

Rubén Sepúlveda González

Ratio sexual en poblaciones con una posible mutación

Sex ratio in populations with a possible mutation

Trabajo Fin de Grado Grado en Matemáticas La Laguna, Septiembre de 2019

> DIRIGIDO POR Carlos González Alcón Guido Santos Rosales

Carlos González Alcón

Departamento de Matemáticas, Estadística e Investigación Operativa Universidad de La Laguna 38200 La Laguna, Tenerife

Guido Santos Rosales

Departamento de Bioquímica, Microbiología, Biología Celular y Genética. Universidad de La Laguna 38200 La Laguna, Tenerife

Agradecimientos

En primer lugar, me gustaría agradecer a mis tutores Carlos González Alcón y Guido Santos Rosales por haberme guiado durante la realización de esta memoria y por haberme dado la oportunidad de descubrir uno de los grandes mundos en los que se pueden usar las matemáticas.

A mi familia, especialmente a mi madre, mi padre y mi hermano, por tener siempre una palabra de ánimo y ser en todo lo momento mi mayor apoyo.

A mis amigos, los de toda la vida, por haberme acompañado siempre. A los nuevos, en especial, a Sandra, Elena y Ana María por ayudarme a concluir esta gran etapa de mi vida.

Rubén Sepúlveda González. La Laguna, 16 de septiembre de 2019

Resumen · Abstract

Resumen

El objetivo de este trabajo es estudiar la posibilidad de que existan poblaciones biológicas con proporciones entre ambos sexos diferentes a 1:1. Para ello asumiremos que aparezca una mutación que pueda variar el ratio sexual (machos:hembras) de la descendencia del individuo que la porta. Esta mutación puede estar asociada tanto a cada uno de los cromosomas sexuales X e Y, como a los no sexuales (autosomas). Esto lo hacemos en dos posibles escenarios: poblaciones altamente relacionadas (modelo de Fisher) y poblaciones subdivididas y aisladas (modelo de Hamilton). Se han realizado simulaciones de los distintos escenarios, programadas con ayuda del lenguaje de programación Python.

Palabras clave: Mutación-ratio sexual - Modelo de Fisher - Modelo de Hamilton - Proporción.

Abstract

The objective of this work is to study the possibility that exist biological populations with the proportions between both sex different to 1:1. Therefore we will assume the existence of a mutation that can change the sex ratio (male: female) of the offspring of the individual who carries it. This mutation could not only be associated to the sex chromosomes X and Y, but also to the non-sexual ones (autosomes). We will look at two possible scenarios: highly related populations (Fisher model) and subdivided and isolated populations (Hamilton model). Python has been chosen as the programming language to reach these objectives under the different scenarios.

Keywords: Mutation – sex ratio – Fisher Model – Hamilton Model – Proportion

Contenido

\mathbf{Ag}	rade	cimien	tos	III
\mathbf{Re}	sume	en/Ab	stract	V
1.			ión y objetivo	1 2
	1.1.	Denni	Ciones	4
2.	Me	todolo	gía	5
	2.1.		lo de Fisher	5
	2.2.	Mode	lo de Hamilton	7
	2.3.	Softwa	are	8
3.	Res	ultado	y discuciones	9
			lo de Fisher	9
		3.1.1.	Pimer Caso: Modelo de Fisher con mutación ligada al	
			cromosoma Y	9
			Modelo de Fisher con mutación ligada al cromosoma X	12
	2.0		Modelo de Fisher con mutación ligada a los autosomas	14
	3.2.		lo de Hamilton	16
			Modelo de Hamilton con mutación ligada al cromosoma Y	16 19
		3.2.2.	Modelo de Hamilton con mutación ligada al cromosoma X Modelo de Hamilton con mutación ligada a los autosomas	$\frac{19}{22}$
	3.3.		aración entre ambos modelos	$\frac{22}{25}$
	ა.ა.	_	Comparación con la mutación asociada al cromosoma Y	$\frac{25}{25}$
			Comparación con la mutación asociada al cromosoma Y	$\frac{25}{26}$
			Comparación con la mutación asociada a los autosomas	$\frac{20}{27}$
		ა.ა.ა.	Comparación con la mutación asociada a los autosomas	41
4.	Cor	ıclusio	nes y trabajos futuros	29
	4.1.	Posibl	es ampliaciones	29

VIII Contenido

	4.2. Conclusiones	29
Α.	Apéndice	31
	A.1. Código del Modelo de Fisher cuando se produce una mutación ligada al gen X	31
	A.2. Código del Modelo de Fisher cuando se produce una mutación	
	ligada al gen Y	33
	ligada a los Autosomas	35
	A.4. Código del Modelo de Hamilton cuando se produce una mutación ligada al gen X	
	A.5. Código del Modelo de Hamilton cuando se produce una mutación ligada al gen Y	
	A.6. Código del Modelo de Hamilton cuando se produce una mutación ligada a los Autosomas	
	A.7. Tablas de proporciones	
Bib	oliografía	47
Pos	ster	49

Introducción y objetivo

Cuando pensamos en evolución biológica (el cambio de las poblaciones y las especies de organismos con el tiempo), tendemos a relacionar esta idea con Charles Darwin. Darwin escribe un libro donde sugiere un mecanismo para la evolución: la selección natural, en la que los rasgos heredables que ayudan a un organismo a sobrevivir y reproducirse, se vuelven más comunes en una población a lo largo del tiempo. De aquí nace la relevancia de dicho fenómeno, ya que nos permite alcanzar una explicación coherente de toda la historia de los seres vivos.

En esta memoria pretenderemos unificar conocimientos del campo de la biología y la matemática para estudiar la evolución de una población de organismos. En dicha población se va a introducir una mutación. En genética, se denomina mutación a los cambios que alteran la secuencia de nucleótidos del ADN. Cabe resaltar la importancia que el ADN posee para los seres vivos ya que contiene las instrucciones genéticas usadas en el desarrollo y funcionamiento de todos los organismos. Asumiremos que las mutaciones que vamos a considerar son capaces de alterar la proporción de gametos que produce cada sexo. En concreto, estudiaremos cómo dicha mutación afecta a la proporción de sexos de la población, esto es, a la relación entre el número de machos y hembras. La investigación en dicha evolución es relevante para, entre otras cosas, el estudio de la perpetuación de la especie.

Para el estudio emplearemos dos modelos: el Modelo de Fisher y el Modelo de Hamilton. Aunque ambos se encargan de estudiar la evolución de la población a lo largo del tiempo, lo hacen desde perspectivas diferentes. En el primero de los modelos se considera una poblacion grande y homogénea, en la que tendrá lugar el emparejamiento entre sus individuos sin ningún tipo de restricción, es decir, los machos y hembras se aparean de forma aleatoria, sin tener en cuenta ningún factor o condición externa. En el segundo de ellos, la población se divide

en pequeñas subpoblaciones y dentro de cada una de ellas tienen lugar los cruces, como ocurre con los parásitos de la malaria. El *Plasmodium* (parásito que causa la malaria) se reproduce asexualmente dentro de un hospedador vertebrado pero su reproducción sexual se lleva a cabo dentro del mosquito, que previamente ha picado a un huésped infectado. Por lo tanto hay tantas subpoblaciones como picaduras se hayan producido.

Para ponernos en contexto y aclarar el objetivo anterior, debemos dar algunas definiciones de biología que nos permitan entender mejor el contenido del trabajo.

1.1. Definiciones

Definición 1.1. Una población es un conjunto de individuos de la misma especie que habitan en un área determinada.

Definición 1.2. Una muestra es la extracción de un conjunto de individuos pertenecientes a una población de forma aleatoria.

Definición 1.3. Se denomina **cromosoma** a cada una de las estructuras altamente organizadas, formadas por ADN y proteínas, que contiene la mayor parte de la información genética de un ser vivo.

Nosotros solo trataremos los organismos diploides, en los que cada cromosoma está duplicado. Luego tienen 2n cromosomas. Si los dos cromosomas de un par son iguales se denominan **homocigóticos** y si son diferentes **heterocigóticos**. El sexo de un individuo viene determindo por el contenido de uno de los pares. A los cromosomas de dicho par se le denominan cromosomas sexuales. A aquellos cromosomas que no determinan el sexo se le denominan cromosomas no sexuales o **autosomas**.

Definición 1.4. Se denomina **proporción de sexos** a la proporción de machos con respecto a hembras en una población. La expresaremos mediante el cociente m:h.

Definición 1.5. El **genotipo** es el conjunto de genes que se encuentra en un individuo. Con **gen** nos referimos a los segmentos de ADN que constituyes una unidad funcional de la herencia

Definición 1.6. Una mutación es un cambio que se puede producir en un gen, normalmente de forma natural, (aunque puede ser ocasionada por condiciones externas) y que puede afectar o no al organismo donde se produzca.

Si un organismo está mutado, puede reproducirse de forma diferente a cuando no lo está. En este trabajo, nos referimos a esa diferencia como la variación de la proporción de sexo. Es decir, consideramos que la proporción de sexos no es la misma en parásitos mutados que en aquellos que no lo están.

Definición 1.7. En biología, nos referimos a un **cruce** como el emparejamiento de dos organismos que da lugar a uno o varios descendientes cuya información genética es combinación de cada uno de los progenitores.

Asumamos que tenemos dos individuos de diferente sexo, cuyo par m-ésimo de cromosomas es AB para uno y CD para otro. Los gametos de cada uno tendrán un único cromosoma. Cuando se combinen los gametos para producir un nuevo individuo su par m-ésimo podrá ser AC, BC, AD o bien BD.

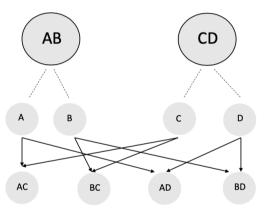


Figura 1.1: Cruce entre dos individuos donde se muestra el contenido genético de un único par de cromosomas. Los círculos de la segunda línea representan las células reproductivas (gametos).

En nuestro caso, diferenciaremos a un sexo u otro usando el **sistema XX/XY**, donde XY denota los machos y XX las hembras. Este sistema de determinación de sexo no es el único que existe, ya que podemos encontrar otros como:

- Sistema XX/XO: determinación propia de algunos insectos. Las hembras, según este sistema, poseen cariotipo XX, mientras que los machos poseen un solo cromosoma X. Este sistema supone que el macho tenga un cromosoma menos que la hembra.
- Sistema XO/XY: que se da en el ratón campestre. Donde las hembras son XO y los machos XY.

4 1 Introducción y objetivo

■ Sistema ZW/ZZ: es un sistema propio de las aves, de las mariposas y de algunos peces. Sigue el mismo patrón que el sistema humano, pero los machos son homocigóticos ZZ, y las hembras heterocigóticas ZW. Se utilizan las letras Z y W para distinguirse del sistema XX/XY. El cromosoma Z sería el correspondiente con el X, siendo al igual que éste un cromosoma de mayor tamaño que su homólogo, y posee mayor cantidad de eucromatina. Mientras que el W sería el correspondiente al Y, y lo mismo que éste posee menor tamaño que el Z y está constituido en su mayoría por heterocromatina.

