

Ensayos

La poliploidía y su importancia evolutiva

Resumen

La poliploidía consiste en el incremento del tamaño del genoma causado por la presencia de tres o más juegos de cromosomas dentro de las células somáticas de un organismo. El hombre al seleccionar los especímenes de cereales y otras plantas de cosecha más altas o con frutos de mayor tamaño, seleccionó accidentalmente especímenes poliploides durante siglos. Desde entonces, el cultivo de plantas poliploides ha generado una serie de beneficios (mayor rendimiento por hectárea, ausencia de semillas -esterilidad-, mayor tamaño) que el hombre ha buscado transferir a otras plantas de cosecha mediante diferentes niveles de poliploidía, así como a animales cultivados, en especial a animales marinos como peces, crustáceos y moluscos en forma de triploidía (3n) y tetraploidía (4n). Sin embargo, la verdadera importancia de la poliploidía reside en que constituye una fuerza evolutiva, no sólo en las plantas, en las cuales junto con la hibridación ha moldeado la aparición y distribución de cientos de especies. El entendimiento de cómo la poliploidía aparece, se establece y finalmente da origen a nuevas especies que perduran por millones de años. Es de vital importancia, no sólo desde el punto evolutivo, sino desde el punto de vista de los procesos genéticos y fisiológicos involucrados.

Abstract

Polyploidy consists in the increase of the genome size caused by the presence of three or more sets of chromosomes in an organism's somatic cells. For centuries, in choosing cereal specimens or other crops for their height or larger fruits, humans accidentally chose polyploid specimens. Since that time, the cultivation of polyploid plants has brought about a number of benefits (better production per hectare, seedless fruits [sterility], larger size) that humans have sought to bring to other crops by means of different levels of polyploidy. They have also attempted this by means of triploidy (3n) and tetraploidy (4n) with cultivated animals, especially marine animals such as fish, crustaceans and mollusks. The true importance of polyploidy, however, lies in the fact that it constitutes an evolutionary force, not only in plants, in which polyploidy along with hybridization has shaped the appearance and distribution of hundreds of species. It is vitally important to understand how polyploidy appears, establishes itself and finally gives rise to new species that last millions of years, not only from the evolutionary point of view, but also from that of the genetic and physiological processes involved.

Résumé

La polyplöidie consiste en l'augmentation de taille du génome, causée par la présence de 3 (ou plus) jeux de chromosomes dans les cellules somatiques d'un organisme. En sélectionnant des spécimens de céréales et d'autres plantes de meilleur rendement (récolte, taille du fruit), l'homme a accidentellement sélectionné des spécimens polyplöides pendant des siècles. Depuis, la culture de plantes polyplöides a généré une série de bénéfices (meilleur rendement par hectare, absence de graines stériles, plus grande taille) que l'homme a cherché à transférer à d'autres plantes de récolte à travers différents niveaux de polyplöidie et également aux animaux d'élevage, en particulier aux animaux marins comme les poissons, crustacés et mollusques en forme de triploïdie (3n) et tétraploïdie (4n). Cependant, la véritable importance de la polyplöidie réside dans le fait qu'elle constitue une force évolutive et pas seulement chez les plantes, pour lesquelles elle a permis, avec l'hybridation, l'apparition et la distribution de centaines d'espèces. La compréhension de comment la polyplöidie apparaît, s'établit et finalement donne origine à de nouvelles espèces qui perdurent pendant des millions d'années, est d'une importance vitale, non seulement du point de vue évolutif mais aussi du point de vue des processus génétiques et physiologiques impliqués.

Juan Pablo Alcántar Vázquez

Palabras clave: Autopoliploides, alopoliploides, especiación, linajes poliploides, diversidad.

Introducción

Las plantas fueron inicialmente nuestra puerta de entrada hacia el descubrimiento de la existencia de organismos con más de dos juegos de

Universidad del Papaloapan, Campus Loma Bonita

cromosomas en cada célula. El término poliploide para designar dichos organismos sería acuñado tiempo después. El hombre al seleccionar los especímenes de cereales y otras plantas de cosecha más altas o con frutos de mayor tamaño, seleccionó accidentalmente especímenes con un mayor nivel de ploidía. Muchas de las frutas y cereales que se consumen actualmente son poliploides, ya sea triploides (plátano y manzana), tetraploides (papa o maíz) o bien hexaploides (trigo). Los beneficios producidos por la poliploidía en plantas han hecho que durante el siglo pasado el hombre buscará transferir esos beneficios a animales, principalmente acuáticos (crustáceos, moluscos o peces) mediante la inducción experimental de la poliploidía (triploidía y tetraploidía). Si bien, los beneficios aparentes de la poliploidía la han convertido en una materia relevante para el hombre desde el punto de vista económico, el descubrimiento de su papel en la evolución de muchos grupos de plantas y animales ha revolucionado nuestro entendimiento acerca del funcionamiento de una gran cantidad de procesos a nivel genético, fisiológico y sobre todo evolutivo.

1. Poliploidía

La poliploidía consiste en el incremento del tamaño del genoma causado por la presencia de tres o más juegos de cromosomas dentro de las células somáticas de un organismo (3, triploides; 4, tetraploide; 5, pentaploide; 6, hexaploide; etc.) (Winchester, 1981; Futuyma, 2005; Ranney, 2006; Thorpe *et al.*, 2007; Hegarty y Hiscock, 2008; Maxime, 2008; Madlung, 2013). La poliploidía puede surgir a través de una falla en la división reduccional de la meiosis, durante la primera división (probablemente asociado con los procesos que se llevan a cabo en la profase I, como el entrecruzamiento entre cromátidas), así que el esperma u óvulo “no reducido” es diploide en lugar de haploide. La subsiguiente fertilización envuelve permutaciones de uno o los dos gametos diploides y resulta en triploidía o bien tetraploidía, respectivamente. La poliploidía también puede surgir a través de la polispermia o de la hibridación interespecífica (entre especies) (Otto y Whitton, 2000; Futuyma, 2005; Ryan, 2006). Es bien conocido que la poliploidía es especialmente frecuente en grupos híbridos, lo anterior se debe a que los híbridos diploides tienen altas tasas de formación de gametos no reducidos (Otto, 2007).

En plantas, la poliploidía puede surgir también por la llamada “duplicación somática”. En este caso, las regiones meristemáticas de la planta, en las cuales se lleva a cabo el crecimiento (se encuentran cerca de las puntas de los tallos y de las raíces), pueden entrar en la profase con el número de cromosomas duplicados, pero no llegan a tener una anafase normal. Por lo cual las células resultantes son tetraploides. Con el tiempo este grupo de células puede llegar a constituir la porción dominante en el crecimiento de una rama. La rama tetraploide puede producir frutos de mayor tamaño que los producidos en las ramas diploides y por lo tanto ser favorecidos por los animales (incluido el hombre), los cuales contribuyen a su establecimiento y dispersión (Winchester, 1981). A pesar de lo anterior, los eventos de duplicación de genes que dan lugar a un linaje poliploide son raros (aproximadamente 10^{-8} por copia de gen por generación), mientras que la aneuploidía, es decir, la ganancia o pérdida de una simple copia de un cromosoma, puede ser mucho más frecuente (4 veces más en algunos mamíferos). La contribución evolutiva de las alteraciones al genoma causadas por la poliploidía se basa en su habilidad de persistir a través del tiempo. Aunque la probabilidad de la duplicación poliploide es baja, la vida media de ese duplicado genético es muy larga (mas de 1 millón de generaciones); por el contrario, los aneuploides a menudo tienen un pobre desempeño y en mamíferos raramente sobreviven hasta el periodo reproductivo (Otto, 2007; Thorpe *et al.*, 2007).

