



MODELS MATEMÀTICS I DE SIMULACIÓ DEL POLIMORFISME CROMOSÒMIC

PRODUÏT PER INVERSIONS

Memòria presentada per
optar al grau de Doctor
en Biologia per la Univer-
sitat de Barcelona per
en

JORDI OCAÑA I REBULL

Vist i Plau
El Director de la Tesi

Dr. ANTONI PREVOSTI I PELEGRIN
Catedràtic de Genètica
Director del Departament de Genètica
Facultat de Biologia
Universitat de Barcelona

Barcelona, Setembre de 1981.



6. MODELS FINITS DEL POLIMORFISME CROMOSÒMIC.
MODELS DE COMPETICIO.

6. MODELS FINITS DEL POLIMORFISME CROMOSÒMIC. MODELS DE COMPETI- CIO.

6.1. Descripció del model

Les mateixes qüestions tractades a la secció 6: l'establiment de polimorfismes cromosòmics i el seu manteniment, poden ésser analitzades mitjançant altres models. En aquesta secció definim i estudiem un model de simulació finita, la realització pràctica del qual està basada en el sistema SGEN descrit a l'apartat 4 de materials i mètodes i a l'apèndix 5.

El model d'aquesta secció concorda amb el de la secció 5 en els següents aspectes:

- a) No hi ha ensolapament de generacions.
- b) L'aparellament és totalment aleatori.
- c) Tots els loci es consideren a la mateixa distància i lligats.
- d) Als processos amb selecció s'avalua el valor fenotípic implicat a la selecció (representat per una sola variable) d'una manera totalment additiva, segons un mètode equivalent a l'expressió 5.2.16

$$F = \sum (x_i + y_i)$$

Contràriament, ambdós models es diferencien als següents punts:

a) La deriva no és un factor a introduir addicionalment al model sinó que n'és part integrant. Concretament es tracta d'un model de simulació finita d'una població d'una grandària efectiva de 400 individus.

b) Fraser i Burnell (1970) suggeriren que a l'estudi de conjunts de loci lligats, el pas de 6 a més loci pot representar un canvi qualitatiu important a les característiques del sistema. Al present model s'estudien 8 loci lligats i relacionats amb la selecció) els quals a la seva vegada en algunes simulacions estan lligats amb un altre conjunt de 8 loci, situats a continuació dels primers a l'estructura cromosòmica estàndard. El segon grup de 8 loci és o bé neutre o bé està relacionat amb les probabilitats de dispersió a alguns dels processos amb medi subdividit.

c) La simulació de la recombinació té dues fases. A la primera es genera un nombre de "quiasmes" segons una distribució estadística determinada. A continuació aquests quiasmes es reparteixen a l'atzar per les unions entre loci. Cada "quiasma" implica un canvi del cromosoma "copiat" a la producció d'un gamet per part d'un genotip concret, però no forçosament un esdeveniment de recombinació entre els dos loci veïns afectats ja que la coexistència de dos quiasmes (o qualsevol altre nombre parell de quiasmes) entre dos loci veïns (la qual cosa per altra banda és poc probable) fa que es continuï copiant el mateix cromosoma, ja que un canvi anul·la l'altre.

En principi, seguint el procediment de Wills i col·laboradors, vàrem considerar que el nombre de quiasmes produïts a la generació d'un gamet seguia una distribució de Poisson, però les afirmacions d'aquest autor en el sentit que la forma concreta de la distribució d'aquesta variable (diguem-ne NQ) no és gaire important, corroborades per observacions pròpies provant el sistema SGEN, més les dades experimentals recopilades per Sybenga (1975) que indiquen que rarament és correcta la suposició de distribució de Poisson, amb índexos d'agregació $IA = \frac{S_{NQ}^2}{NQ}$ sistemàticament menors que 1, valor propi de la distribució de Poisson, juntament amb la major simplicitat i rapidesa dels programes necessaris, feren que consideréssim a la variable aleatòria "nombre de quiasmes" distribuïda segons una binomial de paràmetres $p = \frac{15}{16}$ i $n=4$ pel cas de tots els 16 loci considerats, que pels 8 primers loci, implicats amb la selecció, es converteix en $p = \frac{7}{16}$ i $n=4$. La mitjana i la variància són $n \cdot p = 4 \times \frac{15}{16} = 3.75$ i $np(1-p) = 4 \times \frac{15}{16} \times \frac{1}{16} = 0.234375$ pels 16 loci i $n \cdot p = 4 \cdot \frac{7}{16} = 1.75$, $np(1-p) = 4 \cdot \frac{7}{16} \cdot \frac{9}{16} = 0.984375$, amb índexos d'agregació $\frac{0.234375}{3.75} = 0.0625$ i $\frac{0.984375}{1.75} = 0.5625$ respectivament.

A l'apèndix 3 trobem la distribució de la variable aleatòria "nombre d'esdeveniments de recombinació observables a la producció d'un gamet", demostrant que el nombre mitjà de recombinacions és de 1.44 si es consideren solament els 8 primers loci

i de 3.1 considerant tots 16 loci.

d) La selecció, a aquells processos on és present, és de tipus "tou" en el sentit que és dependent, alhora, de la freqüència (com passa habitualment amb caràcters mètrics) i de la densitat. A la secció anterior la selecció la consideràvem "dura" (independent de la freqüència i de la densitat) pel cas de medi no subdividit, o solament dependent de la freqüència pel cas de medi subdividit, al model de Levene generalitzat.

La selecció "tova" considerada és una competició entre preadults segons el següent esquema:

1) Els nous individus produïts (zigots, larves, preadults ...) ocupen cada un una i solament una "casella" del "medi". Són repartits segons algun procediment que descriurem més endavant.

2) Si la casella on és introduït un preadult ja és ocupada per un altre, ambdós "compeixen", de la manera següent:

3) S'avalua el fenotip d'ambdós, exactament de la mateixa manera totalment additiva que a la secció anterior (expressió 5.2.16)

$$F = \sum_{i=1}^L (x_i + y_i) , \quad \text{on } L \text{ és el nombre de loci seleccionats.}$$

4) Diguem-ne F_1 del fenotip de l'individu tot just arribat i F_2 del fenotip de l'individu ja present, sigui O l'òptim pel medi (o clapa del medi) on són, si

$$W_m - (O - F_1)^2 > W_m - (O - F_2)^2 \quad (5.1.1)$$

aleshores el nou individu substitueix a l'anterior ocupant de la casella de medi, en cas contrari l'antic ocupant roman al seu lloc. El "perdedor" és eliminat. Quan arriba el moment, els preadults que encara romanen al medi substitueixen a la generació anterior d'adults i passen a aquest estat. La constant W_m té el mateix sentit que a la secció 5. (6.1.1) es pot convertir en $(O - F_1)^2 > (O - F_2)^2$, la qual cosa és equivalent a

$$|O - F_1| > |O - F_2| \quad (5.1.2)$$

ja que solament importa el rang d'aquests valors. Aquesta és l'expressió, més ràpida de càlcul, que efectivament utilitzem als programes.

Pel cas de medi no subdividit considerem un òptim $O=8$, és a dir, intermig. Pel cas de medi subdividit (sempre considerem $n=2$ subdivisions o clapas) considerem uns òptims $O_1=4$ per la primera clapa i $O_2=12$ per la segona. La taula 6.1.1 indica els valors de $|O-F|$ pels diferents òptims O i valors fenotípics F . A l'apèndix 2 trobem les expres-

sions que permeten calcular les viabilitats dels diferents genotips i on es comprova que són dependents de la freqüència i de la densitat.

Un esquema de selecció semblant és l'analitzat per Wills (1978). Aquest autor estudià una mena de competència segons els rangs dels genotips quant al seu grau global d'heterozigosi. Sota les condicions summament restrictives del seu model (totes les simplificacions dels present models més la suposició de població infinita, manca de lligament i desequilibri gamètic i la consideració que si hi ha equilibris polimòrfics, tots ells es donen a la mateixa freqüència) obtinguè que les poblacions poden mantenir graus summament alts de polimorfisme. En aquesta secció estudiem poblacions, finites, sota un règim selectiu semblant llevat del fet que el caràcter segons el qual s'ordenen els genotips no és un tant lligat al polimorfisme com el grau d'heterozigosi, sinó l'allunyament d'un caràcter mètric a un òptim.

e) Quan el medi es considera subdividit en n clapes, la dispersió dels preadults per les clapes, es pot realitzar de les maneres següents:

1) a l'atzar: totalment independent de la història passada i del genotip. Quan es dona aquest cas, la dispersió coin-

F	$O=8$ $ O-F $	$O_1=4$ $ O_1-F $	$O_2=12$ $ O_2-F $
0	8	4	12
1	7	3	11
2	6	2	10
3	5	1	9
4	4	0	8
5	3	1	7
6	2	2	6
7	1	3	5
8	0	4	4
9	1	5	3
10	2	6	2
11	3	7	1
12	4	8	0
13	5	9	1
14	6	10	2
15	7	11	3
16	8	12	4

Taula 6.1.1.

cideix amb la de la secció anterior.

2) segons condicionament: els preadults són introduïts a la clapa d'on procedeix un dels progenitors, en aquest cas el segon. Amb això pretenem estudiar el possible efecte de l'imprinting quant al lloc d'origen del progenitors (recorrem l'apartat 3.4.2).

3) dependent del genotip: quan es produeix un aparellament, la descendència és dipositada segons unes probabilitats dependents del genotip del segon individu aparellat. Una part del genotip, diferent de la implicada a la competició, s'avalua additivament, de la mateixa manera que abans. Si P és aquest valor fenotípic i P el fenotip màxim pels loci implicats, la probabilitat que un descendent de l'aparellament sigui dipositat a la clapa j es fa

$$P_r(j) = \frac{P_m - |PO_j - P|}{\sum_{i=1}^n (P_m - |PO_i - P|)} \quad (6.1.3)$$

on PO_j és cert fenotip òptim quant a la probabilitat de depositar els zigots a la clapa j , $0 \leq PO_j \leq P_m$.

Hem considerat $PO_1=14$ i $PO_2=2$ per tal que els genotips constituïts majoritàriament d'al·lels 1 tinguin tendèn

P	$\frac{P_m - PO_1 - P }{2P_m - (PO_1 - P + PO_2 - P)}$	$\frac{P_m - PO_2 - P }{2P_m - (PO_1 - P + PO_2 - P)}$
0	0.125	0.875
1	0.16	0.83
2	0.2	0.8
3	0.25	0.75
4	0.3	0.7
5	0.35	0.65
6	0.4	0.6
7	0.45	0.55
8	0.5	0.5
9	0.55	0.45
10	0.6	0.4
11	0.65	0.35
12	0.7	0.3
13	0.75	0.25
14	0.8	0.2
15	0.83	0.16
16	0.875	0.125

$$(P_m = 16 \quad PO_1 = 14 \quad PO_2 = 2)$$

Taula 6.1.2.

cia d'anar a la primera subdivisió del medi i els genotips majoritàriament constituïts d'alels 0 a la segona. La taula 6.1.2 indica les probabilitats d'elecció segons el fenotip P.

f) Les inversions no han d'implicar forçosament a tots els loci estudiats.

El model admet (i aixó passa normalment) la coexistència d'un nombre indeterminat d'ordenacions cromosòmiques diferents. També és possible definir estructures cromosòmiques produïdes per un nombre indeterminat d'inversions imbricades sobre una estructura estàndard, però als processos realitzats només hem considerat l'existència d'inversions sobre estàndard, no d'inversions sobre aquestes darreres; en canvi sí que es pot donar el cas d'estructures produïdes per dues inversions disjunctes o no ensolapades, produïdes a dos instants diferents, i possiblement a dos gamets diferents, i que s'hagin ajuntat per recombinació.

Considerem que la recombinació és suprimida totalment a les zones heterozigòtiques per inversions i que l'heterozigosi estructural només afecta aquestes zones.

La figura 6.1.1 indica l'esquema general de totes les simulacions que hem realitzat. Alguns casos particulars impliquen

modificacions concretes que ja indicarem en cada cas. Sobre els passos principals indicats a la figura 6.1.1 es podrien fer els següents comentaris addicionals:

(1) és una elecció totalment aleatòria, amb igual probabilitat i total independència s'escullen dos individus de la població com a progenitors a un aparellament.

(2) Cada individu elegit a (1) produeix un gamet segons les probabilitats de recombinació indicades abans i segons l'estructura cromosòmica. Igual que a la secció 6 suposem que l'heterozigosi estructural no implica cap disminució de la fecunditat.

(3) la introducció de zigots al medi es realitza de la manera següent:

a) si el medi està subdividit, l'elecció de la clapa o subdivisió on aniran a parar ja ha estat descrita abans; com sabem hi ha tres possibilitats: a l'atzar, segons condicionament o dependent del genotip.

b) Dins de la subdivisió (o dins de tot el medi, si no està subdividit)

b.1) si la subdivisió encara no és plena de zigots, el format de nou ocupa el primer lloc lliure.

b.2) Si la subdivisió ja és plena:

* Si hi ha selecció, el nou individu és col·locat a l'atzar a una casella i competeix amb l'ocupant

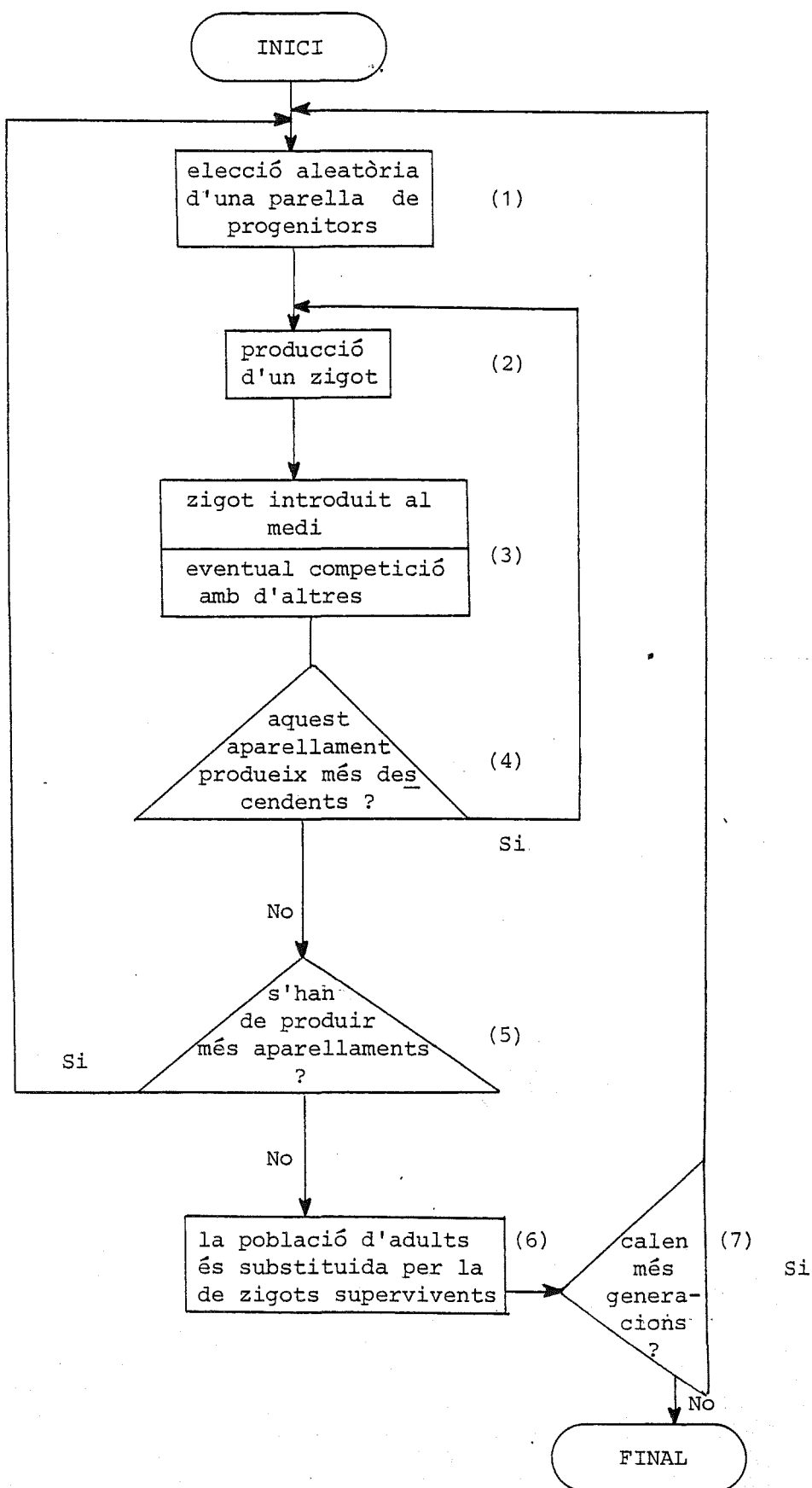
* Si no hi ha selecció (es tracta d'una simulació "control") el nou individu es perd.

(4) El nombre de descendents de cada aparellament en principi el varem considerar com una variable aleatòria amb distribució de Poisson, però hem comprovat que és essencialment igual (menys variable) i més ràpid considerar-lo un nombre fix, concretament 4.

(5) El nombre d'aparellaments (eleccions aleatòries de dos progenitors, seguides dels esdeveniments condicionals associats: formació de gamets, formació de zigots, introducció al medi, etc...) que produeixen la generació següent el fixem en 250. Per tant, a cada generació es produeixen 1000 zigots.

(6) El nombre de zigots (igual al de caselles del medi) és el mateix que el d'adults. Aquest pas implica purament la substitució dels adults pels zigots supervivents. El nombre d'adults el fixem en 400 (o el de cromosomes en 800). Per tant, si hi ha selecció, 1000 zigots competeixen per produir 400 adults.

figura 6.1.1



6.2. L'aparició de polimorfismes cromosòmics a partir d'inversions produïdes de nou.

Segons l'esquema general descrit a l'apartat anterior, hem realitzat una primera sèrie de simulacions per estudiar la velocitat d'increment del grau de polimorfisme cromosòmic, mesurat segons el conegut índex de Shanon

$$I = - \sum_{i=1}^m p_i \log_2 p_i$$

on p_1, p_2, \dots, p_m indiquen les freqüències relatives de les diferents ordenacions cromosòmiques o dels diferents cariotips (o dels diferents al·lels si estudiéssim el polimorfisme d'un locus al·loenzimàtic, etc...). També hem obtingut algunes dades sobre polimorfisme al·lèlic que tractarem de relacionar amb el polimorfisme cromosòmic.

Intentem estudiar la relació entre l'augment de polimorfisme i tres factors, concretament:

1) La selecció, factor del qual considerem dos nivells:

* absència de selecció: simulacions "control", realitzades en condicions de neutralitat.

* selecció: competició entre preadults.

2) La coadaptació prèvia, també amb dos nivells:

- * absència de coadaptació: processos realitzats a partir de poblacions generades de nou, a l'atzar.
- * presència de coadaptació: els processos es realitzen partint de poblacions que han experimentat 50 generacions prèvies de selecció, en absència d'inversions.

3) L'estructura del medi, amb quatre nivells:

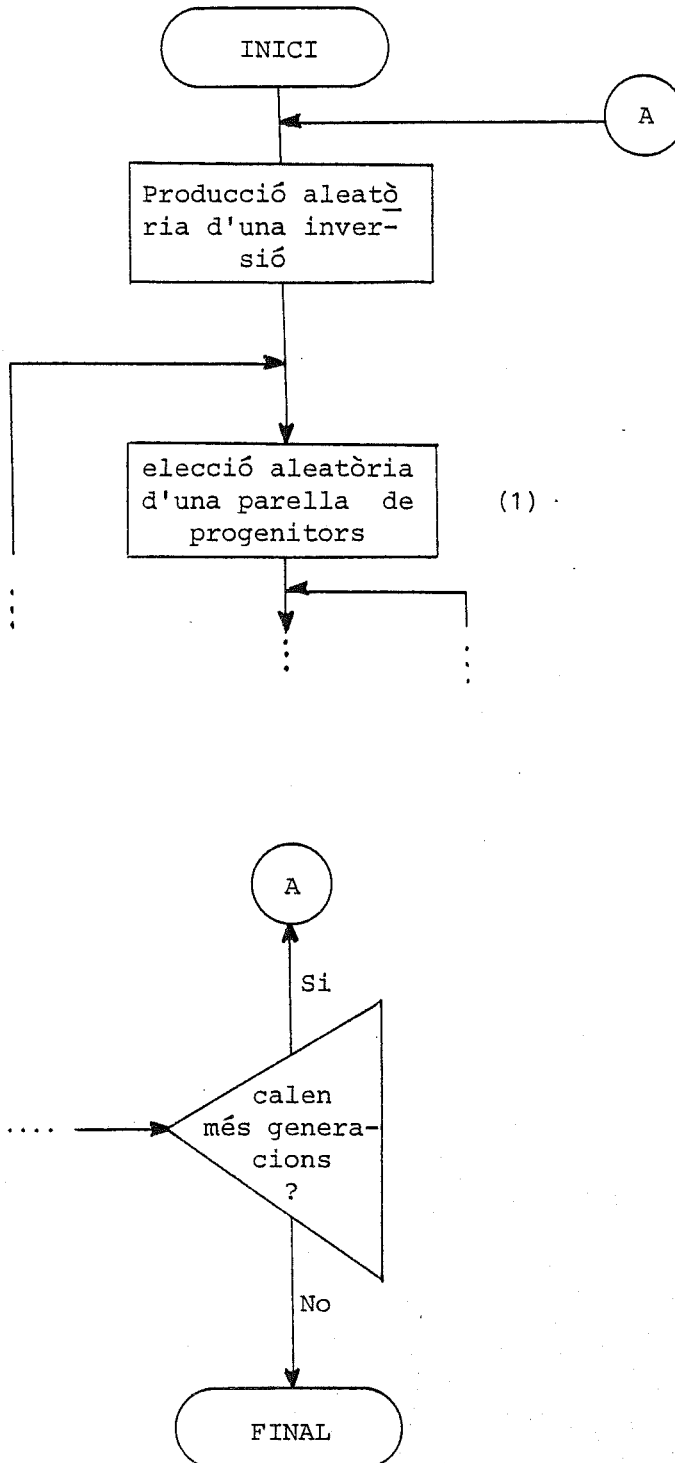
- * Medi no subdividit
- * Medi subdividit en dues parts. Com ja hem indicat a l'apartat anterior, diferenciem tres modalitats de dispersió dels zigots:
 - ** a l'atzar.
 - ** segons condicionament
 - ** en funció del genotip

Tots els processos consten de 50 generacions a part de les 50 de coadaptació prèvia) de simulació de l'evolució de les poblacions estudiades, sota les condicions definides per alguna de les 16 combinacions possibles dels nivells dels tres factors estudiats. A cada generació es simula l'aparició d'una inversió, totalment a l'atzar ja que afecta un dels 800 cromosomes present escollit amb equiprobabilitat, i amb els punts de trencadura

independents i uniformment distribuïts. Caldrà, per tant, afegir un pas addicional a la figura 6.1.1, entre l'inici i el pas (1): la producció d'una inversió (figura 6.2.1).

Del paràgraf anterior se'n dedueix que es produeixen 50 inversions a cada simulació, una per generació. Això implica una taxa de mutacions cromosòmiques massa gran per ésser real, l'hem feta expressament gran per poder treure algunes conclusions després d'un nombre relativament petit de generacions i sense cap pretensió de fer afirmacions vàlides quantitativament sino solament qualitativament, per exemple sobre quines són les condicions que més afavoreixen l'increment d'inversions produïdes de nou. Potser només tenim un model aproximadament vàlid d'una població sotmesa a irradiació productora d'inversions. De tota manera, com la majoria de noves inversions es perden per atzar, potser la freqüència de producció d'inversions és relativament gran comparada amb la d'inversions que realment arriben a observar-se. Per 16 loci, els punts de trencadura poden ésser qualsevol de les 15 unions entre loci; cada tipus d'inversió té per tant una probabilitat de produir-se de $2 \times \frac{1}{15} \times \frac{1}{15} = 8.8 \times 10^{-3}$, de manera que la probabilitat que la mateixa inversió es produeixi com a mínim una segona vegada, dependent del nombre N_g de generacions que resten, és $1 - (1 - 8.8 \times 10^{-3})^{N_g}$, que per exemple per $N_g = 49, 25, 10$ i 1 dóna uns valors 0.35, 0.20, 0.09 i 8.8×10^{-3} respectivament, relativament alts. No es pot considerar estrictament com una mutació no recurrent tal com seria desitja-

figura 6.2.1



ble per fer el model més realista. Allò més probable és que les inversions suposadament repetides en realitat siguin diferents, implicant els mateixos loci dels estudiats però difícilment amb el mateixos punts de trencadura. La consideració de la possibilitat anterior complicaria molt els programes. Hem preferit ignorar-la amb l'esperança que, com la probabilitat que una inversió produïda de nou no es perdi és molt menor que el valor 8.8×10^{-3} (vegeu més endavant), la probabilitat de coexistència de dues inversions (suposadament) repetides és molt més petita que els valors anteriors i rarament hi haurà tal coexistència. Efectivament, a tot els processos realitzats només s'ha donat un cas (inversió (4,12) del cas amb selecció, medi subdividit i dispersió a l'atzar, i coadaptació prèvia.

Hem realitzat una simulació per cada una de les combinacions dels nivells dels tres factors (figura 6.2.2). Encara que la subdivisió del medi s'associa a diferències a l'eficàcia d'un mateix genotip i ha d'ésser irrellevant al cas neutre, i la coadaptació prèvia sembla que, en principi, només ha d'afectar a l'evolució posterior quan hi ha selecció, hem simulat totes les possibles combinacions, per tenir un típic diseny de tres factors amb interaccions i que tota combinació de nivells dels factors tingui el seu corresponent cas control.

Les anàlisis realitzades són estadísticament correctes, totes les hipòtesis que fem son comprovables amb aquest diseny,

3^{er} factor

			medi no subdiv.	dispersió aleatòria	dispersió seg. condicionament	dispersió dep. genotip
neutra- litat	2 ^o factor	no coadaptació				
		coadaptació				
selecció	2 ^o factor	no coadaptació				
		coadaptació				

figura 6.2.2.

de tota manera sembla que una sola rèplica per casella és massa poc. Certament hem preferit sacrificar la potència de l'anàlisi estadística a l'obtenció d'una visió global per bastants factors. Als processos descrits a l'apartat següent, per menys condicions experimentals, es simulen més rèpliques per cas. No obstant el tipus de manegament de les llavors aleatòries realitzat pel sistema SGEN minimitza parcialment la importància de la manca de rèpliques, ja que cada tipus d'esdeveniment important té la seva pròpia llavor de nombres aleatoris, la manca o l'addició d'una condició experimental afecta la seva llavor aleatòria, però la seqüència d'esdeveniments en els altres aspectes queda inalterada (vegeu l'apèndix 5 on aquesta qüestió es discuteix més a fons). Per tant, mantenint tots els altres factors constants, dos processos que difereixin en un nivell d'un factor es poden considerar perfectament comparables i amb les diferències atribuïdes amb gran versemblança a les diferències en aquell factor.

La taula 6.2.1 indica els valors de polimorfisme cromosòmic en bits, per les diferents condicions experimental, i per les generacions 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45 i 50 de la fase de producció d'inversions, i a les figures 6.2.3 a 6.2.10 hi ha la gràfica del polimorfisme en funció del nombres de generacions passades.

La taula 6.2.2 indica els cariotips presents després de 50 generacions de producció d'inversions i les seves freqüències per tota la població i, pels casos amb subdivisió del medi, a cada clapa.

A la taula 6.2.3 hi ha les ordenacions cromosòmiques presents, després de 50 generacions de producció d'inversions, i la seva freqüència, a la població global i a cada subdivisió del medi.

La taula 6.2.4 presenta els valors de polimorfisme segons l'index de Shanon associats a les freqüències cariotípiques (I_c) i a les freqüències d'ordenacions cromosòmiques (I_o), els valors de l'estadístic khi-quadrat per provar l'existència d'equilibri de Hardy-Weinberg (χ_w^2) globalment i a cada clapa del medi quan està subdividit, i l'estadístic khi-quadrat per la prova d'homogeneïtat entre subdivisions del medi, segons les freqüències cariotípiques (χ_{HC}^2) i segons les d'ordenacions

cromosòmiques (χ^2_{HO}). Tots els valors de l'estadístic khi-quadrat van acompanyats dels graus de llibertat (g.d.l.l) i del signe + o - segons que siguin significatius o no a un nivell de significació $P = 0.05$. Per evitar freqüències esperades massa petites al càlcul dels estadístics khi-quadrat, totes les ordenacions amb baixa freqüència les hem incloses amb l'ordenació de la qual podrien provenir per producció d'una nova inversió. Sembla que aquest procediment en aquest cas, és menys distorsionador que l'habitual d'ajuntar totes les classes amb baixa freqüència en una sola.

Les freqüències esperades obtingudes no compleixen la norma de ser superiors, totes elles, a 5. Aquest criteri hom està veient que és excessivament restrictiu. En particular, pel cas de proves d'homogeneïtat $2 \times k$, Lewontin i Felsenstein (1965) han demostrat que amb freqüències com les obtingudes segons el criteri d'unió de classes que hem emprat, la prova khi-quadrat és perfectament vàlida.

La Taula 6.2.5 dóna una llista de totes les inversions finalment presents juntament amb el valor de dues variables que intenten caracteritzar-les. La primera és la proporció de loci "selectius" (de la part del genotip implicada amb la competició: loci 1 al 8) continguts a la inversió i que presenten l'al·lel 1, respecte del total de loci selectius continguts a la inversió. Intenta donar una idea de la "composició" de

la inversió, en el sentit que si la majoria de loci selectius continguts a la inversió presenten l'al·lel 1, valdrà aproximadament 1, si la majoria són 0 valdrà aproximadament 0, i si la inversió té una composició equilibrada, aquesta variable serà propera a 0.5. Aquesta variable la indiquem C_1 . La segona variable (L_1) és el nombre de loci seleccionats que estan implicats a la inversió. Dóna una idea de la llargada de la inversió, considerada com la part de genoma selectiu que afecta.

Un valor de 0 vol dir que no afecta cap loci selectiu, un valor 8 implica que tots són afectats. A la mateixa taula, hi ha els valors equivalents als anteriors però pels loci 9 a 16, que pel cas de dispersió dependent del genotip codifiquen el fenotip que determina les probabilitats de dipositar els zigots. Les variables les indiquem com C_9 i L_9 . L_1 i L_9 , també poden indicar-se com un tant per cent de loci selectius afectats, aquests valors són a la dreta dels corresponents valors absoluts.

Els valors de C_1 i C_9 de les ordenacions (4,12) i (1,2)+(4,12) del cas amb selecció, medi subdividit amb dispersió a l'atzar i coadaptació prèvia requereixen un comentari apart ja que ambdues ordenacions són portadores de la inversió (4,12) l'única que s'ha produït dos cops i no s'ha perdut, sobre gamets amb constitució diferent, de manera que hi ha certa variabilitat en el contingut gènic d'aquesta inversió. Els valors de C_1

i C_9 expressats a la taula corresponen als valors mitjans. La multiplicitat de constitució gènica d'aquesta inversió es podria considerar com causada per una doble recombinació dins de la zona invertida. No creiem que tingui gaire importància, sobretot havent-hi una constitució gènica clarament modal, dominant, amb $C_1=0.8$ i $C_1=0.29$ per (4,12) i (1,2)+(4,12) respectivament.

Finalment, la taula 6.2.6 indica el promig de loci heterozigòtics, pels loci 1 al 8 (\bar{H}_1), pels loci 9 al 16 (\bar{H}_9) juntament amb les variàncies (S_1^2 i S_9^2 , respectivament), per tota la població i per cada clapa per separat.

La distribució de l'index de Shanon de diversitat és desconeguda. Com que es tracta d'un sumatori, és versemblant pensar que, per molts sumands, la seva distribució sigui aproximadament normal, però aquesta no és la situació de les dades amb les quals estan calculats els índexos de la taula 6.2.4. Hem considerat que seria més correcte utilitzar mètodes no-paramètrics a l'anàlisi estadística de la informació proporcionada per les simulacions.

En una primera aproximació hem realitzat la prova dels signes-rangs de Wilcoxon, per dades aparellades, per comparar el grau medià de polimorfisme de totes els processos realitzats sota selecció durant la fase de producció d'inversions amb

el grau medià de polimorfisme de tots els realitzats en condicions de neutralitat. Hi ha un aparellament natural entre dades, ja que fixada una combinació dels nivells dels altres factors (coadaptació prèvia i subdivisió del medi) cada valor obtingut en condicions de selecció té una rèplica en condicions de neutralitat. Les variables estudiades són I_C (polimorfisme segons les freqüències cariotípiques indicades a la taula 6.2.2) o I_O (polimorfisme segons les freqüències d'ordenacions cromosòmiques, de la taula 6.2.4). Es poden considerar contínues. És indiferent la variable emprada (I_C o I_O) ja que els rangs i els signes de les diferències, a ambdós casos, són els mateixos. Indicarem I_N l'index de polimorfisme en condicions de neutralitat i I_S en condicions de selecció. La hipòtesi nul·la (H_0) i l'alternativa (H_1) es poden indicar

$$H_0 \quad \text{Prob} [I_N < I_S] = \frac{1}{2}$$

$$H_1 \quad \text{Prob} [I_N < I_S] > \frac{1}{2}$$

és a dir contrastem la hipòtesi nul·la d'igualtat, "és igualment probable que el polimorfisme en condicions de selecció superi al polimorfisme en condicions de neutralitat", enfront a l'alternativa que diu que és més probable que I_S superi a I_N que la cosa contrària. Segons Hollander i Wolfe (1973) és correcta l'aplicació del mètode encara que les condicions experimentals siguin diferents entre parelles.



El valor obtingut de la suma de rangs de diferències a les quals $I_S > I_N$ és $R^+ = 30$. (Taula 6.2.8-I). Per un nivell de significació $P=0.055$ la regió de rebuig de la hipòtesi nul·la està definida pels valors $r \geq 30$, de manera que es pot rebutjar la hipòtesi nul·la i acceptar que $P[I_N < I_S] > \frac{1}{2}$, que és més probable la presència de valors de polimorfisme superiors en condicions de selecció. Si en lloc de l'alternativa H_1 definíssim la contrària

$$H'_1 \quad P[I_N < I_S] < \frac{1}{2}$$

la regió crítica estaria definida pels valors $r \leq 6$ i el valor R^+ seria clarament no significatiu.

