

TFRT-5112

INKOMPATIBILITETSLOCUS:
BERÄKNING AV ALLELFREKVENSER
I EN RÖDKLÖVERPOPULATION

Lars Johansson

RE-112 juli 1972

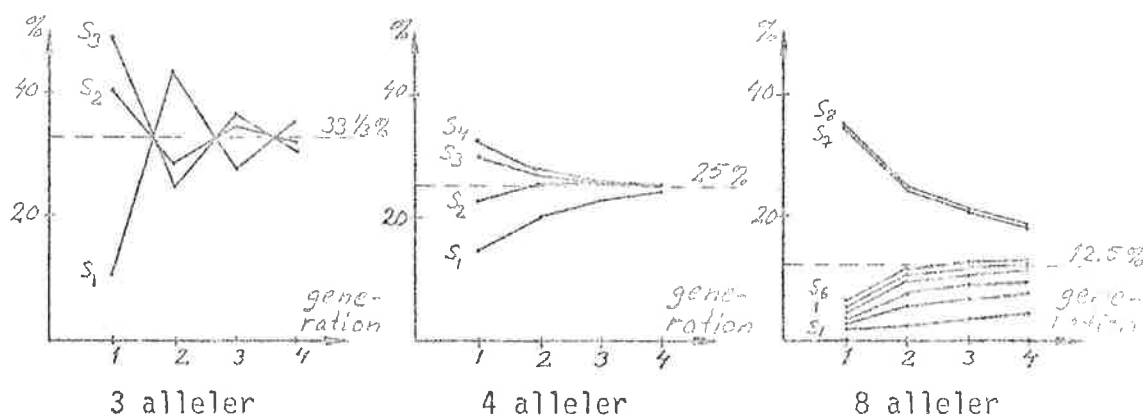
TILLHÖR REFERENSBIBLIOTEKET
UTLÄNAS EJ

Sammanfattning.

Arbetet avser att visa hur frekvenserna av olika, i en rödklöverpopulation ingående, inkompatibilitetsalleler varierar från en generation till nästa.

Som förutsättning gäller att det inte finns några skillnader mellan de olika allelerna, utom den definitionsmässiga.

Ur en modell beräknas vilka avkomror de olika plantgenotyperna ger upphov till. Den 2:a generationen beräknas ur den 1:a, den 3:e ur den 2:a osv. Med 3 alleler pendlar allelfrekvenserna fram och tillbaka runt medelvärdet. Med 4 eller fler alleler erhålls i regel inga överslängar utan frekvenserna närmar sig sakta medelvärdet, saktare ju fler alleler som ingår i populationen. Frekvenserna av olika plantgenotyper fluktuerar på i princip samma sätt som allelfrekvenserna.



För 3 alleler kan man visa att plantfrekvenserna alltid närmar sig $\frac{1}{3}$, som är ett globalt stabilt jämviktsläge. För fler alleler blir

$$\frac{1}{\text{antalet plantgenotyper}} = \frac{1}{\frac{n(n-1)}{2}},$$

där n är antalet alleler, ett stabilt jämviktsläge, troligen det enda.

På samma sätt blir $\frac{1}{n}$ ett stabilt jämviktsläge för allelfrekvenserna.

En uppskattning av standardavvikelsen i 2:a generationens plantfrekvenser, visar att variationen är så liten att man bör kunna kontrollera den uppställda modellen med ett praktiskt försök på ett 4-allelsystem.

INKOMPATIBILITETSLOCUS;
BERÄKNING AV ALLELFREKVENSER I EN RÖDKLÖVERPOPULATION

Examensarbete utfört av Lars Johansson

Handledare: Per Hagander

Institutionen för Reglerteknik

vid

Lunds Tekniska Högskola

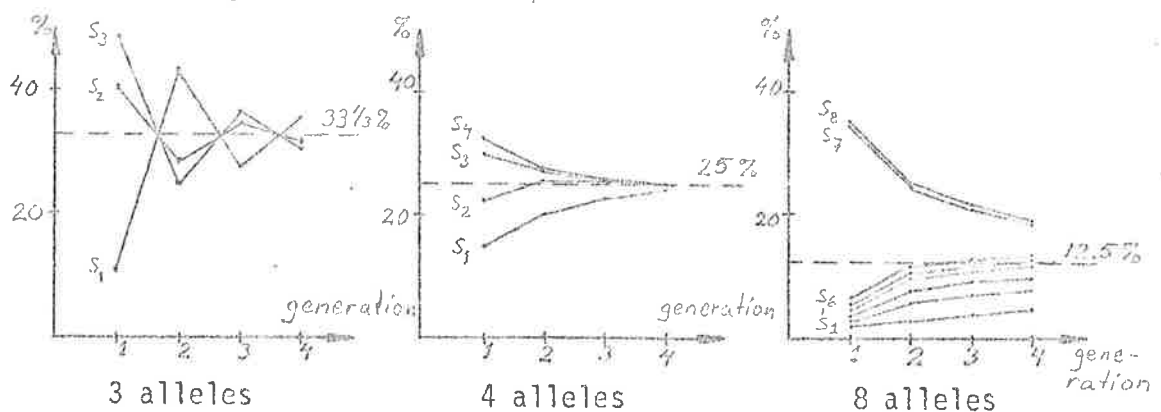
Juli 1972

Epitome.

The purpose of this report is to visualize how the frequencies of different incompatibility alleles fluctuate from one generation to another, for a red clover population.

It is assumed that there are no differences between the alleles, but the incompatibility.

The progeny of the different plant genotypes are calculated with a computer. The second generation is calculated from the first, the third from the second and so on. With three alleles, the allele frequencies oscillate around the mean value. With four alleles or more, most of the frequencies slowly approaches the mean value without overshots, more slowly with more alleles in the population. The frequencies of different plant genotypes fluctuate essentially in the same way as the allele frequencies.



With three alleles it is shown that the plant frequencies always approaches $1/3$, which is an equilibrium with global stability. With more alleles

$$\frac{1}{\text{the number of plant genotypes}} = \frac{1}{\frac{n(n-1)}{2}},$$

where n is the number of alleles, is a stable equilibrium, probably the only one. In the same way $1/n$ is a stable equilibrium of the allele frequencies.

An estimation of the standard deviation of the plant frequencies in the second generation, shows that the variation is so small that it ought to be possible to check the model used, with a practical experiment with a four allele system.

Innehållsförteckning.

Inledning	1
Beskrivning av inkompatibilitetssystemet	2
Problemformulering	3
Förutsättningar	4
Beskrivning av modellen	5
Resultat av simuleringar	8
Stationära punkter	50
Stabilitetsundersökning	51
Uppskattning av osäkerheten i simuleringarna	55
Ordlista	63
Litteratur	65
Appendix; Dataprogram	A 1

Inledning.

I naturen förekommer flera olika metoder att förhindra inavel till förmån för korsbefruktning och heterozygoti. En av de mest effektiva metoderna utnyttjar ett antal inkompatibilitetsalleler i det så kallade s-locus. Om pollen och pistill har identiska alleler, påverka de varandra så att pollenet inte kan växa ner genom pistillen till äggcellen. På så sätt undviks all självbefruktning. Eftersom skilda plantor kan ha identiska alleler, förhindras även viss korsbefruktning. Med minskande antal alleler i populationen ökar risken att ett pollenkorn kommer att hamna på en pistill med en identisk s-allel och därmed bli hejdat i pistillvävnaden. Om en allel är mycket vanlig i en population med endast tre alleler, kommer ett pollenkorn med denna allel endast att kunna befrukta det fåtal plantor som saknar allelen. I nästa generation kommer då allelen att bli mycket mindre frekvent, efter ytterligare en generation blir den åter vanlig osv.

Ur en modell beräknas, med hjälp av datamaskin, allel- och plantgenotyp-frekvenser i några olika populationer. Det är svårt att rent intuitivt förutsäga hur allelfrekvenserna kommer att fluktuera i populationer med många alleler, men några generella drag påvisas.

Det är meningen att både tekniker och genetiker, med hjälp av ordlistan, skall kunna tillgodogöra sig arbetet i sin helhet.

Ett varmt tack riktas till doc Thore Denward, Balsgård, som har bidragit med värdefulla råd och mängder av faktauppgifter i de genetiska avsnitten.

Beskrivning av inkompatibilitetssystemet.

I ett av de sju st kromosomparen hos rödklöver finns ett locus med inkompatibilitetsalleler, s-alleler, som förhindrar plantan att befrukta sig själv. Hos en planta kan t ex den ena kromosomen i kromosomparet ha en s1-allel och den andra en s2-allel. En sådan planta betecknas s1s2. När pollenkornen bildas får de en kromosom från varje kromosompar. Hälften av pollenkornen får alltså en kromosom med en s1-allel och hälften får en kromosom med en s2-allel. De betecknas s1-pollen respektive s2-pollen. Pistillvävnaden har full uppsättning kromosomer och därmed både s1- och s2-alleler. Om ett s1-pollen landar på s1s2-pistillen kan det inte gro och växa ner till äggcellen, eftersom det på något sätt hindras av s1-allelen i pistillvävnaden. På samma sätt hindras s2-pollen att befrukta äggcellen. På så vis medför inkompatibiliteten att självbefruktning inte kan ske. Två skilda s1s2-planter kan av samma skäl inte befrukta varandra. Om man pollinerar en s1s2-planta med pollen från en s2s3-planta kommer hälften av pollenkornen (s2-pollen) att hejdas, medan hälften (s3-pollen) växer ner normalt genom pistillen och befruktar äggcellen. På så sätt bildas ett frö med genotypen s1s3 eller s2s3, beroende på om äggets genotyp var s1 eller s2.

När index är en siffra, kommer jag av bekvämlighetsskäl även i fortsättningen, att skriva s1s2 i stället för det vedertagna S_1S_2 .

Problemformulering.

- Undersök hur frekvenserna av de olika inkompatibilitetsallelerna varierar från generation till generation i en rödklöverpopulation.
- Undersök hur frekvenserna av de olika plantgenotyperna varierar från generation till generation i en rödklöverpopulation.
- Undersök hur utfallet påverkas av antalet alleler i populationen.
- Uppskatta osäkerheten i siffrorna på väntade värden.
- Resultaten skall redovisas på ett sådant sätt, att de kan jämföras med experimentellt erhållna värden.

Förutsättningar.

Där inte annat sägs gäller nedanstående antaganden :

- En s_1s_2 -planta är identisk med en s_2s_1 -planta. Dvs det har ingen betydelse för en planta om en allel kommer från fadern eller från modern.
- Gametofytisk determinans av pollenspecificiteten; medför att en s_1s_2 -planta alltid kan befruktas av s_3 -pollen, även om detta kommer från en s_1s_3 -planta eller en s_2s_3 -planta.
- s -allelerna har oberoende fenotypisk effekt. T ex kan två olika alleler inte samverka i pistillvävnaden och uppträda som en tredje allel.
- Multiallelt ettlocussystem betyder att s -locus är det enda inkompatibilitets-locussystemet och att det finns många, kanske fler än 30 olika s -alleler.
- Homozygoter, t ex s_1s_1 -plantor, existerar ej.
- Alla pollenslangar utom de inkompatibla, växer lika fort genom pistillvävnaden till äggcellen.
- Varje frö ger en planta. Alla plantor lika vitala.
- Varje planta producerar lika många pollenkorn.
- Pollenkorn hamnar på pistillerna i samma proportioner som de förekommer i hela fältet.
- Varje planta producerar lika många frön.
- I en s_1s_2 -planta produceras s_1 -ägg och s_2 -ägg i lika delar.
- Pollenkorn finns i rikliga mängder.

Beskrivning av modellen.

Modellen simulerar, med hjälp av datamaskin, att man sår ut röd-klöverfrön, som har känd fördelning av s-allelerna. Denna sådd är generation 1 (startvärdet). Efter befruktning och frömognad tas skörden hem, tröskas, och sås ut på nytt. Detta blir då generation 2.

Tre olika modeller har simulerats:

- Normal modell.
- Brist på humlor.
- s3-pollen överlägset.

Normal modell.

Denna modell avser att simulera systemet så som man förväntar sig att det fungerar och så som det har beskrivits ovan på sid 2.

$S_i S_j$ betecknar procenttalet plantor med genotypen $S_i S_j$.

I allmänna termer blir generation (t+1) som funktion av generation (t) :

$$S_i S_j(t+1) = \sum_{k=1}^{i-1} \frac{1}{2} \cdot S_k S_i(t) \cdot \frac{p_j}{p_{\text{tot}} - p_k - p_i} + \sum_{k=i+1}^n \frac{1}{2} \cdot S_i S_k(t) \cdot \frac{p_j}{p_{\text{tot}} - p_i - p_k} +$$

$$i > j$$

$$+ \sum_{k=1}^{j-1} \frac{1}{2} \cdot S_k S_j(t) \cdot \frac{p_i}{p_{\text{tot}} - p_k - p_j} + \sum_{k=j+1}^n \frac{1}{2} \cdot S_j S_k \cdot \frac{p_i}{p_{\text{tot}} - p_j - p_k}$$

där n är antalet alleler i populationen och p_i är andelen p_i -pollen.

$$p_i = \sum_{k=1}^{i-1} \frac{1}{2} \cdot S_k S_i + \sum_{k=i+1}^n \frac{1}{2} \cdot S_i S_k$$

$$p_{\text{tot}} = \sum_{j=1}^n p_j \quad (=100\%)$$

Programmet löper igenom alla plantgenotyperna med början på sls2.

För varje plantgenotyp beräknas avkomman. Det är lättast att beskriva programmet genom att visa hur det fungerar på ett litet system med 4 alleler:

I generation 1 är frekvensen av	s1s2	5%
	s1s3	10
	s1s4	15
	s2s3	20
	s2s4	20
	s3s4	30

Frekvensen s1-pollen blir då $\frac{1}{2} \cdot (5+10+15) = 15\%$

s1	15
s2	22.5
s3	30
s4	32.5

s2s4 (generation 1) utgör 20 % av populationen i generation 1. 20 % av plantorna i generation 2 får alltså s2s4 (generation 1) som mödrar. Ena hälften av dessa mödrar producerar s2-ägg. 10 % av plantorna i generation 2 kommer alltså från ett sådant s2-ägg. På samma sätt härstammar 10 % av populationen i generation 2 från s4-ägg, som producerats i s2s4-plantor i generation 1.

Vi har $\frac{1}{2} \cdot 20\%$ s2-ägg, som kan befruktas av allt pollen utom s2-pollen och s4-pollen. Möjliga fädrar är s1-pollen och s3-pollen. Totalt finns det 100 % pollen. s1-pollen utgör $\frac{s_1}{100-s_2-s_4} = \frac{15}{100-22.5-32.5} = \frac{1}{3}$ av allt pollen som konkurrerar om att befrukta s2-ägget. Av $\frac{1}{2} \cdot 20\%$ s2-ägg befruktas $\frac{1}{3}$ av s1-pollen varvid s1s2-plantor erhålls. s2s4-plantorna (mödrarna) kommer alltså att få följande avkomlingar i generation 2:

s1s2	$\frac{1}{3} \cdot \frac{1}{2} \cdot 20\% = 3.333\%$
s3s2 = s2s3	$\frac{2}{3} \cdot \frac{1}{2} \cdot 20\% = 6.667\%$
s1s4	$\frac{1}{3} \cdot \frac{1}{2} \cdot 20\% = 3.333\%$
s3s4	$\frac{2}{3} \cdot \frac{1}{2} \cdot 20\% = 6.667\%$

På samma sätt beräknas de övriga plantornas avkomlingar och bidragen från de olika mödrarna summeras till totalvärden för generation 2. Därefter behandlas generation 2 på samma sätt för att räkna ut generation 3 osv.

Brist på humlor.

Denna modell skall simulera att det är så ont om humlor att alla pollenkorn, som råkar hamna på en pistill kommer att utföra befruktning. En del äggceller blir alltså obefruktade. Fortfarande gäller att pollenkornen hamnar på pistiller i samma frekvenser som de produceras.

Modellen fungerar principiellt likadant som det normala systemet, men i stället för att fördela pollenet på äggen, fördelas äggen på pollenkornen. I exemplet ovan fanns det 5 % s1s2-plantor och 15 % s1-pollen i första generationen. I det normala systemet kommer 5 % av plantorna i generation 2 att ha s1s2-plantor som moder, men hur många som har s1-pollen som fader saknar intresse. I systemet med brist på humlor kommer 15 % av plantorna i generation 2 att ha s1-pollen som fader, medan det är ointressant hur många som har s1s2-plantor som mödrar.

s3-pollen överlägset.

Denna modell skall simulera att ett pollenkorn med en viss allel, av någon orsak har större chans att utföra befruktning. Detta förhållande simuleras genom att s3-pollen produceras i 10 gånger så stor mängd som det egentligen borde. Fö är systemet identiskt med det normala systemet.

Resultat av simuleringar.

Ett antal korsningar har simulerats med modellerna i föregående kapitel. Resultaten presenteras i diagram, som endast skall läsas i punkterna. Siffrorna i tabellerna anger procenttal för allel- och plant(genotyp)-frekvenser, så trots att ett värde minskar kan det absoluta antalet plantor av en viss genotyp öka.

Beräkningarna har utförts på en Univac 1108. Simuleringarna är billiga; det tar endast 2 sekunder att beräkna 10 generationer för ett 8-allelsystem. Dataprogrammen står i appendix.

Tabell och diagram 1.

Normala systemet. 3 alleler. Värdena pendlar runt medelvärdet. För varje generation halveras avståndet till medelvärdet. Om en plantgenotyp utgör x % av populationen i generation 1, kommer den att utgöra $\frac{100}{3} + \frac{100/3 - x}{2} = (50 - \frac{x}{2})$ % av populationen i generation 2.

I tabellen för allelfrekvenser uppträder samma siffror som i tabellen för plantfrekvenser, men med en generations förskjutning.

Tabell och diagram 2.

Normala systemet. 4 alleler. Med 4 alleler uppträder systemet helt annorlunda. Med dessa startvärden förekommer inga överslängar, utan både plant- och allelfrekvenser kryper in mot respektive medelvärde. Observera att redan i 6:e generationen befinner sig systemet praktiskt taget i jämvikt.

Tabell och diagram 3.

s3-pollen överlägset. 4 alleler. Samma startvärden som i 2. Även här glider plant- och allelfrekvenser in mot sina jämviktslägen utan några större överslängar. I detta fallet tar det ca 10 generationer innan jämvikt uppnås. Dessa jämviktslägen skiljer sig dock

markant från de föregående. En plantgenotyp som innehåller s3-allelen kommer att finnas i nästan dubbelt så hög frekvens som en som saknar s3-allelen. s3-allelen själv kommer att vara ca en och en halv gång så frekvent som var och en av de övriga allelerna.

Tabell och diagram 4.

Brist på humlor. 4 alleler. Samma startvärden som i 2 och 3. Även om pollineringen är bristfällig i flera generationer kommer systemet att glida in mot medelvärdet, men detta hinner inte uppnås på 10 generationer. Inte heller här kan man upptäcka några tendenser till svängning runt jämviktsläget.

Tabell och diagram 5.

Normala systemet. 8 alleler. Obs förstord skala i diagrammet över plantgenotyper. Allelfrekvenserna går tydligt men långsamt mot jämviktsläget, som efter 10 generationer fortfarande är avlägset. Systemet tycks bli långsammare med fler ingående alleler.

Tabell och diagram 6.

Normala systemet. 4 alleler. Korsning av 2 olika plantgenotyper. Plantfrekvenserna svänger precis som i ett 3-allelsystem. Om man praktiskt vill undersöka karaktären av ett 4-allelsystem, måste man tydligen använda mer än 2 olika plantgenotyper.

Tabell och diagram 7.

Normala systemet. 8 alleler. Korsning av 4 helt olika plantgenotyper. Efter 2 överslängar uppnås jämvikt redan i 4:e generationen. Den snabba insvängningen beror på att allelfrekvenserna är i jämvikt redan i starten. Om plantfrekvensernas startvärde är mycket snett erhålls tydliga överslängar även med så många alleler som 8.

Tabell och diagram 8.

s3-pollen överlägset. 8 alleler. Samma startvärden som i 7. Även här ger det sneda startvärdet upphov till en svängning runt jämviktsläget i plantfrekvenserna. I jämviktsläget kommer en plantgenotyp som innehåller s3-allelen att finnas i 10 gånger så hög frekvens som en som saknar s3-allelen. s3-allelen själv kommer att vara ca 3 gånger så frekvent som var och en av de övriga allelerna. Jfr tabell 4. Notera att i 4-allelsystemet kommer s3-allelen, i jämvikt, att utgöra 32,5 % av alla alleler, i 8-allelsystemet kommer den att utgöra 31,7 % av alla alleler.

Tabell och diagram 9.

Normala systemet. Visar vad som händer om en liten mängd av en ny allel (s1) kommer in i ett 3-allelsystem som befinner sig i jämvikt. Det tar 10 generationer för den nya allelen att bli lika vanlig som de gamla.

Tabell och diagram 10.

Normala systemet. Visar vad som händer om en liten mängd av en ny allel kommer in i ett 7-allelsystem som befinner sig i jämvikt. På 10 generationer hinner den nya allelen knappt göra sig gällande. Ett system med 8 alleler är långsammare än ett med 4, om startvärdena är jämförbara.

Tabell och diagram 11.

Normala systemet. Ur ett 4-allelsystem i jämvikt, tar man bort alla s1s2-plantor i 1:a generationen. Eftersom utgallringen inte upprepas, uppför sig systemet normalt efter 2:a generationen. Den bestående effekten av en sådan enstaka utgallring är inte särskilt stor.

Tabell och diagram 12.

