

ANALISIS TEORICO DEL RENDIMIENTO EN PLANTAS ASOCIADO A FACTORES LETALES

Juan C. Salerno¹
Rafael Boggio²
Oscar Sorarrain²

INTRODUCCION

El uso de aproximaciones matemáticas, inferencia estadística, modelos genéticos y simulación con computadoras para analizar tipos de cruzamientos y diseños experimentales ha contribuido a obtener información básica utilizable para refinar los métodos de selección y diseñar sistemas de cruzamientos más eficientes para mejorar los rendimientos de los cultivos.

Los cambios que aparecen en las distribuciones genotípicas de las poblaciones debidas a la selección natural o artificial dependem de la diversidad genética poblacional. Locus donde han ocurrido mutaciones con efectos deletéreos en genotipos homocigotas son parte de la diversidad genética de las poblaciones. Estos genes mutantes por alguna razón parecen incrementar la adaptabilidad del portador heterocigota. Estos alelos mutantes son frecuentemente denominados carga genética de una población.

La capacidad de supervivencia de una población no solamente se incrementa como respuesta adaptativa a cambios ambientales sino también

1 Jefe de Grupo de la Unidad Dinámica de Poblaciones. Instituto de Genética, INTA-CICA – Castelar. Legajo 11073.

2 Profesores Titular y Adjunto respectivamente de la Cátedra de Estadística y Biometria de la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales de la Universidad Nacional de La Plata, Argentina.

como respuesta de alta efectividad a la selección natural basada en la variedad de los alelos.

Básicamente, la importancia de estudiar la carga genética resulta de la posibilidad de utilizarla para producir cambios deseados en el desarrollo de las especies.

CRUMPAKER, BURNHAM y otros autores [1], [3] hasta [10] y [13] hasta [18], han realizado estudios sobre la carga genética mostrando que la frecuencia de mutaciones recesivas es muy alta en diferentes poblaciones (salvajes o domésticas) e inclusive en la especie humana.

Nosotros estamos interesados en el problema de la existencia de grupos ligados en los cuales factores letales están asociados a factores de rendimiento. Esta hipótesis está basada en la existencia de sistemas naturales balanceados que mantienen un corto segmento de cromosoma heterótico con alto valor de rendimiento [14 a 18].

Los sistemas letales balanceados pueden ser usados para mostrar la máxima carga genética que una especie puede tolerar, porque la alta frecuencia de genes con alelos letales está ampliamente relacionada con el número de sistemas letales balanceados contenidos por dicha especie.

Por tal motivo, resulta muy importante predecir el número de generaciones que los sistemas con letales balanceados mantienen su ligadura, y también la distancia entre genes con 2 o más alelos en la fase de repulsión, de modo tal que se mantenga la heterocigosis sin problemas de recombinación. De este modo, los métodos matemáticos de análisis han sido desarrollados por los miembros de la cátedra de Cálculo Estadístico y Biometría perteneciente a la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, de la Universidad Nacional de La Plata, con los resultados obtenidos en el Instituto de Genética durante casi 20 años.

Para los cálculos teóricos, se han utilizado las leyes Mendelianas y la teoría de Cadenas Markovianas Absorbentes siguiendo desarrollos previos ya utilizados por BOSSO [1] o SORARRAIN [19] – [20], en la forma que se muestra en los párrafos que siguen.

APLICACION DE LAS CADENAS MARKOVIANAS

En este trabajo, se ha desarrollado un modelo para el análisis de los estados correspondientes a los diferentes tipos de cruzamientos, esto es, cada estado está definido por los cruzamientos entre cada par de genotipos pertenecientes a una población localizada en un campo cerrado.

Los genotipos consideran la acción entre dos genes letales, donde los alelos letales I_1 y I_2 han sido colocados por causas naturales o inducidos por el experimentador.

Siendo ambos alelos letales recesivos, resultan los siguientes genotipos denotados por las letras A hasta J, como se muestra en **Figura 1**.

Cuando existe autofecundación, el efecto letal de los alelos I_1 y I_2 resulta evidente cuando dichos alelos aparecen en ambos cromosomas (Obviamente, dicho efecto se mantiene cuando ambos locus están ocupados por letales recesivos, caso 1).

