**“ESTABILIDADE de BERNSTEIN em
POPULAÇÕES de DOIS NÍVEIS”**

Armando Handaya

Dissertação apresentada ao
Instituto de Matemática e Estatística
da
Universidade de São Paulo
para a obtenção do grau de
Mestre em Matemática

Área de concentração: **Álgebra**
Orientador: **Prof. Dr. Luiz Antonio Peresi**

São Paulo, outubro, 1991

Dedicatória

“Tudo quanto te vier à mão para fazer, faze-o conforme as tuas forças, porque não há para onde tu vais, não há obra, nem projetos, nem conhecimento, nem sabedoria alguma”

–Ec.9:10–

A Deus dedico esta obra, pela oportunidade de concluir mais uma etapa da minha vida, vencida não sem barreiras e quase desnortado, graças a tua força e sabedoria infinita, de quem obtive um facho de conhecimento, que nem é minha senão pela sua graça me é concedida. Por isto e pelo toque interior de seu filho amado Jesus quem revoluciona vidas, sem o qual nem poderia imaginar outra razão de existência.

Agradecimentos

- Ao Prof. Peresi, pela orientação, pelas sugestões, pela atenção e pela amizade.
- Ao Prof. Roberto Costa, quem mais me orientou na minha formação acadêmica.
- Ao Prof. Siang Wun Song, pelos estímulos dispensados.
- Ao Prof. Plínio Quirino Simões, pelos esforços de validação do outro trabalho.
- E, sobretudo, a Deus, pela oportunidade, pela vida nova, pela sabedoria e pela graça ...

... UM MUITO OBRIGADO!

Resumo

Cada indivíduo de uma população pode ser caracterizado de várias maneiras: pela altura, pela cor de cabelo ... etc. Fixada uma característica, por exemplo, os tipos de sangue (O, A, B, AB), a sua distribuição de frequência em geral varia de geração a geração. Sob algumas condições “ideais”, entretanto, a distribuição de frequência pode atingir a estabilidade depois de algumas gerações. Neste trabalho estabeleceremos, sob condições “ideais”, todas as situações em que a estabilidade é atingida depois de uma única geração. Em seguida consideraremos certas populações que atingem o equilíbrio após um número determinado, k , de gerações.

Uma população pode ser identificada, a cada geração, por um ponto do simplexo $\Delta^{n-1} = \{(x_1, \dots, x_n) \in \mathbb{R}^n \mid x_i \geq 0, \sum_{i=1}^n x_i = 1\}$, onde n é o número de alternativas diferentes de uma determinada característica (n é o número de genótipos diferentes formados a partir de um certo número m de genes que determinam a característica). O operador V que associa o ponto $x \in \Delta^{n-1}$ de uma geração ao ponto $x' \in \Delta^{n-1}$ da geração seguinte é chamado o operador evolução da população. Nosso trabalho consiste em determinar, sob condições “ideais”, todos os operadores que satisfazem a identidade $V^2 = V$, ou algebricamente, $x^2 x^2 = x^2$. Em seguida procuraremos generalizar algebricamente esta condição e notar algumas de suas implicações.

Abstract

Every individual in a population can be characterized in different ways: height, hair-colour ... etc. Fixed a characteristic, for instance, the types of blood (O, A, B, AB), its frequency distribution, in general, varies from generation to generation. Under some “ideal” conditions, however, the frequency distribution can reach the stability after a number of generations. In this work, we will establish, under “ideal” conditions, all the situations in which the stability is reached just in one generation. Afterwards, we will consider certain populations that reach the equilibrium after a finite number of generations.

A population can be identified, at each generation, by a point in the simplex $\Delta^{n-1} = \{(x_1, \dots, x_n) \in \mathbb{R}^n \mid x_i \geq 0, \sum_{i=1}^n x_i = 1\}$, where n is the number of different alternatives of a determined characteristic (n is the number of different genotypes formed by a certain number m of genes determining the characteristic). The operator V which associates the point $x \in \Delta^{n-1}$ of a generation to the point $x' \in \Delta^{n-1}$ of the next generation is called the evolutionary operator of the population. Our work consists in determining, under some “ideal conditions”, all the operators which satisfy the identity $V^2 = V$, or algebraically, $x^2 x^2 = x^2$. Afterwards, we will generalize this condition algebraically and note some of its implications.

Conteúdo

1. Introdução	1
1.1 Termos Básicos em Genética Clássica.	1
1.2 Elementos de Probabilidade.	5
1.3 Composições Genéticas e Sua Estabilidade.	6
1.4 As Condições de Hardy-Weinberg.	10
1.5 Modelo Populacional Probabilístico.	15
1.6 Operador Evolução.	21
2. Estruturas Gênicas	30
2.1 População de Dois Níveis.	31
2.2 A Lei da Preservação de Genes.	34
2.3 Estrutura Gênica.	46
2.4 A Lei de Hardy-Weinberg e Sua Interpretação Geométrica.	53
3. Álgebras de Bernstein	62
3.1 Álgebra Populacional e de Bernstein.	63
3.2 Propriedades Básicas em Álgebras de Bernstein.	68
3.3 Álgebras de Bernstein de ordem k .	80
4. Populações Bernsteinianas de Dois Níveis	82
4.1 A Álgebra Associada a Populações Bernsteinianas Normais de Dois Níveis.	84
4.2 A Relação entre Idempotência e Extremidade.	89
4.3 O Princípio da Reciprocidade.	93

4.4	Propriedades Relacionadas aos Zigotos.	97
4.5	População Elementar e Não-Elementar.	102
4.6	Construção de Populações Normais.	106
5.	Poliploidia com Alelos Múltiplos	121
	Apêndice: Cadeias de Markov.	138
	Relação de Teoremas e Afins.	146
	Referência.	148

Prefácio

Cada indivíduo de uma população pode ser caracterizado de várias maneiras: pela altura, pela cor de cabelo ... etc. Fixada uma característica, por exemplo, os tipos de sangue (O, A, B, AB), a sua distribuição de frequência em geral varia de geração a geração. Sob algumas condições “ideais”, entretanto, a distribuição de frequência pode atingir a estabilidade depois de algumas gerações. Neste trabalho estabeleceremos, sob condições “ideais”, todas as situações em que a estabilidade é atingida depois de uma única geração. Em seguida consideraremos certas populações que atingem o equilíbrio após um número determinado, k , de gerações.

Uma população pode ser identificada, a cada geração, por um ponto do simplexo $\Delta^{n-1} = \{(x_1, \dots, x_n) \in \mathbb{R}^n \mid x_i \geq 0, \sum_{i=1}^n x_i = 1\}$, onde n é o número de alternativas diferentes de uma determinada característica (n é o número de genótipos diferentes formados a partir de um certo número m de genes que determinam a característica). O operador V que associa o ponto $x \in \Delta^{n-1}$ de uma geração ao ponto $x' \in \Delta^{n-1}$ da geração seguinte é chamado o operador evolução da população. Nosso trabalho consiste em determinar, sob condições “ideais”, todos os operadores que satisfazem a identidade $V^2 = V$, ou algebricamente, $x^2 x^2 = x^2$. Em seguida procuraremos generalizar algebricamente esta condição e notar algumas de suas implicações.

No primeiro capítulo encontramos toda a parte introdutória deste trabalho, desde a fundamentação biológica, parte probabilística envolvida, passando por uma abordagem simplificada do assunto, analisando as dificuldades encontradas em populações reais, fundamentando as razões de um modelo ideal, definido pelas suas condições probabilisticamente ideais, e culminando na definição do operador evolução. Destacamos neste capítulo a definição de população e a série de exemplos que se inicia em §1.5 e vai sendo reutilizada em seções posteriores dos primeiros capítulos.

No Capítulo 2 iniciamos a abordagem de uma população de dois-níveis ($V = \varphi\mu$), estruturada pelos processos de meiose μ e de fertilização φ , sujeita à observação da lei da preservação de genes ($\mu V = \mu$). Em especial destacamos a Lei de Hardy-Weinberg, sua interpretação geométrica e sua generalização.

No Capítulo 3 encontramos a formulação algébrica do problema proposto por Bernstein, que é o de achar todos os operadores evolução V que satisfazem a condição de estabilidade na primeira geração: $V^2 = V$, ou algebricamente, $x^2x^2 = x^2$ no simplexo, e $x^2x^2 = s(x)^2x^2$ no espaço todo; usando a definição de potência plena, $x^{[3]} = s(x)^2x^{[2]}$. Em seguida generalizaremos esta condição, estabelecendo com isso uma estrutura algébrica de Bernstein de ordem k sustentada pela equação $x^{[k+2]} = s(x)^{2^k}x^{[k+1]}$.

No Capítulo 4 registramos uma solução parcial do problema levantado por Bernstein, e solucionado por Lyubich, restrita à condição de normalização das populações probabilisticamente ideais. Nesta resolução usamos alguns conceitos geométricos associando-os à álgebra populacional associada à população em estudo (§4.1). Esta associação (§4.2) culmina no Princípio da Reciprocidade (§4.3) que baseia toda a demonstração. Em seguida estudamos as propriedades relativas aos zigotos (§4.4) permitindo uma classificação das populações em elementares e não-elementares (§4.5). Finalmente demonstramos (§4.6) que em cada um destes tipos populacionais existe uma forma genérica dos operadores evolução que satisfazem a condição de Bernstein, exemplificado pela Lei de Hardy-Weinberg no primeiro tipo e pela lei da quadrilha no segundo.

No último capítulo vemos uma interessante caracterização algébrica das álgebras de Bernstein, figurando as populações mais gerais que as anteriormente consideradas, e ainda abrindo mão de uma das condições ideais que circundam as populações diplóides até ora em consideração. Na verdade esta abertura é absolutamente necessária e é exatamente ela que cria condições para o estudo das populações poliplóides mais gerais. Este estudo baseia-se no artigo de Hentzel/Peresi/Holgate (ítem [10] da Referência).

Finalmente, em relação a Referência, queremos registrar que os artigos/livros ali relacionados são os que contribuem diretamente na elaboração deste trabalho.

São Paulo
Outubro, 1991

A.H.

Capítulo 1

Introdução.

Introduzimos neste capítulo a fundamentação dos capítulos subsequentes. Incluimos aqui os termos básicos em Genética Clássica, os elementos da Teoria de Probabilidades, a definição de composição genética, que é uma das bases deste trabalho, sua estabilidade, este é exatamente o problema central, e as condições que possibilitem o estudo probabilístico de uma população. Ainda descreveremos as relações entre as gerações, neste modelo probabilístico de uma população, através de um *operador evolução*.

1.1 Termos Básicos em Genética Clássica.

A idéia da herança biológica começou com o monge Gregor Mendel que na segunda metade do século XIX realizou numerosas experiências de cruzamento entre plantas. Seus resultados, apesar disso, foram esquecidos até que no começo deste século, com a redescoberta das leis da herança, iniciaram-se estudos sobre a localização física dos fatores hereditários que regem essas leis. Estava em formação, assim, a teoria cromossômica cujo expoente foi Thomas Hunt Morgan.

Atualmente sabe-se que cromossomos são moléculas de DNA, ácido desoxirribonu-

cleico, presentes no interior do núcleo das células. Elas são as maiores macromoléculas encontradas nas células vivas. Geometricamente uma molécula de DNA é formada por dois filamentos paralelos torcidos em espiral, dando a forma de uma dupla-hélice.

O DNA é o material genético dos seres vivos. Nele estão escritas, em código, as informações para a síntese de todas as proteínas, que são as componentes básicas de todos os seres vivos. (As proteínas desempenham papéis fundamentais: algumas fazem parte da estrutura celular, sendo uma das matérias-primas de construção de suas partes, outras atuam controlando as reações químicas que ocorrem no interior das células).

Esses códigos são chamados de *genes*, que nada mais são do que segmentos de moléculas de DNA. A posição em que se encontra um determinado gene chama-se *locus*. Esquemáticamente um cromossomo pode ser representado por um segmento linear e loci gênicos como pedaços sucessivos do segmento. O número de genes é muito grande; no homem, por exemplo, há pelo menos 10^5 . O número de cromossomos no núcleo é característico de cada espécie de ser vivo. No homem cada uma de suas quadrilhões de células contém 46 cromossomos. Na mosca doméstica há 10; na abelha *Drosophila* 8; 14 em ervilhas; 16 em cebolas; em milhos 20 cromossomos. Alteração no número de cromossomos causam doenças genéticas como é o caso das síndromes de Down (mongolismo), de Klinefelter (ambas com 47 cromossomos) e de Turner (com 45 cromossomos).

Na maioria das células os cromossomos apresentam-se aos pares, sendo chamados, cada par, de cromossomos *homólogos* e as células de *diplóide*. Em nossas células, por exemplo, os 46 cromossomos formam 23 pares de homólogos. Cada lote de 23 cromossomos não homólogos (dois a dois) chama-se um *genoma*. No genoma humano existe um cromossomo que determina o sexo, este é chamado de *alossomo* e os demais 22 de *autossomos*. Os cromossomos de um par de homólogos são quase idênticos: eles são de mesmo tamanho e tem o mesmo número de genes; os loci correspondentes, porém, podem ser ocupados por genes diferentes. Os genes correspondentes a um mesmo locus são chamados de *genes alelos*.

Existem espécies de seres vivos em cujas células os cromossomos não se apresentam aos pares; eles não possuem seus homólogos, possuem apenas um genoma; neste caso as células são ditas *haplóides*. Isso ocorre, por exemplo, em alguns fungos e também nas células sexuais humanas. Em várias plantas os cromossomos apresentam-se em grupos maiores: são células triplóides (3 genomas), tetraplóides (4 genomas) ou, mais geralmente, poliplóides (n genomas).

Todas as células do organismo vivo, salvo as sexuais, são idênticas em estrutura cromossômica. Esta uniformidade é devido ao mecanismo de *mitose* - um processo de divisão celular em que os cromossomos de uma célula diplóide produzem uma cópia de si mesmos e, em seguida, separam-se em duas células diplóides idênticas. Por outro lado, os *gametas* (células sexuais) do organismo são produzidos por um processo diferente de divisão celular, a *meiose*, que produz em vez de duas células diplóides, quatro haplóides, separando cromossomos homólogos em células filhas diferentes. Nessa separação pode ocorrer uma permuta entre pedaços de cromossomos homólogos num processo conhecido por *crossing-over*, efetuando, assim, uma *recombinação* gênica, isto é, um rearranjo dos genes de um filamento cromossômico. Quando isso não ocorre dizemos que os genes estão ligados entre si e o fenômeno recebe o nome de *linkage*. O *crossing-over* ocorre na mesma posição em cromossomos homólogos: eles quebram-se em pontos correspondentes e voltam a se soldar em posições trocadas. Numa meiose pode ocorrer vários *crossing-over* em diferentes posições. A rigor pode-se pensar numa desintegração completa dos cromossomos homólogos em genes e no rearranjo desses genes formando novos cromossomos homólogos de uma forma completamente arbitrária. Na prática, porém, uma completa desintegração tanto quanto um *linkage* total são igualmente improváveis. A pesquisa atual em Genética Molecular versa sobre mapeamento gênico, onde seriam indicadas as posições relativas e as distâncias entre diversos genes de um mesmo cromossomo. A distância entre dois loci gênicos pode ser estimada com base na frequência de recombinação que se observa entre eles. Isso porque a probabilidade de ocorrer uma permutação entre dois loci é diretamente proporcional à distância entre eles: quanto mais distantes estiverem dois loci, maior a chance de quebra e sua recombinação.

A separação de cromossomos homólogos explica a lei de segregação de genes alelos, a conhecida primeira lei de Mendel, uma das duas leis de herança de que falamos no início. É de se notar também que a separação de um determinado par de cromossomos homólogos ocorre independentemente dos demais pares. Este fato explica a lei de segregação independente de genes ou a segunda lei de Mendel (e o linkage a exceção a essa regra).

A maioria dos seres vivos apresenta um tipo de reprodução chamada de reprodução sexuada. Ela caracteriza-se pelo fato de o novo indivíduo surgir a partir de uma única célula diplóide denominada *zigoto*, este resultante da fusão de dois gametas: um paterno e um materno.

Os dois genes alelos que um indivíduo carrega num determinado locus podem ser iguais ou diferentes, no primeiro caso dizemos que a célula é *homozigota* e no segundo *heterozigota* em relação àquele locus. Se existem m alelos $A_1, A_2, \dots, A_m$ existem m possíveis homozigotos

$$A_1A_1, A_2A_2, \dots, A_mA_m$$

e os seguintes possíveis heterozigotos

$$A_1A_2, \dots, A_1A_m, A_2A_3, \dots, A_{m-1}A_m$$

em número de $\binom{m}{2}$. O conjunto de todos estes tipos diferentes de homozigotos e heterozigotos constitui os *genótipos* possíveis do locus. Existem, portanto, $\frac{m(m+1)}{2}$ genótipos possíveis.

A característica externa que se manifesta no indivíduo, com relação a um determinado genótipo, é chamada *fenótipo*. Este é observável e, às vezes, até mensurável, ao contrário do genótipo. O efeito fenotípico de diferentes genótipos pode ser o mesmo, porque os genes alelos que constituem o genótipo pode apresentar uma característica de dominância e recessividade. Um alelo A_i é dito *dominante* sobre A_j , quando a ação de A_i , mas não a de A_j , é manifestada no heterozigoto A_iA_j . Assim sendo os genótipos A_iA_i e A_iA_j manifestam o mesmo fenótipo.

Deve-se notar, entretanto, que de nenhum modo é necessário que um de dois genes alelos seja dominante sobre o outro. No caso mais simples de dois genes alelos, A e a , cada um dos genótipos possíveis AA, aa, Aa pode definir um fenótipo específico. Dominância, na realidade, é meramente uma função do aspecto fenotípico que é observado e da precisão de observação.

Em um locus poli-alélico a relação de dominância é mais complicada. Como exemplo podemos considerar os tipos sanguíneos do homem. Eles são controlados por três genes alelos: A, B, O . Cada um dos genes A, B é dominante sobre O , mas A e B não interferem entre si em dominância. Os fenótipos (grupos sanguíneos) que aparecem são os seguintes $\{AB\}, \{AA, AO\}, \{BB, BO\}, \{OO\}$, os quais são denotados por AB, A, B, O respectivamente.

1.2 Elementos de Probabilidade.

Num espaço amostral de n eventos, $S = \{E_1, E_2, \dots, E_m\}$, a probabilidade de E_i ocorrer é denotada por $p(E_i)$. Na teoria elementar de probabilidade estabelecem-se estes três axiomas:

- (1) $0 \leq p(E_i) \leq 1$
- (2) $p(S) = 1$
- (3) Se E_i e E_j são mutuamente exclusivos, isto é, $E_i \cap E_j = \emptyset$, então

$$p(E_i \cup E_j) = p(E_i) + p(E_j).$$

A partir deste último axioma pode-se provar a fórmula

$$p(E_i \cup E_j) = p(E_i) + p(E_j) - p(E_i \cap E_j)$$

e se $E_1, E_2, \dots, E_m$ são mutuamente exclusivos

$$p(S) = p(E_1) + p(E_2) + \dots + p(E_m).$$

A probabilidade condicional do evento E_i , dado que ocorreu E_j , é definida por

$$p(E_i | E_j) = \frac{p(E_i \cap E_j)}{p(E_j)}$$

de modo que

$$p(E_i \cap E_j) = p(E_j)p(E_i | E_j). \quad (1.1)$$

Há casos, porém, em que a ocorrência de um evento E_j não afeta a probabilidade de ocorrer E_i . Nestes casos E_i e E_j são ditos eventos *independentes* e temos $p(E_i | E_j) = p(E_i)$, de onde

$$p(E_i \cap E_j) = p(E_i)p(E_j).$$

Se $E_1, E_2, \dots, E_m$ são mutuamente exclusivos, a probabilidade de um evento E constituído por partes comuns daqueles eventos é dada por

$$p(E) = p(E_1)p(E | E_1) + p(E_2)p(E | E_2) + \dots + p(E_m)p(E | E_m).$$

De fato, como $E = (E \cap E_1) \cup (E \cap E_2) \cup \dots \cup (E \cap E_m)$ e esta reunião é mutuamente exclusiva, pelo axioma (3) temos

$$p(E) = p(E \cap E_1) + p(E \cap E_2) + \dots + p(E \cap E_m),$$

e então pela equação (1.1) chega-se ao resultado.

1.3 Composições Genéticas e Sua Estabilidade.

Num determinado locus de um determinado par de cromossomos homólogos um indivíduo carrega dois genes, um paterno e um materno. Estes dois genes podem codificar diferentes detalhes de uma determinada característica do indivíduo. Numa população real o número de alelos diferentes encontrados num mesmo locus, isto é, que podem ocupar o mesmo locus, pode ser muito alto. No modelo mais simples, os geneticistas frequentemente trabalham com apenas dois alelos, mas isso é longe da situação real: não é incomum

encontrar locus com mais de 10 possíveis alelos diferentes. Nesta seção trataremos de modelos populacionais com um número arbitrário de alelos: $A_1, A_2, \dots, A_m$.

Para descrever as composições genéticas de uma população referente a um determinado locus, consideremos, primeiramente, as frequências $p_1, p_2, \dots, p_m$ de ocorrência dos respectivos alelos. O vetor $s = (p_1, p_2, \dots, p_m)$ é chamado vetor *composição gênica* da população.

Os m alelos, $A_1, A_2, \dots, A_m$, fornecem $\frac{m(m+1)}{2}$ genótipos possíveis: m homozigotos e $\frac{m(m-1)}{2}$ heterozigotos. A frequência de ocorrência do genótipo $A_i A_j$ será denotada por P_{ij} e o vetor $S = (P_{11}, P_{21}, P_{22}, \dots, P_{mm})$ é chamado vetor *composição genotípica*, ou simplesmente *frequência genotípica*, da população.

A partir da composição genotípica de uma população podemos deduzir a composição gênica da mesma. Como as ocorrências dos genótipos

$$A_i A_1, \dots, A_i A_j, \dots, A_i A_m$$

são eventos mutuamente exclusivos então a frequência $p_i = p(A_i)$ do alelo A_i , um evento comum a todos aqueles genótipos, é dada por

$$p(A_i) = p(A_i A_1)p(A_i | A_i A_1) + p(A_i A_2)p(A_i | A_i A_2) + \dots + p(A_i A_m)p(A_i | A_i A_m).$$

Como $p(A_{ij}) = P_{ij}$, $p(A_i | A_{ii}) = 1$ e $p(A_i | A_i A_j) = 1/2$, $j \neq i$, então

$$p_i = P_{ii} + \frac{1}{2} \sum_{j \neq i} P_{ij}.$$

Esta equação estabelece uma relação entre os vetores S e s que, mais adiante, será identificada como uma transformação multilinear μ do simplexo $\Delta^{n-1} = \{(x_1, x_2, \dots, x_n) \in \mathbb{R}^n \mid x_1 + \dots + x_n = 1\}$, onde $n = \frac{m(m+1)}{2}$, no simplexo Δ^{m-1} . Esta transformação $S \xrightarrow{\mu} s$ representa exatamente o processo meiótico de divisão celular, razão pela qual μ será chamado *operador meiose*.

Por outro lado, somente o conhecimento da composição gênica de uma população não nos capacita a deduzir as frequências genotípicas da mesma. Pode-se, entretanto,

construir modelos probabilísticos em que essa dedução seria possível, estabelecendo, assim, uma relação entre os dois tipos de composição genética: a gênica e a genotípica.

Sob algumas condições clássicas, que iremos listar na próxima seção, basicamente existem dois desses modelos. Um refere-se a genes que se localizam em cromossomos não sexuais, os autossomos, e outro em alossomos. É importante notar, no entanto, que a diferenciação sexual no segundo modelo pode acontecer em dois níveis: gamético ou zigótico, isto é, pode-se separar a população em masculina e feminina em relação a genes, nos gametas, ou em relação a genótipos, nos zigotos. Em populações humanas, por exemplo, essa diferenciação ocorre a nível de genótipo, sendo a mulher caracterizada pelo genótipo XX e o homem pelo genótipo XY.

No primeiro desses modelos, probabilisticamente ideal, a composição genotípica está relacionada à composição gênica através de uma simples equação. Se escrevermos a composição genotípica S (ou gênica s) na forma de soma de suas frequências genotípicas (ou gênicas respectivamente) então $S = s^2$, isto é

$$P_{ii} = p_i^2 \text{ e } P_{ij} = 2p_i p_j \text{ (} j \neq i \text{)}. \quad (1.2)$$

Este modelo foi o primeiro a ser investigado e é um dos mais importantes, sendo detectado um estado de equilíbrio perfeito, tanto na composição gênica quanto na genotípica, isto é, não há oscilação entre as frequências genéticas de uma e de outra geração. Esta estabilidade é atingida depois de uma única geração.

No segundo modelo, com a diferenciação sexual ocorrendo a nível de genes, as composições genéticas são associadas pela relação

$$P_{ij} = p_i q_j$$

sendo p_i a frequência do gene A_i de um dos sexos, q_j a do gene B_j do outro sexo e P_{ij} é a frequência do genótipo $A_i B_j$, sempre heterozigoto. Verifica-se que neste modelo também ocorre estabilidade nas frequências genéticas alcançada na segunda geração.

Se a diferenciação sexual ocorre a nível de genótipos, a relação é dada, entre a população feminina (onde aparecem dois cromossomos X), por

$$P_{ii} = p_i q_j \text{ e } P_{ij} = p_i q_j + p_j q_i \text{ (} j \neq i \text{)}, \quad (1.3)$$

e na população masculina (onde aparece apenas um), tanto as frequências gênicas quanto as genótípicas são dadas pela composição gênica da população feminina da geração anterior:

$$Q_i = p_i. \quad (1.4)$$

Neste modelo as frequências gênicas da população, machos e fêmeas, atingem o equilíbrio quando alcançar a seguinte composição: $\frac{2s_f + s_m}{3}$, onde s_f é a composição gênica da população feminina e s_m da população masculina. Este estado de equilíbrio, porém, não ocorre, necessariamente depois de uma única geração. Um tratamento mais completo pode ser encontrado em [Jacquard], seção 3.4: “The Equilibrium for Sex-Linked Genes”.

É necessário salientar, porém, que a diferenciação sexual a nível de genótipos representa uma pequena abertura em relação a uma das condições que são estabelecidas para construção de modelos populacionais probabilisticamente perfeitos. Essa evidência explicaria o fato de que este último modelo não será detectado quando estabelecemos condições para que uma população alcance a estabilidade em um única geração.

Uma observação importante deve ser feita. Quando temos uma relação entre a composição genotípica a partir da composição gênica, é preciso notar que aquela representa a composição genotípica da próxima geração. Isso porque a combinação de genes formando genótipos ocorre na fertilização de gametas formando zigotos, que são elementos da próxima geração. Esta também é a razão porque a relação entre os vetores s , de frequências gênicas, e S , de frequências genótípicas, será mais adiante identificada como *operador fertilização*. Desta forma pode-se denotar as relações (1.2), (1.3) e (1.4) por $S_{g+1} = s_g^2$, $S_{g+1} = s_{fg} \cdot s_{mg}$ e $s_{mg} = s_{fg}$, onde os índices g e $g + 1$ indicam a geração a que pertencem as composições genéticas.

Estabilidade na composição genotípica, conseqüentemente na composição gênica,

será o assunto deste trabalho. Veremos que sob certas condições de “normalidade”, os únicos modelos populacionais probabilisticamente perfeitos que atingem o equilíbrio na segunda geração são os que vimos acima.

Verificaremos, também, que estabilidade na segunda geração pode ser generalizada a populações poliplóides com n alelos, em ambos os modelos. Neste sentido ampliamos a aplicação das condições de equilíbrio, denominadas condições de Hardy-Weinberg, as quais serão descritas na próxima seção.

Finalmente, abrindo mão de uma das condições internas da população, mais especificamente, permitindo que haja mutabilidade entre os genes, verificaremos algebricamente que, ainda assim, a população poliplóide pode atingir estabilidade após um determinado número de gerações.

1.4 As Condições de Hardy-Weinberg.

Em genética populacional estuda-se as mudanças na composição genética de uma população, de geração a geração. Através dos gametas que eles produzem, os quais na fertilização irão formar os elementos da próxima geração, os indivíduos de uma população afetam diretamente na composição genética da mesma. Em populações humanas, embora os indivíduos possam influenciar as condições de existência social (por exemplo seu nível intelectual, sua estrutura social, etc...), eles só podem afetar as condições genéticas da população por meio dos gametas que eles transmitem.

Vários fatores podem intervir nessa transmissão e modificar a composição genética da população. Em nosso estudo, porém, consideraremos situações em que não haja fatores que possam afetar a transmissão genética de uma geração para outra além daqueles impostos pelo próprio mecanismo de hereditariedade.

Esses fatores são exatamente os problemas que tornam o modelo probabilístico

Figura 1.1: Estágios sucessivos na história de uma população.

complicado. Devemos, portanto, eliminar esses problemas para que seja possível realizar um estudo probabilístico da hereditariedade, o qual, na verdade, aproxima-se frequentemente da realidade. Nas próximas linhas veremos quais são esses problemas e estabeleceremos condições para um modelo populacional probabilisticamente ideal.

Primeiramente existe o problema estocástico de amostragem devido ao número finito de indivíduos que compõem a população. Como cada geração é uma amostra da geração anterior e, por isto, nas populações finitas, nunca são exatamente iguais, há uma flutuação nas frequências genéticas ao longo do tempo. Se se trata de uma população muito grande, essas flutuações não tem maior significação genética. Sendo, porém, pequena, essas flutuações podem ser tão grandes que levam a uma diminuição ou a um aumento significativo nas frequências dos alelos ou dos genótipos.

Numa população aberta, a entrada (e a saída) de indivíduos de outras populações, com a conseqüente miscigenação entre os imigrantes e os locais, pode alterar a composição genética da mesma. É fácil compreender, por exemplo, que entrando mais indivíduos com genótipo aa , aumentará a frequência do gene a na população. Se não houver, porém, migração diferencial, não ocorrerão alterações nas frequências gênicas ou genotípicas. Entre-

tanto, mesmo que não haja migração entre populações, ainda pode haver miscigenação entre indivíduos da mesma população cruzando-se indivíduos de diferentes gerações. Essa interferência de gerações diferentes à atual pode levar a mudanças nas frequências genéticas desviando-as das previstas pelas leis das probabilidades.

A informação codificada pelos genes nos cromossomos pode não ser perfeitamente estável, às vezes surgem, com frequência usualmente muito baixa, alelos novos, os chamados *mutantes*, que modifica o conteúdo daquela informação. Também pode ocorrer crossing-over provocando uma recombinação gênica entre os alelos ou uma transcrição accidental de um alelo para outro. Esses fenômenos recebem o nome de *mutação*, que pode ocorrer a nível de genes (mutação gênica, no primeiro caso) ou a nível de cromossomos (mutação cromossômica, no segundo). Mais especificamente, em mutações gênicas ocorrem alterações na estrutura molecular do gene, enquanto que entre as cromossômicas podem ocorrer uma duplicação de segmento cromossômico, uma deleção, quando o cromossomo perde um pedaço de seu filamento, uma inversão de segmentos cromossômicos, uma translocação provocada pelo crossing-over ou uma variação em número de genomas (*euploidia*) ou em número de cromossomos homólogos de um determinado par (*aneuploidia*). Em células diplóides os cromossomos estão em *dissomia*, isto é, apresentam-se aos pares; em aneuplóides pode haver *nulissomia*, *monossomia*, *trissomia*, ... , dependendo do número de cromossomos homólogos que possuem de cada tipo. Exemplos de aneuploidia no homem são a monossomia do cromossomo X (síndrome de Turner) e a trissomia do cromossomo 21 (síndrome de Down), que provocam distúrbios graves no desenvolvimento orgânico. A grande maioria das mutações que ocorrem é prejudicial ao indivíduo. (Veja uma lista de alguns síndromes cromossômicos na Tabela 1.1).

Um outro tipo de fator complicador é a diferença que se encontra em número de descendência de indivíduo para indivíduo. O fator se torna agravante quando essa diferença atinge valores muito altos de modo que possa afetar na distribuição de frequência de alelos ou de genótipos na população. Por exemplo, se indivíduos com gene A_i possuir, em média, mais descendência do que indivíduos com gene A_j , seja por questão de chance,

Síndromes	Aberração cromossômica	$2n$
S. de Down	Trissomia do cromossomo 21	47
S. de Turner	Monossomia do X (XO)	45
S. de Lejeune	Deleção no braço curto do cromossomo 5	46
S. de Klinefelter	Cariótipo XXY	47
S. de Patau	Trissomia do cromossomo 13	47
S. de Edwards	Trissomia do cromossomo 18	47
S. YY	Constituição XXY	47
S. de Schmid-Fraccaro	Presença de um cromossomo extra (acrocêntrico)	47
Antimongolismo	Monossomia parcial ou completa do cromossomo 21	45/46

Observações: Aqui estão referidos alguns síndromes com sua etiologia mais comum. O Síndrome de Lejeune é mais conhecido como “Síndrome do grito do gato”. *Acrocêntrico* é o cromossomo que tem o seu centrômero perto de uma de suas extremidades. Quando o centrômero se encontra no meio, o cromossomo diz-se *metacêntrico* e quando um pouco afastado daí, *submetacêntrico*. $2n$ é o número de cromossomos na célula. *Cariótipo* é o conjunto das “constantes cromossômicas” (forma, número, tamanho, etc.) características de um indivíduo.

Tabela 1.1: Síndromes cromossômicas e sua etiologia.

condições externas ou por diferentes potenciais reprodutivos devido a diferentes constituições genéticas, então na próxima geração o gene A_i espalha-se na população às expensas do gene A_j e terá, em consequência, uma frequência maior. Essa tendência de indivíduos de certo genótipo (ou alelo) ter mais, ou menos, descendência do que outros é chamada *seleção*. Exemplos reais desta tendência seletiva podem ser encontrados considerando por exemplo, organismos em processo de extinção, seja por doenças epidêmicas, destruição do seu ecossistema ou habitat, perseguição implacável ou caça indiscriminada. (É o caso do urso panda, do mico-leão-dourado, da baléia-jubarte, do jacaré-de-papo-amarelo, do lobo-guará, da ararinha-azul, ...). Um processo oposto pode ser encontrado, por exemplo, nas populações humanas com a sua crescente fertilidade, mais em um lugar, menos em outro, todos, porém, passíveis às condições socio-econômicas. Ainda se pode ver, en-

tre as populações humanas, uma razão bem peculiar: a guerra. No que pode resultar, por exemplo, numa diminuição considerável da frequência do gene alossômico ligado ao cromossomo sexual Y a favor do gene ligado ao cromossomo X, considerando as partes homólogas.

Existe ainda um fator que pode alterar a distribuição de frequências genotípicas da população sem, entretanto, modificar, a composição gênica da mesma. Isso ocorre na formação eletiva dos pares sexuais. Se a formação dos pares não ocorre ao acaso, mas de acordo com certas preferências, a distribuição genotípicas pode sofrer alterações. Admitindo-se, por exemplo, uma tendência de indivíduos AA formarem par com indivíduos aa , haverá, como resultado, um aumento da frequência genotípica heterozigota Aa às custas das homozigotas AA e aa . Essas mudanças, contudo, não alteram a distribuição gênica da população. Isso porque as frequências gênicas estão relacionadas linearmente às genotípicas pela equação:

$$p_i = P_{ii} + \frac{1}{2} \sum_{j \neq i} P_{ij}.$$

Assim o aumento de uma frequência genotípica é compensada pela diminuição de outra. À ausência de sistemas eletivos na formação de pares sexuais dá-se o nome de *pan-mixia*, cujo sentido literal é ‘completa mistura’.

Estes são os fatores que comprometem a estabilidade na distribuição de frequências genotípicas (e gênicas) de uma população. Tendo isto em vista, passaremos a listar as condições de um estudo probabilístico na distribuição de frequências de uma população. Estas restrições transformam o modelo populacional em um modelo teórico, no entanto não irrelevante. Suas características são as seguintes:

1. A população é suficientemente grande em tamanho, no sentido de que flutuações em distribuição de frequências possam ser desprezadas em relação às probabilidades.
2. A população é absolutamente isolada espacial e cronologicamente, isto é, não ocorre migração e nem cruzamento entre gerações.

3. Não ocorrem mutações, isto é, os genes são absolutamente estáveis.
4. Não há seleção, isto é, o número de descendência de um indivíduo é independente de sua constituição genética.
5. A população é pan-míctica, isto é, a formação de pares sexuais ocorre absolutamente ao acaso, não se instalando nenhum sistema preferencial.

Estas condições foram primeiramente supostas pelo matemático inglês G.H.Hardy e, independentemente, pelo geneticista alemão W.Weinberg, em 1908, poucos anos após a redescoberta das leis de hereditariedade de Mendel, na condução de seus estudos em genética populacional, cujo resultado mais importante foi notar a existência do estado de equilíbrio na composição genética da população de geração a geração.

1.5 Modelo Populacional Probabilístico.

Nesta seção definiremos uma população como um conjunto de genótipos e esta será representada através de uma tabela populacional contendo as relações probabilísticas entre as gerações. Mostra-se que estes valores, de fato, estabelecem uma relação bem definida entre as gerações através de um *operador evolução*.

Neste trabalho estaremos sempre considerando, salvo menção em contrário, populações H-W : largas, isoladas, pan-míctica e onde não ocorre mutação nem seleção, isto é, populações com as condições de Hardy-Weinberg descritas na seção anterior. Consideraremos ainda, nestas populações, duas condições matemáticas de Lyubich: que todo organismo da população pertence a uma determinada geração e que o número de descendentes de determinados genótipos, vivos até a idade do cruzamento, é proporcional ao produto das probabilidades desses genótipos; em outras palavras, os descendentes não morrem tão cedo a ponto de afetar às leis das probabilidades. Neste modelo populacional os indivíduos são caracterizados pelos seus genótipos de um determinado locus cromossômico de modo que há tantos tipos de indivíduos quantos são os genótipos que se encontram na população.

Assim sendo, pode-se caracterizar uma população pelos seus genótipos e pela distribuição de suas frequências genotípicas. Em populações monoplóides esta caracterização é feita pelos seus genes alélicos e pela sua composição gênica, já que neste tipo de população os alelos são exatamente os seus genótipos. Observe que uma distribuição genotípica caracteriza a população numa única e determinada geração. Em geral na realidade não há nenhuma relação probabilística entre as gerações. Entretanto com as condições H-W que se encontram na população, pode-se fazer tal relação estabelecendo uma única relação probabilística definida entre uma geração e a próxima. Atribuindo valores às probabilidades de cada cruzamento gerar um determinado genótipo, este componente da nova geração, estabelecem, assim, relações probabilísticas bem definidas entre as gerações. Estas probabilidades recebem o nome de *coeficientes de hereditariedade*, sendo, portanto, características inerentes à própria população. Logo, a história de uma população H-W, de geração a geração, é determinado pelo conjunto de seus genótipos e pelos seus coeficientes de hereditariedade; a composição genotípica fica sendo uma variável da mesma, determinando a distribuição de frequências genotípicas de cada geração. No que segue definiremos uma população exatamente dessa forma: como conjunto de genótipos junto com os seus coeficientes probabilísticos.

Definição 1.1 *Uma população é um conjunto finito Z de genótipos, munido de uma função probabilidade $p : Z \times Z \times Z \longrightarrow [0, 1]$ talque $p(x, y, z) = p(y, x, z)$. Cada geração sendo definida pelo vetor S de composição genotípica.*

Nesta definição $p(x, y, z)$ é a probabilidade de surgir o genótipo z no cruzamento entre os genótipos x e y , não importando a ordem, isto é, não importa se x é fornecido pelo pai e y pela mãe ou vice-versa, já que a função p é simétrica nesses parâmetros.

Seja $Z = \{z_1, z_2, \dots, z_n\}$; no que segue denotaremos $p(z_i, z_j, z_k)$ por $p_{z_i \times z_j}(z_k)$ ou $p_{z_i, z_j}(z_k)$ ou, simplesmente, por $p_{ij}(z_k)$. Evidentemente temos que $\sum_{k=1}^n p_{ij}(z_k) = 1$, para todo i, j fixados. Pode-se, assim, definir o vetor distribuição de probabilidade no

	z_1		z_j	...	z_n
z_1			:		
:			:		
:			:		
z_i			P_{ij}		
:			:		
:			:		
z_n			:		

Tabela 1.2: Uma Tabela Populacional Genérica.

cruzamento entre z_i e z_j , $P_{z_i \times z_j}$ ou simplesmente P_{ij} , também denotado por $P_{(i,j)}$, por

$$P_{ij} = (p_{ij}(z_1), p_{ij}(z_2), \dots, p_{ij}(z_n)),$$

e caracterizar a população através de uma tabela de dupla entrada onde P_{ij} seria colocado na linha i do z_i e coluna j do z_j . (Veja Tabela 1.2)

No vetor P_{ij} , de distribuição de probabilidades no cruzamento entre os genótipos z_i e z_j , a k -ésima coordenada refere-se ao k -ésimo genótipo. É preciso, portanto, considerar Z como um conjunto ordenado de genótipos. Assim, pode-se pensar no conjunto ordenado $Z = \{z_1, \dots, z_n\}$ como uma “base” e considerar o vetor P_{ij} como definido na base Z :

$$P_{ij} = p_{ij}(z_1)z_1 + p_{ij}(z_2)z_2 + \dots + p_{ij}(z_n)z_n.$$

Introduzimos, a seguir, alguns tipos de genótipos. Um genótipo z_k é dito *puro* se $p_{kk}(z_k) = 1$ e *híbrido* se existirem dois genótipos puros, z_i e z_j com $j \neq i$, tais que $p_{ij}(z_k) \neq 0$. Um genótipo z_k *extingue-se* se, para todo i, j , $p_{ij}(z_k) = 0$. Dois genótipos z_{k_1} e z_{k_2} são ditos *do mesmo tipo* se existe um $c > 0$ tal que $p_{ij}(z_{k_1}) = cp_{ij}(z_{k_2})$, para todo i, j .

