



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE INVESTIGACIÓN
PARA EL DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
UNIDAD OAXACA

DOCTORADO EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y
APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

RUBÉN DOROTEO CASTILLEJOS

“DINÁMICA DE LA INTERACCIÓN NUCLEOCITOPLÁSMICA”

DIRECTORES DE TESIS:

DR. JOSÉ ANTONIO VARGAS MENDOZA

DR. RAFAEL F. DEL CASTILLO SÁNCHEZ



SIP-13-BIS

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REGISTRO DE TEMA DE TESIS Y DESIGNACIÓN DE DIRECTORES DE TESIS

México, D.F. a 11 de Febrero del 2010

El Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CIIDIR OAXACA en su sesión ORDINARIA No. 10 celebrada el día 9 del mes de Noviembre 2009 conoció la solicitud presentada por el(la) alumno(a):

<u>DOROTEO</u>	<u>CASTILLEJOS</u>	<u>RUBÉN</u>							
Apellido paterno	Apellido materno	Nombre (s)							
Con registro: <table border="1" style="display: inline-table;"><tr><td>B</td><td>0</td><td>8</td><td>1</td><td>4</td><td>7</td><td>9</td></tr></table>			B	0	8	1	4	7	9
B	0	8	1	4	7	9			

Aspirante de: Doctorado en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales

1.- Se designa al aspirante el tema de tesis titulado:
DINÁMICA DE LA INTERACCIÓN NUCLEOCITOPLÁSMICA

De manera general el tema abarcará los siguientes aspectos:
Estudiar el sistema dinámico que describe la interacción de un gen nuclear con uno citoplásmico.

2.- Se designan como Directores de Tesis a los Profesores:
DR. JOSÉ ANTONIO VARGAS MENDOZA Y DR. RAFAEL FELIPE DEL CASTILLO SÁNCHEZ

3.- El trabajo de investigación base para el desarrollo de la tesis será elaborado por el alumno en:
CIIDIR OAXACA
que cuenta con los recursos e infraestructura necesarios.

4.- El interesado deberá asistir a los seminarios desarrollados en el área de adscripción del trabajo desde la fecha en que se suscribe la presente hasta la aceptación de la tesis por la Comisión Revisora correspondiente:

DR. JOSÉ A. VARGAS MENDOZA

Aspirante

RUBÉN DOROTEO
CASTILLEJOS

Directores de Tesis



CENTRO INTERDISCIPLINARIO
DE INVESTIGACIÓN PARA EL
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
CIIDIR
UNIDAD OAXACA
IPN

DR. RAFAEL F. DEL CASTILLO SÁNCHEZ

Presidente del Colegio
DR. JUAN RODRIGUEZ RAMÍREZ





SIP-14 BIS

16 INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
SECRETARIA DE INVESTIGACION Y POSGRADO

ACTA DE REVISION DE TESIS

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez siendo las 13:00 horas del día 13 del mes de noviembre del 2013 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación del **Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca (CIIDIR-OAXACA)** para examinar la tesis de grado titulada: "DINÁMICA DE LA INTERACCION NUCLEOCITOPASMICA"

Presentada por el alumno:

Doroteo Apellido paterno	Castillejos materno	Rubén nombre(s)
		Con registro: B 0 8 1 4 7 9

aspirante al grado de: DOCTOR **EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES**

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **SU APROBACION DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISIÓN REVISORA
Directores de tesis

José Antonio Vargas M.
 Dr. José Antonio Vargas Mendoza

Rafael Felipe del Castillo Sánchez
 Dr. Rafael Felipe del Castillo Sánchez

Andrés Pech Pérez
 Dr. Andrés Pech Pérez

Francisco Castellanos León
 Dr. Francisco Castellanos León

Armando Sánchez Argáez
 Dr. Armando Sánchez Argáez

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

Rafael Pérez Pacheco
 Dr. Rafael Pérez Pacheco



ESTADOS UNIDOS MEXICANOS
 CENTRO INTERDISCIPLINARIO
 DE INVESTIGACION PARA EL
 DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
 C.I.I.D.I.R.
 UNIDAD OAXACA
 I.P.N.



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESION DE DERECHOS

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez el día 13 del mes noviembre del año 2013, el (la) que suscribe Doroteo Castillejos Rubén alumno (a) del Programa de **DOCTORADO EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES** con número de registro B081479, adscrito al Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección del Dr. José Antonio Sánchez García y Rafael Felipe del Castillo Sanchez y cede los derechos del trabajo titulado: "DINÁMICA DE LA INTERACCION NUCLEOCITOPLASMICA", Al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección **Calle Hornos 1003, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca**, e-mail: posgradoax@ipn.mx ó rubendc39@gmail.com Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

Doroteo Castillejos Rubén



CENTRO INTERDISCIPLINARIO
DE INVESTIGACIÓN PARA EL
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
C.I.I.D.I.R.
UNIDAD OAXACA
I.P.N.

RESUMEN

En este trabajo estudiamos la evolución de una población de plantas hermafroditas, con cruzamiento mixto, a través de un modelo de esterilidad masculina nucleocitoplásmica.

Consideramos dos tipos citoplásmicos y un locus nuclear con dos alelos. Aquí, la interacción entre un gen citoplásmico y un gen nuclear recesivo de esterilidad, da origen a un genotipo femenino, mientras que los genotipos restantes corresponden a plantas hermafroditas.

Incluimos dos tipos de parámetros: Una ventajosa aptitud femenina t de los femeninos respecto a los hermafroditas y un costo de restauración silencioso y dominante, esto es, una aptitud disminuida en plantas que llevan un gen restaurador dominante en relación a los hermafroditas. El parámetro relativo al costo de restauración, se supone presente en la fertilidad masculina y solamente en el cruzamiento externo.

Encontramos que cada población converge a una población estable. También determinamos la naturaleza de las poblaciones estables atractoras, las cuales pueden ser un polimorfismo nucleocitoplásmico, un polimorfismo nuclear u otras poblaciones con algunos genotipos ausentes. Esto depende de la posición de t con respecto a valores críticos expresados en términos de los otros parámetros y algunas veces también de la población inicial.

ABSTRACT

We study the evolution of a gynodioecious species under mixed-mating-through a nucleocytoplasmic male sterility model. We consider two cytoplasmic types and a nuclear locus with two alleles. Here, the interaction between one cytoplasmic type and a recessive nuclear male-sterility factor gives rise to only one female genotype, while the remaining types correspond to hermaphroditic plants. We include two fitness parameters: The advantageous female fitness t of females relative to that of hermaphrodites; and a silent and dominant cost of restoration, that is, a diminished fitness for plants carrying a dominant restorer gene relative to that of hermaphrodites. The parameter related to the cost of restoration, is assumed to be present on outcrossing male fertility only.

We find that every population converges to a stable population. We also determine the nature of the attracting stable population, which could be a nucleocytoplasmic polymorphism, a nuclear polymorphism or another population with some genotypes absent. This depends on the position of t with respect to critical values expressed in terms of the other parameters and sometimes also on the initial population.

Dinámica de la interacción nucleocitoplásmica

Rubén Doroteo Castillejos
Departamento de Ciencias Básicas
Instituto Tecnológico de Oaxaca
Ing. Victor Bravo Ahuja 125,
Oaxaca, Oaxaca; México CP 68030
e-mail: rubendoroteo@prodigy.net.mx

November 22, 2013

Contenido

1	Herencia mendeliana y autocruzamiento	11
1.1	Las leyes de Mendel	11
1.2	Un mapeo canónico para la cónica lisa	13
1.3	Cruzamiento mixto	14
2	Sistemas nucleocitoplásmicos	19
2.1	Un mapeo canónico para pergaminos	19
2.2	Sistemas nucleocitoplásmicos	21
2.2.1	Cruzamiento externo	22
2.2.2	Reducción a la forma canónica	24
2.2.3	Sistemas nucleocitoplásmicos con cruzamiento mixto	26
3	Ginodioecia nucleocitoplásmica	31
3.1	Introducción	31
3.2	Formulación del modelo	33
3.3	Geometría del sistema	37
3.4	Dinámica del sistema	41
3.5	El caso de cruzamiento externo puro	45
3.5.1	Geometría	45
3.5.2	Dinámica	46
3.6	Discusión	49

Introducción

Un **álgebra genética** es un espacio vectorial \mathcal{G} de dimensión finita sobre los números reales \mathbb{R} con una multiplicación que es un mapeo bilineal $m : \mathcal{G} \times \mathcal{G} \rightarrow \mathcal{G}$ que satisface (1) y (2) de abajo.

Un **genotipo** es una combinación de genes, si existen $n + 1$ genotipos A_i , construimos tal álgebra \mathcal{G} con $\dim \mathcal{G} = n + 1$ como espacio vectorial. De esta forma, un elemento $x = (x_0, \dots, x_n) = x_0 A_0 + \dots + x_n A_n \in \mathcal{G}$ representa una población, donde los x_i representan la frecuencia del genotipo A_i .

El producto $*$ en \mathcal{G} está dado por:

$$A_i * A_j = m(A_i, A_j) = \sum_{k=0}^n c_{ijk} A_k, \quad (1)$$

para cada $i, j = 0, 1, \dots, n$, donde $A_i * A_j$ representa el cruzamiento externo aleatorio del genotipo A_i con el genotipo A_j .

Así, es natural incluir las restricciones

$$c_{ijk} \geq 0, \sum_{k=0}^n c_{ijk} = 1, \quad \forall i, j, k \quad (2)$$

en la definición de álgebra genética.

El principal problema en este área es el estudio de la evolución de una población bajo la estructura genética descrita por las constantes c_{ijk} .

Esto nos lleva a considerar el producto xx , que representa la próxima generación para una población inicial x .

Sin embargo, hay estructuras reproductivas más complejas que no pueden ser modeladas de esta forma; casos importantes son aquellos que incluyen alguna forma de **selección**.

Encontramos que es más conveniente trabajar sobre el **espacio proyectivo** $\mathbb{P}^n = \mathbb{P}(\mathcal{G})$ asociado al espacio vectorial \mathcal{G} y definir un **mapeo evolución** como sigue:

Para cada $j = 0, \dots, n + 1$, tenemos la matriz $M_j = (m_{ik}^{(j)}) = (c_{ijk})$. Sea

$$Q = \sum_{j=0}^n x_j M_j$$

la **matriz de cruzamiento externo** y sea $\varphi : \mathbb{P}^n \rightarrow \mathbb{P}^n$ dada por $\varphi(x) = xQ$. Note que la matriz Q es una matriz de formas lineales.

En esta situación, tenemos que las coordenadas y_i de $\varphi(x) = (y_0, \dots, y_n)$ son polinomios cuadráticos homogéneos en las x_i y que

$$\varphi(x) = x * x.$$

En el espacio proyectivo, el punto $0 = (0, \dots, 0)$ no existe. De aquí, la función φ es una **función racional** que no está definida en los puntos donde se anulan todas las y_i simultáneamente. Esos puntos se llaman **puntos fundamentales** de φ y forman un conjunto algebraico dado por $K = \text{ideal}(y_0, \dots, y_n)$.

Las **trayectorias** de φ son las sucesiones $\{\varphi^n(x)\}_{n \geq 0}$. Nos interesa el sistema dinámico creado por la iteración de φ .

El conjunto de puntos fijos de φ unión con el conjunto de puntos fundamentales de φ es el conjunto algebraico dado por el ideal I generado por los menores 2×2 de la matriz con renglones x y $\varphi(x)$.

Ahora vamos a relacionar lo anterior con un problema central en la matemática actual:

Dados un campo k y un espacio vectorial V de dimensión n , se tiene un problema fundamental, que es el estudio de la acción natural del grupo de las matrices invertibles $n \times n$ con entradas en k , $GL(V)$, en el espacio $V \otimes V \otimes V$. El estudio de este problema podría llamarse “álgebra trilineal”. Más específicamente, consideramos que $G = PGL_{n+1}$ es el grupo que actúa en el espacio proyectivo de las matrices $(n+1) \times (n+1)$ de formas lineales en $n+1$ variables sobre los números complejos a través de conjugación matricial adicionada de un cambio lineal de variables, [ver [9] p.98].

Más específicamente, sean $R = k[x_0, x_1, \dots, x_n]$ un anillo de polinomios, LF_{n+1} el espacio vectorial de las matrices $(n+1) \times (n+1)$ de formas lineales con elementos en R y $G = PGL_{n+1}(k) = GL_{n+1}(k)/k^*$.

G actúa en $\mathbb{P}(LF_{n+1})$ así: dados $g \in G$ representado por la matriz invertible B y $A \in LF_{n+1}$, entonces $[A]^g$ está representada por el resultado de reemplazar en BAB^{-1} , cada x_i por el i -ésimo renglón de $(x_0, x_1, \dots, x_n)B$.

Tenemos otra acción de G sobre Φ , donde Φ es el espacio vectorial de las funciones racionales cuadráticas $\varphi : \mathbb{P}^n \rightarrow \mathbb{P}^n$.

G actúa en $\mathbb{P}(\Phi)$ por conjugación:

$$\varphi^g(x) = B\varphi(B^{-1}(x)).$$

Dos funciones racionales cuadráticas se dicen **proyectivamente equivalentes** cuando están en la misma órbita de G . Es un problema abierto clasificar estas órbitas. (ver [9]).

