

SISTEMAS ENDOGAMICOS REGULARES MIXTOS. I. MODELOS UNIGENICOS: a. AUTOFECUNDACION-HERMANOS ENTEROS.

N. BARTOLONI¹

Recibido: 03-08-92

Aceptado: 10-03-93

RESUMEN

Se ha postulado un modelo unigénico autosómico con dos alelos bajo un sistema endogámico regular con una probabilidad α de autofecundación y $1-\alpha$ de apareamiento tipo Full-sib (Crow J. & M. Kimura, 1970). Utilizando una aplicación de la teoría de los procesos estocásticos de tipos markoviano (Feller, 1980) con un número finito de estados de naturaleza (Kemeny J. & L. Snell, 1960) se han obtenido funciones explícitas de α que representan los tiempos de espera hasta alcanzar homocigosis y las probabilidades de que el sistema permanezca finalmente en algún estado homocigótico. Las funciones dependen de las probabilidades de transición de una generación que en este caso se consideran estacionarias. Las probabilidades de transición, a su vez, dependen de las leyes básicas de transmisión de la información genética desde la generación progenitora a los descendientes, de los coeficientes de selección y de la probabilidad α . Se han postulado cinco casos típicos de herencia para el carácter "aptitud", a saber: i) No selección, ii) No dominancia, iii) Dominancia parcial, iv) Dominancia completa y, v) Sobredominancia.

Palabras clave: Cadenas de Markov, endogamia, selección, sistemas endogámicos mixtos.

MIXED REGULAR ENDOGAMIC SYSTEMS. I. UNIGENIC MODELS a: SELFING-FULL SIBS.

SUMMARY

An autosomic unigenic model with two alleles has been proposed under a regular system of inbreeding with probability α of selfing and $1-\alpha$ of full-sib mating (Crow J & M) Kimura, 1970). Utilizing an application of the markovian stochastic processes theory (Feller, 1980) with finite number of states (Kemeny J. & L. Snell, 1960) explicit functions of α were obtained. These functions represent waiting times for the system to reach homozygosity and the probabilities that the genetic system will remain, finally, in some homozygotic state. The functions depend upon the one-generation transition probabilities which are regarded as stationary in this context. Transition probabilities, in turn, depend upon the basic rules of the transmission of genetic information from one generation to the next, the selection coefficients and the probability α . Five cases of inheritance commonly arising in Breeding Genetics are considered: i) No selection, ii) No Dominance, iii) Partial Dominance, iv) Complete Dominance and, v) Overdominance.

Key words: Markov chains, inbreeding, selection, mixed endogamic systems.

¹Cátedra de Estadística. Facultad de Agronomía. UBA. Avda. San Martín 4453, Buenos Aires. -Argentina-

N. BARTOLONI

INTRODUCCION

El análisis de la estructura de una población genética sujeta a un determinado sistema reproductivo ha sido profusamente desarrollado en el presente siglo por muchos autores desde los más variados puntos de vista tales como la selección y el ligamento (Reeve, 1957), endogamia regular (Fisher, 1949; Karlin, 1968), correlación (Wright, 1921), para citar algunos ejemplos. Más recientemente, se ha aplicado la teoría de las cadenas de Markov (Bosso et al., 1966) Tan, 1973; Nagylaky, 1976; Bartoloni, 1991) para el cálculo de algunos parámetros interesantes que dependen del tiempo medido en generaciones. Tales parámetros determinados a partir de la teoría de los tiempos de espera (Feller, 1980) resultan de interés en programas de mejoramiento animal y vegetal.

Con este trabajo se da inicio a una serie dedicada al estudio de los sistemas regulares mixtos de endogamia. Los sistemas mixtos son utilizados asiduamente en programas de mejoramiento a partir de consideraciones basadas en coeficientes de endogamia poblacionales (Crow J. & M. Kimura, 1970). En esta primera parte, se analiza un sistema mixto autofecundación-hermanos enteros a partir de un modelo unigénico dialélico (Suzuki et al., 1981).

MODELOS Y METODOS

a) Modelo genético

Como queda dicho hemos postulado un modelo unigénico dialélico ($A_1; A_2$) autosómico bajo selección con los siguientes valores de aptitud darwiniana:

GENOTIPO	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
APTITUD	x_1	1	x_2

El sistema de transmisión de la información genética descrito es un sistema mixto autofecundación-hermanos enteros. En cada generación existe una probabilidad α de autofecundación y una probabilidad $1-\alpha$ de apareamiento entre hermanos enteros. La frecuencia de uno y otro tipo de reproducción está determinada por las condiciones en que está siendo conducida la población.

Finalmente, se han propuesto cinco tipos de herencia para el carácter aptitud, a saber:

i) No selección (NS): $x_1 = x_2 = 1$

ii) Selección Genotípica:

-No dominancia (ND): $x_1 + x_2 = 2$

-Dominancia Parcial (PD): $2x_2 < x_1 + x_2 < 2$

-Dominancia Completa (DC): $x_1 = 1$

-Sobredominancia (OD): $x_2 < x_1 < 1$.

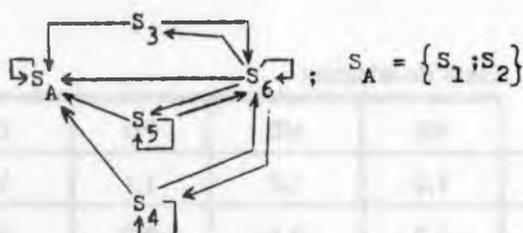
b) Modelo matemático.