Exemplo 1. População mendeliana de gametas. Este é o exemplo mais simples de uma população: $Z = \{A, a\}$ e a tabela populacional é dada por

	A	a
A	$(1, 0)$	$(\frac{1}{2}, \frac{1}{2})$
a	$(\frac{1}{2}, \frac{1}{2})$	$(0, 1)$

Note que ambos os genótipos A e a são puros; de fato, $p_{A \times A}(A) = 1$ e $p_{a \times a}(a) = 1$. Biologicamente esta população pode ser interpretado como resultado do processo “fertilização-meiose”:

Exemplo 2. População mendeliana de zigotos. Esta população é dada por $Z = \{AA, aa, Aa\}$ e pela tabela populacional:

	AA	aa	Aa
AA	$(1, 0, 0)$	$(0, 0, 1)$	$(\frac{1}{2}, 0, \frac{1}{2})$
aa	$(0, 0, 1)$	$(0, 1, 0)$	$(0, \frac{1}{2}, \frac{1}{2})$
Aa	$(\frac{1}{2}, 0, \frac{1}{2})$	$(0, \frac{1}{2}, \frac{1}{2})$	$(\frac{1}{4}, \frac{1}{4}, \frac{1}{2})$

Como $p_{AA \times AA}(AA) = 1$ e $p_{aa \times aa}(aa) = 1$ então os genótipos AA e aa são puros. Como $p_{AA \times aa}(Aa) \neq 0$ então o genótipo Aa é híbrido. Sob o ponto de vista biológico esta população pode ser interpretada como resultado de um processo “meiose-fertilização”.

Na realidade existe uma relação muito íntima entre estas duas populações. Cada vetor distribuição de probabilidades da população mendeliana de zigotos é um “produto”

de vetores distribuição de probabilidades correspondentes a cada zigoto na população mendeliana de gametas. Por exemplo, no cruzamento entre os genótipos AA e Aa , na população de zigotos, o vetor distribuição é dado por $P_{AA \times Aa} = (\frac{1}{2}, 0, \frac{1}{2})$; os vetores correspondentes, na população de gametas, são $P_{A \times A} = (1, 0)$ e $P_{A \times a} = (\frac{1}{2}, \frac{1}{2})$. Esses vetores estão relacionados entre si pela equação

$$P_{AA \times Aa} = P_{A \times A} \cdot P_{A \times a},$$

onde $P_{AA \times Aa} = \frac{1}{2}AA + 0aa + \frac{1}{2}Aa$, $P_{A \times A} = 1A + 0a$ e $P_{A \times a} = \frac{1}{2}A + \frac{1}{2}a$, pois

$$(1A + 0a) \cdot (\frac{1}{2}A + \frac{1}{2}a) = (\frac{1}{2}AA + 0aa + \frac{1}{2}Aa).$$

Exemplo 3. População bernsteiniana de zigotos com diferenciação sexual a nível de genes. Nesta população os genes são diferenciados pelo sexo em genes masculinos de um lado e femininos do outro, entre os quais só pode haver cruzamento entre genes de sexos opostos. Os genótipos e as relações probabilísticas entre duas gerações consecutivas são dados pela seguinte tabela populacional

	XY	Xy	xY	xy
XY	$(1, 0, 0, 0)$	$(\frac{1}{2}, \frac{1}{2}, 0, 0)$	$(\frac{1}{2}, 0, \frac{1}{2}, 0)$	$(0, \frac{1}{2}, \frac{1}{2}, 0)$
Xy	$(\frac{1}{2}, \frac{1}{2}, 0, 0)$	$(0, 1, 0, 0)$	$(\frac{1}{2}, 0, 0, \frac{1}{2})$	$(0, \frac{1}{2}, 0, \frac{1}{2})$
xY	$(\frac{1}{2}, 0, \frac{1}{2}, 0)$	$(\frac{1}{2}, 0, 0, \frac{1}{2})$	$(0, 0, 1, 0)$	$(0, 0, \frac{1}{2}, \frac{1}{2})$
xy	$(0, \frac{1}{2}, \frac{1}{2}, 0)$	$(0, \frac{1}{2}, 0, \frac{1}{2})$	$(0, 0, \frac{1}{2}, \frac{1}{2})$	$(0, 0, 0, 1)$

Pela diagonal principal da tabela populacional podemos ver que todos os genótipos desta população são puros. Pela diagonal secundária temos que $p_{XY,xy}(Xy) = p_{XY,xy}(xY) = p_{Xy,xY}(XY) = p_{Xy,xY}(xy) = \frac{1}{2}$, logo os genótipos Xy , xY , XY e xy , respectivamente, são híbridos também. Os genótipos puros e híbridos simultaneamente são chamados de *híbridos constantes*. A diferenciação sexual, nesta população, ocorre a nível de genes, porém não ocorre a nível de zigotos, sendo os genes femininos X e x e os masculinos Y e y .

Exemplo 4. População mendeliana de gametas com m alelos. Os genótipos são exatamente os alelos, $Z = \{A_1, A_2, \dots, A_m\}$, e os coeficientes de hereditariedade são dados por

$$\begin{cases} p_{ii}(A_i) = 1 \\ p_{ij}(A_i) = p_{ij}(A_j) = \frac{1}{2} \quad j \neq i. \end{cases}$$

Esta população é uma generalização da população do Exemplo 1.

Exemplo 5. População mendeliana de zigotos com m alelos. Nesta população, que é uma generalização do Exemplo 2, os genótipos são dados por

$$Z = \{A_1A_1, \dots, \underbrace{A_iA_1, \dots, A_iA_i, \dots}_{A_iA_i}, \dots, A_mA_m\}$$

e os coeficientes por

$$P_{(ij,kl)} = P_{ij} \cdot P_{kl}$$

onde estes últimos vetores são vetores distribuição do exemplo anterior.

Exemplo 6. Em geral a estabilidade de uma população de zigotos é acompanhada pela estabilidade de sua distribuição gênica, isto é, existe uma relação muito íntima entre a estabilidade dos genes com a dos genótipos. A próxima tabela oferece um exemplo diferente de populações que alcança estabilidade, porque nela não se encontra nenhuma relação entre a estabilidade de seus genótipos com a distribuição de suas frequências gênicas. $Z = \{x_1, x_2, x_3\}$ e a tabela populacional é dada por

	x_1	x_2	x_3
x_1	$(1, 0, 0)$	$(\frac{1-ak}{2}, \frac{1+ak}{2(1+k)}, \frac{k(1+ak)}{2(1+k)})$	$(\frac{1+a}{2}, \frac{1-a}{2(1+k)}, \frac{k(1-a)}{2(1+k)})$
x_2	$(\frac{1-ak}{2}, \frac{1+ak}{2(1+k)}, \frac{k(1+ak)}{2(1+k)})$	$(0, \frac{1}{1+k}, \frac{k}{1+k})$	$(0, \frac{1}{1+k}, \frac{k}{1+k})$
x_3	$(\frac{1+a}{2}, \frac{1-a}{2(1+k)}, \frac{k(1-a)}{2(1+k)})$	$(0, \frac{1}{1+k}, \frac{k}{1+k})$	$(0, \frac{1}{1+k}, \frac{k}{1+k})$

onde $|a| \leq 1$ e $0 \leq k \leq |a|^{-1}$. Note que as terceiras coordenadas de cada vetor distribuição são proporcionais às segundas com a constante k de proporcionalidade, isto é, para todo

ij , $p_{ij}(x_3) = kp_{ij}(x_2)$. Logo, os genótipos x_2 e x_3 são do mesmo tipo. As condições $|a| \leq 1$ e $0 \leq k \leq |a|^{-1}$, esta última equivalente a $0 \leq k$ e $|ak| \leq 1$, são necessárias para que cada coordenada de cada vetor distribuição de probabilidades esteja em $[0, 1]$. Observe que a soma das coordenadas de cada vetor é igual a 1.

Uma generalização ainda pode ser dada em relação à população bernsteiniana de zigotos com diferenciação sexual a nível de genes (Exemplo 3).

Exemplo 7. Seja $Z = \{X_1Y_1, \dots, X_iY_j, \dots, X_nY_m\}$ uma população com nm genótipos do tipo X_iY_j , onde $1 \leq i \leq n$ e $1 \leq j \leq m$, com a relação probabilística dada por

$$\begin{cases} p_{(ij,ij)}(X_iY_j) = 1 \\ p_{(ij,ts)}(X_iY_s) = p_{(ij,ts)}(X_tY_j) = \frac{1}{2} \quad (t,s) \neq (i,j). \end{cases}$$

1.6 Operador Evolução.

Uma tabela populacional define os genótipos de uma população e os coeficientes de hereditariedade da mesma, os quais determinam as relações probabilísticas entre as gerações. Assim, dada a composição genotípica de uma geração pode-se avaliar a composição genotípica da geração seguinte, a partir desta a composição da terceira geração e, indutivamente, da n -ésima geração. Logo, conhecida a composição genotípica de uma dada geração, sabe-se as das gerações subsequentes. Nesta seção estabeleceremos a relação entre a composição de frequências em uma determinada geração de uma população com a da geração seguinte. Esta relação, estabelecida a partir dos próprios vetores distribuição de probabilidades, será chamada de *o operador evolução* da população.

Se $S_g = (x_1, \dots, x_n)$, $\sum_{i=1}^n x_i = 1$, representa a distribuição de frequências genotípicas dos genótipos $A_1, \dots, A_n$, nesta ordem, em uma determinada geração, então a composição genotípica da próxima geração será dada por $S_{g+1} = (x'_1, \dots, x'_n)$ onde

$$x'_k = \sum_{i,j=1}^n p_{ij}(A_k) x_i x_j \quad (1.5)$$

Identificando S_g como um elemento x do simplexo $\Delta^{n-1} = \{(x_1, \dots, x_n) \in \mathbb{R}^n \mid x_1, \dots, x_n \geq 0, x_1 + \dots + x_n = 1\}$ e a composição S_{g+1} como um elemento x' do mesmo simplexo, define-se o *operador evolução* $V : \Delta^{n-1} \longrightarrow \Delta^{n-1}$ por

$$V(x) = x'.$$

O simplexo Δ^{n-1} é chamado de *espaço de fase* da população; n é dito a dimensão da população; a equação (1.5) denomina-se a *equação evolucionária* da população. Um ponto x no espaço de fase é dito *estável* se $x' = x$. Em algumas situações uma população pode ter mais de um ponto estável. Uma população é *estável* quando todos os pontos do seu espaço de fase são estáveis, isto é, quando $V = 1$. Os pontos do espaço de fase também são chamados de *estados* da população, usando terminologia de “Processos Estocásticos de Markov” no ramo da Estatística.

Como uma consequência do teorema do ponto fixo de Brouwer¹ toda população possui uma composição estável; uma composição genotípica é um ponto no espaço de fase. A sequência $x_0, x'_0, x''_0, \dots$ é dita uma *trajetória* da população com a composição inicial x_0 . Uma trajetória pode consistir em vários pontos distintos com ou sem um período fixo. Se uma trajetória converge para um ponto $\bar{x}$, este é certamente estável. Convergência não ocorre necessariamente.

Para as próximas considerações demonstremos a

Proposição 1.1 Um operador quadrático

$$x'_k = \sum_{i,j=1}^n a_{ijk} x_i x_j \quad (k = 1, \dots, n; a_{ijk} = a_{jik}) \quad (1.6)$$

leva o simplexo Δ^{n-1} em si mesmo se e somente se

$$\sum_{k=1}^n a_{ijk} = 1 \quad (i, j = 1, \dots, n).$$

Estas equações são chamadas *condições de normalização* do operador.

¹Toda função contínua com domínio $D = \{x \in \mathbb{R}^n : |x| \leq k\}$ e contra-domínio contido em D possui um ponto fixo.

Demonstração. A condição é suficiente pois

$$\sum_{k=1}^n x'_k = \sum_{k=1}^n \sum_{i,j=1}^n a_{ijk} x_i x_j = \sum_{i,j=1}^n \left(\sum_{k=1}^n a_{ijk} \right) x_i x_j = \sum_{i,j=1}^n x_i x_j = \left(\sum_{i=1}^n x_i \right) \left(\sum_{j=1}^n x_j \right) = 1.$$

Para provar a condição necessária seja $c_{ij} = \sum_{k=1}^n a_{ijk}$. De $\sum_{i,j=1}^n c_{ij} x_i x_j = \sum_{k=1}^n x'_k = 1$, fazendo $x_i = 1$ para i fixo e $x_j = 0$ para $j \neq i$, temos $c_{ii} = 1$, para todo i . Fazendo $x_i = x_j = \frac{1}{2}$ para i, j fixos e $x_l = 0$ para $l \neq i, j$, temos $x_i^2 + x_j^2 + 2c_{ij}x_i x_j = 1$ pois $c_{ii} = c_{jj} = 1$. Segue que $\frac{1}{2} + \frac{1}{2}c_{ij} = 1$ e, portanto, $c_{ij} = 1$, para todo i e j . $\square$

Pela equação evolucionária (1.5) pode-se pensar cada coordenada x'_k de x' como uma forma quadrática determinada pela matriz $P_k = (p_{ij}(A_k))$

$$x'_k = [x]^t P_k [x] = q_k(x)$$

onde $[x] = (x_1, \dots, x_n)^t$. Neste sentido podemos definir V como um operador quadrático. Note, no entanto, que nem todo operador quadrático (1.6) no simplexo Δ^{n-1} define uma população, porque pode haver coeficientes negativos² entre os a_{ijk} . Por exemplo, sejam $n = 2$ e

$$x'_1 = 2x_1x_2, \quad x'_2 = x_1^2 - x_1x_2 + x_2^2.$$

Devemos, assim, selecionar aqueles operadores cujos coeficientes são não-negativos, os quais serão chamados de *operadores próprios*.

Reciprocamente, dado um operador quadrático próprio definido no simplexo,

$$x'_k = \sum_{i,j=1}^n a_{ijk} x_i x_j \quad (k = 1, \dots, n; a_{jik} = a_{ijk} \geq 0; \sum_{k=1}^n a_{ijk} = 1),$$

pode-se definir uma população tomando-se, para isso,

$$p_{ij}(z_k) = a_{ijk}.$$

De fato, o vetor distribuição de probabilidades

$$P_{ij} = (\dots, p_{ij}(z_k), \dots)$$

²ou coeficientes maiores do que 1, que é equivalente à existência de coeficientes negativos, devido às condições de normalização. Note, também, que só os coeficientes não diagonais a_{ijk} ($j \neq i$) podem ser negativos; de fato se $a_{iik} < 0$ para algum i , fazendo $x_i = 1$ e $x_j = 0$ ($j \neq i$), teríamos $x'_k = a_{iik}x_i^2 < 0$, o que contradiz a hipótese.

satisfaz às condições estocásticas $\sum_{k=1}^n p_{ij}(z_k) = 1$ e $p_{ij}(z_k) \in [0, 1]$.

Exemplo 1. Usando a tabela da população mendeliana de gametas

	x_1	x_2
x_1	$(1,0)$	$(\frac{1}{2}, \frac{1}{2})$
x_2	$(\frac{1}{2}, \frac{1}{2})$	$(0,1)$

podemos deduzir o operador evolução $V(x_1, x_2) = (x'_1, x'_2)$:

$$\begin{cases} x'_1 = 1x_1x_1 + \frac{1}{2}x_1x_2 + \frac{1}{2}x_2x_1 + 0x_2x_2 \\ x'_2 = 0x_1x_1 + \frac{1}{2}x_1x_2 + \frac{1}{2}x_2x_1 + 1x_2x_2 \end{cases}$$

ou seja,

$$\begin{cases} x'_1 = x_1^2 + x_1x_2 \\ x'_2 = x_2^2 + x_1x_2 \end{cases}$$

Como todo vetor distribuição de probabilidades satisfaz $P_{ij} = P_{ji}$ então toda tabela populacional é simétrica. Logo, podemos considerar apenas a parte superior a diagonal principal juntamente, é claro, com a própria diagonal; isto é, consideraremos aqueles P_{ij} tais que $i \leq j$. Para calcular o operador evolução basta multiplicar por 2 os coeficientes fora da diagonal ($i < j$).

Exemplo 2. Na população mendeliana de zigotos

	x_1	x_2	x_3
x_1	$(1,0,0)$	$(0,0,1)$	$(\frac{1}{2}, 0, \frac{1}{2})$
x_2	*	$(0,1,0)$	$(0, \frac{1}{2}, \frac{1}{2})$
x_3	*	*	$(\frac{1}{4}, \frac{1}{4}, \frac{1}{2})$

o operador evolução é dado por

$$\begin{cases} x'_1 = x_1^2 + x_1x_3 + \frac{1}{4}x_3^2 \\ x'_2 = x_2^2 + x_2x_3 + \frac{1}{4}x_3^2 \\ x'_3 = \frac{1}{2}x_3^2 + 2x_1x_2 + x_1x_3 + x_2x_3 \end{cases}$$

Exemplo 3. O operador evolução da população bernsteiniana de zigotos com diferenciação sexual a nível de genes é dado por

$$\begin{cases} x'_1 = x_1^2 + x_1x_2 + x_1x_3 + x_2x_3 \\ x'_2 = x_2^2 + x_1x_2 + x_1x_4 + x_2x_4 \\ x'_3 = x_3^2 + x_1x_3 + x_1x_4 + x_3x_4 \\ x'_4 = x_4^2 + x_2x_3 + x_2x_4 + x_3x_4. \end{cases}$$

Este operador é conhecido como *a lei da quadrilha*.

Exemplo 4. Na população mendeliana de gametas com m alelos, como $p_{ii}(A_i) = 1$ e $p_{ij}(A_i) = p_{ij}(A_j) = \frac{1}{2}$ ($j \neq i$) então $p_{ij}(A_k) = 0$ para $k \neq i, k \neq j$, isto é, a k -ésima coordenada de cada vetor distribuição

$$P_{ij} = (p_{ij}(A_1), \dots, \underbrace{p_{ij}(A_k)}, \dots, p_{ij}(A_m))$$

da tabela populacional (P_{ij}) é nula, a menos que esteja na k -ésima linha ou na k -ésima coluna da tabela populacional. Assim, temos

$$x'_k = p_{kk}(A_k)x_k^2 + 2\left(\sum_{i < k} p_{ik}(A_k)x_ix_k + \sum_{j > k} p_{kj}(A_k)x_kx_j\right),$$

$$x'_k = x_k^2 + \sum_{i < k} x_ix_k + \sum_{j > k} x_jx_k$$

e finalmente

$$x'_k = x_k^2 + \sum_{i \neq k} x_ix_k.$$

Exemplo 5. Para deduzir o operador evolução da população mendeliana de zigotos com m alelos, utilizaremos a notação de índice duplo. Ao invés de escrever $x_1, x_2, x_3, \dots$ como a distribuição de frequências iniciais dos genótipos $A_1A_1, A_2A_1, A_2A_2, \dots$, respectivamente, escreveremos $x_{11}, x_{21}, x_{22}, \dots$. Genericamente a frequência do genótipo A_iA_j será indicada por x_{ij} ($i \geq j$). Como $A_iA_j = A_jA_i$ então $x_{ij} = x_{ji}$. Com essa notação o operador evolução terá a seguinte forma

$$x'_{kl} = \sum_{i,t=1}^m \sum_{j=1}^i \sum_{s=1}^t p_{(ij,ts)}(A_kA_l)x_{ij}x_{ts}.$$

Calculemos, pois, primeiramente o valor de $p_{(ij,ts)}(A_k A_l)$. Escrevendo na notação de base, o vetor distribuição de probabilidades P_{ij} da população mendeliana de gametas com m alelos é dado por

$$P_{ij} = \sum_{k=1}^m p_{ij}(A_k) x_k$$

Portanto, de $P_{(ij,ts)} = P_{ij} \cdot P_{ts}$, temos que

$$P_{(i,j,ts)} = \left(\sum_{k=1}^m p_{ij}(A_k) x_k \right) \left(\sum_{l=1}^m p_{ts}(A_l) x_l \right)$$

ou seja

$$P_{(i,j,ts)} = \sum_{k,l=1}^m p_{ij}(A_k) p_{ts}(A_l) x_k x_l;$$

portanto,

$$P_{(i,j,ts)} = \sum_{k=1}^m p_{ij}(A_k) p_{ts}(A_k) x_k^2 + \sum_{k < l} p_{ij}(A_k) p_{ts}(A_l) x_k x_l + \sum_{k > l} p_{ij}(A_k) p_{ts}(A_l) x_k x_l$$

e logo

$$P_{(i,j,ts)} = \sum_{k=1}^m p_{ij}(A_k) p_{ts}(A_k) x_k^2 + \sum_{k < l} (p_{ij}(A_k) p_{ts}(A_l) + p_{ij}(A_l) p_{ts}(A_k)) x_k x_l.$$

Então, a probabilidade de aparecimento do genótipo $A_k A_l$ no cruzamento entre os genótipos $A_i A_j$ e $A_t A_s$ é dada por

$$\begin{cases} P_{(i,j,ts)}(A_k A_k) = p_{ij}(A_k) p_{ts}(A_k) \\ P_{(i,j,ts)}(A_k A_l) = p_{ij}(A_k) p_{ts}(A_l) + p_{ij}(A_l) p_{ts}(A_k) \quad (l \neq k) \end{cases} \quad (1.7)$$

Em seguida, calculemos separadamente as coordenadas x'_{kk} e x'_{kl} do operador evolução da população. Da própria equação evolucionária temos

$$x'_{kk} = \sum_{i,t=1}^m \sum_{j=1}^i \sum_{s=1}^t p_{(ij,ts)}(A_k A_k) x_{ij} x_{ts}$$

de onde obtemos

$$\begin{aligned} x'_{kk} &= \sum_{i,t=1}^m \sum_{j=1}^i \sum_{s=1}^t p_{ij}(A_k) p_{ts}(A_k) x_{ij} x_{ts} \\ &= \left(\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^i p_{ij}(A_k) x_{ij} \right) \left(\sum_{t=1}^m \sum_{s=1}^t p_{ts}(A_k) x_{ts} \right) \\ &= \left(\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^i p_{ij}(A_k) x_{ij} \right)^2 \end{aligned}$$

Como $p_{ii}(A_i) = 1$ e $p_{ij}(A_i) = p_{ij}(A_j) = \frac{1}{2}$ ($j \neq i$), então $p_{ij}(A_k) = 0$ para $k \neq i$ e $k \neq j$; logo,

$$\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^i p_{ij}(A_k) x_{ij} = p_{kk}(A_k) x_{kk} + \sum_{j=1}^{k-1} p_{kj}(A_k) x_{kj} + \sum_{i=k+1}^m p_{ik}(A_k) x_{ik}.$$

Portanto,

$$\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^i p_{ij}(A_k) x_{ij} = x_{kk} + \sum_{j=1}^{k-1} \frac{1}{2} x_{kj} + \sum_{i=k+1}^m \frac{1}{2} x_{ik};$$

como $x_{ik} = x_{ki}$ então

$$\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^i p_{ij}(A_k) x_{ij} = x_{kk} + \frac{1}{2} \sum_{j \neq k} x_{kj}. \quad (1.8)$$

Logo, temos que

$$x'_{kk} = (x_{kk} + \frac{1}{2} \sum_{j \neq k} x_{kj})^2.$$

Analogamente

$$\begin{aligned} x'_{kl} &= \sum_{i,t=1}^m \sum_{j=1}^i \sum_{s=1}^t p_{(ij,ts)}(A_k A_l) x_{ij} x_{ts} \quad (l \neq k) \\ &= \sum_{i,t=1}^m \sum_{j=1}^i \sum_{s=1}^t (p_{ij}(A_k) p_{ts}(A_l) + p_{ij}(A_l) p_{ts}(A_k)) x_{ij} x_{ts} \\ &= \sum_{i,t=1}^m \sum_{j=1}^i \sum_{s=1}^t p_{ij}(A_k) p_{ts}(A_l) x_{ij} x_{ts} + \sum_{i,t=1}^m \sum_{j=1}^i \sum_{s=1}^t p_{ij}(A_l) p_{ts}(A_k) x_{ij} x_{ts} \\ &= 2 \sum_{i,t=1}^m \sum_{j=1}^i \sum_{s=1}^t p_{ij}(A_k) p_{ts}(A_l) x_{ij} x_{ts} \\ &= 2 \left(\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^i p_{ij}(A_k) x_{ij} \right) \left(\sum_{t=1}^m \sum_{s=1}^t p_{ts}(A_l) x_{ts} \right). \end{aligned}$$

Pela equação (1.8) temos finalmente

$$x'_{kl} = 2 \left(x_{kk} + \frac{1}{2} \sum_{j \neq k} x_{kj} \right) \left(x_{ll} + \frac{1}{2} \sum_{j \neq l} x_{lj} \right).$$

Assim, o operador evolução da população mendeliana de zigotos com m alelos é dado por

$$\begin{cases} x'_{kk} = (x_{kk} + \frac{1}{2} \sum_{j \neq k} x_{kj})^2 \\ x'_{kl} = 2(x_{kk} + \frac{1}{2} \sum_{j \neq k} x_{kj})(x_{ll} + \frac{1}{2} \sum_{j \neq l} x_{lj}) \quad (l \neq k). \end{cases}$$

No caso particular em que $m = 2$ o operador evolução é dado por

$$\begin{cases} x'_{11} = (x_{11} + \frac{1}{2}x_{12})^2 \\ x'_{22} = (x_{22} + \frac{1}{2}x_{12})^2 \\ x'_{12} = 2(x_{11} + \frac{1}{2}x_{12})(x_{22} + \frac{1}{2}x_{12}) \end{cases}$$

que é o caso do Exemplo 2, denotando x_{11} , x_{22} , x_{12} por x_1 , x_2 , x_3 , respectivamente.

Exemplo 6. Numa população dada pela sua tabela de distribuição probabilística o cálculo do seu operador evolução torna-se mais fácil. Este é o caso da população do Exemplo 6 da seção 1.5, cujo operador evolução é

$$\begin{cases} x'_1 = x_1^2 + (1 - ak)x_1x_2 + (1 + a)x_1x_3 \\ x'_2 = \frac{1}{1+k}(x_2^2 + (1 + ak)x_1x_2 + (1 - a)x_1x_3 + 2x_2x_3 + x_3^2) \\ x'_3 = \frac{k}{1+k}(x_2^2 + (1 + ak)x_1x_2 + (1 - a)x_1x_3 + 2x_2x_3 + x_3^2) \end{cases}$$

Exemplo 7. Na generalização da população bernsteiniana de zigotos com diferenciação sexual a nível de genes denotaremos a frequência do genótipo X_iY_j por x_{ij} , ($1 \leq i \leq n, 1 \leq j \leq m$), de modo que o operador evolução será

$$x'_{kl} = \sum_{i,t=1}^n \sum_{j,s=1}^m p_{(ij,ts)}(X_kY_l)x_{ij}x_{ts}.$$

Como $p_{(ij,ij)}(X_iY_j) = 1$ e $p_{(ij,ts)}(X_iY_s) = p_{(ij,ts)}(X_tY_j) = \frac{1}{2}$ para $(t,s) \neq (i,j)$ (portanto $p_{(ij,ts)}(X_kY_l) = 0$ para $(k,l) \neq (i,s)$ ou (t,j)), então temos

$$x'_{kl} = p_{(kl,kl)}(X_kY_l)x_{kl}^2 + \sum_{(j,t) \neq (l,k)} p_{(kj,tl)}(X_kY_l)x_{kj}x_{tl} + \sum_{(i,s) \neq (k,l)} p_{(il,ks)}(X_kY_l)x_{il}x_{ks}$$

ou, atribuindo os valores das probabilidades

$$x_{kl} = x_{kl}^2 + \sum_{(j,t) \neq (l,k)} \frac{1}{2}x_{kj}x_{tl} + \sum_{(i,s) \neq (k,l)} \frac{1}{2}x_{il}x_{ks}.$$

Como temos

$$\sum_{(j,t) \neq (l,k)} \frac{1}{2}x_{kj}x_{tl} = \sum_{(t,j) \neq (k,l)} \frac{1}{2}x_{tl}x_{kj} = \sum_{(i,s) \neq (k,l)} \frac{1}{2}x_{il}x_{ks}$$

então

$$x'_{kl} = x_{kl}^2 + \sum_{(t,j) \neq (k,l)} x_{tl} x_{kj} = \sum_{(t,j)} x_{tl} x_{kj}$$

ou seja

$$x'_{kl} = \left(\sum_j x_{kj} \right) \left(\sum_t x_{tl} \right).$$

No caso particular em que $n = m = 2$

$$x'_{kl} = (x_{1l} + x_{2l})(x_{k1} + x_{k2}) \quad 1 \leq k, l \leq 2$$

ou, escrevendo explicitamente,

$$\begin{cases} x'_{11} = (x_{11} + x_{21})(x_{11} + x_{12}) \\ x'_{12} = (x_{12} + x_{22})(x_{11} + x_{12}) \\ x'_{21} = (x_{11} + x_{21})(x_{21} + x_{22}) \\ x'_{22} = (x_{12} + x_{22})(x_{21} + x_{22}) \end{cases}$$

obtemos o operador evolução do Exemplo 3, denotando $x_{11}, x_{12}, x_{21}, x_{22}$ por x_1, x_2, x_3, x_4 , respectivamente.

Capítulo 2

Estruturas Gênicas.

Numa população de genótipos, a tabela populacional determina as relações probabilísticas entre as gerações. No entanto ela não fornece detalhes do que ocorre na passagem de uma geração para a seguinte. Biologicamente sabemos que ocorre um fenômeno de divisão celular chamado meiose. Nesse processo os genótipos “desintegram-se” em genes que os constituem, e a população transforma-se, assim, em genes alélicos. Em seguida, na ocorrência da fertilização, isto é, na união de dois gametas, juntam-se os genes alélicos formando novos genótipos, estes sendo componentes da nova geração da população. Assim sucessivamente os genótipos da população vão transformando-se em genes, e estes em genótipos.

Neste capítulo daremos a descrição matemática desses fenômenos, associando, assim, populações de genótipos e de alelos, até ora considerados diferenciadamente. Com isso faremos uma aproximação à realidade do que conhecemos como população de zigotos e de gametas.

Neste capítulo veremos um caso especial em que a população de zigotos, sob a condição de que os gametas são gerados pelos zigotos com probabilidades inalteradas entre as gerações (a lei da preservação de genes), atinge um estado de equilíbrio após uma única geração. Diremos, então, que a população possui *estrutura gênica*; estrutura gênica porque

a população “desintegra-se” em genes, isto é, através do binômio “meiose-fertilização” a população está associada a uma população de gametas.

2.1 População de Dois Níveis.

Pode-se dizer, em poucas palavras, que uma população de dois níveis consiste numa associação entre uma população de zigotos com os seus gametas através dos processos complementares de meiose e fertilização. Esquemáticamente esse fenômeno pode ser representado em termos de um quadro ou diagrama comutativo que relaciona os genótipos com os seus gametas através de um *operador meiose* e de um *operador fertilização*. Mais adiante iremos precisar estas definições.

Denotando o espaço de fase da população Z de genótipos por $\sigma(Z)$ e o da população de genes por $\sigma(G)$ os operadores evolução estão relacionadas pelo diagrama comutativo

$$\begin{array}{ccc} \sigma(Z) & \xrightarrow{V_Z} & \sigma(Z) \\ \mu \downarrow & \nearrow \varphi & \downarrow \mu \\ \sigma(G) & \xrightarrow{V_G} & \sigma(G) \end{array}$$

Diagrama 2.1

onde μ representa meiose e φ representa fertilização. Os elementos de Z serão chamados zigotos e os de G gametas. Desta forma estamos fazendo uma aproximação à realidade pela interpretação biológica dos termos. Na realidade o operador μ não transforma necessariamente o simplexo $\sigma(Z)$ no simplexo $\sigma(G)$. Isso só ocorre necessariamente em apenas um dos casos possíveis (Vide Proposição 2.1). Entretanto manteremos esta notação, $\sigma(G)$, como o espaço de chegada do operador μ .

As sucessivas transformações da população de zigotos em gametas, e, inversamente, da população de gametas em zigotos, podem ser representadas, naturalmente, como uma sequência do diagrama acima:

Diagrama 2.2

Devido à comutatividade do Diagrama 2.1, espera-se a existência de alguma relação envolvendo dados que se referem às duas populações em duas gerações consecutivas. Isso, de fato, ocorre com as frequências das duas populações. A evolução da frequência dos gametas está associada com a frequência dos zigotos como se pode ver no que segue.

A comutatividade do Diagrama 2.1 significa que

$$V_Z = \varphi\mu, \quad V_G = \mu\varphi \quad (2.1)$$

de onde

$$\mu V_Z = V_G\mu, \quad \varphi V_G = V_Z\varphi. \quad (2.2)$$

Assim temos, denotando $x' = V_Z(x)$ e $f' = V_G(f)$,

$$\mu(x') = \mu V_Z(x) = V_G\mu(x) = (\mu(x))'$$

$$\varphi(f') = \varphi V_G(f) = V_Z\varphi(f) = (\varphi(f))'.$$

Esquemáticamente, denotando $f_x = \mu(x)$ e $x_f = \varphi(f)$,

Diagrama 2.3

Diagrama 2.4

Então, se $\{x_n\}_0^\infty$ é uma trajetória da população de zigotos com a composição inicial x_0 , isto é, $x_n = V_Z^n x_0$, e $\{f_n\}_0^\infty$ é a trajetória correspondente da população dos gametas, $f_n = V_Z^n f_0$,

Diagrama 2.5

elas são relacionadas entre si pelas equações

$$f_n = \mu(x_n) \quad (n = 0, 1, 2, \dots) \quad (2.3)$$

$$x_n = \varphi(f_{n-1}) \quad (n = 1, 2, 3, \dots). \quad (2.4)$$

De fato, da equação (2.1) temos

$$V_Z^n = \varphi V_G^{n-1} \mu \quad \text{e} \quad V_G^n = \mu V_Z^{n-1} \varphi \quad (n = 1, 2, 3, \dots);$$

logo,

$$f_n = V_G^n(f_0) = \mu V_Z^{n-1} \varphi(f_0) = \mu V_Z^{n-1}(x_1) = \mu V_Z^n(x_0) = \mu(x_n),$$

$$x_n = V_Z^n(x_0) = \varphi V_G^{n-1} \mu(x_0) = \varphi V_G^{n-1}(f_0) = \varphi(f_{n-1}).$$

Pelas equações (2.3) e (2.4) fica claro que ambas as trajetórias convergem ou ambas divergem simultaneamente; no caso da convergência,

$$f_\infty = \mu(x_\infty), \quad x_\infty = \varphi(f_\infty).$$

Note que a única condição para que a trajetória $\{f_n\}_0^\infty$ seja “coberta” por uma trajetória $\{x_n\}_0^\infty$ da população de zigotos é que tenhamos

$$f_0 \in \text{Im} \mu.$$

De fato, se $f_0 = \mu(x_0)$, então pelo Diagrama 2.3 temos, indutivamente

Diagrama 2.6

de onde $f_n = \mu(x_n)$ e logo $x_n = V_Z(x_{n-1}) = \varphi\mu(x_{n-1}) = \varphi(f_{n-1})$.

Pela equação (2.3) a meiose mantém o índice da geração, e pela equação (2.4) a fertilização acrescenta-o de uma unidade. Isso corresponde com o sentido biológico dos operadores μ e φ . Fica, assim, claro que “se os zigotos são estáveis, então os gametas ficam estáveis na mesma geração”, e que “se os gametas são estáveis, então os zigotos ficam estáveis na geração seguinte”.

Existe uma correspondência natural 1 a 1 entre os conjuntos S_Z e S_G de pontos estáveis nos espaços de fase das duas populações:

$$S_Z \xrightleftharpoons[\varphi_0]{\mu_0} S_G$$

onde $\mu_0 = \mu|_{S_Z}$ e $\varphi_0 = \varphi|_{S_G}$. De fato como

$$x_0 \in S_Z \Rightarrow V_G\mu(x_0) = \mu\varphi\mu(x_0) = \mu V_Z(x_0) = \mu(x_0) \Rightarrow \mu(x_0) \in S_G$$

então $\text{Im}\mu_0 = \mu(S_Z) \subset S_G$, e de

$$f_0 \in S_G \Rightarrow V_Z\varphi(f_0) = \varphi\mu\varphi(f_0) = \varphi V_G(f_0) = \varphi(f_0) \Rightarrow \varphi(f_0) \in S_Z$$

temos $\text{Im}\varphi_0 = \varphi(S_G) \subset S_Z$. Logo,

$$\varphi_0\mu_0 = \varphi|_{S_G} \mu|_{S_Z} = \varphi\mu|_{S_Z} = V_Z|_{S_Z} = \mathbf{1},$$

$$\mu_0\varphi_0 = \mu|_{S_Z} \varphi|_{S_G} = \mu\varphi|_{S_G} = V_G|_{S_G} = \mathbf{1}.$$

2.2 A Lei da Preservação de Genes.

Num esquema como o Diagrama 2.1 pode-se dizer, grosseiramente, que a população dos gametas está em nível “mais baixo” em relação à população dos zigotos (o que nos lembra os átomos em relação às moléculas). Assim espera-se que o que acontece no nível “mais alto” seja regido pelo que ocorre no nível “mais baixo”.

É interessante notar que a preservação das probabilidades dos gametas “produzidos” pelos zigotos, portanto dos elementos da população de nível “mais baixo”, de fato provoca uma reação imediata de estabilidade nos elementos da população de nível “mais alto”, os zigotos, como veremos em seguida.

Suponhamos, então, que na população dos gametas os genes sejam preservados, isto é,

$$\mu V_Z = \mu.$$

Mais precisamente esta equação significa que a probabilidade dos gametas gerados pelos zigotos numa determinada geração é preservada na geração seguinte. Esta é a “lei da preservação”, expressando a indivisibilidade dos gametas. Gametas indivisíveis são interpretados como sendo genes.

Uma população cujo operador evolução satisfaz as condições

$$V = \varphi\mu, \quad \mu V = \mu$$

é dita uma *população de dois-níveis* e estas condições são ditas a *estrutura gênica* da população.

A existência de uma estrutura gênica numa população garante a sua estabilidade após decorrer uma única geração. De fato, de $\mu V = \mu$ decorre que $\varphi\mu V = \varphi\mu$ e logo

$$V^2 = V \tag{2.5}$$

ou, em outras palavras, $V|_{\mathcal{I}_m V} = 1$. Assim temos o

Teorema 2.1 *Se uma população possui estrutura gênica, ela será estável depois de uma única geração, independentemente de sua composição inicial.*

Este princípio é conhecido como o “princípio de estabilidade” (para populações com estrutura gênica). Observe, porém, que a equação $\mu V_Z = \mu$ não significa necessariamente que $V_G = 1$. Isso só ocorre quando μ é sobrejetor; de fato para todo $y \in \sigma(G)$,

$\mu\varphi(y) = \mu\varphi\mu(x) = \mu V(x) = \mu(x) = y$. Reciprocamente se $V_G = 1$ é evidente, pela primeira das equações (2.2), que $\mu V_Z = \mu$.

Antes de exemplificarmos a estrutura gênica de populações de dois níveis, verifiquemos a estabilidade nas populações mendelianas de gametas. Na população mendeliana de gametas, $G = \{A_1, A_2\}$, as equações evolucionárias são dadas por

$$\begin{cases} x'_1 = x_1^2 + x_1x_2 = x_1(x_1 + x_2) = x_1 \\ x'_2 = x_2^2 + x_1x_2 = x_2(x_2 + x_1) = x_2. \end{cases}$$

Logo $V(x_1, x_2) = (x_1, x_2)$, para todo $(x_1, x_2) \in \sigma(G)$, isto é, esta população é absolutamente estável. Genericamente, se $G_m = \{A_1, A_2, \dots, A_m\}$, a população mendeliana de gametas com m alelos, cujas equações evolucionárias são dadas por

$$x'_k = x_k^2 + \sum_{i \neq k} x_i x_k = x_k \left(\sum_{i=1}^n x_i \right) = x_k \quad (k = 1, 2, \dots, m)$$

também é absolutamente estável. Isso significa que o operador evolução satisfaz $V_G = 1$.