Dada $A \in LF_{n+1}$, definimos $\varphi : \mathbb{P}^n \rightarrow \mathbb{P}^n$ así:

$$\varphi(x) = xA.$$

En [18] tenemos un resultado que nos dice que las dos acciones de G son equivalentes:

Teorema 0.0.1 *Si $A \in LF_{n+1}$, $g \in G$ y $\varphi : \mathbb{P}^n \rightarrow \mathbb{P}^n$ está asociada a la matriz A , entonces*

$$xA^g = \varphi^g(x) \text{ en } \mathbb{P}^n.$$

Este resultado dice que encontrar invariantes y formas canónicas para una matriz $A \in LF_{n+1}$, módulo sicigias de x , es equivalente a encontrar invariantes para mapeos racionales cuadráticos de un espacio proyectivo en sí mismo. Nos interesa el sistema dinámico creado por la iteración de tal tipo de mapeos.

Encontrar formas canónicas para una matriz nos permite conocer toda la dinámica y geometría de nuestro sistema dinámico, y de esta manera, poder responder a preguntas tales como si tenemos convergencia a poblaciones estables, la naturaleza de las poblaciones en equilibrio, los genotipos que sobreviven y cuáles desaparecen, las frecuencias de los genotipos en el equilibrio, etc.

En los capítulos 1 y 2, estamos proponiendo ciertas matrices, siguiendo las ideas originales en [19], que estamos llamando “formas canónicas”, cuya inspiración proviene de situaciones en genética poblacional.

En [19] se propusieron ciertas formas canónicas, cuyos mapeos cuadráticos asociados tienen como conjunto de puntos fijos a curvas racionales normales.

Aquí, los mapeos cuadráticos tienen como conjunto de puntos fijos pergamino racionales normales.

En todo este trabajo vamos a considerar una población infinita de plantas hermafroditas, autocompatibles, diploide, sin traslape generacional, con cruzamiento aleatorio. Estudiamos dos tipos de herencia: la Mendeliana y la uniparental.

En el capítulo 1, estudiamos un sistema de cruzamiento mixto (el cual es una forma de reproducción de los seres vivos en el que un mismo individuo se puede autocruzar y cruzarse de forma aleatoria con otros individuos de la misma población), para un gen con dos alelos, siguiendo las leyes de la herencia de Mendel; aquí, no hay mutación ni selección, es decir, todos los individuos contribuyen con igual número de genes a la siguiente generación. Encontramos formas canónicas que nos permiten conocer toda la dinámica y geometría del sistema; aunque éste es un caso bastante conocido, lo incluimos aquí, para mostrar el método que estamos proponiendo. Encontramos que hay una cónica de puntos fijos y que tenemos convergencia para cualquier población inicial.

En el capítulo 2, estudiamos también un sistema de cruzamiento mixto, pero ahora en un sistema nucleocitoplásmico. En este caso, la herencia es uniparental, es decir, los alelos citoplásmicos solo se heredan de la parte femenina de la planta. Analizamos la interacción de un gen nuclear, con dos alelos, con un gen citoplásmico, también con dos alelos; en este caso, la herencia ya no es Mendeliana. Todos los genotipos tienen la misma aptitud, es decir, sin incluir parámetros de selección. En este caso es más clara la utilidad de nuestro método, pues con las formas canónicas podemos conocer toda la dinámica y geometría, cuestión que no se puede dilucidar directamente de la información biológica disponible. En este caso encontramos un pergamino como conjunto de puntos fijos y que también hay convergencia a este conjunto para cualquier población inicial.

El último capítulo, el 3, trata de la interacción nucleocitoplásmica, ahora con parámetros de aptitud distintos entre los genotipos; consideramos que una mutación ha ocurrido entre la población y que uno de los genotipos se vuelve estéril masculino, esta situación es conocida como **ginodioecia**. Más específicamente, la ginodioecia es un sistema de cruzamiento en plantas que consiste de la presencia, en una población, de plantas tanto hermafroditas como femeninas. Tal situación se produce cuando ocurre una mutación para la esterilidad masculina y se propaga en una población hermafrodita.

En este caso la dinámica es más complicada; no tenemos las formas canónicas y no conocemos toda la dinámica y geometría; aunque sí logramos conocer la geometría y la dinámica de interés biológico. Encontramos que

para ciertos valores de los parámetros y ciertas poblaciones iniciales hay convergencia a una población con polimorfismo, es decir, una población donde están presentes todos los genotipos. Investigar las causas que permiten mantener el polimorfismo nucleocitoplásmico ha sido un área activa de investigación, en parte porque la ginodioecia puede evolucionar a poblaciones más comunes que consisten exclusivamente de individuos masculinos y femeninos.

Capítulo 1

Herencia mendeliana y autocruzamiento

1.1 Las leyes de Mendel

Un **gen** se puede definir como una unidad de información hereditaria. El código genético de un individuo se lleva en los **cromosomas**. Cada gen en un cromosoma puede adoptar diferentes formas, estas formas se llaman **alelos**. Por ejemplo, el gen que determina el tipo de sangre en humanos tiene tres diferentes alelos, **A,B,O**. Ya que los humanos somos organismos **diploides** (llevamos un conjunto doble de cromosomas, uno por cada padre), los tipos de sangre se determinan por dos alelos. Las células **haploides** llevan un solo conjunto de cromosomas. Cuando los organismos diploides se reproducen, un proceso llamado **meiosis** produce **gametos** (células sexuales), los cuales son haploides. Cuando esas células se fusionan (por ejemplo un espermatozoide fecunda a un óvulo) el resultado es el **cigoto**, el cual es de nuevo diploide. Cuando los gametos se fusionan para formar el cigoto, ocurre una “multiplicación” natural, la cual explicamos a continuación.

Trataremos el caso de un gen con dos alelos: $\{A, a\}$ por lo que las posibilidades para sus **genotipos cigóticos** son $\{AA, Aa, aa\}$.

Usando la *ley de segregación de Mendel* tenemos la siguiente “multiplicación” gamética:

$$\begin{array}{c|c|c} & A & a \\ \hline A & A & \frac{1}{2}(A+a) \\ a & \frac{1}{2}(A+a) & a \end{array}$$

12CAPÍTULO 1. HERENCIA MENDELIANA Y AUTOCRUZAMIENTO

Multiplicación gamética

Para estudiar la estructura de una población respecto a los genotipos de sus individuos, definimos un **álgebra cigótica** \mathcal{Z} . Para nuestro caso, esto es así:

- \mathcal{Z} es un espacio vectorial sobre \mathbb{R} de dimensión tres, con base

$$\{AA, Aa, aa\}.$$

- \mathcal{Z} tiene una multiplicación $\mathcal{Z} \times \mathcal{Z} \rightarrow \mathcal{Z}$ conmutativa, no asociativa, dada por la multiplicación gamética. Esta es una función bilineal dada por las **Leyes de Mendel**:

	AA	Aa	aa
AA	AA	$\frac{1}{2}AA + \frac{1}{2}Aa$	Aa
Aa	$\frac{1}{2}AA + \frac{1}{2}Aa$	$\frac{1}{4}AA + \frac{1}{2}Aa + \frac{1}{4}aa$	$\frac{1}{2}Aa + \frac{1}{2}aa$
aa	Aa	$\frac{1}{2}Aa + \frac{1}{2}aa$	aa

Cruzamiento externo

La información dada en esta tabla de multiplicar produce las matrices

$$A_0 = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 \\ 0 & 1 & 0 \end{pmatrix},$$

$$A_1 = \begin{pmatrix} \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 \\ \frac{1}{4} & \frac{1}{2} & \frac{1}{4} \\ 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} \end{pmatrix},$$

$$A_2 = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix},$$

asociadas a las tres transformaciones lineales dadas por multiplicación con cada genotipo.

1.2 Un mapeo canónico para la cónica lisa

En esta sección estudiamos primero de manera general la dinámica de un mapeo racional cuadrático para en la siguiente sección relacionarlo con el problema biológico en cuestión.

Consideremos la matriz canónica

$$T = \begin{pmatrix} a_0x_2 & 0 & 0 \\ (a_2 - a_0)x_1 & a_1x_2 & 0 \\ 0 & (a_2 - a_1)x_1 & a_2x_2 \end{pmatrix} \quad (1.1)$$

donde las a_i son números reales y $\varphi : \mathbb{P}^2 \rightarrow \mathbb{P}^2$ el mapeo cuadrático asociado: $\varphi(x) = xT$.

$$\varphi(x) = (a_0x_0x_2 + (a_2 - a_0)x_1^2, a_2x_1x_2, a_2x_2^2).$$

φ tiene un único punto fundamental: $E = (1, 0, 0)$. El conjunto de puntos fijos de φ es la cónica lisa A con ecuación $q(x) = x_0x_2 - x_1^2$. La línea tangente L a A en E es: $L = Z(x_2)$.

Los vectores propios $E_0 = \ker(T - a_0x_2)$, $E_1 = \ker(T - a_1x_2)$, $E_2 = \ker(T - a_2x_2)$ son como sigue:

$$\begin{aligned} E_0 &= (1, 0, 0), \\ E_1 &= ((a_2 - a_0)x_1, (a_1 - a_0)x_2, 0), \\ E_2 &= (x_1^2, x_1x_2, x_2^2). \end{aligned}$$

Se tienen las siguientes identidades:

$$\begin{aligned} x_2x &= q(x)E_0 + E_2(x), \\ \varphi(x) &= a_2x_2x + (a_0 - a_2)q(x)E_0. \end{aligned} \quad (1.2)$$

Además,

$$q(\varphi(x)) = a_0a_2x_2^2q(x), \quad E_2(\varphi(x)) = a_2^2x_2^2E_2(x).$$

Para hablar de convergencia necesitamos pasar a un abierto afín: necesitamos escribir φ de manera que transforme a un vector con coordenada $x_2 = 1$ en otro con la última coordenada también igual a 1. Esto se obtiene dividiendo T entre a_2 ; sustituyendo esta expresión en (1.2) y usando estas últimas relaciones obtenemos:

$$\varphi(x) = \frac{a_0}{a_2}q(x)E_0 + E_2(x),$$

$$\varphi^2(x) = \left(\frac{a_0}{a_2}\right)^2 x_2^2 q(x) E_0 + x_2^2 E_2(x).$$

En general:

$$\varphi^m(x) = \left(\frac{a_0}{a_2}\right)^m q(x) x_2^{2^m-2} E_0 + x_2^{2^m-2} E_2(x).$$

Lo que demuestra que, para $|a_0| < |a_2|$, en el abierto afín $x_2 \neq 0$, se tiene convergencia al vector característico $E_2(x)$:

$$\lim_{m \rightarrow \infty} \varphi^m(x) = E_2(x) \in A.$$

1.3 Cruzamiento mixto

Vamos a considerar un sistema de cruzamiento mixto para un gen con dos alelos: A, a .

La frecuencia del genotipo AA es x_0 , la frecuencia del genotipo Aa es x_1 y la frecuencia del genotipo aa es x_2 . De manera que el punto $(x_0, x_1, x_2) \in \mathbb{P}^2$ representa una población.

Con las matrices A_0, A_1, A_2 de la primera sección podemos ahora formar la matriz de **cruzamiento externo** :

$$U = x_0 A_0 + x_1 A_1 + x_2 A_2 = \begin{pmatrix} x_0 + \frac{1}{2}x_1 & \frac{1}{2}x_1 + x_2 & 0 \\ \frac{1}{2}x_0 + \frac{1}{4}x_1 & \frac{1}{2}(x_0 + x_1 + x_2) & \frac{1}{4}x_1 + \frac{1}{2}x_2 \\ 0 & x_0 + \frac{1}{2}x_1 & \frac{1}{2}x_1 + x_2 \end{pmatrix}.$$

Deseamos introducir los parámetros:

$$s = \frac{\text{descendientes que provienen por autocruzamiento}}{\text{total de descendientes}}$$

(índice de autocruzamiento) y

$$g = \frac{\text{aptitud de los descendientes por autocruzamiento}}{\text{aptitud de los descendientes por cruzamiento externo}}.$$

(aptitud de autofecundados).

Necesitaremos la siguiente matriz

$$S = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ \frac{1}{4} & \frac{1}{2} & \frac{1}{4} \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}$$

llamada la **matriz de autocruzamiento**, la cual se obtiene de aplicar las leyes de Mendel a un mismo individuo hermafrodita que se autocruza, cuyos renglones se obtienen de los renglones de A_0, A_1, A_2 , uno por cada uno de ellos, en ese orden.

Usamos el factor de homogeneización $h = x_0 + x_1 + x_2$ para obtener nuestra matriz de **cruzamiento mixto**, que es una matriz de formas lineales:

$$T = (sgh)S + (1 - s)U.$$

La evolución de este sistema reproductivo, entendida como el cambio transgeneracional en las frecuencias alélicas, está dada por la función racional cuadrática $\varphi : \mathbb{P}^2 \rightarrow \mathbb{P}^2$ definido por $\varphi(x) = xT = (y_0, y_1, y_2)$.

