ a mortalidade devida a

outras causas e $P(x)$ o número de pessoas que ainda estão vivas, então

$$\frac{dP}{dx} = -v(x)P - m(x)P. \quad (4.9)$$

Comparando com a equação (4.3), vemos que, de facto, $v(x) = pqS(x)/P(x)$. Daqui obtemos

$$P^*(x) = P(x) \exp\left(\int_0^x v(y) dy\right), \quad (4.10)$$

onde $P^*(x)$ representa o número de pessoas vivas na idade x quando a varíola tiver desaparecido.



Figura 4.3:
D'Alembert (1717–1783)

De facto, podemos substituir a função $m(x)$ da equação (4.6) em (4.9) ou usar a fórmula (4.8) para $P^*(x)$ e notar que a solução de (4.9) é dada por

$$P(x) = P_0 \exp\left(-\int_0^x [v(y) + m(y)] dy\right).$$

A fórmula (4.10) dada por d'Alembert não contradiz a fórmula de Bernoulli (4.7). Utiliza apenas a informação $v(x)$, que não estava disponível naquela altura porque os registos de morte indicavam a causa de morte mas não a idade da vítima. D'Alembert sugeriu que realmente não se podia concluir se a inoculação seria útil antes deste tipo de dados estar disponível.

D'Alembert também criticou a utilidade da esperança de vida como critério de decisão, uma vez que dá o mesmo peso a todos os anos, seja num futuro próximo ou distante. Salientou que, do ponto de vista do indivíduo ou do Estado, nem todos os anos têm a mesma «utilidade», sendo as idades jovens e velhas menos valiosas do que as idades médias. Apesar de todas estas críticas, d'Alembert declarou-se favorável à inoculação.

Devido a atrasos na publicação, o trabalho de Bernoulli só se tornou público em 1766, enquanto d'Alembert conseguiu que o seu próprio trabalho fosse publicado muito rapidamente. Bernoulli expressou a sua amargura numa carta a Euler:

«O que diz sobre as enormes banalidades do grande d'Alembert acerca das probabilidades: como me vejo frequentemente tratado injustamente nas suas publicações, decidi há já algum tempo atrás não ler mais nada que venha da sua caneta. Tomei esta decisão por ocasião de um manuscrito sobre inoculação que enviei à Academia em Paris há oito anos e que foi muito apreciado por causa da novidade da análise. Foi, atrevo-me a dizer, como incorporar uma nova área de conhecimento no corpo da matemática. Parece que o êxito desta nova análise o afligiu. Criticou-a de mil maneiras, todas igualmente ridículas, e depois de muito a ter criticado, finge ser o primeiro autor de uma teoria que nem sequer tinha ouvido mencionar. No entanto, sabia que o meu manuscrito demoraria sete ou oito anos a aparecer. Só poderia ter tido conhecimento do mesmo na sua qualidade de membro da Academia. A este respeito, o meu manuscrito deveria ter permanecido sagrado até ser tornado público. *Dolus an virtus quis in hoste requirat!*²»

Apesar das obras de Bernoulli e d'Alembert, a inoculação não foi realizada em grande escala em França. O rei Luís XV morreu de varíola em 1774. Os médicos da corte inocularam o resto da família real pouco depois. O problema perdeu a sua importância quando Edward Jenner descobriu que a inoculação da varíola bovina em humanos («vacinação») protegia contra a varíola e era segura. O seu trabalho, *Um inquérito sobre as causas e os efeitos da vacina contra a varíola*, foi publicado em 1798. A vacinação espalhou-se rapidamente por toda a Europa. Contudo, os métodos desenvolvidos para o cálculo do aumento da esperança de vida se uma das causas de morte for removida continuam a ser utilizados hoje em dia.

Nas décadas seguintes, os dados relativos à idade com que as pessoas morreram de varíola passaram a estar disponíveis. O problema foi reconsiderado especialmente por

- Johann Heinrich Lambert, um matemático da Academia de Berlim, em 1772;

²«O que importa se, por valor ou por estratégia, superamos o inimigo!» Virgílio: Eneida, Livro II.

- Emmanuel-Étienne Duvillard, então responsável pelas estatísticas demográficas no Ministério do Interior em Paris, na sua *Análise e Tabelas da Influência da Varíola na Mortalidade de cada Idade* (1806);
- Pierre-Simon Laplace na sua *Teoria Analítica das Probabilidades* (1812).

Duvillard e Laplace mostraram, por exemplo, como modificar a fórmula (4.7) quando os parâmetros p e q dependem da idade:

$$P^*(x) = \frac{P(x)}{1 - \int_0^x p(y) q(y) e^{-\int_0^y q(z) dz} dy}.$$

Aqui, $p(x)$ é a probabilidade de morrer de varíola se infectado na idade x e $q(x)$ é a probabilidade de ser infectado com varíola na idade x .

Depois deste trabalho sobre a varíola, Daniel Bernoulli não tratou de qualquer outro problema de dinâmica populacional. Morreu em Basileia, em 1782. D'Alembert faleceu em Paris um ano mais tarde.

Leitura adicional

1. D'Alembert, J.: Onzième mémoire, Sur l'application du calcul des probabilités à l'inoculation de la petite vérole. In: *Opuscles mathématiques*, Tome second, 26–95. David, Paris (1761). gallica.bnf.fr
2. Bernoulli, D.: Réflexions sur les avantages de l'inoculation. *Mercur de France*, 173–190 (juin 1760), retronews.fr
3. Bernoulli, D.: Essai d'une nouvelle analyse de la mortalité causée par la petite vérole et des avantages de l'inoculation pour la prévenir. *Hist. Acad. R. Sci. Paris*, 1–45 (1760/1766). gallica.bnf.fr
4. Dietz, K., Heesterbeek, J.A.P.: Daniel Bernoulli's epidemiological model revisited. *Math. Biosci.* 180, 1–21 (2002)
5. Duvillard, E.E.: *Analyse et tableaux de l'influence de la petite vérole sur la mortalité à chaque âge* (1806). archive.org
6. Lambert, J.H.: *Contributions mathématiques à l'étude de la mortalité et de la nuptialité* (1765 et 1772). INED, Paris (2006).
7. Laplace, P.S.: *Théorie analytique des probabilités*. Courcier, Paris (1812). gallica.bnf.fr
8. Straub, H.: Bernoulli, Daniel. In Gillespie, C.C. (ed.) *Dictionary of Scientific Biography*, vol. 2, 36–46. Scribner, New York (1970)
9. Tent, M.B.W.: *Leonhard Euler and the Bernoullis*. A K Peters (2009)
10. Voltaire: *Lettres philosophiques*. Lucas, Amsterdam (1734). gallica.bnf.fr

Capítulo 5

Malthus e os obstáculos ao crescimento geométrico (1798)

Em 1798, Malthus publicou *Um Ensaio sobre o Princípio da População*, no qual argumentava que o fornecimento de alimentos não poderia acompanhar durante um longo período de tempo a tendência natural das populações humanas para crescerem exponencialmente. Se a população permanecia relativamente constante, era porque uma grande parte da humanidade sofria de escassez alimentar. Malthus via o «princípio da população» como um argumento contra os escritos de Godwin e Condorcet, que enfatizavam o progresso nas sociedades humanas. O ensaio de Malthus influenciou a teoria da evolução de Darwin e Wallace. Foi criticado por Marx, mas foi posto em prática com a política chinesa de um só filho.

Thomas Robert Malthus nasceu em 1766, perto de Londres, sexto de sete filhos. O pai, um amigo e admirador de Jean-Jacques Rousseau, foi o seu primeiro professor. Em 1784, o jovem Malthus começou a estudar matemática na Universidade de Cambridge. Obteve o seu diploma em 1791, tornou-se membro do *Jesus College* em 1793 e padre anglicano em 1797.



Figura 5.1:
Malthus (1766–1834)

Em 1798, Malthus publicou anonimamente um livro intitulado *Um Ensaio sobre o Princípio da População, como Afecta a Futura Melhoria da*

Sociedade, Com Comentários sobre as Especulações do Sr. Godwin, do Sr. Condorcet e de Outros Escritores. Apareceu como reacção ao *Inquérito sobre a Justiça Política* (1793) de Godwin e ao *Esboço de um Retrato Histórico do Progresso da Mente Humana* (1794) de Condorcet. Apesar dos horrores que a Revolução Francesa fez em nome do progresso, os dois autores afirmaram que o progresso da sociedade era inevitável. Malthus não partilhava do mesmo optimismo. Argumentou também que as leis inglesas sobre a pobreza, que ajudavam famílias pobres com muitas crianças, favoreceram o crescimento da população sem encorajar um crescimento semelhante na produção de alimentos. Era de opinião que estas leis não aliviavam realmente os pobres; bem pelo contrário. Mais geralmente, uma vez que a população tende a crescer sempre mais depressa do que a produção de alimentos, parte da sociedade parecia estar condenada à miséria, à fome ou a epidemias: são estes os flagelos que abrandam o crescimento da população e que, na opinião de Malthus, constituem os principais obstáculos ao progresso da sociedade. Todas as teorias que prometem progresso não passariam de utopias. Estas ideias levaram Malthus a publicar o seu livro em 1798. Eis como resumiu a sua tese:

[...] «o poder da população é indefinidamente maior do que o poder da terra em produzir subsistência para o homem. A população, quando não controlada, aumenta numa razão geométrica. A subsistência aumenta apenas numa razão aritmética. Um ligeiro conhecimento dos números mostrará a imensidão do primeiro poder em comparação com o segundo. Pela lei da nossa natureza, que torna a alimentação necessária à vida do homem, os efeitos destas duas forças desiguais devem ser mantidos iguais. Isto implica um forte e constante controlo da população devido à dificuldade de subsistência. Esta dificuldade deve manifestar-se algures e, portanto, ser necessariamente sentida severamente por uma grande parte da humanidade.»

O livro de Malthus teve muito êxito. Continha, no entanto, poucos dados. Malthus observou, por exemplo, que a população dos EUA tinha duplicado a cada vinte e cinco anos durante o século XVIII. Não tentou realmente traduzir as suas teses em modelos matemáticos mas preparou o caminho para o trabalho posterior de Adolphe Quetelet e Pierre-François Verhulst, que será o tema do próximo capítulo.

Após a publicação do seu livro, Malthus viajou com alguns amigos, primeiro para a Alemanha, a Escandinávia e a Rússia, depois para a França e a Suíça. Reunindo as informações recolhidas durante estas viagens, publi-

cou em 1803, sob o seu nome, uma segunda edição muito alargada com um subtítulo diferente: *Um Ensaio sobre o Princípio da População, ou uma Visão dos Seus Efeitos Passados e Presentes na Felicidade Humana, com um Inquérito sobre as Nossas Perspectivas no que diz Respeito à Remoção ou Mitigação dos Males Futuros que Ele Ocasiona*. Nesta nova edição discutiu em detalhe os obstáculos ao crescimento populacional em vários países: adiamento do casamento, aborto, infanticídio, fome, guerra, epidemias, factores económicos. . . Para Malthus, o adiamento do casamento era a melhor opção para estabilizar a população. Seguiram-se quatro outras edições do livro em 1806, 1807, 1817 e 1826. Em 1805, Malthus tornou-se professor de história e economia política numa nova escola criada pela Companhia das Índias Ocidentais para os seus empregados. Publicou também os livros *Um Inquérito Sobre a Natureza e o Progresso da Renda* (1815) e *Princípios de Economia Política* (1820). Em 1819, Malthus foi eleito para a *Royal Society* e, em 1834, foi um dos membros fundadores da Sociedade de Estatística. Morreu perto de Bath nesse mesmo ano.

O trabalho de Malthus teve uma forte influência no desenvolvimento da teoria da evolução. Charles Darwin, de regresso da sua viagem a bordo do *Beagle*, leu o livro de Malthus sobre a população em 1838. Eis o que escreveu na introdução ao seu famoso livro *A Origem das Espécies por Intermédio da Seleção Natural*, publicado em 1859:

«No capítulo seguinte consideraremos a luta pela existência entre os seres orgânicos em todo o mundo, luta que deve inevitavelmente fluir da progressão geométrica do seu aumento em número. É a doutrina de Malthus aplicada a todo o reino animal e a todo o reino vegetal.»

Alfred Russel Wallace, que desenvolveu a teoria da evolução ao mesmo tempo que Darwin, também afirmou que as suas ideias lhe surgiram depois de ler o livro de Malthus.

Em contraponto, vejamos o ponto de vista de Karl Marx sobre o êxito do livro de Malthus, como se pode ler numa nota de rodapé do seu *Capital*:

«Se o leitor invocar Malthus, cujo *Essay on Population* apareceu em 1798, eu lembro que este opúsculo, na sua primeira forma, nada mais é do que um plágio escolarmente superficial e padrescamente declamatório de obras de Defoe, Sir James Steuart, Townsend, Franklin, Wallace, etc., e não contém uma única frase que tenha sido pensada por ele próprio. A grande sensação que este planfeto causou resultou exclusivamente de interesses partidários. A Revolução Francesa tinha, no reino britânico, defenso-

res apaixonados; o “princípio da população”, lentamente elaborado no século XVIII e, depois, anunciado com tambores e trombetas no meio de uma grande crise social como antídoto infalível contra as doutrinas de Condorcet, entre outros, foi saudado com júbilo pela oligarquia inglesa como o grande exterminador de todas as veleidades de progresso do homem. Malthus, altamente surpreendido com o seu êxito, entregou-se então ao trabalho de recheiar o velho esquema com material superficialmente compilado e acrescentar material novo, não descoberto pelo próprio Malthus, mas apenas anexado por ele.»

Certamente que as teses de Malthus não eram completamente novas. Por exemplo, a ideia de que a população tende a crescer geometricamente é-lhe frequentemente atribuída¹, embora tenhamos visto no capítulo 3 que esta ideia já era familiar a Euler meio século antes. No entanto, Malthus deu-lhe publicidade ao ligá-la, de forma polémica, a problemas legislativos reais. Ironicamente, foi na China comunista que a sugestão de Malthus de limitar os nascimentos encontraria a sua aplicação mais marcante (ver capítulo 25).

Leitura adicional

1. Condorcet: *Esquisse d'un tableau historique des progrès de l'esprit humain*. Agasse, Paris (1794). gallica.bnf.fr
2. Darwin, C. (trad. Paúl, J.D.M): *A Origem das Espécies, no meio da seleção natural ou a luta pela existência na natureza*. Lello & Irmão Editores, Porto (2003). ecologia.ib.usp.br/ffa/arquivos/abril/darwin1.pdf
3. Godwin, W.: *An Enquiry Concerning Political Justice*. Robinson, London (1793). archive.org
4. Malthus, T.R.: *An Essay on the Principle of Population*, 1st edn. London (1798). econlib.org
5. Marx, K. (trad. Barata-Moura, J.): *O Capital, Crítica da Economia Política*, Livro Primeiro. Edições Progresso, Lisboa (1990) marxists.org
6. Simpkins, D.M.: Malthus, Thomas Robert. In: Gillespie, C.C. (ed.) *Dictionary of Scientific Biography*, vol. 9, 67–71. Scribner, New York (1974)

¹R. A. Fisher (ver capítulos 14 e 20) chamaria «parâmetro malthusiano» à taxa de crescimento das populações. Malthus, no seu livro, mencionou o tratado de Süssmilch.

Capítulo 6

Verhulst e a equação logística (1838)

Em 1838, o matemático belga Verhulst introduziu a equação logística, que é uma espécie de generalização da equação de crescimento exponencial mas impondo um valor máximo para a população. Utilizou dados de vários países, em particular da Bélgica, para estimar os parâmetros desconhecidos. O trabalho de Verhulst foi redescoberto apenas na década de 1920.

Pierre-François Verhulst nasceu em 1804, em Bruxelas. Obteve o doutoramento em matemática pela Universidade de Gante em 1825. Interessou-se também pela política. Enquanto esteve em Itália, para tratar a sua tuberculose, apelou sem êxito a uma constituição para os Estados papais. Após a revolução de 1830 e a independência da Bélgica, publicou um ensaio histórico sobre um patriota do século XVIII. Em 1835, tornou-se professor de matemática na recém-criada Universidade Livre de Bruxelas.



Figura 6.1:
Verhulst (1804–1849)

Nesse mesmo ano de 1835, o seu compatriota Adolphe Quetelet, estatístico e director do observatório de Bruxelas, publicou *Um Tratado sobre o Homem e o Desenvolvimento das suas Faculdades*. Quetelet sugeriu que as

populações não podiam crescer geometricamente durante um longo período de tempo porque os obstáculos mencionados por Malthus formavam uma espécie de «resistência», que ele pensava (por analogia com a mecânica) ser proporcional ao quadrado da velocidade de crescimento da população. Esta analogia não tinha uma base real, mas inspirou Verhulst.

De facto, Verhulst publicou em 1838 uma *Nota sobre a lei do crescimento populacional*. Eis alguns extratos:

«Sabemos que o famoso Malthus defendeu o princípio de que a população humana tende a crescer numa progressão geométrica de modo a duplicar após um certo período de tempo, por exemplo, de vinte e cinco em vinte e cinco anos. Esta possibilidade é incontestável se se abstrair da crescente dificuldade em encontrar alimentos [...].

O aumento virtual da população é portanto limitado pelo tamanho e pela fertilidade do país. Como resultado, a população aproxima-se cada vez mais de um estado estável.»

Verhulst percebeu provavelmente que a analogia mecânica de Quetelet não era razoável e propôs, em vez disso, a seguinte equação diferencial (ainda algo arbitrária) para a população $P(t)$ dessa época t :

$$\frac{dP}{dt} = rP \left(1 - \frac{P}{K} \right). \quad (6.1)$$

Quando a população $P(t)$ é pequena em comparação com o parâmetro K , obtemos a equação aproximada

$$\frac{dP}{dt} \approx rP,$$

cuja solução é

$$P(t) \approx P(0) e^{rt},$$

ou seja, um crescimento exponencial¹. A taxa de crescimento decresce à medida que $P(t)$ se aproxima de K . Tornar-se-ia mesmo negativo se $P(t)$ pudesse exceder K . Para obter a expressão exacta da solução da equação (6.1), podemos proceder como Daniel Bernoulli para a equação (4.5).

¹Geralmente, fala-se em crescimento geométrico para modelos de tempo discreto e em crescimento exponencial para modelos de tempo contínuo.

Dividindo a equação (6.1) por P^2 e fazendo $p = 1/P$, obtemos $dp/dt = -rp + r/K$. Com $q = p - 1/K$, obtemos $dq/dt = -rq$

$$q(t) = q(0)e^{-rt} = (1/P(0) - 1/K)e^{-rt}.$$

Desta forma, podemos deduzir $p(t)$ e $P(t)$.

Finalmente, após simplificação, obtemos

$$P(t) = \frac{P(0)e^{rt}}{1 + P(0)(e^{rt} - 1)/K}. \quad (6.2)$$

A população total aumenta progressivamente de $P(0)$, no instante $t = 0$, para o limite K , que só é atingido quando $t \rightarrow +\infty$ (figura 6.2). Sem especificar os

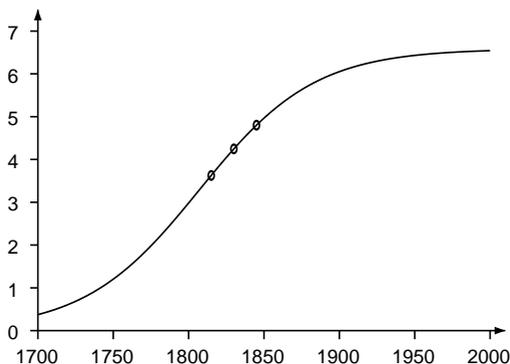


Figura 6.2: A população da Bélgica (em milhões) e a curva logística. Os pontos marcados correspondem aos anos 1815, 1830 e 1845. Os valores dos parâmetros são os do artigo de 1845.

valores que utilizou para os parâmetros desconhecidos r e K , Verhulst comparou o seu modelo com os dados relativos às populações da França entre 1817 e 1831, da Bélgica entre 1815 e 1833, do condado de Essex em Inglaterra entre 1811 e 1831, e da Rússia entre 1796 e 1827. O ajuste acabou por ser bastante bom.

Em 1840, Verhulst tornou-se professor na Escola Militar Real em Bruxelas. No ano seguinte, publicou um *Tratado Elementar de Funções Elípticas*

e foi eleito para a Academia Real da Bélgica. Em 1845, continuou os seus estudos sobre a população com um artigo intitulado *Inquéritos matemáticos sobre a lei do crescimento populacional*. Voltou primeiro à observação de Malthus, segundo a qual a população dos EUA tinha duplicado a cada 25 anos (tabela 6.1).

Tabela 6.1: Censos oficiais da população dos EUA.

Ano	População
1790	3 929 827
1800	5 305 925
1810	7 239 814
1820	9 638 131
1830	12 866 020
1840	17 062 566

Se calcularmos as relações entre a população no ano $n + 10$ e a população do ano n , encontramos respectivamente 1,350, 1,364, 1,331, 1,335 e 1,326, que é praticamente constante. A população foi assim multiplicada em média por 1,34 a cada 10 anos e por $1,34^{25/10} \approx 2,08$ a cada 25 anos. Desta forma, tinha continuado a duplicar em cada intervalo de 25 anos desde o ensaio de Malthus, quase meio século antes. Contudo, Verhulst acrescentou:

«Não insistiremos na hipótese de progressão geométrica, dado que esta só se pode manter em circunstâncias muito especiais; por exemplo, quando um território fértil de dimensão quase ilimitada é habitado por pessoas com uma civilização avançada, como foi o caso das primeiras colónias americanas.»

No seu artigo, Verhulst regressou também à equação (6.1), a que chamou «logística». Notou que a curva $P(t)$ aumenta com uma curvatura positiva (é convexa) enquanto $P(t) < K/2$ e depois continua a aumentar em direção ao valor K mas com uma curvatura negativa (é côncava) logo que $P(t) > K/2$. Assim, a curva tem a forma de uma letra S distorcida (figura 6.2).

De facto,

$$\frac{d^2P}{dt^2} = r(1 - 2P/K) \frac{dP}{dt}.$$

Portanto, $d^2P/dt^2 > 0$ se $P < K/2$ e $d^2P/dt^2 < 0$ se $P > K/2$.

Verhulst também explicou de que forma os parâmetros r e K podem ser estimados a partir da população $P(t)$ em três anos diferentes mas igualmente espaçados. Se P_0 é a população no momento $t = 0$, P_1 que no momento $t = T$ e P_2 que no momento $t = 2T$, então, após cálculos enfadonhos a partir da equação (6.2), mostra-se que

$$K = P_1 \frac{P_0 P_1 + P_1 P_2 - 2 P_0 P_2}{P_1^2 - P_0 P_2}, \quad r = \frac{1}{T} \log \left[\frac{1/P_0 - 1/K}{1/P_1 - 1/K} \right].$$

Utilizando as estimativas para a população da Bélgica nos anos 1815, 1830 e 1845 (respectivamente 3,627, 4,247 e 4,801 milhões), obteve $K = 6,584$ milhões e $r = 2,62\%$ por ano. Pôde então usar a equação (6.2) para prever que a população da Bélgica seria de 4,998 milhões no início do ano de 1851 e 6,064 milhões no início do ano de 1900 (figura 6.2). Verhulst fez um estudo semelhante para a França. Obteve $K = 39,685$ milhões e $r = 3,2\%$ ao ano. Como entretanto as populações da Bélgica e da França ultrapassaram largamente estes valores de K , vemos que a equação logística pode ser um modelo realista apenas para períodos de tempo de algumas décadas, como no artigo de Verhulst de 1838, mas não para períodos mais longos.

Em 1847 surgiu um *Segundo inquérito sobre a lei do crescimento populacional* em que Verhulst desistiu da equação logística e, em vez disso, escolheu uma equação diferencial que se pode escrever na forma

$$\frac{dP}{dt} = r \left(1 - \frac{P}{K} \right).$$

Admitiu que esta equação seria válida quando a população $P(t)$ estivesse acima de um certo limiar. A solução é

$$P(t) = K + (P(0) - K) e^{-rt/K}.$$

Utilizando os mesmos dados demográficos para a Bélgica, Verhulst estimou novamente os parâmetros r e K . Desta vez, encontrou $K = 9,4$ milhões para a população máxima. Daqui se vê como o resultado pode depender da escolha do modelo!

Verhulst tornou-se presidente da Academia Real da Bélgica em 1848, mas morreu no ano seguinte em Bruxelas, provavelmente de tuberculose. Apesar das hesitações de Verhulst entre as equações modelo, a equação logística foi reintroduzida independentemente várias décadas mais tarde por diferentes

peças. Robertson utilizou-a em 1908 para modelar o crescimento individual de animais, plantas, seres humanos e órgãos do corpo. McKendrick e Kesava Pai escolheram-na em 1911 para o crescimento de populações de microrganismos. Pearl e Reed usaram-na em 1920 para o crescimento da população dos EUA, que tinha começado a abrandar. Em 1922, Pearl apercebeu-se finalmente do trabalho de Verhulst. A partir daí, a equação logística inspirou muitos trabalhos (ver capítulos 13, 20 e 24). A população máxima K acabou por ficar conhecida como «capacidade de carga».

Leitura adicional

1. Lloyd, P.J.: American, German and British antecedents to Pearl and Reed's logistic curve. *Pop. Stud.* 21, 99–108 (1967)
2. McKendrick, A.G., Kesava Pai, M.: The rate of multiplication of micro-organisms: A mathematical study. *Proc. R. Soc. Edinb.* 31, 649–655 (1911)
3. Pearl, R.: *The Biology of Death*. Lippincott, Philadelphia (1922). [archive.org](#)
4. Pearl, R., Reed, L.J.: On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 6, 275–288 (1920). [pnas.org](#)
5. Quetelet, A.: *Sur l'homme et le développement de ses facultés*. Bachelier, Paris (1835). [gallica.bnf.fr](#)
6. Quetelet, A.: Pierre-François Verhulst. *Annu. Acad. R. Sci. Lett. B.-Arts Belg.* 16, 97–124 (1850). [archive.org](#)
7. Quetelet, A.: *Sciences mathématiques et physiques au commencement du XIXe siècle*. Mucquardt, Bruxelles (1867). [gallica.bnf.fr](#)
8. Robertson, T.B.: On the normal rate of growth of an individual and its biochemical significance. *Arch. Entwicklungsmechanik Org.* 25, 581–614 (1908)
9. Verhulst, P.-F.: Notice sur la loi que la population poursuit dans son accroissement. *Corresp. Math. Phys.* 10, 113–121 (1838). [archive.org](#)
10. Verhulst, P.-F.: Recherches mathématiques sur la loi d'accroissement de la population. *Nouv. Mém. Acad. R. Sci. B.-lett. Brux.* 18, 1–45 (1845). [gdz.sub.uni-goettingen.de](#)
11. Verhulst, P.-F.: Deuxième mémoire sur la loi d'accroissement de la population. *Mém. Acad. R. Sci. Lett. B.-Arts Belg.* 20 (1847). [archive.org](#)

Capítulo 7

Bienaymé, Cournot e a extinção dos apelidos de família (1845–1847)

O estatístico francês Bienaymé compreendeu em 1845 como calcular a probabilidade de um apelido de família se extinguir a partir de uma dada distribuição de probabilidade do número de filhos de cada homem. Se o número médio de filhos for inferior ou igual a um, o nome de família extinguir-se-á. Se a média for superior a um, a probabilidade de extinção é estritamente inferior a um. A prova deste resultado foi publicada dois anos mais tarde, num livro escrito pelo seu amigo Cournot. Estas obras só recentemente foram redescobertas.

Irenée Jules Bienaymé nasceu em 1796, em Paris. Estudou na Escola Politécnica e fez carreira no Ministério das Finanças, atingindo o importante posto de inspector geral. Influenciado pelo livro *Teoria analítica da probabilidade* escrito por Laplace, Bienaymé arranhou tempo para publicar artigos sobre muitas aplicações da teoria das probabilidades, tais como estatísticas demográficas e médicas (mortalidade infantil, número de nascimentos, esperança de vida), probabilidade de erros na justiça, teoria dos seguros e representatividade dos sistemas de votação.



Figura 7.1:
Bienaymé (1796–1878)

Em 1845, Bienaymé escreveu a breve nota *Sobre a lei da multiplicação e a duração das famílias*, que foi publicada no boletim da *Société Philomatique de Paris*. Já vários autores tinham escrito sobre este assunto. Na segunda edição de *Um Ensaio sobre o Princípio da População* (1803), Malthus incluiu um capítulo sobre a população da Suíça e notou que

«na cidade de Berna, de 1583 a 1654, o conselho soberano tinha admitido 487 famílias na Burguesia, das quais 379 se extinguíram no espaço de dois séculos, e em 1783 apenas restaram 108 delas.»

Em 1842, Thomas Doubleday afirmou mais geralmente que as famílias da classe alta da nobreza ou da burguesia tinham uma maior tendência a desaparecer do que as famílias da classe baixa. Ideias semelhantes foram apresentadas em França por Émile Littré em 1844 num texto de introdução à filosofia positivista de Auguste Comte e por Benoiston de Châteauneuf – um amigo de Bienaymé – que publicou em 1845 o ensaio *Sobre a duração das famílias nobres em França*.

Foi neste contexto que Bienaymé tentou encontrar explicação para o facto de um grande número de famílias tender a desaparecer embora a população de um país tenda a crescer geometricamente. Para atacar este problema, considerou o caso simplificado em que todos os homens teriam as mesmas probabilidades de ter 0, 1, 2, 3,... filhos a atingir a idade adulta. Mais precisamente, interrogou-se sobre qual seria a probabilidade de um homem ter descendentes com o seu nome após n gerações. Se o número médio de filhos for inferior a um, é evidente que esta probabilidade deve tender para zero quando n tende para infinito. Bienaymé notou que a conclusão seria a mesma se o número médio de filhos fosse exactamente um¹, por exemplo, no caso de ser $1/2$ a probabilidade de não ter nenhum filho e $1/2$ a probabilidade de ter dois filhos. Neste caso a probabilidade de ter descendentes na geração n tende mais lentamente para zero: ainda seria 5 % após 35 gerações, ou seja, após onze ou doze séculos se houver três gerações por século². Bienaymé notou finalmente que, se o número médio de filhos for superior a um, a extinção da linha familiar não é certa: a sua probabilidade pode ser calculada através da resolução de uma equação algébrica.

O artigo de Bienaymé não dava mais explicações. Em 1847, o seu amigo Antoine-Augustin Cournot, matemático e economista, incluiu alguns detalhes num livro intitulado *Sobre a Origem e os Limites da Correspondência entre Álgebra e Geometria*. Apresentou o problema sob a forma de um jogo

¹Excepto se cada homem tiver exactamente um filho.

²Como se verá adiante, esta probabilidade é igual a $1 - x_{35}$ com $x_{n+1} = \frac{1}{2} + \frac{1}{2}x_n^2$ e $x_0 = 0$.

de azar, mas reconheceu que era idêntico ao estudo de Bienaymé sobre a extinção dos nomes de família. Se mantivermos a interpretação em termos de nomes de família, Cournot considerou primeiro o caso especial em que os homens têm no máximo dois filhos, sendo p_0 , p_1 e p_2 as probabilidades de ter 0, 1 ou 2 filhos respectivamente. Evidentemente, $p_0 + p_1 + p_2 = 1$. Partindo de um antepassado, a probabilidade x_1 de extinção após uma única geração é obviamente igual a p_0 . A probabilidade de extinção ao fim de duas gerações é $x_2 = p_0 + p_1 x_1 + p_2 x_1^2$. Ou a família já estava extinta na primeira geração (probabilidade p_0), ou havia apenas um filho na primeira geração que não tinha descendência masculina (probabilidade $p_1 x_1$), ou havia dois filhos na primeira geração e cada um deles não tinha descendência masculina (probabilidade $p_2 x_1^2$). Mais geralmente, a probabilidade de extinção após n gerações é

$$x_n = p_0 + p_1 x_{n-1} + p_2 (x_{n-1})^2.$$

De facto, se houver, por exemplo, dois filhos na primeira geração (probabilidade p_2), a família será extinta $n - 1$ gerações mais tarde (isto é, na geração n) com uma probabilidade igual a $(x_{n-1})^2$. Cournot notou que x_n é uma sequência crescente com $x_n \leq 1$ para todo o n . Assim, x_n tem um limite $x_\infty \leq 1$, que é uma das soluções da equação $x = p_0 + p_1 x + p_2 x^2$. Utilizando $p_1 = 1 - p_0 - p_2$, esta equação é equivalente a $0 = p_2(x - 1)(x - p_0/p_2)$. Portanto, há duas raízes: $x = 1$ e $x = p_0/p_2$. Podem distinguir-se três casos, dependendo do número médio de filhos $p_1 + 2p_2$, que também é igual a $1 - p_0 + p_2$ e a que chamaremos \mathcal{R}_0 . Se $\mathcal{R}_0 < 1$, então $p_0/p_2 > 1$, e portanto $x = 1$ é o único valor possível para o limite x_∞ . É certo que o nome de família se extinguirá. Se $\mathcal{R}_0 = 1$, ambas as raízes são iguais a 1 e a conclusão é a mesma. Se $\mathcal{R}_0 > 1$, Cournot argumentou então que x_∞ deveria ser igual à segunda raiz p_0/p_2 , pois a probabilidade de extinção tem obviamente de ser 0 no caso especial em que $p_0 = 0$.

Cournot mencionou brevemente o caso mais geral em que os homens podem ter no máximo m filhos com probabilidades p_0, p_1, \dots, p_m . A conclusão, tal como anteriormente, depende do valor de

$$\mathcal{R}_0 = p_1 + 2p_2 + \dots + mp_m,$$

o número médio de filhos, em relação a 1. A equação para x_∞ , que é $x = p_0 + p_1 x + \dots + p_m x^m$, tem sempre a raiz $x = 1$. Tem apenas uma outra raiz positiva, que dá a probabilidade de extinção x_∞ quando $\mathcal{R}_0 > 1$.

Infelizmente, o artigo de Bienaymé e as poucas páginas do livro de Cournot passaram completamente despercebidas na altura. O artigo só voltou a ser conhecido na década de 1970 e aquelas páginas do livro cerca de vinte anos

depois! Entretanto, o problema e a sua solução tinham sido redescobertos por outros e o assunto desenvolveu-se consideravelmente. Voltaremos a isso nos capítulos 9, 17 e 18.

Bienaymé teve de abandonar o seu emprego no Ministério das Finanças após a revolução de 1848. A cadeira de teoria das probabilidades na Universidade de Paris, da qual ele era certamente o melhor candidato, foi também atribuída a outra pessoa. No entanto Bienaymé pôde voltar a trabalhar para o Ministério das Finanças depois de 1850, mas demitiu-se em 1852. Mais tarde nesse ano, foi eleito para a Academia das Ciências, ficando como especialista no campo da estatística. Em 1853 provou aquilo a que alguns livros modernos chamam a desigualdade «Bienaymé–Chebyshev». Em 1875 tornou-se presidente da recém-criada *Société Mathématique de France*. Morreu em Paris, em 1878.

Leitura adicional

1. Bienaymé, I.J.: De la loi de multiplication et de la durée des familles. *Extr. p. v. séances - Soc. Philomat. Paris*, 37–39 (1845) biodiversitylibrary.org
2. Bru, B.: À la recherche de la démonstration perdue de Bienaymé. *Math. Sci. Hum.* 114, 5–17 (1991). archive.numdam.org
3. Bru, B., Jongmans, F., Seneta, E.: I.J. Bienaymé: Family information and proof of the criticality theorem. *Int. Stat. Rev.* 60, 177–183 (1992)
4. Cournot, A.-A.: *De l'origine et des limites de la correspondance entre l'algèbre et la géométrie*. Hachette, Paris (1847). archive.org
5. Doubleday, T.: *The True Law of Population*. Simpkin, Marshall, & Co., London (1842). archive.org
6. Heyde, C.C., Seneta, E.: *I.J. Bienaymé, Statistical Theory Anticipated*. Springer-Verlag, New York (1977)
7. Kendall, D.G.: The genealogy of genealogy: branching processes before (and after) 1873. *Bull. Lond. Math. Soc.* 7, 225–253 (1975)
8. Littré, É.: *Conservation, révolution et positivisme*. Ladrance, Paris (1852). gallica.bnf.fr
9. Malthus, T.R.: *An Essay on the Principle of Population*, 2nd edn. Bensley, London (1803). archive.org
10. Martin, T.: Antoine Augustin Cournot. In: Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.) *Statisticians of the Centuries*, 152–156. Springer (2001)
11. Seneta, E.: Irenée-Jules Bienaymé. In: Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.) *Statisticians of the Centuries*, 132–136. Springer, New York (2001)

Capítulo 8

Mendel e hereditariedade (1865)

Em 1865, Mendel publicou os resultados das suas experiências pioneiras sobre a hibridação das ervilhas. Na sua análise, utilizou aspectos elementares da teoria das probabilidades e considerou também um modelo dinâmico para uma população de plantas auto-fertilizantes. O seu trabalho, que só foi redescoberto em 1900, é um marco na história da genética.

