



COLEGIO DE POSTGRADUADOS
INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS VERACRUZ

POSTGRADO EN AGROECOSISTEMAS TROPICALES

**CARACTERIZACIÓN ECOGEOGRÁFICA, MORFOLÓGICA Y GENÉTICA DE LA
DIVERSIDAD DE *Carica papaya* L., NATIVA DE MÉXICO**

GREGORIO HERNÁNDEZ SALINAS

TESIS

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE

DOCTOR EN CIENCIAS

TEPETATES, MANLIO FABIO ALTAMIRANO, VERACRUZ

2018

La presente tesis, titulada: Caracterización ecogeográfica, morfológica y genética de la diversidad de *Carica papaya* L., nativa de México, realizada por el alumno: Gregorio Hernández Salinas, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

DOCTOR EN CIENCIAS

AGROECOSISTEMAS TROPICALES

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERA: _____

DRA. ALEJANDRA SOTO ESTRADA

DIRECTOR DE TESIS: _____

DR. CATARINO ÁVILA RESÉNDIZ (2017+)

ASESOR: _____

DR. ARTURO PÉREZ VÁZQUEZ

ASESOR: _____

DR. ELISEO GARCÍA PÉREZ

ASESOR: _____

DR. LEOBIGILDO CÓRDOVA TÉLLEZ

Tepetates, Manlio Fabio Altamirano, Veracruz, 22 de enero de 2018

CARACTERIZACIÓN ECOGEOGRÁFICA, MORFOLÓGICA Y GENÉTICA DE LA DIVERSIDAD DE *Carica papaya* L., NATIVA DE MÉXICO

Gregorio Hernández Salinas, Dr.

Colegio de Postgraduados, 2018

No obstante que *Carica papaya* L. es nativa de México, su variabilidad no se ha estudiado extensivamente. El objetivo de este estudio fue caracterizar ecogeográfica, morfológica y genéticamente recolectas de *C. papaya* nativas de México. La investigación constó de tres etapas: en la primera se recopiló información de registros de dicha especie de fuentes externas y de recolectas en el campo, la cual se analizó mediante Sistemas de Información Geográfica y análisis multivariados; en la segunda se caracterizó *in situ* 222 ejemplares de *C. papaya* a través de 13 descriptores morfológicos para papaya que se analizaron mediante análisis de varianza simple y multivariados; en la tercera se estudiaron 48 genotipos donde se utilizaron 17 *loci* de microsatélites (SSRs) y 13 descriptores morfológicos para obtener parámetros de diversidad genética, y relaciones genéticas mediante análisis multivariados. *C. papaya* se distribuyó entre 15 y 27° de latitud norte y se ha adaptado a diferentes ambientes contrastantes. La forma, las dimensiones y la forma del extremo peduncular del fruto son descriptores que permiten diferenciar los genotipos. Los SSRs detectaron mayor diversidad genética en los genotipos domesticados que en los silvestres, y cuando los SSRs se combinaron con los morfológicos, los genotipos estudiados se diferenciaron claramente. *C. papaya* presenta diversidad ecogeográfica, morfológica y genética amplia en México.

Palabras clave: Genotipos, diversidad, microsatélites.

ECOGEOGRAPHIC, MORPHOLOGICAL AND GENETIC CHARACTERIZATION OF THE DIVERSITY OF *Carica papaya* L. NATIVE FROM MEXICO

Gregorio Hernández Salinas, Dr.

Colegio de Postgraduados, 2018

Carica papaya L. is a native plant from Mexico. However, its general variability has not been studied deeply. The aim of this study was to characterize ecogeographical, morphological and genetically the collected genotypes of *C. papaya* native from Mexico. The study consisted of three phases. First of all, data was collected of all the records of this species from external sources and field collections, and its geographical distribution was analyzed using Geographic Information Systems and multivariate analyzes; the second one, 222 specimens of *C. papaya* were characterized *in situ* through 13 morphological descriptors for *C. papaya* and were analyzed by simple and multivariate analysis of variance; the third one, 48 genotypes were studied using 17 microsatellite *loci* (SSRs) and 13 morphological descriptors to obtain parameters of genetic diversity, and genetic relationships through multivariate analysis. It was found that *C. papaya* was distributed between 15 and 27° North latitude and has been adapted to different contrasting ecogeographic regions. The shape, dimensions and shape of the peduncle end of the fruit are key descriptors that allow differentiating among genotypes. The SSRs detected greater genetic diversity in the domesticated genotypes than in the wild ones, and when the SSRs were combined with the morphological genotypes, the genotypes studied showed a clear differences. *C. papaya* presents diverse ecogeographic, morphological and genetic diversity in Mexico.