El modelo matemático utilizado para describir el funcionamiento del sistema genético es el modelo de las cadenas finitas de Markov con barreras absorbentes (Bharucha-Reid, 1960; Kemeny J. & L. Snell, 1960). Conforme a este modelo, se define una matriz de probabilidades de transición unigeneracionales entre estados de la cadena de Markov que en este caso particular que se está analizando son los siguientes:

$$S_1: A_1A_1 - A_1A_1; S_2: A_2A_2A_2A_2; S_3: A_1A_1 - A_2A_2; S_4: A_1A_1 - A_1A_2;$$

$$S_5: A_2A_2 - A_1A_2; S_6: A_1A_2 - A_1A_2.$$

Cada estado representa un "ensemble" de genotipos. El diagrama del flujo de información genética entre estados es el siguiente:



de manera que, S₁ y S₂ son las barreras absorbentes del proceso y S₃, S₄, S₅, S₆ son los estados transitorios no periódicos (Feller, 1980).

En estas condiciones, la matriz de probabilidades de transición de una generación (P) tiene la siguiente estructura:

$$P(6 \times 6) = \begin{matrix} & \begin{matrix} \text{Generación } n+1 \\ \text{Generación } n \end{matrix} \\ \begin{matrix} \text{Generación } n \\ \text{Generación } n \end{matrix} & \begin{bmatrix} I & O \\ R & Q \end{bmatrix} \end{matrix} \quad (2)$$

(2) (6)

donde I es una matriz identidad 2x2, O es una matriz nula 2x4, R(4x2) es la submatriz de probabilidades de transición desde los estados transitorios en la generación n-ésima hacia los absorbentes en la generación n+1-ésima y, finalmente la submatriz Q(4x4) es la matriz de probabilidades de transición entre estados transitorios.

Dada la matriz P, pueden calcularse los siguientes vectores y matrices de variables aleatorias que pueden ser utilizados para predecir la estructura genética de la población (Kemeny J. & L. Snell, 1960; Tan 1973):

i) La matriz de promedios $N(4 \times 4) = (n_{ij}) = (I - Q)^{-1}$ en la cual cada elemento n_{ij} representa el número promedio de generaciones en que un proceso que comenzó en el estado S_{i+2} pasará a través del estado S_{j+2} antes de alcanzar un estado absorbente, ($i+1, 2, 3, 4; j=1, 2, 3, 4$);

ii) La matriz de probabilidades de absorción $B(4 \times 2) = (b_{ij}) = (N) \cdot (R)$ en la cual cada elemento b_{ij} es la probabilidad de que un proceso que comenzó en el estado S_{i+2} finalice en el estado S_j ($i=1,2,3,4$; $j=1,2$).

iii) El vector promedio $\underline{U}(4 \times 1) = (U_i) = N(\underline{1})$ en el cual $\underline{1}$ representa un vector columna de unos y cada elemento U_i es número promedio de generaciones que un sistema que se inició en su proceso endogámico en S_{i+2} demora en alcanzar absorción ($i=1,2,3,4$).

iv) El promedio $\underline{V}(4 \times 1) = (N - I) \underline{U} - \underline{U}_{sq}$ donde $\underline{U}_{sq} = (U_i^2)$ y cada elemento V_i representa la variancia del número de generaciones que un proceso que comenzó en S_{i+2} demora en alcanzar absorción ($i=1,2,3,4$).

Para el análisis de los distintos tipos de herencia del carácter "aptitud" se han utilizado los siguientes valores de referencia para cada caso:

Casos de selección

	NS	ND	PD	CD	OD
x_1	1,0	1,2	1,1	1,0	0,5
x_2	1,0	0,8	0,7	0,6	0,1

RESULTADOS

a) Matriz P

Dados los coeficientes de aptitud y la probabilidad α de autofertilización, las entradas p_{ij} tienen las siguientes expresiones:

$$p_{ij} = 0 \text{ para } \begin{cases} i \leq 2 \text{ y } j \geq 3, \\ i = 3 \text{ y } j = 3, 4, 5 \\ i = 4 \text{ y } j = 3; 5 \\ i = 5 \text{ y } j = 3; 4 \end{cases}$$

$$p_{11} = p_{22} = 1$$

$$p_{31} = \alpha x_1 / (x_1 + x_2); \quad p_{32} = \alpha x_2 / (x_1 + x_2); \quad p_{36} = 1 - \alpha$$

$$p_{41} = \frac{(1-\alpha)x_1^2}{c_1^2} + \frac{5x_1\alpha}{5x_1+x_2+2}; \quad p_{42} = \frac{\alpha x_2}{5x_1+x_2+2}; \quad p_{44} = 2x_1(1-\alpha)/c_1^2$$

$$p_{46} = \frac{1-\alpha}{c_1^2} + \frac{2\alpha}{5x_1+x_2+2}; \quad \text{donde } c_1 = 1+x_1;$$

$$p_{51} = \alpha x_1 / (5x_2+x_1+2); \quad p_{52} = \frac{(1-\alpha)x_2^2}{c_2^2} + \frac{5x_2\alpha}{5x_2+x_1+2}; \quad p_{55} = \frac{2x_2(1-\alpha)}{c_2^2}$$

$$P_{56} = \frac{1-\alpha}{c_2^2} + \frac{2\alpha}{5x_2+x_1+2}; \text{ donde } c_2 = 1+x_2;$$

$$P_{61} = \frac{(1-\alpha)x_1^2}{(c_1+c_2)^2} + \frac{\alpha x_1}{c_1+c_2}; \quad P_{62} = \frac{(1-\alpha)x_2^2}{(c_1+c_2)^2} + \frac{\alpha x_2}{c_1+c_2};$$

$$P_{63} = \frac{2x_1x_2(1-\alpha)}{(c_1+c_2)^2};$$

$$P_{64} = \frac{4x_1(1-\alpha)}{(c_1+c_2)^2}; \quad P_{65} = \frac{4x_2(1-\alpha)}{(c_1+c_2)^2}; \quad P_{66} = \frac{4(1-\alpha)}{(c_1+c_2)^2} + \frac{2\alpha}{c_1+c_2}$$

Definamos la matriz $A = (I - Q) = (a_{ij})$; $i = 1, 2, 3, 4$ y $j = 1, 2, 3, 4$

