

**ANALISIS DE LA EVOLUCION POBLACIONAL PARA  
APAREAMIENTOS CIRCULARES BAJO SELECCION:  
II. HERMANOS ENTEROS**

**N. BARTOLONI<sup>1</sup>**

Recibido: 13-11-91

Aceptado: 18-02-92

**RESUMEN**

*Se consideró un sistema de endocria con apareamientos circulares alternativos entre medios hermanos y hermanos enteros. El modelo genético se basa en un gene dialélico bajo selección genotípica y alélica. Se aplica la teoría de las cadenas markovianas absorbentes desarrollada por Kemeny y Snell (1960) y Bosso et al. (1969). Se han derivado expresiones para las probabilidades de transición de dos generaciones entre los diferentes estados de la cadena. Para un conjunto de valores de selección por fertilidad y viabilidad que representan casos comunes de dominancia para el carácter aptitud, se han calculado la media y la variancia para las variables que representan i) el número de generaciones que el sistema demora en acceder a un estado absorbente y, ii) 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 matrices de probabilidades condicionales para el acceso al estado  $s_j$  dado que el proceso ha salido de  $s_i$ , las matrices de probabilidades de absorción y el promedio de la variable que representa el número de estados transitorios en los cuales el sistema genético estará alguna vez. Se asume el cumplimiento de las leyes mendelianas básicas de transmisión de la información genética.*

**Palabra clave:** apareamiento circular, cadenas de Markov, selección

**SUMMARY**

*I have considered an inbreeding system with alternative matings between half sibs and full sibs. An unigenic diallelic locus model under genotypic and genetic selection was employed. The theory of absorbing Markov chains developed by Kemeny and Snell (1960) and Bosso et al. (1969) was applied. Expressions were derived for the chain. For a set of selective values that represent cases of dominance commonly present in management, the mean and variance were calculated for the variables that represent: i) the number of generations that the system delays in accession to absorbing states and, ii) the number of generations that the system remains in the nonabsorbing 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 variable representing the number of transient states in which the genetic system will ever stay. Basic mendelian rules of inheritance have been assumed.*

**Key word:** circular mating, Markov chains, selection.

---

<sup>1</sup>Cátedra de Estadística, Facultad de Agronomía, UBA. Facultad de Agronomía, Avda. San Martín 4453. - 1417- Buenos Aires. Argentina

## INTRODUCCION

Tal como se ha señalado en la primera parte de este trabajo (Bartoloni, 1990) en la crianza de plantas y animales es particularmente interesante conocer la evolución de la estructura genética de la población a medida que transcurran las generaciones bajo un determinado sistema de apareamiento. Muchos aspectos de esta cuestión han sido profusamente abordados y la literatura científica de este siglo abunda en trabajos sobre el tema. Además de los tratados clásicos (Fisher, 1949; Wright, 1921; Crow y Kimura, 1970) han habido en los últimos años algunas aplicaciones más específicas; entre ellas, aplicaciones de la teoría de las cadenas de Markov (Feller, 1980; Bharucha Reid, 1960; Kemeny y Snell, 1960) a la Genética de Poblaciones (Bosso et al., 1969; Tan, 1973). En la primera parte de este trabajo se hace una aplicación de la mencionada teoría al caso de un sistema circular de apareamiento entre medios hermanos. En esta segunda parte, se incluye una generación de apareamiento entre hermanos enteros entre dos generaciones de apareamiento entre medios hermanos.

## MODELOS Y METODOS

Se postula un modelo genético unigénico dialéctico (Suzuki, 1981) con un sistema regular de endogamia que aparece ilustrado en la figura N°1. Los siguientes coeficientes de selección genotípica y alélica han sido asociados a los genotipos y a los alelos:

Alelos		Genotipos		
A <sub>1</sub>	A <sub>2</sub>	A <sub>1</sub> A <sub>1</sub>	A <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	A <sub>2</sub> A <sub>2</sub>
1	W	X <sub>1</sub>	1	X <sub>2</sub>

Conforme a los valores de

aptitud mencionados se definen las siguientes cantidades que serán utilizadas más adelante:

$$\begin{aligned} \bar{W} &= 1 + W \\ \phi_1 &= (1/\bar{W}) \\ \phi_2 &= (W/\bar{W}) \\ \bar{X}_1 &= \phi_1 X_1 + \phi_2 \\ \bar{X}_2 &= \phi_1 + \phi_2 X_2 \end{aligned}$$

