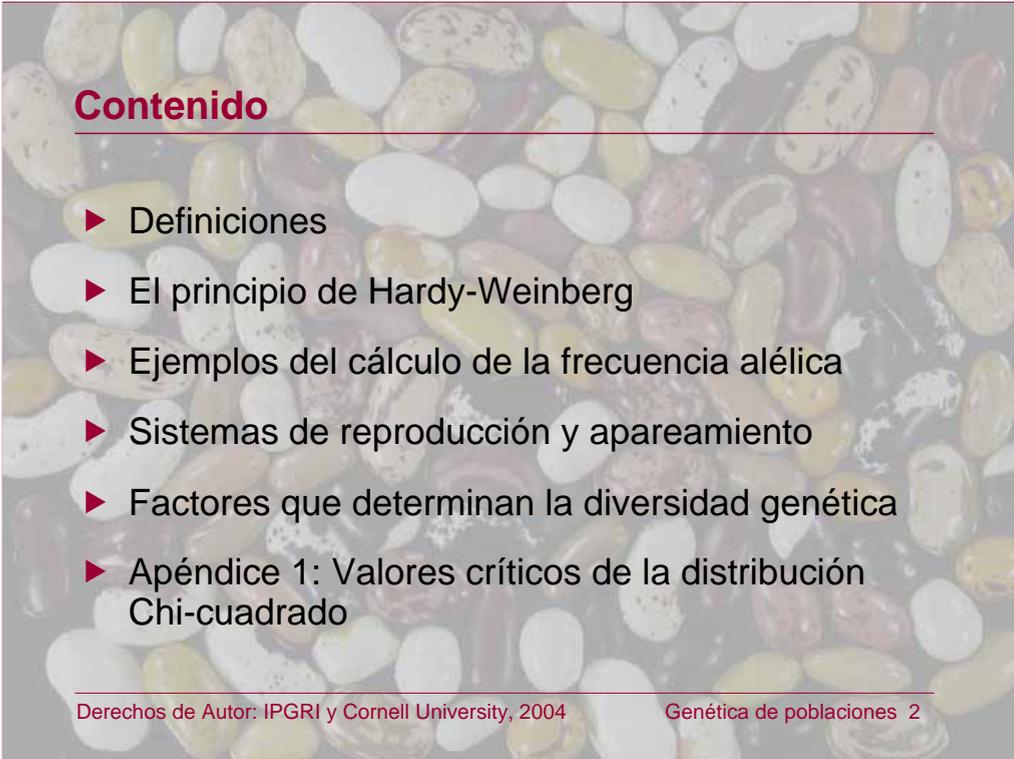




**Análisis de la diversidad genética
utilizando datos de marcadores moleculares:
Módulo de aprendizaje**

**Conceptos básicos de
genética de poblaciones**



Contenido

- ▶ Definiciones
- ▶ El principio de Hardy-Weinberg
- ▶ Ejemplos del cálculo de la frecuencia alélica
- ▶ Sistemas de reproducción y apareamiento
- ▶ Factores que determinan la diversidad genética
- ▶ Apéndice 1: Valores críticos de la distribución Chi-cuadrado

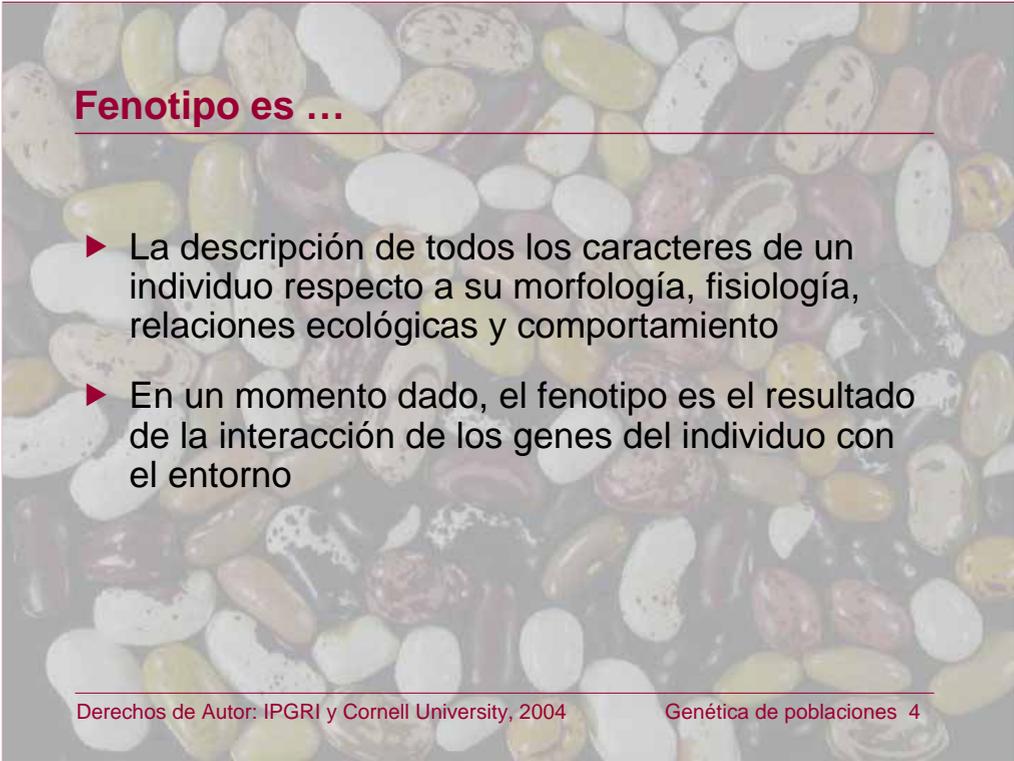


Definiciones: Genética de poblaciones

- ▶ Cuantificación de la variabilidad mediante la descripción de los cambios en la frecuencia alélica, a través del tiempo, respecto a un carácter en particular
- ▶ Análisis de las causas que conducen a esos cambios

Hay muchas formas de definir la 'genética de poblaciones'. En general, la genética de poblaciones es el estudio de la aplicación de las leyes de Mendel y otros principios genéticos a poblaciones completas de organismos en vez de aplicarlas solamente a individuos. La genética de poblaciones es también el estudio de los cambios en las frecuencias génicas y, como tal, se relaciona estrechamente con la genética evolutiva porque la evolución depende, en gran medida, de los cambios en las frecuencias génicas. En las diapositivas 33 a 42 de esta sección se encuentra una breve introducción a los principales factores que pueden causar cambios en la diversidad genética.

Aunque resulta prácticamente imposible inspeccionar todas las variables genéticas presentes en una población, se puede examinar una población a través de la variación de fenotipos individuales (descripción de ciertos rasgos morfológicos y fisiológicos) o de sus genotipos (marcadores moleculares).



Fenotipo es ...

- ▶ La descripción de todos los caracteres de un individuo respecto a su morfología, fisiología, relaciones ecológicas y comportamiento
- ▶ En un momento dado, el fenotipo es el resultado de la interacción de los genes del individuo con el entorno

Las diferencias fenotípicas pueden ser cualitativas (presentes o ausentes) o cuantitativas. Los caracteres cualitativos pueden ser clasificados y los caracteres cuantitativos son medidos.

Si los individuos se parecen entre sí, comparten el mismo fenotipo. Algunos genotipos pueden tener el mismo fenotipo. Es importante distinguir entre genotipo y fenotipo en aquellos caracteres que son modificados por el entorno: dos individuos con el mismo genotipo pueden resultar en diferentes fenotipos debido a la influencia del ambiente.

Variación fenotípica

Rosado



Crema pálido



Rosado oscuro



Amarillo



Rojo



Crema oscuro



Púrpura



Azul claro



Blanco



Derechos de Autor: IPGRI y Cornell University, 2004

Genética de poblaciones 5

Las poblaciones naturales son fenotípicamente diversas. La riqueza de diversidad fenotípica es extraordinaria y evidente, incluso en una observación espontánea.

Una población de individuos estrechamente relacionados entre sí mostrará una variabilidad baja. Esta situación es especialmente crítica si las condiciones ambientales cambian y esa población no cuenta con la variación necesaria para hacer frente al cambio. La población rápidamente podría enfrentarse a la extinción.

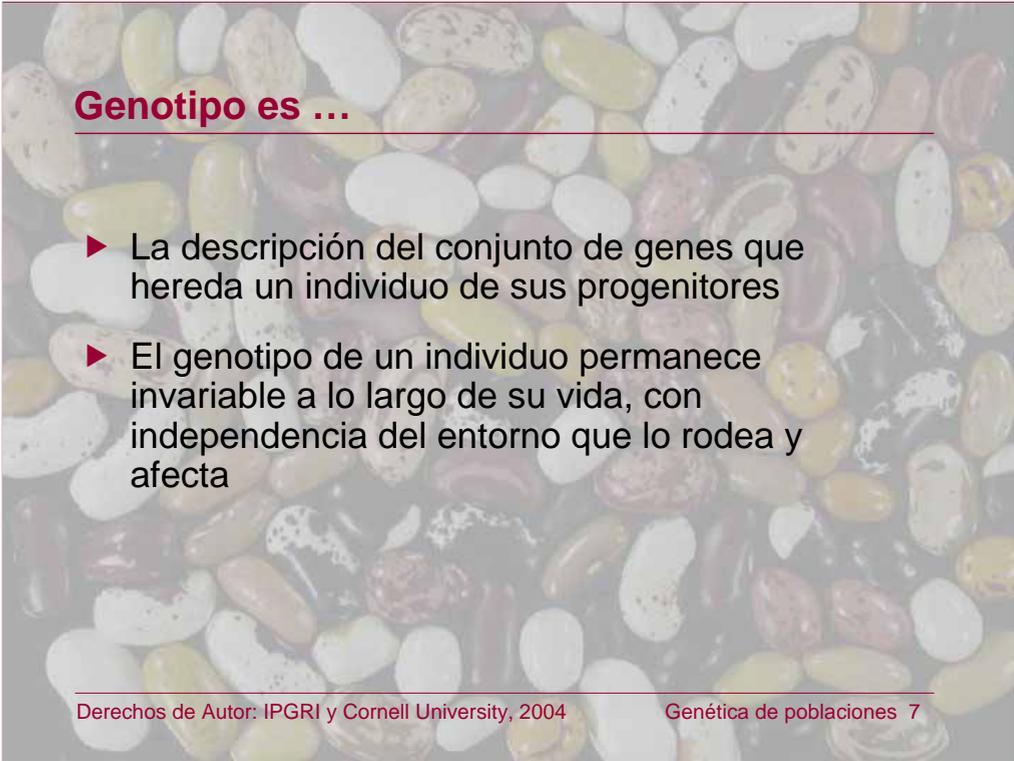
La genética de poblaciones trata la diversidad fenotípica, especialmente cuando esta diversidad se debe a las diferencias en la composición genotípica de los individuos.