Metodología

En este capítulo trataremos con detalle los dos modelos que hemos utilizado para estudiar la evolución de la proporción de individuos de ambos sexos de una población. En particular, trabajaremos con el Modelo de Fisher y con el Modelo de Hamilton. En ambos explicaremos las características generales del modelo.

2.1. Modelo de Fisher

El primer modelo teórico sobre proporción de sexos se atribuye a Fisher. Ronald Aylmer Fisher (1890-1962) nacido en Londres, fue un estadístico y biólogo que usó la matemática para combinar las leyes de Mendel con la selección natural, de manera que ayudó así a crear una nueva síntesis del Darwinismo conocida como la síntesis evolutiva moderna, y también un prominente eugenista. Asimismo se le atribuye un resultado muy importante en la teoría de la evolución denominado "Principio de Fisher".

Fisher explica por qué en la mayoría de las especies la proporción entre machos y hembras es de 1:1. Lo argumenta de la siguiente manera: supongamos que tuviéramos una población con más machos que hembras y asumamos también que cada hembra tiene una única cría. Los machos son capaces de reproducirse con cualquier hembra y por lo tanto todas las hembras serán madres de una cría, mientras que cada macho será padre de $\frac{\text{número de hembras}}{\text{número de machos}}$.

Debido a que las hembras tienen más ventaja con respecto a los machos (1 frente a número de hembras número de machos), se favorecerán los genes que causan la producción de más hijas por progenitora, desplazando así la proporción de sexos hacia las hembras. De forma análoga, si hay más hembras en la población, cada macho tendrá una ventaja que provocará un cambio en la otra dirección.

Otro de los factores influyentes es la inversión de recursos en producir descendencia, por ejemplo, si un sexo requiere menos inversión de recursos, la proporción de sexos en la población estaría sesgada hacia el menos costoso de producir. Una explicación básica del modelo, asumiendo que los costos energéticos para producir ambos sexos son iguales es la siguiente:

- 1. Suponemos que los nacimientos de uno de los sexos son menos habituales.
- Los recién nacidos del sexo menos común tendrán mejores perspectivas de apareamiento que el contrario, y por ello es más probable que vaya a tener más descendientes.
- 3. Así el sexo desfavorecido, genéticamente dispuesto a producir ese mismo sexo, tiene mayor cantidad de nietos que la media.
- 4. De esta forma, los genes que tienden a producir ese sexo menos favorecido se dispersarán, y ocurrirá mayor cantidad de nacimientos del mismo.
- 5. Según se acerquen a la proporción 1:1 las ventajas van desapareciendo.

Estudiaremos en lo que sigue el modelo de Fisher añadiendo una mutación que pueda afectar a los cromosomas. Por lo tanto, veremos tres posibles casos:

Modelo de Fisher con mutación ligada al cromosoma Y.

En este caso, los únicos afectados serán los machos, los cuales se denominarán XYM (con XY se denota que es macho y añadiendo M decimos que el cromosoma Y tiene una mutación). Las hembras que se emparejen con machos con dicha mutación, tendrán la capacidad de tener una proporción mayor de hijos (que serán XYM) en su descendencia.

Modelo de Fisher con mutación ligada al cromosoma X.

Estudiamos aquí el caso en el que la mutación está ligada al cromosoma X. Pueden ser afectados tanto machos como hembras, por lo que podríamos divisar cinco tipos de genotipos diferentes: XX (hembra sin mutación), XXM (cuando uno de los cromosomas es el que está mutado), XMXM (está mutado ambos cromosomas), XY (macho sin mutación) y XMY (macho con el cromosoma X mutado). Observamos que en todos los tipos la mutación se produce en el cromosoma X. Como antes, asumiremos que la mutación tendrá un papel muy importante en la reproducción ya que produce una mayor proporción de descendencia con el gen Y; esto es, que en la siguiente generación la probabilidad de ser macho es mayor.

Modelo de Fisher con mutación en los autosomas.

En el último caso estudiamos la mutación ligada a los autosomas. Aquí denotaremos con S a los cromosomas sin mutación. Es importante destacar que asumiremos que los cromosomas mutados (M) son dominantes frente a los que no tienen mutación (S).

Esta mutación, que afecta tanto a hembras como machos, favorece a la aparición de machos en la descendencia. Los diferentes genotipos serían XXSS (hembra con ninguno de los cromosomas mutados), XXMS (hembra que uno

de los cromosomas mutados y el otro no), XXMM (hembra con los dos cromosomas mutados), XYSS (macho sin mutación), XYMS (macho que posee sólo una mutación) y XYMM (macho que tiene los dos cromosomas mutados).

2.2. Modelo de Hamilton

William Donald Hamilton (1936-2000) biólogo nacido en El Cairo, fue considerado como unos de los teóricos evolutivos más importantes del siglo XX. También publicó numerosos trabajos importantes sobre la proporción de sexos, la evolución de sexos y el principio de Fisher.

Hamilton reconoció que la selección puede favorecer las proporciones de sexos en la población con una inversión desigual entre machos y hembras bajo ciertas condiciones. Por ejemplo, se esperan más hembras que machos en poblaciones que están separadas en los que el apareamiento ocurre principalmente entre individuos altamente relacionados. Los parásitos de la malaria también se pueden dividir en parches (infecciones separadas) durante el apareamiento.

Este sesgo se debe a que una hembra puede producir, por ejemplo, 10 crías que se aparearán solo entre sí, por lo tanto, la mayor cantidad se obtendrían con 9 hijas y un hijo. Debido a que solo las hijas pueden producir nietos directamente, producir más hijos de los necesarios solo reduciría el número total de descendientes. Esto siempre es cierto, incluso en las grandes poblaciones de reproducción aleatoria. Si todos en el mundo, excepto uno, de repente se convirtieran en mujeres, y ese hombre fuera milagrosamente capaz de aparearse con todas ellas, esencialmente todos en el mundo serían capaces de tener bebés en lugar de solo la mitad.

Aunque las proporciones de sexos sesgadas hacia las hembras significan más descendencia, esto no ocurre debido a que el género menos común consigue más parejas (dicho anteriormente por Fisher).

Ahora surge una nueva decisión sobre qué es más importante, si conseguir un mayor número de descendencia total (produciendo más hembras) o una mayor proporción de genes trasmitidos (produciendo más machos). Esta fuerte competencia depende de cómo de dividida está la población. En poblaciones indivisas, los machos pueden aparearse con hembras que no estén relacionadas. Si hay más hembras que machos, las madres que producen más hijos tienen una ventaja sobre las que producen más hijas debido a que tienen más hijos para competir por sus compañeros. En poblaciones altamente subdivididas donde cada subpoblación tiene descendencia de una sola madre, no hay necesidad de competir por parejas, por lo que producir la mayor cantidad posible de descendientes es la

única consideración importante.

Al igual que en el modelo de Fisher estudiaremos añadiendo la misma mutación que pueda afectar a los cromosomas. Por lo tanto, veremos los tres posibles casos:

• Modelo de Hamilton con mutación ligada al cromosoma Y. Recordemos que en este caso, los únicos que pueden poseer la mutación serán los machos, los cuales se denominarán XYM. Los organismos tendrán la ca-

pacidad de tener una proporción mayor de hijos XYM en la descendencia.

- Modelo de Hamilton con mutación ligada al cromosoma X.

 Al igual que en modelo de Fisher, la mutación puede tenerla tanto machos como hembras. La mutación se encargará de producir una mayor descendencia con el gen Y.
- Modelo de Hamilton con mutación ligada a los autosomas. En el último caso estudiamos la mutación ligada a los autosomas. Recordemos que denotaremos con S a los cromosomas sin mutación. Sin olvidar que los cromosomas mutados son dominantes frente a los que no tienen mutación (S).

Esta mutación, que la pueden contener tanto a hembras como machos, favorece a la aparición de machos sin distinción en la descendencia.

2.3. Software

Los códigos y cálculos realizados a lo largo del trabajo se han llevado a cabo haciendo uso del editor de Python Jupyter mediante la herramienta Colaboratory. Este ha sido elegido puesto que es un proyecto de código abierto y nos permite compartir las notas de Jupyter sin necesidad de descargarlo. Se ha utilizado la versión de Python 3.6.6 y hemos hecho uso de las librerías Numpy, que nos ha permitido trabajar con matrices y vectores, Matplotlib, que es el paquete estándar para gráficas, Ipywidgets, para el uso de deslizadores y por último las librerías científicas Pylab y Scipy.

Para todo esto me ha valido un MacBook Air del año 2017 cuyo sistema operativo actual es macOs Mojave

Resultado y discuciones

En este capítulo explicamos el código que hemos creado para una simulación de población, interpretamos algunas de las gráficas que hemos extraído y hacemos comparaciones entre ambos modelos para ver sus semejanzas y diferencias.

3.1. Modelo de Fisher

3.1.1. Pimer Caso: Modelo de Fisher con mutación ligada al cromosoma Y

https://colab.research.google.com/drive/1D96dFvPfV-Z4x05N07pxPx7CeU8Kf4rd

Desarrollo del modelo en Python

Para empezar, importamos todas las librerías que han sido necesarias para la realización del código.

A continuación, introducimos todos los parámetros biológicos mediante las siguientes variables:

- Genotipos: Vector de etiquetas de las posibles variedades: XX (hembra sin mutación), XY (macho sin mutación), XYM donde la M es signo de que posee una mutación en el cromosoma que le precede, es decir, nos referimos aquí a machos con el cromosoma Y mutado.
- Iniciales: Vector con el número de individuos inicial de cada genotipo.
- Generaciones: Número de generaciones de nuestra simulación.
- Reproduccion: Número medio de descendientes de cada cruce.
- Seleccion: Proporción de descendientes machos de los individuos mutados.

Para nuestra simulación creamos una matriz llamada Population que tendrá un tamaño de 3×Generaciones, donde cada fila corresponde a un genotipo y cada columna a una generación, rellenando la primera columna con los datos iniciales. Para poder rellenar cada columna, tenemos que realizar los cruces entre la población de la generación de la columna anterior.

