EVOLUCION DEL FACTOR RH EN UNA POBLACION

Por Alfredo García Olavarri, Profesor de Estadística Matemática,
Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza.

1.- INTRODUCCION

Es conocido que un ser humano puede tener su sangre de tipo Rh^+ o Rh^- según esta posea o no posea el antígeno denominado Rh .

Denotando por R el gen causante de que la sangre posea el antígeno Rh y por r el causante de que no lo posea, un individuo será Rh^+ si su dotación genética es RR o Rr , ya que el gen R es dominante , y será Rh^- - sólo si su dotación es rr .

También se sabe que si una mujer Rh^- concibe un hijo Rh^+ , si la sangre materna contiene por cualquier razón anticuerpos Rh, al pasar esta sangre al feto le producirá la muerte .

Podemos pues suponer que existe una probabilidad f , $0 < f < 1$ de que el feto muera por estas causas , pudiendo ser f próximo a 1 en el caso de que no exista intervención médica .

2.- *PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA*

Supongamos una población localizada geográficamente con un número suficientemente grande de individuos, en la que los apareamientos se reali zan al azar.

Denotemos por u , $2w$ y v la proporción de individuos con dotación genética RR , Rr y rr respectivamente, y asímismo denotemos con p y q la - proporción de genes R y r .

Se ha de cumplir pues :

$$u + 2w + v = 1 \qquad\qquad q = u + w$$

$$p + q = 1 \qquad\qquad q = v + w$$

Veamos como cambian estos valores en la generación siguiente, obtenida en un cruce aleatorio, podemos representar todos los casos y resultados en la tabla siguiente :

	P	M	DESCENDENCIA		
1	RR	RR	RR(u^2)		
2	RR	Rr	RR($u\ w$)	Rr($u\ w$)	
3	RR	rr		Rr*($u\ v$)	
4	Rr	RR	RR($u\ w$)	Rr($u\ w$)	
5	Rr	Rr	RR(w^2)	Rr($2w^2$)	rr(w^2)
6	Rr	rr		Rr*($w\ v$)	rr($w\ v$)
7	rr	RR		Rr($u\ v$)	
8	rr	Rr		Rr($v\ w$)	rr($v\ w$)
9	rr	rr			rr(v^2)

Entre paréntesis hemos puesto la probabilidad de cada uno de los descendientes y señalado con * , los casos que tienen una probabilidad f de no ser viables .

Si denotamos por u' , 2w' , v' , p' y q' los parámetros de la nueva población obtenemos que :

$$u' \alpha\ u^2 + uw + uw + w^2 = p^2$$

(donde el signo α indica proporcional a)

$$v' \alpha\ v^2 + uv + uv + w^2 = q^2$$

$$2w' \alpha\ (1-f)\ uv + uw + 2w^2 + (1-f)wv + uv + vw =$$

$$= 2pq - fuv - fwv = 2pq - f\ pv$$

Igualmente la pérdida de población es :

$$fuv + fwv = fvp$$

Como $u' + v' + 2w' = 1$, tenemos que los valores en la generación siguiente vienen dados por :

$$u' = \frac{p^2}{1-fpv}$$

$$v' = \frac{q^2}{1-fpv} \qquad (1)$$

$$2w' = \frac{2pq - f\ pv}{1 - fpv}$$

Para el caso $f = 0$, (no hay pérdidas) obtenemos el resultado ya conocido de que la población se estabiliza con sólo una generación en las proporciones $u = p^2$, $v = q^2$, $2w = 2pq$.

3.- PRIMERAS PROPIEDADES

$$p' = u' + w' = \frac{p^2 + pq - fpv/2}{1 - fpv} = \frac{(1-f\ v/2)}{1 - f\ pv}$$

Luego

$$p' > p \iff 1 - f\ v/2 > 1 - fpv \iff$$

$$p > 1/2 \quad \text{si } v \neq 0$$

Así $p > 1/2$ implica que p' es mayor estrictamente a no ser $v=0$, en este caso si $p \neq 1$ será también v' distinto de cero y en la generación siguiente a esta, p aumentará .

Por tanto si $p > 1/2$ a lo largo de generaciones la población que se obtiene es $p = 1$ y $v = 0$, es decir todos los individuos Rh^+ .