Johann Mendel, filho de um camponês, nasceu em 1822 na Morávia, que então integrava o império austríaco e agora faz parte da República Checa. Dados os seus bons resultados na escola secundária e a sua saúde precária, Mendel preferiu continuar a estudar em vez de trabalhar na quinta familiar, mas não podia dar-se ao luxo de ir para a universidade. Assim, em 1843, ingressou na Abadia de São Tomás em Brünn (agora Brno), assumindo o nome de Gregor. Estudou teologia, mas também frequentou alguns cursos sobre agricultura. Foi ordenado sacerdote em 1847. Ensinou numa escola secundária durante alguns anos, mas reprovou no exame para se tornar professor efetivo. Entre 1851 e 1853, graças ao apoio da sua hierarquia, pôde contudo continuar os seus estudos na Universidade de Viena, onde frequentou cursos de física, matemática e ciências naturais. Depois disso, regressou a Brünn e ensinou Física numa escola técnica.



Figura 8.1:
Mendel (1822–1884)

Entre 1856 e 1863, Mendel fez uma série de experiências com um grande número de plantas no jardim da sua abadia. Em 1865, apresentou os seus

resultados em duas reuniões da Sociedade de História Natural de Brünn, da qual era membro. O seu trabalho, *Experiências de Híbridação Vegetal*, foi publicado em alemão no ano seguinte, nos anais da Sociedade. Mendel explicou como tinha estudado as variações das ervilhas, plantas que se reproduzem naturalmente por auto-fertilização e cujas sementes podem assumir diferentes formas facilmente identificáveis: redondas ou enrugadas, amarelas ou verdes, etc. Ao cruzar uma planta proveniente de uma linhagem com sementes redondas e uma planta proveniente de uma linhagem com sementes enrugadas, reparou que obtinha sempre híbridos que deram sementes redondas. Classificou de dominante a característica «sementes redondas» e recessiva à característica «sementes enrugadas». Mostrou que a característica «sementes amarelas» era dominante e que «sementes verdes» era recessiva. Mendel observou então que a auto-fertilização de plantas cultivadas a partir de sementes híbridas deu, na primeira geração, novas sementes que tinham ou o carácter dominante ou o carácter recessivo em proporções aparentemente aleatórias. Além disso, reparou que, ao repetir a experiência muitas vezes, se obtinha em média cerca de três vezes mais sementes com o carácter dominante do que com o carácter recessivo. Por exemplo, numa primeira experiência, obteve-se um total de 5 474 sementes redondas e 1850 sementes enrugadas, o que corresponde a uma proporção de 2,96 para 1. Uma segunda experiência deu um total de 6 022 sementes amarelas e 2 001 sementes verdes, a que corresponde à proporção de 3,01 para 1.¹

Mendel também notou que, entre as plantas cultivadas a partir das sementes da primeira geração com a característica dominante, as que davam por auto-fertilização sementes com ambas as características (dominante e recessiva) eram cerca do dobro das que davam apenas sementes com a característica dominante. Por exemplo, entre as 565 plantas cultivadas a partir de sementes redondas da primeira geração, 372 deram tanto sementes redondas como enrugadas, enquanto 193 deram apenas sementes redondas; a proporção é igual a 1,93. Entre 519 plantas cultivadas a partir de sementes amarelas da primeira geração, 353 deram tanto sementes amarelas como verdes, enquanto 166 deram apenas sementes amarelas; a proporção é igual a 2,13.

Para explicar estes resultados, Mendel teve a brilhante ideia de considerar a característica aparente de uma semente como resultado da associação de dois factores ocultos, sendo cada um deles dominante (chamado *A*) ou recessivo (chamado *a*). Assim, há três combinações possíveis: *AA*, *Aa* e *aa*. As semen-

¹Como Fisher (ver capítulo 14) assinalou mais tarde, a probabilidade de chegar a resultados experimentais tão próximos do valor teórico é bastante pequena. Provavelmente, Mendel «arranjou» os seus dados. Por exemplo, na segunda experiência relativa a $n = 6022 + 2001 = 8023$ sementes, a probabilidade de a relação diferir de 3 por menos de 0,01 é de apenas cerca de 10 %.

tes com os factores AA ou Aa têm a mesma característica dominante A . As sementes com os factores aa têm a característica recessiva a . Mendel assumiu ainda que, durante a fertilização, os grãos de pólen e os óvulos (os gametas) transmitem apenas um dos dois factores, cada um com uma probabilidade $1/2$.

Daí o cruzamento de linhagens puras AA e aa dá híbridos que, todos eles, têm os factores Aa e a característica dominante A . Os gametas do híbrido Aa transmitem o factor A com a probabilidade $1/2$ e o factor a com a probabilidade $1/2$. A auto-fertilização de uma planta cultivada a partir de uma semente híbrida Aa dá portanto AA com probabilidade $1/4$, Aa com probabilidade $1/2$ e aa com probabilidade $1/4$, como mostra a tabela 8.1.

Tabela 8.1: Auto-fertilização de um híbrido Aa em função dos factores transmitidos pelos gametas masculinos (em linhas) e pelos gametas femininos (em colunas).

Factor (Probabilidade)	A ($1/2$)	a ($1/2$)
A ($1/2$)	AA ($1/4$)	Aa ($1/4$)
a ($1/2$)	Aa ($1/4$)	aa ($1/4$)

Mendel notou que as proporções $AA : Aa : aa$, que eram $1 : 2 : 1$, também podiam ser obtidas pelo cálculo formal $(A + a)^2 = AA + 2Aa + aa$. Uma vez que as sementes AA e Aa têm a característica aparente A enquanto que apenas as sementes aa têm a característica aparente a , há de facto três vezes mais sementes com a característica A do que com a característica a . Além disso, há em média duas vezes mais sementes Aa do que AA . A auto-fertilização de plantas cultivadas a partir das primeiras dá sementes com a característica dominante (AA ou Aa) ou a característica recessiva (aa). Quanto à auto-fertilização de plantas cultivadas a partir de sementes AA , dá sempre sementes AA com a característica dominante. Todas as observações ficam assim explicadas.

Mendel também se debruçou sobre as gerações seguintes. Partindo de N sementes híbridas Aa e assumindo, por simplicidade, que cada planta dá, por auto-fertilização, apenas quatro novas sementes, calculou que o número médio de sementes $(AA)_n$, $(Aa)_n$ e $(aa)_n$ na geração n seria dado pela Tabela 8.2, onde, para maior clareza, os resultados foram divididos por N .

Tabela 8.2: Sucessivas gerações.

n	0	1	2	3	4	5
$(AA)_n$	0	1	6	28	120	496
$(Aa)_n$	1	2	4	8	16	32
$(aa)_n$	0	1	6	28	120	496
total	1	4	16	64	256	1024

Estes números obtêm-se a partir das fórmulas

$$(AA)_{n+1} = (Aa)_n + 4(AA)_n, \quad (8.1)$$

$$(Aa)_{n+1} = 2(Aa)_n, \quad (8.2)$$

$$(aa)_{n+1} = (Aa)_n + 4(aa)_n, \quad (8.3)$$

que nos dizem que AA dá após auto-fertilização quatro sementes AA , que aa dá quatro sementes aa e que Aa dá, em média, uma semente AA , duas sementes Aa e uma semente aa . Mendel concluiu ainda que $(AA)_n = (aa)_n = 2^{n-1}(2^n - 1)$ e $(Aa)_n = 2^n$.

De facto, decorre da equação (8.2) e da condição inicial $(Aa)_0 = 1$ que $(Aa)_n = 2^n$. Substituindo isto na equação (8.1), obtemos que $(AA)_{n+1} = 4(AA)_n + 2^n$. Percebemos que $(AA)_n = c2^n$ é uma solução particular quando $c = -1/2$. A solução geral da equação «homogénea» $(AA)_{n+1} = 4(AA)_n$ é $(AA)_n = C4^n$. Adicionando estas duas soluções, vemos que $(AA)_n = C4^n - 2^{n-1}$ satisfaz a condição inicial $(AA)_0 = 0$ se $C = 1/2$. Quanto à sequência $(aa)_n$, satisfaz a mesma relação de recorrência e a mesma condição inicial que $(AA)_n$. Portanto $(aa)_n = (AA)_n$.

Em conclusão, a proporção de híbridos Aa na população total, que é $2^n/4^n = 1/2^n$, é dividida por dois em cada geração por auto-fertilização.

O trabalho de Mendel passou totalmente despercebido durante a sua vida. Alguns anos mais tarde, Mendel também tentou experiências semelhantes com outras espécies vegetais, publicou alguns artigos sobre meteorologia e investigou a hereditariedade das abelhas. Depois de se ter tornado abade em 1868, passou a maior parte do seu tempo a gerir problemas administrativos. Morreu em 1884. Foi apenas em 1900 que o trabalho de Mendel foi finalmente redescoberto, independentemente e quase ao mesmo tempo, por Hugo De Vries em Amesterdão, Carl Correns em Tubinga e Erich von Tschermak em Viena. Isto daria início a uma nova era do que agora chamamos genética.

Leitura adicional

1. Bateson, W.: *Mendel's Principles of Heredity*. Cambridge University Press (1913). archive.org
2. Mendel, J.G.: *Versuche über Pflanzenhybriden*. *Verh. Naturforsch. Ver. Brünn* 4, 3–47 (1866). www.esp.org
3. Fisher, R.A.: Has Mendel's work been rediscovered? *Ann. Sci.* 1, 115–137 (1936). library.adelaide.edu.au

Capítulo 9

Galton, Watson e o problema da extinção (1873–1875)

Em 1873, o estatístico britânico Galton e o seu compatriota matemático Watson abordaram o problema da extinção dos nomes de família sem conhecer o trabalho de Bienaymé. Watson notou que a função geradora associada à distribuição da probabilidade do número de homens em cada geração podia ser calculada recursivamente, mas analisou incorrectamente a probabilidade de extinção.

Francis Galton nasceu em 1822, no mesmo ano que Mendel, perto de Birmingham, na Inglaterra. Era o mais novo de sete filhos. O pai era um rico banqueiro. Através da mãe, era primo de Charles Darwin. Galton começou a estudar medicina em 1838, primeiro num hospital de Birmingham e mais tarde em Londres. Durante o Verão de 1840, fez a sua primeira longa viagem pela Europa, até Istambul. Depois estudou no *Trinity College* da Universidade de Cambridge, durante quatro anos. O pai morreu em 1844, deixando uma fortuna significativa e Galton desistiu da ideia de se tornar médico. Viajou a seguir pelo Egipto, Sudão e Síria. Durante os anos seguintes, manteve um estilo de vida descontraído, passando o tempo a caçar, a viajar em balões e barcos ou a tentar melhorar o telégrafo eléctrico. Em 1850 organizou uma expedição de exploração ao Sudoeste Africano (actualmente Namíbia). Após regressar a Inglaterra em 1852, foi eleito para a *Royal Geographical Society*. Ali pôde acompanhar as notícias das expedições à África Oriental à procura da nascente do Nilo. Instalou-se em Londres e escreveu um livro guia para viajantes que se tornou num best-seller. Em 1856, foi eleito para a *Royal Society*. Interessou-se então pela meteorologia e inventou a palavra «anticlone». Após a publicação em 1859, pelo seu primo Darwin, de *A Origem das Espécies*, Galton voltou-se para o estudo da hereditariedade. Publicou *O Génio Hereditário* em 1869, no qual defendeu que as faculdades intelectuais podiam ser transmitidas pela hereditariedade.

Em 1873, Alphonse de Candolle, um botânico suíço, publicou o livro intitulado *A História da Ciência e dos Cientistas nos Últimos Dois Séculos*, que incluía também um ensaio sobre *A Relativa Influência da Hereditarie-*

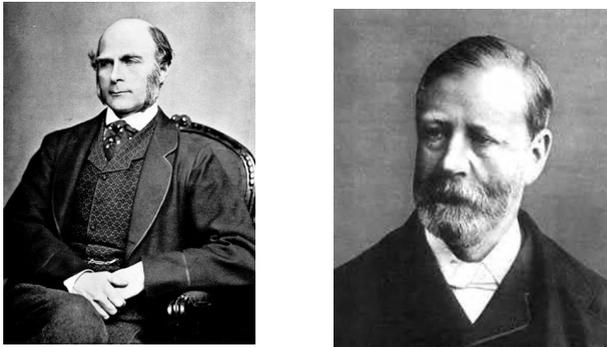


Figura 9.1: Galton (esquerda) e Watson (direita).

dade, Variabilidade e Selecção no Desenvolvimento da Espécie Humana e no Futuro Provável desta Espécie. Fez aí os comentários seguintes:

«Entre as informações precisas e opiniões muito sensatas de Benoiston de Châteauneuf, Galton e outros estatísticos, não encontro a observação importante que deveriam ter feito sobre a inevitável extinção dos nomes de família. Claro que cada nome acabará por se extinguir [...] Um matemático poderá calcular como se daria a diminuição dos nomes ou títulos, sabendo, para cada casal, as probabilidades de ter filhos do sexo feminino ou masculino e a de não ter filhos.»

É o mesmo problema que Bienaymé tinha estudado em 1845. Mas Candolle, que não estava a par dos trabalhos de Bienaymé, pensava que todas as famílias estavam condenadas à extinção. Galton tomou conhecimento do parágrafo acima no livro de Candolle. Como também não conhecia a obra de Bienaymé, colocou-o como um problema aberto para os leitores do *Educational Times*:

«Problema 4001: Uma grande nação, da qual apenas nos interessam os homens adultos, em número de N , cada um com apelido diferente. A sua lei de população é tal que, em cada geração, a_0 por cento dos homens adultos não têm filhos do sexo masculino a chegar à vida adulta; a_1 têm um desses filhos; a_2 têm dois; e assim por diante até a_5 que têm cinco.

Descobrir (1) que proporção dos seus apelidos se terá extinguido

após r gerações; e (2) quantos casos haverá de apelidos pertencentes a m pessoas.»

Note-se que a segunda parte do problema não tinha sido abordada por Bi-enaymé. Galton não recebeu qualquer resposta satisfatória dos leitores da revista e, aparentemente, não conseguiu encontrar sozinho a solução do problema. Por isso, pediu ao seu amigo Henry William Watson, um matemático, que tentasse resolvê-lo.

Watson nasceu em Londres em 1827, filho de um oficial da Marinha Britânica. Estudou primeiro na *King's College* em Londres e, a seguir, virou-se para a matemática no *Trinity College* da Universidade de Cambridge, de 1846 a 1850, apenas alguns anos depois de Galton. Tornou-se sucessivamente bolseiro no *Trinity College*, assistente na *City of London School*, professor assistente no *King's College* e professor catedrático de matemática na *Harrow School* de 1857 a 1865. Amante do alpinismo, fez parte de uma expedição que chegou ao topo do Monte Rosa, na Suíça, em 1855. Foi ordenado diácono em 1856 e padre anglicano dois anos mais tarde. De 1865 até à sua reforma, foi reitor de Berkswell com Barton, perto de Coventry, posição que lhe proporcionou tempo suficiente para a investigação.

Galton e Watson escreveram juntos um artigo intitulado *Sobre a probabilidade de extinção das famílias*, publicado em 1875 na revista *Journal of the Royal Anthropological Institute*. Galton apresentou o problema e Watson explicou os cálculos e as conclusões a que tinha chegado. Assumiram que os homens têm, no máximo, q filhos, sendo p_k a probabilidade de ter k filhos ($k = 0, 1, 2, \dots, q$). Por outras palavras, $p_k = a_k/100$, se utilizarmos as notações originais de Galton. Portanto, $p_0 + p_1 + \dots + p_q = 1$. Considere-se a situação em que a geração 0 é formada por um único homem. A geração 1 consiste em s homens com uma probabilidade p_s . Usando um truque, que era bem conhecido no seu tempo e que tinha sido introduzido muito antes por Abraham de Moivre, Watson considerou a função geradora

$$f(x) = p_0 + p_1x + p_2x^2 + \dots + p_qx^q \quad (9.1)$$

associada às probabilidades p_0, \dots, p_q . Análogamente, seja $f_n(x)$ o polinómio para o qual o coeficiente de x^s é a probabilidade de ter s homens na geração n a partir de um homem na geração 0. Então,

$$f_1(x) = f(x).$$

Watson notou que

$$f_n(x) = f_{n-1}(f(x)), \quad (9.2)$$

uma fórmula que permite calcular recursivamente $f_n(x)$.

De facto, seja

$$f_n(x) = p_{0,n} + p_{1,n}x + p_{2,n}x^2 + \cdots + p_{q^n,n}x^{(q^n)}.$$

Note-se que há, no máximo, q^n homens na geração n . Se na geração $n - 1$ houver s homens, numerados de 1 a s , designemos por t_1, \dots, t_s o número dos seus filhos do sexo masculino. Neste caso, haverá t homens na geração n com uma probabilidade igual a

$$\sum_{t_1 + \cdots + t_s = t} p_{t_1} \times \cdots \times p_{t_s}.$$

Quando $s = 0$, deve entender-se que esta probabilidade é igual a 1 se $t = 0$ e igual a 0 se $t \geq 1$. Portanto

$$p_{t,n} = \sum_{s \geq 0} p_{s,n-1} \times \sum_{t_1 + \cdots + t_s = t} p_{t_1} \times \cdots \times p_{t_s}.$$

Segue-se que

$$\begin{aligned} f_n(x) &= \sum_{t \geq 0} p_{t,n} x^t \\ &= \sum_{s \geq 0} p_{s,n-1} \sum_{t \geq 0} \sum_{t_1 + \cdots + t_s = t} (p_{t_1} x^{t_1}) \times \cdots \times (p_{t_s} x^{t_s}) \\ &= \sum_{s \geq 0} p_{s,n-1} [p_0 x^0 + p_1 x^1 + p_2 x^2 + \cdots]^s \\ &= \sum_{s \geq 0} p_{s,n-1} [f(x)]^s = f_{n-1}(f(x)). \end{aligned}$$

Em particular, a probabilidade x_n de extinção do nome de família dentro de gerações n é igual a $p_{0,n}$, que é o mesmo que $f_n(0)$. Como primeiro exemplo, Watson fez

$$f(x) = (1 + x + x^2)/3,$$

ou seja, $q = 3$ e $p_0 = p_1 = p_2 = 1/3$. Calculou os polinómios $f_n(x)$ para $n = 1, \dots, 4$ usando a equação (9.2). Obteve, por exemplo,

$$\begin{aligned} f_2(x) &= \frac{1}{3} \left[1 + \frac{1+x+x^2}{3} + \left(\frac{1+x+x^2}{3} \right)^2 \right] \\ &= \frac{13 + 5x + 6x^2 + 2x^3 + x^4}{27} \end{aligned}$$

e $f_2(0) = 13/27 \approx 0,481$. O cálculo de $f_n(x)$ por $n \geq 3$ torna-se muito enfadonho, de tal modo que Watson cometeu mesmo um erro para $n = 4$. Uma vez que $x_5 = f_5(0) = f_4(f(0))$ pode evitar o cálculo de $f_5(x)$, obteve a seguinte lista de probabilidades de extinção $x_n = f_n(0)$:

$$x_1 \approx 0,333, \quad x_2 \approx 0,481, \quad x_3 \approx 0,571, \quad x_4 \approx 0,641, \quad x_5 \approx 0,675.$$

Os valores correctos são $x_4 \approx 0,632$ e $x_5 \approx 0,677$, como se pode verificar utilizando a fórmula simples

$$x_n = f(x_{n-1})$$

obtida por Bienaymé. Como veremos no capítulo 17, esta última fórmula também pode ser derivada da equação (9.2).

Watson observou que cada homem tem em média

$$\mathcal{R}_0 = p_1 + 2p_2 + \dots + qp_q$$

filhos e que $\mathcal{R}_0 = 1$ no seu primeiro exemplo. Assim, poder-se-ia pensar que, se o número inicial de membros masculinos da família fosse suficientemente grande, o tamanho da família permaneceria aproximadamente constante. No entanto, Watson afirmou que a probabilidade de extinção x_n converge para 1, quando $n \rightarrow +\infty$, embora bastante lentamente. Por outras palavras, toda a família se extinguirá, tal como Candolle tinha sugerido. A figura 9.2a, que não faz parte do artigo original, e os resultados de Bienaymé confirmam que esta conclusão para o primeiro exemplo está correcta.

Como segundo exemplo, Watson considerou a distribuição binomial de probabilidades

$$p_k = \binom{q}{k} \frac{a^{q-k} b^k}{(a+b)^q}, \quad (9.3)$$

para a qual a função geradora (9.1) é

$$f(x) = (a + bx)^q / (a + b)^q.$$

Calculou $f_2(x)$ e $x_2 = f_2(0)$. Nesta altura, percebeu que $x_2 = f(x_1)$ e que $x_n = f(x_{n-1})$ para todos os n . Mas pensou que esta fórmula só era verdadeira para o caso binomial especial (9.3). Aplicando-a ao caso de $q = 5$, $a = 3$ e $b = 1$, obteve

$$x_1 \approx 0,237, \quad x_2 \approx 0,347, \quad x_3 \approx 0,410 \dots x_9 \approx 0,527, \quad x_{10} \approx 0,533 \dots$$

Watson apercebeu-se que x_n tem de convergir para o limite x_∞ quando $n \rightarrow +\infty$, que satisfaça

$$x_\infty = f(x_\infty) = (a + bx_\infty)^q / (a + b)^q.$$

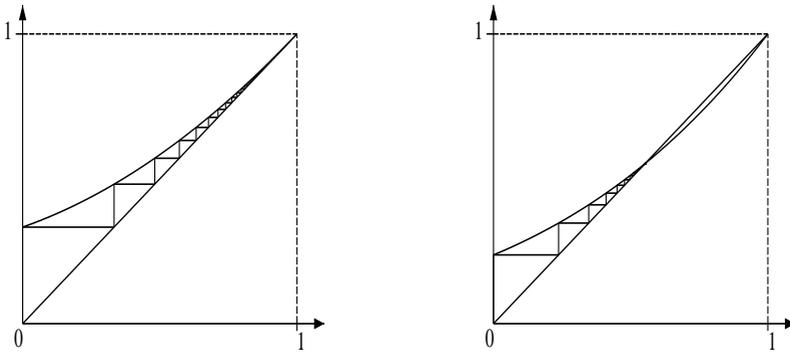


Figura 9.2: Gráfico das funções $y = f(x)$ e $y = x$. A probabilidade de extinção $x_n = f(x_{n-1})$ após n gerações é a altura do « n -ésimo degrau da escadaria». (a): $f(x) = (1 + x + x^2)/3$. (b): $f(x) = (3 + x)^5/4^5$.

Notou que $x = 1$ é uma solução desta equação mas não se apercebeu que poderia haver outras soluções quando $\mathcal{R}_0 > 1$. Assim, concluiu erradamente, enganado por Candolle, que há extinção ($x_\infty = 1$) em todos os casos, incluindo o exemplo numérico que tinha acabado de considerar. A figura 9.2b mostra que não é o caso!

Watson observou que o número médio de filhos neste exemplo numérico era maior que 1 (pode mostrar-se que $\mathcal{R}_0 = qb/(a+b) = 5/4$), o que significa que a população tende a aumentar exponencialmente. Mas isto não o ajudou a descobrir o seu erro. Chegou mesmo a conjecturar que a extinção do nome de família era certa para cada distribuição de probabilidade (p_k), ou seja, não apenas para o caso binomial. Voltaremos a este problema nos capítulos 17 e 18.

Galton continuou o estudo estatístico das famílias com um livro intitulado *Homens ingleses da ciência, a sua natureza e educação*, que se centrava na genealogia dos membros da *Royal Society*. Interessou-se também pela antropometria, a medida do corpo humano. Em 1884, aproveitou uma exposição internacional em Londres para recolher dados sobre um grande número de pessoas. Os seus resultados foram publicados em 1889, num livro intitulado *Herança Natural*, cujo anexo reproduzia o artigo escrito em colaboração com

Watson. Este livro introduziu também algum vocabulário estatístico novo, como «percentile» e «quartil», bem como a palavra «eugenia», ou seja, a melhoria da espécie humana do ponto de vista dos caracteres hereditários. A partir de 1888, Galton desenvolveu a técnica de reconhecimento de impressões digitais que, alguns anos mais tarde, passaria a ser usada pela polícia britânica. Continuou também a estudar o papel da hereditariedade (natureza) e do ambiente (nutrição) nas características físicas e intelectuais dos gémeos, no tamanho das ervilhas cultivadas ao longo de várias gerações ou na cor dos ratos criados em laboratório. Isto levou-o à noção de «coeficiente de correlação» entre duas variáveis. Em 1904, foi fundado o Laboratório Galton no *University College* de Londres. Galton foi nomeado cavaleiro em 1909 e morreu em 1911.

Watson publicou vários livros, em particular um tratado sobre a teoria cinética dos gases (1876) e um tratado sobre a teoria matemática da electricidade e do magnetismo em dois volumes (1885 e 1889). Foi eleito para a *Royal Society* em 1881 e morreu em Brighton em 1903.

Em 1924, no segundo volume da sua biografia de Galton, Karl Pearson resumiu o artigo sobre a extinção dos nomes de família sem se aperceber do erro. Este erro seria finalmente descoberto em 1930 (ver capítulo 18).

Leitura adicional

1. De Candolle, A.: *Histoire des sciences et des savants depuis deux siècles suivie d'autres études sur des sujets scientifiques en particulier sur la sélection dans l'espèce humaine*. Georg, Genève (1873). [archive.org](#)
2. Galton, F.: *Natural Inheritance*. Macmillan, London (1889). [galton.org](#)
3. Galton, F.: *Memories of my Life*. Methuen & Co., London (1908). [galton.org](#)
4. Kendall, D.G.: Branching processes since 1873. *J. Lond. Math. Soc.* 41, 385–406 (1966)
5. Pearson, K.: *The Life, Letters and Labours of Francis Galton*, vol. 1. Cambridge University Press (1914). [galton.org](#)
6. Pearson, K.: *The Life, Letters and Labours of Francis Galton*, vol. 2. Cambridge University Press (1924). [galton.org](#)
7. S.H.B.: Henry William Watson, 1827-1903. *Proc. R. Soc. Lond.* 75, 266–269 (1905). [gallica.bnf.fr](#)
8. Watson, H.W., Galton, F.: On the probability of the extinction of families. *J. Anthropol. Inst.* 4, 138–144 (1875). [galton.org](#)

Capítulo 10

Lotka e teoria da população estável (1907–1911)

Em 1907, o químico norte-americano Alfred Lotka começou a estudar a relação entre a taxa de natalidade, as taxas de mortalidade por idades e a taxa de crescimento populacional através de um modelo de tempo contínuo. Em 1911, com F.R. Sharpe, publicou outro artigo sobre o mesmo assunto que incluía também taxas de fertilidade específicas por idades. A equação implícita que dá a taxa de crescimento da população é habitualmente conhecida por «equação de Lotka».

Alfred James Lotka nasceu de pais norte-americanos em 1880, em Lemberg, que fazia parte do Império Austro-Húngaro (agora L'viv na Ucrânia). Estudou primeiro em França e na Alemanha e em 1901 licenciou-se em física e química pela Universidade de Birmingham, na Inglaterra. Passou então um ano em Leipzig onde Wilhem Ostwald, que iria receber o Prémio Nobel da Química em 1909, realçou o papel da termodinâmica na química e na biologia. Em 1902, Lotka instalou-se em Nova Iorque, onde começou a trabalhar para a *General Chemical Company*.



Figura 10.1:
Lotka (1880–1949)

Em 1907 e em 1911¹, Lotka retomou o estudo da dinâmica das populações estruturadas por idades sem conhecer o trabalho de Euler sobre o mesmo

¹O segundo artigo foi escrito em colaboração com F.R. Sharpe, um matemático da Universidade de Cornell.

assunto (ver capítulo 3). Ao contrário de Euler, assumiu que o tempo e a idade são variáveis contínuas. Seja $B(t)$ a taxa de natalidade masculina (o número de nascimentos masculinos por unidade de tempo) no instante t , $p(x)$ a probabilidade de ainda estar vivo com a idade x e $h(x)$ a fertilidade na idade x : $h(x) dx$ é a probabilidade de um homem ter um filho recém-nascido entre as idades x e $x + dx$, com dx infinitamente pequeno. Então, $\int_0^{+\infty} p(x) dx$ é a esperança de vida à nascença. Além disso, $B(t-x)p(x) dx$ é o número de crianças do sexo masculino, nascidas entre os tempos $t-x$ e $t-x+dx$, que ainda estão vivos no momento t . Estes machos têm $B(t-x)p(x)h(x) dx$ filhos por unidade de tempo no instante t . Assim, a taxa total de nascimentos masculinos no momento t é

$$B(t) = \int_0^{+\infty} B(t-x)p(x)h(x) dx.$$

Procurando uma solução exponencial geométrica ou de crescimento exponencial para esta equação integral, de incógnita $B(t)$, da forma $B(t) = be^{rt}$, Lotka obteve, dividindo ambos os membros por $B(t)$, a equação

$$1 = \int_0^{+\infty} e^{-rx} p(x) h(x) dx, \quad (10.1)$$

a que agora os demógrafos chamam «equação de Lotka»². Euler tinha obtido a equação implícita análoga (3.1) para a taxa de crescimento quando o tempo e a idade são variáveis discretas. Lotka notou que o segundo membro de (10.1) é uma função decrescente de r , que tende para $+\infty$ quando $r \rightarrow -\infty$, e que tende a 0 quando $r \rightarrow +\infty$. Portanto, há um único valor de r , chamemos-lhe r^* , para o qual a equação (10.1) é válida. Além disso, $r^* > 0$ se e só se

$$\mathcal{R}_0 = \int_0^{+\infty} p(x) h(x) dx > 1. \quad (10.2)$$

O parâmetro \mathcal{R}_0 (a notação foi introduzida por Dublin e Lotka em 1925) é o número esperado de filhos que cada homem terá ao longo da vida.

Lotka sugeriu³ que, qualquer que fosse a estrutura etária inicial da população, o número de nascimentos masculinos por unidade de tempo implicava, de facto, que $B(t) \sim be^{r^*t}$ quando $t \rightarrow +\infty$, em que b é uma constante. A população total é então dada por $P(t) = \int_0^{+\infty} B(t-x)p(x) dx$. Daqui se infere

²R.A. Fisher chegou independentemente à mesma equação em 1927 e mais tarde interpretou a raiz r^* como uma medida de «aptidão darwiniana» da teoria da evolução por selecção natural.

³Isto foi rigorosamente provado em 1941 por Willy Feller, que era então professor de matemática na Universidade de Brown, nos EUA. Em 1968, Crump, Mode e Jagers desenvolveram uma abordagem probabilística.

que $P(t)$ também aumenta ou diminui com e^{r^*t} quando $t \rightarrow +\infty$: a taxa de crescimento é igual a r^* . Além disso, a estrutura etária da população, dada por $B(t-x)p(x)/P(t)$, tende para

$$\frac{e^{-r^*x} p(x)}{\int_0^{+\infty} e^{-r^*y} p(y) dy}.$$

Isto é o que Lotka chamou de uma «população estável»: a pirâmide etária mantém a mesma forma ao longo do tempo, mas a população total aumenta ou diminui exponencialmente. A conclusão é assim a mesma que a do modelo de tempo discreto de Euler, mas o estudo de Lotka tem em conta a dependência etária da fertilidade. Portanto, é de certa forma mais geral que o de Euler.

Lotka continuou a trabalhar sobre este tema ao longo da vida. Em 1908–1909 retomou os estudos na Universidade de Cornell, onde recebeu o grau de mestre. Trabalhou para o *National Bureau of Standards* de 1909 a 1911 e como editor da revista *Scientific American Supplement* de 1911 a 1914. Em 1912, obteve o doutoramento na Universidade de Birmingham, reunindo os artigos que tinha publicado desde 1907 sobre dinâmica populacional e demografia. Durante a Primeira Guerra Mundial, trabalhou novamente para a *General Chemical Company* sobre como fixar o azoto da atmosfera. Em 1920, um dos seus artigos sobre oscilações biológicas (ver capítulo 13) causou uma profunda impressão em Raymond Pearl, um professor de biometria da Universidade Johns Hopkins que tinha acabado de «redescobrir» a equação logística (ver capítulo 6). Na esperança de conseguir um emprego no Instituto Rockefeller de Investigação Médica, em Nova Iorque, Lotka trabalhou nos modelos matemáticos desenvolvidos por Ross para a malária (ver capítulo 12). Finalmente, recebeu uma bolsa de dois anos da Universidade Johns Hopkins, o que lhe permitiu escrever o livro *Elementos de Biologia Física*, publicado em 1925. Tornou-se então chefe do departamento de investigação da Companhia Metropolitana de Seguros de Vida em Nova Iorque. Concentrou-se na análise matemática de questões demográficas e publicou vários livros em colaboração com o colega e vice-presidente da empresa, o estatístico Louis Israel Dublin: *O Valor Monetário de um Homem* (1930), *A Duração da Vida* (1936) e *Vinte e Cinco Anos de Progressos na Saúde* (1937). Foi eleito presidente da *Population Association of America* para 1938–1939. Entre os seus vários estudos estatísticos, a «lei de Lotka» (que remonta a 1926) afirma que o número de autores que escreveram n artigos num determinado campo científico diminui aproximadamente de $1/n^2$, quando n aumenta.

Lotka também publicou um livro em francês intitulado *Teoria Analítica das Associações Biológicas*. A primeira parte, que era mais filosófica, surgiu em 1934. A segunda parte, mais técnica e publicada em 1939, resumia todas

as suas pesquisas sobre demografia humana desde 1907. No seu livro, Lotka também deu o seu contributo para o problema da extinção dos nomes de família. Após a publicação, em 1930, do primeiro artigo de Steffensen sobre o assunto (ver capítulo 18), aplicou a teoria aos dados obtidos no censo de 1920 da população branca dos EUA. Notou que a distribuição observada $(p_k)_{k \geq 0}$ do número de filhos é bem aproximada por uma lei geométrica decrescente para todo o $k \geq 1$: $p_0 = a$, $p_k = bc^{k-1}$ ($k \geq 1$), com $a = 0,4825$, $b = 0,2126$ e $c = 1 - b/(1 - a)$. Deste modo, $\sum_{k \geq 0} p_k = 1$. A função geradora associada é $f(x) = a + bx/(1 - cx)$. As duas soluções da equação $x = f(x)$ são $x = 1$ e $x = a/c$. A probabilidade de extinção x_∞ é a menor destas duas soluções (ver capítulo 7). Com os valores numéricos para os EUA encontrou $x_\infty \approx 0,819$, enquanto o número médio de filhos era $\mathcal{R}_0 = f'(1) = (1 - a)^2/b \approx 1,260$. Mesmo com um número médio de filhos (de ambos os sexos) próximo de 2,5, a probabilidade de extinção do nome de família é superior a 80 %.

Lotka foi eleito presidente da Associação Americana de Estatística em 1942. Reformou-se em 1947 e morreu em 1949, em Nova Jersey. Uma nova edição do seu livro de 1925 apareceu em 1956, com um título ligeiramente diferente: *Elementos de Biologia Matemática*.

Leitura adicional

1. Crump, K.S., Mode, C.J.: A general age-dependent branching process. *J. Math. Anal. Appl.* 24, 494–508 (1968)
2. Dublin, L.I., Lotka, A.J.: On the true rate of natural increase. *J. Amer. Stat. Assoc.* 20, 305–339 (1925)
3. Feller, W.: On the integral equation of renewal theory. *Ann. Math. Stat.* 12, 243–267 (1941). projecteuclid.org
4. Fisher, R.A.: The actuarial treatment of official birth records. *Eugen. Rev.* 19, 103–108 (1927). digital.library.adelaide.edu.au
5. Gridgeman, N.T.: Lotka, Afred James. In Gillespie, C.C. (ed.) *Dictionary of Scientific Biography*, vol. 8, p. 512. Scribner (1981)
6. Kingsland, S.E.: *Modeling Nature, Episodes in the History of Population Ecology*, 2nd edn. University of Chicago Press (1995).
7. Lotka, A.J.: Relation between birth rates and death rates. *Science* 26, 21–22 (1907) → Smith & Keyfitz (1977).
8. Lotka, A.J.: *Théorie analytique des associations biologiques*, 2^e partie. Hermann, Paris (1939) gallica.bnf.fr
9. Sharpe, F.R., Lotka, A.J.: A problem in age-distribution. *Philos. Mag. Ser. 6*, 21, 435–438 (1911) → Smith & Keyfitz (1977).
10. Smith, D.P., Keyfitz, N.: *Mathematical Demography*. Springer (1977)

Capítulo 11

A lei de Hardy–Weinberg (1908)

Em 1908, o matemático britânico Hardy e o médico alemão Weinberg descobriram independentemente que, numa população infinitamente grande que acasala aleatoriamente de acordo com as leis de Mendel, as frequências dos genótipos, obtidos a partir de dois alelos, permanecem constantes ao longo de gerações. O seu modelo matemático foi um dos pontos de partida para a genética da população.

Godfrey Harold Hardy nasceu em 1877 em Surrey, Inglaterra. Os pais eram professores. A partir de 1896, estudou matemática no *Trinity College* da Universidade de Cambridge, tornou-se professor assistente em 1900 e professor catedrático de matemática em 1906. Depois de um primeiro livro sobre *A Integração de Funções de uma única Variável* (1905), publicou em 1908 *Um Curso de Matemática Pura*, que foi reeditado muitas vezes e traduzido para muitas línguas estrangeiras.