2. Tipos de poliploides

De acuerdo al origen de sus progenitores los individuos poliploides pueden clasificarse en dos tipos, autopoliploides y alopoliploides. Un autopoliploide es definido como “un organismo que contiene tres o más juegos de cromosomas homólogos derivados del mismo individuo o bien de un individuo perteneciente a la misma especie”. En este caso, los individuos poliploides son formados por la unión de gametos no reducidos de organismos genética y cromosómicamente compatibles que pueden ser catalogados como pertenecientes a la misma especie. Mientras que un alopoliploide es aquel “organismo que contiene juegos de cromosomas no-homólogos” debido a hibridación entre diferentes especies. En este caso, la poliploidía se presenta después de la hibridación entre

dos especies relacionadas (Wendel, 2000; Futuyama, 2005; Ranney, 2006; Ryan, 2006; Thorpe et al., 2007; Hegarty y Hiscock, 2008; Parisod *et al.*, 2010; Ramsey y Ramsey, 2014).

Es importante distinguir entre auto y alopoliploides, ya que las diferencias entre ambos tipos pueden tener un efecto en la capacidad adaptativa de un organismo poliploide. Adicionalmente, distinguir entre un auto o alopoliploide durante un análisis genómico permite establecer de manera más precisa las líneas evolutivas de las cuales proviene una especie poliploide (Shoemaker *et al.*, 2006; Hegarty y Hiscock, 2008; Madlung, 2013; Ramsey y Ramsey, 2014). Teóricamente, los autopoliploides pueden ser distinguidos de los alopoliploides observando el apareamiento de sus cromosomas durante la meiosis (Futuyama, 2005). Los autopoliploides típicamente presentan patrones de herencia polisómicos (apareamiento multivalente de cromosomas durante la profase meiótica I), mientras que los alopoliploides típicamente exhiben herencia disómica (apareamiento bivalente de cromosomas durante la profase meiótica I). Sin embargo, estas clasificaciones pueden ser problemáticas, ya que el límite no es claro entre ambos tipos de poliploides y existen muchos casos intermedios entre auto y alopoliploides, llamados alopoliploides segmentales (Wendel, 2000; Futuyama, 2005; Ranney, 2006; Thorpe *et al.*, 2007; Mable, 2013). Éstos se presentan principalmente en plantas cuando la autopoliploidía incluye cruza entre dos poblaciones muy divergentes de la misma especie con cromosomas genéticamente diferentes pero estructuralmente similares (autopoliploide interracial), como en el caso de un híbrido intra-específico o bien y en instancias en las cuales la alopoliploidía puede ser seguida de otro evento de duplicación genómica (autoalopoliploidia, como en el caso del abrojo, *Tribulus terrestris L.*). En este caso los autoalopoliploides presentan niveles de ploidía mucho más elevados (como por ejemplo $8n$ -octaploide-) (Hegarty y Hiscock, 2008).

Los alopoliploides son generalmente considerados mucho más comunes que los autopoliploides (Ramsey y Schemske, 1998), ya que en la mayoría de los casos los descendientes de un evento de poliploidización ancestral (llamados paleopoliploides) exhiben apareamiento bivalente de cromosomas y patrones de herencia disómica. Esta observación

ha conducido tradicionalmente a la conclusión de que los autopoliploides son efímeros, mientras los alopoliploides dan origen a la mayoría de los linajes que perduran (Thorpe *et al.*, 2007; Ramsey y Ramsey, 2014). Aunque el apareamiento bivalente no es preferencial en autopoliploides, lo cual conduce a patrones de herencia polisómicos, la fidelidad de apareamiento cromosómico se puede incrementar con el tiempo conduciendo en última instancia a un patrón de herencia disómica (Turner, 1984; Futuyama, 2005; Thorpe *et al.*, 2007). Este incremento de fidelidad, proviene de varios procesos que incluyen el polimorfismo alélico, y re-arreglos cromosómicos como la inserción y eliminación de material cromosómico (Strickberger, 1978; Otto, 2007). Por lo anterior, no se puede asumir que un paleopoliploide es necesariamente alopoliploide únicamente debido a que exhibe herencia disómica (Thorpe *et al.*, 2007). Lo anterior, por lo tanto, indica que las estimaciones tradicionales de abundancia de autopoliploides pueden estar subestimadas en gran medida y con ello su contribución a la evolución y diversificación de especies (Ramsey y Schemske, 1998; Thorpe *et al.*, 2007; Mable, 2013).

3. ¿La poliploidía es más rara en animales que en plantas?

Ha sido reportado que la poliploidía es una característica común en plantas, donde ha jugado un papel importante en la historia evolutiva de muchos grupos. Se ha encontrado que cerca del 70% de las especies de plantas con flor (angiospermas) y hasta el 95% de los arbustos tienen al menos un evento de poliploidización en su historia y muchas plantas que se creían diploides son en realidad poliploides. En animales, por el contrario ha sido reportado que la poliploidía es mucho más rara. Diversos autores han tratado de descalificar la importancia de la poliploidía en la evolución de grupos animales. El dogma central indica que los animales no toleran la poliploidía debido a su modo de reproducción sexual. Esta idea ha sido mantenida, a pesar de la evidencia acumulada de que muchos animales existen como poliploides (Otto y Whitton, 2000; Levin, 2002; Mable, 2004a; Madlung, 2013). En la actualidad se ha descubierto que la poliploidía ocurre en un gran número de animales, con cerca de 200 ejemplos independientes de poliploidía en un amplio rango de animales, incluyendo insec-

tos, moluscos, crustáceos, anfibios, reptiles, peces e incluso mamíferos (Otto y Whitton, 2000; Mable, 2003; Gallardo et al., 2004; Mable, 2004a; Thorpe *et al.*, 2007; Hegarty y Hiscock, 2008) (Tabla 1).

Tabla 1. Sumario del número de eventos de poliploidización conocidos. Modificado de Otto (2007).

Reproducción	Insectos	Peces	Anfibios	Reptiles	Aves	Mamíferos	Total
Partenogénesis	89	9	3	15	0	0	116
Sexual	2	23	26	1	0	1 ^a	53
Desconocida	0	18	1	0	0	0	19
Total	91	50	30	16	0	1	188

^aSolo se conoce un caso de mamífero poliploide, la rata viscacha del sur de Argentina.