Exemplo 1. As equações evolucionárias da população mendeliana de zigotos, Z , são dadas por

$$V \begin{cases} x'_1 = x_1^2 + x_1x_3 + \frac{1}{4}x_3^2 \\ x'_2 = x_2^2 + x_2x_3 + \frac{1}{4}x_3^2 \\ x'_3 = \frac{1}{2}x_3^2 + 2x_1x_2 + x_1x_3 + x_2x_3 \end{cases}$$

as quais podem ser escritas na forma

$$x'_1 = f_1^2(x), \quad x'_2 = f_2^2(x), \quad x'_3 = 2f_1(x)f_2(x)$$

onde

$$f_1(x) = x_1 + \frac{1}{2}x_3, \quad f_2(x) = x_2 + \frac{1}{2}x_3 \quad (2.6)$$

de modo que V pode ser escrito como uma composição, $V = \varphi\mu$, de $\mu = (f_1, f_2)$ e $\varphi = (x_1, x_2, x_3)$ onde

$$x_1(f_1, f_2) = f_1^2, \quad x_2(f_1, f_2) = f_2^2, \quad x_3(f_1, f_2) = 2f_1f_2. \quad (2.7)$$

Observe que as coordenadas de μ são formas lineares e as de φ quadráticas. Note, ainda, que μ satisfaz a lei da preservação de genes, $\mu V = \mu$; de fato

$$f_1(x) + f_2(x) = x_1 + x_2 + x_3 = 1$$

no simplexo, portanto,

$$\begin{aligned} f_1(x') &= x'_1 + \frac{1}{2}x'_3 \\ &= f_1^2(x) + \frac{1}{2}(2f_1(x)f_2(x)) \\ &= f_1(x)(f_1(x) + f_2(x)) \\ &= f_1(x) \end{aligned}$$

e analogamente

$$\begin{aligned} f_2(x') &= x'_2 + \frac{1}{2}x'_3 \\ &= f_2^2(x) + f_1(x)f_2(x) \\ &= f_2(x)(f_2(x) + f_1(x)) \\ &= f_2(x). \end{aligned}$$

Portanto, a população mendeliana de zigotos possui estrutura gênica. Além disso, interpretando f_1, f_2 como sendo os genes¹ A_1, A_2 da população mendeliana de gametas, sendo esta população estável, isto é, $V_G = 1$, temos que $\mu\varphi=1$. Esquemáticamente,

$$\begin{array}{ccc} \sigma(Z) & \xrightarrow{V} & \sigma(Z) \\ \mu \downarrow & \nearrow \varphi & \downarrow \mu \\ \sigma(G) & \xrightarrow{1} & \sigma(G) \end{array}$$

Diagrama 2.7

Exemplo 2. Na população mendeliana de zigotos com m alelos, Z_n , o operador evolução é dado por $V(x) = (x'_{11}, \dots, \underbrace{x'_{k1}, \dots, x'_{kk}}_{\text{genes}}, \dots, x'_{mm})$ onde

$$\begin{cases} x'_{kk} = (x_{kk} + \frac{1}{2} \sum_{j \neq k} x_{kj})^2 \\ x'_{kl} = 2(x_{kk} + \frac{1}{2} \sum_{j \neq k} x_{kj})(x_{ll} + \frac{1}{2} \sum_{j \neq l} x_{lj}) \quad (l \neq k) \end{cases}$$

¹a rigor seriam interpretados como sendo as probabilidades desses genes e os índices 1 e 2 como os genes.

Escrevendo na forma

$$x'_{kk} = f_k^2, \quad x'_{kl} = 2f_k f_l \quad (l \neq k)$$

onde

$$f_i = x_{ii} + \frac{1}{2} \sum_{j \neq i} x_{ij}, \quad i = 1, 2, \dots, m$$

define-se o operador meiose por $\mu = (f_1, \dots, f_m)$ e o operador fertilização

$$\varphi = (x_{11}, \dots, \underbrace{x_{k1}, \dots, x_{kk}}_{\text{...}}, \dots, x_{mm})$$

onde

$$x_{kk} = f_k^2, \quad x_{kl} = 2f_k f_l \quad (l \neq k)$$

Assim, temos $V = \varphi\mu$ com as coordenadas de μ sendo lineares e as de φ sendo quadráticas.

Na soma $\sum_i f_i$ os termos de índices iguais, x_{ii} , aparecerão com coeficientes 1, e os de índices diferentes, x_{ij} , com coeficientes $\frac{1}{2}$. Como $x_{ij} = x_{ji}$ então, colocando na forma x_{ij} com $j < i$, o coeficiente de cada x_{ij} ($j < i$) é $\frac{1}{2} + \frac{1}{2} = 1$. Logo, a soma dos termos de índices diferentes, x_{ij} , é

$$\sum_{j < 2} x_{2j} + \sum_{j < 3} x_{3j} + \dots + \sum_{j < m} x_{mj}$$

de modo que

$$\sum_i f_i = \sum_{i=1}^m x_{ii} + \sum_{i=1}^m \sum_{j < i} x_{ij} = \sum_{i=1}^m \sum_{j \leq i} x_{ij} = 1.$$

Então, temos

$$\begin{aligned} f_i(x') &= x'_{ii} + \frac{1}{2} \sum_{j \neq i} x'_{ij} \\ &= f_i^2(x) + \frac{1}{2} \sum_{j \neq i} 2f_i(x)f_j(x) \\ &= f_i(x)(f_i(x) + \sum_{j \neq i} f_j(x)) \\ &= f_i(x)(\sum_j f_j(x)) \\ &= f_i(x) \end{aligned}$$

para todo $i = 1, 2, \dots, m$, e portanto a lei de preservação de genes, $\mu V = \mu$, é satisfeita.

Assim, genericamente a população mendeliana de zigotos com m alelos possui estrutura

gênica. Além disso, associando as m formas lineares f_i com os m alelos $A_1, A_2, \dots, A_m$ da população G_m de m gametas, sendo esta população estável, isto é, $V_{G_m} = 1$, temos também $\mu\varphi = 1$. Esquemáticamente

$$\begin{array}{ccc} \sigma(Z_m) & \xrightarrow{V} & \sigma(Z_m) \\ \mu \downarrow & \nearrow \varphi & \downarrow \mu \\ \sigma(G_m) & \xrightarrow{1} & \sigma(G_m) \end{array}$$

Diagrama 2.8

Exemplo 3. O operador evolução definido pela lei da quadrilha

$$V \begin{cases} x'_1 = (x_1 + x_2)(x_1 + x_3) \\ x'_2 = (x_1 + x_2)(x_2 + x_4) \\ x'_3 = (x_3 + x_4)(x_1 + x_3) \\ x'_4 = (x_3 + x_4)(x_2 + x_4) \end{cases}$$

pode ser escrito na forma

$$x'_1 = f_1(x)f_3(x), \quad x'_2 = f_1(x)f_4(x), \quad x'_3 = f_2(x)f_3(x), \quad x'_4 = f_2(x)f_4(x)$$

onde

$$f_1(x) = x_1 + x_2, \quad f_2(x) = x_3 + x_4, \quad f_3(x) = x_1 + x_3, \quad f_4(x) = x_2 + x_4.$$

sendo $x = (x_1, x_2, x_3, x_4)$. Definindo $\mu = (f_1, f_2, f_3, f_4)$ e $\varphi = (x_1, x_2, x_3, x_4)$ onde

$$x_1(f) = f_1f_3, \quad x_2(f) = f_1f_4, \quad x_3(f) = f_2f_3, \quad x_4(f) = f_2f_4$$

sendo $f = (f_1, f_2, f_3, f_4)$, então temos que $V = \varphi\mu$. Note as coordenadas lineares em μ e quadráticas em φ . Ainda temos que, sendo $x' = (x'_1, x'_2, x'_3, x'_4)$,

$$\begin{aligned} \mu(x') &= (f_1(x'), f_2(x'), f_3(x'), f_4(x')) \\ &= (x'_1 + x'_2, x'_3 + x'_4, x'_1 + x'_3, x'_2 + x'_4) \\ &= ((x_1 + x_2) \sum_{i=1}^4 x_i, (x_3 + x_4) \sum_{i=1}^4 x_i, (x_1 + x_3) \sum_{i=1}^4 x_i, (x_2 + x_4) \sum_{i=1}^4 x_i) \\ &= (x_1 + x_2, x_3 + x_4, x_1 + x_3, x_2 + x_4) \\ &= \mu(x) \end{aligned}$$

no simplexo, portanto $\mu V = \mu$. Logo a população definida pela lei da quadrilha possui estrutura gênica. Neste exemplo o operador μ transforma o simplexo Δ^3 em $\Delta_2^3 = \{(x_1, \dots, x_4) : x_1, \dots, x_4 \geq 0, \sum_{i=1}^4 x_i = 2\}$, embora esta transformação não seja sobrejetora; de fato o ponto $(2, 0, 0, 0) \in \Delta_2^3$, por exemplo, não pertence a $\text{Im}(\mu)$.

Exemplo 4. A generalização da lei da quadrilha é dada por

$$x'_{kl} = \sum_{i=1}^m x_{ki} \sum_{j=1}^n x_{jl}$$

onde $k = 1, \dots, n$ e $l = 1, \dots, m$, o que também pode ser escrito na forma

$$x'_{kl} = f_k(x) h_l(x)$$

onde $f_k(x) = \sum_{i=1}^m x_{ki}$ e $h_l(x) = \sum_{j=1}^n x_{jl}$. Define-se, então, o operador meiose $\mu = (f_1, \dots, f_n, h_1, \dots, h_m)$ cujas coordenadas são formas lineares e o operador fertilização, cujas coordenadas são formas quadráticas, $\varphi = (x_{11}, \dots, x_{nm})$ onde

$$x_{kl}(f, h) = f_k h_l,$$

de forma que temos a estrutura de dois níveis: $V = \varphi\mu$. Como

$$\begin{aligned} f_k(x') &= \sum_{i=1}^m x'_{ki} = \sum_{i=1}^m \sum_{t=1}^m x_{kt} \sum_{s=1}^n x_{si} \\ &= \sum_{t=1}^m x_{kt} \left(\sum_{i=1}^m \sum_{s=1}^n x_{si} \right) = \sum_{t=1}^m x_{kt} \\ &= f_k(x) \end{aligned}$$

e

$$\begin{aligned} h_l(x') &= \sum_{j=1}^n x'_{jl} = \sum_{j=1}^n \sum_{t=1}^m x_{jt} \sum_{s=1}^n x_{sl} \\ &= \sum_{s=1}^n x_{sl} \left(\sum_{j=1}^n \sum_{t=1}^m x_{jt} \right) = \sum_{s=1}^n x_{sl} \\ &= h_l(x) \end{aligned}$$

então a lei da preservação de genes, $\mu V = \mu$, também é satisfeita. Logo esta população possui estrutura gênica. Na realidade se colocarmos as nm coordenadas de $x = (x_{11}, \dots, x_{nm})$

na forma matricial

$$x = \begin{pmatrix} x_{11} & \dots & x_{1m} \\ x_{21} & \dots & x_{2m} \\ \vdots & & \vdots \\ x_{n1} & \dots & x_{nm} \end{pmatrix}$$

a forma linear f_k seria a soma da k -ésima linha da matriz, e a forma linear h_l seria a soma da l -ésima coluna da mesma matriz. Neste caso a lei da quadrilha generalizada teria a seguinte forma matricial

$$x' = \begin{pmatrix} f_1 h_1 & \dots & f_1 h_m \\ f_2 h_1 & \dots & f_2 h_m \\ \vdots & & \vdots \\ f_n h_1 & \dots & f_n h_m \end{pmatrix}$$

Evidentemente se $x \in \Delta^{nm-1}$ então $\sum_{k=1}^n f_k = \sum_{i,j} x_{ij} = 1$ e, da mesma forma $\sum_{l=1}^m h_l = 1$. Então fica claro que $\text{Im}\mu \subset \Delta_2^{nm-1} = \{(x_{11}, \dots, x_{nm}) \mid x_{ij} \geq 0, 1 \leq i \leq n, 1 \leq j \leq m, \sum_{i,j} x_{ij} = 2\}$. A transformação μ de Δ^3 em Δ_2^{nm-1} , no entanto, não é sobrejetora; basta tomar, por exemplo, o elemento $P = (2, 0, \dots, 0) \in \Delta_2^{nm-1}$, como $x_{ij} \geq 0$ para todo i e j , as últimas m coordenadas nulas do elemento nos permite concluir que $x_{ij} = 0, \forall i, \forall j$, logo $P \notin \text{Im}\mu$.

Exemplo 5. O operador evolução descrito no Exemplo 6 da seção 1.6 pode ser escrito da seguinte forma

$$\begin{cases} x'_1 = x_1(x_1 + x_2 + x_3) + ax_1(x_3 - kx_2) \\ x'_2 = \frac{1}{1+k}[(x_2 + x_3)(x_1 + x_2 + x_3) - ax_1(x_3 - kx_2)] \\ x'_3 = \frac{k}{1+k}[(x_2 + x_3)(x_1 + x_2 + x_3) - ax_1(x_3 - kx_2)], \end{cases} \quad (2.8)$$

onde $|a| \leq 1, 0 \leq k \leq |a|^{-1}$. Podemos extrair deste operador um exemplo de uma população que não possui estrutura gênica, devido ao número insuficiente de propriedades lineares que expressam a lei da preservação de genes. De fato, para $a \neq 0$ a única forma linear preservada, isto é, tal que $f(x') = f(x)$, é a soma das coordenadas

$$\alpha x'_1 + \beta x'_2 + \gamma x'_3 = \alpha x_1 + \beta x_2 + \gamma x_3.$$

Esta equação, sendo válida no simplexo, tem, no espaço todo, a forma quadrática

$$\alpha x'_1 + \beta x'_2 + \gamma x'_3 = (\alpha x_1 + \beta x_2 + \gamma x_3)(x_1 + x_2 + x_3). \quad (2.9)$$

Por (2.8) temos

$$\alpha x'_1 + \beta x'_2 + \gamma x'_3 = (\alpha x_1 + \frac{\beta + \gamma k}{1 + k}(x_2 + x_3))(x_1 + x_2 + x_3) + (\alpha - \frac{\beta + \gamma k}{1 + k})a x_1(x_3 - k x_2).$$

Comparando com (2.9) os coeficientes de termo x_2^2 temos

$$\beta = \frac{\beta + \gamma k}{1 + k},$$

e comparando os coeficientes de termo x_3^2 temos

$$\gamma = \frac{\beta + \gamma k}{1 + k},$$

logo $\beta = \gamma$. Comparando agora os coeficientes de termo $x_1 x_3$ temos

$$\alpha + \gamma = (\alpha + \frac{\beta + \gamma k}{1 + k}) + (\alpha - \frac{\beta + \gamma k}{1 + k})a,$$

isto é,

$$\alpha + \gamma = (\alpha + \gamma) + (\alpha - \gamma)a,$$

de onde

$$(\alpha - \gamma)a = 0.$$

Como $a \neq 0$ então temos $\alpha = \gamma$. Assim, para $a \neq 0$, a única forma linear f que satisfaz a lei da preservação é

$$f_\alpha(x) = \alpha(x_1 + x_2 + x_3), \quad \alpha \in \mathbb{R}$$

de modo que as coordenadas de $\mu = (\dots f_\alpha \dots)_\alpha$ são diferenciadas pela constante α apenas. Portanto, se existirem um operador quadrático φ e um operador linear μ tal que $V = \varphi\mu$ e $\mu V = \mu$ então cada coordenada de V tem a forma

$$x' = \sum_{\alpha, \beta} \lambda_{\alpha\beta} f_\alpha f_\beta$$

ou seja

$$x' = \sum_{\alpha, \beta} \lambda_{\alpha\beta} \alpha \beta (x_1 + x_2 + x_3)^2 = (\sum_{\alpha, \beta} \lambda_{\alpha\beta} \alpha \beta) (x_1 + x_2 + x_3)^2. \quad (2.10)$$

Basta, agora, verificar que o operador evolução da população deste exemplo, definido pelas equações (2.8), não é da forma (2.10).

Em todos estes exemplos observamos que as coordenadas do operador φ são formas quadráticas, razão pela qual φ será definido como um *operador quadrático*. A razão dessas formas quadráticas está relacionada com o fato da população ser diplóide, isto é, cada genótipo da população é constituído por dois genes alelos. No entanto quando lidamos com populações que não são diplóides, o operador φ deixa de ser quadrático e torna a ser cúbico, quártico, quártico, etc. dependendo da população ser triplóide, tetraplóide, pentaplóide, etc. Daremos, a seguir, um exemplo de ocorrência desse multiploidismo. A população será triplóide com dois alelos e possui estrutura gênica.

Exemplo 6. O operador evolução da população é definido por

$$V \begin{cases} x'_1 = (x_1 + \frac{2}{3}x_2 + \frac{1}{3}x_3)^3 \\ x'_2 = 3(x_1 + \frac{2}{3}x_2 + \frac{1}{3}x_3)^2(x_4 + \frac{1}{3}x_2 + \frac{2}{3}x_3) \\ x'_3 = 3(x_1 + \frac{2}{3}x_2 + \frac{1}{3}x_3)(x_4 + \frac{1}{3}x_2 + \frac{2}{3}x_3)^2 \\ x'_4 = (x_4 + \frac{1}{3}x_2 + \frac{2}{3}x_3)^3, \end{cases}$$

o qual pode ser escrito na forma

$$x'_1 = f_1(x)^3, \quad x'_2 = 3f_1(x)^2 f_2(x), \quad x'_3 = 3f_1(x) f_2(x)^2, \quad x'_4 = f_2(x)^3,$$

onde

$$f_1(x) = (x_1 + \frac{2}{3}x_2 + \frac{1}{3}x_3), \quad f_2(x) = (x_4 + \frac{1}{3}x_2 + \frac{2}{3}x_3).$$

Definimos, então, o operador meiose por $\mu = (f_1, f_2)$ e o operador fertilização por $\varphi = (x_1, x_2, x_3, x_4)$ onde

$$x_1(f) = f_1^3, \quad x_2(f) = 3f_1^2 f_2, \quad x_3(f) = 3f_1 f_2^2, \quad x_4(f) = f_2^3,$$

de modo que $V = \varphi\mu$. Como também temos

$$\begin{aligned} f_1(x') &= x'_1 + \frac{2}{3}x'_2 + \frac{1}{3}x'_3 \\ &= f_1^3(x) + \frac{2}{3}3f_1(x)^2 f_2(x) + \frac{1}{3}3f_1(x) f_2^2(x) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
&= f_1(x)(f_1^2(x) + 2f_1(x)f_2(x) + f_2^2(x)) \\
&= f_1(x)(f_1(x) + f_2(x))^2 \\
&= f_1(x)(x_1 + x_2 + x_3 + x_4)^2 \\
&= f_1(x)
\end{aligned}$$

no simplexo e, semelhantemente,

$$\begin{aligned}
f_2(x') &= x'_4 + \frac{1}{3}x'_2 + \frac{2}{3}x'_3 \\
&= f_2^3(x) + 2f_1(x)f_2^2(x) + f_1^2(x)f_2(x) \\
&= f_2(x)(f_2^2(x) + 2f_1(x)f_2(x) + f_1^2(x)) \\
&= f_2(x)(f_2(x) + f_1(x))^2 \\
&= f_2(x)
\end{aligned}$$

então $\mu(x') = \mu(x)$, ou seja, $\mu V = \mu$. Logo, existe uma estrutura gênica nesta população. Além disso, é evidente que neste exemplo μ é sobrejetor, de modo que $\mu\varphi = 1$.

No próximo exemplo a população será triplóide com 6 alelos e ainda possui estrutura gênica. O operador deste exemplo é equivalente à lei da quadrilha para populações triplóides.

Exemplo 7. Seja um operador evolução dado pela equação $V = \varphi\mu$, com

$$\mu = (f_1, f_2, g_1, g_2, h_1, h_2)$$

onde

$$\left\{ \begin{array}{l} f_1(x) = x_1 + x_2 + x_3 + x_4 \\ f_2(x) = x_5 + x_6 + x_7 + x_8 \\ g_1(x) = x_1 + x_2 + x_5 + x_6 \\ g_2(x) = x_3 + x_4 + x_7 + x_8 \\ h_1(x) = x_1 + x_3 + x_5 + x_7 \\ f_1(x) = x_2 + x_4 + x_6 + x_8 \end{array} \right.$$

e $\varphi = (x_1, \dots, x_8)$ onde

$$x_{4i+2j+k} = f_{i+1}g_{j+1}h_k \quad (i, j = 0, 1; \quad k = 1, 2)$$

ou, explicitamente,

$$x_1 = f_1 g_1 h_1, \quad x_2 = f_1 g_1 h_2, \quad x_3 = f_1 g_2 h_1, \quad x_4 = f_1 g_2 h_2,$$

$$x_5 = f_2 g_1 h_1, \quad x_6 = f_2 g_1 h_2, \quad x_7 = f_2 g_2 h_1, \quad x_8 = f_2 g_2 h_2.$$

Portanto, as coordenadas de V são

$$x'_{4i+2j+k} = f_{i+1}(x)g_{j+1}(x)h_k(x) \quad (i, j = 0, 1; \quad k = 1, 2).$$

Observe que $f_1(x) + f_2(x) = g_1(x) + g_2(x) = h_1(x) + h_2(x) = x_1 + \dots + x_8 = 1$ no simplexo.

Observando, também, que

$$\begin{aligned} f_1(x') &= x'_1 + x'_2 + x'_3 + x'_4 \\ &= f_1 g_1 h_1(x) + f_1 g_1 h_2(x) + f_1 g_2 h_1(x) + f_1 g_2 h_2(x) \\ &= f_1(x)(g_1 h_1(x) + g_1 h_2(x) + g_2 h_1(x) + g_2 h_2(x)) \\ &= f_1(x)(g_1(x)(h_1(x) + h_2(x)) + g_2(x)(h_1(x) + h_2(x))) \\ &= f_1(x)(g_1(x) + g_2(x)) \\ &= f_1(x) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} g_1(x') &= x'_1 + x'_2 + x'_5 + x'_6 \\ &= f_1 g_1 h_1(x) + f_1 g_1 h_2(x) + f_2 g_1 h_1(x) + f_2 g_1 h_2(x) \\ &= g_1(x)(f_1 h_1(x) + f_1 h_2(x) + f_2 h_1(x) + f_2 h_2(x)) \\ &= g_1(x)(f_1(x) + f_2(x)) \\ &= g_1(x) \end{aligned}$$

e, semelhantemente, $f_2(x') = f_2(x)$, $g_2(x') = g_2(x)$, $h_1(x') = h_1(x)$, $h_2(x') = h_2(x)$, temos $\mu(x') = \mu(x)$, isto é, $\mu V = \mu$. Então, a população possui estrutura gênica. Note que μ transforma Δ^5 em $\Delta_3^5 = \{(x_1, \dots, x_5) : x_1, \dots, x_5 \geq 0, \sum_{i=1}^5 x_i = 3\}$. Entretanto μ não é sobrejetor; de fato $(3, 0, \dots, 0) \notin \text{Im} \mu$. Consequentemente, $\mu \varphi \neq 1$.

2.3 Estrutura Gênica.

Em todos os exemplos expostos na seção anterior pode-se ver que o operador meiose μ um dos dois que constituem a estrutura de dois níveis, $V = \varphi\mu$, é constituído por formas lineares. Enquanto que o grau do operador fertilização é determinado pela “ploidia” da população. Nas populações de dois níveis (ou com estrutura gênica) temos ainda a lei da preservação de genes, $\mu V = \mu$, satisfeita. Em termos de coordenadas isso significa que

$$f(Vx) = f(x) \quad (2.11)$$

onde x pertence ao simplexo ou espaço de fase da população. Uma forma linear que satisfaz a condição (2.11) será dita *invariante*. O problema em estabelecer estrutura gênica não está no operador μ , mas sim no operador φ , porque sendo cada forma linear que compõe uma coordenada de μ interpretada como sendo um gene, deve-se considerar todos os diferentes alelos possíveis, isto é, deve-se esgotar todas as formas invariantes possíveis². Logo, para que a estrutura gênica seja “interpretável” biologicamente, não apenas sendo um problema matemático, é preciso começar com a determinação de todas essas formas invariantes³. Como também o grau do operador φ depende da “ploidia” da população, o que dificulta em muito a descrição matemática do problema, trataremos apenas o caso em que a população seja diplóide, de modo que o operador fertilização será aqui considerado como sendo um operador quadrático.

Consideremos, então, o espaço vetorial I_V de todas as formas lineares invariantes. Seja m a sua dimensão ($m \leq n$). Como o operador V leva o simplexo em si mesmo, a forma linear

$$s(x) = x_1 + \dots + x_n \quad (2.12)$$

satisfaz $s(x') = s(x)$, portanto é invariante. Logo $m \geq 1$.

Apelando, ainda, ao sentido biológico dos termos, cada coeficiente de cada uma

²na verdade com algumas condições que logo serão expostas.

³sujeitas a condições que são descritas em seguida.

das formas invariantes que definem o operador meiose representa exatamente a probabilidade de ocorrência do gene representado pelo índice da variável a que está ligado o coeficiente, no processo de meiose do genótipo representado pela coordenada em que está localizada a forma linear. Como probabilidades, então os seus valores devem estar em $[0,1]$. Como a natureza de um genótipo, puro ou híbrido, determina a característica zigótica da célula, isto é, homozigota ou heterozigota, e como o estado híbrido deve-se a sua existência à pureza dos seus componentes (veja seção 1.5), devemos considerar, sempre, a existência de células homozigotas na população. Isso significa que cada forma linear invariante, componente do operador meiose, deve possuir obrigatoriamente pelo menos um coeficiente igual a 1. Devemos restringir, portanto, o espaço I_V aos elementos que satisfaçam estas condições: os coeficientes são não-negativos e que o maior deles é exatamente 1. A quantidade destes elementos representa exatamente o número de alelos diferentes que constituem os genótipos da população. Interpretando geometricamente, esses elementos formam a base de um cone poliedral, C_V , definido como sendo o conjunto de todas as combinações lineares com coeficientes não-negativos, dessas formas invariantes: $f_1, f_2, \dots, f_N$, isto é,

$$C_V = \left\{ \sum_{i=1}^N c_i f_i \mid c_i \geq 0, i = 1, \dots, N \right\}.$$

Observe, porém, que estas formas invariantes não-negativas podem não ser linearmente independentes, como elementos do espaço I_V . Como C_V não é um subespaço vetorial não podemos falar em $\dim C_V = N$. Devemos dizer apenas que N é o número de formas invariantes “não-negativas” e “normalizadas” no sentido de que o maior dos coeficientes é 1. O que sabemos é que N , para que “se esgote todas as formas invariantes” como falamos anteriormente, deve ser no mínimo⁴ igual a m , a dimensão de I_V ⁵. Na terminologia de Lyubich em [4], um operador evolução V será *regular*⁶ quando $N = m$. O adjetivo “poliedral” vem do fato de que geometricamente o cone é constituído por diversas faces e que se fosse “truncado” tornar-se-ia um poliedro, ou pirâmide, ao invés de um cone

⁴e não no máximo, como se pode querer pensar!

⁵isso bate com o sentido geométrico de cone.

⁶neste trabalho todo operador evolução V será regular.

“redondo”. Como a forma linear s , definida por (2.12), é invariante e os seus coeficientes não só são não-negativos como, mais do que isso, são positivos (e iguais a 1) então $s \in C_V$ e, mais do que isso, s deve estar no interior de C_V . O seguinte resultado decorre desse fato, admitindo o operador V regular.

Proposição 2.1 *Se a base $f_1, f_2, \dots, f_m$ do cone C_V é linearmente independente então*

$$\sum_{i=1}^m f_i = s.$$

Demonstração. Como s está no interior de C_V então $s = \sum_{i=1}^m c_i f_i$ com $c_i > 0$ ($i = 1, \dots, m$). Como os coeficientes de s são iguais a 1, enquanto que os de f_i são não-negativos e cada uma destas formas possui o coeficiente 1, então $c_i \leq 1$. Se, por acaso, $c_1 < 1$, então os coeficientes de $s_1 = s - c_1 f_1$ são ainda positivos, porque os coeficientes de f_1 são positivos menores do que 1. Mas isso significa que s_1 está no interior de C_V , o que contradiz o fato de que s_1 fica na face determinada por $f_2, \dots, f_m$, se a base do cone for l.i. $\square$

Como existe um ponto interior podemos concluir, então, que o cone é “sólido”, no sentido de que o cone possui todos os pontos interiores, isto é, o cone é constituído pela “casca” e pela parte interna.

A dependência e independência linear são, na verdade, as razões porque existem, como vimos na seção anterior, dois tipos de estrutura gênica, de acordo com a condição $\mu\varphi = 1$ sendo satisfeita ou não.

Sendo $f_1, f_2, \dots, f_m$ a base “normal” de C_V façamos a seguinte definição.

Definição 2.1 *A transformação $\mu : \Delta^{n-1} \longrightarrow \mathbb{R}^m$ definida por $y_i = f_i(x)$, $i = 1, \dots, m$, é chamada de o operador meiose da população.*

Evidentemente temos $\mu V = \mu$ por causa das invariâncias das formas f_i . Res-

tringindo $\text{Im}\mu$ ao simplexo $\sigma(G)$ de $\mathbb{R}^m$ o operador meiose toma a forma

$$\mu : x = (\dots, x(z), \dots) \in \sigma(Z) \longmapsto (\dots, f_x(g), \dots) \in \sigma(G)$$

onde $x(z)$ é a frequência do zigoto z , $f_x(g)$ a frequência do gameta g e

$$f_x(g) = \sum_z p_z(g)x(z).$$

A constante $p_z(g)$ representa a probabilidade de formar o gameta g no processo da divisão celular, a meiose, do zigoto z .

Definição 2.2 *O operador evolução V possui estrutura gênica se existe uma transformação quadrática $\varphi : \mathbb{R}^m \rightarrow \sigma^{n-1}$ com coeficientes não-negativos talque $V = \varphi\mu$. A transformação φ é chamada o operador fertilização da população.*

A estabilidade na segunda geração, $V^2 = V$, decorre da existência de estrutura gênica. (vide Teorema 2.1)

Restrita ao simplexo $\sigma(G)$ temos o operador fertilização dado por

$$\varphi : f = (\dots, f(g), \dots, f(h), \dots) \in \sigma(G) \longmapsto (\dots, x_f(z), \dots) \in \sigma(Z)$$

onde $f(g)$ e $f(h)$ são as frequências de ocorrências dos gametas g , h e $x_f(z)$ a frequência do zigoto z e

$$x_f(z) = \sum_{g,h} p_{(g,h)}(z)f(g)f(h).$$

A constante $p_{(g,h)}(z)$ representa a probabilidade de formar o zigoto z na fusão dos gametas g e h ; pressupõe-se, aqui, a simetria em relação a g e h .

Pela definição do operador evolução, considerando o Diagrama 2.1, a equação evolucionária para os zigotos é dada por

$$x'(z) = \sum_{g,h} p_{(g,h)}(z)f_x(g)f_x(h)$$

e a equação evolucionária para os gametas é dada por

$$f'(g) = \sum_z p_z(g)x_f(z).$$

Definição 2.3 *Se as formas invariantes $f_1, \dots, f_m$ são linearmente independentes, a estrutura gênica do operador é dita elementar.*

A relação entre a independência linear das formas invariantes e o fato do operador μ ser sobrejetor, como foi constatado em alguns exemplos da seção anterior, é dada pelo seguinte resultado.

Proposição 2.2 *As formas invariantes $\{f_1, \dots, f_m\}$ são linearmente independentes se e somente se o operador μ é sobrejetor.*

Demonstração. Seja $y = (y_1, \dots, y_m) \in \mathbb{R}^m$. Pela decomposição

$$s = \sum_{i=1}^m f_i,$$

graças a independência linear de $\{f_1, \dots, f_m\}$, concluímos que se uma variável aparece em f_i com coeficiente 1, ela não aparecerá nas demais formas f_j ($j \neq i$). Podemos assumir que a variável x_i aparece em f_i com coeficiente 1. Então temos

$$f_i = x_i + \sum_{j=1}^{\delta} c_{ij} x_{m+j} \quad (i = 1, \dots, m; \delta = n - m; c_{ij} \in [0, 1]).$$

Assim o problema de achar $x \in \mathbb{R}^n$ talque $y = \mu(x)$ reduz-se à resolução do sistema linear

$$\left\{ x_i + \sum_{j=1}^{\delta} c_{ij} x_{m+j} = y_i, \right.$$

o que é naturalmente compatível e indeterminado, portanto existe uma solução. Logo, se $f_1, \dots, f_m$ é l.i. então μ é sobrejetor. Reciprocamente se, por exemplo, f_1 é uma combinação linear das demais formas, $f_1 = \sum_{i=2}^m c_i f_i$, então o ponto $(1, 0, \dots, 0) \in \mathbb{R}^m$, por exemplo, não pertence a imagem de $\mu = (f_1, f_2, \dots, f_m)$, o que contradiz a hipótese de μ ser sobrejetor. $\square$

Se a população é de dois níveis, já vimos que μ é sobrejetor quando e somente quando $\mu\varphi = 1$, ou seja, considerando o Diagrama 2.1, $V_G = 1$. Com a Proposição 2.2 fica

claro, então, que uma população possui estrutura gênica elementar se e somente se existe um operador quadrático φ talque

$$V = \varphi\mu \quad \text{e} \quad \mu\varphi = 1$$

onde V é o operador evolução e μ é o operador meiose. Esquematicamente a estrutura gênica elementar é representada pelo diagrama

Diagrama 2.9

o qual foi obtido nos Exemplos 1 e 2. Então o operador evolução do Exemplo 1, assim como os das demais populações mendelianas, possuem estrutura gênica elementar. Como exemplo de operador que possui estrutura gênica não-elementar tomemos a lei da quadrilha e a sua generalizada.

No Capítulo 4 veremos que cada uma destas estruturas gênicas, elementar e não-elementar, possui uma forma genérica para os operadores evolução que satisfazem a condição de estabilidade na segunda geração. Entretanto, algumas vantagens podem ser notadas no caso da estrutura gênica elementar sobre a estrutura gênica não-elementar. Por exemplo, a unicidade da estrutura é garantida no caso elementar como estabelece o seguinte resultado.

Teorema 2.2 *Se uma população possui estrutura gênica elementar, então todos os componentes da estrutura (isto é, o conjunto G de genes e os operadores μ, φ) são únicos, a menos das bijeções $G \rightarrow \tilde{G}$.*

Demonstração. Suponhamos que exista uma outra estrutura gênica elementar cujos componentes são $\tilde{G}, \tilde{\mu}, \tilde{\varphi}$.

$$\begin{array}{ccc}
\sigma(\tilde{G}) & \xrightarrow{\text{Id}} & \sigma(\tilde{G}) \\
\tilde{\mu} \uparrow & \searrow \tilde{\varphi} & \uparrow \tilde{\mu} \\
\sigma(Z) & \xrightarrow{V_Z} & \sigma(Z) \\
\mu \downarrow & \nearrow \varphi & \downarrow \mu \\
\sigma(G) & \xrightarrow{\text{Id}} & \sigma(G)
\end{array}$$

Diagrama 2.10

Introduzimos os seguintes operadores

$$\Psi = \mu\tilde{\varphi}, \quad \Phi = \tilde{\mu}\varphi.$$

Como $\tilde{\varphi}\tilde{\mu} = \varphi\mu = V$ e $\tilde{\mu}\tilde{\varphi} = \mu\varphi = 1$, segue que Ψ e Φ são mutuamente inversos:

$$\Psi\Phi = \mu\tilde{\varphi}\tilde{\mu}\varphi = \mu\varphi\mu\varphi = 1,$$

$$\Phi\Psi = \tilde{\mu}\varphi\mu\tilde{\varphi} = \tilde{\mu}\tilde{\varphi}\tilde{\mu}\tilde{\varphi} = 1;$$

estabelecendo, assim, uma bijeção

$$\sigma(\tilde{G}) \xrightleftharpoons[\Phi]{\Psi} \sigma(\tilde{G})$$

de modo que $\dim \sigma(\tilde{G}) = \dim \sigma(G)$, ou seja $|\tilde{G}| = |G|$. $\square$

Na realidade a relação bijetiva entre G e $\tilde{G}$ reduz-se, simplesmente, a mudança de coordenadas, isto é, a permutação entre os genes (veja [4] pg.75).

No caso da estrutura gênica elementar ainda temos que os pontos estáveis da população são bem caracterizados. Sob a condição de estabilidade na segunda geração (2.5) o conjunto S dos pontos estáveis coincide com $\text{Im}V$. Se a população é de dois níveis então $V = \varphi\mu$ para algum operador quadrático φ . Logo, $\text{Im}V \subset \text{Im}\varphi$; se a estrutura gênica é elementar então ainda temos, pela segunda das equações (2.2), que $\varphi = V\varphi$ e logo $\text{Im}\varphi \subset \text{Im}V$. Assim, para uma população de dois níveis com estrutura gênica elementar temos

$$S = \text{Im}V = \text{Im}\varphi.$$

Definição 2.4 *Uma população que satisfaz a condição de estabilidade na segunda geração, $V^2 = V$, é dita bernsteiniana⁷.*

⁷em homenagem ao matemático soviético S.N.Bernstein que, entre 1922-24, propôs o problema da descrição explícita de todos os operadores evolução qua atingem o equilíbrio na segunda geração.

Tendo estruturas gênicas é fácil concluir que todas as populações dos exemplos anteriores, a menos do Exemplo 5, são bernsteinianas. Agora, embora no Exemplo 5 o operador evolução da população não possua nenhuma estrutura gênica, pode-se provar que, ainda assim, a população é bernsteiniana. De fato, pela definição do operador evolução

$$V \begin{cases} x'_1 = x_1(x_1 + x_2 + x_3) + ax_1(x_3 - kx_2) \\ x'_2 = \frac{1}{1+k}[(x_2 + x_3)(x_1 + x_2 + x_3) - ax_1(x_3 - kx_2)] \\ x'_3 = \frac{k}{1+k}[(x_2 + x_3)(x_1 + x_2 + x_3) - ax_1(x_3 - kx_2)], \end{cases}$$

temos que $x'_3 - kx'_2 = 0$. Como $x'_1 + x'_2 + x'_3 = 1$ então

$$V^2 \begin{cases} x''_1 = x'_1 \\ x''_2 = \frac{1}{1+k}(x'_2 + x'_3) \\ x''_3 = \frac{k}{1+k}(x'_2 + x'_3) \end{cases}$$

e logo $x''_1 = x'_1$, $x''_2 = \frac{1}{1+k}(x'_2 + kx'_2) = x'_2$, $x''_3 = \frac{k}{1+k}(\frac{1}{k}x'_3 + x'_3) = x'_3$, ou seja, $V^2 = V$.

Aí está um exemplo de uma população bernsteiniana cujo operador evolução não possui nenhuma estrutura gênica.

Surge, então, a seguinte pergunta:

“Quais populações bernsteinianas possuem estrutura gênica?”

Um dos principais resultados expostos neste trabalho contém exatamente a resposta a este problema, que é o assunto do Capítulo 4.

2.4 A Lei de Hardy-Weinberg e Sua Interpretação Geométrica.

Em relação a população mendeliana de zigotos, já vimos que ela é de dois níveis ($V = \varphi\mu$, $\mu V = \mu$) cuja estrutura gênica é elementar ($\mu\varphi = 1$). O conjunto de seus pontos estáveis, S , satisfaz a equação $S = \text{Im}\varphi$, isto é, $(x_1, x_2, x_3) \in S$ se e somente se

$$x_1 = f_1^2, \quad x_2 = f_2^2, \quad x_3 = 2f_1f_2$$

onde $(f_1, f_2) \in \sigma(G)$; de fato por (2.7) temos que

$$\varphi(f_1, f_2) = (f_1^2, f_2^2, 2f_1f_2).$$

Interpretando f_1 como a probabilidade de ocorrência de um dos genes, digamos A , na população dos gametas ($f_1 = p(A)$) e f_2 como a probabilidade de ocorrência do outro gene a ($f_2 = p(a)$, portanto $f_1 + f_2 = 1$, $f_1, f_2 \geq 0$), temos que os pontos estáveis são dados por

$$(p(A)^2, p(a)^2, 2p(A)p(a)).$$

Interpretando x_1 como a probabilidade de ocorrência do genótipo AA na população dos zigotos, $x_1 = p(AA)$, x_2 como a probabilidade do genótipo aa , $x_2 = p(aa)$, e x_3 como a probabilidade do genótipo Aa , $x_3 = p(Aa)$ (portanto $x_1 + x_2 + x_3 = 1$, $x_1, x_2, x_3 \geq 0$), então temos o seguinte resultado, conhecido como a *lei de Hardy-Weinberg*.

Teorema 2.3 *O conjunto dos pontos estáveis numa população mendeliana de zigotos pode ser descrito pelas equações*

$$p(AA) = p(A)^2, \quad p(aa) = p(a)^2, \quad p(Aa) = 2p(A)p(a).$$

A demonstração da lei de Hardy-Weinberg a partir das considerações de cada uma das condições que definem o modelo populacional probabilístico (condições H-W) é feita rigorosamente em [Jacquard] seção 2.4: “The Hardy-Weinberg Principle”. Usualmente, porém, a lei de Hardy-Weinberg é demonstrada com ajuda de uma tabela de formação de pares e suas frequências (que são iguais aos valores probabilísticos no caso em consideração).

Consideremos, agora, as transformações μ e φ , componentes da estrutura de dois níveis, da população em estudo, os quais são dados por

$$\mu(x, y, z) = (x + \frac{1}{2}z, y + \frac{1}{2}z)$$

$$\varphi(u, v) = (u^2, v^2, 2uv)$$

onde $(x, y, z) \in \Delta^2$ e $(u, v) \in \Delta^1$. O simplexo Δ^2 forma o triângulo equilátero com os vértices em $P = (1, 0, 0)$, $Q = (0, 1, 0)$ e $R = (0, 0, 1)$, enquanto que Δ^1 é um segmento de reta cujas extremidades são os pontos P e Q .

Figura 2.1: Os simplexos Δ^2 e Δ^1 no $\mathbb{R}^3$.

Como μ é um operador que leva Δ^2 em Δ^1 e estes são objetos identificados no mesmo espaço $\mathbb{R}^3$, podemos expressar μ da seguinte forma

$$\mu(x, y, z) = (x + \frac{1}{2}z, y + \frac{1}{2}z, 0).$$

Logo,

$$\mu(x, y, z) - (x, y, z) = (\frac{1}{2}z, \frac{1}{2}z, -z) = z(\frac{1}{2}, \frac{1}{2}, -1)$$

para todo $(x, y, z) \in \Delta^2$, o que significa que a direção do segmento $\mu(x, y, z) - (x, y, z)$ é uma constante. Basta, portanto, determinar esta direção para um único ponto do simplexo. Como

$$\mu(R) = \mu(0, 0, 1) = (\frac{1}{2}, \frac{1}{2}, 0) = \frac{1}{2}(P + Q),$$

este sendo o ponto médio do segmento $\overline{PQ}$, o operador μ projeta todo ponto $(x, y, z) \in \Delta^2$ na base do triângulo segundo a direção da mediana relativo ao vértice R .