Para calcular el número de descendientes con genotipo XX, debemos tener en cuenta que las hembras se pueden cruzar tanto con los individuos con genotipo XY como con los XYM. Por lo tanto, será el resultado de multiplicar la cantidad de individuos con genotipo XX por la suma del producto de las proporciones de ambos machos (XY y XYM) con respecto al total de machos por la probabilidad de que hayan hembras en los descendientes. A todo esto, lo multiplicamos por el número de descendientes en cada cruce. Para todo ello, hemos de realizar la operación:

$$XX(n) = \text{Reproduccion} * XX(n-1) *$$

$$*\left(\frac{1}{2}*\frac{XY(n-1)}{XY(n-1)+XYM(n-1)}+(1-\mathtt{Seleccion})*\frac{XYM(n-1)}{XY(n-1)+XYM(n-1)}\right)$$

Para calcular el número de descendientes con genotipo XY, debemos multiplicar el número de hembras por la probabilidad de que haya descendientes con genotipo XY en un cruce por la proporción de machos con genotipo XY respecto al total de machos; sin olvidar multiplicar por el número de descendientes de cada cruce. Esto se traduce a:

$$XY(n) = \operatorname{Reproduccion} * XX(n-1) * \frac{1}{2} * \frac{XY(n-1)}{XY(n-1) + XYM(n-1)}$$

Para calcular el número de descendientes con genotipo XYM, multiplicaremos el total de hembras por la probabilidad de que haya descendientes con genotipo XYM en un cruce por la proporción de machos con genotipo XYM respecto al total de machos; sin olvidar multiplicar por el número de descendientes de cada cruce. Esto se traduce a:

$$XYM(n) = \texttt{Reproduccion}*XX(n-1)*\texttt{Seleccion}*\frac{XYM(n-1)}{XY(n-1) + XYM(n-1)}$$

Con la variable **ngen** contabilizamos el número de la generación en la que nos encontramos. En el código hemos hecho uso de deslizadores con la finalidad de facilitar las simulaciones y la obtención de resultados.

Veamos a continuación unas gráficas con la evolución de una población para valores arbitrarios de las tres variables creadas con los deslizadores:

Resultados

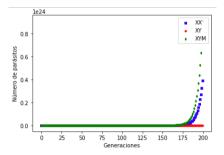


Figura 3.1: Con Seleccion=0.70, Reproduccion = 4 y Generaciones = 200, la población se mantiene estable durante un periodo de tiempo, pero al pasar las 170 generaciones se produce un crecimiento exponencial de los genotipos XX y XYM.

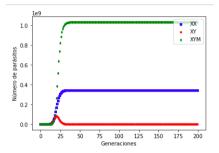


Figura 3.2: Si tomamos Seleccion = 0.75, la población se mantiene de forma estacionaria después de 25 generaciones, extinguiéndose el genotipo XYM a partir de ese momento.

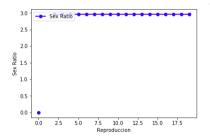


Figura 3.3: Evolución del ratio sexual respecto al parámetro Reproduccion cuando Generaciones = 50, Seleccion = 0.75.

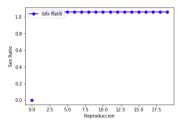


Figura 3.4: Evolución del ratio sexual respecto al parámetro Reproduccion cuando Generaciones = 50, Seleccion = 0.60.

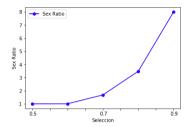


Figura 3.5: Evolución del ratio sexual respecto al parámetro Seleccion, cuando Generaciones = 50, Reproduccion = 5.

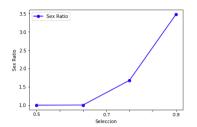


Figura 3.6: Evolución del ratio sexual respecto al parámetro Seleccion, cuando Generaciones = 50, Reproduccion = 3.

Con los valores tomados en las dos primeras gráficas vemos lo que ocurre si tomamos 4 como los descendientes después de un cruce. En este caso será necesario una selección mayor o igual que 0.75 para que la población (exceptuando XY que desaparece) no se extinga.

En las gráficas de las Figuras 3.5 y 3.6 vemos cómo influye al ratio sexual cada uno de los parámetros. Entonces llegamos a la conclusión de que, a medida que el valor de la selección sea mayor, el valor de la proporción entre machos y hembras aumentará. Tenemos que mencionar que cuando Seleccion sea 1, se extinguirá toda la población independientemente de los demás parámetros, debido a que a medida que transcurran las generaciones irán desapareciendo las hembras y con ello la población.

3.1.2. Modelo de Fisher con mutación ligada al cromosoma X

https://colab.research.google.com/drive/1Kx3eBpe5FQA22xlrgQPJ02pp_9SpNW2K

Desarrollo del modelo en Python

Las diferencias con el código asociado al modelo de Fisher con mutación ligada al cromosoma Y son los genotipos, y con ellos, las filas de la matriz Population. Ahora, como tenemos cinco genotipos, las dimensiones de la matriz son $5\times \texttt{Generaciones}$.

A diferencia de cuando la mutación está asociada al cromosoma Y, los cruces para poder rellenar cada columna de la matriz Population se realizan de la siguiene manera:

Observación 3.1. En este caso, cada uno de los genotipos correspondientes a las hembras, se podrá cruzar tanto con los genotipos XY y XMY. Como realizar los

cruces de forma explícita requiere mucha operatoria, lo hemos hecho de forma matricial.

- En primer lugar, contabilizamos el número de machos totales.
- En segundo lugar, haremos que los tres vectores de proporciones (correspondientes a las tres filas de la Tabla A.1 de los anexos) se multipliquen por los tres genotipos diferentes de hembras.
- Seguidamente, multiplicamos los cinco primeros elementos de los vectores de paso anterior por el número de individuos con genotipo XMY entre el total de machos y, posteriormente, multiplicamos los últimos cinco elementos de los vectores del paso anterior por el número de individuos con genotipo XY entre el total de machos.
- Para continuar guardamos los nuevos vectores que ahora serán con los cruces ya hechos en la matriz z.
- Para contabilizar el número total de los indivudos de cada genotipo, tenemos que sumar dentro de la matriz z la primera y la sexta columna que pertenecen a los XX, la segunda y la séptima que pertenecen a los XXM, la tercera y la octava que son los XMXM, la cuarta y la novena que son los XY y la quinta y la décima que son los XMY.

Resultados del código

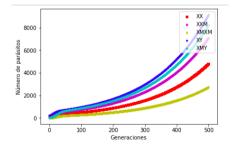


Figura 3.7: Con Reproduccion = 2.20, Seleccion = 0.60 y Generaciones = 500, el número de individuos de la población aumenta a medida que transcurre el tiempo, sea cual sea su genotipo.

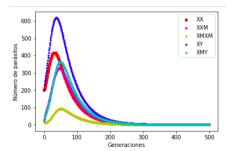


Figura 3.8: Si tomamos Seleccion = 0.65, a pesar de que los organismos poseen un crecimiento en un corto periodo de tiempo, todos ellos acaban extinguiéndose.

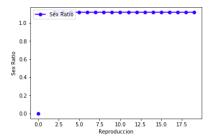


Figura 3.9: Evolución del ratio sexual respecto al prarámetro Reproduccion, cuando Seleccion = 0.75 y Generaciones = 50.

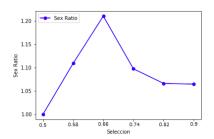


Figura 3.10: El ratio sexual (cuando Reproducción = 3 y Generaciones = 50,) aumenta a la vez que lo hace la Selección hasta un punto a partir del cual empieza a decrecer.

Después de realizar simulaciones cambiando los valores de las dos variables, hemos podido comprobar que si el número de descendientes se fija, vemos cómo la población puede tomar dos caminos totalmente diferentes (Figura 3.7 y Figura 3.8). Esto se debe a que el ratio sexual vendrá determinado únicamente por la variable Seleccion como muestra la Figura 3.10.

3.1.3. Modelo de Fisher con mutación ligada a los autosomas

https://colab.research.google.com/drive/1KiIm8N_iOSBda2FUrcFN1eYB3W4bz4Xx

Desarrollo del modelo en Python

En este modelo los nuevos genotipos son: XXMM, XXMS, XXSS, XYMM, XYMS y XYSS.

La matriz Population tiene dimensiones $6 \times \text{Generaciones}$. Para rellenar cada columna que contendrá el número de individuos de cada generación debemos seguir los siguientes pasos:

- En primer lugar, contabilizamos el número de machos totales.
- En segundo lugar, utilizamos los tres vectores de proporciones, que son las tres primeras filas de las Tablas A.2, A.3 y A.4 de los anexos unificadas, (es decir, el primer vector es la primera fila de cada una de las tablas), y los multiplicamos por los tres genotipos diferentes de hembras.
- Seguidamente, debemos multiplicar los seis primeros elementos de cada vector por los XYMM entre el total de machos, los seis siguientes por los XYMS entre el total de machos y los últimos seis por los XYSS entre el total de machos.

- Para continuar multiplicamos los tres vectores por Reproduccion y los guardamos en la matriz "z" ya que serán con los cruces ya realizados.
- Sumaremos dentro de la matriz la primera con la séptima columna que pertenecen a los XXMM, la segunda con la octava que pertenecen a los XXMS, la tercera con la novena que son los XXSS, la cuarta con la décima que son los XYMM, la quinta con la undécima que son los XYMS y la sexta con la duodécima que son los XYSS.

Resultados del código

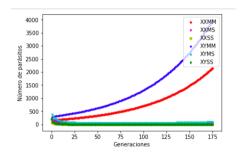


Figura 3.11: Con Seleccion = 0.65, Reproduccion = 2.90 y Generaciones = 176, el transcurso de las generaciones, sólo sobreviven los genotipos que poseen mutación en ambos cromosomas.

En la Figura 3.11 hemos optado por darle a la variable Seleccion un valor de 0.80 para poder observar qué ocurría con la proporción entre machos y hembras. A medida que transcurren las generaciones vamos viendo que los únicos que sobreviven son los XX y los XY. Esto se debe a que la selección cuando la mutación está ligada al gen X no influye en el cruce entre ambos.

En los demás genotipos sí influye (se puede observar en la Figura 3.14 y 3.15), por lo que llegamos a la conclusión de que el ratio sexual incrementa a medida que mayor sea la ventaja reproductiva de los organismos mutados.

Como ya se ha mencionado anteriormente, si el valor de Seleccion es 1, la población desaparecería.

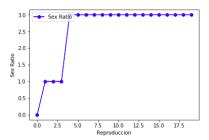


Figura 3.12: Evolución del ratio sexual respecto a Reproduccion, cuando Generaciones = 50 y Seleccion = 0.75..

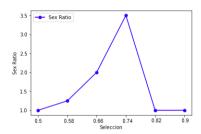


Figura 3.14: Evolución del ratio sexual respecto al parámetro Seleccion, cuando Generaciones = 50 y Reproduccion = 8.

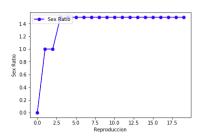


Figura 3.13: Evolución del ratio sexual respecto a Reproduccion, cuando Generaciones = 50 y Seleccion = 0.60.

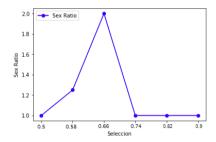


Figura 3.15: Evolución del ratio sexual respecto al parámetro Seleccion, cuando Generaciones = 50 y Reproduccion = 3.

3.2. Modelo de Hamilton

Para el desarrollo de este modelo en Python hemos llamado Picaduras al número de muestras que se toman de la población haciendo alusión a la fase sexual del *Plasmodium*.