La mateixa prova realitzada comparant la coadaptació prèvia amb l'absència de tal coadaptació, fixant cada combinació possible de neutralitat/selecció amb subdivisió del medi per formar les parelles, i la prova de Friedman per comparar, de la mateixa manera, els diferents nivells de subdivisió del medi donen respectivament uns valors $R^+ = 18$ (taula 6.2.8-I) i $\chi_r^2 = 0.9$ (taula 6.2.8-II) que són no significatius. Això seria explicable pel fet que, pel cas de neutralitat, teòricament no hi ha d'haver cap diferència entre els processos amb coadaptació prèvia i sense, de manera que aquesta manca de diferències pot enmascarar les diferències que es podrien trobar pel cas amb selecció. Quelcom semblant passaria quant a la subdivisió del medi. Però

si repetim les mateixes proves eliminant tots els casos amb neutralitat, tampoc no s'observa cap diferència significativa (taules 6.2.8-I i II). Certament no podem afirmar que no existeixi un efecte d'aquests factors sinó que, amb les poques observacions que resten, no és possible detectar cap efecte significatiu. Un aspecte de la relació entre versemblança de l'establiment de polimorfisme i coadaptació prèvia, lligat també amb la subdivisió del medi, el discutim més endavant en aquest apartat, avaluant certes probabilitats a priori. A l'apartat següent, amb més rèpliques, es compara estadísticament la probabilitat d'establiment de polimorfismes cromosòmics segons la subdivisió del medi.

Malgrat que sembli versemblant l'afirmació que en condicions de selecció, concretament de competició, és més probable l'establiment d'un polimorfisme cromosòmic, també cal admetre que l'augment en freqüència d'una inversió produïda de nou és altament dependent de la deriva, i que inclús en condicions de neutralitat una ordenació pot experimentar algun augment per atzar (recordem que aquesta afirmació la fem per una grandària efectiva de 400 individus). Les gràfiques 6.2.3 a 6.2.10 indiquem ben clarament les considerables oscil·lacions que pot presentar, per atzar, el grau de polimorfisme d'una població d'aquesta grandària. De tota manera la freqüència d'una nova ordenació, pel cas de neutralitat, mai no arriba a superar 0.05, després de 50 generacions, llevat del cas amb coadaptació prèvia

i dispersió dependent del genotip amb una freqüència 0.05125 per l'ordenació portadora de la inversió (1,12).

La suposició de relació entre selecció i major versemblança del polimorfisme és reforçada per les següents consideracions, de concordança entre el tipus de selecció i el tipus de polimorfisme:

Quan el medi està subdividit per tres casos amb selecció en què es desenrotlla un polimorfisme apreciable (coadaptació prèvia i dispersió a l'atzar, no coadaptació prèvia i condicionament i no coadaptació prèvia i dispersió dependent del genotip, amb polimorfismes $I_o=1.8381$, $I_o=0.2881$ i $I_o=0.8555$ respectivament) hi ha diferenciació significativa entre les freqüències cariotípiques (o les d'ordenacions cromosòmiques) presents a cada subdivisió del medi (valors χ_{HC}^2 i χ_{HO}^2 de la taula 6.2.4). Com sabem, el règim selectiu és diferent a cada clapa i com que les freqüències es refereixen als adults reproductors després de la competició és lògic que el polimorfisme present a cada clapa sigui diferent. De tota manera la selecció, a nivell d'una generació, no sembla molt intensa ja que a cap cas, ni per tota la població ni per cada clapa quan està subdividida, no hi ha allunyaments significatius de l'equilibri de Hardy-Weinberg (valors χ_W^2 de la taula 6.2.4).

M. SUBDIVIDIT DISPERSIÓ SEGONS CONDICIONAL		M. SUBDIVIDIT DISPERSIÓ DEP. DEL GENOTIP		
5	0.1141	0.1423	0.0969	0.0000
10	0.0889	0.4103	0.2758	0.1272
15	0.0454	0.0252	0.4778	0.0889
20	0.0504	0.2090	0.5574	0.4736
25	0.0454	0.1897	0.1759	0.7984
30	0.0889	0.1907	0.3056	0.7200
35	0.0252	0.1414	0.0252	0.4008
40	0.1557	0.1937	0.0454	0.3825
45	0.1804	0.5860	0.0454	0.4912
50	0.1423	0.4931	0.3946	0.4456
5	0.3901	0.0706	0.0454	0.0000
10	0.3233	0.2309	0.1687	0.1828
15	0.5328	0.1978	0.2985	0.5395
20	0.7626	0.3145	0.2187	0.6869
25	0.7260	0.4123	0.6557	0.5319
30	0.4570	0.4077	0.7144	0.4285
35	0.4548	0.5185	1.1452	0.0454
40	1.0453	0.8740	0.7980	0.1272
45	1.0595	1.2490	0.8694	0.1553
50	0.9189	1.4340	0.9739	0.0000

DISPERSIÓ SEGONS CONDICIONAM.			M. SUBDIVIDIT, DISPERSIÓ DEP. DEL GENOTIP			
CLAPA 1	CLAPA 1	TOTAL	CARIOTIP	CLAPA 1	CLAPA 2	TOTAL
0.95	183 0.915	373 0.9325	St/St	200 1.	200 1.	400 1.
0.05	6 0.03	16 0.04				
-	8 0.04	8 0.02				
-	3 0.015	3 0.0075				
0.96	187 0.935	379 0.9475	St/St	158 0.79	165 0.825	323 0.8075
0.015	- -	3 0.0075	St/(1,12)	21 0.105	16 0.08	37 0.0925
0.015	5 0.025	8 0.02	St/(2,6)	18 0.09	16 0.08	34 0.085
0.01	5 0.025	7 0.0175	St/(7,14)	2 0.01	- 0.08	2 0.005
-	3 0.015	3 0.0075	(1,12)/(2,6)	1 0.005	3 0.015	4 0.01
0.87	193 0.965	367 0.9175	St/St	131 0.655	168 0.84	299 0.7475
0.095	6 0.03	25 0.0625	St/(2,7)	31 0.155	10 0.05	41 0.1025
0.01	- -	2 0.005	(2,7)/(2,7)	2 0.01	- -	2 0.005
0.025	1 0.005	6 0.015	St/(2,7)+(9,15)	3 0.015	2 0.01	5 0.0125
			St/(9,15)	4 0.02	3 0.015	7 0.0175
			St/(2,5)	14 0.07	9 0.045	23 0.0575
			(2,5)/(2,5)	2 0.01	- -	2 0.005
			(2,5)/(2,7)	1 0.005	- -	1 0.0025
			(2,7)/(2,5)+(7,14)	1 0.005	- -	1 0.0025
			St/(8,12)	10 0.05	6 0.03	16 0.04
			St/(2,9)	1 0.005	1 0.005	2 0.005
			(2,9)/(2,5)	- -	1 0.005	1 0.0025
0.995	194 0.97	393 0.9825	St/st	167 0.835	160 0.8	327 0.8175
0.005	1 0.005	2 0.005	St/(8,13)	23 0.115	33 0.165	56 0.14
-	5 0.025	5 0.0125	(8,13)/(8,13)	- -	1 0.005	1 0.0025
			St/(6,7)	6 0.03	3 0.015	9 0.0225
			St/(8,12)	2 0.01	1 0.005	3 0.0075
			(8,13)/(8,12)	1 0.005	- -	1 0.0025
			St/(1,5)	1 0.005	- -	1 0.0025
			(8,13)/(1,5)	- -	1 0.005	1 0.0025
			St/(7,14)	- -	1 0.005	1 0.0025

Taula 6.2.3

DIVIDIT,DISPERSIÓ SEGONS CONDICIONA.							M.SUBDIVIDIT,DISPERSIÓ DEP. DEL GENOTIP						
CIÓ	CLAPA 1		CLAPA 2		TOTAL		ORDENACIÓ	CLAPA 1		CLAPA 2		TOTAL	
	390	0.975	383	0.9575	773	0.96625	st	400	1.	400	1.	800	1.
2)	10	0.025	6	0.015	16	0.02							
5)	-		8	0.02	8	0.01							
4)	-		3	0.0075	3	0.00375							
	392	0.98	387	0.9675	779	0.97375	st	357	0.8925	362	0.905	719	0.98875
2)	3	0.0075	-	-	3	0.00375	(1,12)	22	0.055	19	0.0475	41	0.05125
	3	0.0075	5	0.0125	8	0.01	(2,6)	19	0.0475	19	0.0475	38	0.0475
	2	0.005	5	0.0125	7	0.00875	(7,14)	2	0.005	-	-	2	0.0025
4)	-	-	3	0.0075	3	0.00375							
	372	0.93	393	0.9825	765	0.95625	st	325	0.8125	367	0.9175	692	0.865
	23	0.0575	6	0.015	29	0.03625	(2,7)	37	0.0925	10	0.025	47	0.05875
1)							(2,5)	19	0.0475	10	0.025	29	0.03625
	5	0.0125	1	0.0025	6	0.0075	(8,12)	10	0.025	6	0.015	16	0.02
							(9,15)	4	0.01	3	0.0075	7	0.00875
							(2,9)	1	0.0025	2	0.005	3	0.00375
							(2,7)+(9,15)	3	0.0075	2	0.005	5	0.00625
							(2,5)+(7,14)	1	0.0025	-	-	1	0.00125
	399	0.9975	394	0.985	793	0.99125	st	366	0.915	358	0.895	724	0.905
							(8,13)	24	0.06	36	0.09	60	0.075
	1	0.0025	1	0.0025	2	0.0025	(6,7)	6	0.015	3	0.0075	9	0.01125
	-	-	5	0.0125	5	0.00625	(8,12)	3	0.0075	1	0.0025	4	0.005
2)							(1,5)	1	0.0025	1	0.0025	2	0.0025
							(7,14)	-	-	1	0.0025	1	0.00125

TAULA 6.2.4.

M. SUBDIVIDIT DISPERSIÓ SEGONS CONDICIONAMENT			M. SUBDIVIDIT DISPERSIÓ DEP. DEL GENOTIP		
CLAPA 1	CLAPA 2	TOTAL	CLAPA 1	CLAPA 2	TOTAL
$\chi_w^2=0.1315^-$ g.d.l.l.=1	$\chi_w^2=0.394^-$ g.d.l.l.=3	$I_C=0.4456$ $I_O=0.2574$ $\chi_w^2=0.488^-$ g.d.l.l.=3 $\chi_{HC}^2=12.131^-$ g.d.l.l.=2 $\chi_{HO}^2=12.063^+$ g.d.l.l.=2	$\chi_w^2=--$ g.d.l.l.	$\chi_w^2=--$ g.d.l.l.	$I_C=0.0000$ $I_O=0.0000$ $\chi_w^2=----$ g.d.l.l. χ_{HC}^2 g.d.l.l. χ_{HO}^2 g.d.l.l.
$\chi_w^2=0.0464^-$ g.d.l.l.=3	$\chi_w^2=0.1315^-$ g.d.l.l.=3	$I_C=0.3946$ $I_O=0.2241$ $\chi_w^2=0.146^-$ g.d.l.l.=3 $\chi_{HC}^2=1.042^-$ g.d.l.l.=2 $\chi_{HO}^2=1.020^-$ g.d.l.l.=2	$\chi_w^2=1.1981^-$ g.d.l.l.=3	$\chi_w^2=5.921^-$ g.d.l.l.=3	$I_C=0.9739$ $I_O=0.5885$ $\chi_w^2=4.1182^-$ g.d.l.l.=3 $\chi_{HC}^2=1.870^-$ g.d.l.l.=3 $\chi_{HO}^2=0.232^-$ g.d.l.l.=2
$\chi_w^2=3.3286^-$ g.d.l.l.=3	$\chi_w^2=0.0464^-$ g.d.l.l.=1	$I_C=0.4931$ $I_O=0.2881$ $\chi_w^2=4.6608^-$ g.d.l.l.=3 $\chi_{HC}^2=14.847^+$ g.d.l.l.=3 $\chi_{HO}^2=15.597^+$ g.d.l.l.=2	$\chi_w^2=6.9054^-$ g.d.l.l.=6	$\chi_w^2=1.1331^-$ g.d.l.l.=6	$I_C=1.4340$ $I_O=0.8555$ $\chi_w^2=6.0137^-$ g.d.l.l.=6 $\chi_{HC}^2=22.396^-$ g.d.l.l.=6 $\chi_{HO}^2=21.923^+$ g.d.l.l.=3
$\chi_w^2=----$ g.d.l.l.=--	$\chi_w^2=0.032^-$ g.d.l.l.=1	$I_C=0.1423$ $I_O=0.0799$ $\chi_w^2=0.0158$ g.d.l.l.=1 $\chi_{HC}^2=----$ g.d.l.l.=-- $\chi_{HO}^2=----$ g.d.l.l.=--	$\chi_w^2=0.9148^-$ g.d.l.l.=1	$\chi_w^2=0.2865^-$ g.d.l.l.=1	$I_C=0.9189$ $I_O=0.5553$ $\chi_w^2=0.8116^-$ g.d.l.l.=1 $\chi_{HC}^2=3.079^-$ g.d.l.l.=2 $\chi_{HO}^2=2.595^-$ g.d.l.l.=1

M.SUBDIVIDIT,DISPERSIÓ SEGONS COND.					M.SUBDIVIDIT,DISPERSIÓ DEP.DEL GENOTIP				
ORDENACIÓ	C ₁	L ₁	C ₉	L ₉	ORDENACIÓ	C ₁	L ₁	C ₉	L ₉
(2,12)	0.74 ⁻	7 87.5	0.75 ⁺	4 50					
(8,15)	0.00 ⁻	1 12.5	0.43 ⁻	7 87.5					
(10,14)	-	0 0	0.8 ⁻	6 75					
(8,12)	1.00 ⁻	1 12.5	0.5	4 50	(1,12)	0.375 ⁺	8 100	1.00 ⁺	4 50
(6,7)	0.50	2 25	-	0 0	(2,6)	0.20	5 62.5	-	0 0
(1,5)	0.20 ⁻	6 62.5	-	0 0	(7,14)	0.50	2 25	0.3 ⁻	6 75
(7,14)	0.5	2 25	0.6	6 75					
(10,11)	-	0 0	1.00 ⁺	2 25	(2,7)	0.16 ⁺	6 75	-	0 0
(6,7)	0.50	2 25	-	0 0	(2,5)	0.25 ⁺	4 50	-	0 0
					(8,12)	1.00 ⁻	1 125	1.00 ⁺	4 50
					(9,15)	-	0 0	0.86 ⁺	7 87.5
					(2,9)	0.43 ⁻	7 87.5	1.00 ⁻	1 12.5
					(2,7)+(9,15)	0.16 ⁺	6 75	0.86 ⁺	7 87.5
					(2,5)+(7,14)	0.3 ⁺	6 75	0.3 ⁻	6 75
(6,7)	1.00	2 25	-	0	(8,13)	1.00 ⁺	1 12.5	0.60 ⁻	6 62.5
(2,12)	1.00 ⁺	7 87.5	0.25 ⁺	50	(6,7)	1.00 ⁻	2 25	-	0 0
					(8,12)	0.00 ⁺	1 12.5	0.25 ⁻	4 50
					(1,5)	0.60	5 62.5	-	0 0
					(7,14)	0.50	2 25	0.3 ⁺	6 75

Taula 6.2.6

M. SUBDIVIDIT DISPERSIÓ SEGONS CONDICIONAMENT				M. SUBDIVIDIT DISPERSIÓ DEP. DEL GENOTIP			
	Clapa 1	Clapa 2	Total		Clapa 1	Clapa 2	Total
\bar{H}_1	3.0650	3.6250	3.3450	\bar{H}_1	3.285	3.305	3.295
S_1^2	2.1208	2.2644	2.2710	S_1^2	1.9038	1.622	1.7630
\bar{H}_9	3.7250	3.7600	3.7425	\bar{H}_9	3.84	3.68	3.76
S_9^2	1.9694	1.8124	1.8912	S_9^2	1.8544	2.1276	1.9974
\bar{H}_1	3.3800	3.2750	3.3275	\bar{H}_1	2.69	2.595	2.6425
S_1^2	1.7456	1.8494	1.8002	S_1^2	1.4339	1.941	1.6897
\bar{H}_9	2.6850	2.8500	2.7675	\bar{H}_9	3.045	3.16	3.1025
S_9^2	1.5958	1.9775	1.7934	S_9^2	1.913	1.8844	1.902
\bar{H}_1	3.7600	3.6450	3.7025	\bar{H}_1	3.795	3.835	3.815
S_1^2	1.8724	2.1790	2.0290	S_1^2	2.133	2.2978	2.2158
\bar{H}_9	3.6700	3.6250	3.6475	\bar{H}_9	3.665	3.62	3.6425
S_9^2	2.1411	2.3444	2.2432	S_9^2	2.0428	2.1056	2.0747
\bar{H}_1	3.3100	3.4600	3.3850	\bar{H}_1	3.31	3.31	3.31
S_1^2	1.7939	2.0784	1.9418	S_1^2	2.0239	1.8239	1.9239
\bar{H}_9	3.6200	3.3000	3.4600	\bar{H}_9	3.2	3.29	3.245
S_9^2	1.6156	1.8800	1.7734	S_9^2	2.03	1.7559	1.8950

Pel cas neutre solament hi ha diferenciació en cas d'absència de coadaptació prèvia i dispersió segons condicionament, que no és el cas més polimòrfic dels neutres ($I_0=0.2574$). Segons Dethier (1954) la dispersió segons condicionament olfatori de les femelles podria generar grups "culturals" i certa associació entre tipus d'individus i clapes del medi, no necessàriament associada a diferències selectives.

A la taula 6.2.5 hi ha els valors de la variable C_1 que indica la composició de la part de genoma inclòs a una o més inversions. Valors propers a 1 indiquen una composició equilibrada i propers a 0 indiquen abundància d'al·lels 0. Pel cas d'una clapa, la composició de les poc freqüents inversions del cas neutre és 0.5, 1.00, 0,43. Solament (1,15) amb un valor 0.5 estaria "adaptada" si hi hagués selecció ja que l'òptim és 8, intermig. Pel cas amb selecció, les dues inversions predominants tenen una composició equilibrada, de 0.5, i la poc freqüent (2,7) té una composició 0.666.

Pel cas amb subdivisió del medi podem dir que les inversions amb una composició propera a 0 estan adaptades a la clapa 1 i les inversions amb una composició propera a 1 estan adaptades a la clapa 2. Diferentment d'allò que passa pel cas d'una clapa i selecció, cap de les inversions més freqüents del cas amb selecció i medi subdividit té un valor $C_1=0.5$, sinó que

estan adaptades a la primera clapa ($C_1 < 0.5$) o a la segona ($C_1 > 0.5$). L'efecte de la selecció s'ha de notar en diferències a la freqüència d'una mateixa ordenació a cada clapa, de manera que si una ordenació presenta inversions amb $C_1 < 0.5$ és d'esperar que tingui una freqüència superior a la clapa 1 que a la clapa 2 i per $C_2 > 0.5$ la cosa contrària. Això ha d'esser més palès a les inversions "llargues" (L proper a 100) i amb valors de C_1 més extrems. Els casos més significatius són aquells en els quals les diferències entre clapes són estadísticament significatives (χ_{HO}^2 o χ_{HC}^2 de la taula 6.2.4). A l'apartat 3.4.2 aquesta associació entre parts del medi i caràcters genètics l'anomenàvem "correlació amb l'hàbitat". Aquesta tendència a la diferenciació entre clapes, pel cas amb selecció, es pot observar confrontant les taules 6.2.3 i 6.2.5. A la taula 6.2.5 hi ha un + cada vegada que una ordenació presenta una correlació amb l'hàbitat d'acord amb el valor de la variable C . Les úniques excepcions són: les ordenacions (8,12) i (2,9) del cas de dispersió dependent del genotip i absència de coadaptació prèvia, la primera molt curta ($L_1=12.5$) ja que solament afecta un locus selectiu, i la segona de molt baixa freqüència; les ordenacions (4,15), (6,7) i (8,15) del cas de coadaptació prèvia i dispersió a l'atzar, de molt baixa freqüència i curtes les dues darreres, i l'ordenació (6,7) del cas amb coadaptació prèvia i dispersió dependent del genotip de baixa freqüència i curta.

Totes les ordenacions que han assolit una freqüència alta mostren una clara correlació amb l'hàbitat.

En realitat allò que hauria de presentar correlació amb l'hàbitat són els diferents genotips ja que la selecció és sobre els zigots i no sobre els gamets. La correlació amb l'hàbitat de les ordenacions cromosòmiques n'és una conseqüència, però cal tenir en compte que a causa de les freqüències gamètiques generals, una ordenació cromosòmica pot combinar adequadament amb certs tipus gamètics freqüents per produir genotips adaptats a una clapa del medi encara que, aparentment segons C_1 , aquella ordenació no estigui ben adaptada a la clapa. També cal recordar que les inversions no han d'implicar forçosament tot el genoma (cosa expressada per L_1) i que com més curtes siguin més important serà la part de gamet no expressada a la variable C_1 .

Pel cas amb neutralitat i medi subdividit no hi ha cap tendència clara, d'un total de 8 ordenacions amb $C_1 \neq 0.5$ i freqüència diferent a cada clapa 3 coincideixen amb l'esquema anterior i 5 no.

Comparant el grau de polimorfisme dels diferents casos amb selecció, segons el grau de subdivisió del medi, sembla que l'establiment d'un polimorfisme és més segur al cas de medi no subdividit, el cas de medi subdividit presenta casos

amb alt polimorfisme i casos pràcticament no polimòrfics. Les següents raons fan pensar que això és efectivament així i no un artefacte del'atzar:

Sigui X la variable aleatòria $X(x)$ ='nombre d'al·lels 1 del quals és portador el gamet x , des del locus 1 al 8'.
 $X(x) = \sum_{i=1}^8 x_i$. Sigui $g(\xi) = P(X=\xi)$ la llei de probabilitat d'aquesta variable aleatòria a la producció d'una generació concreta referida al gamets abans de la selecció. Suposem que s'ha produït una inversió que afecta a un gamet amb composició (valor de X) igual a k . La probabilitat que aquest gamet es combini adequadament amb un altre per produir un zigot de fenotip òptim (0) és:

$$\text{Prob}(k+X=0) = \text{Prob}(X=0-k) = \text{Prob}(X=\epsilon) = g(\epsilon)$$

amb $\epsilon=0-k$ i $k \leq 0$, suposant que, efectivament, aquest gamet invertit forma part del zigot. La llei de probabilitat de X depèn de les freqüències genotípiques $p(x,y)$ dels adults reproductors que estan produint la generació següent i de les probabilitats de producció de cada gamet per segregació o recombinació $R(h,h')$, definides a la secció 5. Concretament

$$\text{Prob}(X=\epsilon) = \sum_{\{x \mid \sum_{i=1}^8 x_i = \epsilon\}} \sum_{h, h' \in H} p(x_{\epsilon h}, x_{\epsilon h'}) R(h, h')$$

ja que $\sum_{h,h'} p(x_{\ominus h}, x_{\ominus h'}) R(h, h')$ és la probabilitat que es produeixi el gamet x i aquesta probabilitat es suma per tots els gamets de composició $\epsilon = 0-k$, és a dir capaços de combinar amb un gamet invertit de composició R per produir un zigot amb fenotip òptim. Considerem la població inicial, generada a l'atzar. En principi tots els tipus gamètics tenen la mateixa probabilitat d'apareixer i es combinen per formar els genotips inicials totalment a l'atzar. Per tant el terme

$$\sum_{h,h'} p(x_{\ominus h}, x_{\ominus h'}) R(h, h')$$

és certa constant $Q=1/256=0.00390625$, la freqüència teòrica de tots els tipus gamètics, ja que partim d'una situació en total equilibri, encara no perturbat per la selecció, de manera que tenim

$$P(X=\epsilon) = \sum_{\{x \mid \sum_{i=1}^8 x_i = \epsilon\}} 0.00390625 = \binom{8}{\epsilon} 0.00390625$$

ja que hi ha $\binom{8}{\epsilon}$ gamets possibles amb ϵ al·lels 1.

Quan el medi no està subdividit, el fenotip òptim és $0=8$, la màxima probabilitat que el gamet invertit combini adequadament es té per $k=4$ ja que aleshores ϵ ha d'esser també 4 $\epsilon=8-4=4$, valor que presenta el màxim valor de $\binom{8}{\epsilon} = \binom{8}{4} = 70$ i per

polim. (bits)

3

2.5

2

1.5

1

0.5

5

10

15

20

25

30

35

40

45

50

generació

356

3

2.5

2

1.5

1

0.5

5

10

15

20

25

30

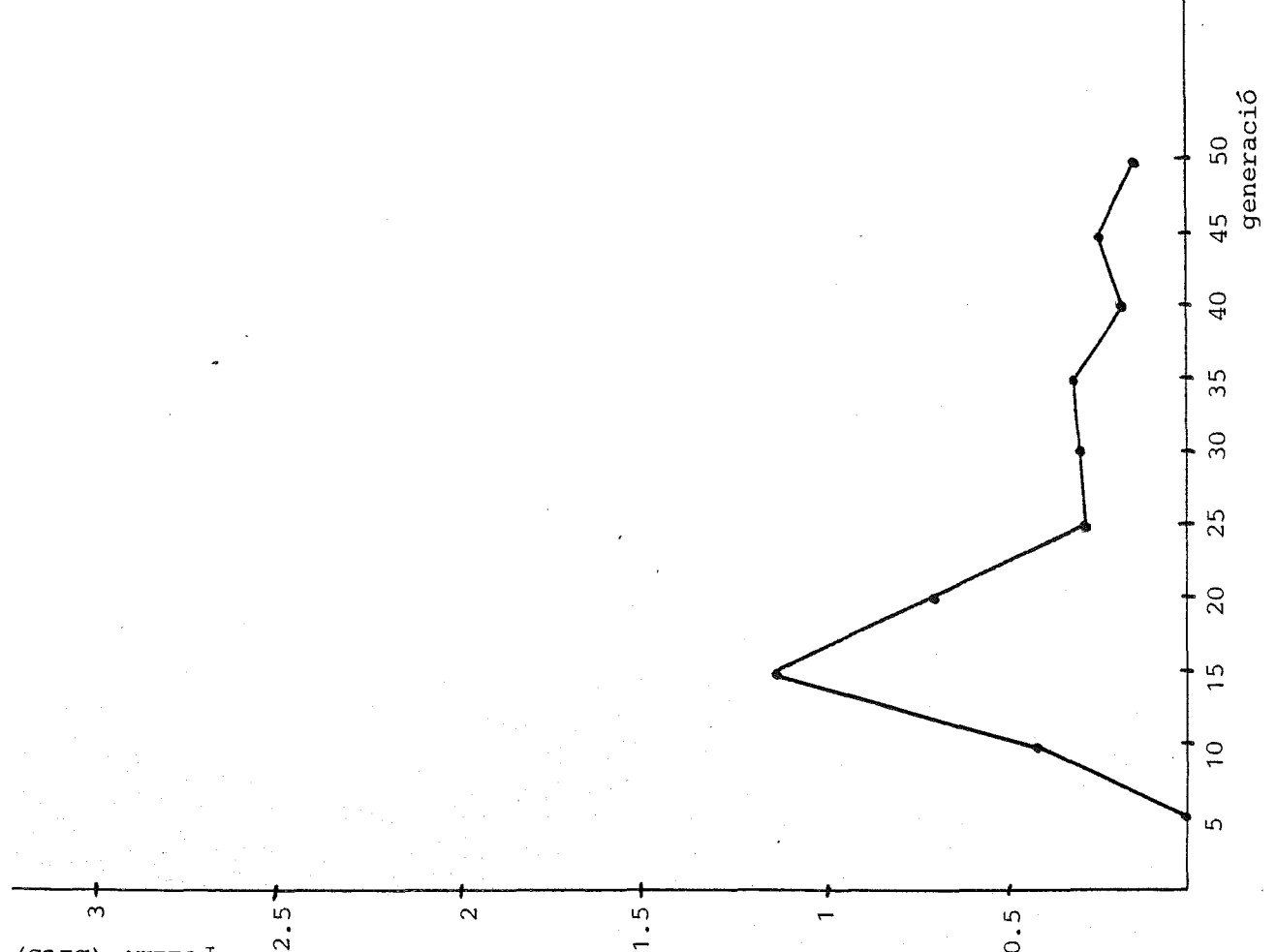
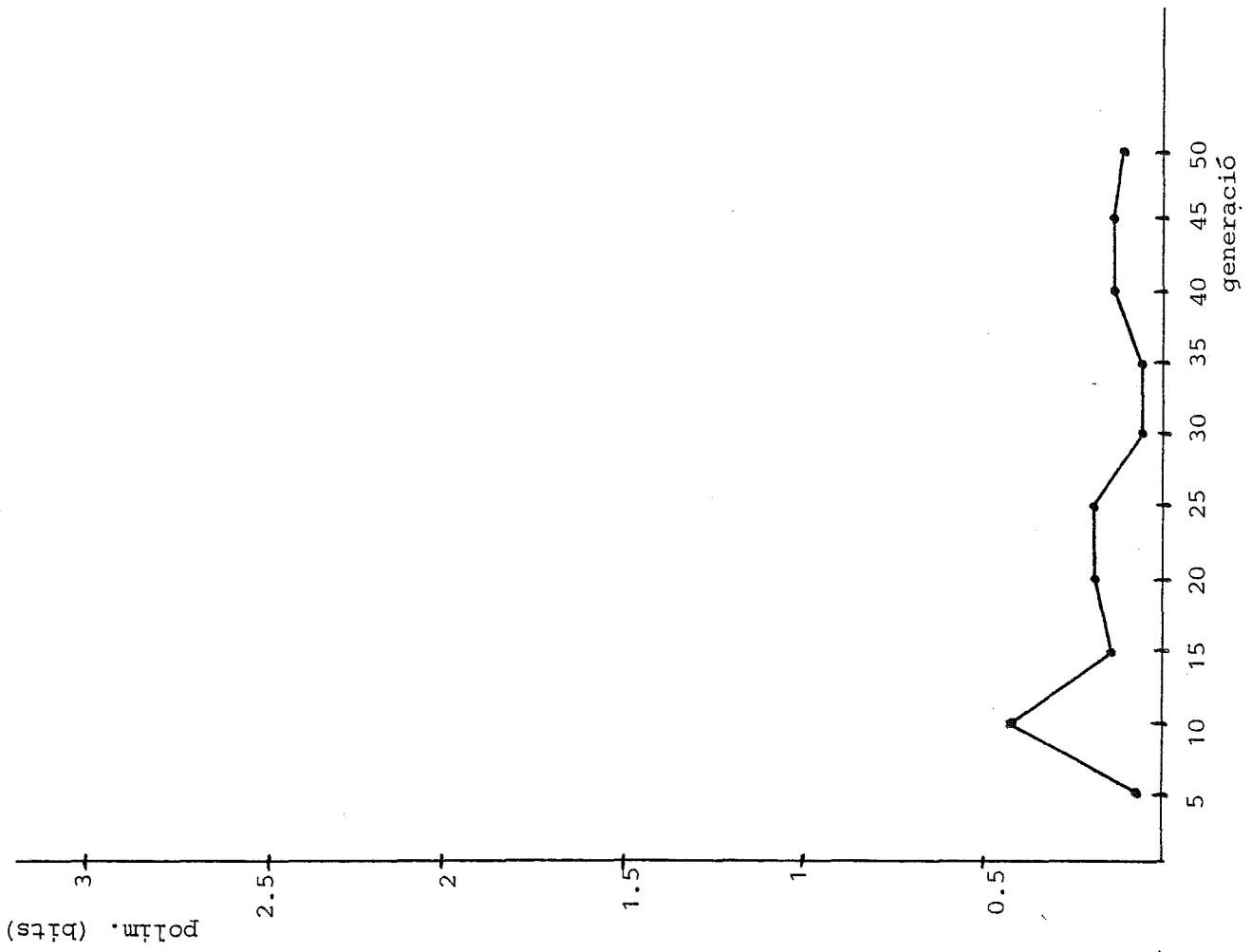
35