Entonces la

b) matriz N tiene los siguientes elementos:

$$\cdot) n_{ii} = (1/a_{ii}) + (a_{4i}a_{i4}/a_{ii}^2k_1)$$

$$\cdot) n_{44} = (1/k_1)$$

$$\cdot) n_{4i} = -a_{4i}/a_{ii}k_1$$

$$\cdot) n_{i4} = -a_{i4}/a_{ii}k_1$$

$$\cdot) n_{ij} = -a_{4i}a_{i4}/a_{ii}a_{jj}k_1; \quad i \neq j \text{ donde}$$

$$i = 1, 2, 3 \quad j = 1, 2, 3 \text{ y } k_1 = a_{44} - \sum_{s=1}^3 (a_{4s}a_{s4}/a_{ss})$$

c) Vector U.

$$U_i = (1/a_{ii}) + (a_{i4}k_2/a_{ii}k_1); \quad i = 1, 2, 3$$

$$U_4 = (-k_2/k_1) \text{ donde } k_2 = -1 + \sum_{s=1}^3 (a_{4s}/a_{ss}).$$

N. BARTOLONI

d) Vector V.

$$v_i = (2 \sum_{s=1}^4 n_{is} U_s) - (U_i + U_i^2) =$$

$$= (1/a_{ii}) \left(\frac{1}{a_{ii}} - 1 \right) + (2a_{i4}/a_{ii} k_1) \left[\left(\sum_{s=1}^3 \frac{a_{4s}}{a_{ss}^2} \right) + (k_2/k_1) \left[\left(\sum_{s=1}^3 \frac{a_{4s} a_{s4}}{a_{ss}^2} \right) - \frac{a_{14} k_2}{2a_{ii}} - \frac{k_1}{2} \right] \right]; \quad i = 1, 2, 3$$

$$v_4 = -(2/k_1) \left(\sum_{s=1}^3 (a_{4s}/a_{ss}^2) \right) - (k_2/k_1) \left[\left(\frac{2}{k_1} \sum_{s=1}^4 \frac{a_{4s} a_{s4}}{a_{ss}^2} \right) - 1 + \frac{k_2}{k_1} \right]$$

e) Matriz B.

$$b_{ij} = \sum_{s=1}^4 n_{is} r_{sj}; \quad r_{ij} = p_{i+2;j}; \quad i = 1, 2, 3, 4 \quad j = 1; 2$$

Se dará, a continuación, las expresiones explícitas de las funciones n_{ij} de α (para cada caso de selección) a partir de las cuales pueden obtenerse las restantes funciones.

A) Caso de No Selección.

$$n_{11} = \frac{2(2 + 3\alpha - \alpha^2)}{k_3}; \quad n_{22} = n_{33} = \frac{2(4 + 6\alpha - \alpha^2 - \alpha^3)}{(1+\alpha)k_3}$$

$$n_{44} = 8(1 + \alpha)/k_3; \quad n_{12} = n_{13} = 4(1 - \alpha)^2/k_3; \quad n_{14} = n_{44}(1 - \alpha)$$

$$n_{21} = n_{31} = (1 - \alpha)/2k_3; \quad n_{23} = n_{32} = 2(1 - \alpha)/(1 + \alpha)k_3;$$

$$n_{24} = n_{34} = (4/k_3); \quad n_{41} = (n_{14}/8); \quad n_{42} = n_{43} = (n_{12}/(1 - \alpha))$$

donde $k_3 = 3 + 7\alpha - \alpha^2 - \alpha^3$.

Para los casos de selección (ND, PD, CD y OD) se darán expresiones genéricas para cada entrada n_{ij} . Los valores de los términos y factores que aparecen en ellas se presentan en el Apéndice. Las mencionadas expresiones genéricas son las siguientes:

$$n_{11} = 1 + \frac{x_{11}(1-\alpha)^2}{k_2} ; n_{22} = \frac{x_{22}}{c_1} + \frac{y_{22}(1-\alpha)c_3}{c_1^2 k_2} ;$$

$$n_{33} = \frac{x_{33}}{c_2} + \frac{y_{33}(1-\alpha)c_4}{c_2^2 k_2} ; n_{44} = (1/k_2) ;$$

$$n_{12} = x_{12}(1-\alpha)^2/c_1 k_2 ; n_{13} = x_{13}(1-\alpha)^2/c_2 k_2 ; n_{14} = (1-\alpha)/k_2$$

$$n_{21} = x_{21}c_3(1-\alpha)/c_1 k_2 ; n_{23} = x_{23}c_3(1-\alpha)/c_1 c_2 k_2 ; n_{24} = x_{24}c_3/c_1 k_2 ;$$

$$n_{31} = x_{31}c_4(1-\alpha)/c_2 k_2 ; n_{32} = x_{32}c_4(1-\alpha)/c_1 c_2 k_2 ; n_{34} = x_{34}c_3/c_2 k_2 ;$$

$$n_{41} = x_{41}(1-\alpha)/k_2 ; n_{42} = x_{42}(1-\alpha)/c_1 k_2 ; n_{43} = x_{43}(1-\alpha)/c_2 k_2 .$$

Los resultados numéricos correspondientes a cada uno de los casos de selección planteados aparecen en los Cuadros N°1 a 16. He presentado los valores de los coeficientes de variación ($CV_i = V_i^{0.5}/U_i$) en lugar de las variancias en razón de la notoria correlación entre medias y variancias característica de este tipo de variable aleatoria. También se han presentado en el Cuadro N°11, los valores de los promedios del número de generaciones de estacionamiento en S_6 debido a su comportamiento interesante que será discutido en la siguiente sección.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

a) Promedios U_i .

Los promedios U_i disminuyen en todos los casos al aumentar α lo cual significa, como es de esperar, que a medida que aumenta la probabilidad de las autofecundaciones disminuye la demora promedio del sistema en alcanzar un estado homocigótico. Los promedios armónicos generales para cada caso de selección son:

	U_1	U_2	U_3	U_4
NS	2,09	2,26	2,26	2,82
ND	2,07	2,12	2,46	2,79
PD	2,13	2,25	2,65	2,96
CD	2,19	2,41	2,76	3,18
OD	2,89	4,69	6,07	6,25

lo que deja en claro que en presencia de selección la permanencia en estados transitorios es más duradera, salvo el caso de ausencia total de dominancia.