3.2.1. Modelo de Hamilton con mutación ligada al cromosoma Y

https://colab.research.google.com/drive/120bwP1uamxHt05d4kouPBu9lTsLr2Taf

Desarrollo del modelo en Python

Introducimos los parámetros biológicos:

- Genotipos: Variable donde se almacenan todas las variedades. Pueden ser XX, XY v XYM.
- Iniciales: Vector con la cantidad inicial de cada genotipo.
- Generaciones: Número de generaciones de nuestra simulación.
- Picaduras: Número de picaduras que se producen en cada generación.
- Muestra: Variable que refleja la cantidad de individuos que se llevan en cada picadura.
- Reproduccion: Número medio de descendientes de cada cruce.
- Seleccion: Proporción de descendientes machos de los individuos mutados.

Para observar el desarrollo de la población crearemos una matriz denominada Population cuyo tamaño será de 3×Generaciones, donde cada fila corresponde a un genotipo y cada columna a una generación, rellenando la primera con los datos iniciales.

Para ir rellenando las columnas de dicha matriz, tenemos que seguir los siguientes pasos:

- Por cada picadura, será necesario coger una muestra de la población.
- Contabilizamos el número de machos totales de cada muestra con el fin de saber si existen individuos y poder comenzar con los cruces.
- Para cada muestra, hallamos el número de individuos de cada genotipo mediante las siguiente operación ya explicada en el modelo de Fisher:
 - Los individuos con genotipo XX vendrán determinados por: XX(n) = Reproduccion * XX(n-1)*

$$*\left(\frac{1}{2}*\frac{XY(n)}{XY(n-1)+XYM(n-1)}+(1-\mathtt{Seleccion})*\frac{XYM(n-1)}{XY(n-1)+XYM(n-1)}\right)$$

• Para los individuos con genotipo XY hacemos:

$$XY(n) = \operatorname{Reproduccion} *XX(n-1) * \frac{1}{2} * \frac{XY(n-1)}{XY(n-1) + XYM(n-1)}$$

• Para los organismos con genotipo XYM:

$$XYM(n) = \texttt{Reproduccion}*XX(n-1)*\texttt{Seleccion}*\frac{XY(n-1)}{XY(n-1) + XYM(n-1)}$$

- Creamos una nueva matriz denominada PopulationP con dimensión 3×Picaduras donde se guardará la cantidad de individuos de cada genotipo obtenida en los cruces de cada picadura.
- Sumamos las filas de la matriz PopulationP y obtendremos tres elementos (que serán el total de individuos de la generación en la que nos encontremos), que añadiremos a la columna correspondiente de la matriz Population.

Usamos deslizadores en este caso de las cinco variables (Reproducción, Seleccion, Generaciones, Muestra y Picaduras) para facilitar la obtención de los resultados.

Resultados del código

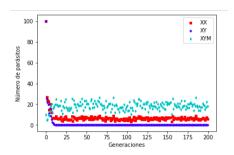


Figura 3.16: Con los valores de Muestra=100, Picaduras=25 y Seleccion=0.75, conseguiríamos que se extinga los genotipos XY y se llegaría a una cierta estabilidad en los organismos XX y XYM.

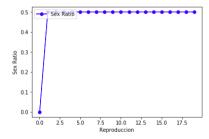


Figura 3.17: Evolución del ratio sexual respecto a Reproduccion, cuando Seleccion = 0.75, Picaduras = 20 y Muestra = 50.

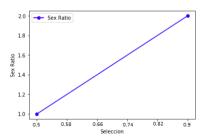


Figura 3.18: Evolucion del ratio sexual respecto al parámetro Seleccion, cuando Reproduccion = 3, Picaduras = 20 y Muestra = 50. El ratio experimenta un crecimiento lineal y constante respecto al parámentro Seleccion.

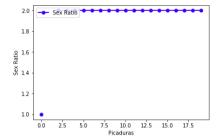


Figura 3.19: Evolución del ratio sexual respecto al parámetro Picaduras, cuando Seleccion = 0.75, Reproduccion = 3 y Muestra = 50.

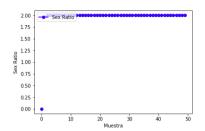


Figura 3.20: Evolución del sex ratio respecto al parámetro Muestra, cuando Seleccion = 0.75, Picaduras = 20 y Reproduccion = 3.

Gracias a este modelo y después de haber realizado muchas simulaciones finalmente sabemos que el tamaño de Muestra, Picaduras y Reproduccion interviene en el número de la población total, pero no influye en el ratio sexual. Cabe destacar que utilizando una muestra lo suficientemente pequeña o muy pocas picaduras, por probabilidad, los machos mutados no van a poder hacer frente a los XY. Si por el contrario usamos una muestra más grande y muchas picaduras, los XYM prosperan y conseguirán que los XY desaparezcan.

La variable Seleccion influirá directamente en la proporción de sexos (Figura 3.18).

3.2.2. Modelo de Hamilton con mutación ligada al cromosoma X

https://colab.research.google.com/drive/1CeRu8QGOW2Ch57zAuNnUCCFLzwGoNI_s

Desarrollo del modelo en Python

Introducimos los parámetros biológicos nuevamente, con la única diferencia respecto al modelo de Hamilton con mutación ligada al cromsoma Y que los genotipos son: XX, XXM, XXMM, XY y XYM.

Crearemos la matriz Population (que en este caso tiene tamaño 5×Generaciones) rellenando la primera columna con los datos iniciales. Para ir rellenando el resto de columnas, haremos lo siguiente:

• Extraemos de la población tantas muestras como picaduras.

- Para comenzar con los cruces, contabilizamos el número de machos totales.
- Para cada muestra, hallamos el número de individuos de cada genotipo mediante los siguientes pasos:
 - Creamos los tres vectores de proporciones (con las tres primeras filas de la Tabla A.1) y los multiplicamos de la siguiente forma: el primer vector por la cantidad de individuos con el genotipo XX, el segundo por el número de inviduos con el genotipo XXM y el último por la cantidad de inviduos con el genotipo XMXM.
 - Multiplicamos los cinco primeros elementos de cada vector por el número total de individuos con genotipo XY entre los machos totales de la muestra, y los últimos cinco elementos por el número total de individuos con genotipo XYM.
 - Multiplicamos todos los vectores por el valor de Reproducción y lo guardamos en la matriz z ya que los cruces estarían realizados.
 - Creamos la matriz PopulationP de dimensión 5×Picaduras donde en cada columna se almacenan los individuos resultantes de los cruces de cada picadura. El número de individuos con genotipo XX procedente de los cruces de cada muestra, serán el resultado de sumar la primera y sexta columna de la matriz z, la cantidad de individuos con genotipo XXM vendrá dado por la suma de las columnas segunda y séptima, la suma de la cuarta y octava columna será el número de individuos con genotipo XMXM, la cantidad de individuos con genotipo XY será la suma de las quinta y novena columna y, por último, el número de individuos con genotipo XMY vendrá dado por la suma de la sexta y décima columna.
- Una vez se hayan acabado las picaduras, sumamos cada fila de la matriz PopulationP por separado y la guardamos en la columna correspondiente de la matriz Population.

Creamos también los deslizadores (de las variables Generaciones, Picaduras, Muestra, Reproduccion y Seleccion) para facilitar las conclusiones.

Resultados del código

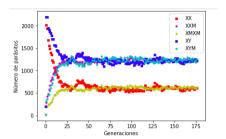


Figura 3.21: Con una Seleccion=0.50, Muestra = 50, Picaduras = 50 y Generaciones = 177, se llegaría a una estabilidad a partir de la generación 25.

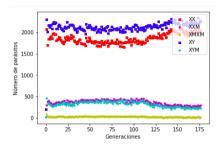


Figura 3.22: Si tomamos ahora Seleccion=0.75, los genotipos mutados no llegarán al número de parásitos de los no mutados.

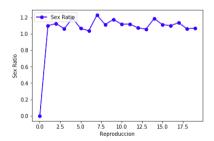


Figura 3.23: Evolución del ratio sexual respecto a Reproduccion, cuando Seleccion = 0.75, Picaduras = 20 y Muestra = 50. A partir del valor 2 del parámetro Reproduccion, el ratio sexual sufre variaciones entre 1 y 1.2.

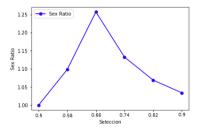


Figura 3.24: Evolución del ratio sexual respecto a Seleccion, cuando Reproduccion =3, Picaduras =20 y Muestra =50

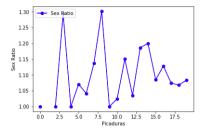


Figura 3.25: Evolución del ratio sexual respecto al parámetro Picaduras, cuando Selección = 0.75, Reproducción = 3 y Muestra = 50. Se observa que dependiendo del número de picaduras el ratio sexual varía entre 1 y 1.30.

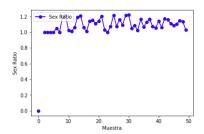


Figura 3.26: Evolución del ratio sexual respecto al parámetro Muestra, cuando Seleccion = 0.75, Picaduras = 20 y Muestra = 50. El ratio sexual se encuentra entre 1 y 1.2, exceptuando cuando la muestra es menor que 2, en cuyo caso la población se extingue.

Gracias a las Figuras 3.21 y 3.22, hemos contemplado cómo la 'ventaja' que poseen los mutados en el momento de reproducirse no afecta a los machos y hembras que no tienen mutación. Por el contrario, a medida que aumenta dicha 'ventaja', los genotipos que contienen la mutación disminuyen su número. En la Figura 3.24 observamos cómo el parámetro Seleccion consigue alcanzar la máxima diferencia entre ambos sexos en el intervalo [0.65, 0.70], a partir de ahí, dicha diferencia decrece hasta prácticamente no existir.

3.2.3. Modelo de Hamilton con mutación ligada a los autosomas

https://colab.research.google.com/drive/1QwwwfhdPKjA9XhiEa0g8cMKax3zXiEVA

Desarrollo del modelo en Python

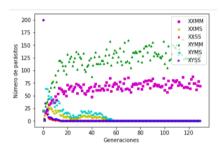
Empzamos con la introducción de los parámetros biológicos donde los genotipos en este caso son: XXMM, XXMS, XXSS, XYMM, XYMS y XYSS. Introducimos la matriz Population cuyo tamaño es 6×Generaciones y rellenaremos la primera columna con los datos iniciales. El resto de columnas las completamos de la siguiente forma:

- Realizamos tantas muestras de la población como picaduras.
- Contamos el número de machos totales con el fin de comenzar los cruces.