Gen y alelo

- ▶ Un gen es la unidad básica, tanto física como funcional, de la herencia, y transmite información de una generación a la siguiente
- ▶ Un alelo es cualquiera de las formas alternas de un gen que puede existir en un locus

No toda la secuencia de ADN está constituida por genes. Los genes son aquellas secciones del ADN cuya función se conoce. Incluyen una sección transcrita y un elemento regulador que permite su transcripción. La existencia de genes se deduce al observar la segregación de las variantes en la descendencia de los cruzamientos, producidos ya sea de manera natural o artificial. Esta observación fue la base sobre la cual Gregor Mendel definió las leyes de la herencia a finales del siglo XIX.

Los genes pueden tener dos alelos o más. En realidad, un gen puede tener tantos alelos como para dar origen a una serie alélica para ese gen. Los alelos que pertenecen a una serie pueden mostrar diferentes patrones de dominancia entre sí. Por ejemplo, un alelo puede mostrar un efecto dominante, lo que significa que expresa su fenotipo aunque esté acompañado de un alelo recesivo. Un alelo recesivo es aquel cuyo fenotipo no se expresa en un individuo heterocigoto. Si un alelo es codominante, su efecto fenotípico será intermedio en el heterocigoto en relación con el efecto de un homocigoto dominante y el de un homocigoto recesivo.



Genotipo es ...

- ▶ La descripción del conjunto de genes que hereda un individuo de sus progenitores
- ▶ El genotipo de un individuo permanece invariable a lo largo de su vida, con independencia del entorno que lo rodea y afecta

En general, el término 'gen' se refiere a la entidad física que se transmite de los progenitores a la descendencia durante el proceso reproductivo que influye en los caracteres hereditarios. El genotipo de un individuo es la suma de todos los genes heredados de sus progenitores. Los genes determinan la composición de las proteínas e influyen en los caracteres externos y en el comportamiento.

Variación genética

- ▶ La variación genética está asociada con el concepto de genotipo
- ▶ En la mayoría de las poblaciones naturales existe una variación genética en los caracteres. Estos caracteres reciben la influencia de los alelos de diversos genes, además de los efectos del entorno
- ▶ Es difícil atribuir las diferencias fenotípicas a los efectos de genes específicos

La variación genética oculta es mucho más extensa que la que se observa a través del fenotipo; tanto es así, que es prácticamente imposible que dos individuos en una población tengan el mismo genotipo en todo los loci. Esta variación genética puede detectarse mediante tecnologías moleculares que evidencian polimorfismos, los cuales resultan útiles como marcadores genéticos. Sin embargo, incluso las herramientas moleculares tienen sus limitaciones y, salvo en el caso de comparaciones de toda la secuencia de ADN, la mayoría de los métodos se limitan a cierto número de genes o loci. Aún así, generalmente se encuentra suficiente variación en las muestras de genes para que sea posible evaluar la variación genética en la mayoría de las poblaciones.

Como se mencionó anteriormente, debido a que casi siempre se examina solamente un pequeño fragmento del genoma en los estudios sobre variación genética, surgen preguntas acerca de la confiabilidad de los resultados para ser extrapolados a las poblaciones naturales. Esta es una razón de peso para planear cuidadosamente los experimentos y prestar especial atención al muestreo tanto de los individuos como de los loci que van a ser evaluados.

¿Qué es polimorfismo?

- ▶ ‘La presencia de muchas formas’
- ▶ En términos genéticos, se refiere a la coexistencia de dos o más fenotipos alternos en una misma población o entre poblaciones. Por lo general, los diversos fenotipos son originados por los alelos alternos de un gen
- ▶ A nivel molecular, el polimorfismo se refiere a la coexistencia de patrones alternos de bandas o variantes de ADN que se evidencian mediante métodos de detección

Se dice que un gen o un carácter fenotípico es polimórfico si en una población existe más de una forma del gen o carácter. La variación genética, que puede originar cambio evolutivo, siempre está presente.

En el módulo de aprendizaje *Tecnologías de Marcadores Moleculares para Estudios de Diversidad Genética de Plantas* hay información adicional acerca del concepto de polimorfismo en general y sobre el polimorfismo molecular en particular (clic aquí).

Una población se define ...

- ▶ Ecológicamente como:
Un grupo de individuos de la misma especie que habitan dentro de una zona geográfica restringida que permite el apareamiento de dos individuos cualquiera
- ▶ Genéticamente como:
Un grupo de individuos que comparten un acervo genético común y tienen la posibilidad de aparearse

Las poblaciones son entidades muy complejas. La genética de poblaciones trata de la unidad local de apareamiento porque los cambios en las frecuencias alélicas ocurren dentro de estas unidades limitadas y pueden dar lugar a la evolución de los caracteres adaptativos. Estas unidades locales se denominan generalmente poblaciones locales, subpoblaciones o, simplemente, poblaciones. Normalmente, en una población, los miembros de una especie se distribuyen de manera desigual. La subdivisión de las poblaciones se debe a menudo a los accidentes en su entorno. En principio, el tamaño de una población no es infinitamente grande ni tampoco permanece constante.

Estructura poblacional

Se identifican tres niveles de estructura poblacional:

- Organismos individuales
- Subpoblaciones
- Población total

Una población puede ser considerada como una unidad. Sin embargo, en muchas especies y en numerosas circunstancias, las poblaciones se subdividen en unidades de menor tamaño. Dicha subdivisión puede ser el resultado de factores ecológicos (los hábitats no son continuos) o de comportamiento (reubicación consciente o inconsciente). Si una población se subdivide, los vínculos entre sus partes pueden variar según el grado de flujo génico real que exista.

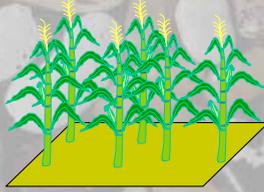
Una población se considera estructurada si (1) hay deriva genética en algunas de sus subpoblaciones, (2) la migración no se da uniformemente en toda la población, o (3) el apareamiento no ocurre al azar en toda la población. La estructura de una población afecta el grado de variación genética y los patrones de su distribución.

Si desea obtener más detalles acerca de esos conceptos nuevos (por ejemplo, flujo génico, migración), consulte las siguientes diapositivas y el *Glosario*.

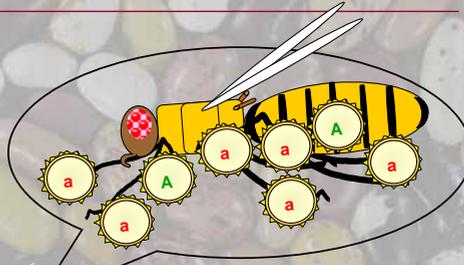
Flujo génico

Los insectos polinizadores llevan granos de polen desde la población Y (alelo **a** > alelo **A**) hasta la población X

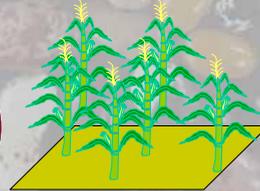
Población X



$p = 0.80$ (frecuencia del alelo A)
 $q = 0.20$ (frecuencia del alelo a)



Población migratoria Y



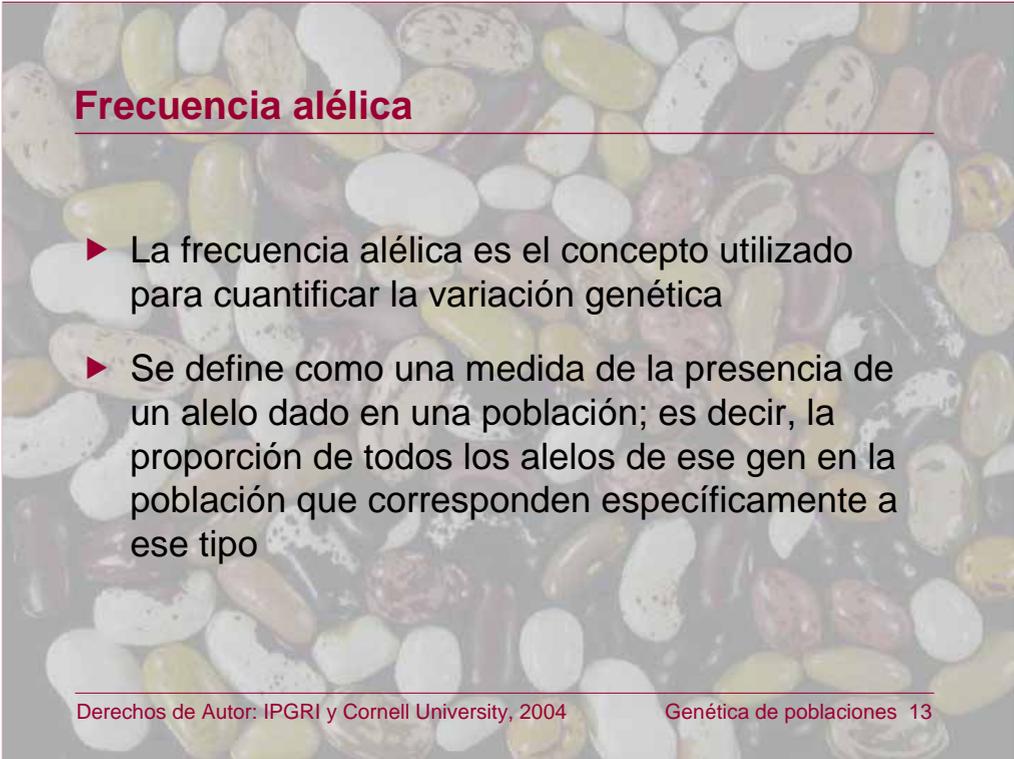
$p = 0.10$ (frecuencia del alelo A)
 $q = 0.90$ (frecuencia del alelo a)

Derechos de Autor: IPGRI y Cornell University, 2004

Genética de poblaciones 12

El flujo génico es el paso y establecimiento de los genes característicos de una población en el acervo genético de otra mediante la hibridación y el retrocruzamiento naturales o artificiales.

En el dibujo de la diapositiva, la población Y tiene una frecuencia mayor del alelo **a** ($q = 0.90$). Los insectos polinizadores que visiten esa población transportarán más copias del alelo 'a' cuando viajen a otra población X. El efecto resultante del flujo génico se observa en las generaciones posteriores de la población X como un aumento de la frecuencia del alelo migratorio **a**.



Frecuencia alélica

- ▶ La frecuencia alélica es el concepto utilizado para cuantificar la variación genética
- ▶ Se define como una medida de la presencia de un alelo dado en una población; es decir, la proporción de todos los alelos de ese gen en la población que corresponden específicamente a ese tipo

Un alelo es una forma alterna de un gen. Si un gen corresponde a una secuencia específica de nucleótidos a lo largo de una molécula de ADN, los alelos representan las diferentes secuencias de nucleótidos que son posibles para ese locus específico.