También surgen nítidas diferencias según cual sea el estado desde el cual comenzó el proceso. El estado S_3 es el típico caso de una mezcla de líneas endogámicas o de razas. En los casos de α pequeño (gran predominancia de apareamientos full-sib) los promedios U_1 (que corresponde a S_3) son los más altos para ir descendiendo a medida que aumenta α . Los promedios U_1 se hacen inferiores a los promedios U_4 en valores de α cercana a 0,3 salvo para el caso de alto valor de dominancia (OD) en cuyo caso U_4 es casi permanentemente superior a U_1 . Si el material de partida es una mezcla de líneas (o poblaciones de estructura similar) con un valor de α relativamente bajo ya se logra un efecto similar a una población original de tipo S_4 (híbridos simples o mezclas de ellos). No se debe perder de vista en ningún momentos que las decisiones parten de consideraciones basadas en los valores de los coeficientes de consanguinidad y la posible depresión endogámica concomitante.

Los estados S_4 y S_5 corresponden a poblaciones retrocruza o híbridos tres vías. Dados los coeficientes de selección elegidos aquí en los cuales la aptitud del genotipo A_1A_1 es superior a la del genotipo A_2A_2 , los promedios U_3 son superiores a los promedios U_2 . Si la población de partida es una retrocruza, la demora en alcanzar homocigosis, en promedio, será mayor cuanto mayor sea la diferencia entre la aptitud del heterocigota y la aptitud del homocigota acompañante.

El estado S_6 corresponde a una población de híbridos simples. Salvo para valores altos de dominancia, la demora en alcanzar absorción en promedio, es mayor que para los otros estados (S_3 , S_4 y S_5). Esto resulta esperable dada la constitución genotípica de S_6 y dado lo señalado en el párrafo anterior con respecto a las aptitudes de homocigotas y heterocigotas

b) Variancias

En todos los casos, las variancias disminuyen al aumentar α por lo cual podemos decir que cuanto menor es la preponderancia de las autofecundaciones mayor es la probabilidad de hallar grados relativamente altos de heterocigosis aun en generaciones avanzadas de endogamia bajo este sistema mixto.

Los promedios de las variancias para todos los casos de selección son los siguientes:

	V_1	V_2	V_3	V_4
NS	2,42	2,89	2,89	3,94
ND	2,32	2,61	3,28	3,73
PD	2,74	3,12	3,73	4,39
CD	3,19	3,82	4,59	5,26
OD	13,65	22,48	26,60	26,76

Para V_1 (y más adelante para CV_1) se calculó el promedio armónico en el intervalo $0 < \alpha < 0,9$.

Las variancias, en general, aumentan en presencia de la selección y, especialmente, si hay dominancia. Esto está indicando, si tenemos en cuenta los valores de los promedios analizados en la sección anterior, que, como resulta genéticamente coherente, la presencia de dominancia inducirá al sistema a mantener su heterocigosis estructural por más tiempo a medida que transcurre el proceso endogámico.

Las poblaciones originales presentan variancias promedio bastante parecidas y sus diferencias se hacen mas conspicuas a medida que aumenta el grado de dominancia. En general las retrocruzas del tipo S_5 y las mezclas de híbridos o cruza presentan las mayores variancias.

c) Coeficientes de Variación.

Los coeficientes de variación alteran su comportamiento al aumentar α , según cual sea la población de partida.

Para el citado caso de la mezcla de líneas o razas (S_3) los CV alcanzan un máximo para valores de α citados. Aconsejamos tener esto en cuenta en el momento de determinar un valor de α apropiado a los objetivos que se persiguen, es decir, no utilizar un valor de α 0,6-0,8 si se busca homocigosis prioritariamente. Si lo que se busca es un sistema endogámico mixto que mantenga un cierto grado de variabilidad genética, un α de 0,7 es lo indicado.

En el caso de las retrocruzas, los CV disminuyen al aumentar α salvo el caso de sobredominancia caso en el cual aumentan con α . En el caso CD puede observarse una inversión de tendencia para valores altos de α (Cuadro N°9). Entonces, para el caso NS o para bajos valores de dominancia, la inestabilidad de las trayectorias hacia las barreras absorbentes aumenta al disminuir la probabilidad de autofecundación en el sistema mixto. Por esto, la dispersión de los tiempos de espera hasta absorción crece con la frecuencia de apareamientos full-sib. La tendencia es exactamente opuesta a la de las poblaciones tipo S_3 desde las cuales el proceso puede partir. Si se comienza con una población cruce con alto porcentaje de heterocigotas, de permitirle la situación de depresión endogámica, sería recomendable utilizar valores de α moderadamente altos (0,7-0,9).

Los promedios de CV para todos los casos son los siguientes:

	CV ₁	CV ₂	CV ₃	CV ₄
NS	70,84	83,04	83,04	75,79
ND	69,44	83,89	80,06	73,63
PD	72,63	86,40	82,39	75,89
CD	75,65	89,28	83,93	77,52
OD	103,19	106,85	89,59	88,59

de lo cual se desprende claramente que la selección es causa de inestabilidad en las trayectorias al azar (especialmente en presencia de dominancia preponderante).

d) Estacionamiento en S_6 .

Es interesante observar (Cuadro N°11) cómo el número promedio de generaciones de estacionamiento en S_6 alcanza un mínimo para valores de α de aproximadamente 0,7 (NS, ND, PD, CD) ó 0,9 (OD) y no para $\alpha = 1$ como "a priori" podría suponerse. En presencia de posibles problemas de mantenimiento de stocks de plantas por causas de depresión endogámica, y en caso de que la dominancia en aptitud para el locus no sea demasiado alta, vemos que es posible utilizar un valor de α moderadamente alto (0,7-0,9) manteniendo el tiempo de estacionamiento en heterocigosis pura (S_6) en valores mínimos.

e) Probabilidades de absorción.