La aplicación de la teoría de las cadenas markovianas que se ha mencionado, fue desarrollada por Kemeny y Snell (1960) y, posteriormente, por Bosso et al. (1969). Conforme a ella, dado que en este caso particular se trata de un sistema de endocria que tiene una periodicidad de dos generaciones (Fig. 1) alternando apareamientos entre hermanos enteros con apareamientos entre medios hermanos, los estados de la cadena de Markov deberán determinarse de manera tal que las probabilidades de transición abarquen transiciones entre la generación  $n$  y la generación  $n + 2$ . La matriz de probabilidades de transición (MPT) tiene la forma siguiente:

$$MPT = \begin{vmatrix} I & O \\ R & Q \end{vmatrix}$$

donde I es una matriz identidad, O es una matriz nula, R es la matriz de probabilidades de transición desde estados transitorios hacia estados absorbentes y Q es la matriz de probabilidades de transición entre estados transitorios. Así que se trata de una cadena finita absorbente (Kemeny y Snell, 1960; Bharucha-Reid, 1960).

Luego, para determinados valores de viabilidad ( $x_i$ ) y fertilidad ( $w_i$ ) se han calculado las entradas para los siguientes vectores y matrices donde "generaciones" significa conjuntos de 2 generaciones:

i) Vector  $\underline{t} = (t_i)$ ; 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) Vector  $\underline{t}_2 = (t_{2i})$ ; cada elemento  $t_{2i}$  representa la varianza del número de genera-

Análisis de la evolución poblacional...

ciones para alcanzar un estado absorbente comenzando en  $s_i$ ;

iii) Vector  $\underline{M}(r) = M(r_i)$ ; cada elemento  $M(r_i)$  representa el número promedio de generaciones que el proceso permanece en el estado transitorio  $s_i$  una vez que ha entrado en él (incluyendo la generación de entrada);

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

v) Matriz  $D = (d_{ij})$ ; 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) Vector  $\underline{m} = M_i(m)$ ; cada elemento  $M_i(m)$  representa al número promedio de estados transitorios en los cuales el proceso estará alguna vez;

vii) matriz  $B = (b_{ij})$ ; cada elemento  $b_{ij}$  representa la probabilidad de que el proceso que comienza en un estado transito-

rio  $s_i$  termine en un estado absorbente  $s_j$ .

Del citado trabajo de Kemeny y Snell surgen las siguientes expresiones:

$$N = (I - Q)^{-1};$$

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

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

donde  $\underline{t}_{sq} = (t_{sqi})$  y  $t_{sqi} = t_{ij}^2$ ;

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

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

$$d_{ij} = P_{ij}/(1 - P_{ii});$$

$$\underline{m} = N[\text{diag}(n_{ii})]^{-1}(\underline{1});$$

$$B = NR.$$

Finalmente, digamos que este sistema de apareamiento es una alternativa cuando se busca, en los programas de mejoramiento, un sistema endogámico regular de menor intensidad ( $\Delta F$ ) que el sistema SIB (Mather 1949), por ejemplo, pero con mayor  $\Delta F$  que el sistema circular con  $N = 3$

RESULTADOS

Los estados de la cadena de Markov en la generación  $n$  son :

$s_1 : A_1A_1 \times A_2A_2$		Absorbentes
$s_2 : A_2A_2 \times A_2A_2$		
$s_3 : A_1A_1 \times A_2A_2$		Transitorios
$s_4 : A_1A_1 \times A_1A_2$		
$s_5 : A_1A_2 \times A_2A_2$		
$s_6 : A_1A_2 \times A_1A_2$		

En la generación  $n+1$  los estados son los siguientes :

$s_i : A_1A_1 \times A_1A_1 \times A_1A_1$		Absorbentes
$s_{ii} : A_2A_2 \times A_2A_2 \times A_2A_2$		
$s_{iii} : A_1A_1 \times A_1A_1 \times A_2A_2$		Transitorios
$s_{iv} : A_1A_1 \times A_2A_2 \times A_1A_1$		
$s_v : A_1A_1 \times A_2A_2 \times A_2A_2$		
$s_{vi} : A_2A_2 \times A_1A_1 \times A_2A_2$		
$sv_{ii} : A_1A_1 \times A_1A_1 \times A_1A_2$		

$$s_{vii} : A_1A_1 \times A_1A_1 \times A_1A_2$$

$$s_{viii} : A_1A_1 \times A_1A_2 \times A_1A_1$$

$$s_{ix} : A_1A_1 \times A_1A_2 \times A_2A_2$$

$$s_x : A_1A_1 \times A_2A_2 \times A_1A_2$$

$$s_{xi} : A_1A_2 \times A_1A_1 \times A_2A_2$$

$$s_{xii} : A_1A_2 \times A_2A_2 \times A_2A_2$$

$$s_{xiii} : A_2A_2 \times A_1A_2 \times A_2A_2$$

$$s_{xiv} : A_1A_1 \times A_1A_2 \times A_1A_2$$

$$s : A_1A_2 \times A_1A_1 \times A_1A_2$$

$$s_{xvi} : A_1A_2 \times A_1A_2 \times A_2A_2$$

$$s_{xvii} : A_1A_2 \times A_2A_2 \times A_1A_2$$

$$s_{xviii} : A_1A_2 \times A_1A_2 \times A_1A_2$$

### Transitorios

Se ha asumido distribución Maxwell-Boltzmann (Feller, 1980) para los ordenamientos de los genotipos en la generación  $n+1$ . O sea, se han considerado indistinguibles a los hermanos enteros ( $G_{n+1}$ ) pero se han calculado sus probabilidades como si fueran distinguibles.

