

Generalización del cálculo de los parámetros de diversidad de genes de Nei para poblaciones autoploiploides y polisómicas

Generalization of the calculation of Nei's gene diversity parameters for autopolyloid and polysomic populations

Adán Topiltzin Morales-Vargas¹ , Carlos Alberto Núñez-Colín^{1*} , Laura Mejía-Teniente¹ 

¹Programa de Biotecnología, Universidad de Guanajuato, Mutualismo 303, Col. La Suiza, Celaya, Guanajuato, 38060, México.

*Autor para correspondencia: carlos.nunez@ugto.mx

Fecha de recepción:

4 de agosto de 2021

Fecha de aceptación:

27 de octubre de 2022

Disponible en línea:

31 de diciembre de 2023

Este es un artículo en acceso abierto que se distribuye de acuerdo a los términos de la licencia Creative Commons.



Reconocimiento-

NoComercia-

CompartirIgual 4.0

Internacional

RESUMEN

El desarrollo de modelos poliploides para calcular parámetros genéticos es uno de los principales puntos críticos de la genética de poblaciones. Por ello, el objetivo del presente ensayo fue estimar un modelo general autoploiploide polisómico para calcular los parámetros de diversidad de genes de Nei, mediante la derivación de fórmulas generales que permitan calcular los parámetros de diversidad de genes de Nei para cualquier nivel de ploidía dentro de poblaciones autoploiploides polisómicas, utilizando un enfoque poliploide para calcular el equilibrio Hardy-Weinberg. Además, se muestra cómo los parámetros de diversidad de genes son subestimados cuando es utilizado un modelo diploide para analizar poblaciones poliploides. Las fórmulas generales expuestas aquí pueden ser un inicio para desarrollar *software* especializado para analizar poblaciones poliploides de manera correcta.

PALABRAS CLAVE

Heterocigosidad, modelos autoploiploides, genética de poblaciones, parámetros genéticos, estructura genética.

ABSTRACT

The development of polyploid models to calculate genetic parameters is one of the critical points of population genetics. For this reason, the objective of this study was to estimate a general autopolyloid model to calculate Nei's gene diversity parameters. To achieve this, we derived general formulae to calculate Nei's gene diversity parameters to any ploidy level into autopolyloid polysomic populations, using a polyploid approach to calculate Hardy-Weinberg equilibrium. Furthermore, we showed that gene diversity parameters are underestimated when a diploid model is used to analyze polyploid populations. The general formulae hereby presented can be a starting point to develop specialized software to analyze polyploid populations accurately.

KEYWORDS

Heterozygosity, autopolyloid models, population genetics, genetic parameters, genetic structure.

INTRODUCCIÓN

Poliploidía es un término común para denotar la presencia de más de dos juegos completos de cromosomas en células, tejidos o individuos (Carputo et al. 2006). Esta multiplicación del genoma completo en poblaciones naturales resulta fascinante y se ha reconocido su importancia en la generación de diversidad (Clausen et al. 1945; Stebbins 1950; Grant 1989; Otto y Whitton 2000). Aunque se cree que este proceso se produjo en algún momento en casi todos los grupos principales de eucariotas, es un fenómeno particularmente común en plantas y un factor importante en la diversificación de las mismas (Stebbins 1950; Masterson 1994). La presencia de este fenómeno en plantas se estima en 30-35 por ciento de las mismas (Stebbins 1947), y tal vez más de 80 por ciento de angiospermas son poliploides o sufrieron un evento de poliploidización, pues muchas especies consideradas diploides sufrieron un rearrreglo de sus cromosomas a partir de eventos de poliploidización (Masterson 1994; Carputo et al. 2006). Muchas especies de cultivos importantes —trigo, maíz, caña de azúcar, café, algodón, alfalfa, papa y tabaco— son poliploides, ya sea mediante hibridación intencional y mejoramiento selectivo o debido a un evento de poliploidización más antiguo (por ejemplo, el maíz hace aproximadamente 11 millones de años) (Gaut y Doebley 1997; Carputo et al. 2006).

Aunado a lo anterior, estos poliploides pueden ser disómicos o polisómicos; los primeros son aquellos que, a pesar de poseer más de un par de cromosomas (tetraploides, hexaploides, etc.), tienen un arreglo gamético que, por la conjunción en meiosis de sus cromosomas, genera situaciones muy similares a las de una especie diploide, al crear gametos que siempre llevan los mismos juegos de cromosomas; los segundos son los que generan gametos con los cromosomas repartidos de formas aleatorias, por lo que crean mayor variabilidad (Carputo et al. 2006).