Igualmente si $p < 1/2$, p decrece estrictamente de generación en generación, hasta el valor $p = 0$ y por tanto $v = 1$, que corresponde a una población íntegramente Rh^- .

En el caso $p = 1/2$, será $p = 1$ y $u = v$, para que la población sea estable, es decir $u' = u$, $v' = v$, deberá cumplir :

$$u = \frac{p^2}{1-fpv} \iff u^2 f/2 - u + 1/4 = 0 \tag{2}$$

$$\implies u = \frac{1 - \sqrt{1-f/2}}{f}$$

Para distintos valores de f, para u se obtiene :

f	1	0.9	0.75	0.50	0.25	0.00
u	0.2929	0.2871	0.2792	0.2679	0.2583	0.2500

Por consiguiente existen únicamente tres puntos poblacionales - que son invariantes respecto de la transformación dada en (1) :

$u=1$, $v=0$, es decir toda la población Rh^+

$u=0$, $v=1$, es decir toda la población Rh^-

$u=v=\frac{1-\sqrt{1-f/2}}{f}$, igual proporción de Rh^+ y Rh^-

Ahora bien una población del tercer tipo es inestable, ya que -- una variación aleatoria que modifique p , provocará que la población tienda a ser toda Rh^+ o Rh^- , siendo más probable lo segundo, ya que la convergencia es más rápida al punto $u=0$, $v=1$, el comportamiento no es simétrico como veremos en apartados siguientes .

3.- ESTIMADORES POBLACIONALES . TRANSFORMACION INVERSA

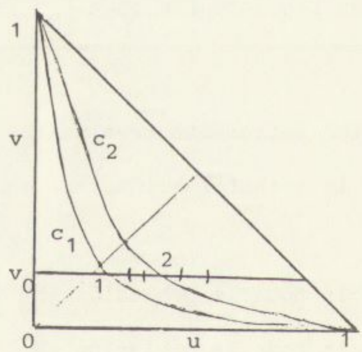
En una población humana podemos estimar directamente v pero no u, se nos plantea pues el problema de dado v cual es el valor más verosimil de u .

En el caso $f = 0$, sabemos que hay estabilidad para $v = q^2$ --- $\Longleftrightarrow$ $p = 1 - \sqrt{v}$, y $u = p^2$ por consiguiente

$$u = (1 - \sqrt{v})^2 = 1 + v - 2\sqrt{v} \qquad (3)$$

y este será el estimador más verosimil de u .

Podemos imaginar una población como un punto (u,v) del triángulo :



En principio cualquier punto de este triángulo puede representar una población, pues cumple las restricciones $u \geq 0$, $v \geq 0$, $u + v \leq 1$, - pero su distribución no ha de suponerse uniforme. Si $f = 0$, dado v_0 , u no se distribuye uniformemente entre 0 y $1 - v_0$, pues basta con exigir que - la población no se haya formado en ese momento, sino que exista una generación anterior, para que el valor esperado de u sea el corte de la recta -- $v = v_0$ con la curva c_1 de ecuación (3) . Igualmente si $f \neq 0$, dado $v = v_0$ no es lógico suponer para u una distribución uniforme entre 0 y $1 - v_0$;

si exigimos que esa población tenga una anterior, el rango de posibles valores de a nos queda limitado a un intervalo más pequeño y cada vez menor según el número de generaciones antecesoras que le exijamos, esta sucesión de intervalos tiende a un límite , el punto 2 que corresponde a una población con infinitos antecesores .

Fijado f el conjunto de puntos 2 nos dará una curva c_2 que representa el estimador más probable para u .

Si un punto pertenece a la curva c_2, también pertenecerá su sucesor y su antecesor , la curva c_2 ha de ser pues invariante ante la transformación dada por las ecuaciones (1) .

Sin embargo calcular la familia de curvas que sean invariantes a la transformación (1) y calcular a partir de ahí la ecuación de c_2, supone resolver una ecuación diferencial de índole muy compleja. Podemos sin embargo calcular de forma efectiva la curva c_2 a partir de la transformación inversa de (1) .