Las probabilidades de absorción final en S_1 ó S_2 no varían con α en caso de no haber selección (Cuadro N°12).

En caso de selección, las probabilidades de absorción en S_1 (b_{ij}) disminuyen con α (aumentando, naturalmente, las b_{i2}). Salvo el caso de muy alto valor de dominancia o que la selección a favor de A_1A_1 sobre A_2A_2 ($x_1 > x_2$) sea muy pronunciada, debemos esperar que la probabilidad de absorción en S_1 sea mayor para procesos que comenzaron en poblaciones tipo S_4 ; asimismo, para procesos que partieron de poblaciones tipo S_5 , la probabilidad de absorción en S_2 es mayor que la probabilidad de absorción en S_1 .

Para el caso de procesos que comenzaron en poblaciones equilibradas en frecuencia alélica (S_3, S_6) lo que decide la probabilidad de absorción en S_1 , ó S_2 es, simplemente, el cociente x_1/x_2 .

Los promedios geométricos de las probabilidades de absorción para todos los casos de selección son los siguientes:

	NS	ND	PD	CD	OD
b_{11}	0,500	0,623	0,641	0,656	0,872
b_{12}	0,500	0,374	0,358	0,343	0,120
b_{21}	0,750	0,835	0,847	0,835	0,925
b_{22}	0,250	0,170	0,153	0,165	0,075
b_{31}	0,250	0,373	0,395	0,432	0,815
b_{32}	0,750	0,625	0,605	0,568	0,185
b_{41}	0,500	0,631	0,651	0,669	0,886
b_{42}	0,500	0,369	0,347	0,330	0,114

Queda claro que las probabilidades b_{i1} aumentan al pasar desde ausencia de selección hacia presencia de selección y, dentro de este último caso, al aumentar la dominancia (dado, como se dijo, $x_1 > x_2$). Las probabilidades b_{i2} , obviamente, disminuyen ($b_{i1} + b_{i2} = 1$).

Cuadro N°1: Valores de los promedios U_i para 10 valores de α . Caso de ausencia de selección (NS).

α	U_1	U_2	U_3	U_4
0,0	6,66	4,83	4,83	5,67
0,1	5,15	3,91	3,91	4,60
0,2	4,12	3,29	3,29	3,90
0,3	3,37	2,84	2,84	3,39
0,4	2,81	2,51	2,51	3,02
0,5	2,37	2,24	2,24	2,73
0,6	2,00	2,03	2,03	2,51
0,7	1,70	1,86	1,85	2,34
0,8	1,44	1,72	1,72	2,20
0,9	1,21	1,60	1,60	2,09
1,0	1,00	1,50	1,50	2,00

Cuadro N°2: Valores de los promedios U_i para los 10 valores de α . Caso de selección sin dominancia (ND).

α	U_1	U_2	U_3	U_4
0,0	6,48	4,22	5,31	5,49
0,1	5,05	3,49	4,30	4,49
0,2	4,06	2,99	3,60	3,81
0,3	3,34	2,62	3,11	3,34
0,4	2,80	2,33	2,74	2,99
0,5	2,35	2,10	2,46	2,72
0,6	2,00	1,93	2,22	2,50
0,7	1,70	1,78	2,05	2,32
0,8	1,44	1,65	1,90	2,20
0,9	1,19	1,52	1,77	2,08
1,0	1,00	1,45	1,54	2,00

Cuadro N°3: Valores de los promedios U_i para 10 valores de selección con Dominancia Parcial (DP).

α	U_1	U_2	U_3	U_4
0,0	6,99	4,71	5,96	6,00
0,1	5,36	3,83	4,71	4,85
0,2	4,27	3,24	3,88	4,09
0,3	3,50	2,80	3,30	3,54
0,4	2,90	2,49	2,88	3,17
0,5	2,44	2,22	2,55	2,86
0,6	2,05	2,03	2,28	2,64
0,7	1,73	1,87	2,07	2,45
0,8	1,47	1,72	1,90	2,31
0,9	1,22	1,61	1,76	2,20
1,0	1,00	1,51	1,64	2,11

Cuadro N°4: Valores de los promedios U_i para 10 valores de selección con Dominancia Completa (CD).

α	U_1	U_2	U_3	U_4
0,0	7,67	5,33	6,78	6,67
0,1	5,76	4,24	5,26	5,30
0,2	4,55	3,53	4,28	4,43
0,3	3,67	3,03	3,62	3,84
0,4	3,03	2,67	3,12	3,39
0,5	2,52	2,38	2,75	3,06
0,6	2,12	2,16	2,47	2,81
0,7	1,78	1,97	2,23	2,62
0,8	1,50	1,82	2,04	2,46
0,9	1,24	1,70	1,87	2,34
1,0	1,00	1,59	1,75	2,25

Cuadro N°5: Valores de los promedios U_i para los 10 valores de α . Caso de selección con Sobredominancia (OD).

α	U_1	U_2	U_3	U_4
0,0	17,49	14,97	17,51	16,47
0,1	11,44	10,24	12,21	11,60
0,2	8,28	7,80	9,49	9,10
0,3	6,32	6,33	7,82	7,60
0,4	4,96	5,34	6,70	6,60
0,5	3,96	4,62	5,89	5,89
0,6	3,16	4,09	5,29	5,40
0,7	2,51	3,68	4,81	5,01
0,8	1,94	3,36	4,44	4,71
0,9	1,44	3,10	4,13	4,50
1,0	1,00	2,84	3,89	4,33

Cuadro N°6: Valores de las variancias V_i para los 10 valores de α . Caso de ausencia de selección (NS). Entre paréntesis, los valores de los coeficientes de variación (CV_i).