Aunque la pregunta de por qué la poliploidía es más rara en animales que en plantas es intrigante por sí sola, lamentablemente la cuestión se ha enfocado principalmente en un limitado número de taxas (predominantemente mamíferos y la mosca de la fruta, *Drosophila melanogaster*), los cuales probablemente no reflejan la diversidad de estrategias reproductivas en el reino animal (Mable, 2004b).

Un popular y antiguo punto de vista afirma que el desarrollo animal es más fácilmente perturbado por cambios en el número de copias genómicas debido a que su desarrollo es más complejo que el esquema relativamente "simple" encontrado en plantas (Mable, 2004b; Futuyma, 2005). Este punto de vista ha sido rechazado en la base de que animales partenogenéticos y hermafroditas frecuentemente muestran poliploidía pero no parecen sufrir de un exceso de anomalías durante su desarrollo. En adición, es posible producir poliploides experimentalmente en muchos grupos animales (Mable, 2004b) (Tabla 2). Otro punto de vista afirma que, la frecuencia de producción de gametos no reducidos en plantas puede ser más alta de lo que se pensaba, lo cual puede contribuir a un mayor número de casos, comparativamente con animales (Mable, 2004b).

Tabla 2. Métodos más utilizados para inducir la poliploidía en plantas y en varios grupos animales. Con información de Häggqvist (1948), Häggqvist y Bane (1950), Ranney (2000), Tiwary *et al.* (2004) Ferweda (2006), Maxime (2008), Piferrer *et al.* (2009).

Grupo	Tratamientos Físicos	Tratamientos Químicos	Beneficios Obtenidos ¹
Plantas	Shock térmico* Centrifugación Deshidratación Rayos X	Colchicina Orizina Trifuralina N ₂ O 8-Hidroxiquinolina	Esterilidad Mejoría en rendimiento Hibridación Resistencia a pestes Tolerancia al estrés
Peces	Shock Térmico Presión hidrostática**	Alto pH y Ca ⁺⁺ Oxido Nitroso Colchicina Citocalacina B	Esterilidad Mejor crecimiento ^a Control de plagas ^b Incremento de heterocigocidad ^c Redundancia genética Híbridos
Crustáceos	Presión Hidrostática Shock Térmico	6-DMAP Citocalacina B Colchicina	Esterilidad Mejor crecimiento Incremento de heterocigocidad Redundancia genética Híbridos
Moluscos	Presión Hidrostática Shock Térmico	6-DMAP Citocalacina B Colchicina	Esterilidad Mejor crecimiento Incremento de heterocigocidad Redundancia genética Híbridos
Anfibios	--	Colchicina	Estudios teóricos
Mamíferos	--	Colchicina	Estudios teóricos

¹A excepción de los peces, el método predominante de inducir la poliploidía es a través de tratamientos químicos.

*Cambios bruscos de temperatura (fría o caliente), **Se emplea una prensa para aplicar una presión homogénea a los huevos.

^aDepende de la especie y las condiciones experimentales utilizadas,

^borganismos poliploides (estériles) son introducidos para el control de plantas acuáticas e invertebrados, ^cIncremento de variabilidad genética

En la década de los 20, a partir de experimentos realizados en la mosca de la fruta, se propuso: a) que la mayoría de los animales deberían estar regidos por el mismo sistema para la determinación del sexo, un sistema XY, con un macho heterogamético y hembras homogaméticas, y b) que los individuos triploides eran un intermediario necesario en la formación de orga-

nismos euploides (organismos con juegos completos de cromosomas). En estos triploides una combinación XXX resultaría en una hembra, sin embargo, las combinaciones XXY y XYY no resultarían en machos, sino que más bien producirían un organismo “intersexual”, con órganos reproductivos anormales (mezcla entre macho y hembra). Lo anterior resultaría en gametos no viables, haciendo improbable la aparición de tetraploides con un número balanceado de cromosomas. De igual forma, se propuso que en el caso de que se formaran individuos tetraploides, éstos se encontrarían en una desventaja reproductiva comparados con sus ancestros diploides debido a una segregación aleatoria de cromosomas sexuales (Strickberger, 1978; Mable, 2004b; Futuyma, 2005; Ryan, 2006). Por último, se sugirió que la poliploidía debería ser rara también en plantas con sexos separados y con control genético de la determinación del sexo. Sin embargo, esta hipótesis fue rechazada desde su aparición por un gran número de botánicos. Datos recopilados en estudios posteriores mostraron que un 56% de especies con determinación del sexo incluían poliploides, comparado contra un 47% de especies sin control genético del sexo (Mable, 2004a). Originalmente se creyó que el modelo de determinación del sexo descubierto en la mosca de la fruta era el modelo más distribuido en la mayoría de animales debido simplemente a que pocos sistemas habían sido caracterizados, no obstante, estudios posteriores mostraron que de hecho este modelo era la excepción entre animales, incluso entre otros dípteros (Mable, 2004a; Ryan, 2006).

Aunque las consecuencias de la poliploidía para la determinación del sexo pueden explicar la aparente rareza de este fenómeno en un grupo como los mamíferos, la disrupción del mecanismo de determinación del sexo no puede explicar por sí solo la rareza de la poliploidización a través de la mayoría de los taxos animales (Gallardo *et al.*, 2004; Mable, 2004b; Futuyma, 2005). A principios de los 90 se propuso que la rareza de la poliploidía en animales era ocasionada por la disrupción del mecanismo genético regulatorio (de los genes localizados en el cromosoma sexual) que determina la expresión genética necesaria para mantener el balance entre macho y hembra. Se descubrió que, de manera general, en la mosca de la fruta, las hembras triploides al tener tres juegos de cromosomas X mostraban una expresión genética 0.5 veces más alta en comparación con hembras

diploides. Lo anterior se explica ya que la expresión genética en hembras es aportada para la mayoría de los genes mitad y mitad por cada uno de los cromosomas X. Se asumió que dicha falta de balance sería letal en animales, es decir “genotipos no balanceados serían casi seguro letales”. Aunque este modelo puede explicar algunas de las dificultades de mantener la poliploidía en grupos como los mamíferos (Sinnot *et al.*, 1977; Mable, 2004a; Ryan, 2006); sin embargo, no explica completamente la aparente escasez de la poliploidía en otros grupos animales. La mayoría de los animales no se reproducen mediante este modelo de determinación del sexo (XY). En muchos taxos, el sexo de un individuo es determinado después de la fertilización por medio de influencias ambientales, tales como la temperatura, densidad de población, químicos ambientales y otros (Mable, 2004b; Ryan, 2006). Son muchas las diferencias entre los mecanismos de determinación del sexo en insectos, invertebrados y vertebrados como para poder ser explicados por una sola hipótesis (Mable, 2004b).

Aunque la visión largamente promovida de que la poliploidía constituye una transición rara y difícil pudo haber inhibido el descubrimiento de su verdadera importancia y extensión, especialmente en grupos animales (Mable, 2004b; Buggs y Pannell, 2007), el renacimiento significativo en el número de estudios realizados en las últimas décadas ha ayudado a redefinir aspectos evolutivos cruciales (Ryan, 2006). De igual forma, el descubrimiento reciente de múltiples eventos de poliploidización en diferentes grupos tanto de plantas como animales refuerza el hecho de que es necesario continuar buscando la presencia de la poliploidía en más grupos antes de sacar conclusiones acerca de la rareza potencial de este tipo de mutación en un grupo u otro.