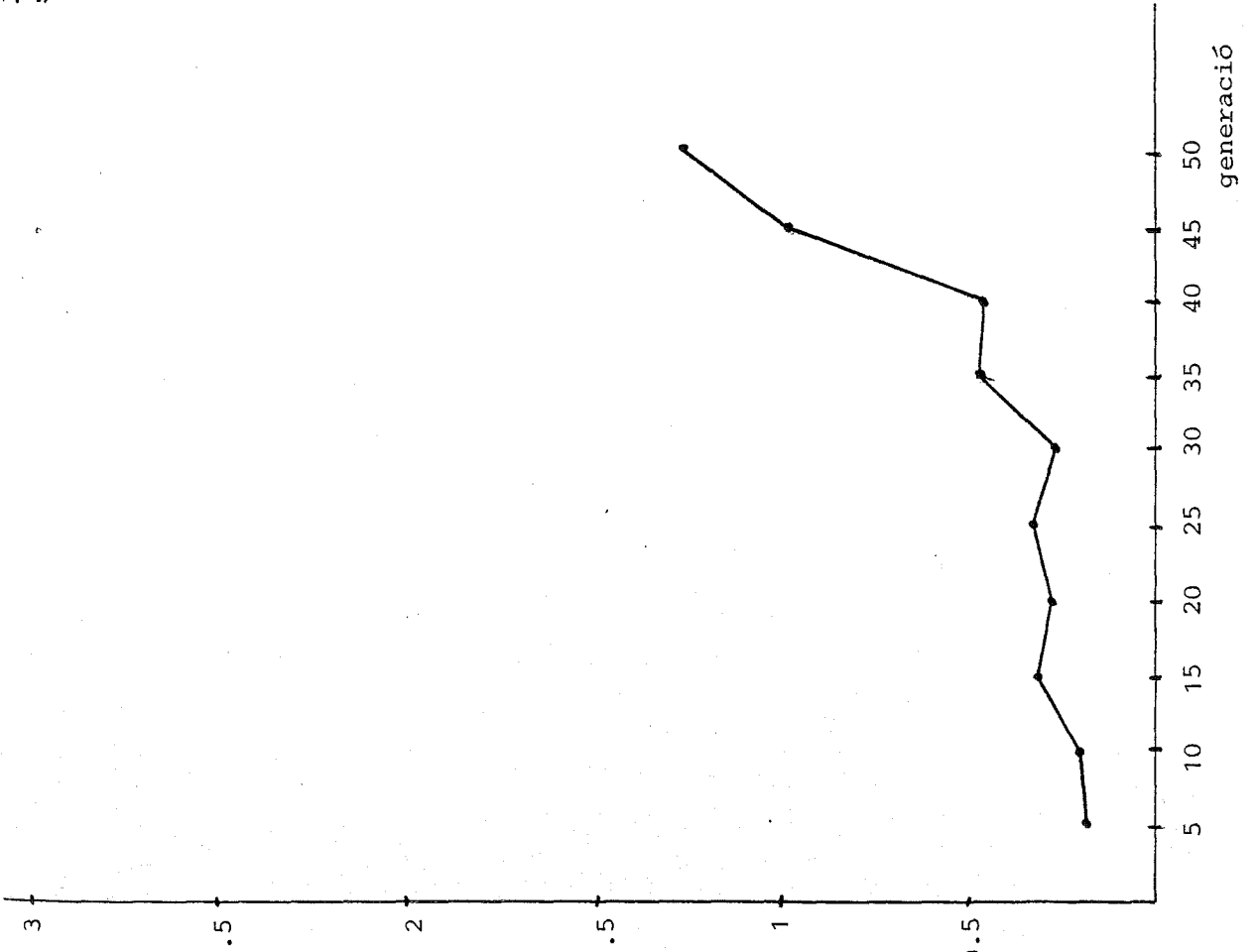
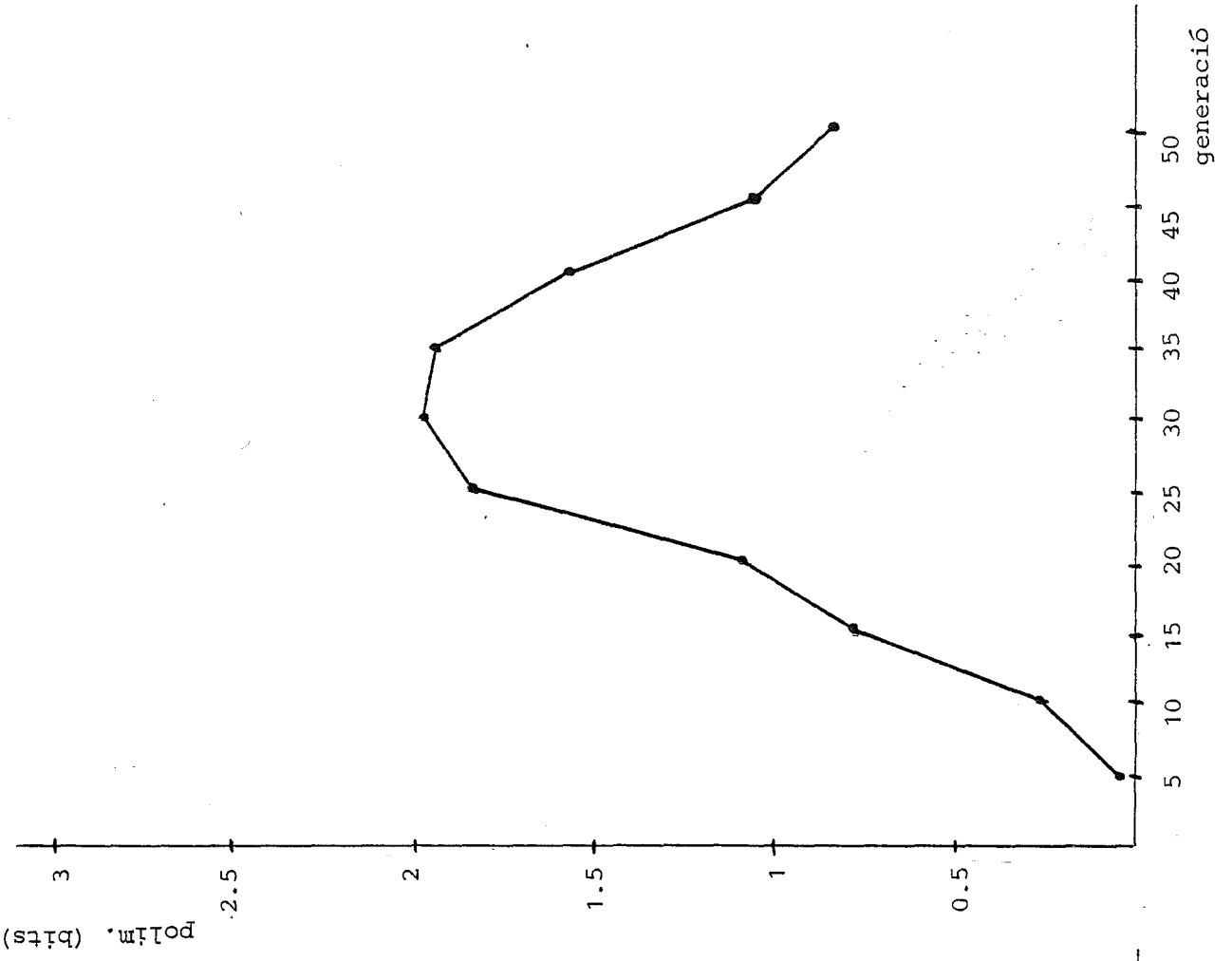
40

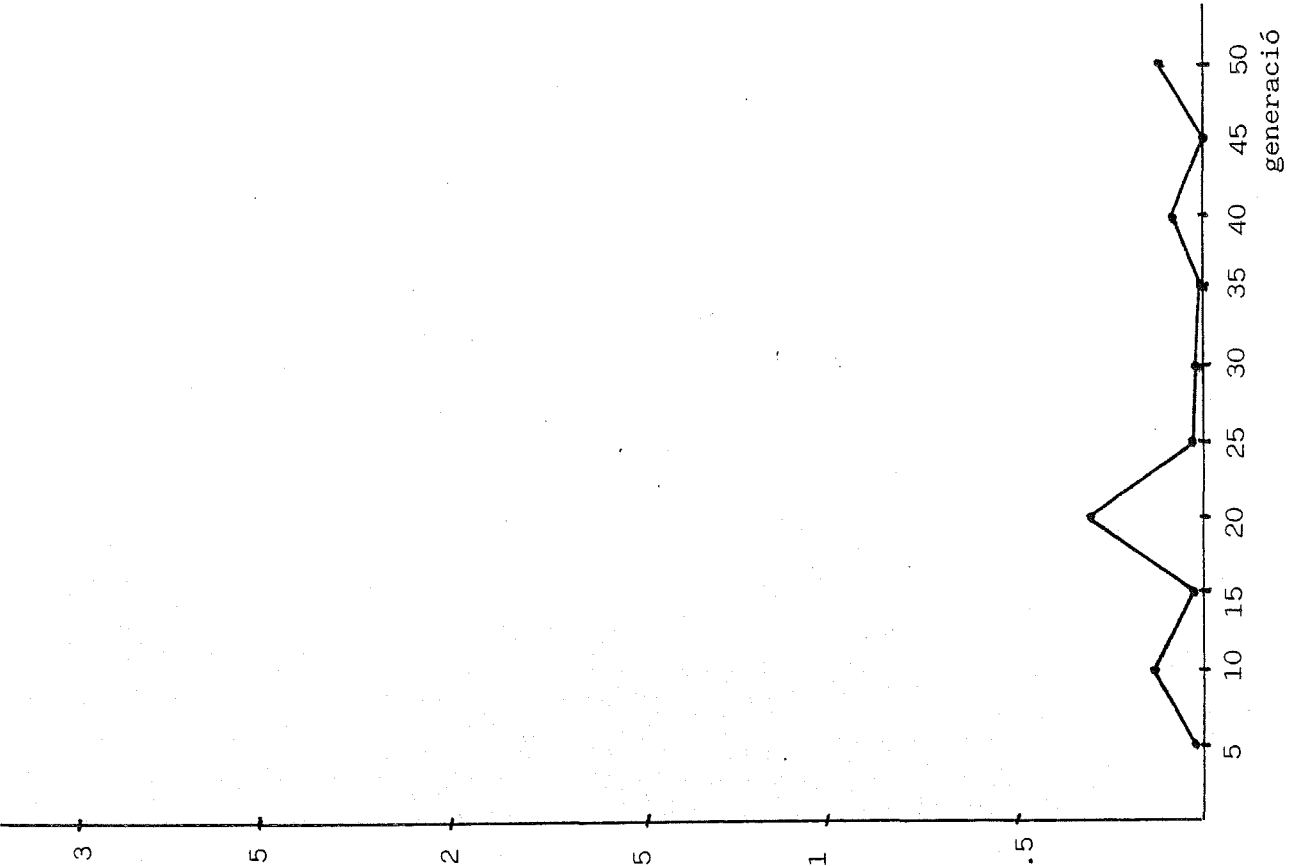
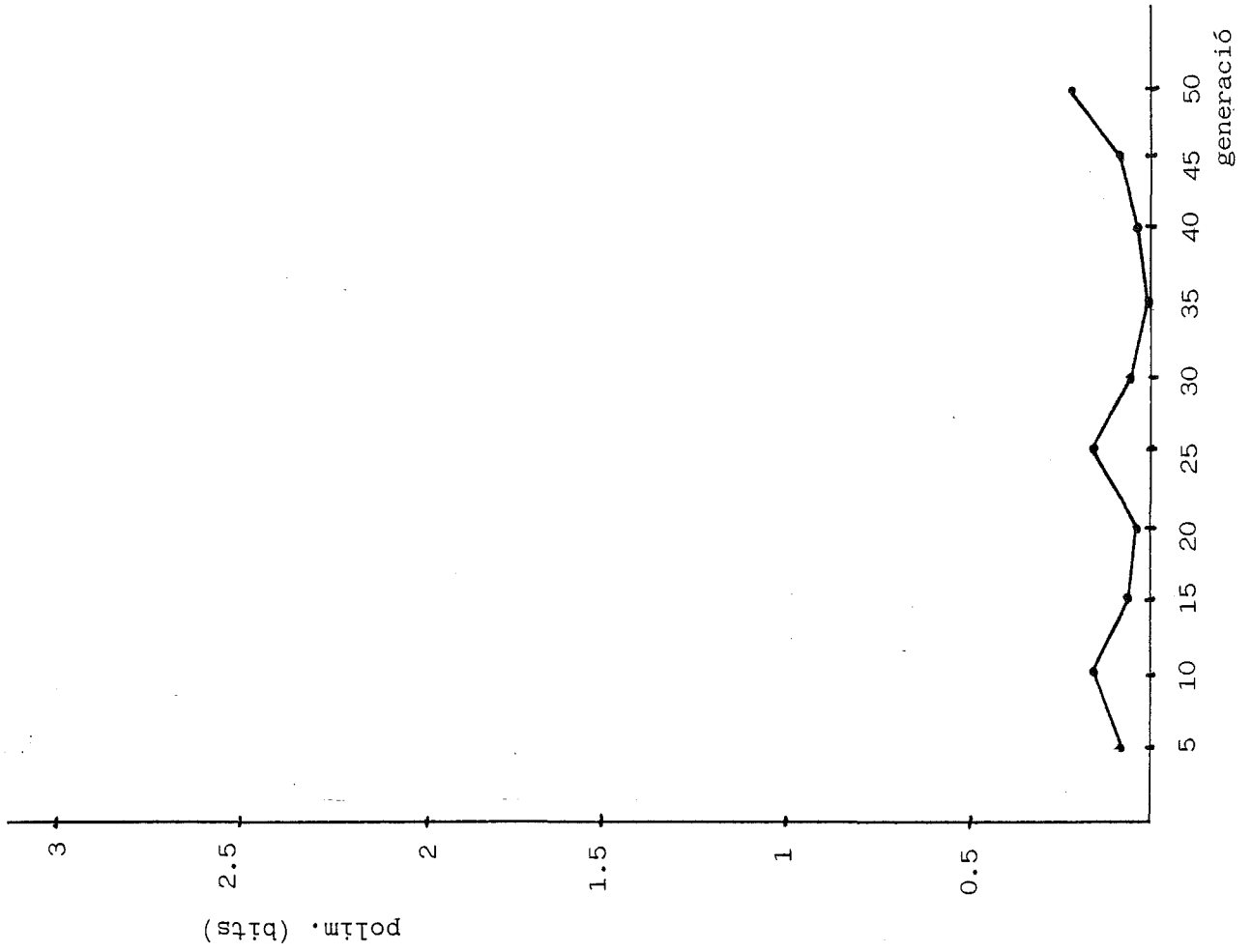
45

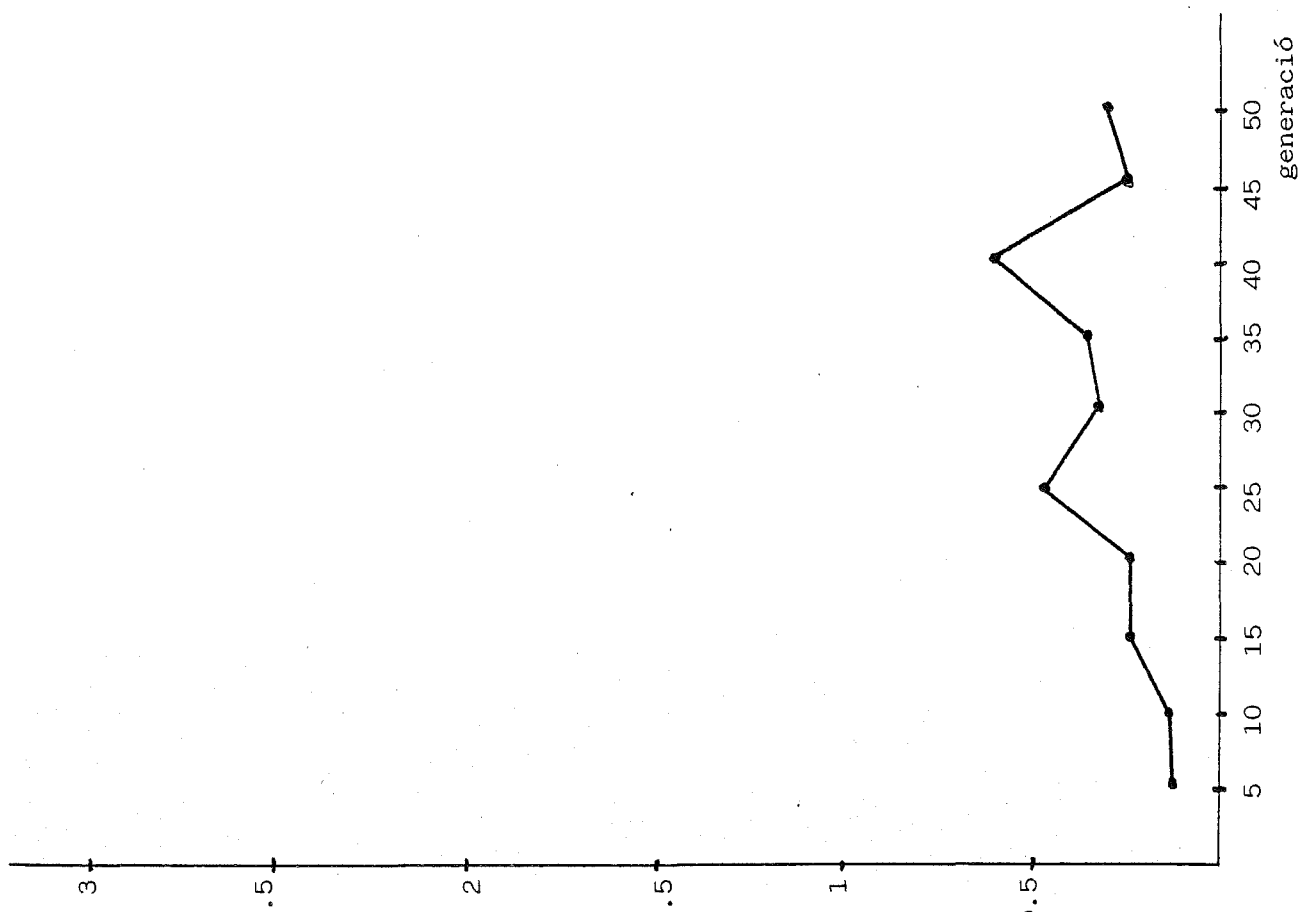
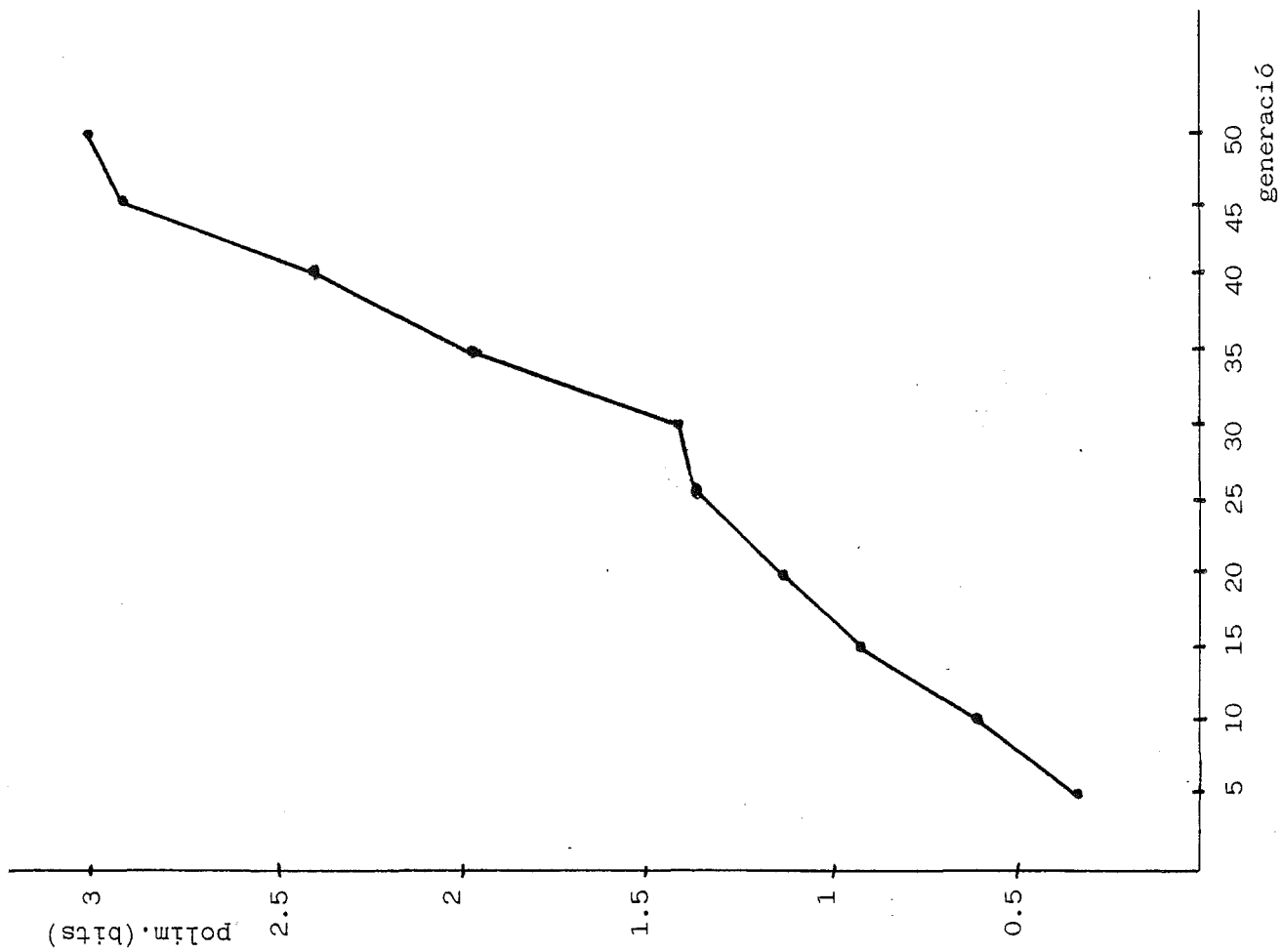
50

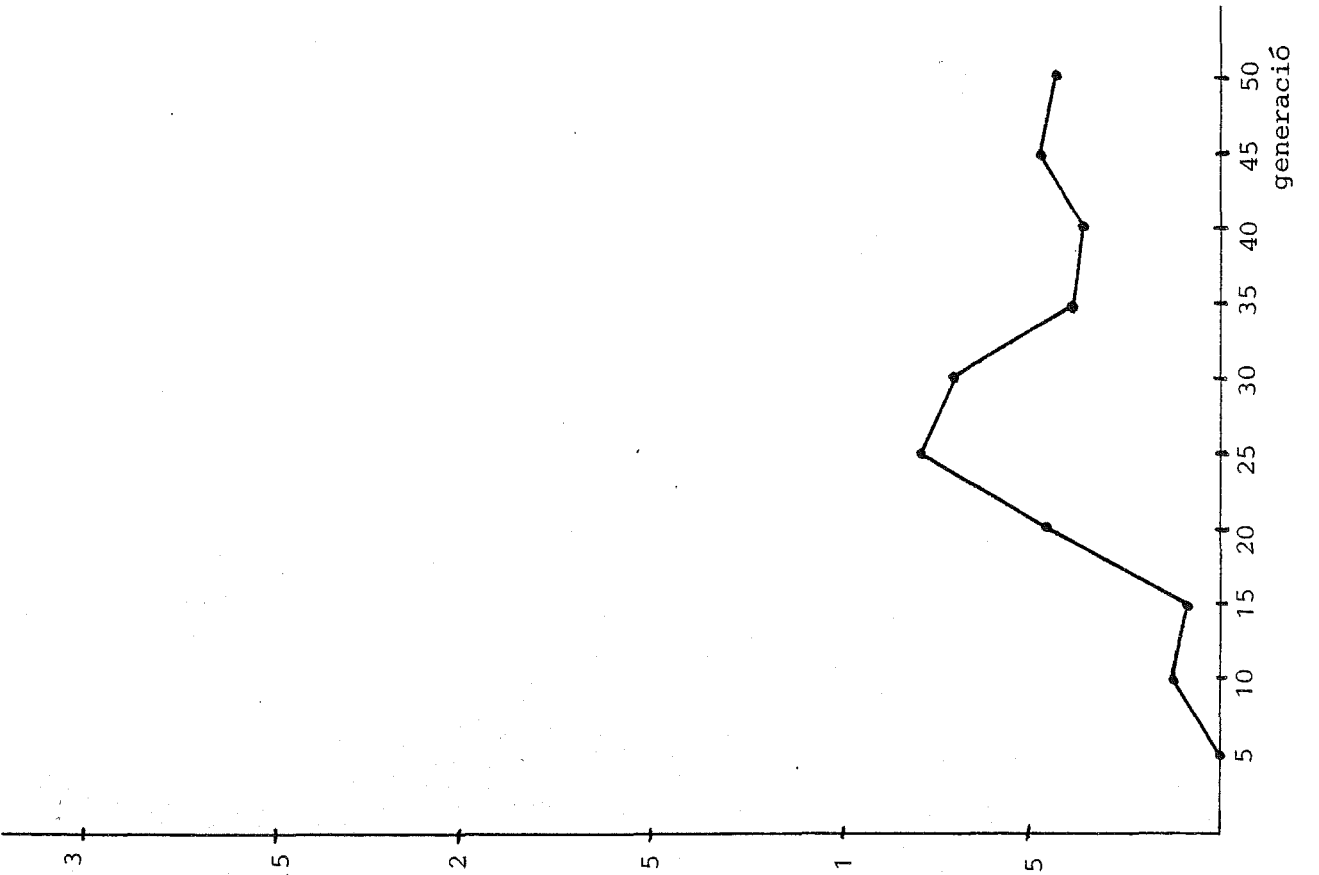
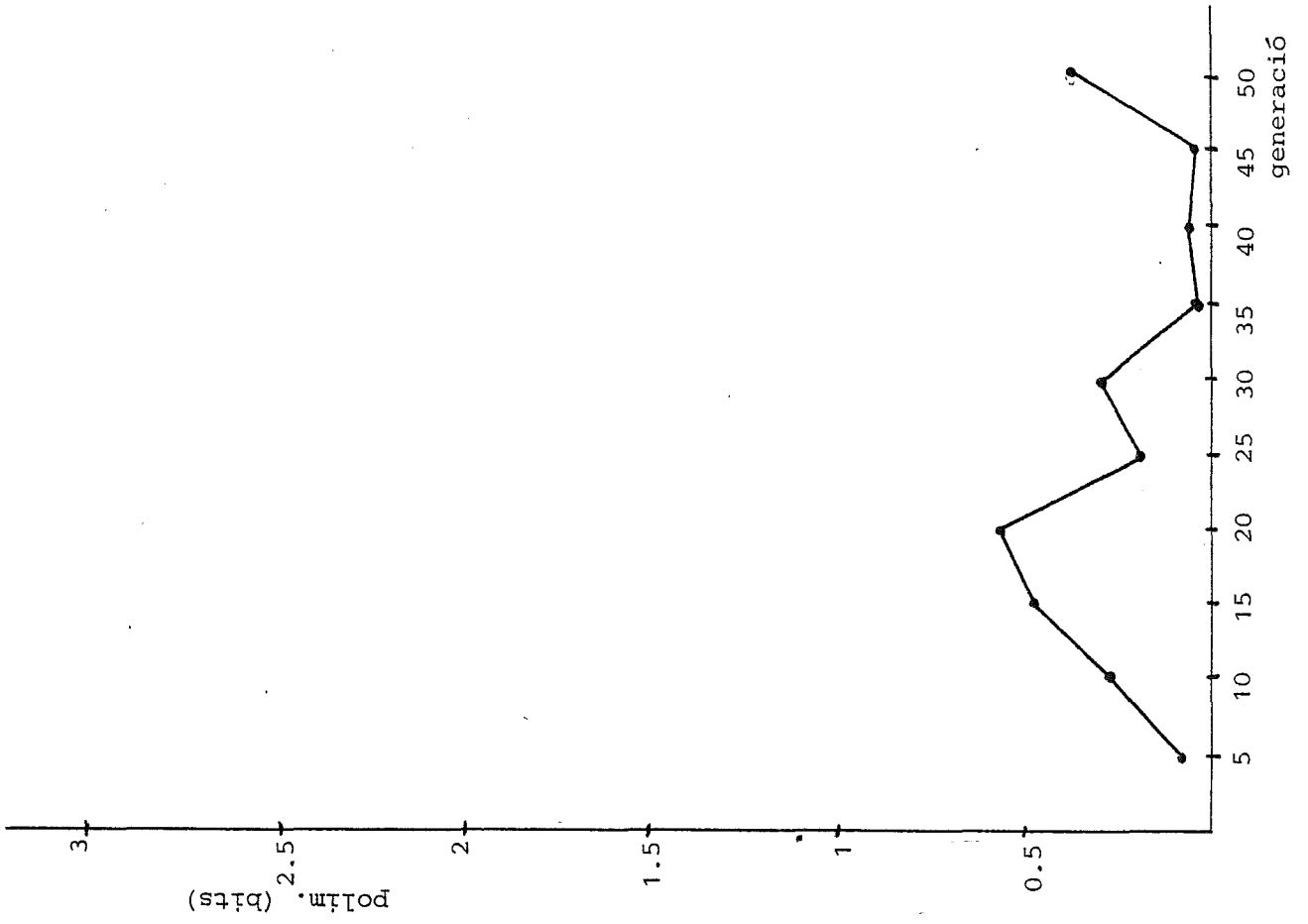
generació

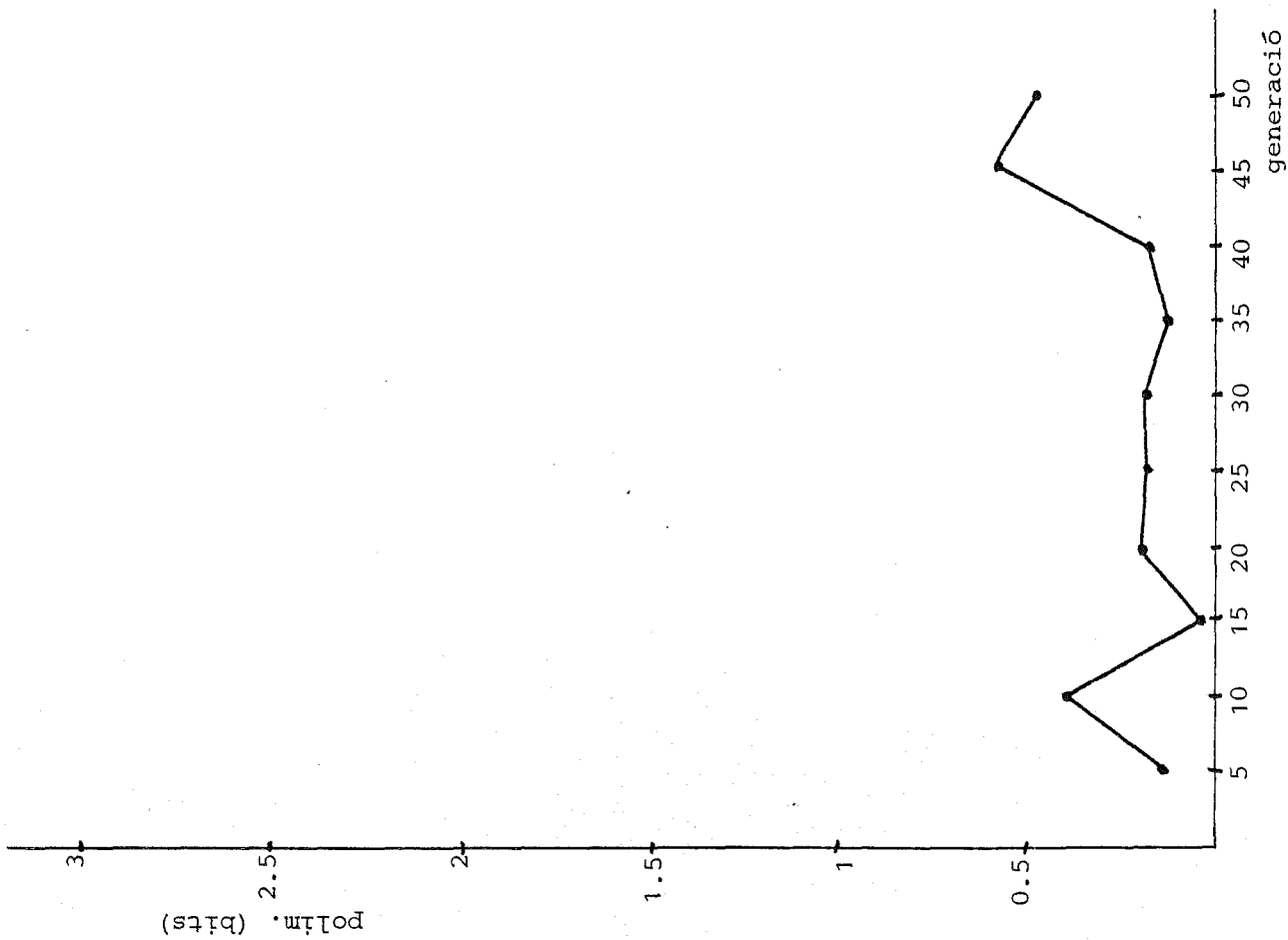
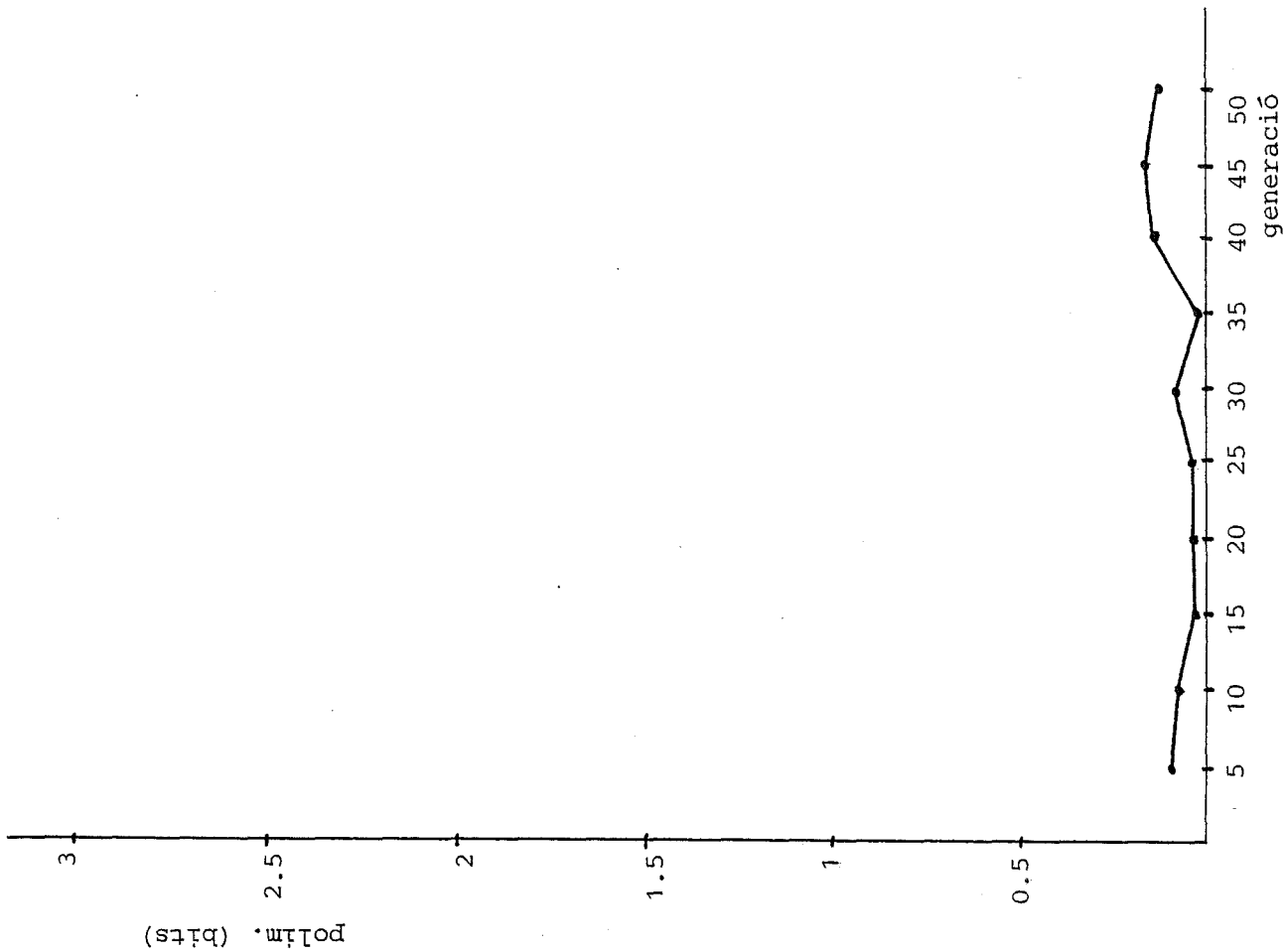