Un conjunto conveniente de coordenadas homogéneas para la definición de φ es la siguiente:

$$\begin{aligned} y_0 &= \frac{1}{4}[sg(4x_0^2 + 5x_0x_1 + 4x_0x_2 + x_1^2 + x_1x_2) + (1 - s)(x_1 + 2x_0)^2], \\ y_1 &= \frac{1}{2}[sgx_1h + (1 - s)(2x_0x_1 + 4x_0x_2 + x_1^2 + 2x_1x_2)], \\ y_2 &= \frac{1}{4}[sg(x_0x_1 + 4x_0x_2 + x_1^2 + 5x_1x_2 + 4x_2^2) + (1 - s)(x_1 + 2x_2)^2]. \end{aligned} \quad (1.3)$$

En esta situación, existe un único punto fundamental, $B = (1, -2, 1)$ para φ ; el conjunto de puntos fijos es el complemento de B en la cónica

$$A = Z(sg(x_1^2 + x_0x_1 + x_1x_2) + (1 - s)(x_1^2 - 4x_0x_2)).$$

Como la matriz $M =$

$$\begin{pmatrix} 4(sg - 2s + 2)^2 & -8(sg - 2s + 2)^2 & 4(sg - 2s + 2)^2 \\ 8(sg - 2s + 2)^2 & -8(sg - 2s + 2)^2 & 0 \\ (sg - 4s + 4)(3sg - 4s + 4) & -2sg(sg - 4s + 4) & -s^2g^2 \end{pmatrix},$$

asociada al mapeo $\mathcal{L} \in \mathbb{P}^2$, satisface:

$$\mathcal{L}((1, 0, 0)) = B,$$

$$\mathcal{L}(Z(x_2)) = C,$$

$$\mathcal{L}(Z(x_1^2 - x_0x_2)) = A,$$

16CAPÍTULO 1. HERENCIA MENDELIANA Y AUTOCRUZAMIENTO

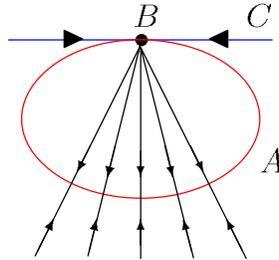
puede ser usada para enviar T a su forma canónica: como primer paso obtenemos la matriz $T^M = T'$ con

$$T' = \begin{pmatrix} sgx_2 & 0 & 0 \\ (sg - 2s + 2)x_1 - \frac{1}{2}sgx_2 & (2sg - s + 1)x_2 & 0 \\ \frac{1}{2}sgx_1 & (1 - s)x_1 & (2sg - 2s + 2)x_2 \end{pmatrix},$$

esta produce el mismo mapeo racional que la siguiente matriz en forma canónica

$$Q = \begin{pmatrix} sgx_2 & 0 & 0 \\ (sg - 2s + 2)x_1 & 0 & 0 \\ 0 & 2(sg - s + 1)x_1 & 2(sg - s + 1)x_2 \end{pmatrix}.$$

El sistema dinámico obtenido por la iteración de φ está determinado por la matriz canónica y está descrito por el siguiente diagrama:



La cónica A y su tangente C en B

Note que la matriz Q es de la forma (1.1) con $a_0 = sg, a_1 = 0$, $a_2 = 2(sg - s + 1)$. Por lo tanto, si $\psi(x) = xQ$, se tienen las siguientes relaciones:

•

$$q(\psi(x)) = (sg)(sg - s + 1)x_2^2q(x),$$

•

$$\psi(x) = 2(sg - s + 1)x_2x + (-sg + 2s - 2)q(x)E_0,$$

donde $E_0 = (1, 0, 0)$ es el vector propio asociado a sg .

•

$$x_2x = q(x)E_0 + E_2(x),$$

donde

$$E_2(x) = (x_1^2, x_1x_2, x_2^2)$$

es el vector propio asociado a $2(sg - s + 1)$.

Estas identidades demuestran las siguientes afirmaciones:

1. Todo punto de $Z(x_2) \setminus E_0$ va a E_0 .
2. Todo punto $x \in (\mathbb{P}^2 \setminus Z(x_2))$ va a un punto que está sobre la recta $\overline{E_0x}$.
3. En el abierto afín $x_2 \neq 0$, se tiene

$$\lim_{m \rightarrow \infty} q(\psi^m(x)) = 0.$$

4. En el abierto afín $x_2 \neq 0$, el punto fijo al que converge $\{\psi^m(x)\}$ es $E_2(x)$: ya que

$$\psi^m(x) = \left(\frac{sg}{2(sg - s + 1)}\right)^m q(x)x_2^{2^m - 2}E_0 + x_2^{2^m - 2}E_2(x),$$

de esto se sigue lo afirmado.

Consecuencias biológicas

Hay que hacer notar que los siguientes resultados eran ya conocidos, lo que hacemos es mostrar la eficacia de nuestros métodos y que estos pueden servir en situaciones más complejas.

Las frecuencias de equilibrio se obtienen transformando al vector característico E_2 en otro vector característico para T ; esto se obtiene multiplicando E_2 por M y enseguida haciendo un cambio lineal de variables dado por M^{-1} :

$$\begin{aligned} y &= ((sgh + (1 - s)(2x_0 + x_1))(2x_0 + x_1), 2(1 - s)(2x_0 + x_1)(x_1 + 2x_2), \\ &\quad (sgh + (1 - s)(x_1 + 2x_2))(x_1 + 2x_2)) = \\ &= ((sgh + (1 - s)f_A)f_A, 2(1 - s)f_A f_a, (sgh + (1 - s)f_a)f_a), \end{aligned}$$

18CAPÍTULO 1. HERENCIA MENDELIANA Y AUTOCRUZAMIENTO

donde $f_A = 2x_0 + x_1$ es la frecuencia del alelo A y $f_a = x_1 + 2x_2$ es la frecuencia del alelo a .

Observaciones: si $s = 1$ las frecuencias de equilibrio son: $(ghf_A, 0, ghf_a)$. Es decir, desaparece el genotipo heterocigótico Aa .

Si $s = 0$, las frecuencias de equilibrio son: $(f_A^2, 2f_Af_a, f_a^2)$. Es decir, tenemos equilibrio Hardy-Weinberg.

En general, si $s \rightarrow 1$ se favorece a la homocigocidad. Y si $s \rightarrow 0$ se favorece a la heterocigocidad.

Estos resultados son los encontrados en [14].

Capítulo 2

Sistemas nucleocitoplásmicos

2.1 Un mapeo canónico para pergaminos

Nuevamente, vamos a estudiar la dinámica y geometría en general de una función racional cuadrática, obtenida a partir de una matriz en forma canónica para en la siguiente sección relacionarlo con el problema biológico en cuestión.

Consideremos la matriz

$$T = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ (a_5 - a_0)x_4 + bx_5 & a_1x_5 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ -bx_4 & (a_5 - a_1)x_4 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & a_3x_5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & (a_5 - a_3)x_4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & a_5x_2 & 0 & a_5x_4 & a_5x_5 \end{pmatrix} \quad (2.1)$$

y $\varphi : \mathbb{P}^5 \rightarrow \mathbb{P}^5$ el mapeo cuadrático asociado: $\varphi(x) = xT$.

$$\varphi(x) = (-a_0x_1x_4 + a_5x_1x_4 - bx_2x_4 + a_0x_0x_5 + bx_1x_5, -a_1x_2x_4 + a_5x_2x_4 + a_1x_1x_5, \\ a_5x_2x_5, -a_3x_4^2 + a_5x_4^2 + a_3x_3x_5, a_5x_4x_5, a_5x_5^2).$$

El conjunto de puntos fundamentales K de φ está dado por:

$$K = Z(x_4, x_5).$$

El conjunto de puntos fijos de φ tiene cerradura igual al *pergamino racional normal* C , cuyo ideal J está generado por los menores 2×2 de

$$\begin{pmatrix} x_0 & x_1 & x_3 & x_4 \\ x_1 & x_2 & x_4 & x_5 \end{pmatrix}.$$

$C \cap K = C_1 \cup C_2$, donde

$$C_1 = Z(x_1, x_2, x_4, x_5)$$

y

$$C_2 = Z(x_0x_2 - x_1^2, x_3, x_4, x_5).$$

Aquí, $C_1 \cap C_2 = (1, 0, 0, 0, 0)$.

Los vectores propios $E = \ker T$, $E_0 = \ker(T - a_0x_5)$, $E_1 = \ker(T - a_1x_5)$, $E_3 = \ker(T - a_3x_5)$, $E_5 = \ker(T - a_5x_5)$ son como sigue:

$$E = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & (a_3 - a_5)x_4 & a_3x_5 & 0 \\ (a_0a_1 - a_0a_5 - a_1a_5 + a_5^2)x_4^2 + a_5bx_5x_4 & a_0(a_1 - a_5)x_4x_5 & a_0a_1x_5^2 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix},$$

$$E_0 = (1, 0, 0, 0, 0),$$

$$E_1(x) = ((a_5 - a_0)x_4 + bx_5, (a_1 - a_0)x_5, 0, 0, 0),$$

$$E_3 = (0, 0, 0, 1, 0),$$

$$E_5(x) = (x_2x_4^2, x_2x_4x_5, x_2x_5^2, x_4^2x_5, x_4x_5^2, x_5^3).$$

Note que $E_5(x)$ parametriza al pergamino C .

Se tienen las siguientes identidades:

$$x_5^2x = \frac{d(x)}{a_0 - a_1}E_0 + \frac{p_1(x)}{a_0 - a_1}E_1 + p_2(x)E_3 + E_5, \quad (2.2)$$

$$x_5\varphi(x) = a_1x_5^2x + d(x)E_0 + (a_3 - a_1)x_5(x_3x_5 - x_4^2)E_3 + (a_1 - a_5)E_5,$$

donde

$$d(x) = (a_1 - a_5)x_2x_4^2 + (a_5 - a_0)x_1x_4x_5 - bx_2x_4x_5 + (a_0 - a_1)x_0x_5^2 + bx_1x_5^2,$$

$$p_1(x) = x_2x_4 - x_1x_5, p_2(x) = x_5(x_3x_5 - x_4^2).$$

Los coeficientes de los vectores propios en esas identidades satisfacen lo siguiente:

$$d(\varphi(x)) = a_0a_5^2x_5^3d(x),$$

$$p_1(\varphi(x)) = a_1a_5x_5^2p_1(x),$$

$$p_2(\varphi(x)) = a_3a_5^2x_5^3p_2(x).$$

Como antes, necesitamos escribir φ de manera que transforme a un vector con coordenada $x_5 = 1$ en otro con la última coordenada también igual a 1.

Esto se obtiene dividiendo la matriz T entre a_5 ; las relaciones anteriores son ahora:

$$\begin{aligned}d(\varphi(x)) &= \frac{a_0}{a_5}x_5^3d(x), \\p_1(\varphi(x)) &= \frac{a_1}{a_5}x_5^2p_1(x), \\p_2(\varphi(x)) &= \frac{a_3}{a_5}x_5^3p_2(x).\end{aligned}$$

Además,

$$E_1(\varphi(x)) = a_5x_5E_1(x), \quad E_5(\varphi(x)) = a_5^3x_5^3E_5(x).$$

Ahora, de (2.2) y usando estas últimas relaciones obtenemos:

$$\begin{aligned}x_5\varphi(x) &= \frac{a_0}{a_5(a_0 - a_1)}d(x)E_0 + \frac{a_1}{a_5(a_0 - a_1)}p_1(x)E_1(x) + \frac{a_3}{a_5}p_2(x)E_3 + E_5(x), \\ \varphi^2(x) &= \frac{a_0^2}{a_5^2(a_0 - a_1)}x_5d(x)E_0 + \frac{a_1^2}{a_5^2(a_0 - a_1)}x_5p_1(x)E_1(x) + \\ &\quad \frac{a_3^2}{a_5^2}x_5p_2(x)E_3 + x_5E_5(x).\end{aligned}$$

En general, en el abierto afín $x_5 \neq 0$:

$$\begin{aligned}\varphi^m(x) &= \frac{a_0^m}{a_5^m(a_0 - a_1)}d(x)x_5^{2m-3}E_0 + \frac{a_1^m}{a_5^m(a_0 - a_1)}x_5^{2m-3}p_1(x)E_1(x) + \\ &\quad \left(\frac{a_3}{a_5}\right)^m p_2(x)x_5^{2m-3}E_3 + x_5^{2m-3}E_5(x).\end{aligned}$$

Lo que demuestra que, para $|a_0|, |a_1|, |a_3| < |a_5|$ y en el abierto afín $x_5 \neq 0$, se tiene convergencia al vector característico $E_5(x)$:

$$\lim_{m \rightarrow \infty} \varphi^m(x) = E_5(x).$$

2.2 Sistemas nucleocitoplásmicos

Consideremos una población infinita de plantas hermafrodita y centremos nuestra atención en un sólo locus citoplásmico con los alelos N y S , el cual interactúa con un sólo locus nuclear con dos alelos M y m . Hay seis genotipos nucleocitoplásmicos: NMM , NMm , Nmm , SMM , SMm y Smm . Estamos

suponiendo también que no hay migración ni mutación y el cruzamiento es aleatorio. En esta situación, los alelos citoplásmicos solo se heredan de la parte femenina de la planta, así, por ejemplo, si se cruzan las semillas de SMM con el polen de NMM , se obtienen individuos con el genotipo SMM . Los alelos nucleares siguen las leyes de Mendel. Por ejemplo, si SMm produce semillas y NMM produce polen, entonces:

$$NMM \times SMm = \frac{1}{2}(SMM + SMm).$$

Todas las posibles cruza y sus descendientes nos los dan las matrices A_i y B_i definidas en la próxima sección.