4. La poliploidía como mecanismo evolutivo

La poliploidía en forma de tetraploidía puede ser asociada con importantes transiciones evolutivas, grandes saltos en el desarrollo y/o radiaciones adaptativas de especies (Roth *et al.*, 2006). Los eventos tetraploides o de duplicación genómica doblan la cantidad de material genético sobre el cual la evolución puede trabajar y la divergencia funcional de los genes duplicados es considerada importante para la evolución biológica de

plantas y animales, ya que provee los materiales para la diversificación evolutiva y la divergencia funcional de los genes duplicados puede ofrecer un ventaja selectiva a largo plazo (De Bodt *et al.*, 2005). La duplicación de genes es una de las fuerzas primarias en la evolución de genes y genomas, una prominente fuerza en la evolución de plantas y animales a escalas temporales que abarcan miles de años, con profundos efectos desde escalas moleculares hasta ecológicas (Adams y Wendel, 2005; De Bodt *et al.*, 2005).

La poliploidía puede haber influenciado directamente el incremento en el número de especies de plantas y la complejidad de éstas a través de eventos de duplicación ancestrales a partir del Cretácico temprano (Wendel, 2000; Adams y Wendel, 2005). Para ilustrar lo anterior se puede utilizar como ejemplo el caso del linaje de los vertebrados. En este caso, se propone que se han presentado dos eventos de duplicación genómica; el primero entre el origen de los cefalocordados y mixínidos, y el segundo entre el origen de lampreas y peces cartilagosos (Ryan, 2006). A este respecto, estudios recientes sobre la historia evolutiva de diferentes familias de genes de tunicados (invertebrados), peces, ratones y humanos han demostrado que en efecto existe evidencia de dos rondas de duplicación genómica al inicio de la evolución de los vertebrados (Roth *et al.*, 2006). De igual forma, la expansión y diversificación funcional de familias de genes después de un evento de poliploidización, puede tener una gran influencia y explicar, al menos en parte, el origen y la rápida diversificación de algunos linajes de vertebrados (De Bodt *et al.*, 2005).

La poliploidía es el único modo conocido de especiación instantánea por medio de un solo evento genético (Futuyma, 2005; Ramsey y Ramsey, 2014), por lo tanto, la poliploidía tiene un papel importante en la especiación simpátrica (que ocurre dentro de la misma región geográfica) y en menor escala en la especiación alopátrica (que ocurre por medio de barreras geográficas) (Mable, 2003; De Bodt *et al.*, 2005). Se estima que de 2 al 4% de los eventos de especiación en angiospermas pueden ser atribuidos a cambios en el nivel de ploidía, los cuales potencialmente tienen efectos a gran escala y pueden producir cambios inmediatos en la morfología y tolerancias ecológicas (De Bodt *et al.*, 2005). El incremento en el volumen celular es una de las consecuencias más comunes y universales de la poliploidización. Cam-

bios en el volumen celular resultan en cambios en el radio superficie-volumen, los cuales alteran la tasa de procesos fisiológicos y metabólicos que dependen de sistemas regulatorios cuidadosamente balanceados. En consecuencia, el crecimiento y las tasas de desarrollo son a menudo afectados en plantas y animales poliploides (Mable, 2004b; De Bodt *et al.*, 2005; Maxime, 2008).

La idea preestablecida que anunciaba que un simple evento de duplicación genómica conducía a la formación de especies poliploides genéticamente uniformes, ha sido reemplazada por la nueva percepción que afirma que múltiples eventos de duplicación genómica constituyen la regla en lugar de la excepción en la formación de especies poliploides (Segraves *et al.*, 1999). Varios estudios han revelado que han existido múltiples eventos de duplicación genómica durante la evolución de las angiospermas (Ryan, 2006). Lo anterior también se aplica en muchos grupos animales, incluyendo ranas, donde se tiene evidencia clara que la poliploidía ha surgido en múltiples ocasiones (Mable, 2004b). Estos múltiples eventos de duplicación genómica envuelven diferentes genotipos parentales y resultan en un arreglo diverso de genotipos poliploides (Ryan, 2006). Adicionalmente, la formación recurrente de poliploides dentro de especies de plantas y animales puede crear un mosaico de poblaciones pre-existentes diploides y poblaciones poliploides recién establecidas a través del rango de distribución de dicha especie (Segraves *et al.*, 1999). Actualmente, el estudio de estos mosaicos poblacionales a través de análisis genómicos comparativos se complica en gran medida gracias a los cambios a nivel genético resultado de la poliploidización. De manera general, se reportan un gran número de rearrreglos (inversiones y translocaciones) en el genoma poliploide inmediatamente después de un evento de duplicación del genoma, lo cual enmascara muchas conexiones evolutivas entre grupos (Soltis y Soltis, 2000; Shoemaker *et al.*, 2006; Parisod *et al.*, 2010).

5. Orígenes y establecimiento de linajes poliploides

La poliploidía es importante en la historia evolutiva de plantas y animales, ya que dependiendo de varios factores, puede dar lugar a linajes que persisten a través del tiempo evolutivo (Otto, 2007). Después de un evento de poliploidización se produce una reorga-

nización genómica extensa y rápida, la cual incluye un número de fenómenos importantes no-mendelianos (epigenéticos), algunos de los cuales entran en operación inmediatamente. Sin embargo, otros entran en acción de manera gradual sobre una escala de tiempo evolutiva, lo cual permite que una especie poliploide se establezca y pueda dar lugar a grupos ricos en especies (Ryan, 2006; Otto, 2007).

Existen tres puntos principales en la evolución de linajes (especies) poliploides: 1) el origen de los poliploides, 2) el establecimiento y coexistencia de los poliploides con poblaciones diploides, y 3) la dispersión de poliploides a hábitats no ocupados por sus progenitores diploides (Mable, 2004b; Otto, 2007). El origen de los poliploides puede darse a través de la producción de gametos no reducidos o bien de la duplicación somática en el caso de las plantas (Comai, 2005). Una vez formados los primeros individuos poliploides, el primer paso en su evolución es el más vulnerable, debido a que sus progenitores diploides son usualmente superiores y excluyen a través de competencia directa a los recién formados individuos poliploides. Este es probablemente el destino de la mayoría de los poliploides que han surgido (Mable, 2004b; Otto, 2007; Vrijenhoek, 2007). En consecuencia, el futuro evolutivo de los nuevos poliploides depende de su éxito en establecer poblaciones en comunidades biológicas existentes. Lo anterior depende si los poliploides cumplen con tres requerimientos: 1) deben llenar un nicho ecológico diferente al de sus progenitores y/o bien poseer una gran capacidad competitiva, 2) tener mejor capacidad para la colonización y reproducción, para poder dispersarse y ocupar hábitats adecuados, y 3) tienen que tener suficiente variación genética en sus poblaciones para cambios evolutivos consecuentes (Soltis y Soltis, 2000; Vrijenhoek, 2007).