Figura 11.1: Hardy (1877–1947)

Nessa época, a redescoberta do trabalho de Mendel tinha levantado algumas dúvidas. Alguns biólogos interrogavam-se porque é que as características dominantes não se tornavam mais frequentes de geração em geração. Reginald Punnett, que tinha escrito um livro intitulado *Mendelismo* em 1905, fez a pergunta a Hardy, com quem jogava cricket em Cambridge. Hardy escre-

veu a sua solução num artigo sobre *Proporções mendelianas numa população mista*, que foi publicado em 1908. Para simplificar a análise, imaginou a situação de uma grande população onde a escolha do parceiro sexual seria aleatória. Além disso, restringiu a sua atenção a apenas dois factores (ou «alelos») A e a , sendo A dominante e a recessivo. Para a geração n , sejam p_n a frequência do «genótipo» AA , $2q_n$ o de Aa e r_n o de aa . Evidentemente,

$$p_n + 2q_n + r_n = 1.$$

Hardy assumiu também que nenhum destes genótipos provocava um excesso de mortalidade ou uma diminuição da fertilidade quando comparado com os outros dois genótipos. As frequências na geração $n + 1$ podem ser facilmente calculadas, uma vez que um indivíduo escolhido aleatoriamente na geração n transmite o alelo A com uma probabilidade de $p_n + q_n$: ou o genótipo é AA e o alelo A é transmitido com certeza ou o genótipo é Aa e o alelo A é transmitido com 50% de probabilidade. Da mesma forma, o alelo a é transmitido com uma probabilidade de $q_n + r_n$. Pode-se assim construir a Tabela 11.1, tal como foi feito para a Tabela 8.1.

Tabela 11.1: Cálculo das frequências dos genótipos na geração $n + 1$ a partir das frequências dos alelos dos pais (as linhas são para a mãe, as colunas para o pai).

alelo frequência	A $p_n + q_n$	a $q_n + r_n$
A $p_n + q_n$	AA $(p_n + q_n)^2$	Aa $(p_n + q_n)(q_n + r_n)$
a $q_n + r_n$	Aa $(p_n + q_n)(q_n + r_n)$	aa $(q_n + r_n)^2$

As frequências dos genótipos AA , Aa e aa na geração $n + 1$ são respectivamente p_{n+1} , $2q_{n+1}$ e r_{n+1} . Assim, Hardy deduziu que

$$p_{n+1} = (p_n + q_n)^2 \tag{11.1}$$

$$2q_{n+1} = 2(p_n + q_n)(q_n + r_n) \tag{11.2}$$

$$r_{n+1} = (q_n + r_n)^2. \tag{11.3}$$

Investigou depois em que condições as frequências dos genótipos poderiam permanecer constantes e iguais a p , $2q$ e r ao longo das gerações. Uma vez que por definição $p + 2q + r = 1$, vemos que as equações (11.1)-(11.3) dão todas origem à mesma condição: $q^2 = pr$.

Por exemplo, a primeira equação dá

$$p = (p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2,$$

que é equivalente a $p(1 - p - 2q) = q^2$ e finalmente a $pr = q^2$.

A partir de condições iniciais arbitrárias $(p_0, 2q_0, r_0)$ com $p_0 + 2q_0 + r_0 = 1$, Hardy observou que

$$q_1^2 = (p_0 + q_0)^2 (q_0 + r_0)^2 = p_1 r_1.$$

O estado $(p_1, 2q_1, r_1)$ já é, portanto, um equilíbrio. Assim, $(p_n, 2q_n, r_n)$ permanece igual a $(p_1, 2q_1, r_1)$ para todos os $n \geq 1$. Se definirmos $x = p_0 + q_0$ para a frequência do alelo A na geração 0, então $1 - x = q_0 + r_0$ é a frequência do alelo a . Usando o sistema (11.1)–(11.3) mais uma vez, obtemos

$$p_n = x^2, \quad 2q_n = 2x(1 - x), \quad r_n = (1 - x)^2$$

para todos os $n \geq 1$ (figura 11.2).

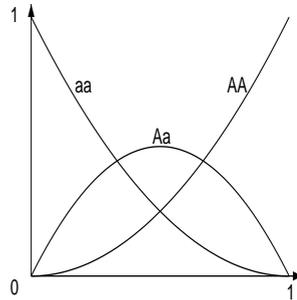


Figura 11.2: Gráficos das funções x^2 , $2x(1 - x)$ e $(1 - x)^2$ correspondentes às frequências de equilíbrio dos genótipos AA , Aa e aa .

Em conclusão, as hipóteses acima referidas levam à lei segundo a qual *as frequências dos genótipos AA , Aa e aa permanecem inalteradas ao longo das gerações*. A teoria de Mendel não conduz a um aumento progressivo da frequência do carácter dominante, como se pensava inicialmente.

Alguns anos mais tarde, Fisher insistiria num corolário importante desta lei: para uma primeira aproximação (ou seja, assumindo que as hipóteses do modelo são realistas), uma população mantém uma variância genética constante. Esta observação resolve um dos problemas levantados pela teoria da evolução de Darwin através da selecção natural. De facto, Darwin pensava,

tal como os seus contemporâneos, que em cada geração as características fisiológicas das crianças eram uma espécie de média das características dos dois progenitores, contribuindo cada um deles com uma metade. Esta ideia tinha sido mais tarde minuciosamente estudada, utilizando estatísticas, por Francis Galton e pelo seu sucessor no laboratório de biometria, Karl Pearson. Se fosse verdade, a variância destas características numa população deveria ser dividida por dois em cada geração e em breve haveria uma tal homogeneidade que a selecção natural, indispensável para explicar a evolução, seria impossível. No entanto, seriam necessários vários anos para que este mecanismo de cálculo da média fosse rejeitado, visto os biometristas defenderem o ponto de vista de Darwin e terem relutância em admitir que as leis de Mendel são inevitáveis para compreender a evolução.

Após este trabalho em 1908, Hardy regressou à matemática pura. Na sua autobiografia, *Desculpas de um Matemático*, chegou mesmo a afirmar com orgulho ter evitado descobertas de qualquer uso prático. Em 1910, foi eleito para a *Royal Society*. Em 1913, descobriu o prodígio indiano Ramanujan e convidou-o a trabalhar em Cambridge. Após a Primeira Guerra Mundial, tornou-se professor na Universidade de Oxford e continuou uma frutuosa colaboração com o seu compatriota Littlewood. Entre 1931 e 1942, foi novamente professor em Cambridge. Publicou muitos livros, frequentemente em colaboração: *Ordens do Infinito* (1910), *A Teoria Geral da Série de Dirichlet* com Marcel Riesz (1915), *Desigualdades* com Littlewood e Pólya (1934), *Uma Introdução à Teoria dos Números* com E. M. Wright (1938), *Ramanujan* (1940), *Séries de Fourier* com Rogosinski (1944), *Séries divergente* (1949). Morreu em Cambridge em 1947.



Figura 11.3:
Weinberg (1862–1937)

Várias décadas mais tarde, as pessoas repararam que a lei de Hardy para

frequências genéticas também tinha sido descoberta, nesse mesmo ano de 1908, pelo médico alemão Wilhelm Weinberg. Weinberg nasceu em Estugarda, em 1862. Depois de estudar em Tubinga e Munique até ao seu doutoramento em medicina, tinha trabalhado vários anos em hospitais de Berlim, Viena e Frankfurt. Em 1889, estabeleceu-se em Estugarda como médico generalista e obstetra. Apesar de estar muito ocupado com o seu trabalho, foi encontrando tempo para escrever muitos artigos em revistas científicas alemãs. Em 1901, estudou, de um ponto de vista estatístico, a frequência de gémeos do mesmo sexo. O artigo de 1908, no qual explicou a mesma lei que Hardy tinha encontrado, tinha sido publicado numa revista científica local e tinha passado despercebido. Mas, ao contrário de Hardy, tinha continuado este estudo nos anos seguintes, descobrindo, por exemplo, a generalização ao caso em que existem mais de dois alelos. Contribuiu também para a área das estatísticas médicas. Weinberg morreu em 1937. Após a redescoberta do seu artigo de 1908, os geneticistas passaram a chamar «lei de Hardy–Weinberg» à lei da estabilidade das frequências de genótipos.

Actualmente, esta lei é frequentemente utilizada da seguinte forma. Se um raro alelo recessivo a não tem influência na sobrevivência ou fertilidade e se soubermos a frequência x^2 do genótipo aa porque aa produz um fenótipo particular, então podemos calcular x e estimar a frequência $2x(1-x) \approx 2x$ do genótipo Aa . Como exemplo, se a frequência de aa for $1/20\,000$, então obtemos $x \approx 1/140$. Portanto, $2x \approx 1/70$ é a frequência do genótipo Aa . O alelo recessivo a , que pode parecer muito raro na inspecção dos fenótipos, não é de facto tão invulgar.

Leitura adicional

1. Hardy, G.H.: Mendelian proportions in a mixed population. *Science* 28, 49–50 (1908). esp.org
2. Hardy, G.H.: *A Mathematician's Apology*. Cambridge University Press (1940). archive.org
3. Punnett, R.C.: *Mendelism*. Cambridge University Press (1907). archive.org
4. Stern, C.: The Hardy–Weinberg law. *Science* 97, 137–138 (1943)
5. Stern, C.: Wilhelm Weinberg 1862–1937. *Genetics* 47, 1–5 (1962)
6. Titchmarsh, E.C.: Godfrey Harold Hardy, 1877–1947. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 6, 446–461 (1949)
7. Weinberg, W.: Über den Nachweis der Vererbung beim Menschen. *Jahresh. Wuertt. Ver. vaterl. Natkd.* 64, 369–382 (1908). biodiversitylibrary.org

Capítulo 12

Ross e a malária (1911)

Em 1911, o médico britânico Ronald Ross, que já tinha recebido o Prêmio Nobel de 1902 pelo seu trabalho sobre a malária, estudou um sistema de equações diferenciais que modelavam a propagação desta doença. Mostrou que a malária só pode persistir se o número de mosquitos estiver acima de um certo limiar. Portanto, não é necessário matar todos os mosquitos para erradicar a malária - basta matar apenas uma parte deles. Modelos epidêmicos semelhantes foram mais tarde desenvolvidos por Kermack e McKendrick.

Ronald Ross nasceu em 1857 no Norte da Índia, onde o pai era oficial do exército britânico. Estudou medicina em Londres, mas preferia escrever poemas e dramas. Depois de trabalhar durante um ano como cirurgião num navio, conseguiu entrar para o Serviço Médico Indiano em 1881. O trabalho enquanto médico na Índia deixava-lhe muito tempo livre, durante o qual escreveu obras literárias e aprofundou sozinho os seus conhecimentos de matemática. Em 1888, de licença em Inglaterra, obteve um diploma em saúde pública e estudou bacteriologia, uma nova ciência criada alguns anos antes por Pasteur e Koch. De volta à Índia, Ross dedicou-se ao estudo da malária. Durante a sua segunda licença, em 1894, conheceu em Londres o especialista em medicina tropical Patrick Manson, que lhe mostrou ao microscópio o que o médico militar francês Alphonse Laveran tinha descoberto em 1880: o sangue de pacientes com malária contém parasitas. Manson sugeriu que os parasitas podiam vir de mosquitos porque ele próprio tinha encontrado na China o parasita de outra doença tropical (filariose) nestes insectos. No entanto, acreditava que os humanos eram infectados pelo parasita ao beber água contaminada pelo mosquito. De 1895 a 1898, Ross continuou a sua investigação na Índia e testou a ideia de Manson. Em 1897, descobriu no estômago de uma certa espécie de mosquito que não tinha estudado antes (anopheles) alguns parasitas semelhantes aos observados por Laveran. Como os seus superiores o enviaram para Calcutá numa altura do ano em que os casos de malária eram raros, decidiu estudar a malária em aves de gaiola. Encontrou o parasita nas glândulas salivares de mosquitos anopheles e conseguiu infectar experimentalmente aves saudáveis, deixando que os mosquitos as picassem: isto provou que a malária é transmitida pelas picadas de mosquitos e não pela

ingestão de água contaminada. Em 1899, Ross deixou o Serviço Médico Indiano para ensinar na Escola de Medicina Tropical de Liverpool, que tinha sido criada um ano antes. Foi eleito para a *Royal Society* em 1901 e recebeu em 1902 o Prémio Nobel de Fisiologia ou Medicina pelo seu trabalho sobre a malária. Andou por África, pelas ilhas Maurícias e pela região mediterrânica para popularizar a luta contra os mosquitos. O método teve êxito no Egipto, na zona do canal de Suez, ao longo do canal do Panamá em construção, em Cuba e na Malásia, mas foi menos bem sucedido em algumas outras áreas. Ross publicou o *Relatório sobre a Prevenção da Malária nas Maurícias* em 1908 e o *Prevenção da Malária* em 1910.



Figura 12.1: Ross (1857–1932)

Apesar de ter provado o papel de certos mosquitos na transmissão da malária, Ross deparou-se com um certo cepticismo quando afirmou que a malária poderia ser erradicada simplesmente através da redução do número de mosquitos. Na segunda edição do seu livro *Prevenção da Malária*, publicado em 1911, tentou construir modelos matemáticos da transmissão da malária a fim de apoiar a sua afirmação. Um dos seus modelos consistia num sistema de duas equações diferenciais. Vamos introduzir as seguintes notações:

- N : população humana total numa determinada área;
- $I(t)$: número de humanos infectados com malária no momento t ;
- n : população total de mosquitos (assumida constante);
- $i(t)$: número de mosquitos infectados com malária;
- b : frequência de picadas de mosquitos;

- p (respectivamente p'): probabilidade de transmissão da malária de humano para mosquito (respectivamente de mosquito para humano) durante uma picada;
- a : taxa a que os seres humanos recuperam da malária;
- m : mortalidade por mosquito.

Durante um pequeno intervalo de tempo dt , cada mosquito infectado morde bdt humanos, entre os quais uma fração igual a $(N - I)/N$ ainda não estão infectados. Tendo em conta a probabilidade de transmissão p' , existem $b p' i \frac{N-I}{N} dt$ novos seres humanos infectados. Durante o mesmo intervalo de tempo, o número de humanos que recuperam é $aI dt$. Daí,

$$\frac{dI}{dt} = b p' i \frac{N-I}{N} - aI.$$

Do mesmo modo, cada mosquito não infectado morde bdt humanos, entre os quais uma fração igual a I/N já estão infectados. Tendo em conta a probabilidade de transmissão p , existem $b p i \frac{N-I}{N} dt$ novos mosquitos infectados. Entretanto, assumindo que a infecção não influencia a mortalidade, o número de mosquitos que morrem é de $mi dt$. Portanto

$$\frac{di}{dt} = b p (n - i) \frac{I}{N} - mi.$$

Como a malária existe permanentemente na maioria dos países infectados, Ross considerou apenas os estados estáveis do seu sistema de duas equações: o número de humanos infectados $I(t)$ e o número de mosquitos infectados $i(t)$ permanecem constantes ao longo do tempo ($dI/dt = 0$ e $di/dt = 0$). Em primeiro lugar, há sempre o estado constante com $I = 0$ e $i = 0$, o que corresponde à ausência de paludismo. Em segundo lugar, Ross procurou um estado constante tal que $I > 0$ e $i > 0$ e descobriu que

$$I = N \frac{1 - amN/(b^2 p p' n)}{1 + aN/(b p' n)}, \quad i = n \frac{1 - amN/(b^2 p p' n)}{1 + m/(b p)}. \quad (12.1)$$

Dividindo as equações de estado estacionário pelo produto $I \times i$, o problema torna-se um sistema linear de duas equações a duas incógnitas $1/I$ e $1/i$,

$$\frac{b p'}{I} - \frac{a}{i} = \frac{b p'}{N}, \quad -\frac{m}{I} + \frac{b p n}{Ni} = \frac{b p}{N},$$

cuja solução se obtém facilmente.

Pode confirmar-se que $I > 0$ e $i > 0$ se o número de mosquitos estiver acima de um limiar crítico:

$$n > n^* = \frac{amN}{b^2 p p'}.$$

Neste caso, o estado estacionário corresponde à situação em que a doença é endêmica, ou seja, permanentemente presente. Ross concluiu que se o número de mosquitos n for reduzido abaixo do limiar crítico n^* , então o único estado estacionário restante é $I = 0$ e $i = 0$, pelo que a malária deve desaparecer. Em particular, não é necessário exterminar todos os mosquitos para erradicar o paludismo. Foi precisamente este o ponto que Ross quis enfatizar com o seu modelo.

Para ilustrar a sua teoria, Ross procurou valores numéricos razoáveis para os parâmetros do seu modelo. Assumiu que

- a mortalidade dos mosquitos é tal que apenas um terço deles continua vivo dez dias depois; por isso $e^{-10m} = \frac{1}{3}$ e $m = (\log 3)/10$ por dia;
- metade das pessoas ainda estão infectadas passados três meses; portanto $e^{-90a} = 1/2$ e $a = (\log 2)/90$ por dia;
- um em cada oito mosquitos pica um humano por dia; portanto $e^{-b} = 1 - 1/8$ e $b = \log(8/7)$ por dia;
- Os mosquitos infectados não são geralmente infecciosos durante os primeiros dez dias após a sua infecção porque os parasitas têm de passar por várias fases de transformação. Dado que um terço dos mosquitos pode sobreviver dez dias, Ross assumiu que há também cerca de um terço de todos os mosquitos infectados que são infecciosos: $p' = 1/3$;
- $p = 1/4$.

Ross pôde assim calcular, usando a fórmula (12.1), a fracção infectada I/N na população humana em função da razão n/N entre as populações de mosquitos e humana. Apresentou os seus resultados numa tabela equivalente à figura 12.2.

A forma da curva mostra que a fracção de humanos infectados já é superior a 50 % se a razão n/N estiver ligeiramente acima do valor crítico n^*/N . Mas esta fracção não muda muito quando o rácio n/N aumenta ainda mais. Isto explica porque é que a correlação entre o número de mosquitos e a presença do paludismo nunca tinha sido notada antes. Ross constatou, contudo,

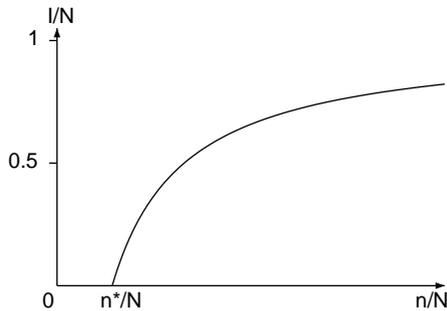


Figura 12.2: Fração I/N de humanos infectados em função da relação n/N entre as populações de mosquitos e humana.

que o valor numérico do limiar n^*/N era muito sensível a pequenas alterações na taxa de picada b , mas que isto não alterava a forma geral da curva na figura 12.2. A sua explicação qualitativa é mais importante do que os resultados quantitativos, que são afetados pela incerteza em torno dos valores numéricos dos parâmetros.

Para interpretar o limiar crítico n^* descoberto por Ross¹, consideremos um humano infectado introduzido em populações humana e de mosquitos, ambas livres de malária. Esta pessoa permanece infectada, em média, durante um período de tempo igual a $1/a$. Como é picada bn/N vezes por unidade de tempo, receberá um total de cerca de $bn/(aN)$ picadas enquanto estiver infectada. Por isso, infectará em média $bpn/(aN)$ mosquitos. Cada um destes mosquitos infectados vive em média durante um período de tempo igual a $1/m$, morde b/m humanos e infecta bp'/m humanos. No total, após a transmissão do primeiro ser humano infectado para o mosquito e destes mosquitos para outros seres humanos, o número médio de seres humanos recentemente infectados é o produto dos dois resultados anteriores, ou seja

$$\mathcal{R}_0 = \frac{b^2 p p' n}{amN}. \quad (12.2)$$

Este \mathcal{R}_0 é o número de casos humanos secundários devido a um caso humano primário. Assim, o processo de infecção, que acontece continuamente no tempo, também pode ser estudado ao longo de gerações sucessivas. A malária

¹Esta interpretação só foi enfatizada muito tempo depois do trabalho de Ross.

só pode «invadir» a população se $\mathcal{R}_0 > 1$. Esta condição é precisamente equivalente a $n > n^*$.

Em conclusão, Ross defendeu de uma forma mais geral a modelização matemática em epidemiologia:

«De facto, para que possa ser considerada cientificamente, toda a epidemiologia, interessada como está com a variação da doença ao longo do tempo ou de local para local, deve ser abordada matematicamente, visto estarem implicadas muitas variáveis. Dizer que uma doença depende de certos factores não é dizer muito, enquanto não pudermos ter uma estimativa de como cada factor influencia o resultado total. E o método matemático de tratamento não é realmente nada mais do que a aplicação de um raciocínio cuidadoso aos problemas em questão.»

Ross foi nomeado cavaleiro em 1911. Mudou-se para Londres e tornou-se consultor do exército britânico durante a Primeira Guerra Mundial. Em 1923 publicou a sua autobiografia, *Memórias com um Relato Completo Sobre o Grande Problema da Malária e a sua Solução*. Em 1926 foi inaugurado o Instituto de Doenças Tropicais de Ross (agora parte da Escola de Higiene e Medicina Tropical de Londres), do qual se tornou director. Ross morreu em Londres, em 1932.

Leitura adicional

1. G.H.F.N.: Sir Ronald Ross, 1857-1932. *Obit. Not. Fellows Roy. Soc.* 1, 108–115 (1933)
2. Ross, R.: *The Prevention of Malaria*, 2nd edn. John Murray, London (1911) archive.org
3. Ross, R.: *Memoirs with a Full Account of the Great Malaria Problem and its Solution*. John Murray, London (1923) archive.org
4. Rowland, J.: *The Mosquito Man, The Story of Sir Ronald Ross*. Roy Publishers, New York (1958)

Capítulo 13

Lotka, Volterra e o sistema predador-presa (1920–1926)

Em 1920, Alfred Lotka elaborou um modelo de predador-presa e mostrou que as populações podiam oscilar permanentemente. Desenvolveu este estudo no seu livro *Elementos de Biologia Física* de 1925. Em 1926, o matemático italiano Vito Volterra interessou-se pelo mesmo modelo para responder a uma questão levantada pelo biólogo Umberto d’Ancona: porque é que havia mais peixes predadores capturados pelos pescadores no Mar Adriático durante a Primeira Guerra Mundial, quando o esforço de pesca era baixo?

Em 1920, Lotka publicou um artigo intitulado *Nota analítica sobre certas relações rítmicas em sistemas orgânicos*. Há já alguns anos que se interessava por algumas reacções químicas que apresentavam estranhas oscilações transitórias em experiências de laboratório. O objectivo do seu artigo era sugerir que um sistema de duas espécies biológicas poderia mesmo oscilar permanentemente. O exemplo que ele considerou foi o de uma população de herbívoros que se alimentavam de plantas. Em analogia com as equações utilizadas na cinética química, seja $x(t)$ a massa total de plantas e $y(t)$ a massa total de herbívoros no momento t . Lotka utilizou como modelo o seguinte sistema de equações diferenciais

$$\frac{dx}{dt} = ax - bxy, \quad (13.1)$$

$$\frac{dy}{dt} = -cy + dxy, \quad (13.2)$$

onde os parâmetros a , b , c e d são todos positivos. O parâmetro a é a taxa de crescimento de plantas quando não há herbívoros, enquanto c é a taxa de diminuição da população de herbívoros quando não há plantas. Os termos $-bxy$ e dxy expressam que quanto mais animais e plantas houver, maior será a transferência de massa das plantas para os animais (a transferência inclui alguma perda de massa por isso $d \leq b$). Definindo $dx/dt = 0$ e $dy/dt = 0$, Lotka notou que existem dois estados estáveis:

- $(x = 0, y = 0)$, a população de herbívoros está extinta e não existem mais plantas;

- $(x = c/d, y = a/b)$, herbívoros e plantas coexistem.

Também escreveu, sem provar, que, se no momento $t = 0$, $(x(0), y(0))$ não é um destes dois estados estáveis, então as funções $x(t)$ e $y(t)$ oscilam periodicamente: há um número $T > 0$ tal que $x(t + T) = x(t)$ e $y(t + T) = y(t)$ para todo o $t > 0$ (figura 13.1)¹. Se, por exemplo, as plantas forem muito abundantes, então a população de herbívoros aumentará, causando uma diminuição na massa total de plantas. Quando esta massa se torna insuficiente para alimentar os herbívoros, alguns animais morrem de fome e a massa total de plantas começará a crescer novamente até atingir um nível igual ao seu valor inicial. O fenómeno irá repetir-se.

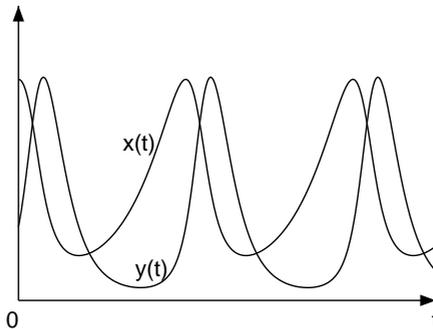


Figura 13.1: Oscilações da massa total de plantas $x(t)$ e da massa total de herbívoros $y(t)$ em função do tempo.

Lotka aprofundou um pouco mais o modelo num segundo artigo, publicado em 1920, intitulado *Oscilações não amortecidas derivadas da lei da acção de massas*, onde explicava porque é que o sistema podia oscilar de forma periódica. Isto decorre do facto de que o ponto $(x(t), y(t))$ tem de permanecer numa trajectória fechada no plano com x no eixo horizontal e y no eixo vertical; mais precisamente, no quadrante onde $x \geq 0$ e $y \geq 0$ (figura 13.2).

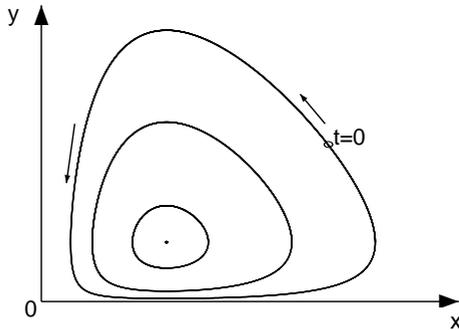
¹O período de T depende das condições iniciais, mas Lotka só se apercebeu deste facto em 1925.

De facto, dividindo a equação (13.1) pela equação (13.2), obtemos, após alguma simplificação

$$\left(-\frac{c}{x} + d\right) \frac{dx}{dt} = \left(\frac{a}{y} - b\right) \frac{dy}{dt}.$$

A integração dá $dx(t) - c \log x(t) = a \log y(t) - by(t) + K$, onde K é uma constante que depende apenas das condições iniciais. Assim, o ponto $(x(t), y(t))$ permanece na curva $dx - c \log x = a \log y - by + K$, que é uma curva fechada (figura 13.2).

Figura 13.2: Diagrama com a massa total de plantas $x(t)$ no eixo horizontal e a massa total de herbívoros $y(t)$ no eixo vertical. As três curvas fechadas em torno do estado estacionário correspondem a diferentes condições iniciais.



A trajectória de $(x(t), y(t))$ gira em torno do estado estacionário $(c/d, a/b)$ no sentido contrário ao dos ponteiros do relógio, como se pode facilmente ver pelo estudo do sinal de dx/dt e de dy/dt . Perto do estado estacionário, o sistema exhibe pequenas oscilações com um período igual a $2\pi/\sqrt{ac}$.

De facto, sejam $x = \frac{c}{d} + x^*$ e $y = \frac{a}{b} + y^*$, onde $x^* \ll \frac{c}{d}$ e $y^* \ll \frac{a}{b}$. Então

$$\begin{aligned} \frac{dx^*}{dt} &= -by^* \left(\frac{c}{d} + x^*\right) \approx -\frac{bc}{d} y^*, \\ \frac{dy^*}{dt} &= dx^* \left(\frac{a}{b} + y^*\right) \approx \frac{ad}{b} x^*. \end{aligned}$$

A partir destas duas equações, obtemos

$$\frac{d^2x^*}{dt^2} \approx -acx^*, \quad \frac{d^2y^*}{dt^2} \approx -acy^*.$$

Estas equações são as mesmas que das oscilações do pêndulo simples em física. O período é de $2\pi/\sqrt{ac}$.

Raymond Pearl, que tinha apresentado o primeiro artigo de 1920 nas *Proceedings of the National Academy of Sciences*, ajudou Lotka a obter uma bolsa de dois anos da Universidade Johns Hopkins para escrever um livro, intitulado *Elementos de Biologia Física*. O livro foi publicado em 1925. A secção que resume a obra de 1920 também referia que os sistemas de duas espécies, uma hospedeira e outra parasita, ou uma presa e outra predadora, podiam ser descritos pelo mesmo modelo (13.1)–(13.2). Infelizmente, o livro de Lotka não chamou muita atenção quando foi publicado. Contudo, o famoso matemático Volterra redescobriu independentemente esse mesmo modelo pouco tempo depois, enquanto estudava um problema de pesca.

Vito Volterra nasceu no gueto judaico de Ancona em 1860, pouco antes da unificação da Itália, quando a cidade ainda pertencia aos Estados Papais. Era filho único. O pai, comerciante de tecidos, morreu quando Vito tinha dois anos de idade e deixou a família sem dinheiro. Bom aluno no liceu, Volterra conseguiu continuar a estudar apesar da pobreza, primeiro na Universidade de Florença e mais tarde na *Scuola Normale Superiore*, em Pisa. Em 1882 obteve o doutoramento em física e no ano seguinte tornou-se professor de mecânica na Universidade de Pisa. Entrou para a Universidade de Turim em 1892 e, em 1900, passou a lecionar a cadeira de física matemática na Universidade La Sapienza em Roma. Tornou-se senador em 1905. Muitas das conferências que proferiu em Roma ou em universidades estrangeiras foram publicadas em forma de livro: *Três lições sobre alguns progressos recentes em Física Matemática* (Universidade Clark, 1909), *Lições sobre Equações Integrais e Integro-diferenciais* (Roma, 1910), *Lições sobre Funções de Linha* (Paris, 1912), *Teoria das Funções Permutáveis* (Princeton, 1912). Serviu como oficial no exército italiano durante a Primeira Guerra Mundial e liderou o gabinete de invenções de guerra. Após a guerra, participou activamente na fundação da União Matemática Italiana (1922) e do Conselho Nacional Italiano de Investigação (1923), tornando-se o primeiro presidente deste último. Tornou-se também presidente da Comissão Internacional para o Estudo Científico do Mar Mediterrâneo (1923) e presidente da Accademia dei Lincei (1924). Uma outra monografia, escrita em colaboração com J. Pérès, inti-

tulada *Lições sobre Composição e Funções Permutáveis*, foi publicada em 1924.



Figura 13.3:
Volterra (1860–1940) recebendo o doutoramento honoris causa da Universidade de Cambridge em 1900.

Em 1925, aos 65 anos, Volterra interessou-se por um estudo do zoólogo Umberto D’Ancona, que mais tarde se tornaria seu genro, sobre a proporção de peixes cartilagíneos (como tubarões e arraias) pescados durante os anos 1905–1923 em três portos do Mar Adriático: Trieste, Fiume² e Veneza. D’Ancona tinha notado que a proporção destes peixes tinha aumentado durante a Primeira Guerra Mundial, quando o esforço de pesca se tinha reduzido (Tabela 13.1).

Sendo os peixes cartilagíneos predadores de peixes mais pequenos, parecia que uma diminuição do esforço de pesca favorecia a espécie predadora. Volterra, que não conhecia o trabalho de Lotka, explicou esta observação, utilizando o mesmo modelo

$$\frac{dx}{dt} = ax - bxy, \quad \frac{dy}{dt} = -cy + dxy,$$

onde $x(t)$ é o número de presas e $y(t)$ é o número de predadores. Notou, tal como Lotka, que este sistema pode oscilar de forma periódica com um período T que depende da condição inicial (x_0, y_0) . Notou também que

$$\frac{d}{dt} \log x = a - by, \quad \frac{d}{dt} \log y = -c + dx.$$

Integrando durante um período T (de modo que $x(0) = x(T)$ e $y(0) = y(T)$),

²Agora Rijeka na Croácia.

Tabela 13.1: Percentagem de peixes cartilagíneos nas pescarias de Trieste, Fiume e Veneza antes, durante e após a Primeira Guerra Mundial.

ano	1910	1911	1912	1913	1914	1915	1916
Trieste	5,7	8,8	9,5	15,7	14,6	7,6	16,2
Fiume	-	-	-	-	11,9	21,4	22,1
Veneza	21,8	-	-	-	-	-	-

ano	1917	1918	1919	1920	1921	1922	1923
Trieste	15,4	-	19,9	15,8	13,3	10,7	10,2
Fiume	21,2	36,4	27,3	16,0	15,9	14,8	10,7
Veneza	-	-	30,9	25,3	25,9	25,8	26,6

obteve

$$\frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt = \frac{a}{b}, \quad \frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt = \frac{c}{d}.$$

Assim, a média durante um período, tanto do número de presas como do número de predadores, é independente das condições iniciais. Além disso, se o esforço de pesca diminuir, a taxa de crescimento a de presas aumenta enquanto a taxa de extinção c de predadores diminui. Portanto, a média de $x(t)$ diminui e a média de $y(t)$ aumenta: a proporção de predadores aumenta. Isto é precisamente o que tinha sido observado a partir das estatísticas de pesca no Mar Adriático.

Volterra publicou o seu artigo, primeiro em italiano, em 1926. Um resumo em inglês apareceu alguns meses mais tarde em *Nature*. Lotka informou Volterra e outros cientistas sobre a prioridade do seu estudo sobre sistemas predadores-presa. Mas o seu artigo de 1920 e o seu livro de 1925 nem sempre seriam mencionados. Lotka trabalhava então para uma companhia de seguros, pelo que os seus estudos se centravam na demografia humana. Volterra continuou a trabalhar em variantes do sistema predador-presa durante uma década. Deu uma série de palestras, em 1928-1929, no recém-criado Instituto Henri Poincaré, em Paris. As notas destas conferências foram publicadas em 1931 sob o título *Lições sobre a Teoria Matemática da Luta pela Vida*. Em 1935, Volterra publicou, em colaboração com Umberto D’Ancona, outro livro sobre *Associações Biológicas de um Ponto de Vista Matemático*.

Embora o modelo predador-presa pareça explicar correctamente os dados da pesca, o debate sobre o realismo dos modelos simplificados na ecologia

estava apenas a começar e continua a ser objecto de disputa científica. Actualmente, o modelo predador-presa é também conhecido como o modelo Lotka–Volterra e é um dos mais frequentemente citados na ecologia.

Em 1931, Volterra recusou-se a prestar fidelidade a Mussolini. Perdeu a sua cátedra na universidade de Roma e foi excluído das academias científicas italianas, das quais era um dos membros mais famosos. A partir daí, viveu principalmente fora de Itália, viajando pela Europa e dando palestras. Publicou com J. Pérès o primeiro volume de uma *Teoria Geral das Funções* (1936) e um livro com B. Hostinský sobre *Operações Lineares Infinitesimais* (1938). Morreu em Roma em 1940.

Leitura adicional

1. Goodstein, J.R.: *The Volterra Chronicles, The Life and Times of an Extraordinary Mathematician 1860-1940*. American Mathematical Society (2007)
2. Guerraggio, A., Nastasi, P.: *Italian Mathematics between the Two World Wars*. Birkhäuser, Basel (2005)
3. Israel, G., Gasca, A.M.: *The Biology of Numbers – The Correspondence of Vito Volterra on Mathematical Biology*. Birkhäuser, Basel (2002)
4. Kingsland, S.E.: *Modeling Nature, Episodes in the History of Population Ecology*, 2nd edn. University of Chicago Press (1995)
5. Lotka, A.J.: Analytical note on certain rhythmic relations in organic systems. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 6, 410–415 (1920) pnas.org
6. Lotka, A.J.: Undamped oscillations derived from the law of mass action. *J. Amer. Chem. Soc.* 42, 1595–1599 (1920) archive.org
7. Lotka, A.J.: *Elements of Physical Biology*. Williams & Wilkins, Baltimore (1925) archive.org
8. Volterra, V.: Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Mem. Accad. Lincei* 6, 31–113 (1926) → *Opere matematiche*, vol. 5, Accademia nazionale dei Lincei, Roma (1962) liberliber.it
9. Volterra, V.: Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature* 118, 558–560 (1926). → L.A. Real, J.H. Brown (eds.) *Foundations of Ecology*, 283–285. University of Chicago Press (1991)
10. Volterra, V.: *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*. Gauthier-Villars, Paris (1931)
11. Volterra, V., D'Ancona, U.: *Les Associations biologiques au point de vue mathématique*. Hermann, Paris (1935)
12. Whittaker, E.T.: Vito Volterra 1860–1940. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 3, 690–729 (1941)

Capítulo 14

Fisher e selecção natural (1922)

Em 1922, o biólogo matemático britânico Ronald Fisher publicou um artigo muito influente sobre a genética populacional. Este capítulo considera apenas uma secção do artigo, que se centra numa variante do modelo Hardy–Weinberg, incluindo a selecção natural. Fisher mostrou que se o heterozigoto for favorecido, então ambos os alelos podem co-existir. Se um dos dois homozigotos for favorecido, então o outro alelo desaparece. O problema subjacente é o de explicar por que razão alguns genes podem ter vários alelos.

Ronald Aylmer Fisher nasceu em Londres em 1890, o último de seis filhos. O seu pai era leiloeiro, mas mais tarde declarou falência. Fisher estudou matemática e física no *Gonville and Caius College* da Universidade de Cambridge entre 1909 e 1913. A genética estava a desenvolver-se rapidamente nessa altura. A partir de 1911, Fisher participou nas reuniões da Sociedade Eugenics iniciada por Galton. Começou a concentrar-se em problemas estatísticos relacionados com o trabalho de Galton e Mendel. Depois de terminar os seus estudos universitários, passou um Verão a trabalhar numa quinta no Canadá e depois trabalhou para a *Mercantile and General Investment Company* na City de Londres. Devido à sua extrema miopia, não pôde participar na Primeira Guerra Mundial, apesar de ter sido voluntário. Passou estes anos a ensinar em escolas secundárias. Durante o seu tempo livre, tomou conta de uma quinta e continuou a sua pesquisa. Obteve novos resultados importantes, associando coeficientes de correlação com a genética Mendeliana. Em 1919 começou a trabalhar como estatístico na Estação Experimental de Rothamsted, que se centrava na agricultura.