En este contexto, en genética de poblaciones, uno de los enfoques más populares —propuesto por Wright (1949)— es estudiar poblaciones divididas, como una forma de medir la estructura genética de las poblaciones. Más tarde, Nei (1973) propuso los parámetros de diversidad de genes como una forma de medir la estructura genética cuando sólo es posible

estimar la heterocigosidad. Estos parámetros son definidos como la probabilidad de tener dos alelos que presenten diferencias, uno del otro, cuando son escogidos de una población de reproducción sexual aleatoria (Toro y Caballero 2005). En este mismo sentido, estos parámetros son análogos a los índices de fijación de Wright, llamados estadísticos F (Wright 1965; Nei 1977). Sin embargo, los parámetros de Nei sólo fueron desarrollados para modelos diploides, y no se consideró si es posible calcularlos para especies poliploides. Dufresne et al. (2014) mencionan que no existen suficientes modelos para estudiar poblaciones poliploides, por lo que es necesario desarrollarlos.

Nei (1973) consideró la heterocigosidad para el cálculo de parámetros acerca de la variación entre subpoblaciones (G_{ST}), la variación dentro de las subpoblaciones (H_S) y la variación total de la población (H_T): H_S calcula la heterocigosidad media esperada de las subpoblaciones en una población; H_T calcula la heterocigosidad total esperada de la población, y G_{ST} calcula el índice de diferenciación entre las subpoblaciones en una población. Todos los parámetros consideran que la población está en equilibrio Hardy-Weinberg (HW). No obstante, el cálculo de la heterocigosidad varía dependiendo del nivel de ploidía porque las poblaciones autoploides —principalmente las polisómicas— generan más heterocigosidad que las diploides aun con un número reducido de alelos (Núñez-Colín 2018). Por ello, el objetivo del presente ensayo fue estimar un modelo general para calcular la heterocigosidad en autoploides y así poder calcular los parámetros de diversidad de genes de Nei.

Generalización del modelo de equilibrio HW

La ley del equilibrio HW es el modelo más utilizado para el cálculo de las frecuencias alélicas en genética estadística (Kempthorne 1957; Wright 1969; Falconer y Mackay 2001). Núñez-Colín (2018) demuestra que ésta puede ser expresada como la expansión multinomial elevada al nivel de ploidía.

$$\left(\sum_{i=1}^k p_i A_i \right)^C = \sum_{\substack{(k+C-1)! \\ (k-1)!C! \in \mathbb{N}, \sum_{j=1}^C j=C}} \binom{C}{j_1, \dots, j_C} p_1^{j_1} \dots p_C^{j_C} A_1^{j_1} \dots A_C^{j_C} \quad (1)$$

Donde $p_i A_i$ es la frecuencia del i -ésimo alelo, k es el número de diferentes alelos, C es el nivel de ploidía si y sólo si C es par, $\frac{(k+C-1)!}{(k-1)!C!}$ es el número de diferentes

genotipos, j es el número de copias de los j -ésimos alelos presentes en el genotipo y $\binom{c}{j_1, \dots, j_c}$ es la frecuencia por combinatoria de cada uno de los genotipos.

Lo anterior coincide con otros autores, como Haldane (1930), Kempthorne (1955, 1957) y, más recientemente, Shen et al. (2016).

Kempthorne (1955) empieza su trabajo con la siguiente sentencia: "Es bien conocido que una población autotetraploide simple $p^4AAAA + 4p^3qAAAA + 6p^2q^2AAaa + 4pq^3Aaaa + q^4aaaa$ está en equilibrio bajo apareamiento aleatorio", en la cual deja claro que, al menos para él, esta generalización de una expansión multinomial es la forma más lógica de expandir a cualquier nivel de ploidía la ley del equilibrio HW.

La poliploidía genera un mayor número de genotipos diferentes, sin importar el número de alelos que se tengan; asimismo, entre mayor sea el nivel de ploidía, aún con un número bajo de alelos, se generan más genotipos diferentes en comparación con menores niveles de ploidía (Figura 1).

Lo que resulta claro de este modelo, sin importar su nivel de ploidía, es que la frecuencia para un homocigoto siempre será de la siguiente manera:

$$\left(\sum_{j=1}^c p_j \right)^{\sum_{j=1}^c A_j} = \binom{c}{c} p_i^c A_i^c = 1 p_i^c A_i^c \quad (2)$$

Lo que se traduce en que cualquier homocigoto tendrá una frecuencia de p_i^c , sin importar su nivel de ploidía y siempre y cuando esta ploidía sea par.