Figura 2.2: A ação do operador μ .

Da mesma forma podemos expressar o operador φ da seguinte maneira

$$\varphi(u, v, 0) = (u^2, v^2, 2uv)$$

de onde temos que os pontos (x, y, z) da imagem de φ satisfazem a equação

$$z^2 = 4xy$$

restrita às condições

$$x + y + z = 1, \quad x, y, z \geq 0.$$

Assim temos $(1 - x - y)^2 = 4xy$ que é equivalente a

$$x^2 + y^2 - 2xy - 2x - 2y + 1 = 0. \quad (2.13)$$

Fazendo a mudança de variável

$$\begin{cases} x = u - v \\ y = u + v \\ z = w \end{cases}$$

e substituindo em (2.13) temos

$$(u - v)^2 + (u + v)^2 - 2(u - v)(u + v) - 2(u - v) - 2(u + v) + 1 = 0$$

de onde obtemos

$$4v^2 - 4u + 1 = 0;$$

logo,

$$u = v^2 + \frac{1}{4}$$

que é a equação de uma parábola, em cujo ponto crítico temos

$$\frac{du}{dv} = 2v = 0 \Rightarrow v = 0$$

de onde $x = u = y$. Neste ponto temos $z^2 = 4x^2$, portanto $z = 2x$, logo

$$x + y + z = (1 + 1 + 2)x = 1 \Rightarrow x = \frac{1}{4}.$$

A parábola passa pelos pontos P e Q e atinge seu valor máximo no ponto $M = (\frac{1}{4}, \frac{1}{4}, \frac{1}{2})$.

Figura 2.3: A ação do operador φ .

O operador φ transforma o segmento $\overline{PQ}$ na parábola PMQ e, então, os pontos estáveis da população são exatamente os pontos da parábola.

Agora, como $\varphi(x, y, 0) = (x^2, y^2, 2xy)$ então

$$\varphi(x, y, 0) - (x, y, 0) = (x^2 - x, y^2 - y, 2xy).$$

Sendo $x + y = 1$ então $x^2 - x = -x(1 - x) = -xy$ e $y^2 - y = -y(1 - y) = -xy$, temos que $\varphi(x, y, 0) - (x, y, 0) = -xy(1, 1, -2)$. Portanto, a direção do segmento $\varphi(x, y, 0) - (x, y, 0)$ é constante e é exatamente a direção da mediana do triângulo relativo ao vértice R .

Portanto, geometricamente, temos que:

- o operador meiose μ projeta o simplexo PQR no lado PQ segundo a direção da mediana relativa ao vértice R ;
- o operador φ projeta o lado PQ na parábola PMQ segundo a direção da mesma mediana.

Figura 2.4: Visualização geométrica dos operadores μ e φ .

Fica então evidente que, pela visualização geométrica, μ é sobrejetor e que $\mu\varphi = 1$. Note também que a estabilidade é atingida depois de uma única geração.

Estatisticamente a lei de Hardy-Weinberg pode ser constatada, por exemplo, na distribuição da frequência dos tipos de sangue M e N entre a população branca americana. Esta é uma população mendeliana definida pelos genes alelos M e N ; todos os três genótipos MM, NN, MN são fenotipicamente distintos. Por uma estatística elaborada por Wiener

$$p(MM) = 0,2916, \quad p(NN) = 0,2126, \quad p(MN) = 0,4958.$$

Este ponto fica muito próximo à parábola de Hardy-Weinberg acima com as coordenadas $u = 0,54$ e $v = 0,46$:

$$u^2 = 0,2916, \quad v^2 = 0,2116, \quad 2uv = 0,4968.$$

Em populações diplóides humanas muito comumente ocorre que um dos genes alelos é dominante sobre o outro. Isso ocorre, por exemplo, com a cor dos olhos e dos cabelos, algumas características faciais, hipertensão hereditária, etc. Mesmo nos experimentos de Mendel constatou-se a dominância de um gene sobre outro na cor e na forma das sementes da ervilha. Neste caso em que um gene A é dominante sobre a , os únicos fenótipos observados são $\mathbf{A} = \{AA, Aa\}$ e $\mathbf{a} = \{aa\}$. Pela lei de Hardy-Weinberg suas probabilidades são

$$p(\mathbf{A}) = 1 - q^2, \quad p(\mathbf{a}) = q^2 \quad (2.14)$$

onde $q = p(a)$. No caso em que o gene dominante é raro, isto é, $p(A) = p \ll 1$ (p é muito menor do que 1), então por (2.14) temos que

$$p(\mathbf{A}) = 2p - p^2 \approx 2p.$$

Isso significa que se o gene dominante causa alguma anomalia, a frequência de sua ocorrência é aproximadamente o dobro, portanto também será pequena. Logo, a anomalia causada por um gene dominante raro não deve se espalhar na população. Um outro corolário interessante da lei de Hardy-Weinberg é quando a anomalia é causada por um

gene recessivo raro. Neste caso os portadores não evidenciados (os heterozigotos) serão em número substancialmente muito maior do que os portadores afetados. De fato,

$$p(Aa) = 2pq = 2(1 - q)q = 2q - q^2 \approx 2q,$$

se q é pequeno. Em relação à frequência do homozigoto aa , $p(aa) = q^2$, aquele número é aproximadamente $2q^{-1}$ vezes mais. Se q é pequeno este número é substancialmente grande. Por exemplo, a frequência dos indivíduos afetados pelo gene recessivo do albinismo é $q^2 \approx 5 \cdot 10^{-5}$. Temos $2q^{-1} \approx 280$. Os portadores não evidenciados serão, portanto, em número 280 vezes mais do que os albinos.

Apesar de suas aplicações, entretanto, deve-se notar que a lei de Hardy-Weinberg refere-se apenas a populações diplóides com dois alelos. Observando, porém, que as coordenadas da frequência genotípica na lei de Hardy-Weinberg são termos de um quadrado perfeito,

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

pode-se, assim, pensar numa certa generalização da lei de Hardy-Weinberg simplesmente generalizando esta forma algébrica. De fato, isso ocorre em populações do tipo “mendelianas”. Como exemplo vejamos uma população diplóide com três alelos com estrutura gênica elementar e cujas coordenadas satisfazem uma certa generalização da lei de Hardy-Weinberg para três alelos.

Exemplo 8. A população é definida pelo operador evolução

$$V = \begin{cases} x'_1 = (x_1 + \frac{1}{2}x_4 + \frac{1}{2}x_5)^2 \\ x'_2 = (x_2 + \frac{1}{2}x_4 + \frac{1}{2}x_6)^2 \\ x'_3 = (x_3 + \frac{1}{2}x_5 + \frac{1}{2}x_6)^2 \\ x'_4 = 2(x_1 + \frac{1}{2}x_4 + \frac{1}{2}x_5)(x_2 + \frac{1}{2}x_4 + \frac{1}{2}x_6) \\ x'_5 = 2(x_1 + \frac{1}{2}x_4 + \frac{1}{2}x_5)(x_3 + \frac{1}{2}x_5 + \frac{1}{2}x_6) \\ x'_6 = 2(x_2 + \frac{1}{2}x_4 + \frac{1}{2}x_6)(x_3 + \frac{1}{2}x_5 + \frac{1}{2}x_6) \end{cases}$$

O operador meiose é dado por $\mu = (p, q, r)$ onde

$$p(x) = x_1 + \frac{1}{2}x_4 + \frac{1}{2}x_5,$$

$$q(x) = x_2 + \frac{1}{2}x_4 + \frac{1}{2}x_6,$$

$$r(x) = x_3 + \frac{1}{2}x_5 + \frac{1}{2}x_6,$$

e o operador fertilização é definido por $\varphi = (x_1, \dots, x_6)$ onde

$$x_1(p, q, r) = p^2, \quad x_2(p, q, r) = q^2, \quad x_3(p, q, r) = r^2,$$

$$x_4(p, q, r) = 2pq, \quad x_5(p, q, r) = 2pr, \quad x_6(p, q, r) = 2qr.$$

Logo, $V = \varphi\mu$. Como $p(x) + q(x) + r(x) = 1$ então

$$\begin{aligned} p(x') &= x'_1 + \frac{1}{2}x'_4 + \frac{1}{2}x'_5 \\ &= p^2(x) + p(x)q(x) + p(x)r(x) \\ &= p(x)(p(x) + q(x) + r(x)) \\ &= p(x). \end{aligned}$$

Analogamente $q(x') = q(x)$ e $r(x') = r(x)$. Logo, $\mu V = \mu$. Portanto, existe uma estrutura gênica nesta população. Sendo evidente que μ é sobrejetor, então a estrutura gênica é elementar. Portanto, a estabilidade ocorre na segunda geração, isto é, os pontos de equilíbrio, sendo imagem de φ , são da forma

$$(p^2, q^2, r^2, 2pq, 2pr, 2qr).$$

Esta expressão é o equivalente à lei de Hardy-Weinberg para populações triplóides. Observe que as suas coordenadas são termos de um quadrado perfeito

$$(p + q + r)^2 = p^2 + q^2 + r^2 + 2pq + 2pr + 2qr.$$

Interpretando p, q, r como as probabilidades dos alelos O, A, B dos tipos sanguíneos, os genótipos possíveis são OO, AA, BB, OA, OB e AB . Como O é recessivo em relação a A e B então manifestam-se apenas quatro fenótipos $\mathbf{O}=\{OO\}, \mathbf{A}=\{OA, AA\}, \mathbf{B}=\{OB, BB\}$ e $\mathbf{AB}=\{AB\}$ que são exatamente os tipos sanguíneos do ser humano.

Genericamente, para populações diplóides com múltiplos alelos, a lei de Hardy-Weinberg pode ser enunciada da seguinte maneira.

Definição 2.5 Numa população “mendeliana” diplóide com m alelos as coordenadas dos pontos estáveis são dados pelos termos da expansão multinomial $(p_1 + \dots + p_m)^2$, onde $p_1, \dots, p_m$ são as probabilidades dos alelos $A_1, \dots, A_m$, respectivamente; ou seja,

$$p(A_1^{i_1} \dots A_m^{i_m}) = \frac{2!}{i_1! \dots i_m!} p_1^{i_1} \dots p_m^{i_m},$$

onde $i_1 + \dots + i_m = 2$.

Apesar dessa generalização, entretanto, ainda existe a restrição quanto à ploidia da população. Aplicando a mesma “técnica” à população do Exemplo 6, que é triplóide com dois alelos, observamos que os pontos estáveis,

$$(f_1^3, 3f_1^2f_2, 3f_1f_2^2, f_2^3),$$

da população são os termos de um cubo perfeito

$$(f_1 + f_2)^3 = f_1^3 + 3f_1^2f_2 + 3f_1f_2^2 + f_2^3.$$

Generalizando esta idéia podemos enunciar a seguinte lei de Hardy-Weinberg generalizada.

Definição 2.6 Numa população “mendeliana” n -plóide com m alelos as coordenadas dos pontos estáveis são dados pelos termos da expansão multinomial $(p_1 + \dots + p_m)^n$, onde $p_1, \dots, p_m$ são as probabilidades dos alelos $A_1, \dots, A_m$, respectivamente; ou seja,

$$p(A_1^{i_1} \dots A_m^{i_m}) = \frac{n!}{i_1! \dots i_m!} p_1^{i_1} \dots p_m^{i_m},$$

onde $i_1 + \dots + i_m = n$.

Capítulo 3

Álgebras de Bernstein.

A resolução de problemas que se referem a Genética Populacional, por exemplo, a questão de determinar quais operadores evolução atingem a estabilidade em uma única geração (o chamado problema de Bernstein) pode ser feita algebricamente. Na realidade alguns fatos algébricos já foram notados ao longo dos capítulos precedentes. Na definição de população, por exemplo, o vetor distribuição de probabilidades foi opcionalmente considerado em notação de base. E nesta notação foi feita a demonstração da equação

$$P_{AA \times Aa} = P_{A \times A} P_{A \times a}$$

como exemplo da existência de uma relação entre os vetores distribuição de probabilidades das populações mendelianas de gametas e de zigotos. Devido a essa relação existe uma estrutura multiplicativa na reprodução sexual, isto é, na formação da nova geração, como sugerido por uma representação formal das leis de Mendel

$$Aa \times Aa = \frac{1}{4}AA + \frac{1}{2}Aa + \frac{1}{4}aa.$$

Na seção 2.4 vimos, pela lei de Hardy-Weinberg, que os pontos de estabilidade, numa população mendeliana de zigotos, são dados pelos termos de $(p + q)^2$. Ou, mais genericamente, em populações “mendelianas” os pontos de estabilidade são determinados pelos

termos da expansão multinomial

$$(p_1 + p_2 + \dots + p_m)^n = \sum_{i_1 + \dots + i_m = n} C_{i_1, \dots, i_m}^n p_1^{i_1} \dots p_m^{i_m},$$

onde $C_{i_1, \dots, i_m}^n = \frac{n!}{i_1! \dots i_m!}$. Este resultado, na verdade, é a própria definição de populações mendelianas poliplóides com múltiplos alelos.

Outro fato importante de se notar é que o operador evolução V transforma um elemento do espaço de fase, que é um simplexo em $\mathbb{R}^n$, da população nele mesmo, o que sugere a existência da propriedade algébrica de fechamento. O operador V , na verdade, pode ser pensado como o quadrado de um elemento do simplexo, resultando num segundo elemento do mesmo simplexo.

Nestas considerações pode-se notar a ocorrência de alguma estrutura algébrica em populações com o modelo adotado. Neste capítulo descreveremos exatamente a formalização desses fatos algébricos. Definiremos a álgebra populacional, a álgebra de Bernstein e, genericamente, a álgebra de Bernstein de ordem k . Veremos algumas propriedades importantes, entre as quais a mais importante é a existência de uma decomposição de Pierce para as álgebras de Bernstein.

3.1 Álgebra Populacional e de Bernstein.

Definição 3.1 *Uma álgebra populacional¹ é um espaço vetorial n -dimensional A*

$$A = [e_1, \dots, e_n]_{\mathbb{R}},$$

com um conjunto de números, chamados constantes estruturais de A , π_{ijk} ($i, j, k = 1, \dots, n$), satisfazendo as condições estocásticas

$$\pi_{ijk} = \pi_{jik} \geq 0, \quad \sum_{k=1}^n \pi_{ijk} = 1$$

¹também chamada álgebra estocástica.

Figura 3.1: Interpretação biológica das álgebras não-associativas.

e uma operação multiplicação definida por

$$e_i e_j = \sum_{k=1}^n \pi_{ijk} e_k. \quad (3.1)$$

A peculiaridade das álgebras populacionais são as constantes estruturais. Estas constantes de fato definem a sua estrutura algébrica, sendo, portanto, uma parte fundamental da álgebra. Podemos identificar, na verdade, os elementos de A , como espaço vetorial, com os do espaço real $\mathbb{R}^n$.

Biologicamente cada elemento $x = \sum_{i=1}^n x_i e_i \in A$, com $0 \leq x_i \leq 1$, $i = 1, \dots, n$, e $\sum_{i=1}^n x_i = 1$, corresponde a um estado da população, isto é, uma geração da população. De fato, escrevendo o elemento x na forma vetorial $x = (x_1, \dots, x_n)$, este vetor, com as condições estocásticas para x_i 's, representa exatamente uma distribuição de frequência da população, sendo x_i a frequência do elemento e_i . Se $y = \sum_{j=1}^n y_j e_j$ corresponde a uma segunda população Y , então a população filial, resultante do cruzamento entre X e Y , é representada pelo produto

$$xy = \left(\sum_{i=1}^n x_i e_i \right) \left(\sum_{j=1}^n y_j e_j \right) = \sum_{k=1}^n \left(\sum_{i,j=1}^n x_i \pi_{ijk} y_j \right) e_k. \quad (3.2)$$

Pela interpretação biológica fica claro que o produto entre as populações X e Y unido com uma população Z , em geral, não é igual à união de X com o produto das populações Y e Z . Graficamente isso pode ser visto na Figura 3.1. Logo, a álgebra populacional, em geral, é não-associativa. Pela simetria das constantes estruturais, $\pi_{ijk} = \pi_{jik}$, fica evidente que a álgebra A é comutativa.

Exemplo 1. Consideremos uma população diplóide com alelos $a_1, \dots, a_m$. Assumimos que os homozigotos $a_i a_i$ produzem, somente, o gameta a_i e que os heterozigotos $a_i a_j$,

($i \neq j$), produzem gametas a_i e a_j em proporções iguais, $i, j = 1, \dots, m$. Usando os símbolos de Kronecker

$$\delta_{ij} = \begin{cases} 1 & \text{se } i = j \\ 0 & \text{se } i \neq j \end{cases}$$

podemos escrever os coeficientes de hereditariedade na forma

$$\pi_{ijk} = \frac{1}{2}(\delta_{ik} + \delta_{jk}), \quad (i, j, k = 1, \dots, m). \quad (3.3)$$

Esta população é exatamente a população mendeliana de gametas com m alelos descrita no Exemplo 4 (§1.5). Algebricamente, podemos descrevê-la em termos de uma álgebra G , gerada por $a_1, \dots, a_m$, com constantes estruturais π_{ijk} definidas por (3.3) e multiplicação definida por

$$a_i a_j = \sum_{k=1}^m \pi_{ijk} a_k$$

como em (3.1). Esta multiplicação, na verdade, reduz-se a

$$a_i a_j = \frac{1}{2}(a_i + a_j) \quad (i, j = 1, \dots, m).$$

Por descrever uma população de gametas, a álgebra populacional G será dita *álgebra gamética*.

Exemplo 2. Consideremos, agora, a população mendeliana de zigotos com m alelos, $a_{11}, \dots, a_{ij}, \dots, a_{mm}$ ($i \leq j$). As suas constantes hereditárias são dadas por (1.7) (cf. Exemplo 5, §1.6), isto é,

$$\pi_{ij,ts,kl} = \begin{cases} \pi_{ijk}\pi_{tsk} & \text{se } k = l \\ \pi_{ijk}\pi_{tsl} + \pi_{ijl}\pi_{tsk} & \text{se } k < l \end{cases} \quad (3.4)$$

onde os π_{ijk} são as constantes da população de gametas correspondentes. A álgebra populacional relacionada a esta população é $Z = [a_{11}, \dots, a_{mm}]$ cujas constantes estruturais são $\pi_{ij,ts,kl}$, ($i, j, t, s, k, l = 1, \dots, m$), ($i \leq j, t \leq s, k \leq l$) dadas por (3.4) e a multiplicação definidas por

$$a_{ij}a_{ts} = \sum_{l=1}^m \sum_{k=1}^l \pi_{ij,ts,kl} a_{kl}.$$

Atribuindo os valores de π_{ijk} na equação acima, a operação multiplicação reduz-se a

$$a_{ij}a_{ts} = \frac{1}{4}(a_{m(i,t)}a_{M(i,t)} + a_{m(i,s)}a_{M(i,s)} + a_{m(j,t)}a_{M(j,t)} + a_{m(j,s)}a_{M(j,s)}),$$

onde $m(i, j) = \min(i, j)$ e $M(i, j) = \max(i, j)$. A álgebra Z é chamada *álgebra zigótica*.

Note que a álgebra zigótica Z está relacionada com a álgebra gamética G através da equação (3.4). Na realidade Z foi construído a partir de G , isto é, a álgebra zigótica foi obtida a partir da álgebra gamética através da relação (3.4). Este processo de construção é chamado *duplicação comutativa*.

Exemplo 3. A álgebra populacional relacionada à população bernsteiniana genérica com diferenciação sexual a nível de genes é dada por $A = [a_{11}, \dots, a_{ij}, \dots, a_{nm}]$ ($i = 1, \dots, n; j = 1, \dots, m$) com as constantes estruturais $\pi_{ij,ts,kl}$ sendo definidas por

$$\pi_{ij,ij,kl} = \begin{cases} 1 & \text{se } (k, l) = (i, j) \\ 0 & \text{se } (k, l) \neq (i, j) \end{cases}$$

se $(t, s) = (i, j)$ e

$$\pi_{ij,ts,kl} = \begin{cases} \frac{1}{2} & \text{se } (k, l) = (i, s) \text{ ou } (k, l) = (t, j) \\ 0 & \text{se } (k, l) \neq (i, s) \text{ e } (k, l) \neq (t, j) \end{cases}$$

se $(t, s) \neq (i, j)$ (cf. Exemplo 7, §1.5). Assim, a multiplicação em A é dada por

$$a_{ij}a_{ts} = \frac{1}{2}a_{is} + \frac{1}{2}a_{tj}.$$

Na realidade a partir da tabela populacional de qualquer população define-se uma álgebra populacional. Isso porque as constantes estruturais da álgebra são exatamente as coordenadas dos vetores distribuição de probabilidades e estes são as entradas da tabela populacional.

Na álgebra populacional $A_V = [e_1, \dots, e_n]_{\mathbb{R}}$ consideremos o funcional s definido por

$$s\left(\sum_{i=1}^n x_i e_i\right) = \sum_{i=1}^n x_i. \quad (3.5)$$

Sendo $x = \sum_{i=1}^n x_i e_i$ e $y = \sum_{i=1}^n y_i e_i$, então por (3.2) temos que

$$(xy)_k = \sum_{i,j=1}^n \pi_{ijk} x_i y_j \quad (k = 1, \dots, n).$$

Portanto,

$$s(xy) = \sum_{k=1}^n (xy)_k = \sum_{k,i,j=1}^n \pi_{ijk} x_i y_j = \sum_{i,j=1}^n \left(\sum_{k=1}^n \pi_{ijk} \right) x_i y_j = \sum_{i,j=1}^n x_i y_j,$$

ou seja,

$$s(xy) = s(x)s(y),$$

e, assim, s é um homomorfismo de álgebra. Note que a ocorrência de um homomorfismo de álgebra numa determinada álgebra é um fato inerente à própria estrutura da álgebra, como foi o caso do homomorfismo s em A . Um outro exemplo: seja T um operador linear num espaço vetorial B e w um funcional linear tal que $w(T(x)) = w(x)$, para todo $x \in B$. Definimos a multiplicação por

$$xy = \frac{1}{2}(w(x)T(y) + w(y)T(x)).$$

Temos

$$w(xy) = \frac{1}{2}(w(x)w(Ty) + w(y)w(Tx)) = \frac{1}{2}(w(x)w(y) + w(y)w(x)) = w(x)w(y),$$

isto é, w é um homomorfismo de álgebra em B . Quando $T = \mathbf{1}$ a multiplicação define, na verdade, a população mendeliana G do Exemplo 1 (vide Exemplo 4), razão pela qual ela é chamada *álgebra unitária*.

Definição 3.2 *Uma álgebra de Bernstein é uma álgebra real A , comutativa e não-associativa, munido de um homomorfismo não-trivial de álgebras $s : A \rightarrow \mathbb{R}$, denominado “peso”, cujos elementos satisfazem a identidade*

$$x^2 x^2 = s(x)^2 x^2. \quad (3.6)$$

Exemplo 4. Consideremos a álgebra populacional $G = [a_1, \dots, a_n]$ do Exemplo 1. Consideremos também o funcional linear definido por $w(a_i) = 1$, $i = 1, \dots, n$. Demonstremos, primeiramente, que w é um homomorfismo. De fato, para os geradores $a_1, \dots, a_n$ de G , isto é uma consequência imediata:

$$w(a_i a_j) = w\left(\sum_{k=1}^n \pi_{ijk} a_k\right) = \sum_{k=1}^n \pi_{ijk} w(a_k) = \sum_{k=1}^n \pi_{ijk} = 1 = w(a_i)w(a_j).$$

Como

$$w\left(\sum_{i=1}^n x_i a_i\right) = \sum_{i=1}^n x_i w(a_i) = \sum_{i=1}^n x_i$$

então w é exatamente o homomorfismo s definido em (3.5). A multiplicação em G , usando w , pode ser escrita da seguinte forma

$$xy = \frac{1}{2}(w(x)y + w(y)x), \quad x, y \in G.$$

De fato, se $x = \sum_{i=1}^n \alpha_i a_i$ e $y = \sum_{j=1}^n \beta_j a_j$ então

$$\begin{aligned} xy &= \sum_{i,j=1}^n \alpha_i \beta_j a_i a_j \\ &= \sum_{i,j=1}^n \alpha_i \beta_j \left(\frac{a_i + a_j}{2}\right) \\ &= \frac{1}{2} \left(\sum_{i=1}^n \alpha_i \sum_{j=1}^n \beta_j a_j \right) + \frac{1}{2} \left(\sum_{i=1}^n \alpha_i a_i \sum_{j=1}^n \beta_j \right) \\ &= \frac{1}{2} (w(x)y + w(y)x). \end{aligned}$$

Em particular para $y = x$ temos que $x^2 = w(x)x$. Elevando-se ao quadrado obtemos a identidade de Bernstein $(x^2)^2 = w(x)^2 x^2$. Portanto, G é uma álgebra de Bernstein.

Exemplo 5. A álgebra zigótica Z , definida no Exemplo 2, é uma álgebra de Bernstein. A sua demonstração, porém, está além do escopo deste trabalho. Para uma referência, pode-se consultar, por exemplo, [Wörz-Busekros] pg. 206. A interpretação biológica da condição de Bernstein nesta álgebra é exatamente a lei de Hardy-Weinberg.

3.2 Propriedades Básicas em Álgebras de Bernstein.

Nesta seção veremos algumas propriedades numa álgebra de Bernstein B que se referem ao homomorfismo peso, aos idempotentes e, principalmente, à existência de uma decomposição de Pierce em B . Como casos particulares, veremos alguns exemplos de álgebras de Bernstein.

Vamos considerar álgebras sobre o corpo $\mathbb{R}$ mas os resultados continuam válidos quando $\mathbb{R}$ é substituído por um corpo infinito qualquer de característica $\neq 2$.

Proposição 3.1 *Se B é uma álgebra de Bernstein com a função peso s então os idempotentes não-nulos de B são da forma $e = x^2$ tal que $s(x) = 1$.*

Demonstração. Seja $e \in B$ um idempotente não-nulo, isto é, $e^2 = e$. Pela condição de Bernstein temos que $e = e^2 = (e^2)^2 = s(e)^2 e^2 = s(e^2) e^2 = s(e) e$, de onde $(1 - s(e))e = 0$. Como $e \neq 0$ então $s(e) = 1$. Reciprocamente, seja $x \in B$ talque $s(x) = 1$. Então $s(x^2) = s(x)^2 = 1$, de onde $x^2 \neq 0$. Pela condição de Bernstein $(x^2)^2 = x^2$. Logo x^2 é idempotente. $\square$

Como consequência desta proposição temos que toda álgebra de Bernstein possui, pelo menos, um idempotente (basta tomar um elemento de peso 1).

Proposição 3.2 *Numa álgebra de Bernstein B o homomorfismo peso s é unicamente determinado.*

Demonstração. Demonstremos, primeiramente, que em cada álgebra de Bernstein existe uma decomposição

$$B = \mathbb{R}e \oplus \text{Ker}(s). \quad (3.7)$$

para algum elemento idempotente e . Como e é idempotente, pela Proposição 3.1, $s(e) = 1$. Seja $x \in B$. Tomemos $y = x - s(x)e$. Como $s(y) = s(x) - s(x)s(e) = 0$ então $y \in \text{Ker}(s)$. Logo, para todo $x \in B$, existe $y \in \text{Ker}(s)$ talque $x = s(x)e + y$, isto é, $B = \mathbb{R}e + \text{Ker}(s)$. Como $\mathbb{R}e \cap \text{Ker}(s) = [0]$ então a soma é direta e (3.7) está provado.

Seja w um segundo homomorfismo não-trivial em B . Se $s(x) = 0$, pela condição de Bernstein (3.6), $w^4(x) = w((x^2)^2) = w(s^2(x)x^2) = 0$, portanto $w(x) = 0$, isto é, $w = s$ em $\text{Ker}(s)$. Para completar a demonstração basta provar, devido à decomposição (3.7), que $w(e) = s(e)$. Pela Proposição 3.1 sabemos que $s(e) = 1$. Por outro lado, como $e^2 = e$

temos que $w(e)^2 = w(e)$ de onde $w(e) = 0$ ou $w(e) = 1$. Mas como w é não-trivial temos necessariamente $w(e) = 1$. $\square$

Assim, numa álgebra populacional de Bernstein, $s = \sum_{i=1}^n x_i$ é o único homomorfismo existente. Seja, agora, B uma álgebra de Bernstein com a função peso s e um elemento idempotente e . Para as próximas considerações definimos o operador linear $L_e : \text{Ker}(s) \rightarrow \text{Ker}(s)$ por

$$L_e(x) = ex$$

e denotamos $U = \text{Im} L_e$ e $Z = \text{Ker} L_e$.

Teorema 3.1 *Seja B uma álgebra de Bernstein com homomorfismo peso s e um elemento idempotente e . Então:*

- (1) $2L_e^2 = L_e$;
- (2) $UZ \subset U$, $U^2 \subset Z$, $Z^2 \subset U$, $UZ^2 = 0$;
- (3) B decompõe-se na soma direta

$$B = \mathbb{R}e \oplus U \oplus Z;$$

- (4) a decomposição de cada elemento $x \in B$ e seu quadrado é dado por

$$x = s(x)e + u + z, \tag{3.8}$$

$$x^2 = s(x)^2e + (s(x)u + 2uz + z^2) + u^2; \tag{3.9}$$

- (5) para todo $x \in \text{Ker}(s)$

$$(x^2)^2 = 0, \tag{3.10}$$

e para todo $u \in U$, $z \in Z$

$$u^3 = 0 \tag{3.11}$$

$$u(uz) = 0 \tag{3.12}$$

$$uz^2 = 0 \tag{3.13}$$

$$u^2(uz) = 0 \tag{3.14}$$

$$(uz)z^2 = 0 \tag{3.15}$$

$$(uz)^2 = 0 \quad (3.16)$$

$$u^2 z^2 = 0. \quad (3.17)$$

Demonstração.

(1) Seja $x \in \text{Ker}(s)$. Consideremos todos os elementos da forma $e + \lambda x$, onde $\lambda \in \mathbb{R}$. Como $s(e + \lambda x) = s(e) + \lambda s(x) = 1$, pela condição de Bernstein temos que

$$((e + \lambda x)^2)^2 = (e + \lambda x)^2.$$

Desenvolvendo esta equação, usando $e^2 = e$, obtemos

$$(e + 2\lambda ex + \lambda^2 x^2)^2 = e + 2\lambda ex + \lambda^2 x^2,$$

ou seja

$$\lambda^4 (x^2)^2 + 4\lambda^3 (ex)x^2 + \lambda^2 (4(ex)^2 + 2ex^2 - x^2) + 2\lambda (2e(ex) - ex) = 0. \quad (3.18)$$

Como esta equação é satisfeita para todo $\lambda \in \mathbb{R}$, todos os coeficientes em λ são identicamente nulos:

$$(x^2)^2 = 0 \quad (3.19)$$

$$(ex)x^2 = 0 \quad (3.20)$$

$$4(ex)^2 + 2ex^2 - x^2 = 0 \quad (3.21)$$

$$2e(ex) - ex = 0. \quad (3.22)$$

De (3.22) temos $2L_e^2(x) - L_e(x) = 0$, para todo $x \in \text{Ker}(s)$, ou seja, $2L_e^2 = L_e$.

(2) Sejam $u \in U$ e $z \in Z$. Consideremos todos os elementos da forma $\alpha u + \beta z$, onde $\alpha, \beta \in \mathbb{R}$. Como $\alpha u + \beta z \in \text{Ker}(s)$, usando (3.21), obtemos

$$4(e(\alpha u + \beta z))^2 + 2e(\alpha u + \beta z)^2 - (\alpha u + \beta z)^2 = 0,$$

ou, equivalentemente, usando o fato de que $ez = L_e(z) = 0$ por definição e $eu = \frac{1}{2}u$ por (1),

$$2\alpha^2(eu^2) + 2\alpha\beta(2e(uz) - uz) + \beta^2(2ez^2 - z^2) = 0.$$

Como α, β variam em $\mathbb{R}$ então os coeficientes de α^2 , $\alpha\beta$ e β^2 são identicamente nulos:

$$eu^2 = 0, \quad 2e(uz) - uz = 0, \quad 2ez^2 - z^2 = 0.$$

Pela segunda equação: $uz = e(2uz) = L_e(2uz)$; portanto $UZ \subset U$. Substituindo u por $u_1 + u_2$ na primeira equação temos que $2e(u_1u_2) = 0$, isto é, $L_e(u_1u_2) = 0$. Portanto, $U^2 \subset Z$. Substituindo z por $z_1 + z_2$ na terceira equação obtemos $2e(z_1z_2) - z_1z_2 = 0$, isto é, $z_1z_2 = L_e(2z_1z_2)$. Portanto, $Z^2 \subset U$. Substituindo x por $\alpha u + \beta z$ na equação (3.20) obtemos

$$(e(\alpha u + \beta z))(\alpha u + \beta z)^2 = 0.$$

Observando novamente que $eu = \frac{1}{2}u$ e $ez = 0$ então temos

$$\frac{1}{2}\alpha^3u^3 + \alpha^2\beta u(uz) + \frac{1}{2}\alpha\beta^2uz^2 = 0.$$

Pelas mesmas razões como antes os coeficientes das variáveis α^3 , $\alpha^2\beta$, e $\alpha\beta^2$ são identicamente nulos. Em particular,

$$uz^2 = 0.$$

Logo, pondo $z_1 + z_2$ no lugar de z , obtemos $u(z_1z_2) = 0$. Portanto, $UZ^2 = 0$.

(3) Consideremos a decomposição (3.7) obtida na demonstração da Proposição 3.2. Seja $x \in \text{Ker}(s)$. Evidentemente $2ex \in U$. Tomemos $y = x - 2ex$. Como $L_e(y) = L_e(x) - 2L_e(ex) = L_e(x) - 2L_e^2(x) = L_e(x) - L_e(x) = 0$ então $y \in Z$. Assim, para todo $x \in \text{Ker}(s)$, pode-se escrever $x = 2ex + y$, onde $y \in Z$, isto é, $\text{Ker}(s) \subset U + Z$. Reciprocamente, como $U \subset \text{Ker}(s)$ e $Z \subset \text{Ker}(s)$, é claro que $U + Z \subset \text{Ker}(s)$. Assim

$$\text{Ker}(s) = U + Z.$$

Agora, se $ex \in U \cap Z$ então $L_e(ex) = 0$, ou seja, $\frac{1}{2}ex = 0$. Então, a soma é direta:

$$\text{Ker}(s) = U \oplus Z. \quad (3.23)$$

Juntando (3.7) e (3.23) temos, finalmente,

$$B = \mathbb{R}e \oplus U \oplus Z.$$

(4) Pela decomposição em (3) todo elemento $x \in B$ pode ser representado por

$$x = \lambda e + u + z,$$

onde $\lambda \in \mathbb{R}$, $u \in U$ e $x \in Z$ são unicamente determinados. É fácil provar que $\lambda = s(x)$. Então temos

$$x = s(x)e + u + z.$$

Elevando-se ao quadrado temos

$$x^2 = s(x)^2 e^2 + u^2 + z^2 + 2s(x)eu + 2s(x)ez + 2uz.$$

Como $e^2 = e$, $eu = \frac{1}{2}u$ e $ez = 0$ então

$$x^2 = s(x)^2 e + (s(x)u + 2uz + z^2) + u^2.$$

Pelo item (2) fica claro que $s(x)u + 2uz + z^2 \in U$ e que $u^2 \in Z$.

(5) A equação (3.10) segue imediatamente da condição de Bernstein e também foi provada em (3.19). Tomando-se $\alpha u + \beta z \in \text{Ker}(s)$ como em (2) e substituindo em (3.19) obtemos

$$((\alpha u + \beta z)^2)^2 = 0,$$

de onde

$$\alpha^4(u^2)^2 + 4\alpha^3\beta u^2(uz) + 2\alpha^2\beta^2(2(uz)^2 + u^2z^2) + 4\alpha\beta^3(uz)z^2 + \beta^4(z^2)^2 = 0;$$

portanto,

$$u^2(uz) = 0, \quad 2(uz)^2 + u^2z^2 = 0, \quad (uz)z^2 = 0.$$

Como $uz \in UZ \subset U$ e $U^2 \subset Z$ então $(uz)^2 \in Z$. Da mesma forma, como $u^2 \in U^2 \subset Z$ e $z^2 \in Z^2 \subset U$ então $u^2z^2 \in ZU \subset U$. Como $U \cap Z = [0]$ então, pela segunda equação, deduzimos que

$$(uz)^2 = 0 \text{ e } u^2z^2 = 0.$$

Tomando-se o mesmo $\alpha u + \beta z$ como antes e substituindo em (3.20) temos

$$(e(\alpha u + \beta z))(\alpha u + \beta z)^2 = 0,$$

de onde

$$\frac{1}{2}\alpha^3 u(u^2) + \alpha^2 \beta u(uz) + \frac{1}{2}\alpha \beta^2 uz^2 = 0;$$

portanto,

$$u(u^2) = 0, u(uz) = 0, uz^2 = 0.$$

Fica assim demonstrado o ítem (5), observando que $u^3 = u(u^2) = u^2u$ devido à comutatividade de B . $\square$

A recíproca do Teorema 3.1 com as condições (1),(3),(4),(5) também é verdadeira, como afirma o seguinte resultado.

Teorema 3.2 *Seja A uma álgebra com um homomorfismo s e um elemento idempotente e satisfazendo as condições (1),(3),(4),(5) do Teorema 3.1. Então, A é uma álgebra de Bernstein.*

Demonstração. Pelas condições (3) e (4) todo elemento $x \in A$ é da forma

$$x = s(x)e + u + z,$$

onde $u \in U$ e $z \in Z$ são unicamente determinados, e o seu quadrado é dado por

$$x^2 = s(x)^2e + (s(x)u + 2uz + z^2) + u^2,$$

onde $s(x)u + 2uz + z^2 \in U$ e $u^2 \in Z$. Pelas condições (1) e (5) prova-se que

$$(x^2)^2 = s(x)^2x^2,$$

isto é, A é uma álgebra de Bernstein. $\square$

Proposição 3.3 *Seja B uma álgebra de Bernstein com o homomorfismo peso s e um elemento idempotente e . Então todos os idempotentes de B são da forma*

$$e + u + u^2, \tag{3.24}$$

onde $u \in U$.

Demonstração. Pela proposição (3.1) sabemos que todo idempotente $e_1 \in B$ é de peso 1. Logo, por (3.8) sua decomposição é dada por

$$e_1 = e + u + z,$$

onde $u \in U$ e $z \in Z$ são unicamente determinados. Por (3.9) temos que

$$e_1^2 = e + (u + 2uz + z^2) + u^2.$$

Mas $e_1^2 = e_1$, então, comparando estas duas decomposições, temos

$$u^2 = z \tag{3.25}$$

$$u + 2uz + z^2 = u. \tag{3.26}$$

Se $z = u^2$ então $uz = u(u^2) = 0$, por (3.11), e $z^2 = (u^2)^2 = 0$, por (3.10). Logo, (3.26) é satisfeita para todo $z = u^2$. Assim sendo, os idempotentes de B são da forma (3.24). $\square$

A decomposição (3.8) de uma álgebra de Bernstein, em geral, depende da escolha do elemento idempotente e . Se e' é um outro idempotente a relação entre as decomposições

$$B = \mathbb{R}e \oplus U \oplus Z \quad \text{e} \quad B = \mathbb{R}e' \oplus U' \oplus Z',$$

é dada por

$$U' = \{u + 2uu_1 \mid u \in U\}$$

$$Z' = \{z - 2(u_1 + u_1^2)z \mid z \in Z\}$$

onde $e' = e + u_1 + u_1^2$.

Embora a decomposição $B = \mathbb{R}e \oplus U \oplus Z$ de uma álgebra de Bernstein dependa da escolha do idempotente, a dimensão de U não depende de e , isto é, este número é um invariante de B . Este fato pode ser deduzido pela Proposição 3.3. Seja $r = \dim U$. Como $U^2 \subset Z$ e $U \cap Z = [0]$ então todo idempotente de B , representado por $e + u + u^2$, onde $u \in U$ (cf. (3.24)) é unicamente determinado por $u \in U$. Logo, o conjunto de todos os idempotentes de B é uma família parametrizada por uma base de U sobre $\mathbb{R}$. Então, a dimensão de U é uma constante, isto é, r é independente de e .

Podemos, assim, associar a cada álgebra de Bernstein $B = \mathbb{R}e \oplus U \oplus Z$ um par de inteiros $(r+1, d)$, denominado o *tipo* da álgebra, onde

$$r = \dim U \text{ e } d = \dim Z.$$

Evidentemente a soma dos dois inteiros, $r+1$ e d , é igual a dimensão de B . Nos casos particulares em que $r=0$ ou $d=0$ temos o seguinte resultado.

Teorema 3.3 *Seja B uma álgebra de Bernstein de dimensão $m+1$ com a função peso s .*

(1) Se B é do tipo $(1, m)$ então B possui exatamente um idempotente e e a multiplicação é dada por

$$xy = s(x)s(y)e, \quad \forall x, y \in B.$$

(2) Se B é do tipo $(m+1, 0)$ então todo elemento de B de peso 1 é um idempotente e a multiplicação é dada por

$$xy = \frac{1}{2}(s(x)y + s(y)x), \quad \forall x, y \in B.$$

Demonstração. Relativo a um idempotente $e \in B$, esta álgebra de Bernstein decompõe-se em $B = \mathbb{R}e \oplus U \oplus Z$.