En lugar de
$$u' = \frac{p^2}{1-fpv} \qquad v' = \frac{q^2}{1-fpv} \tag{1}$$

como $u' - v' = \dfrac{p^2 - q^2}{1 - fpv} = \dfrac{p - q}{1-fpv} = \dfrac{2\,p-1}{1-fpv}$

y $$p' = \frac{1}{2} + \frac{u' - v'}{2}$$

podemos poner

$$\left.\begin{aligned} p' &= \frac{1}{2} + \frac{p - 1/2}{1 - fpv} \qquad (4.a) \\[2ex] v' &= \frac{(1-p)^2}{1-fpv} \qquad (4.b) \end{aligned}\right\} \qquad (4)$$

Las ecuaciones (4) son equivalentes a (1) pero más manejables.

Ahora :

$$(4b) \Longrightarrow 1 - fpv = \frac{(1-p)^2}{v'} \Longrightarrow v = \frac{1}{f}\,\frac{v' - (1-p)^2}{v'\,p}$$

$$(4a) \Longrightarrow p' = \frac{1}{2} + \frac{(p-1/2)}{(1-p)^2/v'} \Longrightarrow 2p' - 1 = \frac{(2\,p-1)v'}{1 - p^2} \Longleftrightarrow$$

$$\Longleftrightarrow (p^2-2p+1)(2p'-1) - (2p-1)v' = 0 \Longleftrightarrow$$

$$p^2(2p'-1)-2p(2p'-1+v') + (2p'-1)+ v' = 0 \Longleftrightarrow$$

$$p = \frac{2p'-1+v' \pm \sqrt{(2p'-1+v')v'}}{2\,p' - 1}$$

Ahora p en el rango $[0,1]$, indica que sólo es válido el signo - de esta igualdad y $2p' - 1 + v' = u'$, luego :

$$p = \frac{u'- \sqrt{u'v'}}{u'-v'} = 1 + \frac{v'- \sqrt{u'v'}}{u' - v'} = \frac{\sqrt{u'}}{\sqrt{u'} + \sqrt{v'}}$$

También $v = \frac{1}{f} \; \frac{v' - (1-p)^2}{v'\,p} \Longrightarrow$

$$v = \frac{1}{f} \; \frac{v' - \left(\frac{v' - \sqrt{u'v'}}{u' - v'}\right)^2}{v' \, \frac{u' - \sqrt{u'v'}}{u' - v'}} = \frac{1}{f} \; \frac{u' + v' + 2\sqrt{u'v'} - 1}{u' + \sqrt{u'\,v'}}$$

Como $u = 2p - 1 + v$ tendremos :

$$u = \frac{2\sqrt{u'} - 1}{\sqrt{u'} + \sqrt{v'}} - 1 + \frac{1}{f} \; \frac{u' + v' + 2\sqrt{u'\,v'} - 1}{u' + \sqrt{u'v'}} =$$

$$= \frac{f\,\sqrt{u'}\,(\sqrt{u'} - \sqrt{v'}) + (\sqrt{u'} + \sqrt{v'})^2 - 1}{f\,\sqrt{u}\,(\sqrt{u} + \sqrt{v})}$$

o también

$$u = \frac{\sqrt{u'} - \sqrt{v'}}{\sqrt{u'} + \sqrt{v'}} + v$$

tenemos pues como inversas de las ecuaciones (1)

$$u = \frac{f(u' - \sqrt{u'\,v'}) + u' + v' - 2\sqrt{u'v'} - 1}{f\,(u' + \sqrt{u'v'})}$$

$$v = \frac{u' + v' + 2\sqrt{u'v'} - 1}{f(u' + \sqrt{u'v'})} \qquad (5)$$

que para el caso f = 1 pueden ponerse :

$$u = \frac{2\,u' + v' + \sqrt{u'v'} - 1}{u' + \sqrt{u'v'}}$$

$$v = \frac{u' + v' + 2\,\sqrt{u'v'} - 1}{u' + \sqrt{u'v'}} \qquad (6)$$

Obsérvese que si f = 0 no tiene sentido (5) salvo si $u'+v' + 2\sqrt{u'v'} - 1 = 0 \Longleftrightarrow \sqrt{u'} + \sqrt{v'} = 1 \Longleftrightarrow u' = p'^2\ ,\ v' = q'^2 \Longleftrightarrow$ que el punto sea estable .

