

ANÁLISIS DE LA EVOLUCIÓN POBLACIONAL PARA APAREAMIENTOS CIRCULARES:

I. MEDIOS HERMANOS

M. BARTOLONI (1)

Recibido: 17-04-90

Aceptado: 13-10-90

RESUMEN

Se consideró el apareamiento circular entre medios hermanos a partir de un grupo de tamaño 3 para el caso de un gene dialélico bajo diferentes coeficientes de viabilidad y fertilidad. Utilizando una aplicación de la teoría de las cadenas finitas markovianas con barreras absorbentes desarrollada por Kemeny y Snell (1960), se han expresado las probabilidades de transición entre los diferentes estados de la cadena. Para el caso citado ($N=3$) se han calculado, además, la media y la variancia para: i) la variable que representa el número de generaciones que el sistema tarda en acceder a un estado absorbente; ii) la variable que representa el número de generaciones que el sistema permanece en el estado no absorbente s_i , una vez que ha accedido a él. También se han calculado las matrices i de probabilidades condicionales de acceso al estado s_j , dada la salida de s_i , las matrices de probabilidades de fijación en un estado absorbente y el promedio de la variable que representa el número de estados transitorios en los cuales el sistema genético estará alguna vez. El modelo genético que sustenta la obtención de las probabilidades de transición es el modelo clásico de herencia mendeliana bajo selección.

Palabras clave: apareamiento circular, cadenas de Markov, selección.

ANÁLISIS DE LA EVOLUCIÓN POBLACIONAL EN EL APAREAMIENTO CIRCULAR: I. HERMANOS MEDIOS

SUMMARY

I have considered circular mating between half sibs from a group of size 3 for a case of a diallelic locus under different conditions of fertility and viability. Using an application of the theory of finite absorbing Markov chains developed by Kemeny & Snell (1960) it has been expressed transition probabilities among the states. For the above mentioned case ($N=3$) I have calculated, furthermore, mean and variance for: i) the variate representing the number of generations that the system delays in accession to absorbing states, and ii) the variate representing the number of generations that the system remains in the non-absorbing state s_i , once it was reached by the process. Also has been calculated conditional probabilities matrices for the accession to state s_j , given that the process has left s_i , absorbing probabilities matrices and the mean for the variate representing the number of transient states in which the genetic system will ever stay. The genetic model that supports the obtention of the transition probabilities is the classical one of mendelian inheritance under selection.

Key words: circular mating, Markov chains, selection.

(1) Cátedra de Genética, Facultad de Agronomía, UBA. Avda. San Martín 4453
(1417) Buenos Aires - Argentina -

INTRODUCCION

En la crianza de plantas y animales, especialmente con fines de mejoramiento genético, surge el interés en prever las implicancias de cada uno de los sistemas reproductivos de la población empleados, en cuanto a la evolución de la estructura genética del material empleado, esto es, la composición genotípica de la población a medida que trascurren las generaciones bajo un determinado tipo de apareamiento. Esto ha sido estudiado por muchos autores tales como Fisher (1949), Karlin (1968) y muchos otros. Teniendo en cuenta la teoría de Markov (Felle, 1980) han sido planteadas, en este trabajo, matrices de probabilidades de transición para estudiar estos casos que han sido mencionados, para apareamientos circulares.

METODOS

Como queda dicho, se ha utilizado la teoría de las cadenas finitas de Markov a un caso unigénico dialéctico para apareamientos circulares reiterados (Crow y Kimura, 1970). La aplicación mencionada ha sido desarrollada por Kemeny y Snell (1960), y según ella se han calculado matrices de probabilidades de transición entre los estados de las cadenas markovianas, las cuales tienen la siguiente forma general:

$$MPT = \left(\begin{array}{c|c} I & O \\ \hline R & Q \end{array} \right)$$

donde: I es una matriz identidad, O es una matriz nula, R es la matriz de probabilidades de transición entre estados transitorios. También se han obtenido los siguientes vectores y matrices para diferentes casos de viabilidad y fertilidad:

i) El vector $\underline{t} = (t_i)$ donde cada elemento t_i representa el número medio

de generaciones que un proceso que comienza en el estado s_i necesita para alcanzar un estado absorbente;