(1) Seja $(1, m)$ o tipo de B , isto é, $\dim U = 0$; então, $U = [0]$. Pela Proposição 3.3 resulta que B possui exatamente um idempotente, o próprio e acima escolhido. Sejam $x_1, x_2 \in B$. Como, pela decomposição, existem únicos $z_1, z_2 \in Z$ tais que

$$x_i = s(x_i)e + z_i, \quad i = 1, 2;$$

então

$$\begin{aligned} x_1 x_2 &= s(x_1)s(x_2)e + s(x_1)ez_2 + s(x_2)ez_1 + z_1 z_2 \\ &= s(x_1)s(x_2)e, \end{aligned}$$

já que $ez_i = 0$ e $z_1 z_2 \in Z^2 \subset U = [0]$.

(2) Seja B do tipo $(m+1, 0)$, isto é, $\dim U = m$. Então $Z = [0]$ e $B = \mathbb{R}e \oplus U$. Como $U^2 \subset Z$ a Proposição 3.3 implica que os idempotentes de B são dados por $\{e+u \mid u \in U\}$.

Pela decomposição de B isso significa que todo elemento de peso 1 é um idempotente.

Sejam $x_1, x_2 \in B$. Então, existem únicos $u_1, u_2 \in U$ tais que

$$x_i = s(x_i)e + u_i, \quad i = 1, 2.$$

Como $u_1 u_2 \in Z = [0]$ então temos

$$\begin{aligned} x_1 x_2 &= s(x_1)s(x_2)e + \frac{1}{2}s(x_1)u_2 + \frac{1}{2}s(x_2)u_1 \\ &= \frac{1}{2}s(x_1)(s(x_2)e + u_2) + \frac{1}{2}s(x_2)(s(x_1)e + u_1) \\ &= \frac{1}{2}(s(x_1)x_2 + s(x_2)x_1). \quad \square \end{aligned}$$

Este resultado significa que, a menos de isomorfismo, para cada inteiro $m + 1$, existe uma única álgebra do tipo $(1, m)$ e uma única álgebra do tipo $(m + 1, 0)$.

Uma álgebra de Bernstein B do tipo $(m + 1, d)$ com a função peso s é dita *normal* se o espaço vetorial de todas as formas invariantes em B , isto é, o espaço das formas lineares $f : B \rightarrow \mathbb{R}$ satisfazendo a identidade

$$f(xy) = \frac{s(x)f(y) + s(y)f(x)}{2}$$

tem dimensão $m + 1$.

Existem, na verdade, diversas caracterizações equivalentes destas álgebras, uma das quais usaremos como a própria definição (sem, entretanto, demonstrar sua equivalência com a definição original).

Definição 3.3 *Seja B uma álgebra de Bernstein com a função peso s . B é dita normal se a seguinte identidade é satisfeita*

$$x^2 y = s(x)xy \quad \forall x, y \in B.$$

Teorema 3.4 *Seja B uma álgebra de Bernstein com a função peso s decomposta em $B = \mathbb{R}e \oplus U \oplus Z$ em relação a um idempotente $e \in B$, conforme (3.8). Então as seguintes*

propriedades são equivalentes:

(1) B é normal.

(2) $UZ = [0]$, $Z^2 = [0]$.

(3) O quadrado de todo $x = s(x)e + u + z \in B$ é dado por

$$x^2 = s(x)^2e + s(x)u + u^2.$$

Demonstração. Sejam $x, y \in B$ arbitrários. Então, existem únicos $u_1, u_2 \in U$ e $z_1, z_2 \in Z$ (que dependem de x e y) tais que $x = s(x)e + u_1 + z_1$ e $y = s(y)e + u_2 + z_2$. Pelo Teorema 3.1 segue que

$$\begin{aligned} s(x)xy &= s(x)(s(x)e + u_1 + z_1)(s(y)e + u_2 + z_2) \\ &= s(x)^2s(y)e + \left[s(x)\left(\frac{1}{2}s(x)u_2 + \frac{1}{2}s(y)u_1 + u_1z_2\right) + s(x)(u_2z_1 + z_1z_2) \right] \\ &\quad + s(x)u_1u_2 \end{aligned}$$

e

$$\begin{aligned} x^2y &= [s(x)^2e + (s(x)u_1 + 2u_1z_1 + z_1^2) + u_1^2](s(y)e + u_2 + z_2) \\ &= s(x)^2s(y)e + \\ &\quad + [s(x)\left(\frac{1}{2}s(x)u_2 + \frac{1}{2}s(y)u_1 + u_1z_2\right) + s(y)(u_1z_1 + \frac{1}{2}z_1^2) + \\ &\quad + (u_1^2u_2 + u_1^2z_2 + 2(u_1z_1)z_2 + z_1^2z_2)] + \\ &\quad + [s(x)u_1u_2 + 2(u_1z_1)u_2]. \end{aligned}$$

Em todo caso as componentes em $\mathbb{R}e$ de $s(x)xy$ e x^2y são iguais.

(I) Suponhamos que B seja normal. Então, as componentes em U e Z de $s(x)xy$ e x^2y devem coincidir para todo $x, y \in B$. Em particular, a equação

$$s(x)(u_2z_1 + z_1z_2) = s(y)(u_1z_1 + \frac{1}{2}z_1^2) + (u_1^2u_2 + u_1^2z_2 + 2(u_1z_1)z_2 + z_1^2z_2)$$

deve ser satisfeita para todo $s(x), s(y) \in \mathbb{R}$ e todo $u_1, u_2 \in U$ e $z_1, z_2 \in Z$. Como $s(x)$ e $s(y)$ podem variar livremente em $\mathbb{R}$ então os três termos entre parênteses são identicamente nulos; em particular,

$$u_2z_1 + z_1z_2 = 0, \quad \forall u_2 \in U, z_1, z_2 \in Z.$$

Para $z_2 = 0$ esta equação implica em

$$u_2 z_1 = 0, \quad \forall u_2 \in U, \quad \forall z_1 \in Z,$$

isto é, $UZ = [0]$ e com $u_2 = 0$ segue que

$$z_1 z_2 = 0, \quad \forall z_1, z_2 \in Z,$$

isto é, $Z^2 = [0]$. Logo (2) é satisfeito.

(II) Suponhamos que vale (2). Então, as componentes em U e Z de $s(x)xy$ e x^2y , na decomposição dada acima, ambas reduzem-se a $\frac{1}{2}s(x)(s(y)u_1 + s(x)u_2)$ e $s(x)u_1u_2$, respectivamente. Logo, B é normal.

(III) A implicação $(2) \rightarrow (3)$ é óbvia tendo em vista a decomposição (3.9).

(IV) Suponhamos que vale (3). Comparando a representação de x^2 dada em (3) com a representação dada em (3.9) segue-se que

$$2uz + z^2 = 0, \quad \forall u \in U, \quad \forall z \in Z.$$

Em particular, para $u = 0$, obtemos

$$z^2 = 0, \quad \forall z \in Z,$$

e, consequentemente,

$$2uz = 0, \quad \forall u \in U, \quad \forall z \in Z.$$

Da última equação temos $UZ = [0]$. Da penúltima, para z_1, z_2 e $z_1 + z_2$, respectivamente, obtemos

$$z_1^2 + 2z_1 z_2 + z_2^2 = 0;$$

logo,

$$z_1 z_2 = 0, \quad \forall z_1, z_2 \in Z,$$

isto é, $Z^2 = [0]$. Portanto, (2) é válido. $\square$

Observamos que, como a definição de álgebra normal é independente de idempotentes, as propriedades (2) e (3) deste teorema são válidas para qualquer idempotente $e \in B$.

Exemplo 6. As álgebras de Bernstein do tipo $(1, m)$ e $(m + 1, 0)$ são normais. De fato, no primeiro caso temos $U = [0]$. Logo, como $UZ \subset U$ e $Z^2 \subset U$, as condições (2) são satisfeitas. No segundo caso (2) é satisfeito mais evidentemente, pois $Z = [0]$.

3.3 Álgebras de Bernstein de ordem k .

Nesta seção K denota um corpo infinito de característica $\neq 2$.

O conceito de álgebra de Bernstein pode ser generalizado da seguinte forma. Seja A uma álgebra não-associativa sobre um corpo K . Definindo as potências plenas de um elemento $x \in A$ por $x^{[1]} = x$, $x^{[2]} = x^2$, $\dots$, $x^{[n+1]} = x^{[n]}x^{[n]}$, a condição de Bernstein dada em (3.6) pode ser escrita da seguinte forma

$$x^{[3]} = s(x)^2 x^{[2]}.$$

Definimos a álgebra de Bernstein de ordem k generalizando esta condição.

Definição 3.4 *Uma álgebra de Bernstein de ordem k ($k \geq 1$) consiste de uma álgebra não-associativa comutativa A sobre um corpo K , um homomorfismo não-trivial de álgebra $s : A \longrightarrow K$ e cujas potências plenas de cada elemento $x \in A$ satisfazem a identidade*

$$x^{[k+2]} = s(x)^{2^k} x^{[k+1]}. \quad (3.27)$$

Se A é uma álgebra populacional e cada elemento $x \in A$ representa a distribuição de frequência genotípica inicial (neste caso, $s(x) = 1$), então $x^{[k]}$ representa a distribuição de frequência na k -ésima geração. Agora, se A satisfaz a identidade (3.27) então temos que $x^{[k+2]} = x^{[k+1]}$, isto é, a população está em equilíbrio após $k + 1$ gerações. Isso significa que, independentemente da distribuição de frequência inicial, a população alcança a estabilidade na $k + 1$ -ésima geração.

No caso $k = 1$ temos exatamente a álgebra de Bernstein. Na realidade diversas propriedades da álgebra de Bernstein podem ser generalizadas, isto é, elas são válidas

também na álgebra de ordem k . É o caso, por exemplo, da Proposição 3.1 e parte do Teorema 3.1. (Para a demonstração, veja o artigo de [Hentzel/Peresi/Holgate]).

As condições estabelecidas nesta proposição sugerem a seguinte classe de exemplos. Sejam P e Q espaços vetoriais sobre K e $T : Q \rightarrow Q$ uma transformação linear. No produto cartesiano $K \times P \times Q$ definimos a adição e a multiplicação por escalar componente a componente, e a multiplicação por

$$(\alpha, x, y)(\alpha', x', y') = (\alpha\alpha', \frac{1}{2}(\alpha x' + \alpha' x), \frac{1}{2}T(\alpha y' + \alpha' y)).$$

O funcional linear $w((\alpha, x, y)) = \alpha$ é um homomorfismo de álgebra. Por indução sobre l ($l > 1$) podemos provar que

$$(\alpha, x, y)^{[l]} = (\alpha^{2^{l-1}}, \alpha^{(2^{l-1}-1)}x, \alpha^{(2^{l-1}-1)}T^{l-1}(y)).$$

A condição (3.27) é satisfeita se e somente se $T^{k+1}(y) = T^k(y)$ para qualquer $y \in Q$. Portanto, a álgebra $K \times P \times Q$ é uma álgebra de Bernstein de ordem k se e somente se $T^{k+1} = T^k$. Note que se esta condição é satisfeita e tomando $e = (1, 0, 0)$ então $U = \{n = (0, x, y) \mid en = \frac{1}{2}n\} = \{0\} \times P \times \{y \in Q \mid T(y) = y\} = \{0\} \times P \times \text{Im}T^k$ e $Z = \{0\} \times \{0\} \times \text{Ker}(T^k)$. Note também que $[U \oplus Z]^2 = 0$.

Capítulo 4

Populações Bernsteinianas de Dois Níveis.

Neste capítulo explicitaremos as possíveis populações bernsteinianas de dois níveis, isto é, populações cujo operador evolução é da forma

$$V = \varphi\mu \tag{4.1}$$

onde μ é o operador meiose (portanto $\mu V = \mu$) e φ um operador quadrático, satisfazendo a condição de Bernstein

$$V^2 = V. \tag{4.2}$$

Com isso resolve-se, parcialmente, o problema proposto por Bernstein que é o de achar todos os operadores que atingem o equilíbrio na segunda geração, ou seja, a resolução da equação (4.2).

Esta resolução foi obtida por Lyubich entre 1971-73 com os artigos [4],[5]. Neste capítulo seguimos basicamente a linha de raciocínio do próprio Lyubich exposta em [8],[4] e [6]. A demonstração dos resultados principais é precedida por diversos lemas, os quais são agrupados em várias seções. Antes de começar o primeiro lema, porém, daremos, nas próximas linhas, algumas definições básicas que serão de muita utilidade no que se segue.

Definição 4.1 (*Ponto Extremo*)

Um elemento e de um conjunto C é dito um ponto extremo se

$$e = \sum_{i=1}^m c_i \quad (c_i \in C) \implies c_i \sim e \quad (i = 1, \dots, m).$$

Nesta definição o símbolo $\sim$ significa *proporcionais*, isto é, existe algum escalar λ_i tal que $c_i = \lambda_i e$. Em palavras podemos dizer que e é um ponto extremo se para toda decomposição de e em elementos de C , estes são proporcionais a e .

No caso particular em que C é o *convexo envolvente*¹ de um conjunto de elementos distintos $e_1, \dots, e_m$, isto é,

$$C = \left\{ \sum_{i=1}^m \lambda_i e_i \mid \lambda_i \geq 0, \sum_{i=1}^m \lambda_i = 1 \right\},$$

e_l é um ponto extremo se

$$e_l = \sum_{i=1}^m \alpha_i e_i \quad (\alpha_i \geq 0, \sum_{i=1}^m \alpha_i = 1) \implies e_i = e_l \quad \forall i \text{ tal que } \alpha_i > 0.$$

Em palavras podemos dizer que e_l é um ponto extremo se só pode ser decomposto em partes de si mesmo.

Definimos um *cone poliedral* como sendo um subconjunto C de um espaço vetorial real V da forma

$$C = \left\{ \sum_{i=1}^m \alpha_i e_i \mid \alpha_1, \dots, \alpha_m \geq 0 \right\},$$

para algum número m de geradores $e_1, \dots, e_m \in C$. Dizemos que o conjunto $B = \{e_1, \dots, e_m\}$ é uma base de C se cada um dos seus elementos é um ponto extremo de C e m é o menor inteiro com esta característica. Em outras palavras, podemos dizer que base de um cone é o menor número de pontos extremos que geram o cone². É importante notar, porém, que estes elementos podem não ser linearmente independentes, quando considerados como elementos do espaço V (basta tomar, por exemplo, $m > \dim V$). No caso

¹o menor convexo que contém um determinado conjunto.

²repare a analogia desta definição com a definição de uma base de um espaço vetorial.

em que B é um conjunto l.i. dizemos que C é um cone miniedral³. Entretanto, sempre é possível formar entre os geradores de C uma base de C eliminando os que não são pontos extremos e os pontos extremos repetidos, isto é, proporcionais a um determinado ponto extremo. De fato, se e_l não é um ponto extremo então existe uma decomposição $e_l = \sum_{i=1}^m \lambda_i e_i$ ($\lambda_i \geq 0$) e um coeficiente $\lambda_\alpha > 0$ tal que $e_\alpha \not\sim e_l$. Seja A o conjunto de todos os índices com estas características. Seja B o conjunto dos demais índices β para os quais $e_\beta \sim e_l$. Então

$$e_l = \sum_{\alpha \in A} \lambda_\alpha e_\alpha + \sum_{\beta \in B} \lambda_\beta e_\beta$$

ou seja

$$(1 - \sum_{\beta \in B} \lambda_\beta) e_l = \sum_{\alpha \in A} \lambda_\alpha e_\alpha.$$

Evidentemente $b = 1 - \sum_{\beta \in B} \lambda_\beta \neq 0$, pois no lado direito existe ao menos um λ_α não nulo e os demais coeficientes são não-negativos. Logo,

$$e_l = \sum_{\alpha \in A} \left(\frac{\lambda_\alpha}{b} \right) e_\alpha$$

isto é, e_l pode ser gerado pelos demais elementos. Assim, podemos sempre considerar B como uma base do cone C sem perda de generalidade.

4.1 A Álgebra Associada a Populações Bernsteinianas Normais de Dois Níveis.

Relacionada a uma população Π^n de zigotos $\{e_1, \dots, e_n\}$ com coeficientes de hereditariedade π_{ijk} ($i, j, k = 1, \dots, n$) sujeitos às condições

$$\pi_{ijk} = \pi_{jik} \geq 0, \quad \sum_{k=1}^n \pi_{ijk} = 1, \quad (4.3)$$

consideremos a álgebra $A_V = [e_1, \dots, e_n]$ gerada pelos zigotos $e_1, \dots, e_n$ de Π^n , com a multiplicação dada por

$$e_i e_j = \sum_{k=1}^n \pi_{ijk} e_k.$$

³segundo Lyubich em [4]; Tadao Oda em [11] o define como *simplicial*.

As condições (4.3) definem A_V como uma álgebra populacional relacionada a Π^n (cf. Definição 3.1) e π_{ijk} como suas constantes estruturais.

Pela primeira das condições (4.3) A_V é comutativa. Em geral A_V é não-associativa. Na verdade podemos identificar o espaço subjacente à álgebra A_V com o espaço $\mathbb{R}^n$ pelo isomorfismo $e_i \equiv (0, \dots, 1, \dots, 0)$ onde 1 está na i -ésima coordenada ($i = 1, \dots, n$). Assim, A_V como espaço vetorial é isomorfo a $\mathbb{R}^n$.

Definimos em A_V o funcional linear s por $s(e_i) = 1$ ($i = 1, \dots, n$). Pela última das condições (4.3) pode-se provar que

$$s(e_i e_j) = s(e_i) s(e_j).$$

Então s é um homomorfismo de álgebra. Disso segue que o hiperplano $s(x) = 1$ é fechado sob multiplicação, como também o cone $x \geq 0$ e, portanto, o simplexo $\Delta^{n-1} = \{x \mid s(x) = 1, x \geq 0\}$ que é o convexo envolvente do conjunto dos zigotos.

Por definição, o operador evolução V da população é dado pela equação

$$(V(x))_k = \sum_{i,j=1}^n \pi_{ijk} x_i x_j.$$

Na álgebra A_V esta equação escreve-se simplesmente $V(x) = x^2$; de fato,

$$\begin{aligned} x^2 &= \left(\sum_{i=1}^n x_i e_i \right)^2 = \sum_{i,j=1}^n x_i x_j e_i e_j = \sum_{i,j=1}^n x_i x_j \sum_{k=1}^n \pi_{ijk} e_k \\ &= \sum_{k=1}^n \left(\sum_{i,j=1}^n \pi_{ijk} x_i x_j \right) e_k = \sum_{k=1}^n (V(x))_k e_k = V(x). \end{aligned}$$

Consequentemente, $s(V(x)) = s(x)$ e, portanto, s é uma forma invariante (cf. §2.3).

Assim, no caso de uma população bernsteiniana a condição $V^2 = V$ escreve-se algebricamente $x^2 x^2 = x^2$ ($x \in \Delta^{n-1}$). Aqui, vamos admitir que vale também $x^2 x^2 = x^2$ (para todo x com $s(x) = 1$). Isto não causará nenhuma perda de generalidade nas aplicações que faremos nos capítulos 4 e 5. Esta última equação é equivalente a $x^2 x^2 = s(x)^2 x^2$ no espaço todo ($x \in A_V$). De fato, se $s(x) \neq 0$ então $s(y) = 1$, onde $y = \frac{x}{s(x)}$ e,

logo,

$$(x^2)^2 = ((s(x)y)^2)^2 = s(x)^4(y^2)^2 = s(x)^4(y^2) = s(x)^4\left(\frac{x}{s(x)}\right)^2 = s(x)^2x^2.$$

Neste caso A_V torna-se uma álgebra de Bernstein (cf. Definição 3.2) com o homomorfismo peso s .

Consideremos, ainda, o espaço I_V das formas invariantes do simplexo Δ^{n-1} , isto é, o conjunto das formas lineares f tal que $f(x^2) = f(x)$ para todo $x \in \Delta^{n-1}$. No espaço todo ($x \in A_V$) esta equação é equivalente a

$$f(x^2) = s(x)f(x), \quad (4.4)$$

e, consequentemente, à identidade

$$f(xy) = \frac{s(x)f(y) + s(y)f(x)}{2}. \quad (4.5)$$

De fato, basta aplicar (4.4) para $x + y$ e observar a linearidade de f . Assim, I_V é o espaço das formas lineares em A_V que satisfazem a identidade (4.5).

Definimos o espaço ortogonal de I_V como sendo o subespaço $I_V^\perp$ dos elementos $x \in A_V$ tais que $f(x) = 0$ para todo $f \in I_V$. É fácil ver que $I_V^\perp$ é um ideal de A_V . De fato, se $x \in I_V^\perp$ então $f(x) = 0$ ($\forall f \in I_V$); em particular $s(x) = 0$; logo, por (4.5), $f(xy) = 0$ ($\forall y \in A_V, \forall f \in I_V$), isto é, $xy \in I_V^\perp$.

Consideremos, ainda, o subconjunto $C_V \subset I_V$ das formas invariantes de coeficientes não-negativos ou, simplesmente, formas invariantes não-negativas. Estes coeficientes não-negativos caracterizam o subconjunto C_V do espaço I_V como um cone poliedral em I_V . Consideremos, então, o conjunto de seus geradores que formam uma base de C_V $\{\mu_1, \dots, \mu_m\}$, onde

$$\mu_i(x) = \sum_{l=1}^n \mu_{il} x_l \quad (l = 1, \dots, m) \quad (4.6)$$

são normalizados no sentido de que o maior de seus coeficientes é igual a 1: $\max_l \mu_{il} = 1$ (veja a interpretação genética desta condição na seção 2.3).

As equações (4.6) definem um operador linear $\mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^m$ cuja restrição ao simplexo Δ^{n-1} é o operador meiose μ (vide Definição 2.1). A invariância das formas μ_i implica em $\mu V = \mu$, que é a lei da preservação de genes.

Assumindo que a população possui estrutura gênica (sendo de dois-níveis), então existe um operador quadrático $\varphi : \mathbb{R}^m \rightarrow \Delta^{n-1}$ dado por

$$x'_k = \sum_{i,j=1}^m \varphi_{ijk} \mu_i \mu_j \quad (4.7)$$

de modo que $V = \varphi \mu$. Assim, as coordenadas de $V(x)$ são dadas por

$$(V(x))_k = x'_k = \sum_{i,j=1}^m \varphi_{ijk} \mu_i(x) \mu_j(x) \quad (x \in \Delta^{n-1}). \quad (4.8)$$

No espaço todo pode-se verificar que

$$xy = \frac{V(x+y) - V(x) - V(y)}{2}$$

que, em termos de coordenadas, por (4.8), assume a forma

$$(xy)_k = \sum_{i,j=1}^m \varphi_{ijk} \left(\frac{\mu_i(x) \mu_j(y) + \mu_i(y) \mu_j(x)}{2} \right). \quad (4.9)$$

Sendo a população de dois-níveis então ela é bernsteiniana; de fato $V^2 = \varphi \mu V = \varphi \mu = V$. Assim, A_V é uma álgebra populacional de Bernstein relacionada a uma população bernsteiniana de dois-níveis. O índice V em A_V indica a associação desta álgebra a uma população definida pelo operador evolução V .

Uma população com operador evolução V é chamada *reduzível* se o número de parâmetros é menor do que n . Isso pode acontecer em duas situações: existindo um par de coordenadas x_l, x_r tais que V depende somente da soma $x_l + x_r$ e do restante das coordenadas (V não depende das coordenadas x_l e x_r separadamente) ou existindo uma dependência linear entre as variáveis (neste caso V não depende de alguma variável). No caso contrário, a população diz-se *irreduzível*. Um zigoto e_j *extingue-se* se $x'_j = 0$. Se dois zigotos, e_i, e_k , não extinguem-se mas x'_i e x'_k são proporcionais, isto é, um é múltiplo do outro, então eles são ditos *do mesmo tipo*⁴.

⁴compare com as definições em §1.5.

Finalmente, uma população é dita *normal* se é irredutível, nenhum zigoto extingue-se e não há zigotos do mesmo tipo. Estas restrições são naturais sob o ponto de vista genético. Em nossas considerações a álgebra A_V está associada a uma população normal.

Consideremos o anulador da álgebra A_V definido por

$$\text{Ann}A_V = \{x \mid xy = 0 \ (y \in A_V)\}.$$

Evidentemente $\text{Ann}A_V$ é um ideal.

Lema 4.1 *Na álgebra A_V associada a uma população bernsteniana de dois-níveis temos $\text{Ann}A_V = I_V^\perp$.*

Demonstração. Se $x \in \text{Ann}A_V$ então $x^2 = 0$, logo $s(x) = 0$. Por (4.5) $f(x)s(y) = 0$ para todo y , isto é, $f(x) = 0$ para todo $f \in I_V$. Portanto $\text{Ann}A_V \subset I_V^\perp$.

Por outro lado, se $x \in I_V^\perp$ então $\mu_i(x) = 0$ para todo $i = 1, \dots, m$. Por (4.9) podemos concluir que $(xy)_k = 0$ ($k = 1, \dots, n$), isto é, $xy = 0$ para todo y . Logo, $x \in \text{Ann}A_V$. Assim provamos que $I_V^\perp \subset \text{Ann}A_V$. $\square$

Consideremos agora a álgebra quociente $Q_V = A_V / \text{Ann}A_V$. Observemos que, em Q_V , todo funcional linear f não depende de representante de classe, isto é, se $x - y \in \text{Ann}A_V$ então $f(X) = f(Y)$, onde X e Y denota a classe de x e y respectivamente. De fato, pelo Lema 4.1, temos $x - y \in I_V^\perp$ então $f(X - Y) = f(x - y + I_V^\perp) = f(I_V^\perp) = 0$. Em particular, o funcional s está bem definido em Q_V . Na verdade, pode-se provar que o espaço dual de Q_V é isomorfo a I_V .

Corolário 4.1 *A multiplicação em Q_V tem a seguinte forma*

$$XY = \frac{Xs(Y) + Ys(X)}{2}. \quad (4.10)$$

Em particular,

$$X^2 = X \ (s(X) = 1). \quad (4.11)$$

Demonstração. Pela condição (4.5) temos que

$$f(xy - \frac{xs(y) + ys(x)}{2}) = 0$$

para todo $f \in I_V$; portanto,

$$xy - \frac{xs(y) + ys(x)}{2} \in I_V^\perp$$

ou seja,

$$xy \equiv \frac{xs(y) + ys(x)}{2} \pmod{I_V^\perp}.$$

Como $I_V^\perp = \text{Ann}A_V$ pelo Lema 4.1 temos (4.10). $\square$

4.2 A Relação entre Idempotência e Extremidade.

Denotemos por $E_1, \dots, E_n$ as classes de equivalência dos elementos $e_1, \dots, e_n$ da base de A_V . Como $s(e_i) = 1$ então $e_i \notin \text{Ann}A_V$, isto é, $E_i \neq 0$, para todo i . Investigaremos, em A_V , o poliedro convexo⁵ Σ_V gerado pelos elementos $E_1, \dots, E_n$, isto é, a imagem do simplexo $\sigma^{n-1} = \{\sum_{i=1}^n \lambda_i e_i \mid \lambda_1, \dots, \lambda_n \geq 0; \sum_{i=1}^n \lambda_i = 1\}$. Mais precisamente,

$$\Sigma_V = \{\sum_{i=1}^n \lambda_i E_i \mid \lambda_1, \dots, \lambda_n \geq 0; \sum_{i=1}^n \lambda_i = 1\}.$$

Consideremos os pontos extremos⁶ do poliedro Σ_V , os quais são elementos de um subconjunto de $\{E_1, \dots, E_n\}$ ⁷. Por definição E_l é ponto extremo se, para toda decomposição $E_l = \sum_{i=1}^n \alpha_i E_i$ ($\alpha_1, \dots, \alpha_n \geq 0; \sum_{i=1}^n \alpha_i = 1$), vale a implicação $\alpha_i > 0 \Rightarrow E_i = E_l$; em outras palavras, E_l só pode ser decomposto em partes de si mesmo.

⁵que pode ser interpretado como sendo um triângulo sólido, tetraedro sólido, pentaedro sólido, ... enfim, um convexo sólido.

⁶geometricamente os vértices do poliedro.

⁷a rigor, E_i não precisa ser necessariamente um vértice do poliedro. Ele pode estar numa das faces ou arestas.

Lema 4.2 *Se E é um ponto extremo do poliedro Σ_V então o subespaço em A_V gerado por aqueles e_i tais que $E_i = E$ é uma subálgebra.*

Demonstração. Se e_i e e_j são elementos do subespaço, então $E_i = E_j = E$. Por (4.10) temos $E_i E_j = \frac{E_i + E_j}{2}$; logo $E_i E_j = E$. Pela fórmula

$$e_i e_j = \sum_{k=1}^n \pi_{ijk} e_k \quad (4.12)$$

segue que $E = \sum_{k=1}^n \pi_{ijk} E_k$. Mas E é um ponto extremo. Consequentemente $E_k = E$ para $\pi_{ijk} > 0$, isto é, apenas aqueles e_k tais que $E_k = E$ ocorrem no lado direito da equação (4.12). Então, a multiplicação no espaço gerado por estes e_k 's é fechada, ou seja, o subespaço é, na verdade, uma subálgebra. $\square$

Um índice l será dito *isolado* se $E_l \neq E_j$ para todo $j \neq l$.

Lema 4.3 *Seja l um índice isolado. Se E_l é um ponto extremo do poliedro Σ_V então e_l é um idempotente da álgebra A_V .*

Demonstração. Neste caso a subálgebra do Lema 4.2 consiste dos múltiplos do elemento e_l . Assim, (4.12) torna-se, simplesmente, $e_l^2 = \lambda e_l$. Como $s(e_l^2) = s(e_l)^2 = 1$ então $\lambda = 1$. $\square$

Lema 4.4 *Se e_l é um idempotente da álgebra A_V então E_l é um ponto extremo do poliedro Σ_V .*

Demonstração. Suponhamos que E_l não é um ponto extremo. Então existe uma decomposição $E_l = \sum_{i=1}^n \alpha_i E_i$ ($\alpha_1, \dots, \alpha_n \geq 0$, $\sum_{i=1}^n \alpha_i = 1$) tal que para algum j temos $\alpha_j > 0$ e $E_j \neq E_l$. Ou, equivalentemente, concentrando todos os E_l no mesmo lado da equação, existe um conjunto de índices $J \subset \{1, \dots, n\}$ tal que $E_l = \sum_{j \in J} \lambda_j E_j$, com algum $\lambda_j > 0$ ($\sum_{j \in J} \lambda_j = 1$) e $E_j \neq E_l$, para todo $j \in J$. De fato,

$$E_l = \sum_{j \in J} \lambda_j E_j + \sum_{i \notin J} \alpha_i E_l \quad (J = \{i \mid E_i \neq E_l\}).$$

Logo,

$$(1 - \sum_{i \notin J} \alpha_i) E_l = \sum_{j \in J} \alpha_j E_j.$$

Repare que o coeficiente do lado esquerdo não é nulo visto que, no lado oposto, há ao menos um coeficiente não nulo. Então,

$$E_l = \sum_{j \in J} \lambda_j E_j$$

onde $\lambda_j = \frac{\alpha_j}{1 - \sum_{i \notin J} \alpha_i}$. Como $\sum_{j \in J} \alpha_j + \sum_{j \notin J} \alpha_j = 1$ então temos $\sum_{j \in J} \lambda_j = 1$. Assim, obtemos uma nova decomposição para E_l , a qual é equivalente a

$$e_l \equiv \sum_{j \in J} \lambda_j e_j \pmod{\text{Ann} A_V},$$

de onde temos que $x = e_l - \sum_{j \in J} \lambda_j e_j \in \text{Ann} A_V$. Pela definição de $\text{Ann} A_V$, como e_l é idempotente,

$$e_l x = e_l - \sum_{j \in J} \lambda_j e_j e_l = 0$$

de onde

$$e_l = \sum_{j \in J} \lambda_j e_j e_l \quad \left(\sum_{j \in J} \lambda_j = 1 \right),$$

que é uma decomposição do elemento e_l do simplexo Δ^{n-1} . Agora, como e_l é um ponto extremo deste simplexo então

$$e_j e_l = e_l \quad (\forall j \text{ tal que } \lambda_j > 0). \quad (4.13)$$

Novamente, pela definição de $\text{Ann} A_V$, temos para todo h tal que $\lambda_h > 0$,

$$e_h x = e_h e_l - \sum_{j \in J} \lambda_j e_h e_j = 0$$

e, por (4.13) temos $e_h e_l = e_l$ de modo que

$$e_l = \sum_{j \in J} \lambda_j e_h e_j \quad \left(\lambda_j \geq 0, \sum_{j \in J} \lambda_j = 1 \right),$$

que é uma decomposição do elemento e_l do simplexo Δ^{n-1} . Logo,

$$e_h e_j = e_l \quad (\forall j \text{ tal que } \lambda_j > 0).$$

Tomando $h = j$ assim temos $e_j^2 = e_l$. Consequentemente, $E_j^2 = E_l$. Mas, pelo Corolário 4.1, $E_j^2 = E_j$. Então, $E_j = E_l$, que é uma contradição. Portanto, E_l é um ponto extremo e o Lema está provado. $\square$

Pode-se provar, na verdade, que o número de zigotos idempotentes é pelo menos igual a dimensão de I_V . Igualmente verdadeiro é o fato de que todos os índices são isolados. O seguinte Lema demonstra este último fato.

Lema 4.5 *Se $i \neq j$ então $E_i \neq E_j$.*

Demonstração. Suponhamos que $E_i = E_j$. Então, $f(e_i) = f(e_j)$ para todo $f \in I_V$; em particular, $\mu_k(e_i) = \mu_k(e_j)$, ($k = 1, \dots, \nu$), isto é, $\mu_{ki} = \mu_{kj}$ ($k = 1, \dots, \nu$). Então,

$$\begin{aligned} \mu_k &= \sum_{l=1}^n \mu_{kl} x_l \\ &= \mu_{ki} x_i + \mu_{kj} x_j + \sum_{l \neq i, j} \mu_{kl} x_l \\ &= \mu_{ki} (x_i + x_j) + \sum_{l \neq i, j} \mu_{kl} x_l, \end{aligned}$$

isto é, μ_k depende só de $x_i + x_j$ e x_l ($l \neq i, j$). Consequentemente $V(x)$ também depende só destes argumentos e a população é, portanto, redutível. Contradição. $\square$

Combinando os três lemas precedentes podemos concluir que ...

Lema 4.6 *Para que o zigoto e_i seja idempotente é necessário e suficiente que E_i seja um ponto extremo do poliedro Σ_V .*

Tendo, assim, visto a importância dos elementos idempotentes da álgebra A_V , finalizaremos esta seção observando que se um zigoto e_l é idempotente ($e_l^2 = e_l$) então $\pi_{ll} = 1$. E se e_l é não-idempotente então $\pi_{ll} < 1$.

4.3 O Princípio da Reciprocidade⁸.

Denotamos por G_i ($i = 1, \dots, n$) o conjunto dos índices $l \in \{1, \dots, n\}$ tais que $\mu_{il} > 0$ (veja (4.6)). Por exemplo, se $\mu_i(x) = x_2 + \frac{1}{4}x_3 + \frac{1}{3}x_5$ então $G_i = \{2, 3, 5\}$. Em linguagem genética, G_i é o conjunto dos zigotos que, em meiose, produz o i -ésimo gene. Os zigotos cujos índices pertencem a G_i são ditos *os geradores* do i -ésimo gene (que é representado pela sua coordenada⁹ μ_i). Também dizemos que tal zigoto gera ou produz o gene μ_i . Isto é, o zigoto e_l é um gerador do gene μ_i se a coordenada correspondente x_l está presente na somatória de μ_i , isto é, cujo coeficiente é não-nulo.

Lema 4.7 *Se $i \neq j$ então $G_i \not\subset G_j$.*

Demonstração. Suponhamos que $G_i \subset G_j$. Portanto, se $\mu_{il} > 0$ então $\mu_{jl} > 0$. Ou seja, a ocorrência de x_l em μ_i implica na ocorrência de x_l em μ_j . Consequentemente, todas as coordenadas que ocorrem em μ_i ocorrem também em $\frac{1}{2}\mu_j$, onde o coeficiente $\frac{1}{2}$ é tomado por conveniência. Logo, podemos tomar um número $\varepsilon > 0$ suficientemente pequeno de modo que os coeficientes de $\frac{1}{2}\mu_j - \varepsilon\mu_i$ ainda sejam não-negativos. De fato, se m_j é o menor coeficiente positivo de μ_j ($\forall l = 1, \dots, n, \mu_{jl} \geq m_j > 0$) basta tomar $\varepsilon < \frac{m_j}{2}$: se $\mu_{il} > 0$ então $\mu_{jl} > 0$, logo,

$$\frac{1}{2}\mu_{jl} - \varepsilon\mu_{il} > \frac{1}{2}m_j - \frac{m_j}{2}\mu_{il} = \frac{m_j}{2}(1 - \mu_{il}) \geq 0.$$

Assim, para as coordenadas que ocorrem em μ_i o coeficiente correspondente em $\frac{1}{2}\mu_j - \varepsilon\mu_i$ é positivo. Mas estas coordenadas são as únicas que podem tornar algum coeficiente de $\frac{1}{2}\mu_j - \varepsilon\mu_i$ negativo. Portanto, $\frac{1}{2}\mu_j - \varepsilon\mu_i$ é uma forma não-negativa.

É evidente que $\frac{1}{2}\mu_j + \varepsilon\mu_i$ também é uma forma não-negativa. Portanto, ambas as formas são elementos de C_V , e cuja soma é igual a μ_j , que é um absurdo, pois μ_j é um ponto extremo de C_V e, sendo $i \neq j$, μ_i não é proporcional a μ_j , logo, $\frac{1}{2}\mu_j \pm \varepsilon\mu_i$ não são proporcionais a μ_j . $\square$

⁸também chamado o Princípio da Herança Gênica.

⁹dizemos, por simplicidade, do “gene μ_i ” significando o i -ésimo gene, correspondente à coordenada μ_i .

O próximo lema desempenha um papel muito importante para o que segue. A sua interpretação genética é dada como segue: se um certo gene é produzido, em meiose, por um certo zigoto, então esse gene faz parte de todos os atos da fertilização que dão origem à formação daquele zigoto. Este é o princípio da reciprocidade. Sua formulação matemática, em nosso contexto, pode ser dada como segue.

Lema 4.8 *Se $l \in G_r$ então a forma quadrática x'_l (vide 4.7) é divisível por μ_r .*

Demonstração. Seja

$$\eta_{ik}(x) = \sum_{j=1}^m \varphi_{ijk} \mu_j(x).$$

Então, por (4.7), temos

$$(V(x))_k = \sum_{i=1}^m \mu_i(x) \eta_{ik}(x).$$

Pela invariância de μ_r no simplexo temos para $x \in \Delta^{n-1}$

$$\mu_r(x) = \mu_r(V(x)) = \sum_{k=1}^n \mu_{rk}(V(x))_k = \sum_{i=1}^m \mu_i(x) \eta_i(x),$$

onde

$$\eta_i(x) = \sum_{k=1}^n \mu_{rk} \eta_{ik}(x) \quad (i = 1, \dots, n).$$

Tomando-se $x_\rho = 0$ para $\rho \in G_r$, como $\mu_r(x) = \sum_{\rho \in G_r} \mu_{r\rho} x_\rho$ (já que $\mu_{r\rho} = 0$ para $\rho \notin G_r$), então $\mu_r(x) = 0$ para todo $x \in \Delta^{n-1}$ tal que $x_\rho = 0$ ($\rho \in G_r$). Consequentemente

$$\sum_{i=1}^m \mu_i(x) \eta_i(x) = 0.$$

Como as formas μ_i e η_i são não-negativas (esta última segue da primeira e da não-negatividade dos coeficientes φ_{ijk}), então no simplexo temos que

$$\mu_i(x) \eta_i(x) = 0 \quad (x_\rho = 0, \rho \in G_r).$$

Para $i \neq r$, pelo Lema 4.7, temos que $G_i \not\subset G_r$, isto é, existe $t \in G_i$ tal que $t \notin G_r$. Assim, temos

$$\mu_i(x) = \mu_{it} x_t + \dots \quad (\mu_{it} > 0).$$

Suponhamos, por absurdo, que existe um índice $s \notin G_r$ tal que x_s ocorre em η_i

$$\eta_i(x) = c_s x_s + \cdots \quad (c_s > 0).$$

Assim, temos

$$\mu_i(x)\eta_i(x) = \mu_{it}c_s x_t x_s + \cdots$$

com $\mu_{it}c_s > 0$ ($i \neq r$). Isto é uma contradição, pois o lado direito não é identicamente nulo (basta tomar, por exemplo, $x_t = x_s = \frac{1}{2}$ e o restante $x_i = 0$ se $t \neq s$, ou $x_t = 1$ e o restante $x_i = 0$ se $t = s$). Logo, podemos concluir que x_s não ocorre em η_i para qualquer $s \notin G_r$, isto é, que η_i não depende exclusivamente dos x_ρ ($\rho \in G_r$) no espaço todo. Portanto, pela definição de η_i , se $\mu_{rk} > 0$ então $\eta_{ik}(x)$ só depende dos x_ρ ($\rho \in G_r$) ($i \neq r$). Em particular, $\mu_{rl} > 0$ e logo, $\eta_{il}(x)$ ($i \neq r$) só depende dos x_ρ ($\rho \in G_r$). Por definição

$$\eta_{il}(x) = \sum_{j=1}^m \varphi_{ijl} \mu_j(x).$$

Para $j \neq r$ pelo Lema 4.7 existe um índice $u \in G_j \setminus G_r$, isto é, x_u ocorre em $\mu_j(x)$ e $u \notin G_r$. Como $\varphi_{ijl} \geq 0$ na equação acima, assim, para que $\eta_{il}(x)$ dependa só dos x_ρ ($\rho \in G_r$), devemos ter que $\varphi_{ijl} = 0$ ($i \neq r, j \neq r$), isto é

$$\eta_{il}(x) = \varphi_{irl} \mu_r(x) \quad (i \neq r),$$

de onde

$$\begin{aligned} (V(x))_l &= \sum_{i=1}^m \mu_i(x) \eta_{il}(x) \\ &= \mu_r(x) \eta_{rl}(x) + \sum_{i \neq r} \mu_i(x) \eta_{il}(x) \\ &= \mu_r(x) \eta_{rl}(x) + \sum_{i \neq r} \mu_i(x) \varphi_{irl} \mu_r(x) \\ &= \mu_r(x) (\eta_{rl}(x) + \sum_{i \neq r} \varphi_{irl} \mu_i(x)) \\ &= \mu_r(x) \left(\sum_{j=1}^m \varphi_{rjl} \mu_j(x) + \sum_{i \neq r} \varphi_{irl} \mu_i(x) \right) \\ &= \mu_r(x) (\varphi_{rrl} \mu_r(x) + \sum_{i \neq r} (\varphi_{ril} + \varphi_{irl}) \mu_i(x)) \\ &= \mu_r(x) (\varphi_{rrl} \mu_r(x) + \sum_{i \neq r} 2\varphi_{irl} \mu_i(x)) \end{aligned}$$

$$= \mu_r(x) \left(\sum_{i=1}^m (2\varphi_{irl} - \varphi_{rrl}) \mu_i(x) \right).$$

Então,

$$x'_l = \mu_r \sum_{i=1}^m \theta_{irl} \mu_i,$$

onde $\theta_{irl} = 2\varphi_{irl} - \varphi_{rrl}$, e o lema fica demonstrado. $\square$

Obviamente devemos ter $\theta_{irl} \geq 0$ de forma que o quociente de x'_l por μ_r seja uma forma pertencente ao cone C_V . Isto fica claro por (4.7) sem fazer nenhum cálculo, levando em conta que o Lema 4.8 é válido.