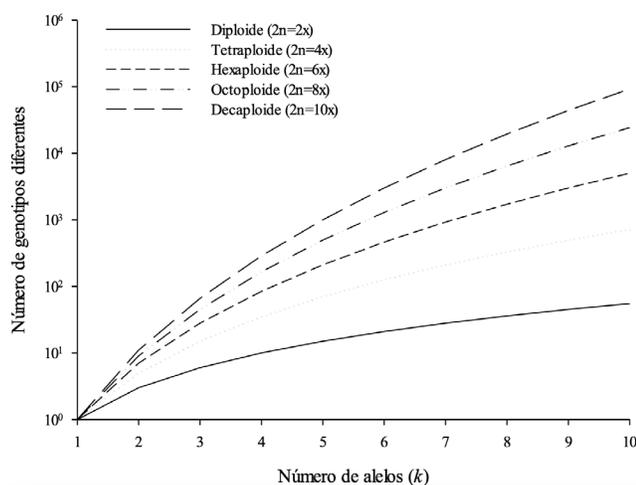


Figura 1. Número de diferentes genotipos dependiendo del número de alelos en diferentes niveles de ploidía.

Núñez-Colín (2018) demostró que se genera sesgo cuando a una población autoploide se le aplica el modelo diploide, lo que ocasiona desequilibrios por cálculos que no son reales.

Modelo de poblaciones subdivididas

Wright (1949) desarrolló un modelo para el estudio de poblaciones relacionadas y consideró que varias poblaciones separadas geográficamente podrían verse como una sola población dividida en diferentes subpoblaciones; aquí, resulta interesante conocer la variación dentro de cada una de las subpoblaciones, entre ellas y el total de esa población. Este autor se basó en el cálculo de la endogamia (emparentamiento) para generar lo que se denominan índices de fijación o estadísticos F de Wright.

Más adelante, Nei (1973) retoma este concepto, pero decide estudiar la variabilidad mediante la heterocigosidad en lugar de la endogamia, y él mismo desarrolla matemáticamente una forma alterna de calcular las F de Wright mediante la heterocigosidad, que es una de las formas en las que actualmente se calculan estos parámetros (Nei 1977). No obstante, Nei precisó que para el cálculo de las F de Wright es necesario conocer la heterocigosidad real de las subpoblaciones y del total poblacional, lo cual no siempre es posible salvo que se pueda genotipificar la población (Nei 1977); por ello, retomó su trabajo anterior, donde desarrolló los índices de diversidad de genes que se basan únicamente en conocer la heterocigosidad esperada.

Parámetros de diversidad de genes de Nei

Nei (1973) desarrolló una fórmula general para calcular la heterocigosidad esperada mediante la siguiente expresión

$$H_e = 1 - \sum_{i=1}^k p_i^2 \quad (3)$$

Donde p_i es la frecuencia del i -ésimo alelo

Así, calcula la heterocigosidad como la diferencia del total menos la frecuencia de todos los homocigotos, que, en este caso considera como p_i^c ; por ello, basado en

la fórmula 2, esta expresión está hecha para diploides (Nei 1973).

Con base en esta definición, menciona que para generar la frecuencia promedio esperada de un homocigoto en las subpoblaciones, ésta puede hacerse mediante la siguiente expresión

$$\overline{p_i^2} = \sum_{j=1}^s w_j p_{ij}^2 \quad (4)$$

Donde p_i^2 es el promedio de la frecuencia del homocigoto con el i -ésimo alelo en la población total, p_{ij}^2 es la frecuencia del homocigoto con el i -ésimo alelo en la j -ésima subpoblación y w_j es la proporción de los individuos de la j -ésima subpoblación en el total poblacional mediante $w_j = \frac{n_j}{N}$, donde n_j es el número de individuos de la j -ésima subpoblación y N es el número de individuos de la población total, donde es igual a la suma de todas las subpoblaciones ($N = \sum_{j=1}^s n_j$)

Y a partir de esta expresión (4) se puede calcular la heterocigosidad esperada promedio subpoblacional al sustituir este dato en la ecuación 3

$$H_S = 1 - \sum_{i=1}^k \overline{p_i^2} \quad (5)$$

Sin embargo, para el cálculo de la heterocigosidad esperada del total poblacional, primero es necesario calcular las frecuencias alélicas promedio de cada alelo, las cuales se obtienen mediante la siguiente expresión:

$$\overline{p_i} = \sum_{j=1}^s w_j p_{ij} \quad (6)$$

Donde $\overline{p_i}$ es la frecuencia promedio del i -ésimo alelo en la población total, p_{ij} es la frecuencia del i -ésimo alelo en la j -ésima subpoblación y w_j es la proporción de los individuos de la j -ésima subpoblación en el total poblacional mediante $w_j = \frac{n_j}{N}$

Por ello, al sustituir este dato en la fórmula 3, se obtiene lo siguiente:

$$H_T = 1 - \sum_{i=1}^k \overline{p_i}^2 \quad (7)$$

Finalmente, estimar el índice de diferenciación entre subpoblaciones (G_{ST}) se logra mediante la siguiente expresión:

$$G_{ST} = \frac{H_T - H_S}{H_T} = 1 - \frac{H_S}{H_T} \quad (8)$$

De manera general, se espera que H_T sea mayor que H_S , por lo que G_{ST} siempre será un valor positivo.