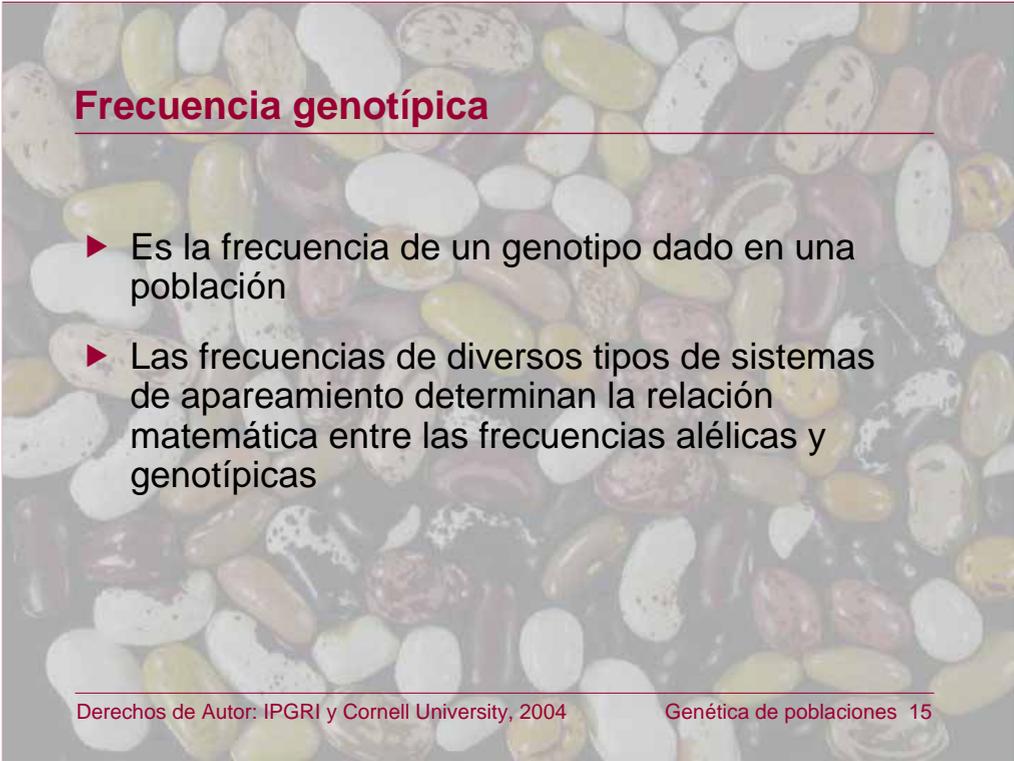
El término 'gen' muchas veces se utiliza como sinónimo de 'alelo' y, en consecuencia, a veces la expresión 'frecuencia génica' se usa como sinónimo de 'frecuencia alélica'. Las diferencias alélicas en un locus único en una población indican variación genética. Esta variación genética debe ser cuantificada para los diferentes genes y para los diferentes individuos o poblaciones.

Cálculo de la frecuencia alélica

$$P(A) = [2(AA) + (Aa)]/2n$$

- ▶ Dos veces el número de genotipos homocigotos con ese alelo (porque los homocigotos portan cada uno dos copias del mismo alelo),
- ▶ más el número de genotipos heterocigotos con ese alelo (porque los heterocigotos portan solamente una copia de un alelo particular),
- ▶ dividido por dos veces el número total de individuos en la muestra (porque cada individuo porta dos alelos por locus)

Obsérvese que cualquier resultado obtenido con esta fórmula solamente será una estimación de la frecuencia alélica total en la población, porque por lo general solamente se estudia una muestra de individuos. Sin embargo, si el muestreo de individuos se realiza de manera acertada, es decir, si el tamaño de la muestra es suficientemente grande, entonces puede suponerse que nuestro cálculo se acerca a la frecuencia alélica real. Como regla empírica y en la medida de lo posible, los cálculos de la frecuencia alélica deber realizarse en muestras de 100 individuos o más.



Frecuencia genotípica

- ▶ Es la frecuencia de un genotipo dado en una población
- ▶ Las frecuencias de diversos tipos de sistemas de apareamiento determinan la relación matemática entre las frecuencias alélicas y genotípicas

El sistema natural de apareamiento de individuos puede revisarse mediante estudios de las frecuencias con que se presentan los genotipos alternos en una población. Cuando una población experimenta apareamiento al azar en relación con los alelos de interés, pueden esperarse ciertos patrones de frecuencia genotípica.

Las frecuencias genotípicas se utilizan también para estimar la cantidad de autopolinización que se presenta en poblaciones de individuos que tienen este tipo de reproducción o un tipo de reproducción mixta. En consecuencia, el sistema de apareamiento afecta de manera significativa la frecuencia de la presencia de genotipos alternos en una población.

El principio de Hardy-Weinberg

- ▶ Una población cuyo apareamiento se realice al azar da lugar a una distribución en equilibrio de genotipos después de tan solo una generación, de manera que se conserva la variación genética
- ▶ Cuando se cumplen las suposiciones, la frecuencia de un genotipo es igual al producto de las frecuencias alélicas

$$\begin{array}{ccc} \mathbf{AA} & \mathbf{Aa} & \mathbf{aa} \\ \mathbf{p^2} & \mathbf{2pq} & \mathbf{q^2} \end{array}$$

Derechos de Autor: IPGRI y Cornell University, 2004

Genética de poblaciones 16

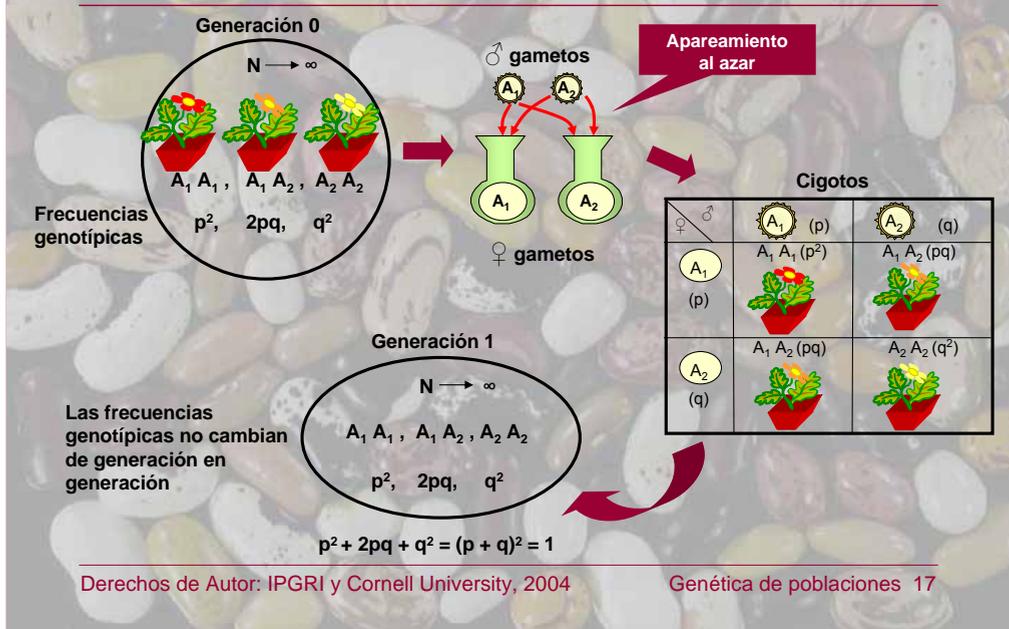
El equilibrio de H-W afirma que la reproducción sexual no reduce la variación genética de generación en generación. Por el contrario, la cantidad de variación permanece constante si no hay fuerzas perturbadoras que actúan contra ella. Establece la relación para calcular las frecuencias genotípicas en condiciones de apareamiento al azar y, al hacerlo, provee el fundamento para muchos estudios sobre genética de poblaciones.

Este principio describe las expectativas para frecuencias alélicas en una situación idealizada donde,

- El organismo es diploide
- La reproducción es sexual
- Las generaciones no se superponen entre sí
- El apareamiento ocurre al azar
- El tamaño de la población es muy grande
- La migración es mínima
- Las mutaciones pueden ignorarse
- La selección natural no afecta los alelos que se están considerando

¡Obsérvese que la mayoría de las plantas cultivadas infringen al menos una de estas suposiciones!

Demostración del principio de H-W



El punto de partida es la generación 0. Tenemos un gen con dos alelos, A_1 y A_2 . La frecuencia del alelo A_1 es p y la frecuencia del alelo A_2 es q . Las frecuencias genotípicas en la generación 0 son para $A_1 A_1 = p^2$, para $A_1 A_2 = 2pq$ y para $A_2 A_2 = q^2$. Si el apareamiento es aleatorio, la probabilidad de que cualquier alelo de la planta femenina se reúna con cualquier alelo de la planta masculina será la misma. El cuadro que aparece a la derecha de la diapositiva ilustra los cuatro genotipos posibles para la generación siguiente. La frecuencia de ocurrencia de cada genotipo es dada por el producto de la frecuencia de cada alelo en el genotipo (por ejemplo, para $A_1 A_1$ es $p \times p = p^2$). Si se resumen los resultados del cuadro, como aparece en la figura azul insertada en la parte inferior de la diapositiva, observamos que las frecuencias genotípicas en la generación 1 siguen siendo las mismas que en la generación anterior.

Un ejemplo de tres poblaciones en equilibrio de Hardy-Weinberg

Frecuencias										
Poblac.	Genotipos de G_0			G_0		Genotipos de G_1			G_1	
	$A_1 A_1$	$A_1 A_2$	$A_2 A_2$	p	q	$A_1 A_1$	$A_1 A_2$	$A_2 A_2$	p	q
Pobl. 1	0.6	0.2	0.2	0.7	0.3	0.49	0.42	0.09	0.7	0.3
Pobl. 2	0.49	0.42	0.09	0.7	0.3	0.49	0.42	0.09	0.7	0.3
Pobl. 3	0.4	0.6	0.0	0.7	0.3	0.49	0.42	0.09	0.7	0.3

Derechos de Autor: IPGRI y Cornell University, 2004

Genética de poblaciones 18

Las frecuencias genotípicas de la población aparecen en las filas y las generaciones (G_0 y G_1) en las columnas. Nuevamente, tenemos un gen con dos alelos, A_1 y A_2 . La frecuencia del alelo A_1 es p y la frecuencia del alelo A_2 es q. Las frecuencias genotípicas difieren para cada población en la generación 0 (por ejemplo, la frecuencia de $A_1 A_1$ en la población 1 es de 0.6; en la población 2, 0.49; y en la población 3, 0.4, y así sucesivamente para los demás genotipos). Sin embargo, observamos que las frecuencias alélicas en las tres poblaciones son similares en G_0 ($p = 0.7$ y $q = 0.3$). En la siguiente generación, G_1 , si se cumplen todos los requerimientos del principio de H-W, las frecuencias genotípicas en las tres poblaciones tienden a equilibrarse (ahora la frecuencia de $A_1 A_1$ es de 0.49 en las tres poblaciones, y lo mismo ocurre con las frecuencias de $A_1 A_2$ y $A_2 A_2$). Las frecuencias alélicas se mantienen.