Tampoco tiene sentido (5) si $u = 0$ y $v \neq 1$.

Las ecuaciones (5) nos sirvan para determinar la curva c_2 . Así si f = 1 , el que un punto (u,v) tenga antecesor implica que ha de cumplir las restricciones :

$$u + v + 2\,\sqrt{uv} \geq 1$$

$$u + v + \sqrt{uv} \leq 1$$

si $v \leq 1/4$

$$2u + v + \sqrt{uv} \geq 1$$

ó

$$u + v + \sqrt{uv} \leq 1$$

si $v \leq 1/4$.

Estas desigualdades se obtienen de $u \geq 0$, $v \geq 0$ y $u + v \leq 1$ aplicándoles la transformación (6) .

Si pudiéramos calcular las transformadas de estas inecuaciones por (6) y proseguir este proceso indefinidamente, en el límite nos darían la curva c_2 .

Hemos obtenido c_2 mediante el siguiente algoritmo que sólo ha de calcular al anterior de un punto dado, no de una curva .

4.- DESCRIPCION DEL ALGORITMO

Dado v , $\varepsilon > 0$ y un entero MAXI > 0, el algoritmo calcula u -- tal que (u,v) pertenece a la curva c_2 con error menor que ε , o bien --- (u,v) tiene al menos MAXI antecesores .

PASO 1 : $u_i = 0$; $u_j = 1-v$

PASO 2 : $u_e = (u_i + u_j)/2$: $M = 0$; $u_a = u_e$: $v_a = v$;

PASO 3 : Si $|u_j - u_i| < \varepsilon$ terminar. u_e es el valor buscado .

PASO 4 : Calcular el anterior de (u_a, v_a) y denotarlo también así. Hacer $M = M + 1$.

PASO 5 : Si $u_a + v_a > 1$ ir al paso 9 .

PASO 6 : Si $u_a < 0$ o $v_a < 0$ ir al paso 8

PASO 7 : Si M > MAXI, terminar, sino ir al paso 4 .

PASO 8 : $u_i = u_e$ ir al paso 2

PASO 9 : $u_j = u_e$ ir al paso 1

Hemos programado este algoritmo y la convergencia a c_2 es muy rápida , para encontrar u con una precisión mayor que 0.0001 no se han - necesitado en ningún punto más de 11 antecesores .

Utilizando este algoritmo hemos tabulado c_2 para v recorriendo el intervalo (0,0.4] de milésima en milésima (en el caso más interesante) y el intervalo (0.4 , 1] de centésima en centésima .

5.- PROPIEDADES DEL ESTIMADOR

Además de u_e , valor más probable de u dado v , hemos calculado:

p_e : Valor más probable de p .

v_p : Pérdida esperada es decir , f . v . p_e

N : Número de iteracciones para conseguir una precisión dada .

N_f : Número de generaciones necesario para que al transformar - (u_e ,v̄) por (1) difiera en menos de una centésima de los -- puntos límites .

S_p : Pérdida acumulada, es decir suma de v_p cuando (u,v) recorre las N_f transformaciones de (u_e,v) .

Observando la TablaI, que calcula estos datos para f=1,podemos - destacar como resultados más interesantes los siguientes :