Por ejemplo:

$$P(s_5 - s_{ii}) = (\theta_2 x_2 / \bar{X}_2)^3 ;$$

$$P(s_5 - s_{xii}) = 2\theta_1 (\theta_2 x_2)^2 / \bar{X}_2^3 ;$$

$$P(s_5 - s_{xiii}) = \theta_1 (\theta_2 x_2)^2 / \bar{X}_2^3 ;$$

$$P(s_5 - s_{xvi}) = 2\theta_1^2 \theta_2 x_2 / \bar{X}_2^3 ;$$

$$P(s_5 - s_{xvii}) = \theta_1^2 \theta_2 x_2 / \bar{X}_2^3 ;$$

$$P(s_5 - s_{xviii}) = (\theta_1 / \bar{X}_2)^3 .$$

Los estados de la cadena de Markov bigeneracional serán los de las generaciones  $n$ ,  $n+2$ ,  $n+4$ , ...,  $n+2k$ , ..., o sea:  $s_1$ ,  $s_2$ ,  $s_3$ ,  $s_4$ ,  $s_5$ , y  $s_6$  y las probabilidades estacionarias de transición bigeneracionales están dadas por las siguientes expresiones:

$$P_{11} = 1; P_{22} = 1; P_{31} = (x_1 \theta_1^2 / \bar{X}_{12})^2; P_{32} = (x_2 \theta_2^2 / \bar{X}_{12})^2 ;$$

$$P_{33} = 2x_1 x_2 (\theta_1 \theta_2 / \bar{X}_{12})^2; P_{34} = x_1 \theta_1 \theta_2 (2\theta_1 / \bar{X}_{12})^2; P_{35} = x_2 \theta_1 \theta_2 (2\theta_2 / \bar{X}_{12})^2;$$

$$P_{36} = (2\theta_1 \theta_2 / \bar{X}_{12})^2;$$

$$P_{41} = (x_1 \theta_1 / \bar{X}_1)^3 (1 + (3\theta_2 / \bar{X}_1) + (\theta_1 \theta_2^2 / \bar{X}_{12}) ([2/\bar{X}_1] + [\theta_2 / x_1 \bar{X}_{12}]])$$

$$P_{42} = (x_2 \theta_2^3 / \bar{X}_1 \bar{X}_{12})^2 (\theta_2 / \bar{X}_1);$$

## Análisis de la evolución poblacional...

$$P_{43} = (2x_1x_2(\vartheta_1\vartheta_2^2/\bar{X}_1\bar{X}_{12}))((x_1/\bar{X}_1) + (\vartheta_2/\bar{X}_{12})) ;$$

$$P_{44} = (2x_1(\vartheta_1\vartheta_2)^2/\bar{X}_1^3)((x_1/\bar{X}_1)(2 + [3\vartheta_1\vartheta_2/\bar{X}_{12}]) + [2\vartheta_1\vartheta_2^2/\bar{X}_{12}]) ;$$

$$P_{45} = (2x_2\vartheta_1\vartheta_2^5/\bar{X}_1^3\bar{X}_{12})((x_1/\bar{X}_1) + (2\vartheta_2/\bar{X}_{12})) ;$$

$$P_{46} = (\vartheta_1\vartheta_2^3/\bar{X}_1^3)((x_1/\bar{X}_1) + (4x_1\vartheta_1\vartheta_2/\bar{X}_1\bar{X}_{12}) + (4\vartheta_1\vartheta_2^2/\bar{X}_{12}^2)) ;$$

$$P_{51} = (x_1\vartheta_1^3/\bar{X}_2\bar{X}_{12})^2(\vartheta_1/\bar{X}_2) ;$$

$$P_{52} = (x_2\vartheta_2/\bar{X}_2)^3(1 + (3\vartheta_1/\bar{X}_2) + (\vartheta_1^2\vartheta_2/\bar{X}_{12})([2/\bar{X}_2] + [\vartheta_1/x_2\bar{X}_{12}])) ;$$