α	V_1 (CV ₁)	V_2 (CV ₂)	V_3 (CV ₃)	V_4 (CV ₄)
0,0	22,66(71,41)	21,36(95,62)	21,36(95,62)	22,66(84,02)
0,1	14,67(72,51)	13,19(92,88)	13,19(92,88)	14,41(82,43)
0,2	10,11(77,24)	8,80(90,19)	8,80(90,19)	9,89(80,69)
0,3	7,23(79,69)	6,20(87,58)	6,20(87,58)	7,16(78,88)
0,4	5,28(81,73)	4,55(85,05)	4,55(85,05)	5,41(77,04)
0,5	3,88(83,18)	3,44(82,66)	3,44(82,66)	4,23(75,27)
0,6	2,81(83,60)	2,68(80,46)	2,68(80,46)	3,42(73,62)
0,7	1,96(82,88)	2,14(78,47)	2,14(78,47)	2,85(72,23)
0,8	1,24(77,45)	1,74(76,73)	1,74(76,73)	2,44(71,20)
0,9	0,60(64,28)	1,46(75,42)	1,46(75,42)	2,17(70,63)
1,0	0,00(00,00)	1,25(74,53)	1,25(74,53)	2,00(70,71)

Cuadro N°7: Valores de las variancias V_i para 10 valores de α . Caso de selección sin dominancia (ND). Entre paréntesis, los valores de los coeficientes de variación (CV_i).

α	$v_1(CV_1)$	$v_2(CV_2)$	$v_3(CV_3)$	$v_4(CV_4)$
0,0	19,45(68,06)	17,78(100,00)	20,91(86,11)	19,41(80,24)
0,1	13,13(71,76)	11,18(95,82)	13,44(85,24)	12,58(79,00)
0,2	9,32(75,20)	7,59(92,14)	9,19(84,23)	8,75(77,63)
0,3	6,84(78,33)	5,43(88,96)	6,67(82,96)	6,42(75,89)
0,4	5,10(80,65)	4,02(86,09)	5,00(81,63)	4,92(74,19)
0,5	3,79(82,84)	3,07(83,43)	3,88(80,12)	3,90(72,61)
0,6	2,77(83,28)	2,43(80,78)	3,06(78,80)	3,18(71,36)
0,7	1,94(81,95)	1,94(78,28)	2,49(77,03)	2,67(70,42)
0,8	1,25(77,72)	1,60(76,81)	2,10(76,36)	2,36(69,86)
0,9	0,56(63,13)	1,31(75,32)	1,78(75,39)	2,12(69,98)
1,0	0,00(00,00)	1,15(73,88)	1,33(74,84)	2,00(70,71)

Cuadro N°8: Valores de las variancias V_i para los 10 valores de α . Caso de selección con Dominancia Parcial (PD). Entre paréntesis, los valores de los coeficientes de variación (CV_i).

α	$v_1(CV_1)$	$v_2(CV_2)$	$v_3(CV_3)$	$v_4(CV_4)$
0,0	26,03(72,99)	22,69(101,14)	27,03(87,51)	26,04(85,05)
0,1	16,62(76,06)	13,89(97,30)	16,74(86,88)	16,10(82,74)
0,2	11,35(78,91)	9,25(93,85)	11,14(86,01)	10,85(80,53)
0,3	8,03(80,97)	6,45(90,72)	7,80(84,63)	7,70(78,37)
0,4	5,92(83,91)	4,81(88,08)	5,79(83,54)	5,85(76,31)
0,5	4,32(85,22)	3,61(85,54)	4,37(82,02)	4,53(74,40)
0,6	3,15(86,60)	2,85(83,22)	3,43(81,20)	3,70(72,87)
0,7	2,18(85,45)	2,30(81,07)	2,74(79,95)	3,10(71,92)
0,8	1,41(80,83)	1,88(79,67)	2,26(79,08)	2,72(71,39)
0,9	0,69(67,98)	1,61(78,82)	1,91(78,53)	2,48(71,62)
1,0	0,00(00,00)	1,38(77,86)	1,65(78,35)	2,34(72,43)

Cuadro N°9: Valores de las variancias V_i para los 10 valores de α . Caso de selección con dominancia completa (CD). Entre paréntesis los valores de los coeficientes de variación (CV_i).

α	$v_1(CV_1)$	$v_2(CV_2)$	$v_3(CV_3)$	$v_4(CV_4)$
0,0	33,31(75,24)	29,75(102,33)	34,79(87,00)	33,31(86,52)
0,1	20,46(78,53)	17,56(98,84)	20,78(86,66)	19,90(84,18)
0,2	13,66(81,23)	11,43(95,77)	13,60(86,18)	13,15(81,86)
0,3	9,59(84,37)	7,94(93,00)	9,54(85,31)	9,31(79,69)
0,4	6,92(86,84)	5,82(90,35)	6,96(84,60)	6,94(77,71)
0,5	5,02(88,91)	4,39(88,03)	5,28(83,55)	5,40(75,94)
0,6	3,65(90,12)	3,46(86,11)	4,16(82,57)	4,40(74,65)
0,7	2,54(89,54)	2,78(84,64)	3,37(82,32)	3,72(73,62)
0,8	1,63(85,26)	2,30(83,33)	2,78(81,73)	3,25(73,28)
0,9	0,80(72,13)	1,96(82,35)	2,34(81,80)	2,96(73,52)
1,0	0,00(00,00)	1,72(82,48)	2,06(82,01)	2,81(74,50)

Cuadro N°10: Valores de las variancias V_i para 10 valores de α . Caso de selección con sobredominancia (OD). Entre paréntesis los valores de los coeficientes de variación (CV_i).