TABLA I

v	u_e	p_e	v_p	N	N_f	S_p
0.010	0.819	0.904	0.009	5	388	0.193
0.020	0.754	0.867	0.017	5	396	0.281
0.030	0.707	0.839	0.025	6	399	0.352
0.040	0.670	0.815	0.033	5	402	0.416
0.050	0.639	0.795	0.040	6	403	0.475
0.060	0.612	0.776	0.047	6	405	0.532
0.070	0.587	0.759	0.053	7	406	0.588
0.080	0.565	0.743	0.059	8	407	0.644
0.090	0.545	0.727	0.065	6	408	0.701
0.100	0.526	0.713	0.071	7	409	0.758
0.110	0.508	0.699	0.077	7	410	0.817
0.120	0.492	0.686	0.082	8	410	0.878
0.130	0.476	0.673	0.088	6	411	0.941
0.140	0.461	0.661	0.092	8	412	1.006
0.150	0.447	0.649	0.097	6	413	1.076
0.160	0.434	0.637	0.102	7	413	1.149
0.170	0.421	0.625	0.106	7	414	1.228
0.180	0.408	0.614	0.111	7	415	1.312
0.190	0.396	0.603	0.115	6	416	1.404
0.200	0.385	0.592	0.118	6	417	1.503
0.210	0.374	0.582	0.122	6	418	1.614
0.220	0.363	0.571	0.126	6	419	1.738
0.230	0.352	0.561	0.129	6	420	1.879
0.240	0.342	0.551	0.132	6	421	2.044
0.250	0.332	0.541	0.135	7	423	2.241
0.260	0.323	0.531	0.138	5	424	2.492
0.270	0.313	0.522	0.141	6	427	2.831
0.280	0.304	0.512	0.143	6	431	3.367
0.290	0.295	0.503	0.146	6	440	4.751
0.300	0.287	0.493	0.148	5	31	3.847
0.310	0.278	0.484	0.150	6	25	3.033
0.320	0.270	0.475	0.152	6	22	2.611
0.330	0.262	0.466	0.154	6	21	2.329
0.340	0.254	0.457	0.155	5	19	2.110
0.350	0.247	0.448	0.157	5	18	1.937
0.400	0.211	0.405	0.162	6	15	1.378
0.450	0.179	0.364	0.164	5	13	1.046
0.500	0.149	0.325	0.162	5	11	0.811
0.550	0.123	0.287	0.158	5	10	0.635
0.600	0.099	0.250	0.150	5	9	0.497
0.650	0.078	0.214	0.139	4	8	0.384
0.700	0.059	0.180	0.126	6	7	0.290
0.750	0.043	0.146	0.110	4	7	0.217
0.800	0.029	0.114	0.091	3	6	0.153
0.850	0.017	0.084	0.071	3	5	0.099
0.900	0.008	0.054	0.049	3	4	0.055
0.950	0.002	0.026	0.025	2	3	0.021

— u_e es decreciente y convexa

— v_p es cóncava y tiene un máximo en el punto $v = 0.45, u=0.1785$.

— La convergencia a $u = 1$, $v = 0$ o $u = 0$, $v = 1$ es muy distinta, según $u > v$ ó $u < v$, vemos el salto brusco que sufre N_f en el punto $u = v$.

— La pérdida acumulada es máxima para $u = v$, en ese punto tenderá a ser infinita y va decreciendo a medida que nos acercamos a los puntos límites donde es 0 .

— La curva c_2 no es simétrica así si $u = 0.45$ es $v = 0.148$ y si $v = 0.45$, $u = 0.179$.

Si mezclamos dos poblaciones (u_1, v_1) y (u_2, v_2) estables, la nueva población será

$$u = \alpha_1 u_1 + \alpha_2 u_2$$

$$v = \alpha_1 v_2 + \alpha_2 v_2 \qquad \alpha_1 + \alpha_2 = 1$$

$$p = \alpha_1 p_1 + \alpha_2 p_2$$

Por ser p_e convexa tenemos

$$p_e(\alpha_1 v_1 + \alpha_2 v_2) \leq \alpha_1 p_e(v_1) + \alpha_2 p_e(v_2) = \alpha_1 p_1 + \alpha_2 p_2 = p$$

Por tanto

$$f\,v\,p \geq f\,v\,p_e(v) = v_p(v) = v_p(\alpha_1\,v_1 + \alpha_2 v_2) \geq$$

$$\geq \alpha_1 v_p(v_1) + \alpha_2\,v_p(v_2) = \alpha_1\,f\,v_1 p_1 + \alpha_2\,f\,v_2\,p_2$$

ya que v_p es cóncava .

Por consiguiente la pérdida es mayor si mezclamos dos poblaciones diferentes, que si cada una se reproduce por su cuenta .

Un caso extremo es mezclar poblaciones puras, en ese caso si $\alpha_1 = \alpha_2$ la diferencia de pérdidas es máxima, pasa de ser 0 a ser 0.25 f.

6.- OTROS MODELOS DE EVOLUCION

Podemos modificar el modelo anterior de forma más realista, si suponemos que los apareamientos en un grupo no son al azar, e igualmente que una población puede venir influída por otras vecinas, existiendo flujos de poblaciones que produzcan otros puntos distintos de equilibrio.