Key words: Genotypes, diversity, microsatellites.

AGRADECIMIENTOS

A Dios Jehová por darme la vida, salud y las fuerzas suficientes para continuar con mis logros y cumplirlos.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada para realizar mis estudios de postgrado.

Al Colegio de Postgraduados, Campus Veracruz por brindarme todo lo necesario para concluir exitosamente esta meta.

Al Servicio de Inspección y Certificación de Semillas (SNICS) a través del Sistema Nacional de Recursos Fitogenéticos para la Alimentación y la Agricultura (SINAREFI-SAGARPA) por financiar parcialmente el presente estudio.

A mi Consejo Particular el Dr. Catarino Ávila Reséndiz[†], Dra. Alejandra Soto Estrada, Dr. Arturo Pérez Vazquez, Dr. Eliseo García Pérez y Dr. Leobigildo Córdova Téllez, por su apoyo, amistad, dirección, sugerencias y esfuerzo brindado, ya que sin ello no habría culminado la redacción de la presente tesis. Un reconocimiento muy especial, al Dr. Catarino Ávila Reséndiz por liderar esta investigación y transmitirme su amplia experiencia.

Al Dr. Mario Rocandio Rodriguez y Dra. Yolanda Moreno Ramírez por su apoyo y asesoría en los análisis estadísticos. Así como también al M.C Aurelio Hernández Bautista por compartirme sus conocimientos.

A todos mis amigos que con sus experiencias dejaron lecciones valiosas en mi vida; especialmente a Juan Manuel Hernández Perez, Jesús Amado Contreras y Alin Malpica Vázquez.

Al Dr. Martin Mendoza Briseño por sus consejos y apoyo moral brindado en todo momento.

A María del Rosario Paredes Lara por su amor, apoyo, comprensión y motivación brindado en todo momento para seguir adelante y cumplir esta meta. ¡Muchas gracias Roxy!

A todo el personal de apoyo y administrativo del Campus Veracruz, incluyendo Intendencia y Dirección, por todas las facilidades brindadas para que pudiera culminar esta meta.

A todos mis compañeros de generación otoño 2013-2017, por compartirme sus vivencias aleccionadoras.

Al M.C José Luis Hernández Hernández, Biól. Liliana Aguirre Hernández y Biól. Rodrigo Flores Bautista, por su apoyo en la toma de datos de la caracterización morfológica.

A la laboratorista Laura Carrillo, por sus enseñanzas facilitadas durante mi estancia en el Laboratorio de Biología Molecular.

Al M.C Martín Hernández Mogica, por su amistad y motivación brindado en todo momento.

A mi papá Guillermo S. Hernández Ruíz por darme la vida, a mis hermanos Martha, Guillermo, Blanca, Azul y Vanesa, por su amor, y quienes son fuente de inspiración para continuar progresando.

A mis tíos Elías, Paula, María, Ventura y Eulogio, por brindarme su cariño y apoyo en todo momento.

A Ángeles Cabrera Piedra por extenderme su amistad, confianza y apoyo incondicional por siempre.

Asimismo, mi sincero agradecimiento a aquellas personas que de una u otra manera me brindaron su apoyo incondicional, en todo momento para lograr esta meta.

CONTENIDO

	Página
INTRODUCCIÓN GENERAL	1
1. Planteamiento del problema.....	8
2. Objetivos.....	11
3. Hipótesis.....	12
4. Revisión de Literatura.....	13
4.1. El Agroecosistema con papayo nativo.....	13
4.2. Importancia de <i>C. papaya</i>	19
4.2.1. Económica.....	19
4.2.2. Social.....	20
4.2.3. Ecológica.....	25
4.3. Centro de origen y distribución de <i>C. papaya</i>	26
4.4. Variedades mejoradas de <i>C. papaya</i>	27
4.5. Genética del sexo de <i>C. papaya</i>	30
4.5.1. Tipo de flor de <i>C. papaya</i>	30
4.6. Caracterización morfológica de <i>C. papaya</i>	32
4.7. Caracterización genética de <i>C. papaya</i>	34
5. Literatura citada.....	37
CAPÍTULO I. DISTRIBUCIÓN Y CARACTERIZACIÓN	
ECOGEOGRÁFICA DE <i>Carica papaya</i> L. EN MÉXICO	46
1.1. Introducción.....	48
1.2. Materiales y métodos.....	51