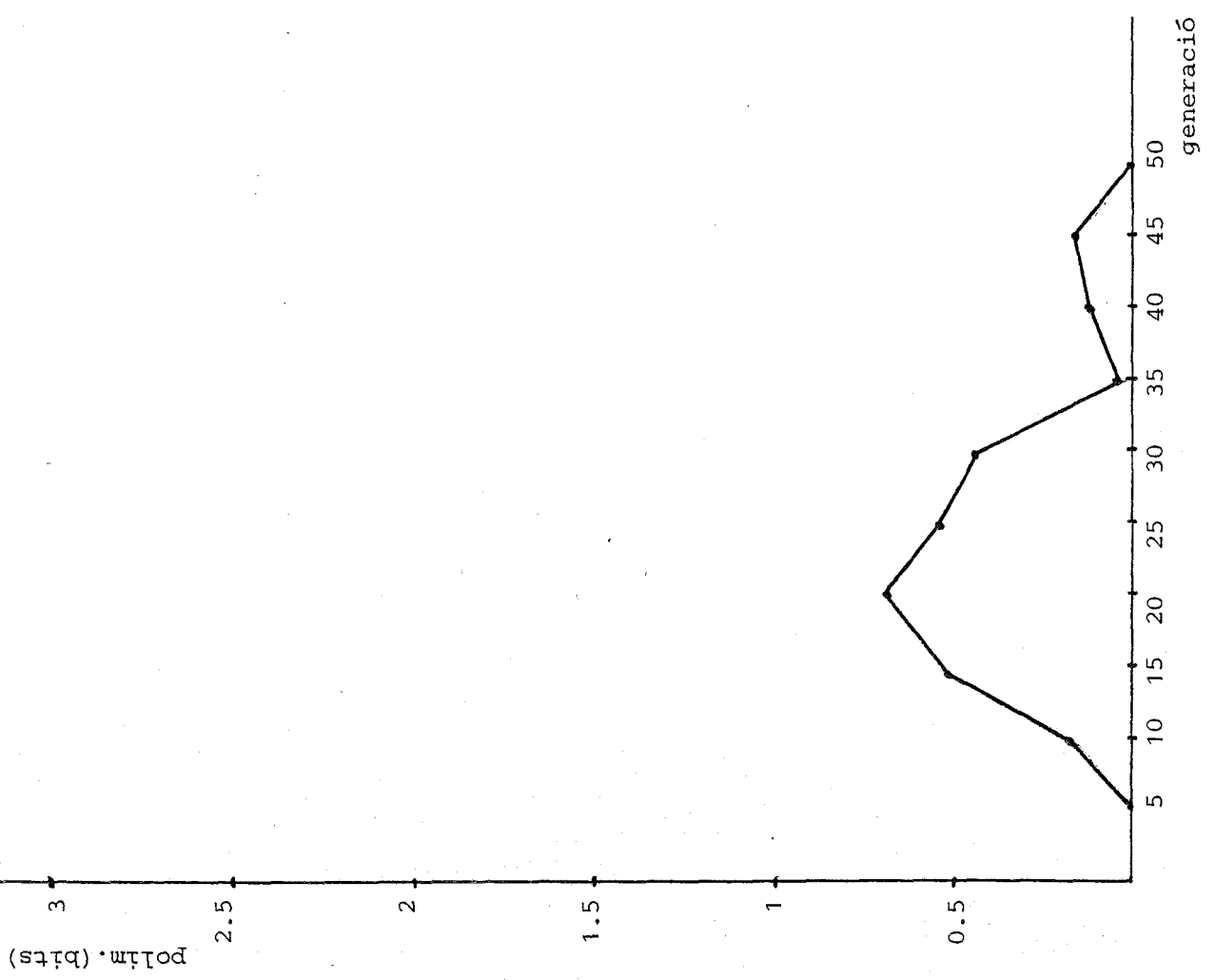
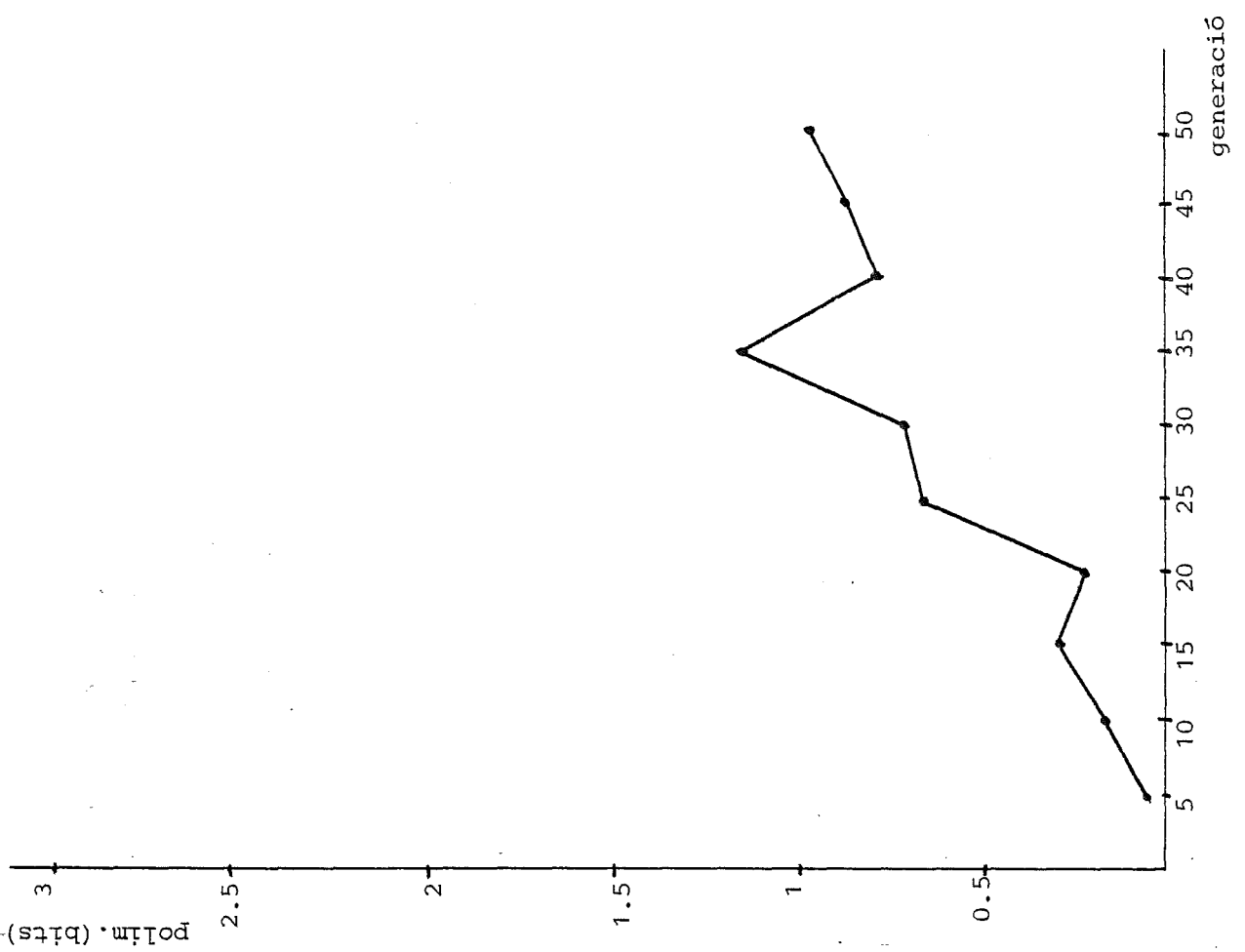
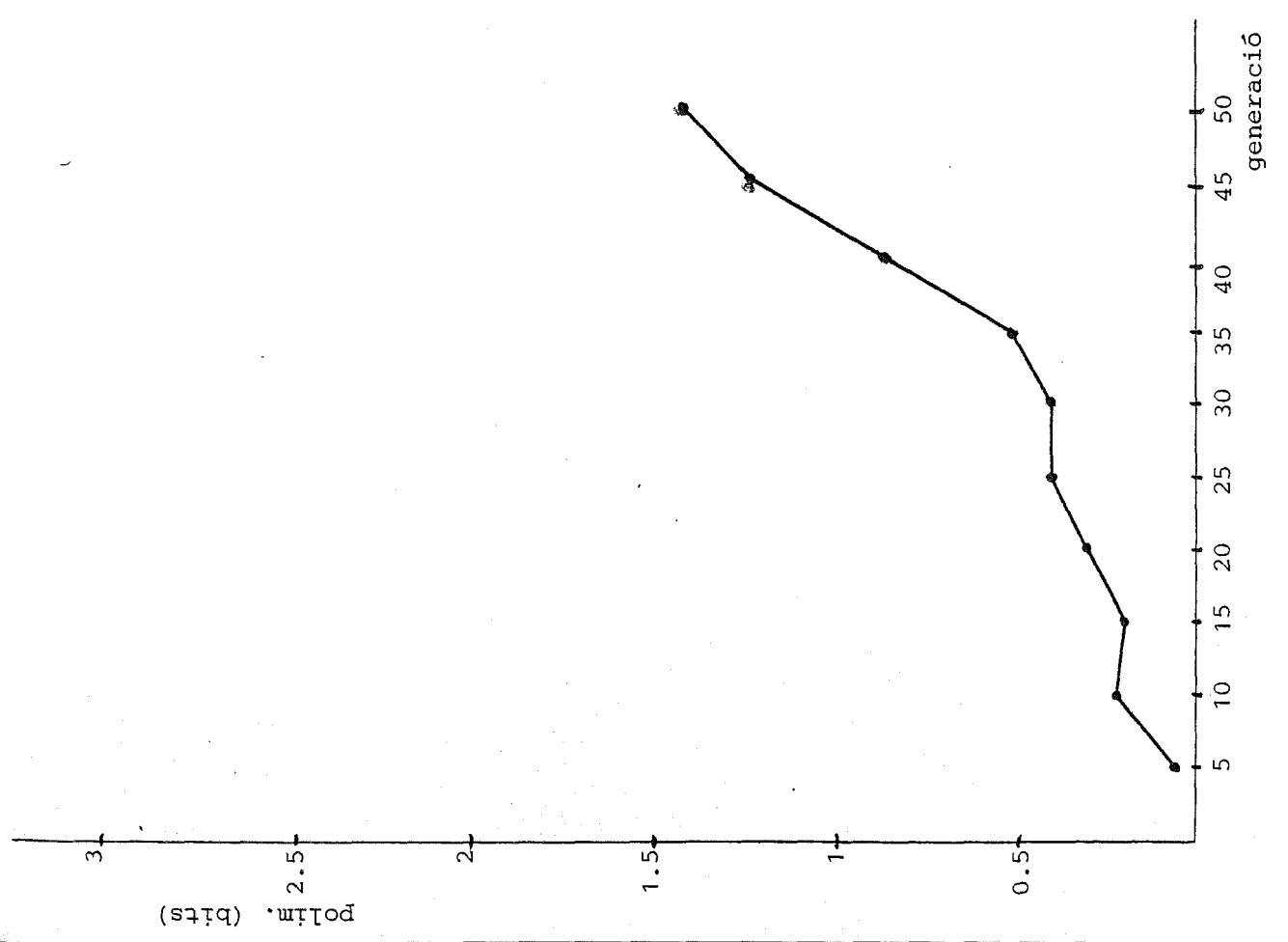
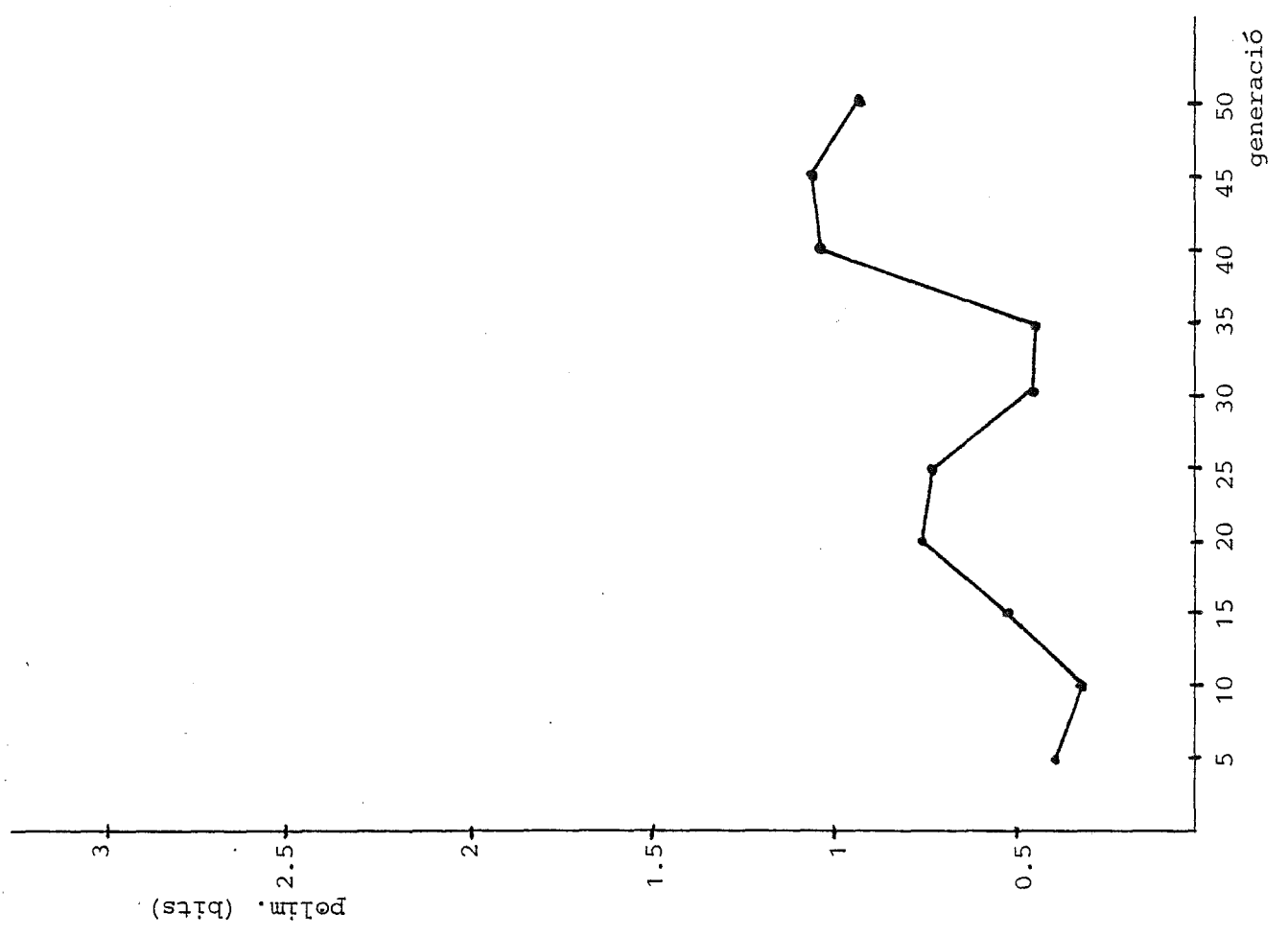


Figura 6.2.9



tant el màxim $P(X=\epsilon) = \binom{8}{\epsilon} 0.00390625 = 0.2734375$. Quan el medi està subdividit els òptims són $O_1=4$ o bé $O_2=12$. Realitzarem la discussió per $O_1=4$ ja que per la població inicial la situació és de total simetria. Per $O_1=4$ el màxim valor de probabilitat s'obté per $k=0$ ja que aleshores $\epsilon=4$ que com sabem dona la màxima probabilitat (0.2734375) de formació de zigots òptims. Un gamet invertit amb composició 4 i un altre amb composició 0 són els òptims per medi no subdividit i subdividit, respectivament. Emprant la terminologia de Fraser i Burnell (1970) hauríem de dir que són els de màxima "habilitat combinativa" (igual que a l'apartat 5, cal remarcar que aquest terme aquí es fa servir amb un sentit diferent de l'usual). Ambdós tenen la mateixa habilitat combinativa però a la població inicial és molt més probable que la inversió, si es produeix a l'atzar, afecti a un gamet amb composició 4 que un gamet amb composició 0. Aquestes probabilitats són 0.2734375 i 0.00390625 respectivament ja que la variable X en condicions de generació a l'atzar de la població inicial té distribució binomial $B(8,0.5)$. A la taula 6.2.7 hi ha els diferents valors de la llei de probabilitat d'aquesta variable.

Per tant és molt més fàcil que una inversió afecti un gamet òptim pel cas de fenotip òptim proper a la mitjana que pel cas de fenotip òptim extrem, per la senzilla raó que hi ha més gamets intermitjos.

k	$\binom{8}{k} 0.5^k$
0	0.00390625
1	0.03125
2	0.109375
3	0.21875
4	0.2734375
5	0.21875
6	0.109375
7	0.03125
8	0.00390625

Taula 6.2.7

La progressiva adaptació de la població, a mesura que passen generacions sota condicions de selecció, augmentarà les probabilitats de producció d'inversions sobre gamets amb habilitat combinativa òptima. De tota manera aquest efecte ha d'ésser més intens pel cas de medi uniforme.

Els raonaments anteriors han estat realitzats per la distri bució teòrica de potències gamètiques, suposant generació a l'atzar de la població inicial, en equilibri gamètic i amb freqüències gèniques totes de 0.5. La població inicial real de les simulacions finites descrites fins ara en aquest apartat és la mateixa per a totes, ja que la llavor a partir de la

qual és generada pseudoaleatòriament és idèntica a tots els processos. Les freqüències absolutes de les potències gamètiques de la població inicial són

potència	0	1	2	3	4	5	6	7	8
freqüència	1	21	86	185	205	177	89	34	2

Hem simulat l'experiment consistent en fer produir 5 gamets a cada un dels individus de la població (i per tant 2000 gamets en total) i hem obtingut les següents freqüències de potències gamètiques

potència	0	1	2	3	4	5	6	7	8
Freqüència	4	54	222	439	524	427	245	79	6

a partir de les quals es poden estimar les probabilitats que una inversió afecti per atzar un gamet òptim. Pel cas de medi no subdividit i òptim intermig, la màxima habilitat combinativa la té tot gamet de potència 4. La probabilitat que, per atzar, una inversió afecti un gamet amb aquesta potència és $524/2000 = 0.262$. Pel cas amb medi subdividit, per la primera clapa la potència amb màxima habilitat combinativa és 0. La probabilitat que una inversió afecti a un gamet així és $4/2000 = 0.002$. Per la segona clapa l'òptim és per una potència 8 que té probabilitat $6/2000 = 0.003$. Tant 0.002 com 0.003 són molt menors que 0.262.

Uns resultats que concorden amb els raonaments anteriors són els següents: si en lloc de 50 generacions amb selecció prèvia es simulen 50 generacions prèvies, sense producció d'inversions, en condicions de neutralitat, allò més probable és que la deriva genètica faci que els tipus gamètics rars, en particular els extrems, esdevinguin encara més poc freqüents i els tipus gamètics intermitjos esdevinguin encara més freqüents. Això ha d'afectar negativament la versemblança d'establiment d'un polimorfisme cromosòmic al cas amb medi subdividit i afavorir la del cas de medi uniforme.

La taula 6.2.9 resumeix els resultats de 50 generacions amb producció d'inversions i selecció després de 50 generacions de deriva. Es tracta de quatre processos en les mateixes condicions de subdivisió del medi i dispersió que abans: medi no subdividit, medi subdividit i dispersió a l'atzar, ídem i dispersió segons condicionament, ídem i dispersió dependent del genotip. Els valors indicats a la taula tenen el mateix significat que a les taules 6.2.2 a 6.2.5.

El polimorfisme cromosòmic assolit al cas amb medi no subdividit és el més gran per aquest nivell del factor "subdivisió del medi": $I_0 = 1.16219$. Dues ordenacions portadores d'inversions arriben a una freqüència alta, ambdues de composició completament equilibrada. És remarcable el fet que les freqüèn-

Taula 6.2.8-I. Prova dels rangs amb signe de Wilcoxon.

Comparació de rèpliques segons selecció o neutralitat:

Valors de polimorfisme:

neutralitat	0.0808	0.0608	0.0637	0.1331	0.2574	0.2241	0.0000	0.5885
selecció	0.8096	0.5258	0.1775	1.8381	0.2881	0.0799	0.8555	0.5553
diferències (Sel-neut.)	0.7288	0.465	0.1138	1.705	0.0307	-0.1442	0.8555	-0.0332
rangs dels valors abso.	6	5	3	8	1	4	7	2

Suma de rangs dels valors positius: $R^+ = 6+5+3+8+1+7 = 30$ Comparació de rèpliques segons absència o presència de coadaptació prèvia:

absència de coadap.	0.0808	0.8096	0.0637	0.1775	0.2574	0.2881	0.0000	0.8555
coadaptació	0.0608	0.5258	0.1331	1.8381	0.2241	0.0779	0.5885	0.5553
diferències coad-no coa.	-0.02	-0.2838	0.0694	1.6606	-0.0333	-0.2102	0.5885	-0.3002
rangs dels valors abso.	1	5	3	8	2	4	7	6

$$R^+ = 3+8+7 = 18$$

Comparació segons absència o presència de coadaptació prèvia, només pels casos amb selecció:

absència de coadap.	0.8096	0.1775	0.2881	0.8555
coadaptació	0.5258	1.8381	0.0779	0.5553
diferències	-0.2838	1.6606	-0.2102	-0.3002
rangs	2	4	1	3

 $R^+ = 4$ (Per un nivell $\alpha=0.062$, $a=10$ compleix $P[R^+ \geq a]=0.062$)

Taula 6.2.8-II Prova de Friedman

Comparació de rèpliques segons subdivisió del medi (a cada casella: valor de polimorfisme/rang):

	no subdi.	sub.atzar	sub.cond.	sub.dep.gen.	
neutralitat, no coadapt.	0.0808/3	0.0637/2	0.2574/4	0.0000/1	
neutralitat, coadapt. p.	0.0608/1	0.1331/2	0.2241/3	0.5885/4	Valors de Polimor- fisme
Sel. no coa.	0.8096/3	0.1775/1	0.2881/2	0.8555/4	
Sel. coad.	0.5258/2	1.8881/4	0.0799/1	0.5553/3	
Suma de rangs	9	9	10	12	

$$\chi_r^2 = \frac{12}{NK(K+1)} \sum_{j=1}^K R_j^2 - 3N(K+1) = \frac{12}{4 \cdot 4 \cdot 5} (9^2 + 9^2 + 10^2 + 12^2) - 3 \cdot 4 \cdot 5 = 0.9$$

on R_j : suma de rangs per la condició j

K: nombre de condicions experimentals (graus de subdivisió del medi)

N: nombre de blocs (combinacions neutralitat-selecció amb coadaptació-no coadaptació)

(Per un nivell de significació $\alpha = 0.055$ el valor $a = 7.32$ compleix

$$P[\chi_r^2 \geq a] = 0.055)$$

Comparació de rèpliques segons subdivisió del medi, només pels casos amb selecció:

	no subd.	Sub. atzar	sub.condic.	sub.dep.genot.
Sel. no coad.	3	1	2	4
Sel. coad.	2	4	1	3
	5	5	3	7

$$\chi_r^2 = \frac{12}{2 \cdot 4 \cdot 5} (5^2 + 5^2 + 3^2 + 7^2) - 3 \cdot 2 \cdot 5 = 2.4$$

(Per un nivell de significació $\alpha = 0.042$, el valor $a = 6.0$ compleix

$$P[\chi_r^2 \geq a] = 0.042)$$

cies cariotípiques d'aquest cas són les úniques, de tots els processos d'aquesta sèrie inicial, que s'allunyen significativament de l'equilibri de Hardy-Weinberg.

Als casos amb medi subdividit no s'estableix cap polimorfisme gaire alt. Malgrat que els valors de polimorfisme no siguin molt baixos: $I_o = 0.4905$, $I_o = 0.64744$ i $I_o = 0.18504$, són causats per la coexistència de bastants ordenacions cromosòmiques però totes elles amb baixa freqüència ja que cap d'elles arriba a una freqüència de 0.05, llevat de l'ordenació (10,14) del cas amb dispersió a l'atzar que té una freqüència relativa d'exactament 0.05. Però (10,14) no afecta cap dels loci 1 al 8, selectius, i per tant el seu increment ha d'ésser degut a la deriva i al lligament amb loci relacionats amb la selecció. La mateixa cosa passa amb les ordenacions (9,15), (9,12) i (10,14) dels altres dos casos amb medi subdividit.

A aquests processos amb una fase prèvia de 50 generacions amb neutralitat s'observa una certa correlació amb l'hàbitat: l'ordenació (1,12) del cas amb dispersió a l'atzar, les ordenacions (1,5), (2,12) i (5,6) del cas amb condicionament i les ordenacions (5,6), (4,14) i (8,12) del cas amb dispersió dependent del genotip. Però la resta d'ordenacions d'aquest cas amb 50 generacions prèvies de deriva, o bé no indiquen cap adaptació a una de les dues clapes o bé presenten una correlació

Taula 6.2.9

MEDI NO SUBDIVIDIT		MEDI SUBDIVIDIT, DISPERSIÓ A L'ATZAR					
CARIOTIP	TOTAL	CARIOTIP	TOTAL	CLAPA 1	CLAPA 2	CARIOTIP	
St/St	8 0.02	St/St	343 0.8575	172 0.86	171 0.855	St/St	
St/(1,15)	127 0.3175	St/(10,14)	38 0.095	17 0.085	21 0.105	St/(6,7)	
(1,15)/(1,15)	186 0.4650	St/(1,12)	7 0.0175	6 0.03	1 0.005	St/(9,15)	
St/(3,13)	21 0.0525	St/(3,13)	5 0.0125	2 0.01	3 0.015	St/(1,5)	
(1,15)/(3,13)	58 0.145	St/(8,12)	3 0.0075	1 0.005	2 0.01	St/(2,12)	
		St/(7,14)	2 0.005	- -	2 0.01	St/(5,6)	
		(1,12)/(10,14)	1 0.0025	1 0.005	- -	St/(9,12)	
		(8,12)/(10,14)	1 0.0025	1 0.005	- -	St/(7,14)	
						(6,7)/(9,15)	
						(1,5)/(2,12)	
ORDENACIÓ		ORDENACIÓ				ORDENACIÓ	
St	164 0.205	St	741 0.92625	370 0.925	371 0.9275	St	
(1,15)	557 0.69625	(0,14)	40 0.05	19 0.0475	21 0.0525	(6,7)	
(3,13)	79 0.09875	(1,12)	8 0.01	7 0.0175	1 0.0025	(1,5)	
		(3,13)	5 0.00625	2 0.005	3 0.0075	(9,15)	
		(8,12)	4 0.005	2 0.005	2 0.005	(2,12)	
		(7,14)	2 0.0025	- -	2 0.005	(5,6)	
						(9,12)	
						(7,14)	
ORDENACIÓ		ORDENACIÓ	L ₁	L ₉	C ₁	C ₉	ORDENACIÓ
(1,15)	C ₁ 0.5	(10,14)	0 0	5 62.5	-	0.6 ⁻	(6,7)
	L ₁ 8 100	(1,12)	8 100	4 50	0.125 ⁺	0.5 ⁺	(1,5)
	C ₉ 0.57	(3,13)	6 75	5 62.5	0.50	0.2 ⁺	(9,15)
	L ₉ 7 87.5	(8,12)	1 12.5	4 50	1.00	0.0 ⁺	(2,12)
(3,13)	C ₁ 0.5	(7,14)	2 25	6 75	0.50	0.3 ⁺	(5,6)
	L ₁ 6 75						(9,12)
	C ₉ 0.6						(7,14)
	L ₉ 5 62.5						
			CLAPA 1		CLAPA 2		
I _c = 1.7792			I _c = 0.8283		2 _w = 0.497 ⁻		
I _o = 1.16219			I _o = 0.4905		2 _w = 0.614 ⁻		
2 _w = 11.867 ⁺			2 _w = 1.108 ⁻		g.d.ll.=1		
g.d.ll.= 3			g.d.ll. = 1				
			2				
			HC				
			g.d.ll.				
			2				
			HO				
			g.d.ll.				

Taula 6.2.9

MEDI SUBDIVIDIT, DISP. SEGONS CONDIC.			MEDI SUBDIVIDIT, DISP. DEPENDENT GENOTIP			
TOTAL	CLAPA 1	CLAPA 2	CARIOTIP	TOTAL	CLAPA 1	CLAPA 2
331 0.8275	167 0.835	164 0.82	St/St	384 0.96	192 0.96	192 0.96
24 0.06	15 0.075	9 0.045	St/(5,6)	5 0.0125	2 0.01	3 0.015
11 0.0275	11 0.055	- -	St/(2,12)	6 0.015	2 0.01	4 0.02
16 0.04	2 0.01	14 0.07	St/(9,15)	2 0.005	2 0.01	- -
6 0.015	2 0.01	4 0.02	St/(10,14)	1 0.0025	1 0.005	- -
4 0.01	1 0.005	3 0.015	St/(4,14)	1 0.0025	1 0.005	- -
4 0.01	- -	4 0.02	St/(8,12)	1 0.0025	- -	1 0.005
1 0.0025	- -	1 0.005				
2 0.005	2 0.01	- -				
1 0.0025	-	1 0.005				
			ORDENACIÓ			
728 0.91	365 0.9125	363 0.9075	St	784 0.98	392 0.98	392 0.98
26 0.0325	17 0.0425	9 0.0225	(9,15)	2 0.0025	2 0.005	- -
17 0.02125	2 0.005	15 0.0375	(5,6)	5 0.00625	2 0.005	3 0.0075
13 0.01625	13 0.0325	- -	(2,12)	6 0.0075	2 0.005	4 0.01
7 0.00875	2 0.005	5 0.0125	(10,14)	1 0.00125	1 0.0025	- -
4 0.005	1 0.0025	3 0.0075	(4,14)	1 0.00125	1 0.0025	- -
4 0.005	-	4 0.01	(8,12)	1 0.00125	- -	1 0.0025
1 0.00125	-	1 0.0025				
			ORDENACIÓ			
L ₁	L ₉	C ₁ C ₉		L ₁	L ₉	C ₁ C ₉
2 25	0 0	0.5 ⁺ -	(9,15)	0 0	7 87.5	- 0.43 ⁻
5 62.5	0 0	0.6 ⁺ -	(5,6)	2 25	0 0	1.00 ⁺ -
0 0	7 87.5	- 0.29 ⁻	(2,12)	7 87.5	4 50	0.43 ⁻ 0.25 ⁺
7 87.5	4 50	0.57 ⁺ 0.75 ⁻	(10,14)	0 0	5 62.5	- 0.6 ⁺
2 25	0 0	1.00 ⁺ -	(4,14)	5 62.5	6 75	0.40 ⁺ 0.16 ⁻
0 0	4 50	- 0.25 ⁺	(8,12)	1 12.5	4 50	1.00 ⁺ 0.5
2 25	6 75	0.00 1.00				
	CLAPA 1	CLAPA 2			CLAPA 1	CLAPA 2
I _c = 1.1031			I _c = 0.3295			
I _o = 0.64744	$\frac{2}{W} = 0.394^{-}$	$\frac{2}{W} = 0.104^{-}$	I _o = 0.18504		2 -	2 -
$\frac{2}{W} = 0.451^{-}$	g.d.11.=1	g.d.11.=1	2 -		g.d.11.-	g.d.11.-
			W			
g.d.11.= 1			g.d.11.			
2			2			
HC			HC			
g.d.11.			g.d.11.			
2			2			
HO			HO			
g.d.11.			g.d.11.:			

amb l'hàbitat contrària al seu contingut genètic, d'acord amb la idea que és més difícil la producció d'inversions ben adaptades en aquestes condicions.

Si es consideren tots els casos amb selecció i subdivisió del medi, inclosa la darrera sèrie amb deriva prèvia, no s'observa cap patró clar respecte del tipus de dispersió. No hi ha diferències significatives entre els processos realitzats ja que segons la prova de Friedman s'obté un valor $\chi_r^2=0$ (taula 6.2.10) que no és significatiu. Les mitjanes del polimorfisme cromosòmic són 0.835 bits pel cas de dispersió a l'atzar, 0.339 bits pel cas de dispersió segons condicionament i 0.532 bits pel cas de dispersió segons el genotip. Les dades no són significatives però, a més, no hi ha cap indicatiu, ni a nivell descriptiu a favor de la idea que els allunyaments de la dispersió aleatòria, principalment la dispersió dependent del genotip, puguin afavorir l'aparició de polimorfismes cromosòmics.