Normala systemet. Ur ett 8-allelsystem i jämvikt (s_2s_4 är 0.1 % för högt för att summan skall bli 100 % utan alltför kladdiga siffror) tar man bort alla s_1s_2 -plantor i 1:a generationen. Inte heller här kan en sådan enstaka utgällning ge något nämnvärt bestående resultat.

Sammanfattning.

Simuleringarna visar att en population med 3 alleler uppträder på ett principiellt annorlunda sätt än en population med 4 eller fler alleler. Med ökande antal alleler tar det fler generationer att uppnå jämviktsläget. Jämnare startvärden minskar risken för över-
slängar.

Uppenbarligen är det svårt att intuitivt förutsäga resultatet av en korsning. Innan man gör en korsning eller elitförökning kan det därför vara lämpligt att beräkna väntade värden med en modell, särskilt som kostnaden för en sådan beräkning bara är en bråkdel av hela försökskostnaden.

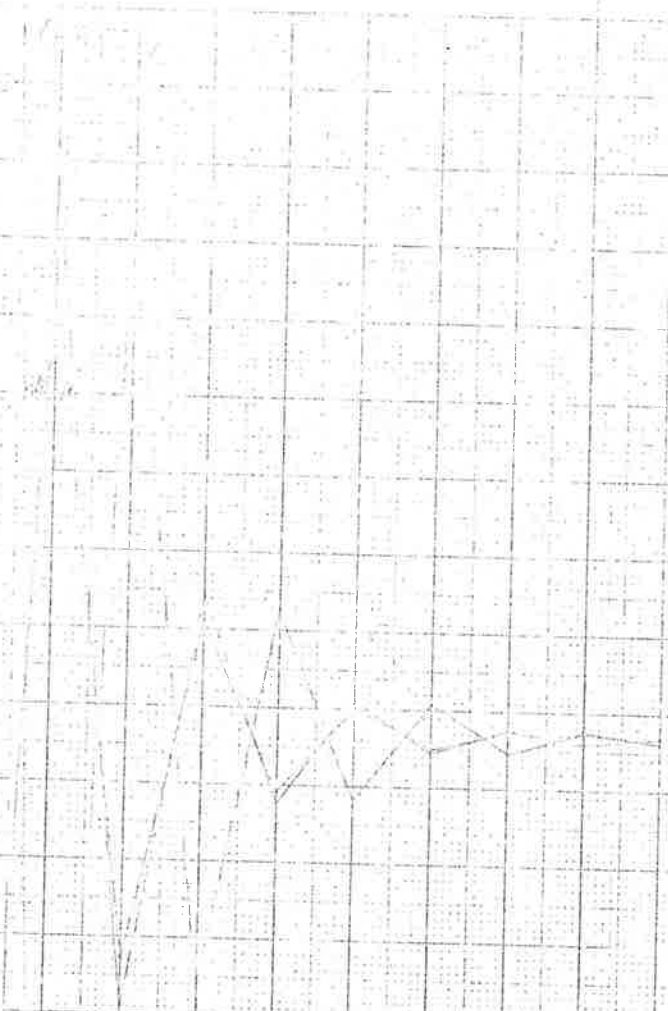
Tabell 1.

Normala systemet. 3 alleler.

plant- genotyp	generation									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
s1s2	5.000	47.500	26.250	36.875	31.562	34.219	32.891	33.555	33.223	33.329
s1s3	10.000	45.000	27.500	36.250	31.875	34.062	32.969	33.516	33.242	33.379
s2s3	85.000	7.500	46.250	26.875	36.562	31.719	34.141	32.930	33.535	33.232
allel										
s1	7.500	46.250	26.875	36.562	31.719	34.141	32.930	33.535	33.232	33.384
s2	45.000	27.500	36.250	31.875	34.062	32.969	33.516	33.242	33.379	33.311
s3	47.500	26.250	36.875	31.562	34.219	32.891	33.555	33.223	33.339	33.305

Diagram 1 a

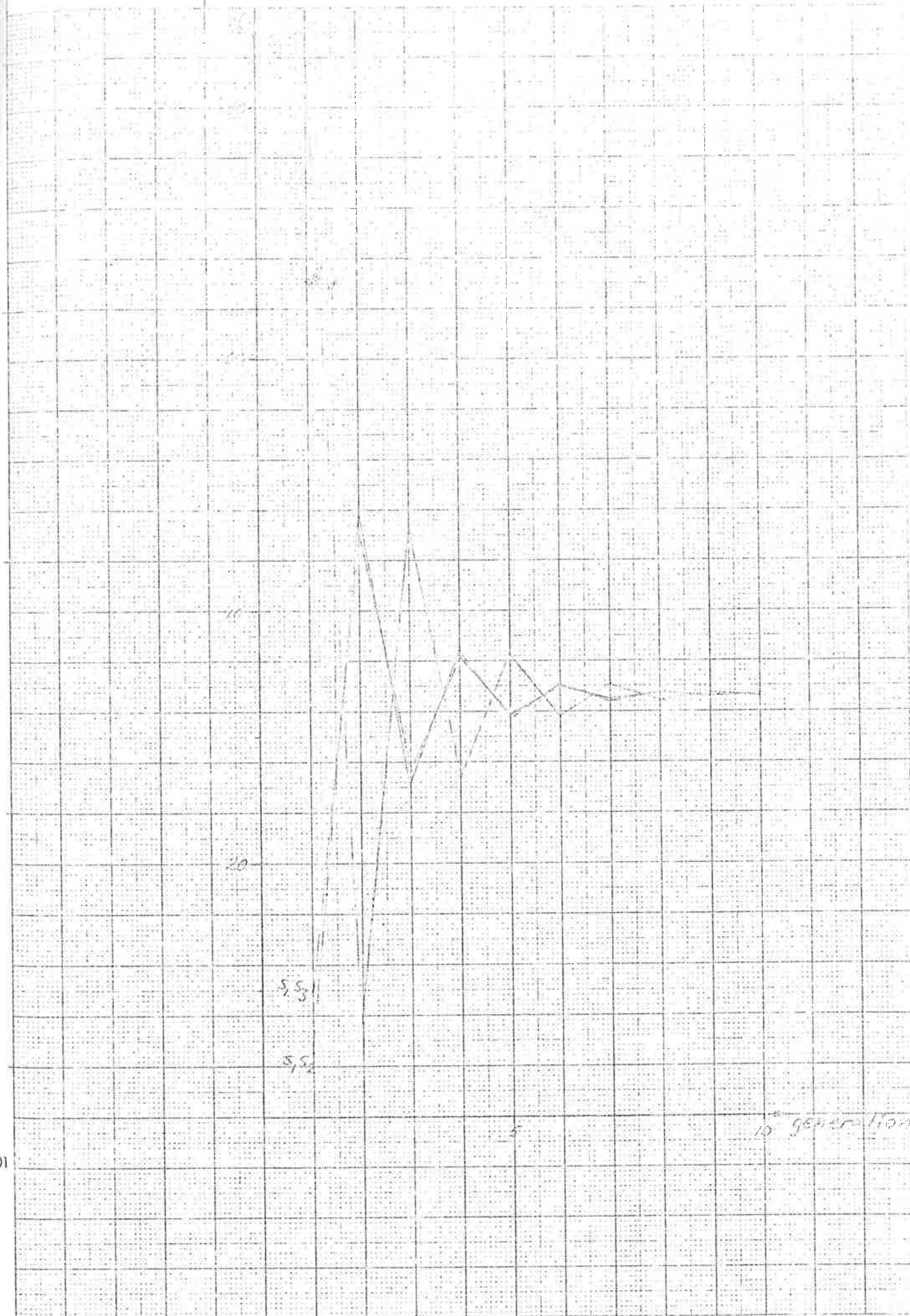
Plantfrohvenser



10 55

55

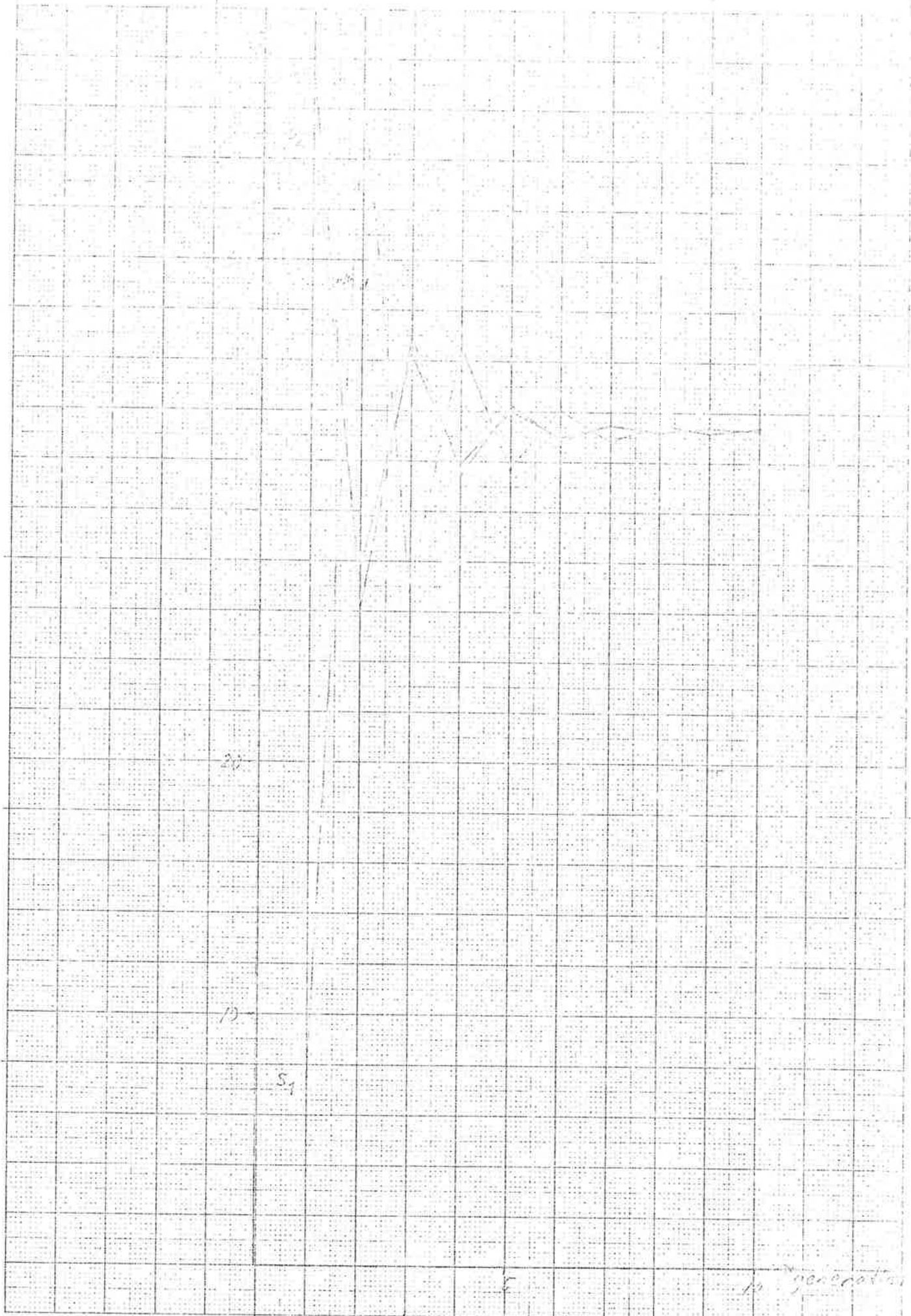
Plantfrekvenser



514 A4
SIS 7325 01
N° 1624



Allelfrekvenser



514 A4
73 25 01



lr 1624

10 generation

Tabell 2.

Normala systemet, 4 alleler.

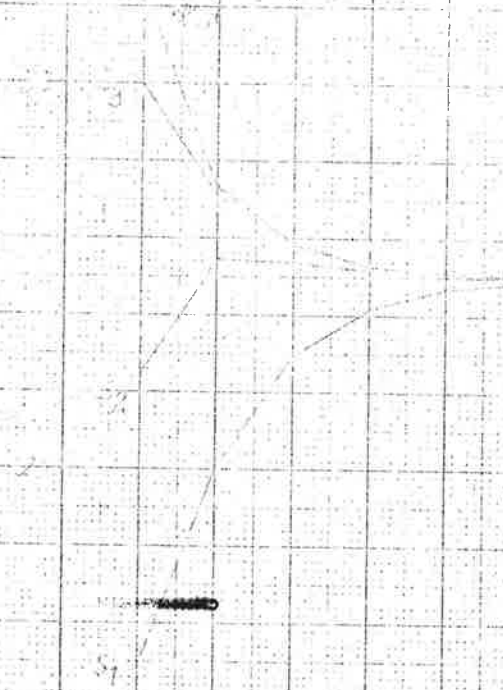
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
s1s2	5.000	11.751	15.134	15.942	16.505	16.569	16.656	16.652	16.667	16.664
s1s3	10.000	14.644	14.982	16.386	16.393	16.661	16.621	16.673	16.658	16.669
s1s4	15.000	13.588	15.611	16.083	16.550	16.584	16.661	16.654	16.668	16.664
s2s3	20.000	18.912	18.139	17.042	16.887	16.698	16.699	16.657	16.672	16.666
s2s4	20.000	20.356	17.518	17.364	16.732	16.777	16.660	16.636	16.662	16.671
s3s4	30.000	20.749	18.616	17.183	16.933	16.713	16.704	16.668	16.673	16.666
s1	15.000	19.991	22.863	24.206	24.724	24.907	24.969	24.990	24.997	24.999
s2	22.500	25.510	25.396	25.173	25.062	25.021	25.007	25.002	25.001	25.001
s3	30.000	27.152	25.869	25.306	25.106	25.036	25.012	25.004	25.001	25.001
s4	32.500	27.347	25.872	25.315	25.108	25.036	25.012	25.004	25.001	25.001

Plantfrekvenser



13 generation

Alliifrekvenser



10 generation

514 A4
5 73 25 01



lr 1624

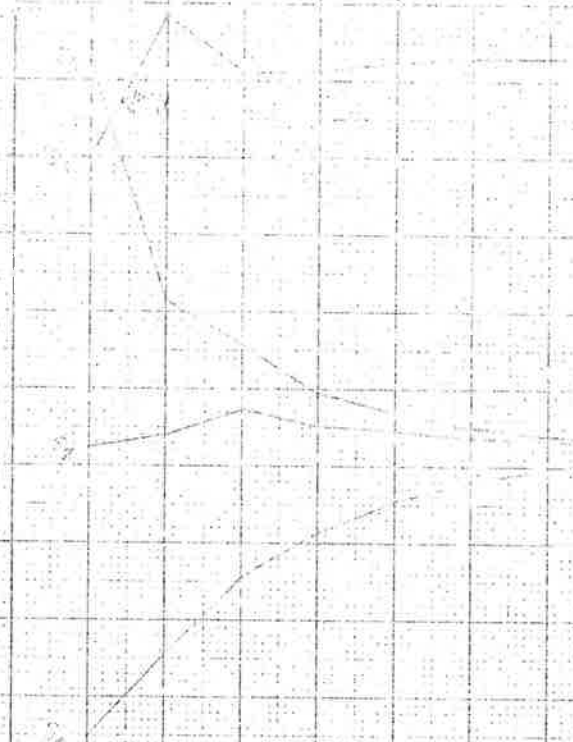
s3-pollen överlägset. 4 alleler.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
s1s2	5.000	6.203	9.483	9.899	10.782	11.027	11.300	11.408	11.497	11.539
s1s3	10.000	18.390	17.550	19.917	20.204	20.971	21.182	21.437	21.532	21.618
s1s4	15.000	9.675	11.187	10.746	11.244	11.285	11.449	11.494	11.548	11.560
s2s3	20.000	22.825	22.563	22.379	22.194	21.996	21.911	21.826	21.792	21.761
s2s4	20.000	16.610	14.950	13.833	12.921	12.466	12.100	11.922	11.788	11.722
s3s4	30.000	26.297	24.267	23.226	22.655	22.254	22.059	21.913	21.842	21.791
s1	15.000	17.134	19.110	20.281	21.115	21.642	21.965	22.169	22.289	22.363
s2	22.500	22.819	23.498	23.055	22.948	22.745	22.655	22.578	22.539	22.511
s3	30.000	33.756	32.190	32.761	32.526	32.611	32.576	32.588	32.583	32.585
s4	32.500	26.291	25.202	23.902	23.410	23.003	22.804	22.664	22.589	22.541

Plantefrekvenser



Alltefrefkvensar



10 3 1942

514 A4
IS 73 25 01

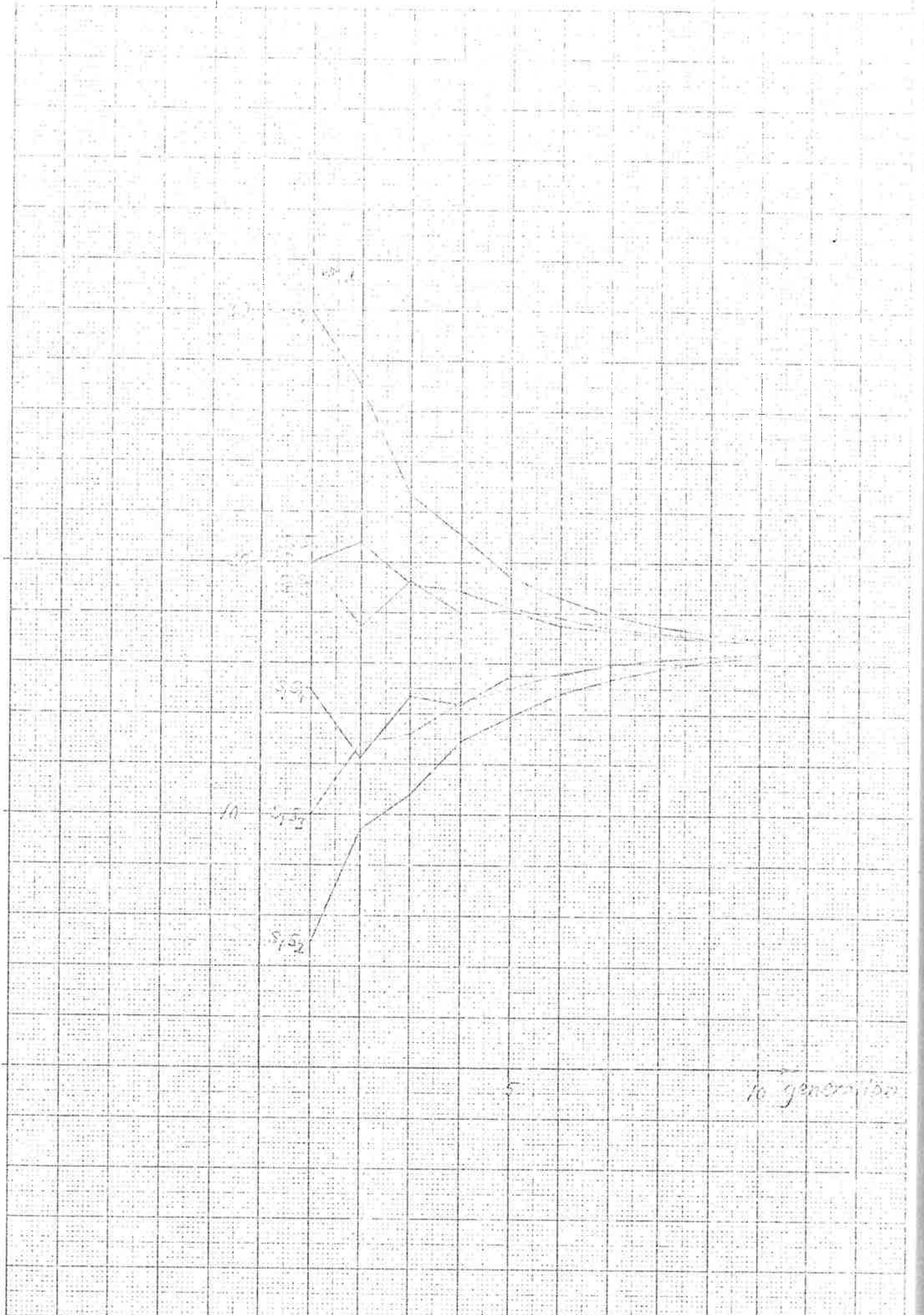


Nr 1624

Brist på humlor. 4 alleler.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
s1s2	5.000	9.390	10.826	12.915	13.899	14.863	15.398	15.853	16.095	16.262
s1s3	10.000	12.657	13.232	14.547	14.992	15.596	15.887	16.160	16.313	16.434
s1s4	15.000	12.321	14.736	14.483	15.465	15.636	16.047	16.197	16.372	16.455
s2s3	20.000	17.557	19.320	18.012	18.088	17.497	17.347	17.088	16.978	16.866
s2s4	20.000	20.812	19.190	18.951	18.121	17.768	17.394	17.188	17.008	16.903
s3s4	30.000	27.054	22.636	21.092	19.435	18.620	17.927	17.534	17.235	17.052
s1	15.000	17.289	19.397	20.973	22.178	23.048	23.666	24.095	24.390	24.590
s2	22.500	23.884	24.673	24.939	25.054	25.074	25.069	25.055	25.040	25.029
s3	30.000	28.734	27.624	26.825	26.257	25.856	25.580	25.391	25.263	25.176
s4	32.500	30.093	28.306	27.263	26.511	26.022	25.864	25.459	25.307	25.205