ii) El vector $\underline{t}_2 = (t_{2i})$ donde cada elemento t_{2i} representa la variancia del número de generaciones para alcanzar un estado absorbente comenzando en s_i ;

iii) el vector $\underline{M}(r) = M(r_i)$ donde cada elemento $M(r_i)$ representa el número promedio de generaciones que el proceso permanece en el estado no absorbente s_i una vez que ha entrado en él (incluyendo la generación en la cual entró en s_i);

iv) el vector $\underline{V}(r) = V(r_i)$ donde cada elemento representa la variancia de la variable mencionada en (iii);

v) la matriz $D = (d_{ij})$ donde cada elemento d_{ij} es la probabilidad condicional de que el proceso vaya al estado s_j dado que deja al estado s_i ;

vi) el vector $\underline{\mu} = \mu_i$ representa al número promedio de estados transitorios en los cuales el proceso estará alguna vez;

vii) la matriz $B = (b_{ij})$ cuyas entradas b_{ij} representan la probabilidad de que un proceso que comienza en un estado transitorio s_i termine en un estado absorbente s_j .

Del citado trabajo de Kemeny y Snell, surgen las siguientes expresiones: $N = (I - Q)^{-1}$

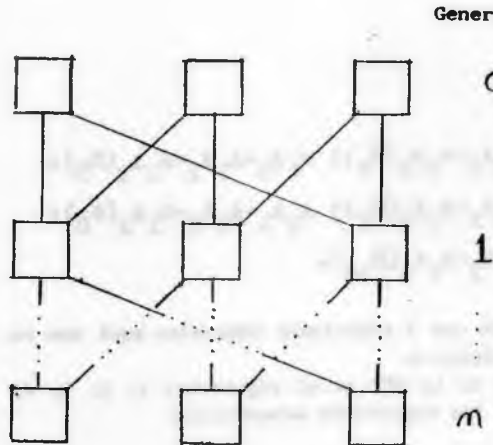
$\underline{t} = N \underline{1}$ donde $\underline{1}$ es un vector de unos (un vector columna);

$$\underline{t}_2 = (2N - I) \underline{t} - t_{sq}$$

donde $t_{sqi} = (t_i^2)$

$$M(r_i) = 1 / (1 - p_{ii});$$

$$V(r_i) = p_{ii} / (1 - p_{ii})^2;$$



El modelo genético de selección consiste en un gene dialélico y el esquema de valores selectivos alélicos (fertilidad) y genotípicos (viabilidad) es el siguiente:

Alelos		Genotipos		
A ₁	A ₂	A ₁ A ₁	A ₁ A ₂	A ₂ A ₂
w ₁	w ₂	x ₁	1	x ₂

A partir de los citados valores se han formulado las siguientes expresiones que formarán parte de las entradas de la MPT:

Figura 1: Apareamiento circular reiterado para N=3.

$$d_{ij} = p_{ij} / (1 - p_{11});$$

$$\mu = N(\text{diag}(n_{11}))^{-1} \mathbf{1}$$

B = NR.

El sistema circular de apareamiento está representado en la Fig. 1. En base a este sistema de apareamiento se han planteado las matrices de probabilidades de transición (MTP). Para la MPT genérica se han planteado alternativas entre los distintos alelos y genotipos para:

- i) fertilidad y
- ii) viabilidad

$$w = w_1 + w_2;$$

$$\phi_1 = (w_1/w); \phi_2 = (w_2/w);$$

$$\bar{x}_1 = \phi_1 x_1 + \phi_2; \bar{x}_2 = \phi_1 + \phi_2 x_2$$

$$\bar{x}_{12} = \phi_1^2 x_1 + 2\phi_1 \phi_2 + \phi_2^2 x_2.$$

Finalmente, debe señalarse que este sistema de apareamiento tiene como restricción el hecho de que N debe ser un número par cuando ha de aplicarse a especies dioicas o a animales superiores. El caso particular planteado aquí tiene su aplicación en la crianza de plantas en esquemas de endocria, especialmente cuando se busca un sistema endogámico menos intenso que la autofecundación o el sistema SIB.