Corolário 4.2 *Toda coordenada x_l ocorre em no máximo duas das formas $\{\mu_1, \dots, \mu_m\}$.*

Demonstração. A forma quadrática x'_l , sendo quadrática, não pode ser fatorada em mais do que duas formas lineares. O corolário segue, assim, do Lema 4.8. $\square$

Cada zigoto, então, produz não mais do que dois genes, em meiose. Um zigoto que produz um gene é chamado um *homozigoto* e um que produz dois genes um *heterozigoto*¹⁰. Formalmente falando, pelo último corolário, para cada $l \in \{1, \dots, n\}$ existem, no máximo, dois índices $i \in \{1, \dots, m\}$ tais que $\mu_{il} > 0$. Se existe apenas um destes índices então e_l é um homozigoto, e se existem dois e_l é heterozigoto.

O Lema 4.8 pode ser interpretado da seguinte maneira: se x_l ocorre em μ_r pela soma (μ_r é uma combinação linear dos x_i), então μ_r ocorre em x_l pela fatoração, ou, mais precisamente, em x'_l (x'_l é uma forma quadrática dos μ_i). Agora notemos que todos os zigotos produzem pelo menos uma das formas $\mu_1, \dots, \mu_m$. De fato, como $s \in C_V$ e $\mu_1, \dots, \mu_m$ geram o cone C_V , então existe uma decomposição

$$s = \sum_{j=1}^m \alpha_j \mu_j \tag{4.14}$$

com os coeficientes $\alpha_i \geq 0$ e pelo menos um deles não nulo. Como $s(x) = x_1 + \dots + x_n$ temos

$$\sum_{j=1}^m \alpha_j \mu_j(x) = x_1 + \dots + x_n,$$

¹⁰isso bate com a interpretação biológica dos termos.

e, então, cada x_l ($l = 1, \dots, n$) ocorre em pelo menos uma forma μ_j .

A decomposição (4.14), em geral, não é única. No simplexo Δ^{n-1} , a decomposição (4.14) escreve-se $\sum_{j=1}^m \alpha_j \mu_j = 1$. Por esta razão ela é dita uma *decomposição da unidade*¹¹. Observe que numa decomposição da unidade temos que $\alpha_j \leq 1$, porque, pela condição de normalização das formas μ_i , existe pelo menos um coeficiente igual a 1.

Finalizaremos esta seção com o seguinte lema.

Lema 4.9 *Para cada $i \in \{1, \dots, m\}$ existe uma decomposição da unidade com $\alpha_i = 1$.*

Demonstração. Como o maior coeficiente de uma forma linear μ_i é igual a 1, segue que $s - \mu_i$ ainda é não-negativa, isto é, $s - \mu_i \in C_V$; portanto,

$$s - \mu_i = \sum_{j=1}^m \beta_j \mu_j \quad (\beta_j \geq 0),$$

de onde

$$s - \mu_i = \beta_i \mu_i + \sum_{j \neq i} \beta_j \mu_j$$

ou seja

$$s = (1 + \beta_i) \mu_i + \sum_{j \neq i} \beta_j \mu_j.$$

Comparando a coordenada do coeficiente 1 da forma μ_i em ambos os lados da equação, podemos concluir que $\beta_i = 0$; logo,

$$s = \mu_i + \sum_{j \neq i} \beta_j \mu_j.$$

□

4.4 Propriedades Relacionadas aos Zigotos.

O Lema 4.9 pode ser expresso de uma forma mais precisa no caso de homozigotos. Por definição, e_k é homozigoto se x_k ocorre numa só forma invariante μ_i .

¹¹reciprocamente, se alguma forma linear (em particular, uma combinação linear das formas μ_i) é igual a 1 no simplexo, então ela é igual a s no espaço todo.

Lema 4.10 *Se e_k é um homozigoto então x_k ocorre no gene correspondente μ_i com coeficiente 1 (isto é, $\mu_{ik} = 1$) e μ_i ocorre em toda decomposição da unidade com coeficiente 1.*

Demonstração. Tomemos a decomposição $s = \mu_i + \sum_{j \neq i} \beta_j \mu_j$, que existe pelo Lema 4.9. Como x_k não ocorre em μ_j ($j \neq k$), já que e_k é homozigoto, então x_k ocorre em μ_i com o mesmo coeficiente em s , isto é, com coeficiente 1. Em qualquer decomposição $s = \sum_1^m \alpha_j \mu_j$, a comparação dos coeficientes de x_k resulta em $\alpha_i = 1$. $\square$

A equação $\mu_{ik} = 1$ nas condições do Lema 4.10 pode ser interpretada naturalmente em termos de probabilidades: todo homozigoto produz o gene correspondente com probabilidade 1.

No restante desta seção veremos as possíveis relações entre as alternativas “idempotente ou não-idempotente” e as alternativas “homozigoto ou heterozigoto”.

Lema 4.11 *Todos os homozigotos são idempotentes.*

Demonstração. Seja e_l um homozigoto. Pelo Lema 4.6 é suficiente verificar que E_l é um ponto extremo do poliedro Σ_V . Suponhamos, por contradição, que exista uma decomposição $E_l = \sum_j \alpha_j E_j$ ($\sum_j \alpha_j = 1$) tal que $\alpha_j > 0$ para algum $j \neq l$ e $E_j \neq E_l$. Seja J o conjunto dos índices diferentes de l tais que $\alpha_j > 0$ e $E_j \neq E_l$. Pelo Lema 4.5 é fácil provar que J contém pelo menos dois índices. Suponhamos que e_l gera o i -ésimo gene. Então, pelo Lema 4.10, temos que $\mu_{il} = 1$, de onde, $\mu_i(E_l) = 1$ e logo

$$\sum_{j \in J} \alpha_j \mu_i(E_j) = 1.$$

Como $0 \leq \mu_i(E_j) \leq 1$, $\alpha_j > 0$ e $\sum_{j \in J} \alpha_j = 1$, consequentemente $\mu_i(E_j) = 1$, isto é, $\mu_{ij} = 1$ para todo $j \in J$.

Como e_l é homozigoto nenhum outro gene é gerado por e_l . Isto significa que $\mu_{kl} = 0$ para $k \neq i$, de onde segue que $\sum_{j \in J} \alpha_j \mu_k(E_j) = 0$ e consequentemente $\mu_k(E_j) = 0$,

isto é, $\mu_{kj} = 0$ para todo $j \in J$. Assim, temos

$$\begin{aligned}\mu_i &= \sum_{j=1}^n \mu_{ij} x_j \\ &= \sum_{j \in J} \mu_{ij} x_j + \sum_{j \notin J} \mu_{ij} x_j \\ &= \sum_{j \in J} x_j + \sum_{j \notin J} \mu_{ij} x_j.\end{aligned}$$

Portanto, $\sum_{j \in J} x_j$ ocorre em μ_i . Por outro lado, se $k \neq i$ temos

$$\mu_k = \sum_{j \in J} \mu_{kj} x_j + \sum_{j \notin J} \mu_{kj} x_j = \sum_{j \notin J} \mu_{kj} x_j.$$

Então, as variáveis x_j ($j \in J$) não ocorrem em μ_k ($k \neq i$). Logo, em cada forma invariante μ_i as coordenadas x_j ($j \in J$) ou ocorrem simultaneamente ou não ocorre nenhuma delas. Assim, o operador evolução V depende de $\sum_{j \in J} x_j$ e das demais coordenadas, isto é, a população é redutível, uma contradição. $\square$

Para heterozigotos a situação é mais complicada.

Lema 4.12 *Seja e_l um heterozigoto gerando os genes μ_i e μ_j ($i \neq j$). Se e_l é idempotente então $\mu_{il} = \mu_{jl} = 1$. Se e_l é não-idempotente então $\mu_{il} + \mu_{jl} = 1$.*

Demonstração. Por hipótese $l \in G_i \cap G_j$. Então, definindo $\alpha = \mu_{il} > 0$ e $\beta = \mu_{jl} > 0$, temos

$$\mu_i = \alpha x_l + \sum_{k \neq l} \mu_{ik} x_k, \quad \mu_j = \beta x_l + \sum_{k \neq l} \mu_{jk} x_k. \quad (4.15)$$

Pelo princípio da reciprocidade (Lema 4.8) as formas μ_i e μ_j ocorrem em x'_l , portanto, tem a forma

$$x'_l = a \mu_i \mu_j, \quad (4.16)$$

para algum a uma constante não-negativa. Na verdade $a > 0$ porque se $a = 0$ então o zigoto e_l extingue-se. As identidades (4.16) e (4.15) implicam em

$$x'_l = a \alpha \beta x_l^2 + \dots \quad (4.17)$$

Suponhamos, primeiramente, que e_l é idempotente ($\pi_{ll} = 1$). Em comparação com (4.17), podemos concluir que $\alpha\beta = 1$; portanto, (4.16) é da forma

$$x'_l = \frac{\mu_i \mu_j}{\alpha \beta}. \quad (4.18)$$

Se existe $k \neq l$ tal que $\mu_{ik} \neq 0$ então, pelo Lema 4.8, x'_k é divisível por μ_i :

$$x'_k = \mu_i \sum_{r=1}^m \gamma_{kr} \mu_r \quad (\gamma_{kr} \geq 0). \quad (4.19)$$

Mas $\pi_{lk} = 0$ (pois $\pi_{ll} = 1$) e então x'_k não contém x'_l . Como x_l ocorre em μ_i e μ_j temos $\gamma_{ki} = \gamma_{kj} = 0$. Por este fato, as identidades (4.15) (4.18) e (4.19) implicam, no simplexo Δ^{n-1} , que

$$\begin{aligned} \mu_i(V(x)) &= \alpha x'_l + \sum_{k \neq l} \mu_{ik} x'_k \\ &= \frac{\mu_i(x) \mu_j(x)}{\beta} + \sum_{k \neq l} \mu_{ik} \mu_i(x) \sum_{r=1}^m \gamma_{kr} \mu_r(x) \\ &= \mu_i(x) \left(\frac{\mu_j(x)}{\beta} + \sum_{k \neq l} \mu_{ik} \sum_{r \neq i, j} \gamma_{kr} \mu_r(x) \right) \\ &= \mu_i(x) \left(\frac{\mu_j(x)}{\beta} + \sum_{r \neq i, j} \left(\sum_{k \neq l} \mu_{ik} \gamma_{kr} \right) \mu_r(x) \right) \\ &= \mu_i(x) \left(\frac{\mu_j(x)}{\beta} + \sum_{r \neq i, j} \theta_r \mu_r(x) \right). \end{aligned}$$

onde $\theta_r \geq 0$. Mas $\mu_i(V(x)) = \mu_i(x)$ para todo x , portanto, obtemos a decomposição da unidade

$$\frac{1}{\beta} \mu_j + \sum_{r \neq i, j} \theta_r \mu_r = 1, \quad (4.20)$$

de onde concluímos que $\beta \geq 1$. Como $\beta \leq 1$ desde o início, temos $\beta = 1$. Exatamente da mesma maneira podemos provar que $\alpha = 1$ e o Lema fica, assim, demonstrado neste primeiro caso.

Suponhamos, agora, que e_l é não-idempotente. Pelo Lema 4.6 E_l não é um ponto extremo de Σ_V . Podemos, assim, representá-lo como uma combinação linear de um certo sistema de pontos extremos:

$$E_l = \sum_k a_k E_k \quad (a_k > 0; \sum_k a_k = 1).$$

Portanto, $\alpha = \mu_i(E_l) = \sum_k a_k \mu_i(E_k) = \sum_k a_k \mu_{ik}$ e, analogamente, $\beta = \sum_k a_k \mu_{jk}$. Se x_k ($k \neq l$) ocorre numa das formas μ_i ou μ_j então x_k não pode ocorrer na outra, caso contrário, pelo princípio da reciprocidade, x'_k seria da forma (4.16) e o zigoto e_k seria do mesmo tipo que e_l ou extinguir-se-ia. Formalmente falando, se $\mu_{ik} \neq 0$ então $\mu_{jk} = 0$ e vice versa, se $\mu_{jk} \neq 0$ então $\mu_{ik} = 0$. Então, na soma $\mu_{ik} + \mu_{jk}$ pelo menos um dos termos é igual a zero, de modo que o seu valor máximo é igual a 1. Então, $\alpha + \beta = \sum_k a_k (\mu_{ik} + \mu_{jk}) \leq \sum_k a_k = 1$.

Consideremos, agora, uma decomposição da unidade dada por

$$s = \sum_{k=1}^m \gamma_k \mu_k \quad (0 \leq \gamma_k \leq 1).$$

Comparando os coeficientes de x_l , obtemos $1 = \sum_{k=1}^m \gamma_k \mu_{kl} = \gamma_i \mu_{il} + \gamma_j \mu_{jl} = \gamma_i \alpha + \gamma_j \beta \leq \alpha + \beta$. Logo, em comparação com o resultado anterior, conclui-se que $\alpha + \beta = 1$ e o lema fica demonstrado. $\square$

Observação: De passagem provamos que se o heterozigoto é idempotente então existe uma decomposição da unidade que contém um dos genes por ele produzido com coeficiente 1 e que, nesta decomposição, não aparece o outro gene (cf.(4.20)). E se, por outro lado, o heterozigoto não é idempotente então toda decomposição da unidade contém ambos os genes com coeficientes iguais a 1; de fato, basta provar, nas últimas linhas da demonstração, que $\gamma_i = \gamma_j = 1$ (com efeito, se $\gamma_i \neq 1$ então $1 = \gamma_i \alpha + \gamma_j \beta < \alpha + \gamma_j \beta \leq \alpha + \beta = 1$, uma contradição).

Interpretando em termos de probabilidades, o Lema 4.12 significa que um heterozigoto idempotente produz cada um dos genes correspondentes com probabilidades iguais a 1, enquanto que um heterozigoto não-idempotente produz os genes correspondentes com probabilidades α e β ($\alpha, \beta > 0, \alpha + \beta = 1$). Os eventos “zigoto e_l produz gene μ_i ” e “zigoto e_k produz gene μ_j ” devem estar associados a espaços amostrais distintos no primeiro caso, enquanto que no segundo caso a um mesmo espaço.

Assim, todos os μ_{il} ($i = 1, \dots, m; l = 1, \dots, n$) adquirem, de fato, sentido probabilístico: μ_{il} é a probabilidade do zigoto e_l produzir o gene μ_i em meiose (cf.§1.5).

Do Lema 4.12 decorre imediatamente o seguinte corolário.

Corolário 4.3 *Se o heterozigoto e_l produz genes μ_i e μ_j com probabilidades iguais a 1 então ele é idempotente, e se um dos genes é produzido com probabilidade menor do que 1 então o zigoto é não-idempotente.*

Terminaremos esta seção com um resultado muito útil nas próximas seções.

Lema 4.13 *Se o zigoto não-idempotente e_k produz genes μ_i e μ_j e o zigoto e_l produz um desses genes (digamos μ_i) com probabilidade 1 então e_l é um homozigoto.*

Demonstração. Consideremos um gene qualquer μ_r diferente de μ_i . Pelo Lema 4.9 existe uma decomposição da unidade que contém μ_r . Pela observação que sucede a demonstração do Lema 4.12, esta decomposição (como também qualquer outra) contém μ_i com coeficiente 1. Consequentemente, comparando os dois lados da decomposição, se x_l ocorre em μ_i com coeficiente 1 então x_l não ocorre em nenhum outro termo da decomposição. Em particular, x_l não ocorre em μ_r . Como μ_r é genérico ($r = 1, \dots, m; r \neq i$) então x_l só ocorre em μ_i ; logo, e_l é homozigoto. $\square$

4.5 População Elementar e Não-Elementar.

Um homozigoto ou um heterozigoto não-idempotente é denominado *zigoto elementar*. Por outro lado um *zigoto não-elementar* é um heterozigoto idempotente. Mostraremos que, numa população, todos os zigotos pertencem a um desses dois tipos.

Lema 4.14 *Todos os zigotos geradores de um determinado gene são do mesmo tipo: são todos elementares ou são todos não-elementares.*

Demonstração. Fixado o i -ésimo gene, suponhamos que um dos seus geradores (e_l) seja um zigoto não-elementar, isto é, um heterozigoto idempotente. Assim, para algum l ,

$1 \leq l \leq n$, temos $\mu_{il} > 0$. Pelo Lema 4.12 temos que $\mu_{il} = 1$ e então

$$\mu_i = x_l + \sum_{t \neq l} \mu_{it} x_t.$$

Se ocorrer um heterozigoto não-idempotente em μ_i ($\mu_{ik} > 0$ para algum $k \neq l$), pelo Lema 4.13, e_l é um homozigoto, contradizendo a hipótese inicial.

Agora, como e_l é um heterozigoto idempotente, pela observação feita após Lema 4.12, existe uma decomposição da unidade que não contém μ_i . Assim, não pode ocorrer nenhum homozigoto em μ_i pois, caso contrário, pelo Lema 4.10, μ_i deve ocorrer em qualquer decomposição da unidade, uma contradição.

Portanto, todos os geradores de μ_i só podem ser, por exclusão, heterozigotos idempotentes, isto é, são zigotos não-elementares. $\square$

O Lema 4.14 permite fazer uma classificação entre os genes em elementares e não-elementares. Um gene é dito *elementar* se for gerado por um zigoto elementar (isto é, por homozigoto, com probabilidade 1, e por heterozigoto com probabilidade menor do que 1). Um gene é dito *não-elementar* se for gerado por um zigoto não-elementar (com probabilidade 1).

Lema 4.15 *Homozigotos e genes elementares estão em correspondência biunívoca.*

Demonstração. Por definição um homozigoto gera exatamente um gene; além disso, este gene é elementar. Homozigotos diferentes geram genes diferentes. De fato, se o gene μ_i é gerado pelos homozigotos e_k e e_l então, pelo Lema 4.10, a soma $x_k + x_l$ ocorre na forma μ_i . Consequentemente nenhuma destas coordenadas (x_k e x_l), ocorre em nenhuma outra forma invariante. Portanto a população é redutível, o que é uma contradição. Finalmente, todo gene elementar tem entre seus geradores um homozigoto. De fato, a presença de um heterozigoto não-idempotente entre os geradores de μ_i e a existência de um coeficiente igual a 1 (pois $\max_l \mu_{il} = 1$) garante, pelo Lema 4.13, a existência de um homozigoto. $\square$

Finalmente, podemos classificar uma população em *elementar* ou *não-elementar* devido ao seguinte lema.

Lema 4.16 *Numa população todos os genes são elementares ou não-elementares.*

Demonstração. Sejam $p_1, \dots, p_d$ genes elementares e $p_{d+1}, \dots, p_m$ genes não-elementares ($1 \leq d \leq m$)¹². Reduziremos esta situação a uma contradição.

Sejam $e_1, \dots, e_d$ os homozigotos em correspondência com os genes elementares conforme o Lema 4.15; sejam $e_{d+1}, \dots, e_{d+\delta}$ heterozigotos não-idempotentes. Então, pelo Lema 4.10,

$$p_i = x_i + \sum_{j=1}^{\delta} c_{ij} x_{d+j} \quad (i = 1, \dots, d) \quad (4.21)$$

onde $c_{ij} \geq 0$. Denotamos o conjunto

$$(x_1, \dots, x_d, x_{d+1}, \dots, x_{d+\delta})$$

por u e

$$(x_{d+\delta+1}, \dots, x_n)$$

por v . As formas $p_1, \dots, p_d$ dependem só de u e as formas $p_{d+1}, \dots, p_m$ dependem só de v .

De acordo com o princípio da reciprocidade, para os homozigotos temos

$$x'_i = p_i(P_i(u) + 2Q_i(v)) \quad (i = 1, \dots, d), \quad (4.22)$$

onde P_i e Q_i são formas lineares não-negativas (o coeficiente 2 para Q_i foi escolhido por conveniência). Para os heterozigotos não-idempotentes temos

$$x'_{d+j} = 2b_j p_{i_j} p_{k_j} \quad (j = 1, \dots, \delta; 1 \leq i_j < k_j \leq d) \quad (4.23)$$

para determinado $b_j > 0$ (p_{i_j} e p_{k_j} são os genes gerados pelo zigoto e_{d+j}). Para um heterozigoto idempotente temos

$$x'_{d+\delta+l} = a_l p_{r_l} p_{s_l} \quad (l = 1, \dots, n - (d + \delta); d + 1 \leq r_l < s_l \leq d) \quad (4.24)$$

¹² $p_1, \dots, p_d, p_{d+1}, \dots, p_m$ é uma permutação de $\mu_1, \dots, \mu_m$.

para certo $a_l > 0$ (p_{r_l} e p_{s_l} são os genes gerados pelo zigoto $e_{d+\delta+l}$).

Decompomos, agora, a forma s em

$$s = s(u) + s(v)$$

onde

$$s(u) = \sum_{i=1}^{d+\delta} x_i, \quad s(v) = \sum_{i=d+\delta+1}^n x_i.$$

Portanto

$$\sum_{i=1}^n x'_i = s^2 = s(u)^2 + s(v)^2 + 2s(u)s(v). \quad (4.25)$$

De (4.22), (4.23) e (4.24) podemos ver que os termos bilineares em u e v só ocorrem em $x'_1, \dots, x'_d$ (basta observar que p_{i_j} e p_{k_j} em (4.23) ambos dependem só de u , p_{r_l} e p_{s_l} em (4.24) ambos dependem só de v e p_i em (4.22) depende de u). A soma destes termos é

$$\sum_{i=1}^d x'_i = 2 \sum_{i=1}^d p_i Q_i(v) + \sum_{i=1}^d p_i P_i(u).$$

Comparando com os termos bilineares em u e v de (4.25) podemos concluir que

$$2 \sum_{i=1}^d p_i Q_i(v) = 2s(u)s(v),$$

para todo u e v . Em particular, para $x_{d+1} = \dots = x_{d+\delta} = 0$, por (4.21), obtemos

$$\sum_{i=1}^d x_i Q_i(v) = s(v) \sum_{i=1}^d x_i.$$

Como v é independente de $x_1, \dots, x_d$, então

$$Q_i(v) = s(v) \quad (i = 1, \dots, d). \quad (4.26)$$

Por outro lado, pela invariância das formas p_i e de (4.21) temos $p'_i = sp_i$, isto é,

$$x'_i + \sum_{j=1}^{\delta} c_{ij} x'_{d+j} = (s(u) + s(v))p_i \quad (i = 1, \dots, d).$$

Comparando novamente os termos bilineares em u e v , usando (4.22) e (4.23), obtemos que $2p_i Q_i(v) = s(v)p_i$, ou seja, $2Q_i(v) = s(v)$, contradizendo o resultado em (4.26). Com isso fica demonstrado o lema. $\square$

4.6 Construção de Populações Normais.

Nesta seção está o resultado principal deste capítulo, que é a descrição explícita das populações bernsteinianas normais de dois-níveis.

Teorema 4.1 *Uma população Π^n é bernsteiniana, de dois-níveis, normal e elementar se e somente se o seu operador evolução, a menos de permutação de coordenadas, é da forma*

$$x'_k = p_k^2 + 2p_k \sum_{j \neq k} a_{kj} p_j \quad (k = 1, \dots, m), \quad (4.27)$$

$$x'_{m+l} = 2b_l p_{k_l} p_{j_l} \quad (l = 1, \dots, \delta; 1 \leq k_l < j_l \leq m), \quad (4.28)$$

onde

$$p_k = x_k + \sum_{l=1}^{\delta} c_{kl} x_{m+l} \quad (k = 1, \dots, m); \quad (4.29)$$

os coeficientes a_{kj} , b_l e c_{kl} são não-negativos ($0 < b_l \leq 1$, $0 < c_{kl}, c_{j_l l} < 1$) e são relacionados pelas equações

$$c_{k_l l} + c_{j_l l} = 1; \quad c_{kl} = 0 \quad (k \neq k_l, j_l), \quad (4.30)$$

$$a_{k_l j_l} + c_{k_l l} b_l = a_{j_l k_l} + c_{j_l l} b_l = \frac{1}{2}, \quad (4.31)$$

$$a_{kj} = \frac{1}{2} \quad ((k, j) \neq (k_l, j_l), (j_l, k_l)), \quad (4.32)$$

onde os pares (k_l, j_l) ($l = 1, \dots, \delta$) são dois a dois distintos.

Demonstração.

(NECESSIDADE) Os caso extremos, isto é, quando $m = 1$ ou $\delta = 0$, podem ser excluídos. De fato, se $m = 1$ então s é a única forma linear invariante e a relação (4.9) fornece $(x^2)_k = \varphi_k s(x)^2$. Então, todos os zigotos são do mesmo tipo, contrariando a condição de normalização. No segundo caso, $\delta = 0$ (geneticamente significa que não existe nenhum heterozigoto), temos, então, $p_i = x_i$ ($i = 1, \dots, n$), isto é, as formas invariantes são geradas pelas projeções $\mu_i(x) = x_i$ ($i = 1, \dots, n$). Da equação $\mu_i(x^2) = s(x)\mu_i(x)$, concluimos que $(x^2)_i = s(x)x_i$. No simplexo este operador desta população torna-se, simplesmente, a

identidade, o qual não satisfaz a condição de irreducibilidade devido à condição $\sum_{i=1}^n x_i = 1$.

Reproduzindo o começo da demonstração do Lema 4.16 obtemos (4.29). De (4.29) fica claro que $p_1, \dots, p_m$ são formas linearmente independentes. Então, por definição, o operador evolução possui estrutura gênica elementar (cf. §2.3) e assim temos $\sum_{k=1}^m p_k = s$ (Proposição 2.1). Logo, por (4.29), a matriz $C = (c_{kl})_{m \times \delta}$ possui colunas estocásticas, isto é, $c_{kl} \geq 0$ e $\sum_{k=1}^m c_{kl} = 1$. O operador fertilização φ , sendo operador quadrático, tem a forma

$$x'_k = \sum_{i,j=1}^m \alpha_{ijk} p_i p_j \quad (k = 1, \dots, n). \quad (4.33)$$

Quando $x_{m+1} = \dots = x_n = 0$ as variáveis p_i tornam-se x_i e (4.33) reduz-se a

$$x'_k = \sum_{i,j=1}^m \alpha_{ijk} x_i x_j \quad (k = 1, \dots, n)$$

e temos então que $\alpha_{ijk} \geq 0$ para todo i, j e k . Além disso, como $\sum_{k=1}^n x'_k = s(V(x)) = s(x)^2$, segue que

$$\sum_{k=1}^n \alpha_{ijk} = 1 \quad (i, j = 1, \dots, m). \quad (4.34)$$

Então, as matrizes $A_k = (\alpha_{ijk})$ ($k = 1, \dots, n$), além de ser simétricas, possuem elementos não-negativos e

$$\sum_{k=1}^n A_k = \begin{pmatrix} 1 & \dots & 1 \\ \vdots & \vdots & \vdots \\ 1 & \dots & 1 \end{pmatrix}.$$

O operador linear $\mu : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^m$ ($m < n$), definido por $\mu = (p_1, \dots, p_m)$ é evidentemente sobrejetor e, pela invariância, temos $\mu V = \mu$ de modo que $\mu \varphi = \mathbf{1}$ (veja §2.2). Desenvolvendo o lado esquerdo desta equação, onde $q \in \sigma^{m-1}$, obtemos

$$\begin{aligned} p_k \varphi(q) &= p_k \left(\sum_{i,j=1}^m \alpha_{ij1} q_i q_j, \dots, \sum_{i,j=1}^m \alpha_{ijn} q_i q_j \right) \\ &= \sum_{i,j=1}^m \alpha_{ijk} q_i q_j + \sum_{l=1}^{\delta} c_{kl} \sum_{i,j=1}^m \alpha_{ij(m+l)} q_i q_j \\ &= \sum_{i,j=1}^m \left(\alpha_{ijk} + \sum_{l=1}^{\delta} c_{kl} \alpha_{ij(m+l)} \right) q_i q_j \end{aligned}$$

$$= \sum_{i,j=1}^m \lambda_{ijk} q_i q_j$$

onde

$$\lambda_{ijk} = \alpha_{ijk} + \sum_{l=1}^{\delta} c_{kl} \alpha_{ij(m+l)}.$$

Para $k = 1, \dots, m$ podemos dividir em quatro casos possíveis: $(i = j = k)$, $(i = k, j \neq k)$, $(i \neq k, j = k)$ e $(i \neq k, j \neq k)$. Assim, temos

$$p_k \varphi(q) = \lambda_{kkk} q_k q_k + \sum_{j \neq k} \lambda_{kjk} q_k q_j + \sum_{i \neq k} \lambda_{ikk} q_i q_k + \sum_{i \neq k} \sum_{j \neq k} \lambda_{ijk} q_i q_j.$$

Como $\lambda_{ijk} = \lambda_{jik}$ então

$$p_k \varphi(q) = \lambda_{kkk} q_k q_k + 2 \sum_{i \neq k} \lambda_{ikk} q_i q_k + \sum_{i \neq k} \sum_{j \neq k} \lambda_{ijk} q_i q_j.$$

Por outro lado, como $\mu \varphi = 1$ e $\sum_{i=1}^m q_i = 1$ então $p_k \varphi(q) = q_k \sum_{i=1}^m q_i$, isto é,

$$\lambda_{kkk} q_k q_k + 2 \sum_{i \neq k} \lambda_{ikk} q_i q_k + \sum_{i \neq k} \sum_{j \neq k} \lambda_{ijk} q_i q_j = q_k (q_1 + \dots + q_m). \quad (4.35)$$

Comparando os coeficientes de ambos os lados, obtemos:

$$\lambda_{kkk} = 1, \quad 2\lambda_{ikk} = 1, \quad \lambda_{ijk} = 0, \quad (4.36)$$

ou seja,

$$\alpha_{ijk} + \sum_{l=1}^{\delta} c_{kl} \alpha_{ij,m+l} = \begin{cases} 0 & (i \neq k, j \neq k) \\ 1 & (i = j = k) \\ \frac{1}{2} & (i = k, j \neq k \text{ ou } i \neq k, j = k) \end{cases} \quad (4.37)$$

para todo $i, j, k = 1, \dots, m$. Como os elementos de C e de A_k são não-negativos, segue de (4.37) que

$$\alpha_{ijk} = 0 \quad (i \neq k, j \neq k) \quad (4.38)$$

e

$$c_{kl} = 0 \quad (\exists(i, j) \mid i \neq k, j \neq k; \alpha_{ij,m+l} \neq 0). \quad (4.39)$$

As condições (4.38) significam que a matriz A_k tem formato de uma cruz, isto é, os elementos não-nulos são localizados na k -ésima linha e na k -ésima coluna. Isso é válido

para $k = 1, \dots, m$. Mostraremos que as matrizes A_{m+l} ($l = 1, \dots, \delta$) também tem o mesmo formato. Suponhamos que seja falso para algum l , isto é, a condição (4.38) não se verifica para $k = m + l$. Então, para cada $k = 1, \dots, m$ existem $i \neq k$ e $j \neq k$ tal que $\alpha_{ij,m+l} \neq 0$. Por (4.39) podemos concluir que $c_{kl} = 0$ ($k = 1, \dots, m$). Isso contradiz o fato de que C é estocástica por coluna.

Note também que todos os elementos de C são menores do que 1. De fato, se $c_{dl} = 1$ para algum d , ($1 \leq d \leq m$), então, por (4.29), a soma $x_d + x_{m+l}$ ocorre em p_d . Como $\sum_{i=1}^m p_i = s$, o restante das formas lineares p_k não contém x_d e nem x_{m+l} . Isso significa que a população é redutível, contradizendo a hipótese. Além disso, temos que $A_k \neq 0$ ($k = 1, \dots, m$), pois no caso contrário temos $\alpha_{ijk} = 0$ para todo i, j , de onde $x'_k = 0$ e o zigoto e_k extingue-se.

Suponhamos, agora, que em A_{m+l} o elemento $\alpha_{dd,m+l}$ da diagonal principal seja não-nulo. Então, por (4.39) temos que $c_{kl} = 0$ para $k \neq d$ e, portanto, $c_{dl} = 1$, uma contradição. Logo, a diagonal principal de A_{m+l} é nula. Da mesma forma pode-se provar que A_{m+l} não pode ter dois elementos não-nulos na mesma linha ou na mesma coluna. De fato, se $\alpha_{dt,m+l} \neq 0$ ($t \neq d$) e $\alpha_{ds,m+l} \neq 0$ ($s \neq d, s \neq t$) então, por (4.39), $c_{kl} = 0$ para $k \neq d, k \neq t$ (em particular $c_{sl} = 0$) e, também, $c_{kl} = 0$ para $k \neq d, k \neq s$. Logo, $c_{kl} = 0$ para $k \neq d$ e todo s , de onde $c_{dl} = 1$, uma contradição. Como A_{m+l} é simétrica, isso é válido para coluna também. Logo, como os elementos não-nulos de A_{m+l} estão numa cruz, as únicas entradas não-nulas de A_{m+l} localizam-se em duas posições simétricas: $\alpha_{k_l j_l, m+l}$ e $\alpha_{j_l k_l, m+l}$ ($k_l < j_l$). Denotamos o seu valor, que é comum a ambos, por b_l . Evidentemente $0 < b_l \leq 1$.

Se $k \neq k_l, j_l$ então $c_{kl} = 0$ por (4.39). Logo (4.30) é satisfeito e, obviamente, $c_{k_l l} > 0, c_{j_l l} > 0$. Como os elementos da diagonal principal de A_{m+l} são nulos então $\alpha_{kk,m+l} = 0$ ($l = 1, \dots, \delta$). Segue de (4.37) que

$$\alpha_{kkk} = 1 \quad (k = 1, \dots, m). \quad (4.40)$$

Finalmente, de (4.33), temos

$$x'_k = \alpha_{kkk}p_k^2 + 2 \sum_{j \neq k} \alpha_{jkk}p_jp_k + \sum_{i \neq k} \sum_{j \neq k} \alpha_{ijk}p_ip_j.$$

Para $k = 1, \dots, m$ de (4.38) e (4.40) obtemos (4.27), onde $a_{kj} = \alpha_{jkk} = \alpha_{kjk}$ ($j \neq k$).

Para $k = m + l$ ($l = 1, \dots, \delta$), visto que os únicos coeficientes não-nulos são $\alpha_{klj_l, m+l}$ e $\alpha_{j_l k_l, m+l}$, cujos valores são iguais a b_l , então

$$x'_k = b_l p_{k_l} p_{j_l} + b_l p_{j_l} p_{k_l},$$

e obtemos (4.28).

O fato de que os pares $(k_1, j_1), \dots, (k_\delta, j_\delta)$ não são coincidentes dois a dois pode ser visto por (4.28): pares iguais denotariam genótipos do mesmo tipo.

Os coeficientes a_{kj} podem ser calculados por (4.37), tomando $i = k$:

$$a_{kj} + \sum_{d=1}^{\delta} c_{kd} \alpha_{kj, m+d} = \frac{1}{2} \quad (k \neq j). \quad (4.41)$$

Se (k, j) é um par diferente dos já considerados, isto é, $(k, j) \neq (k_l, j_l)$ para $l = 1, \dots, \delta$, evidentemente temos $\alpha_{kj, m+d} = 0$; logo, obtemos (4.32). Se por outro lado $(k, j) = (k_l, j_l)$ para algum l , então $\alpha_{kj, m+d} = 0$ para $d \neq l$; de fato, no caso contrário temos $(k_d, j_d) = (k_l, j_l)$ contradizendo o fato de que os pares são distintos. Assim, temos

$$a_{k_l j_l} + c_{k_l l} \alpha_{k_l j_l, m+l} = \frac{1}{2}$$

que é uma das relações (4.31). A outra relação em (4.31) pode ser deduzida analogamente.

(SUFICIÊNCIA) Sendo o operador meiose μ definido por (4.29) e o operador fertilização φ por (4.27) e (4.28) fica evidente que $V = \varphi\mu$.

Consideremos os coeficientes α_{ijk} de $p_i p_j$ na expressão de x'_k ($k = 1, \dots, m$) e os coeficientes $\alpha_{ij, m+l}$ de $p_i p_j$ na expressão de x'_{m+l} ($l = 1, \dots, \delta$).

Por (4.28) fica claro que os únicos coeficientes não-nulos são $\alpha_{k_l j_l, m+l}$ e $\alpha_{j_l k_l, m+l}$ (cujos valores coincidem). Então,

$$\alpha_{ij, m+l} = 0 \quad (i, j) \neq (k_l, j_l) \text{ ou } (j_l, k_l). \quad (4.42)$$

De (4.30) é evidente que, para cada $l = 1, \dots, \delta$ só existem dois valores não-nulos de c_{kl} , a saber: $c_{k_l l}$ e $c_{j_l l}$ ($k_l \neq j_l$). Então,

$$c_{kl} = 0 \quad (k \neq k_l \text{ ou } j_l). \quad (4.43)$$

Avaliemos, agora, o valor de

$$\lambda_{ijk} = \alpha_{ijk} + \sum_{l=1}^{\delta} c_{kl} \alpha_{ij, m+l} \quad (k = 1, \dots, m).$$

1º caso: ($i \neq k$ e $j \neq k$)

É evidente de (4.27) que $\alpha_{ijk} = 0$. Logo, $\lambda_{ijk} = \sum_{l=1}^{\delta} c_{kl} \alpha_{ij, m+l}$. Se $k \neq k_l, j_l$ temos de (4.43) $c_{kl} = 0$. Se $k = k_l$ ou j_l temos de (4.42) $\alpha_{ij, m+l} = 0$. Assim, em ambos os casos, $\lambda_{ijk} = 0$.

2º caso: ($i = j = k$)

De (4.27) temos $\alpha_{kkk} = 1$. Como $k_l \neq j_l$ então $(k, k) \neq (k_l, j_l)$ ou (j_l, k_l) . Logo, por (4.42), $\alpha_{kk, m+l} = 0$. Portanto, temos que $\lambda_{kkk} = 1$.

3º caso: ($i = k, j \neq k$ ou $i \neq k, j = k$)

De (4.27) temos $\alpha_{kjk} = \alpha_{jkk} = a_{kj}$. Se $(i, j) \neq (k_l, j_l), (j_l, k_l)$, por (4.42), concluímos que $\alpha_{ij, m+l} = 0$. Logo, $\lambda_{ijk} = \alpha_{ijk}$ e, por (4.32), temos que $\lambda_{ijk} = \frac{1}{2}$. Agora, se $(i, j) = (k_l, j_l)$ por (4.43) concluímos que $\lambda_{ijk} = \alpha_{ijk} + c_{k_l l} \alpha_{ij, m+l}$. Como $b_l = \alpha_{ij, m+l}$ por (4.28), temos por (4.31) que $\lambda_{ijk} = \frac{1}{2}$. Se $(i, j) = (j_l, k_l)$ pode-se provar analogamente que $\lambda_{ijk} = \frac{1}{2}$. Assim, em todos os subcasos possíveis, vale $\lambda_{ijk} = \frac{1}{2}$.

Portanto, todas as equações em (4.37) são válidas, ou seja, vale (4.36) e, consequentemente, (4.35). Isto significa que $p_k \varphi(q) = q_k$ no simplexo σ^{m-1} , isto é, $\mu \varphi = 1$. Consequentemente temos $\mu V = \mu \varphi \mu = \mu$, que é a lei da preservação de genes. Assim, a população é de dois-níveis e, por conseguinte, ela é bernsteiniana.