Plantfrekvenser

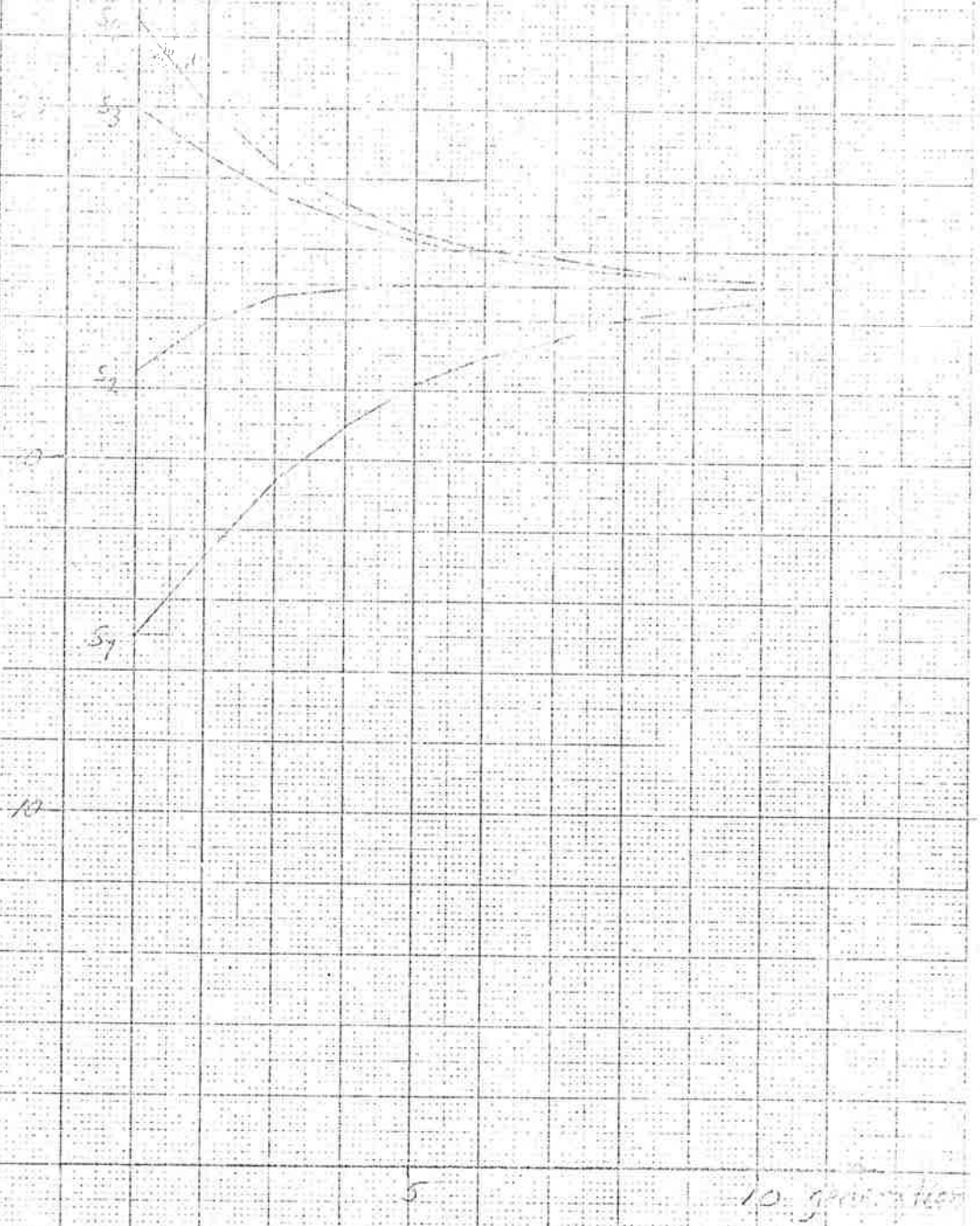


514 A4
SIS 73 2501



Nr 1624

Allelfrekvenser



514 A4
SIS 73 25 01



Nr 1624

Normala systemet. 8 alleler.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
s1s2	0.500	0.129	0.526	0.683	0.910	1.131	1.361	1.591	1.817	2.035
s1s3	0.500	0.182	0.731	0.911	1.178	1.414	1.648	1.870	2.081	2.276
s1s4	0.500	0.227	0.895	1.077	1.360	1.592	1.815	2.023	2.217	2.395
s1s5	0.500	0.262	1.018	1.191	1.479	1.700	1.913	2.109	2.291	2.459
s1s6	0.500	0.288	1.099	1.261	1.549	1.762	1.968	2.156	2.331	2.492
s1s7	0.500	2.701	1.830	2.119	2.123	2.232	2.336	2.452	2.569	2.685
s1s8	0.500	2.701	1.830	2.119	2.123	2.232	2.336	2.452	2.569	2.686
s2s3	1.000	0.333	1.364	1.621	2.022	2.320	2.584	2.800	2.975	3.114
s2s4	1.000	0.417	1.670	1.912	2.331	2.607	2.843	3.025	3.167	3.275
s2s5	1.000	0.483	1.898	2.110	2.532	2.782	2.994	3.151	3.271	3.360
s2s6	1.000	0.530	2.048	2.231	2.651	2.882	3.077	3.219	3.326	3.405
s2s7	1.000	5.017	3.296	3.774	3.594	3.634	3.638	3.652	3.660	3.665
s2s8	1.000	5.017	3.296	3.774	3.594	3.634	3.683	3.652	3.660	3.665
s3s4	1.500	0.569	2.319	2.534	3.003	3.243	3.427	3.542	3.614	3.654
s3s5	1.500	0.661	2.635	2.793	3.259	3.458	3.606	3.688	3.731	3.749
s3s6	1.500	0.727	2.843	2.951	3.411	3.580	3.706	3.767	3.794	3.798
s3s7	1.500	6.941	4.436	4.950	4.586	4.502	4.370	4.267	4.171	4.085
s3s8	1.500	6.941	4.436	4.950	4.586	4.502	4.370	4.267	4.171	4.085
s4s5	2.000	0.797	3.226	3.280	3.749	3.875	3.961	3.979	3.968	3.940
s4s6	2.000	0.878	3.480	3.463	3.922	4.011	4.069	4.064	4.035	3.991
s4s7	2.000	8.468	5.290	5.813	5.237	5.035	4.790	4.599	4.433	4.292
s4s8	2.000	8.468	5.290	5.813	5.237	5.035	4.790	4.599	4.433	4.292
s5s6	2.500	0.984	3.957	3.805	4.252	4.271	4.280	4.230	4.165	4.093
s5s7	2.500	9.593	5.895	6.396	5.649	5.358	5.033	4.785	4.575	4.401
s5s8	2.500	9.593	5.895	6.396	5.649	5.358	5.033	4.785	4.575	4.401
s6s7	3.000	10.315	6.282	6.751	5.890	5.541	5.167	4.885	4.650	4.458
s6s8	3.000	10.315	6.282	6.751	5.890	5.541	5.167	4.885	4.650	4.458
s7s8	61.500	6.465	16.233	8.631	8.233	6.768	6.080	5.509	5.103	4.790
s1	1.750	3.245	3.965	4.681	5.326	6.032	6.689	7.326	7.983	8.514
s2	3.250	5.962	7.048	8.022	8.817	9.495	10.067	10.545	10.939	11.256
s3	4.500	8.177	9.381	10.356	11.023	11.509	11.855	12.100	12.268	12.382
s4	5.500	9.911	11.085	11.945	12.420	12.699	12.848	12.915	12.933	12.920
s5	6.250	11.187	12.263	12.985	13.284	13.401	13.410	13.363	13.288	13.201
s6	6.750	12.019	12.996	13.607	13.783	13.794	13.717	13.603	13.475	13.348
s7	36.000	24.750	21.631	19.202	17.656	16.535	15.707	15.074	14.580	14.188
s8	36.000	24.750	21.631	19.202	17.656	16.535	15.707	15.074	14.580	14.188

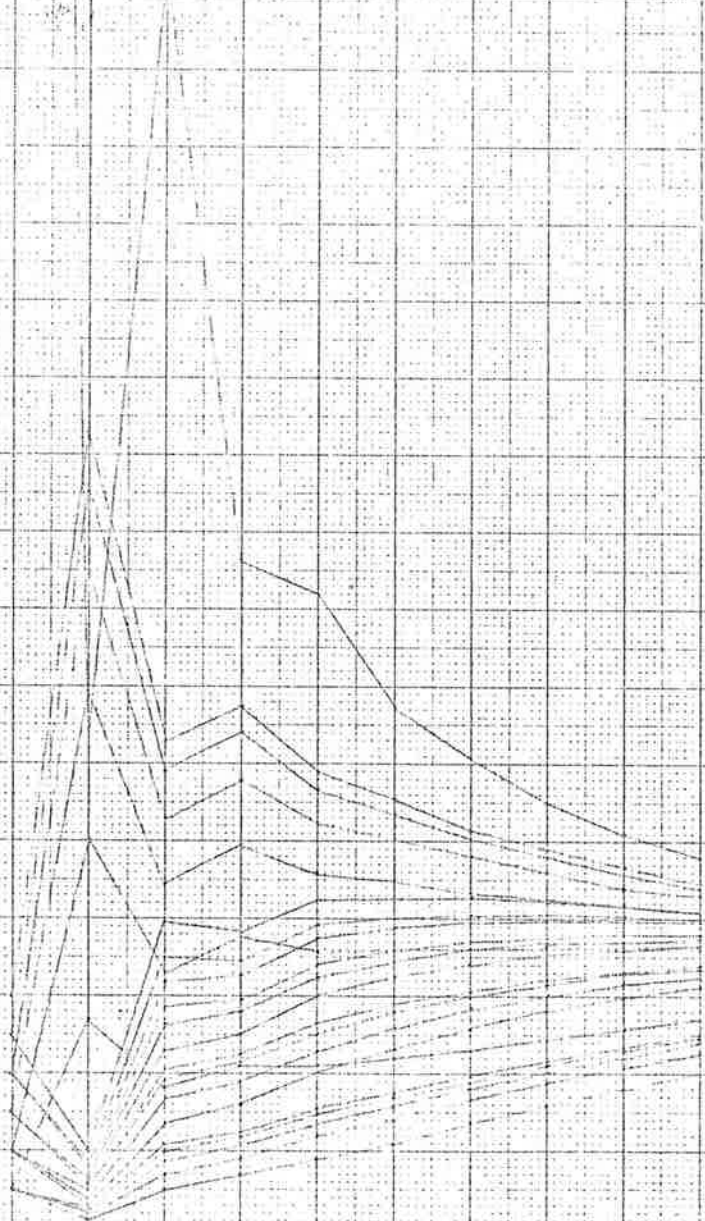
Diagram 5 a
Plantfrekvenser

10,3 kHz

10

5

10 generation



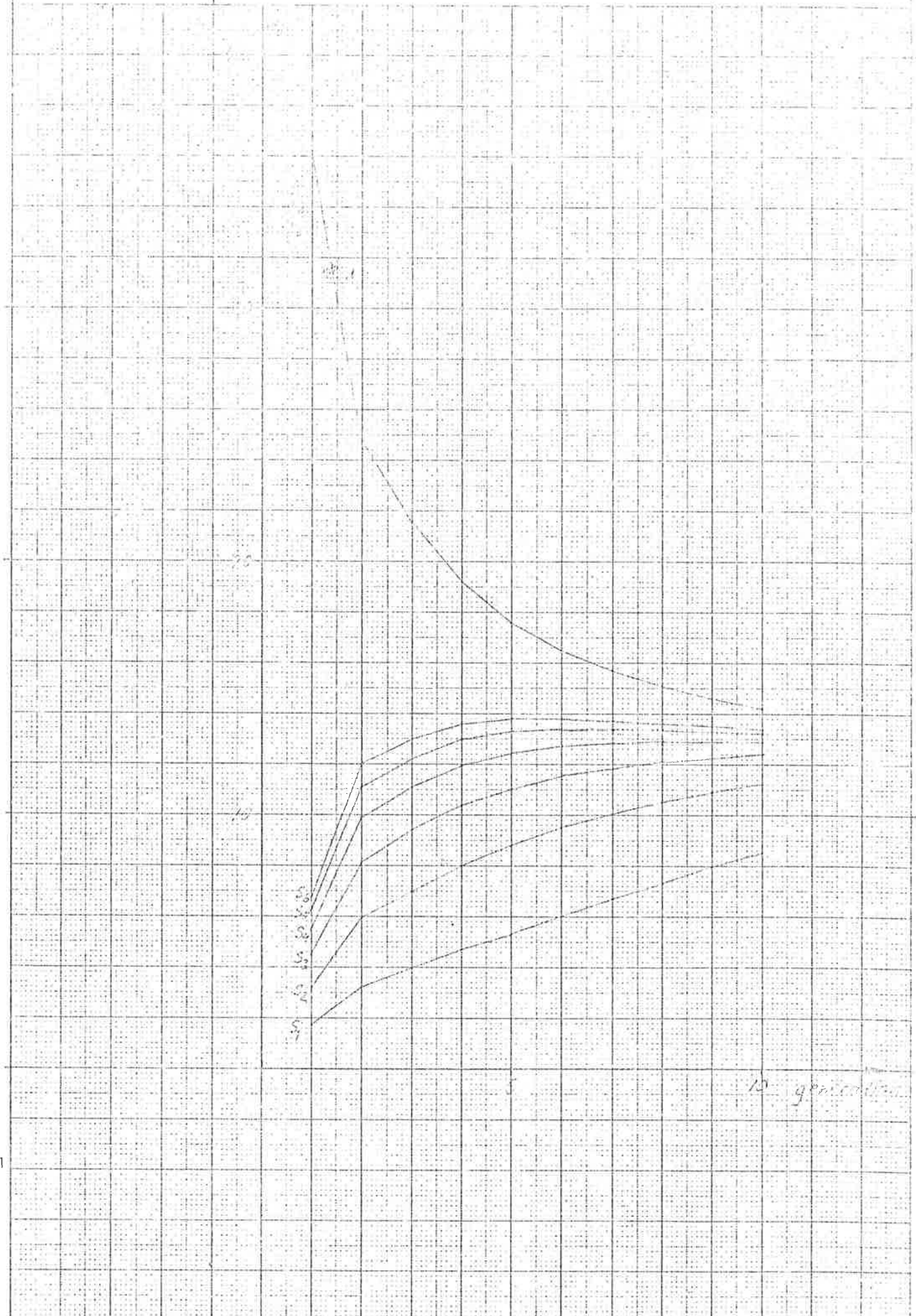
514 A4
S 73 25 01



Nr 1624

Diagram 5 b

Allielfrekvenser



514 A4
SIS 73 25 01



Nr 1624

Tabell 6.

Normala systemet. 4 alleler.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
s1s2	50.000	0.000	25.000	12.500	18.750	15.625	17.188	16.406	16.797	16.602
s1s3	0.000	25.000	12.500	18.750	15.625	17.188	16.406	16.797	16.602	16.699
s1s4	0.000	25.000	12.500	18.750	15.625	17.188	16.406	16.797	16.602	16.699
s2s3	0.000	25.000	12.500	18.750	15.625	17.188	16.406	16.797	16.602	16.699
s2s4	0.000	25.000	12.500	18.750	15.625	17.188	16.406	16.797	16.602	16.699
s3s4	50.000	0.000	25.000	12.500	18.750	15.625	17.188	16.406	16.797	16.602