2.2.1 Cruzamiento externo

Separaremos las partes masculina y femenina de la planta como sigue: las matrices A_i nos indican las frecuencias genotípicas de la siguiente generación cuando se cruza el genotipo masculino correspondiente con toda la población, mientras que las matrices B_i lo hacen para el genotipo femenino; la correspondencia es la siguiente :

$$\begin{aligned} A_0, B_0 &\leftrightarrow NMM; & A_1, B_1 &\leftrightarrow NMm; & A_2, B_2 &\leftrightarrow Nmm; \\ A_3, B_3 &\leftrightarrow SMM; & A_4, B_4 &\leftrightarrow SMm; & A_5, B_5 &\leftrightarrow Smm, \end{aligned} \quad (2.3)$$

donde,

$$\begin{aligned} A_0 &= \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \end{pmatrix}, & B_0 &= \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}, \\ A_1 &= \begin{pmatrix} \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{1}{4} & \frac{1}{2} & \frac{1}{4} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \frac{1}{4} & \frac{1}{2} & \frac{1}{4} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} \end{pmatrix}, & B_1 &= \begin{pmatrix} \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{1}{4} & \frac{1}{2} & \frac{1}{4} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 & 0 & 0 \\ \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{1}{4} & \frac{1}{2} & \frac{1}{4} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
A_2 &= \begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}, & B_2 &= \begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}, \\
A_3 &= \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \end{pmatrix}, & B_3 &= \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \end{pmatrix}, \\
A_4 &= \begin{pmatrix} \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{1}{4} & \frac{1}{2} & \frac{1}{4} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \frac{1}{4} & \frac{1}{2} & \frac{1}{4} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} \end{pmatrix}, & B_4 &= \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \frac{1}{4} & \frac{1}{2} & \frac{1}{4} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} \\ 0 & 0 & 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \frac{1}{4} & \frac{1}{2} & \frac{1}{4} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} \end{pmatrix}, \\
A_5 &= \begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}, & B_5 &= \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}.
\end{aligned}$$

La matriz de cruzamiento externo

$$U = x_0(A_0 + B_0) + \dots + x_5(A_5 + B_5)$$

es la matriz de formas lineales que codifica toda la información para la evolución de este sistema reproductivo. El mapeo racional cuadrático $\varphi : \mathbb{P}^5 \rightarrow \mathbb{P}^5$ dado por $\varphi(x) = xU$ es iterado para generar el sistema dinámico reflejando la biología.

El conjunto de puntos fundamentales de φ forma un espacio lineal B de codimensión dos dado por $Z(x_1 + 2x_2 + x_4 + 2x_5, x_0 - x_2 + x_3 - x_5)$.

El conjunto de puntos fijos tiene como cerradura al pergamino A con ideal J generado por los menores 2×2 de

$$\begin{pmatrix} -2x_0 & x_1 & -2x_3 & x_4 \\ -x_1 & 2x_2 & -x_4 & 2x_5 \end{pmatrix}.$$

Esta es una superficie de grado cuatro.

Aquí, $A \cap B = C_1 \cup C_2$, donde C_1 es una línea y C_2 una cónica lisa:

$$C_1 = Z(x_4 + 2x_5, x_3 - x_5, x_1 + 2x_2, x_0 - x_2),$$

$$C_2 = Z(x_2 + x_5, x_1 + x_4, x_0 + x_3, x_4^2 - 4x_3x_5).$$

Además, $C_1 \cap C_2 = (1, -2, 1, -1, 2, -1)$.

Para estudiar el sistema dinámico descrito por la iteración de φ pasamos a su forma canónica:

2.2.2 Reducción a la forma canónica

Podemos usar la matriz $M =$

$$\begin{pmatrix} 1 & -2 & 1 & -1 & 2 & -1 \\ 4 & -4 & 0 & -4 & 4 & 0 \\ 4 & 0 & 0 & -4 & 0 & 0 \\ 1 & -2 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 4 & -4 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 4 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

para enviar a U a su forma canónica: $U^M =$

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 2x_4 & x_5 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & x_4 & 2x_5 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 2x_4 & x_5 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & x_4 & 2x_5 \end{pmatrix} \rightarrow \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 2x_4 & x_5 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & x_4 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 2x_4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 2x_2 & 0 & 2x_4 & 2x_5 \end{pmatrix},$$

esta es la matriz (2.1) con $a_0 = a_3 = b = 0$, $a_1 = 1$, $a_5 = 2$.

Sea $\psi : \mathbb{P}^5 \rightarrow \mathbb{P}^5$ el mapeo racional cuadrático dado por $\psi(x) = xU^M$, para $x = (x_0, \dots, x_5) \in \mathbb{P}^5$.

El comportamiento del sistema dinámico producido por la iteración de ψ se deduce como sigue:

1. El espacio característico $\ker U^M$ está generado por los vectores $E_1 = (1, 0, 0, 0, 0, 0)$ y $E_2 = (0, 0, 0, 1, 0, 0)$.

2. El vector característico $\ker(U^M - x_5)$ es

$$E_3 = (2x_4, x_5, 0, 0, 0, 0).$$

3. El vector característico $\ker(U^M - 2x_5)$ es

$$E_4 = (x_2x_4^2, x_2x_4x_5, x_2x_5^2, x_4^2x_5, x_4x_5^2, x_5^3).$$

El conjunto de puntos fijos C de ψ tiene cerradura igual al pergamino racional normal con ideal J generado por los menores 2×2 de

$$\begin{pmatrix} x_0 & x_1 & x_3 & x_4 \\ x_1 & x_2 & x_4 & x_5 \end{pmatrix}.$$

Es decir,

$$C = Z(x_1^2 - x_0x_2, x_0x_4 - x_1x_3, x_0x_5 - x_1x_4, x_1x_4 - x_2x_3, x_1x_5 - x_2x_4, x_3x_5 - x_4^2).$$

Así que el vector característico $E_4(x)$ parametriza a C .

Tenemos las siguientes relaciones:

$$x_5^2x = q_1(x)E_1 + q_2(x)E_2 + q_3(x)E_3 + E_4,$$

$$x_5\psi(x) = x_5^2x - q_1(x)E_1 - q_2(x)E_2 + E_4, \quad (2.4)$$

donde

$$q_1(x) = x_5(x_0x_5 - x_1x_4) + x_4(x_2x_4 - x_1x_5) \in J,$$

$$q_2(x) = x_5(x_3x_5 - x_4^2) \in J,$$

$$q_3(x) = x_1x_5 - x_2x_4 \in J;$$

$$q_1(\psi(x)) = 0, \quad q_2(\psi(x)) = 0, \quad q_3(\psi(x)) = 2x_5^2q_3(x).$$

Por lo expuesto en la sección (2.1), ya que los parámetros cumplen en este caso lo pedido: $|a_0|, |a_1|, |a_3| < |a_5|$, podemos garantizar que se tenga la siguiente convergencia, en el abierto afín $x_5 \neq 0$:

$$\lim_{m \rightarrow \infty} \psi^m(x) = E_4(x).$$

Consecuencias biológicas: frecuencias de equilibrio:

Las frecuencias de equilibrio se obtienen transformando al vector característico E_4 en otro vector característico para U ; esto se obtiene multiplicando E_4 por M y enseguida haciendo un cambio lineal de variables dado por M^{-1} :

$$\begin{aligned} (y_0, \dots, y_5) = & ((2x_0 + x_1 + 2x_3 + x_4)^2(x_0 + x_1 + x_2), \\ & 2(x_0 + x_1 + x_2)(2x_0 + x_1 + 2x_3 + x_4)(x_1 + 2x_2 + x_4 + 2x_5), \\ & (x_0 + x_1 + x_2)(x_1 + 2x_2 + x_4 + 2x_5)^2, (2x_0 + x_1 + 2x_3 + x_4)^2(x_3 + x_4 + x_5), \\ & 2(2x_0 + x_1 + 2x_3 + x_4)(x_1 + 2x_2 + x_4 + 2x_5)(x_3 + x_4 + x_5), \\ & (x_1 + 2x_2 + x_4 + 2x_5)^2(x_3 + x_4 + x_5)). \end{aligned}$$

Introduciendo las frecuencias alélicas, f_N, f_S, f_M, f_m para los alelos N, S, M, m respectivamente, podemos reescribir las frecuencias genotípicas de equilibrio así:

$$y = (f_M^2 f_N, 2f_N f_M f_m, f_N f_m^2, f_M^2 f_S, 2f_M f_m f_S, f_m^2 f_S). \quad (2.5)$$

2.2.3 Sistemas nucleocitoplásmicos con cruzamiento mixto

Introducimos ahora el **índice de autocruzamiento**, s , definido así:

$$s = \frac{\text{descendientes que provienen por autocruzamiento}}{\text{total de descendientes}},$$

y el parámetro de aptitud g , conocido como **aptitud de autofecundados**:

$$g = \frac{\text{fertilidad de los descendientes por autocruzamiento}}{\text{fertilidad de los descendientes por cruzamiento externo}}.$$

Usamos el factor de homogeneización $h = x_0 + x_1 + x_2 + x_3 + x_4 + x_5$ para obtener la siguiente matriz

$$T = (sgh)S + \frac{1}{2}(1 - s)U.$$

Donde U es la matriz de cruzamiento externo de la sección anterior y

$$S = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{1}{4} & \frac{1}{2} & \frac{1}{4} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \frac{1}{4} & \frac{1}{2} & \frac{1}{4} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}$$

es la **matriz de autocruzamiento**, cuyos renglones se obtienen de los renglones de $1/2(A_0 + B_0), \dots, 1/2(A_5 + B_5)$, uno por cada uno de ellos, en ése orden. La matriz T describe un sistema de **cruzamiento mixto**, en el cual una fracción s de la población proviene de autocruzamiento, y el resto, $1 - s$, proviene de cruzamiento externo. Se ha observado que con la autofecundación se producen más homocigotos que heterocigotos, y que los homocigotos tienen menor aptitud que los heterocigotos. En el siguiente capítulo, eliminaremos el parámetro g , introduciendo parámetros de aptitud a cada genotipo.

La evolución de este sistema reproductivo está dada por el mapeo racional cuadrático $\varphi : \mathbb{P}^5 \rightarrow \mathbb{P}^5$ dado por $\varphi(x) = xT$ para $x = (x_0, \dots, x_5) \in \mathbb{P}^5$. En esta situación, el conjunto de puntos fundamentales K de φ está dado por:

$$K = Z(x_1 + 2x_2 + x_4 + 2x_5, x_0 - x_2 + x_3 - x_5).$$

El conjunto de puntos fijos es el complemento de K en la superficie

$$\begin{aligned} A = Z(x_2x_4 - x_1x_5, x_2x_3 - x_0x_5, x_1x_3 - x_0x_4, \\ sg(x_3x_4 + x_4^2 + x_4x_5) + (1-s)(x_4^2 - 4x_3x_5), \\ sg(x_0x_4 + x_1x_4 + x_1x_5) + (1-s)(x_1x_4 - 4x_0x_5), \\ sg(x_0x_1 + x_1^2 + x_1x_2) + (1-s)(x_1^2 - 4x_0x_2)). \end{aligned} \quad (2.6)$$

Aquí, $A \cap K = C_1 \cup C_2$ donde C_1 es una línea y C_2 una cónica lisa:

$$C_1 = Z(x_4 + 2x_5, x_3 - x_5, x_1 + 2x_2, x_0 - x_2),$$

$$C_2 = Z(x_2 + x_5, x_1 + x_4, x_0 + x_3, sg(x_3x_4 + x_4^2 + x_4x_5) + (1-s)(x_4^2 - 4x_3x_5)).$$

Además, $C_1 \cap C_2 = (1, -2, 1, -1, 2, -1)$.

Ahora usamos la siguiente matriz $M =$

$$\begin{pmatrix} 1 & -2 & 1 & -1 & 2 & -1 \\ sg - 4s + 4 & 4s - 4 & -sg & -sg + 4s - 4 & 4 - 4s & sg \\ (s-1)(-2sg + 4s - 4) & 0 & 0 & (1-s)(-2sg + 4s - 4) & 0 & 0 \\ 1 & -2 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ sg - 4s + 4 & 4s - 4 & -sg & 0 & 0 & 0 \\ -2s^2g + 4s^2 + 2sg - 8s + 4 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

para enviar a T a su forma canónica. Como primer paso obtenemos $T^M = T' =$

$$\begin{pmatrix} sgx_5 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ ax_4 + sg(s-1)x_5 & (2sg-s+1)x_5 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ sg(1-s)x_4 & (1-s)x_4 & 2b'x_5 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & sgx_5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & ax_4 - sg(1-s)x_5 & cx_5 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & sg(1-s)x_4 & (1-s)x_4 & 2b'x_5 \end{pmatrix}$$

con $a = sg - 2s + 2$, $b' = sg - s + 1$, $c = 2sg - s + 1$; esta matriz produce el mismo mapeo racional cuadrático que la siguiente matriz en forma canónica:

$$Q = \begin{pmatrix} sgx_5 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ (sg-2s+2)x_4 + sg(s-1)x_5 & (2sg-s+1)x_5 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ -sg(s-1)x_4 & (1-s)x_4 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & sgx_5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & (sg-2s+2)x_4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & dx_2 & 0 & 0 & dx_4 & dx_5 \end{pmatrix},$$

con $d = 2sg - 2s + 2$.

Esta matriz es la matriz (2.1) con $b = sg(s-1)$, $a_0 = a_3 = sg$, $a_1 = 2sg - s + 1$, $a_5 = 2(sg - s + 1)$.

Sea $\psi : \mathbb{P}^5 \rightarrow \mathbb{P}^5$ dada por $\psi(x) = xQ$.

Por lo tanto se tiene:

1. El espacio de vectores propios $\ker(Q - sgx_5)$ está generado por $E_0 = (1, 0, 0, 0, 0, 0, 0)$ y $E'_0 = (0, 0, 0, 1, 0, 0)$.

2. El vector propio $\ker(Q - (2sg - s + 1)x_5)$ es $E_1(x) = (sg(s-1)x_5 + (sg - 2s + 2)x_4, (sg - s + 1)x_5, 0, 0, 0, 0)$.