$$P_{53} = (2x_1x_2\vartheta_1^4\vartheta_2^2/\bar{X}_2^3\bar{X}_{12})((x_2/\bar{X}_2) + (\vartheta_1/\bar{X}_{12})) ;$$

$$P_{54} = (2x_1\vartheta_2^5\vartheta_2/\bar{X}_2^3\bar{X}_{12})((x_2/\bar{X}_2) + (2\vartheta_1/\bar{X}_{12})) ;$$

$$P_{55} = (2x_2\vartheta_1^2\vartheta_2^2/\bar{X}_2^3)((x_2/\bar{X}_2)(2 + [3\vartheta_1\vartheta_2/\bar{X}_{12}]) + (2\vartheta_1^2\vartheta_2/\bar{X}_{12}^2)) ;$$

$$P_{56} = (\vartheta_1^3\vartheta_2/\bar{X}_2^3)((x_2/\bar{X}_2) + (4\vartheta_1\vartheta_2x_2/\bar{X}_2\bar{X}_{12}) + (4\vartheta_1^2\vartheta_2/\bar{X}_{12}^2)) ;$$

$$P_{61} = (x_1^2\vartheta_1^6/\bar{X}_{12}^3)(x_1 + (6x_1\vartheta_2/\bar{X}_1) + (8x_1\vartheta_1\vartheta_2^2/\bar{X}_{12}\bar{X}_1) + (2x_1\vartheta_2^2/\bar{X}_1^2) + (8\vartheta_1\vartheta_2^3/\bar{X}_{12}^2))$$

$$P_{62} = (x_2^2\vartheta_2^6/\bar{X}_{12}^3)(x_2 + (6x_2\vartheta_1/\bar{X}_2) + (8x_2\vartheta_1^2\vartheta_2/\bar{X}_{12}\bar{X}_2) + (2x_2\vartheta_1^2/\bar{X}_2^2) + (8\vartheta_1^3\vartheta_2/\bar{X}_{12}^2)) ;$$

$$P_{63} = (4x_1x_2(\vartheta_1\vartheta_2)^4/\bar{X}_{12}^3)((x_1/\bar{X}_1) + (2\vartheta_2/\bar{X}_{12}))((x_2/\bar{X}_2) + (2\vartheta_1/\bar{X}_{12})) ;$$

$$P_{64} = (2x_1\vartheta_1^4\vartheta_2^2/\bar{X}_{12}^3)(x_1x_2 + (2x_1/\bar{X}_1)(\bar{X}_2 + \vartheta_1) + 2\vartheta_1\vartheta_2([ (x_1/\bar{X}_1) + (2\vartheta_2/\bar{X}_{12}) ] [ (x_2/\bar{X}_2) + (6\vartheta_1/\bar{X}_{12}) ] + [x_1/\bar{X}_1] - [4\vartheta_1\vartheta_2/\bar{X}_{12}^2])) ;$$

$$P_{65} = (2x_2\vartheta_1^2\vartheta_2^4/\bar{X}_{12}^3)(x_1x_2 + (2x_2/\bar{X}_2)(\bar{X}_1 + \vartheta_2) + 2\vartheta_1\vartheta_2([ (x_2/\bar{X}_2) + (2\vartheta_1/\bar{X}_{12}) ] [ (x_1/\bar{X}_1) + (6\vartheta_2/\bar{X}_{12}) ] + [x_2/\bar{X}_2] - [4\vartheta_1\vartheta_2/\bar{X}_{12}^2])) ;$$

$$P_{66} = (\vartheta_1^2\vartheta_2^2/\bar{X}_{12}^3)(x_1x_2(x_1\vartheta_1^2 + x_2\vartheta_2^2) + 2\vartheta_1\vartheta_2([ (x_1\vartheta_1/\bar{X}_1) + (x_2\vartheta_2/\bar{X}_2) + (4\vartheta_1\vartheta_2/\bar{X}_{12}) ]^2 + 2\vartheta_1\vartheta_2[ (x_1/\bar{X}_1) + (x_2/\bar{X}_2) ] + 2x_1x_2[ (\vartheta_1/\bar{X}_2) + (\vartheta_2/\bar{X}_1) ])) .$$

Por ejemplo :

$$p(s_5 - s_5) = p_{55} = p(s_5 - s_{ii})p(s_{ii} - s_5) + p(s_5 - s_{xii}) .$$

$$p(s_{xii} - s_5) + p(s_5 - s_{xiii})p(s_{xiii} - s_5) + p(s_5 - s_{xvi}) .$$

$$p(s_{xvi} - s_5) + p(s_5 - s_{xvii})p(s_{xvii} - s_5) + p(s_5 - s_{xviii}) \cdot p(s_{xviii} - s_5) .$$

Se calcularon los elementos de los vectores y matrices anteriormente señalados empleando coeficientes de viabilidad y fertilidad que representen situaciones frecuentes en mejoramiento vegetal y animal. Estos coeficientes de selección (tanto genotípico como alélicos) han sido elegidos con el fin de representar las distintas posibilidades de ventajas y desventajas selectivas y de tipos de herencia para el carácter "aptitud darwiniana". Se han utilizado coeficientes de selección lo suficientemente grandes como para producir cambios visualizables en los parámetros analizados. Queda como caso particular digno de análisis (no incluido aquí por una cuestión de brevedad) el tema de la letalidad zigótica ( $x_1 = 0$  ó  $x_2 = 0$ ).