s1

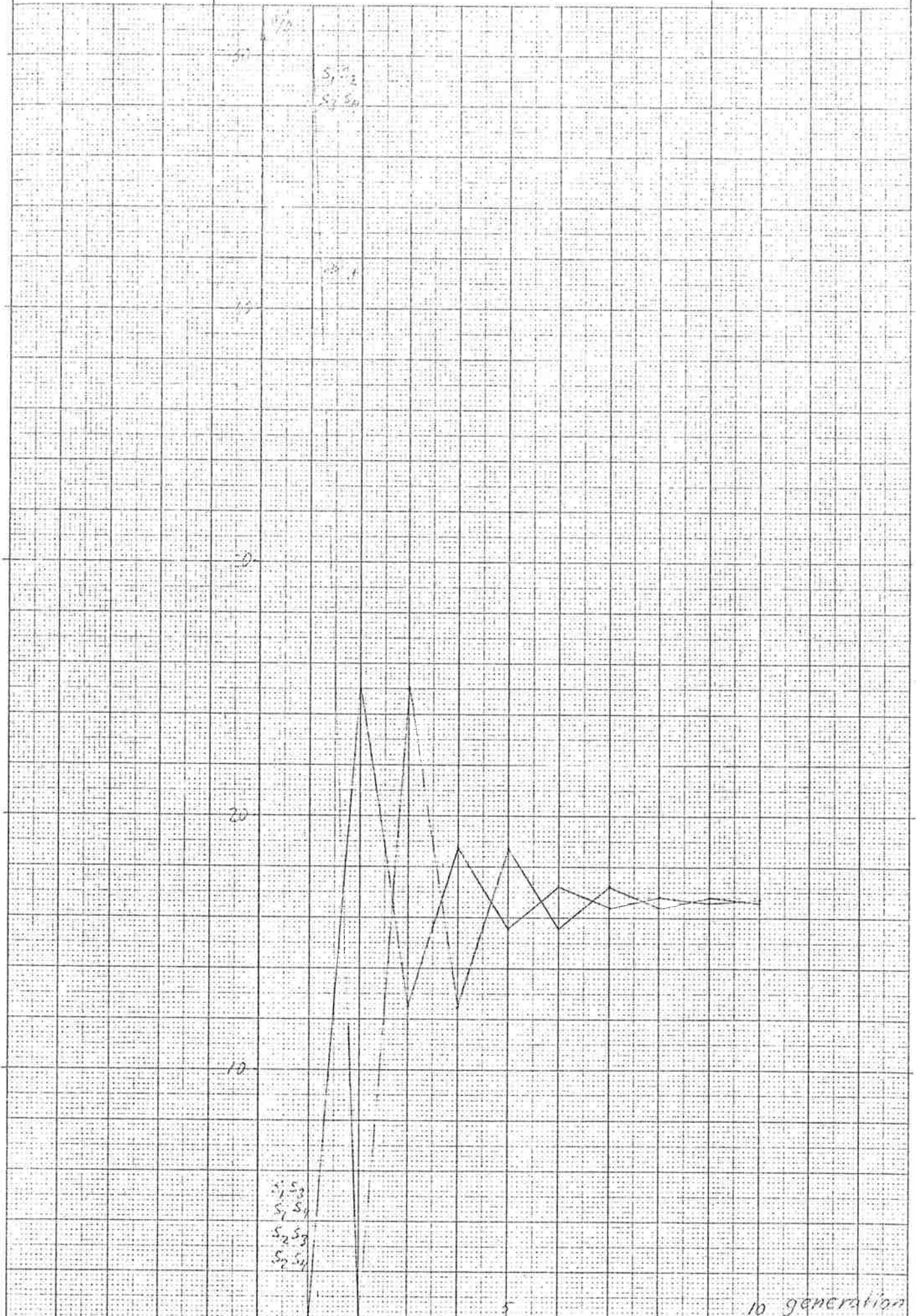
s2

s3

s4

alla är konstant lika med 25.000%

Plantfrekvenser



514 A4
SIS 73 25 01
TOLLBERG
ALIPPAN
Nr 1624

S1 S2
S3 S4
S5 S6

5 10 generation

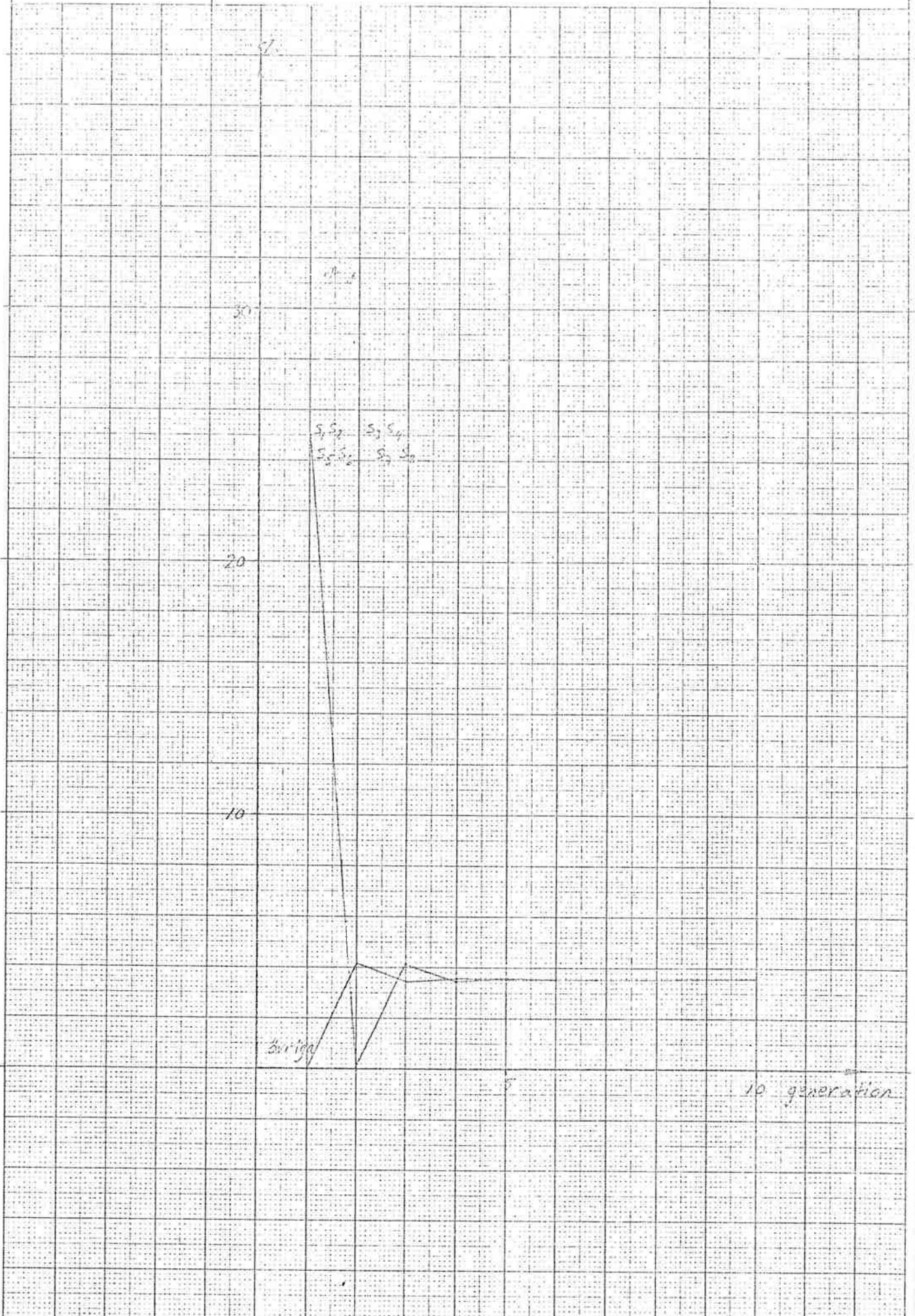
Normala systemet. 8 alleler.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
s1s2	25.000	0.000	4.167	3.472	3.588	3.569	3.572	3.571	3.571	3.571
s1s3	0.000	4.167	3.472	3.588	3.569	3.572	3.571	3.571	3.571	3.571
s1s4	0.000	4.167	3.472	3.588	3.569	3.572	3.571	3.571	3.571	3.571
s1s5	0.000	4.167	3.472	3.588	3.569	3.572	3.571	3.571	3.571	3.571
s1s6	0.000	4.167	3.472	3.588	3.569	3.572	3.571	3.571	3.571	3.571
s1s7	0.000	4.167	3.472	3.588	3.569	3.572	3.571	3.571	3.571	3.571
s1s8	0.000	4.167	3.472	3.588	3.569	3.572	3.571	3.571	3.571	3.571
s2s3	0.000	4.167	3.472	3.588	3.569	3.572	3.571	3.571	3.571	3.571
s2s4	0.000	4.167	3.472	3.588	3.569	3.572	3.571	3.571	3.571	3.571
s2s5	0.000	4.167	3.472	3.588	3.569	3.572	3.571	3.571	3.571	3.571
s2s6	0.000	4.167	3.472	3.588	3.569	3.572	3.571	3.571	3.571	3.571
s2s7	0.000	4.167	3.472	3.588	3.569	3.572	3.571	3.571	3.571	3.571
s2s8	0.000	4.167	3.472	3.588	3.569	3.572	3.571	3.571	3.571	3.571
s3s4	25.000	0.000	4.167	3.472	3.588	3.569	3.572	3.571	3.571	3.571
s3s5	0.000	4.167	3.472	3.588	3.569	3.572	3.571	3.571	3.571	3.571
s3s6	0.000	4.167	3.472	3.588	3.569	3.572	3.571	3.571	3.571	3.571
s3s7	0.000	4.167	3.472	3.588	3.569	3.572	3.571	3.571	3.571	3.571
s3s8	0.000	4.167	3.472	3.588	3.569	3.572	3.571	3.571	3.571	3.571
s4s5	0.000	4.167	3.472	3.588	3.569	3.572	3.571	3.571	3.571	3.571
s4s6	0.000	4.167	3.472	3.588	3.569	3.572	3.571	3.571	3.571	3.571
s4s7	0.000	4.167	3.472	3.588	3.569	3.572	3.571	3.571	3.571	3.571
s4s8	0.000	4.167	3.472	3.588	3.569	3.572	3.571	3.571	3.571	3.571
s5s6	25.000	0.000	4.167	3.472	3.588	3.569	3.572	3.571	3.571	3.571
s5s7	0.000	4.167	3.472	3.588	3.569	3.572	3.571	3.571	3.571	3.571
s5s8	0.000	4.167	3.472	3.588	3.569	3.572	3.571	3.571	3.571	3.571
s6s7	0.000	4.167	3.472	3.588	3.569	3.572	3.571	3.571	3.571	3.571
s6s8	0.000	4.167	3.472	3.588	3.569	3.572	3.571	3.571	3.571	3.571
s7s8	25.000	0.000	4.167	3.472	3.588	3.569	3.572	3.571	3.571	3.571

s1
⋮
s8

alla är konstant lika med 12.500%

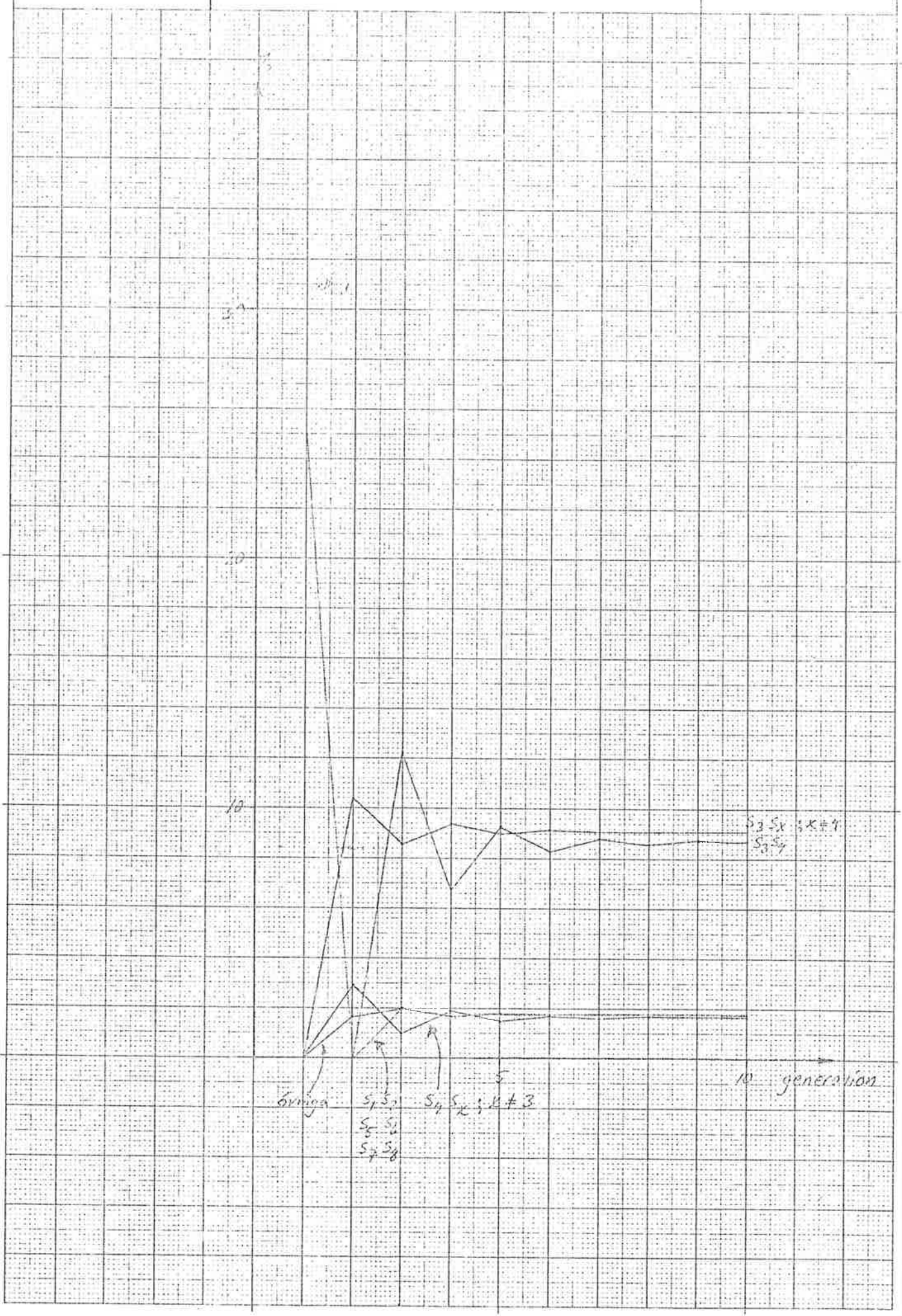
Plantfrekvenser



s3-pollen överlägset. 8. alleler.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
s1s2	25.000	0.000	2.038	1.684	1.824	1.755	1.781	1.765	1.768	1.763
s1s3	0.000	10.417	8.573	9.421	9.018	9.189	9.101	9.131	9.108	9.110
s1s4	0.000	2.917	1.058	1.895	1.536	1.710	1.644	1.685	1.677	1.690
s1s5	0.000	1.667	1.992	1.685	1.824	1.755	1.781	1.765	1.768	1.763
s1s6	0.000	1.667	1.992	1.685	1.824	1.755	1.781	1.765	1.768	1.763
s1s7	0.000	1.667	1.992	1.685	1.824	1.755	1.781	1.765	1.768	1.763
s1s8	0.000	1.667	1.992	1.685	1.824	1.755	1.781	1.765	1.768	1.763
s2s3	0.000	10.417	8.573	9.421	9.018	9.189	9.101	9.131	9.108	9.110
s2s4	0.000	2.917	1.058	1.895	1.536	1.710	1.644	1.685	1.677	1.690
s2s5	0.000	1.667	1.992	1.685	1.824	1.755	1.781	1.765	1.768	1.763
s2s6	0.000	1.667	1.992	1.685	1.824	1.755	1.781	1.765	1.768	1.763
s2s7	0.000	1.667	1.992	1.685	1.824	1.755	1.781	1.765	1.768	1.763
s2s8	0.000	1.667	1.992	1.685	1.824	1.755	1.781	1.765	1.768	1.763
s3s4	25.000	0.000	12.197	6.835	9.318	8.277	8.812	8.632	8.768	8.756
s3s5	0.000	10.417	8.573	9.421	9.018	9.189	9.101	9.131	9.108	9.110
s3s6	0.000	10.417	8.573	9.421	9.018	9.189	9.101	9.131	9.108	9.110
s3s7	0.000	10.417	8.573	9.421	9.018	9.189	9.101	9.131	9.108	9.110
s3s8	0.000	10.417	8.573	9.421	9.018	9.189	9.101	9.131	9.108	9.110
s4s5	0.000	2.917	1.058	1.895	1.536	1.710	1.644	1.685	1.677	1.690
s4s6	0.000	2.917	1.058	1.895	1.536	1.710	1.644	1.685	1.677	1.690
s4s7	0.000	2.917	1.058	1.895	1.536	1.710	1.644	1.685	1.677	1.690
s4s8	0.000	2.917	1.058	1.895	1.536	1.710	1.644	1.685	1.677	1.690
s5s6	25.000	0.000	2.038	1.684	1.824	1.755	1.781	1.765	1.768	1.763
s5s7	0.000	1.667	1.992	1.685	1.824	1.755	1.781	1.765	1.768	1.763
s5s8	0.000	1.667	1.992	1.685	1.824	1.755	1.781	1.765	1.768	1.763
s6s7	0.000	1.667	1.992	1.685	1.824	1.755	1.781	1.765	1.768	1.763
s6s8	0.000	1.667	1.992	1.685	1.824	1.755	1.781	1.765	1.768	1.763
s7s8	25.000	0.000	2.038	1.684	1.824	1.755	1.781	1.765	1.768	1.763
s1	12.500	10.000	9.818	9.870	9.837	9.838	9.826	9.820	9.813	9.807
s2	12.500	10.000	9.818	9.870	9.837	9.838	9.826	9.820	9.813	9.807
s3	12.500	31.250	31.819	31.680	31.714	31.706	31.708	31.708	31.707	31.708
s4	12.500	8.750	9.271	9.101	9.266	9.268	9.339	9.371	9.415	9.448
s5	12.500	10.000	9.818	9.870	9.837	9.838	9.826	9.820	9.813	9.807
s6	12.500	10.000	9.818	9.870	9.837	9.838	9.826	9.820	9.813	9.807
s7	12.500	10.000	9.818	9.870	9.837	9.838	9.826	9.820	9.813	9.807
s8	12.500	10.000	9.818	9.870	9.837	9.838	9.826	9.820	9.813	9.807

Plantfrekvenser



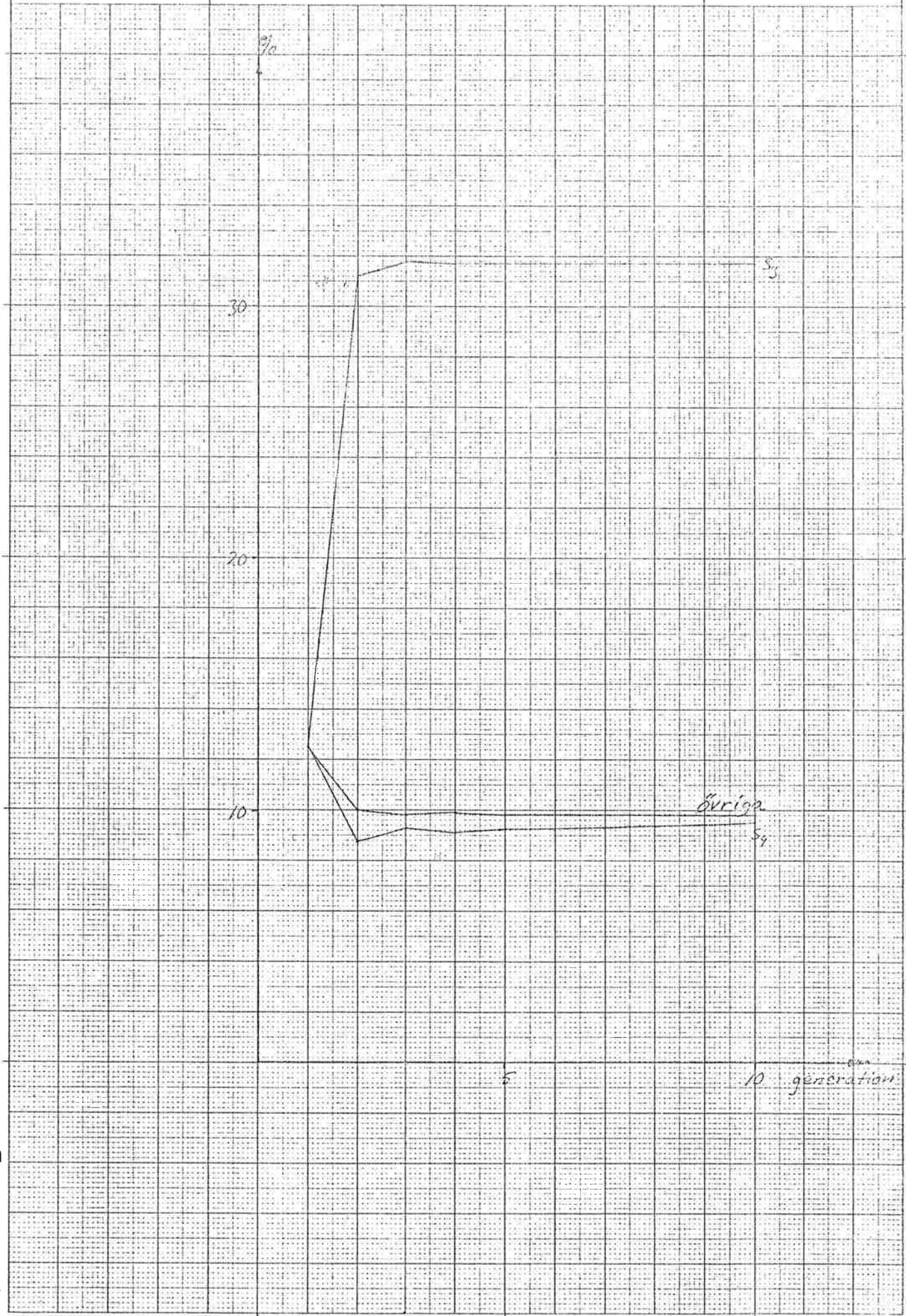
S14 A4
SIS 73 25 01



Nr 1624

Diagram 8 b

Allelfrekvenser



514 A4
SIS 73 25 01



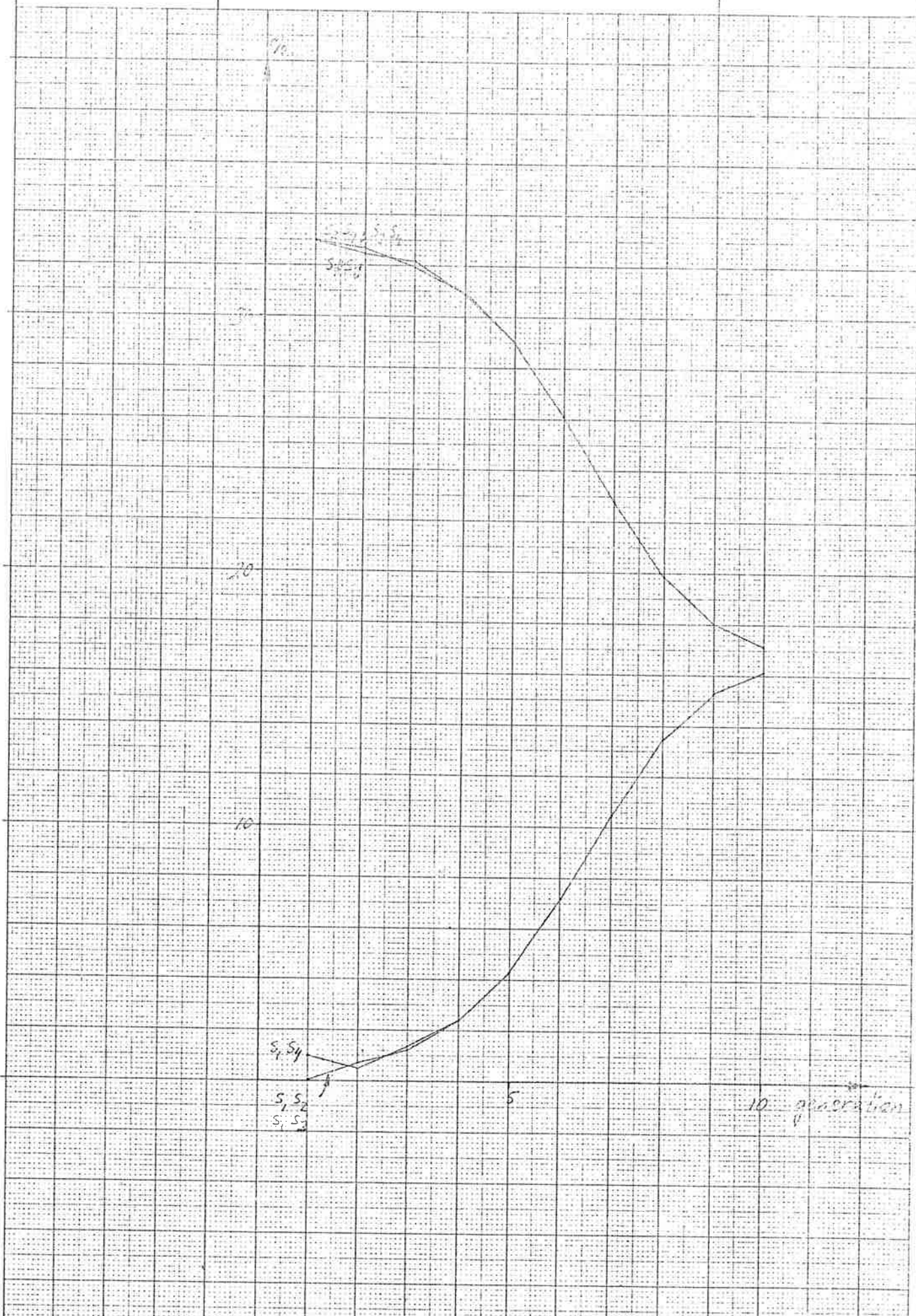
Nr 1624

Tabell 9.