Em 1922, Fisher publicou um artigo intitulado *Sobre o rácio de dominância*. Entre várias outras novas ideias importantes, este artigo considerou um modelo matemático que combinava as leis de Mendel e a ideia de selecção natural enfatizada por Darwin para a teoria da evolução. Fisher considerou a mesma situação que Hardy com dois alelos A e a e com a hipótese de acasalamento aleatório. Mas ele assumiu que indivíduos com génotipos AA , Aa e aa têm diferentes mortalidades antes de atingirem a idade adulta, imitando assim a selecção natural. Definindo como p_n , $2q_n$ e r_n as frequências dos três génotipos entre indivíduos adultos na geração n , há respectivamente $(p_n + q_n)^2$,

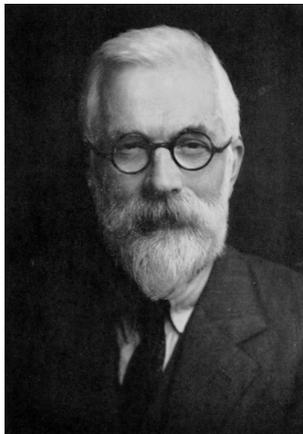


Figura 14.1:
Fisher (1890–1962)

$2(p_n + q_n)(q_n + r_n)$ e $(q_n + r_n)^2$ recém-nascidos na geração $n + 1$ tendo estes genótipos. Designando por u , v e w as respectivas probabilidades de sobrevivência desde o nascimento até à idade adulta, as frequências dos genótipos entre indivíduos adultos na geração $n + 1$ são p_{n+1} , $2q_{n+1}$ e r_{n+1} com

$$p_{n+1} = \frac{u(p_n + q_n)^2}{d_n} \quad (14.1)$$

$$q_{n+1} = \frac{v(p_n + q_n)(q_n + r_n)}{d_n} \quad (14.2)$$

$$r_{n+1} = \frac{w(q_n + r_n)^2}{d_n}, \quad (14.3)$$

onde, por conveniência, consideramos

$$d_n = u(p_n + q_n)^2 + 2v(p_n + q_n)(q_n + r_n) + w(q_n + r_n)^2.$$

Lembrando que

$$p_n + 2q_n + r_n = 1,$$

vemos que quando $u = v = w$ (isto é, quando não há selecção natural), o sistema (14.1)-(14.3) se reduz ao sistema (11.1)-(11.3) considerado por Hardy.

Que $x_n = p_n + q_n$ seja a frequência do alelo A entre indivíduos adultos na geração n e, conseqüentemente, $q_n + r_n = 1 - x_n$ a frequência do alelo a . Somando (14.1) e (14.2), obtemos

$$x_{n+1} = \frac{ux_n^2 + vx_n(1 - x_n)}{ux_n^2 + 2vx_n(1 - x_n) + w(1 - x_n)^2}.$$

Esta equação pode ser reescrita na forma

$$x_{n+1} - x_n = x_n(1 - x_n) \frac{(v - w)(1 - x_n) + (u - v)x_n}{ux_n^2 + 2vx_n(1 - x_n) + w(1 - x_n)^2}. \quad (14.4)$$

Há sempre pelo menos dois estados estáveis onde a frequência x_n permanece constante ao longo de gerações: $x = 0$ (a população consiste inteiramente de homozigotos aa) e $x = 1$ (a população consiste inteiramente de homozigotos AA).

Usando a equação (14.4), pode mostrar-se que se o homozigoto AA tem mais hipóteses de sobrevivência do que os outros dois génotipos ($u > v$ e $u > w$), então o alelo a desaparecerá progressivamente da população. Este caso não deverá ser muito comum na natureza se ambos os alelos coexistirem. Se, contudo, os heterozigotos Aa têm uma vantagem selectiva sobre os homozigotos AA e aa ($v > u$ e $v > w$), então os três génotipos podem coexistir na população. Este é o caso mais comum e pode explicar o «vigor» dos híbridos notado pelos agricultores.

De facto, o estado estacionário $x = 1$ é estável quando $u > v$ porque

$$x_{n+1} - x_n \approx (1 - x_n)(u - v)/u$$

quando x_n está próximo de 1. O estado estacionário $x = 1$ é instável quando $u < v$, caso em que existe um terceiro estado estacionário

$$x^* = \frac{v - w}{2v - u - w}$$

com $0 < x^* < 1$. Além disso, podemos verificar que este é estável. O estado estável x^* corresponde a uma mistura entre os três génotipos.

Assim, combinando simplesmente as leis de Mendel e uma hipótese de selecção natural (aqui, diferentes probabilidades de sobrevivência para os três génotipos), podemos explicar ambas as situações de coexistência ou desaparecimento de génotipos. Depois de Fisher, este modelo também foi desenvolvido por J.B.S. Haldane (ver capítulo 17) e por Sewall Wright (ver capítulo 19).

Em antecipação ao capítulo 20, note que se A for completamente dominante e o homozigoto aa estiver em desvantagem em relação aos outros dois génotipos, estando os números $u : v : w$ numa proporção de $1 : 1 : 1 - \epsilon$, então

a equação (14.4) torna-se

$$x_{n+1} - x_n = \frac{\varepsilon x_n (1 - x_n)^2}{1 - \varepsilon (1 - x_n)^2} \approx \varepsilon x_n (1 - x_n)^2 \quad (14.5)$$

para $\varepsilon \ll 1$. Se a sobrevivência dos heterozigotos Aa estiver a meio caminho entre os dois homozigotos, então os números $u : v : w$ estão numa proporção $1 : 1 - \varepsilon/2 : 1 - \varepsilon$ e

$$x_{n+1} - x_n = \frac{\frac{\varepsilon}{2} x_n (1 - x_n)}{1 - \varepsilon (1 - x_n)^2} \approx \frac{\varepsilon}{2} x_n (1 - x_n) \quad (14.6)$$

quando $\varepsilon \ll 1$.

Em Rothamsted, Fisher analisou dados a longo prazo relativos ao rendimento das culturas e à meteorologia. Também contribuiu muito para a metodologia estatística. Em 1925 publicou um livro intitulado *Métodos Estatísticos para Investigadores*, que teve grande sucesso e foi reimpresso muitas vezes. Tornou-se membro da *Royal Society* em 1929. Em 1930, Fisher publicou um livro sobre *A Teoria Genética da Selecção Natural*, um marco na história da genética populacional. Tornou-se professor de eugenia no *University College* em Londres em 1933, sucedendo a Karl Pearson no Laboratório Galton. Em 1943 mudou-se para uma cadeira de genética na Universidade de Cambridge, desta vez sucedendo a R.C. Punnett (ver capítulo 11). Publicou também vários livros: *O Desenho de Experiências* (1935), *A Teoria da Consanguinidade* (1949) e *Métodos Estatísticos e Inferência Científica* (1956). Nomeado cavaleiro em 1952, instalou-se na Austrália depois de se reformar em 1959 e morreu em Adelaide em 1962. Voltaremos a outra parte do seu trabalho no capítulo 20.

Leitura adicional

1. Fisher Box, J.: R.A. Fisher, *The Life of a Scientist*. John Wiley & Sons, New York (1978)
2. Fisher, R.A.: On the dominance ratio. *Proc. R. Soc. Edinb.* 42, 321–341 (1922) library.adelaide.edu.au
3. Fisher, R.A.: *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford (1930) archive.org
4. Yates, F., Mather, K.: *Ronald Aylmer Fisher 1890–1962. Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 9, 91–120 (1963)

Capítulo 15

Yule e a evolução (1924)

Em 1924, o estatístico britânico Yule estudou um modelo de evolução onde as espécies podem produzir novas espécies por pequenas mutações e os géneros podem produzir novos géneros por grandes mutações. O seu objectivo era explicar a distribuição do número de espécies dentro dos géneros, a maioria dos géneros contendo apenas uma espécie e alguns géneros contendo um grande número de espécies. O «processo estocástico de nascimento» que Yule introduziu no seu modelo é ainda uma ferramenta básica no estudo de árvores filogenéticas e de muitas outras áreas.

George Udny Yule nasceu na Escócia em 1871, tendo o seu pai tido uma posição de alto nível na administração britânica na Índia. Aos 16 anos, Yule começou a estudar na *University College* em Londres para se tornar engenheiro. Em 1892 mudou de orientação e passou um ano a fazer investigação em Bona sob a supervisão do físico Heinrich Hertz, que tinha demonstrado a existência de ondas electromagnéticas alguns anos antes. Quando Yule regressou a Inglaterra, Karl Pearson ofereceu-lhe um cargo de professor assistente de matemática aplicada no *University College*. Yule, seguindo Pearson, começou a concentrar-se na estatística. Em 1911, publicou *Uma Introdução à Teoria da Estatística*, que foi reimpressa 14 vezes. No ano seguinte, mudou-se para a Universidade de Cambridge. O seu trabalho de investigação tratou de aspectos teóricos da estatística, mas também de aplicações à agricultura e à epidemiologia. Tornou-se membro da *Royal Society* em 1922.

Em 1924, Yule publicou um artigo intitulado *Uma teoria matemática da evolução baseada nas conclusões do Dr. J. C. Willis*. Willis era um colega da *Royal Society* que tinha publicado em 1922 um livro intitulado *Idade e Área, Um Estudo sobre Distribuição Geográfica e Origem das Espécies*. Ele tinha estudado a distribuição das espécies entre os diferentes géneros na classificação das plantas e animais. Os dados que compilou mostraram que a maioria dos géneros continham apenas uma espécie, que cada vez menos géneros continham um maior número de espécies e que ainda havia alguns géneros contendo um grande número de espécies. A tabela 15.1 mostra os dados relativos a serpentes, lagartos e duas famílias de besouros (*Chrysomelidae* e *Cerambycinae*).



Figura 15.1:
Yule (1871-1951)

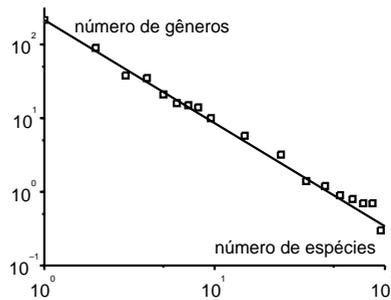
Tabela 15.1: Dados compilados por Willis: (a) Chrysomelidae; (b) Cerambycinae; (c) Serpentes; (d) Lagartos.

Número de espécies	Número de gêneros			
	(a)	(b)	(c)	(d)
1	215	469	131	105
2	90	152	35	44
3	38	82	28	23
4	35	61	17	14
5	21	33	16	12
6	16	36	9	7
7	15	18	8	6
8	14	17	8	4
9	5	14	9	5
10	15	11	4	5
11-20	58	74	10	17
21-30	32	21	12	9
31-40	13	15	3	3
41-50	14	8	1	2
51-60	5	4	0	0
61-70	8	3	0	1
71-80	7	0	1	0
81-90	7	1	0	0
91-100	3	1	1	0
101-	16	4	0	2
total	627	1024	293	259

As 1 580 espécies de lagartos conhecidas na altura tinham sido classificadas em 259 géneros, 105 géneros contendo apenas uma espécie, 44 apenas duas espécies, 23 apenas três espécies, etc., e dois géneros contendo mais de uma centena de espécies. Para outras famílias de animais e plantas, a distribuição dos géneros de acordo com o número de espécies que continham era semelhante.

Yule sugeriu que Willis deveria tentar traçar os seus dados num gráfico com escalas logarítmicas. Isto deu um resultado notável (Figura 15.2): o logaritmo do número de géneros Q_n contendo n espécies diminui mais ou menos linearmente com $\log(n)$. Por outras palavras, há constantes $\alpha > 0$ e $\beta > 0$ de tal modo que $Q_n \approx \alpha n^{-\beta}$: a distribuição segue uma «lei de potência». No seu artigo de 1924, Yule procurou um modelo matemático de evolução que pudesse explicar uma tal distribuição estatística.

Figura 15.2: O número de géneros em função do número de espécies que contêm, com escalas logarítmicas decimais. Dados para os Chrysomelidae. Para suavizar as flutuações quando n (o número de espécies) é grande, os géneros foram contados para intervalos de valores de n como na tabela 15.1. O número médio de géneros para um único valor de n pode assim ser inferior a 1.



Para este efeito, imaginou primeiro um modelo estocástico contínuo¹ para o crescimento do número de espécies dentro de um género (Figura 15.3a). Começando com apenas uma espécie no tempo $t = 0$, ele assumiu que a probabilidade de uma espécie originar uma nova espécie do mesmo género por mutação durante um intervalo de tempo «pequeno» dt (na escala temporal da evolução) era igual a $r dt$ com $r > 0$.

Que $p_n(t)$ seja a probabilidade de haver n espécies no momento t (n é um número inteiro e t é um número real). Para calcular $p_n(t + dt)$, Yule considerou vários casos:

- se houver $n - 1$ espécies no momento t , cada espécie tem uma probabilidade de $r dt$ de gerar uma nova espécie entre t e $t + dt$; no limite

¹McKendrick (ver capítulo 16) já tinha começado a estudar tais modelos em dinâmica populacional num artigo publicado em 1914.

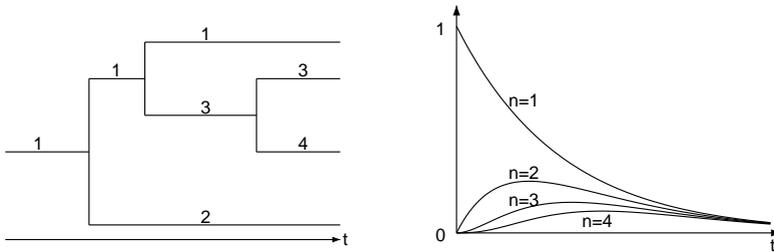


Figura 15.3: (a) Uma simulação da evolução do número de espécies dentro de um género. A espécie 1 gera as espécies 2 e 3. A espécie 3 gera a espécie 4. (b) A probabilidade $p_n(t)$ de existirem n espécies do mesmo género no momento t , para $1 \leq n \leq 4$.

$dt \rightarrow 0$, haverá n espécies no momento $t + dt$ com uma probabilidade de $(n-1)rdt$;

- se houver n espécies no momento t , haverá $n+1$ espécies no momento $t + dt$ com uma probabilidade de $nrdt$.

Assim, $p_n(t)$ é dado pelo seguinte sistema de equações diferenciais

$$\frac{dp_1}{dt} = -rp_1, \quad \frac{dp_n}{dt} = (n-1)rp_{n-1} - nrp_n \quad (15.1)$$

para todos os $n \geq 2$. Da primeira equação, obtemos $p_1(t) = e^{-rt}$ porque $p_1(0) = 1$. É possível mostrar que a solução da segunda equação que satisfaz a condição inicial $p_n(0) = 0$ é

$$p_n(t) = e^{-rt}(1 - e^{-rt})^{n-1} \quad (15.2)$$

para todos os $n \geq 2$ (Figura 15.3b). Assim, em algum tempo fixo t , a distribuição de probabilidades $(p_n(t))_{n \geq 1}$ é «geométrica» com um rácio entre dois termos consecutivos igual a $1 - e^{-rt}$.

De facto, notamos primeiro que a equação (15.1) é equivalente a

$$\frac{d}{dt} [p_n e^{nrt}] = (n-1)rp_{n-1}e^{nrt}, \quad (15.3)$$

a partir da qual podemos calcular sucessivamente $p_2(t)$, $p_3(t)$, Obte-

mos $p_2(t) = e^{-rt}(1 - e^{-rt})$, depois $p_3(t) = e^{-rt}(1 - e^{-rt})^2$, o que sugere a fórmula (15.2) para a solução geral. Pode finalmente verificar-se que as funções assim definidas são soluções da equação (15.3).

Yule também deduziu da fórmula (15.2) que o número esperado de espécies aumenta exponencialmente com o tempo: $\sum_{n=1}^{+\infty} n p_n(t) = e^{rt}$.

De facto, notamos primeiro que para $|x| < 1$,

$$\sum_{n=1}^{+\infty} n x^{n-1} = \frac{d}{dx} \sum_{n=0}^{+\infty} x^n = \frac{d}{dx} \left(\frac{1}{1-x} \right) = \frac{1}{(1-x)^2}.$$

Consequentemente

$$\sum_{n=1}^{+\infty} n p_n(t) = e^{-rt} \sum_{n=1}^{+\infty} n (1 - e^{-rt})^{n-1} = e^{rt}.$$

Em particular, se T é o tempo de duplicação definido por $e^{rT} = 2$, então a distribuição de probabilidade $(p_n(t))_{n \geq 1}$ do número de espécies no momento $t = T$ é geométrica com razão $1/2$: $1/2, 1/4, 1/8, 1/16 \dots$ Quando $t = kT$, é geométrica com razão $1 - 1/2^k$ e $p_1(kT) = 1/2^k$.

Em seguida, Yule considerou, paralelamente ao crescimento do número de espécies pertencentes ao mesmo género, um processo semelhante devido a mutações maiores que conduzem à criação de novos géneros. Que $s dt$ seja a probabilidade de um género existente gerar um novo género durante um pequeno intervalo de tempo dt . Como antes, assumindo que existe apenas um género no momento $t = 0$, o número esperado de géneros no momento t é e^{st} . O número médio de géneros criados por unidade de tempo no momento t é a derivada se^{st} . No limite² em que $t \rightarrow +\infty$, o número médio de géneros que no momento t existiram entre x e $x + dx$ unidades de tempo é, então, $se^{s(t-x)} dx$. A probabilidade de um género escolhido aleatoriamente ter existido entre x e $x + dx$ unidades de tempo é de $se^{-sx} dx$.

Se um género escolhido ao acaso no momento t tiver existido entre x e $x + dx$ unidades de tempo, a probabilidade de este género conter n espécies é, de acordo com a fórmula (15.2), igual a $e^{-rx}(1 - e^{-rx})^{n-1}$ para todo $n \geq 1$. Assim, a probabilidade q_n para um género escolhido aleatoriamente no momento t conter n de espécies é $q_n = \int_0^{+\infty} se^{-sx} e^{-rx}(1 - e^{-rx})^{n-1} dx$.

²Yule considerou também o caso em que t não pode ser assumido muito grande em comparação com o tempo de duplicação de e^{st} . Os cálculos são um pouco mais complicados, mas os resultados finais não são muito diferentes.

Consideremos $u = r/s$. Um cálculo fácil mostra que $q_1 = 1/(1+u)$ e que

$$q_n = \frac{1}{1+u} \frac{u}{1+2u} \frac{2u}{1+3u} \cdots \frac{(n-1)u}{1+nu} \quad (15.4)$$

para todo $n \geq 2$.

De facto, temos $(1 - e^{-rx})^{n-1} = (1 - e^{-rx})^{n-2} (1 - e^{-rx})$. Portanto

$$q_n = q_{n-1} - s \int_0^{+\infty} e^{-(r+s)x} (1 - e^{-rx})^{n-2} e^{-rx} dx.$$

Integrando por partes, obtemos

$$q_n = q_{n-1} - \frac{r+s}{(n-1)r} q_n, \quad q_n = \frac{(n-1)r/s}{1+nr/s} q_{n-1}.$$

A fórmula (15.4) mostra que a sucessão de probabilidades $(q_n)_{n \geq 1}$ é decrescente. Assim, o máximo é atingido por $n = 1$: a maioria dos géneros contém apenas uma espécie. Isto é precisamente o que os dados tinham mostrado. Além disso, a diminuição de q_n para 0 quando n tende para o infinito é relativamente lenta porque $q_n/q_{n-1} \rightarrow 1$. Isto pode explicar porque é que alguns géneros contêm um grande número de espécies. Mais precisamente, Yule mostrou que $\log q_n$ decresce linearmente com $\log(n)$.

Consideremos a função gama de Euler $\Gamma(z) = \int_0^{+\infty} t^{z-1} e^{-t} dt$. Então $\Gamma(n+1) = n! = n \times (n-1) \times \cdots \times 2 \times 1$ quando n é inteiro e $\Gamma(z+1) = z\Gamma(z)$. Assim, (15.4) toma a forma

$$q_n = \frac{(n-1)!}{u(1+\frac{1}{u})(2+\frac{1}{u}) \cdots (n+\frac{1}{u})} = \frac{\Gamma(n)\Gamma(1+\frac{1}{u})}{u\Gamma(n+1+\frac{1}{u})}.$$

Mas, pela aproximação de Stirling, obtemos $\log \Gamma(n) \approx n \log n - n - \frac{1}{2} \log n + \text{constante}$. Do mesmo modo, $\log \Gamma(n+1+1/u) \approx n \log n - n + (\frac{1}{u} + \frac{1}{2}) \log n + \text{constante}$. Finalmente, $\log q_n \approx - (1 + \frac{1}{u}) \log n + \text{constante}$.

Considere-se, por exemplo, o caso dos lagartos. O parâmetro u pode ser estimado a partir da proporção $q_1 = 1/(1+u)$ dos géneros que contêm apenas uma espécie. De acordo com a tabela 15.1, temos $q_1 = 105/259$, portanto $u \approx 1,467$. Podemos então calcular a probabilidade teórica q_n e o número esperado Q_n de géneros contendo n de espécies, multiplicando q_n pelo número

total de espécies, que é 259 (Tabela 15.2). Yule notou que o acordo entre as observações e os cálculos é relativamente bom³ dada a simplicidade do modelo, que não tem em conta, por exemplo, os cataclismos que as espécies atravessaram ao longo de milhões de anos de evolução.

Tabela 15.2: Comparação entre dados e teoria no caso dos lagartos (1 580 espécies classificadas em 259 géneros).

Número de espécies por género	Número de géneros observados	Número calculado de géneros
1	105	105,0
2	44	39,2
3	23	21,3
4	14	13,6
5	12	9,6
6	7	7,2
7	6	5,6
8	4	4,5
9	5	3,7
10	5	3,1
11-20	17	16,6
21-30	9	6,9
31-40	3	3,9
41-50	2	2,6
51-60	0	1,9
61-70	1	1,4
71-80	0	1,1
81-90	0	0,9
91-100	0	0,7
101-	2	10,1
total	259	259

Após 1931 Yule retirou-se progressivamente da Universidade de Cambridge. Interessou-se pela distribuição estatística da duração das frases para identificar os autores dos livros. Aplicou isto em particular ao livro publicado por John Graunt (ver capítulo 2), possivelmente inspirado por William

³Para o número de géneros contendo mais de 100 espécies, Yule teve um melhor ajuste do que na Tabela 15.2 ao considerar que t não era grande em comparação com o tempo de duplicação de e^{σ} .

Petty. Em 1944 publicou um livro sobre *O Estudo Estatístico do Vocabulário Literário*. Morreu em 1951.

Actualmente, o modelo de Yule ainda é utilizado para analisar «árvores filogenéticas» (as árvores genealógicas das espécies). Estas árvores, semelhantes às da figura 15.3, são agora melhor conhecidas graças aos novos dados provenientes da biologia molecular. Mas as aplicações do processo estocástico definidas por equações (15.1) não se limitam à teoria da evolução. Este processo é um bloco de construção de muitos modelos em dinâmica populacional, desde o nível microscópico (para modelar, por exemplo, colónias de bactérias) até ao nível macroscópico (para modelar o início de uma epidemia). Chama-se «processo de nascimento puro» ou «processo de Yule». Uma variante simples inclui uma probabilidade de mdt de morrer durante qualquer pequeno intervalo de tempo dt : o tamanho da população esperado no momento t para este «processo de nascimento e morte» é, então, $e^{(r-m)t}$.

Quanto à distribuição de probabilidade (15.4), é por vezes chamada de distribuição Yule. As distribuições de probabilidade com caudas que satisfazem leis de potência têm atraído muita atenção em várias áreas da ciência. O estudo de epidemias em redes aleatórias cuja distribuição de grau segue uma lei de potência é apenas um exemplo.

Leitura adicional

1. Aldous, D.J.: Stochastic models and descriptive statistics for phylogenetic trees, from Yule to today. *Stat. Sci.* 16, 23–34 (2001) projecteuclid.org
2. Edwards, A.W.F.: George Udny Yule. In: Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.) *Statisticians of the Centuries*, 292–294. Springer (2001)
3. McKendrick, A.G.: Studies on the theory of continuous probabilities with special reference to its bearing on natural phenomena of a progressive nature. *Proc. Lond. Math. Soc.* 13, 401–416 (1914)
4. Simon, H.A.: On a class of skew distribution functions. *Biometrika* 42, 425–440 (1955)
5. Willis, J.C.: *Age and Area, A Study in Geographical Distribution and Origin of Species*. Cambridge University Press (1922) archive.org
6. Yates, F.: George Udny Yule. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 8, 308–323 (1952)
7. Yule, G.U.: A mathematical theory of evolution, based on the conclusions of Dr. J. C. Willis, F.R.S. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B* 213, 21–87 (1925) gallica.bnf.fr

Capítulo 16

McKendrick e Kermack sobre modelação de epidemias (1926–1927)

Em 1926, McKendrick estudou um modelo de epidemia estocástica e encontrou um método para calcular a probabilidade de uma epidemia atingir uma certa dimensão final. Descobriu também a equação diferencial parcial que rege as populações estruturadas em função da idade, num contexto de tempo contínuo. Em 1927, Kermack e McKendrick estudaram um modelo epidémico determinístico e obtiveram uma equação para a dimensão final da epidemia, que enfatiza um certo limiar para a densidade populacional. Grandes epidemias podem ocorrer acima mas não abaixo deste limiar. Estes trabalhos são ainda muito utilizados na epidemiologia contemporânea.

Anderson Gray McKendrick nasceu em 1876 em Edimburgo, o último de cinco filhos. Estudou medicina na Universidade de Glasgow, onde o seu pai era professor de fisiologia. Em 1900 entrou para o Serviço Médico Indiano. Antes de ir para a Índia, acompanhou Ronald Ross numa missão de combate à malária na Serra Leoa. Depois serviu no exército durante 18 meses no Sudão. À sua chegada à Índia, foi nomeado médico numa prisão em Bengala, onde tentou controlar a disenteria. Em 1905 juntou-se ao novo Instituto Central de Investigação Médica em Kasauli (no Norte da Índia). Trabalhou sobre raiva mas também estudou matemática. Em 1920, tendo sido infectado por uma doença tropical, regressou a Edimburgo e tornou-se o supervisor do Laboratório do *Royal College of Physicians*.

Em 1926, McKendrick publicou um artigo sobre *Aplicações da matemática a problemas médicos*, que continha várias ideias novas. Em particular, ele introduziu um modelo matemático contínuo para epidemias que tinha em conta o aspecto estocástico da infecção e da recuperação.

Considere uma população de tamanho N com inicialmente apenas uma pessoa infectada. As pessoas podem passar sucessivamente por três estados: o estado susceptível S , o estado infectado I e o estado recuperado R (Figura 16.2)¹.

¹O modelo de Daniel Bernoulli (ver capítulo 4) incluía os estados S e R mas não I , sendo a duração da infecção muito mais curta do que a esperança média de vida.

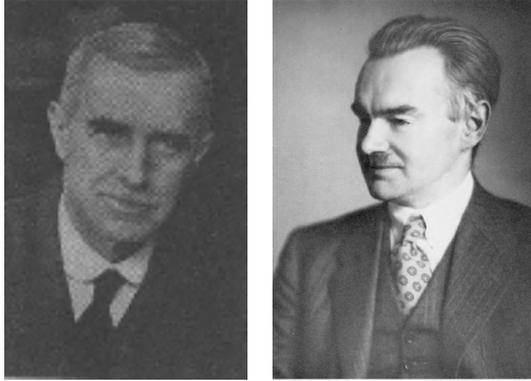


Figura 16.1: McKendrick (1876-1943) e Kermack (1898-1970)

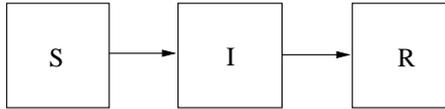


Figura 16.2: Estados possíveis: susceptível (S), infectado (I), recuperado (R).

Que $p_{i,r}(t)$ seja a probabilidade de a população conter no momento t exatamente i pessoas no estado I e r pessoas no estado R , onde i e r são números inteiros tais que $1 \leq i + r \leq N$. Neste caso, diz-se que a população está no estado (i, r) . O número de pessoas susceptíveis é $s = N - i - r$. Na sequência do trabalho de Ross sobre o paludismo (ver capítulo 12), McKendrick assumiu que, durante um pequeno intervalo de tempo dt , a probabilidade de uma nova infecção ocorrer é igual a $asidt$ (ou seja, proporcional tanto ao número de pessoas susceptíveis como ao número de pessoas infectadas). A probabilidade de ocorrer uma nova recuperação é igual a $biddt$. Tanto a como b são parâmetros positivos. Para calcular $p_{i,r}(t + dt)$, vários casos devem ser distinguidos:

- a população está no estado $(i - 1, r)$ no momento t e uma nova infecção move a população para o estado (i, r) entre t e $t + dt$; a probabilidade deste evento é $as(i - 1)dt$ com $s = N - (i - 1) - r$;
- a população está no estado (i, r) na altura t e uma nova infecção move a população para o estado $(i + 1, r)$ entre t e $t + dt$; a probabilidade deste evento é de $asidt$ com $s = N - i - r$;

- a população está no estado $(i + 1, r - 1)$ no momento t e uma nova recuperação move a população para estado (i, r) entre t e $t + dt$; a probabilidade deste evento é $b(i + 1)dt$;
- a população está no estado (i, r) no momento t e uma nova recuperação move a população para estado $(i - 1, r + 1)$ entre t e $t + dt$; a probabilidade deste evento é $b i dt$.

Assim, McKendrick obteve as equações

$$\begin{aligned} \frac{dp_{i,r}}{dt} = & a(N - i - r + 1)(i - 1)p_{i-1,r} - a(N - i - r)i p_{i,r} \\ & + b(i + 1)p_{i+1,r-1} - b i p_{i,r} \end{aligned} \quad (16.1)$$

por $1 \leq i + r \leq N$. O primeiro termo do lado direito está em falta quando $i = 0$, enquanto o terceiro termo está em falta quando $r = 0$. As condições iniciais são $p_{i,r}(0) = 0$ para todos os (i, r) excepto $p_{1,0}(0) = 1$.

Com este modelo McKendrick conseguiu calcular a probabilidade de a epidemia terminar com n pessoas infectadas, que é o limite de $p_{0,n}(t)$ quando $t \rightarrow +\infty$. De facto, não há necessidade de resolver o sistema (16.1). Basta notar que enquanto houver i pessoas infectadas e r pessoas recuperadas, a probabilidade de uma nova infecção durante um pequeno intervalo de tempo dt é $a(N - i - r) i dt$ e a probabilidade de uma nova recuperação é $b i dt$. Assim, as probabilidades de transição (como são normalmente chamadas na teoria das cadeias de Markov) do estado (i, r) para o estado $(i + 1, r)$ ou estado $(i - 1, r + 1)$ são respectivamente

$$\mathcal{P}_{(i,r) \rightarrow (i+1,r)} = \frac{a(N - i - r)}{a(N - i - r) + b}, \quad \mathcal{P}_{(i,r) \rightarrow (i-1,r+1)} = \frac{b}{a(N - i - r) + b},$$

para todos os $i \geq 1$ (Figura 16.3).

Que $q_{i,r}$ seja a probabilidade de a população passar pelo estado (i, r) durante a epidemia. Desde $i = 1$ e $r = 0$ quando $t = 0$, temos $q_{1,0} = 1$. Os outros estados são atingidos ou após uma infecção ou após uma recuperação:

$$q_{i,r} = q_{i-1,r} \mathcal{P}_{(i-1,r) \rightarrow (i,r)} + q_{i+1,r-1} \mathcal{P}_{(i+1,r-1) \rightarrow (i,r)}.$$

Falta o primeiro termo do lado direito quando $i = 0$ ou $i = 1$. O segundo termo está em falta quando $r = 0$. A partir desta fórmula, podemos primeiro calcular $(q_{i,0})_{2 \leq i \leq N}$, depois $(q_{i,1})_{0 \leq i \leq N-1}$, depois $(q_{i,2})_{0 \leq i \leq N-2}$ etc. A probabilidade de no final da epidemia terem sido infectadas n pessoas é $q_{0,n}$. Em 1926 tais cálculos eram bastante enfadonhos. Assim, McKendrick limitou-se

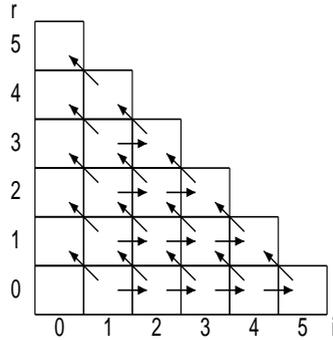


Figura 16.3: Diagrama mostrando os estados possíveis de uma população com $N = 5$ (i no eixo horizontal, r no eixo vertical) e as transições possíveis devido a infecção (setas horizontais) ou recuperação (outras setas).

a exemplos onde as as populações eram muito pequenas, por exemplo, uma família. Com $N = 5$ pessoas e $b/a = 2$, obteve a tabela 16.1. As maiores probabilidades correspondem ao caso em que apenas uma pessoa da família está infectada e ao caso em que a família inteira está infectada.

Tabela 16.1: Probabilidade de uma epidemia numa família de cinco pessoas infectar n dessas pessoas quando $b/a = 2$.

n	1	2	3	4	5
$q_{0,n}$	0,33	0,11	0,09	0,13	0,34

O mesmo artigo de 1926 contém também uma nova formulação de problemas demográficos quando o tempo é considerado como uma variável contínua. Para dx infinitamente pequeno, seja $P(x, t) dx$ a população com uma idade entre x e $x + dx$ no momento t . Seja $m(x)$ a mortalidade com a idade x . Então,

$$P(x + h, t + h) \approx P(x, t) - m(x)P(x, t)h$$

por h infinitamente pequeno. Considerem-se agora as derivadas parciais da

função $P(x, t)$:

$$\frac{\partial P}{\partial x}(x, t) = \lim_{h \rightarrow 0} \frac{P(x+h, t) - P(x, t)}{h}, \quad \frac{\partial P}{\partial t}(x, t) = \lim_{h \rightarrow 0} \frac{P(x, t+h) - P(x, t)}{h}.$$

Tendo em conta que

$$P(x+h, t+h) \approx P(x, t) + h \frac{\partial P}{\partial x}(x, t) + h \frac{\partial P}{\partial t}(x, t),$$

McKendrick obteve a seguinte equação diferencial parcial:

$$\frac{\partial P}{\partial t}(x, t) + \frac{\partial P}{\partial x}(x, t) + m(x)P(x, t) = 0.$$

Tal equação aparece naturalmente nos problemas populacionais estruturados por uma variável contínua, como a idade na demografia (ver capítulo 25) ou o tempo desde a infecção na epidemiologia.

William Ogilvy Kermack nasceu em 1898, numa pequena cidade da Escócia. Estudou na Universidade de Aberdeen e começou a fazer investigação na área da química orgânica num laboratório industrial em Oxford. Em 1921, Kermack tinha sido nomeado responsável pela secção química do Laboratório do *Royal College of Physicians* em Edimburgo. Apesar de ter ficado completamente cego após uma explosão no seu laboratório de Edimburgo em 1924, continuou o seu trabalho químico com a ajuda de colegas e estudantes. Kermack começou também a colaborar com McKendrick na modelação matemática de epidemias. A partir de 1927, publicaram em conjunto uma série de *Contribuições à teoria matemática das epidemias*, onde estudaram modelos epidémicos determinísticos. Seja N o tamanho da população, com N suficientemente grande. Assuma-se, como no artigo de 1926, que as pessoas podem ser ou susceptíveis, infectadas ou recuperadas. Se a doença for fatal, então o terceiro estado é, de facto, a morte. Sejam $S(t)$, $I(t)$ e $R(t)$ o número de pessoas em cada um dos três estados. O modelo é (de forma simplificada) um sistema de três equações diferenciais:

$$\frac{dS}{dt} = -aSI, \tag{16.2}$$

$$\frac{dI}{dt} = aSI - bI, \tag{16.3}$$

$$\frac{dR}{dt} = bI. \tag{16.4}$$

Assim, o número de novas infecções por unidade de tempo é, como no modelo estocástico de 1926, proporcional tanto ao número de pessoas susceptíveis como ao número de pessoas infectadas. No início da epidemia, no momento $t = 0$, um certo número de pessoas está infectado: $S(0) = N - I_0$, $I(0) = I_0$ e $R(0) = 0$, assumindo $0 < I_0 < N$.

Embora não conheçamos a solução explícita do sistema (16.2)-(16.4), várias das suas propriedades podem ser provadas:

- a população total $S(t) + I(t) + R(t)$ permanece constante e igual a N ;
- $S(t)$, $I(t)$ e $R(t)$ permanecem não negativos (como é suposto, uma vez que se trata de populações);
- quando $t \rightarrow +\infty$, $S(t)$ diminui para um limite $S_\infty > 0$, $I(t)$ tende para 0 e $R(t)$ aumenta para um limite $R_\infty < N$;
- além disso, a fórmula

$$-\log \frac{S_\infty}{S(0)} = \frac{a}{b}(N - S_\infty), \quad (16.5)$$

define implicitamente S_∞ e portanto também a dimensão final da epidemia $R_\infty = N - S_\infty$.