A la taula 6.2.5 i a la taula 6.2.8 hi ha un signe + per les coincidències de la variable C_g amb la correlació amb l'hàbitat d'una ordenació. Com és lògic pels casos amb dispersió a l'atzar i segons condicionament, algunes vegades hi ha coincidències i altres vegades no, ja que per aquests casos la dispersió és independent del genotip. Pel cas amb dispersió dependent del genotip tampoc no hi ha cap patró clar de coincidències, concretament per quatre ordenacions hi ha coinci-

TAULA 6.2.10. Prova de Friedman. Comparació dels diferents tipus de dispersió quan el medi es considera dividit:

	atzar	condiciona.	dep.genotip
no coadaptació	0.1775/1	0.2881/2	0.8555/3
coadaptació	1.8381/3	0.0799/1	0.5553/2
deriva prèvia	0.4905/2	0.6474/3	0.1850/1
Suma de rangs	6	6	6

$$\chi_r^2 = \frac{12}{3 \cdot 3 \cdot 4} (6^2 + 6^2 + 6^2) - 3 \cdot 3 \cdot 4 = 0$$

(Per un nivell de significació $\alpha=0.028$ un $a=6$ compliria

$$P[\chi_r^2 \geq a] =)$$

dència i per quatre més no; a més hi ha diversos casos d'ordenacions "desequilibrades", en el sentit que respecte a C_1 presenten un + i a C_9 un - o viceversa, és a dir que no hi ha concordança amb la composició gènica respecte del fenotip implicat a la selecció i l'estat dels loci relacionats amb la dispersió. Aquest casos són, pel cas sense coadaptació prèvia: l'ordenació (8,12) més abundant a la primera clapa, d'acord amb el valor de C_9 ($C_9=1.00$, $C_9>0.5$) i en contradicció amb el valor de C_1 ($C_1=1.00$ $C_1>0.5$), la qual cosa és explicable ja que l'inversió solament afecta un dels loci relacionats amb la selecció ($L_1=12.5$) i la meitat ($L_9=50$) dels loci relacionats amb la dispersió, i l'ordenació (2,5)+(7,14) que és molt poc freqüent. Pel cas amb coadaptació prèvia: l'ordenació (8,13) i la (8,12) amb valors contraris als de l'ordenació (8,12) del cas anterior, explicables per la coadaptació prèvia que ha portat a la diferenciació en dos tipus de gamets, amb pocs i molts al·lels 1 dels loci 1 al 8. La part de gamet no invertida presenta una clara adaptació que supera l'efecte associat a part invertida de genoma. Això, més l'existència de gamets estàndard amb la composició adequada per combinar amb aquestes ordenacions, fa que a la clapa 2, on (8,13) és més freqüent, els individus portadors de (8,13) tinguin uns valors mitjans de 10.77 al·lels 1 als loci selectius per individu i 7.4 al·lels 1 als loci relacionats amb la dispersió, és a dir per



terme mitjà estan adaptats a aquesta clapa d'acord amb la freqüència superior de cariotips portadors de (8,13). (recordem que la selecció és sobre els zigots i no els gamets) a despit que la composició de (8,13) quant a probabilitats de dispersió no concorda amb les freqüències d'aquesta ordenació a cada clapa. Finalment, pel cas amb deriva prèvia hi ha l'ordenació (2,12), poc freqüent, amb un valor de C_1 de 0.43 intermig i un L_9 de 50, de manera que és lògic l'efecte de la resta del genoma esmorteint l'efecte de la composició d'aquesta inversió.

La impressió general és que l'aparició d'ordenacions cromosòmiques per inversions, adaptades a una situació amb dispersió dependent del genotip (o segons condicionament) és més difícil que pel cas amb dispersió a l'atzar, és lògic que sigui més difícil que una inversió produïda a l'atzar afecti un gamet òptim alhora quant a la selecció i a la dispersió que un gament òptim solament quant a la selecció, per la senzilla raó que són més infreqüents els primers. Possiblement, l'aparició de polimorfismes cromosòmics relacionats amb la selecció i amb mecanismes restrictius de la dispersió és un procés més lent, propi d'espècies o de poblacions més madures. Aquesta conjectura, però, no queda provada per les dades, necessàriament incompletes, que hem presentat fins ara. La seva falsació està més relacionada amb les simulacions descrites a l'apartat 6.3,

continuació de l'evolució d'una de les poblacions obtingudes en aquesta primera fase, sense considerar tantes condicions experimentals però augmentant el nombre de rèpliques.

Donada la manca de diferències observables entre la capacitat d'establiment de polimorfismes cromosòmics dels diferents casos anteriors, segons la subdivisió del medi, hem realitzat la següent prova, orientada a estudiar això amb més deteniment. Hem comparat un conjunt de rèpliques realitzades en condicions de competició (definida igual que abans) manca de subdivisió ambiental i selecció per un òptim intermig amb un altre conjunt de rèpliques sota condicions de competició, subdivisió del medi, dispersió a l'atzar i selecció per un òptim diferent a cada clapa o subdivisió.

La grandària poblacional, constant, considerada és de 400 individus o 800 gamets, com abans. En lloc dels 16 loci de les simulacions anteriors (8 selectius i 8 neutres) hem considerat 8 loci, els 6 centrals relacionats additivament amb el caràcter mètric implicat a la competició i els dels extrems neutres. Aquests darrers serveixen purament per definir dues inversions diferents: inversió (1,7), és a dir, afectant dels loci 1 al 7, i inversió (2,8). Tenim per tant dues inversions que afecten al mateix conjunt de loci selectius (2 a 7), però que defineixen dues estructures cromosòmiques diferents

amb manca de recombinació entre els respectius blocs de gens corresponents a ambdues ordenacions invertides i entre cada invertida i l'ordenació estàndard.

La selecció, com hem dit segueix els mateixos esquemes que a les simulacions descrites abans, encara que amb paràmetres diferents: pel cas amb medi no subdividit l'òptim del caràcter fenotípic mètric relacionat amb l'eficàcia és 6, pel cas amb medi subdividit els òptims són 1 i 11 segons la clapa del medi. Aquestes diferències respecte a l'anterior sèrie de simulacions són lògiques ja que el nombre de loci estudiats és diferent.

Totes les rèpliques comencen a partir de la mateixa població, generada aleatòriament i amb un gamet amb la inversió (1,7) i un altre amb (2,8). Pel cas amb manca de subdivisió ambiental, el gamet invertit té una composició equilibrada ja que conté tres loci amb l'al·lel 1 i tres més amb l'al·lel 0. En canvi, pel cas amb subdivisió, el gamet (1,7) presenta tots els loci relacionats amb la selecció amb l'al·lel 0 i per tant està adaptat a la primera clapa, mentre que el gamet (2,8) està adaptat a la segona ja que tots els seus loci selectius presenten l'al·lel 1.

A totes les rèpliques, també, les inversions eren inicialment als mateixos individus i cromosomes (és a dir a la mateixa

posició de la matriu POP, vegeu la secció de materials i mètodes i l'apèndix corresponent).

La durada de cada procés és de 50 generacions, com abans.

En aquesta segona sèrie de simulacions no hi intervé el factor d'atzar present a la primera i consistent en què és més fàcil al cas no subdividit i amb òptim intermig que una inversió, amb els extrems produïts aleatòriament, afecti un conjunt de loci ben coadaptats (coadaptats, si més no, en el sentit una mica particular d'aquests models). Comparem la facilitat amb la qual una inversió produïda de nou i ja d'entrada òptima pot augmentar en freqüència fins a, eventualment, fixar-se o establir un polimorfisme.

Hem fet vint rèpliques, deu en condicions de subdivisió i deu més amb manca de subdivisió. El canvi de freqüències pel cas sense subdivisió és expressat a la taula 6.2.11. Pel cas amb subdivisió és a la taula 6.2.12. Quan l'ambient es considera no subdividit, podem veure que en una rèplica s'han conservat ambdues inversions, a dues rèpliques més s'ha mantingut l'ordenació caracteritzada per la inversió (1,7) i a les set restants s'han perdut, durant la simulació de les 50 generacions, ambdues inversions. Pel cas amb medi subdividit, igualment a una rèplica s'han mantingut ambdues inversions en una

Taula 6.2.11

No subdividit	ordenació	(1,7)	(2,8)
Replica 1	generació 5	0	0
2	5	0	1.25×10^{-3}
	10	0	0
3	5	0	0
	5	0.01375	2
4	10	0.025	0
	15	0.09125	0
	20	0.14	0
	25	0.2975	0
	30	0.50125	0
	35	0.75125	0
	40	0.7875	0
	45	0.9375	0
	50	0.96875	0 (st 0.03125)
	5	5	0
10		0	5×10^{-3}
15		0	0
6	5	2.5×10^{-3}	1.25×10^{-3}
	10	7.5×10^{-3}	0.0675
	15	0.0275	0.115
	20	0.0725	0.4735
	25	0.2025	0.55375
	30	0.215	0.625
	35	0.2125	0.62375
	40	0.2675	0.645
	45	0.26375	0.705
	50	0.2525	0.6975 (st 0.05)
7	5	0	5×10^{-3}
	10	0	0
8	5	0	2.5×10^{-3}
	10	0	0
9	5	1.25×10^{-3}	0
	10	0.01	0
	15	0.10375	0
	20	0.2325	0
	25	0.52	0
	30	0.65125	0
	35	0.7875	0
	40	0.7925	0
	45	0.76	0
	50	0.7975	0
10	5	0	0

Taula 6.2.12

Subdividit	ordenació	(1,7)	(2,8)
Replica 1	generació 5	0	0
2	5	1.25×10^{-3}	0
	10	0	0
3	5	1.25×10^{-3}	2.5×10^{-3}
	10	0.0375	0.0275
	15	0.09875	0.0625
	20	0.155	0.03875
	25	0.15875	0.1375
	30	0.135	0.1775
	35	0.19875	0.26
	40	0.1925	0.295
	45	0.16875	0.37625
50	0.14375	0.34	
4	5	1.25×10^{-3}	0
	10	0.0125	0
	15		0
	20	1.25×10^{-3}	0
	25	0	0
5	5	0	0
6	5	1.25×10^{-3}	2.5×10^{-3}
	10	0.01	0.01375
	15	0	0
7	5	0	5×10^{-3}
	10	0	1.25×10^{-3}
	15	0	0
8	5	0	0
9	5	0	0.02
	10	0	0.03125
	15	0	0.0375
	20	0	0.0525
	25	0	0.155
	30	0	0.2075
	35	0	0.23875
	40	0	0.30125
	45	0	0.2875
50	0	0.28	
10	5	0	0

altra s'ha mantingut (2,8) i a les vuit restants s'han perdut ambdues inversions.

La primera conclusió que es pot treure, igual que a les simulacions de la secció 6, és que no hi ha cap llindar de freqüència mínima, com el trobat per Fraser i col·laboradors, perquè una inversió augmenti en freqüència.

No es pot detectar cap diferència significativa entre ambdues condicions experimentals respecte de les probabilitats de pèrdua o de manteniment de les inversions. Considerant el possible manteniment d'una qualsevol de les inversions o d'ambdues enfront a la possibilitat que ambdues es perdin, tenim la següent taula de freqüències

	Pèrdua	Manteniment
No subdividit	7	3
Subdividit	8	2

que té un valor associat de l'estadístic khi-quadrat per la prova d'homogeneïtat de 0.2666 per un grau de llibertat, clarament no significatiu. Per la inversió (1,7) solament, tenim la següent taula

	Pèrdua	Manteniment
No subdividit	7	3
Subdividit	9	1

amb un valor de l'estadístic khi-quadrat de 1.25, per un grau de llibertat, tampoc no significatiu. Per la inversió (2,8) solament, la taula corresponent és

	Pèrdua	Manteniment
No subdividit	9	1
Subdividit	8	2

amb un valor khi-quadrat de 0.3921568, per un grau de llibertat, igualment no significatiu. Si, donades les baixes freqüències es creu convenient realitzar la correcció per continuïtat de Yates (vegeu per exemple Everitt (1977)), obtenim els valors khi-quadrat: 0, 0.3125 i 0 respectivament, evidentment tampoc no significatius.

Tot l'anterior no vol dir pas que no hi hagi diferències entre ambdues condicions experimentals, sí que n'hi ha, però en un altre nivell.

Si hi ha diferències entre ambdós règims selectius, probablement aquestes diferències seran a nivell de la capacitat per establir i mantenir veritables polimorfismes cromosòmics. Primerament podem observar que la constitució de l'ordenació (1,7) i de la (2,8) és la mateixa (al cas amb manca de subdivisió) de manera que hi ha una situació de neutralitat efectiva entre els genotips que són portadors d'una o d'altra. Allò que veritablement té significat al cas no subdividit és la

coexistència d'estàndard amb un (o els dos) invertit. Segons la taula 6.2.11, la freqüència després de les 50 generacions de selecció, de l'ordenació estàndard és de 0.03125, 0.05 i 0.2025, als tres casos sense subdivisió en què s'ha mantingut alguna inversió, mentre que segons la taula 6.2.12, als dos casos amb subdivisió en què s'ha mantingut alguna inversió, les freqüències d'estàndard són 0.51625 i 0.72. Si indiquem com X la freqüència final d'estàndard a les rèpliques realitzades sense subdivisió ambiental i Y la freqüència d'estàndard o les rèpliques amb subdivisió, les hipòtesis nul·la i alternativa

$$H_0 \quad P[X < Y] = \frac{1}{2}$$

$$H_1 \quad P[X < Y] > \frac{1}{2}$$

poden contrastar-se mitjançant la ben coneguda prova de Wilcoxon, Mann i Witney per mostres independents. Els rangs dels valors mostrals de Y ordenats de menor a més gran a tota la mostra són 4 i 5 de manera que la suma de rangs és $W=4+5=9$. Aquest valor de l'estadístic W és significatiu a un nivell de significació $\alpha=0.1$ la qual cosa permet rebutjar la hipòtesi nul·la $P[X > Y] = \frac{1}{2}$. Certament aquest nivell de significació és massa gran, però és el mínim possible amb una mostra tan summent petita com l'anterior. Cal considerar-ho com una indicació forta, no concloent, que al cas no subdividit la tendència és vers a la fixació de les ordenacions invertides

favorables que no es perden a les primeres generacions, mentre que al cas subdividit la progressió de la inversió és menys forta i es manté una freqüència més alta d'estàndard. Això concorda amb el trobat a les simulacions en condicions de deriva de la secció 5, on no hi havia diferències significatives, segons la subdivisió ambiental, a les probabilitats de manteniment o pèrdua d'una nova inversió, però sí a les configuracions finals de freqüències. De tota manera l'efecte de la selecció sembla molt més intens en les condicions del present apartat.

A les dues rèpliques del cas subdividit a les quals s'ha mantingut alguna inversió s'observa la mateixa diferenciació entre clapes i correlació amb l'hàbitat que a les simulacions descrites abans. Les freqüències absolutes de les diferents ordenacions presents a cada clapa després de la selecció, a la generació 50, són per la primera d'aquestes rèpliques:

	Estàndard	(1,7)	(2,8)
Clapa 1	254	83	63
Clapa 2	159	32	209

amb un valor de l'estadístic khi-quadrat per la prova d'homogeneïtat de 122.84, clarament significatiu. Per la segona rèplica de les esmentades, les freqüències són

	Estàndard	(1,7)	(2,8)
Clapa 1	378	-	22
Clapa 2	198	-	202

amb un valor khi-quadrat de 200.892 també significatiu. Observen la presència majoritària de (1,7) a la clapa 1 i de (2,8) a la clapa 2, correlació amb l'hàbitat concordant amb l'observada anteriorment i d'origen passiu, és a dir, associada al règim selectiu diferent de cada clapa no hi ha dispersió dirigida dels organismes (la dispersió, recordem, és a l'atzar).

6.3. Manteniment del polimorfisme cromosòmic en condicions de deriva i selecció

A partir de la població més polimòrfica cromosòmicament de les obtingudes a la primera sèrie de simulacions de l'apartat 6.2 hem estudiat la capacitat de manteniment del polimorfisme cromosòmic de les diferents condicions experimentals estudiades anteriorment.

Els processos s'han realitzat segons els mateixos esquemes que a l'apartat 6.2 llevat del fet que no es produeixen noves inversions. Hem estudiat el manteniment del polimorfisme sota les següents condicions experimentals:

1) Neutralitat. La manca de diferències de polimorfisme entre els casos amb subdivisió i sense subdivisió pels processos amb neutralitat realitzats a l'apartat 6.2, ens ha portat a estudiar només el manteniment del polimorfisme per neutralitat, subdivisió del medi i dispersió a l'atzar. El fet que hi hagi subdivisió del medi en condicions de neutralitat, ens permetrà comparar la diferenciació entre clapes i la correlació amb l'hàbitat dels casos amb subdivisió i selecció amb les d'aquest cas neutre.

2) Medi no subdividit i selecció per un òptim intermig. Les simulacions es realitzen a partir d'una població que havia experi-

mentat selecció en condicions de subdivisió del medi. Si els individus sorgits d'aquestes condicions fossin "generalistes" estarien ben adaptats a aquest òptim intermig que implica un règim selectiu comparable, en mitjana, al del cas subdividit del qual procedeix la població inicial; si el polimorfisme desenvolupat correspongués a especialització de certs tipus a certes parts del medi -tal com semblen indicar totes les dades discutides a 6.2- s'hauria de produir una intensa caiguda de polimorfisme associada a l'adaptació a unes condicions sumament noves.

3) Medi subdividit en dues clapes, dispersió a l'atzar i selecció. Són les mateixes condicions de la població inicial, llevat de la manca de producció d'inversions. Es d'esperar que si aquestes condicions afavoreixen significativament el manteniment del polimorfisme cromosòmic, es mantingui un grau de polimorfisme significativament superior als dels altres casos, en particular al del cas amb neutralitat i subdivisió del medi.

4) Medi subdividit en dues clapes, dispersió dependent del genotip i selecció. Quan el medi està subdividit hi poden haver nombroses formes de dispersió que s'allunyen de l'aleatorietat total. La dispersió segons condicionament estudiada a l'apartat 6.2 no ha donat resultats gaire interessants, possiblement caldria dedicar-li un estudi més aprofundit amb un altre disseny

experimental, ja que malgrat tot sembla un mecanisme important a l'establiment de polimorfismes i a la diferenciació de grups dins de les poblacions. A les simulacions realitzades en aquest apartat ens hem centrat en l'estudiar la dispersió dependent del genotip, segons el mateix esquema indicat a l'apartat 6.2 (taula 6.1.2).

Dividirem aquest apartat en dues parts. Primerament estudiarem el grau de polimorfisme final, després de 100 generacions. A continuació estudiarem les corbes de canvi del polimorfisme segons el temps.

A la taula 6.3.1 hi ha totes les ordenacions cromosòmiques i tots els cariotips, amb les seves freqüències, després de 100 generacions i pel cas amb neutralitat. A la taula 6.3.2 hi ha les mateixes dades pel cas amb selecció i medi no subdividit. La taula 6.3.3 correspon al cas amb selecció, medi subdividit i dispersió a l'atzar i la taula 6.3.4 al cas amb selecció, medi subdividit i dispersió dependent del genotip. A la taula 6.3.5-II hi ha les freqüències (observades/esperades) per la taula de contingència en tres dimensions (condició experimental x rèplica x ordenació cromosòmica) implicada al contrast de la hipòtesi nul·la H_0 : per tot i, j, k , $p_{ijk} = p_i p_j p_k$ (per tota condició experimental "i", rèplica "j" i ordenació "k" la probabilitat que

St	1 ^a replica						2 ^a replica			
	379	0.9475	377	0.9425	756	0.945	256	0.6375	269	0.6725
(1,2)	21	0.0525	23	0.0575	44	0.055	79	0.1975	78	0.195
(4,12)							-	-	-	-
(4,14)							52	0.13	44	0.11
(1,2)+(4,12)							-	-	-	-
(1,2)+(4,14)							14	0.035	9	0.0225
(8,15)										
CARIOTIPS										
St/St	179	0.895	178	0.89	357	0.8925	75	0.375	84	0.42
St(1,2)	21	0.105	21	0.105	42	0.105	54	0.27	57	0.285
(1,2)/(1,2)			1	0.005	1	0.0025	9		9	0.045
St/(4,12)										
(4,12)/(4,12)										
(1,2)/(4,12)										
St/(4,14)							39	0.195	36	0.18
(4,14)/(4,14)							4	0.02	2	0.01
(1,2)/(4,14)							5		3	0.015
(4,12)/(4,14)										
St/(1,2)+(4,12)										
(1,2)/(1,2)+(4,12)										
(4,12)/(1,2)+(4,12)										
(4,14)/(1,2)+(4,12)										
St(1,2)+(4,14)							12	0.06	8	0.04
(1,2)/(1,2)+(4,14)							2	0.01	-	
(4,12)/(1,2)+(4,14)										
(4,14)/(1,2)+(4,14)							-		1	0.005
(1,2)+(4,12)/(1,2)+(4,14)										

Taula 6.3.1

		3 ^a replica						4 ^a replica						total
524		195	0.4875	186	0.465	381	0.47625	155	0.3875	164	0.41	319	0.39875	1980
157		20	0.05	25	0.0625	45	0.05625							246
-		34	0.085	43	0.1075	77	0.09625	245	0.6125	236	0.59	481	0.60125	558
96		130	0.325	122	0.305	252	0.315							348
-		5	0.0125	1	0.0025	6	0.0075							6
23		16	0.04	23	0.0575	39	0.04875							62
-														
159	0.3975	53	0.265	45	0.225	98	0.245	27	0.135	37	0.185	64	0.16	678
111	0.2775	10	0.05	12	0.006	22	0.055							175
18	0.045	2	0.01	2	0.01	4	0.01							23
		8	0.04	13	0.065	21	0.0525	101	0.505	90	0.45	191	0.4775	212
		5	0.025	5	0.025	10	0.025	72	0.36	73	0.365	145	0.3625	155
		-	-	3	0.015	3	0.0075							3
75	0.1875	64	0.32	58	0.29	122	0.305							197
6	0.015	21	0.105	19	0.095	40	0.1							46
8	0.02	3	0.015	5	0.025	8	0.02							16
		14	0.07	14	0.07	28	0.07							28
		1	0.005	1	0.005	2	0.005							2
														-
		2	0.01	-	-	2	0.005							2
		1	0.005	-	-	1	0.0025							1
														-
20	0.05	6	0.03	12	0.06	18	0.045							38
2	0.005	3	0.015	1	0.005	4	0.01							6
		-	-	3	0.015	3	0.0075							3
1	0.0025	6	0.03	7	0.035	13	0.0325							14
		1	0.005	-	-	1	0.0025							1

NEUTRALITAT

Taula 6.3.1

	1 ^a replica			2 ^a replica		
St			134			
(1,2)						
(4,12)			666			
CARIOTIPS			TOTAL			
St/St			6			
St/(1,2)						
(1,2)/(1,2)						
St/(4,12)			122			
(4,12)/(4,12)			272			

Taula 6.3.2.

	3 ^a replica			4 ^a replica		
800 1.			86 0.1075			391 .48875
			714 0.8925			409 .51125
TOTAL			TOTAL			TOTAL
			4 0.01			91 .2275
			78 0.195			209 .5225
400 1.			318 0.795			100 .25

1 CLAPA
SELECCIÓ

Taula 6.3.2

Taula 6.3.3

St	1 ^a replica						2 ^a replica					
	174	0.435	131	0.3275	305	0.38125	107	0.2675	56	0.14	163	0.20375
(1,2)	14	0.035	2	0.005	16	0.02	-	-	-			
(4,12)	55	0.1375	168	0.42	223	0.27875	71	0.1775	219	0.5475	290	0.3625
(4,14)	140	0.35	81	0.2025	221	0.27625	80	0.2	38	0.095	118	0.1475
(1,2)+(4,12)	7	0.0175	17	0.0425	24	0.03	-	-	-	-		
(1,2)+(4,14)	10	0.025	1	0.0025	11	0.01375	-	-	-	-		
(8,15)	-		-		-		142	0.355	87	0.2175	229	0.28625
CARIOTIPS												
St/St	40	0.2	17	0.085	57	0.1425	16	0.08	4	0.02	20	0.05
St/(1,2)	6	0.03			6	0.016						
(1,2)/(1,2)												
St/(4,12)	24	0.12	71	0.355	95	0.2375	23	0.115	37	0.185	60	0.15
(4,12)/(4,12)	3	0.015	22	0.11	25	0.0625	4	0.02	49	0.245	53	0.1345
(1,2)/(4,12)	2	0.01	1	0.005	3	0.0075						
St/(4,14)	59	0.295	23	0.115	82	0.205	18	0.09	4	0.02	22	0.055
(4,14)/(4,14)	26	0.13	4	0.02	30	0.075	7	0.035	1	0.005	8	0.02
(1,2)/(4,14)	3	0.015			3	0.0075						
(4,12)/(4,14)	21	0.105	45	0.225	66	0.165	15	0.075	25	0.125	40	0.1
St/(1,2)H(4,12)			3	0.015	3	0.0075						
(1,2)/(1,2)H(4,12)	2	0.01	1	0.005	3	0.0075						
(4,12)/(1,2)H(4,12)	1	0.005	6	0.03	7	0.0175						
(4,14)/(1,2)H(4,12)	3	0.015	5	0.025	8	0.02						
(1,2)H(4,12)/(1,2)H(4,12)			1	0.005	1	0.0025						
St/(1,2)+(4,14)	5	0.025			5	0.0125						
(1,2)/(1,2)+(4,14)	1	0.005			1	0.0025						
(4,12)/(1,2)H(4,14)	1	0.005	1	0.005	2	0.005						
(4,14)/(1,2)H(4,14)	2	0.01			2	0.005						
(1,2)H(4,12)/(1,2)H(4,14)	1	0.005			1	0.0025						
St(8,15)							34	0.17	7	0.035	41	0.1025
(4,12)/(8,15)							25	0.125	59	0.295	84	0.21
(4,14)/(8,15)							33	0.165	7	0.035	40	0.1
(8,15)/(8,15)							25	0.125	7	0.035	32	0.08

Taula 6.3.3

3 ^a replica						4 ^a replica					
218	0.545	154	0.385	372	0.465	76	0.19	51	0.1275	127	0.14875
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
37	0.0925	132	0.33	169	0.21125	74	0.185	229	0.5725	303	0.37875
144	0.36	114	0.285	258	0.3225	249	0.6225	119	0.2975	368	0.46
-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.0025	1	0.00125
1	0.0025	-	-	1	0.00125	1	0.0025	-	-	1	0.00125
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
60	0.3	26	0.13	86	0.215	3	0.015	4	0.02	7	0.0175
18	0.09	59	0.295	77	0.1925	17	0.085	30	0.15	47	0.1175
3	0.015	13	0.065	16	0.04	8	0.04	57	0.285	65	0.1625
79	0.395	43	0.215	122	0.305	53	0.265	13	0.065	66	0.165
26	0.13	12	0.06	38	0.095	78	0.39	11	0.055	89	0.2225
13	0.065	47	0.235	60	0.15	40	0.2	84	0.42	124	0.31
								1	0.005	1	0.0025
1	0.005			1	0.0025						
						1	0.005			1	0.0025

2 clapes sel. atzar

Taula 6.3.4

ORDENACIONS	1 ^a replica			2 ^a replica	
St	267 0.6675	216 0.54	483	300 0.75	299 0.7475
(1,2)	-	-	-		
(4,12)	13 0.0325	118 0.295	131		
(4,14)	120 0.3	66 0.165	186	100 0.25	101 0.2525
(1,2)+(4,12)	-	-	-		
(1,2)+(4,14)	-	-	-		
CARIOTIPS					
St/St	94 0.47	55 0.275	149 0.3725	119 0.595	114 0.57
St/(1,2)					
(1,2)/(1,2)					
St/(4,12)	9 0.045	71 0.355	80 0.2		
(4,12)/(4,12)	-	15 0.075	15 0.0375		
(1,2)/(4,12)					
St/(4,14)	70 0.35	35 0.175	105 0.2625	62 0.31	71 0.355
(4,14)/(4,14)	23 0.115	7 0.035	30 0.075	19 0.095	15 0.075
(1,2)/(4,14)					
(4,12)/(4,14)	4 0.02	17 0.085	21 0.0525		
St/(1,2)+(4,12)					
(1,2)/(1,2)+(4,12)					
(4,12)/(1,2)+(4,12)					
(4,14)/(1,2)+(4,12)					
(1,2)+(4,12)/(1,2)+(4,12)					
St/(1,2)+(4,14)					
(1,2)/(1,2)+(4,14)					
(4,12)/(1,2)+(4,14)					
(4,14)/(1,2)+(4,14)					
(1,2)+(4,12)/(1,2)+(4,14)					

Taula 6.3.4.

	3 ^a replica			4 ^a replica		
599	244 0.61	178 0.445	422	170 0.425	159 0.3975	329 0.41125
-	-	-	-			-
-	35 0.0875	148 0.37	183	18 0.045	120 0.3	138 0.1725
201	121 0.3025	74 0.185	195	212 0.53	121 0.3025	333 0.41625
233 0.5825	72 0.36	35 0.175	107 0.2675	38 0.19	30 0.15	68 0.17
	19 0.095	78 0.39	97 0.2425	5 0.025	51 0.255	56 0.14
	3 0.015	18 0.09	21 0.0525	2 0.01	14 0.07	16 0.04
133 0.3325	81 0.405	30 0.15	111 0.2775	89 0.445	48 0.24	137 0.3425
34 0.085	15 0.075	5 0.025	20 0.05	57 0.285	16 0.08	73 0.1825
	10 0.05	34 0.17	44 0.11	9 0.045	41 0.205	50 0.125

2 Clapes, selecció dispersió dep.
del Genotip

Taula 6.3.5

	REPLICA 1			REPLICA 2			
	CLAPA 1	CLAPA 2	TOTAL	CLAPA 1	CLAPA 2	TOTAL	
NEUTRALITAT	χ^2_W	0.614 ⁻ (1)	0.1954 ⁻ (1)	0.0408 ⁻ (1)	8.1188 ⁻ (6)	8.6832 ⁻ (6)	15.0644 ⁺ (6)
	χ^2_{HC}			1.0028 ⁻ (2)			5.6772 ⁻ (8)
	χ^2_{HO}			0.0962 ⁻ (1)			2.1340 ⁻ (1)
	I_C I_O			0.5095 0.3072			2.1761 1.3751
1 CLAPA	χ^2_W			3.5067 ⁻ (1)			-
	I_C I_O			0.9917 0.652			0.0000 0.0000
	χ^2_W						
2 CLAPES, D. ATZAR	χ^2_W	0.6689 ⁻ (3)	16.5166 ⁺ (3)	1.4917 ⁻ (3)	3.7620 ⁻ (6)	10.5952 ⁻ (6)	2.9845 ⁻ (6)
	χ^2_{HC}			114.3769 ⁺ (18)			123.1507 ⁺ (9)
	χ^2_{HO}			99.6038 ⁺ (5)			119.6468 ⁺ (3)
	I_C I_O			3.0590 1.9065			3.1216 1.9222
2 CLAPES, D. DEP. GENOTIP	χ^2_W	3.1564 ⁻ (3)	2.122 ⁻ (3)	8.4406 ⁺ (3)	6.0089 ⁺ (1)	0.7098 ⁻ (1)	5.4076 ⁺ (1)
	χ^2_{HC}			101.5057 ⁺ (5)			1.1869 ⁻ (2)
	χ^2_{HO}			105.2228 ⁺ (2)			6.6446x10 ⁻³ (1)
	I_C I_O			2.1827 1.3563			1.2847 0.8133

Taula 6.3.5

REPLICA 3			REPLICA 4			χ^2_{HR}
CLAPA 1	CLAPA 2	TOTAL	CLAPA 1	CLAPA 2	TOTAL	
21.704 ⁺ (3)	4.689 ⁻ (3)	22.547 ⁺ (3) 15.9878 ⁻ (17) 5.9971 ⁻ (4)	0.8156 ⁻ (1)	0.9762 ⁻ (1)	6.94x10 ⁻³ (1) 2.2029 ⁻ (2) 0.4223 ⁻ (1)	2166.48 ⁺ (15)
		3.0401 1.8587			1.4629 0.9702	
		0.105 ⁻ (1)			0.829 ⁻ (1)	
		0.7895 0.4923			1.4753 0.9996	
1.2487 ⁻ (3)	8.7703 ⁺ (3)	1.1235 ⁻ (3) 77.5705 ⁺ (6) 66.4756 ⁺ (2)	4.5092 ⁻ (3)	7.5795 ⁻ (3)	4.9207 ⁻ (3) 131.09 ⁺ (5) 131.4806 ⁺ (2)	
		2.3974 1.5261			2.3695 1.4915	
3.0746 ⁻ (3)	8.3453 ⁺ (3)	1.4175 ⁻ (3) 100.9186 ⁺ (5) 91.4264 ⁺ (1)	77.7182 ⁺ (3)	24.9035 ⁺ (3)	5.7799 ⁻ (3) 103.8044 ⁺ (5) 100.627 ⁺ (2)	
		2.3074 1.47			2.3698 1.4909	

TAULA 6.3.5 -II

1) 1 clapa

	rèp. 1	rèp. 2	rèp. 3	rèp. 4	
1 St	134/336.94	0/336.94	86/336.94	391/336.94	611
2 (1,2)	0/19.5	0/19.5	0/19.5	0/19.5	0
3 (4,12)	666/287.5	800/287.5	714/287.5	409/287.5	2589
4 (4,14)	0/141.75	0/141.75	0/141.75	0/141.75	0
5 (8,15)	0/14.31	0/14.31	0/14.31	0/14.31	0
	800	800	800	800	3200

2) neutralitat

	rèp. 1	rèp. 2	rèp. 3	rèp. 4	
1 St	756/336.94	524/336.94	381/336.94	319/336.94	1980
2 (1,2)	44/19.5	168/19.5	67/19.5	0/19.5	279
3 (4,12)	0/287.5	0/287.5	80/287.5	481/287.5	561
4 (4,14)	0/141.75	108/141.75	272/141.75	0/141.75	380
5 (8,15)	0/14.31	0/14.31	0/14.31	0/14.31	0
	800	800	800	800	3200

3) 2 cl. del genotip

	rèp. 1	rèp. 2	rèp. 3	rèp. 4	
1 St	483/336.94	599/336.94	422/336.94	329/336.94	1833
2 (1,2)	0/19.5	0/19.5	0/19.5	0/19.5	0
3 (4,12)	131/287.5	0/287.5	183/287.5	138/287.5	452
4 (4,14)	186/141.75	201/141.75	195/141.75	333/141.75	915
5 (8,15)	0/14.31	0/14.31	0/14.31	0/14.31	0
	800	800	800	800	3200

4) 2 cl. atzar

	rèp. 1	rèp. 2	rèp. 3	rèp. 4	
1 St	305/336.94	163/336.94	372/336.94	127/336.94	967
2 (1,2)	33/19.5	0/19.5	0/19.5	0/19.5	33
3 (4,12)	235/287.5	290/287.5	169/287.5	304/287.5	998
4 (4,14)	227/141.75	118/141.75	259/141.75	369/141.75	973
5 (8,15)	0/14.31	229/14.31	0/14.31	0/14.31	229
	800	800	800	800	3200

n = 12800

Taula 6.3.5-II continuació

cond. exp.		rèplica		ordenació	
i	$n_{i..}$	i	$n_{.j.}$	k	$n_{..k}$
1	3200	1	3200	1	5391
2	3200	2	3200	2	312
3	3200	3	3200	3	4600
4	3200	4	3200	4	2268
				5	229

calcul de cada freqüència esperada E_{ijk} :

$$E_{ijk} = n \times \frac{n_{i..}}{n} \times \frac{n_{.j.}}{n} \times \frac{n_{..k}}{n} = \frac{n_{i..} \times n_{.j.} \times n_{..k}}{n^2}$$

$$\chi^2 = 12.047, 959$$

$$g.d.l.l. = 80 - 3 - 3 - 4 = 70$$

es presentin conjuntament és igual al producte de les probabilitats per separat) és a dir, no hi ha cap interacció entre els tres factors alhora, enfront a l'alternativa H_1 : existeixen i, j, k tals que $p_{ijk} \neq p_i p_j p_k$, és a dir, hi ha dependència entre els tres factors. També hem fet la prova d'independència parcial H_0 : per tot i, j, k , $p_{ijk} = p_i p_{jk}$, és a dir, que hi ha independència entre cada condició experimental i cada combinació de rèplica i ordenació (o amb altres paraules, si hi ha dependències entre rèpliques i ordenacions, aquestes no varien de sentit i grau segons la condició experimental). I les proves equivalents, corresponents a rèplica amb les combinacions (condició experimental, ordenació) i a ordenació amb les combinacions (condició experimental, rèplica) respectivament. A la taula 6.3.5 hi ha els valors de l'estadístic khi-quadrat per l'allunyament de les freqüències cariotípiques de l'equilibri de Hardy-Weinberg (χ_W^2), a la població global i a cada clapa quan la població està subdividida, l'estadístic khi-quadrat de la prova d'homogeneïtat entre clapes, segons les freqüències cariotípiques (χ_{HC}^2) i segons les freqüències d'ordenacions cromosòmiques (χ_{HO}^2), a la dreta de la taula l'estadístic χ_{HR}^2 d'homogeneïtat entre rèpliques d'una mateixa condició experimental, segons les freqüències globals de cada rèplica (no segons les de cada clapa) i a sota l'estadístic χ_{CO}^2 d'homogeneïtat entre els totals de cada condició experimental. Finalment els valors de polimorfisme segons la fórmula de Shanon, també segons les freqüències cariotípiques I_C i segons les d'ordenacions cromosòmiques. Els valors khi-quadrat van acompanyats d'un

signe + o - segons siguin o no siguin significatius a un nivell de significació del 0.05 i del nombre de graus de llibertat, entre parèntesis. Per evitar les freqüències esperades massa baixes, hem inclòs les ordenacions cromosòmiques amb baixa freqüència en la classe corresponent a l'ordenació de la qual poden derivar més directament, per inversió d'algun segment de gamet.