La prueba Chi-cuadrado

- ▶ Esta prueba hipotética es útil para determinar si las frecuencias alélicas están en equilibrio de H-W
- ▶ El procedimiento es el siguiente:
 - Definir H_0 (y H_a)
 - Definir el nivel de significancia α
 - Realizar la prueba estadística
 - Aplicar los criterios de decisión

Derechos de Autor: IPGRI y Cornell University, 2004

Genética de poblaciones 19

H_0 = la hipótesis que afirma que las frecuencias alélicas para el carácter Q en una población dada están en equilibrio de H-W.

H_a = una hipótesis alterna que afirma que las frecuencias alélicas para el carácter Q no están en equilibrio.

Elegimos un nivel de significancia que confiera cierto porcentaje de confianza en nuestros resultados. La prueba estadística se deriva de la fórmula:

$$PE = \left[\frac{\sum [O_i - E_i]^2}{(E_i)} \right] = \chi^2_{k - mdf}$$

Donde,

PE = prueba estadística	k = número de clases genotípicas
O = frecuencias observadas	m = número de alelos
E = frecuencias esperadas	df = grados de libertad

Si nuestra muestra permite solamente 1 grado de libertad, entonces la diferencia en frecuencia se reduce por 0.5, un factor de corrección, tal como:

$$\frac{[O_i - E_i - 0.5]^2}{E_i}$$

Los criterios de decisión se aplican del siguiente modo:

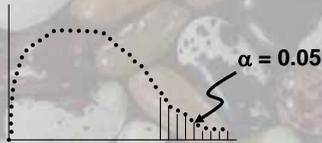
Si $\chi^2_{cal} \leq \chi^2_{tab}$ se acepta H_0 ; y, si $\chi^2_{cal} > \chi^2_{tab}$, se rechaza H_0

Donde,

cal = el resultado de calcular la PE con los datos obtenidos en nuestra muestra
tab = el valor identificado en la tabla (se puede encontrar en el Apéndice 1; haga clic [aquí](#)).

Aplicación de la prueba χ^2 : Un ejemplo

Genotipo	AA	Aa	aa	
No. observado	169	520	311	
No. esperado	250	500	250	
Cálculo de χ^2	$(169-250-0.5)^2/250$	$(520-500-0.5)^2/500$	$(311-250-0.5)^2/250$	
Valor de χ^2	+25.921	+0.760	+14.641	41.322



Criterio de decisión:

$$\chi^2_{\text{cal}} (41.322) > \chi^2_{\text{tab}} (3.8)$$

Se rechaza H_0

Derechos de Autor: IPGRI y Cornell University, 2004

Genética de poblaciones 20

En este ejemplo, digamos que las frecuencias alélicas fueron 0.429 para A_1 y 0.571 para A_2 . Cada clase genotípica se representó como aparece en el cuadro en la diapositiva.

Las hipótesis que se están probando son las siguientes:

H_0 = esta población está en equilibrio de H-W respecto a sus frecuencias alélicas

H_a = esta población no está en equilibrio de H-W respecto a sus frecuencias alélicas

Dado que el número de clases genotípicas es 3 y, por consiguiente, tenemos sólo 1 grado de libertad, aplicamos el factor de corrección en nuestro cálculo de los elementos χ^2 .

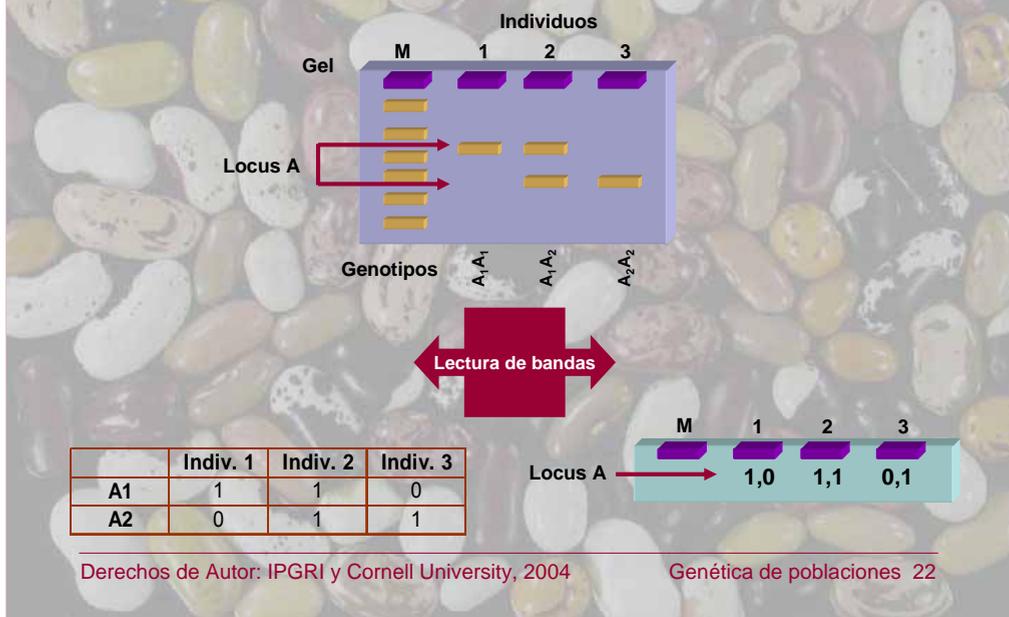
El χ^2 calculado es 41.322. Con esta cifra y con un margen de error de 0.05%, las pruebas estadísticas rechazan H_0 , lo que significa que esta población no está en equilibrio de H-W respecto al carácter que está siendo estudiado.

Cálculo de la frecuencia alélica: Ejemplos

- ▶ Cálculo de la frecuencia alélica con un marcador codominante
- ▶ Cálculo de la frecuencia alélica con un marcador dominante
- ▶ Cálculo de la frecuencia alélica con un gen codominante que posee alelos múltiples

En las diapositivas siguientes, presentamos ejemplos de los cálculos de frecuencias alélicas para los resultados obtenidos con diferentes tipos de marcadores. Los ejemplos se presentan con gráficos que emulan geles reales y las bandas obtenidas mediante técnicas de marcadores moleculares. Si desea obtener más detalles sobre las tecnologías de marcadores moleculares y la interpretación de bandas, remítase al módulo de aprendizaje *Tecnologías de Marcadores Moleculares para Estudios de Diversidad Genética de Plantas* (clic aquí).

... con un marcador codominante



(continúa en la siguiente)

Con un marcador codominante, pueden observarse los genotipos de las clases genotípicas (dos homocigotos y el heterocigoto). En el dibujo, en la parte centro superior, observamos una imagen de un gel con el patrón de bandas de un marcador codominante para un locus de un organismo diploide. Necesitamos tomar los datos a las bandas en el gel y convertirlas en números. Para hacerlo, se registra la presencia de una banda (la banda en la misma fila) y se convierte en 1, o en 0 si está ausente. Podemos hacerlo por banda, como aparece en el cuadro en la parte inferior izquierda, o por genotipo, como aparece en la esquina inferior derecha. En el cuadro que aparece a continuación, observamos los cálculos de las frecuencias genotípicas, tanto esperada como observada, y los de las frecuencias alélicas. (M = marcador de tamaño).

Genotipos	A ₁ A ₁	A ₁ A ₂	A ₂ A ₂	Total
Frecuencia genotípica (esperada)	p ²	2pq	q ²	1
Número de individuos	n ₁₁ = 40	n ₁₂ = 20	n ₂₂ = 140	n = 200
Frecuencia genotípica (observada)	P ₁₁ = n ₁₁ /n = 0.20	P ₁₂ = n ₁₂ /n = 0.10	P ₂₂ = n ₂₂ /n = 0.70	1

$$p = (2n_{11}/2n) + (n_{12}/2n) = P_{11} + \frac{1}{2} P_{12} = 0.20 + \frac{1}{2} (0.10) = 0.25$$

$$q = (2n_{22}/2n) + (n_{12}/2n) = P_{22} + \frac{1}{2} P_{12} = 0.70 + \frac{1}{2} (0.10) = 0.75$$

... con un marcador codominante (continuación)



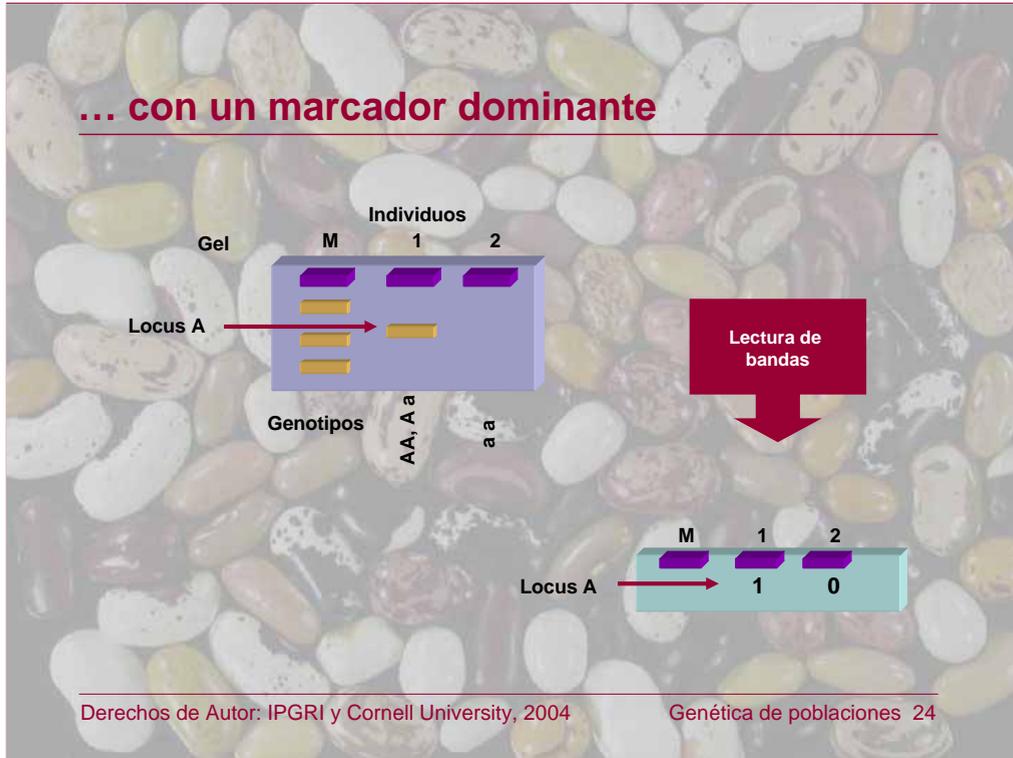
Este ejemplo es similar al de la diapositiva anterior, pero con 10 individuos y tres loci segregantes (A, B y D). Para facilitar la presentación, se utiliza solamente un método de lectura (parte inferior de la diapositiva). (M = marcador de tamaño).