Aunque ventajas y desventajas evolutivas potenciales de la poliploidización han sido propuestas, estas se reducen en importancia en comparación con las inmediatas diferencias ecológicas entre los recién formados poliploides y sus relativos diploides. La razón tiene que ver con el tiempo con el cual disponen los individuos poliploides; un nuevo linaje poliploide se enfrenta a una competencia directa con su progenitor diploide y sólo sobrevivirá lo suficiente para permitir actuar a la selección, ya sea adaptándose a un nuevo nicho o bien desplazando a la especie diploide parental. Lo cual hará a menos que sea inmediatamente

superado por su ancestro diploide (Turner, 1984; Mable, 2003; Otto, 2007). Esta competencia deberá ser más difícil de superar para un autopoliploide que para un alopoliploide, debido a la ausencia de cualquier distinción genética entre la forma diploide y la nueva forma poliploide (Mable, 2003). Como se mencionó previamente, la variabilidad aportada por los genes duplicados, es de gran utilidad en los recién formados poliploides, ya que sirve para reducir los efectos de la deriva génica, a través de procesos como el llamado “efecto fundador”. El cual se presenta durante el origen de un linaje (o población) llevado a cabo por un número pequeño de individuos (Ayala y Kiger, 1984; Otto, 2007).

El éxito a corto plazo de un nuevo linaje poliploide puede ser resultado de diferencias inmediatas entre ambos tipos de ploidía (Turner, 1984; Otto, 2007). Quizá la diferencia inmediata más importante es el tamaño celular y las características asociadas con éste. Grandes incrementos en el ADN nuclear son acompañados por incrementos en el tamaño celular (Maxime, 2008). Ha sido argumentado que las diferencias en el tamaño celular y las tasas de desarrollo son de importancia fundamental y que la autoploidía en plantas y animales “puede comúnmente resultar de selección para tamaños celulares mayores”, como por ejemplo, el caso de los salmones (Turner, 1984).

Otra posible explicación para el éxito a corto plazo de los recién formados poliploides puede ser el posible estadio intermedio asexual. Para una forma partenogenética que produce descendencia 100% femenina existe una mayor oportunidad de reemplazar a la forma diploide con reproducción sexual. De esta forma, dado que todas las demás condiciones serían semejantes, la frecuencia de hembras partenogenéticas se continuaría incrementando con cada generación hasta que la forma sexual sea eliminada (Turner, 1984; Leggatt e Iwama, 2003). Este tipo de división se presenta en algunos invertebrados marinos. Sin embargo, en otros animales, como es el caso de los peces, la ginogénesis requiere de la participación del esperma (estimulación de la activación del oocito), así como la ocasional incorporación del genoma masculino o bien la recombinación entre los genomas femenino y masculino. Por último, en las plantas la apomixia es un mecanismo reproductivo similar a la partenogénesis (Mable, 2003; Leggatt e Iwama, 2003).

Otra barrera para la supervivencia y establecimiento de poliploides recién formados, es reproductiva, especialmente si existen diferencias en la tasa de producción de gametos no reducidos, tanto masculinos como femeninos. La combinación de tetraploides con sus progenitores diploides es probable que dé lugar a la formación de triploides (Mable, 2003; Mable, 2004b; Comai, 2005). Los individuos triploides tienen pobre desempeño, incluso si alcanzan madurez, presentan un desarrollo severamente reducido en la mayoría de los taxos con reproducción sexual, debido a los problemas de fertilidad asociados con la producción de gametos aneuploides. Sin embargo, tanto factores genéticos como ambientales son conocidos por alterar la frecuencia a la cual los poliploides son formados, haciendo más probable que donde se encuentra un nuevo poliploide, otros puedan ser encontrados, con lo cual se permita el apareamiento entre poliploides. Estos problemas pueden ser reducidos en especies capaces de autofecundación (principalmente plantas), en cuyos casos un solo individuo puede dar lugar a un linaje completo. Por lo general, estos individuos pueden producir una gran cantidad de gametos no reducidos (Otto, 2007; Mable, 2003; Mable, 2004b).

Como la mayoría de las mutaciones, la poliploidización, a menudo reduce la fertilidad y supervivencia inicial. Por ejemplo, en plantas poliploides recién formadas la producción de semilla se reduce en aproximadamente en un 50%, mientras que la viabilidad del polen lo hace en un 20% aproximadamente (Otto, 2007). Sin embargo, una vez superado este cuello de botella de inestabilidad inicial, el conjunto de caracteres mostrados por un poliploide puede traer consigo una mayor adaptación al ambiente que ocupan o bien facilitar el cambio a un nicho ecológico distinto. Es decir, los cambios adaptativos originados como consecuencia de la poliploidización, pueden causar una diferenciación ecológica entre citotipos (niveles de ploidía) (Mable, 2003; Comai, 2005; Otto, 2007). Los nuevos poliploides pueden presentar una capacidad fisiológica mayor (por ejemplo, una mayor resistencia a patógenos) que sus contrapartes diploides, debido al incremento de la actividad enzimática, la aparición de enzimas y metabolitos novedosos, así como el incremento de la regulación metabólica, los cuales en última instancia permitirán la invasión de nuevos hábitats que no estén ocupados por sus progenitores diploides (Mable, 2004b; Otto, 2007).

El principio de exclusión del citotipo minoría (en este caso el organismo poliploide), como se mencionó en el párrafo anterior, puede superarse más rápidamente, si existen grandes diferencias entre ambos citotipos (como en el caso de los aloploiploides). Sin embargo, pueden presentarse poblaciones con citotipos mezclados en áreas de alta heterogeneidad ambiental o bien bajo circunstancias donde el número de cruces que ocurren entre ambos niveles de ploidía permiten alcanzar un equilibrio y con esto evitar la exclusión del citotipo minoría (Segraves *et al.*, 1999).

5.1 Múltiples orígenes de la poliploidía

Ahora se sabe que los organismos poliploides producto de múltiples orígenes no siempre son equivalentes genéticos o bien ecológicos, es decir, no siempre se comportan como una sola especie. Grupos poliploides pueden sufrir una mayor especiación, ya sea a través de canales alopátricos para producir especies adicionales del mismo nivel de ploidía, o bien, a través de incrementos sucesivos del nivel de ploidía. Estos hallazgos van en contra de la creencia de que nuevas especies evolucionan a partir de un solo ancestro común (monofiléticos). Especies aloploiploides con orígenes polifiléticos a menudo exhiben fenotipos coherentes y ocupan nichos ecológicos distintos (Soltis y Soltis, 2000; Mable, 2004b; Vrijienhoek, 2007). Es claro que los linajes poliploides han evolucionado frecuentemente por una variedad de vías alternas y contribuyen con esto a la diversificación evolutiva (Mable, 2004b).