	NS	A	Ba	Bb	Bc	Bd	Ca	Cb	Cc	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	1,0	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 no de fertilidad bajo selección con 4 tipos de dominancia para el carácter "aptitud" (a: no dominancia; b: dominancia parcial; c: dominancia completa y d: sobredominancia) 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 a N°7.

## DISCUSION Y CONCLUSIONES

### a) En ausencia de selección.

Los promedios  $t_i$  están asociados con las probabilidades de transición a estados absorbentes (Cuadro N°1) y el mismo comportamiento se puede observar para las variancias  $t_{2i}$  (Cuadro N°2). El proceso accederá a homocigosis completa más lentamente desde  $s_3$  dada la heterocigosis engendrada en las descendencias de familias  $s_3$ . Además, las variancias de las medias mayores son mayores de modo que, para procesos que comenzaron en estados  $s_3$ , se podrán esperar grados relativamente altos de heterocigosis en generaciones avanzadas. El tiempo de estacionamiento esperado en cada estado (Cuadro N°3). Sin embargo, está en relación inversa con los promedios  $t_i$  de manera tal que los mayores promedios de  $s_3$  y  $s_6$  no se deberán a largos estacionamientos en dichos estados sino al tiempo que tardan el proceso en llegar a  $s_4$  y  $s_5$ , en prome-

dio. Al respecto, pueden compararse los  $p(j/i)$  (Cuadro N°5) y se notará que son más altas para  $s_3$  y  $s_6$  o sea  $p(s_3/s_3)$  y  $p(s_3/s_6)$ . El pasaje por estados transitorios es más frecuente en procesos que comenzaron en  $s_3$  y  $s_6$  (Cuadro N°6) lo que aumenta la inestabilidad de tales trayectorias. Las probabilidades de absorción están asociadas con el número de alelos  $A_1$  en la familia de que se trate (Cuadro N°7). En resumen, se deberá esperar mayor variación genética aún en generaciones avanzadas bajo este sistema de apareamiento endogámico, para procesos que comienzan en familias tipo  $s_3$  o  $s_6$ .

### b) Fertilidad diferencial.

La existencia de fertilidad diferencial (Casos A y C) redundará en un descenso de medias y variancias. Las medias armónicas (h) de los promedios  $t$  para los casos A y C son 2,867

## Análisis de la evolución poblacional...

para  $t_3$ ; 1,838 para  $t_4$ ; 3,144 para  $t_5$  y 2,490 para  $t_6$ , superiores todos ellos a los correspondientes valores para el caso NS. Como es sabido, (Strickberger, 1976) habiendo fecundación aleatorias de gametas, la fertilidad diferencial produce un aumento en las frecuencias de homocigotas en las descendencias. Las  $h$  para las variancias de  $A$  y  $C$  son 2,998; 1,897; 3,448 y 2,837 para las familias tipo  $s_3$ ,  $s_4$ ,  $s_5$  y  $s_6$ , respectivamente. De manera tal que la existencia de fertilidad diferencial tiene una muy fuerte influencia en el sentido de incrementar la frecuencia de absorciones en generaciones tempranas. Las medias y variancias correspondientes a las familias  $s_5$  son mayores que para los otros estados puestos que para los valores de selección propuestos la ventaja selectiva es para el alelo  $A_1$  con lo cual las frecuencias de heterocigotas con respecto a homocigotas

$A_2A_2$  en las descendencias se verá incrementada.

Con respecto a  $M(r_i)$  y  $V(r_i)$  las  $h$  para las familias  $s_3$ ,  $s_4$ ,  $s_5$  y  $s_6$  son, respectivamente, 1,093; 1,456; 1,366 y 1,236 para las medias y 0,097; 0,656; 0,480 y 0,289 para las variancias con lo cual podemos adelantar que la fertilidad diferencial disminuye el número de generaciones de estacionamiento en estados transitorios.