Una primera ullada a les taules de freqüències i a les taules de valors khi-quadrat ens indica una sèrie de fets. A la taula 6.3.5-II indica que hi ha una associació molt forta entre condicions experimentals, rèpliques i ordenacions cromosòmiques conjuntament. Per destriar les composants d'aquesta interacció entre tots tres, hem estudiat les dependències parcials: condició experimental amb (rèplica, ordenació) ($\chi^2 = 8290.84$, 41 g.d.ll.), rèplica amb (condició experimental, ordenació) ($\chi^2 = 4234.10$, 33 g.d.ll.) i ordenació amb (rèplica, condició experimental) ($\chi^2 = 12070.07$, 60 g.d.ll.). Totes tres són summament significatives, de manera que la probabilitat de cada una d'aquestes combinacions de dos factors varia segons els nivells del tercer. De tota manera, fins i tot essent significativa, l'associació menys marcada és la de rèplica amb (condició experimental, ordenació). Les diferències entre rèpliques són purament diferències d'eleccions aleatòries realitzades durant els processos, de manera que els factors de deriva, tot i sent molt importants, semblen ser-ho menys que els altres. Agrupant les

freqüències respecte de tots els nivells d'un factor es poden construir taules de contingència bidimensionals. Pel propi disseny de les experiències, el factor rèplica i el factor condició experimental són independents globalment, però la manca d'independència parcial indica que donada una ordenació cromosòmica, la probabilitat de pertinença a una combinació (condició, rèplica) varia segons el tipus d'ordenació cromosòmica. Els altres factors són dependents entre ells en taules bidimensionals, però la manca d'independència parcial fa aconsellable l'estudi de les interaccions entre dos factors fixat cada nivell de l'altre.

Novament hi ha diferenciació molt significativa entre condicions experimentals i entre rèpliques d'una mateixa condició experimental. Pel cas amb neutralitat la diferenciació entre rèpliques és extraordinàriament gran ($\chi_{HR}^2=2166,48$ per 15 g.d.l.l.) comparada amb les corresponents a les altres condicions experimentals, també significatives. Podem afirmar que el cas neutre és el més indeterminat quant a les freqüències corresponents a l'estat final. Es a dir que encara que l'atzar fa fluctuar considerablement les freqüències d'ordenacions o bé les freqüències cariotípiques, pels casos amb selecció hi ha més homogeneïtat entre rèpliques. Això es pot apreciar millor a la taula 6.3.6 on hi ha els valors de distància genèti-

ca

$$D_{jk} = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n |p_{ji} - p_{ki}|$$

(Prevosti (1974)) entre rèpliques j, k d'una mateixa condició experimental, essent n el nombre d'ordenacions presents o a la rèplica j o a la rèplica k i p_{ji}, p_{ki} les corresponents freqüències relatives, i els valors de distància genètica mitjana

$$\bar{D} = \frac{1}{r(r-1)/2} \sum_{j < k} D_{jk}$$

per una condició experimental, on r és el nombre de rèpliques.

Juntament amb aquests valors, a la taula 6.3.5 tenim els valors khi-quadrat de diferenciació entre clapes del medi quan aquest està subdividit. Mentre que els valors khi-quadrat de la prova d'homogeneïtat entre rèpliques, o bé (millor) els valors de distància genètica entre rèpliques són màxims pel cas de neutralitat, no hi ha cap khi-quadrat d'homogeneïtat entre clapes significativa pel cas neutre (χ_{HO}^2 ò χ_{HC}^2), mentre que pels dos casos amb selecció i medi subdividit, tots aquests valors (llevat d'un, la rèplica 2 del cas amb dispersió dependent del genotip, que requereix un comentari a part) són significatius i molt grans. Novament podem tenir una idea descriptiva de la magnitud de la diferenciació entre clapes observant la taula 6.3.7 on hi ha els valors de distància genètica entre clapes d'una mateixa rèplica j

TAULA 6.3.6. DISTÀNCIES GENÈTIQUES ENTRE RÈPLIQUES D'UNA MATEIXA CONDICIÓN I DISTÀNCIA MITJANA.

Neutralitat

	rep. 1	rep. 2	rep. 3
rep. 2	0.29		
rep. 3	0.46875	0.31875	
rep. 4	0.60125	0.60125	0.505
$\bar{D} = 0.4641666$			

1 Clapa

	rep. 1	rep. 2	rep. 3
rep. 2	0.1675		
rep. 3	0.06	0.1075	
rep. 4	0.32125	0.48875	0.38125
$\bar{D} = 0.254375$			

2 Clapes, dispersió a l'atzar

	rep. 1	rep. 2	rep. 3
rep. 2	0.37		
rep. 3	0.13	0.4375	
rep. 4	0.28375	0.33125	0.30625
$\bar{D} = 0.3097916$			

2 Clapes, dispersió dependent del genotip

	rep. 1	rep. 2	rep. 3
rep. 2	0.16375		
rep. 3	0.07625	0.22875	
rep. 4	0.1925	0.3375	0.1725
$\bar{D} = 0.1952083$			

TAULA 6.3.7. DISTÀNCIA GENÈTICA ENTRE CLAPES D'UNA MATEIXA
RÈPLICA, QUAN EL MEDI ESTA SUBDIVIDIT

Neutralitat

rèplica	Distància
1	0.005
2	0.035
3	0.0525
4	0.0225

Distància mitjana: 0.02875

2 clapes i dispersió a l'atzar

rèplica	Distància
1	0.3075
2	0.37
3	0.2375
4	0.39

Distància mitjana: 0.32625

2 clapes i dispersió dependent del genotip

rèplica	Distància
1	0.2625
2	0.0025
3	0.2825
4	0.255

Distància mitjana: 0.200625

Taula 6.3.8

REPLICA 3				REPLICA 4			
L ₁	C ₁	L ₉	C ₉	L ₁	C ₁	L ₉	C ₉
2	0	0	-				
5	0.87	4	0.2	5	0.76	4	0.59
5	0	6	0.83				
7	0.64	4	0.2				
7	0	6	0.83				
5	0.2	4	0.63	5	0.4	4	0.61
5	1.00	4		5	0.79	4	0.62
5	0	6	0.83	5	0	6	0.83
7	0	6	0.83	7	0	6	0.83
5	1	4	0.5	5	1.0	4	0.52
5	0	6	0.83	5	0	6	0.83

$$D_{12j} = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n |p_{1ji} - p_{2ji}|$$

on ara n indica el nombre d'ordenacions a la rèplica j i p_{1ji} , p_{2ji} les corresponents freqüències relatives a les clapes 1 i 2 respectivament, i els valors de la distància genètica mitjana entre clapes de cada condició experimental

$$\bar{D}_{12} = \frac{1}{r} \sum_{j=1}^r D_{12j}$$

Resumidament, l'acció de la selecció es tradueix en una dispersió de les freqüències menor que l'observada pel cas neutre i en una clara diferenciació entre parts del medi respecte de les freqüències d'ordenacions cromosòmiques, o de cariotips, diferenciació absent en condicions de neutralitat.

Aquest fet queda ben reflectit a les gràfiques de les anàlisis factorials de correspondències indicades a les figures 6.3.1 a 6.3.5.

La figura 6.3.1 correspon a una anàlisi de correspondències realitzada sobre la taula de les freqüències globals de cada rèplica de cada condició experimental, conjuntament per totes.

Com que hi ha 4 condicions experimentals i 4 rèpliques a cada una, estudiem 16 grups, numerats de 1 a 16, (1 a 4: 1 clapa 5 a 8: neutralitat, 9 a 12: 2 clapes, dep. del genotip, 13 a 16: 2 cl. atzar) caracteritzats per 7 ordenacions cromosòmiques, numerades de 1 a 7 en el mateix ordre que a la taula 6.3.1 o 6.3.3, de manera que 1 és St, 2 és (1,2), 3 és (4,12), 4 és (4,14), 5 és (1,2)+(4,12), 6 és (1,2)+(4,14) i 7 és (8,15). Els triangles indiquen rèpliques i les creus ordenacions. Com podem apreciar es poden formar grups corresponents a rèpliques en cada condició, ensolapats entre ells però, en general, amb les rèpliques d'una mateixa condició més semblants entre elles que amb les d'una altra condició. La principal excepció és la tercera rèplica del cas amb 2 clapes, selecció i dispersió a l'atzar que està caracteritzada per la inversió 7 o (8,15) pròpia exclusivament d'ella.

La figura 6.3.2 correspon a una anàlisi factorial de correspondències realitzada conjuntament per tots els casos amb subdivisió del medi i distingint les freqüències de cada clapa. Hi ha (3 condicions) x (4 rèpliques) x (2 clapes) = 24 grups, caracteritzats per 7 ordenacions. Del 1 al 8 neutralitat, del 9 al 16 dispersió dependent del genotip i del 17 al 24 dispersió a l'atzar. Els números imparells corresponen a la clapa 1 i els parells a la 2.

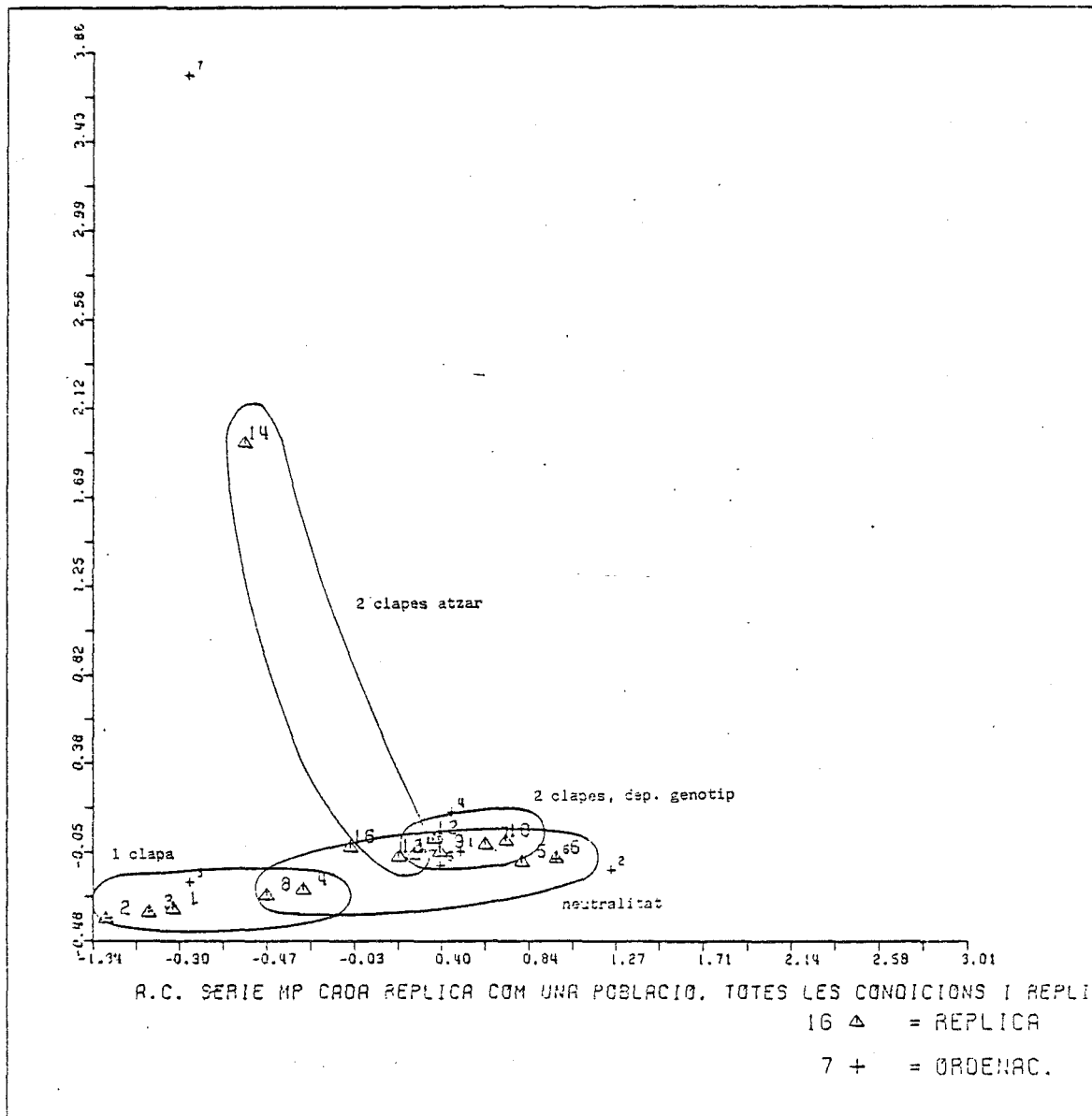


FIGURA 9.3.1.

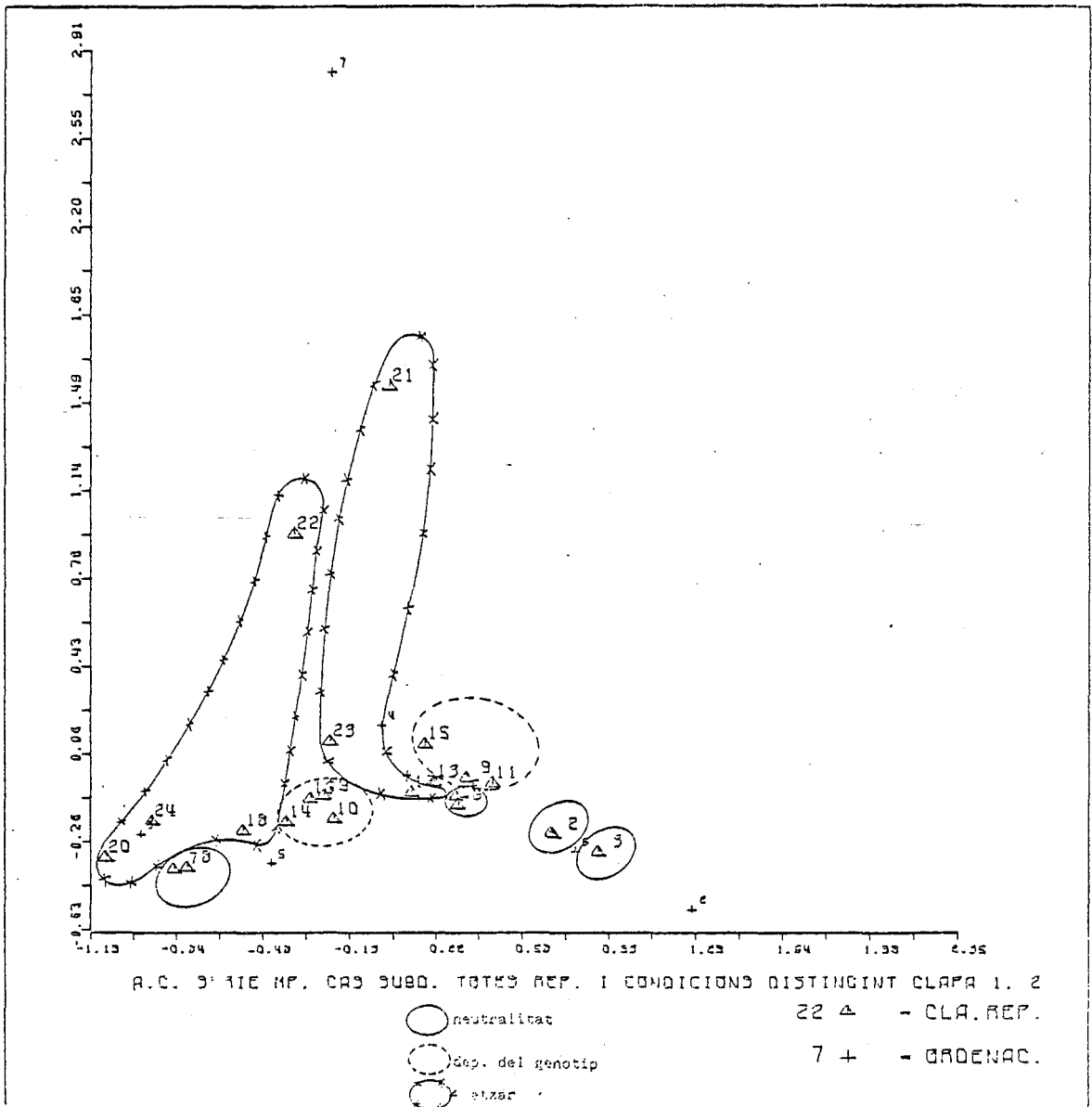


FIGURA 6.3.2

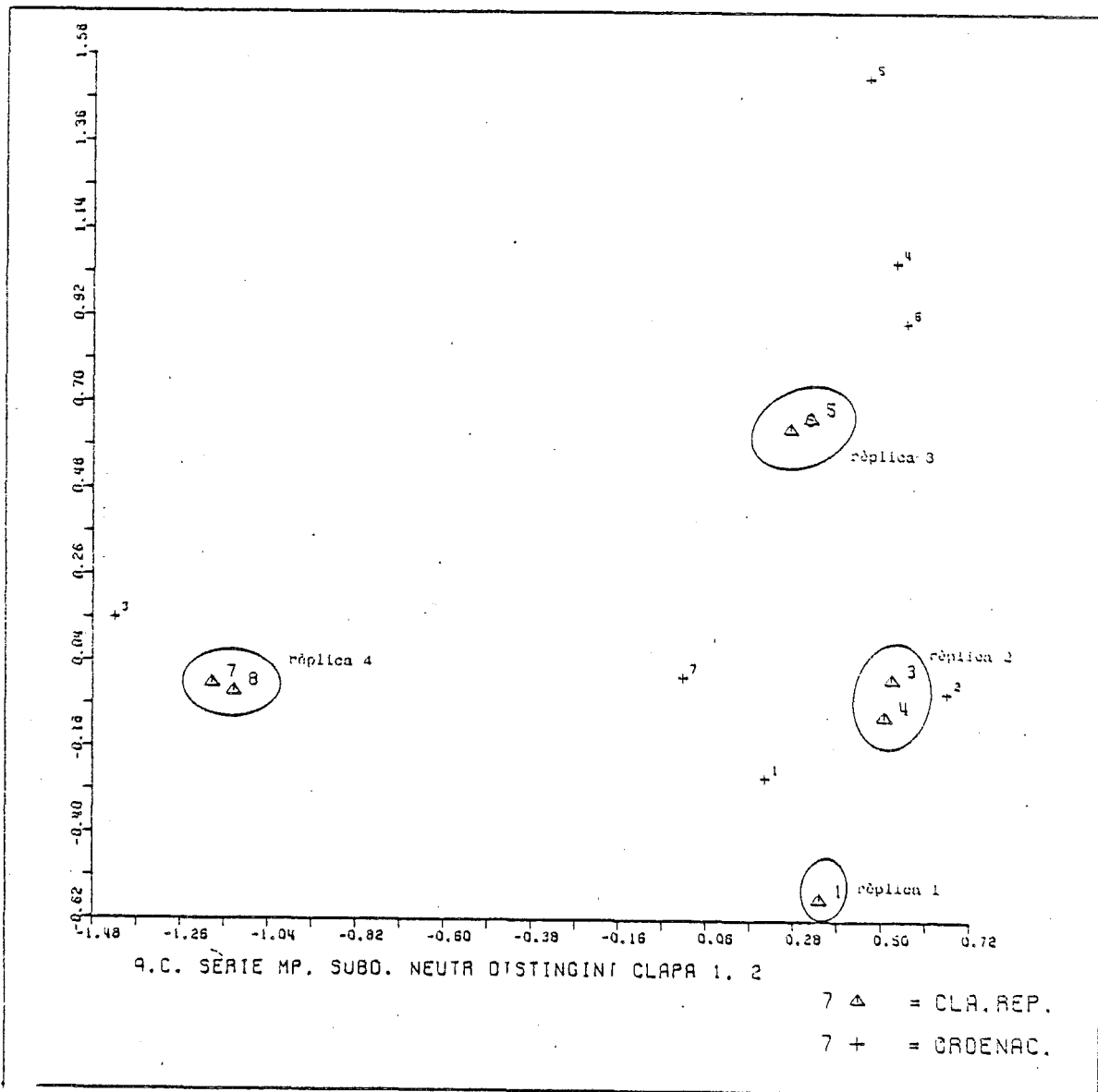


FIGURA 6.3.3.

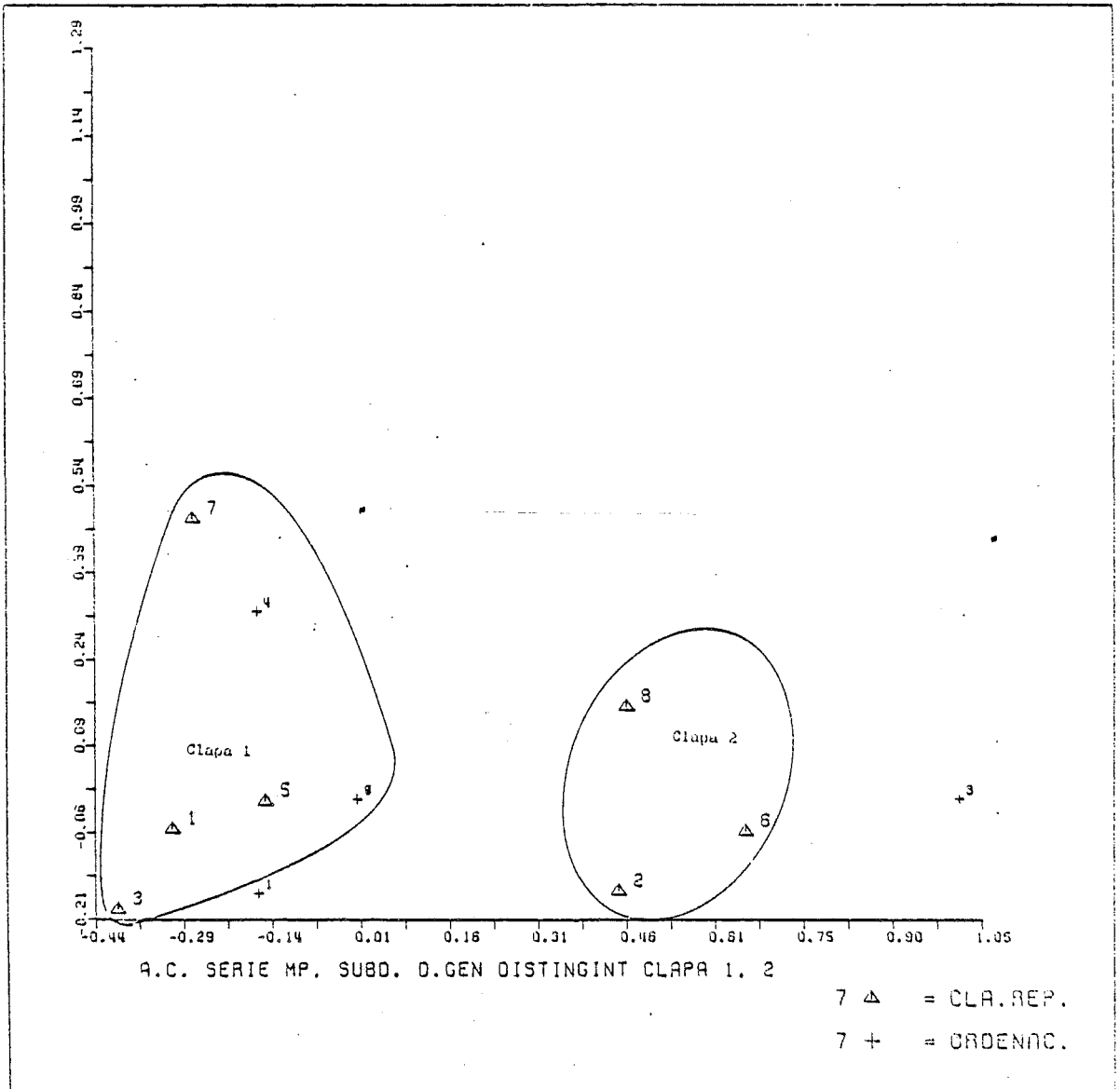


FIGURA 6.3.4.

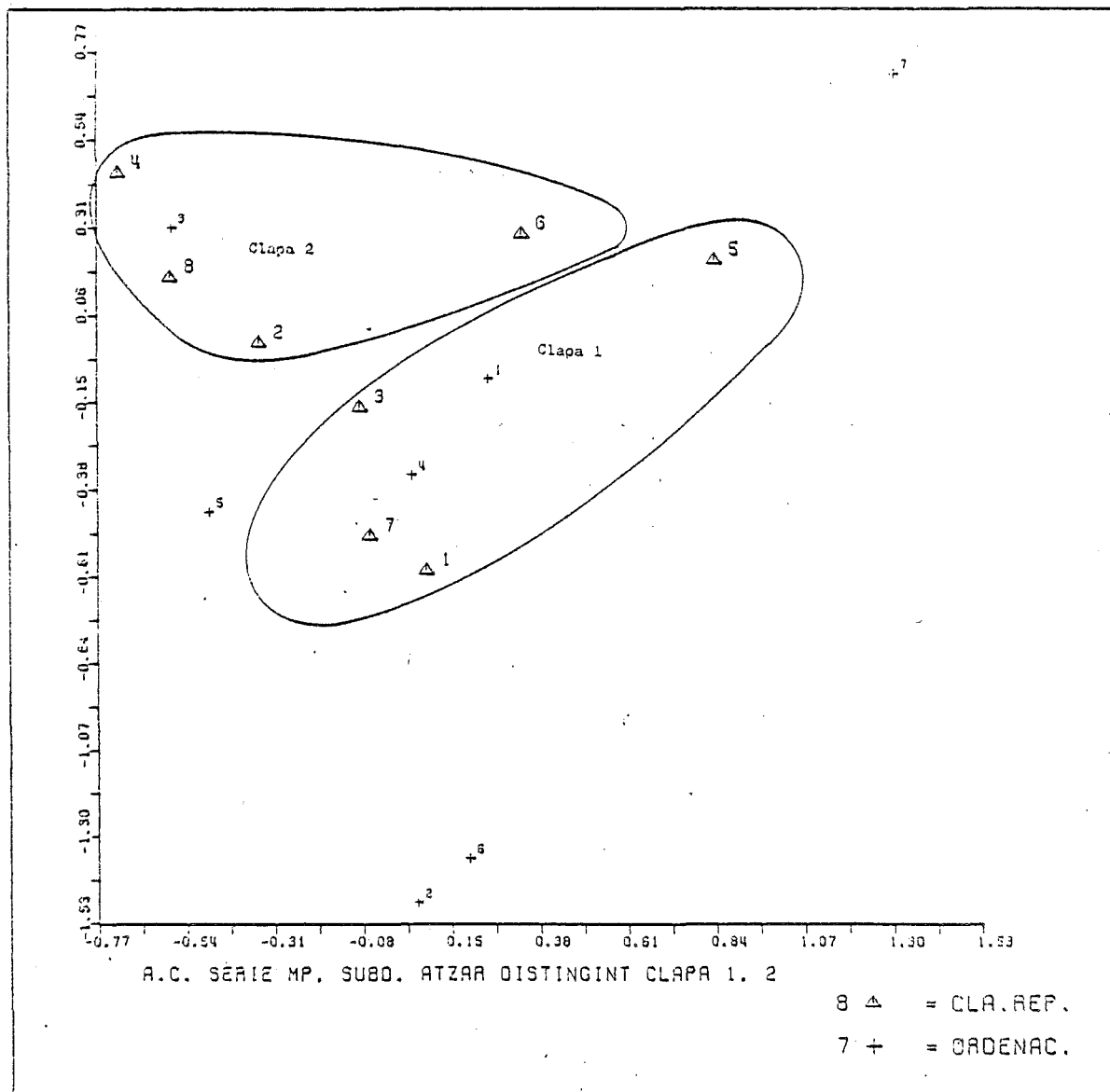


FIGURA 6.3.5.

Com podem apreciar, llevat del cas neutre en què les clapas d'una mateixa rèplica són summament semblants, en general s'assemblen més totes les clapas 1 entre elles i totes les clapas 2 entre elles que no les rèpliques entre si. Podem veure que els triangles corresponents al cas neutre, encerclats a la figura amb una línia contínua, formen grups de dos (les dues clapas d'una mateixa rèplica) molt propers, els quals (grups) estan dispersos per la figura. En canvi els altres triangles més aviat s'agrupen per condicions experimentals i, dins de cada condició experimental, estan diferenciats en un grup de triangles corresponent a la clapa 1 i un altre a la clapa 2. Aquest efecte s'aprecia més clarament a les figures 6.3.3 a 6.3.5 on es representa la mateixa anàlisi de correspondències però per cada condició experimental per separat: pel cas neutre (figura 6.3.3) les clapas no es diferencien entre si (1 amb 2 per la primera rèplica, 3 amb 4 per la segona, 5 amb 6 per la tercera, 7 amb 8 per la quarta) i aquestes parelles (rèpliques) estan disperses per la figura. Pel cas amb selecció i dispersió dependent del genotip (figura 6.3.4) s'estableixen dos grups clarament diferenciats: (1,3,5,7) corresponents a totes les clapas 1 i (2,6,8) corresponents a clapas 2. El triangle 4 no és present, està amagat amb el 3, correspon al cas particular de la segona rèplica d'aquesta condició que hem dit que comentariem a part. Pel cas de selecció i dispersió a l'atzar novament hi ha dos grups (1,3,

5,7) clapes 1 i (2,4,6,8) clapes 2, per tant són més semblants entre elles totes les clapes 1 i totes les clapes 2 que ambdues clapes d'una mateixa rèplica.

La diferenciació entre subdivisions del medi va acompanyada d'un forta "correlació amb l'hàbitat" del mateix tipus que el discutit a l'apartat 6.2. Efectivament, a la taula 6.3.8 hi ha la constitució genètica de les zones invertides que defineixen cada ordenació cromosòmica, expressada mitjançant la variable C_1 definida a l'apartat 6.2, és a dir, com el tant per u de loci amb l'al·lel 1 d'entre el total de loci "selectius" inclosos a la inversió. Recordem que valors propers a 1 indiquen predominància de loci amb l'al·lel 1, propers a 0 indiquen predominància de loci amb l'al·lel 0 i valors de C_1 al voltant de 0.5 indiquen una inversió de constitució equilibrada. Notem la constitució sistemàticament intermitja de l'ordenació supervivent al cas de medi no subdividit, i, pels casos subdividits, la correspondència entre ordenacions amb valors $C_1 < 0.5$ majoritàries a la primera clapa i ordenacions amb valors $C_1 > 0.5$ majoritàries a la segona.

Hi ha dos casos particulars amb prou d'interès per tenir una discussió al marge. Un d'ells és l'ordenació (4,12). Com havíem dit, la inversió que defineix aquesta ordenació no té un contingut genètic únic ja que és l'única que s'ha generat dos cops i no s'han perdut per atzar els gamets, de manera que la possibilitat de recombinació als homozigots estructurals ha

generat un cert grau de variació, petita, del contingut d'aquesta inversió. Tal com discutíem a l'apartat 6.2, a la població de partida dels processos descrits en aquest apartat, hi ha un tipus modal, adaptat a la clapa 2, és a dir, amb excés d'al·lels 1 i quantitats menors de gamets portadors de la inversió, amb constitucions gèniques diferents. Aquesta variació ha permès l'evolució d'aquesta ordenació observada als diferents casos.

Pel cas neutre, la constitució gènica és irrellevant, l'ordenació de vegades s'ha perdut i de vegades no.