Derivación a un modelo autopoliiploide polisómico para calcular los índices de diversidad de genes de Nei

Como se observa en la ecuación 2, la frecuencia del homocigoto con el i -ésimo alelo siempre es p_i^C , siempre y cuando C sea un número par; en una población diploide, es siempre p_i^2 , por lo que, al sustituir C por 2, se pueden generalizar las ecuaciones 4, 5 y 7 a cualquier nivel de ploidía.

Para el cálculo del promedio de los homocigotos con el i -ésimo alelo, puede hacerse de la siguiente manera:

$$\overline{p_i^C} = \sum_{j=1}^s w_j p_{ij}^C \quad (9)$$

Con este dato, la ecuación 5 se generalizaría de esta forma:

$$H_S = 1 - \sum_{i=1}^k \overline{p_i^C} \quad (10)$$

Y para H_T se seguiría utilizando la ecuación 6, pero para su generalización quedaría como sigue:

$$H_T = 1 - \sum_{i=1}^k \overline{p_i^C} \quad (11)$$

Con los cálculos de las ecuaciones 10 y 11 es posible sustituir H_S y H_T en la ecuación 8, para calcular G_{ST} de la misma manera que se hace en diploides.

Usos de los índices de diversidad de genes de Nei mediante herramientas biotecnológicas

El uso de huellas genómicas con marcadores dominantes permite intentar explicar la variabilidad de todos los organismos vivos; esto se debe a que son marcadores aleatorios y universales para cualquier organismo (Weising et al. 2005). Cuando es utilizado en poliploides, el problema más importante para analizar los datos es no tener los modelos apropiados (Dufresne et al. 2014), puesto que muchos de los actuales están acotados a modelos diploides y pueden generar sesgos,

principalmente por cálculo de desequilibrios no reales (Núñez-Colín 2018).

Con los marcadores dominantes, es común asumir un modelo de dos alelos para cada fragmento de ADN, donde la presencia del mismo es el fenotipo dominante y la ausencia es el fenotipo recesivo. Asimismo, se asume que existe dominancia completa, es decir, el fenotipo dominante está relacionado con el homocigoto dominante y con todos los posibles heterocigotos; una copia del alelo dominante expresa el fenotipo dominante, sin importar el número de copias del alelo recesivo, y el fenotipo recesivo sólo está relacionado con el homocigoto recesivo. Lo anterior sucede sin importar el nivel de ploidía de la población. A partir de estos supuestos, las frecuencias alélicas pueden ser estimadas utilizando el modelo de apareamiento aleatorio mediante la ley del equilibrio HW. Como el modelo sólo asocia al fenotipo recesivo con un solo genotipo, se puede proceder al cálculo. No obstante, si no es considerado el nivel de ploidía, se pueden tener los sesgos demostrados por Núñez-Colín (2018) al estimar frecuencias gaméticas en lugar de frecuencias alélicas en poliploides. De acuerdo con estos supuestos, es imposible tener la heterocigosidad real, por lo que las F de Wright no pueden calcularse y se utilizan los índices de diversidad de genes de Nei.

Para probar esto, se utilizará como ejemplo el uso de un marcador dominante ISSR PV10 (Iniciador 5' CCACTCTCTCTCTCTCTCTCTCT 3') en tres poblaciones segregantes (20 individuos por cada población) de *Opuntia* spp., obtenidos de Pacheco-Aguilar et al. (2012), en el cual Segura et al. (2007) reportan a las especies utilizadas como autooctoploides; con estos datos se calcularon las frecuencias alélicas en un modelo diploide y uno octoploide, suponiendo apareamiento aleatorio (que se está en equilibrio HW), así como el cálculo para ambos niveles de ploidía de los índices de diversidad de genes de Nei.

El nopal (*Opuntia* spp.) presenta una propagación asexual, pero es posible generar segregaciones sexuales mediante cruzamientos dirigidos. En el trabajo de Pacheco-Aguilar et al. (2012), se utilizaron los mismos individuos como progenitores en las cruzas (♀ X ♂) 'Rojo Vigor' X 'Morada San Martín', 'Rojo Vigor' X 'Cristalina' y 'Reyna' X 'Cristalina'. Cada cruce se consideró una subpoblación, y la suma de todos los individuos como la población total. El ISSR PV10

mostró 17 fragmentos polimórficos en la población total con tamaños entre 274 y 970 pb con diferente grado de polimorfismo en cada subpoblación.