De acuerdo a las consideraciones precedentes, los genotipos C, G, F, H e I actúan como estados absorbentes, esto es, resulta imposible que la autofecundación de estos genotipos permita la transición a otros tipos de cruzamientos. Por otra parte, la autofecundación del genotipo A conduce únicamente al mismo tipo de cruzamiento en la siguiente generación, por lo tanto, el cruzamiento $A \times A$ (AA) es un estado absorbente.

Resumiendo, los estados absorbentes son A, C, F, G, H e I y los estados transitorios B, D, E y J. En efecto, estos últimos estados denotan cruzamiento entre genotipos híbridos, en uno o ambos genes. Por otra parte, considerando los tipos posibles de cruzamientos y segregación independiente entre ambos locus (locus muy débilmente ligados prácticamente independientes, como si se tratara de diferentes cromosomas), los cruzamientos AA (N°1), CC (2), FF (3), GG (4), HH (5), II (6) pueden ser reconocidos como estados absorbentes, mientras que BB (7), DD (8), EE (9) y JJ (10) pueden ser considerados estados transitorios. Por otra parte, para la segregación independiente los cruzamientos EE (9) y JJ (10), obviamente deben ser considerados idénticos, es decir, EE (9) @ JJ (10).

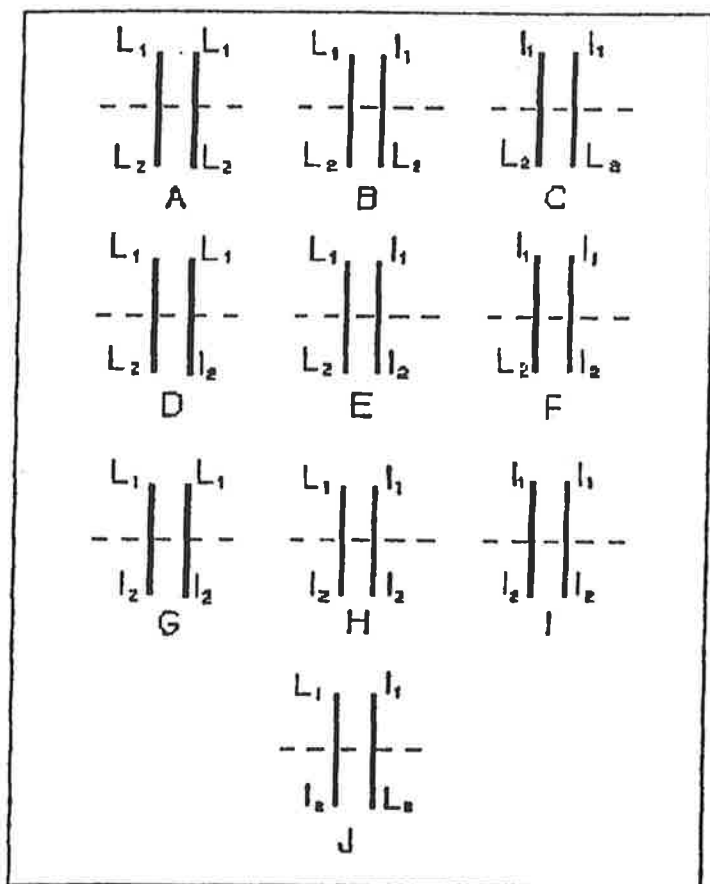


Figura 1

- a) “_____” Significa cromosomas separados (en realidad el mismo cromosoma, con muy débil ligadura),
 b) genes totalmente ligados.

A partir de las consideraciones precedentes, y utilizando las leyes de Mendel, los genotipos resultantes de cada cruzamiento en la siguiente generación, están definidos por la matriz P, llamada de Transición entre cruzamientos, dada explícitamente en la **Tabla 1**.

Tabla 1.

	A	C	F	G	H	I	B	D	E=J
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	1	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	1	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	1	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	1	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	1	0	0	0
7	1/4	1/4	0	0	0	0	1/2	0	0
8	1/4	0	0	1/4	0	0	0	1/2	0
9	1/16	1/16	1/8	1/16	1/8	1/16	1/8	1/8	1/4

Esta matriz ha sido escrita en forma canónica, reuniendo los estados absorbentes y los estados transitorios.