3. El vector propio $\ker Q$ es

$$E_2(x) = (0, 0, 0, (-sg + 2s - 2)x_4, sgx_5, 0).$$

4. El vector propio $\ker(Q - (2sg - 2s + 2)x_5)$ es

$$E_5(x) = (x_2x_4^2, x_2x_4x_5, x_2x_5^2, x_4^2x_5, x_4x_5^2, x_5^3).$$

Se tienen las siguientes relaciones:

$$x_5^2x = \frac{d(x)}{(-sg + s - 1)}E_0 + p_2(x)E'_0 + \frac{p_1(x)}{(-sg + s - 1)}E_1(x) + E_5(x),$$

$$x_5\psi(x) = (2sg - s + 1)x_5^2x + d(x)E_0 + (-sg + s - 1)p_2(x)E'_0 + (1 - s)E_5,$$

donde $d(x) = (s-1)x_2x_4^2 + (sg-2s+2)x_1x_4x_5 - (sg(s-1))x_2x_4x_5 + (-sg+s-1)x_0x_5^2 + sg(s-1)x_1x_5^2$, $p_1(x) = x_2x_4 - x_1x_5$, $p_2(x) = x_5(x_3x_5 - x_4^2)$.

Los coeficientes en las relaciones anteriores satisfacen las siguientes identidades:

$$\begin{aligned} d(\psi(x)) &= sg(2sg-2s+2)^2x_5^3d(x), \\ p_1(\psi(x)) &= (2sg-2s+2)(2sg-s+1)x_5^2p_1(x) \\ p_2(\psi(x)) &= sg(2sg-2s+2)^2x_5^3p_2(x) \end{aligned}$$

y $E_1(\psi(x)) = (2sg-2s+2)E_1(x)$, $E_5(\psi(x)) = (2sg-2s+2)^3E_5(x)$.

Además, como $0 < s, g < 1$, tenemos en esta situación: $|a_0| = |a_3| = sg$, $|a_1| = 2sg-s+1$, $|a_5| = 2(sg-s+1)$ y se cumple que $|a_0|, |a_1|, |a_3| < |a_5|$ podemos por lo tanto garantizar la siguiente convergencia en el abierto afín $x_5 \neq 0$:

$$\lim_{m \rightarrow \infty} \psi^m(x) = E_5(x).$$

Consecuencias biológicas: frecuencias de equilibrio:

Como antes, las frecuencias de equilibrio se obtienen encontrando un vector característico para T : multiplicamos primero E_5 por M seguido de un cambio lineal de variables dado por M^{-1} . Introduzcamos las frecuencias alélicas: sean f_N, f_S, f_M, f_m las frecuencias de los alelos N, S, M, m respectivamente; entonces $f_N = x_0 + x_1 + x_2$, $f_S = x_3 + x_4 + x_5$, $f_M = 2x_0 + x_1 + 2x_3 + x_4$, $f_m = x_1 + 2x_2 + x_4 + 2x_5$. En estos términos las frecuencias de equilibrio son:

$$y = (y_0, \dots, y_5) = ((sgh + (1-s)f_M)f_Nf_M, 2(1-s)f_Nf_Mf_m,$$

$$(sgh + (1-s)f_m)f_Nf_m, (sgh + (1-s)f_M)f_Mf_S, 2(1-s)f_Sf_Mf_m,$$

$$(sgh + (1-s)f_m)f_Sf_m).$$

Observaciones: Recordemos el orden de las frecuencias genotípicas:

$$(y_0, y_1, y_2, y_3, y_4, y_5) = (NMM, NMm, Nmm, SMM, SMm, Smm).$$

(1). Cuando $s = 0$, es decir, la situación es únicamente cruzamiento externo, obtenemos las mismas frecuencias de equilibrio dadas en la ecuación (2.5):

$$y' = (y'_0, \dots, y'_5) = (f_M^2 f_N, 2f_N f_M f_m, f_N f_m^2, f_M^2 f_S, 2f_M f_m f_S, f_m^2 f_S).$$

(2). Cuando $s = 1$, es decir, tenemos autocruzamiento puro, las frecuencias de equilibrio son:

$$y'' = (gh f_N f_M, 0, gh f_N f_m, gh f_M f_S, 0, gh f_S f_m).$$

Es decir, en este caso, se favorece a la homocigocidad.

(3). *Desequilibrio*. Sea $\sigma = \frac{f_M(g-f_M)}{f_m(g-f_m)}$. De las expresiones para y y y' obtenemos:

$$\frac{y_0 - y'_0}{y_2 - y'_2} = \frac{y_3 - y'_3}{y_5 - y'_5} = \sigma$$

y

$$\frac{y_1 - y'_1}{y_4 - y'_4} = \frac{f_N}{f_S}.$$

Es decir, si llamamos a las diferencias $y_i - y'_i$ el **desequilibrio** entre los correspondientes genotipos, estas ecuaciones nos dicen que los cocientes de los desequilibrios entre homocigotos son iguales y es la constante σ y el cociente de los desequilibrios entre los heterocigotos también es una constante y es igual a $\frac{f_N}{f_S}$.

En particular, cuando $g = 1$, es decir, las aptitudes de los individuos que provienen por autocruzamiento es la misma que la de los individuos que provienen por cruzamiento externo, tenemos que

$$y_0 - y'_0 = y_2 - y'_2$$

y

$$y_3 - y'_3 = y_5 - y'_5.$$

Esto es, los desequilibrios en los correspondientes homocigotos son iguales.

Un caso extremo ocurre cuando $g = f_M = f_m$. En esta situación, el desequilibrio en los correspondientes homocigotos es cero, es decir,

$$y_0 = y'_0, \quad y_2 = y'_2, \quad y_3 = y'_3, \quad y_5 = y'_5.$$

En los heterocigotos tenemos :

$$y'_1 - y_1 = 2s f_N$$

y

$$y'_4 - y_4 = 2s f_S.$$

Capítulo 3

Ginodioecia nucleocitoplásmica

3.1 Introducción

Seguimos considerando una población de plantas hermafroditas y centrandó nuestra atención en un sólo locus citoplásmico con los alelos N y S , el cual interactúa con un sólo locus nuclear con dos alelos M y m . Hay seis genotipos nucleocitoplásmicos: NMM , NMm , Nmm , SMM , SMm y Smm .

Vamos a considerar que ocurre una mutación y que el gen citoplásmico (S) de esterilidad masculina se propaga en la población, esto en presencia del factor nuclear recesivo (m), dando origen al fenómeno de ginodioecia.

La ginodioecia es un sistema de cruzamiento en plantas que consiste de la presencia, en una población, de plantas tanto hermafroditas como femeninas.

Algunos autores tienen ya estudiado algunos tipos de interacciones nucleocitoplásmicas con factores nucleares de esterilidad masculina ([2], [3],[20]), pero todos sus modelos mostraron la eliminación de un gen citoplásmico en el equilibrio, es decir, no se mantenía el polimorfismo citonuclear.

Sin embargo, aún los modelos más simples no han sido estudiados de una manera rigurosa: con definiciones, hipótesis y métodos transparentes. El tratamiento riguroso nos permitirá sentar las bases para estudios de sistemas más complicados.

Siguiendo a Delannay ([4]), el tipo de ginodioecia estudiado aquí es el resultado de la interacción entre el gen citoplásmico (S) y el factor recesivo nuclear (m) que se asocia a esterilidad masculina. En este sistema solamente el genotipo Smm es planta femenina y las otras combinaciones (NMM , NMm , Nmm , SMM , SMm) corresponden a plantas hermafroditas.

Formulamos nuestro modelo y lo interpretamos como una función racional del espacio proyectivo \mathbb{P}^5 . Entonces estudiamos la dinámica de la evolución del sistema reproductivo. Para este modelo no tenemos una forma canónica del mapeo asociado, por lo que no conocemos toda la dinámica, aunque si conocemos la dinámica biológicamente relevante.

Nuestro modelo incorpora cruzamiento mixto, lo cual implica el uso de un parámetro para la razón de autocruzamiento s , definido como la fracción de los descendientes que provienen por autocruzamiento. Siguiendo a Gouyon et al. [7], incluimos dos parámetros de aptitud: una ventaja de aptitud femenina t para el genotipo Smm en relación a la aptitud femenina de los hermafroditas; y un costo de restauración silencioso y dominante, expresado por la aptitud w de plantas que llevan el gen restaurador dominante relativo a los hermafroditas. Estos parámetros los definimos de forma más precisa en la siguiente sección. Los trabajos [4] y [6] consideran modelos similares, pero ellos incluyen varios parámetros adicionales de aptitud, [6] y [7] se restringen solamente a cruzamiento externo.

El parámetro w se supone presente en la fertilidad masculina para los genotipos NMM y NMm ; y solamente para cruzamiento externo. De esta manera, adaptamos a nuestro modelo una hipótesis biológica sobre la cantidad de polen usado en autocruzamiento, que es despreciable en comparación con la cantidad total producida por los hermafroditas. Esta hipótesis aparece en Ross y Weir [13], cf. Holsinger et al. [12], R.F. Del Castillo y S. Trujillo-Argueta [5] y en Vargas y del Castillo [17] en una forma diferente.

En la sección 4.3, nuestros métodos y la relativa simplicidad de nuestro modelo nos permiten determinar de manera precisa la geometría biológicamente relevante de la situación. Obtenemos que existe polimorfismo estable, con todos los genotipos presentes, para valores adecuados de los tres parámetros. Llamamos a esta población el “**polimorfismo nucleocitoplásmico**”, ya que es único para valores fijos de los parámetros; encontramos además una expresión explícita para cada frecuencia genotípica en esta población.

Existe otra población estable, donde el citoplasma N está ausente, con los tres genotipos restantes presentes. Decimos que esta población es el “**polimorfismo nuclear**”. También ocurre para valores adecuados de los parámetros, y es único para esos valores; además encontramos una expresión para cada frecuencia genotípica en esta población.

En la sección 4.4, usamos la información geométrica de la sección previa para determinar los valores críticos para el parámetro t en términos de los otros parámetros, correspondientes a las bifurcaciones dinámicas, que son

los valores de los parámetros en donde el comportamiento dinámico cambia cualitativamente, incluyendo la aparición del polimorfismo.

Encontramos que cada población converge a una población estable. La naturaleza de las poblaciones estables atractoras depende de la posición de t con respecto a los valores críticos encontrados y algunas veces también de la población inicial. Las simulaciones que fundamentan algunos de nuestros resultados están centradas en los datos geométricos.

La sección 4.5 está dedicada al caso de cruzamiento externo. En este caso determinamos la geometría completa del modelo. También demostramos que los puntos de equilibrio nuclear son puntos asintóticamente estables, este material proporciona soporte parcial para los resultados generales.

3.2 Formulación del modelo

Consideremos un locus nuclear con dos alelos M y m , así, hay tres genotipos cigóticos: MM, Mm, mm . También consideramos que hay dos alelos citoplásmicos: N y S . Esto da un total de seis genotipos nucleocitoplásmicos: NMM, NMm, Nmm, SMM, Smm . Todos se consideran hermafroditas con la única excepción de Smm , el cual es femenino, es decir, estéril masculino. Además, consideramos que todos los hermafroditas tienen la misma aptitud femenina.

Trabajamos en el espacio proyectivo \mathbb{P}^5 , un espacio cuyos puntos son los subespacios de dimensión 1 de un espacio vectorial V de dimensión 6. Aquí, cualquier punto $x \in \mathbb{P}^5$ tiene coordenadas proyectivas (x_0, x_1, \dots, x_5) , que son las coordenadas de cualquier generador de su correspondiente subespacio unidimensional en V .

Sea \mathbb{P}_+^5 el subconjunto de \mathbb{P}^5 que consiste de todos los puntos con coordenadas homogéneas reales del mismo signo. Decimos que un punto $x \in \mathbb{P}^5$ tiene relevancia biológica cuando $x \in \mathbb{P}_+^5$, pues consideramos que las coordenadas son positivas. Identificamos a una población dada \mathcal{A} con el punto $x = (x_0, x_1, \dots, x_5) \in \mathbb{P}_+^5$ si cada número x_i es la frecuencia en \mathcal{A} del correspondiente genotipo:

$$\begin{aligned} x_0 &\leftrightarrow NMM, & x_1 &\leftrightarrow NMm, & x_2 &\leftrightarrow Nmm, \\ x_3 &\leftrightarrow SMM, & x_4 &\leftrightarrow SMm, & x_5 &\leftrightarrow Smm. \end{aligned} \tag{3.1}$$

Seguimos separando las contribuciones masculinas y femeninas como en

el capítulo anterior. La correspondencia es como sigue:

$$\begin{aligned} A_0, B_0 &\leftrightarrow NMM; & A_1, B_1 &\leftrightarrow NMm; & A_2, B_2 &\leftrightarrow Nmm; \\ A_3, B_3 &\leftrightarrow SMM; & A_4, B_4 &\leftrightarrow SMm; & A_5, B_5 &\leftrightarrow Smm. \end{aligned} \quad (3.2)$$

Con,

$$\begin{aligned} A_0 &= \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \end{pmatrix}, & B_0 &= \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}, \\ \\ A_1 &= \begin{pmatrix} \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{1}{4} & \frac{1}{2} & \frac{1}{4} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \frac{1}{4} & \frac{1}{2} & \frac{1}{4} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} \end{pmatrix}, & B_1 &= \begin{pmatrix} \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{1}{4} & \frac{1}{2} & \frac{1}{4} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 & 0 & 0 \\ \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{1}{4} & \frac{1}{2} & \frac{1}{4} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}, \\ \\ A_2 &= \begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}, & B_2 &= \begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}, \\ \\ A_3 &= \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \end{pmatrix}, & B_3 &= \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \end{pmatrix}, \\ \\ A_4 &= \begin{pmatrix} \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{1}{4} & \frac{1}{2} & \frac{1}{4} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \frac{1}{4} & \frac{1}{2} & \frac{1}{4} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} \end{pmatrix}, & B_4 &= \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \frac{1}{4} & \frac{1}{2} & \frac{1}{4} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} \\ 0 & 0 & 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \frac{1}{4} & \frac{1}{2} & \frac{1}{4} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} \end{pmatrix}, \end{aligned}$$

$$A_5 = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}, \quad B_5 = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}.$$