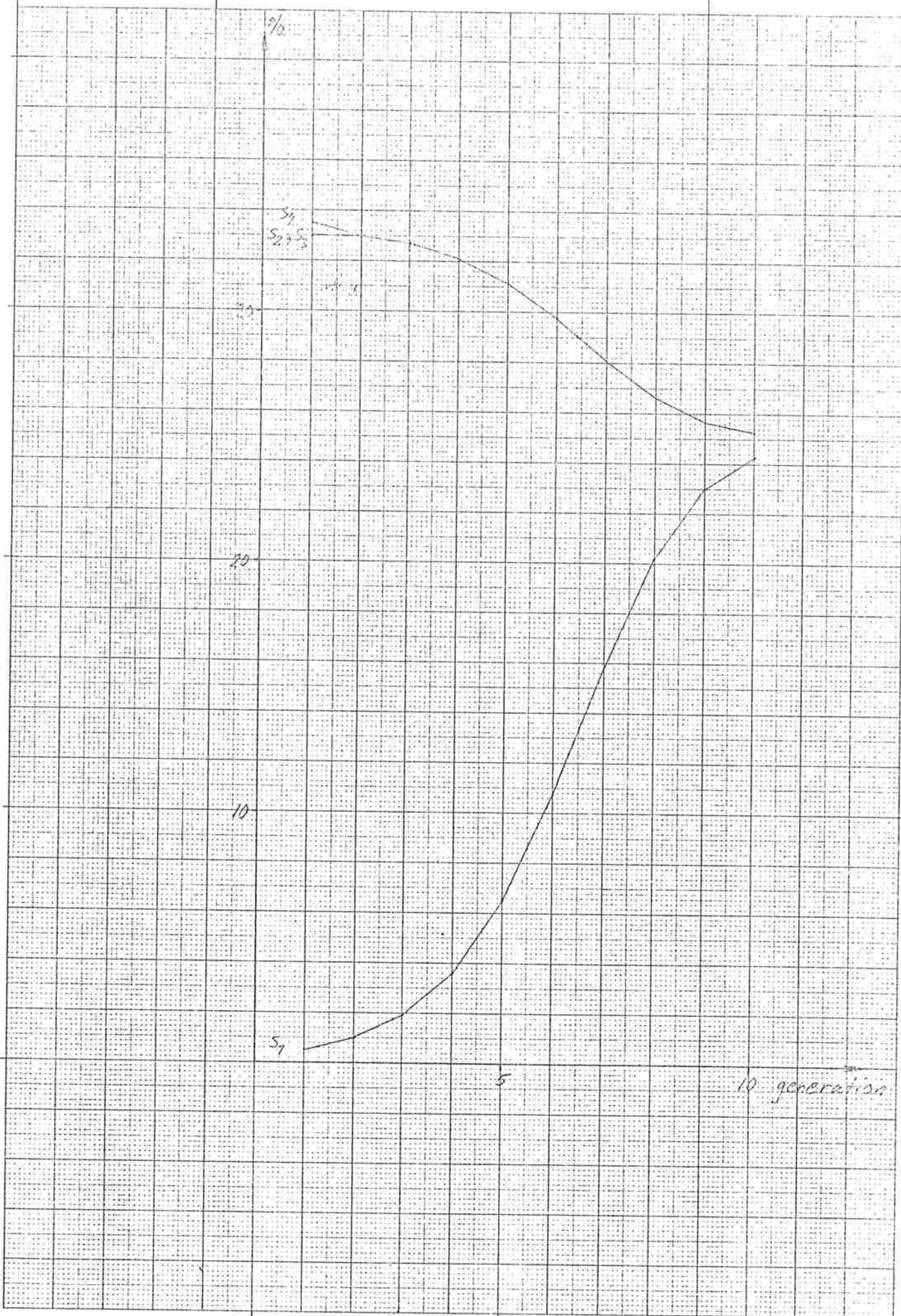
Normala systemet.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
s1s2	0.000	0.739	1.254	2.418	4.328	7.173	10.530	13.479	15.314	16.166
s1s3	0.000	0.739	1.254	2.418	4.328	7.173	10.530	13.479	15.314	16.166
s1s4	1.000	0.493	1.319	2.394	4.342	7.163	10.536	13.476	15.315	16.165
s2s3	33.000	32.507	32.181	30.856	29.033	26.149	22.807	19.853	18.020	17.167
s2s4	33.000	32.761	31.996	30.957	28.985	26.171	22.798	19.857	18.018	17.168
s3s4	33.000	32.761	31.996	30.957	28.985	26.171	22.798	19.857	18.018	17.168
s1	0.500	0.985	1.913	3.615	6.499	10.755	15.798	20.217	22.971	24.249
s2	33.000	33.004	32.715	32.115	31.173	29.746	28.068	26.594	25.676	25.250
s3	33.000	33.004	32.715	32.115	31.173	29.746	28.068	26.594	25.676	25.250
s4	33.500	33.007	32.656	32.154	31.155	29.752	28.066	26.595	25.676	25.250

Plantfrekvenser



Allelfrekvenser



514 A4
SIS 73 25 01

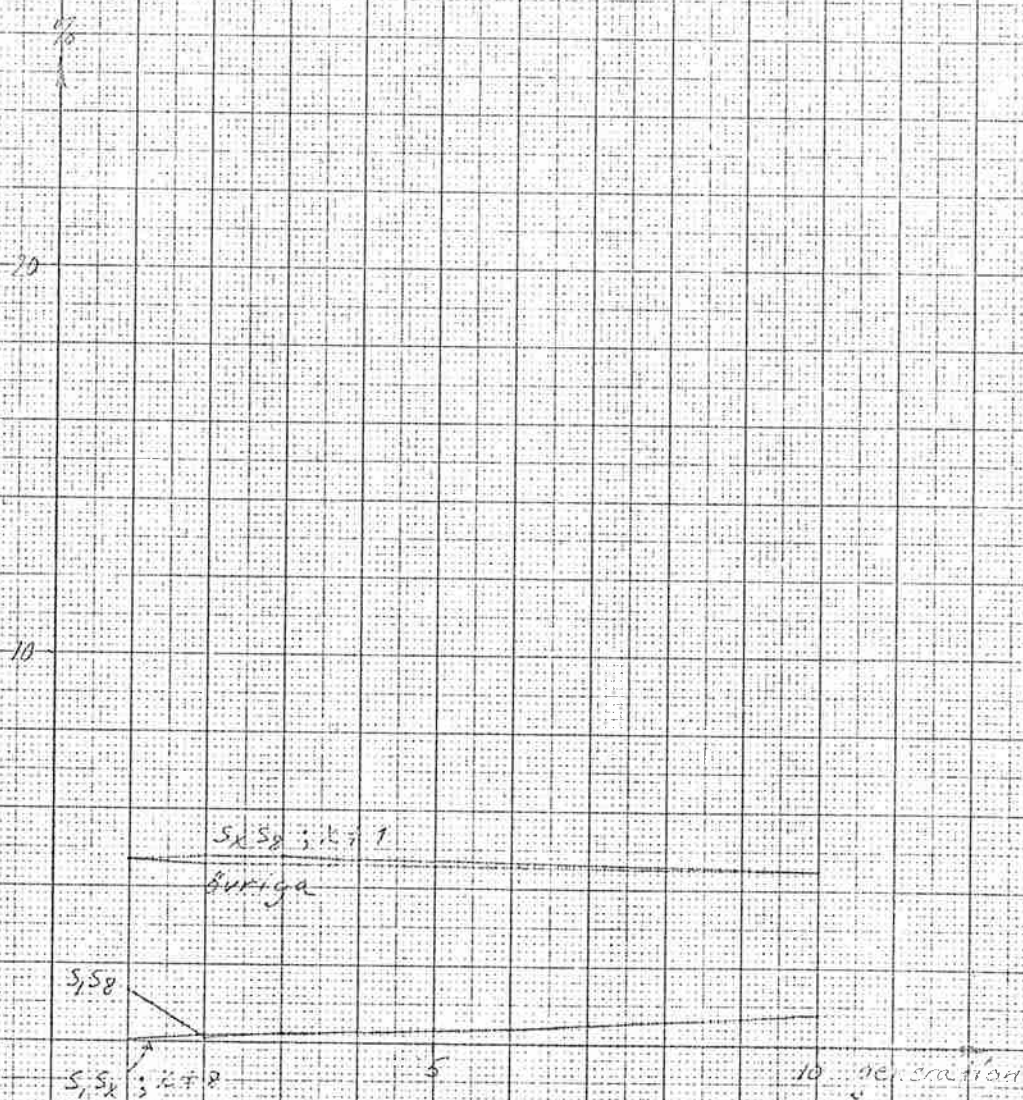


Nr 1624

Normala systemet.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
s1s2	0.000	0.236	0.259	0.310	0.366	0.432	0.507	0.594	0.692	0.803
s1s3	0.000	0.236	0.259	0.310	0.366	0.432	0.507	0.594	0.692	0.803
s1s4	0.000	0.236	0.259	0.310	0.366	0.432	0.507	0.594	0.692	0.803
s1s5	0.000	0.236	0.259	0.310	0.366	0.432	0.507	0.594	0.692	0.803
s1s6	0.000	0.236	0.259	0.310	0.366	0.432	0.507	0.594	0.692	0.803
s1s7	0.000	0.236	0.259	0.310	0.366	0.432	0.507	0.594	0.692	0.803
s1s8	1.300	0.129	0.279	0.317	0.374	0.438	0.514	0.600	0.697	0.808
s2s3	4.700	4.623	4.631	4.625	4.614	4.598	4.578	4.552	4.522	4.487
s2s4	4.700	4.623	4.631	4.625	4.614	4.598	4.578	4.552	4.522	4.487
s2s5	4.700	4.623	4.631	4.625	4.614	4.598	4.578	4.552	4.522	4.487
s2s6	4.700	4.623	4.631	4.625	4.614	4.598	4.578	4.552	4.522	4.487
s2s7	4.700	4.623	4.631	4.625	4.614	4.598	4.578	4.552	4.522	4.487
s2s8	4.700	4.851	4.783	4.743	4.704	4.667	4.630	4.592	4.553	4.511
s3s4	4.700	4.623	4.631	4.625	4.614	4.598	4.578	4.552	4.522	4.487
s3s5	4.700	4.623	4.631	4.625	4.614	4.598	4.578	4.552	4.522	4.487
s3s6	4.700	4.623	4.631	4.625	4.614	4.598	4.578	4.552	4.522	4.487
s3s7	4.700	4.623	4.631	4.625	4.614	4.598	4.578	4.552	4.522	4.487
s3s8	4.700	4.851	4.783	4.743	4.704	4.667	4.630	4.592	4.553	4.511
s4s5	4.700	4.623	4.631	4.625	4.614	4.598	4.578	4.552	4.522	4.487
s4s6	4.700	4.623	4.631	4.625	4.614	4.598	4.578	4.552	4.522	4.487
s4s7	4.700	4.623	4.631	4.625	4.614	4.598	4.578	4.552	4.522	4.487
s4s8	4.700	4.851	4.783	4.743	4.704	4.667	4.630	4.592	4.553	4.511
s5s6	4.700	4.623	4.631	4.625	4.614	4.598	4.578	4.552	4.522	4.487
s5s7	4.700	4.623	4.631	4.625	4.614	4.598	4.578	4.552	4.522	4.487
s5s8	4.700	4.851	4.783	4.743	4.704	4.667	4.630	4.592	4.553	4.511
s6s7	4.700	4.623	4.631	4.625	4.614	4.598	4.578	4.552	4.522	4.487
s6s8	4.700	4.851	4.783	4.743	4.704	4.667	4.630	4.592	4.553	4.511
s7s8	4.700	4.851	4.783	4.743	4.704	4.667	4.630	4.592	4.553	4.511
s1	0.650	0.773	0.918	1.087	1.285	1.514	1.779	2.081	2.426	2.813
s2	14.100	14.102	14.099	14.088	14.070	14.044	14.012	13.974	13.928	13.875
s3	14.100	14.102	14.099	14.088	14.070	14.044	14.012	13.974	13.928	13.875
s4	14.100	14.102	14.099	14.088	14.070	14.044	14.012	13.974	13.928	13.875
s5	14.100	14.102	14.099	14.088	14.070	14.044	14.012	13.974	13.928	13.875
s6	14.100	14.102	14.099	14.088	14.070	14.044	14.012	13.974	13.928	13.875
s7	14.100	14.102	14.099	14.088	14.070	14.044	14.012	13.974	13.928	13.875
s8	14.750	14.616	14.489	14.386	14.298	14.219	14.147	14.077	14.007	13.937

Diagram 10 a
Plantfrekvenser



514 A4
IS 73 25 01



Nr 1624

Diagram 10 b
Plantfrekvenser

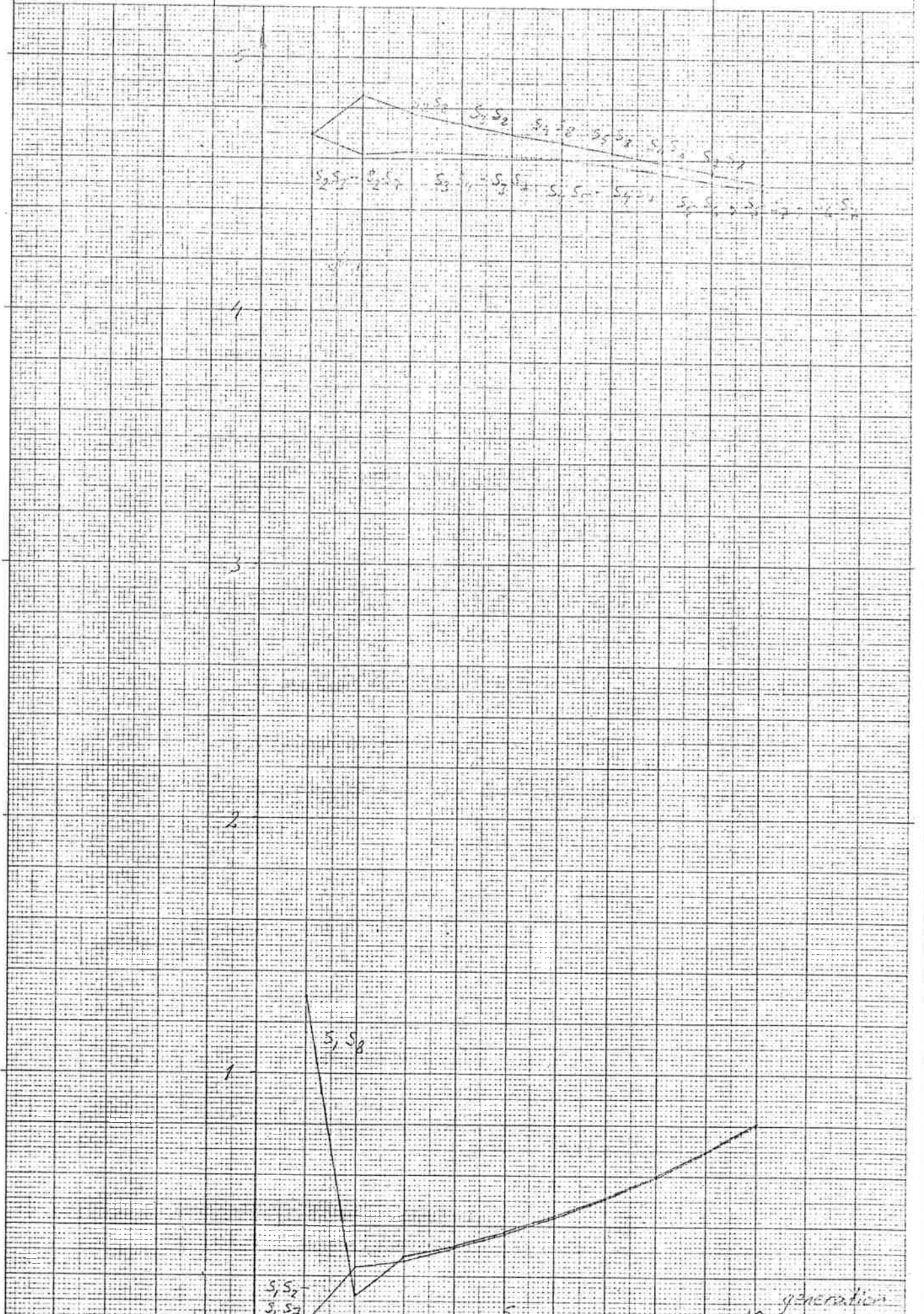
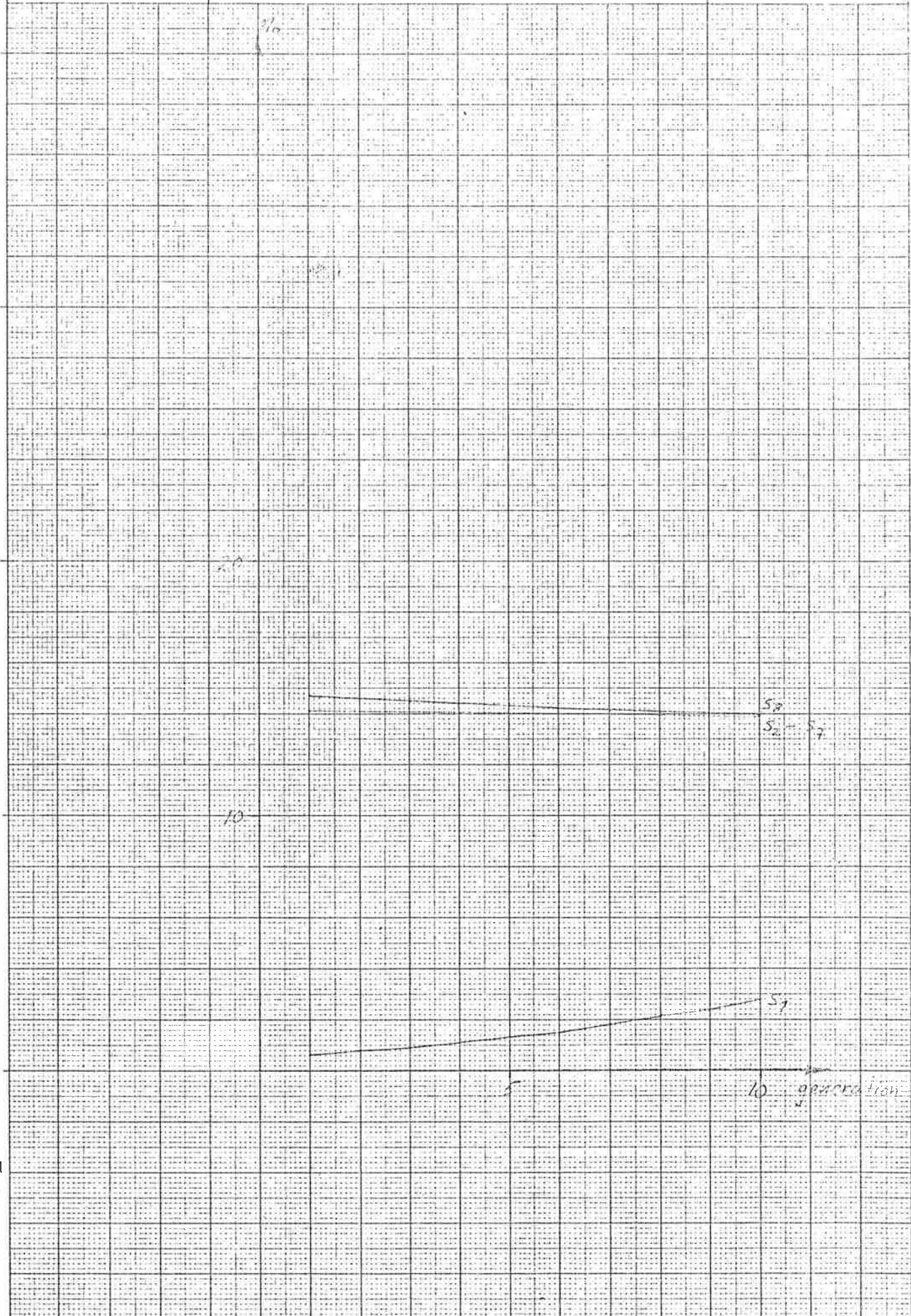


Diagram 10 c
Allelfrekvenser



514 A4
SIS 73 25 01



Nr 1624

Normala systemet. 4 alleler.