α	$V_1(CV_1)$	$V_2(CV_2)$	$V_3(CV_3)$	$V_4(CV_4)$
0,0	240,31(88,63)	237,10(102,86)	240,84(88,63)	240,33(94,13)
0,1	114,97(93,73)	111,57(103,51)	115,17(87,89)	114,29(92,16)
0,2	67,50(99,23)	65,23(103,54)	68,66(87,31)	67,81(90,49)
0,3	44,22(105,21)	43,36(104,03)	46,60(87,30)	45,85(89,10)
0,4	30,69(111,69)	32,24(104,67)	34,33(87,45)	33,74(88,01)
0,5	21,90(118,18)	23,81(105,62)	26,80(87,90)	26,37(87,19)
0,6	15,76(125,65)	19,18(107,08)	22,15(88,97)	21,87(86,60)
0,7	10,91(131,59)	15,91(108,40)	18,85(90,27)	18,73(86,39)
0,8	6,86(135,05)	13,61(109,79)	16,50(91,48)	16,63(86,59)
0,9	3,30(126,12)	12,07(112,09)	14,97(93,68)	15,30(86,93)
1,0	0,00(000,00)	10,71(115,22)	13,78(95,45)	14,41(87,69)

Cuadro N°11: Valores de los elementos n_{ij} para 10 valores de α y para todos los casos de selección.

α	NS	ND	PD	CD	OD
0,00	2,00	2,60	2,87	3,24	10,18
0,1	2,38	2,34	2,55	2,83	7,63
0,2	2,21	2,17	2,35	2,57	6,35
0,3	2,09	2,07	2,21	2,41	5,60
0,4	2,01	1,99	2,13	2,30	5,12
0,5	1,96	1,95	2,07	2,23	4,80
0,6	1,93	1,93	2,04	2,19	4,59
0,7	1,92	1,92	2,03	2,18	4,45
0,8	1,93	1,93	2,04	2,18	4,37
0,9	1,96	1,96	2,07	2,21	4,33
1,0	2,00	2,00	2,11	2,25	4,33

Cuadro N°12: Probabilidades de absorción final para 10 valores de α . Caso de ausencia de selección (NS).

α	0,0	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0
b_{11}	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500
b_{12}	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500
b_{21}	0,750	0,750	0,750	0,750	0,750	0,750	0,750	0,750	0,750	0,750	0,750
b_{22}	0,250	0,250	0,250	0,250	0,250	0,250	0,250	0,250	0,250	0,250	0,250
b_{31}	0,250	0,250	0,250	0,250	0,250	0,250	0,250	0,250	0,250	0,250	0,250
b_{32}	0,750	0,750	0,750	0,750	0,750	0,750	0,750	0,750	0,750	0,750	0,750
b_{41}	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500
b_{42}	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500

Cuadro N°13: Probabilidades de absorción final para 10 valores de α . Caso de selección sin dominancia (ND).

α	0,0	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0
b_{11}	0,692	0,665	0,643	0,629	0,623	0,611	0,607	0,604	0,600	0,593	0,600
b_{12}	0,307	0,335	0,357	0,371	0,377	0,389	0,393	0,396	0,400	0,407	0,400
b_{21}	0,872	0,860	0,848	0,843	0,835	0,830	0,829	0,826	0,821	0,805	0,817
b_{22}	0,128	0,140	0,152	0,157	0,165	0,170	0,171	0,174	0,179	0,195	0,183
b_{31}	0,422	0,402	0,387	0,378	0,371	0,368	0,363	0,366	0,364	0,364	0,329
b_{32}	0,577	0,598	0,613	0,622	0,629	0,632	0,637	0,634	0,636	0,636	0,671
b_{41}	0,695	0,670	0,639	0,642	0,632	0,629	0,621	0,613	0,612	0,602	0,600
b_{42}	0,305	0,330	0,361	0,358	0,368	0,371	0,379	0,387	0,388	0,398	0,400

Cuadro N°14: Probabilidades de absorción final para 10 valores de α . Caso de selección con Dominancia Parcial (PD).

α	0,0	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0
b_{11}	0,718	0,685	0,664	0,650	0,636	0,630	0,619	0,614	0,617	0,613	0,611
b_{12}	0,282	0,315	0,336	0,350	0,364	0,370	0,381	0,386	0,383	0,387	0,389
b_{21}	0,872	0,861	0,855	0,847	0,847	0,840	0,842	0,843	0,838	0,836	0,836
b_{22}	0,128	0,139	0,145	0,153	0,153	0,160	0,158	0,157	0,162	0,164	0,164
b_{31}	0,483	0,450	0,426	0,408	0,398	0,387	0,374	0,367	0,361	0,358	0,352
b_{32}	0,517	0,550	0,574	0,592	0,603	0,613	0,626	0,633	0,638	0,642	0,648
b_{41}	0,718	0,694	0,677	0,661	0,654	0,644	0,639	0,629	0,624	0,619	0,612
b_{42}	0,282	0,306	0,323	0,339	0,346	0,356	0,361	0,371	0,376	0,381	0,388

Cuadro N°15: Probabilidades de absorción final para 10 valores de α . Caso de selección con Dominancia Completa (CD).

α	0,0	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0
b_{11}	0,750	0,707	0,675	0,663	0,649	0,640	0,633	0,630	0,630	0,627	0,625
b_{12}	0,250	0,293	0,325	0,337	0,351	0,360	0,367	0,370	0,370	0,373	0,375
b_{21}	0,875	0,857	0,824	0,837	0,834	0,831	0,831	0,827	0,821	0,825	0,822
b_{22}	0,125	0,143	0,176	0,163	0,166	0,169	0,169	0,173	0,179	0,175	0,178
b_{31}	0,551	0,507	0,468	0,452	0,433	0,421	0,411	0,399	0,389	0,378	0,375
b_{32}	0,448	0,493	0,532	0,548	0,567	0,579	0,589	0,601	0,611	0,622	0,625

Cuadro N°16: Probabilidades de absorción final para 10 valores de α . Caso de selección con Sobredominancia (OD).