Por lo general, eventos recurrentes de hibridación y poliploidización que involucran a las especies A, B y C generarían los siguientes arreglos de biotipos alotraploides: AACC, BBCC y AABB, los cuales se comportarían como especies biológicamente independientes, como es a menudo el caso en plantas aloploiploides. Sin embargo, una excepción se encuentra en las ranas arbóreas. En este caso, los diferentes biotipos se combinaron para formar una sola especie a través del entrecruzamiento. Lo anterior se atribuye a la llamada de apareamiento producida por los machos, la cual tiene un pulso lento y uniforme en todos los individuos poliploides, independientemente de su origen. En este caso, un arreglo de aloploiploides que se formó a través de eventos recurrentes de hibridación puede ser reconocida como una simple y bien definida morfoespecie (Vrijienhoek, 2007).

Una vez que varias poblaciones poliploides se establecen en un área, el apareo entre poliploides de orígenes independientes a través de la alopoliploidía puede reunir combinaciones genéticas novedosas que pueden consecuentemente enriquecer el pool genético de dichos poliploides. Con esas combinaciones novedosas, los poliploides resultantes pueden adaptarse de forma superior al mismo ambiente o bien a nuevos ambientes ampliando el rango de distribución de los linajes poliploides. Dichos linajes pueden o no comportarse como una o varias especies bien definidas dependiendo de varios factores (Soltis y Soltis, 2000; Hegarty y Hiscock, 2008).

5.2 Distribución de poliploides

Ha sido observado que existe una alta frecuencia de plantas y animales poliploides a altas latitudes y altitudes, con particularmente altas proporciones de taxas poliploides en poblaciones árticas. La explicación más común ha sido que como consecuencia de la poliploidización, estos nuevos individuos, son capaces de tolerar y poblar (invadir) ambientes más extremos que sus contrapartes diploides debido a cambios en su fisiología que resultan del incremento en el tamaño celular y/o del incremento en el buffer genético provisto por el hecho de poseer copias extras del juego de cromosomas (Turner, 1984; Comai, 2005; Pieternella et al., 2007; Madlung, 2013; Mock *et al.*, 2012). Sin embargo, estos patrones no son universales y permanecen en duda los mecanismos que explican de manera más precisa la distribución latitudinal de los poliploides.

Un ejemplo de lo anterior, lo constituyen los organismos diploides de la adelfilla *Chamerion angustifolium* L., los cuales se distribuyen más al norte y a elevaciones más altas que sus derivados autoploides. Dos factores podrían contribuir a la distribución observada en grupos poliploides. Uno, es el hecho de que existen más plantas y animales con reproducción asexual a latitudes y altitudes más altas, lo cual podría contribuir a la presencia de poliploidía en algunos grupos. Dos, se ha descubierto que nuevas especies poliploides resultado de la hibridación entre plantas nativas e introducidas son poderosas invasoras de nuevos nichos. Lo anterior, hace difícil disociar la poliploidía *per se* de factores que pueden favorecer su ocurrencia (Mable, 2003; Mable, 2004b; Te-Beest *et al.*, 2012; Mable, 2013; Ramsey y Ramsey, 2014).

Mientras que la proporción de poliploides desciende sucesivamente a través de regiones árticas, templadas y tropicales, los números indican más diploides en regiones templadas y tropicales, así como un mayor número de especies en general en zonas templadas (Mable, 2003; Mable, 2004b). Lo anterior puede enfatizar la sensibilidad de tendencias de este tipo debido al tipo de muestreo, los trabajos en plantas tropicales han sido mucho más limitados que en otras regiones, lo cual puede potencialmente distorsionar el patrón global observado. Aunque una mayor amplitud ecológica ha sido demostrada en algunos poliploides, comparado con sus progenitores diploides, esta tendencia varía ampliamente cuando múltiples pares diploides-poliploides son comparados, con algunos diploides mostrando rangos más amplios que sus derivados tetraploides (Mable, 2004b). Tolerancia a condiciones extremas tales como bajas temperaturas no necesariamente son consecuencias fisiológicas de la poliploidización; de hecho, algunos poliploides han mostrado una tolerancia menor a bajas temperaturas que sus contrapartes diploides debido a la alteración de la proporción de área superficial a volumen celular característico de células poliploides (Mable, 2004a; Otto, 2007; Madlung, 2013; Mock *et al.*, 2012).

Una explicación alternativa para la frecuencia relativa de poliploides a altas latitudes y altitudes ha sido basada en la probabilidad de producción de gametos no reducidos. Aunque fue previamente pensado que la duplicación somática era el modo predominante de poliploidización en plantas, estudios recientes sugieren que la formación de gametos no reducidos es la ruta más probable (Turner, 1984; Mable, 2004b). Lo anterior también ha sido asumido para animales. Si la producción de gametos no reducidos se incrementa durante tiempos de inestabilidad ambiental en poblaciones naturales, es posible que existan más poliploides en regiones templadas o árticas (y a más altas altitudes) debido a que existe una oportunidad mayor de que individuos experimenten un choque frío o caliente durante su temporada reproductiva (Mable, 2004a; Comai, 2005; Lampert et al., 2007). De hecho, bajas temperaturas ambientales o bien un rápido descenso de éstas han sido correlacionadas con la ocurrencia de especies de peces poliploides, como por ejemplo algunas especies de ciprínidos (Otto y Whitton, 2000; Leggatt e Iwama, 2003). Esta idea proviene de los experimentos realizados para

inducir la poliploidía en laboratorio tanto en plantas, peces y anfibios (Mable, 2004a; Comai, 2005; Lampert *et al.*, 2007).

El futuro de los poliploides es altamente dependiente en un contexto ecológico de la distribución geográfica. Por ejemplo, cuando los poliploides se originan en poblaciones marginales tienen la oportunidad de colonizar hábitats no ocupados a lo largo de los límites de la especie progenitora, siempre y cuando posean suficiente adaptabilidad fisiológica. Las condiciones de la selección direccional y los patrones de distribución insular refuerzan la diferenciación genética, que rápidamente conduce a nuevos ajustes ecológicos (Salemaa, 1984).

6. Poliploidía y diversidad de especies

Algunos autores han considerado a la poliploidía como un callejón sin salida, evolutivamente hablando (Otto, 2007; Mayrose *et al.*, 2011). Si esto fuera cierto, se esperaría que los taxos poliploides se encontraran cerca de las puntas de los árboles evolutivos y fueran relativamente pobres en especies. En cambio, la evidencia sugiere que los eventos de poliploidización ancestrales dieron lugar a grupos ricos en especies. Esto concuerda con un grupo de hipótesis, las cuales sugieren que una consecuencia directa de la poliploidía es el aumento en la diversidad de especies dentro de los grupos donde se presenta (Otto, 2007). Como ejemplos, se citan los múltiples eventos independientes de poliploidización que ocurrieron temprano en la evolución de plantas, peces (en grupos diversos como catostómidos, salmónidos y diferentes grupos de ciprínidos) y anfibios, con evidencia de dos rondas adicionales de duplicación genómica en la base del árbol evolutivo de los vertebrados (Turner, 1984; Mable, 2003; Otto, 2007). Si bien, estos datos son suficientes para concluir que la poliploidía no es callejón sin salida evolutivo, no comprueban contundentemente que la poliploidización contribuya al aumento de la diversidad y éxito evolutivo de plantas y animales. Si la poliploidización incrementa la longevidad y riqueza de especies en un grupo comparativamente con un grupo que no presentó poliploidización es una pregunta que tiene que ser contestada todavía con mayor amplitud (Mable, 2004a; Otto, 2007; Mayrose *et al.*, 2011; Madlung, 2013).