RESULTADOS

Partiendo de las funciones mencionadas más arriba, la MPT es una matriz 10 x 10 que representa el flujo de información genética que aparece en la figura 2. Los distintos estados corresponden a las siguientes familias posibles (estados de la cadena):

a) Estados absorbentes

$$A_1 A_1 - A_1 A_1 - A_1 A_1 (S_1) \text{ y } A_2 A_2 - A_2 A_2 - A_2 A_2 (S_2).$$

b) Estados transitorios

$$\begin{aligned}
 &A_1A_1-A_1A_1-A_2A_2(S_3); A_1A_1-A_2A_2-A_2A_2(S_4); A_1A_1-A_1A_1-A_1A_2(S_5); \\
 &A_1A_1-A_1A_2-A_2A_2(S_6); A_1A_2-A_2A_2-A_2A_2(S_7); A_1A_1-A_1A_2-A_1A_2(S_8); \\
 &A_1A_2-A_2A_2-A_2A_2(S_9); A_1A_2-A_1A_2-A_1A_2(S_{10}).
 \end{aligned}$$

Cada tipo de familia posible está formado por 3 individuos indicados aquí con su correspondiente genotipo para el locus dialélico A.

El orden de las filas y de las columnas de la MPT es el siguiente: 1, 2, 3, 4, 5, 7, 6, 8, 9, 10. La MPT está compuesta por las siguientes submatrices:

$$MPT_a = \begin{array}{c} \left[\begin{array}{ccc|ccc} I & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & I & 0 \\ \hline M_{31} & 0 & M_{33} & 0 & M_{35} & 0 \\ \hline 0 & 0 & 0 & M_{44} & M_{45} & M_{46} \\ \hline M_{51} & M_{52} & M_{53} & M_{54} & M_{55} & M_{56} \\ \hline M_{61} & M_{62} & M_{63} & M_{64} & M_{65} & M_{66} \end{array} \right] \begin{array}{l} 2 \\ 4 \\ 6 \\ 7 \\ 9 \\ 10 \end{array} \\ \begin{array}{cccccc} 2 & 4 & 6 & 7 & 9 & 10 \end{array} \end{array}$$

donde las I representan matrices identidad, las 0 representan matrices nulas y las entradas de las submatrices son:

$$\begin{aligned}
 M_{31} &= \begin{bmatrix} \rho_1 x_1 / \bar{x}_1 & 0 \\ 0 & \rho_2 x_2 / \bar{x}_2 \end{bmatrix}^2; & M_{33} &= 2\rho_1 \rho_2 \begin{bmatrix} x_1 / \bar{x}_1^2 & 0 \\ 0 & x_2 / \bar{x}_2^2 \end{bmatrix} \\
 M_{35} &= \begin{bmatrix} \rho_2 / \bar{x}_1 & 0 \\ 0 & \rho_1 / \bar{x}_2 \end{bmatrix}^2; & M_{44} &= (\rho_1 \rho_2 x_1 x_2 / \bar{x}_1 \bar{x}_2) \\
 M_{45} &= (1 / \bar{x}_1 \bar{x}_2) (\rho_1^2 x_1; \rho_2^2 x_2); & M_{46} &= \rho_1 \rho_2 / \bar{x}_1 \bar{x}_2 \\
 M_{51} &= (1 / \bar{x}_{12}) \begin{bmatrix} \rho_1^4 x_1^3 / \bar{x}_1^2 & 0 \\ 0 & \rho_2^4 x_2^3 / \bar{x}_2^2 \end{bmatrix}; & M_{52} &= \frac{(\rho_1 \rho_2)^2 x_1 x_2}{\bar{x}_{12}} \begin{bmatrix} (x_1 / \bar{x}_1^2) & 0 \\ 0 & (x_2 / \bar{x}_2^2) \end{bmatrix} \\
 M_{53} &= (4\rho_1 \rho_2 / \bar{x}_{12}) M_{31}; & M_{54} &= (2\rho_1 \rho_2 x_1 x_2 / \bar{x}_{12}) (\rho_2^2 / \bar{x}_1^2; \rho_1^2 / \bar{x}_2^2)^T \\
 M_{55} &= (1 / \bar{x}_{12}) \begin{bmatrix} 5(\rho_1 \rho_2)^2 x_1 / \bar{x}_1^2 & \rho_2^4 x_2 / \bar{x}_1^2 \\ \rho_1^4 x_1 / \bar{x}_2^2 & 5(\rho_1 \rho_2)^2 x_2 / \bar{x}_2^2 \end{bmatrix}
 \end{aligned}$$