Pel cas amb una clapa, cap inversió estava ben adaptada en aquestes condicions (ja que la població original havia estat seleccionada en condicions de subdivisió) de manera que ha experimentat una forta caiguda de polimorfisme cromosòmic associat a l'adaptació a les noves condicions, però la petita variació present a (4,12) (així com la seva abundància a la població inicial) ha permès una ràpida evolució del contingut d'aquesta inversió i la seva conservació (fins i tot fixació a la segona rèplica). Com que la inversió afecta 5 loci selectius és impossible que tingui un contingut totalment intermig. A tres rèpliques (1,2 i 4) ha evolucionat cap a un contingut fix de 2 loci amb 1 i tres amb 0, no necessàriament sempre els mateixos, que juntament amb els loci selectius fora de la inversió fixats o quasi fixats amb dos loci 1 i un 0, donen gamets completament intermitjos, adaptats a l'òptim intermig d'aquesta condició ex-

perimental. A la rèplica 3 la inversió ha evolucionat cap a la fixació de 4 loci amb l'al·lel 0 i un amb l'al·lel 1, però el "context" selectiu de la inversió ha evolucionat cap a la fixació de tres loci amb 1, la qual cosa dóna també una constitució gamètica intermitja. Observem que a aquest cas una inversió en principi "desequilibrada" s'ha mantingut en evolucionar adequadament el genoma extern i produir-se gamets en conjunt "equilibrats". Seria interessant estudiar l'efecte de la mescla de les poblacions originades a dues rèpliques diferents, amb la inversió (4,12) present i adaptada al medi, però d'una manera diferent a cada cas. La recombinació possible als homocariotips però amb els gamets procedents de diferent població produiria gamets no adaptats. Tindríem una situació anàloga a la descrita per Dobzhansky en alguns treballs clàssics dels anys 40 i 50 i que ja hem citat a les primeres seccions d'aquesta memòria.

Pel casos amb dues clapes, l'adaptació del contingut de la inversió (4,12) a la segona clapa s'ha accentuat i paral·lelament la diferenciació entre ambdues clapes i la correlació amb l'hàbitat respecte de la freqüència de (4,12) (taules 6.3.3, 6.3.4 i 6.3.5). La majoria de gamets portadors de (4,12) presenten un 100% de loci selectius a la inversió amb 1 ($C_1=1$) alguns 4 loci amb l'al·lel 1 i un amb el 0 ($C_1=0.8$) i molt rarament gamets amb un valor de C_1 menor.

L'altre cas particular que requereix uns comentaris és allò observat a la segona rèplica del cas amb selecció, subdivisió del medi i dispersió dependent del genotip. En aquest cas no hi ha gens de diferenciació entre ambdues clapes, talment sembla un cas neutre. La primera impressió és que es tracta d'un error a la utilització dels programes de simulació. Repassades detalladament totes les fitxes de control i de dades no hem trobat cap error. La raó d'aquest extrany cas és la desaparició en aquesta rèplica de l'ordenació (4,12), present a totes les altres, la qual està adaptada a la segona clapa. Les ordenacions que han quedat són: estàndard (st), que té una constitució adaptada a la primera clapa ($C_1=0$) i que afavoreix la tendència a anar-hi (a la primera clapa) ($C_9=0.83$) i per tant és màximament favorable (recordem que l'òptim de la primera clapa és associat a valors baixos del caràcter mètric controlat pels 8 primers loci i que la tendència a anar a la primera clapa és associada a valors alts del caràcter mètric controlat pels loci 9 a 16) i (4,14) que (recordem la taula 6.2.5) té la mateixa tendència que estàndard, tendència que s'ha incrementat en evolucionar adequadament la resta de loci externs a la inversió. Quant als loci selectius, St i (4,12) tenen exactament la mateixa constitució amb 2 loci amb l'al·lel 1 i la resta 0, de manera que els genotips St/St, St/(4,12) i (4,12)/(4,12) tenen tots el mateix valor selectiu. Observant un llistat on s'especifiquen tots els genotips presents, observem que les probabilitats d'anar a cada

clapa són 0.6222 i 0.3778 per les clapas 1 i 2 respectivament, valors associats al fet que la majoria de genotips tenen un valor fenotípic de 10 o 11 pel caràcter mètric associat amb la dispersió, valors que impliquen (taula 6.1.2) unes probabilitats (0.6,0.4) i (0.65,0.35) respectivament, pràcticament les mateixes tant pels genotips homozigots St/St , $(4,12)/(4,12)$ com pels heterozigots $St/(4,12)$, aproximadament un 62% dels nous individus seran dipositats a la clapa 1 i un 37% a la 2, però amb les mateixes proporcions de genotips per cada clapa, proporcions que quedaran pràcticament inalterades a causa de la identitat selectiva de St/St , $St/(4,12)$ i $(4,12)/(4,12)$. Els genotips que vagin a parar a la segona clapa seran molt llunyans a l'òptim, però tots per igual, no tenen competidors adaptats a aquesta clapa (recordem que estem estudiant un cas de selecció tova).

La pèrdua de l'ordenació $(4,12)$, bastant abundant a la població inicial i a la població final de les altres rèpliques és, de fet, un esdeveniment bastant probable. Novament hem de recordar les característiques de $(4,12)$ a la població inicial: presència d'un cert grau de variació dins d'ella i existència d'un tipus majoritari amb valor C_1 alt (adaptat a la segona clapa) i amb valor C_9 també alt (si la dispersió depèn del genotip, conferirà tendència a anar a la primera clapa). Quan la dispersió és a l'atzar, el valor de C_9 no importa, però

quan la dispersió depèn del genotip podem considerar que (4,12) és una ordenació "desequilibrada" en el sentit que confereix tendència a anar a una clapa on el fenotip mètric associat amb la selecció és lluny de l'òptim. Això fa que a tots els processos amb dispersió dependent del genotip s'observi una forta caiguda inicial de la freqüència de (4,12) (figura 6.3.8), fins que, explotant la variabilitat que conté, es produeix un nombre suficientment gran de gamets portadors de (4,12) equilibrats, que resulten estar adaptats a la segona clapa i amb una constitució pels loci 9 a 16 que no es pot dir que sigui estrictament favorable a l'anada a la segona clapa però sí que és o bé intermitja (4 loci 0 i 4 loci 1) o bé lleugerament decantada cap a la segona clapa (5 loci 0 i 3 loci 1) si comptem tant els loci dins de la inversió com la resta no inclosos i que esdevenen fixats o quasi-fixats.

A la rèplica 2 l'ordenació (4,12) arriba a una freqüència molt baixa i per deriva es perd donat el caràcter finit de la població, de manera que ja no és possible l'evolució descrita al paràgraf anterior. La pèrdua de la forma cromosòmica adaptada a la segona clapa fa que es generi la situació de neutralitat (o més aviat absència de selecció) descrita abans.

Tot l'anterior són indicacions que la selecció combinada amb l'estructura del medi implica uns canvis significatius a

TAULA 6.3.9. Prova de Page per comparar les quatre condicions experimentals de l'apartat 6.3.

	1 clapa	neutralitat	2 cl. dep. gen.	2 cl. atzar
rèplica 1	0.652 /2	0.3072/1	1.3563/3	1.9065/4
rèplica 2	0.0000/1	1.3751/3	0.8133/2	1.9222/4
rèplica 3	0.4923/1	1.8587/4	1.47 /2	1.5261/3
rèplica 4	0.9996/2	0.9702/1	1.4909/3	1.4915/4
R_j	6	9	10	15

$$L = 1 \cdot 6 + 2 \cdot 9 + 3 \cdot 10 + 4 \cdot 15 = 114$$

Prova de Friedman i de Page entre rèpliques:

	rèplica 1	rèplica 2	rèplica 3	rèplica 4
1 clapa	0.652/3	0.0000/1	0.4923/2	0.9996/4
neutralitat	0.3072/1	1.3751/3	1.8587/4	0.9702/2
2 cl.d.g.	1.3563/2	0.8133/1	1.47 /3	1.4909/4
2 cl.atzar	1.9065/3	1.9222/4	1.5261/2	1.4915/1
R_j	9	9	11	11

$$\chi_r^2 = \frac{12}{4 \cdot 4 \cdot 5} (9^2 + 9^2 + 11^2 + 11^2) - 3 \cdot 4 \cdot 5 = 1.5 \quad (\text{marge de confiança de } 7.5 \text{ per } \alpha=0.052)$$

$$L = 9 + 2 \cdot 9 + 3 \cdot 11 + 9 \cdot 11 = 104 \quad (\text{marge de confiança de } 111 \text{ per } \alpha = 0.05)$$

l'estructura de les poblacions. Un aspecte en el qual ens centra rem ara és el manteniment del polimorfisme cromosòmic segons la combinació d'ambdós factors.

Tal com hem indicat als paràgrafs anteriors, la població inicial havia estat seleccionada en condicions de subdivisió del medi i dispersió a l'atzar. Si aquestes condicions han d'afavorir el manteniment del polimorfisme, en principi hem d'observar uns graus de polimorfisme superiors per aquestes condicions que per les corresponents rèpliques amb neutralitat. Paral·lelament, la no subdivisió del medi combinada amb selecció per un òptim intermig, hem comprovat que implica una forta reestructuració del genotip que necessàriament ha d'anar combinada amb una forta caiguda del polimorfisme cromosòmic, per sota del cas neutre. La subdivisió del medi amb dispersió dependent del genotip (loci 9 a 16) i selecció és associada al mateix esquema selectiu, pels loci 1 a 8, que la primera condició experimental citada en aquest paràgraf. En principi, la dispersió dependent del genotip ha d'ésser un factor estabilitzador dels equilibris, però l'arribada a un tal equilibri implicarà possiblement, a una població que prèviament no havia experimentat aquesta associació entre genotip i dispersió, una forta selecció contra genotips "erronis" en el sentit que les probabilitats de dispersió no es corresponguin amb les eficàcies d'aquell genotip (recordem el cas de l'ordenació (4,12)). Això ha d'implicar valors menors de polimorfisme que pel cas amb selecció i subdivisió amb dispersió a l'atzar, però possiblement

(ja que no totes les ordenacions seran "errònies") més grans que pel cas d'una clapa. Es d'esperar una posició intermitja, semblant a la del cas neutre.

Definim el següent model estadístic

$$I_{ij} = \beta_i + e_{ij} \quad , \quad i = 1, \dots, 4, \quad j = 1, \dots, 4$$

on I_{ij} vol dir el valor de polimorfisme, segons la fórmula de Shanon i les freqüències d'ordenacions cromosòmiques, per la rèplica (o bloc) i i del tractament (o condició experimental) j es pot expressar com un efecte de bloc o rèplica (que en particular pot ser nul) més el valor d'una variable aleatòria e_{ij} que compleix a) e_{1j}, \dots, e_{4j} procedeixen de la mateixa població, en particular tenen la mateixa variància (però la població i i la variància no tenen perquè ser les mateixes per les diferents j o condicions experimentals), b) són mútuament independents. La condició a) es molt versemblant ja que fixada una condició experimental j és d'esperar que la distribució de les e_{ij} sigui la mateixa per totes, encara que desconeguda. La condició d'independència es compleix en ser les rèpliques independents.

Considerem les condicions experimentals numerades segons

<u>j</u>	<u>condició</u>
1	selecció, medi no subdividit
2	neutralitat
3	selecció, medi subdividit, dispersió dep. genotip
4	selecció, medi subdividit, dispersió a l'atzar

Plantegem el següent contrast d'hipòtesis:

hipòtesi nul·la, H_0 : per tot j, j' $P[e_{ij} < e_{ij'}] = \frac{1}{2}$

hipòtesi alternativa, H_1 : per tot $j < j'$ $P[e_{ij} < e_{ij'}] > \frac{1}{2}$

H_0 especifica que no hi ha diferències als rangs de les variables aleatòries $e_{ij}, e_{ij'}$, H_1 especifica que hi ha una ordenació $1 < 2 < 3 < 4$ quant al grau de polimorfisme cromosòmic, amb un dels $<$ substituït per un $<$ estricte, com a mínim.

La prova de Page per alternatives ordenades, basada en la suma de rangs de Friedman, és adequada per contrastar H_0 i H_1 (Hollander i Wolfe (1973)). Cal calcular l'estadístic

$$L = \sum_{j=1}^4 j R_j$$

on R_j és la suma de rangs corresponent a la prova de Friedman. A la taula 6.3.10 estan indicats els càlculs corresponents. Per un nivell de significació $\alpha=0.05$ el valor $l(\alpha, 4, 4)=111$ compleix $P[L \geq l(\alpha, 4, 4) | H_0] = \alpha$ de manera que la regió

formada per aquelles mostres tals que $L \geq 1(\alpha, 4, 4)$ és una regió de rebuig d'extensió α . Com $L=114 > 111$, podem rebutjar H_0 i acceptar l'ordenació proposada per la hipòtesis alternativa H_1 . Es a dir, hi ha diferències significatives i ordenades entre condicions experimentals.

A la mateixa taula 6.3.10 hi ha els càlculs propis de la prova de Friedman o de Page realitzada comparant rèpliques la qual cosa no té massa sentit ja que possiblement no es compleixen les condicions d'aplicació anteriors. L'hem realitzada purament a títol informatiu. Ambdues són clarament no significatives al mateix nivell $\alpha=0.05$.

D'una manera anàloga podem comparar el grau de polimorfisme gènic, a nivell dels loci individual, mantingut a les diferents condicions. Per exemple, segons els valors de la variable aleatòria 'nombre mitjà de loci heterozigòtics (pels loci 1 a 8) per individu',

$$\bar{H}_{ij} = \frac{1}{L \cdot N} \sum_{s=1}^N \sum_{l=1}^L h_{ijsl} ,$$

on h_{ijsl} val 1 si a la rèplica i de la condició experimental j , el locus l del s -èssim individu és heterozigòtic i 0 en cas contrari, indicats a la taula 6.4.9, es pot construir una taula de doble entrada similar a la utilitzada abans pel polimorfisme cromosòmic. Encara que la definició d'aquesta variable,

a base de la suma de $N \times L = 400 \times 8 = 3200$ indicadors h_{ijsl} , fa pensar que amb gran probabilitat tindrà una distribució normal, discutirem els resultats obtinguts mitjançant les mateixes proves no-paramètriques realitzades abans. Les hipòtesis estarien plantejades en els mateixos termes que abans, una hipòtesi nul·la H_0 d'igualtat entre condicions enfront a una alternativa H_1 de diferències en general (prova de Friedman) o de diferències segons un determinat ordre (prova de Page).

A la taula 6.3.11 hi ha indicats els passos necessaris per realitzar la prova de Friedman per comparar les diferents condicions experimentals. A la rèplica 2 hi ha el valor 0.000 repetit, de manera que cal tenir en compte aquesta contingència, calculant l'estadístic adequat S' (Hollander i Wolfe (1973)). Per un nivell de significació $\alpha < 0.05$ (exactament $\alpha=0.036$) el valor $s(k,n,\alpha)=7.8$, per $k=n=4$ compleix $P\{S' \geq s(k,n,\alpha) | H_0\} = \alpha$. A la taula 7.4.11 comprovem que $S'=9.46$, de manera que, com $9.46 > 7.8$, podem rebutjar la hipòtesi nul·la d'igualtat enfront a l'alternativa d'existència de diferències entre condicions. L'estadístic de Page (taula 6.3.11) per la mateixa alternativa que abans pel polimorfisme cromosòmic,

1 clapa \leq neutralitat \leq 2 cl.d.gen. \leq 2 cl. atzar

val $L_1=114$ que és significatiu per un nivell $\alpha=0.05$. Però per l'alternativa

Taula 6.3.11. PROVES DE FRIEDMAN COMPARANT EL NOMBRE MITJA DE LO CI HETEROZIGÒTICS. (Loci 1 a 8)

	1 clapa	neutrali.	2 cl.dep.gen	2 cl.atzar
rèplica 1	/1	2.15 /3	1.2975/2	3.4375/4
rèplica 2	0.000/1.5	2.815/4	0.0000/1.5	2.335 /3
rèplica 3	0.39 /1	2.3075/2	2.57 /3	2.6175/4
rèplica 4	1.045/1	2.605 /3	1.37 /2	2.86 /4
R_j	4.5	12	8.5	15

$$S' = \frac{12 \sum_{j=1}^k (R_j - nR_{..})^2}{nk(k+1) - [1/(k-1)] \sum_{i=1}^n \{ (\sum_{j=1}^{g_i} t_{i,j}^3) - k \}}$$

k nombre de condicions experimentals (k=4)

n " " blocs (rèpliques) (n=4)

R_j suma de rangs per la condició j

$$R_{..} = \frac{k+1}{2}$$

g_i nombre de grups de valors repetits al bloc i

$t_{i,j}$ grandària del j-èssim grup de valors iguals al bloc i
(els valors NO repetits es compten com a grups de grandària 1)

Només al bloc i=2 hi ha dos valors iguals, de manera que $g_2=3$ (hi ha tres grups, un format per {0.0000, 0.0000} i els altres {2.815}, {2.335}) i $t_{2,1}=2$, $t_{2,2}=1$, $t_{2,3}=1$. Pels altres blocs $(\sum_j t_{i,j}^3) - k = 0$. Pels valors repetits calculem rangs promig.

$$S' = \frac{12[(4.5-10)^2 + (12-10)^2 + (8.5-10)^2 + (15-10)^2]}{4 \cdot 4.5 - (1/3) \{2^3 + 1^3 + 1^3 - 4\}} = 9.4615$$

$$L_1 = 1 \times 4.5 + 2 \times 12 + 3 \times 8.5 + 4 \times 15 = 114$$

$$L_2 = 1 \times 4.5 + 2 \times 8.5 + 3 \times 12 + 4 \times 15 = 117.5$$

Taula 6.3.12. PROVES DE FRIEDMAN I DE PAGE COMPARANT EL NOMBRE DE LOCI HETEROZIGOTICS (Loci 9 a 16).

	1 clapa	neutrali.	2cl.dep.gen	2cl.atzar
rèplica 1	/1	2.075 /3	1.9350/2	2.4275/4
rèplica 2	1.2875/1	2.365 /3	1.645 /2	2.85 /4
rèplica 3	2.47 /2	1.9675/1	2.9275/3	3.06 /4
rèplica 4	3.1625/4	2.855 /2	2.9125/3	2.625 /1
R_j	8	9	10	13

$$S = \frac{12}{4 \cdot 4 \cdot 5} (8^2 + 9^2 + 10^2 + 13^2) - 3 \cdot 4 \cdot 5 = 2.1$$

$$L = 1 \times 8 + 2 \times 9 + 3 \times 10 + 4 \times 13 = 108$$

1 clapa \leq 2 cl.dep.gen \leq neutralitat \leq 2 cl. atzar

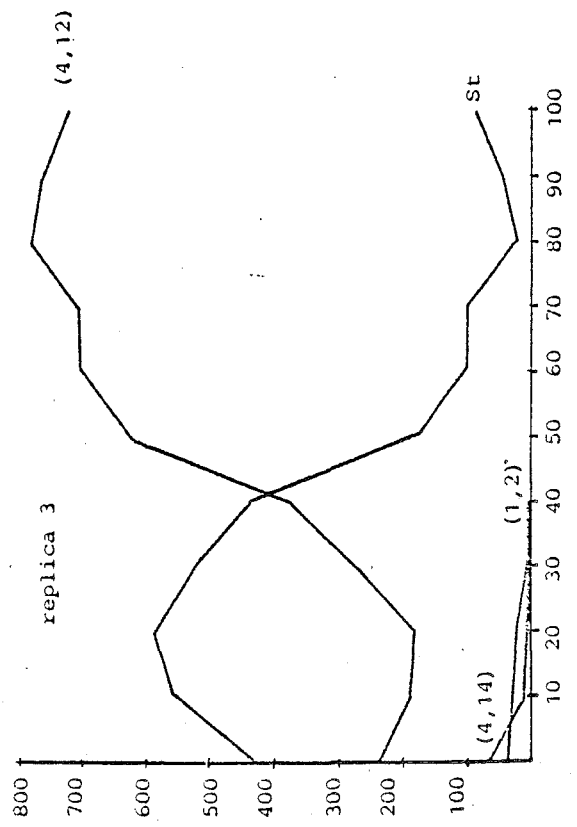
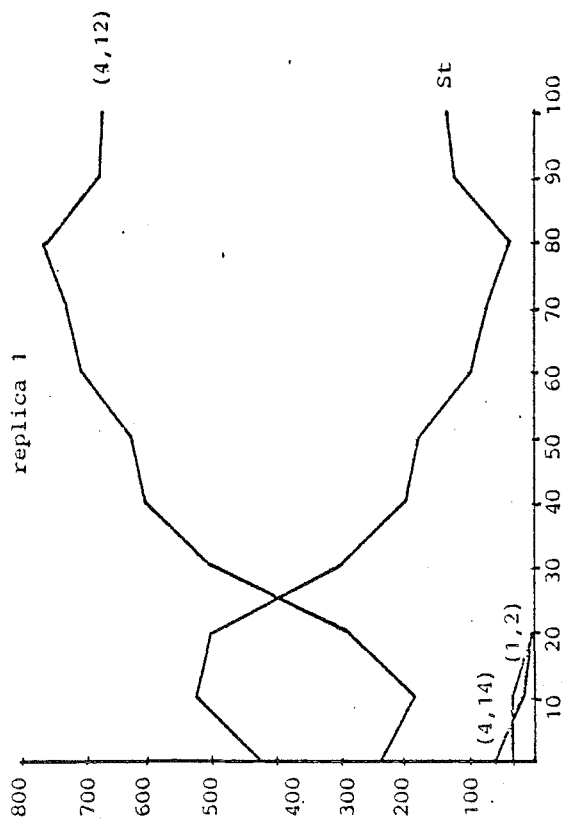
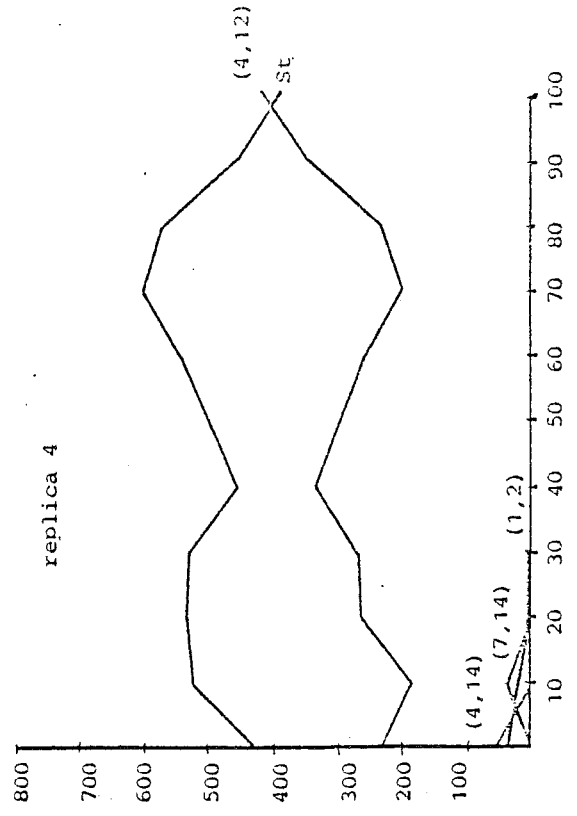
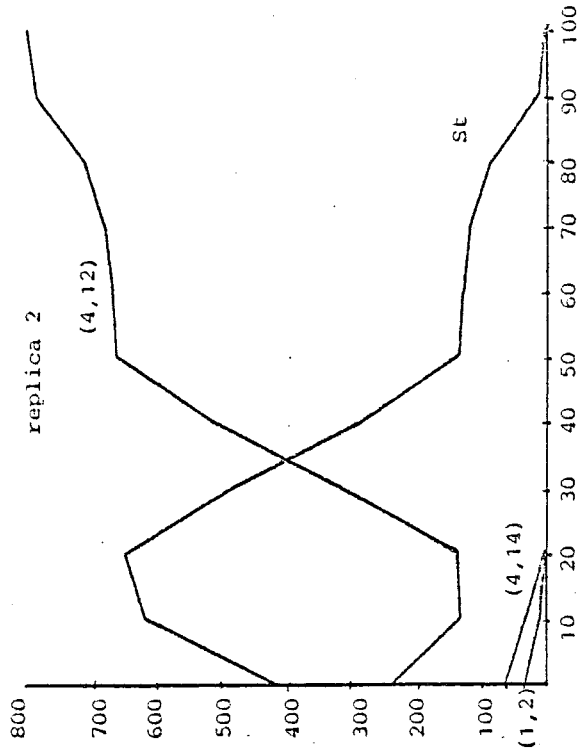
és encara més gran $L = 117.5$. Possiblement la situació més versemblant és

1 clapa $<$ 2 clapes = neutralitat $<$ 2 cl. atzar.

quant a l'heterozigosi mitjana.

Una prova addicional a favor que allò observat anteriorment no és degut a l'atzar sinó un patró d'existència real associat a la selecció i la subdivisió del medi és la següent. A la taula 6.3.9 hi ha també els valors de la variable H'_{ij} que correspon igualment al promig de loci heterozigòtics, però pels loci 9 a 16 els quals no es relacionen directament amb el caràcter mètric segons el qual es realitza la competició. La prova de Friedman i la de Page realitzades sobre aquests valors (taula 6.3.12) donen uns valors $S=21$ o bé $L=108$ clarament no significatius. No hi ha cap mena de diferenciació entre condicions experimentals quant al nombre de loci heterozigòtics pels loci 9 a 16, neutres.

Les afirmacions fetes sobre la capacitat de manteniment del polimorfisme de les diferents condicions, basades en les poblacions finals, concorden amb les que podem fer si estudiem la dinàmica del canvi de les freqüències de les diferents ordenacions i del grau de polimorfisme, durant les 100 generacions que duren tots els processos.



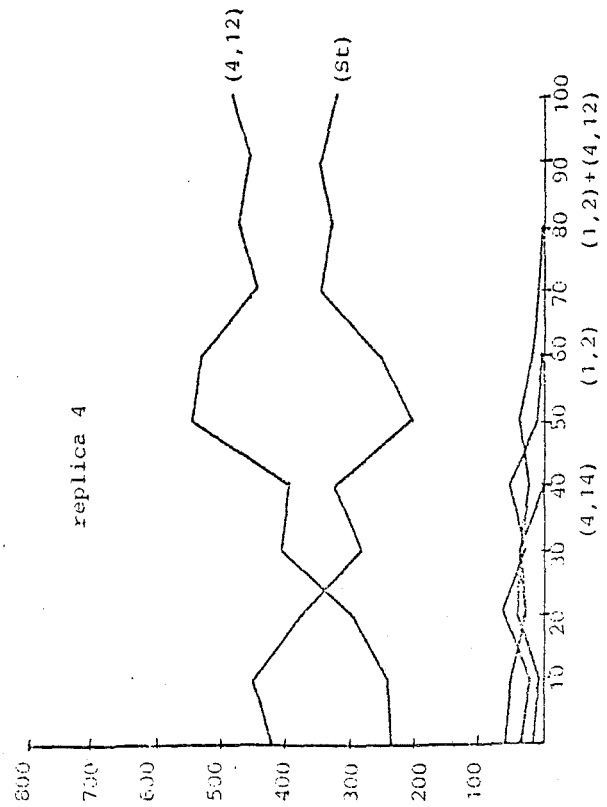
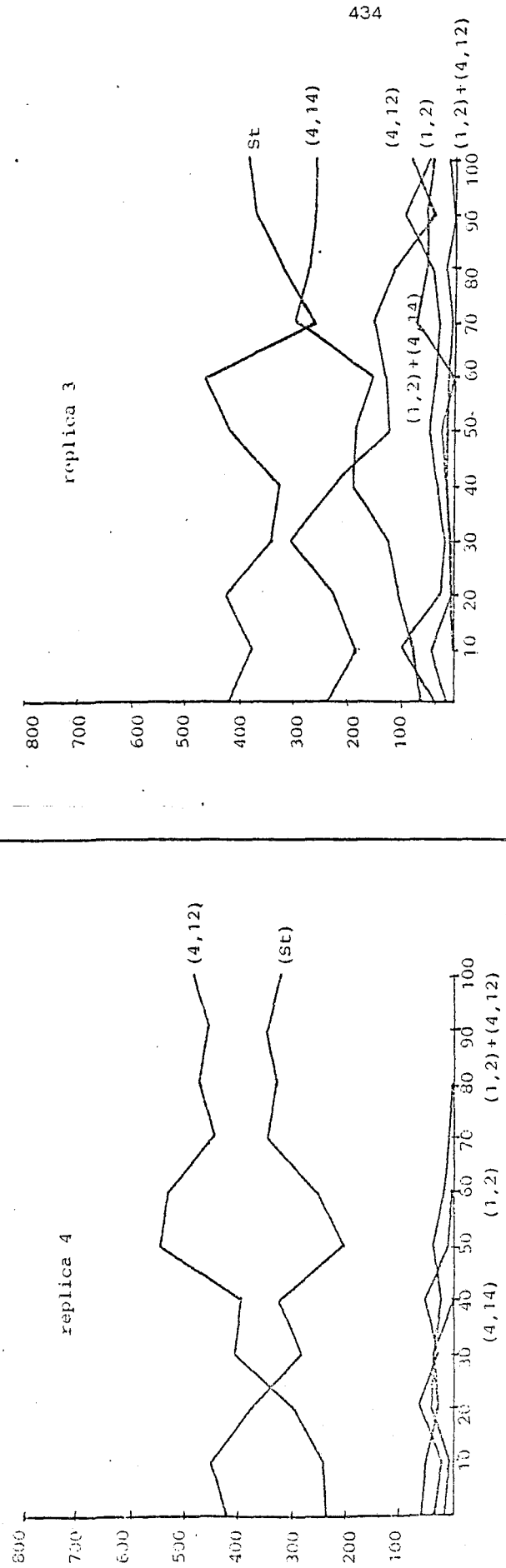
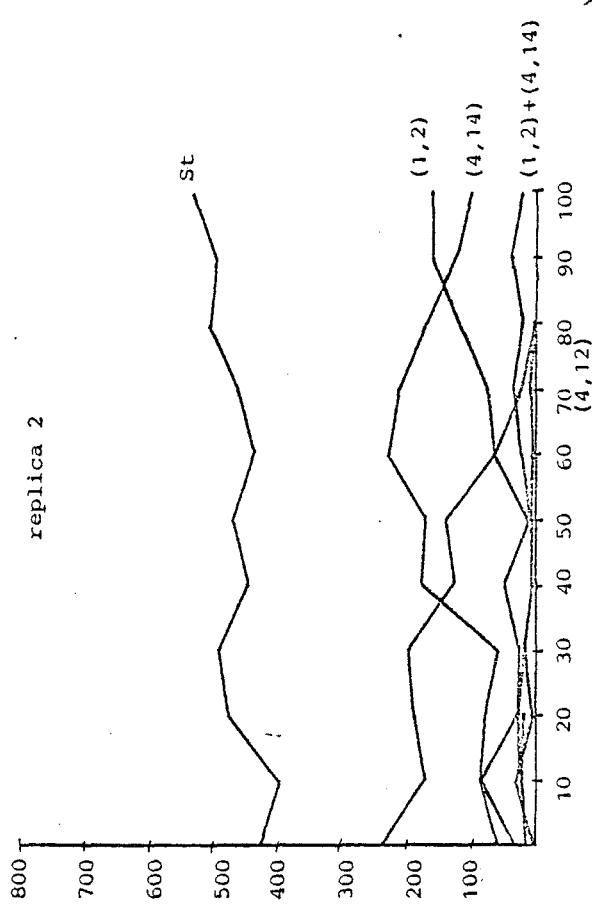
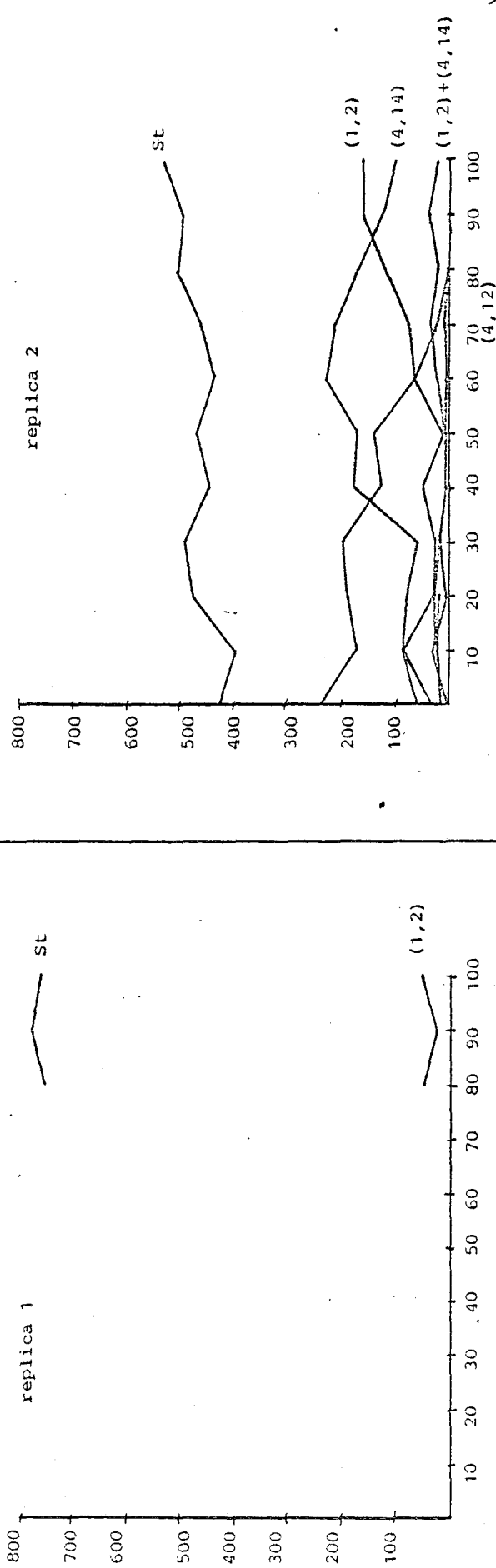