Las probabilidades condicionales (Cuadro N°5) están influenciadas por la mayor fertilidad de las gametas portadoras del alelo  $A_1$  en el sentido de que aumentan las probabilidades  $p(s_4/s_i)$  dado que las familias tipo  $s_4$  son las de mayor fertilidad promedio, y disminuyen las probabilidades  $p(s_3/s_i)$ ,  $p(s_5/s_i)$  y  $p(s_6/s_i)$ . Todo esto puede ser evaluado cuantitativamente a través de las medias geométricas ( $g$ ) de las  $p(s_i/s_i)$  para todos los casos de fertilidad diferencial ( $A$  y  $C$ ):

$$\frac{p(4/3)p(5/3)p(6/3)p(3/4)p(5/4)p(6/4)p(3/5)p(4/5)p(6/5)p(3/6)}{NS \quad 0,286 \quad 0,286 \quad 0,286 \quad 0,075 \quad 0,100 \quad 0,250 \quad 0,075 \quad 0,100 \quad 0,250 \quad 0,083}$$

$$g \quad 0,436 \quad 0,106 \quad 0,252 \quad 0,022 \quad 0,016 \quad 0,106 \quad 0,087 \quad 0,303 \quad 0,381 \quad 0,043$$

$$\frac{p(4/6)p(5/6)}{NS \quad 0,333 \quad 0,333}$$

$$g \quad 0,457 \quad 0,088$$

Para las familias tipo  $s_4$ , obviamente, aumentan las probabilidades de pasaje a estados absorbentes.

Como consecuencia de todo lo antedicho, los procesos que comienzan en familias  $s_5$  pasarán probablemente por un mayor número de estados transitorios (Cuadro N°6) en presencia de selección por fertilidad que en ausencia de ella. Las  $h$  para todos los casos de selección son, para las familias  $s_3$ ,  $s_4$ ,  $s_5$  y  $s_6$ : 2,162; 1,186; 2,143 y 1,721, respectivamente.

Finalmente, la fertilidad diferencial produce aumento notables en las probabilidades finales de fijación en  $s_1$  (Cuadro N°1).

c) Viabilidad diferencial.

En los valores de selección propuestos se hallan implícitos los siguientes valores de dominancia para el carácter aptitud:

Casos  $a$ :  $d=0$ ; Casos  $b$ :  $d=0,1$ ; Casos  $c$ :  $d=0,2$ ; Casos  $d$ :  $d=0,3$ .

Los valores de  $h$  para los casos de selección por viabilidad son:

	A+NS	a	b	c	d
$s_3$	3,484	2,838	3,328	3,557	3,847
$s_4$	2,401	2,051	2,216	2,427	2,698
$s_5$	3,189	3,195	3,430	3,704	4,029
$s_6$	3,171	2,791	2,955	3,163	3,431

para  $t_1$  y:

	A+NS	a	b	c	d
$s_3$	5,292	3,649	4,168	4,859	5,839
$s_4$	3,727	2,210	2,724	3,543	4,446
$s_5$	5,688	4,239	4,722	5,349	5,896
$s_6$	5,136	3,450	3,957	4,649	5,631

para  $t_2$ .

Los valores de las  $h$  muestran que la presencia de selección genotípica, en general, aumenta los valores de medias y variancias aunque esto dependerá del grado de dominancia para la aptitud. Si la dominancia es baja o nula la viabilidad diferencial podría acelerar la entrada en absorción mientras que altos valores de dominancia producirán altos grados de heterozigosis en generaciones

avanzadas bajo este sistema de apareamiento (dados los altos valores de variancia) especialmente para procesos que comenzaron en familias tipo  $s_3$  ó  $s_5$ . Para poblaciones bajo crianza, dominancia puede implicar preferencia adjudicada a los heterozigotas.

Los tiempos medios de estacionamiento y sus variancias (Cuadro N°3 y N°4) muestran los siguientes valores de  $h$ :

	NS+A		a		b		c		d	
	$M(r_i)$	$V(r_i)$								
$s_3$	1,133	0,150	1,121	0,133	1,106	0,115	1,091	0,097	1,075	0,080
$s_4$	1,528	0,794	1,476	0,674	1,515	0,756	1,557	0,849	1,603	0,951
$s_5$	1,543	0,831	1,487	0,700	1,464	0,644	1,428	0,569	1,379	0,475
$s_6$	1,291	0,369	1,260	0,311	1,286	0,357	1,319	0,392	1,362	0,457

El aumento en la dominancia aumenta la inestabilidad de las trayectorias para  $s_3$  y  $s_5$ . Para  $s_4$  y  $s_6$  el número medio de generaciones de estacionamiento aumenta al aumentar la dominancia pero también aumenta las variancias por lo cual las tendencias son menos predecibles. No debemos olvidar que los valores selectivos elegidos asignan ventaja al homocigota  $A_1A_1$  por sobre el homocigota  $A_2A_2$ . Con altos valores de dominancia, los procesos que comienzan en familias tipos  $s_4$  exhibirán

alta persistencia en dicho estado en las generaciones iniciales.