Si el orden de la matriz es $r \times r$ ($r=q$ en este caso) hay $r - s$ estados absorbentes y s estados transitorios ($s=3$). Por lo tanto la matriz P puede ser dividida en sub-matrices en la forma dada en la **Figura 2**, ver referencia 2.

$$P = \begin{array}{c} \left(\begin{array}{cc} \overbrace{\quad (r-s) \quad} & \overbrace{\quad s \quad} \\ \begin{array}{|c|c|} \hline I & O \\ \hline R & Q \\ \hline \end{array} & \left. \begin{array}{l} (r-s) \\ s \end{array} \right\} \end{array} \right.$$

Figura 2 – Matriz P forma canónica.

La sub-matriz O ha sido formada solamente con ceros, la sub-matriz Q de orden $s \times s$ trata con las probabilidades de transición entre los estados transitorios, la sub-matriz R , cuyo orden es $s \times (r-s)$ considera las transiciones entre los estados transitorios y absorbentes, y final-

mente, la sub-matriz I, con el mismo número de filas y columnas (r-s), involucra la transición de cada estado absorbente consigo mismo y tiene la unidad para cada elemento diagonal, como únicos valores diferentes de cero.

Se puede demostrar que la matriz fundamental N está dada por:

$$N = (I-Q)^{-1} = I + Q + Q^2 + Q^3 + \dots \quad (1)$$

Esta matriz define el número de pasos (generaciones) que un cruzamiento (perteneciente a un estado transitorio) que produce descendientes que se cruzan definiendo estados no absorbentes, es decir transitorios, precisa para generar un fenotipo no fértil. En este caso, se deben considerar los cruzamientos 7, 8 y 9, luego los valores para esta matriz se muestran en la **Tabla 2**.

Tabla 2.

	7	8	9
7	2.0	0	0
8	0	2.0	0
9	1/3	1/3	4/3

En este caso el vector:

$$T = N x \quad (2)$$

expresa el número promedio de generaciones entre estados transitorios para el pasaje desde un estado transitorio a un estado absorbente cualquiera, considerados estos últimos estados finales. El vector columna x está constituido totalmente por unos, por esse motivo, la ecuación (2) expresa las sumas de las filas de N.

El vector T tiene las siguientes componentes:

$$\begin{aligned} T(7) &= 2 \\ T(8) &= 2 \\ T(9) &= 2 \end{aligned} \quad \text{Caso 1}$$

De acuerdo a estos valores, solamente dos generaciones se muestran en promedio para pasar de los estados transitorios 7, 8 y 9 a uno cualquiera de los estados absorbentes.

Se puede utilizar otra matriz B, cuyos elementos b_{ij} expresan la probabilidad de transición entre el estado transitorio S_i y el estado absorbente S_j . Esta matriz de fijación está dada en la forma:

$$B = N R \tag{3}$$

donde R ha sido definida previamente como la sub-matriz que expresa las probabilidades de transición entre estados transitorios y absorbentes que surgen de las leyes de Mendel. Los valores correspondientes al modelo de autofecundación con segregación independiente están dados en **Tabla 3**.

Tabla 3.

	1	2	3	4	5	6
7	0.5	0.5	0	0	0	0
8	0.5	0	0	0.5	0	0
9	0.25	0.16	0.16	0.16	0.16	0.08

Otro vector interesante es el vector T_2 , calculado en la forma:

$$T_2 = (2 N - I) T - T_{sg} \tag{5}$$

donde T_{sg} es el vector columna formado con los cuadrados de cada elemento T_i del vector T. En el modelo analizado, sus valores expresan la varianza del número de generaciones de cruzamientos representados por

los estados transitorios, considerados como estados iniciales, es decir, la varianza para el número de generaciones para alcanzar los estados absorbentes, luego, para los estados 7, 8 y 9, los vectores T_2 están dados mediante:

$$\begin{aligned} T(7) &= 2 \\ T(8) &= 2 \\ T(9) &= 2 \end{aligned} \quad \text{Caso 1}$$

Comparando los vectores T y $(T_2)^{1/2}$, un coeficiente de variabilidad del 70% aproximadamente resulta para este caso.