- Hallamos el número de individuos de cada genotipo para cada muestra de la siguiente manera:
 - Utilizamos los tres vectores de proporciones correspondientes a las tres primeras filas de las Tablas A.2, A.3 y A.4 unificadas.
 - Multiplicamos el primer vector por la cantidad de organismos XXMM, el segundo por el número de organismos con el genotipo XXMS, y el último por la cantidad de individuos con el genotipo XXSS.
 - Multiplicamos los seis primeros elementos de cada vector por los organismos con genotipo XYMM, los segundos seis elementos por el número de organismos con genotipo XYMS y los últimos seis por los individuos con genotipo XYSS; cada uno de ellos dividido entre el total de machos.
 - Multiplicamos nuevamente los tres vectores por el valor de Reproduccion y lo guardamos en la matriz z.
 - Creamos la matriz PopulationP de dimensión 6×Picaduras donde se almacenarán en cada columna el número de individuos resultante de los cruces de cada picadura. El número de individuos con genotipo XXMM serán el resultado de sumar la primera y séptima columna, la cantidad de organismos con genotipo XXMS serán la suma de la segunda y octava columna, la tercera y novena columna serán la suma de los organismos con genotipo XXSS resultantes, el número de organismos con genotipo XYMM serán la suma de la cuarta y décima columna, la cantidad de individuos con genotipo XYMS son la suma de la quinta y undécima columna y, por último, la suma de la sexta y duodécima columna es la suma de la cantidad de organismos con genotipo XYSS.
- Cuando hayan finalizado las picaduras, sumamos cada fila de la matriz PoopulationP por separado y la guardamos en la columna correspondiente de la matriz Population.

Utilizamos los deslizadores para la obtención de los resultados.

Resultados del código



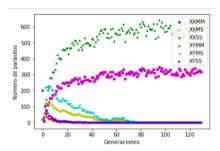


Figura 3.28: Cuando cambiamos a un valor de Muestra=26, el número de parásitos de los genotipos XXMM y XYMM aumentarán y el resto se extinguen.

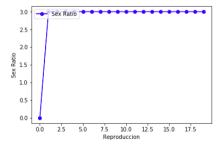


Figura 3.29: Evolución del ratio sexual respecto al parámetro Reproduccion, cuando Seleccion = 0.75, Picaduras = 20 y Muestra = 50.

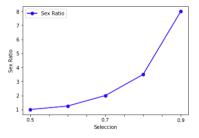
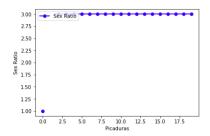
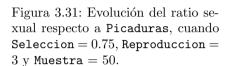


Figura 3.30: Evolución del ratio sexual respecto al parámetro Seleccion, cuando Reproduccion = 3, Picaduras = 20 y Muestra = 50.





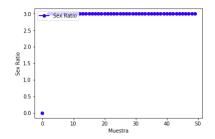


Figura 3.32: Evolución del ratio sexual respecto a Muestra, cuando Seleccion = 0.75, Reproduccion = 3 y Reproduccion = 3.

En estos resultados hemos podido comprobar que cuando la selección posee un valor mayor a 0.5, independientemente de cuáles sean los valores de la muestra, las picaduras y la reproducción (con un mínimo de 2), el resultado de la evolución será el mismo, cambiando únicamente la cantidad de parásitos.

Gracias a la Figura 3.30 comprendemos que cuanto más alta sea la ventaja que posea la mutación, mayor será la diferencia entre los machos y hembras. Cabe aclarar que esto no ocurre cuando el valor de Seleccion sea 1, en cuyo caso se extinguiría la población.

3.3. Comparación entre ambos modelos

3.3.1. Comparación con la mutación asociada al cromosoma Y

Del modelo de Fisher se concluye que cuando se produce un número mayor de machos que hembras, se favorecerá los genes que causan más hijas. Sin embargo, como se observa en la Figura 3.33, cuando la mutación está asociada al gen Y esto no ocurre.

El modelo de Hamilton acertó en afirmar que la selección puede alterar las proporciones de sexos bajo ciertas condiciones. Otra de las afirmaciones que se recogen en dicho modelo es que si separamos la población por parches se obtendrán un mayor número de hembras, pero esto no sucede debido a que en este caso la selección producida por la mutación ligada al cromosoma Y favorece la aparición de hijos machos en la descendencia.

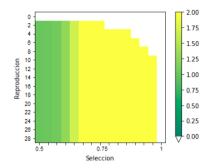


Figura 3.33: Modelo de Fisher: Ratio sexual respecto a los parámetros Reproduccion y Seleccion, cuando Generaciones = 50.

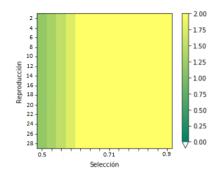


Figura 3.34: Modelo de Hamilton: Ratio sexual respecto a los parámetros Reproduccion y Seleccion, cuando Generaciones = 50, Picaduras = 50 y Muestra = 30.

3.3.2. Comparación con la mutación asociada al cromosoma X

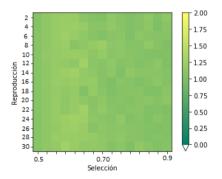


Figura 3.35: Modelo de Fisher: Ratio sexual respecto a los parámetros Reproduccion y Seleccion, cuando Generaciones = 50.

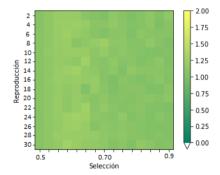


Figura 3.36: Modelo de Hamilton: Ratio sexual respecto a los parámetros Reproduccion y Seleccion, cuando Generaciones = 50, Picaduras = 50 y Muestra = 30.

Cuando la mutación está ligada al gen X, se producen pocas variaciones respecto al ratio sexual. Esto se debe a que en el cruce de machos XX con hembras XY no interviene la alteración de la proporción de sexos que posee la mutación.

3.3.3. Comparación con la mutación asociada a los autosomas

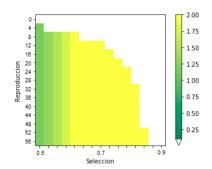


Figura 3.37: Modelo de Fisher: Ratio sexual respecto a los parámetros Reproduccion y Seleccion, cuando Generaciones = 50.

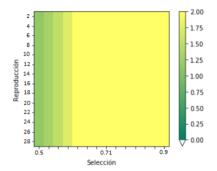


Figura 3.38: Modelo de Hamilton: Ratio sexual respecto a los parámetros Reproduccion y Seleccion, cuando Generaciones = 50, Picaduras = 50 y Muestra = 30.

La principal diferencia observada en las gráficas anteriores es que en el modelo de Fisher se llegará antes a la extinción de la especie que en el modelo de Hamilton. Esto puede deberse a que cuando separamos la población en pequeñas muestras se favorece la aparición de hembras. En este caso la mutación está en los autosomas y, al igual que ocurre cuando está en el cromosoma Y, contradice el modelo de Fisher debido a que se produce una alteración en el ratio sexual y por mucho que transcurran las generaciones no se consigue llegar a la proporción 1:1.

Conclusiones y trabajos futuros

4.1. Posibles ampliaciones

Como trabajo futuro se podría sugerir estudiar el caso de que la mutación afecte a la proporción de gametos que producen el sexo XX, ya que esta posibilidad ha sido obviada en la memoria. Seguidamente, también se podría trasladar dicho estudio a una población humana. Siendo esto un proceso más laborioso ya que deberíamos contemplar el hecho de que las sociedades actuales son mayoritariamente monógamas, por tanto, su índice de reproducción no sigue el patrón que se le adjudica a otros organismos.

4.2. Conclusiones

Después de un análisis global de los dos modelos introducidos en el trabajo, hemos extraído las siguientes valoraciones:

- Haciendo uso del modelo de Hamilton, se concluye que cuando se introduce una mutación que afecta a la proporción de gametos que produce el sexo masculino, la población puede sobrellevar mejor este cambio y tardaría más en extinguirse que si se aplicase el modelo de Fisher en las mismas condiciones.
- En algunos de los casos estudiados, se observa que el número de descendientes de cada cruce no influye en la perpetuación de la especie.
- Se observa que el ratio sexual es mayor (esto es, hay más machos que hembras) cuando la mutación está asociada al cromosoma Y que cuando está ligada al cromosoma X.

Apéndice

A.1. Código del Modelo de Fisher cuando se produce una mutación ligada al gen X

```
import matplotlib.pyplot as plt
import numpy as np
from pylab import *
from scipy.special import lambertw
from ipywidgets import interact, widgets
#Parámetros biológicos:
Genotipos = ['XX', 'XXM', 'XMXM', 'XY', 'XMY'] #Nombres de los
    genotipos
Iniciales = [200,20,20,200,20] #Condiciones iniciales de cada
    qenotipo
def plot_func (Reproduccion, S. Generaciones):
#Generaciones: Número de generaciones
#Reproduccion: Constante de reproducción (hijos por hembra)
#Seleccion: Constante de selección de machos para el genotipo
    mutante (XYM)
#Picaduras: Número de picaduras de mosquitos por generación
#Matriz que almacena el número de cada especie a lo largo de
    las generaciones:
Population = np. zeros ((len (Genotipos), Generaciones))
Population [:,0] = Iniciales
#Iniciamos un bucle donde ngen sea el número de la generación:
for ngen in range (1, Generaciones):
# A continuación creamos tres vectores con las proporciones
# de los cruces para posteriormente guardarlos en una matriz
u = [1/2, 0, 0, 1/2, 0, 0, 1/2, 0, 1/2, 0]
v = [1/4, (1-S)/2, 0, 1/4, S/2, 0, 1/4, (1-S)/2, 1/4, S/2]
\mathbf{w} = [0, 0, 1 - S, 0, S, 0, (1 - S), 0, 0, S]
```

```
z = np. zeros((3,10))
if sum(Population [:, ngen -1]) > 0: #comprobamos que hay
    parásitos en ngen-1
#Cruce de genotipos:
\operatorname{machosTotal} = \operatorname{Population} [3, \operatorname{ngen} -1] + \operatorname{Population} [4, \operatorname{ngen} -1]
hembrasTotal = Population [0, ngen-1] + Population [1, ngen-1] +
    Population [2, ngen -1]
if machosTotal*hembrasTotal > 0: #Creamos la condición para
    saber si existen parasitos
#Iniciamos los cruces:
for i in range (10):
u[i] = u[i] * (Population[0, ngen-1])
v[i] = v[i] * (Population[1, ngen - 1])
w[i] = w[i] * (Population [2, ngen - 1])
for j in range (5):
u[i] = u[i]*(Population[3, ngen-1]/machosTotal)
v[j] = v[j]*(Population[3, ngen-1]/machosTotal)
w[j] = w[j]*(Population[3, ngen-1]/machosTotal)
for k in range (5):
u[k+5] = u[k+5]*(Population[4, ngen-1]/machosTotal)
v[k+5] = v[k+5]*(Population [4, ngen-1]/machosTotal)
w[k+5] = w[k+5]*(Population [4, ngen-1]/machosTotal)
z[0,:] = u
z[1,:] = v
z[2,:] = w
Population [0, ngen] = Reproduccion * (sum(z[:,0]) + sum(z[:,5]))
Population [1, ngen] = \text{Reproduccion} * (sum(z[:,1]) + sum(z[:,6]))
Population [2, ngen] = Reproduccion * (sum(z[:,2]) + sum(z[:,7]))
Population [3, ngen] = \text{Reproduccion} * (sum(z[:,3]) + sum(z[:,8]))
Population [4, ngen] = Reproduccion * (sum(z[:,4]) + sum(z[:,9]))
else:
Population [:, ngen] = [-0.2, 0, 0, 0, 0, 0]
#Representamos los resultados
fig = plt.figure()
ax1 = fig.add_subplot(111)
ax1. scatter (range (Generaciones), Population [0,], s=10, c='b',
    marker="s", label='XX')
```

```
ax1. scatter (range (Generaciones), Population [1,], s=10, c='r',
   marker="o", label='XXM')
ax1.scatter(range(Generaciones), Population[2,], s=10, c='g',
   marker="d", label='XMXM')
ax1.scatter(range(Generaciones), Population[3,], s=10, c='y',
   marker="s", label='XY')
ax1.scatter(range(Generaciones), Population[4,], s=10, c='k',
   marker="o", label='XMY')
plt.xlabel('Generaciones')
plt.legend(loc='upper_right');
plt.ylabel('Número_de_parásitos')
#Creamos los deslizadores
interact (plot_func,
Reproduccion=widgets.FloatSlider(min=0.1, max=100, step=0.5,
    value=0.7, description= 'Reproducción'),
S=widgets.FloatSlider(min=0.5, max=1, step=0.05, value=0.01,
   description='Selección'),
Generaciones=widgets.IntSlider(min=30, max=150, step=1, value
   =15, description='Generaciones'),
plt.show()
```