Las probabilidades condicionales (Cuadro N°5)  $p(s_4/s_i)$  y  $p(s_6/s_i)$  aumentan al aumentar la dominancia dados los valores selectivos genotípicos elegidos. En  $s_3$ , dado que no contienen heterozigotas, las  $p(s_3/s_i)$  disminuyen al aumentar la dominancia.

Esto resulta útil para predecir el comportamiento del sistema bajo selección familiar en este tipo de manejo genealógi-

## Análisis de la evolución poblacional...

co. En generaciones avanzadas, la selección que favorece a los heterocigotas (dado que el proceso sale de su estado) aumenta la probabilidad de migración hacia otros estados con heterocigotas en su constitución.

El aumento en la dominancia está asociado a mayores valores de las entradas del vector  $\mu$

(Cuadro N°6) lo cuál aumentará, en cierto grado, la impredecibilidad de las trayectorias hasta absorción.

El aumento en la dominancia, determina un aumento en la probabilidad de fijación en  $s_1$  dados los valores de aptitud propuestos (Cuadro N°7).

**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
$t_3$	4,030	3,069	3,881	4,218	4,652	5,213	2,641	2,749	2,879	3,048
$t_4$	3,163	1,935	2,729	3,035	3,347	3,970	1,643	1,745	1,876	2,044
$t_5$	3,163	3,215	3,476	3,896	4,428	5,093	2,957	3,063	3,183	3,333
$t_6$	3,777	2,733	3,606	3,929	4,350	4,892	2,277	2,368	2,486	2,642

**Cuadro N°2.** Variancia del número de generaciones hasta absorción ( $t_2$ ) para todos los casos de selección.

	NS	A	Ba	Bb	Bc	Bd	Ca	Cb	Cc	Cd
$t_{23}$	8,503	3,842	7,646	9,608	12,46	16,67	2,396	2,661	3,018	3,539
$t_{24}$	7,829	2,446	6,189	8,057	13,32	14,96	1,345	1,639	2,043	2,611
$t_{25}$	7,829	4,467	7,885	9,960	12,91	17,17	2,899	3,095	3,373	3,820
$t_{26}$	8,420	3,695	7,548	9,509	12,35	16,56	2,236	2,498	2,863	3,392

**Cuadro N°3.** Valores medios del número de generaciones que el proceso permanece en el estado transitorio  $s_i$  una vez que ha entrado en él, para todos los casos de selección.

	NS	A	Ba	Bb	Bc	Bd	Ca	Cb	Cc	Cd
$M(r_3)$	1,143	1,123	1,136	1,119	1,102	1,084	1,106	1,093	1,080	1,066
$M(r_4)$	1,600	1,463	1,578	1,613	1,647	1,677	1,386	1,428	1,477	1,533
$M(r_5)$	1,600	1,491	1,586	1,579	1,554	1,506	1,400	1,365	1,321	1,272
$M(r_6)$	1,333	1,252	1,325	1,360	1,407	1,468	1,202	1,219	1,241	1,270

**Cuadro N°4.** Variancias del número de generaciones que el proceso permanece en el estado transitorio  $s_i$  una vez que ha entrado en él para todos los casos de selección.

	NS	A	Ba	Bb	Bc	Bd	Ca	Cb	Cc	Cd
$V(r_3)$	0,163	0,139	0,155	0,133	0,112	0,191	0,117	0,102	0,086	0,071
$V(r_4)$	0,960	0,677	0,912	0,988	1,065	1,135	0,535	0,612	0,706	0,818
$V(r_5)$	0,960	0,732	0,930	0,915	0,861	0,762	0,561	0,497	0,425	0,345
$V(r_6)$	0,444	0,316	0,431	0,540	0,572	0,687	0,243	0,267	0,299	0,343

## N. BARTOLONI

**Cuadro Nº5.** Probabilidades condicionales de que el proceso vaya a  $s_j$  dado que sale de  $s_i$  ( $j/i$ ) para todos los casos de selección.