Los momentos de tercer orden referentes al número de generaciones correspondientes a los estados absorbentes, están dados por la expresión (fórmulas para los momentos de tercer orden y cuarto orden han sido deducidas por BOSSO y SORARRAIN, ver referencia [2]):

$$T_3 = T_3^1 - 3T_{21} + 2T^3 \quad (5)$$

donde

$$T_3^1 = 6N^2T - 6NT + T$$

y los vectores columna T_{21} y T^3 están dados por:

$$(T_{21})_2 = (T_2)_i T_i$$

$$(T^3)_2 = T_i^3$$

Para los estados transitorios 7, 8 y 9, los momentos de tercer orden tienen los siguientes valores:

$$\begin{aligned} T_3(7) &= 30 \\ T_3(8) &= 30 \\ T_3(9) &= 30 \end{aligned} \quad \text{Caso 1}$$

El factor de asimetría, puede ser calculado en la forma:

$$As = T_3 / (T_2)^{3/2}$$

que para el modelo considerado tiene aproximadamente un valor igual 10, el mismo para todos los estados transitorios considerados; esto implica un desplazamiento de la distribución hacia valores mayores que el valor medio definido por el vector T , para todos los estados transitorios considerados.

En resumen, la estabilización en los estados absorbentes es alcanzada en dos generaciones como promedio, con igual varianza, esto implica que la existencia de genotipos puros en uno o ambos locus rápidamente elimina el carácter heterocigoto de la población.

La distribución genotípica de las frecuencias relativas correspondientes a la n -ésima generación, puede escribirse en forma vectorial (vector fila) p_n , en la forma:

$$P_n = p_0 P^n,$$

donde el vector p_0 representa las frecuencias relativas iniciales para los distintos genotipos. Para el análisis teórico resulta conveniente involucrar solamente los estados transitorios (híbridos no letales, en este caso) en la definición del vector p_0 .

Un ejemplo, para la primera generación, se muestra en la **Figura 3**:

La evolución de los genotipos será analizada cuando ambos genes se encuentren en el mismo cromosoma con distancias de mapeo tan próximas como para despreciar el intercambio (*crossing-over*). El sistema

balanceado JJ(10), **Figura 1**, solamente se reproduce a sí mismo u origina genotipos letales; luego, los cruzamientos EE(9) y JJ(10) deben considerarse separadamente, esto es, para este modelo, las filas 7 y 8 permanecen idénticas en la **Tabla 1**, pero la fila 9 se desdobra en las filas 9 y 10, en la forma que se muestra debajo:

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
EE(9)	1/4	0	0	0	0	1/4	0	0	1/2	0
JJ(10)	0	1/4	0	1/4	0	0	0	0	0	1/2

Estas filas resultan de la aplicación de las leyes de Mendel.

$$p_1 = \left| \begin{array}{c|c} \text{Estados absorbentes} & \text{Estados transitorios} \\ \hline \end{array} \right| \left| \begin{array}{cc} & \\ \hline & \\ \hline R & Q \\ \hline \end{array} \right|$$

Figura 3. Vector de frecuencias relativas, pasaje de la generación inicial a la siguiente.

Usando estas filas, la matriz P puede ser escrita reuniendo en la forma ya mencionada los estados absorbentes y transitorios. Dicha matriz es cuadrada ($r \times r$; $r=10$) para genes estrictamente ligados, y tiene $(r-s)$ estados absorbentes y s estados transitorios ($s=4$). Por lo tanto, la matriz P puede ser subdividida en submatrices en la forma que se muestra en la **Figura 2**. Es la misma matriz mostrada en la **Tabla 1** para las filas 1 a 8, con una nueva décima columna, cuyos elementos son ceros desde (1,10) hasta (8,10) y las dos últimas filas 9 y 10 están dadas en el cuadro precedente.

Entonces, la matriz P, para este caso está dada en la **Tabla 4**.

Tabla 4.