Las frecuencias alélicas fueron calculadas con la asunción de dos alelos en dominancia completa, como se explicó anteriormente, en cuyo modelo diploide la frecuencia del fenotipo recesivo es q^2 para diploides y q^8 para octoploides y para calcular la frecuencia del alelo recesivo fue de $q = \sqrt{q^2}$ para diploides y $q = \sqrt[8]{q^8}$ para octoploides, y la frecuencia del alelo dominante se obtiene como diferencia del total menos la frecuencia del alelo recesivo ($p = 1 - q$). Los datos de todos los loci ISSR de las tres poblaciones son resumidas en el Cuadro 1. Con estas frecuencias alélicas estimadas (Cuadro 1), fueron calculados los índices de diversidad de genes utilizando las ecuaciones 4, 5, 6, 7 y 8 para el modelo diploide y las 9, 10, 6, 11 y 8 para el modelo octoploide (Cuadro 2).

DISCUSIÓN

La generación de modelos de genética de poblaciones en poliploides tiene su origen en la Síntesis Evolutiva Moderna con Fisher, Haldane y Wright; cada uno de ellos contribuyó en el desarrollo de los primeros modelos matemáticos para comprender los patrones genéticos en la herencia de los poliploides (Haldane 1930; Wright 1938; Fisher 1941, 1943, 1947). Uno de los principales problemas con modelos poliploides es determinar totalmente la distribución de genotipos en la población cuando es parcialmente heterocigota para un locus dado. Como puede apreciarse, si un modelo diploide es asumido en una población poliploide, entonces la H_S y H_T son claramente subestimadas y, consecuentemente, el índice de diferenciación entre subpoblaciones (G_{ST}) es también subestimado (Cuadro 2), aunque parecen presentar la misma tendencia. Por lo tanto, cuando una población autopoliploide es analizada, se debe utilizar un modelo generalizado para corregir estos parámetros. Las derivaciones utilizadas aquí pueden ser útiles para analizar cualquier nivel de ploidía par y no sólo para el modelo octoploide revisado aquí. Sin embargo, la falta de modelos poliploides para calcular parámetros genéticos (Dufresne et al. 2014) ocasiona que muchos investigadores utilicen modelos diploides con todos los posibles sesgos con los que éstos puedan

ser calculados (El Finti et al. 2013, 2016; Samah et al. 2016a, 2016b). Núñez-Colín (2018) comprobó que el cálculo de frecuencias genotípicas calculadas a partir de modelos diploides ocasiona desequilibrios en el cálculo y no porque estos desequilibrios se deban a razones biológicas.

La generalización de los índices de diversidad de genes de Nei desarrolladas en este trabajo pueden ser utilizadas como un punto de partida para solucionar algunos de los problemas explicados por Dufresne et al. (2014). Sin embargo, más parámetros genéticos —como los de flujo genético, análisis molecular de la varianza índices de neutralidad a selección natural, entre otros— deben ser generalizados a modelos poliploides, principalmente autopoliploides polisómicos, para resolver esta problemática en el mundo académico y evitar utilizar modelos diploides en especies poliploides, sólo porque para este modelo diploide existe *software* especializado.

CONCLUSIONES

Los modelos diploides generan sesgos en el cálculo de frecuencias alélicas y, por ende en los índices de diversidad de Nei en poblaciones autopoliploides polisómicas.

Los modelos basados en un enfoque poliploide pueden corregir el cálculo de las frecuencias alélicas, así como de la heterocigosidad, por lo que resultan una alternativa para desarrollar nuevos modelos genéticos adaptados a cualquier nivel de ploidía.

Las fórmulas generales expuestas aquí pueden ser un inicio para desarrollar *software* especializado para analizar poblaciones poliploides de manera correcta.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue financiada por la Universidad de Guanajuato mediante los proyectos CIIC 006/2019, CIIC 102/2021 y CIIC 142/2022.