1.2.1. Distribución geográfica.....	51
1.2.2. Caracterización ecogeográfica.....	53
1.2.3. Análisis de los datos.....	54
1.3. Resultados.....	56
1.3.1. Distribución de <i>C. papaya</i>	56
1.3.2. Comparación de las frecuencias observadas <i>versus</i> esperadas.....	57
1.3.3. Caracterización ecogeográfica.....	57
1.3.3.1. Selección de variables.....	57
1.3.3.2. Análisis de componentes principales.....	58
1.3.3.3. Grupos Ecogeográficos (GE) del análisis de conglomerados.....	59
1.3.3.4. Mapas de la caracterización ecogeográfica del territorio.....	64
1.3.4. Representatividad ecogeográfica.....	69
1.4. Discusión.....	71
1.5. Contrastación de hipótesis.....	78
1.6. Conclusiones.....	78
1.7. Literatura citada.....	79
CAPÍTULO II. DIVERSIDAD MORFOLÓGICA <i>in situ</i> DE <i>Carica</i>	
<i>papaya</i> L., NATIVA DE MÉXICO.....	85
2.1. Introducción.....	87
2.2. Materiales y métodos.....	89
2.2.1. Área de estudio.....	89
2.2.2. Variación morfológica.....	90
2.2.3. Análisis estadístico.....	91

2.3. Resultados y discusión.....	92
2.3.1. Caracterización morfológica.....	94
2.3.2. Análisis de componentes principales.....	94
2.3.3. Relaciones genéticas.....	104
2.4. Contrastación de hipótesis.....	109
2.5. Conclusiones.....	109
2.6. Literatura citada.....	110

CAPÍTULO III. ANÁLISIS DE LA DIVERSIDAD GENÉTICA

MEDIANTE MARCADORES MOLECULARES Y MORFOLÓGICOS EN GENOTIPOS DE PAPAYO

(*Carica papaya* L.) NATIVOS DE MÉXICO.....

3.1. Introducción.....	116
3.2. Materiales y métodos.....	119
3.2.1. Material biológico.....	119
3.2.2. Caracterización morfológica.....	121
3.2.3. Caracterización molecular.....	121
3.2.3.1. Extracción de ADN y amplificación de microsatélites.....	121
3.2.3.2. Electroforesis capilar.....	123
3.2.4. Análisis estadístico.....	123
3.3. Resultados y discusión.....	124
3.3.1. Diversidad genética de los genotipos.....	124
3.3.2. Relaciones genéticas entre genotipos.....	129
3.3.3. Análisis combinado.....	134

3.4. Contratación de hipótesis.....	140
3.5. Conclusiones.....	141
3.6. Literatura citada.....	141
CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES GENERALES.....	145
Conclusiones.....	145
Recomendaciones.....	147
ANEXOS.....	149

LISTA DE CUADROS

	Página
Cuadro 1. Nombres y usos tradicionales del papayo (<i>C. papaya</i>) en México.....	24
Cuadro 2. Características de las principales variedades ginodioicas del grupo Solo.....	30
Cuadro 1.1 Ejemplo de los datos de pasaporte que se incluyeron de las diversas recolectas de <i>C. papaya</i> nativas de México.....	53
Cuadro 1.2. Variables climáticas, geofísicas y edáficas utilizadas para la caracterización ecogeográfica de <i>C. papaya</i> en México.....	54
Cuadro 1.3. Vectores y valores propios y proporción de la variación explicada de 15 variables evaluadas en 671 registros de <i>C. papaya</i> , con base en su componente principal (CP).....	59
Cuadro 1.4. Estadísticas descriptivas de las variables tipos de clima y temperatura por GE que se derivaron del dendrograma.....	63
Cuadro 1.5. Estadística descriptiva de las variables temperatura media anual, precipitación del trimestre más cálido, precipitación del trimestre más seco y precipitación anual por GE que se derivaron del dendrograma.....	63
Cuadro 1.6. Estadística descriptiva de las variables de latitud, altitud, tipos de vegetación y pH por GE que se derivaron del dendrograma.....	63
Cuadro 1.7. Estadística descriptiva de cuatro variables ecogeográficas por categoría representada en el ELC map.....	65
Cuadro 1.8. Estadística descriptiva de cuatro variables ecogeográficas por	