	A	C	F	G	H	I	B	D	E	J
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
7	¼	¼	0	0	0	0	½	0	0	0
8	¼	0	0	¼	0	0	0	½	0	0
9	¼	0	0	0	0	¼	0	0	½	0
10	0	¼	0	¼	0	0	0	0	0	½

En este caso, los vectores que presentan el valor medio, variancia y momentos de tercer orden con respecto al número de generaciones necesarias para pasar de un estado transitorio al conjunto de estados absorbentes (ecuaciones 2, 4 y 5), resultan:

$$\begin{array}{lll}
 T(7) = 2 & T_2(7) = 2 & T_3(7) = 30 \\
 T(8) = 2 & T_2(8) = 2 & T_3(8) = 30 \\
 T(9) = 2 & T_2(9) = 2 & T_3(9) = 30 \\
 T(10) = 2 & T_2(10) = 2 & T_3(10) = 30
 \end{array}$$

Caso 2

Los tres momentos son fácilmente calculables a partir de las matrices P y Q. Esta última matriz, resulta:

$$Q = \begin{vmatrix} 1/2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1/2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1/2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1/2 \end{vmatrix}$$

Entonces $N=I+Q+Q^2+\dots+Q^n+\dots$ es una serie geométrica de la forma $S=a+ar+ar^2+\dots+ar^n+\dots$, con $a=1$ y $r=1/2$, para cada elemento diagonal $S=2$, mientras que N resulta:

$$N = \begin{vmatrix} 2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 2 \end{vmatrix}$$

Entonces, los tres momentos mencionados pueden calcularse según la forma:

$$T_2 = 2 \begin{vmatrix} 2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 2 \end{vmatrix} - \begin{vmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \end{vmatrix} \begin{vmatrix} 2 \\ 2 \\ 2 \\ 2 \end{vmatrix} - \begin{vmatrix} 4 \\ 4 \\ 4 \\ 4 \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} 2 \\ 2 \\ 2 \\ 2 \end{vmatrix}$$

y

$$T_3 = \begin{vmatrix} 26 \\ 26 \\ 26 \\ 26 \end{vmatrix} - 3 \begin{vmatrix} 4 \\ 4 \\ 4 \\ 4 \end{vmatrix} + 2 \begin{vmatrix} 8 \\ 8 \\ 8 \\ 8 \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} 30 \\ 30 \\ 30 \\ 30 \end{vmatrix}$$

$$T_3^1 = 6 \begin{vmatrix} 4 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 4 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 4 \end{vmatrix} - 6 \begin{vmatrix} 2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 2 \end{vmatrix} + \begin{vmatrix} 2 \\ 2 \\ 2 \\ 2 \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} 26 \\ 26 \\ 26 \\ 26 \end{vmatrix}$$

Esto significa que no existen diferencias respecto al número de generaciones necesarias para la estabilización entre mono y dihíbridos. Esta igualdad puede explicarse fácilmente. En efecto, los genes homocigotas I_1 y I_2 tienen efectos idénticos y los dobles recesivos simplemente refuerzan el efecto en forma trivial. En otras palabras, en ambos casos, la sumatoria $\sum P_{ij}$ para todas las filas de la matriz R resulta $\frac{1}{2}$, y los tres momentos están relacionados con las transiciones desde cada uno de los estados transitorios al conjunto total de estados absorbentes (1 a 6), esto es, la unión total entre los locus o su completa independencia solamente afecta las probabilidades de fijación en cada uno de los estados absorbentes (comparar las matrices N y R para ambos casos, ver **Tablas 1 y 2**). De este modo, solamente resultan cambios en las filas de la matriz de fijación B en la forma:

	1	2	3	4	5	6
9	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	$\frac{1}{2}$
10	0	$\frac{1}{2}$	0	$\frac{1}{2}$	0	0

Matriz B: filas 9 y 10 genes totalmente ligados.

Finalmente, resulta conveniente recordar la posibilidad de intercambios (*crossing-over*) entre ambos locus heterocigotas. Observando la última fila de las matrices B en ambos casos, se puede inferir como la estabilización (*fijación*) para cruzamientos de genotipos doble híbridos puede variar entre ambos casos límites (ligamento total e independencia), a tal efecto, es útil comparar la **Tabla 3** con las filas 9 y 10 correspondientes a la ligadura total, que se muestra en el cuadro precedente.

III – VENTAJAS SELECTIVAS ENTRE MONO Y DOBLE HÍBRIDOS

Visualmente solamente los cruzamientos de doble híbridos pueden

formar descendientes monohíbridos. Cuando se considera la segregación independiente no existe diferencia entre los cruzamientos EE(9) y JJ(10), ver **Figura 1** y **Tabla 1**.

Por otra parte, los cruzamientos mono híbridos dados por los estados BB(7) y DD(8) no pueden generar doble híbridos, luego, la selección solamente implica modificaciones en la última fila de la matriz P, dada en la **Tabla 1**, especialmente en la matriz Q.