A.2. Código del Modelo de Fisher cuando se produce una mutación ligada al gen Y

```
import matplotlib.pyplot as plt
import numpy as np
from pylab import *
from scipy.special import lambertw
from matplotlib import pyplot as plt
from ipywidgets import interact, widgets
#Parámetros biológicos:
Genotipos = ['XX', 'XY', 'XYM'] #Nombres de los genotipos
Iniciales = [2000,2000,200] #Conditiones iniciales de cada
   genotipo
def plot_func (Reproduccion, Seleccion, Generaciones):
#Generaciones: Número de generaciones
#Reproduccion: Constante de reproducción (hijos por hembra)
#Seleccion: Constante de selección de machos para el genotipo
   mutante (XYM)
#Picaduras: Número de picaduras de mosquitos por generación
#Matriz que almacena el número de cada especie a lo largo de
    las \ generaciones:
Population = np. zeros ((len (Genotipos), Generaciones))
```

```
Population [:,0] = Iniciales
#Iniciamos un bucle donde ngen sea el número de la generación:
for ngen in range (1, Generaciones):
if sum(Population [:, ngen -1]) > 0: #comprobamos que hay
    parásitos en nqen-1
#Cruce de genotipos:
\operatorname{machosTotal} = \operatorname{Population}[1, \operatorname{ngen} - 1] + \operatorname{Population}[2, \operatorname{ngen} - 1]
hembrasTotal = Population [0, ngen - 1]
if machosTotal*hembrasTotal > 0:#Creamos la condición para
    saber si existen parasitos
#Iniciamos los cruces
Population [0, ngen] = Reproduccion*Population <math>[0, ngen-1]*(0.5*
    Population [1, ngen-1]/machosTotal + (1-Seleccion)*
    Population [2, ngen-1]/machosTotal)
Population [1, ngen] = Reproduccion*Population <math>[0, ngen-1]*(1/2)*
    Population [1, ngen - 1]/machosTotal
Population [2, ngen] = Reproduccion * Population <math>[0, ngen - 1] *
    Selection * Population [2, ngen-1]/machosTotal
else:
Population [:, ngen] = [-0.2, 0, 0, 0, 0, 0]
#Representamos los resultados
fig = plt.figure()
ax1 = fig.add_subplot(111)
ax1.scatter(range(Generaciones), Population[0,], s=10, c='b',
    marker="s", label='XX')
ax1.scatter(range(Generaciones), Population[1,], s=10, c='r',
    marker="o", label='XY')
ax1. scatter (range (Generaciones), Population [2,], s=10, c='g',
    marker="d", label='XYM')
plt.xlabel('Generaciones')
plt.legend(loc='upper_right');
plt.ylabel('Número_de_parásitos')
#Creamos los deslizadores
interact (plot_func,
Reproduccion=widgets.FloatSlider(min=1, max=5, step=0.5, value
    =0.7, description= 'Reproducción'),
Selection=widgets. FloatSlider (min=0.5, max=1, step=0.05, value
    =0.01, description='Selección'),
Generaciones=widgets.IntSlider(min=30, max=150, step=1, value
    =15, description='Generaciones'),
plt.show()
```

A.3. Código del Modelo de Fisher cuando se produce una mutación ligada a los Autosomas

```
import matplotlib.pyplot as plt
import numpy as np
from pylab import *
from scipy.special import lambertw
from matplotlib import pyplot as plt
from ipywidgets import interact, widgets
#Parámetros biológicos:
Genotipos = ['XXMM', 'XXMS', 'XXSS', 'XYMM', 'XYMS', 'XYSS'] #
    Nombres de los genotipos
Iniciales = [20,20,200,20,20,200] #Condiciones iniciales de
    cada genotipo
def plot_func (Reproduccion, S, Generaciones):
#Generaciones: Número de generaciones
#Reproduccion: Constante de reproducción (hijos por hembra)
#Seleccion: Constante de selección de machos para el genotipo
    mutante (XYM)
#Picaduras: Número de picaduras de mosquitos por generación
#Matriz que almacena el número de cada especie a lo largo de
    las \ generaciones:
Population = np. zeros ((len (Genotipos), Generaciones))
Population [:,0] = Iniciales
S=Selection
#Iniciamos un bucle donde ngen sea el número de la generación:
for ngen in range (1, Generaciones):
# A continuación creamos tres vectores con las proporciones de
     los cruces para posteriormente guardarlos en una matriz
u = [1-S, 0, 0, S, 0, 0, (1-S)/2, (1-S)/2, 0, S/2, S]
    /2,0,0,1/2,0,0,1/2,0
v = [(1-S)/2, (1-S)/2, 0, S/2, S/2, 0, (1-S)/4, (1-S)/2, (1-S)/4, S/4, S]
    /2,S/4,0,1/4,1/4,0,1/4,1/4
w = [0,1-S,0,0,S,0,0,(1-S)/2,(1-S)/2,0,S/2,S]
    /2.0.0.1/2.0.0.1/2
z = np. zeros((3,18))
if sum(Population [:, ngen -1]) > 0: #comprobamos que hay
    parásitos en ngen-1
#Cruce de genotipos:
hembrasTotal = Population [0, ngen-1] + Population [1, ngen-1] +
    Population [2, ngen - 1]
\operatorname{machosTotal} = \operatorname{Population} [3, \operatorname{ngen} -1] + \operatorname{Population} [4, \operatorname{ngen} -1] +
    Population [5, ngen - 1]
if machosTotal*hembrasTotal > 0:#Creamos la condición para
    saber si existen parasitos
#Iniciamos los cruces:
```

```
for i in range (18):
u[i] = u[i] * (Population[0, ngen-1])
v[i] = v[i]*(Population[1, ngen-1])
w[i] = w[i] * (Population [2, ngen - 1])
for j in range (6):
u[j] = u[j]*(Population[3, ngen-1]/machosTotal)
v[j] = v[j]*(Population[3, ngen-1]/machosTotal)
w[j] = w[j]*(Population[3, ngen-1]/machosTotal)
for k in range (6):
u[k+6] = u[k+6]*(Population[4, ngen-1]/machosTotal)
v[k+6] = v[k+6]*(Population[4, ngen-1]/machosTotal)
w[k+6] = w[k+6]*(Population [4, ngen-1]/machosTotal)
for 1 in range (6):
u[l+12] = u[l+12]*(Population[5, ngen-1]/machosTotal)
v[l+12] = v[l+12]*(Population[5, ngen-1]/machosTotal)
w[l+12] = w[l+12]*(Population [5, ngen-1]/machosTotal)
z[0,:] = u
z[1,:] = v
z[2,:] = w
Population [0, ngen] = Reproduccion * (sum(z[:,0]) + sum(z[:,6]))
Population[1, ngen] = Reproduccion * (sum(z[:,1]) + sum(z[:,7]))
Population [2, ngen] = \text{Reproduccion} * (sum(z[:,2]) + sum(z[:,8]))
Population [3, ngen] = Reproduccion * (sum(z[:,3])+sum(z[:,9]))
Population [4, ngen] = Reproduccion * (sum(z[:,4]) + sum(z[:,10]))
Population [5, ngen] = Reproduccion * (sum(z[:,5]) + sum(z[:,11]))
PopulationTotal = Population[0, ngen] + Population[1, ngen] +
    Population [2, ngen] + Population [3, ngen] + Population [4,
    ngen ] + Population [5, ngen]
else:
Population [:, ngen] = [-0.2, 0, 0, 0, 0, 0]
#Representamos los resultados
fig = plt.figure()
ax1 = fig.add\_subplot(111)
ax1.scatter(range(Generaciones), Population[0,], s=10, c='b',
    marker="s", label='XXMM')
ax1.scatter(range(Generaciones), Population[1,], s=10, c='r',
    marker="o", label='XXMS')
ax1.scatter(range(Generaciones), Population[2,], s=10, c='g',
    marker="o", label='XXSS')
ax1.scatter(range(Generaciones), Population[3,], s=10, c='y',
    marker="s", label='XYMM')
```

```
ax1. scatter (range (Generaciones), Population [4,], s=10, c='k',
   marker="o", label='XYMS')
ax1. scatter (range (Generaciones), Population [5,], s=10, c='g',
   marker="d", label='XYSS')
plt.legend(loc='upper_right');
plt.xlabel('Generaciones')
plt.ylabel('Número_de_parásitos')
#Creamos los deslizadores
interact (plot_func.
Reproduccion=widgets.FloatSlider(min=0.1, max=100, step=0.5,
    value=0.7, description= 'Reproducción'),
S=widgets.FloatSlider(min=0.5, max=1, step=0.05, value=0.01,
   description='Selección'),
Generaciones=widgets.IntSlider(min=30, max=150, step=1, value
   =15, description='Generaciones'),
plt.show()
```