$$M_{56} = (2\sqrt[3]{\frac{\rho_1 \rho_2}{x_1 x_2}}) (\frac{\rho_2^2}{x_1^2}; \frac{\rho_1^2}{x_2^2})^T; M_{61} = (\frac{1}{x_{12}^3}) (\rho_1^6 x_1^3; \rho_2^6 x_2^3)$$

$$M_{62} = (3\sqrt[3]{\frac{\rho_1^2 \rho_2^2 x_1 x_2}{x_{12}^3}}) (\frac{\rho_2^2}{x_1}; \frac{\rho_1^2}{x_2}); M_{63} = (6\sqrt[3]{\frac{\rho_1 \rho_2}{x_{12}^3}}) (\rho_1^4 x_1^2; \rho_2^4 x_2^2)$$

$$M_{64} = 12(\frac{\rho_1 \rho_2}{x_{12}})^3 x_1 x_2 \sqrt[3]{x_{12}^3}; M_{65} = (12\sqrt[3]{\frac{\rho_1^2 \rho_2^2}{x_{12}^3}}) (\frac{\rho_2^2}{x_1}; \frac{\rho_1^2}{x_2}) \text{ y}$$

$$M_{66} = (2\sqrt[3]{\frac{\rho_1 \rho_2}{x_{12}}})^3.$$

Se han calculado los vectores y matrices mencionados empleando coeficientes de viabilidad y fertilidad que representan situaciones posibles. Ellos son:

	NS	A	Ba	Bb	Bc	Bd	Ca	Ob	Oc	Cd
x_1	1,0	1,0	1,2	1,1	1,0	0,9	1,2	1,1	1,0	0,9
x_2	1,0	1,0	0,8	0,7	0,6	0,5	0,8	0,7	0,6	0,5
w_1	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
w_2	1,0	0,6	1,0	1,0	1,0	1,0	0,6	0,6	0,6	0,6

donde NS representa un caso de no selección, A es un caso de selección por fertilidad pero no por viabilidad, B representa los casos de viabilidad diferencial pero de fertilidad normal con cuatro tipos de dominancia para el carácter "aptitud" (a: no dominancia; b: dominancia parcial; c: dominancia completa; d: sobre-dominancia) y C representa casos de selección por fertilidad y viabilidad con los mismos valores de dominancia para el carácter aptitud que en B. Los resultados numéricos aparecen en los Cuadros N°1,2,3,4,5,6 y 7. Para la distribución de los tiempos de espera, ver Nagylaki (1976).

DISCUSION Y CONCLUSIONES

a) En ausencia de selección

Naturalmente, los valores medios t_1 (Cuadro N° 1) son mayores para las familias que por su composición no tienen acceso directo a un estado absorbente (Figura 2) como es el caso de los estados s_3, s_4 y s_5 . Además, la familia tipo s_6 presenta un valor de t mayor dado el mayor tiempo de deteminamiento esperado que presenta en la transición del sistema a lo largo de las generaciones (Cuadro N° 3): 1,333 vs. 1,000. Estas conclusiones están apoyadas en bajos valores de variancia (Cuadro N° 2 y N° 4). El número medio de estados transitorios que probablemente la población en crianza visitará, será mayor para estos estados

mencionados, lo cual corrobora lo antedicho (Cuadro N° 6). Las probabilidades de fijación para cualesquiera estados, están en relación directa con el número de alelos A_1 portado por la familia en cuestión (Cuadro N° 7). Se espera, en general, grados más altos de variación genética aún en generaciones avanzadas de apareamiento circular, para procesos que comenzaron en s_3, s_4 ó s_6 y con mucha menor frecuencia de fijación en generaciones iniciales (dadas las menores variancias). Para el estudio de las trayectorias relacionadas con el número de heterocigotas o con el número de alelos de una clase dentro de familias, existe el problema de la no condensabilidad de estas matrices de probabilidades de transición.

Cuadro N° 1: Valores medios del número de generaciones hasta absorción (t) para todos los casos de selección.