	1	2	3
s1s2	0.000	16.000	13.800
s1s3	20.000	15.000	17.500
s1s4	20.000	15.000	17.500
s2s3	20.000	15.000	17.500
s2s4	20.000	15.000	17.500
s3s4	20.000	24.000	16.200
s1	20.000	23.000	24.400
s2	20.000	23.000	24.400
s3	30.000	27.000	25.600
s4	30.000	27.000	25.600

Diagram 11 a
Plantfrekvenser

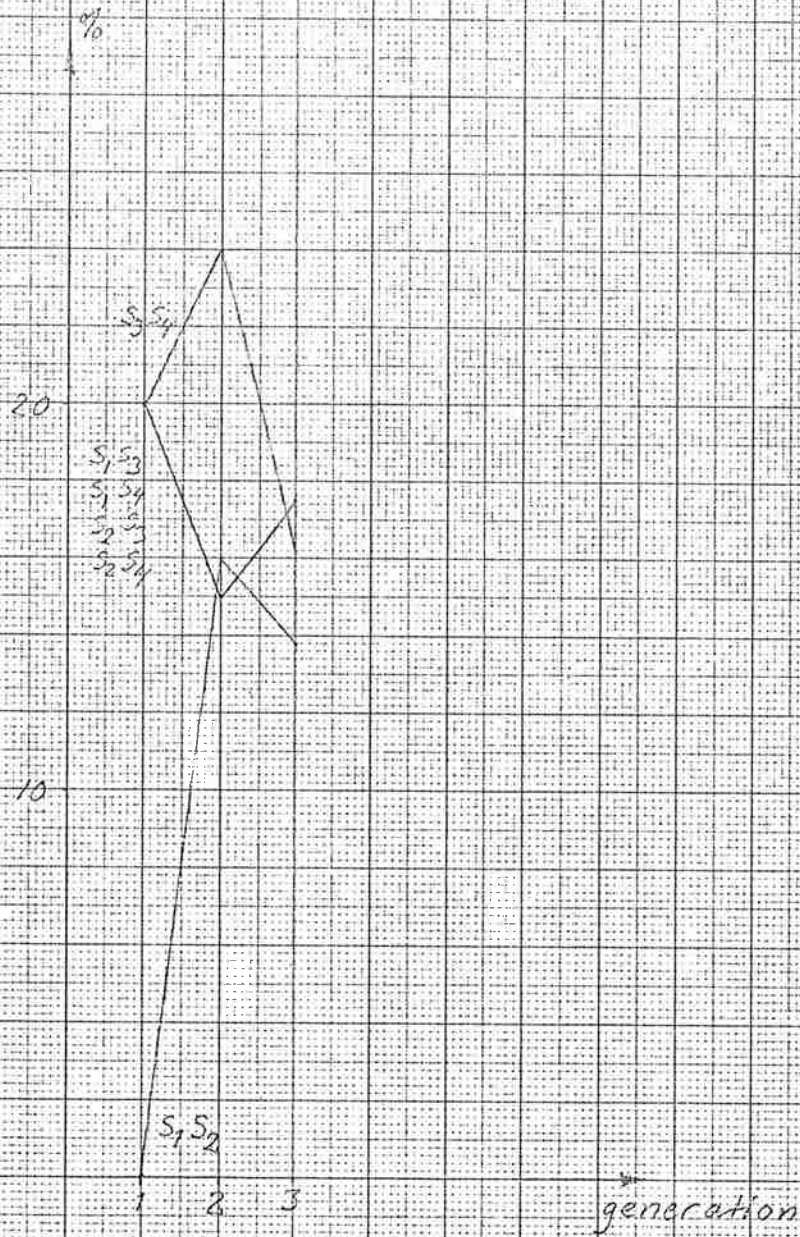
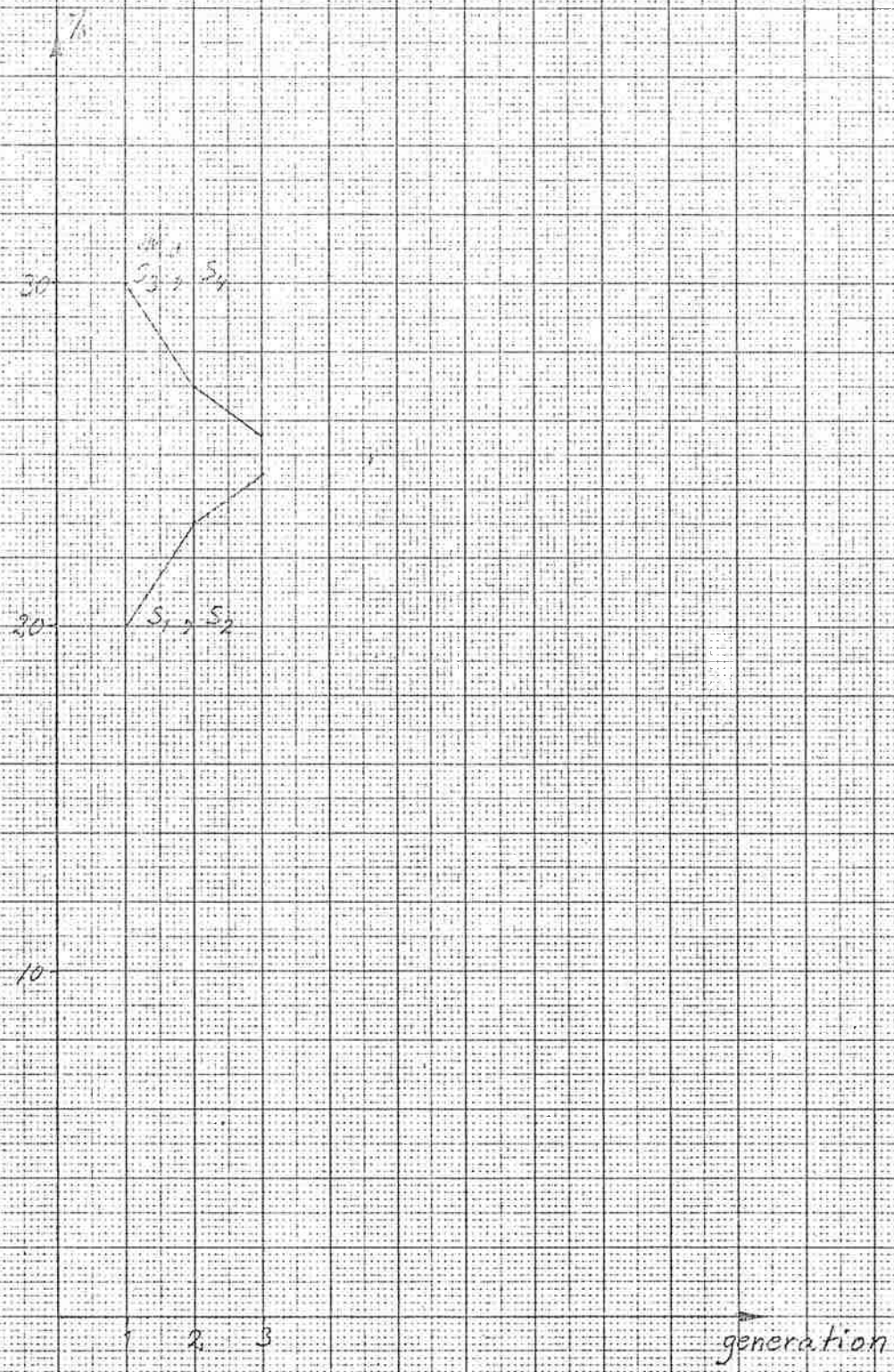


Diagram 11 b

Allelfrekvenser



Normala systemet. 8 alleler.

	1	2	3
s1s2	0.000	3.261	2.918
s1s3	3.700	3.234	3.360
s1s4	3.700	3.248	3.370
s1s5	3.700	3.234	3.360
s1s6	3.700	3.234	3.360
s1s7	3.700	3.234	3.360
s1s8	3.700	3.234	3.360
s2s3	3.700	3.251	3.372
s2s4	3.800	3.249	3.384
s2s5	3.700	3.251	3.372
s2s6	3.700	3.251	3.372
s2s7	3.700	3.251	3.372
s2s8	3.700	3.251	3.372
s3s4	3.700	3.866	3.785
s3s5	3.700	3.849	3.774
s3s6	3.700	3.849	3.774
s3s7	3.700	3.849	3.774
s3s8	3.700	3.849	3.774
s4s5	3.700	3.866	3.785
s4s6	3.700	3.866	3.785
s4s7	3.700	3.866	3.785
s4s8	3.700	3.866	3.785
s5s6	3.700	3.849	3.774
s5s7	3.700	3.849	3.774
s5s8	3.700	3.849	3.774
s6s7	3.700	3.849	3.774
s6s8	3.700	3.849	3.774
s7s8	3.700	3.849	3.774

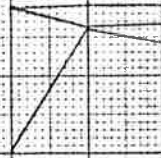
s1	11.100	11.340	11.544
s2	11.150	11.382	11.581
s3	12.950	12.873	12.806
s4	13.000	12.913	12.845
s5	12.950	12.873	12.806
s6	12.950	12.873	12.806
s7	12.950	12.873	12.806
s8	12.950	12.873	12.806

Diagram 12 a
Plantfrekvenser

90

70

10



5

10 generation



Diagram 12 b
Plantfrekvenser

Förstoring

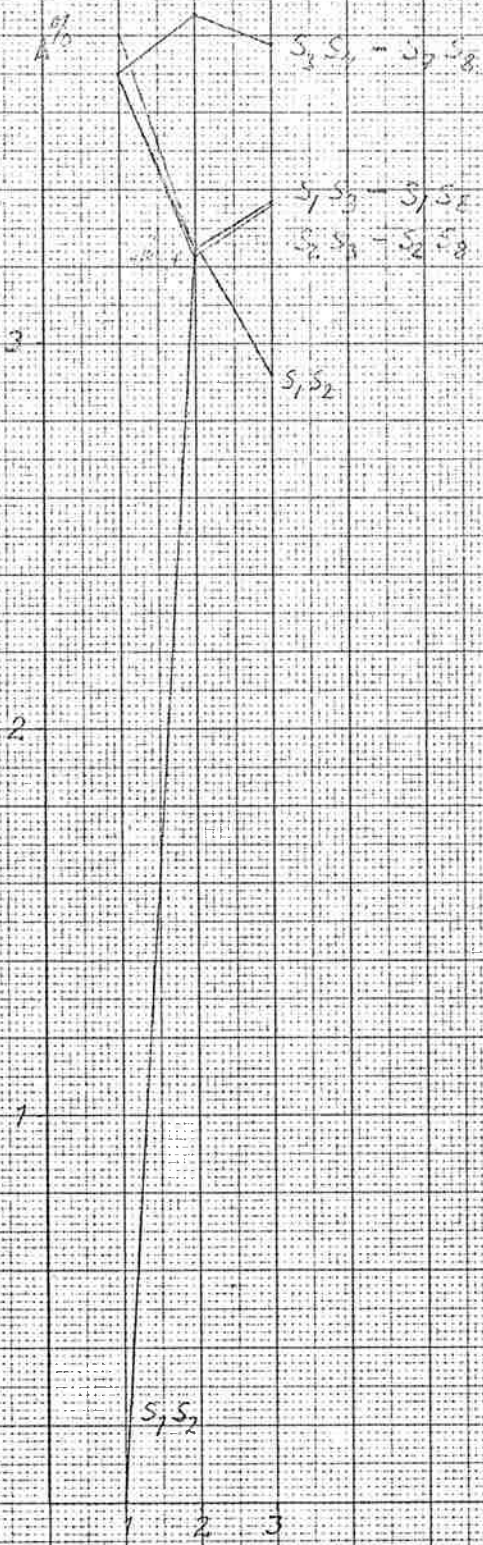
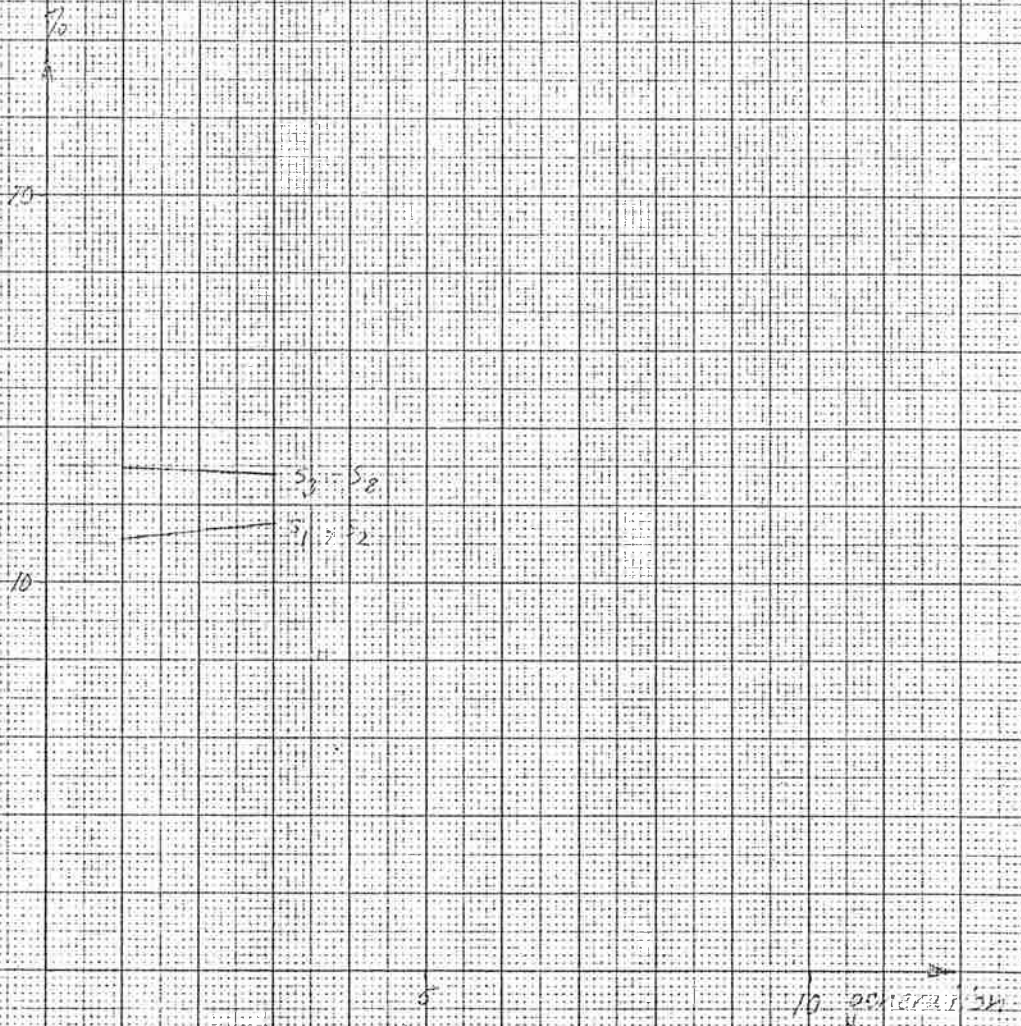


Diagram 12 c
Allelfrekvenser



514 A4
SIS 73 25 01

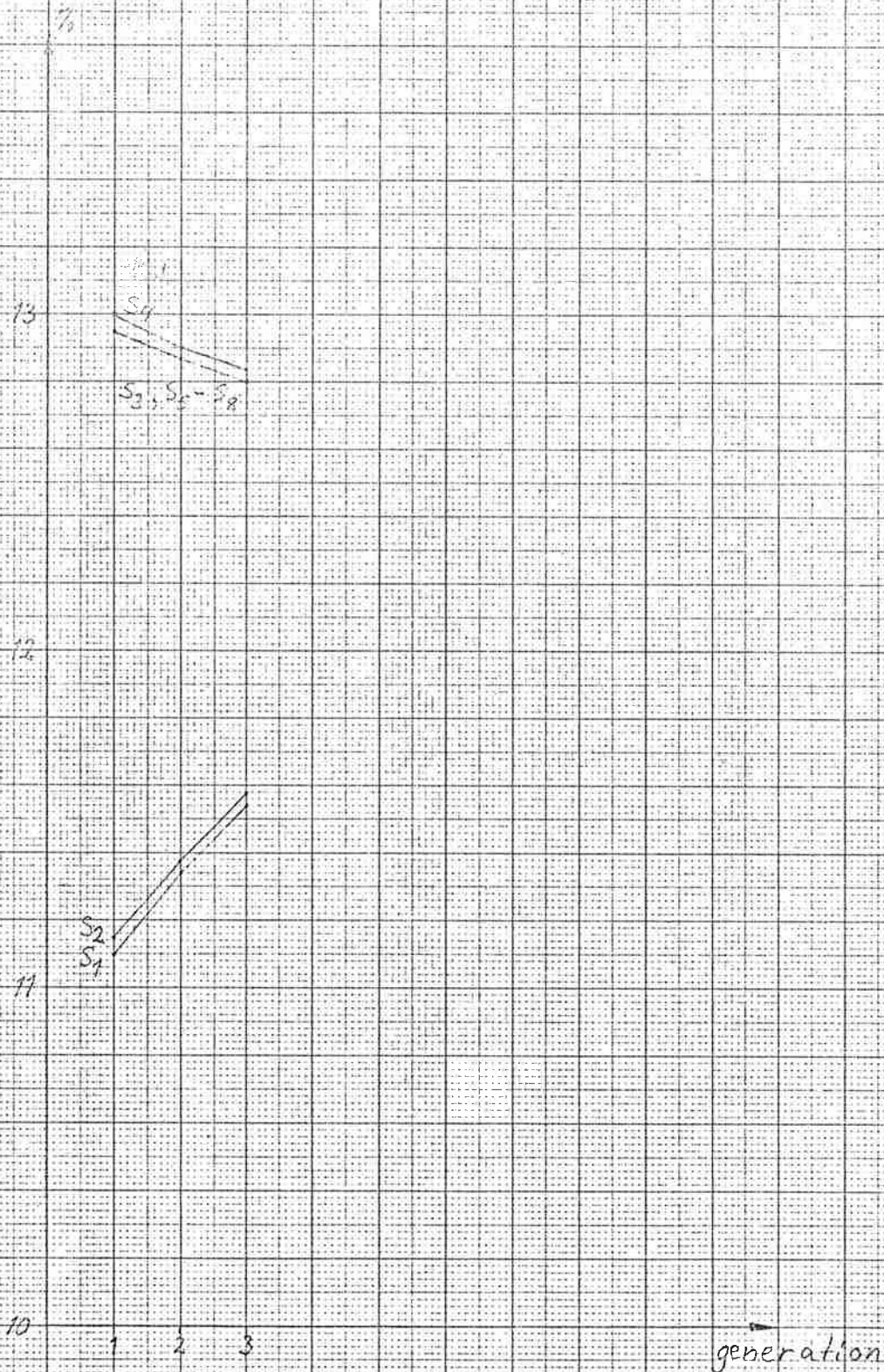


Nr 1624

Diagram 12 d

Förstoring

Allelfrekvenser



514 A4
SIS 732501



Nr 1624

Stationära punkter.

Som man kan gissa sig till av simuleringarna finns det ett jämvikts-

$$\text{läge för } S_1 S_2 = S_1 S_3 = \dots = S_{n-1} S_n = \frac{100}{N} \%$$

n är antalet alleler och N är antalet tänkbara plantgenotyper.

$$N = \frac{n(n-1)}{2}$$

Att detta är den enda stationära punkten kan med måttlig arbetsinsats endast visas för 3 alleler:

$$\begin{cases} s_1 s_2 = \frac{1}{2} (s_1 s_3 + s_2 s_3) & \dots (1) \\ s_1 s_3 = \frac{1}{2} (s_1 s_2 + s_2 s_3) & \dots (2) \\ s_2 s_3 = \frac{1}{2} (s_1 s_2 + s_1 s_3) & \dots (3) \end{cases}$$

$$(1) \text{ ins i } (2) \quad s_1 s_3 = \frac{1}{2} \left(\frac{1}{2} (s_1 s_3 + s_2 s_3) + s_2 s_3 \right)$$

$$\Leftrightarrow$$

$$s_1 s_3 = s_2 s_3 \quad \dots (4)$$

$$(4) \text{ ins i } (1) \quad s_1 s_2 = \frac{1}{2} (s_1 s_3 + s_1 s_3)$$

$$\Rightarrow$$

$$s_1 s_2 = s_1 s_3 = s_2 s_3$$

Att $\frac{100}{N} \%$ är en stationär punkt (men inte säkert den enda) kan visas generellt:

$$S_i S_j(t) = \frac{100}{N} = \frac{100}{\frac{n(n-1)}{2}}$$

$$P_i = \frac{100}{n} \quad \text{för alla } i \text{ och } j$$

$S_i S_j(t+1)$ är en summa av $2(n-2)$ st lika stora termer. Jfr sid 5.

$$S_i S_j(t+1) = 2(n-2) \cdot \frac{1}{2} \cdot \frac{100}{\frac{n(n-1)}{2}} \cdot \frac{\frac{100}{n}}{100 - \frac{100}{n} - \frac{100}{n}} = \frac{100}{\frac{n(n-1)}{2}} = S_i S_j(t)$$

Stabilitetsundersökning.

Eftersom system med fler alleler än 3 är olinjära, kan endast stabiliteten runt jämviktsläget undersökas. För 3-allelsystemet, som är linjärt, kan emellertid stabiliteten visas globalt:

$$S(t+1) = \begin{pmatrix} 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} \\ \frac{1}{2} & 0 & \frac{1}{2} \\ \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 \end{pmatrix} S(t) \quad S(t+1) = \Phi S(t)$$

Φ 's egenvärden är $\lambda_1 = 1$

$$\lambda_2 = -\frac{1}{2}$$

$$\lambda_3 = -\frac{1}{2}$$

Egenvektorerorna blir $\begin{pmatrix} 1 \\ 1 \\ 1 \end{pmatrix}$, som svarar mot $\lambda = 1$

och $\begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \\ x_3 \end{pmatrix}$; $x_1 + x_2 + x_3 = 0$, som svarar mot $\lambda = -\frac{1}{2}$.

Systemet är stabilt ty Φ har alla egenvärden innanför enhetscirkeln. Att λ_1 ligger på randen betyder att summan av procentalen (=100%) är konstant.