Pasemos ahora a considerar ventajas y desventajas selectivas entre el doble híbrido y los mono híbridos, eligiendo arbitrariamente valores positivos y negativos para los coeficientes de selección, verificando como se modifican los momentos de primero, segundo y tercer orden (número de generaciones para la fijación), correspondientes a los distintos estados transitorios en sus evoluciones hacia el conjunto de estados absorbentes A, C, G, F, H e I que se muestra en la **Figura 1**. Si las ligaduras son tan débiles que la segregación es prácticamente independiente, entonces, solamente la última fila de la matriz P debe cambiarse (**Tabla 5**).

Los mismos valores selectivos (**Tabla 5**, columnas 5 – 7, para ambos casos) son considerados para ambos mono híbridos (para otros valores que los mostrados en la **Tabla 5**, las conclusiones finales no cambian). En todos los casos, el primer, segundo y tercer momento tienen los mismos valores ya presentados en el caso 1, esto es, se puede observar que la selección no afecta dichos momentos. Este resultado es una consecuencia de la invariancia de las sumas para cada fila de la matriz R, la cual expresa las probabilidades de transición entre los estados transitorios y el conjunto de estados absorbentes, y las mismas consideraciones expuestas al final del último párrafo siguen siendo válidas cuando comparamos los casos 1 y 2, por lo tanto no serán repetidos.

Finalmente las probabilidades de estabilización en cada uno de los estados absorbentes, respecto a la selección entre híbridos pueden ser comparados. Es decir, para segregación completamente ligada, la última fila de la matriz B toma la forma expuesta en la **Tabla 6**.

Tabla 6. Las columnas 1 a 6 son las mismas de la **Tabla 1**, escritas en forma decimal.

	1	2	3	4	5	6
9	½	0	0	0	0	0
10	0	½	0	½	0	0

Las sumas de las filas no es igual a uno, porque se han tomado solamente dos dígitos significativos. Con coeficientes de selección positivos o negativos para el doble híbrido la estabilización tiende a centrarse en la fijación en los estados AA(1) y II(6), aunque solamente AA es interesante porque es el único estado absorbente no-letal que permanece en el campo a través de las generaciones.

SEGREGACION INDEPENDIENTE Y GENES COMPLETAMENTE LIGADOS

Si ambos genes son independientes, el único estado no absorbente será dominante en la población con el transcurrir de las generaciones, estados, partiendo del vector inicial $p_0(0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 1)$, las frecuencias relativas de los mono y dobles híbridos rápidamente decrece, en la forma mostrada en la **Tabla 7**. En esta tabla, el único estado absorbente no-letal crece en la forma que se muestra en la **Figura 4**.

Para ambos casos selectivos, esto es, con ventajas o desventajas entre los mono y doble híbridos, las tablas y curvas para el genotipo no letal A resultan muy similares que las mostradas en la **Tabla 7** y **Figura 4**, luego, las mismas conclusiones surgen y han sido omitidas en este trabajo.

Hemos considerado solamente dos casos límites, 1 y 2, para genes totalmente independientes y totalmente ligados, pero para diferentes locaciones en el mismo cromosoma, existen intercambios (*crossing-over*) entre ambos genes. Luego, las probabilidades entre los estados EE(9) y

JJ(10) son distintos de cero. Si consideramos las probabilidades entre JJ(10) y EE(9) como consecuencia del intercambio (*crossing-over*) las mismas conclusiones que para el caso de segregación independiente aparecen, en la misma forma que se muestra en la **Figura 4** y **Tabla 7**.

Tabla 7. Los estados letales han sido excluidos de la tabla; las frecuencias relativas están normalizadas.

	Número de generaciones					
	1	2	3	4	5	6
EE(9)	0.444	0.160	0.05	0.014	0.004	0.0009
DD(8)	0.222	0.240	0.172	0.104	0.055	0.0215
BB(7)	0.222	0.240	0.172	0.104	0.055	0.0215
AA(1)	0.360	0.360	0.605	0.78	0.880	0.9400

En otras palabras, solamente el genotipo JJ(10) para genes de ligadura completa (despreciable "crossing-over") permite mantener el segmento heterótico definido por los alelos letales I_1 y I_2 y los sistemas letales balanceados resultan excelentes marcadores para el estudio del segmento.