Obsérvese que solamente se puede obtener un gel, como el del ejemplo, mediante electroforesis múltiple, es decir, cargando en el mismo pocillo diferentes mezclas de reacción.

Los cálculos de frecuencias genotípicas y alélicas se presentan a continuación. (esp. = valores esperados; obs. = valores observados).

Locus	Análisis de datos					Frec. alélica	
	Genotipos	$A_1 A_1$	$A_1 A_2$	$A_2 A_2$	Total	p	q
A	Frec. genotípica (esp.)	p^2	$2pq$	q^2	1	p	q
	Número de indiv.	2	3	5	10		
	Frec. genotípica (obs.)	$P_{11} = 0.2$	$P_{12} = 0.3$	$P_{22} = 0.5$	1		
	B	Genotipos	$B_1 B_1$	$B_1 B_2$	$B_2 B_2$	Total	p
Frec. genotípica (esp.)		p^2	$2pq$	q^2	1		
Número de indiv.		8	1	1	10		
Frec. genotípica (obs.)		$P_{11} = 0.8$	$P_{12} = 0.1$	$P_{22} = 0.1$	1	0.85	0.15
D	Genotipos	$D_1 D_1$	$D_1 D_2$	$D_2 D_2$	Total	p	q
	Frec. genotípica (esp.)	p^2	$2pq$	q^2	1		
	Número de indiv.	2	4	4	10		
	Frec. genotípica (obs.)	$P_{11} = 0.2$	$P_{12} = 0.4$	$P_{22} = 0.4$	1	0.40	0.60

... con un marcador dominante



(continúa en la siguiente)

Con un marcador dominante, pueden observarse sólo dos clases genotípicas: AA + Aa y aa; es decir, una de las clases homocigóticas se confunde con el heterocigoto. El gel con el patrón de bandas de un marcador dominante para un locus mostrará, para cada individuo, ya sea una banda o ninguna. Las bandas se registran de modo similar al empleado con un marcador codominante, donde se les asigna un 1 si están presentes, o 0 si están ausentes. (M = marcador para el tamaño).

Los cálculos de frecuencias se realizan según se indica en el cuadro que aparece a continuación. (p , q = frecuencias alélicas).

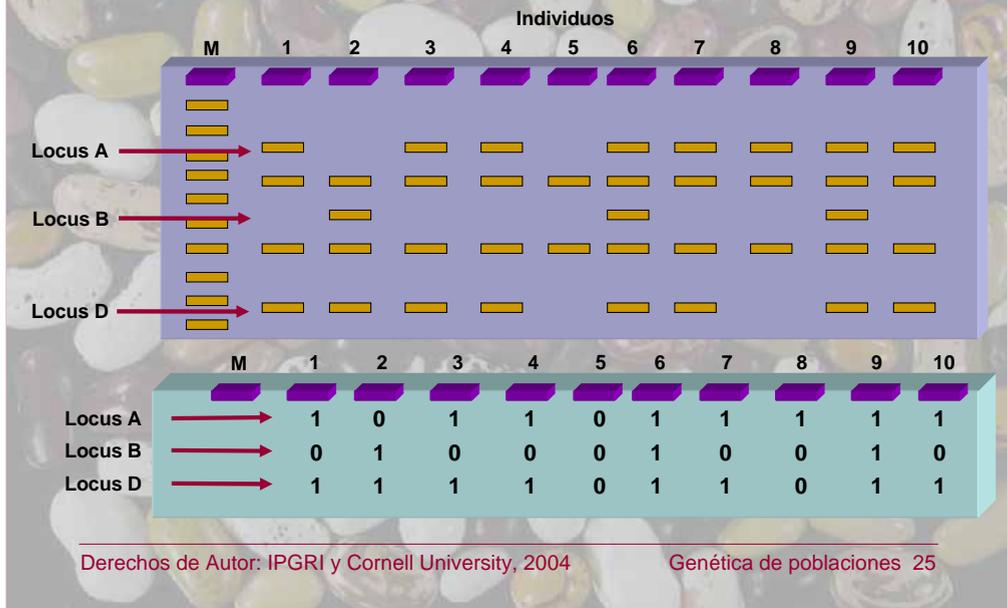
Fenotipos	A _		aa	Total
	AA	Aa	aa	
Genotipos	AA	Aa	aa	
Frecuencias fenotípicas (esperadas)	$p^2 + 2pq$		q^2	1
Número de individuos	$n_1 = 84$		$n_2 = 16$	$n = 100$
Frecuencias fenotípicas (observadas)	$P_1 = n_1/n = 0.84$		$P_2 = n_2/n = 0.16$	1

$$q = \sqrt{(n_2/n)} = \sqrt{(P_2)} = \sqrt{(0.16)} = 0.4$$

$$p = (1 - q) = 0.6$$

Este cálculo está sesgado porque no considera los alelos recesivos presentes en los homocigotos.

... con un marcador dominante (continuación)



Aquí tenemos un ejemplo parecido al anterior, pero con 10 individuos y tres loci segregantes (A, B y D). (M = marcador para el tamaño.)

No se califican las bandas que no presentaron segregación (monomórficas) y, por tanto, éstas no se incluyen en el análisis.

A continuación está el cuadro con los cálculos de las frecuencias genotípicas y alélicas:

Locus	Análisis de datos				Frec. alélica	
	Genotipos	A ₁ _	A ₂ A ₂	Total	p	q
A	Frecuencia genotípica (esp.)	$p^2 + 2pq$	q^2	1	p	q
	Número de individuos	8	2	10		
	Frecuencia genotípica (obs.)	$P_1 = 0.8$	$P_2 = 0.2$	1	0.55	0.45
B	Genotipos	B ₁ _	B ₂ B ₂	Total	p	q
	Frecuencia genotípica (esp.)	$p^2 + 2pq$	q^2	1		
	Número de individuos	3	7	10	0.16	0.84
	Frecuencia genotípica (obs.)	$P_1 = 0.3$	$P_2 = 0.7$	1		
D	Genotipos	D ₁ _	D ₂ D ₂	Total	p	q
	Frecuencia genotípica (esp.)	$p^2 + 2pq$	q^2	1		
	Número de individuos	8	2	10	0.55	0.45
	Frecuencia genotípica (obs.)	$P_1 = 0.8$	$P_2 = 0.2$	1		

No podemos distinguir los heterocigotos, pero sí podemos estimar el número esperado de heterocigotos en una población. Por ejemplo, si el tamaño de la muestra = 1000, entonces:

Para el locus A, el número esperado de heterocigotos = $2pqN = 2(0.55)(0.45)(1000) = 495$

Para el locus B, el número esperado de heterocigotos = $2pqN = 2(0.16)(0.84)(1000) = 269$

y así sucesivamente ...

... con un gen codominante con múltiples alelos

Genotipos	A ₁ A ₁	A ₁ A ₂	A ₁ A ₃	A ₂ A ₂	A ₂ A ₃	...	A _n A _n	Total
Frecuencias genotípicas (esperadas)	p_1^2	$2p_1p_2$	$2p_1p_3$	p_2^2	$2p_2p_3$...	p_n^2	1
Número de individuos	n_{11}	n_{12}	n_{13}	n_{22}	n_{23}	...	n_{nn}	n
Frecuencias genotípicas (observadas)	$P_{11} = \frac{n_{11}}{n}$	$P_{12} = \frac{n_{12}}{n}$	$P_{13} = \frac{n_{13}}{n}$	$P_{22} = \frac{n_{22}}{n}$	$P_{23} = \frac{n_{23}}{n}$...	$P_{nn} = \frac{n_{nn}}{n}$	1

$$p_1 = P_{11} + \frac{1}{2} \sum_{i \neq 1} P_{1i}$$

$$p_2 = P_{22} + \frac{1}{2} \sum_{j \neq 2} P_{2j}$$

$$p_3 = P_{33} + \frac{1}{2} \sum_{j \neq 3} P_{3j}$$

$$p_4 = P_{44} + \frac{1}{2} \sum_{j \neq 4} P_{4j}$$

$$p_n = P_{nn} + \frac{1}{2} \sum_{j \neq n} P_{nj}$$

Derechos de Autor: IPGRI y Cornell University, 2004

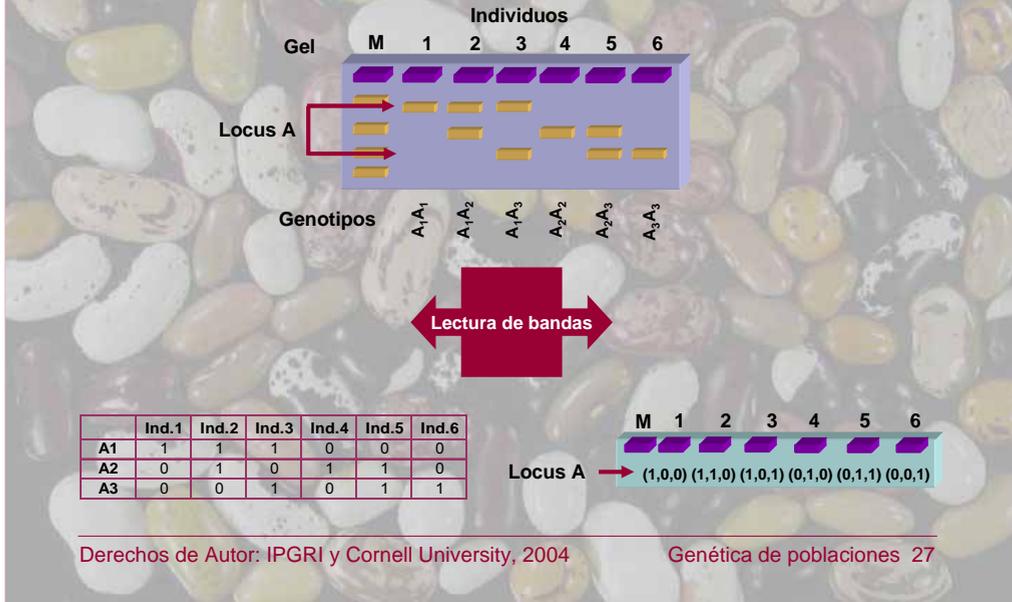
Genética de poblaciones 26

(continúa en la siguiente)

Esta es la situación típica cuando se utilizan marcadores tipo microsatélites.