Para compensar su esterilidad masculina, el genotipo Smm tiene asociada una fertilidad femenina t :

$$t = \frac{\text{fertilidad femenina de Smm}}{\text{fertilidad femenina de hermafroditas}} \geq 1.$$

Consideramos que la selección actúa en plantas que llevan el gen restaurador dominante M junto con el citoplasma N . Así, los genotipos NMM y NMm tienen asociada una fertilidad masculina disminuida, esto es,

$$w = \frac{\text{fertilidad masculina en cruzamiento externo de NMM, NMm}}{\text{fertilidad de hermafroditas en cruzamiento externo}} < 1.$$

El parámetro t se introduce a través de la matriz de aptitud femenina F , mientras que la esterilidad masculina se introduce a través de la matriz de aptitud masculina G :

$$F = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & t \end{pmatrix}, \quad G = \begin{pmatrix} w & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & w & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

La matriz de cruzamiento externo es:

$$Q = \frac{1}{2}[x_0(wFA_0 + GB_0) + x_1(wFA_1 + GB_1) + x_2(FA_2 + GB_2) + x_3(FA_3 + GB_3) + x_4(FA_4 + GB_4) + x_5(0 \cdot FA_5 + tGB_5)]. \quad (3.3)$$

En esta situación, los alelos citoplásmicos se transmiten solamente a través de la parte femenina de la planta. La evolución de este sistema reproductivo fue formulado usando todas las posibles cruza entre genotipos. La matriz resultante Q tiene renglones de los que presentamos algunos ejemplos, excluyendo los parámetros:

- La contribución a la siguiente generación de la parte femenina de SMm con la parte masculina de NMM es

$$\frac{1}{4}(SMM + SMm). \quad (3.4)$$

- La contribución a la siguiente generación de la parte femenina de Smm con la parte masculina de NMM es

$$\frac{1}{2}SMm. \quad (3.5)$$

La matriz de autocruzamiento es

$$S = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{1}{4} & \frac{1}{2} & \frac{1}{4} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \frac{1}{4} & \frac{1}{2} & \frac{1}{4} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix};$$

y la matriz de cruzamiento mixto es $T = shS + (1-s)Q$, donde $0 \leq s \leq 1$ es la razón de autocruzamiento, $h = x_0 + \dots + x_5$ es un factor de homogeneización. La función evolución es $\varphi : \mathbb{P}^5 \rightarrow \mathbb{P}^5$, dada por

$$\varphi(x) = xT = (y_0, \dots, y_5), \quad (3.6)$$

para $x \in \mathbb{P}^5$. Esto da las frecuencias genotípicas para la siguiente generación de cualquier población $x \in \mathbb{P}_+^5$.

3.3 Geometría del sistema

Llamamos **trayectoria** a cualquier sucesión $\{z_i \mid i = 0, 1, 2, \dots\} \subset \mathbb{P}^5$ tal que $z_{i+1} = \varphi(z_i)$, para todo i . Comenzamos con una observación elemental en el caso de que exista una trayectoria z_0, z_1, z_2, \dots tal que $\lim_{i \rightarrow \infty} z_i = w$, entonces el punto w debe ser un punto fijo para la función, es decir, un punto con $\varphi(w) = w$, o bien debe ser un punto fundamental, es decir, un punto donde $\varphi(w)$ no está definida ya que todas sus coordenadas se anulan.

Decimos que el punto fijo v es **estable** cuando dada una vecindad \mathcal{U} de v , en la topología clásica, podemos encontrar una vecindad $\mathcal{W} \subseteq \mathcal{U}$ de v tal que todos los puntos en \mathcal{W} son enviados a \mathcal{U} por φ^n , para n suficientemente grande. Decimos que el punto fijo v es **asintóticamente estable**, cuando, además de la condición de arriba, existe un conjunto abierto \mathcal{B} , tal que $\lim_{n \rightarrow \infty} \varphi^n(x) = v$ para todo $x \in \mathcal{B}$. Ésas definiciones son adaptadas de aquellas dadas usualmente en sistemas dinámicos, ver Hirsch y Smale [11].

Determinaremos la geometría de los puntos fijos y fundamentales de interés biológico.

Proposición 3.3.1 *Todos los puntos fijos y fundamentales de interés biológico para φ están entre los siguientes:*

- *Los puntos sobre la línea $L = Z(x_1, x_2, x_4, x_5)$, son puntos fijos, excepto el punto fundamental $f = (1, 0, 0, sw - s - w, 0, 0) \notin \mathbb{P}_+^5$.*
- *El punto fundamental $a = (0, 0, 0, 0, 0, 1)$.*
- *El punto fijo $b = (0, 0, 1, 0, 0, 0)$.*
- *El punto fijo $c = (0, 0, s, 0, 0, t(1 - s) - 1)$, siempre que $t > \frac{1}{1-s}$.*
- *El par de puntos fijos asociados al ideal $W \subset R = \mathbb{C}[s, t, w][x_0, \dots, x_5]$ generado por las siguientes cinco formas:*

$$\begin{aligned}
 p_1 &= (1 - w)x_0 - x_3, \\
 p_2 &= (1 - w)x_1 - x_4, \\
 p_3 &= (1 - w)x_2 - tx_5, \\
 q_1 &= tx_0x_1 + tx_1^2 + tx_1x_2 - x_0x_1 - 4x_0x_2 - x_1x_2, \\
 q_2 &= t(st - sw + s - t + 1)(x_0 + x_1) + [t(st - t + 1) + s(1 - w)]x_2 \quad (3.7)
 \end{aligned}$$

- El par de puntos fijos asociados al ideal $N \subset R$ generado por las siguientes formas:

$$\begin{aligned} & x_0, x_1, x_2, \\ (1-s)t(-x_3 - x_4 + x_5) + 2sx_5 + 2(x_3 + x_4), \\ & t(x_3x_4 - 4x_3x_5 + x_4^2 - x_4x_5) - 2x_3x_4. \end{aligned} \quad (3.8)$$

Demostración. El conjunto de puntos fijos y fundamentales de φ está asociado al ideal I generado por los menores 2×2 de la matriz 2×6 cuyos renglones son x y $\varphi(x)$. Es fácil de verificar que los puntos a, b y c y la línea L satisfacen I . Es igualmente fácil de verificar que entre esos puntos, exactamente los puntos a y f son fundamentales.

El ideal I es difícil de calcular. Sin embargo, los ideales W y N son más fáciles de calcular y contienen información sustancial acerca de los puntos fijos de interés biológico.

Por el Teorema de Bézout aplicado al plano \mathbb{P}^2 con coordenadas homogéneas x_0, x_1, x_2 , obtenemos que W describe un par de puntos, estos son la intersección de una línea y una cónica.

Similarmente vemos que N describe un par de puntos, por el teorema de Bézout aplicado al plano con coordenadas homogéneas x_3, x_4, x_5 .

Calculamos el transportador $W : I = \{z \in R \mid zI \subseteq W\}$, obteniendo como resultado un ideal que contiene al parámetro no cero t . Esto significa que los puntos correspondientes a W son puntos fijos o fundamentales de nuestra función. Entonces saturamos W con el ideal generado por y_0, \dots, y_5 , las coordenadas de φ . El resultado es W . Así, los puntos descritos por W son puntos fijos de φ .

Un proceso análogo demuestra que los puntos descritos por N son también puntos fijos.

Finalmente, saturamos el ideal I con el ideal de puntos fundamentales y saturamos el resultado con W, N y los ideales para la línea L , los puntos a, b y c . El resultado del proceso descrito es un ideal cuya descomposición primaria muestra que no hay puntos de relevancia biológica. \square

Los puntos fijos en $\mathcal{P} = \{x = (x_0, \dots, x_5) \in \mathbb{P}_+^5 \mid x_0 \cdots x_5 \neq 0\}$ corresponden a **polimorfismos**, es decir, a poblaciones con todos los genotipos presentes.

Corolario 3.3.2 *Todos los puntos fijos en \mathcal{P} para φ están entre aquellos asociados al ideal W .*

Nuestro problema inmediato es determinar la naturaleza del par de puntos asociados a W y N . Primero fijemos la notación. Sean

$$\alpha = \frac{1 + 2s(1 - w)}{1 - sw}, \quad \beta_{1,2} = \frac{1 \pm \sqrt{1 + 4s(1 - s)(1 - w)}}{2(1 - s)},$$

$$\gamma = \frac{1 + s(1 - w)}{1 - s}, \quad \delta_{1,2} = \frac{2 + s(1 - w) \pm 2\sqrt{1 + 2s - s^2 - 2sw + s^2w}}{4 - s(5 - w)}. \quad (3.9)$$

Lema 3.3.3 *Estas cantidades se comportan como sigue:*

- $0 < \alpha < \beta_1 < \gamma < \delta_1$, donde la última desigualdad requiere que $s(5 - w) < 4$.
- $1/(1 - s) < \beta_1 < \gamma < 2/(1 - s)$.
- $\delta_1 < \delta_2$ si y sólo si $s(5 - w) < 4$.
- $\beta_2, \delta_2 < 0$.

Demostración. Demostraremos solamente el primer renglón. Las afirmaciones restantes admiten demostraciones análogas.

La desigualdad $0 < \alpha$ es clara. Ya que los numeradores y denominadores involucrados son positivos, verificamos que $\alpha < \beta_1$ como sigue: Ya que

$$\begin{aligned} & 2(1 - sw)[(1 - s)(\beta_1 + \alpha) - 1] = \\ & (\sqrt{1 + 4s(1 - s)(1 - w)} - 1)(1 - sw) + 2(1 - s)[1 + 2s(1 - w)], \\ & 4(1 - s)(1 - sw)^2(\beta_1 - \alpha)[(1 - s)(\beta_1 + \alpha) - 1] = \\ & (1 - sw)^2 4s(1 - s)(1 - w) + 4(1 - s)[1 + 2s(1 - w)](1 - sw) \\ & \quad - 4(1 - s)^2[1 + 2s(1 - w)]^2, \end{aligned}$$

tenemos que

$$\begin{aligned} & 4(1 - s)(1 - sw)^2(\beta_1 - \alpha)[(1 - s)(\beta_1 + \alpha) - 1] = \\ & (1 - sw)^2[1 + 4s(1 - s)(1 - w)] - \{2(1 - s)[1 + 2s(1 - w)] - (1 - sw)\}^2 = \\ & \quad 4s^3(1 - s)(1 - w)(2 - w)^2 > 0. \end{aligned}$$

Aquí, observamos que $1/(1 - s) < \beta_1 < \beta_1 + \alpha$.

Verificamos que $\beta_1 < \gamma$ como sigue: Ya que

$$2(1 - s)(\gamma - \beta_1) = 1 + 2s(1 - w) - \sqrt{1 + 4s(1 - s)(1 - w)},$$

es suficiente ver que

$$[1 + 2s(1 - w)]^2 - [1 + 4s(1 - s)(1 - w)] = 4s^2(2 - w)(1 - w) > 0.$$

Verificamos que $\gamma < \delta_1$ siempre que $s(5 - w) < 4$ como sigue: Ya que ambos denominadores involucrados son positivos y

$$\frac{(1 - s)[4 - s(5 - w)](\delta_1 - \gamma)}{2(1 - s)\sqrt{1 + 2s - s^2 - 2sw + s^2w}} - \{[1 + s(1 - w)][4 - s(5 - w)] - (1 - s)[2 + s(1 - w)]\},$$

es suficiente ver que

$$\frac{4(1 - s)^2(1 + 2s - s^2 - 2sw + s^2w) - \{[1 + s(1 - w)][4 - s(5 - w)] - (1 - s)[2 + s(1 - w)]\}^2}{s^3[4 - s(5 - w)](1 - w)(2 - w)^2} > 0.$$

□

Un punto fijo v , descrito por W , tiene coordenadas homogéneas

$$\begin{aligned} v_0 &= -2t(t - 1) + s(-1 - t^2(w - 3) - 2t(w - 1) + w) - \sqrt{B}, \\ v_1 &= 4t(t - 1) + s(-1 + t^2(w - 5) + 2t(w - 1) + w) + \sqrt{B}, \\ v_2 &= 2t[1 + s(1 - w) - t(1 - s)], \\ v_3 &= (1 - w)v_0, \quad v_4 = (1 - w)v_1, \quad v_5 = \frac{(1 - w)}{t}v_2. \end{aligned} \quad (3.10)$$

donde, $B = s(t - 1)(w - 1) \times$

$$\{8t(t^2 - 1) + s[1 + t^3(w - 9) + 11t(w - 1) - w + t^2(5w - 13)]\}.$$

Un punto fijo u , descrito por el ideal N , tiene coordenadas homogéneas

$$\begin{aligned} u_0 &= u_1 = u_2 = 0, \\ u_3 &= (t - 1)[(1 - s)t - s] - \sqrt{D}, \\ u_4 &= -[(1 - s)t^2 - (s - st + 2t)] + \sqrt{D}, \\ u_5 &= (1 - s)t - 2. \end{aligned} \quad (3.11)$$

donde, $D = 2t[t(1 - s) + 2s][t(1 - s) - 2] + (t^2 - 2t - s + st - st^2)^2$. El punto u tiene relevancia biológica exactamente cuando $(1 - s)t > 2$. El otro punto descrito por el ideal N no tiene significado biológico.