	NS	A	Ba	Bb	Bc	Bd	Ca	Cb	Cc	Cd
t ₃	10,76	5,83	9,02	9,94	11,16	12,79	4,75	5,01	5,33	5,76
t ₄	10,76	8,79	11,14	12,28	13,70	15,47	7,43	7,57	7,77	8,06
t ₅	6,88	3,16	5,27	6,04	7,08	8,59	2,55	2,76	3,03	3,39
t ₇	6,88	7,61	8,16	9,51	11,22	13,37	7,00	7,30	7,63	8,03
t ₆	11,30	7,09	10,39	11,33	12,56	14,18	5,69	5,88	6,14	6,50
t ₈	9,76	4,83	8,02	8,94	10,16	11,79	3,75	4,01	4,33	4,76
t ₉	9,76	7,79	10,14	11,28	12,70	14,47	6,43	6,57	6,77	7,06
t ₁₀	10,37	6,17	9,47	10,44	11,69	13,33	4,77	4,99	5,28	5,68

Cuadro N° 2: Variancias del número de generaciones hasta absorción (t₂) para todos los casos de selección.

	NS	A	Ba	Bb	Bc	Bd	Ca	Cb	Cc	Cd
t ₂₃	75,00	17,25	55,59	70,68	92,99	127,02	8,73	10,07	11,93	14,75
t ₂₄	75,00	25,32	64,91	80,82	103,17	136,56	13,78	14,41	15,60	17,74
t ₂₅	63,33	10,77	40,27	53,77	74,33	108,62	5,44	6,69	8,48	11,16
t ₂₇	63,33	32,09	66,03	84,03	108,93	144,15	18,85	18,99	19,51	20,92
t ₂₆	75,78	21,74	61,14	76,45	98,88	146,85	11,37	12,37	13,95	16,44
t ₂₈	75,00	17,24	55,61	70,68	93,00	127,01	8,73	10,07	11,92	14,74
t ₂₉	75,00	25,32	64,90	80,62	103,17	136,56	13,78	14,41	15,60	17,74
t ₂₁₀	75,61	21,70	61,08	76,50	98,94	132,64	11,30	12,35	13,94	16,51

Cuadro N° 3: Valores medios del número de generaciones que el proceso permanece en el estado no absorbente s₁ una vez que ha entrado en él para todos los casos de selección.

	NS	A	Ba	Bb	Bc	Bd	Ca	Cb	Cc	Cd
M(r ₃)	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
M(r ₄)	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
M(r ₅)	2,000	1,883	1,980	1,996	2,000	1,996	1,798	1,842	1,883	1,923
M(r ₇)	2,000	1,883	1,970	1,938	1,883	1,798	1,779	1,712	1,637	1,550
M(r ₆)	1,333	1,305	1,320	1,273	1,231	1,188	1,275	1,236	1,198	1,160
M(r ₈)	1,454	1,377	1,450	1,488	1,531	1,580	1,330	1,366	1,410	1,462
M(r ₉)	1,454	1,377	1,450	1,466	1,481	1,486	1,323	1,324	1,319	1,304
M(r ₁₀)	1,148	1,115	1,140	1,171	1,206	1,255	1,097	1,116	1,139	1,171

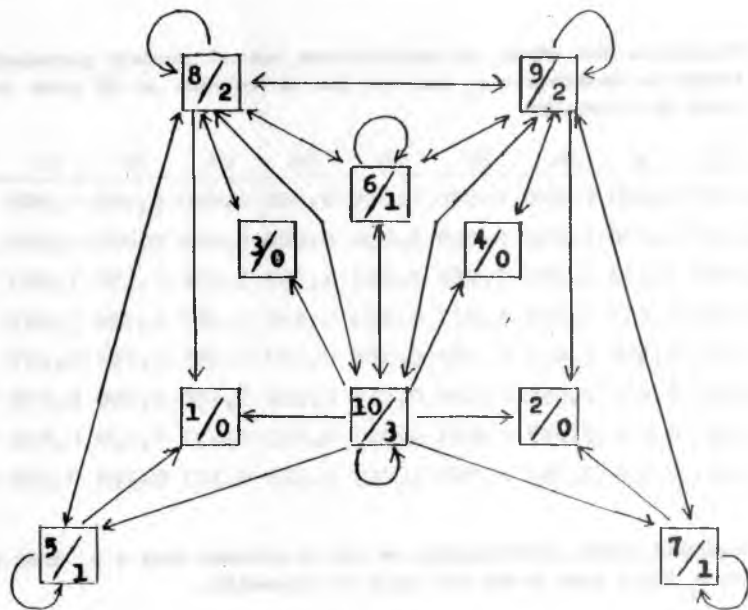


Figura 2: Diagrama del flujo de información genética representado por la matriz MPT. En cada cuadro el número indicado en el ángulo superior indica el estado S_i de la cadena y el indicado en el ángulo inferior indica la cantidad de heterocigotas en esa familia.