LITERATURA CITADA

- Carputo D, Camadro EL, Peloquín SJ. 2006. Terminology for polyploids based on cytogenetic behavior: Consequences in genetics and breeding. *Plant Breeding Reviews* 26: 105-124. <https://doi.org/10.1002/9780470650325.ch4>
- Clausen J, Keck DD, Hiesey WM. 1945. Experimental Studies on the Nature of Species. II. Plant Evolution Through Amphiploidy and Autoploidy, with Examples from Madiinae. Carnegie Institution of Washington Publication. Washington DC, Estados Unidos.
- Dufresne F, Stift M, Vergilino R, Mable BK. 2014. Recent progress and challenges in population genetics of polyploid organisms: An overview of current state-of-the-art molecular and statistical tools. *Molecular Ecology* 23: 40-69. <https://doi.org/10.1111/mec.12581>
- El Finti A, Belayadi M, El Boullani R, Msanda F, Serghini MA, El Mousadik A. 2013. Genetic structure of cactus pear (*Opuntia ficus-indica*) in Moroccan collection. *Atlas Journal of Plant Biology* 1: 24-28. <https://doi.org/10.5147/ajpb.2013.0074>
- El Finti A, Talibi D, Sedki M, Mousadik AE. 2016. Genetic differentiation in Moroccan *Opuntia ficus-indica* cultivars using Simple Sequence Repeat (SSR) markers. *Notulae Scientia Biologicae* 8: 380-385. <https://doi.org/10.15835/nsb839864>
- Falconer DS, Mackay TFC. 2001. Introducción a la genética cuantitativa. Editorial ACRIBIA. Zaragoza, España.
- Fisher RA. 1941. The theoretical consequences of polyploid inheritance for the mid style form of *Lythrum salicaria*. *Annals of Eugenics* 11: 31-38. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1809.1941.tb02268.x>
- Fisher RA. 1943. Allowance for double reduction in the calculation of genotype frequencies with polysomic inheritance. *Annals of Eugenics* 12: 169-171. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1809.1943.tb02320.x>
- Fisher RA. 1947. The theory of linkage in polysomic inheritance. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B (Biological Sciences)* 233: 55-87. <https://doi.org/10.1098/rstb.1947.0006>
- Gaut BS, Doebley JF. 1997. DNA sequence evidence for the segmental allotetraploid origin of maize. *Proceedings of the National Academy of Science (USA)* 94: 6809-6814. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.13.6809>
- Grant V. 1989. Especiación vegetal. Editorial Limusa. Distrito Federal, México.

- Haldane JBS. 1930. Theoretical genetics of autopolyploids. *Journal of Genetics* 22: 359-372. <https://doi.org/10.1007/BF02984197>
- Kempthorne O. 1955. The correlation between relatives in a simple autotetraploid population. *Genetics* 40: 168-174. <https://doi.org/10.1093/genetics/40.2.168>
- Kempthorne O. 1957. *An Introduction of Genetic Statistics*. John Wiley and Sons, Inc. Nueva York, Estados Unidos.
- Masterson J. 1994. Stomatal size in fossil plants: Evidence for polyploidy in majority of angiosperms. *Science* 264: 421-423. <https://doi.org/10.1126/science.264.5157.421>
- Nei M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proceedings of the National Academy of Science (USA)* 70: 3321-3323. <https://doi.org/10.1073/pnas.70.12.3321>
- Nei M. 1977. *F*-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. *Annals of Human Genetics* 41: 225-233. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1809.1977.tb01918.x>
- Núñez-Colín CA. 2018. ¿Funciona la ley de equilibrio de Hardy-Weinberg en autopoliploides igual que en diploides? *Journal of Basic and Applied Genetics* 29: 51-64.
- Otto SP, Whitton J. 2000. Polyploid incidence and evolution. *Annual Review of Genetics* 34: 401-437. <https://doi.org/10.1146/annurev.genet.34.1.401>
- Pacheco-Aguilar MA, Mondragón-Jacobo C, Núñez-Colín CA, Villordo-Pineda E. 2012. Discriminación de plantas de origen sexual de nopal (*Opuntia* spp.) obtenidas de hibridaciones de variedades mexicanas mediante marcadores ISSR. Memoria de la VII Reunión Nacional de Innovación Agrícola. Querétaro, Querétaro, México.
- Samah S, Valadez-Moctezuma E, Peláez-Luna KS, Morales-Manzano S, Meza-Carrera P y Cid-Contreras RC. 2016a. Genetic divergence between Mexican *Opuntia* accessions inferred by polymerase chain reaction-restriction fragment length polymorphism analysis. *Genetics and Molecular Research* 15. <https://doi.org/10.4238/gmr.15027786>
- Samah S, De Teodoro CV, Serrato MA, Valadez-Moctezuma E. 2016b. Genetic diversity, genotype discrimination, and population structure of Mexican *Opuntia* sp., determined by SSR markers. *Plant Molecular Biology Reporter* 34: 146-159. <https://doi.org/10.1007/s11105-015-0908-4>
- Segura S, Scheinvar L, Olalde G, Leblanc O, Filardo S, Muratalla A, Gallegos C, Flores C. 2007. Genome sizes and ploidy levels in Mexican cactus pear species *Opuntia* (Tourn.) Mill. series *Streptacanthae* Britton et Rose, *Leucotrichae* DC., *Heliabravoanae* Scheinvar and *Robustae* Britton et Rose. *Genetic Resources and Crop Evolution* 54: 1033-1041. <https://doi.org/10.1007/s10722-006-9196-z>
- Shen J, Li Z, Chen J, Song Z, Zhou Z, Shi Y. 2016. SHEsisPlus, a toolset for genetic studies on polyploid species. *Scientific Reports* 6: 24095. <https://doi.org/10.1038/srep24095>
- Stebbins GL. 1947. Types of polyploids: Their classification and significance. *Advance in Genetics* 1: 403-429. [https://doi.org/10.1016/S0065-2660\(08\)60490-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2660(08)60490-3)
- Stebbins GL. 1950. *Variation and Evolution in Plants*. Columbia University Press. Nueva York, Estados Unidos.
- Toro MA y Caballero A. 2005. Characterization and conservation of genetic diversity in subdivided populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B (Biological Science)* 360: 1367-1378. <https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1680>
- Weising K, Nybom H, Wolff K, Kahl G. 2005. *DNA Fingerprinting in Plants. Principles, Methods, and Applications*. CRC Press. Boca Ratón, Estados Unidos.
- Wright S. 1938. The distribution of gene frequencies in populations of polyploids. *Proceedings of the National Academy of Science (USA)* 24: 372-377. <https://doi.org/10.1073/pnas.24.9.372>
- Wright S. 1949. The genetical structure of populations. *Annals of Eugenics* 15: 323-354. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1809.1949.tb02451.x>
- Wright S. 1965. The interpretation of population structure by *F*-statistics with special regard to system of mating. *Evolution* 19: 395-420. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1965.tb01731.x>
- Wright S. 1969. *Evolution and the Genetics of Populations*. Vol. 2. The theory of gene frequencies. University of Chicago Press. Chicago, Estados Unidos.