La poliploidización puede generar especies que se encuentran reproductivamente aisladas de sus progenitores diploides, incrementando el número de especies como un producto secundario de la poliploidización pero sin un efecto subsecuente en la tasa de diversificación. Adicionalmente, un evento o rasgo totalmente diferente puede resultar tanto en un incremento de las tasas de poliploidización, así como en un incremento en el número de especies sin que la poliploidía esté causalmente envuelta (Mable, 2003; Otto, 2007). Se ha sugerido que la poliploidía es simplemente una mutación común, que ocasionalmente da origen a linajes ecológicamente distintos que son capaces de persistir. Sin embargo, más análisis filogenéticos son requeridos para evaluar las consecuencias a largo plazo de la poliploidización de una manera estadísticamente rigurosa, envolviendo un gran número de eventos independientes de poliploidización (Mable, 2004b; Otto, 2007). Hace falta evidencia para poder afirmar que la poliploidía ha alterado la tasa de diversificación evolutiva por medio de la promoción de la especiación. De manera similar, hace falta evidencia para elucidar si la poliploidía ha incrementado la tasa de diversificación morfológica proveyendo una flexibilidad genética más grande, eliminando las restricciones causadas por la pleiotropía o facilitando la reestructuración genómica (Otto, 2007). Existe un número de estudios, los cuales han demostrado que bajo las condiciones adecuadas (como dominancia por parte de alelos benéficos) los poliploides pueden en efecto evolucionar a tasas más rápidas.

Sin embargo, si los cambios en el nivel de ploidía incrementan la tasa de especiación o diversificación morfológica, aún tiene que ser demostrado (Mable, 2004b; Otto, 2007; Madlung, 2013).

6.1 Inercia evolutiva y evolución progresiva

El hecho de que el papel de la poliploidía en la diversidad de especies se encuentre aún bajo escrutinio, ha generado dos puntos de vista en conflicto sobre la importancia de la poliploidía en los cambios evolutivos de plantas y animales. Un punto de vista sostiene que los genes duplicados creados incrementan la “inercia evolutiva”. Por lo tanto reducirán las oportunidades de evolucionar progresivamente hacia nuevos tipos genéticos (Turner, 1984; Mable, 2003). La presencia de

múltiples copias de genes tiene un efecto buffer en los efectos fenotípicos de las sustituciones alélicas y esto tendrá un efecto conservativo en el cambio evolutivo (Mable, 2003; Mayrose *et al.*, 2011). Vrijenhoek (2007) menciona, que aunque la aparición de poliploides consiste en una forma instantánea de especiación, su papel creativo en la macroevolución de las plantas no es significativamente importante. De igual forma, Mayrose *et al.* (2011) sugieren que la poliploidía tiene un efecto negativo en las tasa de diversificación de las plantas. Lo anterior se atribuye a que los genes duplicados diluyen los efectos fenotípicos de nuevas mutaciones potencialmente benéficas, retrasando con esto la tasa de evolución progresiva como se mencionó previamente (Vrijenhoek, 2007; Mayrose *et al.*, 2011). Lo anterior puede ser correcto, ya que reemplazar un alelo compartido por alelos disómicos o un simple locus tetrasómico es un proceso mucho más largo que remplazar un alelo de un simple locus disómico (Turner, 1984).

Ha sido reportado que la inercia evolutiva no se aplica en mutaciones dominantes; por lo tanto, se esperaría que una mutación dominante se incorporase más rápidamente en especies tetraploides que en diploides (Mable, 2003). Por otro lado, se argumenta, que el conservacionismo evolutivo, no es necesariamente deletéreo. Un mayor número de formas especializadas pueden ser más exitosas en el corto plazo, pero también tienden a tener tasas de extinción más altas.

La inercia inherente del genoma poliploide resistirá adaptaciones morfológicas altamente especializadas, lo cual puede incrementar la probabilidad de supervivencia a largo plazo de los linajes poliploides (Turner, 1984; Mable, 2003).

El otro punto de vista se basa en una idea propuesta a principios de los 90, la cual argumenta que la duplicación de genes es absolutamente esencial para la evolución progresiva. Bajo este punto de vista, los cambios evolutivos son causados por la adición de genes con nuevas funciones que ocurre siguiendo una duplicación genética, para que de esta forma los genes duplicados no tengan que desarrollar las funciones indispensables, permitiéndoles en última instancia adquirir mutaciones que pueden conferir funciones nuevas (Turner, 1984; Mable, 2003). Vrijenhoek (2007) menciona que a diferencia de las plantas,

en los animales, aunque la poliploidía es más rara y por ende la especiación producto de ésta, su papel en la macroevolución animal ha sido proveer los materiales para la innovación evolutiva. Esto probablemente es cierto en un grupo como los vertebrados, donde las dos rondas de duplicación genómica han sido asociadas con el éxito y diversidad de algunos grupos, como por ejemplo los teleosteos.

Conclusiones

En los últimos años, la era genómica moderna ha provisto nuevas herramientas (como la citometría de flujo) que han permitido entre otras cosas, evaluar los alcances de la poliploidía en grupos de plantas como las angiospermas, así como comprobar la teoría de que dos rondas de duplicación del genoma completo en la base del árbol evolutivo moldearon el genoma actual de los vertebrados. Conforme más genomas sean secuenciados será interesante observar el alcance real de la paleopoliploidía en los cambios macroevolutivos que condujeron a la diversificación y la distribución observada actualmente, tanto en especies de plantas como animales 

Bibliografía

- Adams, K.L., Wendel, J.F. (2005). Novel patterns of gene expression in polyploidy plants. *Trends in Genetics*. Vol. 21. 539-543.
- Ayala, F.J., Kiger, J.A. Jr. (1984). *Genética moderna*. España: Ediciones Omega.
- Buggs, R.A.J., Pannell, J.R. (2007). Ecological differentiation and diploid superiority across a moving ploidy contact zone. *Evolution*. Vol. 6. 125-140.
- Comai, L. (2005). The advantages and disadvantages of being polyploid. *Genetics*. Vol. 6. 836-846.
- De Bodt, S., Maere, S., Van de Peer, Y.V. (2005). Genome duplication and the origin of angiosperms. *Trends in Ecology and Evolution*. Vol. 20. 591-597.
- Ferweda, F.H. (2006). La técnica de micropropagación de plantas ornamentales. *Sepalos*. Vol. 2. 3.
- Futuyma, D.J. (2005). *Evolution*. Tercera Edición. USA: Sinauer Associates Inc.
- Gallardo, H.M., Kausel, G., Jimenez, A., Bacquet, C., Gonzalez, C., Figuera, J., Köhler, N., Ojeda, R. (2004). Whole-genome duplications in South