Dejamos para posteriores trabajos el caso de flujos entre poblaciones y vamos a estudiar un modelo que generaliza al anterior, en este hacemos dos hipótesis :

Cada individuo sólo se cruza con otros de un *entorno* suyo, y en ese entorno la distribución de u,w,v se parece en alguna medida a la del individuo, donde u , 2w y v es la probabilidad de que un individuo sea -- RR , Rr o rr respectivamente .

Como el número de individuos de tipos RR , Rr y rr obtenidos en una muestra sigue una ley multinomial,es natural suponer que (u,2w,v) sigue una distribución de Dirichlet (la conjugada de la multinomial), si denotamos por α_1 , 2 α_2 y α_3 los tres parámetros de la distribución , esta tiene como función de densidad

$$\frac{\Gamma(\alpha_1 + 2\alpha_2 + \alpha_3)}{\Gamma(\alpha_1)\,\Gamma(2\alpha_2)\,\Gamma(\alpha_3)}\; u^{\alpha_1 - 1}\,(2w)^{2\alpha_2 - 1}\, v^{\alpha_3 - 1} \wedge \; u+2w+v = 1$$

Si $\alpha_0 = \alpha_1 + 2\alpha_2 + \alpha_3$ y son $(u_0, 2w_0, v_0)$ las proporciones iniciales de individuos, como $E(u) = \dfrac{\alpha_1}{\alpha_0} = u_0$, $E(v) = \dfrac{\alpha_2}{\alpha_0} = v_0$, $E(2w) = \dfrac{2\alpha_2}{\alpha_0} = 2w_0$ podemos suponer que a priori en cada punto (u , 2w , v) sigue una ley de - Dirichlet de parámetros $(u_0\,\alpha_0\ ,\ 2\alpha_0\,w_0\ ,\ \alpha_0\,v_0)$.

Ahora bien, si obtenemos un individuo RR en su entorno, es natural suponer que ahí localmente las probabilidades a posteriori se rijan por el Teorema de Bayes y que a posteriori tengamos una distribución Dirichlet de parámetros $(u_0\,\alpha_0 + 1\ ,\ w_0\,\alpha_0\ ,\ v_0\,\alpha_0)$.

Igualmente si el punto es Rr o rr obtenemos localmente distribuciones de Dirichlet $(u_0\,\alpha_0\ ,\ 2\alpha_0\,w_0 + 1\ ,\ \alpha_0\,v_0)$ y $(u_0\alpha_0,\ 2\alpha_0 w_0,\ \alpha_0 v_0 + 1)$ respectivamente .

El parámetro α_0, lo supondremos constante en todas las generaciones y nos indica en que medida un punto es como los de su entorno, variando desde $\alpha_0 \to \infty$, caso en que la distribución sea fija en cada punto, y por consiguiente el modelo previo, hasta $\alpha_0 \to 0$, cada individuo sólo se aparea con los de su mismo genotipo .

Para este modelo en una generación la tabla de descendencias será :

	P	M	DESCENDENCIA		
1	RR	RR	$RR(u_0(u_0\alpha_0+1))$		
2	RR	Rr	$RR(u_0w_0\alpha_0)$	$Rr(u_0w_0\alpha_0)$	
3	RR	rr		$Rr^*(u_0v_0\alpha_0)$	
4	Rr	RR	$RR(\alpha_0u_0w_0)$	$Rr(\alpha_0u_0w_0)$	
5	Rr	Rr	$RR(w_0(w_0\alpha_0+\frac{1}{2}))$	$Rr(w_0(2\alpha_0w_0+1)$	$rr((w_0(w_0\alpha_0+1))$
6	Rr	rr		$Rr^*\ w_0(v_0\alpha_0)$	$rr(\alpha_0v_0w_0)$
7	rr	RR		$Rr(\alpha_0u_0v_0)$	
8	rr	Rr		$Rr(w_0v_0\alpha_0)$	$rr(w_0\cdot v_0\alpha_0)$
9	rr	rr			$rr(v_0(\alpha_0v_0+1))$