Figura 6.3.8

selecció, 2 clapes, dispersió dependent del genotip

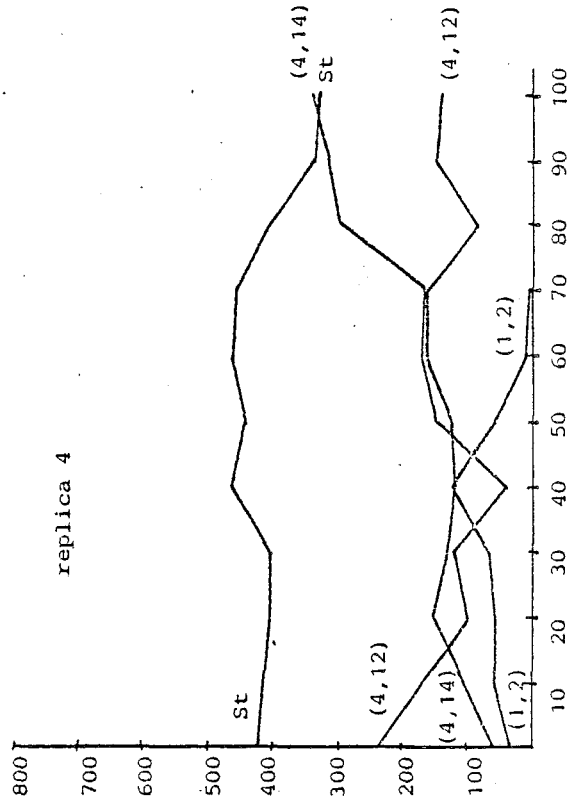
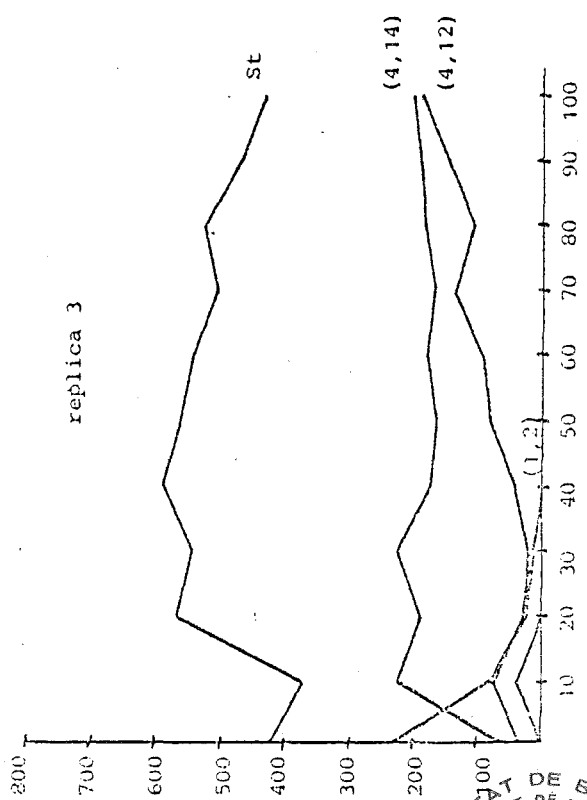
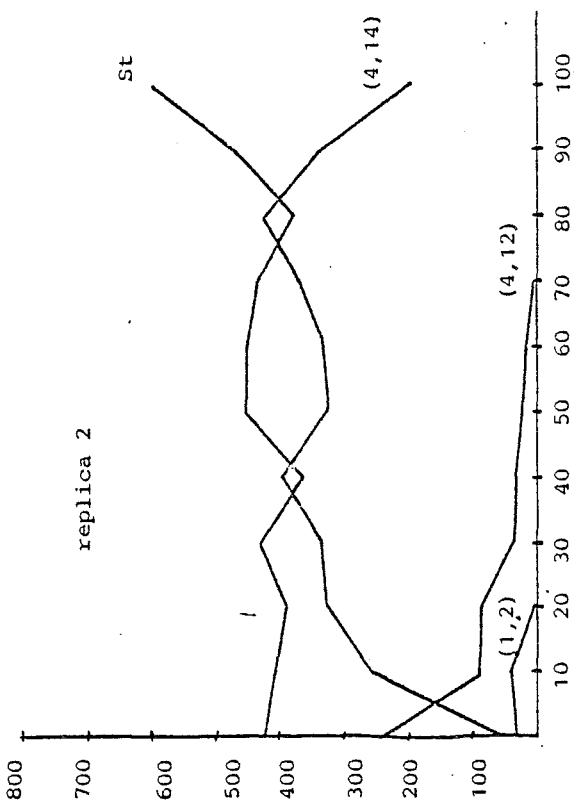
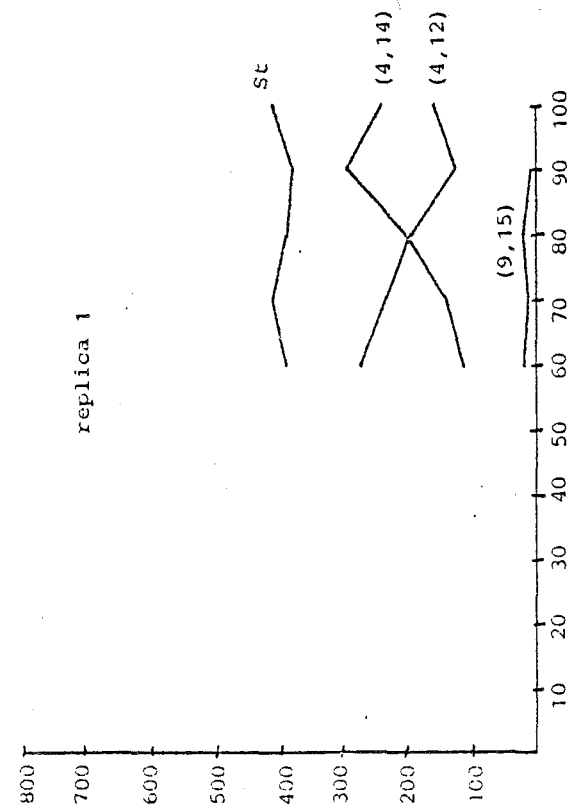
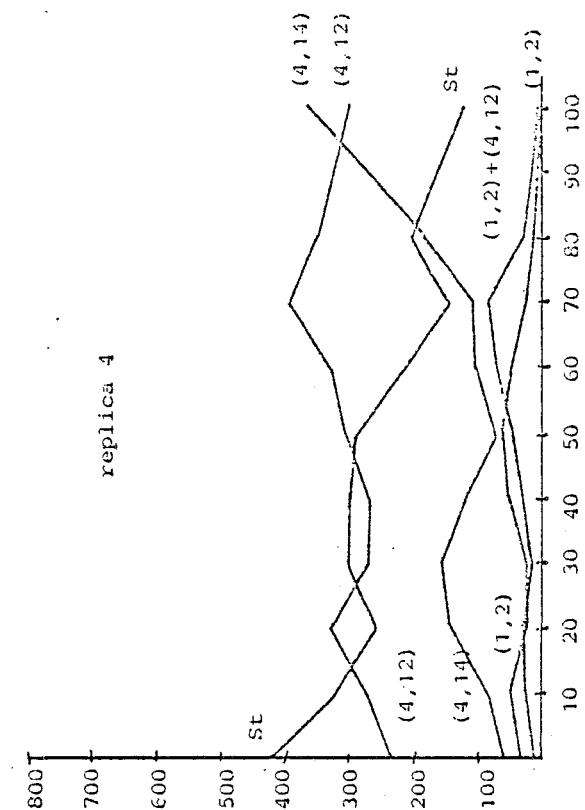
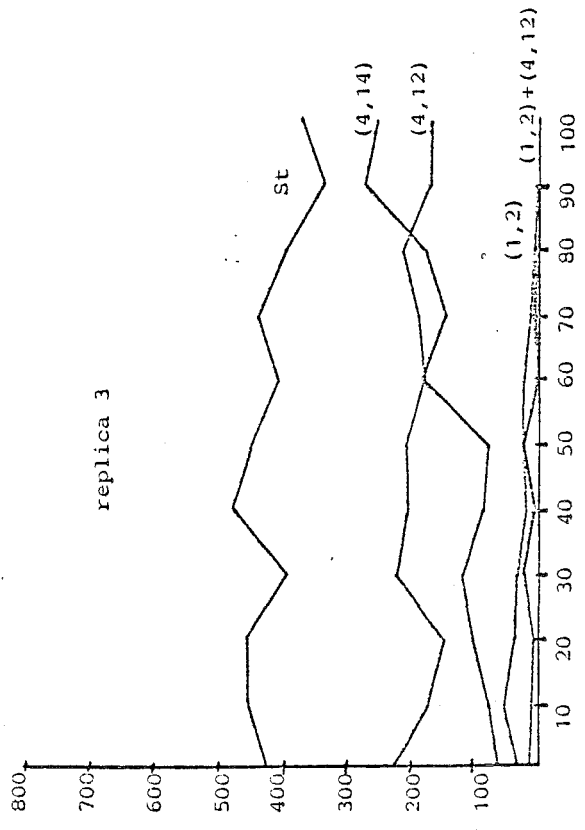
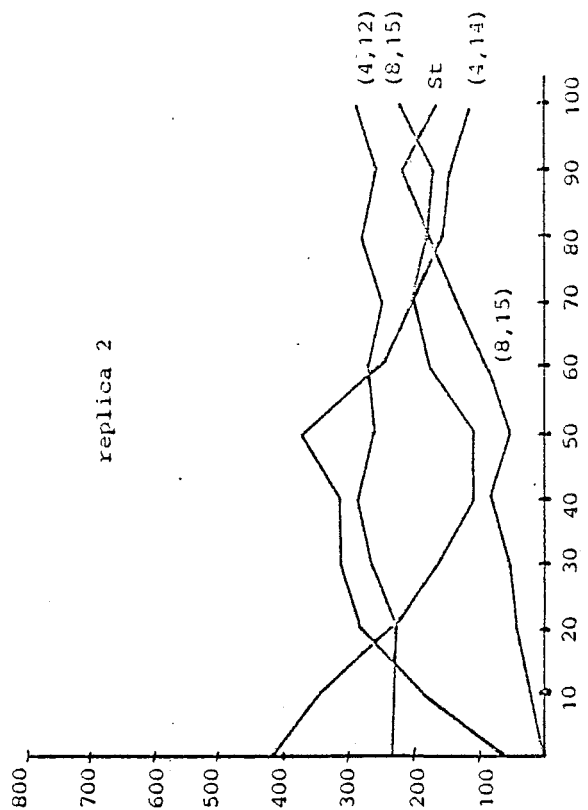
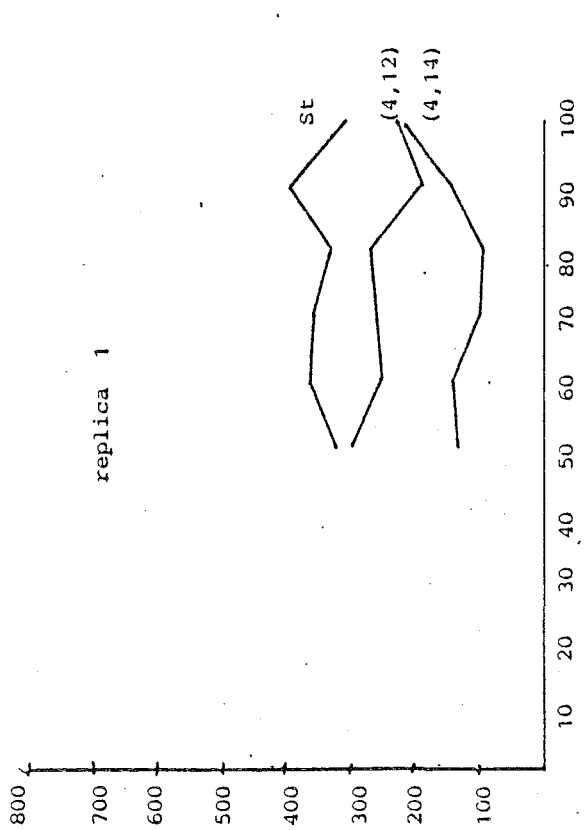
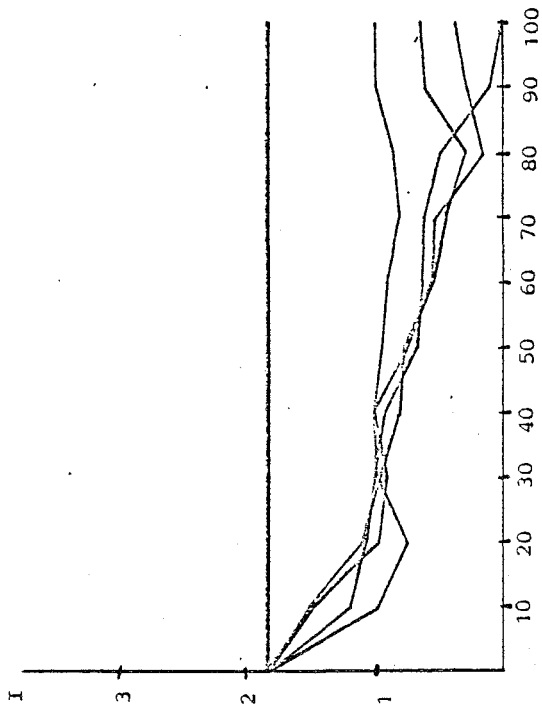


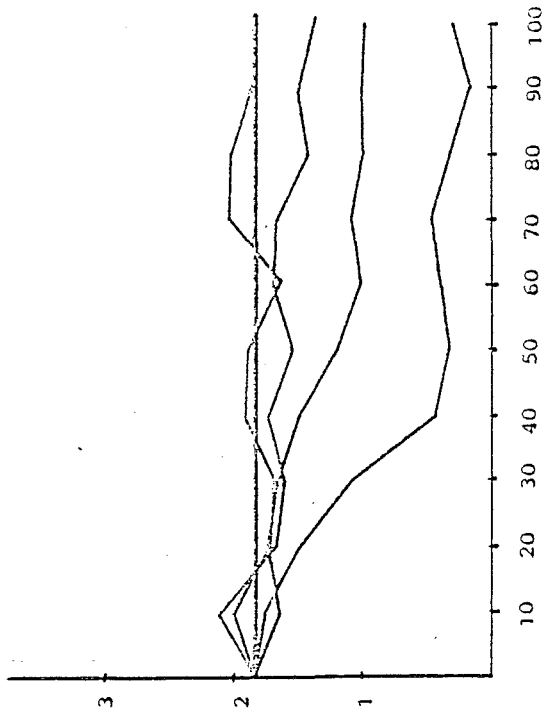
Figura 6.3.9 Selecció, 2 clapes, dispersió a l'atzar



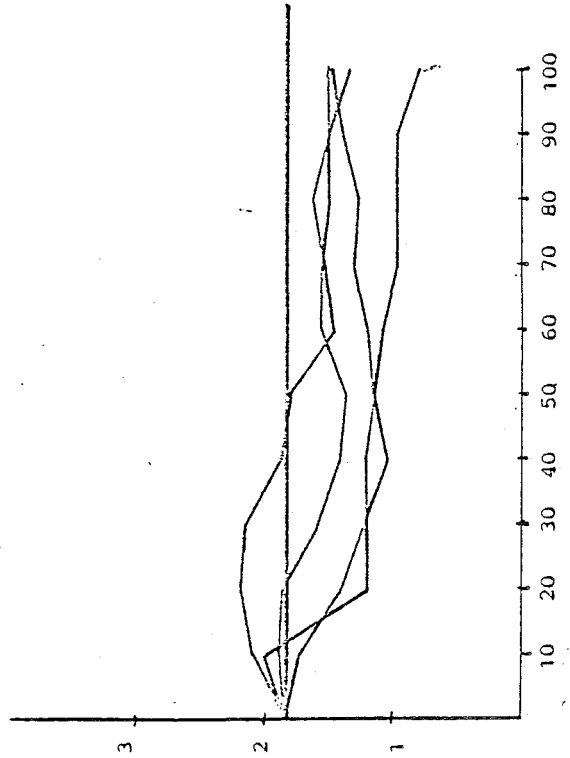
1 clapa, optim = 8 (intening) i selecció



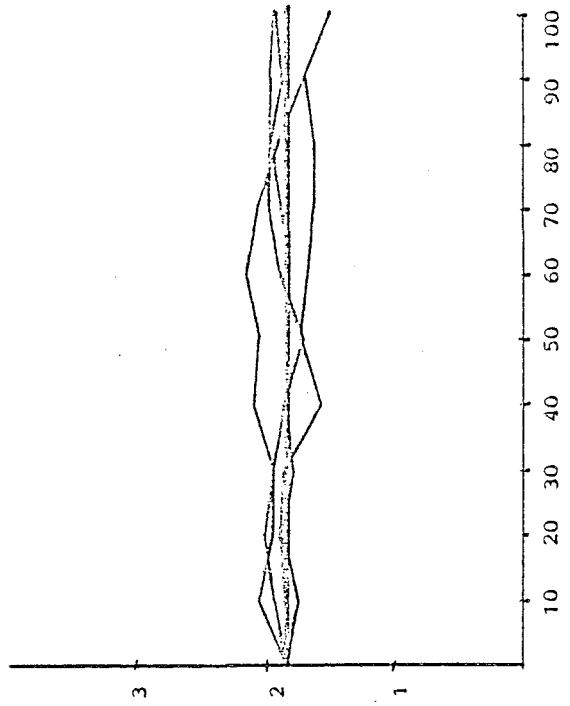
Neutralitat



2 clapes, dispersió dep. del genotip, selecció



2 clapes, dispersió a l'atzar i selecció



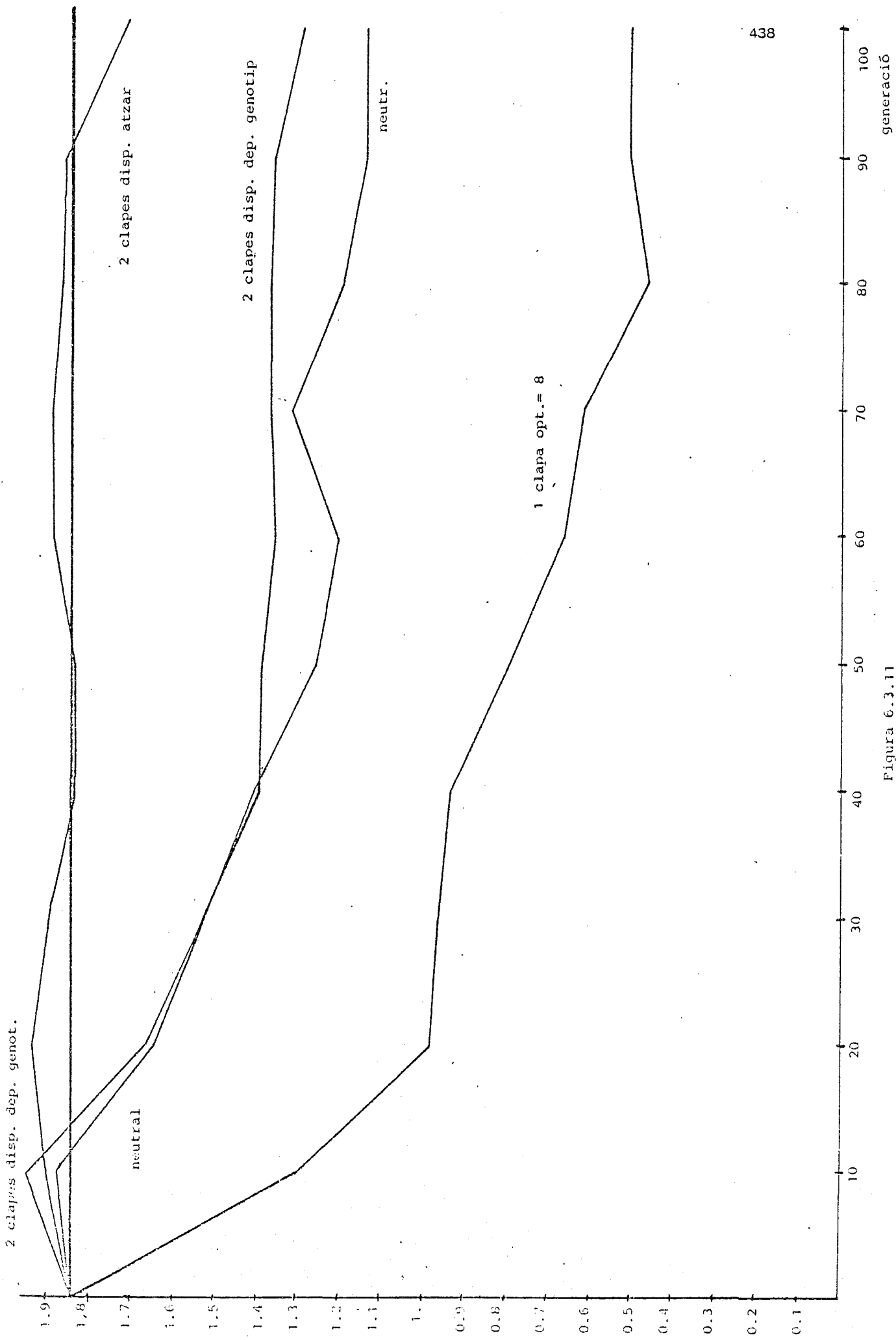


Figura 6.3.11

La figura 6.3.6 indica l'evolució de les freqüències de les ordenacions cromosòmiques més freqüents pel cas amb selecció per un òptim intermig i una clapa. La figura 6.3.7 indica el mateix pel cas neutre. La figura 6.3.8 es refereix al cas amb selecció, medi subdividit i dispersió dependent del genotip. Finalment, la figura 6.3.9 indica l'evolució de les freqüències d'ordenacions cromosòmiques pel cas de selecció, medi subdividit i dispersió a l'atzar.

La figura 6.3.10 indica el grau de polimorfisme cromosòmic per les diferents rèpliques i generacions de cada condició experimental. La línia recta paral·lela a l'eix d'abscisses indica el grau de polimorfisme inicial. La figura 6.3.11 resumeix les gràfiques de la figura 6.3.10, representa l'evolució dels valors de polimorfisme promig de cada condició experimental respecte de totes les rèpliques.

A la vista de les gràfiques 6.3.6-6.3.9 podem veure la considerable importància dels factors d'atzar a l'evolució de les freqüències d'ordenacions. El cas més regular, possiblement aquell al qual les pressions de selecció són més fortes és el cas amb selecció i una clapa. El cas més irregular quant a les trajectories de les freqüències de les ordenacions i a les pèrdues per atzar, com és lògic, és el cas neutre. Els

dos casos amb selecció i subdivisió medi, encara que mostren una major estabilitat que el neutre respecte de les ordenacions finalment conservades també son molt irregulars.

Aquesta irregularitat es reflecteix amb matisacions, a l'evolució del grau de polimorfisme. El cas neutre segueix essent el més variable. El cas amb selecció i una clapa i el cas amb selecció, dues clapes i dispersió dependent del genotip són semblants quant a la variació, encara que el primer sembla portar associada una velocitat de pèrdua de polimorfisme més gran, fet que queda reflectit també a les gràfiques promig (vegeu també les estimacions de les taxes de pèrdua de polimorfisme que fem més endavant). El cas amb selecció, medi subdividit i dispersió a l'atzar, en canvi, a despit de la irregularitat del canvi de les freqüències cromosòmiques presenta la menor dispersió a les trajectòries del polimorfisme i una indicació clara que és el cas amb una velocitat de pèrdua de polimorfisme més petita. Sembla com si l'espai deixat buit per unes ordenacions fos ocupat per altres, amb no massa rigidesa però sempre mantenint uns valors semblants de polimorfisme.

Les corbes de canvi del polimorfisme promig s'ajusten força bé a un model exponencial.

$$\bar{I}_{ij}^* = \beta_j \exp(\gamma_j t_i)$$

on \bar{I}_{ij}^* és el grau de polimorfisme esperat per la generació t_i i la condició experimental j , i β_j , γ_j són constants que depenen de cada condició experimental j , per tant podem admetre el següent model lineal

$$\bar{I}_{ij}' = \ln \bar{I}_{ij} = \ln \beta_j + \gamma_j t_i + e_{ij}$$

on e_{ij} és un error aleatori, de distribució desconeguda però possiblement la mateixa per tots els i , amb independència estocàstica entre tota parella e_{ij} , $e_{i'j'}$. La distribució no té perquè ser la mateixa per diferents j o condicions experimentals.

De fet, en considerar directament un model lineal

$$\bar{I}_{ij} = \gamma_j t_i + \beta_j + e_{ij}$$

totes les coses dites a continuació segueixen essent vàlides ja que el logaritme és una transformació monòtona. Preferim considerar el model $\ln \bar{I}_{ij} = \gamma_j t_i + \beta_j + e_{ij}$ a causa del superior coeficient de determinació entre variable independent (t) i variable dependent observat en general

condició	1 clapa	neutralitat	2 cl.d.gen	2 cl. atzar
$r^2(t, \bar{I})$	0.89	0.84	0.68	0.47
$r^2(t, \ln \bar{I})$	0.94	0.96	0.91	0.39

Si per cada condició experimental j definim els valors

$$U_{ij} = \frac{\bar{I}'_{i+50,j} - \bar{I}'_{ij}}{t_{i+50} - t_i} \quad \text{per } i=1,2,3,4,5 \quad (t_i=10,20,30,40,50)$$

tindrem $\frac{n}{2} = 5$ estimacions no paramètriques del pendent γ_j , les quals com es poden expressar

$$U_{ij} = \frac{\ln \beta_j + \gamma_j t_{i+50} + e_{i+50,j} - \ln \beta_j - \gamma_j t_i - e_{ij}}{t_{i+50} - t_i} = \gamma_j \frac{t_{i+50} - t_i}{t_{i+50} - t_i} + (e_{i+50,j} - e_{ij}) = \gamma_j + e'_{ij}$$

amb els e'_{ij} amb la mateixa distribució i independents dins de cada condició experimental j , permeten plantejar hipòtesis equivalents a les anteriors i que es podien contrastar mitjançant la prova de Friedman o la de Page.

Per exemple el contrast de la hipòtesi nul·la H_0 d'absència de diferències enfront a l'alternativa H_1 que existeix com a mínim una diferència

$$H_0 \quad j, j' \quad \gamma_j = \gamma_{j'} \quad (P [I_{ij} < I_{ij'}] = \frac{1}{2})$$

$$H_1 \quad j, j' \quad \gamma_j \neq \gamma_{j'} \quad (P [I_{ij} < I_{ij'}] \neq \frac{1}{2})$$

es pot realitzar mitjançant la prova de Friedman (taula 6.3.13).

El valor de l'estadístic S obtingut és 15. Per un nivell

de significació $\alpha < 0.05$ (exactament $\alpha=0.044$) i per $n=5$ blocs i $k=4$ condicions, el valor $s(\alpha, n, k)=7.8$ compleix $P[S \geq s(\alpha, n, k) | H_0] = \alpha$, de manera que com $15 > 7.8$ podem rebutjar la hipòtesi nul·la a un nivell 0.05.

Si la hipòtesi alternativa estableix una ordenació dels pendents, la mateixa que abans:

$$\gamma_1 \leq \gamma_2 \leq \gamma_3 \leq \gamma_4$$

amb un $<$ estricte com a mínim, el càlcul de l'estadístic de la prova de Page (taula 6.3.13) ens dóna un valor $\alpha=150$. Per un nivell de significació $\alpha=0.05$, el valor $l(\alpha, n, k) = 137$ compleix $P[L \geq l(\alpha, n, k) | H_0] = \alpha$. Com $150 > 137$ podem igualment rebutjar la hipòtesi nul·la i acceptar una ordenació 1 clapa \leq neutralitat \leq 2 clapas, dp. gen. \leq 2 clapas, atzar

amb, com a mínim, un menor estricte, pels pendents de les corbes de polimorfisme mitjà. Els pendents són tots negatius, de manera que els més grans impliquen més proximitat a zero (menys taxa de pèrdua de polimorfisme) i els més petits un valor absolut més gran (més taxa de pèrdua de polimorfisme).

Això no vol dir que pel cas amb γ més gran no es perdi gens de polimorfisme. Si realitzen la prova de Theil (Hollander

i Wolfe (1973)) per contrastar la hipòtesi nul·la

$$H_0 \quad \gamma_j = 0$$

enfront a l'alternativa

$$H_1 \quad \gamma_j < 0$$

obtenim valors de l'estadístic C significatius al 0.05 per totes les condicions experimentals. Per totes elles el pendent γ_j és negatiu la qual cosa vol dir que es perd gradualment polimorfisme. Exactament els valors de C obtinguts són, juntament amb els valors del coeficient de correlació de Kendall τ

condició	1	2	3	4
C	-39	-41	-37	-27
$\tau = \frac{2C}{n(n-1)}$	-0.86	-0.91	-0.82	-0.6

per un nivell de significació $\alpha < 0.05$ ($\alpha = 0.036$) i $n = 10$ el valor $k(\alpha, n) = 21$ compleix $P[C \leq -k(\alpha, n) | H_0] = \alpha$ com per totes les condicions $C < -21$ podem rebutjar la hipòtesi H_0 a tots els casos. És a dir, a tots els casos hi ha una taxa de pèrdua de polimorfisme significativament diferent de zero, encara que també una ordenació dels valors estimats de γ (indiquem-los com γ), els quals son

condició	1	2	3	4
$\hat{\gamma}_j$	-0.01106	-5.04×10^{-3}	-2.7×10^{-3}	-6.27×10^{-4}

Els càlculs necessaris per trobar el valor de l'estadístic C i l'estimació no-paramètrica $\hat{\gamma}_j$ de cada terme γ_j són indicats, per un sol cas (2 clapes, selecció i dispersió a l'atzar) a la taula 6.3.14.

Allò dit als paràgrafs anteriors es pot interpretar de la manera següent: la taxa de pèrdua de polimorfisme cromosòmic és diferent de zero a totes les condicions experimentals però és més petita pel cas de medi subdividit i dispersió a l'atzar, més gran per les condicions de subdivisió del medi i dispersió dependent del genotip i de neutralitat (aquestes dues darreres presenten pràcticament la mateixa taxa de pèrdua de polimorfisme) mentre que el cas amb selecció i medi uniforme o no subdividit és el que presenta la taxa màxima de pèrdua de polimorfisme.

Taula 6.3.13. Prova de comparació dels exponents de les corbes de disminució del polimorfisme mitja.

generació	1 clapa		neutralitat		2 cl.d.Genot.		2 cl. atzar	
	\bar{I}_1	$\ln \bar{I}_1$	\bar{I}_2	$\ln \bar{I}_2$	\bar{I}_3	$\ln \bar{I}_3$	\bar{I}_4	$\ln \bar{I}_4$
10	1.3047	0.2660	1.8748	0.6285	1.9404	0.6629	1.9039	0.6439
20	0.9783	-0.0219	1.6448	0.4976	1.6621	0.5081	1.935	0.6601
30	0.9579	-0.0430	1.5116	0.4132	1.5167	0.4165	1.8914	0.6373
40	0.9322	-0.0702	1.4009	0.3371	1.3907	0.3298	1.8258	0.6020
50	0.7879	-0.2384	1.2521	0.2248	1.3781	0.3207	1.8251	0.6016
60	0.6602	-0.4152	1.2038	0.1855	1.3474	0.2981	1.882	0.6323
70	0.6077	-0.4982	1.3118	0.2714	1.3549	0.3037	1.8815	0.6321
80	0.4597	-0.7772	1.1879	0.1722	1.3553	0.3040	1.858	0.6195
90	0.5062	-0.6808	1.1295	0.1218	1.3506	0.3005	1.8461	0.6135
100	0.536	-0.6236	1.1278	0.1203	1.2826	0.2489	1.7116	0.5374

t_1	$\frac{\bar{I}'_{i+n,1} - \bar{I}'_{i1}}{t_{i+n} - t_i} \times 50$		$\frac{\bar{I}'_{i+n,2} - \bar{I}'_{i2}}{t_{i+n} - t_i} \times 50$		$\frac{\bar{I}'_{i+n,3} - \bar{I}'_{i3}}{t_{i+n} - t_i} \times 50$		$\frac{\bar{I}'_{i+n,4} - \bar{I}'_{i4}}{t_{i+n} - t_i} \times 50$	
10	-0.6812	1	-0.443	2	-0.3648	3	-0.0116	4
20	-0.4762	1	-0.2262	2	-0.2044	3	-0.0280	4
30	-0.7342	1	-0.241	2	-0.1125	3	-0.0178	4
40	-0.6106	1	-0.2153	2	-0.0293	3	+0.0111	4
50	-0.3852	1	-0.1045	2	-0.0718	3	-0.0642	4
R_j	5		10		15		20	

$$S = \left(\frac{12}{nk(k+1)} \sum_{j=1}^k R_j^2 \right) - 3n(k+1) = \quad \begin{array}{l} n=5 \\ k=4 \end{array}$$

$$= \frac{12}{5 \cdot 4 \cdot 5} (5^2 + 10^2 + 15^2 + 20^2) - 3 \cdot 5 \cdot 5 = 15$$

$$L = 1 \times 5 + 2 \times 10 + 3 \times 15 + 4 \times 20 = 150$$

Taula 6.3.14. PROVA DE SIGNIFICACIÓ I ESTIMACIÓ DE THEIL SOBRE EL PENDENT D'UNA RECTA DE REGRESSIÓ

Prova de significació

1^{er} pas: càlcul de tots els valors de $D_i = I_i' - \gamma_0 t_i$, on γ_0 és el valor de γ segons la hipòtesi nul·la (en aquest cas $\gamma_0 = 0$ $D_i = I_i'$), per tots els $i=1, \dots, n$ on n és el nombre d'observacions ($n=10$)

2^{on} pas: per tot $i < j$, amb $i, j=1, \dots, n$, trobem el valor de $D_i - D_j$:

j \ i	1	2	3	4	5	6	7
2	0.0162						
3	-0.0066	-0.0228					
4	-0.0419	-0.0581	-0.0353				
5	-0.0423	-0.0585	-0.0357	-0.0004			
6	-0.0116	-0.0278	-0.005	0.0303	0.0307		
7	-0.0118	-0.028	-0.005	0.0301	0.0305	-0.0002	
8	-0.0244	-0.0406	-0.0178	0.0175	0.0179	-0.0128	-0.0126
9	-0.0304	-0.0466	-0.0238	0.0115	0.0119	-0.0188	-0.0186
10	-0.1065	-0.1227	-0.0999	-0.0646	-0.0642	-0.0949	-0.0947

j \ i	8	9
9	-0.006	
10	-0.0821	-0.0761

3^{er} pas: avaluem $C = \sum_{i < j} h_{ij}$ on $h_{ij} = 1$ si $D_j - D_i > 0$,
 $h_{ij} = -1$ si $D_j - D_i < 0$ i $h_{ij} = 0$ si $D_j - D_i = 0$.

Taula 6.3.14. Continuació

Estimació

1^{er} pas: avaluem $\hat{\gamma}_{ij}$, per $i < j$, estimadors parcials de γ mitjançant l'expressió $\hat{\gamma}_{ij} = (I_j - I_i) / (t_j - t_i)$. En aquest cas concret són els mateixos valors $D_i - D_j$ dividits per $(t_j - t_i) = 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80$ o 90 segons siguin el primer, segon, tercer, etc. de cada columna.

2^{on} pas: $\hat{\gamma}$ és calcula com la mediana d'aquests valors $\hat{\gamma}_{ij}$:
 $\hat{\gamma} = -6.27 \times 10^{-4}$