Tenemos un locus A con n alelos A₁, A₂, A₃, ..., A_n y frecuencias alélicas p₁, p₂, p₃, ..., p_n, respectivamente, siendo A₁ = A₂ = A₃ = ... = A_n

... con un gen codominante con múltiples alelos (continuación)



Con un marcador codominante se pueden observar genotipos de las tres clases. En el dibujo de arriba, en la parte central superior, observamos una imagen de gel con el patrón de bandas de un marcador codominante con tres alelos (A_1 , A_2 y A_3) en una muestra diploide. Cada banda (cada fila) se registra en forma separada y le asignamos un 1, si está presente, o un 0, si no lo está. Podemos hacerlo por banda (esquina inferior izquierda de la diapositiva) o por genotipo (esquina inferior derecha). En el cuadro que aparece a continuación, observamos los cálculos de las frecuencias genotípicas tanto esperada como observada, así como las frecuencias alélicas (p_1 , p_2 y p_3). (M = marcador para el tamaño).

Genotipos	$A_1 A_1$	$A_1 A_2$	$A_1 A_3$	$A_2 A_2$	$A_2 A_3$	$A_3 A_3$	Total
Frecuencia genotípica (esp.)	p_1^2	$2p_1p_2$	$2p_1p_3$	p_2^2	$2p_2p_3$	p_3^2	1
Número de individuos	$n_{11} = 4$	$n_{12} = 6$	$n_{13} = 0$	$n_{22} = 10$	$n_{23} = 2$	$n_{33} = 2$	$n = 24$
Frecuencia genotípica (obs.)	$P_{11} = n_{11}/n = 0.17$	$P_{12} = n_{12}/n = 0.25$	$P_{13} = n_{13}/n = 0$	$P_{22} = n_{22}/n = 0.42$	$P_{23} = n_{23}/n = 0.08$	$P_{33} = n_{33}/n = 0.08$	1

$$p_1 = P_{11} + \frac{1}{2}P_{12} + \frac{1}{2}P_{13} = P_{11} + \frac{1}{2}\sum_{j \neq 1} P_{1j} = 0.17 + \frac{1}{2}(0.25 + 0.00) = 0.30$$

$$p_2 = P_{22} + \frac{1}{2}P_{21} + \frac{1}{2}P_{23} = P_{22} + \frac{1}{2}\sum_{j \neq 2} P_{2j} = 0.42 + \frac{1}{2}(0.25 + 0.08) = 0.59$$

$$p_3 = P_{33} + \frac{1}{2}P_{31} + \frac{1}{2}P_{32} = P_{33} + \frac{1}{2}\sum_{j \neq 3} P_{3j} = 0.08 + \frac{1}{2}(0.00 + 0.08) = 0.12$$

Sistemas de reproducción y apareamiento

- ▶ Alogamia, endogamia o reproducción asexual
- ▶ Influyen en:
 - El grado de afinidad genética entre parejas
 - La organización de genes en los genotipos

En principio, la alogamia se presenta como apareamiento al azar, y tanto la endogamia como la reproducción asexual son tipos de apareamiento no aleatorio.

Las especies alógamas, en comparación con los organismos endogámicos, puede retener números considerables de alelos recesivos deletéreos porque la situación de dominancia los oculta. Los alelos recesivos experimentan recombinación frecuente, dando lugar a nuevos tipos gaméticos.

La dominancia se refiere a las situaciones donde, en condiciones heterocigóticas, un alelo tiene un efecto fenotípico lo suficientemente acentuado como para ocultar la presencia del otro alelo (recesivo). En una situación de dominancia pueden observarse sólo dos fenotipos: el fenotipo dominante, que es una mezcla del homocigoto dominante y el heterocigoto, y el fenotipo recesivo.

En las especies de polinización cruzada, la autogamia conduce a la consanguineidad porque la proporción de homocigotos aumenta, permitiendo de esta manera que alelos recesivos poco usuales se vuelvan visibles. En las especies de polinización cruzada, los heterocigotos tienen un efecto más favorable.

La reproducción asexual puede ser una modalidad constante de reproducción, pero también puede estar combinada con ciclos de reproducción sexual, que permite la recombinación de la variación actual y, como tal, la generación de nuevas formas o combinaciones. Si solamente se da la reproducción asexual en la población, las frecuencias genotípicas no pueden cambiar.

Apareamiento al azar

- ▶ El apareamiento que ocurre al azar, es decir, aquel en que la probabilidad de que el individuo A se aparee con el individuo B no depende de los genotipos de ninguno de los dos
- ▶ Si el apareamiento ocurre al azar, la probabilidad de que un individuo se aparee con un genotipo dado será igual a la frecuencia de ese genotipo en la población

El apareamiento al azar es una característica propia de muchas poblaciones alogámicas. Por ejemplo, podemos tener una población, compuesta en un 10% por genotipos AA; en un 58% por genotipos Aa y en un 32% por genotipos aa. Si el apareamiento se realiza al azar, entonces las posibilidades de que un individuo AA se aparee con otro AA son de 10/100; de que se aparee con un individuo Aa, de 58/100; o que se aparee con un individuo aa, de 32/100.

Apareamiento no aleatorio

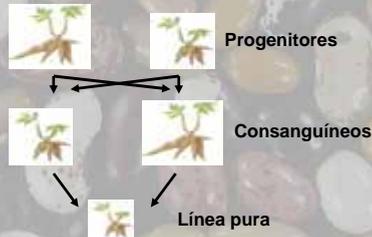
▶ Apareamiento clasificado:

- Positivo: apareamiento entre individuos con fenotipos similares
- Negativo: apareamiento entre individuos con fenotipos disímiles



▶ Endogamia:

- Apareamiento entre parientes



El apareamiento no aleatorio se presenta cuando los individuos que están relacionados más estrechamente (endogamia) o menos estrechamente se aparean con más frecuencia de lo que se esperaría por casualidad para la población.

La autopolinización o la endogamia es similar al apareamiento entre parientes. Aumenta la homocigosis de una población y su efecto es generalizado para todos los alelos. La endogamia *per se* no modifica las frecuencias alélicas; sin embargo, con el transcurso del tiempo, conduce a la homocigosidad al aumentar lentamente las dos clases homocigóticas.

Coeficiente de endogamia

- ▶ Compara la proporción real de genotipos heterocigotos con los esperados en condiciones de apareamiento al azar

$$F = \frac{(H_0 - H)}{H_0}$$

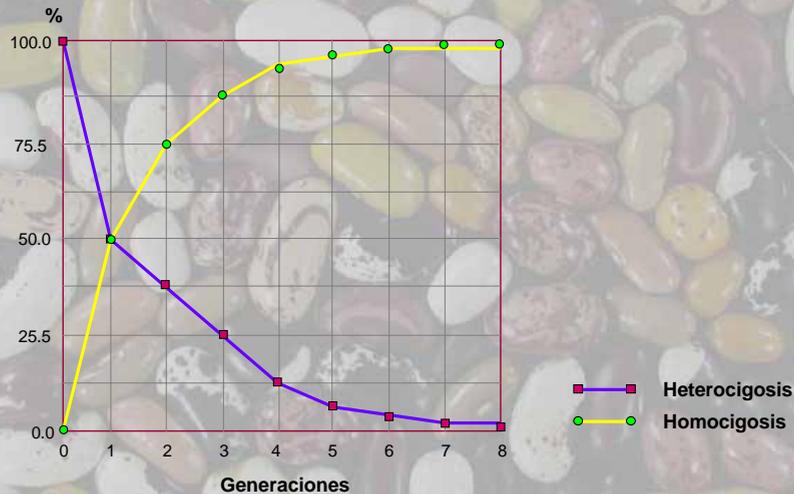
- ▶ F es el coeficiente de endogamia y cuantifica la reducción de la heterocigosidad

H = frecuencia real de heterocigotos en la población.

H₀ = número esperado de heterocigotos en condiciones de apareamiento al azar.

El coeficiente de endogamia señala el grado de endogamia en una población.

¿Qué sucede en la autogamia?



Derechos de Autor: IPGRI y Cornell University, 2004

Genética de poblaciones 32

La autogamia es un sistema potente de endogamia que permite alcanzar niveles altos de homocigosis en pocas generaciones. Simultáneamente, disminuye la heterocigosis. La gráfica en la diapositiva muestra este fenómeno, y, en el cuadro a continuación, observamos los valores cambiantes de los grados de homocigosis y heterocigosis en 9 generaciones (G_0 a G_8).

Generación	Genotipos autofecundados relación/generación	Homocigosis (%)	Heterocigosis (%)
G_0	Aa	0	100
G_1	1AA, 2Aa, 1aa	50	50
G_2	6AA, 4Aa, 6aa	75	25
G_3	28AA, 8Aa, 28aa	87.5	12.5
G_4	120AA, 16Aa, 120aa	93.75	6.25
G_5	496AA, 32Aa, 496aa	96.875	3.125
G_6	2016AA, 64Aa, 2016aa	98.4375	1.5625
G_7	8128AA, 128Aa, 8128aa	99.21875	0.78125
G_8	32640AA, 256Aa, 32640aa	99.60938	0.390625



Factores que determinan la diversidad genética

- ▶ Mutación
- ▶ Migración
- ▶ Recombinación
- ▶ Selección
- ▶ Deriva genética

Derechos de Autor: IPGRI y Cornell University, 2004

Genética de poblaciones 33

Si, por cualquier circunstancia, una población se vuelve homogénea, no habrá evolución. En consecuencia, el cambio constante depende esencialmente de la nueva variación.

Una población genética es la suma de las frecuencias alélicas de todos los genes en esa población. Las poblaciones cambian o evolucionan porque sus frecuencias génicas experimentan cambios. Varios factores pueden producir cambios en la capacidad de un individuo para sobrevivir hasta que logre la reproducción. Si cambia la adaptación de un individuo en una población, los genotipos en la generación subsiguiente no estarán directamente relacionados con las frecuencias génicas de la primera población; lo que conlleva a que evolucione la población.

Dado que los cambios en las poblaciones requieren cambios en las frecuencias génicas, es importante entender de qué manera pueden cambiar estas frecuencias. En las diapositivas que aparecen a continuación, tratamos las causas primarias del cambio: la mutación, la migración, la recombinación, la selección y la deriva genética.

Mutación

- ▶ Es la principal fuente de variación y puede originarse a causa de:
 - Errores en la duplicación del ADN
 - Daños causados por la radiación
- ▶ La mutación aumenta la diversidad; no obstante, dado que las mutaciones espontáneas son poco frecuentes, la tasa de cambio en la frecuencia génica es muy baja
- ▶ En consecuencia, la mutación por si sola no conduce a la evolución de poblaciones y especies

La mutación más sencilla es aquella que produce un cambio en un nucleótido único en la secuencia de ADN de un gen. Una mutación puede hacer que un alelo cambie a otro que ya se encuentra en la población (de uno dominante a uno recesivo) o puede dar origen a un alelo completamente nuevo. Las mutaciones pueden ser favorables o desfavorables. Muchas serán desfavorables y desaparecerán. No obstante, si son convenientes para el individuo, entonces las frecuencias de ese alelo aumentarán de generación en generación. Además, esta mutación puede migrar hacia otras poblaciones y propagarse.