α	0,0	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0
b_{11}	0,979	0,932	0,900	0,883	0,865	0,858	0,847	0,845	0,835	0,831	0,833
b_{12}	0,021	0,068	0,100	0,117	0,135	0,142	0,153	0,155	0,165	0,169	0,167
b_{21}	0,982	0,952	0,937	0,930	0,922	0,916	0,913	0,910	0,909	0,907	0,896
b_{22}	0,018	0,048	0,063	0,070	0,078	0,084	0,087	0,090	0,091	0,093	0,104
b_{31}	0,969	0,916	0,878	0,851	0,826	0,805	0,789	0,765	0,749	0,732	0,722
b_{32}	0,031	0,084	0,122	0,149	0,174	0,195	0,211	0,235	0,251	0,268	0,278
b_{41}	0,979	0,943	0,916	0,903	0,886	0,875	0,872	0,861	0,845	0,843	0,831
b_{42}	0,021	0,057	0,084	0,097	0,114	0,125	0,128	0,139	0,155	0,157	0,169

APENDICE

A) ND: $c_1 = 0,61 + 0,6 \alpha$; $c_2 = 0,41 + 0,4 \alpha$; $c_3 = 10 + \alpha$; $c_4 = 10 - \alpha$

$$y_{11} = 0,12; y_{22} = 0,009075; y_{33} = 0,00405; x_{22} = 1,21; x_{33} = 0,81$$

$$x_{12} = 0,363; x_{13} = 0,162; x_{21} = 0,003; x_{23} = 0,00405; x_{24} = 0,025$$

$$x_{31} = 0,003; x_{32} = 0,009075; x_{34} = 0,025; x_{41} = 0,12; x_{42} = 0,363$$

$$k_2 = \frac{63 - \alpha - 12 \alpha^2}{100} - \frac{1-\alpha}{200} \left(\frac{1,5c_3}{c_1} + \frac{c_4}{c_2} \right)$$

B) PD: $c_1 = 2,21 + 2,2 \alpha$; $c_2 = 1,49 + 1,4 \alpha$; $c_3 = 0,41 + 0,031 \alpha$

$$c_4 = 0,33 - 0,041 \alpha; y_{11} = 0,107; y_{22} = 3,28; y_{33} = 1,70;$$

$$x_{22} = 4,41; x_{33} = 2,89; x_{12} = 1,34; x_{13} = 0,56; x_{21} = 0,26;$$

$$x_{23} = 1,37; x_{24} = 2,44; x_{31} = 0,323; x_{32} = 4,07; x_{34} = 3,03$$

$$x_{41} = 0,107; x_{42} = 1,34; x_{43} = 0,56;$$

$$k_2 = \frac{445 - 26 \alpha - 77 \alpha^2}{722} - \frac{1-\alpha}{1,702} \left(\frac{1,26c_3}{c_1} + \frac{c_4}{c_2} \right);$$

C) CD: $c_1 = 1 + \alpha$; $c_2 = 0,17 + 0,15 \alpha$; $c_3 = 19 + \alpha$; $c_4 = 0,75 - 0,11 \alpha$

$$y_{11} = 0,092; y_{22} = 0,016; y_{33} = 0,01; x_{22} = 2; x_{33} = 0,32$$

$$x_{12} = 0,617; x_{13} = 0,059; x_{21} = 0,0024; x_{23} = 0,00156;$$

$$x_{24} = 0,026; x_{31} = 0,0154; x_{32} = 0,103; x_{34} = 0,17; x_{41} = 0,0926$$

$$x_{42} = 0,617; x_{43} = 0,059; k_2 = \frac{97 - 10 \alpha - 15 \alpha^2}{162} - \frac{1-\alpha}{32,4} \left(\frac{0,26c_3}{c_1} + \frac{c_4}{c_2} \right)$$

D) OD: $c_1 = 5 + 4 \alpha$; $c_2 = 1,01 + 0,2 \alpha$; $c_3 = 46 - \alpha$; $c_4 = 1,5 - 0,29 \alpha$

$$y_{11} = 0,015; y_{22} = 0,231; y_{33} = 0,048; x_{22} = 9; x_{33} = 1,21$$

$$x_{12} = 2,66; x_{13} = 0,072; x_{21} = 0,0013; x_{23} = 0,0062; x_{24} = 0,087$$

$$x_{31} = 0,01; x_{32} = 1,775; x_{34} = 0,67; x_{41} = 0,015; x_{42} = 2,663$$

$$x_{43} = 0,072$$

$$k_2 = \frac{133 - 50 \alpha - 5 \alpha^2}{338} - \frac{1-\alpha}{25,35} \left(\frac{0,65c_3}{c_1} + \frac{c_4}{c_2} \right)$$

BIBLIOGRAFIA

- 1) BARTOLONI, N. 1991. Application of Markov chain to linked genes with interference: I. No Selection. *Mathematical Biosciences*, 105 (1):1-22.
- 2) BOSSO, J., O. SORRARAIN and E. FAVRET. 1969. Application of finite absorbent Markov chains to sib mating populations with selection. *Biometrics*, 25:17-26.
- 3) CROW, J. and M. KIMURA. 1970. *An introduction to Population Genetics Theory*. Harper y Row. New York.
- 4) FELLER, W. 1980. *Introducción a la teoría de probabilidades y sus aplicaciones*. Ed, Limusa, México.
- 5) FISHER, R. 1949. *The theory of inbreeding*. Oliver y Boyd: Edinburgh.
- 6) KARLIN, S. 1968. Equilibrium behaviour of population genetics models with non-random mating. *Journal of Applied Probability*, 5:231-313
- 7) KEMENY, J. and L. SNELL. 1960. *Finite Markov Chains*. Van Nostrand: Princeton (New Jersey).
- 8) NAGYLAKI, T. 1976. The distribution of sojourn times in finite absorbing Markov chains. *Mathematical Biosciences*, 28:69-72.
- 9) REEVE E. 1957. Inbreeding with selection and linkage: I Selfing. *Annales of Human Genetics*, 21:277-288.
- 10) SUZUKI, D.; A. GRIFFITHS; J. MILLER and R. LEWONTIN. 1981. *An introduction to genetic analysis*, 3er ed. W. Freeman & 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. Correlation and Causation. *Journal of Agricultural Research*, 20:557-585.