categoría representada en el ELC map.....	66
Cuadro 1.9. Estadística descriptiva de tres variables ecogeográficas por categoría representada en el ELC map.....	66
Cuadro 2.1. Cuadrados medios del análisis de varianza para 12 características morfológicas en 222 ejemplares de <i>C. papaya</i> nativos de México.....	92
Cuadro 2.2. Vectores característicos, valor propio y proporción de la variación explicada de los tres primeros CP de 10 características morfológicas en <i>C. papaya</i> nativa de México.....	95
Cuadro 2.3. Medias de las características morfológicas del fruto en <i>C. papaya</i> nativa de México, de tres grupos formados por el dendrograma.....	104
Cuadro 3.1. Datos de pasaporte de los genotipos de <i>C. papaya</i> bajo estudio.....	120
Cuadro 3.2. <i>Loci</i> de microsátélites e iniciadores usados para la amplificación por PCR múltiple en genotipos de <i>C. papaya</i> nativos de México.....	122
Cuadro 3.3. Identificador (GI) del NCBI, localización de los locus en los supercontigs, composición alélica y polimorfismo en 17 <i>loci</i> de SSR en 48 genotipos de <i>C. papaya</i> nativos de México.....	127
Cuadro 3.4. Genotipos de <i>C. papaya</i> que aportan a la variación individual de algunos <i>loci</i> de microsátélites evaluados.....	128
Cuadro 3.5. Variación explicada y, contribución de características morfológicas y de alelos para los tres primeros componentes principales (CP).....	135
Cuadro 3.6. Valores promedio de las características morfológicas del fruto en <i>C. papaya</i> nativa de México, de tres grupos identificados por análisis de conglomerados.....	140

LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Modelo conceptual del agroecosistema con papayo nativo.....	17
Figura 1.1. Mapa de puntos de los sitios de recolecta de <i>C. papaya</i> en México, con base en datos de presencia de fuentes externas y de la colección de trabajo del CP-CV.....	57
Figura 1.2. Diagrama de Gabriel mostrando los coeficientes de correlación y la magnitud de las variables ecogeográficas en 671 registros de <i>C.</i> <i>papaya</i>	58
Figura 1.3. Relaciones ecogeográficas entre 671 registros de <i>C. papaya</i> , con base en 15 variables ecogeográficas.....	60
Figura 1.4. Mapa ELC de México con 16 categorías obtenido de 26 variables ecogeográficas y la distribución de 222 recolectas de <i>C. papaya</i> nativa.....	67
Figura 1.5. Mapa ELC de México con 16 categorías obtenido de 26 variables ecogeográficas y la distribución de 449 registros de <i>C. papaya</i> provenientes de fuentes externas.....	68
Figura 1.6. Mapa ELC de México con 16 categorías obtenido de 26 variables ecogeográficas y la distribución de 671 registros de <i>C. papaya</i> provenientes de la colección de trabajo y de fuentes externas.....	69
Figura 1.7. Distribución de las frecuencias en las colecciones de <i>C. papaya</i> provenientes de fuentes externas (DPFE) y Colección de Trabajo (DPCT) en cuatro GE.....	70

Figura 1.8. Distribución de las frecuencias entre las categorías del ELC map.....	71
Figura 2.1. Distribución geográfica de 222 ejemplares de <i>C. papaya</i> en 10 estados de México asociada a diferentes climas.....	90
Figura 2.2. Muestra de la diversidad morfológica en frutos de los ejemplares de <i>C. papaya</i> nativos encontrados en cuatro estados de México.....	93
Figura 2.3. Biplot de 222 ejemplares de papayo elaborado con los CP1 y CP2 de 10 características morfológicas.....	96
Figura 2.4. Dendrograma de 222 ejemplares de <i>C. papaya</i> con base en 10 características morfológicas, generado con el uso de distancias Euclidianas y el método de agrupamiento UPGMA.....	108
Figura 3.1. Análisis de coordenadas principales (Coord.) para 48 genotipos de <i>C. papaya</i> nativos de México, utilizando distancias genéticas de Nei (1972).....	131
Figura 3.2. Análisis de conglomerados para 48 genotipos de <i>C. papaya</i> a partir de 155 alelos de 17 <i>loci</i> de SSR, utilizando el método UPGMA.....	134
Figura 3.3. Dispersión de 48 genotipos de <i>C. papaya</i> sobre el CP1 y CP2, obtenido de la matriz de correlaciones entre 155 alelos de SSR y 13 características morfológicas.....	136
Figura 3.4. Análisis de conglomerados para 48 genotipos de <i>C. papaya</i> a partir de 155 alelos de SSR y 13 características morfológicas, empleado el método de Neighbor-Joining con las distancias de Gower.....	139