Nota: Los genomas pueden experimentar un proceso conocido como duplicación de genes. Este hecho le ayuda al individuo a resistir una mutación desfavorable en una copia del gen sin grandes dificultades, porque la otra copia del gen todavía puede funcionar apropiadamente. Cambios adicionales pueden afectar el gen mutado y conferir al individuo distintos tipos de adaptación.

Migración

- ▶ Es el movimiento de individuos o cualquier forma de introducción de genes de una población a otra
- ▶ La migración aumenta la diversidad y la tasa puede ser considerable, lo que origina cambios importantes en la frecuencia
- ▶ El cambio en la frecuencia génica es proporcional a la diferencia en la frecuencia entre la población receptora y el promedio de las poblaciones donantes

Derechos de Autor: IPGRI y Cornell University, 2004

Genética de poblaciones 35

Desde una perspectiva genética, la migración implica no solo el movimiento de individuos hacia poblaciones nuevas, sino la introducción de alelos nuevos en la población (flujo génico). Los cambios en las frecuencias génicas se producirán bien sea porque se traerán más copias de un alelo ya presente en la población o porque llega un alelo nuevo.

Varios factores afectan la migración en las especies de cultivos:

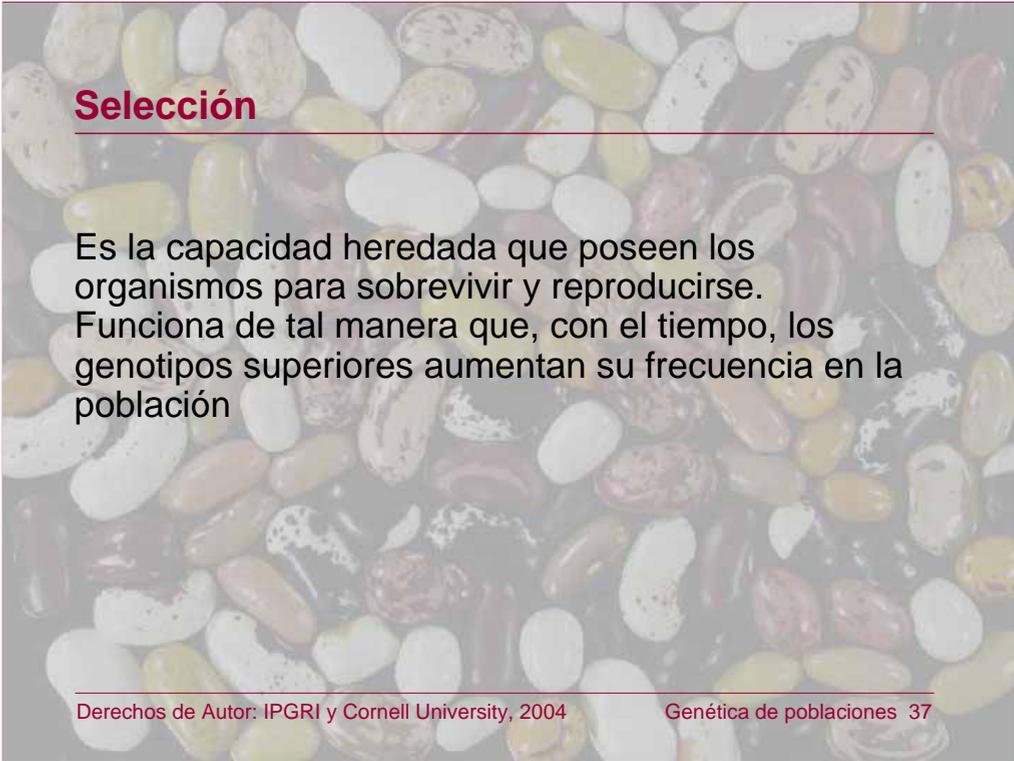
- Sistema de apareamiento
- Simpatría con parientes silvestres y/o malezas
- Polinizadores
- Dispersión de semillas

El efecto inmediato de la migración es aumentar la variabilidad genética de una población y, como tal, ayuda a aumentar las posibilidades de que esa población resista los cambios del entorno. La migración también ayuda a integrar poblaciones y a evitar su divergencia.

Recombinación

- ▶ Es el proceso mediante el cual una célula genera nuevas combinaciones cromosómicas, en comparación con esa célula o con las de sus progenitores
- ▶ No da origen a diversidad nueva sino que genera nuevas combinaciones de la diversidad existente
- ▶ Si existen alelos segregantes en varios loci, la variación genética por recombinación puede ocurrir rápidamente

La diversidad genética a través de la recombinación es el resultado de la reorganización de los componentes genéticos del tipo original. Existen mecanismos para generar diversidad alélica (recombinación intragénica) y diversidad genómica (nuevas combinaciones de multigenes).



Selección

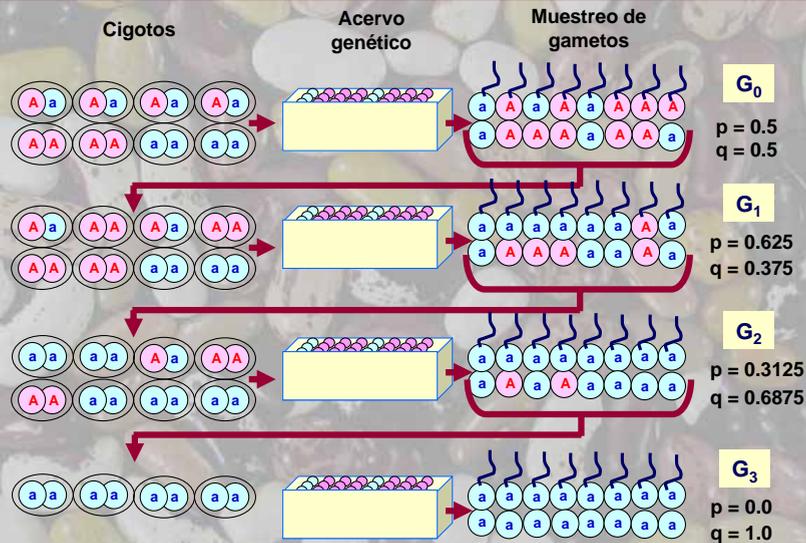
Es la capacidad heredada que poseen los organismos para sobrevivir y reproducirse. Funciona de tal manera que, con el tiempo, los genotipos superiores aumentan su frecuencia en la población

Como resultado de la mutación se desarrollan nuevas formas. Estas formas, según se explica, pueden favorecer o perjudicar la capacidad que posee el individuo para sobrevivir. Si los cambios son beneficiosos, entonces los alelos nuevos tenderán a prevalecer al ser seleccionados en la población.

El efecto de la selección en la diversidad puede ser:

- Direccional, donde disminuye la diversidad.
- Equilibrante, donde aumenta la diversidad. Los heterocigotos tienen la mayor capacidad de adaptación, de manera que la selección favorece el mantenimiento de alelos múltiples.
- Dependiente de la frecuencia, en cuyo caso aumenta la diversidad. La capacidad de adaptación depende del alelo o de la frecuencia genotípica, y cambia con el tiempo.

Deriva genética



Derechos de Autor: IPGRI y Cornell University, 2004

Genética de poblaciones 38

La deriva genética se refiere a las fluctuaciones en las frecuencias alélicas que ocurren por casualidad (en particular en las poblaciones pequeñas) como resultado del muestreo al azar entre los gametos.

La deriva disminuye la diversidad dentro de una población porque tiende a causar la pérdida de alelos poco usuales, reduciendo el número total de alelos.

En el ejemplo de la diapositiva, el tamaño de la población es constante en cada generación (8 individuos). Cada individuo puede producir miles de gametos, pero apenas se necesitan $2N$ gametos por individuo (16 en nuestro ejemplo) del acervo genético total en cada generación. Esta situación se asemeja a la extracción de muestras pequeñas de dos cajas: una de ellas contiene un millón de bolas blancas y la otra un millón de bolas rojas. En cada experimento de extracción, podemos tomar un número diferente de bolas blancas y rojas. Simulamos que, en la generación G₀, 10 gametos de los miles posibles portaban el alelo A y apenas 6 portaban el alelo a. En G₁, de aquellos gametos que participaron en la constitución de los cigotos para la siguiente generación, 5 portaban el alelo A y 11 el alelo a, y así sucesivamente. Estos valores varían al azar. En la generación G₃, todos los individuos están formados por el alelo a (homocigotos) y el alelo A se pierde.

Tamaño efectivo de la población

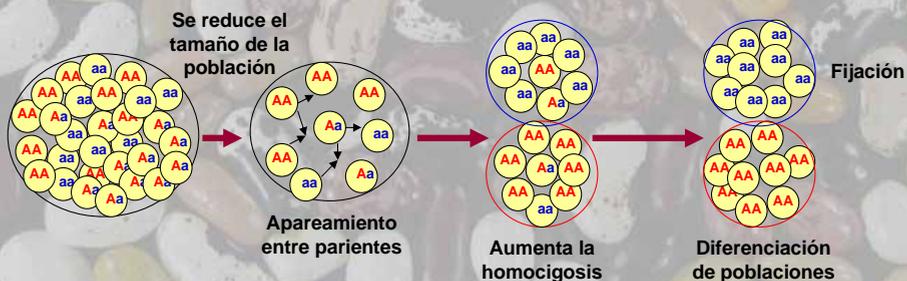
- ▶ N_e es el número de progenitores encargados de la composición genética de la siguiente generación
- ▶ N_e es, por lo general, menor que N debido a:
 - La variación en el tamaño de la población de generación en generación
 - La relación desigual entre sexos
 - Las generaciones que se sobreponen
 - La dispersión geográfica de las poblaciones

¿Qué tan grande es la población?

- El número real de individuos en una población se denomina el número de censo (N). Este número es, casi siempre, una representación imprecisa del tamaño de la población desde un punto de vista genético.
- El tamaño efectivo de la población (N_e) describe el tamaño de una población ideal que muestra la misma tasa de pérdida de la variación genética, debida a la deriva genética, que la población de interés.