De facto, vemos em primeiro lugar que os $\frac{d}{dt}(S + I + R) = 0$. Então $S(t) + I(t) + R(t) = S(0) + I(0) + R(0) = N$. As equações (16.2) e (16.3) podem ser reescritas como

$$\frac{d}{dt} \left[S(t) e^{a \int_0^t I(\tau) d\tau} \right] = 0, \quad \frac{d}{dt} \left[I(t) e^{bt - a \int_0^t S(\tau) d\tau} \right] = 0.$$

Segue-se então que

$$S(t) = S(0) e^{-a \int_0^t I(\tau) d\tau} > 0, \quad I(t) = I(0) e^{a \int_0^t S(\tau) d\tau - bt} > 0.$$

As equações (16.2) e (16.4) mostram então que a função $S(t)$ está a diminuir e que a função $R(t)$ está a aumentar (em particular, $R(t) \geq 0$). Uma vez que $S(t) \geq 0$ e $R(t) \leq N$, as funções $S(t)$ e $R(t)$ têm limites quando $t \rightarrow +\infty$. Uma vez que $I(t) = N - S(t) - R(t)$, $I(t)$ também tem um limite quando $t \rightarrow +\infty$, que só pode ser zero como se pode ver pela

integração de (16.4). A equação (16.2) também mostra que

$$-\frac{d}{dt}[\log S] = aI.$$

Integrando entre $t = 0$ e $t = +\infty$, encontramos

$$\log S(0) - \log S_\infty = a \int_0^{+\infty} I(t) dt.$$

A equação (16.3) pode ser reescrita como

$$\frac{dI}{dt} = -\frac{dS}{dt} - bI.$$

Integrando entre $t = 0$ e $t = +\infty$, obtemos

$$-I(0) = S(0) - S_\infty - b \int_0^{+\infty} I(t) dt.$$

Combinando os dois resultados, obtemos a fórmula (16.5), que mostra que $S_\infty > 0$.

Quando o número inicial de pessoas infectadas I_0 é pequeno em comparação com o tamanho da população N , que é frequentemente o caso no início de uma epidemia numa cidade, a fórmula (16.5) pode ser reescrita usando $S_\infty = N - R_\infty$ como

$$-\log\left(1 - \frac{R_\infty}{N}\right) \approx \mathcal{R}_0 \frac{R_\infty}{N}, \quad (16.6)$$

onde por definição $\mathcal{R}_0 = aN/b$. A equação (16.6) só tem uma solução positiva se $\mathcal{R}_0 > 1$. Assim, Kermack e McKendrick chegam à seguinte conclusão: a epidemia infecta uma fracção não negligenciável da população apenas se $\mathcal{R}_0 > 1$. Há um limiar para a densidade populacional $N^* = b/a$ abaixo do qual as epidemias não podem ocorrer.

Quando o tamanho da população N está ligeiramente acima deste limiar ($N = N^* + \varepsilon$), acontece uma epidemia de pequena amplitude. Decorre de (16.6) que $R_\infty \approx 2\varepsilon$. Portanto $S_\infty \approx N^* - \varepsilon$: a epidemia traz a população suscetível tanto abaixo do limiar N^* como inicialmente acima.

De facto, usando a aproximação $-\log(1-x) \approx x + \frac{x^2}{2}$, a equação (16.6)

torna-se

$$\frac{R_\infty}{N} + \frac{1}{2} \left(\frac{R_\infty}{N} \right)^2 \approx \mathcal{R}_0 \frac{R_\infty}{N}.$$

Por isso

$$R_\infty \approx 2(\mathcal{R}_0 - 1)N = 2 \frac{\mathcal{E}}{N^*} (N^* + \mathcal{E}) \approx 2\mathcal{E}.$$

Tal como no modelo do paludismo de Ross (Capítulo 12), a condição $\mathcal{R}_0 > 1$ tem uma interpretação simples. Como aN é o número de pessoas infectadas por unidade de tempo no início da epidemia e como $1/b$ é o período infeccioso médio, $\mathcal{R}_0 = aN/b$ é o número médio de casos secundários devidos a uma pessoa infectada no início da epidemia.

Para as doenças fatais, $R(t)$ é o número cumulativo de mortes desde o início da epidemia e dR/dt é o número de mortes por unidade de tempo. Kermack e McKendrick notaram que o gráfico da função dR/dt no seu modelo matemático tem a forma de sino que se espera de uma curva epidémica (Figura 16.4).

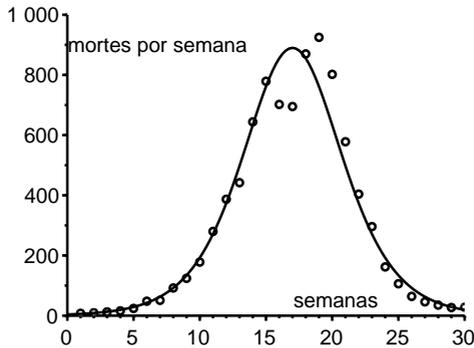


Figura 16.4: A curva dR/dt em função do tempo e dos dados para o número de mortes por semana durante uma epidemia de peste em Bombaim, em 1905-1906.

Para representar dR/dt , eles dividiram (16.2) por (16.4) para obter $dS/dR = -aS/b$. Então $S(t) = S(0) \exp(-aR(t)/b)$. Substituindo esta expressão na equação (16.4) e usando $S(t) + I(t) + R(t) = N$, obtiveram a

equação

$$\frac{dR}{dt} = b \left[N - R - S(0) \exp\left(-\frac{a}{b}R\right) \right], \quad (16.7)$$

que ainda não pode ser resolvido explicitamente. No entanto, se $\frac{a}{b}R(t)$ permanecer pequeno durante toda a epidemia, a aproximação $\exp(-u) \approx 1 - u + u^2/2$ permite obter

$$\frac{dR}{dt} \approx b \left[N - R - S(0) + S(0) \frac{a}{b}R - S(0) \frac{a^2}{2b^2}R^2 \right]. \quad (16.8)$$

Esta é uma equação de Riccati com duas soluções constantes, uma positiva R_+ e outra negativa R_- , dada pelas raízes do polinómio de segunda ordem em R no lado direito de (16.8). Seja $\tilde{R}(t)$ a solução exacta de (16.8) e defina-se $Q(t) = \tilde{R}(t) - R_+$. Então, $Q(t)$ satisfaz uma equação diferencial de Bernoulli semelhante às encontradas por Daniel Bernoulli e Verhulst (ver (4.5) e (6.1)). Pode assim adaptar-se directamente a fórmula (6.2) para obter $Q(t)$. Um cálculo fácil mas enfadonho mostra que dQ/dt é da forma

$$\alpha / \cosh^2(\beta t - \gamma),$$

onde α , β e γ são constantes que dependem de uma forma complicada dos parâmetros do modelo. Como $dR/dt \approx d\tilde{R}/dt = dQ/dt$, Kermack e McKendrick puderam escolher (α, β, γ) para se ajustarem aos seus dados. Claro que computadores e software modernos podem facilmente resolver numericamente a equação diferencial (16.7) sem passar por estas aproximações.

A curva para dR/dt assim obtida ajustava bem os dados para o número de mortes por semana durante a epidemia de peste em Bombaim entre Dezembro de 1905 e Julho de 1906 (Figura 16.4).

Kermack e McKendrick também consideraram o modelo mais geral onde a infecciosidade $a(x)$ depende do tempo x desde a infecção e onde a taxa de recuperação $b(x)$ também depende de x . A equação que dá a dimensão final da epidemia (quando o número inicial de casos infectados é pequeno) é ainda (16.6), mas com

$$\mathcal{R}_0 = N \int_0^{+\infty} a(x) e^{-\int_0^x b(y) dy} dx. \quad (16.9)$$

O parâmetro \mathcal{R}_0 tem a mesma interpretação que no caso anterior: é o número médio de casos secundários devidos a uma pessoa infectada no início da epidemia. Note-se a semelhança entre (16.9) e a fórmula de Lotka (10.2) para \mathcal{R}_0 em demografia: a idade é substituída pelo tempo desde a infecção,

a sobrevivência pela probabilidade de $e^{-\int_0^x b(y) dy}$ de ainda estar infectado, a fertilidade pela taxa de contacto $Na(x)$.

Kermack e McKendrick desenvolveram vários outros modelos matemáticos de epidemias durante a década de 1930. Estes são ainda os blocos de construção para a maioria dos modelos mais complexos utilizados hoje em dia na epidemiologia. O parâmetro \mathcal{R}_0 ainda desempenha um papel central na análise do modelo.

McKendrick reformou-se em 1941 e morreu em 1943. Entre 1930 e 1933, Kermack foi co-autor de alguns artigos sobre física matemática com William McCrea e Edmund Whittaker, ambos do departamento de matemática da Universidade de Edimburgo. Durante as décadas de 1930 e 1940, a equipa de químicos de Kermack tentou sintetizar novas moléculas com actividade antimalárica, mas com sucesso limitado. Em 1938, Kermack escreveu com Philip Eggleton um popular livro sobre bioquímica elementar, *As Coisas De Que Somos Feitos*. Foi eleito fellow da Royal Society em 1944 e assumiu a cadeira de bioquímica na Universidade de Aberdeen em 1949. Mais tarde, serviu como reitor da Faculdade de Ciências. Reformou-se em 1968 e morreu em 1970.

Leitura adicional

1. Advisory Committee appointed by the Secretary of State for India, the Royal Society and the Lister Institute: Reports on plague investigations in India, XXII. *J. Hyg.* 7, 724–798 (1907) ncbi.nlm.nih.gov
2. Davidson, J.N., Yates, F., McCrea, W.H.: William Ogilvy Kermack 1898–1970. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 17, 399–429 (1971)
3. Gani, J.: A.G. McKendrick. In: Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.) *Statisticians of the Centuries*, 323–327. Springer, New York (2001)
4. Harvey, W.F.: A.G. McKendrick 1876–1943. *Edinb. Med. J.* 50, 500–506 (1943)
5. McKendrick, A.G.: Applications of mathematics to medical problems. *Proc. Edinb. Math. Soc.* 13, 98–130 (1926)
6. Kermack, W.O., McKendrick, A.G.: A contribution to the mathematical theory of epidemics. *Proc. R. Soc. Lond. A* 115, 700–721 (1927) gallica.bnf.fr

Capítulo 17

Haldane e mutações (1927)

Numa secção do seu artigo de 1922, Fisher considerou o problema de um gene mutante que pode ser transmitido a um número aleatório de descendentes com uma dada distribuição de probabilidade. O problema era formalmente o mesmo que o da extinção dos nomes de família, mas num contexto genético. Fisher mostrou que se a distribuição de probabilidade fosse uma distribuição Poisson e se o gene mutante não tivesse vantagem selectiva, então o gene mutante poderia desaparecer da população muito lentamente. Em 1927, o biólogo britânico Haldane levou o estudo deste modelo mais longe e mostrou que a probabilidade de um gene mutante vantajoso se manter a si próprio era o dobro da sua vantagem selectiva. Ele também deu um tratamento mais rigoroso ao problema da extinção.

John Burdon Sanderson Haldane nasceu em 1892 em Oxford, onde o seu pai era professor de fisiologia na universidade. Haldane estudou no *Eton College* e, depois de 1911, no *New College* da Universidade de Oxford. Depois de estudar matemática no seu primeiro ano, voltou-se para as humanidades. Os seus estudos foram interrompidos pela Primeira Guerra Mundial, durante a qual serviu em França e no Iraque. Tendo sido ferido, foi enviado como instrutor militar para a Índia. Em 1915 publicou um primeiro artigo discutindo experiências genéticas em ratos que tinha começado antes da guerra. Em 1919 tornou-se membro do *New College*, ensinando fisiologia e estudando respiração como o seu pai. Em 1923 entrou para o laboratório de bioquímica de F. G. Hopkins¹ na Universidade de Cambridge, onde se concentrou na cinética das enzimas. Publicou também um romance de ficção científica, *Daedalus ou Ciência e o Futuro* (1923), e um ensaio intitulado *Callinicus, Uma Defesa da Guerra Química* (1925). Entre 1924 e 1934, escreveu uma série de dez artigos intitulados *Uma teoria matemática da selecção natural e artificial*.

No quinto artigo da série, publicado em 1927, Haldane reconsiderou outro modelo genético que Fisher tinha estudado em 1922, um modelo centrado nas mutações. Fisher tinha estudado a probabilidade de um gene mutante invadir

¹Frederick Gowland Hopkins, que recebeu o Prémio Nobel da Fisiologia ou Medicina em 1929 pelo seu trabalho sobre vitaminas.

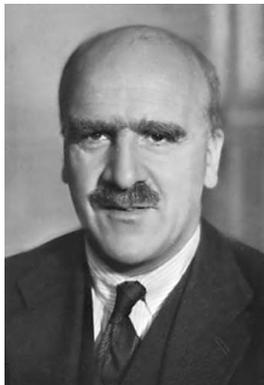


Figura 17.1:
Haldane (1892–1964)

uma população ou desaparecer. Este problema é formalmente o mesmo que o de Bienaymé, Galton e Watson relativamente à extinção dos nomes de família. Fisher não fez qualquer referência a estas obras, embora possa ter lido o artigo de Galton e Watson reproduzido no apêndice do livro *Herança Natural* de Galton, de 1889. Como no capítulo 9, designemos por p_k a probabilidade de um gene ser transmitido k descendentes na primeira geração ($k \geq 0$). Fisher considerou também a função geradora

$$f(x) = p_0 + p_1x + p_2x^2 + \cdots + p_kx^k + \cdots,$$

excepto que não fixou nenhum limite superior para k : a soma pode incluir um número infinito de termos. Ele percebeu que, partindo de um indivíduo com o gene mutante na geração 0, a probabilidade deste gene estar em k indivíduos é o coeficiente de x^k em $f_1(x) = f(x)$ para a geração 1, em $f_2(x) = f(f(x))$ para a geração 2, em $f_3(x) = f(f(f(x)))$ para a geração 3, etc. Desta forma, torna-se claro que a seguinte equação se verifica.

$$f_n(x) = f(f_{n-1}(x)) \quad (17.1)$$

Esta equação é muito mais prática do que a equação $f_n(x) = f_{n-1}(f(x))$ derivada por Watson. Em particular, resulta de (17.1) que a probabilidade de extinção em n gerações, $x_n = f_n(0)$, satisfaz a fórmula de recorrência $x_n = f(x_{n-1})$, como Bienaymé já tinha notado.

Como exemplo, Fisher considerou o caso de uma planta com um gene mutante que pode produzir sementes, tendo cada semente uma probabilidade q de sobreviver para produzir uma nova planta. A probabilidade p_k de obter

k descendentes com o gene mutante é binomial:

$$p_k = \binom{N}{k} q^k (1-q)^{N-k}$$

para todos os $0 \leq k \leq N$ e $p_k = 0$ para $k > N$. A função geradora é então $f(x) = (1 - q + qx)^N$. Seja $\mathcal{R}_0 = Nq$ o número médio de sementes que sobrevivem para produzir uma nova planta. Quando N é grande e q é pequeno, então

$$f(x) = \left(1 + \frac{\mathcal{R}_0}{N}(x-1)\right)^N \approx e^{\mathcal{R}_0(x-1)} = e^{-\mathcal{R}_0} \sum_{k=0}^{+\infty} \frac{(\mathcal{R}_0 x)^k}{k!}.$$

A distribuição de probabilidades (p_k) converge para $e^{-\mathcal{R}_0} (\mathcal{R}_0)^k / k!$, que é uma distribuição de Poisson. Fisher calculou então a probabilidade de extinção dentro de n gerações, utilizando $x_0 = 0$, $x_n \approx \exp(\mathcal{R}_0[x_{n-1} - 1])$ e os valores numéricos $N = 80$ e $q = 1/80$. Neste caso, $\mathcal{R}_0 = Nq = 1$. Um cálculo tedioso mostra que $x_{100} \approx 0,98$: um gene mutante sem vantagem selectiva ($\mathcal{R}_0 = 1$) desaparece muito lentamente. Há ainda uma hipótese de 2% de o gene estar presente na população após 100 gerações. Em 1922, Fisher não levou mais longe o estudo deste modelo.

Continuando o trabalho de Fisher, Haldane notou pela primeira vez no seu artigo de 1927 que, para qualquer distribuição de probabilidade (p_k) tal que $p_0 > 0$, a equação $x = f(x)$ tem exactamente duas raízes no intervalo $(0, 1]$ quando o número médio de descendentes portadores do gene mutante \mathcal{R}_0 é estritamente maior que 1, ou seja, quando o gene mutante tem uma vantagem selectiva. Além disso, a probabilidade de extinção x_∞ , que é o limite de x_n quando $n \rightarrow +\infty$, é a menor das duas raízes de $x = f(x)$: o gene tem uma probabilidade não nula de se estabelecer na população. Ao contrário de Bienaymé e Cournot, Haldane forneceu uma prova para esta conclusão.

De facto, $f'(x) \geq 0$ e $f''(x) \geq 0$ no intervalo $[0, 1]$. Por outras palavras, a função $f(x)$ é não-diminutiva e convexa. As hipóteses $f(0) = p_0 > 0$ e $f'(1) = \mathcal{R}_0 = p_1 + 2p_2 + 3p_3 + \dots > 1$ implicam que a equação $f(x) = x$ tem exactamente duas soluções no intervalo $(0, 1]$: $x = 1$ e x^* tal que $0 < x^* < 1$. Haldane referiu-se então a um artigo de Gabriel Koenigs de 1883, que mostrava que se $x_n = f(x_{n-1})$ e $x_n \rightarrow x_\infty$, então $x_\infty = f(x_\infty)$ e $|f'(x_\infty)| \leq 1$. Quando $f'(1) > 1$, a única possibilidade é que $x_\infty = x^*$.

Para o caso de uma distribuição Poisson com $f(x) = e^{\mathcal{R}_0(x-1)}$ e \mathcal{R}_0 apenas ligeiramente maior que 1, a probabilidade de extinção x_∞ é muito próxima de

1. A equação $f(x_\infty) = x_\infty$ é então equivalente a

$$\mathcal{R}_0(x_\infty - 1) = \log x_\infty \approx (x_\infty - 1) - \frac{(x_\infty - 1)^2}{2}.$$

Segue-se que

$$1 - x_\infty \approx 2(\mathcal{R}_0 - 1).$$

Haldane concluiu que a probabilidade de o gene mutante não se extinguir é o dobro da sua vantagem selectiva $\mathcal{R}_0 - 1$. Sem citar Haldane, Fisher tomou como exemplo no seu livro de 1930 o caso de $\mathcal{R}_0 = 1,01$, o que dá uma probabilidade de 2% de o gene mutante não se extinguir.

Haldane tornou-se um membro da *Royal Society* em 1932. Deixou Cambridge para se tornar professor de genética e mais tarde de biometria no *University College* em Londres. Estava então particularmente interessado na genética humana: estimativa das taxas de mutação, mapas genéticos de cromossomas, etc. Além dos seus livros científicos (*Biologia Animal* em 1927 com Julian Huxley, *Enzimas* em 1930 e *As causas da evolução* em 1932, *A Bioquímica da Genética* em 1954), publicou um grande número de artigos sobre ciência na imprensa (por exemplo, sobre a origem da vida) e alguns ensaios (*A Desigualdade do Homem* em 1932, *A Filosofia de um Biólogo* em 1935, *A Filosofia Marxista e as Ciências* em 1938, *Herança e Política* em 1938 e *Avanços da Ciência* em 1947). Após várias visitas a Espanha durante a guerra civil, tentou convencer o seu próprio país a construir abrigos contra os bombardeamentos aéreos. Durante a Segunda Guerra Mundial, trabalhou em problemas respiratórios em submarinos. Membro do partido comunista desde 1942, demitiu-se em 1950 devido à rejeição oficial da genética Mendeliana na URSS, devido à influência de Lysenko. Em 1957 estabeleceu-se na Índia, onde continuou a sua investigação, primeiro no Instituto Indiano de Estatística em Calcutá e mais tarde em Bhubaneswar. Tendo-se tornado um cidadão indiano, morreu em 1964.

Leitura adicional

1. Clark, R.: *J.B.S., The Life and Work of J.B.S. Haldane*. Hodder and Stoughton, London (1968)
2. Haldane, J.B.S.: A mathematical theory of natural and artificial selection, Part V, Selection and mutation. *Proc. Camb. Philos. Soc.* 23, 838–844 (1927)
3. Haldane, J.B.S.: *The Causes of Evolution*. Longmans (1932) archive.org
4. Pirie, N.W.: John Burdon Sanderson Haldane 1892-1964. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 12, 218–249 (1966)

Capítulo 18

Erlang e Steffensen sobre o problema da extinção (1929–1933)

Em 1929, o engenheiro telefónico dinamarquês Erlang considerou mais uma vez o problema da extinção dos nomes de família. O seu compatriota Steffensen elaborou uma solução completa para o problema. Ele mostrou em particular que a expectativa do número de descendentes em cada geração cresce exponencialmente, fazendo assim a ponte entre os modelos estocásticos e determinísticos da população.

Agner Krarup Erlang nasceu em 1878 em Lønborg, Dinamarca. O seu pai era um mestre de escola. Entre 1896 e 1901, o jovem Erlang estudou Matemática, Física e Química na Universidade de Copenhaga. Depois ensinou vários anos em escolas secundárias, mantendo o interesse pela matemática, especialmente a teoria da probabilidade. Conheceu Jensen, engenheiro chefe da Companhia Telefónica de Copenhaga e matemático amador, que o convenceu em 1908 a juntar-se ao novo laboratório de investigação da empresa. Erlang começou a publicar artigos sobre as aplicações da teoria da probabilidade à gestão de chamadas telefónicas. Em 1917 descobriu uma fórmula para os tempos de espera, que foi rapidamente utilizada pelas companhias telefónicas de todo o mundo. Os seus artigos, inicialmente publicados em dinamarquês, foram depois traduzidos em várias outras línguas.



Figura 18.1:
Erlang (1878–1929)

Em 1929, Erlang interessou-se pelo mesmo problema de extinção que Bienaymé, Galton e Watson tinham estudado antes dele para nomes de família e que Fisher e Haldane tinham estudado para genes mutantes. Tal como os seus antecessores, ele não tinha conhecimento de todos os trabalhos que tinham sido publicados. Chamando de novo p_k a probabilidade de um indivíduo ter k descendentes, notou que a probabilidade x_n de extinção dentro de n gerações satisfaz $x_n = p_0 + p_1 x_{n-1} + p_2 (x_{n-1})^2 + \dots = f(x_{n-1})$ com $x_0 = 0$. Reparou também que a probabilidade global de extinção x_∞ , que é o limite de x_n quando $n \rightarrow +\infty$, é uma solução da equação $x_\infty = f(x_\infty)$. Ele percebeu que $x = 1$ era sempre uma solução e que existia outra solução entre 0 e 1 quando o número médio de descendentes $\mathcal{R}_0 = f'(1)$ é maior que 1. No entanto, parece que ele não conseguiu descobrir qual destas duas soluções era a solução certa. Tal como Galton, apresentou o problema em 1929 a uma revista dinamarquesa de matemática, a *Matematisk Tidsskrift*:

«Pergunta 15. Quando a probabilidade de um indivíduo ter k filhos é p_k , onde $p_0 + p_1 + p_2 + \dots = 1$, encontra a probabilidade de a sua família se extinguir.»

Infelizmente, Erlang morreu nesse mesmo ano de 1929 com a idade de 51 anos. De facto, ele morreu sem filhos¹.

Um professor de matemática actuarial na Universidade de Copenhaga, Johan Frederik Steffensen, abordou a questão de Erlang. Ele publicou em 1930 a sua solução na mesma revista dinamarquesa: a probabilidade de extinção x_∞ é sempre a menor raiz da equação $x = f(x)$ no intervalo fechado $[0, 1]$, como Bienaymé e Haldane já tinham notado. A demonstração de Steffensen é a que pode ser encontrada nos livros escolares modernos.

De facto, vimos que a probabilidade de extinção x_∞ é uma solução de $x = f(x)$ no intervalo fechado $[0, 1]$. Que x^* seja a menor solução deste tipo. Por definição, $x^* \leq x_\infty$. Steffensen notou primeiro que $x^* = f(x^*) \geq p_0 = x_1$. Assumir por indução que $x^* \geq x_n$. Depois $x^* = f(x^*) \geq f(x_n) = x_{n+1}$ uma vez que a função $f(x)$ é crescente. Por isso $x^* \geq x_n$ para todos os n . Tomando o limite, $x^* \geq x_\infty$. Assim, $x_\infty = x^*$.

Steffensen deu também uma explicação mais formal sobre a razão porque $x = 1$ é a única raiz de $x = f(x)$ quando o número médio de descendentes $\mathcal{R}_0 = f'(1)$ é menor ou igual a 1 (figura 18.2a) e porque existe apenas uma

¹Em sua memória, o Comité Consultivo Telefónico Internacional decidiu, em 1946, chamar «erlang» à unidade de medida da intensidade do tráfego telefónico. «Erlang» é também o nome dado a uma linguagem de programação pela empresa Ericsson.

outra raiz diferente de $x = 1$ no caso em que $\mathcal{R}_0 > 1$ (figura 18.2b). Note-se que $\mathcal{R}_0 = f'(1)$ é o declive do gráfico da função $f(x)$ quando $x = 1$.

Ele notou que para qualquer raiz de $x = f(x)$,

$$1 - x = 1 - f(x) = 1 - p_0 - \sum_{k=1}^{+\infty} p_k x^k = \sum_{k=1}^{+\infty} p_k (1 - x^k).$$

Assumindo $x \neq 1$ e dividindo por $1 - x$, obtemos $1 = p_1 + p_2(1 + x) + p_3(1 + x + x^2) + \dots$. Quando x aumenta de 0 para 1, o lado direito da equação aumenta de $1 - p_0$ para $\mathcal{R}_0 = f'(1)$. Se $\mathcal{R}_0 < 1$, então a equação não tem solução. Se $\mathcal{R}_0 \geq 1$ e se excluirmos o caso trivial em que $p_1 = 1$, então o lado direito da equação é uma função estritamente crescente de x . De outro modo, não haveria $k \geq 2$ tal que $p_k \neq 0$ e \mathcal{R}_0 seria igual a $p_1 < 1$. Em conclusão, a equação tem uma e apenas uma solução no intervalo $[0, 1]$ quando $\mathcal{R}_0 \geq 1$.

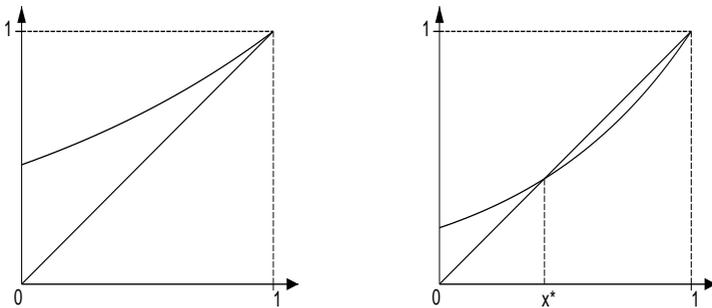


Figura 18.2: Gráfico das funções $y = x$ e $y = f(x)$ no exemplo do capítulo 17, $f(x) = e^{\mathcal{R}_0(x-1)}$, com $\mathcal{R}_0 = 0,75 < 1$ (a) ou $\mathcal{R}_0 = 1,5 > 1$ (b).

Steffensen, que foi também presidente da Sociedade Actuarial Dinamarquesa e da Sociedade Dinamarquesa de Matemática, foi convidado para a Universidade de Londres em 1930. O seu colega britânico W. P. Elderton contou-lhe sobre o trabalho de Galton e Watson. Em 1933, Steffensen publicou um novo artigo nos anais do Instituto Henri Poincaré, onde tinha dado uma conferência em 1931. Tendo resumido os resultados do seu artigo em

dinamarquês, comparou-os com os de Watson. Mostrou também que a expectativa matemática do número de descendentes na geração n é igual a $(\mathcal{R}_0)^n$.

De facto, que $p_{k,n}$ seja a probabilidade de haver k descendentes na geração n , partindo de um indivíduo na geração 0. No seu artigo de 1930, Steffensen tinha notado, tal como os seus antecessores, que a função geradora $f_n(x) = \sum_{k=0}^{+\infty} p_{k,n} x^k$ relativa à geração n satisfaz $f_1(x) = f(x)$ e $f_n(x) = f(f_{n-1}(x))$. Designe-se por M_n a expectativa do número de descendentes na geração n . Então $M_n = \sum_{k=1}^{+\infty} k p_{k,n} = f'_n(1)$. Derivando a fórmula, obtemos $f'_n(x) = f'(f_{n-1}(x)) \times f'_{n-1}(x)$. Por isso $M_n = f'_n(1) = f'(f_{n-1}(1)) \times f'_{n-1}(1) = f'(1) \times M_{n-1} = \mathcal{R}_0 \times M_{n-1}$. Uma vez que $M_1 = f'(1) = \mathcal{R}_0$, segue-se que $M_n = (\mathcal{R}_0)^n$ para todos os n .

Assim, o número esperado de descendentes aumenta ou diminui geometricamente dependendo se \mathcal{R}_0 é maior ou menor que 1. O número esperado de descendentes comporta-se como nos modelos determinísticos de crescimento populacional considerados por Euler, Malthus, etc. No entanto, mesmo quando $\mathcal{R}_0 > 1$, há uma probabilidade não nula x_∞ de a família se extinguir. Esta possibilidade não ocorre em modelos determinísticos.

O processo estocástico estudado por Steffensen e os seus predecessores é ainda o elemento básico de muitos modelos mais realistas de dinâmica populacional. Mencionaremos este problema uma última vez no capítulo 20. Quanto a Steffensen, ele permaneceu professor na Universidade de Copenhaga até 1943 e morreu em 1961.

Leitura adicional

1. Brockmeyer, E., Halstrøm, H.L., Jensen, A.: The life and works of A.K. Erlang. *Trans. Dan. Acad. Techn. Sci.* 2 (1948)
2. Erlang, A.K.: Opgave Nr. 15. *Mat. Tidsskr. B*, 36 (1929) → Guttorp
3. Guttorp, P.: Three papers on the history of branching processes. *Int. Stat. Rev.* 63, 233–245 (1995) www.stat.washington.edu
4. Heyde, C.C.: Agner Krarup Erlang. In: Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.) *Statisticians of the Centuries*, 328–330. Springer, New York (2001)
5. Ogborn, M.E.: Johan Frederik Steffensen, 1873–1961. *J. R. Stat. Soc. Ser. A* 125, 672–673 (1962)
6. Steffensen, J.F.: Om Sandssynligheden for at Afkommet uddør. *Mat. Tidsskr. B*, 19–23 (1930) → Guttorp (1995)
7. Steffensen, J.F.: Deux problèmes du calcul des probabilités. *Ann. Inst. Henri Poincaré* 3, 319–344 (1933) archive.numdam.org

Capítulo 19

Wright e deriva genética aleatória (1931)

Em 1931, o biólogo americano Sewall Wright desenvolveu o estudo de um modelo estocástico em genética populacional, que se baseia nos mesmos pressupostos que na lei de Hardy–Weinberg, excepto que não é suposta a população ser infinitamente grande. As frequências dos genótipos já não são constantes. Um dos dois alelos irá, de facto, desaparecer, mas talvez após muito tempo. A interpretação deste modelo permaneceu um tema de disputa entre Wright e Fisher, estimando este último que a selecção natural desempenha um papel mais importante na evolução do que a estocástica.

Sewall Wright nasceu em Massachusetts em 1889. Fez os seus estudos universitários numa pequena universidade no Illinois, onde o seu pai ensinava economia. Após um mestrado em biologia pela Universidade de Illinois em Urbana e uma escola de verão no Laboratório *Cold Spring Harbor*, Wright fez um doutoramento na Universidade de Harvard sobre a hereditariedade da cor do pêlo no porquinho-da-índia. Entre 1915 e 1925, continuou a trabalhar em experiências de consanguinidade com cobaias na Divisão de Criação Animal do Departamento de Agricultura dos Estados Unidos em Washington. Wright desenvolveu o «método dos coeficientes de percurso» para analisar estas experiências. Ingressou então no departamento de zoologia da Universidade de Chicago.

Influenciado pelo artigo de Fisher de 1922 sobre genética populacional (ver capítulo 14), Wright escreveu em 1925 um longo artigo intitulado *Evolução nas populações mendelianas*, que foi finalmente publicado em 1931. Estudou em particular um modelo matemático que também apareceu implicitamente no livro de Fisher de 1930 sobre *A Teoria Genética da Selecção Natural*. Tal como na lei Hardy–Weinberg, este modelo considera o caso em que existem apenas dois alelos possíveis A e a para um locus, mas sem se supor que a população é infinitamente grande. A questão é ver se a eliminação desta suposição tem alguma influência na composição genética da população. Assim, seja N o número total de indivíduos, que se presume ser o mesmo em todas as gerações. Cada indivíduo tem dois alelos. Logo, há um total de $2N$ alelos na população em cada geração. O modelo assume também que o acasalamento ocorre de forma aleatória. Se houver i alelos do tipo A e $2N = i$ alelos

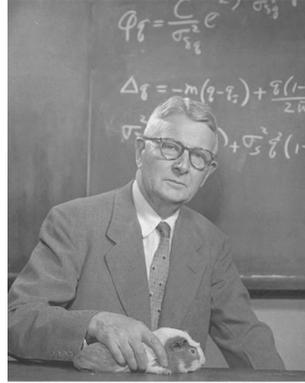


Figura 19.1:
Wright (1889–1988)

do tipo a na geração n , então um alelo escolhido ao acaso entre indivíduos na geração $n + 1$ será A com uma probabilidade $\frac{i}{2N}$ e a com uma probabilidade $1 - \frac{i}{2N}$. O número de alelos A na geração $n + 1$ será, portanto, igual a j com uma probabilidade de

$$p_{i,j} = \binom{2N}{j} \left(\frac{i}{2N}\right)^j \left(1 - \frac{i}{2N}\right)^{2N-j}, \quad (19.1)$$

onde $\binom{2N}{j}$ é o coeficiente binomial igual a $(2N)!/[j!(2N - j)!]$. Seja X_n o número de alelos A na geração n : n é uma variável aleatória (figura 19.2).

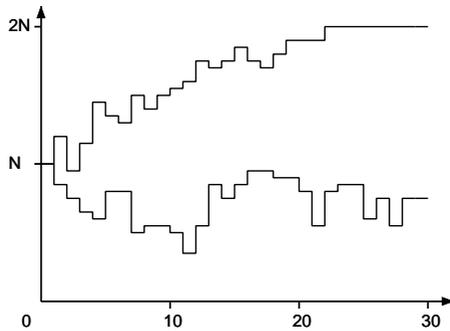


Figura 19.2: Duas simulações mostrando as variações do número X_n de alelos A durante 30 gerações se $N = 20$ e $X_0 = 10$.

Pode mostrar-se que o valor médio de X_{n+1} sabendo que $X_n = i$ é igual a i : isto faz lembrar a lei de Hardy–Weinberg, onde a frequência do alelo A permanece constante ao longo de gerações.

De facto, considere a função geradora

$$f(x) = \sum_{j=0}^{2N} p_{i,j} x^j = \left(1 - \frac{i}{2N} + \frac{ix}{2N} \right)^{2N},$$

O valor médio de X_{n+1} sabendo que $X_n = i$ é, então,

$$\sum_{j=0}^{2N} j p_{i,j} = f'(1) = i. \tag{19.2}$$

Contudo, é possível neste modelo que, partindo de uma condição inicial $X_0 = i$ com $0 < i < 2N$, o evento $X_n = 0$ ocorra por acaso após um certo número de gerações. Nesse caso, todos os alelos seriam do tipo a e X_n permanecerá igual a 0 em todas as gerações futuras. A mesma fixação aconteceria com o alelo A se $X_n = 2N$ após um certo número de gerações. Em resumo, quando a população é suposta infinitamente grande como no modelo Hardy–Weinberg, os dois alelos não podem desaparecer porque as suas frequências permanecem constantes. Quando se tem em conta o tamanho finito das populações, como no modelo Fisher–Wright, as frequências dos dois alelos flutuam e um dos alelos pode e irá desaparecer.

A partir de $X_0 = i$, pode facilmente calcular-se a probabilidade Q_i para a população ser fixada no estado $X = 0$. De facto, Q_i tem de satisfazer as «condições-limite»

$$Q_0 = 1, \quad Q_{2N} = 0. \tag{19.3}$$

Além disso,

$$Q_i = \sum_{j=0}^{2N} p_{i,j} Q_j, \tag{19.4}$$

porque $p_{i,j} Q_j$ é a probabilidade de ser fixado no estado $X = 0$ a partir de $X_0 = i$ e passando por $X_1 = j$. Uma vez que

$$\sum_{j=0}^{2N} p_{i,j} = 1,$$

vemos usando (19.2) que

$$Q_i = 1 - \frac{i}{2N}$$

é a solução do sistema (19.3)-(19.4). Daí a probabilidade de que, partindo de i alelos do tipo A numa população de tamanho N , o sistema evolua para uma população contendo apenas o alelo a , é igual a $1 - \frac{i}{2N}$. Da mesma forma, a probabilidade de evoluir para uma população contendo apenas o alelo A é igual a $\frac{i}{2N}$.