Cuadro 1. Frecuencias fenotípicas y alélicas de tres poblaciones segregantes de nopal (*Opuntia* spp.) de los loci del marcador ISSR PV10 usando un modelo diploide y uno octoploide asumiendo equilibrio HW.

ISSR locus	'Rojo Vigor' x 'Morada San Martín'						'Reyna' x 'Cristalina'						'Rojo vigor' x 'Cristalina'					
	Fenotipo dominante¶	Fenotipo recesivo	p* (diploide)	q+ (diploide)	p (octoploide)	q (octoploide)	Fenotipo dominante	Fenotipo recesivo	p (diploide)	q (diploide)	p (octoploide)	q (octoploide)	Fenotipo dominante	Fenotipo recesivo	p (diploide)	q (diploide)	p (octoploide)	q (octoploide)
PV10-970bp	0.00	1.00	0.0000	1.0000	0.0000	1.0000	0.60	0.40	0.3675	0.6325	0.1082	0.8918	0.00	1.00	0.0000	1.0000	0.0000	1.0000
PV10-925bp	0.10	0.90	0.0513	0.9487	0.0131	0.9869	0.00	1.00	0.0000	1.0000	0.0000	1.0000	0.00	1.00	0.0000	1.0000	0.0000	1.0000
PV10-910bp	0.25	0.75	0.1340	0.8660	0.0353	0.9647	0.00	1.00	0.0000	1.0000	0.0000	1.0000	0.45	0.55	0.2584	0.7416	0.0720	0.9280
PV10-895bp	0.00	1.00	0.0000	1.0000	0.0000	1.0000	0.45	0.55	0.2584	0.7416	0.0720	0.9280	0.55	0.45	0.3292	0.6708	0.0950	0.9050
PV10-856bp	0.50	0.50	0.2929	0.7071	0.0830	0.9170	0.00	1.00	0.0000	1.0000	0.0000	1.0000	0.40	0.60	0.2254	0.7746	0.0619	0.9381
PV10-736bp	0.00	1.00	0.0000	1.0000	0.0000	1.0000	0.55	0.45	0.3292	0.6708	0.0950	0.9050	0.00	1.00	0.0000	1.0000	0.0000	1.0000
PV10-700bp	0.55	0.45	0.3292	0.6708	0.0950	0.9050	0.00	1.00	0.0000	1.0000	0.0000	1.0000	0.80	0.20	0.5528	0.4472	0.1822	0.8178
PV10-637bp	0.45	0.55	0.2584	0.7416	0.0720	0.9280	0.85	0.15	0.6127	0.3873	0.2111	0.7889	0.45	0.55	0.2584	0.7416	0.0720	0.9280
PV10-585bp	0.30	0.70	0.1633	0.8367	0.0436	0.9564	0.00	1.00	0.0000	1.0000	0.0000	1.0000	0.75	0.25	0.5000	0.5000	0.1591	0.8409
PV10-534bp	0.00	1.00	0.0000	1.0000	0.0000	1.0000	0.35	0.65	0.1938	0.8062	0.0524	0.9476	0.00	1.00	0.0000	1.0000	0.0000	1.0000
PV10-528bp	0.50	0.50	0.2929	0.7071	0.0830	0.9170	0.00	1.00	0.0000	1.0000	0.0000	1.0000	0.00	1.00	0.0000	1.0000	0.0000	1.0000
PV10-480bp	0.00	1.00	0.0000	1.0000	0.0000	1.0000	0.75	0.25	0.5000	0.5000	0.1591	0.8409	0.00	1.00	0.0000	1.0000	0.0000	1.0000
PV10-460bp	0.55	0.45	0.3292	0.6708	0.0950	0.9050	0.00	1.00	0.0000	1.0000	0.0000	1.0000	0.90	0.10	0.6838	0.3162	0.2501	0.7499
PV10-400bp	0.00	1.00	0.0000	1.0000	0.0000	1.0000	0.60	0.40	0.3675	0.6325	0.1082	0.8918	0.00	1.00	0.0000	1.0000	0.0000	1.0000
PV10-380bp	0.35	0.65	0.1938	0.8062	0.0524	0.9476	0.00	1.00	0.0000	1.0000	0.0000	1.0000	0.00	1.00	0.0000	1.0000	0.0000	1.0000
PV10-368bp	0.15	0.85	0.0780	0.9220	0.0201	0.9799	0.00	1.00	0.0000	1.0000	0.0000	1.0000	0.00	1.00	0.0000	1.0000	0.0000	1.0000
PV10-274bp	0.00	1.00	0.0000	1.0000	0.0000	1.0000	0.00	1.00	0.0000	1.0000	0.0000	1.0000	0.10	0.90	0.0513	0.9487	0.0131	0.9869