Consecuencias de un tamaño de población decreciente

- ▶ Deriva genética, con variación aleatoria de las frecuencias alélicas
- ▶ Endogamia
- ▶ Homocigosis: fijación y pérdida de alelos
- ▶ Diferenciación de subpoblaciones



Derechos de Autor: IPGRI y Cornell University, 2004

Genética de poblaciones 40

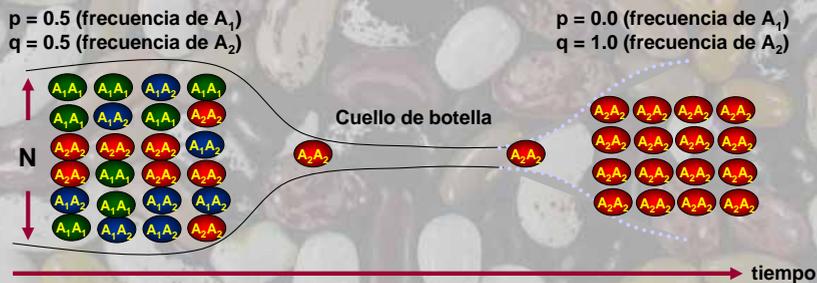
(continúa en la siguiente)

Varios acontecimientos que reducen el tamaño de la población son:

- La domesticación
- La existencia de subpoblaciones (endogamia, reproducción clonal)
- La dispersión de largo alcance (efecto fundador)
- La regeneración de las colecciones de recursos genéticos

Consecuencias ... (continuación)

- ▶ Cuando el tamaño de la población disminuye en forma dramática se forma un cuello de botella
- ▶ Se produce un efecto fundador cuando unos pocos individuos colonizan y se establecen en un nuevo entorno



Derechos de Autor: IPGRI y Cornell University, 2004

Genética de poblaciones 41

Las poblaciones pequeñas son muy vulnerables a la extinción porque la muestra que sobrevive quizás no sea representativa del acervo genético previo a la disminución.

Ambos efectos dependen del número de sobrevivientes (o colonizadores) y la tasa de crecimiento de la población.

El gráfico que aparece en la diapositiva muestra un efecto de cuello de botella. A la izquierda, se encuentra una población en equilibrio de Hardy-Weinberg con frecuencias alélicas de 0.5. Si ocurre una reducción súbita y se restablece el tamaño original, el resultado puede ser que se pierdan unos alelos y se fijen otros. En el ejemplo a la derecha, solamente sobrevivió A_2A_2 y el alelo A_1 se perdió.

Con el efecto de cuello de botella y el efecto fundador ...

- ▶ La heterocigosis disminuye a una tasa de:

$$H_1 = (1 - 1/2N)H_0$$

- ▶ Los alelos se pierden a una tasa de:

$$P = p^{2N} + q^{2N}$$

Derechos de Autor: IPGRI y Cornell University, 2004

Genética de poblaciones 42

- Disminución de la heterocigosis

Donde,

H_1 = heterocigosis final

H_0 = heterocigosis inicial

N = tamaño de la población

Entonces:

Si $N = 100$ y $H_0 = 0.25$, $H_1 = 0.24875$

Si $N = 40$ y $H_0 = 0.25$, $H_1 = 0.24685$

- Pérdida de alelos

Donde,

P = pérdida de alelos

p y q = frecuencias alélicas

$2N$ = número total de alelos en la población

Entonces:

Si $N = 100$, $p = 0.90$ y $q = 0.1$, $P = 7.05508 \times 10^{-10}$

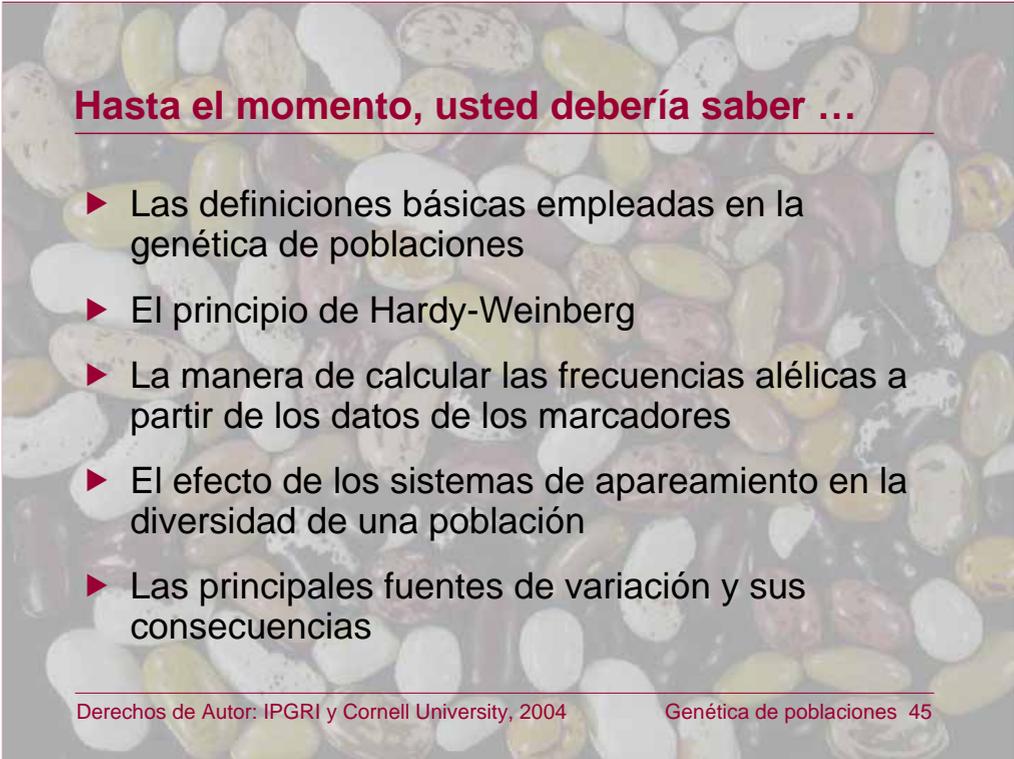
Si $N = 15$, $p = 0.90$ y $q = 0.1$, $P = 0.0423911$

Si $N = 10$, $p = 0.90$ y $q = 0.1$, $P = 0.12157665$

En resumen

Para analizar e interpretar los datos de diversidad genética, debemos estar familiarizados con:

- Algunas definiciones básicas de la genética de poblaciones
- El principio de Hardy-Weinberg
- La manera de calcular la frecuencia tanto alélica como genotípica
- Las causas primarias de los cambios en la diversidad genética: mutación, migración, recombinación, selección y deriva genética



Hasta el momento, usted debería saber ...

- ▶ Las definiciones básicas empleadas en la genética de poblaciones
- ▶ El principio de Hardy-Weinberg
- ▶ La manera de calcular las frecuencias alélicas a partir de los datos de los marcadores
- ▶ El efecto de los sistemas de apareamiento en la diversidad de una población
- ▶ Las principales fuentes de variación y sus consecuencias

Si desea leer más ...

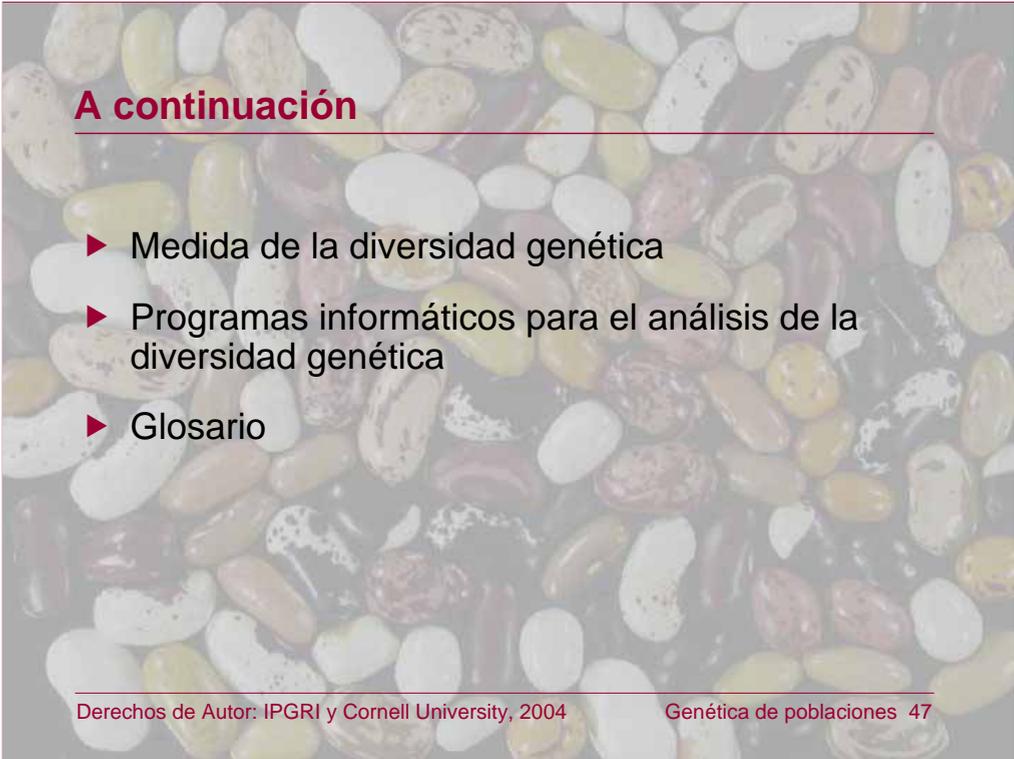
- de Vicente, M.C. y T. Fulton. 2004. *Tecnologías de Marcadores Moleculares para Estudios de Diversidad Genética de Plantas*. <clic aquí>
- Doolittle, D.P. 1987. *Population Genetics: Basic Principles*. Springer-Verlag, Berlín.
- Falconer, D.S. y T.F.C. Mackay (eds.). 1996. *Introduction to quantitative genetics* (4th edn.). Longman Group, Londres.
- Griffiths, A.J.F., J.H. Miller, D.T. Suzuki, R.C. Lewontin y W.M. Gelbart (eds.). 1996. *An Introduction to Genetic Analysis* (6th edn.). Freeman and Co., NY.
- Hartl, D.L. 1988. *A Primer of Population Genetics* (2nd edn.). Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Hedrick, P.W. 1985. *Genetics of Populations*. Jones and Barlett Publishers, Boston, MA.
- Snedecor, G.W. y W.S. Cochran (eds.). 1980. *Statistical Methods* (7th edn.). Iowa State University Press, Ames, IO.

Apéndice 1 de:

Conceptos Básicos de la Genética de Poblaciones

Valores críticos de la distribución Chi-cuadrado

v	α	
	0.05	0.01
1	3.84	6.64
2	5.99	9.21
3	7.81	11.34
4	9.49	13.28
5	11.07	15.09
6	12.59	16.81
7	14.07	18.48
8	15.51	20.09
9	16.92	21.67
10	18.31	23.21
11	19.68	24.72
12	21.03	26.22
13	22.36	27.69
14	23.68	29.14
15	25.00	30.58
16	26.30	32.00
17	27.59	33.41
18	28.87	34.80
19	30.14	36.19
20	31.41	37.57
21	32.67	38.93
22	33.92	40.29
23	35.17	41.64
24	36.41	42.98
25	37.65	44.31
26	38.88	45.64
27	40.11	46.96
28	41.34	48.28
29	42.56	49.59
30	43.77	50.89



A continuación

- ▶ Medida de la diversidad genética
- ▶ Programas informáticos para el análisis de la diversidad genética
- ▶ Glosario