INTRODUCCIÓN GENERAL

En el mundo, son varias las instituciones que realizan esfuerzos para conservar la diversidad biológica, ya que ésta es la base de la agricultura y de la alimentación (SCDB, 2008). Por tanto, su conservación y utilización es importante para la producción de alimentos y otros productos agrícolas, los cuales benefician a la humanidad, incluyendo la seguridad alimentaria y la sustentabilidad para las generaciones futuras. La Organización de las Naciones Unidas (ONU) es una de las instituciones principales que tiene como objetivo alcanzar el desarrollo sustentable que fomente las oportunidades económicas y el bienestar social y la protección del ambiente, entre otros. Para ello, ha planteado ocho Objetivos de Desarrollo del Milenio (ODM), entre los que destacan erradicar la pobreza extrema y el hambre, y garantizar la sustentabilidad del ambiente. En este último, una de las metas es la disminución de la pérdida de diversidad biológica en 2010 (ONU, 2014). Prueba de esto es el aumento de la superficie de las áreas protegidas en varias regiones del mundo. Por ejemplo, de 1990 a 2012, en América Latina y el Caribe, la superficie de áreas protegidas aumentó de 8.7 a 20.3 %. En estas áreas se trata de conservar la diversidad biológica, misma que genera muchos bienes y servicios ambientales como alimento, agua, amortiguamiento del clima, polinización de cultivos y zonas de recreación, reproducción de fauna silvestre (ONU, 2014); y otros bienes como la conservación de los bancos de genes naturales que contengan especímenes de varias especies (Comunicación personal).

No obstante estas acciones, existen especies de plantas superiores en la categoría de amenazadas. Por ejemplo, en América Latina y el Caribe se cuenta con más de 4000 especies de plantas superiores en esta categoría, mientras que para el año 2012, en México se reportan 196 especies (FAOSTAT, 2014).

Por tanto, en el año 2002 se adoptó la Estrategia Mundial para la Conservación de las Especies Vegetales, la cual constituyó un ejercicio para la elaboración y aplicación de las metas dirigidas al primer Plan Estratégico del Convenio de Diversidad Biológica (SCDB, 2014a). Tal estrategia es un impulsor para trabajar local, nacional, regional y mundialmente, a fin de entender, conservar y utilizar de manera sustentable la riqueza de la diversidad mundial de especies vegetales, y promover la concienciación y crear la capacidad necesaria para aplicarla. Además, para el periodo 2011-2020 propone 16 metas y cinco objetivos. De estos últimos resaltan el conservar urgente y eficazmente la diversidad de las especies vegetales, y utilizar de manera sostenible y equitativa la diversidad existente.

México, como uno de los 17 países megadiversos del mundo, contribuye a dicho compromiso internacional. Para tal efecto ha establecido la Estrategia Mexicana para la Conservación Vegetal, la cual está conformada por seis objetivos estratégicos: 1) Generación y transmisión del conocimiento, 2) Conservación *in situ* y *ex situ*, 3) Restauración de ecosistemas degradados, 4) Prevención y control de amenazas, 5) Uso sustentable y 6) Educación y cultura ambiental (CONABIO, 2012). De éstos, el Sistema Nacional de Recursos Fitogenéticos para la Alimentación y la Agricultura (SINAREFI), como política pública nacional de coordinación, encabezado por la Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA) a través del Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas (SNICS) participa directamente en dos de las seis objetivos estratégicos como es la conservación *in situ* y *ex situ*, y el uso sustentable. La conservación *ex situ* considera el mantenimiento de los recursos genéticos en bancos de genes, jardines botánicos, colecciones de trabajo y centros

de investigación agrícola. La conservación *in situ* consiste en el mantenimiento de los recursos genéticos en las parcelas agrícolas o en su hábitat natural (Zeven, 1996).