Wright conseguiu mostrar que o número de gerações que decorrem antes da fixação num dos dois estados extremos é da ordem de $2N$ (figura 19.3). Para populações de vários milhões de indivíduos, este número de gerações é tão grande que as frequências dos alelos poderiam ser consideradas como quase constantes, como na lei de Hardy–Weinberg.

De facto, suponha que existem i_0 alelos do tipo A na população em geração 0. Seja $u_i^{(n)}$ a probabilidade de haver i alelos do tipo A na população na geração n . Então

$$u_j^{(n+1)} = \sum_{i=0}^{2N} u_i^{(n)} p_{i,j}$$

para todos os $j = 0, \dots, 2N$. Já vimos isso, quando $n \rightarrow +\infty$,

$$u_0^{(n)} \rightarrow 1 - \frac{i_0}{2N}, \quad u_{2N}^{(n)} \rightarrow \frac{i_0}{2N}, \quad u_i^{(n)} \rightarrow 0$$

por todos os $0 < i < 2N$. Wright notou que se $u_i^{(n)} = v$ para todos os $i = 1, \dots, 2N - 1$, então

$$u_j^{(n+1)} = v \binom{2N}{j} \sum_{i=1}^{2N-1} \left(\frac{i}{2N}\right)^j \left(1 - \frac{i}{2N}\right)^{2N-j} \quad (19.5)$$

para todos $1 < j < 2N$ porque $p_{0,j} = p_{2N,j} = 0$. Quando N é suficientemente grande,

$$\begin{aligned} \frac{1}{2N} \sum_{i=1}^{2N-1} \left(\frac{i}{2N}\right)^j \left(1 - \frac{i}{2N}\right)^{2N-j} &\approx \int_0^1 x^j (1-x)^{2N-j} dx \\ &= \frac{j!(2N-j)!}{(2N+1)!}, \end{aligned} \quad (19.6)$$

o valor do integral sendo obtido por sucessivas integrações por partes.

Combinando (19.5) e (19.6), para $0 < j < 2N$ chegamos finalmente a

$$u_j^{(n+1)} \approx \frac{2N}{2N+1} v = \left(1 - \frac{1}{2N+1}\right) u_j^{(n)}.$$

Assim, as probabilidades $u_j^{(n)}$ para todos os $0 < j < 2N$ diminuem a uma taxa de cerca de $1/2N$ por geração. Esta taxa é muito lenta se N for grande. Quase não há diminuição se, por exemplo, N for da ordem de magnitude de milhões.

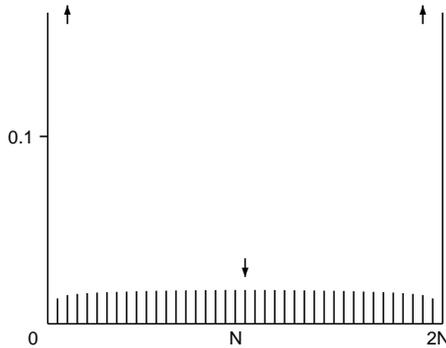


Figura 19.3: Probabilidade de haver i alelos A na população ($i = 0, \dots, 2N$ no eixo horizontal) após 30 gerações se $N = 20$ e $X_0 = 10$.

Em 1922, Fisher já tinha tentado estimar esta taxa de fixação ($1/2N$) mas tinha falhado um factor 2. Em qualquer caso, os dois cientistas discordaram sobre o tamanho típico N das populações reprodutoras. Para a teoria da evolução, o trabalho de Wright sugeria que a deriva genética aleatória numa pequena população poderia ser um mecanismo para a origem das espécies. Os biólogos que trabalham na classificação das espécies tinham de facto notado que as diferenças entre espécies ou subespécies muitas vezes não tinham uma explicação aparente em termos de selecção natural. Esta ideia foi fortemente contestada durante os anos 40 e 50 por Fisher e o seu colega E. B. Ford que pensavam que a deriva genética aleatória era insignificante em comparação com a selecção natural. Referiram-se em particular ao seu estudo das flutuações das frequências genéticas numa pequena população isolada de mariposas (*Panaxia dominula*) perto de Oxford, onde os três genótipos de um determi-

nado gene (homozigoto comum, heterozigoto e homozigoto raro) podiam ser distinguidos visualmente. Outra famosa controvérsia sobre a influência respectiva da selecção natural e da deriva aleatória centrou-se nos caracóis do género *Cepaea*. Actualmente, modelos mais realistas de evolução combinam deriva aleatória, selecção, mutação, migração, acasalamento não aleatório, etc. O papel da deriva aleatória foi mais tarde reenfocado pelo cientista japonês Motoo Kimura com a sua «teoria neutra da evolução molecular». Outro resultado foi o desenvolvimento da teoria da coalescência (introduzida por John Kingman em 1982), que segue a ascendência dos genes para trás no tempo até ao ponto em que têm um único antepassado comum.

Wright tornou-se membro da Academia Nacional das Ciências em 1934. Trabalhou durante muitos anos com Theodosius Dobzhansky sobre a genética das populações nativas de moscas (com *Drosophila pseudoobscura*) na região do Vale da Morte. Reformou-se da Universidade de Chicago em 1955, continuando mais cinco anos como professor na Universidade de Wisconsin-Madison. Entre 1968 e 1978, publicou um tratado de quatro volumes, resumindo o seu trabalho sobre a *Evolução e a Genética das Populações*. Recebeu o Prémio Balzan em 1984 e morreu em 1988 com 98 anos de idade.

Leitura adicional

1. Fisher, R.A.: *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford (1930) archive.org
2. Hill, W.G.: Sewall Wright, 21 December 1889–3 March 1988. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 36, 568–579 (1990)
3. Kimura, M.: *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge University Press (1983)
4. Provine, W.B.: *Sewall Wright and Evolutionary Biology*. University of Chicago Press (1989)
5. Wright, S.: Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16, 97–159 (1931) www.esp.org
6. Wright, S.: *Evolution and the Genetics of Populations*, Vol. 2, Theory of Gene Frequencies. University of Chicago Press (1969)

Capítulo 20

A difusão dos genes (1937)

Em 1937, Ronald Fisher e três matemáticos russos, Kolmogorov, Petrovsky e Piskunov, estudaram independentemente uma equação diferencial parcial para a propagação geográfica de um gene vantajoso. Eles mostraram que a frequência genética se comportava como uma onda viajando a uma velocidade bem definida, dependendo da vantagem do gene e de um coeficiente de difusão. Os seus trabalhos foram o ponto de partida para a teoria das equações de reacção-difusão.

Em 1937 foram publicados dois artigos apresentando uma nova abordagem ao estudo da heterogeneidade espacial na dinâmica populacional. Fisher foi o autor do primeiro artigo, intitulado *A onda de avanço dos genes vantajosos*, que apareceu nos *Annals of Eugenics*, onde estudou a propagação espacial de um gene favorável numa população. Como simplificação, considerou um espaço reduzido a apenas uma dimensão e chamou $u(x, t)$ à proporção da população localizada no ponto x no momento t que possui o gene favorável. Portanto, $0 \leq u(x, t) \leq 1$. Para incluir a selecção natural, utilizou a equação (14.6) com uma variável de tempo contínua

$$\frac{\partial u}{\partial t} = au(1 - u),$$

onde a é um parâmetro positivo. Para um dado valor de x , reconhecemos a equação logística de Verhulst (ver Capítulo 6) com uma solução $u(x, t)$ que tende para 1 quando $t \rightarrow +\infty$. Além disso, Fisher assumiu que os descendentes de um indivíduo localizado no ponto x com o gene favorável não ficam no mesmo ponto mas dispersam-se aleatoriamente na vizinhança de x . Por analogia com a física, argumentou que se deve acrescentar um termo de difusão à equação de $u(x, t)$, conduzindo à equação diferencial parcial

$$\frac{\partial u}{\partial t} = au(1 - u) + D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}. \quad (20.1)$$

Quando o coeficiente de selecção a é zero, isto reduz-se à equação de difusão introduzida por Fourier na sua teoria do calor e posteriormente utilizada por Fick para a difusão de partículas físicas. Em 1904, Ronald Ross tinha começado a considerar a dispersão aleatória na dinâmica populacional. Questionava então como é que a densidade de mosquitos diminui à medida que a

distância de um local de reprodução aumenta. O problema tinha chegado ao conhecimento de Karl Pearson e Lord Rayleigh. Em 1937, o volume de literatura científica sobre equações de difusão tinha crescido consideravelmente, em particular na sequência do trabalho de Einstein sobre o movimento browniano.

Fisher mostrou que existem soluções de equação (20.1) da forma $u(x, t) = U(x + vt)$ satisfazendo as três condições

$$0 \leq u(x, t) \leq 1, \quad u(x, t) \xrightarrow{x \rightarrow -\infty} 0, \quad u(x, t) \xrightarrow{x \rightarrow +\infty} 1,$$

desde que $v \geq v^*$ onde

$$v^* = 2\sqrt{aD}.$$

Estas soluções ligam o estado estacionário com o gene favorável ($u = 1$) ao estado estacionário sem esse gene ($u = 0$). Representam ondas que se propagam à velocidade v na direcção de decrescimento de x . De facto, $u(x - vT, t + T) = u(x, t)$: a parte da onda que estava na posição x no momento t move-se para a posição $x - vT$ no momento $t + T$.

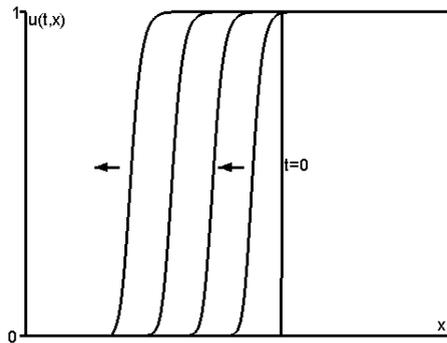


Figura 20.1: Propagação da direita para a esquerda à velocidade v^* de um gene favorável. A frequência genética $u(t, x)$ no instante $t = 0$ é uma função degrau.

De facto, fixando $z = x + vt$, Fisher notou que se $u(x, t) = U(z)$, então

$$\frac{\partial u}{\partial t} = vU'(z), \quad \frac{\partial u}{\partial x} = U'(z), \quad \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} = U''(z).$$

Se u é uma solução da equação (20.1), então

$$vU'(z) = aU(z)(1 - U(z)) + DU''(z). \quad (20.2)$$

Quando u está perto de 0 (ou seja, quando $z \rightarrow -\infty$), Fisher esperava que $U(z) \rightarrow 0$ e $U'(z) \rightarrow 0$. Chamando k ao limite de $U'(z)/U(z)$ quando $z \rightarrow -\infty$, sabemos pela regra de L'Hôpital que $U''(z)/U'(z)$ também tende para k . Portanto, $U'''(z)/U'(z) = [U''(z)/U'(z)] \times [U'(z)/U(z)] \rightarrow k^2$. Dividindo a equação (20.2) por $U(z)$ e deixando z tender para $-\infty$, chegamos a uma equação de segunda ordem $Dk^2 - vk + a = 0$. Mas k deve ser um número real. Portanto, o discriminante desta equação tem de ser não-negativo: $v^2 - 4aD \geq 0$, ou $v \geq 2\sqrt{aD} = v^*$. Assim, $v \geq v^*$ é uma condição necessária para a existência de uma onda que se propaga à velocidade v . É também uma condição suficiente, como se explica abaixo.

Fisher notou que apenas a onda que se propaga exactamente à velocidade v^* é seleccionada para uma grande classe de condições iniciais, por exemplo, para a função degrau: $u(x, 0) = 0$ para $x < 0$, $u(x, 0) = 1$ para $x \geq 0$. A figura 20.1 mostra como esta condição inicial descontínua se torna progressivamente uma onda suave propagando-se na direcção de x decrescente à velocidade v^* .

Nesse mesmo ano de 1937, e independentemente do trabalho de Fisher, Andrei Nikolaevich Kolmogorov, Ivan Georgievich Petrovsky e Nikolai Semenovitch Piskunov estudaram o mesmo problema de propagação de um gene dominante.

Kolmogorov nasceu em 1903 em Tambov, Rússia. Durante os seus estudos de matemática na Universidade Estatal de Moscovo, fez alguns trabalhos importantes sobre séries trigonométricas. Tornou-se investigador no Instituto de Matemática e Mecânica em 1929 e professor universitário em 1931. Trabalhou em processos estocásticos e a sua ligação com equações diferenciais e diferenciais parciais. Em 1933 publicou um tratado que lançou as bases modernas da teoria da probabilidade. Os seus interesses de investigação incluíam topologia, teoria da aproximação, cadeias de Markov, movimento browniano e também aplicações a problemas biológicos. Em 1935 publicou um artigo sobre genética, discutindo os resultados de Hardy, Fisher e Wright. Em 1936 publicou um artigo sobre uma generalização do sistema Lotka–Volterra.

Petrovsky nasceu em 1901 em Sevsk. Também estudou matemática na Universidade Estatal de Moscovo, onde se tornou professor em 1933. Trabalhou principalmente na teoria das equações diferenciais parciais e na topo-

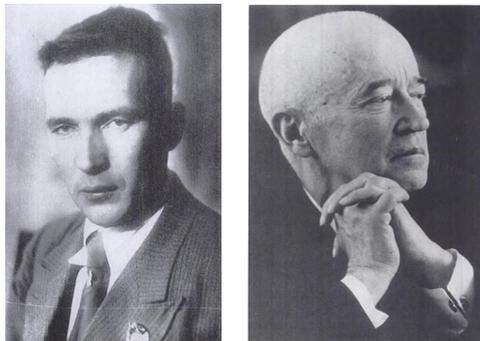


Figura 20.2: Kolmogorov (1903–1987) e Petrovsky (1901–1973)

logia das curvas algébricas reais, mas também escreveu alguns artigos sobre equações diferenciais ordinárias e sobre a teoria da probabilidade. Piskunov, que nasceu em 1908, foi outro antigo estudante de matemática na Universidade Estatal de Moscovo.

Durante a década de 1930, Kolmogorov teve contactos com A. S. Serebrovsky, um pioneiro de genética populacional em Moscovo. Nessa altura, tornava-se cada vez mais perigoso defender a genética mendeliana na URSS devido à ascensão de Lysenko, um agrónomo que tinha conseguido convencer Estaline de que a genética mendeliana era mera «pseudociência burguesa». O Sétimo Congresso Internacional de Genética, originalmente marcado para 1937 em Moscovo, foi cancelado. Muitos geneticistas soviéticos foram executados ou enviados para campos de trabalho.

Ainda assim, no seu artigo de 1937 intitulado *Um estudo da equação de difusão com aumento da quantidade de substância e sua aplicação a um problema biológico*, publicado no Boletim da Universidade Estatal de Moscovo, Kolmogorov, Petrovsky e Piskunov utilizaram um modelo matemático baseado na genética mendeliana. O seu modelo era uma equação diferencial parcial da forma

$$\frac{\partial u}{\partial t} = f(u) + D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} \quad (20.3)$$

onde $u(x, t)$ é novamente a frequência do gene favorável no ponto x e tempo t . Presume-se que a função $f(u)$ satisfaz várias condições: $f(0) = f(1) = 0$, $f(u) > 0$ se $0 < u < 1$, $f'(0) > 0$ e $f'(u) < f'(0)$ se $0 < u \leq 1$. Os autores mostraram um resultado análogo ao de Fisher mas com uma demonstração mais rigorosa: se a condição inicial for tal que $0 \leq u(x, 0) \leq 1$, $u(x, 0) = 0$ para todos $x < x_1$ e $u(x, 0) = 1$ para todos $x > x_2 \geq x_1$, então o gene propaga-se

à velocidade $v^* = 2\sqrt{f'(0)D}$.

Procurando uma solução $u(x, t) = U(z)$ onde $z = x + vt$ leva à generalização óbvia da equação (20.2) $vU'(z) = f(U(z)) + DU''(z)$. Esta equação diferencial de segunda ordem pode ser reescrita como um sistema de equações diferenciais de primeira ordem

$$\frac{dU}{dz} = p, \quad \frac{dp}{dz} = \frac{vp - f(U)}{D}. \quad (20.4)$$

Recordemos que $U(z)$ deve ser tal que $U(z) \rightarrow 0$ quando $z \rightarrow -\infty$ e $U(z) \rightarrow 1$ quando $z \rightarrow +\infty$. Perto do estado estacionário ($U = 0, p = 0$) do sistema (20.4), temos $f(U) \approx f'(0)U$. Portanto, (20.4) pode ser aproximado pelo sistema linear

$$\frac{dU}{dz} = p, \quad \frac{dp}{dz} = \frac{vp - f'(0)U}{D}. \quad (20.5)$$

A testagem de soluções exponenciais da forma $U(z) = U_0 e^{kz}$ e $p(z) = p_0 e^{kz}$ produz a equação característica $Dk^2 - vk + f'(0) = 0$, como no artigo de Fisher. Mais uma vez, k deve ser real (caso contrário u oscilaria e tomaria valores negativos). Assim, $v \geq 2\sqrt{f'(0)D} = v^*$. As duas raízes para k são então reais e positivas. Se $v > v^*$, as duas raízes são diferentes e o estado estacionário ($U = 0, p = 0$) é um equilíbrio instável. Se $v = v^*$, as duas raízes são idênticas e ($U = 0, p = 0$) é um equilíbrio instável degenerado, como mostra a figura 20.3. Da mesma forma, o sistema (20.4) próximo do estado estacionário ($U = 1, p = 0$) leva ao sistema linear

$$\frac{d(U - 1)}{dz} = p, \quad \frac{dp}{dz} = \frac{vp - f'(1)(U - 1)}{D}$$

e à equação característica $Dk^2 - vk + f'(1) = 0$. O discriminante é $v^2 - 4Df'(1) \geq 0$ uma vez que $f'(1) \leq 0$. Se $f'(1) < 0$, há duas raízes reais de sinal oposto e ($U = 1, p = 0$) é um ponto de sela. Se $f'(1) = 0$, uma raiz é zero e a outra é positiva (ver figura 20.3). Uma análise detalhada mostra de facto que para todos os $v \geq 2\sqrt{f'(0)D}$ existe uma única curva integral que une os dois estados estacionários ($U = 0, p = 0$) e ($U = 1, p = 0$), como no caso especial da figura 20.3.

Kolmogorov, Petrovsky e Piskunov continuaram, mostrando rigorosamente que a equação diferencial parcial (20.3) tem uma solução

única $u(x,t)$ satisfazendo a condição inicial, que esta solução é tal que $0 < u(x,t) \leq 1$ para todos os x e $t > 0$, que $u(x,t)$ continua a ser uma função crescente de x se assim o for no instante $t = 0$ e, finalmente, que $u(x,t)$ converge para um perfil ondulatório que se propaga à velocidade v^* . As demonstrações são demasiado longas para serem resumidas aqui.

Note-se que a função $f(u) = au(1-u)$ utilizada por Fisher satisfaz todas estas condições com $f'(0) = a$. Inspirados pela equação (14.5), Kolmogorov, Petrovsky e Piskunov consideraram a função $f(u) = au(1-u)^2$, que satisfaz as mesmas condições e da qual se obtém a mesma velocidade de propagação.

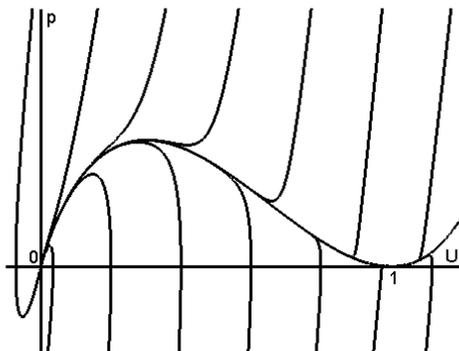


Figura 20.3: Diagrama (U, p) mostrando algumas curvas integrais do sistema (20.5) e, em particular, a única curva que une $(U = 1, p = 0)$ a $(U = 0, p = 0)$, que é aquela que define a forma da onda propagadora. Aqui, $f(u) = au(1-u)^2$, $a = 1$, $D = 1$ e $v = v^* = 2$.

Os artigos de Fisher e de Kolmogorov, Petrovsky e Piskunov foram o ponto de partida para a construção de muitos modelos matemáticos com difusão geográfica em genética, ecologia e epidemiologia. Estes modelos são conhecidos como «sistemas de reacção-difusão».

Quanto a Kolmogorov, a partir de 1938 estudou também o problema da extinção dos nomes de família considerados por Bienaymé, Galton, Watson, Fisher, Haldane, Erlang e Steffensen: chamou «processo de ramificação» ao processo estocástico que é comum a todos estes trabalhos. Em 1939 tornou-se membro da Academia de Ciências da URSS. Mais tarde, fez contribuições

importantes para o problema da turbulência na mecânica dos fluidos (1941), para a teoria dos sistemas dinâmicos ligados à mecânica celeste (1953) e para a teoria da informação (com início em 1956). Contribuiu também na redação de uma enciclopédia e de livros escolares e universitários, ajudou a estabelecer uma escola secundária experimental e editou uma revista de ciência popular. Recebeu muitos prêmios internacionais (incluindo o prêmio Balzan em 1963 e o prêmio Wolf em 1980) falecendo em Moscovo em 1987.

Petrovsky tornou-se o reitor da Faculdade de Mecânica e Matemática da Universidade Estatal de Moscovo em 1940. Foi o reitor da universidade desde 1951 até à sua morte em 1973. Foi membro de pleno direito da Academia de Ciências da URSS desde 1946 e presidente do Congresso Internacional de Matemáticos, que teve lugar em Moscovo em 1966. Também escreveu livros de texto sobre equações diferenciais ordinárias, equações diferenciais parciais e equações integrais. Piskunov tornou-se professor numa academia militar. O seu livro-texto sobre cálculo diferencial e integral foi utilizado por muitas universidades técnicas. Morreu em 1977.

Leitura adicional

1. Fisher, R.A.: The wave of advance of advantageous genes. *Ann. Eugen.* 7, 355–369 (1937) digital.library.adelaide.edu.au
2. Kolmogorov, A.N., Petrovskii, I.G., Piskunov, N.S.: Étude de l'équation de la diffusion avec croissance de la quantité de matière et son application à un problème biologique. *Bull. Univ. État Moscou, Ser. Int., Sect. A, Math. et Mecan.* 1:6, 1–26 (1937) → V.M. Tikhomirov (ed.) *Selected Works of A. N. Kolmogorov*, vol. 1, 242–270. Kluwer, Dordrecht (1991). → I. G. Petrovsky *Selected Works*, Part II, 106–132. Gordon and Breach, Amsterdam (1996)
3. Oleinik, O.A.: I.G. Petrovsky and modern mathematics. In: *I. G. Petrovsky Selected Works*, Part I, 4–30. Gordon and Breach, Amsterdam (1996)
4. Pearson, K.: *Mathematical Contributions to the Theory of Evolution, XV, A Mathematical Theory of Random Migration*. Dulau, London (1906) archive.org
5. Rosenfeld, B.A.: Reminiscences of Soviet Mathematicians. In: Zdravkovska, S., Duren, P.L. (eds.) *Golden Years of Moscow Mathematics*, 2nd edn., 75–100. American Mathematical Society (2007)
6. Shiryaev, A.N. (ed.): *Selected Works of A. N. Kolmogorov*, vol. 2. Kluwer, Dordrecht (1992)
7. Shiryaev, A.N.: Andrei Nikolaevich Kolmogorov (April 25, 1903 to October 20, 1987). In: *Kolmogorov in Perspective*, 1–88. American Mathematical Society (2000)

Capítulo 21

A matriz de Leslie (1945)

Em 1945, o ecologista britânico P. H. Leslie analisou um modelo matricial para uma população de roedores estruturada em função da idade, adaptando assim o trabalho de Lotka a um contexto de tempo discreto. Com esse modelo, enfatizou que a taxa de crescimento corresponde a um valor próprio e a estrutura etária estável a um vector próprio. Também estimou numericamente a taxa líquida de reprodução R_0 para o rato castanho.

Patrick Holt Leslie nasceu em 1900 perto de Edimburgo, na Escócia. Estudou no *Christ Church College* da Universidade de Oxford e obteve em 1921 um bacharelato em fisiologia. No entanto, não pôde terminar os seus estudos médicos devido a problemas de saúde. Após alguns anos a trabalhar como assistente em bacteriologia no departamento de patologia, voltou-se para a estatística e juntou-se em 1935 ao *Bureau of Animal Population*, um novo centro de investigação criado por Charles Elton. O objectivo deste centro era o de estudar as flutuações das populações animais através de estudos de campo e experiências laboratoriais. A maior parte da investigação foi feita sobre roedores: análise dos ciclos da lebre e do seu predador lince, utilizando os arquivos da Companhia da Baía de Hudson no Canadá; acompanhamento da expansão territorial do esquilo cinzento à custa do esquilo vermelho, em Inglaterra; recolha de dados sobre arganazes nos arredores de Oxford e assim por diante. Leslie aplicou aos dados sobre os arganazes os métodos desenvolvidos por Lotka para a demografia humana. Durante a Segunda Guerra Mundial, a investigação do centro centrou-se nos métodos de controlo de ratos e ratazanas em silos.

Em 1945, Leslie publicou o seu artigo mais famoso na *Biometrika*, uma revista fundada por Galton, Pearson e Weldon em 1901. O artigo intitulava-se *Sobre a utilização de matrizes em certas matemáticas populacionais*. Leslie considerou um modelo para o crescimento do número de fêmeas numa população animal, por exemplo, uma população de ratos (mas também poderia ser humana). A população está dividida em $K + 1$ grupos etários: $P_{k,n}$ é o número de fêmeas com idade k no momento n ($k = 0, 1, \dots, K; n = 0, 1, \dots$). Designe-se por f_k a fertilidade na idade k ou mais precisamente o número de filhas nascidas por fêmea entre n e o tempo $n + 1$. Então, K é a idade máxima

Neste caso, r é chamado um valor próprio e V um vector próprio da matriz M . Por outras palavras, o problema é encontrar a distribuição etária V que em cada passo é multiplicada por um constante r . Seguindo a terminologia de Lotka, tais distribuições são chamadas estáveis. Voltando às notações mais habituais, a equação (21.2) pode ser reescrita como

$$\begin{cases} f_0 V_0 + f_1 V_1 + \dots + f_K V_K = r V_0, \\ s_0 V_0 = r V_1, \quad s_1 V_1 = r V_2, \quad \dots, \quad s_{K-1} V_{K-1} = r V_K. \end{cases}$$

Resulta das K últimas equações que

$$V_1 = \frac{s_0 V_0}{r}, \quad V_2 = \frac{s_0 s_1 V_0}{r^2}, \quad \dots \quad V_K = \frac{s_0 s_1 \dots s_{K-1} V_0}{r^K}.$$

Substituindo estas expressões na primeira equação, dividindo por V_0 e multiplicando por r^K , Leslie obteve a equação característica

$$r^{K+1} = f_0 r^K + s_0 f_1 r^{K-1} + s_0 s_1 f_2 r^{K-2} + \dots + s_0 s_1 \dots s_{K-1} f_K. \quad (21.3)$$

Esta é uma equação polinomial em r de grau $K + 1$. Portanto, há $K + 1$ raízes reais ou complexas r_1, \dots, r_{K+1} . Além disso, Leslie notou (usando a regra do sinal de Descartes para polinómios) que existe apenas uma raiz real positiva. Chama-lhe r_1 .

Leslie sugeriu também que, na maior parte das condições biologicamente mais realistas (que podem ser tornadas precisas utilizando a teoria de Perron e Frobenius para matrizes não negativas), o valor próprio r_1 é estritamente maior que o módulo de todos os outros valores próprios reais ou complexos (designados por r_2, \dots, r_{K+1}). Além disso, em geral, todas as raízes de (21.3) são diferentes. Para cada valor próprio r_i , é possível encontrar um vector próprio associado. Seja Q a matriz quadrada de ordem $K + 1$ cujas $K + 1$ colunas contêm os vectores próprios associados respectivamente a r_1, \dots, r_{K+1} . Logo $M Q = Q D$, onde D é a matriz diagonal $[r_1, \dots, r_{K+1}]$. Então $M = Q D Q^{-1}$ e

$$P_n = M^n P_0 = Q D^n Q^{-1} P_0.$$

Note que D^n é a matriz diagonal $[(r_1)^n, \dots, (r_{K+1})^n]$ e que $D^n / r_1^n \rightarrow \mathcal{D} = [1, 0, \dots, 0]$ quando $n \rightarrow +\infty$ porque $r_1 > |r_i|$ para $i \neq 1$. Portanto, $P_n / (r_1)^n$ converge para $Q \mathcal{D} Q^{-1} P_0$.

Cada componente do vector estrutura etária P_n aumenta ou diminui como $(r_1)^n$. Se $r_1 > 1$, então a população aumenta exponencialmente. Se $r_1 <$

1, então decresce exponencialmente. Da equação (21.3), pode facilmente mostrar-se que a condição $r_1 > 1$ é verdadeira se e só se o parâmetro \mathcal{R}_0 , definido por

$$\mathcal{R}_0 = f_0 + s_0 f_1 + s_0 s_1 f_2 + \cdots + s_0 s_1 \cdots s_{K-1} f_K,$$

é estritamente maior do que 1. Note que $s_0 s_1 \cdots s_{k-1}$ é a probabilidade de sobreviver até pelo menos a idade k . Assim, o parâmetro \mathcal{R}_0 é o número médio de filhas nascidas de uma fêmea ao longo da sua vida e é análogo às fórmulas (10.2), (12.2) e (16.9). Este modelo é uma espécie de análogo em tempo discreto do trabalho de Lotka (ver capítulo 10) e uma generalização do trabalho de Euler (ver capítulo 3) que inclui as fertilidades dependentes da idade.

Leslie ilustrou o seu método utilizando dados publicados por um colega americano sobre os coeficientes de fertilidade e sobrevivência f_k e s_k para o rato castanho. Após algumas operações estatísticas para completar os dados de uma forma razoável, obteve $\mathcal{R}_0 \approx 26$.

A formulação matricial de Leslie de problemas em dinâmica populacional é agora utilizada por muitos biólogos. Os cálculos são grandemente simplificados por computadores modernos e software científico que pode calcular os valores próprios e os vectores próprios de qualquer matriz. Pode facilmente calcular-se tanto o parâmetro \mathcal{R}_0 como a taxa de crescimento r_1 .

Após a Segunda Guerra Mundial, Leslie utilizou o seu método para calcular a taxa de crescimento de outras espécies animais: aves, escaravelhos, etc. Trabalhou também em modelos estocásticos, em modelos de competição entre espécies e na análise de dados de captura-recaptura. Reformou-se em 1967. Nesse mesmo ano, tendo Charles Elton também se reformado, o *Bureau of Animal Population* deixou de existir como centro de investigação independente e passou a fazer parte do Departamento de Zoologia da Universidade de Oxford. Leslie morreu em 1972.

Leitura adicional

1. Anonymous: Dr P. H. Leslie. *Nature* 239, 477–478 (1972)
2. Crowcroft, P.: *Elton's Ecologists, A History of the Bureau of Animal Population*. University of Chicago Press (1991)
3. Leslie, P.H.: On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33, 213–245 (1945)

Capítulo 22

Percolação e epidemias (1957)

Em 1957, Hammersley e Broadbent consideraram a propagação de um «fluido» numa rede quadrada regular infinita, onde dois nós vizinhos estão ligados com uma dada probabilidade. Entre os exemplos possíveis, mencionaram a propagação de uma epidemia num pomar. Mostraram que existe uma probabilidade crítica abaixo da qual não pode ocorrer uma grande epidemia e acima da qual ocorrem grandes epidemias com uma probabilidade positiva. O seu artigo foi o ponto de partida da teoria da percolação.

John Michael Hammersley nasceu em 1920 na Escócia, onde o seu pai trabalhou para uma empresa americana exportadora de aço. Começou a estudar no *Emmanuel College* da Universidade de Cambridge, mas teve de se alistar no exército em 1940. Trabalhou na melhoria dos cálculos para a artilharia. Depois de terminar os seus estudos em 1948, tornou-se assistente na Universidade de Oxford no grupo que trabalhava na concepção e análise de experiências. Em 1955 entrou para o Estabelecimento de investigação em energia atómica em Harwell, perto de Oxford.



Figura 22.1:
Hammersley (1920–2004)

Simon Ralph Broadbent nasceu em 1928. Estudou engenharia em Cambridge, matemática no *Magdalen College* em Oxford (onde também escreveu poesia) e iniciou um doutoramento em estatística no *Imperial College* em Londres sobre *Alguns testes de partida da dispersão uniforme*. Durante o seu

doutoramento, obteve algum apoio da Associação britânica de investigação da utilização de carvão para investigar problemas estatísticos que poderiam estar relacionados com a produção de carvão.

Em 1954 realizou-se um simpósio sobre os métodos Monte Carlo patrocinado pelo Estabelecimento de investigação em energia atômica, na *Royal Statistical Society* em Londres. Estes métodos, iniciados durante os anos 40 por John von Neumann, Stanisław Ulam e Nicholas Metropolis no Laboratório Los Alamos, utilizam simulações estocásticas por computador a fim de estimar quantidades matemáticas desconhecidas. Hammersley apresentou no simpósio de Londres um trabalho que tinha preparado em colaboração com Morton, um colega de Harwell. O artigo foi também publicado no *Journal of the Royal Statistical Society*. Durante a discussão que se seguiu à apresentação no simpósio, Broadbent mencionou um problema interessante que poderia ser estudado usando algum método Monte Carlo: dada uma rede regular de poros em duas ou três dimensões, na qual dois poros vizinhos estão ligados com uma probabilidade p , que proporção da rede seria preenchida por um gás introduzido através de um destes poros? De facto, Broadbent estava a pensar na concepção de máscaras de gás para mineiros de carvão e, em particular, no tamanho dos poros necessários ao seu funcionamento.

Hammersley começou então a trabalhar com Broadbent neste problema de máscara de gás. Perceberam que se tratava apenas de um protótipo de uma família de problemas que ainda não tinha sido estudada: a propagação determinística de um «fluido» (o significado depende do contexto) num meio aleatório. Hammersley chamou-lhe «percolação», por analogia com o que acontece numa cafeteira. No Estabelecimento de investigação em energia atômica, Hammersley também teve acesso a alguns dos computadores mais poderosos do seu tempo para testar os métodos de Monte Carlo em problemas de percolação.

Em 1957, Broadbent e Hammersley publicaram finalmente o primeiro artigo sobre a teoria matemática da percolação. Entre os exemplos que consideraram, um era um modelo de dinâmica populacional, nomeadamente a propagação de uma epidemia num pomar. Assume-se que as árvores de um pomar muito grande estão colocadas nos vértices de uma rede quadrada. Cada uma das quatro árvores mais próximas de uma dada árvore infectada tem uma probabilidade p de ser também infectada. A questão é se um grande número de árvores será infectado ou se a epidemia se manterá localizada. Isto depende naturalmente da probabilidade de p , que por sua vez está ligada à distância que separa as árvores, ou seja, à largura da malha da rede.

Broadbent e Hammersley analisaram o caso limite onde o pomar é infinito e cobre todo o plano, com apenas uma árvore infectada no início. Seja $f(p)$

a probabilidade de um número infinito de árvores ser infectado a partir desta fonte. Espera-se que $f(p)$ seja uma função crescente de p com $f(0) = 0$ e $f(1) = 1$. O seu principal resultado foi que existe uma probabilidade crítica p^* , $0 < p^* < 1$, tal que:

- se $p < p^*$, então $f(p) = 0$ e apenas um número finito de árvores está infectado;
- se $p > p^*$, então $f(p) > 0$ e um número infinito de árvores podem ser infectadas.

A demonstração envolve uma comparação com o número de diferentes «passeios auto-excludentes» no plano a partir da fonte da infecção. Estes percursos passam por um certo número de árvores vizinhas (recorde-se que cada árvore tem quatro vizinhas) sem visitar qualquer árvore mais do que uma vez. Um passeio auto-excludente de comprimento n é um caminho de infecção com probabilidade p^n , uma vez que a infecção pode ser transmitida de cada árvore visitada para a seguinte com uma probabilidade p . Seja $q(j, n)$ a probabilidade de, entre todas os passeios auto-excludentes de comprimento n , existirem exactamente j tais passeios que são caminhos de infecção. Se houver um número infinito de árvores infectadas, então, para todos os n inteiros, existe pelo menos um passeio auto-excludente de comprimento n que é um caminho de infecção. Por isso

$$0 \leq f(p) \leq \sum_{j=1}^{+\infty} q(j, n) \leq \sum_{j=1}^{+\infty} j q(j, n)$$

por todos os n . Mas

$$\sum_{j=1}^{+\infty} j q(j, n)$$

é o número esperado de passeios auto-excludentes de comprimento n que são caminhos de infecção. Este número é igual a $p^n s(n)$, onde $s(n)$ é o número total de passeios auto-excludentes de comprimento n . Hammersley mostrou num artigo de acompanhamento que $s(n)$ cresce como $e^{\kappa n}$ quando $n \rightarrow +\infty$, onde κ é designada por constante conectiva. Se $p < e^{-\kappa}$, então $p^n s(n)$ tende para 0 quando $n \rightarrow +\infty$ e $f(p) = 0$. Assim $p^* \geq e^{-\kappa} > 0$.

Na prática é, portanto, melhor se as árvores não estiverem demasiado perto para manter p abaixo de p^* no caso de uma epidemia. No entanto,

quanto mais próximas estiverem as árvores, maior será a produção por hectare. É necessário encontrar um compromisso.