	NS	A	Ba	Bb	Bc	Bd	Ca	Cb	Cc	Cd
4/3	0,286	0,411	0,341	0,341	0,341	0,338	0,441	0,443	0,444	0,444
5/3	0,283	0,148	0,227	0,217	0,204	0,187	0,106	0,103	0,096	0,089
6/3	0,286	0,247	0,284	0,310	0,340	0,375	0,220	0,242	0,266	0,292
3/4	0,075	0,031	0,056	0,055	0,053	0,049	0,019	0,020	0,020	0,020
5/4	0,100	0,024	0,062	0,067	0,072	0,076	0,012	0,014	0,016	0,017
6/4	0,250	0,110	0,199	0,235	0,281	0,336	0,075	0,093	0,116	0,148
3/5	0,075	0,104	0,091	0,088	0,082	0,074	0,101	0,091	0,080	0,067
4/5	0,100	0,240	0,154	0,174	0,196	0,217	0,297	0,315	0,331	0,346
	NS	A	Ba	Bb	Bc	Bd	Ca	Cb	Cc	Cd
6/5	0,250	0,344	0,310	0,361	0,417	0,478	0,351	0,379	0,407	0,434
3/6	0,083	0,059	0,078	0,075	0,071	0,066	0,044	0,042	0,039	0,035
4/6	0,333	0,439	0,401	0,421	0,446	0,476	0,429	0,449	0,473	0,501
5/6	0,333	0,139	0,253	0,250	0,244	0,234	0,086	0,082	0,077	0,072

**Cuadro Nº6.** Número promedio de estados transitorios en los cuales el proceso estará alguna vez ( $\mu$ ) dado que partió de  $s_i$ , para todos los casos de selección.

	NS	A	Ba	Bb	Bc	Bd	Ca	Cb	Cc	Cd
$s_3$	2,443	2,191	2,414	2,508	2,611	2,721	2,044	2,097	2,283	2,214
$s_4$	1,698	1,226	1,497	1,570	1,655	1,751	1,133	1,159	1,190	1,230
$s_5$	1,698	2,054	1,918	2,056	2,212	2,376	2,075	2,137	2,199	2,262
$s_6$	2,086	1,818	2,042	2,088	2,137	2,185	1,670	1,684	1,719	1,723

**Cuadro Nº7.** Probabilidades de absorción final en estados absorbentes ( $b_{ij}$ )

	NS	A	Ba	Bb	Bc	Bd	Ca	Cb	Cc	Cd
$b_{31}$	0,500	0,904	0,702	0,742	0,779	0,819	0,957	0,966	0,973	0,981
$b_{32}$	0,500	0,096	0,288	0,259	0,221	0,181	0,043	0,034	0,027	0,019
$b_{41}$	0,750	0,979	0,888	0,889	0,894	0,903	0,993	0,994	0,995	0,996
$b_{42}$	0,250	0,021	0,112	0,111	0,106	0,097	0,007	0,006	0,005	0,004
$b_{51}$	0,250	0,700	0,449	0,518	0,597	0,683	0,818	0,859	0,896	0,929
$b_{52}$	0,750	0,300	0,551	0,482	0,403	0,317	0,182	0,141	0,104	0,071
$b_{61}$	0,500	0,918	0,722	0,750	0,787	0,826	0,968	0,974	0,980	0,986
$b_{62}$	0,500	0,082	0,278	0,250	0,213	0,174	0,032	0,026	0,020	0,014

## BIBLIOGRAFIA

- 1) BARTOLONI, N. 1990. *Análisis de la evolución poblacional para apareamiento circulares bajo selección: I. Medios hermanos. Revista de la Facultad de Agronomía*, 11(2-3): 87-96
- 2) BHARUCHA-REID, A. 1960. *Elements of the theory of Markov processes and their applications*. Mac Graw-Hill: New York, 468 pág.
- 3) BOSSO J., O.SORRARAIN and E. FAVRET. 1969. *Applications of finite absorbent Markov chains to sib mating populations with selection. Biometrics*, 25: 17-26.
- 4) CROW J. and M. KIMURA. *An introduction to population genetics theory*. Harper and Row: New York, 591 pág.
- 5) FELLER W. 1980. *Introducción a la teoría de probabilidades y sus aplicaciones*. Ed. Limusa, México, Vol I, 503 pág.
- 6) FISHER R. 1949. *The theory of inbreeding*, Oliver and Boyd, Edinburgh
- 7) KEMENY J. and L. SNELL. 1960. *Finite Markov chains*. Van Nostrand, Princeton, New Jersey, 220 pág.
- 8) MATHER K. 1949. *Biometrical Genetics*. Dover Pub., New York.
- 9) STRICKBERGER M. 1976. *Genética*. Ed. Omega, Barcelona, 880 pág.
- 10) SUZUKI D., A. GRIFFITHS, J.MILLER and R.LEWONTIN. 1981. *An introduction to genetic analysis*. W.Freeman and Co., New York.
- 11) TAN W. 1973. *Application of some finite Markov chain theories to two locus selfing model with selection. Biometrics*, 29: 331-346.
- 12) WRIGHT S. 1921. *Systems of mating: II. The effects of inbreeding on the genetic composition of a population. Genetics*, 6: 124-143.