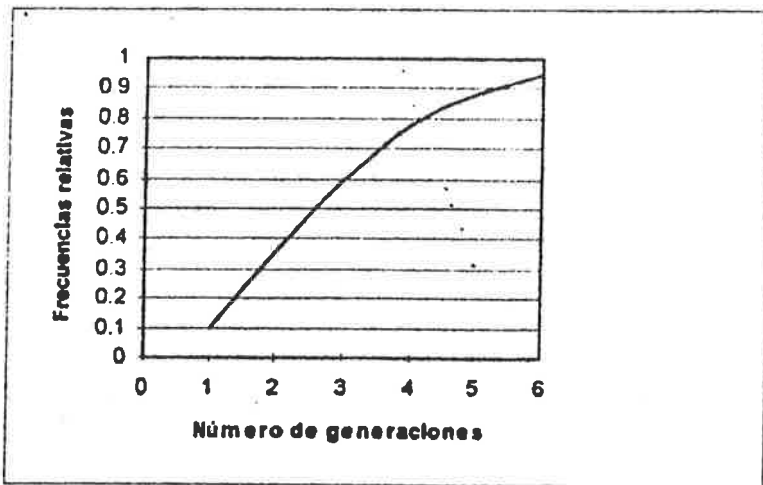


Figura 4 – Evolución del genotipo absorbente no letal A.

CONCLUSIONES

Para la segregación independiente (ligamento muy débil), los mono y doble híbridos desaparecen de la población, cuando el doble híbrido E, es el único genotipo incluido en el análisis teórico. En efecto, para la segregación independiente no existen diferencias entre los doble híbridos E y J. En este caso, partiendo del genotipo E, los letales decrecen en el campo y resultan poco útiles como marcadores, porque el genotipo no letal A claramente domina entre los genotipos que sobreviven y los alelos letales I_1 y I_2 permanecen escondidos como recesivos entre los mono y doble híbridos y estos genotipos se confunden fenotípicamente con el genotipo no letal A.

Por el contrario, cuando los letales se encuentran en cromosomas separados (sistema balanceado J, **Figura 1**) para sistemas totalmente ligados, solamente este genotipo sobrevive en la población y el genotipo A no aparece. En otras palabras, si n es el número de generaciones y se parte del vector inicial $p_0(0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 1)$, para la matriz P dada en la **Tabla 4**, el genotipo J es el único genotipo no letal en la población.

Resulta claro, que los alelos letales en oposición deben ser muy próximos sin posibilidades de entrecruzamientos (*crossing-over*) entre ambos genes.

El análisis teórico revela la permanencia de 6 generaciones de asociación del rendimiento con los factores letales.

RESUMEN

En este trabajo, estamos interesados en el problema de la existencia de pocos grupos de ligamento, en los cuales están asociados genes letales con factores que rigen los rendimientos en especies de interés agronómico. Esta hipótesis surge de las experiencias que muestran la presencia de sistemas de letales balanceados en la naturaleza, de tal modo que mantienen

un pequeño ligamiento de cromosoma heterótico expresando vigor híbrido aplicable al mejoramiento genético de los cultivos SALERNO [7-8-14 al 18].

Resulta por tal motivo importante predecir teóricamente el número de generaciones en las que los sistemas balanceados conservan su naturaleza, en razón de conseguir heterosis permanente sin problemas de recombinación.

Obtener vigor híbrido o heterosis en pequeños segmentos y poder perpetuarse varias generaciones implicaría un ahorro económico considerable al no tener que comprar semilla híbrida todos los años.

Para el análisis teórico se ha utilizado la teoría de cadenas markovianas absorbentes, discretas en espacio y tiempo, adaptables a los cultivos. Este modelo revela la permanencia de estos sistemas balanceados asociados a factores de rendimiento hasta 6 generaciones de producción.

Palabras-clave: Genes letales, análisis teórico, cadenas markovianas.

RESUMO

Recentemente numerosos estudos experimentais têm mostrado que caracteres quantitativos são controlados por alguns fatores de efeito importante, e deram credibilidade às conclusões de que os loci maiores existem e que se deve estudá-los. Estas experiências estão intimamente relacionadas com sugestões prévias de vários autores sobre a associação de genes de infertilidade letal com fatores de produção.