A.4. Código del Modelo de Hamilton cuando se produce una mutación ligada al gen X

```
import numpy as np
from pylab import *
from scipy.special import lambertw
from matplotlib import pyplot as plt
from ipywidgets import interact, widgets
#Parámetros biológicos:
Genotipos = ['XX', 'XXM', 'XMXM', 'XY', 'XYM'] #Nombres de los
    qenotipos
Iniciales = [200,20,20,200,20] #Conditiones iniciales de cada
def plot_func (Reproduccion, S, Generaciones, Muestra,
   Picaduras):
#Generaciones: Número de generaciones
#Reproduccion: Constante de reproducción (hijos por hembra)
#Seleccion: Constante de selección de machos para el genotipo
   mutante (XYM)
#Picaduras: Número de picaduras de mosquitos por generación
#Muestra: Número de parásitos de la población que se lleva
   cada mosquito
#Creamos una matriz que almacena el número de cada especie a
    lo largo de las generaciones:
Population = np. zeros ((len (Genotipos), Generaciones))
```

```
Population [:,0] = Iniciales
#Iniciamos un bucle donde ngen sea el número de la generación:
for ngen in range (1, Generaciones):
#Creamos una matriz donde se van a quardar la cantidad de cada
     genotipo en cada picadura:
Population P = np. zeros ((len (Genotipos), Picaduras))
#Iniciamos un bucle donde npic sea el número de la picada de
    los mosquitos:
for npic in range (1, Picaduras):
# A continuación creamos tres vectores con las proporciones de
     los cruces para posteriormente guardarlos en una matriz
u = [1/2, 0, 0, 1/2, 0, 0, 1/2, 0, 1/2, 0]
v = [1/4, (1-S)/2, 0, 1/4, S/2, 0, 1/4, (1-S)/2, 1/4, S/2]
\mathbf{w} = [0, 0, 1 - S, 0, S, 0, (1 - S), 0, 0, S]
z = np. zeros((3,10))
if sum(Population [:, ngen-1]) > 0: #comprobamos que hay
    parásitos en nqen-1
#Tomamos la muestra de los mosquitos de forma aleatoria:
muestra = np.random.choice(Genotipos, Muestra, p = Population
    [:, ngen-1]/sum(Population[:, ngen-1])
\#Creamos\ las\ significantes\ variables\ para\ contabilizar\ la
    cantidad de cada especie obtenida:
cantXX = sum(muestra=Genotipos[0])
cantXXM = sum(muestra=Genotipos[1])
cantXMXM = sum(muestra=Genotipos[2])
cantXY = sum(muestra=Genotipos[3])
cantXYM = sum(muestra = Genotipos[4])
#Cruce de genotipos:
machosTotal = cantXY + cantXYM
hembrasTotal = cantXX + cantXXM + cantXMXM
if machosTotal*hembrasTotal > 0: #Creamos la condición para
    saber si existen parasitos
#Iniciamos los cruces:
for i in range (10):
u[i] = u[i] * (cantXX)
v[i] = v[i] * (cantXXM)
w[i] = w[i] * (cantXMXM)
for j in range (5):
u[j] = u[j]*(cantXY/machosTotal)
v[j] = v[j]*(cantXY/machosTotal)
w[j] = w[j] * (cantXY/machosTotal)
for k in range (5):
u[k+5] = u[k+5]*(cantXYM/machosTotal)
```

```
v[k+5] = v[k+5]*(cantXYM/machosTotal)
w[k+5] = w[k+5]*(cantXYM/machosTotal)
z[0,:] = u
z[1,:] = v
z[2,:] = w
Population P[0, npic] = Reproduccion * (sum(z[:,0]) + sum(z[:,5]))
Population P[1, npic] = Reproduccion * (sum(z[:,1]) + sum(z[:,6]))
Population P[2, npic] = Reproduccion * (sum(z[:,2]) + sum(z[:,7]))
Population P[3, npic] = Reproduccion * (sum(z[:,3])+sum(z[:,8]))
PopulationP [4, npic] = Reproduccion * (sum(z[:,4]) + sum(z[:,9]))
else:
PopulationP[:, npic] = [0,0,0,0,0]
Population [0, ngen] = sum(PopulationP[0,:])
Population [1, ngen] = sum(PopulationP[1,:])
Population [2, ngen] = sum(PopulationP[2,:])
Population [3, ngen] = sum(PopulationP[3,:])
Population [4, ngen] = sum(PopulationP[4,:])
#Representamos los resultados
fig = plt.figure()
ax1 = fig.add\_subplot(111)
ax1.scatter(range(Generaciones), Population[0,], s=10, c='r',
   marker="s", label='XX')
ax1.scatter(range(Generaciones), Population[1,], s=10, c='m',
   marker="o", label='XXM')
ax1.scatter(range(Generaciones), Population[2,], s=10, c='y',
   marker="d", label='XMXM')
ax1.scatter(range(Generaciones), Population[3,], s=10, c='b',
   marker="s", label='XY')
ax1.scatter(range(Generaciones), Population[4,], s=10, c='c',
   marker="o", label='XYM')
plt.xlabel('Generaciones')
plt.legend(loc='upper_right')
plt.ylabel('Número_de_parásitos')
#Creamos los deslizadores
interact (plot_func,
Reproduccion=widgets.FloatSlider(min=0, max=150, step=0.5,
   value=0.7, description= 'Reproducción'),
S=widgets.FloatSlider(min=0.5, max=1, step=0.05, value=0.01,
   description='Selección'),
Generaciones=widgets.IntSlider(min=10, max=250, step=1, value
   =15, description='Generaciones'),
```

```
Muestra=widgets.IntSlider(min=1, max=50, step=1, value=15,
    description='Muestra'),
Picaduras=widgets.IntSlider(min=25, max=150, step=1, value=15,
    description='Picaduras'),
)
plt.show()
```

A.5. Código del Modelo de Hamilton cuando se produce una mutación ligada al gen Y

```
import numpy as np
from pylab import *
from scipy.special import lambertw
from matplotlib import pyplot as plt
from ipywidgets import interact, widgets
#Parámetros biológicos:
Genotipos = ['XX', 'XY', 'XYM'] #Nombres de los genotipos
Iniciales = [100,100,10] #Condiciones iniciales de cada
   genotipo
Generaciones = 30 #Número de generaciones
def plot_func (Reproduccion, Seleccion, Generaciones, Muestra,
   Picaduras):
#Generaciones: Número de generaciones
#Reproducción: Constante de reproducción (hijos por hembra)
#Seleccion: Constante de selección de machos para el genotipo
   mutante (XYM)
#Picaduras: Número de picaduras de mosquitos por generación
#Muestra: Número de parásitos de la población que se lleva
   cada mosquito
#Matriz que almacena el número de cada especie a lo largo de
   las generaciones:
Population = np. zeros ((len (Genotipos), Generaciones))
Population [:,0] = Iniciales
#Creamos una matriz donde se van a guardar la cantidad de cada
     genotipo en cada picadura:
PopulationP = np. zeros ((len (Genotipos), Picaduras))
#Iniciamos un bucle donde ngen sea el número de la generación:
for ngen in range (1, Generaciones):
if sum(Population [:, ngen -1]) >3:
#Iniciamos un bucle donde npic sea el número de la picada de
   los mosquitos:
for npic in range (1, Picaduras):
#Tomamos la muestra de los mosquitos de forma aleatoria:
```

```
muestra = np.random.choice (Genotipos, Muestra, p = [Population
   [0, ngen-1]/sum(Population[:, ngen-1]), Population[1, ngen]
   -1]/sum(Population [:, ngen -1]), Population [2, ngen -1]/sum(
   Population [:, ngen -1])
#Creamos las siguientes variables para contabilizar la
    cantidad de cada especie obtenida:
cantXX = sum(muestra = Genotions[0])
cantXY = sum(muestra=Genotipos[1])
cantXYM = sum (muestra=Genotipos [2])
machosTotal = cantXY + cantXYM
hembrasTotal = cantXX
if machosTotal*hembrasTotal > 0: #Creamos la condición para
    saber si existen parasitos
#Iniciamos los cruces
PopulationP[0, npic] = Reproduccion*cantXX*(0.5*cantXY/(cantXY
   + cantXYM) + (1-Selection)*cantXYM/(cantXY + cantXYM))
PopulationP[1, npic] = Reproduccion*cantXX*0.5*cantXY/(cantXY +
    cantXYM)
PopulationP[2, npic] = Reproduccion*cantXX*Seleccion*cantXYM/(
   cantXY + cantXYM)
else:
PopulationP[:, npic] = [0,0,0]
Population [0, ngen] = sum(PopulationP[0,:])
Population [1, ngen] = sum(PopulationP[0,:])
Population [2, ngen] = sum(PopulationP[0,:])
Population [:, ngen] = [0, 0, 0]
#Representamos los resultados
fig = plt.figure()
ax1 = fig.add_subplot(111)
ax1.scatter(range(Generaciones), Population[0,], s=10, c='r',
   marker="s", label='XX')
ax1.scatter(range(Generaciones), Population[1,], s=10, c='b',
   marker="o", label='XY')
ax1.scatter(range(Generaciones), Population[2,], s=10, c='c',
   marker="d", label='XYM')
plt.legend(loc='upper_right');
plt.xlabel('Generaciones')
plt.ylabel('Número_de_parásitos')
#Creamos los deslizadores
interact (plot_func,
Reproduccion=widgets.FloatSlider(min=1, max=15, step=0.5,
   value=0.7, description= 'Reproducción'),
```

```
Seleccion=widgets.FloatSlider(min=0.5, max=1, step=0.05, value =0.01, description='Selección'),

Generaciones=widgets.IntSlider(min=10, max=200, step=1, value =15, description='Generaciones'),

Muestra=widgets.IntSlider(min=1, max=300, step=1, value=15, description='Muestra'),

Picaduras=widgets.IntSlider(min=25, max=250, step=1, value=15, description='Picaduras'),

)
plt.show()
```