El ideal N corresponde a un par de puntos fijos, uno de los cuales describe el polimorfismo nuclear asociado, es decir, cuando exactamente los genotipos SMM, SMm, Smm están presentes.

Proposición 3.3.4 *Tenemos que $v \in \mathcal{P}$ si y sólo si $\beta_1 < t < \gamma$.*

Demostración. Observamos primero que $[-2t(t-1) + s(-1 - t^2(w-3) - 2t(w-1) + w)]^2 - B = (1-sw)(\alpha-t)(t-\beta_2)(\beta_1-t)$. De aquí, $v_0 > 0$ si y sólo si $t < \alpha$ ó $t > \beta_1$.

Observe que $v_1 = (t-\delta_2)(t-\delta_1) + \sqrt{B}$ y también $B - [(t-\delta_2)(t-\delta_1)]^2 = (1-s)(t-\gamma)(t-\beta_2)(\beta_1-t)$. De aquí, $v_1 > 0$ si y sólo si $\beta_1 < t < \gamma$.

Finalmente observamos que $v_2 = 2t(1-s)(\gamma-t)$. De aquí, $v_2 > 0$.

Tenemos verificado que $\beta_1 < t < \gamma$ implica $v_0 > 0, v_1 > 0, v_2 > 0$. Esto claramente también implica $v_3 > 0, v_4 > 0, v_5 > 0$. Así, $v \in \mathcal{P}$ si $\beta_1 < t < \gamma$. El recíproco también se obtiene de los cálculos de arriba. \square

Entendemos la geometría biológicamente relevante de nuestra función racional φ . Sin embargo, no conocemos toda la geometría para esta función, debido a la complejidad del ideal I descrito en la proposición 3.3.1.

3.4 Dinámica del sistema

Observe que para una población dada $x \in \mathbb{P}_+^5$, la expresión $x_0 + x_1 + x_2$ da la frecuencia del citoplasma N , mientras que $x_3 + x_4 + x_5$ da la frecuencia del citoplasma S . Sea

$$\lambda(x) = \frac{\text{frecuencia del citoplasma } N}{\text{frecuencia del citoplasma } S}.$$

Nuestro análisis, que incluye muchas simulaciones, da suficiente conocimiento de la dinámica biológicamente relevante de φ , la cual exhibe un comportamiento complejo. Presentamos una conjetura como una aproximación al entendimiento de esta dinámica.

Conjetura 1 *La función φ tiene el siguiente comportamiento dinámico:*

1. Para $1 < t < \frac{1}{1-s}$, tenemos:

- $\lim_{n \rightarrow \infty} \varphi^n(x) = b$, para todo $x \in \mathbb{P}_+^5$ con $\lambda(x) > 1$.
- $\lim_{n \rightarrow \infty} \varphi^n(x) \in L$, para todo $x \in \mathbb{P}_+^5$ con $\lambda(x) < 1$.

2. Para $\frac{1}{1-s} < t < \beta_1$, tenemos:

- $\lim_{n \rightarrow \infty} \varphi^n(x) = c$, para todo $x \in \mathbb{P}_+^5$ con $\lambda(x) > 1$.

- $\lim_{n \rightarrow \infty} \varphi^n(x) \in L$, para todo $x \in \mathbb{P}_+^5$ con $\lambda(x) < 1$.

3. Para $\beta_1 < t < \gamma$, tenemos:

- $\lim_{n \rightarrow \infty} \varphi^n(x) = v$, para todo $x \in \mathbb{P}_+^5$ con $\lambda(x) > 1$; con v dada por las ecuaciones (3.10).
- $\lim_{n \rightarrow \infty} \varphi^n(x) \in L$, para todo $x \in \mathbb{P}_+^5$ con $\lambda(x) < 1$.

4. Para $\gamma < t < \frac{2}{1-s}$, tenemos $\lim_{n \rightarrow \infty} \varphi^n(x) \in L$, para todo $x \in \mathbb{P}_+^5$.

5. para $t > \frac{2}{1-s}$, tenemos $\lim_{n \rightarrow \infty} \varphi^n(x) = u$, para todo $x \in \mathbb{P}_+^5$; con u dada por las ecuaciones (3.11).

La tabla 3.1 da soporte a las afirmaciones en la conjetura. Los resultados fueron obtenidos después de 3000 iteraciones de φ , para diferentes valores de los parámetros s, t, w y poblaciones iniciales x . La columna y indica el punto fijo atractor esperado de acuerdo a la conjetura.

(s, t, w)	x	$\lambda(x)$	y_{3000}	y
1 : (.9, 1.2, .5)	(1, 5, 3, 3, 1, 4)	1.12	(0, 0, 1, 0, 0, 0)	$b = (0, 0, 1, 0, 0, 0)$
1 : (.9, 1.2, .5)	(1, 2, 3, 6, 8, 5)	0.31	(.53, 0, 0, .46, 0, 0)	$y \in L$
1 : (.8, 3.0, .4)	(5, 2, 3, 1, 2, 3)	1.6	(0, 0, 1, 0, 0, 0)	$b = (0, 0, 1, 0, 0, 0)$
1 : (.8, 3.0, .4)	(1, 2, 3, 6, 5, 3)	0.42	(.49, 0, 0, .5, 0, 0)	$y \in L$
2 : (.7, 3.4, .5)	(4, 6, 8, 1, 3, 1)	3.6	(0, 0, .97, 0, 0, .02)	$c = (0, 0, .97, 0, 0, .02)$
2 : (.7, 3.4, .5)	(1, 2, 1, 4, 3, 2)	0.4	(.34, 0, 0, .65, 0, 0)	$y \in L$
2 : (.6, 2.7, .2)	(6, 4, 1, 4, 3, 2)	1.2	(0, 0, .88, 0, 0, .12)	$c = (0, 0, .88, 0, 0, .12)$
2 : (.6, 2.7, .2)	(1, 4, 1, 4, 3, 2)	0.6	(.51, 0, 0, .48, 0, 0)	$y \in L$
3 : (.5, 2.5, .24)	(5, 4, 3, 4, 3, 2)	1.3	v	$v = (.12, .16, .38, .09, .12, .12)$
3 : (.5, 2.5, .24)	(1, 4, 3, 5, 3, 2)	0.8	(.42, 0, 0, .57, 0, 0)	$y \in L$
3 : (.4, 2.0, .2)	(6, 4, 3, 5, 3, 2)	1.3	v	$v = (.05, .12, .50, .04, .10, .20)$
3 : (.4, 2.0, .2)	(1, 2, 3, 5, 3, 2)	0.6	(.35, 0, 0, .64, 0, 0)	$y \in L$
4 : (.4, 3.0, .2)	(1, 2, 8, 2, 3, 2)	1.57	(.02, 0, 0, .98, 0, 0)	$y \in L$
4 : (.4, 3.0, .2)	(1, 2, 1, 2, 3, 6)	0.36	(.02, 0, 0, .98, 0, 0)	$y \in L$
5 : (.3, 4.0, .4)	(4, 6, 8, 2, 3, 4)	2	(0, 0, 0, .3, .5, .19)	$u = (0, 0, 0, .3, .5, .19)$
5 : (.3, 4.0, .4)	(2, 3, 1, 4, 3, 4)	0.54	(0, 0, 0, .3, .5, .19)	$u = (0, 0, 0, .3, .5, .19)$
5 : (.7, 7.0, .4)	(2, 7, 6, 4, 3, 4)	1.36	(0, 0, 0, .84, .13, .03)	$u = (0, 0, 0, .84, .13, .03)$
5 : (.7, 7.0, .4)	(2, 1, 6, 4, 8, 5)	0.52	(0, 0, 0, .84, .13, .03)	$u = (0, 0, 0, .84, .13, .03)$

Table 3.1: Simulaciones que fundamentan la conjetura 1

Observación 1 *Tenemos un entendimiento parcial de esta dinámica, listamos varios refinamientos a las primeras tres afirmaciones.*

1. Para $1 < t < \frac{1}{1-s}$, nuestra primera observación contiene varias precisiones:
 - (a) Los puntos en la línea L y el punto b son precisamente los puntos asintóticamente estables en \mathbb{P}_+^5 .
 - (b) Cada punto biológicamente relevante converge a un punto fijo, el cual tiene que ser o b o un punto sobre la línea L .
 - (c) Intentamos describir los dominios de atracción de todos los puntos, los cuales dependen solo de los valores de los parámetros s, t y w .
 - (d) La ecuación $\lambda(x) = 1$ es lineal, por lo tanto define un hiperplano en \mathbb{P}^5 . Las desigualdades $\lambda(x) > 1$ y $\lambda(x) < 1$ definen semiplanos.
 - (e) Establecimos que el dominio de atracción $D(b)$ de b es la intersección de uno de esos semiplanos con \mathbb{P}_+^5 . También establecimos que $\bigcup_{x \in L} D(x)$ es la intersección del otro semiplano con \mathbb{P}_+^5 .
 - (f) Ciertamente, $b \in D(b)$; mientras que $a \notin D(b)$. Dependiendo de los parámetros, $D(b)$ se prolonga a través de una región alrededor del segmento de línea \overline{ab} con $\lambda(x) < 1$.
 - (g) Dependiendo de los parámetros, $\bigcup_{x \in L} D(x)$ también se prolonga a través de una región alrededor de la línea L con $\lambda(x) > 1$.

2. Para $\frac{1}{1-s} < t < \beta_1$, nuestra segunda afirmación admite precisiones análogas:
- (a) Aquí, $\bigcup_{x \in L} D(x)$ también se prolonga a través de una región alrededor de la línea L con $\lambda(x) > 1$.
 - (b) En este rango, $\lambda(c) > 1$ siempre. Sin embargo, para parámetros con $\lambda(c)$ cercano a 1, $D(c)$ se prolonga a través de una región pequeña alrededor de c con $\lambda(x) < 1$.
3. Para $\beta_1 < t < \gamma$, nuestra tercera afirmación admite las siguientes precisiones:
- (a) Aquí, $\bigcup_{x \in L} D(x)$ se prolonga a través de una región alrededor de la línea L con $\lambda(x) > 1$.
 - (b) Aquí, $\bigcup_{x \in L} D(x)$ se prolonga a través de una región alrededor del punto b con $\lambda(x) > 1$.
 - (c) Aquí, $\bigcup_{x \in L} D(x)$ se prolonga a través de una región alrededor del punto c con $\lambda(x) > 1$.
 - (d) Dependiendo de los parámetros, $D(v)$ se prolonga a través de una región alrededor del segmento de línea \overline{av} con $\lambda(x) < 1$.

La tabla 3.2 da soporte a las correcciones a la conjetura. La última columna muestra lo que se espera de acuerdo a la conjetura, y sin embargo se presenta un comportamiento diferente:

(s, t, w)	x	$\lambda(x)$	y_{3000}	y
1f : (.9, 1.2, .5)	(1, 1, 6, 1, 1, 8)	0.8	(0, 0, 1, 0, 0, 0)	$y \in L$
1f : (.8, 3, .4)	(.1, .2, 2, .3, .4, 6)	0.34	(0, 0, 1, 0, 0, 0)	$y \in L$
1g : (.8, 3, .4)	(5, .1, .1, 4, .1, .1)	1.24	(.58, 0, 0, .42, 0, 0) $\in L$	b
1g : (.7, 3, .3)	(6, .1, .1, 5, .1, .1)	1.19	(.57, 0, 0, .43, 0, 0) $\in L$	b
2a : (.7, 3.4, .3)	(5, .1, .1, 4, .1, .1)	1.24	(.59, 0, 0, .41, 0, 0) $\in L$	c
2b : (.9, 10.2, .3)	(0, 0, .98, .5, .5, .02)	0.96	$c = (0, 0, .98, 0, 0, .02)$	$y \in L$
3a : (.9, 12, .3)	(6, .1, .1, 5, .1, .1)	1.19	(.56, 0, 0, .44, 0, 0) $\in L$	v
3b : (.9, 16, .3)	(.1, .1, 2, .1, .1, .1)	7.3	(.14, 0, 0, .86, 0, 0) $\in L$	v
3c : (.9, 16, .3)	(.1, .1, .9, .1, .1, .6)	1.375	(.15, 0, 0, .85, 0, 0) $\in L$	v
3d : (.9, 13, .3)	(.27, .05, .43, .19, .036, .8)	0.73	$v = (.27, .05, .43, .19, .036, .023)$	$y \in L$

Table 3.2: Simulaciones que fundamentan los refinamientos a la conjetura 1

3.5 El caso de cruzamiento externo puro

Obtenemos un caso especial haciendo el parámetro $s = 0$.

3.5.1 Geometría

Aquí, el conjunto de puntos fundamentales de φ es un conjunto algebraico K . Es la unión de dos espacios lineales de dimensiones tres y uno, respectivamente:

- $Z(wx_1 + 2x_2 + x_4, wx_0 - x_2 + x_3)$,
- $Z(x_3 + \frac{1}{2}x_4, x_1 + 2x_2, x_0 - x_2, tx_5 + \frac{1}{2}x_4)$.

El punto $z = (0, 0, 0, 0, 0, 1) \in Z(wx_1 + 2x_2 + x_4, wx_0 - x_2 + x_3)$ es el único elemento de K con relevancia biológica.

El conjunto de puntos fijos de φ tiene cerradura igual al conjunto algebraico J el cual admite diferentes descripciones dependiendo de los valores del parámetro t .