b) Fertilidad diferencial

La presencia de fertilidad diferencial (Casos A y C) redundará en un descenso general de medias y variancias puesto que, como es sabido, habiendo fecundación aleatoria de las gametas, dicho fenómeno conduce a un aumento en las frecuencias de homocigotas en las descendencias (Strickberger, 1976). Esto se ve reflejado en los Cuadros N° 1 y N° 2 para \underline{t} y en los Cuadros N° 3 y N° 4 para \underline{r} . En el caso de \underline{t} , provocando un aumento en la frecuencia de absorción en etapas tempranas del proceso endogámico, y para \underline{r} , disminuyendo la linealidad de las trayectorias. Obviamente, dada la ventaja selectiva del alelo A_1 que se ha planteado, aquellas familias que presentan mayor cantidad de alelos A_1 , representan medias inferiores a las de las otras. Los valores de selección gamética asignados son lo suficientemente altos como para incrementar

todos los valores de b_{1i} (con respecto al caso NS) para fijación en s_1 sin importar el estado originario. También se ve reflejado esto en el comportamiento de las probabilidades condicionales (Cuadro N° 5) incrementándose aquellas asociadas a transiciones hacia estados con mayor número de alelos A_1 . Con respecto al número posible de estados transitorios que la población bajo crianza puede visitar en el futuro (Cuadro N° 6), la presencia de fertilidad diferencial produce un aumento en los recorridos posibles cuando el proceso parte de estados con menor cantidad de alelos A_1 (s_4, s_7 y s_9).

c) Viabilidad diferencial

Aumentos en la dominancia (en el caso de crianza, se trata de la preferencia adjudicada a los heterocigotas) redundan en aumentos en medias y

Cuadro N° 4: Variancias del número de generaciones que el proceso permanece en el estado no absorbente s_1 una vez que ha entrado en él para todos los casos de selección.

	NS	A	B _A	B _B	B _C	B _D	C _A	C _B	C _C	C _D
$V(r_3)$	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
$V(r_4)$	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
$V(r_5)$	2,000	1,663	1,950	1,988	2,000	1,988	1,436	1,550	1,663	1,775
$V(r_7)$	2,000	1,663	1,930	1,817	1,663	1,436	1,387	1,220	1,042	0,853
$V(r_6)$	0,444	0,399	0,422	0,349	0,285	0,223	0,351	0,292	0,237	0,160
$V(r_8)$	0,661	0,521	0,651	0,726	0,814	0,916	0,436	0,500	0,579	0,675
$V(r_9)$	0,661	0,521	0,647	0,683	0,713	0,722	0,427	0,430	0,421	0,396
$V(r_{10})$	0,163	0,129	0,163	0,200	0,249	0,319	0,107	0,129	0,158	0,200

Cuadro N° 5: Probabilidades condicionales de que el proceso vaya a s_j dado que sale de s_1 (j/i) para todos los casos de selección.