A.6. Código del Modelo de Hamilton cuando se produce una mutación ligada a los Autosomas

```
import numpy as np
from pylab import *
from scipy.special import lambertw
from matplotlib import pyplot as plt
from ipywidgets import interact, widgets
#Parámetros biológicos:
Genotipos = ['XXMM', 'XXMS', 'XXSS', 'XYMM', 'XYMS', 'XYSS'] #
    Nombres de los genotipos
Iniciales = [20,20,200,200,200] #Conditiones iniciales de
    cada genotipo
def plot_func (Reproduccion, S, Generaciones, Muestra,
    Picaduras):
#Generaciones: Número de generaciones
#Reproducción: Constante de reproducción (hijos por hembra)
#Seleccion: Constante de selección de machos para el genotipo
    mutante (XYM)
#Picaduras: Número de picaduras de mosquitos por generación
#Muestra: Número de parásitos de la población que se lleva
    cada mosquito
#Matriz que almacena el número de cada especie a lo largo de
    las generaciones:
Population = np. zeros ((len (Genotipos), Generaciones))
Population [:,0] = Iniciales
#Iniciamos un bucle donde ngen sea el número de la generación:
for ngen in range (1, Generaciones):
#Iniciamos un bucle donde npic sea el número de la picada de
    los mosquitos:
PopulationP = np. zeros ((len (Genotipos), Picaduras))
for npic in range (1, Picaduras):
```

```
# A continuación creamos tres vectores con las proporciones de
     los cruces para posteriormente guardarlos en una matriz
u = [1-S, 0, 0, S, 0, 0, (1-S)/2, (1-S)/2, 0, S/2, S]
   /2,0,0,1/2,0,0,1/2,0
v = [(1-S)/2, (1-S)/2, 0, S/2, S/2, 0, (1-S)/4, (1-S)/2, (1-S)/4, S/4, S]
    /2, S/4, 0, 1/4, 1/4, 0, 1/4, 1/4
w = [0,1-S,0,0,S,0,0,(1-S)/2,(1-S)/2,0,S/2,S]
   /2,0,0,1/2,0,0,1/2
z = np. zeros((3,18))
if sum(Population [:, ngen -1]) > 0: #comprobamos que hay
    parásitos en ngen-1
#Tomamos la muestra de los mosquitos de forma aleatoria:
muestra = np.random.choice(Genotipos, Muestra, p = Population
    [:, ngen-1]/sum(Population[:, ngen-1])
#Creamos las siguientes variables para contabilizar la
    cantidad de cada especie obtenida:
cantXXMM = sum(muestra = Genotipos[0])
cantXXMS = sum(muestra=Genotipos[1])
cantXXSS = sum(muestra=Genotipos[2])
cantXYMM = sum(muestra=Genotipos[3])
cantXYMS = sum(muestra=Genotipos [4])
cantXYSS = sum(muestra = Genotipos [5])
#Cruce de genotipos:
machosTotal = cantXYMM + cantXYMS + cantXYSS
hembrasTotal = cantXXMM + cantXXMS + cantXXSS
if machosTotal*hembrasTotal > 0: #Creamos la condición para
    saber si existen parasitos
#Iniciamos los cruces:
for i in range (18):
u[i] = u[i] * (cantXXMM)
v[i] = v[i] * (cantXXMS)
w[i] = w[i] * (cantXXSS)
for j in range (6):
u[j] = u[j] * (cantXYMM/machosTotal)
v[j] = v[j] * (cantXYMM/machosTotal)
w[j] = w[j] * (cantXYMM/machosTotal)
for k in range (6):
u[k+6] = u[k+6]*(cantXYMS/machosTotal)
v[k+6] = v[k+6]*(cantXYMS/machosTotal)
w[k+6] = w[k+6]*(cantXYMS/machosTotal)
for 1 in range (6):
u[1+12] = u[1+12]*(cantXYSS/machosTotal)
v[1+12] = v[1+12]*(cantXYSS/machosTotal)
```

```
w[1+12] = w[1+12]*(cantXYSS/machosTotal)
z[0,:] = u
z[1,:] = v
z[2,:] = w
Population P[0, npic] = Reproduccion * (sum(z[:,0]) + sum(z[:,6]))
PopulationP[1, npic] = Reproduccion * (sum(z[:,1])+sum(z[:,7]))
PopulationP[2, npic] = Reproduccion * (sum(z[:,2])+sum(z[:,8]))
Population P[3, npic] = Reproduccion * (sum(z[:,3])+sum(z[:,9])
Population P[4, npic] = Reproduccion * (sum(z[:,4])+sum(z[:,10])
Population P[5, npic] = Reproduccion * (sum(z[:,5])+sum(z[:,11])
else:
PopulationP[:, npic] = [0,0,0,0,0,0]
Population [0, ngen] = sum(PopulationP[0,:])
Population [1, ngen] = sum(PopulationP[1,:])
Population [2, ngen] = sum(PopulationP[2,:])
Population [3, ngen] = sum(PopulationP[3,:])
Population [4, ngen] = sum(PopulationP[4,:])
Population [5, ngen] = sum(PopulationP[5,:])
#Representamos los resultados
fig = plt.figure()
ax1 = fig.add\_subplot(111)
ax1.scatter(range(Generaciones), Population[0,], s=10, c='m',
   marker="s", label='XXMM')
ax1. scatter (range (Generaciones), Population [1,], s=10, c='y',
   marker="o", label='XXMS')
ax1.scatter(range(Generaciones), Population[2,], s=10, c='r',
   marker="d", label='XXSS')
ax1. scatter (range (Generaciones), Population [3,], s=10, c='g',
   marker="``", label='XYMM')
ax1.scatter(range(Generaciones), Population[4,], s=10, c='c',
   marker="<", label='XYMS')
ax1.scatter(range(Generaciones), Population[5,], s=10, c='b',
   marker=">", label='XYSS')
plt.legend(loc='upper_right');
plt.xlabel('Generaciones')
plt.ylabel('Número_de_parásitos')
#Creamos los deslizadores
interact (plot_func,
Reproduccion=widgets.FloatSlider(min=1, max=50, step=0.5,
    value=0.7, description= 'Reproducción'),
```

```
S=widgets.FloatSlider(min=0.5, max=1, step=0.05, value=0.01,
    description='Selección'),
Generaciones=widgets.IntSlider(min=10, max=150, step=1, value
    =15, description='Generaciones'),
Muestra=widgets.IntSlider(min=1, max=50, step=1, value=15,
    description='Muestra'),
Picaduras=widgets.IntSlider(min=25, max=150, step=1, value=15,
    description='Picaduras'),
)
plt.show()
```

A.7. Tablas de proporciones

En los cruces entre genotipos podemos obtener toda la variedad de descendientes posibles, cada uno de ellos con su probabilidad. Para poder realizar el código hemos hecho manualmente todos los cruces posibles (solamente cuando la mutacion esta asociada al cromosoma X y a los autosomas) con el fin de poder determinar en cuales de ellos afecta la variable Seleccion, denotada como S. En las siguientes tablas hemos colocados las hembras en la columna de la izquierda y a los machos en la fila superior, posteriormente hemos comenzado con los cruces colocando las probabilidades obtenidas de los descendientes en la fila que se encuentre la progenitora y debajo de las columnas de su progenitor. El orden viene establecido por la última fila.

Tabla 11.1. Tabla de proporciones										
	XY				XMY					
XX	$\frac{1}{2}$	0	0	$\frac{1}{2}$	0	0	$\frac{1}{2}$	0	$\frac{1}{2}$	0
XXM	$\frac{1}{4}$	$\frac{1-S}{2}$	0	$\frac{1}{4}$	$\frac{S}{2}$	0	$\frac{\overline{1}}{4}$	$\frac{1-S}{2}$	$\frac{\overline{1}}{4}$	$\frac{S}{2}$
XMXM	0	0	1-S	0	S	0	1-S	0	0	S
	XX	XXM	XMXM	XY	XYM	XX	XXM	XMXM	XY	XYM

Tabla A.1: Tabla de proporciones

Tabla A.2: Tabla de proporciones de los cruces de hembra con XYMM

	XYMM					
XXMM	1-S	0	0	S	0	0
XXMS	$\frac{1-S}{2}$	$\frac{1-S}{2}$	0	$\frac{S}{2}$	$\frac{S}{2}$	0
XXSS	0	1-S	0	0	\bar{S}	0
	XXMM	XXMS	XXSS	XYMM	XYMS	XYSS

Tabla A.3: Tabla de proporciones de los cruces de hembra con XYMS

	XYMS					
XXMM	$\frac{1-S}{2}$	$\frac{1-S}{2}$	0	$\frac{S}{2}$	$\frac{S}{2}$	0
XXMS	$\frac{1-S}{4}$	$\frac{1-S}{2}$	$\frac{1-S}{4}$	$\frac{S}{4}$	$\frac{S}{2}$	$\frac{S}{4}$
XXSS	0	$\frac{1-S}{2}$	$\frac{1-S}{2}$	0	$\frac{S}{2}$	$\frac{S}{2}$
	XXMM	XXMS	XXSS	XYMM	XYMS	XYSS

Tabla A.4: Tabla de proporciones de los cruces de hembra con XYSS

	XYSS						
XXMM	0	$\frac{1}{2}$	0	0	$\frac{1}{2}$	0	
XXMS	0	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	0	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	
XXSS	0	0	$\frac{1}{2}$	0	0	$\frac{1}{2}$	
	XXMM	XXMS	XXSS	XYMM	XYMS	XYSS	

Bibliografía

- [1] NEAL, A. Sex Ratio Theory. Consultado en https://www.uvm.edu/~aneal/sexratio.html
- [2] Hamilton, W.D. (1967) Extraordinary Sex Ratios: A sex-ratio theory for sex linkage and inbreeding has new implications in cytogenetics and entomology. Consultado en http://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/download?doi=10.1.1.464.5709&rep=rep1&type=pdf
- [3] Idris, I. (2014) Learning Numpy Array: Supercharge your scientific Python computations by undertanding how to use the Numpy library effectively. Packt Publishing.
- [4] HUNTER, J. (2019) Interpolations for imshow/matshow. Consultado en https://matplotlib.org/3.1.0/gallery/images_contours_and_fields/interpolation_methods.html
- [5] OSBORNE, M. J. (1996) Darwin, Fisher, and a theory of the evolution of the sex ratio. Manuscrito no publicado. Consultado en https://www.economics.utoronto.ca/osborne/research/sexratio.pdf
- [6] Neal, A., Taylor, P. (2014) Local mate competition and transmission bottlenecks: A new model for understanding malaria parasite and other sex ratios. Journal of Theoretical Biology 363: 381-389.

Sex ratio in populations with a possible mutation



Rubén Sepúlveda González

Facultad de Ciencias · Sección de Matemáticas Universidad de La Laguna alu0100991574@ull.edu.es

Abstract

The objective of this work is to study the possibility that exist biological populations with the proportions between both sex different to 1:1. Therefore we will assume the existence of a mutation that can change the sex ratio (male: female) of the offspring of the individual who carries it. This mutation could not only be associated to the sex chromosomes X and Y, but also to the non-sexual ones (autosomes). We will look at two possible scenarios: highly related populations (Fisher model) and subdivided and isolated populations (Hamilton model). Python has been chosen as the programming language to reach these objectives under the different scenarios.

1. Mathematical models

The first model of sex ratio theory is generally attributed to Fisher (1935) and is commonly referred to as "Fisherian Sex Ratio Theory", but a similar argument was proposed by Darwin in 1871, and a mathematical model of the fitness consequences of sex ratio was developed by Karl Dissing in 1884.

FISHER MODEL

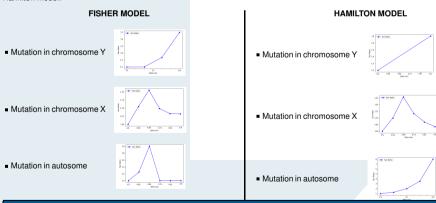
Fisherian Sex Ratio Theory predicts that selection will lead to equal investment in male and female offspring. If sons and daughters take the same investment in resources to produce each individual offspring, the population sex ratio should be 1:1. If sons and daughters differ in their cost to produce, the population sex ratio will differ from 1:1, with equal total effort to males and females.

HAMILTON MODEL

Hamilton recognized that selection may favor population sex ratios with unequal investment in males and females under some conditions. For example, more females than males are expected in populations that are separated into many patches in which mating occurs mainly among highly related individuals.

2. Our research

We are going to introduce a mutation in a parasites population. Our mutation is a mutation that affects to sex ratio, i.e., it modifes the relation between the number of males and females inside the population. We are going to show our results using Fisher model and Hamilton model.



3. Conclusions

To sum up, Fisher model says that when a greater number of males than females is produced, the genes that cause more daughters will be favored. However, this will not happen when there is a mutation that is able to change the sex ratio. Hamilton model says that when the population is divided into subpopulations, a greater number of females than males will be obtained, but this does not happen if there is a mutation that help the appearance of male children in the offspring.

References

- [1] NEAL, A. Sex Ratio Theory Departament of Biology, University of Vermont.
- [2] HAMILTON, W.D. (1967) Extraordinary Sex Ratios: A sex-ratio theory for sex linkage and inbreeding has new implications in cytogenetics and entomology.