Med 4 eller fler alleler måste man linjärisera runt jämviktsläget, bestämma den linjära matrisen och visa att dess egenvärden ligger innanför enhetscirkeln.

$$\begin{aligned} s_1 s_2(t+1) &= \frac{1}{2} \cdot s_1 s_3 \cdot \frac{p_2}{p_{\text{tot}} - p_1 - p_3} + \dots + \frac{1}{2} \cdot s_1 s_n \cdot \frac{p_2}{p_{\text{tot}} - p_1 - p_n} + \\ &+ \frac{1}{2} \cdot s_2 s_3 \cdot \frac{p_1}{p_{\text{tot}} - p_2 - p_3} + \dots + \frac{1}{2} \cdot s_2 s_n \cdot \frac{p_1}{p_{\text{tot}} - p_2 - p_n} \end{aligned}$$

I jämvikt gäller:

$$p_1 = (s_1 s_2 + s_1 s_3 + \dots + s_1 s_n) = \frac{200}{n} \%$$

$$p_{\text{tot}} = (p_1 + p_2 + \dots + p_n) = 200 \%$$

$$p_{\text{tot}} - p_i - p_j = 200 - 2 \frac{200}{n} = \frac{200}{n} (n-2)$$

$$S_i S_j = \frac{100}{\frac{n(n-1)}{2}} \%$$

Linjärisera runt jämviktsläget.

$$\Delta S_1 S_2(t+1) = \alpha_{12} \Delta S_1 S_2(t) + \alpha_{13} \Delta S_1 S_3(t) + \dots + \alpha_{n-1,n} \Delta S_{n-1} S_n(t) +$$

+ termer av högre ordning, som försummas.

$$\alpha_{12} = \frac{\partial}{\partial S_1 S_2} \left(\frac{1}{2} \cdot S_1 S_3 \cdot \frac{p_2}{p_{\text{tot}} - p_1 - p_3} + \frac{1}{2} \cdot S_1 S_4 \cdot \dots \right) \Bigg|_{\substack{\text{utvärderat} \\ \text{i jämvikt}}}$$

$$\alpha_{12} = \frac{1}{2} \cdot 2(n-2) \cdot \frac{100}{\frac{n(n-1)}{2}} \cdot \left(\frac{1}{\frac{200}{n}(n-2)} - \frac{\frac{200}{n}}{\frac{200}{n}(n-2)} \cdot \frac{1}{\frac{200}{n}(n-2)} \right)$$

$$\alpha_{12} = \frac{n-3}{(n-1)(n-2)}$$

$$\alpha_{13} = \frac{1}{2} \left\{ 1 \cdot \frac{\frac{200}{n}}{\frac{200}{n}(n-2)} + (n-3) \cdot \frac{100}{\frac{n(n-1)}{2}} \cdot \left(-\frac{\frac{200}{n}}{\frac{200}{n}(n-2)} \cdot \frac{1}{\frac{200}{n}(n-2)} \right) + \frac{100}{\frac{n(n-1)}{2}} \cdot \left(\frac{1}{\frac{200}{n}(n-2)} - \frac{\frac{200}{n}}{\frac{200}{n}(n-2)} \cdot \frac{200}{n} \right) + (n-3) \cdot \frac{100}{\frac{n(n-1)}{2}} \cdot \left(\frac{1}{\frac{200}{n}(n-2)} - \frac{\frac{200}{n}}{\frac{200}{n}(n-2)} \cdot \frac{2}{\frac{200}{n}(n-2)} \right) \right\}$$

$$\alpha_{13} = \frac{(n-2)^2 - (n-3)}{(n-1)(n-2)^2}$$

Analogt erhålls $\alpha_{14} = \dots = \alpha_{1,n} = \alpha_{23} = \dots = \alpha_{2,n} = \alpha_{13}$

$$\alpha_{3,4} = \frac{1}{2} \left\{ 4 \cdot \frac{100}{\frac{n(n-1)}{2}} \cdot \left(-\frac{\frac{200}{n}}{\frac{200}{n}(n-2)} \cdot \frac{1}{\frac{200}{n}(n-2)} \right) + \right. \\ \left. + 2(n-4) \cdot \frac{100}{\frac{n(n-1)}{2}} \cdot \left(-\frac{\frac{200}{n}}{\frac{200}{n}(n-2)} \cdot \frac{2}{\frac{200}{n}(n-2)} \right) \right\}$$

$$\alpha_{3,4} = -\frac{2(n-3)}{(n-1)(n-2)^2}$$

Analogt erhålls $\alpha_{3,5} = \dots = \alpha_{3,n} = \dots = \alpha_{n-1,n} = \alpha_{3,4}$

Därmed är $\Delta S_1 S_2(t+1)$ bestämd som funktion av $\Delta S_i S_j(t)$.

På samma sätt erhålls $\Delta S_1 S_3(t+1)$, $\Delta S_1 S_4(t+1)$, \dots , $\Delta S_{n-1} S_n(t+1)$.

$$\Delta S(t+1) = \Phi \Delta S(t)$$

Raderna och kolonnerna i matrisen Φ numreras inte på vanligt sätt, utan med hänsyn till antalet alleler (n).

	$k_{1,2}$	$k_{1,3}$	\dots	$k_{1,n}$	$k_{2,3}$	\dots	$k_{2,n}$	\dots	$k_{n-2,n-1}$	$k_{n-2,n}$	$k_{n-1,n}$
$r_{1,2}$											
$r_{1,3}$											
\vdots											
$r_{1,n}$											
$r_{2,3}$											
\vdots											
$r_{2,n}$											
\vdots											
$r_{n-1,n}$											

element nr ($r_{n-1,n} / k_{2,n}$)

När Φ -matrisen skall genereras sätts diagonalelementen ($r_{i,j}/k_{i,j}$)

$$\text{lika med } \frac{n-3}{(n-1)(n-2)}.$$

I rad $r_{i,j}$ sätts elementen i positionerna $k_{i,m}$, $k_{m,i}$, $k_{m,j}$ och $k_{j,m}$
 $i < m$ $m < i$ $m < j$ $j < m$

$$\text{lika med } \frac{(n-2)^2 - (n-3)}{(n-1)(n-2)^2}.$$

Övriga element sätts lika med $-\frac{2(n-3)}{(n-1)(n-2)^2}$.

$$\text{Exempel: Med 4 alleler blir } -\frac{2(n-3)}{(n-1)(n-2)^2} = -\frac{1}{6}$$

$$\frac{(n-2)^2 - (n-3)}{(n-1)(n-2)^2} = \frac{1}{4}$$

$$\frac{n-3}{(n-1)(n-2)} = \frac{1}{6}$$

och Φ -matrisen blir

$$\begin{array}{l} r_{12} \\ r_{13} \\ r_{14} \\ r_{23} \\ r_{24} \\ r_{34} \end{array} \begin{pmatrix} k_{12} & k_{13} & k_{14} & k_{23} & k_{24} & k_{34} \\ \frac{1}{6} & \frac{1}{4} & \frac{1}{4} & \frac{1}{4} & \frac{1}{4} & -\frac{1}{6} \\ \frac{1}{4} & \frac{1}{6} & \frac{1}{4} & \frac{1}{4} & -\frac{1}{6} & \frac{1}{4} \\ \frac{1}{4} & \frac{1}{4} & \frac{1}{6} & -\frac{1}{6} & \frac{1}{4} & \frac{1}{4} \\ \frac{1}{4} & \frac{1}{4} & -\frac{1}{6} & \frac{1}{6} & \frac{1}{4} & \frac{1}{4} \\ \frac{1}{4} & -\frac{1}{6} & \frac{1}{4} & \frac{1}{4} & \frac{1}{6} & \frac{1}{4} \\ -\frac{1}{6} & \frac{1}{4} & \frac{1}{4} & \frac{1}{4} & \frac{1}{4} & \frac{1}{6} \end{pmatrix}$$

ϕ 's egenvärden blir

$$1 \quad -\frac{1}{2} \quad -\frac{1}{2} \quad \text{med 3 alleler.}$$

$$1 \quad \frac{1}{3} \quad \frac{1}{3} \quad \frac{1}{3} \quad -\frac{1}{2} \quad -\frac{1}{2} \quad \text{med 4 alleler.}$$

$$1 \quad \underbrace{\frac{7}{12} \quad \frac{7}{12} \quad \dots}_{4 \text{ st}} \quad -\frac{1}{3} \quad -\frac{1}{3} \quad \dots \quad \underbrace{\dots}_{5 \text{ st}} \quad \text{med 5 alleler.}$$

$$1 \quad \underbrace{\frac{7}{10} \quad \frac{7}{10} \quad \dots}_{5 \text{ st}} \quad -\frac{1}{4} \quad -\frac{1}{4} \quad \dots \quad \underbrace{\dots}_{9 \text{ st}} \quad \text{med 6 alleler.}$$

$$1 \quad \underbrace{\frac{17}{21} \quad \frac{17}{21} \quad \dots}_{7 \text{ st}} \quad -\frac{1}{6} \quad -\frac{1}{6} \quad \dots \quad \underbrace{\dots}_{20 \text{ st}} \quad \text{med 8 alleler.}$$

Systemen är stabila ty egenvärdena ligger inom enhetscirkeln.

Efter en störning i jämviktsläget kommer system med fler alleler troligen att återgå långsammare än system med få alleler, ty egenvärdena närmar sig enhetscirkeln när allelantalet ökar.

$$\left(\frac{7}{12} < \frac{7}{10} < \frac{17}{21} \dots \right)$$

Eftersom $S_i S_j = \frac{1}{n(n-1)}$ är ett stabilt jämviktsläge, kommer

alla plantfrekvenser att anta detta värde efter tillräckligt många generationer.

Uppskattning av osäkerheten i simuleringarna.

I det föregående har alla parametrar antagits vara exakta. Slumpen och de yttre förhållandena kan på olika sätt påverka de beräknade frekvenserna av $S_i S_j$. Nedan följer en uppskattning av parametrarnas varianser samt en beräkning av hur dessa påverkar variansen hos frekvensen av $S_i S_j$.

Antal äggceller/planta.

Plantorna producerar olika många frön. Varje planta ger 10-30 st blomställningar varav 0-5 st deltar i fortplantningen med pollen och ägg. Varje blomställning består av 70-110 st blommor. En blomställning producerar 60-70 st frön per 100 blommor.

Den stokastiska variabeln A = antalet blomställningar per planta.

Antag följande fördelning på A :

x	=	1	2	3	4	5
$p_A(x)$	=	0.125	0.25	0.25	0.25	0.125

Den stokastiska variabeln B = antalet blommor per blomställning.

Antag att 70 % av blomställningarna producerar mellan 70 och 110 blommor. Om B är normalfördelad blir medelvärdet $E(B) = 90$ och

$$\text{standardavvikelsen } \sigma(B|A) = \frac{20}{\sqrt{A}}$$

Teoretiskt kan en blomställning med 100 blommor ge 200 frön. Normalt bildar emellertid 70 % av blomställningarna mellan 60 och 70 frön per 100 blommor. Den stokastiska variabeln $C = \frac{\text{antal frön}}{\text{antal blommor}}$ i en

blomställning. Om C är normalfördelad blir $E(C) = 0.65$ och

$$\sigma(C|A) = \frac{0.05}{\sqrt{A}}$$

Vid beräkning på 1 planta erhålls då:

$$E(ABC) = \sum f f_{C|A} f_{B|A} dB dC p_A = 90 \cdot 0.65 \cdot \left(\frac{1}{8} + \frac{2}{4} + \frac{3}{4} + \frac{4}{4} + \frac{5}{8}\right)$$

$$E(ABC) = 175.5$$

$$\begin{aligned} E(A^2B^2C^2) &= \sum f f_{C|A} f_{B|A} dB dC p_A = \\ &= \sum A^2 \cdot \{V(C|A) + (E(C|A))^2\} \cdot \{V(B|A) + (E(B|A))^2\} \cdot p_A = \\ &= A^2 \cdot \left\{ \frac{400}{A^2} + 90^2 \right\} \cdot \left\{ \frac{0.0025}{A} + 0.65^2 \right\} \cdot p_A = 36505 \end{aligned}$$

$$V(ABC) = E(A^2B^2C^2) - (E(ABC))^2 = 36505 - 175.5^2 = 5705$$

$$\sigma(ABC) = \sqrt{5705}$$

Men varje plantgenotyp representeras av mer än en planta.

\overline{ABC} = aritmetiska medelvärdet av antalet frön per planta, räknat på n st plantor. $E(\overline{ABC}) = 175.5$ $\sigma(\overline{ABC}) = \sqrt{\frac{5705}{n}} = \sqrt{\frac{5705}{N \cdot S_i S_j}}$

då $n = N \cdot S_i S_j$ där N är antalet plantor i hela populationen.

Av allt frö i populationen produceras Z % i $S_i S_j$ -plantor. För att Z skall svara mot $S_i S_j$ förlängs \overline{ABC} med $\frac{S_i S_j}{175.5}$;

$$Z = \frac{S_i S_j}{175.5} \cdot \overline{ABC}$$

$$E(Z) = \frac{S_i S_j}{175.5} \cdot 175.5 = S_i S_j$$

$$\sigma(Z) = \frac{S_i S_j}{175.5} \cdot \sqrt{\frac{5705}{N \cdot S_i S_j}} = \frac{1}{175.5} \sqrt{\frac{5705 \cdot S_i S_j}{N}}$$

Aggcellens genotyp.

Plantor med genotypen sls3 bildar sl- och s3-ägg i ungefär lika

$$\text{delar: } sls2(t+1) = \frac{1}{2} \cdot sls3 \cdot \frac{p_2}{p_{tot} - p_1 - p_3} + \dots$$

Faktorn $\frac{1}{2}$ ersätts av den stokastiska variabeln X, som är binomialfördelad med medelvärdet $E(X) = \frac{1}{2}$. Variansen i relativa frekvensen

av en binomialfördelad stokastisk variabel är $\frac{pq}{n}$, $V(X) = \frac{\frac{1}{2}(1 - \frac{1}{2})}{n} = \frac{1}{4n}$

där n är antalet sls3-blommor = $175.5 \cdot Z \cdot N$:

Standardavvikelsen blir då $\sigma(X|Z) = \frac{1}{2\sqrt{175.5 \cdot Z \cdot N}}$

Pollenproduktionen.

Produktionen av pollen är behäftad med osäkerheter som är svåra att uppskatta.

Olika plantor (och olika blommor på en planta) kan producera olika mycket pollen pga andra faktorer än skillnader i inkompatibilitetsloci. Vid ett kontrollerat försök bör sådana skillnader kunna elimineras med hjälp av jämn gödsling och belysning, lika plantavstånd mm.

Det kan också tänkas att pollen med en viss allel produceras i större mängd eller växer fortare genom pistillen än annat pollen. Sådana systematiska skillnader antas inte förekomma.

En viss slumpartad variation i antalet producerade pollenkorn är naturligtvis oundviklig. Variansen blir ett uttryck av typen $\frac{k}{n}$, där k är en konstant av storleksordningen 1 och n är antalet pollenkorn med viss genotyp. Redan med ett tiotal plantor av varje genotyp torde variansen kunna försummas.

Pollineringen.

Överföringen av pollen från ståndare till äggcell via pistillens märke: Humlorna och bina som transporterar pollenet från ståndare till pistillmärke kanske föredrar en viss blomfärg som är kopplad till en viss allel. Bin lär t ex avverka en viss sorts blommor i taget. Även vinden kan påverka överföringen. Eftersom sådana systematiska fel är svåra att uppskatta beaktas de inte här. Vid ett

försök får man sträva efter att eliminera dem så långt det är möjligt.

$$s1s2(t+1) = \frac{1}{2} \cdot s1s3 \cdot \underbrace{\frac{p_2}{p_{tot} - p_1 - p_3}}_p + \dots\dots$$

p är andelen $s2$ -pollen av allt pollen som konkurrerar om att befrukta $s1s3$ -blomman. Bland allt pollen drar man ett pollen per $s1$ -ägg. p ersätts då av den stokastiska variabeln Y , som analogt med X får medelvärdet $E(Y)=p$ och variansen $V(Y) = \frac{pq}{m}$, där m är antalet dragningar = antalet $s1s2$ -frön från $s1s3$ -blommor = $175.5 \cdot X \cdot Z \cdot N$; $q = 1-p$.

$$\text{Standardavvikelsen blir då } \sigma(Y|X,Z) = \sqrt{\frac{pq}{175.5XZN}}$$

Uttrycket $s1s2(t+1) = \frac{1}{2} \cdot s1s3 \cdot p + \dots\dots\dots$ ersätts då av

$s1s2(t+1) = X \cdot Y \cdot Z + \dots$ Om kovarianserna $C(X,Y)$, $C(Y,Z)$ och $C(Z,X)$ alla kan försummas, gäller att

$$V(XYZ) = V(X)(E(Y))^2(E(Z))^2 + V(Y)(E(Z))^2(E(X))^2 + V(Z)(E(X))^2(E(Y))^2$$

Nedan visas $C(X,Y) = 0$ Övriga samband kan visas analogt.

$$E(X \cdot Y) = \iiint xy f_{X,Y,Z} dx dy dz = \int f_Z \int x f_{X|Z} \int y f_{Y|X,Z} dy dx dz = p \cdot \frac{1}{2} \cdot 1$$

$$E(X|Z) = \frac{1}{2} \text{ oberoende av } Z \Rightarrow E(X) = \frac{1}{2}$$

$$E(Y|X,Z) = p \text{ oberoende av } X \text{ och } Z \Rightarrow E(Y) = p$$

$$C(X,Y) = E(X \cdot Y) - E(X) \cdot E(Y) = \frac{1}{2} p - \frac{1}{2} \cdot p = 0$$

$V(s1s2(2))$ kan lätt räknas ut som summan av delvarianserna, då de olika produkterna XYZ är ungefär okorrelerade.

$$V(s1s2(2)) = V(X)(s1s3)^2 \left(\frac{p_2}{p_{tot} - p_1 - p_3} \right)^2 + V(Y) \left(\frac{1}{2} \right)^2 (s1s3)^2 + V(Z) \left(\frac{1}{2} \right)^2 \cdot$$

$$\cdot \left(\frac{p_2}{p_{tot} - p_1 - p_3} \right)^2 + \dots\dots\dots$$

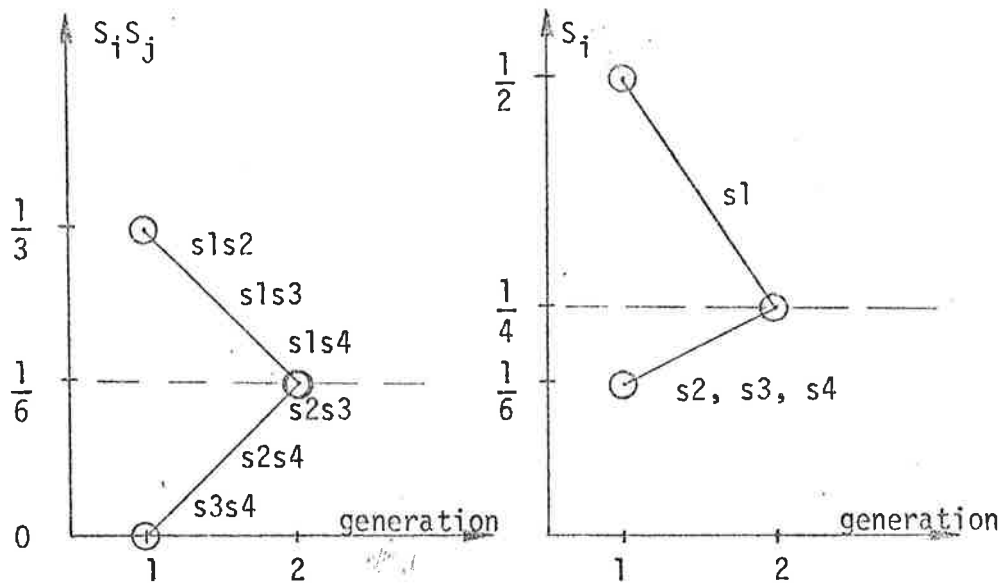
Varianserna är små i X, Y och Z \Rightarrow produkten XYZ är ungefär normalfördelad \Rightarrow $s_{ls2}(t+1)$, som är en summa av flera olika XYZ, blir normalfördelad.

$S_i S_j(2)$ är enkel ty $S_i S_j(1)$ är oberoende. Tyvärr fungerar inte formeln i mer än en generation. Eftersom både $s_{ls2}(2)$ och $s_{ls4}(2)$ får bidrag från $s_{ls3}(1)$, kommer $s_{ls2}(2)$ och $s_{ls4}(2)$ inte att vara oberoende. Det är trots detta inte omöjligt att beräkna varianserna, men siffrorna på delvarianserna är så osäkra att man inte bör utnyttja dem för hårt.

Kontroll av modellen.

För att kontrollera modellen kommer ett praktiskt försök med nedanstående sammansättning av startvärdet att påbörjas vid Balsgård hösten 1972. (För att inte försvåra räkningarna används andelar av 1 i stället för %.)

	t = 1		t = 2	
	medelvärde	medelvärde	standardavvikelse	
s_{ls2}	1/3	1/6	0.09/N	
s_{ls3}	1/3	1/6	0.09/N	
s_{ls4}	1/3	1/6	0.09/N	
s_{2s3}	0	1/6	0.09/N	
s_{2s4}	0	1/6	0.09/N	
s_{3s4}	0	1/6	0.09/N	
s_1	1/2	1/4	N är antalet	
s_2	1/6	1/4	plantor i hela	
s_3	1/6	1/4	populationen.	
s_4	1/6	1/4		



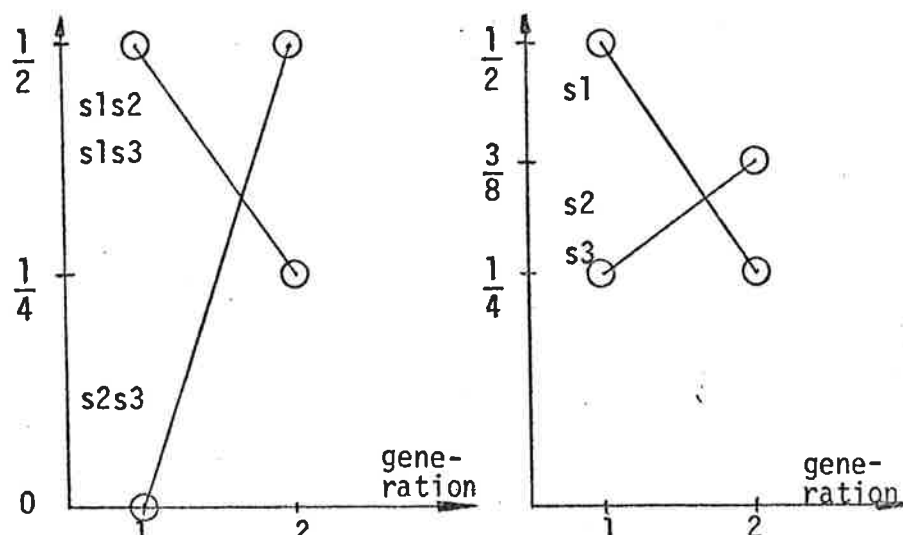
Om man sår ut 33 frön av vardera $s1s2$, $s1s3$ och $s1s4$, erhåller man i 2:a generationen lika delar av varje tänkbar plantgenotyp.

Eftersom det finns 99 plantor i generation 1 kommer standardavvikelsen i generation 2 att bli $\frac{0.09}{\sqrt{99}} \approx 0.009 = 0.9 \%$

Alltså blir $S_i S_j(2)$ ungefär normalfördelad med medelvärdet 16.7 % och standardavvikelsen 0.9 %.