j/i	NS	A	B _A	B _B	B _C	B _D	C _A	C _B	C _C	C _D
8/5	0,500	0,265	0,409	0,453	0,500	0,553	0,199	0,228	0,265	0,308
9/7	0,500	0,734	0,612	0,670	0,734	0,798	0,811	0,849	0,885	0,920
8/6	0,333	0,509	0,400	0,392	0,384	0,375	0,574	0,562	0,550	0,535
9/6	0,333	0,184	0,266	0,250	0,230	0,208	0,138	0,128	1,118	0,107
10/6	0,333	0,305	0,333	0,357	0,385	0,417	0,287	0,307	0,330	0,357
3/8	0,090	0,070	0,085	0,075	0,064	0,052	0,062	0,056	0,049	0,041
5/8	0,363	0,504	0,430	0,428	0,426	0,415	0,527	0,538	0,546	0,554
6/8	0,181	0,091	0,143	0,137	0,127	0,115	0,062	0,061	0,059	0,055
9/8	0,090	0,027	0,059	0,062	0,064	0,065	0,016	0,016	0,017	0,017
10/8	0,181	0,091	0,149	0,177	0,213	0,257	0,065	0,079	0,099	0,123
4/9	0,090	0,075	0,085	0,057	0,058	0,043	0,062	0,050	0,038	0,027
7/9	0,363	0,182	0,285	0,208	0,233	0,195	0,124	0,109	0,091	0,073
6/9	0,181	0,252	0,214	0,164	0,193	0,174	0,258	0,237	0,212	0,182
8/9	0,090	0,209	0,133	0,117	0,160	0,174	0,270	0,283	0,296	0,304
10/9	0,181	0,252	0,223	0,266	0,321	0,388	0,270	0,309	0,354	0,405
3/10	0,053	0,071	0,062	0,053	0,046	0,039	0,070	0,061	0,052	0,043
4/10	0,053	0,026	0,041	0,034	0,028	0,021	0,016	0,014	0,011	0,008
5/10	0,107	0,238	0,154	0,154	0,156	0,154	0,293	0,292	0,290	0,288
7/10	0,107	0,031	0,068	0,062	0,055	0,048	0,016	0,016	0,014	0,012
6/10	0,214	0,172	0,206	0,196	0,186	0,172	0,140	0,134	0,125	0,115
8/10	0,214	0,286	0,257	0,281	0,310	0,345	0,293	0,319	0,348	0,384
9/10	0,214	0,104	0,171	0,179	0,186	0,191	0,070	0,072	0,075	0,076

Cuadro N° 6: Número promedio de estados transitorios en los cuales el proceso estará alguna vez (μ) dado que partió de s_1 , para todos los casos de selección.

	NS	A	Ba	Bb	Bc	Bd	Ca	Cb	Cc	Cd
s_3	4,38	3,20	3,90	4,02	4,16	4,31	2,95	3,00	3,06	3,12
s_4	4,38	4,76	4,77	4,98	5,19	5,38	4,60	4,64	4,67	4,69
s_5	2,48	1,43	2,63	2,12	2,29	2,49	1,27	1,32	1,37	1,45
s_7	2,48	3,67	3,12	3,48	3,88	4,30	3,29	4,03	4,19	4,34
s_6	4,36	3,63	4,16	4,28	4,39	4,50	3,33	3,37	3,41	3,46
s_8	3,58	2,33	3,08	3,20	3,34	3,48	2,04	2,08	2,13	2,19
s_9	3,58	3,88	3,95	4,16	4,34	4,50	3,69	3,71	3,72	3,73
s_{10}	4,01	2,26	3,87	3,96	4,04	4,12	2,89	2,90	2,92	2,94

Cuadro N° 7: Probabilidades de fijación en estados absorbentes (b_{ij}) para MPT.

	NS	A	Ba	Bb	Bc	Bd	Ca	Cb	Cc	Cd
b_{31}	2/3	0,9854	0,8788	0,8910	0,9075	0,9270	0,9970	0,9970	0,9978	0,9981
b_{32}	1/3	0,0146	0,1212	0,1090	0,0925	0,0730	0,0030	0,0030	0,0022	0,0019
b_{41}	1/3	0,8723	0,6165	0,6835	0,7563	0,8300	0,9444	0,9600	0,9732	0,9836
b_{42}	2/3	0,1277	0,3835	0,3165	0,2437	0,1700	0,0556	0,0400	0,0268	0,0164
b_{51}	5/6	0,9962	0,9504	0,9507	0,9536	0,9600	0,9994	0,9990	0,9991	0,9994
b_{52}	1/6	0,0038	0,0496	0,0493	0,0464	0,0400	0,0006	0,0010	0,0009	0,0006
b_{71}	1/6	0,6414	0,3760	0,4588	0,5556	0,6620	0,7700	0,8200	0,8615	0,9023
b_{72}	5/6	0,3586	0,6240	0,5412	0,4446	0,3380	0,2300	0,1800	0,1385	0,0977
b_{61}	1/2	0,9456	0,7739	0,8100	0,8499	0,8910	0,9863	0,9900	0,9930	0,9956
b_{62}	1/2	0,0444	0,2261	0,1900	0,1499	0,1090	0,0137	0,0100	0,0070	0,0044
b_{81}	2/3	0,9854	0,8788	0,8910	0,9075	0,9270	0,9970	0,9970	0,9978	0,9981
b_{82}	1/3	0,0146	0,1212	0,1090	0,0925	0,0730	0,0030	0,0030	0,0022	0,0019
b_{91}	1/3	0,8723	0,6165	0,6835	0,7563	0,8300	0,9444	0,9600	0,9732	0,9836
b_{92}	2/3	0,1277	0,3835	0,3165	0,2437	0,1700	0,0556	0,0400	0,0268	0,0164
b_{101}	1/2	0,9555	0,7737	0,8094	0,8490	0,8900	0,9864	0,9890	0,9928	0,9954
b_{102}	1/2	0,0445	0,2263	0,1906	0,1509	0,1100	0,0136	0,0011	0,0072	0,0046