Quanto às condições de normalização, é evidente que nenhuma coordenada x'_k se anula, ou seja, nenhum zigoto extingue-se. Por (4.27) podemos concluir que nenhuma dupla x'_i, x'_j com $1 \leq i, j \leq m$ são proporcionais (como função). Por (4.28), como os

pares (k_l, j_l) são dois a dois distintos então não há duplas x'_{m+i}, x'_{m+j} ($1 \leq i, j \leq \delta$) proporcionais. Como $k_l \neq j_l$ também não é possível x'_{m+j} ($1 \leq j \leq \delta$) ser proporcional a x_i ($1 \leq i \leq m$). Enfim, nenhuma dupla de coordenadas são proporcionais, logo, não há zigotos do mesmo tipo. Falta apenas verificar que o operador evolução V não é redutível. Suponhamos, por contradição, que V dependa de $x_t + x_h$ e do restante das coordenadas. Isso também é verdade para p_k ($k = 1, \dots, m$), (pois pela lei da preservação de genes, $p_k = p_k V$). Como temos $c_{kj} < 1$ em (4.29), então x_t e x_h não são iguais a x_k . Então, $t = m + l_1$ e $h = m + l_2$ e, também, $c_{kl_1} = c_{kl_2}$. Mas os únicos valores não-nulos de c_{kl_1} são quando $k = k_{l_1}$ ou $k = j_{l_1}$, por (4.43), e os únicos valores não-nulos de c_{kl_2} são quando $k = k_{l_2}$ ou $k = j_{l_2}$; então, se $k_{l_1} < j_{l_1}$ e $k_{l_2} < j_{l_2}$ temos que $k_{l_1} = k_{l_2}$ e $j_{l_1} = j_{l_2}$. Assim, por (4.28) podemos concluir que x'_{m+l_1} e x'_{m+l_2} são proporcionais, contradizendo o fato de que nenhum par de zigotos são do mesmo tipo. Agora, se V não depende de alguma coordenada x_t então p_k também não depende de x_t para todo k . Pelo princípio da reciprocidade p_k não divide x'_t para todo k , contradizendo a fórmula (4.27). Assim, a população é irredutível.

Para completar a demonstração provemos que a população é elementar. De fato, o heterozigoto e_{m+l} ocorre em p_k com coeficiente c_{kl} menor do que 1. Pelo corolário 4.3, e_{m+l} é não-idempotente, portanto é um zigoto elementar. Assim, pelos Lemas 4.14 e 4.16, a população é elementar. $\square$

As condições (4.31) significam que

$$c_{kl} = \frac{1}{2b_l} - \frac{a_{k_l j_l}}{b_l} \quad \text{e} \quad c_{j_l l} = \frac{1}{2b_l} - \frac{a_{j_l k_l}}{b_l}.$$

Como $a_{k_l j_l}, a_{j_l k_l} \geq 0$ e $b_l > 0$ então $c_{kl} \leq \frac{1}{2b_l}$ e $c_{j_l l} \leq \frac{1}{2b_l}$. Desta última inequação e de (4.30) temos que $c_{k_l l} = 1 - c_{j_l l} \geq 1 - \frac{1}{2b_l}$. Assim

$$1 - \frac{1}{2b_l} \leq c_{k_l l} \leq \frac{1}{2b_l}. \quad (4.44)$$

A classe de populações em consideração fica então parametrizado por 2δ parâmetros: b_l , $c_l = c_{k_l l}$ ($l = 1, \dots, \delta$) sujeitos às condições $0 < b_l \leq 1$, $0 < c_l < 1$ e (4.44).

A interpretação deste modelo populacional pode ser dada como segue. Consideremos os alelos $A_1, \dots, A_m$ que podem formar os homozigotos $A_1A_1, \dots, A_mA_m$ e os heterozigotos $A_{k_1}A_{j_1}, \dots, A_{k_\delta}A_{j_\delta}$ (não necessariamente todos possíveis, isto é, pode-se ter $\delta < \frac{1}{2}m(m-1)$).

Se durante a fertilização dois genes idênticos (por exemplo, A_1 e A_1) se juntam, o correspondente homozigoto é formado (A_1A_1).

Se os genes forem diferentes, e o heterozigoto correspondente é possível (por exemplo, A_{k_1} juntando-se com A_{j_1}), este heterozigoto é formado ($A_{k_1}A_{j_1}$) com uma certa probabilidade b_1 e dois homozigotos correspondentes a esses genes ($A_{k_1}A_{k_1}$ e $A_{j_1}A_{j_1}$) são formados com certas probabilidades $a_{k_1j_1}$ e $a_{j_1k_1}$. Nenhum outro caso resulta da união desses genes; assim, temos $b_1 + a_{k_1j_1} + a_{j_1k_1} = 1$, que pode ser obtido de (4.31) e (4.30).

Agora, se dois genes diferentes (por exemplo, A_k e A_j) se unem e o correspondente heterozigoto não é possível, ele não é formado, mas, ao invés disso, formam-se homozigotos correspondentes a esses genes (A_kA_k , A_jA_j) com iguais probabilidades ($a_{kj} = a_{jk} = \frac{1}{2}$). A formação de homozigotos como resultado da união de genes distintos pode ser interpretado como resultado da morte de um dos genes e subsequente desenvolvimento partenogênese do zigoto a partir do segundo gene.

Em meiose cada homozigoto (por exemplo, A_1A_1) produz o gene correspondente (A_1) e cada heterozigoto (por exemplo, $A_{k_1}A_{j_1}$) produz os genes correspondentes (A_{k_1} e A_{j_1}) mas, via de regra, com probabilidades desiguais, c_{k_11} e c_{j_11} , cuja soma é igual a 1.

Discrepância em relação às probabilidades na formação de genes em meiose pode ser interpretada como uma manifestação de menor viabilidade de um gene em relação ao outro (no estágio de gameta). Genes com menor viabilidade no estágio de gametas correspondem aos mais capazes de formar seus próprios homozigotos na fertilização.

Entretanto, pode-se observar uma lei de equilíbrio gênico. O “balanço gênico” é determinado pelas equações

$$\begin{cases} a_{k_1 j_1} + b_1 c_{k_1 1} = \frac{1}{2}, \\ a_{j_1 k_1} + b_1 c_{j_1 1} = \frac{1}{2} \end{cases} \quad (4.45)$$

as quais podem ser interpretadas da seguinte maneira: as probabilidades de ocorrência dos genes A_{k_1} e A_{j_1} na composição genotípica da população na mesma geração são iguais, isto é, a distribuição de frequência destes dois genes na composição genotípica é perfeitamente equilibrado. Isso fica mais claro se escrevermos o lado esquerdo de (4.45) em termos de probabilidades,

$$p(A_{k_1} A_{k_1})p(A_{k_1} | A_{k_1} A_{k_1}) + p(A_{k_1} A_{j_1})p(A_{k_1} | A_{k_1} A_{j_1})$$

na primeira equação, e

$$p(A_{l_1} A_{l_1})p(A_{l_1} | A_{l_1} A_{l_1}) + p(A_{k_1} A_{j_1})p(A_{l_1} | A_{k_1} A_{j_1})$$

na segunda (compare com §1.2), onde

$$p(A_{k_1} | A_{k_1} A_{k_1}) = p(A_{l_1} | A_{l_1} A_{l_1}) = 1, \quad p(A_{k_1} A_{j_1}) = b_1,$$

$$p(A_{k_1} A_{k_1}) = a_{k_1 j_1}, \quad p(A_{l_1} A_{l_1}) = a_{j_1 k_1},$$

$$p(A_{k_1} | A_{k_1} A_{j_1}) = c_{k_1 1}, \quad p(A_{j_1} | A_{k_1} A_{j_1}) = c_{j_1 1}.$$

As equações (4.27) e (4.28) confirmam, portanto, a generalização da lei de Hardy-Weinberg de que falamos no final da seção §1.4, para a qual os coeficientes a_{kj} , b_l , c_{kl} valem 0, 1 e $\frac{1}{2}$, respectivamente, e $\delta = \binom{m}{2} = \frac{1}{2}m(m-1)$ (compare com o operador evolução da população mendeliana de zigotos com m alelos, Exemplo 5, §1.6). Assim, o modelo populacional descrito pelo Teorema 4.1 encerra, na verdade, a forma mais generalizada da lei de Hardy-Weinberg para populações diplóides.

Consideremos o caso em que $m = 2$ (população com dois alelos). Neste caso podemos escrever p e q ao invés de p_1 e p_2 e as equações (4.27) e (4.28) assumem a seguinte forma:

$$x'_1 = p^2 + 2a_{12}pq, \quad x'_2 = q^2 + 2a_{21}pq \quad (4.46)$$

e

$$x'_3 = 2bpq \quad (4.47)$$

onde, em correspondência com (4.29), temos

$$p = x_1 + cx_3, \quad q = x_2 + (1 - c)x_3$$

(aqui escrevemos b ao invés de b_1 e c ao invés de c_{11}). As equações do balanço gênico reduzem-se a

$$a_{12} + bc = \frac{1}{2}, \quad a_{21} + b(1 - c) = \frac{1}{2}.$$

As equações (4.46) e (4.47) correspondem à lei de Hardy-Weinberg assumindo-se $a_{12} = 0$, $a_{21} = 0$, $b = 1$ e $c = \frac{1}{2}$.

Da mesma maneira pode-se obter a população mendeliana descrita pelo Exemplo 8 da seção §2.4, tomando-se $m = 6$, $a_{kj} = 0$, $b_l = 1$ e $c_{kl} = \frac{1}{2}$ ($j, k = 1, \dots, m; j \neq k; l = 1, \dots, \frac{1}{2}m(m-1)$).

Como exemplo de uma população bernsteiniana que não é mendeliana, podemos tomar, por exemplo, $m = 3$, $\delta = 2$, $C = \begin{pmatrix} \frac{1}{2} & \frac{1}{2} \\ \frac{1}{2} & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} \end{pmatrix}$, $b_1 = \frac{1}{2}$ e $b_2 = \frac{1}{3}$ e o Teorema 4.1 fornece uma população descrita pelos operadores φ e μ dados por

$$\varphi \begin{cases} x'_1 = p_1^2 + \frac{1}{2}p_1p_2 + \frac{2}{3}p_1p_3 \\ x'_2 = p_2^2 + \frac{1}{2}p_1p_2 + p_2p_3 \\ x'_3 = p_3^2 + \frac{2}{3}p_1p_3 + p_2p_3 \\ x'_4 = p_1p_2 \\ x'_5 = \frac{2}{3}p_1p_3 \end{cases}$$

e

$$\mu \begin{cases} p_1 = x_1 + \frac{1}{2}x_4 + \frac{1}{2}x_5 \\ p_2 = x_2 + \frac{1}{2}x_4 \\ p_3 = x_3 + \frac{1}{2}x_5 \end{cases}$$

(Pode-se verificar que esta população de fato satisfaz a lei de preservação de genes: $\mu V = \mu$.)

Um outro tipo de população pode ser obtido no caso em que a população bernsteiniana é não-elementar. Isso é descrito pelo seguinte teorema.

Teorema 4.2 *Uma população Π^n é bernsteiniana, de dois-níveis, normal e não-elementar se e somente se as coordenadas podem ser rearranjadas numa forma matricial*

$$X = \begin{pmatrix} x_{11} & \dots & x_{1\beta} \\ \vdots & & \vdots \\ x_{\alpha 1} & \dots & x_{\alpha\beta} \end{pmatrix} \quad (\text{onde } \alpha\beta = n) \quad (4.48)$$

de tal maneira que o operador evolução é da forma

$$x'_{ik} = p_i q_k \quad (i = 1, \dots, \alpha; k = 1, \dots, \beta), \quad (4.49)$$

onde

$$p_i = \sum_{k=1}^{\beta} x_{ik}, \quad q_k = \sum_{i=1}^{\alpha} x_{ik}. \quad (4.50)$$

Podemos assim escrever o operador evolução na forma matricial

$$X' = \begin{pmatrix} p_1 q_1 & \dots & p_1 q_\beta \\ \vdots & & \vdots \\ p_\alpha q_1 & \dots & p_\alpha q_\beta \end{pmatrix}$$

ou, mais simplesmente, $X' = p(X) \otimes q(X)$, onde $p(X)$ é a coluna cujos elementos são $p_1(X), \dots, p_\alpha(X)$ e $q(X)$ a linha cujos elementos são $q_1(X), \dots, q_\beta(X)$.

Demonstração.

(NECESSIDADE) Seja p_1 um dos genes gerado pelos zigotos $e_1, \dots, e_\beta$. Como a população é não-elementar, estes zigotos são idempotentes. Logo, pelo Lema 4.12, $\mu_{i1} = 1$ ($i = 1, \dots, \beta$), isto é,

$$p_1 = x_1 + \dots + x_\beta.$$

Além disso, como $e_1, \dots, e_\beta$ são heterozigotos então cada uma destas coordenadas x_i ($i = 1, \dots, \beta$) ocorre em mais uma única forma q_i diferente de p_1 , ($i = 1, \dots, \beta$). De acordo com o princípio da reciprocidade

$$x'_k = a_k p_1 q_k \quad (k = 1, \dots, \beta), \quad (4.51)$$

onde $a_k > 0$. Na verdade $a_k = 1$ pois, pelo Lema 4.12, p_1 e q_k contém x_k com coeficiente 1 e, consequentemente, por (4.51), o coeficiente π_{kkk} em x'_k é exatamente a_k ; mas, por outro lado, $\pi_{kkk} = 1$, pois os zigotos são idempotentes. Então,

$$x'_k = p_1 q_k \quad (k = 1, \dots, \beta). \quad (4.52)$$

Pela invariância de p_1 (no simplexo) temos que

$$p'_1 = p_1 = \sum_{k=1}^{\beta} x'_k = p_1 \sum_{k=1}^{\beta} q_k,$$

de onde tiramos a decomposição da unidade, no espaço todo,

$$s = \sum_{k=1}^{\beta} q_k. \quad (4.53)$$

Podemos ver, agora, que cada coordenada $x_1, \dots, x_n$ ocorre em uma única forma q_k , isto é, cada zigoto gera um único gene dentre $q_1, \dots, q_\beta$. Estes genes são distintos dois a dois, pois, caso contrário, por (4.52), aparecem zigotos do mesmo tipo.

Suponhamos, agora, que x_1 ocorre em q_1 e que as coordenadas de q_1 ocorrem no conjunto de genes $p_1, \dots, p_\alpha$ que são diferentes de q_1 . Pelo desenvolvimento análogo ao anterior com q_1 no lugar de p_1 e $p_1, \dots, p_\alpha$ no lugar de $q_1, \dots, q_\beta$ podemos concluir que estes genes $p_1, \dots, p_\alpha$ são distintos e cada zigoto gera apenas uma daquelas formas, isto é, cada coordenada ocorre em apenas uma das formas $p_1, \dots, p_\alpha$.

Os conjuntos de genes $\{p_1, \dots, p_\alpha\}$ e $\{q_1, \dots, q_\beta\}$ não se interceptam em um ponto comum. De fato, p_1 é diferente de $q_1, \dots, q_\beta$ desde o começo, mas possui uma coordenada em comum com cada um deles (x_k é comum a p_1 e q_k). Pela decomposição da unidade, análoga a (4.53),

$$s = \sum_{i=1}^{\alpha} p_i, \quad (4.54)$$

cada coordenada $x_1, \dots, x_n$ ocorre uma única vez dentre $p_1, \dots, p_\alpha$. Logo, as coordenadas que compõem p_1 não ocorrem em $p_2, \dots, p_\alpha$. Como q_k ($k = 1, \dots, \beta$) possui uma destas coordenadas, é evidente que ela não coincide com nenhuma das formas $p_2, \dots, p_\alpha$.

Os genes $p_1, \dots, p_\alpha$ são chamados *masculinos* e os genes $q_1, \dots, q_\beta$ *femininos*. Observe que esta diferenciação sexual acontece ao nível dos genes.

Assim, cada zigoto gera exatamente um gene masculino e um gene feminino (cada coordenada ocorre em um único p_i e um único q_k), e dois zigotos que geram o mesmo par coincidem. De fato, no caso contrário temos

$$p_i = x_t + x_s + \dots$$

$$q_k = x_t + x_s + \dots$$

e, pelo princípio da reciprocidade,

$$x'_t = c_1 p_i q_k$$

$$x'_s = c_2 p_i q_k$$

isto é, os zigotos e_t e e_s são do mesmo tipo, contradição. Se um zigoto gera um gene masculino p_i e um gene feminino q_k , denotamo-lo por e_{ik} e a coordenada correspondente será, agora, denotada por x_{ik} . Então, nesta notação a equação (4.52) escreve-se

$$x'_{1k} = p_1 q_k \quad (k = 1, \dots, \beta)$$

onde $p_1 = \sum_{j=1}^{\beta} x_{1j}$ e, da mesma forma,

$$x'_{i1} = p_i q_1 \quad (i = 1, \dots, \alpha)$$

onde $q_1 = \sum_{j=1}^{\alpha} x_{j1}$. De modo geral, analogamente, podemos escrever

$$x'_{ik} = p_i q_k \quad (i = 1, \dots, \alpha; k = 1, \dots, \beta)$$

onde

$$p_i = \sum_{j=1}^{\beta_i} x_{ij}, \quad q_k = \sum_{j=1}^{\alpha_k} x_{jk}.$$

Para cada $i \in \{1, \dots, \alpha\}$ o conjunto de índices $\{1, \dots, \beta_i\}$ enumera os genes femininos que são gerados juntamente com o gene masculino p_i (evidentemente $\beta = \beta_1$). Analogamente, para cada $k \in \{1, \dots, \beta\}$ o conjunto de índices $\{1, \dots, \alpha_k\}$ enumera os genes masculinos que são gerados juntamente com o gene feminino q_k (evidentemente $\alpha = \alpha_1$).

Para completar a demonstração, falta mostrar que $\beta_i = \beta$ para todo $i = 1, \dots, \alpha$ e $\alpha_k = \alpha$ para todo $k = 1, \dots, \beta$. Mas isso segue das decomposições da unidade

$$\sum_{k=1}^{\beta_i} q_k = s, \quad \sum_{i=1}^{\alpha_k} p_i = s,$$

análogas a (4.53) (no caso em que $i = 1$) e (4.54) (no caso em que $k = 1$), respectivamente.

De fato, em comparação com (4.53) e (4.54) temos

$$\sum_{k=1}^{\beta_i} q_k = \sum_{k=1}^{\beta} q_k$$

e

$$\sum_{i=1}^{\alpha_k} p_i = \sum_{i=1}^{\alpha} p_i.$$

Então, $\beta_i = \beta$ ($i = 1, \dots, \alpha$) e $\alpha_k = \alpha$ ($k = 1, \dots, \beta$).

(SUFICIÊNCIA) Sendo o operador μ dado por (4.50) e o operador φ por (4.49) então $V = \varphi\mu$. Verificamos que

$$p'_i = \sum_{k=1}^{\beta} x'_{ik} = \sum_{k=1}^{\beta} p_i q_k = p_i \sum_{k=1}^{\beta} q_k = p_i \sum_{k=1}^{\beta} \sum_{j=1}^{\alpha} x_{jk} = p_i.$$

Portanto, $\mu V = \mu$ e, assim, a lei da preservação de genes é satisfeita. Logo, a população é de dois-níveis e, consequentemente, bernsteiniana.

Se V depende $x_t + x_h$ e do restante das coordenadas, isso também é verdade para p_i e q_k . Como p_i é a soma da i -ésima linha da matriz (4.48) então x_t e x_h estão na i -ésima linha. De forma análoga podemos concluir que x_t e x_h estão na k -ésima coluna, contradição. Agora, se V não depende de alguma variável x_{sr} , isso também é verdade para todos os p_i e todos os q_k . Logo, pelo princípio da reciprocidade, p_i e q_k não dividem x'_{sr} , contradizendo a fórmula (4.49). Com isso concluímos que a população é irredutível. Sendo evidente, pelas fórmulas (4.49), que nenhum zigoto se extingue ($x'_{ik} \neq 0$) e nenhum par de zigotos são do mesmo tipo (como função, $x'_{ik} \not\sim x'_{jl}$) então a população satisfaz as condições de normalização.

Por hipótese, é evidente que cada zigoto produz dois genes, um masculino e um feminino com coeficientes iguais a 1. Logo, todos os zigotos são heterozigotos idempotentes (vide corolário do Lema 4.12). Assim, a população é não-elementar. $\square$

Observe que, pelas fórmulas (4.50), temos $p_1 + \dots + p_\alpha = q_1 + \dots + q_\beta = 1$. Portanto, as formas invariantes $p_1, \dots, p_\alpha, q_1, \dots, q_\beta$ são linearmente dependentes. Logo, a estrutura gênica da população descrita por este último teorema é uma estrutura gênica não-elementar.

Neste modelo populacional os genes masculinos $A_1, \dots, A_\alpha$ cruzam-se com os genes femininos $B_1, \dots, B_\beta$ formando os heterozigotos

$$\begin{array}{ccc} A_1 B_1, & \dots & A_1 B_\beta \\ \vdots & & \vdots \\ A_\alpha B_1, & \dots & A_\alpha B_\beta. \end{array}$$

A meiose e a fertilização seguem a linha clássica de interpretação genética. Na fertilização os genes A_i e B_k formam o zigoto $A_i B_k$. Na meiose este zigoto decompõe-se em seus correspondentes genes com iguais probabilidades.

No caso particular em que $n = 4$ e $\alpha = \beta = 2$ obtemos exatamente a lei de quadrilha (cf. Exemplo 3, §2.2), razão pela qual as equações (4.49) e (4.50) são denominadas *lei da quadrilha generalizada* (compare com Exemplo 4, §2.2).

Assim, os dois teoremas desta seção classificam todas as populações normais de dois níveis que satisfazem a condição de Bernstein.

Capítulo 5

Poliploidia Com Alelos Múltiplos.

Neste capítulo consideraremos o caso particular das populações poliplóides com $n + 1$ alelos $A_0, A_1, \dots, A_n$ e verificaremos as condições de estabilidade após um determinado número de gerações em face à existência de possíveis mutações entre os alelos. Nesta população cada gameta carrega m desses genes de modo que a população tem uma configuração $2m$ -plóide. Algebricamente cada gameta pode ser representado através de um monômio de grau m , $A_0^{i_0} \dots A_n^{i_n}$ ($i_0 + \dots + i_n = m$).

Definimos uma população $2m$ -plóide através da seguinte equação:

$$(A_0^{i_0} \dots A_n^{i_n})(A_0^{j_0} \dots A_n^{j_n}) = \binom{2m}{m}^{-1} \sum_{k_0 + \dots + k_n = m} \binom{i_0 + j_0}{k_0} \dots \binom{i_n + j_n}{k_n} A_0^{k_0} \dots A_n^{k_n}. \quad (5.1)$$

Nesta população os coeficientes de hereditariedade são dados por

$$\pi_{i_0 \dots i_n, j_0 \dots j_n, k_0 \dots k_n} = \binom{2m}{m}^{-1} \binom{i_0 + j_0}{k_0} \dots \binom{i_n + j_n}{k_n}$$

e a equação (5.1) fornece então os componentes do vetor distribuição de probabilidades. Pela interpretação biológica devemos ter, evidentemente,

$$\sum_{k_0 + \dots + k_n = m} \pi_{i_0 \dots i_n, j_0 \dots j_n, k_0 \dots k_n} = 1.$$

De fato, pela identidade $(x + 1)^{2m} = (x + 1)^{t_0} \dots (x + 1)^{t_n}$ onde $t_0 + \dots + t_n = 2m$ obtemos,

pela expansão binomial de cada fator,

$$\sum_{k=0}^{2m} \binom{2m}{k} x^k = \left(\sum_{k_0=0}^{t_0} \binom{t_0}{k_0} x^{k_0} \right) \cdots \left(\sum_{k_n=0}^{t_n} \binom{t_n}{k_n} x^{k_n} \right)$$

de onde

$$\sum_{k=0}^{2m} \binom{2m}{k} x^k = \sum_{k_0=0}^{t_0} \cdots \sum_{k_n=0}^{t_n} \binom{t_0}{k_0} \cdots \binom{t_n}{k_n} x^{k_0+\dots+k_n}.$$

Comparando os coeficientes de x^m em ambos os lados obtemos a identidade

$$\binom{2m}{m} = \sum_{k_0+\dots+k_n=m} \binom{t_0}{k_0} \cdots \binom{t_n}{k_n} \quad (t_0 + \dots + t_n = 2m).$$

Então,

$$\sum_{k_0+\dots+k_n=m} \pi_{i_0\dots i_n, j_0\dots j_n, k_0\dots k_n} = \sum_{k_0+\dots+k_n=m} \binom{2m}{m}^{-1} \binom{i_0+j_0}{k_0} \cdots \binom{i_n+j_n}{k_n} = 1.$$

Assumimos também a existência de mutações a nível de genes. Assim, nesta população abrimos mão de uma das condições de Hardy-Weinberg expostas na seção §1.4. Suponhamos que a probabilidade do alelo A_i transformar-se num alelo A_j seja m_{ij} e a probabilidade dele permanecer o mesmo seja m_{ii} . Como os m_{ij} são probabilidades temos as seguintes condições estocásticas:

$$m_{ij} \geq 0, \quad \sum_{j=0}^n m_{ij} = 1.$$

Definimos a matriz $M = (m_{ij})$ e denotamos $A_i M = \sum_{j=0}^n m_{ij} A_j$. Com estas notações podemos definir a multiplicação entre dois monômios de grau m da seguinte forma

$$A_0^{i_0} \cdots A_n^{i_n} * A_0^{j_0} \cdots A_n^{j_n} = ((A_0 M)^{i_0} \cdots (A_n M)^{i_n}) ((A_0 M)^{j_0} \cdots (A_n M)^{j_n}) \quad (5.2)$$

Consideremos o espaço vetorial real gerado pelos monômios de grau m e definimos, neste espaço, a multiplicação entre dois elementos por (5.2). Assim, obtemos uma álgebra populacional, portanto não-associativa, que será denotada por $G(n+1, 2m, M)$. Definimos uma forma linear $w : G(n+1, 2m, M) \rightarrow \mathbb{R}$ por $w(A_0^{i_0} \cdots A_n^{i_n}) = 1$. Como no Exemplo 4 da seção §3.1 pode-se provar imediatamente que a forma linear w é um homomorfismo de álgebra.

Na definição de Gonshor¹ $G(n+1, 2m, M)$ é uma álgebra genética. E como tal ela possui um único homomorfismo de álgebra não-trivial (vide [Wörz-Busekros], corolário 3.11, p.40). Assim, o homomorfismo w é unicamente determinado.

Procuraremos, agora, estabelecer condições para que $G(n+1, 2m, M)$ seja uma álgebra de Bernstein de ordem k . Ou, equivalentemente, procuraremos estabelecer condições para que a distribuição genotípica (portanto também a distribuição gamética) da população atinja o equilíbrio depois de $k+1$ gerações, independentemente de sua distribuição inicial.

Observemos primeiramente que, para qualquer inteiro k , $G(n+1, 2m, I)$ não pode ser uma álgebra de Bernstein de ordem k para $m > 1$. Isto é devido ao fato de que a condição necessária da parte (1) do Teorema 3.2 não é satisfeita. De fato, se $M = I$, a matriz identidade, então

$$A_0^m * A_0^m = (A_0^m)(A_0^m) = \binom{2m}{m}^{-1} \binom{m+m}{m} A_0^m = A_0^m,$$

isto é, A_0^m é um idempotente. Seja $c = A_0^m - 2A_0^{m-1}A_1 + A_0^{m-2}A_1^2$. Por definição

$$w(c) = w(A_0^m) - 2w(A_0^{m-1}A_1) + w(A_0^{m-2}A_1^2) = 0.$$

Considerando o operador linear L sobre $\text{Ker}(w)$ definido por $L(y) = A_0^m * y$ então

$$L(c) = A_0^m * A_0^m - 2A_0^m * A_0^{m-1}A_1 + A_0^m * A_0^{m-2}A_1^2.$$

No segundo somando temos

$$A_0^m * A_0^{m-1}A_1 = \binom{2m}{m}^{-1} \sum_{k_0+k_1=m} \binom{2m-1}{k_0} \binom{1}{k_1} A_0^{k_0} A_1^{k_1};$$

como os únicos valores possíveis de k_1 são 0 e 1 então

$$\begin{aligned} A_0^m * A_0^{m-1}A_1 &= \binom{2m}{m}^{-1} \left(\binom{2m-1}{m} A_0^m + \binom{2m-1}{m-1} A_0^{m-1}A_1 \right) \\ &= \frac{1}{2} A_0^m + \frac{1}{2} A_0^{m-1}A_1. \end{aligned}$$

¹Gonshor, H. "Contribution to Genetic Algebra" *Proc. Edinb. Math. Soc.* (2) 17, pp 289-298.

No terceiro somando

$$A_0^m * A_0^{m-2} A_1^2 = \binom{2m}{m}^{-1} \sum_{k_0+k_1=m} \binom{2m-2}{k_0} \binom{2}{k_1} A_0^{k_0} A_1^{k_1}.$$

Sendo 0, 1 e 2 os valores possíveis para k_1 então

$$\begin{aligned} A_0^m * A_0^{m-2} A_1^2 &= \binom{2m}{m}^{-1} \left(\binom{2m-2}{m} A_0^m + \binom{2m-2}{m-1} \binom{2}{1} A_0^{m-1} A_1 + \binom{2m-2}{m-2} A_0^{m-2} A_1^2 \right) \\ &= \frac{m-1}{2(2m-1)} A_0^m + \frac{m}{2m-1} A_0^{m-1} A_1 + \frac{m-1}{2(2m-1)} A_0^{m-2} A_1^2. \end{aligned}$$

Então,

$$L(c) = A_0^m - (A_0^m + A_0^{m-1} A_1) + \frac{m-1}{2(2m-1)} A_0^m + \frac{m}{2m-1} A_0^{m-1} A_1 + \frac{m-1}{2(2m-1)} A_0^{m-2} A_1^2$$

ou seja

$$L(c) = \frac{m-1}{2(2m-1)} A_0^m + \frac{1-m}{2m-1} A_0^{m-1} A_1 + \frac{m-1}{2(2m-1)} A_0^{m-2} A_1^2.$$

Observando que

$$\binom{2m}{2}^{-1} \binom{m}{2} = \frac{m-1}{2(2m-1)},$$

então

$$L(c) = \binom{2m}{2}^{-1} \binom{m}{2} (A_0^m - 2A_0^{m-1} A_1 + A_0^{m-2} A_1^2)$$

isto é,

$$L(c) = \binom{2m}{2}^{-1} \binom{m}{2} c.$$

Por hipótese da indução, suponhamos que

$$L^k(c) = \binom{2m}{2}^{-k} \binom{m}{2}^k c,$$

Então,

$$\begin{aligned} L^{k+1}(c) &= L(L^k(c)) \\ &= \binom{2m}{2}^{-k} \binom{m}{2}^k L(c) \\ &= \binom{2m}{2}^{-k} \binom{m}{2}^k \binom{2m}{2}^{-1} \binom{m}{2} c \\ &= \binom{2m}{2}^{-(k+1)} \binom{m}{2}^{k+1} c. \end{aligned}$$

Logo, $L^k(c) = \binom{2m}{2}^{-k} \binom{m}{2}^k c$ para todo $k \geq 1$, de onde,

$$L^{k+1}(c) = \binom{2m}{2}^{-1} \binom{m}{2} L^k(c) \neq \frac{1}{2} L^k(c), \quad \forall k \geq 1, m > 1.$$

Consideremos o espaço vetorial gerado pelas variáveis $A_0, \dots, A_n$

$$L(n+1) = [A_0, \dots, A_n],$$

chamado o *espaço alélico* de $G(n+1, 2m, M)$. O espaço vetorial que define a álgebra $G(n+1, 2m, M)$ é o produto tensorial simétrico de m cópias de $L(n+1)$. Podemos definir em $L(n+1)$ uma base canônica por $C_0, C_1, \dots, C_n$, onde $C_0 = A_0$ e $C_i = A_0 - A_i$ ($i = 1, \dots, n$) e provar que o núcleo $\text{Ker}(w)$ é gerado pelo conjunto de todos os monômios de grau m nesta base com a exceção do C_0^m . A vantagem de escolher esta base é que o peso de qualquer elemento $\alpha \in G(n+1, 2m, M)$ fica concentrado inteiramente no coeficiente do termo C_0^m , ou, em outras palavras, $w(\alpha)$ é o coeficiente da primeira coordenada (compare com a primeira coordenada na decomposição de Pierce de uma álgebra de Bernstein).

Definimos o homomorfismo de espaço vetorial $H : G(n+1, 2m, M) \longrightarrow L(n+1)$, considerando $G(n+1, 2m, M)$ como espaço vetorial, por

$$H(A_0^{p_0} A_1^{p_1} \dots A_n^{p_n}) = m^{-1} \sum_{i=0}^n p_i A_i.$$

Biologicamente, se $a \in G(n+1, 2m, M)$ é uma distribuição de frequência genotípica da população então $H(a) \in L(n+1)$ é a distribuição de frequência gênica correspondente. Se $a = A_0^{p_0} \dots A_n^{p_n}$ denotamos por aM a expressão $(A_0 M)^{p_0} \dots (A_n M)^{p_n}$.

Proposição 5.2 Temos:

- (1) $H(aM) = H(a)M$.
- (2) $H(ab) = \frac{1}{2}(H(a) + H(b))$. Em particular, $H(a^2) = H(a)$.
- (3) $H(a * b) = H(ab)M$. Em particular, $H(a * a) = H(a)M$.

Demonstração.

Consideremos o produto cartesiano de m espaços $L(n+1)$:

$$L^m(n+1) = L(n+1) \times \dots \times L(n+1).$$

Consideremos também o seu espaço tensorial correspondente

$$L^{\otimes m}(n+1) = L(n+1) \otimes \cdots \otimes L(n+1)$$

associados através de uma função multilinear $\nu : L^m(n+1) \longrightarrow L^{\otimes m}(n+1)$. Seja φ a transformação linear de $L^m(n+1)$ em $L(n+1)$ definida por

$$\varphi(A_{i_1}, \dots, A_{i_m}) = \frac{1}{m}(A_{i_1} + \cdots + A_{i_m}).$$

Pela propriedade da fatoração universal do produto tensorial existe uma transformação linear $h : L^{\otimes m}(n+1) \longrightarrow L(n+1)$ tal que o seguinte diagrama é comutativo

$$\begin{array}{ccc} L^m(n+1) & \xrightarrow{\nu} & L^{\otimes m}(n+1) \\ & \searrow \varphi & \downarrow h \\ & & L(n+1) \end{array}$$

(Note: A curved arrow indicates the commutativity of the diagram.)

Diagrama 5.1: Propriedade Universal do Produto Tensorial.

isto é, $\varphi = h \circ \nu$. Seja I o subespaço de $L^{\otimes m}(n+1)$ gerado pelos elementos da forma

$$\alpha_1 \otimes \cdots \otimes \alpha_m - \alpha_{\pi(1)} \otimes \cdots \otimes \alpha_{\pi(m)}$$

onde π é uma permutação de $1, 2, \dots, m$ e $\alpha_i \in L(n+1)$ ($i = 1, \dots, m$). Consideremos o espaço quociente $L^{\otimes m}(n+1)/I$. Uma base deste espaço pode ser dada por

$$\{(A_{i_1} \otimes \cdots \otimes A_{i_m}) + I : 0 \leq i_1 \leq \cdots \leq i_m \leq n\}.$$

De fato, uma permutação de posição em $A_{i_1} \otimes \cdots \otimes A_{i_m}$ não altera a classe de equivalência módulo I . Por outro lado, considerando a base de $G(n+1, 2m, M)$ dada por

$$\{A_{i_1} \dots A_{i_m} : 0 \leq i_1 \leq \cdots \leq i_m \leq n\}$$

podemos observar que existe um isomorfismo (de espaços vetoriais) entre $L^{\otimes m}(n+1)/I$ e $G(n+1, 2m, M)$. Agora, consideremos o seguinte diagrama

Diagrama 5.2.

onde f é o homomorfismo definido por

$$f(A_{i_1} \otimes \cdots \otimes A_{i_m}) = A_{i_1} \cdots A_{i_m}.$$

Assim, por um lado a trajetória de um elemento da base canônica de $L^m(n+1)$ é dada por

$$(A_{i_1}, \dots, A_{i_m}) \xrightarrow{\nu} A_{i_1} \otimes \cdots \otimes A_{i_m} \xrightarrow{f} A_{i_1} \cdots A_{i_m} \xrightarrow{H} \frac{1}{m}(A_{i_1} + \cdots + A_{i_m})$$

e, por outro,

$$(A_{i_1}, \dots, A_{i_m}) \xrightarrow{\varphi} \frac{1}{m}(A_{i_1} + \cdots + A_{i_m}).$$

Logo, temos que $\varphi = H \circ f \circ \nu$ e o Diagrama 5.2 torna-se comutativo.

Passemos, agora, a demonstração do item (1) da proposição. Observando que, para um elemento $a = A_{i_1} \cdots A_{i_m} \in G(n+1, 2m, M)$ temos

$$aM = (A_{i_1}M) \cdots (A_{i_m}M) = \left(\sum_{j=0}^n m_{i_1 j} A_j \right) \cdots \left(\sum_{j=0}^n m_{i_m j} A_j \right)$$

e

$$f(A_{i_1}M \otimes \cdots \otimes A_{i_m}M) = \left(\sum_{j=0}^n m_{i_1 j} A_j \right) \cdots \left(\sum_{j=0}^n m_{i_m j} A_j \right) = aM,$$

então

$$\begin{aligned} H(aM) &= H \circ f(A_{i_1}M \otimes \cdots \otimes A_{i_m}M) \\ &= H \circ f \circ \nu(A_{i_1}M, \dots, A_{i_m}M) \\ &= \varphi(A_{i_1}M, \dots, A_{i_m}M) \\ &= \frac{1}{m}(A_{i_1}M + \cdots + A_{i_m}M) \\ &= \frac{1}{m}(A_{i_1} + \cdots + A_{i_m})M \\ &= H(a)M. \end{aligned}$$

(2) Sejam $a = A_0^{i_0} \dots A_n^{i_n}$ e $b = A_0^{j_0} \dots A_n^{j_n}$. Como

$$ab = \binom{2m}{m}^{-1} \sum_{k_0 + \dots + k_n = m} \binom{i_0 + j_0}{k_0} \dots \binom{i_n + j_n}{k_n} A_0^{k_0} \dots A_n^{k_n}$$

então

$$H(ab) = \binom{2m}{m}^{-1} m^{-1} \sum_{k_0 + \dots + k_n = m} \binom{i_0 + j_0}{k_0} \dots \binom{i_n + j_n}{k_n} (k_0 A_0 + \dots + k_n A_n).$$

Por outro lado, temos

$$\frac{1}{2}(H(a) + H(b)) = \frac{1}{2m}((i_0 + j_0)A_0 + \dots + (i_n + j_n)A_n).$$

Então, basta demonstrar que

$$\binom{2m}{m}^{-1} m^{-1} \sum_{k_0 + \dots + k_n = m} \binom{i_0 + j_0}{k_0} \dots \binom{i_n + j_n}{k_n} k_i = \frac{1}{2m}(i_i + j_i)$$

para todo $i = 0, 1, \dots, n$. Demonstraremos apenas para $i = 0$ pois, pela simetria, o processo é o mesmo para todo $i = 0, \dots, n$.

Comparando o coeficiente de x^{m-k_0} em ambos os lados na expansão binomial de

$$(x+1)^{i_1+j_1} \dots (x+1)^{i_n+j_n} = (x+1)^{2m-(i_0+j_0)}$$

obtemos a identidade

$$\sum_{k_1 + \dots + k_n = m - k_0} \binom{i_1 + j_1}{k_1} \dots \binom{i_n + j_n}{k_n} = \binom{2m - (i_0 + j_0)}{m - k_0}.$$

Observemos também que

$$\begin{aligned} k_0 \binom{i_0 + j_0}{k_0} &= k_0 \frac{(i_0 + j_0)!}{(i_0 + j_0 - k_0)! k_0!} \\ &= \frac{(i_0 + j_0)(i_0 + j_0 - 1)!}{(i_0 + j_0 - 1 - (k_0 - 1))! (k_0 - 1)!} \\ &= (i_0 + j_0) \binom{i_0 + j_0 - 1}{k_0 - 1} \end{aligned}$$

e que

$$\sum_{k'_0=0}^{m-1} \binom{i_0 + j_0 - 1}{k'_0} \binom{2m - (i_0 + j_0)}{m - 1 - k'_0} = \binom{2m - 1}{m - 1}$$

obtida na comparação do coeficiente do termo x^{m-1} na equação

$$(x+1)^{i_0+j_0-1}(x+1)^{2m-(i_0+j_0)} = (x+1)^{2m-1}.$$

Assim, temos que

$$\begin{aligned} & \binom{2m}{m}^{-1} m^{-1} \sum_{k_0+\dots+k_n=m} \binom{i_0+j_0}{k_0} \dots \binom{i_n+j_n}{k_n} k_0 \\ &= \binom{2m}{m}^{-1} m^{-1} \left(\sum_{k_0=1}^m k_0 \binom{i_0+j_0}{k_0} \right) \left(\sum_{k_1+\dots+k_n=m-k_0} \binom{i_1+j_1}{k_1} \dots \binom{i_n+j_n}{k_n} \right) \\ &= \binom{2m}{m}^{-1} m^{-1} \left(\sum_{k_0=1}^m (i_0+j_0) \binom{i_0+j_0-1}{k_0-1} \right) \binom{2m-(i_0+j_0)}{m-k_0} \\ &= \binom{2m}{m}^{-1} m^{-1} (i_0+j_0) \sum_{k'_0=0}^{m-1} \binom{i_0+j_0-1}{k'_0} \binom{2m-(i_0+j_0)}{m-(k'_0+1)} \\ &= \binom{2m}{m}^{-1} m^{-1} (i_0+j_0) \binom{2m-1}{m-1} \\ &= \frac{1}{2m} (i_0+j_0), \end{aligned}$$

como queríamos demonstrar.