Ante la pérdida de diversidad biológica, especialmente de diversidad genética con importancia socio-económica, el SINAREFI ha implementado acciones de recolecta, conservación y utilización sustentable de 45 géneros de especies nativas mexicanas. Entre éstos se encuentra el género *Carica* que incluye a la única especie, *C. papaya*, la cual es una planta originaria del norte de Centroamérica y sur de México (Storey, 1987; Morton, 1987; Manshardt y Zee, 1994; Badillo, 2000; Fuentes y Santamaría, 2014). Al respecto, Fuentes y Santamaría (2014) afirman que el papayo se cultivaba en México y Belice antes de la llegada de los españoles. También señalan que durante el siglo XVI, los españoles distribuyeron los frutos o semillas de la especie desde Centroamérica a Sudamérica y a otras partes del mundo. Por su parte, Storey (1987) señala que los viajeros de los barcos, exploradores y comerciantes de varias naciones distribuyeron la papaya a lo largo de las rutas comerciales en los trópicos. De esta manera llegó a Panamá en 1535, a Puerto Rico en 1540 y a Cuba poco después. Para el año 1611 se cultivaba en la India y en 1800 fue distribuida ampliamente en varias islas del Pacífico Sur y Hawaii. A Don Francisco Marín, un explorador y horticultor español, se le atribuye la introducción de la papaya en Hawaii desde las Islas Marquesas a principios del 1800 (Nakasone y Paull, 1998). Actualmente, el papayo se cultiva en todos los países tropicales (Chan, 2009).

C. papaya muestra gran variación fenotípica en muchas características de importancia económica como forma, tamaño, color de pulpa, sabor y sólidos solubles en el fruto, y periodo juvenil amplio y porte en la planta (Kim *et al.*, 2002). La especie presenta poblaciones dioicas, ginodioicas y trioicas. Dentro de las dioicas están aquellas que

producen flores masculinas y femeninas en plantas separadas; en las ginodioicas, se encuentran plantas que producen flores femeninas y otras que poseen flores hermafroditas; y las trioicas presentan individuos con flores masculinas, femeninas y hermafroditas en plantas separadas (Oliveira *et al.*, 2010). *C. papaya* incluye poblaciones domesticadas y silvestres; sin embargo, las poblaciones silvestres, estudiadas escasamente, se caracterizan por mostrar frutos ovoides, longitud de 2 a 10 cm, diámetro de 1.5 a 6 cm, pulpa amarilla, cavidad ovárica llena completamente de semillas y de tejido placentario (Badillo, 1971); posiblemente porque su distribución se limita desde México hasta Costa Rica (Manshardt y Zee, 1994; Coppens d'Eeckenbrugge *et al.*, 2007; Fuentes y Santamaría, 2014). Las poblaciones silvestres y las domesticadas se desarrollan adecuadamente en condiciones con latitudes de los 23° N a 23° S. No obstante, el hombre ha extendido el cultivo de las poblaciones domesticadas los 32° N y 32° S (Lim, 2012).

Las poblaciones silvestres y variedades nativas de papayo son consideradas como germoplasma poco aprovechado o relegado, aun cuando poseen características agronómicas interesantes que pueden ser útiles en el mejoramiento genético de esta especie (Matos *et al.*, 2013). Coppens d'Eeckenbrugge *et al.* (2007) mencionan que las poblaciones silvestres constituyen un recurso genético relevante para el desarrollo de variedades nuevas, pero que ha sido poco estudiado y documentado.

En cambio, en lugares donde no existe material genético nativo, las investigaciones se han enfocado en detectar la variabilidad morfológica en variedades mejoradas de papayo, y han detectado variación amplia en características de interés morfoagronómico relacionadas con el fruto (forma, diámetro, grosor de pulpa, contenido de sólidos solubles totales, acidez titulable, peso, forma de la cavidad central, color de la epidermis y pulpa), en hoja (color

del peciolo de la hoja y forma del bordo foliar) y en planta (número de nudos al primer fruto, altura, número de frutos, altura a la primera flor, color de tallo, longitud de la fructificación y rendimiento) (Alonso *et al.*, 2008; Singh y Kumar, 2010; Sompak *et al.*, 2014). La diversidad alta se debe a que la mayoría de ellas son de polinización cruzada y abierta y se propagan de forma sexual (semilla), por citar algunas causas (Singh y Kumar, 2010).