variancias para la variable t implicando esto grados mayores de heterocigosis en generaciones avanzadas de endogamia, que los esperados en ausencia de dominancia, (Cuadros N°1 y N°2). En cuanto a r , el aumento de la dominancia aumenta la inestabilidad de las trayectorias para s_6 y s_7 puesto que disminuye los valores de r y de s_2 , siendo la tendencia más errática para los demás s_1 en razón de los aumentos simultáneos en r y en s_2 (Cuadros N° 3 y N° 4). Las probabilidades condicionales aumentan, en general, al aumentar la dominancia, para las transiciones hacia estados con mayor número de heterocigotas, en desmedro de las transiciones hacia estados con menor número de heterocigotas, (siempre hablando de un mismo s_1 de partida). Esto sirve para predecir los posibles efectos de la selección familiar en este tipo de manejo genealógico. En generaciones más avanzadas, con menor frecuencia esperada de hete-

rozigotas, la selección que favorece a los heterocigotas aumenta la probabilidad de pasar, en la generación siguiente, a constituciones familiares tipo s_8 ó s_9 (si se parte de familias tipo s_5 ó s_7) ó tipo s_{10} (si se parte de familias tipo s_6). (Cuadro N° 5).

El aumento en la ventaja de los heterocigotas también redundará en un aumento general de los valores de μ (Cuadro N° 6) lo cual aumentará la longitud probable de las trayectorias hasta absorción. El aumento en la dominancia, obviamente, aumentará la probabilidad de fijación en s_1 , en cualquier caso. Para obtener valores para un particular valor de n (enésima generación) para las probabilidades de transición p_{11} y, para otros parámetros, se podría recurrir a la descomposición espectral de la matriz MPT tal como se hizo para genes ligados (Nelder, 1952) o para alohexaploides (Bartoloni, 1987).

BIBLIOGRAFIA

- 1) CROW, J.F. and M. KIMURA. 1970. *An introduction to population genetics theory*. Harper & Row, New York, 591 pág.
- 2) KEMENY, J. and L. SNELL. 1960. *Finite Markov Chains*, Van Nostrand, Princeton, New Jersey, 220 pág.
- 3) BARTOLONI, N. 1987. Aplicación de cadenas absorbentes de Markov a un modelo de autofecundación en alohexaploides. *Revista de la Facultad de Agronomía*, 8(1-2):21-27.
- 4) FELLER, E. 1980. *Introducción a la teoría de probabilidades y sus aplicaciones*. Ed Limusa, México, 503 pág., Vol I.
- 5) NAGYLAKI, T. 1976. The distribution of sojourn times in finite absorbing Markov chains. *Mathematical Biosciences* 28, 69-72.
- 6) STRICKEBERGER, M. 1976. *Genética*. Ed Omega, Barcelona, 880 pág.
- 7) NELDER, J. 1952. Some genotypic frequencies and variance components occurring in biometrical genetics. *Heredity*, 6: 387-394.
- 8) KARLIN, S. 1968. Equilibrium behaviour of population genetics models with non-random mating. *J. Appl. Prob.*, 5: 231-313.
- 9) FISHER, R. 1949. *The theory of inbreeding*. Oliver & Boyd, Edinburhg.