1. $t = 1$. Aquí, J tiene cuatro componentes irreducibles: C_1 , una cónica; C_2 una curva de grado 3 y dos líneas L_1 y L_2 . La curva C_2 no contiene puntos de relevancia biológica ya que sus puntos satisfacen las ecuaciones

$$\begin{aligned}x_0 + x_1 + x_2 &= 0, \\x_3 + x_4 + x_5 &= 0.\end{aligned}$$

Las componentes restantes son:

$$C_1 = Z(x_4^2 - 4x_3x_5, x_5 - (1-w)x_2, x_4 - (1-w)x_1, x_3 - (1-w)x_0),$$

$$\begin{aligned} L_1 &= Z(x_0, x_1, x_3, x_4), \\ L_2 &= Z(x_1, x_2, x_4, x_5). \end{aligned} \tag{3.12}$$

2. $t \neq 1, 2$. En el caso general, J tiene 6 componentes irreducibles: 5 puntos más la línea L_2 del caso previo. Tres de esos puntos no tienen significado biológico. Los puntos restantes son:

$$u = \left(0, 0, 0, \frac{t^2 - t}{t - 2} - \sqrt{\frac{t^3}{t - 2}}, \sqrt{\frac{t^3}{t - 2}} - t, 1\right). \tag{3.13}$$

El punto u solo tiene significado biológico para $t > 2$.

3. $t = 2$. Aquí, la situación es como el caso 2, pero en lugar del punto u tenemos el punto $u' = (0, 0, 0, 1, 0, 0)$.

3.5.2 Dinámica

Es conveniente estudiar la función $\tau : \mathbb{R}^6 \rightarrow \mathbb{R}^6$ inducida por φ definida como

$$\tau(x_0, \dots, x_5) = \frac{1}{h}(y_0, \dots, y_5),$$

donde las y_i son cualquier conjunto de coordenadas homogéneas para φ y $h = y_0 + \dots + y_5$. Esta función envía al complemento de $z = (0, 0, 0, 0, 0, 1)$ en el conjunto convexo \mathcal{C} de puntos con coordenadas no negativas en el hiperplano $x_0 + \dots + x_5 = 1$ en si mismo.

Teorema 3.5.1 *El punto $u = (0, 0, 0, \frac{t^2 - t}{t - 2} - \sqrt{\frac{t^3}{t - 2}}, \sqrt{\frac{t^3}{t - 2}} - t, 1)$ es asintóticamente estable si $t > 2$.*

Demostración. Usamos un criterio de Lyapunov, ver [11], aplicado a la función τ . Sea $\mathcal{J} = (\text{jacobian } \tau)|_u$. Entonces $\det(\lambda - \mathcal{J}) = \lambda^2(\lambda - r_1)(\lambda - r_2)(\lambda - r_3)(\lambda - r_4)$, donde

$$r_1 = \frac{t - 2}{2t(t - 1)}, \quad r_2 = 2r_1,$$

$$r_{3,4} = \frac{1}{4t^2(t-1)^2} \left\{ a + b\sqrt{\frac{t^3}{t-2}} \pm \sqrt{k^2 - 8t^2(t-1)^2 \left(c + d\sqrt{\frac{t^3}{t-2}} \right)} \right\}.$$

Aquí,

$$a = 6t^2 - 11t^3 + 6t^4 - t^5,$$

$$b = 8 - 20t + 18t^2 - 7t^3 + t^4,$$

$$c = -8t + 20t^2 - 18t^3 + 7t^4 - t^5,$$

$$d = 16 - 32t + 24t^2 - 8t^3 + t^4,$$

$$k = - \left(a + b\sqrt{\frac{t^3}{t-2}} \right).$$

Usando cálculo elemental obtenemos que $t > 2$ implica $|r_1|, |r_2|, |r_3|, |r_4| < 1$. \square

Observación 2 *Para el presente caso de cruzamiento externo, tenemos los siguientes hechos:*

1. *Ya que $s = 0$, tenemos $\alpha = \beta_1 = \gamma = 1$; y consecuentemente el intervalo para el polimorfismo se reduce al punto $t = 1$. Aquí, la función φ puede ser restringida al plano $D = \{(x_0, \dots, x_5) \in \mathbb{P}^5 \mid x_3 = (1-w)x_0, x_4 = (1-w)x_1, x_5 = (1-w)x_2\}$.*

Teorema 3.5.2 *El sistema dinámico definido por la iteración de $\psi = \varphi|_D$ tiene las siguientes propiedades:*

- (a) *El conjunto algebraico determinantal de puntos fijos y fundamentales de la función, dada por los menores 2×2 de la matriz 2×6 con renglones x y $\psi(x)$ es C_1 , la cónica suave de arriba.*
- (b) *El conjunto de puntos fundamentales de ψ es el único punto*

$$B = (1, -2, 1, (1-w), -2(1-w), (1-w)) \in C_1.$$

- (c) El conjunto de puntos fijos de ψ es $C_1 \setminus \{B\}$.
- (d) La línea tangente a C_1 en B es $L = Z(h) \cap D$, donde $h = x_0 + x_1 + x_2$.
- (e) Aquí, $\psi(L \setminus \{B\}) = B$.
- (f) Cada punto $x \in D \setminus L$ es enviado a la intersección de $C_1 \setminus \{B\}$ con la línea \overline{xB} . El dominio de atracción de $P \in C_1 \setminus \{B\}$ es $\overline{PB} \setminus \{B\}$.

Este resultado admite una demostración fácil e implica que el sistema dinámico se reduce a un doble sistema de Hardy-Weinberg, con convergencia en un solo paso a una población estable con polimorfismo. Es solamente en el caso $t = 1$ que el polimorfismo estable aparece.

2. La ginodioecia nuclear estable permanece para $t > 2$.
3. Para $1 < t < 2$ los genotipos que sobreviven son NMM y SMM, mientras que solamente el genotipo SMM sobrevive si $t = 2$. Cuando t es cercano a 2, el genotipo SMm desaparece muy lentamente.
4. Si eliminamos el costo de restauración, lo cual se consigue haciendo $w = 1$; y si $H \subset \mathbb{P}^5$ es el plano $x_3 = x_4 = x_5 = 0$, tenemos que $\varphi|_H$ es la función clásica de Hardy-Weinberg, ver [14]. En esta caso, los puntos en la cónica C_1 son atractores.
5. Considere la función inducida $\eta : \mathbb{P}^2 \rightarrow \mathbb{P}^2$, obtenida de φ y la proyección $\pi : \mathbb{P}^5 \rightarrow \mathbb{P}^2$ dada por $\pi(x_0, \dots, x_5) = (x_3, x_4, x_5)$, tal que el siguiente diagrama conmuta:

$$\begin{array}{ccc} \mathbb{P}^5 & \xrightarrow{\varphi} & \mathbb{P}^5 \\ \downarrow \pi & & \downarrow \pi \\ \mathbb{P}^2 & \xrightarrow{\eta} & \mathbb{P}^2 \end{array}$$

La función racional η da un modelo de ginodioecia nuclear análogo al modelo de androdioecia estudiado en [17], en lugar del modelo de ginodioecia estudiado aquí. Esto sucede ya que no tenemos incluida la hipótesis de “cantidad despreciable de polen” para el citoplasma S , la cual fue presentada en [17].

s	w	β_1	γ	s	w	β_1	γ
0.2	0.8	1.288796	1.30	0.2	0.6	1.325446	1.35
0.2	0.4	1.360272	1.40	0.2	0.2	1.393521	1.45
0.4	0.8	1.743156	1.80	0.4	0.6	1.813696	1.93
0.4	0.4	1.879490	2.07	0.4	0.2	1.941385	2.20
0.6	0.8	2.614734	2.80	0.6	0.6	2.720544	3.10
0.6	0.4	2.819235	3.40	0.6	0.2	2.912077	3.70
0.8	0.8	5.155184	5.80	0.8	0.6	5.301785	6.60
0.8	0.4	5.441088	7.40	0.8	0.2	5.574085	8.20

Table 3.3: Cotas para la aptitud femenina asociada a polimorfismo nucleocitoplásmico en términos de autocruzamiento y el costo de restauración

3.6 Discusión

Nuestro estudio está dirigido al caso general con cruzamiento mixto, esto es, para situaciones con la razón de autocruzamiento s satisfaciendo $0 < s < 1$. Encontramos un intervalo específico $J = [\beta_1, \gamma]$ tal que la inclusión de la aptitud femenina $t \in J$ es condición necesaria y suficiente para la existencia de un polimorfismo nucleocitoplásmico. La tabla 3.3 muestra valores para las cotas de J . La tabla también muestra que el tamaño del intervalo se incrementa, tanto como los valores de t , para valores grandes de autocruzamiento y para valores pequeños de w , el cual se refleja en un alto costo de restauración.

Nuestros resultados permanecen válidos y no presentan discontinuidad para el caso de cruzamiento externo puro, $s = 0$, donde encontramos que $t = 1$ es el único valor para el cual hay polimorfismo nucleocitoplásmico. Así, ése valor es insignificante, lo que refuerza la idea de que para que exista polimorfismo se requiere auto-fertilización. Este resultado tiende a contradecir la afirmación en [6] de que este polimorfismo “es alcanzable para valores grandes de los parámetros”, aunque su modelo difiere del nuestro por la inclusión de un parámetro extra de aptitud citoplásmica.

El modelo en [7] es similar al caso de cruzamiento externo puro, sus suposiciones difieren de las nuestras por la inclusión de dos locus nucleares.

Aunque nuestro modelo incluye el caso de autocruzamiento puro, $s = 1$, nuestros resultado no aplican a ese caso. Consideramos que esta situación es de menor interés matemático y biológico. Podemos ver directamente que la

función φ es lineal en este caso; y también que

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \varphi^n(x) = (x_0 + \frac{x_1}{2}, 0, x_2 + \frac{x_1}{2}, x_3 + \frac{x_4}{2}, 0, 0),$$

para cualquier $x \in \mathbb{P}^5$. Si aplicamos el costo de restauración a autocruzamiento, obtenemos

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \varphi^n(x) = (0, 0, \frac{wx_1}{2(2-w)} + x_2, x_3 + \frac{x_4}{2}, 0, 0),$$

for $0 < w < 1$.

Bibliografía

- [1] M. A. Asmussen, J. Arnold, J. C. Avise, *The effects of Assortative Mating and Migration on Cytonuclear Associations in Hybrid Zones*, *Genetics*, **122**, (1989), 923-934.
- [2] Caspari, E., S. Watson and W. Smith, *The influence of Cytoplasmic pollen sterility on gene exchange between population*, *Genetics*, **53**, (1966), 741-746.
- [3] Charlesworth, D. and F.R. Ganders, *The population genetics of Gynodioecy with cytoplasmic-genic male-sterility*, *Heredity*, **43**, (1979), 213-218.
- [4] X. Delannay, P.H. Gouyon, G. Valdeyron, *Mathematical study of the evolution of Gynodioecy with cytoplasmic inheritance under the effect of a nuclear restorer gene*, *Genetics*, **99**, (1981), 169-181.
- [5] R. F. Del Castillo, S. Trujillo-Argueta, *Reproductive implications of combined and separate sexes in a trioecious population of *Opuntia robusta* (Cactaceae)*, *American Journal of Botany*, **96**, (2009), 1148-1158.
- [6] M. Dufay, P. Touzet, S. Maurice, and J. Cuguen, *Modelling the maintenance of male-fertile cytoplasm in a gynodioecious population*, *Heredity*, **99**, (2007), 349-356.
- [7] P.H. Gouyon, F. Vichot and J.M.M. van Damme, *Nuclear-cytoplasmic male sterility: single-point equilibria versus limit cycles*, *The American Naturalist*, **134-4**, (1991), 498-513.
- [8] D.R. Grayson and M.E. Stillman, *Macaulay2, a software system for research in algebraic geometry*, available at <http://www.math.uiuc.edu/Macaulay2>.

- [9] J. Harris, Algebraic Geometry, Graduate Texts in Mathematics, Vol. 133, Springer-Verlag, New York, 1992.
- [10] R. Hartshorne, Algebraic Geometry, Graduate Texts in Mathematics, Vol. 52, Springer-Verlag, New York, 1977.
- [11] Hirsch, M., Smale, S. “Differential Equations, Dynamical Systems and Linear Algebra”, Academic Press, New York, San Francisco, London, 1974.
- [12] K.E. Holsinger, M.W. Feldman, and F.B. Christiansen, *The evolution of self-fertilization in plants*, Amer. Natur., **124**, (1984), 446-453.
- [13] M.D. Ross, and B.S. Weir, *Maintenance of male sterility in plant populations III. Mixed selfing and random mating*, Heredity, **35**, (1975), 21-29.
- [14] J. A. Vargas and R. F. del Castillo, Inbreeding Depression in a Zygotic Algebra, *Comm. Alg.* **27**, (1999), 4425-4432.
- [15] J. A. Vargas, Hardy-Weinberg Theory for Tetraploidy with Mixed Mating, *Adv. Appl. Math.* **24**, (2000), 369-383.
- [16] J. A. Vargas and R. F. del Castillo, Genetic Associations under Mixed-Mating Systems: The Bennett-Binet Effect, *IMA J. Math. Appl. Med. Biol.* **18**, (2001), 327-341.
- [17] J. A. Vargas and R. F. del Castillo, Nuclear Androdioecy and Gynodioecy, *J. Math. Biol.* **47**, (2003), 199-221.
- [18] J. A. Vargas, Matrices of Linear Forms and Curves, *Lin. Alg. Appl.*, **418**, (2006), 363-379.
- [19] J. A. Vargas, Dynamical Systems for Rational Normal Curves, *Collect. Math.*, **60-1**, (2009), aceptado.
- [20] Watson, G.S. and E. Caspari, *The behavior of cytoplasmic pollen sterility in populations*, Evolution, **14**, (1960), 56-63.