En México es posible hallar poblaciones domesticadas, silvestres y asilvestradas. Badillo (1971), en el documento titulado “Monografía de las Caricáceas” acuñó el término “asilvestrado” y describe a las poblaciones asilvestradas como aquellas con características similares a las silvestres pero que se encuentran en un proceso de domesticación en espacios agrícolas como huertos familiares

No obstante, debido a diversos factores se ha dejado de sembrar variedades nativas como la Cera Amarilla, Mamey y Coco, de alto interés comercial en el pasado y que han impactado en la reducción del tamaño efectivo poblacional. Actualmente estas variedades se encuentran en huertos familiares representadas por pocas plantas. Este fenómeno es producto de la introducción de variedades nuevas de papayo (Soriano-Melgar *et al.*, 2016), lo cual ocasiona la reducción de la diversidad tanto fenotípica como genotípica. También las poblaciones silvestres están en riesgo debido a la destrucción de sus hábitats como selvas tropicales, bosques tropicales y vegetación secundaria para fines agropecuarios, que conllevan a la erosión genética de la diversidad de papayo existente (Hernández, 2013). Este fenómeno no solo favorece la dispersión de las poblaciones sino que reduce la diversidad genética debido al sistema de apareamiento no aleatorio entre los individuos, lo que propicia la endogamia biparental (Brown *et al.*, 2012). Estos mismos investigadores

encontraron un déficit de heterocigotos en poblaciones silvestres en Costa Rica, siendo una de las causas la endogamia biparental.

Por tanto, es fundamental caracterizar genotipos de papayos nativos que tienen valor real o potencial, a fin de conocer la diversidad ecogeográfica, morfológica y genética, y a partir de ello, planificar estrategias de manejo, mejoramiento, conservación y utilización sustentable de dicha diversidad (Matos *et al.*, 2013). La caracterización ecogeográfica apoyada por el uso de los Sistemas de Información Geográfica (SIG) junto con los análisis multivariados pueden ser herramientas que contribuyen para este fin (Parra-Quijano *et al.*, 2008). Badillo (1971) al revisar las fuentes externas como herbarios, reportó 37 registros de *C. papaya* distribuidos en México desde el nivel del mar hasta los 1500 msnm.

También la diversidad de *C. papaya* tiene importancia social. Por ejemplo, en México, algunas comunidades indígenas aprovechan los frutos del papayo en su alimentación. Donde los frutos de plantas silvestres y asilvestradas son empleados para elaborar dulce en conserva, mientras que las domesticadas tienen fines eminentes de comercialización local o regional. Además, la papaya en madurez comestible es rica en Vitamina A, C, D, E y minerales (hierro, calcio, etc.), proteína (0.6 %) y ayuda en los procesos de digestión. El látex de los frutos inmaduros contiene proteasas, que son enzimas como la papaína, carpaína, entre otras. Dichas enzimas son utilizadas ampliamente en varias industrias, como ablandador de carnes, medicinal, y en la industria cervecera para la clarificación de la cerveza (Mandujano, 1998; FAOSTAT, 2000). Adicionalmente, en la diversidad de papayo, particularmente en las poblaciones de polinización cruzada, el componente ecológico también es importante. Abrol (2012) menciona que algunos polinizadores del papayo son los lepidópteros (mariposas, polilla esfinge), las abejas, los colibrís y ciertas

aves. Por lo anterior, el propósito de este trabajo fue caracterizar ecoeogeográfica, morfológica y genéticamente la diversidad silvestre, asilvestrada y domesticada de *C. papaya* nativa de México.

Esta tesis está estructurada de tres Capítulos. En Capítulo I se expone la distribución ecoeogeográfica de *C. papaya* recopilando datos de registros de fuentes externas, y de recolectas de tal especie en el campo por los integrantes de la Red de Papaya del SINAREFI, información analizada con el apoyo de SIG y métodos multivariados. Posteriormente, con base en un diagnóstico de distribución de *C. papaya*, se propusieron recolectas dirigidas en cuatro zonas agro-ecológicas (Ávila *et al.*, 2009). En este sentido, durante los años de 2009 a 2013, se recolectaron frutos de 222 ejemplares de papayo nativos de 10 estados de México; dicho germoplasma conformó la colección de trabajo del Colegio de Postgraduados- Campus Veracruz (CP-CV). Luego, tales ejemplares fueron trasladados al Laboratorio de Sanidad Vegetal del CP-CV, donde se caracterizaron morfológicamente *in situ* a través de 13 descriptores para papaya, que fueron propuestos por la Union for the Protection of New Varieties of Plants (UPOV); lo anterior, correspondió al Capítulo II. Finalmente, en el Capítulo III se llevó a cabo una caracterización genética y morfológica *ex situ* de 48 genotipos de *C. papaya*, empleando 17 *loci* de SSRs y 13 descriptores morfológicos de la UPOV.