- American desert rodents (Octodontidae). *Biological Journal of the Linnean Society*. Vol. 82. 443-451.
- Häggqvist, G. (1948). Polyploidy in frogs, induced by colchicine. *Chemistry. Meeting of February 28*. 405-414.
- Häggqvist, G., Bane, A. (1950). Polyploidy in rabbits, induced by colchicine. *Nature*. Vol. 165. 841-843.
- Hegarty, M.J., Hiscock, S.J. (2008). Genomic clues to the evolutionary success of review polyploid plants. *Current Biology*. Vol. 18. 435-444.
- Lampert, K.P., Lamatsch, D.K., Fischer, P., Epplen, J.T., Nanda, I., Schmid, M., Scharl, M. (2007). Automictic reproduction in interspecific hybrids of poeciliid fish. *Current Biology*. Vol. 17. 1948-1953.
- Leggatt, R.A. Iwama, G.K. (2003). Occurrence of polyploidy in the fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. Vol. 13. 237-246.
- Levin, D. A. (2002). *The role of chromosomal change in plant evolution*. UK: Oxford University Press.
- Mable, B.K. (2003). Breaking down taxonomic barriers in polyploidy research. *Trends in Plants Science*. Vol. 8. 582-590.
- Mable, B.K. (2004a). Polyploidy and self-compatibility: is there an association? *New Phytologist*, Vol. 162(3). 803-811.
- Mable, B.K. (2004b). Why polyploidy is rarer in animals than in plants: myths and mechanisms. *Biological Journal of the Linnean Society*. Vol. 82(4). 453-466.
- Mable, B.K. (2013). Polyploids and hybrids in changing environments: winners or losers in the struggle for adaptation? *Heredity*. Vol. 110. 95-96.
- Madlung, A. (2013). Polyploidy and its effect on evolutionary success: old questions revisited with new tools. *Heredity*. Vol. 99-104.
- Maxime, V. (2008) The physiology of triploid fish: Current knowledge and comparisons with diploid fish. *Fish and Fisheries*. Vol. 9. 67-78.
- Mayrose, I., Zhan, S.H., Rothfels, C.J., Magnuson-Ford, K., Barker, M.S., Rieseberg, L.H., Otto, S.P. (2011). Recently Formed Polyploid Plants Diversify at Lower Rates. *Science*. Vol. 333 (6047). 1257.
- Mock, K.E., Callahan, C.M., Islam-Faridi, M.N., Shaw, J.D., Rai, H.S., Sanderson, S.C., Rowe, C.A., Ryel, R.J., Madritch, M.D., Gardner, R.S., Wolf, P.G. (2012). Widespread Triploidy in Western North American Aspen (*Populus tremuloides*). *PLoS ONE* 7(10): e48406. doi:10.1371/journal.pone.0048406.
- Otto, S.P., Whitton J. (2000). Polyploid incidence and evolution. *Annual Review of Genetics*. Vol. 34. 401-437.
- Otto, S.P. (2007). The evolutionary consequences of polyploidy. *Cell*. Vol. 131(3). 452-462.
- Parisod, C., Holderegger, R., Brochmann, C. (2010). Evolutionary consequences of autopolyploidy. *New Phytologist*. Vol. 186. 5-17.
- Pieterella, C.L., Stift, M., Kuperus, P., Van Tienderen, P.H. (2007). Genetic diversity in diploid vs. tetraploid *Rorippa* amphibian (Brassicaceae). *Molecular Ecology*. Vol. 16(17). 3544-3553.
- Piferrer, F., Beaumont, A., Falguière, J.C., Flajshans, M., Haffray, P., Colombo L. (2009). Polyploid fish and shellfish: Production, biology and applications to aquaculture for performance improvement and genetic containment. *Aquaculture*. Vol. 293: 125-156.
- Ramsey, J., Ramsey, T.S. (2014). Ecological studies of polyploidy in the 100 years following its discovery. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. Vol. 369. No. 1648 20130352.
- Ramsey, J., Schemske, D.W. (1998). Pathways, Mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*. Vol. 29. 467-501.
- Ranney, T.G. (2000). Polyploidy: From evolution to landscape plant improvement. *Proceedings of the 11th Tree Improvement Alliance (METRIA)*. Gresham, Oregon, USA, August 23-24.
- Ranney, T.G. (2006). Polyploidy: From evolution to new plant development. *Combined Proceedings International Plant Propagators' Society*. Vol. 56. 137-142.
- Roth, C.R., Rastogi, S., Arvestad, L., Dittmar, K., Lights, S., Ekman, D., Liberles, D. A. (2006). Evolution after gene duplication, models, mechanism, sequences, system, and organisms. *Journal of*

- Experimental Zoology part B: Molecular and Developmental Evolution. Vol. 308(1). 58-73.
- Ryan, F.P. (2006). Genomic creativity and natural selection: a modern synthesis. *Biological Journal of the Linnean Society*. Vol. 88. 655-672.
- Salemaa, H. (1984). Polyploidy in the evolution of the glacial relict *Pontoporeia* spp. (Amphipoda, Crustacea). *Hereditas*. Vol. 100. 53-60.
- Segraves, K.A., Thompson, J.N., Soltis, P.S., Soltis, D.E. (1999). Multiple origins of polyploidy and the geographic structure of *Heuchera grossulariifolia*. *Molecular Ecology*. Vol. 8(2). 253-262.
- Shoemaker, R.C., Schlueter, J., Doyle, J.J. (2006). Paleopolyploidy and gene duplications in soybeans and other legumes. *Current Opinion in Plant Biology*. Vol. 9(2). 104-109.
- Sinnot, W.E., Duna, C.L., Dobzhansky, T. (1977). *Principios de genética*. España: Editorial Omega.
- Soltis, P.S., Soltis, D.E. (2000). The role of genetic and genomic attributes in the success of polyploids. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. Vol. 97. 7051-7057.
- Strickberger, M. W. (1978). *Genética*. Segunda edición. México: Editorial Omega.
- Te-Beest, M., Le Roux, J.J., Richardson, D.M., Brysting, A.K., Suda, J., Kubesová, M., Pysek, P. (2012). The more the better? The role of polyploidy in facilitating plant invasions. *Annals of Botany*. Vol. 109. 19-45.
- Thorpe, P.H., Gonzalez-Barrera, S., Rothstein, R. (2007). More is not always better: the genetic constraints of polyploidy. *Trends in Genetics*. Vol. 23(6). 263-266.
- Tiwary, B.K., Kirubakaran, R., Ray, A.K. (2004). The biology of triploid fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. Vol. 14: 391-402.
- Turner, B.S. (1984). *Evolutionary genetics of fishes*. USA: Plenum Press.
- Vrijenhoek, R.C. (2007). Polyploidy hybrids: Multiple origins of a treefrog species. *Current Biology*. Vol. 16(7). 245-247.
- Wendel, J.F. (2000). Genome evolution in polyploids. *Plant Molecular Biology*. Vol. 42. 225-249.
- Winchester, A.M. (1981). *Genética*. Tercera edición. México: Compañía Editorial Continental.