Por consiguiente el nuevo u' es :

$$u' \alpha\ u_0(u_0\ \alpha_0+1) + \alpha_0\ u_0\ w_0 + w_0\ \alpha_0 u_0 + w_0(w_0\ \alpha_0 + \frac{1}{2}) =$$

$$= u_0 + \frac{1}{2} w_0 + \alpha_0(u_0^2 + 2\ u_0\ w_0 + w_0^2) = u_0 + \frac{1}{2}\ w_0 + \alpha_0\ p_0^2$$

Igualmente :

$$v' \alpha\ v_0(v_0\ \alpha_0+1) + \alpha_0\ v_0w_0 + \alpha_0v_0w_0 + w_0(w_0\ \alpha_0 + \frac{1}{2}) =$$

$$= v_0 + \frac{1}{2}\ w_0 + \alpha_0\ q_0^2$$

La pérdida será proporcional a :

$$f(\ \alpha_0\ u_0w_0 + w_0\ v_0\ \alpha_0) = \alpha_0\ fv_0p_0$$

y por tanto :

$$2w' \alpha\ u_0w_0\ \alpha_0+u_0v_0\ \alpha_0 + \alpha_0u_0w_0 + 2\ \alpha_0\ w_0^2 + w_0 + \alpha_0w_0v_0 + \alpha_0u_0v_0 +$$

$$+ \alpha_0\ w_0v_0 - \alpha_0\ fv_0p_0 = 2\ \alpha_0\ p_0\ q_0 + w_0 - \alpha_0\ f\ v_0\ p_0$$

Como u' + v' + 2w' = 1 , tendremos como ecuación de transformación :

$$u' = \frac{\alpha_0p_0^2 + u_0 + \frac{1}{2}\ w_0}{(1-f\ v_0p_0)\ \alpha_0+1}$$

$$v' = \frac{\alpha_0\ q_0^2 + v_0 + \frac{1}{2}\ w_0}{(1-fv_0p_0)\ \alpha_0 + 1}$$

$$2w' = \frac{\alpha_0(2\ p_0q_0 - fv_0\ p_0) + w_0}{(1 - fv_0p_0)\ \alpha_0 + 1}$$

Que se reducen a las estudiadas anteriormente si $\alpha_0 \to \infty$

Igualmente :

$$p' = u' + w' = \frac{\alpha_0 (p_0^2 + p_0 q_0 - f\, v_0\, p_0/2) + u_0 + w_0}{(1 - v_0 p_0)\, \alpha_0 + 1} =$$

$$= \frac{\alpha_0 (p_0 - f\, p_0\, v_0/2) + p_0}{(1 - v_0 p_0)\, \alpha_0 + 1} = \frac{p_0 (\alpha_0 - \frac{1}{2} \alpha_0\, v_0 + 1)}{(1 - v_0 p_0)\, \alpha_0 + 1}$$

Por tanto $p > p' \iff \alpha_0\, v_0 p_0 > \alpha_0\, v_0/2 \iff p_0 > 1/2$

Tenemos por consiguiente también tres puntos estables , $p = 1$, $p = 0$, $p = \frac{1}{2}$.

Suponiendo $f = 1$, para $u = v$, el valor estable cumplirá

$$u = \frac{\alpha_0\, p^2 + u + \frac{1}{2} w}{(1-vp)\, \alpha_0 + 1} \iff$$

$$u + \alpha_0\, u - \frac{\alpha_0}{2}\, u^2 = \frac{\alpha_0}{4} + u + \frac{1}{4} - \frac{u}{2} \iff$$

$$\frac{\alpha_0}{2} u^2 - u(\alpha_0 + \frac{1}{2}) + \frac{\alpha_0 + 1}{4} = 0 \implies$$

$$u = \frac{2\, \alpha_0 + 1 \pm \sqrt{4\, \alpha_0^2 + 4\, \alpha_0 + 1 - 2\, \alpha_0^2 - 2\, \alpha_0}}{2\, \alpha_0}$$

Para que $u < 1$, sólo tiene sentido el signo - por tanto

$$u = 1 - \frac{\sqrt{2\,\alpha_0^2 + 2\,\alpha_0 + 1} - 1}{2\,\alpha_0}$$

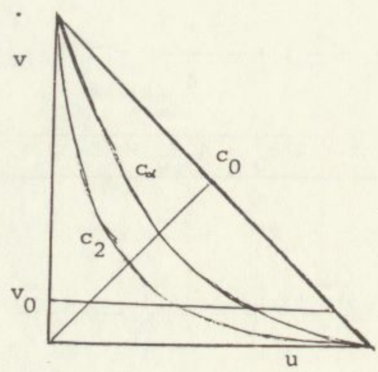
Como valores límites para $\alpha_0 = \infty$ se obtiene $u = 1 - \frac{1}{\sqrt{2}}$, resultado ya conocido y para $\alpha_0 = 0$, $u = \frac{1}{2}$, para distintos valores de α_0 el punto de equilibrio está comprendido entre esos dos valores .