Neste artigo, analisou-se a evolução de um pequeno segmento com alelos letais recessivos em um ou dois loci, concluindo que o sistema letal balanceado é o único dos genótipos com alelos letais que permanecem na população após um pequeno número de gerações. Podem ser considerados como excelentes marcadores para estudos do segmento, quan-

do os loci estão próximos o suficiente para considerar o *crossing-over* desprezível.

Para a análise teórica foi utilizada a teoria de Cadeias de Markov discretas no espaço e tempo, ver BHARUCHA-REID (1960); SORARRAIN, BOGGIO & OCAMPO (1980) e BOSSO, SARARRAIN e & FAVRET (1960) que dão especial atenção a estes processos evolutivos.

Palavras-chave: Fatores genéticos letais, análise teórica, cadeias de Markov.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer al Ing. Agrónomo Marcelo Esteves y al estudiante Martín Delucis por el tipeado y diseño de tablas y figuras.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

1. APIRION, H. and D. ZOHARY (1961). Chlorophyll lethal in natural populations of the archard grass (*Dactylis glomerata* L.). *Genetics*: 393-399.
2. BOSSO, J.A., O.M. SORARRAIN, and E.A. FAVRET (1969). Application of finite Markov chains to sib mating populations with selection, *Biometrics*, 22(1): 17-26.
3. BURNHAM, Ch.R. (1993). Balanced lethal form chromosome 6, *Maize Genetics Cooperation Newsletter*, 67: 101.
4. CARSON, H.L. (1967). Permanente heterozygosity, *Evolutionary Biology*, 1: 168-193.
5. CRUMPACKER, D.W. (1967), Genetics load in maize (*Zea mays* L.) and other cross fertilized plants and animals. *Evolutionary Biology*, 1: 396-415.
6. EBENHART S.A., and C.O. GARDNER (1966). A general model for

- genetic effects. *Biometrics* 22: 864-881.
7. FAVRET, E.A., and G. RYAN (1966). Possible use of permanent partial heterozygosity in barley breeding. *Barley Newsletter*, 10: 122-123.
 8. FAVRET, E.A., and W. GODECK (1959). Índice de mutación espontánea en cebada y otras gramíneas. *Revista de Investigaciones Agrícolas*, 13: 3.
 9. GARDNER, C.O., and S.A. EBERHART (1966). Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *Biometrics* 22: 439-451.
 10. GUSTAFSSON, A. (1946). The effect of heterozygosity on variability and vigor, *Hereditas*, 33: 575-575.
 11. KIMURA, M. (1956). A model of a genetic system which leads to closer linkage by natural selection. *Evolution*, 10: 278-287.
 12. MODE, Ch. (1958). A mathematical evaluation for the co-evolution of obligate parasites and their host. *Evolution*, 12: 158-165.
 13. MULLER, H.J. (1950). Our load of mutations. *Am.J.Hum.Gen.* 2: 111-176.
 14. SALERNO, J.C. (1981). Utilización de los sistemas letales balanceados en maíz. *Actas Jornadas de Genética Aplicada del Nordeste Argentino*. SAG: 43-51.
 15. SALERNO, J.C. (1989). Aprovechamiento de los factores letales en el mejoramiento genético. *Bol. Genét.* 15: 67-72.
 16. SALERNO, J.C. and E.A. FAVRET (1984). Interaction among lethal genes in two lines of maize (*Zea mays L.*). *Genetics*, 107 (1): 93.
 17. SALERNO J.C., E.A. FAVRET and C.O. GARDNER (1986). Heterotic regions in the maize genome. *Agronomy Abstracts*, 80.
 18. SALERNO J.C. y E.A. FAVRET (1994). 17 años de letales balanceados en maíz. *Mendeliana*, (supl.) 11(1): 82-86.
 19. SARARRAIN O.M., R. BOGGIO R., and E.A. FAVRET (1979). A mathematical model for the evolution of a host-pathogen system. *Mathematical Biosciences*, 47: 1-13.
 20. SORARRAIN O.M., R. BOGGIO and J.C. OCAMPO (1980). Continuous and discontinuous Markov-chains for mastitis infection. *Mathematical Biosciences*, 52: 277-287.