Como Broadbent e Hammersley notaram, existe uma certa semelhança entre a existência de uma probabilidade crítica nos processos de percolação e a existência de um limiar nos processos de ramificação (ver capítulo 7).

Pode tentar estimar-se numericamente a probabilidade crítica p^* . Para este efeito, fixa-se um valor para p e aproxima-se a rede infinita por uma rede quadrada finita de tamanho $N \times N$, com N suficientemente grande. Assuma-se, por exemplo, que a árvore no meio da rede está infectada. Com um computador, pode escolher-se aleatoriamente quais as árvores que podem infectar outras árvores. A figura 22.2a e a figura 22.2b mostram os caminhos de infecção escolhidos aleatoriamente usando arestas como num grafo. Na figura 22.2a, p é menor do que p^* . Na figura 22.2b, p é maior do que p^* . Pode facilmente determinar-se que árvores podem ser infectadas, nomeadamente aquelas que podem ser alcançadas por um caminho a partir da árvore infectada no centro. São marcadas por pequenos quadrados pretos nas figuras.

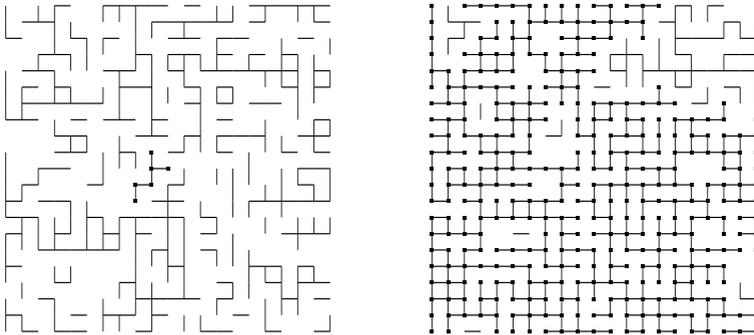


Figura 22.2: Percolação com $p = 0,4$ ou $p = 0,55$.

Pode então verificar-se se a epidemia atingiu, pelo menos, a fronteira da rede $N \times N$. Se assim for e se N for suficientemente grande, pode considerar-se que o número de árvores infectadas é «quase infinito». Repetindo este tipo de simulação muitas vezes, pode encontrar-se um valor aproximado da probabilidade $f(p)$ de que o número de árvores infectadas seja infinito (este é o método de Monte Carlo). Finalmente, deixando p variar entre 0 e 1, pode-

se obter uma aproximação do limiar p^* , que é o menor valor de tal forma que $f(p) > 0$ se $p > p^*$.

O artigo de Broadbent e Hammersley continha apenas a demonstração da existência do limiar p^* . Durante os anos seguintes, Hammersley continuou a desenvolver a teoria matemática da percolação, enquanto Broadbent se voltou para outros temas. Com o desenvolvimento dos computadores nos anos 70, tornou-se mais fácil executar as simulações descritas acima (figura 22.3). Foi então conjecturado que $p^* = 1/2$. Este resultado foi finalmente provado em 1980 por Harry Kesten da Universidade de Cornell.

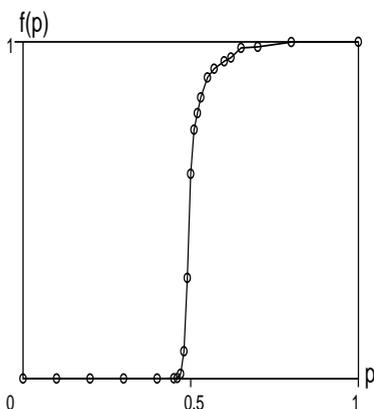


Figura 22.3: Probabilidade $f(p)$ de que infinitas árvores sejam infectadas em função de p . A curva é obtida através da execução de 1000 simulações numa rede de 200×200 .

Entre 1959 e 1969, Hammersley trabalhou para o Instituto de Economia e Estatística da Universidade de Oxford. Tornou-se bolsheiro do *Trinity College*. Em 1964 publicou, em colaboração com David Handscomb, um livro intitulado *Métodos Monte Carlo*. Foi eleito para a *Royal Society* em 1976. Reformou-se em 1987, mas continuou a visitar o Centro de Oxford para a matemática industrial e aplicada. Morreu em 2004.

Broadbent obteve o seu doutoramento no *Imperial College* em 1957. Empregou-se numa empresa industrial, a *United Glass Bottle Manufacturers*. Após dez anos na indústria, começou a trabalhar numa agência noticiosa, a *London Press Exchange*, que fez estudos de leitura científica. A agência foi comprada em 1969 por Leo Burnett, uma empresa de publicidade americana. Broadbent trabalhou na forma de medir a eficácia da publicidade e publicou vários livros sobre o assunto: *Gastar dinheiro publicitário* (1975), *Orçamento*

de Publicidade (1989), *Publicidade Responsável* (1997) e *Quando Anunciar* (1999). Em 1980 ajudou a iniciar os «Prémios de Eficácia Publicitária». Passou vários anos na sede da Leo Burnett em Chicago, como director de economia de marca. Dirigiu também a sua própria consultoria, *BrandCon Limited*. Faleceu em 2002.

Leitura adicional

1. Grimmett, G., Welsh, D.: John Michael Hammersley. *Biogr. Mem. Fellows R. Soc.* 53, 163–183 (2007)
2. Broadbent, S.R.: Discussion on symposium on Monte Carlo methods. *J. R. Stat. Soc. B* 16, 68 (1954)
3. Broadbent, S.R., Hammersley, J.M.: Percolation processes I: Crystals and mazes. *Proc. Camb. Philos. Soc.* 53, 629–641 (1957)
4. Broadbent, T.: Simon Broadbent – The man with a sense of fun who gave advertising a value. *Campaign*, 26 April 2002. www.campaignlive.co.uk/news/143366/
5. Hammersley, J.M.: Percolation processes II: The connective constant. *Proc. Camb. Philos. Soc.* 53, 642–645 (1957)
6. Hammersley, J.M.: Percolation processes: lower bounds for the critical probability. *Ann. Math. Stat.* 28, 790–795 (1957)
7. Hammersley, J.M.: Origins of percolation theory. In: Deutscher, G. Zallen, R., Adler, J. (eds.) *Percolation Structures and Processes*, 47–57. Israel Physical Society (1983)
8. Hammersley, J.M., Morton, K.W.: Poor man’s Monte Carlo. *J. R. Stat. Soc. B* 16, 23–38 (1954)
9. Hammersley, J.M., Handscomb, D.C.: *Monte Carlo Methods*. Fletcher & Son, Norwich (1964)
10. Kesten, H.: The critical probability of bond percolation on the square lattice equals $1/2$. *Comm. Math. Phys.* 74, 41–59 (1980)
11. Metropolis, N., Ulam, S.: The Monte Carlo method. *J. Amer. Stat. Assoc.* 44, 335–341 (1949)

Capítulo 23

Teoria de jogos e evolução (1973)

Em 1973, Maynard Smith e Price publicaram um artigo que analisava as razões pelas quais os animais evitavam utilizar as suas armas mais perigosas em conflitos intra-específicos. O seu modelo utilizava a teoria dos jogos e foi um dos que lançou a aplicação desta teoria matemática a problemas evolutivos.

John Maynard Smith nasceu em Londres em 1920. O seu pai, que era cirurgião, morreu quando ele tinha oito anos. Maynard Smith estudou no Colégio de Eton e seguiu estudos em engenharia no *Trinity College*, Universidade de Cambridge. Foi então membro do Partido Comunista da Grã-Bretanha. Em 1939, quando a guerra eclodiu, tentou voluntariar-se para o exército, mas foi rejeitado por causa da sua fraca visão. Terminou os seus estudos de engenharia e trabalhou durante alguns anos na concepção de aviões militares. Finalmente, decidiu enveredar pela biologia, estudando genética no *University College* em Londres, com Haldane como orientador. Tornou-se professor de zoologia em 1952. Deixou o Partido Comunista após os acontecimentos de 1956 na Hungria. O seu primeiro livro, intitulado *A Teoria da Evolução*, foi publicado em 1958. Em 1965 tornou-se professor de biologia na recém-fundada Universidade de Sussex. Publicou então dois outros livros: *Ideias Matemáticas em Biologia* (1968) e *Sobre a Evolução* (1972).

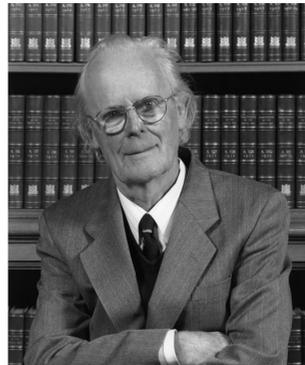


Figura 23.1: Maynard Smith (1920–2004)

George R. Price nasceu em 1922 nos EUA. Estudou química na Univer-

cidade de Chicago, obtendo um doutoramento em 1946, depois de ter trabalhado no Projecto Manhattan, construindo a bomba atômica. Em 1950 tornou-se investigador associado em medicina na Universidade do Minnesota. Mais tarde, trabalhou como jornalista independente para várias revistas antes de regressar à investigação na IBM. Em 1967, depois de ter sido tratado do cancro da tiróide, instalou-se em Inglaterra e dedicou-se ao estudo de um assunto completamente diferente: a biologia evolutiva. Trabalhou em Londres no Laboratório Galton do *University College* a partir de 1968. O seu primeiro trabalho nesta nova área, *Seleção e covariância*, foi publicado com a ajuda de W. D. Hamilton numa edição de 1970 da revista *Nature* e continha aquilo a que agora se chama a equação de Price.

Price também apresentou outro trabalho à *Nature*, desta vez sobre conflitos animais. No entanto, não tinha o formato certo para esta revista. Assim, Maynard Smith, que era o revisor, sugeriu a preparação de uma versão mais curta. Price começou a trabalhar noutro assunto enquanto Maynard Smith começou a desenvolver a ideia de Price por conta própria. Finalmente Maynard Smith e Price redigiram um artigo conjunto intitulado *A lógica do conflito animal*, que foi publicado em 1973 pela *Nature*. O artigo tinha uma contribuição interessante para a utilização da teoria dos jogos na biologia evolutiva. Antes disso, a teoria dos jogos tinha sido desenvolvida principalmente para economia e política, especialmente após o livro de John von Neumann e Oskar Morgenstern de 1944 intitulado *Teoria dos Jogos e Comportamento Económico*. O ponto de partida de Maynard Smith e Price foi a seguinte questão: porque é que nos conflitos entre animais da mesma espécie, as «armas» à disposição (chifres, garras, veneno, etc.) raramente são utilizadas para matar? Seguindo as ideias de Darwin sobre a luta pela vida, os animais mais agressivos deveriam ganhar mais combates e ter um maior número de descendentes, levando a uma escalada na utilização de «armas». Note-se que era o tempo da Guerra Fria, pelo que o assunto também tinha um sabor político.

Maynard Smith e Price imaginaram uma sequência de jogos em que dois animais podem entrar em competição por um recurso, por exemplo um território num habitat favorável. Na apresentação simplificada que Maynard Smith utilizaria no seu livro de 1982 *A Evolução e a Teoria dos Jogos*, cada animal adopta ou a «estratégia do falcão» ou a «estratégia da pomba». No que se segue, falamos simplesmente de falcões e pombas, mas referimo-nos a estratégias adoptadas por animais da mesma espécie. Que $V > 0$ seja o valor do recurso, o que significa que, se \mathcal{R}_0 for o número médio normal de descendentes de um animal, o vencedor do concurso tem em média $\mathcal{R}_0 + V$ descendentes.

Se um falcão encontra outro falcão, eles lutam pelo recurso: o vencedor

recebe o recurso de valor V , o perdedor sofre um «custo» $C > 0$. Cada um dos dois falcões tem uma probabilidade igual a $1/2$ de ganhar a competição e a mesma probabilidade de perder. A recompensa esperada de uma luta entre dois falcões é, por conseguinte, $\frac{1}{2}(V - C)$ para os dois concorrentes. Se, contudo, um falcão encontrar uma pomba, então o falcão recebe o recurso V , a pomba escapa sem lutar e o custo é de 0. Finalmente, se duas pombas se encontrarem, uma delas recebe o recurso V , a outra foge sem lutar e sem qualquer custo. Tendo cada uma das duas pombas a mesma probabilidade $1/2$ de ganhar, a recompensa esperada quando duas pombas se encontram é, portanto, $V/2$. As recompensas podem ser resumidas como na Tabela 23.1.

Tabela 23.1: Recompensa esperada do jogo falcão / pomba.

	...um falcão	...uma pomba
recompensa de um falcão contra...	$\frac{1}{2}(V - C)$	V
recompensa de uma pomba contra...	0	$V/2$

Mais genericamente, pode-se imaginar lutas entre indivíduos que podem adoptar uma de duas estratégias, chame-lhes 1 e 2, com uma matriz de recompensas esperadas $(G_{i,j})_{1 \leq i, j \leq 2}$. No exemplo acima, os falcões seguem a estratégia 1, as pombas seguem a estratégia 2,

$$G_{1,1} = \frac{1}{2}(V - C), \quad G_{1,2} = V, \quad G_{2,1} = 0, \quad G_{2,2} = V/2.$$

No artigo original de 1973, Maynard Smith e Price já tinham, de facto, utilizado simulações por computador para testar mais de duas estratégias possíveis (estas eram chamadas de «falcão», «rato», «rufia», «retaliador» e «sondador / retaliador»).

Imagine agora uma grande população de animais da mesma espécie com uma proporção x_n de falcões e uma proporção $1 - x_n$ de pombas na geração n . Os falcões na geração n têm um número médio de descendentes igual a

$$R_1(n) = \mathcal{R}_0 + x_n G_{1,1} + (1 - x_n) G_{1,2}. \quad (23.1)$$

Da mesma forma, as pombas têm um número médio de descendentes igual a

$$R_2(n) = \mathcal{R}_0 + x_n G_{2,1} + (1 - x_n) G_{2,2}. \quad (23.2)$$

O número médio de descendentes em toda a população é, portanto

$$R(n) = x_n R_1(n) + (1 - x_n) R_2(n).$$

Esquecendo as possíveis subtilezas devidas à reprodução sexual, vemos que a proporção de falcões na próxima geração é

$$x_{n+1} = x_n R_1(n) / R(n). \quad (23.3)$$

Assim, $x_{n+1} > x_n$ se $R_1(n) > R(n)$ e $x_{n+1} < x_n$ se $R_1(n) < R(n)$. Há três estados estacionários possíveis: $x = 0$, $x = 1$ e

$$x^* = \frac{G_{1,2} - G_{2,2}}{G_{2,1} - G_{1,1} + G_{1,2} - G_{2,2}}$$

desde que $0 < x^* < 1$. No jogo do falcão / pomba, $x^* = V/C < 1$ desde que $V < C$.

De facto, $x = 0$ é um óbvio estado estacionário de (23.3). Se $x \neq 0$ é outro estado estacionário, então $R_1 = R = xR_1 + (1-x)R_2$. Portanto, ou $x = 1$ ou $R_1 = R_2$. Esta última possibilidade é equivalente a

$$xG_{1,1} + (1-x)G_{1,2} = xG_{2,1} + (1-x)G_{2,2},$$

o que conduz ao estado estacionário x^* .

O estado estacionário $x = 1$ corresponde a uma população com 100% de indivíduos seguindo a estratégia 1. Este estado estacionário é estável se não puder ser invadido por alguns indivíduos que sigam a estratégia 2. De (23.3), vemos que esta condição é equivalente a ter $R_1(n) > R(n)$ para todos os x_n suficientemente próximos de 1. Uma vez que $R(n) = x_n R_1(n) + (1 - x_n) R_2(n)$, a condição torna-se $R_1(n) > R_2(n)$ para todos os x_n suficientemente próximos de 1. Analisando as expressões (23.1)-(23.2) de R_1 e R_2 , chegamos à conclusão de que $x = 1$ é estável se e apenas se uma das duas condições seguintes for satisfeita:

- $G_{1,1} > G_{2,1}$;
- $G_{1,1} = G_{2,1}$ e $G_{1,2} > G_{2,2}$.

Se assim for, diz-se que a estratégia 1 é uma «estratégia evolutivamente estável». No jogo do falcão / pomba, a condição $G_{1,2} > G_{2,2}$ é sempre verdadeira. Portanto, a estratégia do falcão é evolutivamente estável se e só se $G_{1,1} \geq G_{2,1}$, isto é, $V \geq C$.

O estado estacionário $x = 0$ corresponde a uma população com todos os indivíduos seguindo a estratégia 2. Esta situação é simétrica à anterior se trocarmos os índices 1 e 2. No jogo falcão / pomba, temos $G_{1,2} = V > G_{2,2} =$

$V/2$ pelo que o estado estacionário $x = 0$ é sempre instável. A introdução de um pequeno número de falcões numa população de pombas levaria a uma invasão progressiva por parte dos falcões.

Da mesma forma, pode mostrar-se que o terceiro estado estável x^* , desde que $0 < x^* < 1$, é sempre estável. No jogo falcão / pomba,

$$x^* = V/C$$

corresponde a uma população mista com falcões e pombas.

Concluindo, há dois casos no jogo do falcão / pomba. Se $V \geq C$, ou seja, se o valor do recurso for superior ao possível custo, então a população tende para um estado estável com falcões mas sem pombas, qualquer que seja a condição inicial $x(0)$ com $0 < x(0) < 1$. A estratégia dos falcões é, então, uma estratégia evolutivamente estável. Se, em contraste, $V < C$, então a população tende a um estado estável misto com uma proporção x^* de falcões e uma proporção $1 - x^*$ de pombas. Assim, o modelo dá uma explicação para que indivíduos com comportamentos menos agressivos possam sobreviver quando $V < C$. A fórmula $x^* = V/C$ mostra, além disso, que quanto mais alto for o custo C para os perdedores, menor será a proporção x^* de falcões na população. Assim, espécies com «armas» mais perigosas raramente as utilizam para lutas intra-específicas: preferem lutas rituais inofensivas, em que animais concorrentes tentam impressionar-se uns aos outros mas evitam lutas reais que podem causar ferimentos.

O artigo original de 1973 de Maynard Smith e Price discutia o conceito de estratégia evolutivamente estável e utilizava principalmente simulações computadorizadas de conflitos animais, registando as recompensas de diferentes estratégias. A abordagem utilizando equações dinâmicas tais como (23.3) foi desenvolvida um pouco mais tarde, em particular por Taylor e Jonker. Desde então, muitos autores têm aplicado ideias da teoria de jogos a questões de biologia evolutiva ou, no sentido inverso, têm aplicado abordagens evolutivas dinâmicas a problemas mais clássicos na teoria dos jogos. Além de questões relativas a conflitos animais, pode citar-se, por exemplo, problemas sobre o investimento parental ou sobre o rácio sexual (a relação entre o número de machos e fêmeas à nascença), tendo esta última já sido estudada por Carl Düsing em 1884 e por Ronald Fisher no seu livro de 1930 sobre *A Teoria Genética da Seleção Natural*. Alguns outros modelos centram-se nos aspectos dinâmicos do «dilema do prisioneiro» ou do jogo «pedra-papel-tesoura». Percebeu-se também que o conceito de estratégia evolutivamente estável está intimamente relacionado com o conceito de equilíbrio de Nash na teoria de jogos.

Price, que tinha sido um ateu convicto, teve uma experiência mística em

1970 e converteu-se à fé cristã. Desistiu das suas pesquisas em 1974 porque sentia que «o tipo de genética matemática teórica que fazia não era muito relevante para os problemas humanos». Deu todos os seus pertences a pessoas sem abrigo e suicidou-se alguns meses mais tarde.

Maynard Smith, em contraste, continuou esta linha de pensamento e foi eleito para a *Royal Society* em 1977. Publicou muitos livros: *Modelos em Ecologia* (1974), *Evolução do Sexo* (1978), *Evolução e a Teoria dos Jogos* (1982), *Os Problemas da Biologia* (1986), *Darwin acertou?* (1988) e *Genética Evolutiva* (1989). Publicou também, em colaboração com E. Szathmáry, *As Principais Transições na Evolução* (1995) e *Origens da Vida: Desde o nascimento da vida até à origem da língua* (1999). Reformou-se em 1985. Em 1999 recebeu o prémio Crafoord em biociências da Real Academia Sueca das Ciências pelas suas «contribuições fundamentais para o desenvolvimento conceptual da biologia evolutiva». Em 2003, publicou em colaboração com D. Harper *Sinais Animais*. Morreu em Sussex em 2004.

Leitura adicional

1. Charlesworth, B., Harvey, P.: John Maynard Smith, 6 January 1920–19 April 2004. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 51, 253–265 (2005)
2. Edwards, A.W.F.: Carl Düsing (1884) on the regulation of the sex-ratio. *Theor. Pop. Biol.* 58, 255–257 (2000)
3. Frank, S.A.: George Price's contributions to evolutionary genetics. *J. Theor. Biol.* 175, 373–388 (1995)
4. Maynard Smith, J., Price, G.R.: The logic of animal conflict. *Nature* 246, 15–18 (1973)
5. Maynard Smith, J.: *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press (1982)
6. Schwartz, J.: Death of an altruist: Was the man who found the selfless gene too good for this world? *Lingua Franca* 10, 51–61 (2000) bio.kuleuven.be/ento/-pdfs/schwartz2000.pdf
7. Sigmund, K.: John Maynard Smith and evolutionary game theory. *Theor. Pop. Biol.* 68, 7–10 (2005)
8. Taylor, P.D., Jonker, L.B.: Evolutionary stable strategies and game dynamics. *Math. Biosci.* 40, 145–156 (1978)
9. Von Neumann, J., Morgenstern, O.: *Theory of Games and Economic Behavior*. Princeton University Press (1944) archive.org

Capítulo 24

Populações caóticas (1974)

Em 1974, Robert May, um físico australiano que se tornou ecologista, estudou a equação logística em tempo discreto como modelo para a dinâmica populacional. May notou que ocorrem bifurcações inesperadas e que o comportamento assintótico poderia mesmo ser caótico. Assim, as previsões a longo prazo podem ser impossíveis mesmo com um simples modelo determinístico. O artigo de May foi um dos que lançou a «teoria do caos».

Robert McCredie May nasceu em 1936 na Austrália. Após ter estudado física teórica e obtido um doutoramento pela Universidade de Sidney em 1959, passou dois anos no departamento de matemática aplicada na Universidade de Harvard. De regresso à Austrália, tornou-se professor de Física Teórica. Em 1971, enquanto visitava o Instituto de Estudos Avançados de Princeton, mudou de assunto de investigação e começou a concentrar-se na dinâmica da população animal. Em 1973 tornou-se professor de zoologia em Princeton. No mesmo ano publicou um livro intitulado *Estabilidade e Complexidade em Ecossistemas Modelo*.



Figura 24.1:
Robert M. May

Em Maio de 1974, publicou na *Science* um artigo intitulado *Populações biológicas com gerações não sobrepostas: pontos estáveis, ciclos estáveis e caos*, no qual mostrou que modelos matemáticos muito simples de dinâmica populacional podem comportar-se de uma forma caótica.

Para compreender a origem deste problema, é preciso recuar cerca de dez anos no tempo. Em 1963, Edward Lorenz, um meteorologista americano a trabalhar no Instituto de Tecnologia de Massachusetts (M.I.T.), tinha notado,

ao fazer simulações numéricas no seu computador, que um modelo simplificado da atmosfera com apenas três equações diferenciais poderia comportar-se de uma forma muito surpreendente: uma pequena alteração das condições iniciais poderia alterar completamente o resultado final de uma simulação e, portanto, também as previsões meteorológicas. De facto, o matemático Henri Poincaré, depois de ter trabalhado no movimento dos planetas no Sistema Solar, já tinha pensado nesta possibilidade no início do século XX, muito antes da era do computador. Contudo, no início da década de 1970, apenas alguns investigadores começavam a olhar mais de perto para esta estranha propriedade. Na Universidade de Maryland, James Yorke estava a pensar no trabalho de Lorenz e introduziu o termo «caos» neste contexto. O artigo que escreveu com o seu aluno Tien-Yien Li, intitulado *Período 3 implica o caos*¹, apareceu em 1975.

Por sua vez, May estudava o modelo $p_{n+1} = p_n + a p_n(1 - p_n/K)$, onde a e K são parâmetros positivos e p_n designa o tamanho de uma população animal no ano n . Quando p_n é pequeno em comparação com a capacidade de suporte K , a dinâmica é próxima de um crescimento geométrico $p_{n+1} \approx (1 + a) p_n$. A equação completa é uma espécie de análogo em tempo discreto da equação logística introduzida por Verhulst (ver capítulo 6). No entanto, ao contrário desta última, May mostrou que a equação em tempo discreto pode ter um comportamento muito mais surpreendente, que é fácil de observar com uma simples calculadora de bolso a fazer adições e multiplicações (figura 24.2). Maynard Smith já tinha considerado a equação no seu livro de 1968 *Ideias Matemáticas em Biologia*. Contudo, apesar de ter tentado alguns valores numéricos para a , não percebeu que havia algo de especial.

A figura 24.2, que é semelhante à do artigo de May de 1974, ilustra que a população p_n converge para um estado estável quando $0 < a < 2$. Quando $2 < a \leq 2,449$ (o limite superior 2,449 é uma aproximação), a população p_n tende para um ciclo de período 2. Quando $2,450 \leq a \leq 2,544$, a população p_n tende para um ciclo de período 4. Quando $2,545 \leq a \leq 2,564$, p_n tende para um ciclo de período 8, etc. Os intervalos do parâmetro a para os quais p_n tende para um ciclo de período 2^n diminuem de amplitude à medida que n aumenta e nunca excedem 2,570. Quando $a \geq 2,570$, p_n pode comportar-se de uma forma «caótica».

Em 1976, May escreveu uma revisão do problema, publicada na revista *Nature*, intitulada *Modelos matemáticos simples com dinâmicas muito complicadas*. Aí recolheu não só os seus próprios resultados, mas também os de outros investigadores. Primeiro, fixando $x_n = a p_n / [K(1 + a)]$ e $r = 1 + a$

¹Notavelmente, um resultado mais geral foi provado por O. M. Sharkovsky em 1964, mas o seu artigo, publicado numa revista de matemática ucraniana, não era bem conhecido.

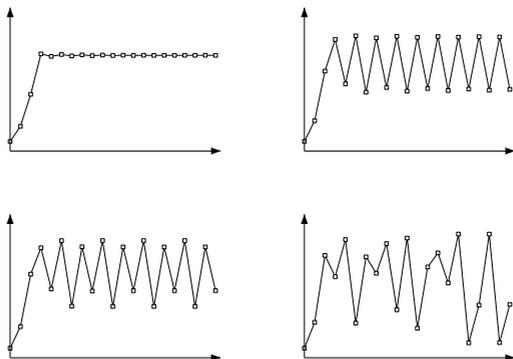


Figura 24.2: Em todas as figuras: n está no eixo horizontal, p_n no eixo vertical e $p_0 = K/10$. As linhas são obtidas unindo os pontos com as coordenadas (n, p_n) . Em cima à esquerda: $0 < a < 2$ (estado estacionário). Em cima à direita: $2 < a \leq 2,449$ (ciclo de período 2). Em baixo à esquerda: $2,450 \leq a \leq 2,544$ (ciclo de período 4). Em baixo à direita: $2,570 \leq a \leq 3$ (possivelmente caos).

(para que $r > 1$), vemos que a equação $p_{n+1} = p_n + a p_n(1 - p_n/K)$ pode ser reescrita na forma mais simples

$$x_{n+1} = r x_n (1 - x_n). \quad (24.1)$$

Para que esta equação tenha um significado na dinâmica populacional, x_n deve ser não negativo para todos os n . Assim, assumimos que a condição inicial x_0 satisfaz $0 \leq x_0 \leq 1$ e que $r \leq 4$. Esta última condição assegura que o lado direito de (24.1) se mantém entre 0 e 1. Notavelmente, o caso caótico $r = 4$ já tinha sido utilizado como gerador de números aleatórios por Stanisław Ulam e John von Neumann, já em 1947. Se definirmos a função $f(x) = rx(1-x)$, então a equação (24.1) pode ser reescrita como $x_{n+1} = f(x_n)$ e os estados estacionários são as soluções de $x = f(x)$. Graficamente, estas são as intersecções das curvas $y = f(x)$ e $y = x$ (figura 24.3).

Note-se que $x = 0$ é sempre um estado estacionário. Como $r > 1$, há também outro estado estacionário $x^* > 0$ tal que $x^* = r x^* (1 - x^*)$, ou seja, $x^* = 1 - 1/r$. Como $r > 1$, o estado estacionário $x = 0$ é instável. De facto, quando x_n está perto de 0, temos $x_{n+1} \approx r x_n$. Assim, x_n tende a afastar-se de 0. Quanto ao estado estacionário x^* , é localmente estável apenas para $1 < r < 3$.

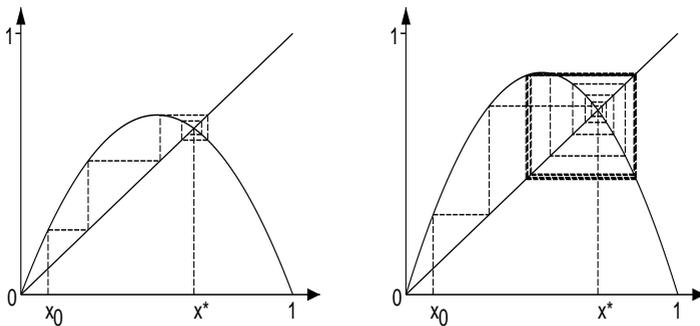


Figura 24.3: A função $y = f(x)$, a linha recta $y = x$, o estado estacionário x^* e a sucessão definida por $x_{n+1} = f(x_n)$. (a) $r = 2,75$, a sucessão tende para x^* . (b) $r = 3,4$, o estado estacionário x^* é instável e a sucessão tende para um ciclo de período 2.

De facto, considere $y_n = x_n - x^*$. Então (24.1) é equivalente a $y_{n+1} = (2 - r - r y_n) y_n$. Se x_n está perto de x^* , então y_n está perto de 0 e $y_{n+1} \approx (2 - r) y_n$. No entanto, se $y_{n+1} = k y_n$, então $y_n = k^n y_0$ de modo que $y_n \rightarrow 0$ quando $n \rightarrow +\infty$ se e só se $-1 < k < 1$. Aqui, o estado estacionário x^* é localmente estável se e só se $-1 < 2 - r < 1$, i.e. $1 < r < 3$.

Quando $1 < r < 3$, pode mostrar-se que para todas as condições iniciais $0 < x_0 < 1$, a sucessão x_n converge realmente para x^* (figura 24.3a). No entanto, o que é que acontece quando $3 < r \leq 4$? Para responder a esta pergunta, repare primeiro que $x_{n+2} = f(x_{n+1}) = f(f(x_n))$. Defina a função $f_2(x) = f(f(x)) = r^2 x(1-x)(1-rx(1-x))$ e considerar as soluções da equação $x = f_2(x)$, que são chamadas pontos fixos da função $f_2(x)$. Graficamente, estas são as intersecções das curvas $y = f_2(x)$ e $y = x$ (figura 24.4).

Se $x = f(x)$, então $x = f(f(x)) = f_2(x)$. Então $x = 0$ e $x = x^*$ são também pontos fixos da função $f_2(x)$. Contudo, quando $r > 3$, a função $f_2(x)$ tem dois outros pontos fixos, x_- e x_+ , de modo que $f(x_-) = x_+$ e $f(x_+) = x_-$.

De facto, notamos que $f_2'(x) = f'(f(x)) f'(x)$ pelo que $f_2'(x^*) = [f'(x^*)]^2$. Também temos que $f'(x) = r(1-2x)$ e $x^* = 1 - 1/r$. Portanto, $f'(x^*) = 2 - r$ e $f_2'(x^*) = (2 - r)^2$. Assim, a inclinação da função $f_2(x)$ a $x = x^*$ é tal que $f_2'(x^*) > 1$ se $r > 3$. Contudo, como $f_2(0) = 0$, $f_2'(0) = r^2 > 1$

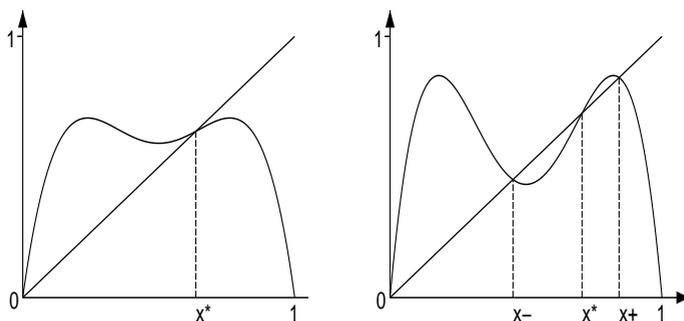


Figura 24.4: As curvas $y = f_2(x) = f(f(x))$ e $y = x$ e o estado estacionário x^* . (a) $r = 2,75$. (b) $r = 3,4$ e as duas outras soluções x_- e x_+ da equação $x = f_2(x)$.

e $f_2(1) = 0$, a figura 24.4b ilustra que há necessariamente duas outras soluções x_- e x_+ da equação $x = f_2(x)$, com $0 < x_- < x^*$ e $x^* < x_+ < 1$. Outra forma de chegar à mesma conclusão consiste em resolver a equação $x = f_2(x)$, que é uma equação polinomial de grau 4 com duas raízes conhecidas: $x = 0$ e $x = x^*$. As duas outras soluções x_- e x_+ são as raízes do polinômio

$$x^2 - \frac{1+r}{r}x + \frac{1+r}{r^2} = 0. \quad (24.2)$$

São reais se o discriminante for positivo, isto é, se $r > 3$. Como $f_2(f(x_-)) = f(f(f(x_-))) = f(f_2(x_-)) = f(x_-)$, o ponto $f(x_-)$ é também um ponto fixo de $f_2(x)$. No entanto, $f(x_-) \neq x_-$, porque x_- não é um ponto fixo de $f(x)$. Por outro lado, também $f(x_-) \neq x^*$, senão teríamos $x_- = f(f(f(x_-))) = f(x^*) = x^*$. Uma vez que $f(x_-) \neq 0$, concluímos que $f(x_-) = x_+$. Da mesma forma, $f(x_+) = x_-$.

Assim, para $r > 3$ vemos que, se por exemplo $x_0 = x_-$, então $x_1 = x_+$, $x_2 = x_-$, $x_3 = x_+$, etc. Pode também mostrar-se que para quase todas as condições iniciais $0 < x_0 < 1$, a sucessão x_n converge para o ciclo de período 2: x_-, x_+, x_-, x_+ , etc. (figuras 24.3b e 24.4b). Este ciclo permanece estável enquanto r estiver abaixo do valor crítico $r_1 = 1 + \sqrt{6} \approx 3,449$, valor para o qual se tem $f_2'(x_-) = -1$.

Vemos usando (24.2) que $f'_2(x_-) = f'(f(x_-))f'(x_-) = f'(x_+)f'(x_-) = r^2(1 - 2x_+)(1 - 2x_-) = r^2(1 - 2(x_+ + x_-) + 4x_+x_-) = -r^2 + 2r + 4$.
 Então $f'_2(x_-) = -1$ se $-r^2 + 2r + 5 = 0$ e em particular se $r = 1 + \sqrt{6}$.

Para $r_1 < r < r_2$, um ciclo de período 4 torna-se estável: quatro novos pontos fixos da função $f_4(x) = f_2(f_2(x)) = f(f(f(f(x))))$ aparecem (figura 24.5a). Para $r_2 < r < r_3$, é um ciclo de comprimento 8, etc. Os números r_n tendem para um limite de $r_\infty \approx 3,570$ quando $n \rightarrow +\infty$. Quando $r_\infty < r \leq 4$, o sistema pode até ser caótico! A figura 24.5b mostra o diagrama de bifurcação², o qual dá uma ideia da complexidade da dinâmica.

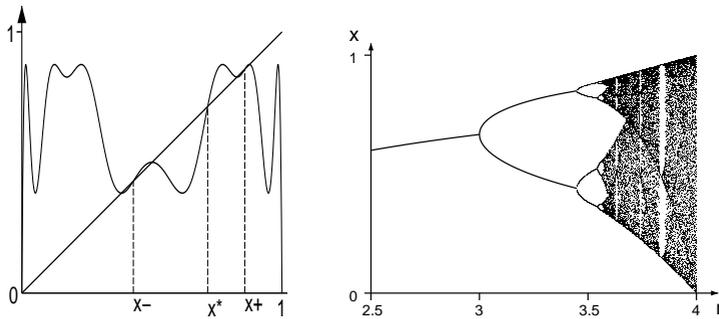


Figura 24.5: (a) A curva $y = f_4(x)$ quando $r = 3,5$ e a linha $y = x$. Além de x^* , x_+ e x_- , há quatro outros pontos fixos, que não são fáceis de distinguir. (b) Diagrama de bifurcação da equação (24.1).

R. M. May concluiu salientando que mesmo sistemas dinâmicos muito simples poderiam ter um comportamento muito complicado. Isto não é específico da equação $x_{n+1} = rx_n(1 - x_n)$. A mesma «cascata de duplicações de período» levando ao caos aparece para outras equações com uma função $f(x)$ tendo a forma de uma «lomba». É o caso, por exemplo, de outra equação utilizada em biologia populacional: $x_{n+1} = x_n \exp(r(1 - x_n))$.