Som jämförelse visas att ett analogt 3-allelsystem uppträder på ett principiellt annorlunda sätt med överslängar.

	t = 1 medelvärde	t = 2 medelvärde
$s1s2$	$1/2$	$1/4$
$s1s3$	$1/2$	$1/4$
$s2s3$	0	$1/2$
$s1$	$1/2$	$1/4$
$s2$	$1/4$	$3/8$
$s3$	$1/4$	$3/8$



Slutsatser.

Av exemplet framgår att den beräknade standardavvikelsen blir liten. Trots de många idealiseringarna och approximationerna bör den verkliga standardavvikelsen dock vara så liten, att man vid ett försök kan avgöra om en population med 4 alleler eller fler pendlar runt jämviktsläget eller om den driver in mot jämviktsläget så som simuleringarna visar.

Standardavvikelsen för andra system beräknas lätt med dataprogrammet i appendix. Hålkort med detta program finns på Institutionen för Reglerteknik.

Fotnot.

Eftersom variationen i faktorn $p = \frac{p_i}{p_{\text{tot}} - p_j - p_k} = p_i$, är noll i ett 3-allelsystem, kan kovariansmatrisen beräknas för detta. Därmed kan varianserna beräknas för fler generationer än 2. Eftersom systemet med 3 alleler skiljer sig markant från de med fler alleler, behandlas det inte närmare här, endast kovariansmatrisens utseende anges.

$$S(t+1) = \Phi S(t) \quad \Phi = \begin{pmatrix} 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} \\ \frac{1}{2} & 0 & \frac{1}{2} \\ \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 \end{pmatrix}$$

$$\text{Inför: } \begin{cases} x_1 = s_1 s_2 \\ x_2 = s_1 s_3 \\ x_3 = s_2 s_3 \end{cases} \quad P_{ij}(t) = C(x_i(t), x_j(t))$$

$$\begin{cases} P(t+1) = \Phi P(t) \Phi^T + R(t) \\ P(0) = P_0 \end{cases} \quad R_{ij}(t) = \frac{1}{4N} \sum_{k \neq i, j} \bar{x}_k(t)$$

Ordlista.

- Allel. En kromosom kan betraktas som en lång kedja av molekyler. I en given punkt på kedjan sitter arvsanlaget som förhindrar självbefruktning. Denna punkt kallas inkompatibilitetslocus, s-locus. Detta locus kan ha olika kemisk struktur, kan anta olika allela tillstånd. De tänkbara tillstånden är numrerade från 1 och uppåt. Det antas att s-locus kan anta över 30 olika strukturer, s₁, s₂, ... s₃₄. Dessa strukturer kallas då s₁-allelen, s₂-allelen osv.
- Enhetscirkeln. Komplexa tal med belopp mindre än 1. Alla reella tal mellan -1 och +1 ligger inom enhetscirkeln.
- Fenotyp. Plantans samlade egenskaper, både ärftliga och miljödärande. Resultatet av genotypens reaktion med miljön.
- Gamet. Könscell, t ex pollen och äggcell.
- Genotyp. De ärftliga egenskaperna.
- Global stabilitet. Se stabilitet.
- Heterozygot. Individ som bildar mer än ett slags gameter beroende på att motsvarande loci i ett kromosompar innehåller olika alleler.
- Homozygot. Individ som endast bildar ett slags gameter beroende på att motsvarande loci i ett kromosompar innehåller identiska alleler.
- Inkompatibilitet. Hinder för korsning mellan två individer, så att någon befruktning ej äger rum.
- Kromosom. Är bärare av ett stort antal gener samt har förmåga till exakt självreproduktion. I gameter är vanligen alla kromosomer olika varandra, i en planta, som är uppbyggd ur två gameter förekommer de parvis.

- Linjärt system. 3-allelsystemet är linjärt ty inga variabler multipliceras med varandra:

$$s1s2(t+1) = \text{konstant} \cdot s1s3(t) + \text{konstant} \cdot s1s4(t)$$

4-allelsystemet är däremot olinjärt:

$$s1s2(t+1) = \frac{1}{2} \cdot s1s3(t) \cdot \frac{(s1s2(t) + \dots)}{(\dots\dots\dots)} + \dots\dots$$

Vid linjärisering approximeras 4-allelsystemet med uttryck av typen:

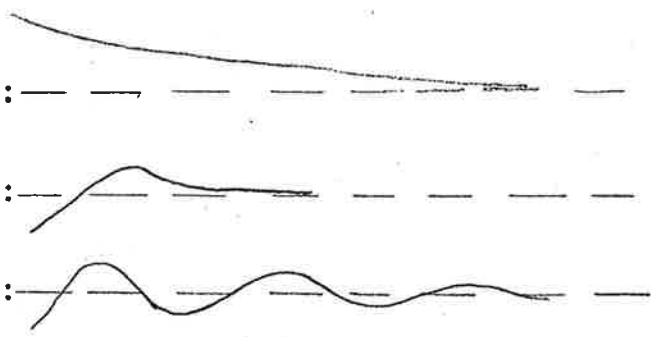
$$s1s2(t+1) = \text{konstant} \cdot s1s2(t) + \text{konstant} \cdot s1s3(t) + \dots$$

- Locus. Ställe på en kromosom där ett arvsanlag är beläget.
- Stabilitet. Lokal s: Om systemet befinner sig i jämvikt och utsätts för en lätt störning, kommer det att återgå till jämviktsläget.
Global s: Oavsett störningens storlek kommer systemet att återgå till jämviktsläget.
- Stationär punkt. Om ett system startas i en stationär punkt, stannar det kvar där tills det utsätts för en störning.
- Stokastisk. Slumpartad.

- Svängningstyper. Utan översläng: — — — — —

Med en översläng: — — — — —

Oscillerande: — — — — —



Litteratur.

Blom G. Sannolikhetsteori för FEMV. Studentlitteratur 1969.

Denward T. The function of the incompatibility alleles in red clover (*Trifolium pratense* L.). *Hereditas* 49:330-334, 1963.

Behandlar faktorer, bl'a mutationer, som kan komplicera den uppställda modellen.

Lundqvist A. Self-incompatibility and the breeding of herbage grasses. *Recent plant breeding research* 13: 193-202, 1962.

Ger en beskrivning av inkompatibilitetssystemet, samt exempel på två-locisystem.

Müntzing A. Arftlighetsforskning. En översikt av metoder och huvudresultat. LTs förlag, 1971.

På sid 291-293 beskrivs inkompatibilitetssystemet och på sid 497-514 finns termförklaringar.

Aström K.J. Reglerteori. Almqvist & Wiksell / Gebers Förlag 1968.

Aström K.J. Olinjära system. TLTH/VBV Lund 1971.

Aström K.J. Samplade system. TLTH/VBV Lund 1971.

Appendix

Normal modell.

C INLÄSNING

```

DIMENSION S(10,10,10), POLL(10,10)
READ 10,N,IA
10 FORMAT (I10,I10)
DO 11 J=1,N
11 READ 110, (S(1,J,K), K=J,N)
110 FORMAT (8F10.3)

```

C N ÄR ANTALET S-ALLELER

C S(1,2,3) ÄR PROCENTTALET S2S3-PLANTOR I FÖRSTA GENERATIONEN

C POLL(1,2) ÄR PROCENTTALET S2-POLLEN I FÖRSTA GENERATIONEN

C IA ÄR ANTALET GENERATIONER SOM SKALL SIMULERAS

C I ÄR DEN AKTUELLA GENERATIONEN

I=1

C BERÄKNA POLLEN

```

15 DO 20 L=1,N
POLL(I,L)=0
DO 20 M=1,N
20 POLL(I,L) = POLL(I,L) + S(I,L,M) + S(I,M,L)
P=0
DO 21 L=1,N
21 P = P + POLL(I,L)

IF (I.EQ.IA) GO TO 65

```

C BERÄKNA NY GENERATION

```

DO 190 J=1,N
DO 190 K=1,N
190 S(I+1,J,K)=0
N1=N-1
DO 100 J=1,N1
J1=J+1
DO 100 K=J1,N
DO 100 L=1,N

```

C INKOMPATIBILITETEN GER:

IF (L.EQ.J) GO TO 180

IF (L.EQ.K) GO TO 180


```

R = S(I,J,K) * POLL(I,L) / (P-POLL(I,J) - POLL(I,K))
R=R/2.0
IF (L-J) 130,130,140
130 S(I+1,L,J) = S(I+1,L,J) + R
GO TO 150
140 S(I+1,J,L) = S(I+1,J,L) + R
150 IF (L-K) 160,160,170
160 S(I+1,L,K) = S(I+1,L,K) + R
GO TO 180
170 S(I+1,K,L) = S(I+1,K,L) + R
180 CONTINUE
100 CONTINUE

```

```

DO 113 L=1,N
113 POLL(I,L) = POLL(I,L) / 2.0

```

```

I=I+1
GO TO 15
65 CONTINUE

```

C UTSKRIFT

```

DO 81 I=1,IA
PRINT 91,I
DO 82 J=1,N
82 PRINT 90,(S(I,J,K), K=1,N)
PRINT 92,(POLL(I,J), J=1,N)
81 CONTINUE
90 FORMAT (1X,10F10.3)
91 FORMAT (/11HGENERATION,I3/)
92 FORMAT (/1X,10F10.3)

```

```

STOP
END

```

Brist på humlor.

C INLÄSNING

```

DIMENSION S(10,10,10), POLL(10,10), RAMN(10)
READ 10,N,IA
10 FORMAT (I10,I10)
DO 11 J=1,N
11 READ 110,(S(1,J,K), K=J,N)
110 FORMAT (8F10.3)

```

```

C N ÄR ANTALET S-ALLELER
C S(1,2,3) ÄR PROCENTTALET S2S3-PLANTOR I 1:A GENERATIONEN
C POLL(1,2) ÄR PROCENTTALET S2-POLLEN I 1:A GENERATIONEN
C IA ÄR ANTALET GENERATIONER SOM SKALL SIMULERAS
C I ÄR DEN AKTUELLA GENERATIONEN

```

```

I=1

```

C BERÄKNA POLLEN

```

15 DO 20 L=1,N
POLL(I,L)=0
DO 20 M=1,N
20 POLL(I,L) = POLL(I,L) + S(I,L,M) + S(I,M,L)

```

```

IF (I.EQ.IA) GO TO 65

```

C BERÄKNA NÄMNAREN

```

DO 30 L=1,N
RAMN(L)=0
DO 29 J=1,N
DO 29 K=J,N
IF (J.EQ.L) GO TO 29
IF (K.EQ.L) GO TO 29
RAMN(L) = RAMN(L) + S(I,J,K)
29 CONTINUE
30 CONTINUE

```

C BERÄKNA NY GENERATION

```

DO 190 J=1,N
DO 190 K=1,N
190 S(I+1,J,K)=0
N1=N-1
DO 100 L=1,N
DO 100 J=1,N1
IF (L.EQ.J) GO TO 100
J1=J+1
DO 100 K=J1,N
IF (L.EQ.K) GO TO 100
R = POLL(I,L) * S(I,J,K) / RAMN(L)
R=R/4.0
IF (L-J) 130,130,140
130 S(I+1,L,J) = S(I+1,L,J) + R
GO TO 150
140 S(I+1,J,L) = S(I+1,J,L) + R
150 IF (L-K) 160,160,170
160 S(I+1,L,K) = S(I+1,L,K) + R
GO TO 100
170 S(I+1,K,L) = S(I+1,K,L) + R
100 CONTINUE

DO 113 L=1,N
113 POLL(I,L) = POLL(I,L) / 2.0

I=I+1
GO TO 15
65 CONTINUE

```

C UTSKRIFT

```

DO 81 I=1,IA
PRINT 91,I
DO 82 J=1,N
82 PRINT 90, (S(I,J,K), K=1,N)
PRINT 92, (POLL(I,J), J=1,N)
81 CONTINUE
90 FORMAT (1X,10F10.3)
91 FORMAT (/11HGENERATION,I3/)
92 FORMAT (/1X,10F10.3)

STOP
END

```

s3-pollen överlägset.

C INLÄSNING

```

DIMENSION S(10,10,10), POLL(10,10), RYPO(10)
READ 10,N,IA
10 FORMAT (I10,I10)
DO 11 J=1,N
11 READ 110, (S(1,J,K), K=J,N)
110 FORMAT (8F10.3)

```

```

C N ÄR ANTALET S-ALLELER
C S(1,2,3) ÄR PROCENTTALET S2S3-PLANTOR I 1:A GENERATIONEN
C POLL(1,2) ÄR PROCENTTALET S2-POLLEN I 1:A GENERATIONEN
C RYPO(1) ÄR PROCENTTALET S1-POLLEN EFTER KORRIGERING
C IA ÄR ANTALET GENERATIONER SOM SKALL SIMULERAS
C I ÄR DEN AKTUELLA GENERATIONEN

```

```

I=1

```

C BERÄKNA POLLEN

```

15 DO 20 L=1,N
POLL(I,L) = 0
DO 20 M=1,N
20 POLL(I,L) = POLL(I,L) + S(I,L,M) + S(I,M,L)
P=0
DO 21 L=1,N
RYPO(L) = POLL(I,L)
21 P = P + POLL(I,L)
RYPO(3) = 10.0 * RYPO(3)
P = P + 9.0 * POLL(I,3)

IF (I.EQ.IA) GO TO 65

```

C BERÄKNA NY GENERATION

```

DO 190 J=1,N
DO 190 K=1,N
190 S(I+1,J,K)=0
N1=N-1
DO 100 J=1,N1
J1=J+1
DO 100 K=J1,N
DO 100 L=1,N

```

```

C           INKOMPATIBILITETEN GER
IF (L.EQ.J) GO TO 180
IF (L.EQ.K) GOTO 180

R = S(I,J,K) * RYPO(L) / (P- RYPO(J) - RYPO(K))
R=R/2.0
IF (L-J) 130,130,140
130 S(I+1,L,J) = S(I+1,L,J) + R
GO TO 150
140 S(I+1,J,L) = S(I+1,J,L) + R
150 IF (L-K) 160,160,170
160 S(I+1,L,K) = S(I+1,L,K) + R
GO TO 180
170 S(I+1,K,L) = S(I+1,K,L) + R
180 CONTINUE
100 CONTINUE

DO 113 L=1,N
113 POLL(I,L) = POLL(I,L) / 2.0

I=I+1
GO TO 15
65 CONTINUE

```

```

C           UTSKRIFT

DO 81 I=1,IA
PRINT 91,I
DO 82 J=1,N
82 PRINT 90, (S(I,J,K), K=1,N)
PRINT 92, (POLL(I,J), J=1,N)
81 CONTINUE
90 FORMAT (1X,10F10.3)
91 FORMAT (/11HGENERATION,I3/)
92 FORMAT (/1X,10F10.3)

STOP
END

```

Standardavvikelsen.

C INLASNING

```

DIMENSION S(2,8,8), POLL(2,8), D(2,8)
READ 10, NALL, NGEN, NPOP
10 FORMAT (I10,I10,I10)
DO 11 J=1,NALL
11 READ 110, (S(J,J,K),K=J,NALL)
110 FORMAT (8F10.5)

```

C NALL ÄR ANTALET S-ALLELER
C NGEN ÄR ANTALET GENERATIONER SOM SKALL SIMULERAS
C NPOP ÄR ANTALET PLANTOR I POPULATIONEN
C S(1,2,3) ÄR ANDELEN S2S3-PLANTOR I FÖRSTA GENERATIONEN
C D(1,2,3) ÄR STANDARDAVVIKELSEN PÅ S(1,2,3)
C POLL(1,2) ÄR ANDELEN S2-POLLEN I FÖRSTA GENERATIONEN
C I ÄR DEN AKTUELLA GENERATIONEN

C BERÄKNA POLLEN

```

I=1
15 DO 20 L=1,NALL
POLL(I,L) = 0
DO 20 M=1,NALL
20 POLL(I,L) = POLL(I,L) + S(I,L,M) + S(I,M,L)
P = 0.
DO 21 L=1,NALL
POLL(I,L) = POLL(I,L) / 2.
21 P = P + POLL(I,L)
IF (I.EQ.NGEN) GO TO 65

```

C BERÄKNA NY GENERATION

```

DO 190 J=1,NALL
DO 190 K=1,NALL
S(I+1,J,K)=0.
190 D(I+1,J,K)=0.
N1 = NALL - 1
DO 100 J=1,N1

```

```

J1 = J + 1
DO 100 K=J1,NALL
T = S(I,J,K)
T2 = T**2
VZ = 5705. * T/175.5 ** 2/NPOP
VX = 1/(4 * 175.5 * T * NPOP)
DO 100 L=1,NALL

IF(L.EQ.J) GO TO 100
IF(L.EQ.K) GO TO 100

PE = POLL(I,L)/(P-POLL(I,J)-POLL(I,K))
QU = 1. - PE
R = 0.5 * T * PE
PE2 = PE ** 2
VY = 2 * PE * QU/(T * 175.5 * NPOP)
C V(S) = V(XYZ) = V(X)(E(Y)E(Z))**2 + V(Y)(E(Z)E(X))**2 +
C           + V(Z)(E(X)E(Y))**2
D2 = VX * PE2 * T2 + VY * T2/4. + VZ * PE2/4.
IF (L-J) 130,130,140
130 D(I+1,L,J) = D(I+1,L,J) + D2
S(I+1,L,J) = S(I+1,L,J) + R
GO TO 150
140 D(I+1,J,L) = D(I+1,J,L) + D2
S(I+1,J,L) = S(I+1,J,L) + R
150 IF (L-K) 160,160,170
160 D(I+1,L,K) = D(I+1,L,K) + D2
S(I+1,L,K) = S(I+1,L,K) + R
GO TO 100
170 D(I+1,K,L) = D(I+1,K,L) + D2
S(I+1,K,L) = S(I+1,K,L) + R
100 CONTINUE
DO 113 J=1,NALL
DO 113 K=J,NALL
113 D(I+1,J,K) = SQRT(D(I+1,J,K))
I=I+1
GO TO 15
65 CONTINUE

```

C UTSKRIFT

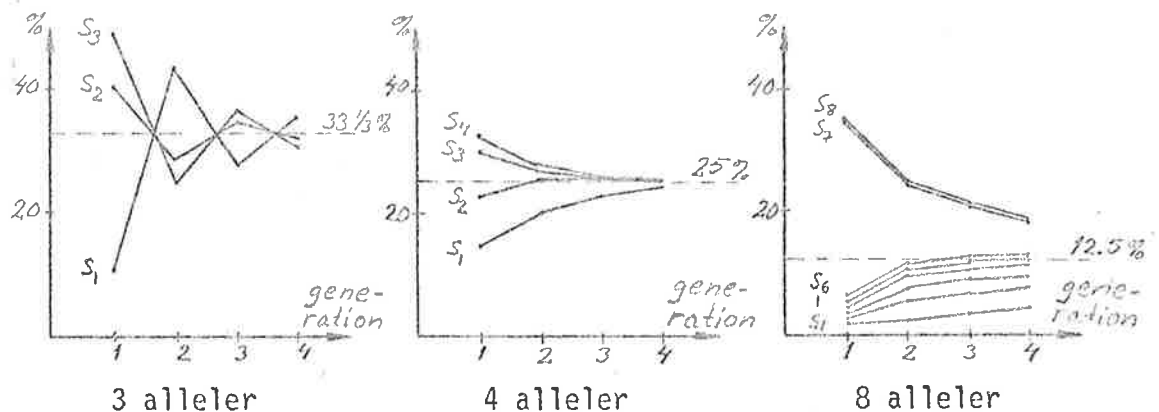
```
PRINT 84, NALL, NGEN, NPOP
PRINT 95
DO 81 I=1,NGEN
PRINT 91, I
DO 82 J=1,NALL
82 PRINT 90, (S(I,J,K), K=1,NALL)
PRINT 95
DO 83 J=1,NALL
83 PRINT 90, (D(I,J,K), K=1,NALL)
PRINT 92, (POLL(I,J),J=1,NALL)
81 CONTINUE
90 FORMAT (1X,10F10.5)
91 FORMAT (/11HGENERATION,I3/)
92 FORMAT (/1X,10F10.5)
84 FORMAT (1X,I10,I10,I10)
95 FORMAT (1X)
STOP
END
```


Sammanfattning.

Arbetet avser att visa hur frekvenserna av olika, i en rödklöverpopulation ingående, inkompatibilitetsalleler varierar från en generation till nästa.

Som förutsättning gäller att det inte finns några skillnader mellan de olika allelerna, utom den definitionsmässiga.

Ur en modell beräknas vilka avkommor de olika plantgenotyperna ger upphov till. Den 2:a generationen beräknas ur den 1:a, den 3:e ur den 2:a osv. Med 3 alleler pendlar allelfrekvenserna fram och tillbaka runt medelvärdet. Med 4 eller fler alleler erhålls i regel inga överslängar utan frekvenserna närmar sig sakta medelvärdet, saktare ju fler alleler som ingår i populationen. Frekvenserna av olika plantgenotyper fluktuerar på i princip samma sätt som allelfrekvenserna.



För 3 alleler kan man visa att plantfrekvenserna alltid närmar sig $\frac{1}{3}$, som är ett globalt stabilt jämviktsläge. För fler alleler blir

$$\frac{1}{\text{antalet plantgenotyper}} = \frac{1}{\frac{n(n-1)}{2}},$$

där n är antalet alleler, ett stabilt jämviktsläge, troligen det enda. På samma sätt blir $\frac{1}{n}$ ett stabilt jämviktsläge för allelfrekvenserna.

En uppskattning av standardavvikelsen i 2:a generationens plantfrekvenser, visar att variationen är så liten att man bör kunna kontrollera den uppställda modellen med ett praktiskt försök på ett 4-allelsystem.