¶Frecuencia de la presencia del fragmento de ADN; ¶Frecuencia de ausencia del fragmento de ADN; *Frecuencia del alelo dominante; +Frecuencia del alelo recesivo.

Cuadro 2. Resultado de las \bar{p}_i , \bar{p}_i^2 , \bar{p}_i^8 , H_s , H_T y G_{ST} de tres poblaciones segregantes de nopal (*Opuntia* spp.) usando los loci del marcador ISSR PV10.

ISSR locus	\bar{p}	\bar{q}	\bar{p}^2	\bar{q}^2	\bar{p}^8	\bar{q}^8	Modelo diploide			Modelo octoploide		
							HS	HT	GST	HS	HT	GST
PV10-970bp	0.1225	0.8775	0.0450	0.8000	0.00011100892	0.6752	0.1550	0.2150	0.2792	0.3247	0.6485	0.4993
PV10-925bp	0.0171	0.9829	0.0009	0.9667	0.00000000002	0.8854	0.0325	0.0336	0.0348	0.1146	0.1289	0.1109
PV10-910bp	0.1308	0.8692	0.0282	0.7667	0.00000665603	0.4693	0.2051	0.2274	0.0979	0.5307	0.6741	0.2128
PV10-895bp	0.1959	0.8041	0.0584	0.6667	0.00005257742	0.3775	0.2750	0.3150	0.1271	0.6224	0.8251	0.2457
PV10-856bp	0.1728	0.8272	0.0455	0.7000	0.00002027423	0.3974	0.2545	0.2858	0.1097	0.6026	0.7807	0.2281
PV10-736bp	0.1097	0.8903	0.0361	0.8167	0.00004595599	0.6803	0.1472	0.1954	0.2465	0.3196	0.6054	0.4720
PV10-700bp	0.2940	0.7060	0.1380	0.5500	0.00295223678	0.3475	0.3120	0.4151	0.2484	0.6495	0.9382	0.3077
PV10-637bp	0.3765	0.6235	0.1696	0.4167	0.00663344472	0.0612	0.4137	0.4695	0.1188	0.9322	0.9768	0.0456
PV10-585bp	0.2211	0.7789	0.0922	0.6500	0.00130225223	0.4147	0.2578	0.3444	0.2516	0.5840	0.8645	0.3245
PV10-534bp	0.0646	0.9354	0.0125	0.8833	0.00000066259	0.7262	0.1042	0.1208	0.1381	0.2738	0.4138	0.3383
PV10-528bp	0.0976	0.9024	0.0286	0.8333	0.00001805316	0.6875	0.1381	0.1762	0.2164	0.3125	0.5604	0.4424
PV10-480bp	0.1667	0.8333	0.0833	0.7500	0.00130208333	0.6680	0.1667	0.2778	0.4000	0.3307	0.7674	0.5690
PV10-460bp	0.3377	0.6623	0.1920	0.5167	0.01597429301	0.3470	0.2914	0.4473	0.3486	0.6370	0.9628	0.3384
PV10-400bp	0.1225	0.8775	0.0450	0.8000	0.00011100892	0.6752	0.1550	0.2150	0.2792	0.3247	0.6485	0.4993
PV10-380bp	0.0646	0.9354	0.0125	0.8833	0.00000066259	0.7262	0.1042	0.1208	0.1381	0.2738	0.4138	0.3383
PV10-368bp	0.0260	0.9740	0.0020	0.9500	0.00000000046	0.8407	0.0480	0.0507	0.0534	0.1593	0.1901	0.1620
PV10-274bp	0.0171	0.9829	0.0009	0.9667	0.00000000002	0.8854	0.0325	0.0336	0.0348	0.1146	0.1289	0.1109