(3) Usando os itens anteriores temos

$$\begin{aligned} H(a * b) &= H(aM \cdot bM) \\ &= \frac{1}{2} (H(aM) + H(bM)) \\ &= \frac{1}{2} (H(a)M + H(b)M) \\ &= \frac{1}{2} (H(a) + H(b))M \\ &= \frac{1}{2} H(a+b)M \\ &= H(ab)M, \end{aligned}$$

completando, assim, a demonstração da proposição. $\square$

Teorema 5.1

(1) A álgebra $G(n+1, 2, M)$ é uma álgebra de Bernstein de ordem k se e somente se $M^k = M^{k+1}$, $M^j \neq M^{j+1}$ ($j = 0, \dots, k-1$).

(2) A álgebra $G(n+1, 2m, M)$ ($m > 1$) é uma álgebra de Bernstein de ordem k para algum $k \leq n$ se e somente se 0 é uma raiz característica de M com multiplicidade n .

Demonstração. No caso em que $m = 1$ e $M = I$, todos os elementos de peso 1, isto é, os elementos cuja imagem pelo homomorfismo peso é igual a 1, é um idempotente. De fato, os elementos de $G(n+1, 2, M)$ são da forma

$$x = \sum_{i=0}^n c_i A_i$$

cujo peso é dado por $w(x) = \sum_{i=0}^n c_i w(A_i) = \sum_{i=0}^n c_i$. Se esta soma é igual a 1 então, como

$$A_i A_j = \binom{2}{1}^{-1} \sum_{k_0+k_1=1} \binom{1}{k_0} \binom{1}{k_1} A_i^{k_0} A_j^{k_1} = \frac{1}{2}(A_i + A_j),$$

temos

$$\begin{aligned} x^2 &= \left(\sum_{i=0}^n c_i A_i \right)^2 \\ &= \sum_{i,j=0}^n c_i c_j A_i A_j \\ &= \sum_{i,j=0}^n c_i c_j \frac{1}{2}(A_i + A_j) \\ &= \frac{1}{2} \sum_{i,j=0}^n c_i c_j A_i + \frac{1}{2} \sum_{i,j=0}^n c_i c_j A_j \\ &= \frac{1}{2} \left(\sum_{j=0}^n c_j \right) \sum_{i=0}^n c_i A_i + \frac{1}{2} \left(\sum_{i=0}^n c_i \right) \sum_{j=0}^n c_j A_j \\ &= \frac{1}{2} \sum_{i=0}^n c_i A_i + \frac{1}{2} \sum_{j=0}^n c_j A_j \\ &= \sum_{i=0}^n c_i A_i = x. \end{aligned}$$

Se $w(x) = 1$ então $w(xM) = 1$ e logo $x * x = (xM)(xM) = xM$; isto é, adotando a potenciação plena sempre em relação à multiplicação $*$, podemos escrever $x^{[2]} = xM$. Indutivamente $w(x) = 1$ implica $w(xM^r) = 1$ e então

$$x^{[r+1]} = x^{[r]} * x^{[r]} = xM^{r-1} * xM^{r-1} = (xM^r)(xM^r) = xM^r,$$

de onde obtemos

$$x^{[k+2]} = x^{[k+1]} \iff M^{k+1} = M^k,$$

e a parte (1) do Teorema segue do fato de que $x^{[k+2]} = x^{[k+1]}$ no hiperplano $w(x) = 1$ é equivalente a $x^{[k+2]} = w(x)^{2^k} x^{[k+1]}$ no espaço todo, que é a condição de Bernstein. Note que para obter a condição $M^{k+1} = M^k$ é necessário exigir apenas a condição de Bernstein $x^{[k+2]} = x^{[k+1]}$ para todo x que representa uma distribuição genotípica. De fato, fazendo $x = A_i$ ($i = 0, \dots, n$) de $x^{[k+2]} = x^{[k+1]}$ obtemos $M^{k+1} = M^k$.

Para demonstrar o ítem (2) suponhamos que 0 é um autovalor de M com multiplicidade n . Queremos provar que $x^{[k+2]} = x^{[k+1]}$ para algum $k \leq n$ e todo x de peso 1 (e consequentemente que vale a condição de Bernstein para todo o espaço). Para fazer isso devemos tomar uma base conveniente para $G(n+1, 2m, M)$. Como o espaço vetorial $G(n+1, 2m, M)$ é um produto tensorial simétrico de m cópias de $L(n+1)$, basta encontrar uma base conveniente para $L(n+1)$. Isto pode ser feito com a ajuda da teoria das cadeias de Markov considerando M como uma matriz de transição de uma cadeia. De fato, a matriz M pode ser interpretada como a matriz de transição de uma cadeia de Markov finita, cujos estados são constituídos pelos alelos $A_0, A_1, \dots, A_n$. Como matriz de transição de uma cadeia de Markov finita, M tem um autovalor igual a 1 (isto é consequência imediata da condição estocástica das linhas de M : a soma de cada linha é igual a 1). Assim, o polinômio característico de M é $x^n(x-1)$, já que a multiplicidade do autovalor nulo é igual a n . Pela teoria das cadeias de Markov, vide Apêndice, um estado A_i é dito *recorrente* se a probabilidade de retornar a este mesmo estado depois de sofrer uma mutação e transformar-se num outro estado A_j é certa, isto é, é igual a 1. Se existe um estado A_j tal que, uma vez alcançado, a probabilidade de retornar para A_i é nula, então dizemos que A_i é um estado *transitório*. No caso finito de uma cadeia de Markov a matriz de transição M pode ser escrita na forma

$$M = \begin{pmatrix} M_{11} & 0 \\ M_{21} & M_{22} \end{pmatrix}.$$

onde M_{22} é a submatriz correspondente ao conjunto de estados transitórios. Suponhamos que existem s estados transitórios. Então, M_{22} é de ordem s . Por causa da forma em blocos da matriz M temos que

$$\det(M - \lambda I) = \det(M_{11} - \lambda I) \det(M_{22} - \lambda I).$$

Ainda pela teoria das cadeias markovianas, os autovalores de módulo unitário correspondem a classes de estados recorrentes. Como $\det(M - \lambda I) = x^n(x - 1)$ então temos que

$$\det(M_{11} - \lambda I) = x^{n-s}(x - 1) \quad \text{e} \quad \det(M_{22} - \lambda I) = x^s,$$

isto é, os polinômios característicos de M_{11} e M_{22} são respectivamente $x^{n-s}(x - 1)$ e x^s . Em consequência, $M_{22}^s = 0$. Assim, após s gerações a distribuição alélica da população fica concentrada inteiramente entre os alelos recorrentes. Depois disso a população pode ser descrita pela subálgebra só dos estados recorrentes para a qual M_{11} é a matriz de mutação e $x^{n-s}(x - 1)$ é o polinômio característico. Assim, é suficiente estudar o caso em que não existem estados transitórios. Este é o caso de uma cadeia de Markov dita *irredutível*. Apelando ainda à mesma teoria das cadeias de Markov, o número das raízes características de módulo unitário de uma matriz markoviana periódica é no mínimo igual ao seu período. Então, como existe apenas um autovalor de módulo unitário temos que o período da matriz M é exatamente 1. Logo, M é uma matriz aperiódica. Por um resultado de Brosh&Gerchak² o fato do polinômio característico de M ser $x^n(x - 1)$ é equivalente à existência de um vetor distribuição estacionária π tal que para todo vetor distribuição alélica c temos $cM^k = \pi$. Para todo $i = 1, 2, \dots, n$ temos que $C_i M^k = A_0 M^k - A_i M^k = \pi - \pi = 0$. Então, $dM^k = 0$ para todo $d \in K_0 = [C_1, \dots, C_n]$.

Sejam $K_1 = K_0 M$, $K_2 = K_0 M^2, \dots, K_{k-1} = K_0 M^{k-1}$, $K_k = K_0 M^k = 0$. Assim, temos que $K_i = K_{i-1} M$. Para $i = 1, \dots, n$ temos que

$$\begin{aligned} C_i M &= (A_0 - A_i) M \\ &= \sum_{j=0}^n (m_{0j} - m_{ij}) A_j \\ &= (m_{00} - m_{i0}) A_0 + \sum_{j \neq 0} (m_{0j} - m_{ij}) A_j. \end{aligned}$$

Como $\sum_{j=0}^n m_{ij} = 1$ para todo i então

$$m_{00} - m_{i0} = (1 - \sum_{j \neq 0} m_{0j}) - (1 - \sum_{j \neq 0} m_{ij}) = \sum_{j \neq 0} (m_{ij} - m_{0j}).$$

²“Markov Chains With Finite Convergence Time”- Stochastic Proc. and their Appl. 7(1978) pp 247-253.

Portanto,

$$\begin{aligned} C_i M &= \sum_{j \neq 0} (m_{ij} - m_{0j}) A_0 + \sum_{j \neq 0} (m_{0j} - m_{ij}) A_j \\ &= \sum_{j=1}^n (m_{ij} - m_{0j}) (A_0 - A_j) \\ &= \sum_{j=1}^n (m_{ij} - m_{0j}) C_j, \end{aligned}$$

isto é, $C_i M \in K_0$. Consequentemente, $K_0 M \subset K_0$. Por indução, $K_i M \subset K_i$ para todo $i = 1, \dots, k-1$. Assim, a transformação linear M deixa invariante cada espaço vetorial $K_0, K_1, \dots, K_k$, isto é:

$$K_0 \supset K_1 \supset K_2 \supset \dots \supset K_k.$$

Consideremos então os seguintes espaços quocientes

$$K_0/K_1, K_1/K_2, \dots, K_{k-2}/K_{k-1}, K_{k-1}/K_k.$$

Pelo segundo teorema de isomorfismo para espaços vetoriais³ temos que

$$K_0/K_1 \oplus K_1/K_2 \oplus \dots \oplus K_{k-2}/K_{k-1} \oplus K_{k-1}/K_k \approx K_0/K_k \approx K_0.$$

já que $K_k = [0]$. Consideremos para cada $i = 0, \dots, k-1$ uma base $\overline{B}_i$ de K_i/K_{i+1} dada por

$$\overline{B}_i = \{d_{i1} + K_{i+1}, d_{i2} + K_{i+1}, \dots, d_{ij_i} + K_{i+1}\}.$$

Então, pelo isomorfismo podemos formar uma base B de K_0 dada por $B = \cup_{i=0}^{k-1} B_i$ onde

$$B_i = \{d_{i1}, d_{i2}, \dots, d_{ij_i}\}, \quad (i = 0, \dots, k-1)$$

de modo que uma base para $L(n+1)$ pode ser dada por $\mathcal{B} = \{A_0\} \cup B$ ou, explicitamente, denotando-se $d_{00} = A_0$,

$$\mathcal{B} = \{d_{00}, d_{01}, \dots, d_{0j_0}, d_{11}, \dots, d_{1j_1}, \dots, d_{k-1,1}, \dots, d_{k-1,j_{k-1}}\}.$$

Neste conjunto ordenado, $\mathcal{B} = \{d_{00}\} \cup B_0 \cup B_1 \cup \dots \cup B_{k-1}$, fica evidente que se $d_{ij} \in B_i$ então $d_{ij} M \in [B_{i+1} \cup B_{i+2} \cup \dots \cup B_{k-1}]$. De fato, basta observar que

$$K_i/K_{i+1} \oplus \dots \oplus K_{k-1}/K_k \approx K_i \quad (i = 0, \dots, k-1)$$

³veja Sigler, L.E.: "Algebra" UTM-series Springer-Verlag (1976) p.183; veja também pp.187 e 188.

de onde podemos tirar uma base para K_i dada por $B_i \cup \dots \cup B_{k-1}$ e, por definição, $K_i M = K_{i+1}$. Assim, o efeito de contração de M sobre $L(n+1)$ pode ser expresso por

$$d_{ij} M = \sum_{u=i+1}^{k-1} \sum_v x_{uv} d_{uv} \quad (j \geq 1).$$

Com relação a base $\mathcal{B}$ de $L(n+1)$ os elementos de uma base de $G(n+1, 2m, M)$ são expressos na forma

$$d_{00}^{p_{00}} d_{01}^{p_{01}} \dots d_{k-1,t}^{p_{k-1,t}} \quad (\text{onde } t = j_{k-1}).$$

No que segue seja d um elemento qualquer de $G(n+1, 2m, M)$ de peso 1, isto é, $w(d) = 1$. Este elemento pode ser escrito da seguinte maneira:

$$d = \sum_p x_p d_{00}^{p_{00}} d_{01}^{p_{01}} \dots d_{k-1,t}^{p_{k-1,t}}$$

onde $p = (p_{00}, p_{01}, \dots, p_{k-1,t})$. Este tipo de elemento de $G(n+1, 2m, M)$ é caracterizado pelo fato de que o coeficiente da primeira coordenada, relativo a $d_{00}^m = C_0^m$, é igual a 1. De fato, este é o seu peso e, como falamos anteriormente, o coeficiente do termo C_0^m concentra todo o peso de qualquer elemento de $G(n+1, 2m, M)$. Assim, o primeiro termo desta somatória é d_{00}^m . Suponhamos, agora, que a potência k -ésima plena (em relação a $*$), $d^{[k]}$, comece com o termo $(d_{00}^m)^{[k]}$. Então

$$\begin{aligned} d^{[k+1]} &= d^{[k]} * d^{[k]} \\ &= ((d_{00}^m)^{[k]} + \dots) * ((d_{00}^m)^{[k]} + \dots) \\ &= (d_{00}^m)^{[k]} * (d_{00}^m)^{[k]} + \dots \\ &= (d_{00}^m)^{[k+1]} + \dots \end{aligned}$$

isto é, a potência seguinte, $d^{[k+1]}$, começa com $(d_{00}^m)^{[k+1]}$.

Consideremos, agora, os termos de d que são diferentes de d_{00}^m . Estes termos contém algum elemento d_{ij} da base $\mathcal{B}$ diferente de d_{00} . Esses elementos sofrem o efeito da contração de M , quando multiplicados por M , isto é: se d_{ij} é tal que $i \geq l$ então $d_{ij} M$ é uma combinação linear em d_{uv} com $u \geq l+1$. Por definição, o efeito de uma potenciação plena de d sobre a base

$$\{d_{00}^{p_{00}} \dots d_{k-1,t}^{p_{k-1,t}} \mid p_{00} + \dots + p_{k-1,t} = m\}$$

de $G(n+1, 2m, M)$ recai na multiplicação dos elementos da base $\mathcal{B}$ de $L(n+1)$ pela matriz M :

$$(d_{00}M)^{p_{00}} \dots (d_{k-1,t}M)^{p_{k-1,t}}.$$

Então, a existência de um elemento d_{ij} diferente de d_{00} numa potenciação plena de d implica na contração desse elemento. Evidentemente uma nova potenciação plena provocará uma nova contração daquele elemento. Como a dimensão de $L(n+1)$ é finita, algumas potenciações plenas sobre d terminará por extinguir “aquele elemento”. Não é difícil calcular que na potenciação plena expoente $k+1$ -ésima de d , não há mais nenhum elemento que se origina daquele elemento d_{ij} diferente de d_{00} na composição dos termos da somatória de d . Assim, o único elemento existente na composição dos termos da somatória de $d^{[k+1]}$ é exatamente d_{00} , isto é

$$d^{[k+1]} = (d_{00}^m)^{[k+1]}. \quad (5.3)$$

Observe que esta equação é válida para qualquer d de peso 1. Em particular, $(d^{[2]})^{[k+1]} = (d_{00}^m)^{[k+1]}$. Note também que

$$(d * d)^{[k]} = d^{[k]} * d^{[k]}$$

para todo k ; de fato, isto é válido para $k=1$ e então por indução temos que

$$(d * d)^{[k+1]} = (d * d)^{[k]} * (d * d)^{[k]} = (d^{[k]} * d^{[k]}) * (d^{[k]} * d^{[k]}) = d^{[k+1]} * d^{[k+1]}.$$

E assim temos

$$\begin{aligned} d^{[k+2]} &= d^{[k+1]} * d^{[k+1]} = (d * d)^{[k+1]} \\ &= (d^{[2]})^{[k+1]} = (d_{00}^m)^{[k+1]} = d^{[k+1]}. \end{aligned}$$

Com esta condição $(d^{[k+2]} = d^{[k+1]})$ fica provado que $G(n+1, 2m, M)$ é uma álgebra de Bernstein de ordem k , se não existir nenhum alelo transitório.

Reciprocamente, suponhamos que $G(n+1, 2m, M)$ seja uma álgebra de Bernstein de ordem k . Primeiramente, observamos, pelo item (3) da Proposição 5.2, que $H(a^{[2]}) = H(a)M$. De modo geral vale a identidade

$$H(d^{[j]}) = H(d)M^{j-1},$$

pois, por indução,

$$H(d^{[j+1]}) = H(d^{[j]} * d^{[j]}) = H((d * d)^{[j]}) = H(d * d)M^{j-1} = H(d)M^j.$$

Pela condição de Bernstein temos $d^{[k+2]} = d^{[k+1]}$ para todo d que representa uma distribuição genotípica. Então, $H(d)M^{k+1} = H(d)M^k$, de onde obtemos $M^{k+1} = M^k$ (para ver isto basta tomar $d = A_i^m$ para $i = 0, 1, \dots, n$). Assim, todos os valores próprios de M são 1 e 0; de fato basta ver que $M^k(M - I) = 0$.

Suponhamos que a multiplicidade do autovalor nulo seja menor do que n . Consequentemente a multiplicidade do autovalor unitário é, no mínimo, 2. Apelando, novamente, à teoria das cadeias de Markov, a multiplicidade de um autovalor de módulo unitário indica o número de classes recorrentes existentes no espaço de estados da cadeia, que corresponde ao conjunto de todos os alelos. Sejam $S_1, S_2, \dots$ essas classes recorrentes, que correspondem a conjuntos invariantes de alelos, isto é, onde cada alelo de S_i pode sofrer mutação apenas para outro alelo de S_i , não importando quantas vezes a transformação M é aplicada (isto é, quantas gerações ocorrem). Além destas classes recorrentes, em adição, pode haver também um conjunto de alelos transitórios, os quais podem sofrer mutação e transformar-se num alelo recorrente mas que não pode ser alcançado por nenhum estado recorrente.

Suponhamos que existam s classes recorrentes e que a classe transitória seja vazia. Então, a transformação linear definida associando cada alelo A_j à sua classe de recorrência S_i define um homomorfismo de $G(n+1, 2m, M)$ em $G(s, 2m, I)$. Mas, como foi observado anteriormente, este conjunto não é uma álgebra de Bernstein de nenhuma ordem quando $m > 1$. Pelo homomorfismo, a condição de Bernstein não pode ser satisfeita em $G(n+1, 2m, M)$ uma vez que não é satisfeita em $G(s, 2m, I)$. Logo, $G(n+1, 2m, M)$ não é uma álgebra de Bernstein.

Finalmente, suponhamos que existam alelos transitórios. Pelo caso anterior, a subálgebra obtida considerando-se somente os alelos que não são transitórios não é uma álgebra de Bernstein. Consequentemente, muito menos o será a álgebra dos alelos com-

pletos. $\square$

Como exemplo de uma aplicação do Teorema 5.1 acima consideremos a álgebra $G(2, 2m, M)$. Seja M a matriz de transição dada de maneira genérica por

$$M = \begin{pmatrix} 1-r & r \\ s & 1-s \end{pmatrix}$$

cujo determinante é $1 - r - s$. É imediato verificar que em ambos os casos do Teorema 5.1, $m = 1$ ou $m > 1$, uma condição para que $G(2, 2m, M)$ seja uma álgebra de Bernstein é que $\det M = 0$, isto é, $1 - r - s = 0$. No caso $m > 1$, esta é a única condição necessária e suficiente, já que a multiplicidade do autovalor 1, pelo Teorema 5.1, é $n = 1$. Então, neste caso M é da forma

$$M = \begin{pmatrix} 1-r & r \\ 1-r & r \end{pmatrix}$$

onde $r \in [0, 1]$. Podemos verificar facilmente que $M^2 = M$ e assim esta forma para a matriz M serve também para o caso $m = 1$ (veja parte (1) do Teorema 5.1, onde $k = 1$). Como $M^2 = M$ é equivalente a $M(M - I) = 0$ então devemos ter M idempotente (no caso acima) ou $M = I$, já que M não é nula. Resumindo, $G(2, 2m, M)$ é uma álgebra de Bernstein (de ordem 1) se e somente se

$$m = 1 \text{ com } M = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix} \text{ ou } m \geq 1 \text{ com } M = \begin{pmatrix} 1-r & r \\ 1-r & r \end{pmatrix}$$

onde $r \in [0, 1]$. Note que, como $k = 1$ em ambos os casos, o equilíbrio se estabelece na segunda geração.

Apêndice

Cadeias de Markov.

Uma cadeia de Markov é uma sequência de ensaios probabilísticos em que cada resultado depende do resultado do ensaio anterior e somente dele. O adjetivo finito indica que o número de resultados (eventos) possíveis em cada ensaio é um número finito. Denotamos por $E_1, E_2, \dots, E_m$ estes resultados. Cada um dos E_i é chamado de *estado* e o conjunto de todos os estados chamado o *espaço de estados*. A função que associa cada ensaio ao seu resultado chama-se *variável aleatória* e indica-se por “ $X_n = i$ ” o fato de que no n -ésimo ensaio o resultado é E_i ou, simplesmente, i . Em outras palavras podemos dizer que o sistema está no estado E_i no n -ésimo ensaio, ou no tempo n se assumimos que o sistema muda de um estado para outro ao fim de cada unidade de tempo. Indicamos por $p(i_1, \dots, i_n)$ a probabilidade conjunta de ocorrer o evento E_{i_1} no primeiro ensaio, E_{i_2} no segundo, $\dots$ e E_{i_n} no n -ésimo ensaio, isto é

$$p(i_1, \dots, i_n) = p(X_1 = i_1, X_2 = i_2, \dots, X_n = i_n).$$

Indicamos também por $p(i_n | i_1, \dots, i_m)$ a probabilidade condicional de ocorrer o evento E_{i_n} no n -ésimo ensaio dado que ocorreram os eventos $E_{i_1}, \dots, E_{i_m}$, respectivamente, no 1º, $\dots$, m -ésimo ensaio.

Formalmente falando, uma cadeia de Markov é uma sequência de variáveis aleatórias

$$\{X_n\} = \{X_1, X_2, X_3, \dots\}$$

que satisfaz a identidade

$$p(i_n | i_1, i_2, \dots, i_{n-1}) = p(i_n | i_{n-1}) \quad (1)$$

para cada n e toda sequência $i_1, \dots, i_n$ de estados. Se a condição (1) é verdadeira para todo k , então podemos fazer uso repetido da identidade $p(A \cap B) = p(A)p(B | A)$ e obtemos

$$\begin{aligned} p(i_1, i_2, \dots, i_n) &= p(i_1, i_2, \dots, i_{n-1})p(i_n | i_1, i_2, \dots, i_{n-1}) \\ &= p(i_1, i_2, \dots, i_{n-1})p(i_n | i_{n-1}) \\ &= \dots \\ &= p(i_1)p(i_2 | i_1) \dots p(i_n | i_{n-1}). \end{aligned}$$

Assim, todas as probabilidades conjuntas necessárias para a descrição do processo/cadeia de Markov são determinadas em termos das probabilidades condicionais simples $p(i_n | i_{n-1})$, chamadas as *probabilidades de transição* de um passo e das probabilidades iniciais $p(i_1)$.

De modo geral estuda-se o caso em que as probabilidades de transição de um passo não dependem do passo, isto é, p_{ij}^n é independente de n . Neste caso, dizemos que a cadeia de Markov tem *probabilidades de transição estacionárias* ou simplesmente que a cadeia de Markov é *homogênea*, denotamos $p_{ij}^{(n)}$ por p_{ij} e as probabilidades iniciais por $p_i = p_i^{(0)} = p(X_0 = i)$. Então, temos que

$$p(i_1, i_2, \dots, i_n) = p_{i_1} p_{i_1 i_2} p_{i_2 i_3} \dots p_{i_{n-1} i_n}.$$

A matriz $\mathbf{P}$ cujas entradas são as probabilidades de transição de um passo p_{ij}

$$\mathbf{P} = (p_{ij}) = \begin{pmatrix} p_{11} & p_{12} & \dots & p_{1m} \\ \vdots & \vdots & & \vdots \\ p_{m1} & p_{m2} & \dots & p_{mm} \end{pmatrix}$$

é denominada a matriz de transição do processo. No caso finito esta matriz é de tamanho $m \times m$. Os elementos de $\mathbf{P}$, sendo probabilidades, são não-negativos. Além disso, cada estado E_i corresponde à i -ésima linha da matriz de transição $\mathbf{P}$, isto é, se o sistema em qualquer tempo t está no i -ésimo estado então o vetor linha $(p_{i1}, p_{i2}, \dots)$ representa as probabilidades do sistema estar em todos os estados possíveis no tempo $t + 1$. Assim, as probabilidades de transição de um passo p_{ij} satisfazem $\sum_j p_{ij} = 1$ para todo i . Qualquer matriz que tenha entradas não-negativas e soma de elementos de cada linha igual a 1 é chamada matriz *estocástica*. O vetor

$$\mathbf{p}_0 = (p_1, p_2, p_3, \dots)$$

é chamado o *vetor de probabilidade inicial*.

Define-se as probabilidades de transição de n passos por

$$p_{ij}^{(n)} = p(X_{k+n} = j \mid X_k = i)$$

para $i, j = 1, 2, \dots$ e, para cada $n \geq 0$, $p_{ij}^{(n)}$ é a probabilidade de que o processo passe do estado i ao estado j em n passos. Evidentemente $p_{ij}^{(1)} = p_{ij}$. Quando $n = 0$ definimos

$$p_{ij}^0 = \begin{cases} 1 & \text{se } i = j \\ 0 & \text{se } i \neq j \end{cases}$$

De forma semelhante, definimos $p_i^{(n)} = p(X_n = i)$ como a probabilidade incondicional de que o processo esteja no estado i após n passos.

Definimos também $\mathbf{p}_n = (p_1^{(n)}, p_2^{(n)}, \dots)$ como o *vetor de probabilidades de estado após n ensaios*. O elemento $p_k^{(1)}$ do vetor de estado $\mathbf{p}_1$ é a probabilidade de estar no estado k após 1 passo. De modo geral vale a identidade

$$\mathbf{p}_n = \mathbf{p}_0 \mathbf{P}^n.$$

Assim, pode-se notar que $\mathbf{p}_n$, o vetor de probabilidades de estado após n passos é facilmente encontrado em termos do vetor de condições iniciais $\mathbf{p}_0$ e da n -ésima potência da matriz de probabilidades de transição de um passo.

Observe a distinção entre $p_{ij}^{(n)}$ e $p_j^{(n)}$. O primeiro é uma probabilidade condicional. O último uma probabilidade incondicional, isto é, $p_{ij}^{(n)}$ é a probabilidade de estar no estado j dado que o processo estava no estado i , n passos anteriores. Por outro lado, $p_j^{(n)}$ é só a probabilidade de estar no estado j após n passos, independentemente do estado inicial.

Com relação à matriz de transição observamos que, no caso de uma sequência de ensaios independentes (não-Markovianos), as linhas da matriz são idênticas.

A matriz

$$\mathbf{P}^{(n)} = \begin{pmatrix} p_{11}^{(n)} & p_{12}^{(n)} & p_{13}^{(n)} & \cdots \\ p_{21}^{(n)} & p_{22}^{(n)} & p_{23}^{(n)} & \cdots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots \end{pmatrix}$$

onde $p_{ij}^{(n)}$ são as probabilidades de transição em n passos, é chamada matriz de transição em n passos.

Por indução podemos provar a identidade $\mathbf{P}^{(n)} = \mathbf{P}^n$. Como o produto de duas matrizes estocásticas é uma matriz estocástica, então a matriz de transição em n passos $\mathbf{P}^{(n)}$ é também uma matriz estocástica. Da relação matricial $\mathbf{P}^{n+m} = \mathbf{P}^n \mathbf{P}^m$ podemos também deduzir a identidade

$$\mathbf{P}^{(n+m)} = \mathbf{P}^{(n)} \mathbf{P}^{(m)}.$$

O estado j é dito *acessível* a partir do estado i se para algum inteiro $n \geq 0$ temos $p_{ij}^n > 0$, isto é, se existe uma probabilidade positiva de que em um número finito de passos o estado j pode ser alcançado a partir do estado i . Se dois estados i e j são acessíveis um a partir do outro então dizemos que eles *se comunicam* e denotamos este fato por $i \leftrightarrow j$. Se dois estados i e j não se comunicam então

$$p_{ij}^n = 0$$

para todo $n \geq 0$, ou

$$p_{ji}^n = 0$$

para todo $n \geq 0$, ou ambas as relações são verdadeiras. O conceito de comunicação é uma relação de equivalência de modo que podemos, assim, dividir o espaço de estados

em classes de equivalência. Os estados que pertencem a uma classe de equivalência são aqueles que se comunicam entre si, dois a dois.

É possível partir de uma classe e entrar em alguma outra classe com probabilidade positiva. Se isto acontecer, porém, não será possível retornar à classe inicial. Dizemos que a cadeia de Markov é *irredutível* se a relação de equivalência possui apenas uma classe de equivalência. Noutras palavras, um processo é irredutível se cada estado se comunica com os demais.

O *período* de um estado i , que denotamos por $d(i)$ é definido como sendo o máximo divisor comum de todos os inteiros $n \geq 1$ tais que $p_{ii}^n > 0$ (se $p_{ii}^n = 0$ para todo $n \geq 1$ definimos $d(i) = 0$). Pode-se provar que a periodicidade de um estado é característica de toda uma classe, isto é, se um elemento de uma classe tem período d então todos os elementos da classe tem o mesmo período. Uma cadeia em que cada estado é de período 1 é dito *aperiódica*.

Um estado é chamado *recorrente* se a probabilidade de retornar a si mesmo é 1. Um estado é dito *transitório* se esta probabilidade é menor do que 1. Recorrência também é uma propriedade de classe. Na verdade pode-se provar que todos os estados de uma classe de equivalência são do mesmo tipo: recorrente ou transitório¹. Assim pode-se falar em classe recorrente ou transitória.

Uma classe C é dita *fechada* se é impossível sair dela, isto é, se $i \in C$ e $j \notin C$ então $p_{ij}^{(n)} = 0$ para todo $n \geq 1$. Se uma classe fechada contém apenas um estado, este será dito *absorvente*. Na realidade toda classe de equivalência fechada² finita é recorrente³.

Numa cadeia de Markov finita podemos representar a matriz das probabilidades de transição de maneira canônica da seguinte forma. Enumeramos os estados de tal forma que o processo possa passar de um estado a outro na mesma classe ou em classe

¹Kemeny, p.101

²também chamada classe de comunicação fechada.

³Kemeny, p.103

precedente, mas não em uma classe posterior na enumeração. Isto pode ser conseguido colocando as classes recorrentes primeiro e depois as classes transitórias, estas últimas ordenadas também com o mesmo critério. Sejam $C_1, C_2, \dots, C_r, C_{r+1}, \dots, C_n$ as classes de equivalência onde $C_1, C_2, \dots, C_r$ são recorrentes e $C_{r+1}, \dots, C_n$ são transitórias. A matriz de probabilidades de transição pode ser representada então da seguinte maneira:

$$P = \begin{pmatrix} P_1 & \dots & 0 & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \ddots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & \dots & P_r & 0 & \dots & 0 \\ A_{r+1,1} & \dots & A_{r+1,r} & B_{r+1} & \dots & 0 \\ \vdots & & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ A_{n,1} & \dots & A_{n,r} & A_{n,r+1} & \dots & B_n \end{pmatrix}$$

onde $P_1, P_2, \dots, P_r, B_{r+1}, \dots, B_n$ são as matrizes de probabilidades de transição correspondentes às classes de equivalência e as A_{ij} são as matrizes que dão as probabilidades de transição de uma classe para as classes anteriores⁴. Na verdade esta representação pode ser escrita simplesmente

$$P = \begin{pmatrix} P_1 & 0 \\ A & B \end{pmatrix}$$

onde P_1 é $r \times r$, A é $s \times r$ e B é $s \times s$, r sendo o número de estados recorrentes e s o de estados transitórios⁵.

Numa cadeia de Markov finita temos que a probabilidade de que o processo esteja num estado transitório tende a zero. Numa cadeia finita ainda, existe pelo menos um estado recorrente⁶.

Em termos algébricos um fato interessante de se notar é que o polinômio característico da matriz de transição de uma cadeia de Markov finita possui uma raiz igual a 1, isto é, a matriz de Markov possui $\lambda = 1$ como um autovalor. Na verdade numa cadeia

⁴Fernandez, p.35,36

⁵Fernandez, p.61

⁶Fernandez, p.36-38

de markov finita irredutível e aperiódica, este é o único autovalor de módulo unitário, ou seja, $|\lambda_i| < 1$ para qualquer outro autovalor⁷. Em geral, se o período da cadeia é d , os únicos autovalores de módulo unitário são as raízes d -ésimas da unidade⁸ (estas são as soluções da equação $\lambda^d = 1$ em $\mathbb{C}$).

A presença de um autovalor que é raiz d -ésima da unidade indica, na verdade, a existência de uma classe recorrente de período d e a multiplicidade do autovalor indica o número destas classes (multiplicidade de um autovalor λ é o expoente do fator $(x - \lambda)$ na fatoração do polinômio característico). No caso aperiódico, a multiplicidade do autovalor 1 é exatamente o número de classes recorrentes existentes na cadeia. Em particular, numa cadeia de Markov finita aperiódica irredutível a multiplicidade do autovalor 1 é exatamente 1.

Uma cadeia de Markov finita é dita *ergódica* se cada probabilidade de transição $p_{ij}^{(n)}$ do estado i para o estado j em n passos tende a um número finito, independentemente do estado inicial i , isto é,

$$\lim_{n \rightarrow \infty} p_{ij}^{(n)} = v_j \quad (j = 1, 2, \dots, m).$$

Os valores limites $v_1, v_2, \dots, v_m$ satisfazem as condições estocásticas

$$v_j > 0, \quad \sum_{j=1}^m v_j = 1 \quad (2)$$

e também a identidade

$$\sum_{i=1}^m v_i p_{ij} = v_j \quad (j = 1, \dots, m).$$

Esta última equação pode ser escrita na forma matricial

$$v = vP \quad (3)$$

onde $v = (v_1, \dots, v_m)$ e P é a matriz de transição da cadeia de Markov. Assim, v pode ser interpretado como o vetor de probabilidade estacionária, representando as condições

⁷Clarke, p.245

⁸Karlin&Taylor, p.7

em que a cadeia de Markov alcança estabilidade. Esta interpretação é reforçada pelo fato de que para n suficientemente grande as probabilidades incondicionais $p_j^{(n)}$ tendem a

$$\lim_{n \rightarrow \infty} p_j^{(n)} = v_j,$$

isto é, $\mathbf{p}_n = (p_1^{(n)}, \dots, p_m^{(n)}) \rightarrow \mathbf{v} = (v_1, \dots, v_m)$. Estas probabilidades estacionárias $v_1, \dots, v_m$ também são ditas as probabilidades ergódicas da cadeia.

Um resultado importante na teoria ergódica é o seguinte: se para todo i e j existe um inteiro n tal que $p_{ij}^{(n)} > 0$ então a cadeia de Markov é ergódica. Pode-se também provar que o sistema de equações (3) tem uma única solução que satisfaz as condições (2). Assim, para encontrar probabilidades estacionárias ou ergódicas de uma cadeia de Markov precisa-se apenas resolver o sistema (3) sujeito às condições (2)⁹.

Bibliografia

- [1] Gupta, B.C: “Elementos de Probabilidades” - IMUFRJ (1980).
- [2] Clarke, A.B & Disney, R.L: “Probabilidade e Processos Estocásticos” - LTC (1979).
- [3] Karlin, S: “A First Course in Stochastic Processes” - Academic Press (1966).
- [4] Kemeny, J.G et.al: “Denumerable Markov Chains” - GTM-series vol 40, Springer-Verlag (1976).
- [5] Fernandez, P.J: “Introdução aos Processos Estocásticos” - IMPA (1975).
- [6] Karlin, S & Taylor, H.W: “A Second Course in Stochastic Processes” - Academic Press (1981).

⁹Gupta, pp.246-248

Relação de Teoremas e Afins.

- Definição 1.1: (População) 16
- Proposição 1.1: (Condições de Normalização de um Operador) 22
- Teorema 2.1: (Estabilidade na Primeira Geração) 35
- Proposição 2.1: (Formas Invariantes l.i.) 48
- Definição 2.1: (Operador Meiose) 48
- Definição 2.2: (Estrutura Gênica) 49
- Definição 2.3: (Estrutura Gênica Elementar) 50
- Proposição 2.2: (Operador Meiose Sobrejetor) 50
- Teorema 2.2: (Unicidade da Estrutura Gênica Elementar) 51
- Definição 2.4: (População Bernsteiniana) 52
- Teorema 2.3: (Lei de Hardy-Weinberg) 54
- Definição 2.5: (População Mendeliana Diplóide) 61
- Definição 2.6: (População Mendeliana Poliplóide) 61
- Definição 3.1: (Álgebra Populacional) 63
- Definição 3.2: (Álgebra de Bernstein) 67
- Proposição 3.1: (Peso dos Idempotentes de Álgebras de Bernstein) 69
- Proposição 3.2: (Unicidade do Homomorfismo Peso) 69
- Teorema 3.1: (Decomposição de Pierce em Álgebras de Bernstein) 70
- Teorema 3.2: (Recíproca do anterior) 74
- Proposição 3.3: (Idempotentes de Álgebras de Bernstein) 74
- Teorema 3.3: (Casos Extremos de Álgebras de Bernstein) 76
- Definição 3.3: (Álgebra de Bernstein Normal) 77
- Teorema 3.4: (Propriedades Equivalentes de Normalidade) 77
- Definição 3.4: (Álgebra de Bernstein de ordem k) 80
- Definição 4.1: (Ponto Extremo) 83
- Lema 4.1: ($\text{Ann} A_V = I_V^\perp$) 88
- Corolário 4.1: (Multiplicação no espaço quociente Q_V) 88

- Lema 4.2: (A subálgebra dos representantes de um ponto extremo) 90
- Lema 4.3: (Ponto Extremo Isolado $\rightarrow$ Idempotente) 90
- Lema 4.4: (Idempotente $\rightarrow$ Ponto Extremo) 90
- Lema 4.5: (Todos os índices são Isolados) 92
- Lema 4.6: (Idempotente $\leftrightarrow$ Ponto Extremo) 92
- Lema 4.7: ($i \neq j \rightarrow G_i \not\subset G_j$) 93
- Lema 4.8: (Princípio da Reciprocidade) 94
- Corolário 4.2: (Os Zigotos Geram no máximo dois Genes) 96
- Lema 4.9: (Existência de Decomposições da Unidade) 97
- Lema 4.10: (Homozigoto $\rightarrow$ Coeficiente Unitário) 98
- Lema 4.11: (Homozigotos são Idempotentes) 98
- Lema 4.12: (Coeficientes de Heterozigotos) 99
- Corolário 4.3: (Recíproca do Lema 4.12) 102
- Lema 4.13: (Presença de Homozigoto entre geradores de um Genes) 102
- Lema 4.14: (Gene Elementar/Não-Elementar) 102
- Lema 4.15: (Homozigotos $\leftrightarrow$ Genes Elementares) 103
- Lema 4.16: (População Elementar/Não-Elementar) 104
- Teorema 4.1: (Populações Bernsteinianas Normais Elementares) 106
- Teorema 4.2: (Populações Bernsteinianas Normais Não-Elementares) 116
- Proposições 5.2: (Propriedades do Homomorfismo H) 125
- Teorema 5.1: (Caracterização das Álgebras de Bernstein de ordem k) 129

Referência.

- 1 Jacquard, A.: "The Genetic Structure of Populations". Biomathematics, vol 5, Springer, 1974.
- 2 Freire-Maia, N.: "Genética de Populações Humanas". Hucitec, EDUSP, 1974.
- 3 Amabis, J.M. & Martho, G.R.: "Fundamentos da Biologia Moderna". Moderna, 1990.
- 4 Lyubich, Y.I.: "Basic Concepts and Theorems of The Evolutionary Genetics of Free Populations". Russian Math. Surveys, 26, pp.51-123, 1971.
- 5 Lyubich, Y.I.: "On The Mathematical Theory of Heredity". Sov. Math. Dokl., 14, pp.579-581, 1973.
- 6 Lyubich, Y.I.: "Analogues of The Hardy-Weinberg Principle". Genetika, 9, pp.139-144, 1973.
- 7 Lyubich, Y.I.: "Algebraic Methods in Evolutionary Genetics". Biom. J., vol.20, pp.511-529, 1978.
- 8 Lyubich, Y.I.: "Two-Level Bernsteinian Populations". Math. USSR Sbornik, vol.24, pp.593-615, 1974.
- 9 Wörz-Busekros, A.: "Algebras in Genetics". Lectures Notes in Biomathematics, 36, Springer, 1980.
- 10 Hentzel, I.R. & Peresi, L.A. & Holgate, P.: "On k th-Order Bernstein Algebras and Stability at the $k + 1$ Generation in Polyploids". IMA Jour. of Math. App. in Medicine & Biology, 7, pp.33-40, 1990.
- 11 Oda, Tadao: "Convex Bodies and Algebraic Geometry: An Introduction to the Theory of Toric Varieties". Berlin, Springer, 1988.