Este estudo sugere que não se deve surpreender se muitos conjuntos de dados relativos à dinâmica populacional forem difíceis de analisar. O modelo

²Este diagrama foi obtido representando para cada valor dado de r os pontos com coordenadas $(r, x_{200}), (r, x_{201}), \dots, (r, x_{220})$, onde $x_{n+1} = f(x_n)$ e $x_0 = 0,1$. Se x_n converge para um estado estável, vemos apenas um ponto no diagrama. Se x_n converge para um ciclo de período 2, vemos dois pontos, etc.

também mostra que a distinção entre modelos determinísticos e estocásticos não é tão clara como se pensava anteriormente: mesmo com um simples modelo determinístico, pode ser impossível fazer previsões a longo prazo se os parâmetros estiverem no regime caótico.

Em 1979, May foi eleito para a *Royal Society*. De 1988 a 1995, foi professor na Universidade de Oxford e no *Imperial College* em Londres. De 1995 a 2000, foi conselheiro científico principal do governo britânico. Em 1996 recebeu o prémio Crafoord «pela sua investigação ecológica pioneira em matéria de análise teórica da dinâmica das populações, comunidades e ecossistemas». Da ecologia passou à epidemiologia e imunologia, tendo publicado dois livros: *Doenças Infecciosas do Homem* (1991, com Roy Anderson) e *Dinâmica dos Vírus, Os Fundamentos Matemáticos da Imunologia e Virologia* (2000, com Martin Nowak). Este último livro analisa a interação entre as células do sistema imunitário e o VIH (o vírus que causa a SIDA) como uma espécie de sistema predador-presa (ver capítulo 13). De 2000 até 2005, May foi presidente da *Royal Society*. Foi nomeado cavaleiro em 1996 e tornou-se um membro vitalício da Câmara dos Lordes em 2001.

Leitura adicional

1. Gleick, J.: *Chaos, Making a New Science*. Viking Penguin (1987)
2. Levin, S.A.: Robert May receives Crafoord prize. *Not. Amer. Math. Soc.* 43, 977–978 (1996) ams.org
3. Li, T.Y., Yorke, J.A.: Period three implies chaos. *Amer. Math. Monthly* 82, 985–992 (1975)
4. Lorenz, E.N.: Deterministic nonperiodic flow. *J. Atmosph. Sci.* 20, 130–141 (1963) journals.ametsoc.org
5. May, R.M.: Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles and chaos. *Science* 186, 645–647 (1974)
6. May, R.M.: Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature* 261, 459–467 (1976)
7. May, R.M., Oster, G.F.: Bifurcations and dynamic complexity in simple ecological models. *Amer. Natur.* 110, 573–599 (1976)
8. Maynard Smith, J.: *Mathematical Ideas in Biology*. Cambridge (1968)
9. Poincaré, H.: *Science et Méthode*. Flammarion, Paris (1908) gallica.bnf.fr
10. Sharkovsky, O.M.: Co-existence of cycles of a continuous mapping of a line onto itself. *Ukr. Math. J.* 16, 61–71 (1964)
11. Ulam, S.M., von Neumann, J.: On combination of stochastic and deterministic processes. *Bull. Amer. Math. Soc.* 53, 1120 (1947) ams.org

Capítulo 25

A política de um filho na China (1980)

Em 1980, Song Jian e os seus colaboradores, que tinham sido especialistas em teoria de controlo aplicada à engenharia do espaço aéreo, calcularam que, se a taxa de natalidade na China se mantivesse ao seu nível actual, a população atingiria mais de dois mil milhões durante o século XXI. Os seus resultados, baseados num modelo matemático estruturado em função da idade, contribuíram para a decisão do governo de se virar para uma política de um só filho.

Song Jian¹ nasceu em 1931 em Rongcheng, na província chinesa de Shandong. Durante a década de 1950 estudou na União Soviética na Universidade Técnica Estatal de Moscovo Bauman e no Departamento de Matemática e Mecânica da Universidade Estatal de Moscovo. Regressou então à China e tornou-se chefe do Gabinete de Investigação Cibernética no Instituto de Matemática da Academia Chinesa de Ciências. Foi especialista na aplicação da teoria de controlo à orientação de mísseis. Trabalhou também para o Sétimo Ministério de Construção de Máquinas, que mais tarde passou a chamar-se Ministério da Indústria Aeroespacial. Em 1978 começou a concentrar-se nas ligações entre a teoria de controlo e a demografia.



Figura 25.1: Song Jian

Para compreender o contexto do trabalho de Song Jian sobre a dinâmica populacional, é preciso primeiro dar uma ideia do que é a «teoria do controlo». É o estudo de sistemas dinâmicos cujo comportamento depende de

¹O nome de família é sempre escrito primeiro em chinês.

alguns parâmetros que podem ser modificados à medida que o tempo passa, a fim de otimizar um dado critério. Esta teoria foi desenvolvida particularmente em ligação com programas espaciais nos EUA e na URSS. De facto, os engenheiros tinham de «controlar» a trajectória dos vaivéns espaciais a fim de trazer os satélites para a sua órbita à volta da Terra. No entanto, as aplicações não se limitam a problemas físicos ou de engenharia. As políticas de controlo da natalidade também podem ser consideradas como um tipo de problema de controlo óptimo no sentido matemático.

Também se deve mencionar o ensaio intitulado *Os Limites ao Crescimento : Um Relatório para o Projecto do Clube de Roma sobre o Dilema da Humanidade*, publicado em 1972 e escrito por um grupo do Instituto de Tecnologia de Massachusetts (M.I.T.). Este estudo baseou-se num modelo matemático do crescimento económico mundial que teve em conta os recursos naturais, a dimensão da população e a poluição. O relatório sugeria que a economia mundial estava a caminhar para uma catástrofe pelo esgotamento de recursos não renováveis, pela falta de alimentos para a população e por um excesso de poluição. A limitação voluntária dos nascimentos foi uma das soluções propostas. Em resumo, era uma espécie de versão moderna das teses de Malthus. O relatório recebeu um grande eco no Ocidente durante os anos 70.

Desde a fundação da República Popular em 1949, a taxa de natalidade chinesa tinha sido muito elevada, excepto durante o catastrófico «Grande Salto em Frente». Em meados da década de 1970, a China estava lentamente a recuperar da Revolução Cultural. O planeamento familiar instava as mulheres a atrasar os nascimentos, a aumentar o tempo entre dois nascimentos consecutivos e a ter menos filhos. Deng Xiaoping, que surgiu como o novo líder após a morte de Mao Tse Tung em 1976, iniciou a política de «Quatro Modernizações» em 1978: agricultura, indústria, ciência e tecnologia, e defesa nacional. A dimensão e o crescimento da população chinesa foram então considerados como obstáculos importantes a estas modernizações. Os cientistas que até então tinham trabalhado em aplicações militares foram encorajados a encontrar soluções para este difícil problema.

Com este pano de fundo, Song Jian foi em 1978 a Helsínquia para um congresso da Federação Internacional de Controlo Automático. Lá, ele notou que alguns investigadores na Europa tinham tentado aplicar a teoria do controlo aos problemas populacionais com a ideia de que um controlo rigoroso da natalidade poderia eventualmente evitar as catástrofes anunciadas pelo relatório sobre *Os Limites ao Crescimento*. De volta à China, montou uma pequena equipa, incluindo o seu colega Yu Jingyuan e o especialista em informática Li Guangyuan, para aplicar este tipo de modelação matemática

aos dados relativos à população chinesa. Nessa altura, a comunicação científica entre a China e o resto do mundo era escassa. A equipa redesenvolveu as equações descrevendo a evolução da estrutura etária de uma população, da mesma forma que Lotka e McKendrick tinham feito (ver capítulos 10 e 16). Usando um modelo em tempo contínuo, designe-se por

- $P(x, t)$ a população com idade x na altura t ;
- $m(x)$ a mortalidade na idade x ;
- $P_0(x)$ a estrutura etária da população no momento $t = 0$;
- $b(t)$ a fertilidade total das mulheres na altura t , ou seja, o número médio de filhos que uma mulher teria durante a sua vida se a fertilidade específica da idade permanecesse o que é na altura t ;
- f a proporção de nascimentos de mulheres;
- $h(x)$ a distribuição de probabilidade da idade da mãe quando nasce um filho :

$$\int_0^{+\infty} h(x) dx = 1.$$

Com estas notações e hipóteses, a evolução da estrutura etária pode ser modelada pela equação diferencial parcial

$$\frac{\partial P}{\partial t}(x, t) + \frac{\partial P}{\partial x}(x, t) = -m(x)P(x, t),$$

com a condição inicial $P(x, 0) = P_0(x)$ e a condição de fronteira

$$P(0, t) = b(t) f \int_0^{+\infty} h(x) P(x, t) dx,$$

onde $b(t)$ é o parâmetro a ser controlado. Se a fertilidade total das mulheres for constante e acima do limiar crítico

$$b^* = 1 / \left[f \int_0^{+\infty} h(x) e^{-\int_0^x m(y) dy} dx \right],$$

então a população aumenta exponencialmente. Este critério é semelhante ao obtido por Lotka com a fórmula (10.2). A equipa de Song Jian considerou também a versão do modelo em tempo discreto, que é semelhante ao modelo

de Leslie (ver capítulo 21). Seja $P_{k,n}$ a população com idade k no ano n . Defina-se de forma semelhante m_k , b_n e h_k . Então

$$P_{k+1,n+1} = (1 - m_k)P_{k,n}, \quad P_{0,n+1} = b_n f \sum_{k \geq 0} h_k P_{k,n}.$$

Sabendo, a partir de inquéritos por amostragem, a mortalidade m_k (figura 25.2a), a proporção de nascimentos de mulheres $f \approx 0,487$, a distribuição etária das mães h_k (figura 25.2b), a condição inicial $P_{k,0}$ que é a estrutura etária da população em 1978 (figura 25.3a) e variando a fertilidade total b (assumida constante durante cada simulação), a equipa de Song Jian conseguia fazer projecções demográficas para o seu país com um horizonte temporal de cem anos, desde 1980 até 2080 (figura 25.3b). Dados os milhares de adições e multiplicações necessárias (o ano n varia entre 0 e 100 anos, a idade k entre 0 e 90 anos), era necessário um computador. Na altura, na China, poucas pessoas tinham acesso a tal equipamento, excepto as que trabalhavam para os militares. Song Jian, um dos principais especialistas em orientação de mísseis, era um deles.

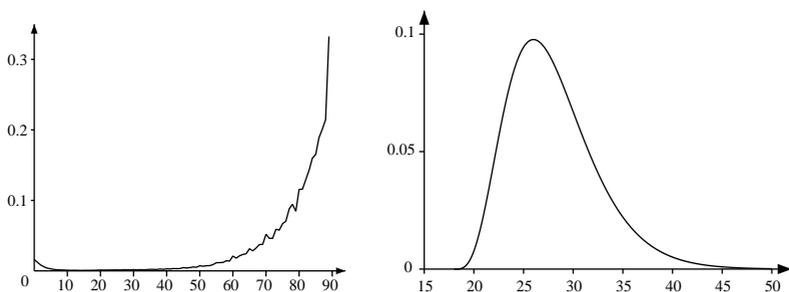


Figura 25.2: (a) Mortalidade (por ano) em função da idade em 1978. (b) Forma suavizada da fertilidade (por ano) em função da idade, em 1978.

As projecções sugeriam que mesmo que a China mantivesse a sua fertilidade de 1978 de $b = 2,3$ crianças por mulher, o que está ligeiramente acima do limiar crítico estimado em $b^* = 2,19$, a população aumentaria de 980 milhões em 1980 para 2,12 mil milhões em 2080. Contudo, a China já estava a utilizar quase toda a terra que podia servir para a agricultura. Tinha mesmo uma tendência para perder parte desta terra devido à desertificação e urbanização. Como alimentar uma tal população se o progresso nos rendimentos

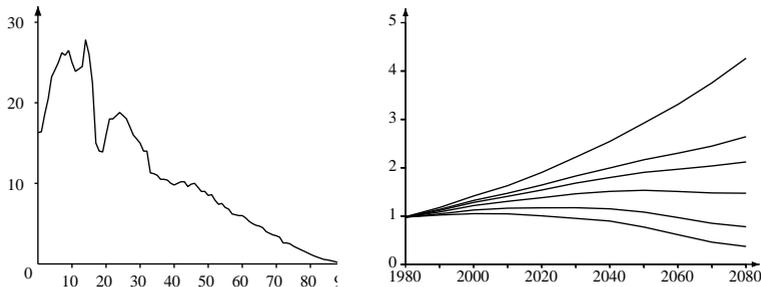


Figura 25.3: (a) Pirâmide etária em 1978. Eixo horizontal: a idade. Eixo vertical: população (em milhões). (b) Projecções demográficas (em milhares de milhões) seguindo hipóteses diferentes sobre o número médio de filhos por mulher. De baixo para cima: $b = 1,0$; $1,5$; $2,0$; $2,3$; $2,5$; $3,0$.

agrícolas não é suficiente? É a mesma questão que Malthus tinha considerado dois séculos antes. Com a fertilidade de 1975 de $b = 3,0$, a população poderia mesmo atingir 4,26 mil milhões em 2080. Com $b = 2,0$, a população atingiria um máximo de 1,53 mil milhões por volta do ano 2050, antes de começar a diminuir ligeiramente. Com $b = 1,5$, um máximo de 1,17 mil milhões seria alcançado por volta de 2030. Com $b = 1,0$, o máximo seria de apenas 1,05 mil milhões e seria alcançado por volta do ano 2000. Sob essa hipótese, a população só voltaria ao seu nível de 1978 em 2025.

A parte mais surpreendente deste trabalho foram as suas consequências práticas, de facto de importância inigualável na história da dinâmica matemática da população. De facto, Li Guanyuan mostrou os resultados das simulações da equipa em Dezembro de 1979 durante um simpósio sobre população em Chengdu, província de Sichuan². Em Janeiro de 1980, Song Jian, Yu Jingyuan e Li Guanyuan publicaram estes resultados numa revista de economia chinesa, defendendo, a propósito, uma política de uma só criança. Enviaram também o seu artigo *Um relatório sobre investigação quantitativa sobre a questão do desenvolvimento demográfico da China* – ao cientista de topo da China Qian Xuesen, que o transmitiu com recomendação ao chefe da administração de planeamento de natalidade. Os resultados da equipa de Song Jian causaram uma profunda impressão na maioria dos líderes políticos.

²Aqui e abaixo, resumimos o relato detalhado de Susan Greenhalgh [1,2].

Estes já estavam convencidos da necessidade de um maior controlo de natalidade, apesar do que Marx tinha escrito (ver capítulo 5), mas ainda hesitavam no nível de controlo. Em Fevereiro de 1980, o Conselho de Estado e o Comité Central do Partido fixaram um objectivo para a população chinesa de 1,2 mil milhões para o horizonte 2000. Em Março de 1980, os resultados da equipa de Song Jian foram publicados no Diário do Povo. Em Abril, uma comissão de líderes políticos e especialistas em população examinou as consequências ambientais e económicas do crescimento populacional e concluiu que era necessária uma política de um filho para atingir o objectivo fixado por Deng Xiaoping para o rendimento per capita no ano 2000. A política tornou-se oficial em Setembro desse mesmo ano, tendo sido publicada uma carta aberta a explicá-la à população na primeira página do Diário do Povo.

Em 1983 havia ainda muitos nascimentos não autorizados. Foi decidido que um membro de cada casal já com dois filhos seria esterilizado e que cada gravidez proibida seria interrompida. No entanto, a partir de 1984, os casais rurais com apenas uma filha foram autorizados a ter um segundo filho. A política de um filho ainda está em vigor hoje em dia. Algumas adaptações foram introduzidas nos últimos anos: se num casal tanto o homem como a mulher forem filhos únicos, então podem ter dois filhos. As medidas repressivas contra casais com mais de um filho são duras: os funcionários do governo podem perder o seu emprego, tem de ser paga uma multa dispendiosa para obter os documentos administrativos para a escolaridade de um segundo filho, etc. Em resumo, é difícil encontrar na história da modelação matemática outro exemplo com um impacto social tão forte. É claro que o trabalho de Song Jian e dos seus colaboradores foi apenas um dos factores que levou à escolha da política de um só filho. Ainda assim, parece ter desempenhado um papel importante.

Tal como nos capítulos anteriores, o papel da modelação matemática pode ser um tema de preocupação. Partindo de uma situação da vida real, constrói-se um modelo. Pode ser analisado matematicamente ou simulado com um computador. É então possível compreender como o modelo se comporta quando alguns parâmetros variam. No entanto, a matemática não diz se o modelo é uma imagem fiel da vida real. Alguns aspectos muito importantes podem ter sido negligenciados. Alguns modelos também contêm uma função objectivo, por exemplo, manter a população chinesa abaixo dos 1,2 mil milhões. A matemática não diz se este objectivo foi apropriado³.

³A população no ano 2000 foi estimada em 1,264 mil milhões de habitantes. O rendimento per capita cresceu aproximadamente de \$200 para \$1000 entre 1980 e 2000. Ao mesmo tempo, a proporção de sexo tornou-se extremamente enviesada para os rapazes, principalmente devido ao aborto selectivo por sexo.

Em 1980, Song Jian foi também co-autor da nova edição do livro intitulado *Engenharia Cibernética* de Qian Xuesen, o «pai» do programa espacial chinês. Desempenhou então vários cargos políticos de alto nível: vice-ministro e cientista-engenheiro chefe do Ministério da Indústria Aeroespacial (1981-1984), membro do Comité Central do Partido Comunista Chinês (1982–2002), presidente da Comissão Estatal de Ciência e Tecnologia (1985-1998), Conselheiro de Estado (1986-1998), etc. Publicou também dois outros livros que foram traduzidos para inglês: *Controlo da População na China* (1985, com Tuan Chi-Hsien e Yu Jingyuan) e *Controlo do Sistema de População* (1988, com Yu Jingyuan). Estes livros desenvolvem a teoria do controlo óptimo aplicado à dinâmica populacional. Song Jian foi eleito em 1991 para a Academia de Ciências da China e em 1994 para a Academia de Engenheiros, da qual foi presidente de 1998 a 2002.

Leitura adicional

1. Greenhalgh, S.: Missile science, population science: The origins of China's one-child policy. *China Q.* 182, 253–276 (2005)
2. Greenhalgh, S.: *Just One Child, Science and Policy in Deng's China*. University of California Press (2008)
3. Meadows, D.H., Meadows, D.L., Randers, J., Behrens, W.W.: *The Limits to Growth*, 2nd edn. Universe Books, New York (1974)
4. Song, J.: Selected Works of J. Song. *Science Press*, Beijing (1999)
5. Song, J.: Some developments in mathematical demography and their application to the People's Republic of China. *Theor. Popul. Biol.* 22, 382–391 (1982)
6. Song, J., Yu, J.: *Population System Control*. Springer, Berlin (1988)

Capítulo 26

Alguns problemas contemporâneos

Este capítulo dá uma breve visão geral de alguns problemas contemporâneos na dinâmica matemática da população: envelhecimento da população em demografia; doenças emergentes (SIDA, SARS, doenças transmitidas por vectores) e política de vacinação em epidemiologia; políticas de pesca em ecologia; a dispersão de organismos geneticamente modificados em genética populacional. As instituições especializadas que trabalham em França na modelização destes problemas são mencionadas. Vários aspectos do trabalho de investigação são também enfatizados.

Este capítulo dá uma breve visão geral da investigação contemporânea sobre a modelação matemática da dinâmica populacional. Sendo o tema bastante vasto, apenas alguns exemplos são aqui dados de estudos desenvolvidos por investigadores em França.

Na demografia, um problema relativamente novo surgiu nas últimas décadas: o envelhecimento da população. Este problema é motivo de preocupação não só em França (figura 26.1), mas também em muitos outros países europeus, bem como no Japão. Tem importantes consequências económicas e sociais: sistemas de pensões, políticas de imigração, etc. Em França, modelos matemáticos que tentam analisar o fenómeno do envelhecimento são desenvolvidos pelo Instituto Nacional de Estudos Demográficos (INED) e pelo Instituto Nacional de Estatística e Estudos Económicos (INSEE). Uma das dificuldades das projecções demográficas reside no facto de as taxas de natalidade poderem variar consideravelmente ao longo do tempo sem serem previsíveis mesmo com uma década de antecedência. Isto é particularmente impressionante se olharmos para as projecções feitas em 1968 para a população francesa em 1985: estas projecções não conseguiram antecipar a diminuição da taxa de natalidade que ocorreu durante a década de 1970. Seria interessante rever todas as previsões baseadas em modelos matemáticos que se revelaram erradas, especialmente as que encontraram eco nos meios de comunicação social. Isto iria contrabalançar a impressão de «progresso» dada pelo presente livro, uma impressão que pode já ter parecido suspeita ao leitor após a leitura do capítulo sobre a política chinesa de um filho¹. Relativamente

¹Esta política é frequentemente criticada no Ocidente mas parece ter sido relativamente bem aceite por muitos chineses.

a este último assunto, um novo problema é agora alvo de preocupação: como suavizar essa medida para evitar o rápido envelhecimento esperado nas próximas décadas. Mais uma vez, os modelos matemáticos contribuem para o debate.

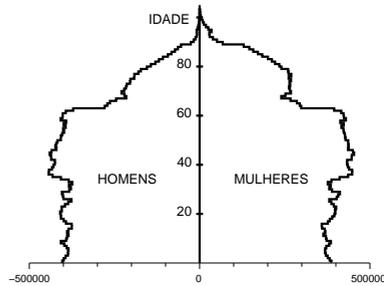


Figura 26.1: Pirâmide etária da população francesa a 1 de Janeiro de 2010 (www.insee.fr).

Na epidemiologia, entre os novos problemas que surgiram globalmente nas últimas duas décadas, o desenvolvimento da epidemia de SIDA é particularmente marcante. Alguns modelos tentam adivinhar o futuro da epidemia em países mais recentemente infectados, como a Rússia, a Índia ou a China. É difícil prever se a epidemia irá abrandar como na Europa Ocidental e América do Norte ou se irá atingir uma proporção importante da população como em alguns países subsaarianos. Outras doenças emergentes como o Ébola em África, a febre do Nilo Ocidental na América do Norte, a SARS (Síndrome Respiratória Aguda Grave), a gripe das aves, o chikungunya ou a gripe H1N1 foram todas analisadas com modelos matemáticos, embora reconhecidamente com pouco sucesso.

Para a SARS, uma dificuldade de modelização foi que a epidemia permaneceu relativamente limitada dentro de cada país, mas podia propagar-se muito rapidamente de país para país (Hong Kong e China, Singapura, Canadá...). O carácter aleatório das curvas epidémicas em cada novo foco não podia ser negligenciado. Como vimos nos Capítulos 16 e 22, os modelos estocásticos são normalmente mais difíceis de manusear.

Para a epidemia de chikungunya que ocorreu entre 2005 e 2006 na Ilha da Reunião (um território ultramarino francês no Oceano Índico), alguns modelos foram inspirados pelo de Ross para o paludismo (ver capítulo 12), uma vez que as duas doenças são transmitidas por mosquitos. Um aspecto importante a ter em conta era a influência da sazonalidade. De facto, a população de mosquitos diminuiu durante o Inverno no hemisfério sul, reduzindo assim a transmissão da doença. Isto pode ser visto na figura 26.2, que mostra o

número de novos casos notificados cada semana por uma pequena rede de cerca de trinta clínicos gerais cobrindo apenas uma fracção da população da ilha. A rede não detectou quaisquer novos casos durante várias semanas em Setembro e Outubro de 2005, mas a transmissão da doença continuava. Modelos matemáticos da epidemia foram desenvolvidos no Instituto Nacional de Saúde e Investigação Médica (INSERM) e no Instituto francês de Pesquisa para o Desenvolvimento (IRD). Apesar destes modelos, ninguém foi capaz de prever que a epidemia não terminaria antes do final do Inverno do hemisfério sul de 2005, quando tinha infectado apenas alguns milhares de pessoas. Finalmente, quase um terço da população da ilha foi infectada, ou seja, cerca de 266 000 pessoas. Isto mostra, se ainda for necessário, que prever o futuro das epidemias pode ser bastante difícil e que não é fácil distinguir, nos primeiros dias de uma epidemia, se esta será uma epidemia grande ou pequena. Pode ser traçado um paralelo com a previsão do tempo. Este tipo de previsão depende, hoje em dia, de simulações computacionais intensivas de modelos matemáticos complicados do oceano e da atmosfera. No entanto, as previsões para além de alguns dias não são fiáveis.

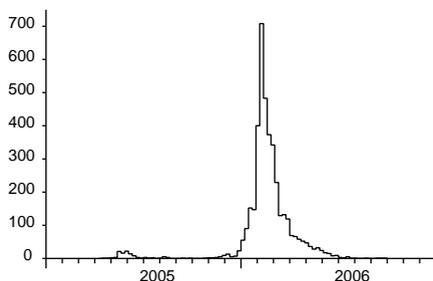


Figura 26.2: A epidemia de chikungunya na Ilha da Reunião em 2005–2006. Número de novos casos comunicados por semana por uma pequena rede de médicos em função do tempo. O primeiro pico (pequeno) foi atingido em Maio de 2005, o segundo pico (grande) em Fevereiro de 2006. Os números nesta figura têm de ser multiplicados por cerca de 67 para se obter a dimensão real da epidemia (www.invs.sante.fr).

De um ponto de vista mais teórico, a epidemia de chikungunya levantou a questão de como adaptar a noção de número básico de reprodução \mathcal{R}_0 em modelos que assumem que o ambiente tem flutuações sazonais (por exemplo, periódicas). A adaptação não é imediata e isto levanta alguma preocupação

sobre como o parâmetro \mathcal{R}_0 tem sido utilizado para outras epidemias influenciadas pela sazonalidade, como a pandemia de gripe H1N1 de 2009.

Outro problema de crescente relevância que aqueles que modelam têm tentado analisar é o da resistência aos medicamentos (antibióticos, medicamentos antimaláricos, etc.). Ainda na epidemiologia, a questão recorrente desde a época de Daniel Bernoulli e d'Alembert de como equilibrar custos e benefícios quando a toma de uma vacina comporta um risco potencial ainda está sujeita a controvérsia e pode continuar a existir, uma vez que a sensibilidade ao risco muda. Assim, seguindo algumas sugestões de que a vacina contra a hepatite B poderia causar complicações graves num número muito reduzido de casos, o Ministério da Saúde francês, em 1998, parou a sua campanha de vacinação nas escolas, mesmo que o risco parecesse negligenciável em comparação com o de morrer após a infecção com o vírus da hepatite B.

Na ecologia, o estudo da dinâmica das populações de peixes ainda coloca muitos problemas. No entanto, é suposto servir de base científica para a escolha das quotas de pesca e outras restrições. A sobrepesca do biqueirão no Golfo da Biscaia e do atum vermelho no Mar Mediterrâneo são apenas dois exemplos recentes. Sendo as estimativas das dimensões das populações de peixe frequentemente pouco fiável, os modelos que utilizam esses dados têm de ser considerados com cautela. Em França, este tipo de estudo é realizado principalmente pelo Instituto de Investigação para a Exploração do Mar (IFREMER). Alguns modelos matemáticos também foram utilizados pela Comissão Baleeira Internacional nas respectivas decisões.

Na genética populacional, a dispersão de organismos geneticamente modificados é também um tema de controvérsia que alguns investigadores tentaram estudar utilizando modelos de «reação-difusão» inspirados no de Fisher (ver Capítulo 20). Esta é o campo de acção do Instituto Nacional de Investigação Agronómica (INRA).

Do lado mais teórico da investigação, podemos mencionar:

- os trabalhos em equações diferenciais parciais tais como equações de difusão (ver capítulo 20) ou equações estruturadas em função da idade (ver capítulo 16);
- os trabalhos com modelos estocásticos com ou sem a dimensão espacial (ver capítulos 16 e 22), incluindo os trabalhos em redes aleatórias modelando a propagação de epidemias e os que procuram aproximações determinísticas.

Este tipo de investigação é realizado principalmente por matemáticos aplicados. Nos últimos anos, vários cursos de mestrado em biologia matemática

foram iniciados em universidades francesas e outras instituições de ensino superior.

Tal como outros campos científicos, o estudo matemático da dinâmica populacional é organizado principalmente através de:

- sociedades científicas: Sociedade de Biologia Matemática (desde 1973), Sociedade Francófona de Biologia Teórica (1985), Sociedade Japonesa de Biologia Matemática (1989), Sociedade Europeia de Biologia Matemática e Teórica (1991), etc.
- periódicos especializados: *Bulletin of Mathematical Biology* (desde 1939), *Mathematical Biosciences* (1967), *Journal of Mathematical Biology* (1974), *Mathematical Medicine and Biology* (1984), *Mathematical Population Studies* (1988), *Mathematical Biosciences and Engineering* (2004) etc.
- conferências: Reunião Anual da Sociedade de Biologia Matemática, Dinâmica Populacional Matemática e Computacional, Conferência Europeia sobre Biologia Matemática e Teórica, etc.

Foi feita referência apenas aos elementos que afirmam explicitamente estar na interface entre a matemática e as suas aplicações à dinâmica populacional. Contudo, para cada área específica (demografia, ecologia, genética populacional, epidemiologia, etc.), podem encontrar-se elementos semelhantes com uma dose variável de modelação matemática.

Em conclusão, o leitor interessado é convidado a consultar os artigos originais disponíveis na World Wide Web. Os endereços são indicados nas referências no final de cada capítulo. Como Ronald Fisher escreveu uma vez sobre Mendel:

«A História da Ciência sofreu muito com a utilização de material em segunda mão pelos professores e a consequente destruição das circunstâncias e da atmosfera intelectual em que foram feitas as grandes descobertas do passado. Um estudo em primeira mão é sempre instrutivo e muitas vezes cheio de surpresas.»

Leitura adicional

1. Bacaër, N.: Aproximação de \mathcal{R}_0 para doenças transmitidas por vetores com uma população periódica de vetores. *Bull. Math. Biol.* 69, 1067–1091 (2007) hal.archives-ouvertes.fr
2. Levin, S.A.: Mathematics and biology, the interface. www.bio.vu.nl

Figuras

- pág. 5. Retrato de Halley (pintado por Thomas Murray, ca. 1687) detido pela *Royal Society* em Londres. Chapman, S.: Edmond Halley, F.R.S. 1656–1742. *Notes Rec. R. Soc. Lond.* 12, 168–174 (1957) © The Royal Society.
- pág. 11. Retrato de Euler (pintado por Emanuel Handmann, 1753) realizado pelo Museu das Belas Artes de Basileia. *Leonhard Euler 1707–1783, Beiträge zu Leben und Werk*. Birkhäuser, Basel (1983)
- pág. 16. Retrato de Süssmilch outrora detido pela *Petri-Kirche*, provavelmente destruído durante a batalha de Berlim em 1945. Reimer, K.F.: Johann Peter Süssmilch, seine Abstammung und Biographie. *Arch. soz. Hyg. Demogr.* 7, 20–28 (1932)
- pág. 22. Retrato de Daniel Bernoulli (pintado por Johann Niclaus Grooth, ca. 1750–1755) realizado pelo Museu de História Natural de Basileia. Speiser, D.: *Die Werke von Daniel Bernoulli*, Band 2. Birkhäuser, Basel (1982)
- pág. 29. Retrato de d'Alembert (pintado por Maurice Quentin de La Tour, 1753) detido pelo Museu do Louvre em Paris.
- pág. 32. Retrato de Malthus (pintado por John Linnell, 1833) detido pelo Hailybury College, Inglaterra. Habakkuk, H.J.: Robert Malthus, F.R.S. (1766–1834). *Notes Rec. R. Soc. Lond.* 14, 99–108 (1959)
- pág. 36. Gravação de Verhulst por Flameng (1850). Quetelet, A.: Pierre-François Verhulst. *Annu. Acad. R. Sci. Lett. B.-Arts Belg.* 16, 97–124 (1850)
- pág. 42. Heyde, C.C., Seneta, E.: I. J. Bienaymé, *Statistical Theory Anticipated*. Springer (1977) © Académie des sciences.
- pág. 46. Bateson, W.: *Mendel's Principles of Heredity*. Cambridge University Press (1913)
- pág. 51. Pearson, K.: *The Life, Letters, and Labors of Francis Galton*, vol. 1. Cambridge University Press (1914)
- pág. 51. Retrato de Watson na Biblioteca do *Trinity College*, Universidade de Cambridge. Kendall, D.G.: Branching processes since 1873. *J. Lond. Math. Soc.* 41, 385–406 (1966)
- p. 57. Alfred J. Lotka Documentos. © Princeton University Library.
- pág. 61. Titchmarsh, E. C.: Godfrey Harold Hardy 1877–1947. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 6, 446–461 (1949)
- pág. 64. Stern, C.: Wilhelm Weinberg. *Genetics* 47, 1–5 (1962)
- pág. 67. G.H.F.N.: Sir Ronald Ross 1857–1932. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 1, 108–115 (1933) © The Royal Society.
- pág. 76. Whittaker, E.T.: Vito Volterra 1860–1940. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 3, 690–729 (1941)

- pág. 80. Yates, F., Mather, K.: Ronald Aylmer Fisher, 1890–1962. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 9, 91–120 (1963) © The Royal Society / Godfrey Argent Studio.
- pág. 84. Yates, F.: George Udny Yule. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 8, 308–323 (1952)
- pág. 92. Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.): *Statisticians of the Centuries*. Springer, New York (2001)
- pág. 102. britannica.com/EBchecked/topic/252257/J-B-S-Haldane © Bassano and Vandyk Studios.
- pág. 110. Hill, W.G.: Sewall Wright, 21 December 1889–3 March 1988. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 36, 568–579 (1990) © Llewellyn Studios, Chicago.
- pág. 105. Nybølle, H.C.: Agner Krarup Erlang f. 1. Januar 1878 - d. 3. Februar 1929. *Mat. Tidsskr. B*, 32–36 (1929)
- pág. 118. Tikhomirov, V.M.: A.N. Kolmogorov. In: Zdravkovska, S., Duren, P.L. (eds.) *Golden Years of Moscow Mathematics*, 2nd edn., 101–128. American Mathematical Society (2007)
- pág. 118. *I. G. Petrowsky Selected Works Part I*. Gordon and Breach, Amsterdam (1996) © Taylor and Francis Books UK.
- pág. 123. Fotografía de Denys Kempson. Crowcroft, P.: *Elton's Ecologists, a History of the Bureau of Animal Population*. University of Chicago Press (1991)
- pág. 126. © Geoffrey Grimmett.
- pág. 132. Charlesworth, B., Harvey, P.: John Maynard Smith, 6 January 1920–19 April 2004. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 51, 253–265 (2005) © The Royal Society.
- pág. 138. © Samuel Schläefli / ETH Zürich.
- pág. 145. Selected works of J. Song. *Science Press*, Beijing (1999) © Song Jian.

Conteúdo

1	A sequência de Fibonacci (1202)	1
2	Tabela de mortalidade de Halley (1693)	4
3	Euler e o crescimento geométrico (1748–1761)	10
4	Daniel Bernoulli e a inoculação da varíola (1760)	21
5	Malthus e os obstáculos ao crescimento geométrico (1798)	32
6	Verhulst e a equação logística (1838)	36
7	Bienaymé e a extinção dos apelidos de família (1845–1847)	42
8	Mendel e hereditariedade (1865)	46
9	Galton, Watson e o problema da extinção (1873–1875)	50
10	Lotka e teoria da população estável (1907–1911)	57
11	A lei de Hardy–Weinberg (1908)	61
12	Ross e a malária (1911)	66
13	Lotka, Volterra e o sistema predador-presa (1920–1926)	72
14	Fisher e seleção natural (1922)	79
15	Yule e a evolução (1924)	83
16	McKendrick sobre modelação de epidemias (1926–1927)	91
17	Haldane e mutações (1927)	101
18	Erlang sobre o problema da extinção (1929–1933)	105
19	Wright e deriva genética aleatória (1931)	109
20	A difusão dos genes (1937)	115
21	A matriz de Leslie (1945)	122
22	Percolação e epidemias (1957)	126
23	Teoria de jogos e evolução (1973)	132
24	Populações caóticas (1974)	138
25	A política de um filho na China (1980)	145
26	Alguns problemas contemporâneos	152

Como Eugene Wigner sublinhou, a matemática provou ser excessivamente eficaz nas ciências físicas e nas suas aplicações tecnológicas. O papel da matemática nas ciências biológicas, médicas e sociais tem sido muito mais modesto, mas cresceu recentemente graças à capacidade de simulação oferecida pelos computadores modernos.

Este livro traça a história da dinâmica populacional - um assunto teórico intimamente ligado à genética, ecologia, epidemiologia e demografia - onde a matemática tem trazido conhecimentos significativos. Apresenta uma visão geral da génese de vários temas importantes: o crescimento exponencial, desde Euler e Malthus até à política de um filho chinês; o desenvolvimento de modelos estocásticos, desde as leis de Mendel e a questão da extinção dos nomes de família até à teoria da percolação para a propagação de epidemias, e populações caóticas, onde o determinismo e a aleatoriedade se entrelaçam.

O leitor deste livro verá, de uma perspectiva diferente, os problemas que os cientistas enfrentam quando os governos pedem previsões fiáveis para ajudar a controlar epidemias (COVID, gripe, SIDA), gerir recursos renováveis (quotas de pesca, propagação de organismos geneticamente modificados) ou antecipar evoluções demográficas como o envelhecimento.

Com os recentes avanços na tradução automática, o monopólio virtual de uma única língua na literatura científica já não se justifica. A crescente alienação linguística nas universidades pode ser invertida. Com esta tradução cuidadosamente revista para português, encorajamos este novo caminho.



15€