La pérdida esperada en cada población será :

$$\frac{\alpha_0\ f\ v_0\ p_0}{\alpha_0 + 1} = \frac{\alpha_0}{\alpha_0 + 1}\ f\ v_0\ p_0$$

es decir, menor que en el caso normal ($\alpha_0 = \infty$) .

En este caso tendremos por consiguiente, que también la población tiende a ser de un tipo dado, si bien por ser la pérdida siempre menor , la convergencia es siempre muy lenta ,y para el caso de poblaciones que tienden a ser Rh^+ , dado un valor de v el valor esperado de u será mayor, gráficamente tendremos para cada α_0 una curva por encima de la estudiada inicialmente c_2 siendo límites de esas curvas $c_\infty = c_2$ y c_0 = Recta $u + v = 1$.



Hemos de notar por último que si la población se divide en n - grupos independientes, cada uno evolucionará a ser Rh^+ o Rh^- , si inicialmente p > q, puede suceder que en algún grupo dominen los genes Rh^- y en ese grupo la población tienda rápidamente al punto u = 0 , v = 1 , este hecho será tanto más probable no sólo cuando haya más grupos, sino si cada grupo contiene pocos individuos y claro está si p es próximo a q .

El modelo con $\alpha_0 = 0$, es un caso extremo del anterior , cada - grupo un sólo individuo , o una comunidad uniforme, en este caso vemos - que :

$$u' = u_0 + \frac{1}{2} w_0$$

$$v' = v_0 + \frac{1}{2} w_0$$

$$2w' = w_0$$

por tanto al cabo de infinitos pasos la población tiende a :

$$u^\infty = u_0 + \frac{1}{2} w_0 + \frac{1}{4} w_0 + \ldots\ldots = u_0 + w_0 = p_0$$

$$v^\infty = v_0 + \frac{1}{2} w_0 + \frac{1}{4} w_0 + \ldots\ldots = v_0 + w_0 = q_0$$

$$w^\infty = ((w_0/2)/2)/_2 \ldots\ldots\ldots\ldots = 0$$

CONCLUSIONES

1.- Toda población tiende a ser toda Rh^+ o Rh^- , siendo la convergencia a Rh^- más rápida que a Rh^+ .

2.- Dado un valor de v (o de u), la población no se distribuye uniformemente sino que tiende a un valor fijo, podemos suponer que una población varía a lo largo de una curva fija, la c_2 o en general la c_α .

3.- En una población en que los cruces se hagan localmente al azar , la convergencia es más lenta, e igualmente es más lenta cuando - tengamos grupos locales con pocas relaciones entre ellos. En estos casos la pérdida de vidas humanas en cada generación es menor .

4.- Como caso extremo de 3 , pueden aparecer grupos locales de tendencia opuesta a la evolución general, si bien es necesario grupos - poco numerosos y muy aislados .

5.- El cruce de dos poblaciones diferentes produce un aumento de la pérdida esperada de vidas humanas, tanto mayor cuanto más distintas sean las poblaciones .

Es de destacar que si una población de características iniciales fijas, ocupa un territorio dado, en zonas en que los cruces sean locales,bien por causas geográficas (islas, valles de montaña) o socia -

les, la evolución será diferente y al cabo de generaciones se diferenciará del resto , en este caso esta última propiedad puede contribuir a que la población en esas zonas se aisle cada vez más del resto .

B I B L I O G R A F I A

FELLER W. : *Introducción a la Teoría de Probabilidades y sus aplicaciones* . Ed. Limusa - Wiley, (1973) .

DE GROOT M.H. : *Optimal Statistical Decisions* Ed. Mc Graw - Hill, (1970) .

* * * * * *