1. Planteamiento del problema

1.1. Escenario actual de *C. papaya* en México

Varios investigadores (Storey, 1987; Morton, 1987; Manshardt y Zee, 1994; Badillo, 2000; Fuentes y Santamaría, 2014) afirman que *C. papaya* es un frutal tropical originario del norte de Centroamérica y sur de México. Es decir, es una especie que existía en Mesoamérica antes de la llegada de los españoles (Siglo XVI) y los pobladores de la cultura Maya utilizaban dicha planta. En México, a finales del Siglo XX los productores dejaron de sembrar las poblaciones de papayos nativos (ASERCA, 1999; Soriano-Melgar *et al.*, 2016), que tenían cierta importancia local o regional. Una de las razones pudo ser la presencia del virus de la mancha anular del papayo en el año 1975 (Villegas y Mora, 2011). Aunado a esto, la introducción de variedades mejoradas de papayo trajo como consecuencia el desplazamiento de los materiales nativos. Una de estas variedades fue la Maradol, originaria de Cuba, la cual muestra características morfoagronómicas sobresalientes como la altura a la primera flor (45.4 cm), sólidos solubles totales (8.2-13.1°Brix), color de pulpa roja, fruto de tamaño intermedio (2081.8 g), y mayor vida de anaquel respecto de la ‘Cera Amarilla’ y ‘Sunset’ (Acosta *et al.*, 2001). Así, este material introducido a México en el año de 1978, fue desplazando a los genotipos de papayos nativos (ASERCA, 1999). En general, muchos de los genotipos nativos, de interés comercial, se encuentran aún en los huertos familiares. Estos lugares, además de contribuir en la dieta alimenticia de las familias, conservan un reservorio de genes valiosos que pueden ser de utilidad para los fitomejoradores de este cultivo ante condiciones climáticas cambiantes (Comunicación personal).

1.2. Caracterización de *C. papaya*

Investigadores en México coinciden en que las poblaciones silvestres y variedades nativas de papayo son un germoplasma poco aprovechado, aunque poseen características agronómicas interesantes (Fuentes y Santamaría, 2014; Vázquez *et al.*, 2014; Soriano-Melgar *et al.*, 2016). No obstante, los estudios ecogeográficos, morfológicos y genéticos en *C. papaya* nativa de México, son focalizados y no han logrado conjuntar la variabilidad de materiales silvestres, asilvestrados y domesticados de *C. papaya*. Tampoco se han hecho estudios de gran amplitud que puedan incluir la mayoría de las regiones en donde el cultivo de papayo está presente.

Los enfoques ecogeográficos incluyen los SIG que son una herramienta útil para estimar las condiciones ambientales de los sitios de recolecta, además de identificar los patrones de adaptación agroclimática de las especies (Rodríguez *et al.*, 2005). También, los SIG contribuyen a visualizar sitios adecuados de recolecta del germoplasma, detectar poblaciones adaptadas a condiciones ecogeográficas específicas, priorizar áreas estratégicas de conservación, y permite generar políticas públicas de conservación y aprovechamiento de recursos genéticos (Guarino *et al.*, 2002; Parra-Quijano *et al.*, 2012). En el caso de *C. papaya*, los SIG se utilizan para conocer su distribución ecogeográfica que es útil para entender su adaptación ambiental y continuar con la determinación de la diversidad morfológica y genética de la especie. Al respecto, Lobo *et al.* (2003) señalan que las condiciones donde se encuentra la especie están asociadas con los diferentes patrones de variabilidad genética, y ello refleja los procesos de adaptación del germoplasma a condiciones ambientales particulares. La variabilidad morfológica de papayo existente en México que incluye genotipos nativos, se ha estudiado de manera focalizada en el sur de

Yucatán (Fuentes y Santamaría, 2014; Vázquez *et al.*, 2014) y en Baja California Sur (Soriano-Melgar *et al.*, 2016), mediante un número limitado de descriptores morfológicos; aun así, se reporta gran diversidad fenotípica. No obstante, en otros países, el uso de marcadores moleculares, particularmente los SSRs, (Ramos *et al.*, 2012; Matos *et al.*, 2013) reflejado diversidad genética baja; ésta atribuida a los niveles de autofecundación. En contraste, Chávez-Pesqueira y Núñez-Farfán (2016), con el uso de SSRs, encontraron alta diversidad genética en poblaciones silvestres de *C. papaya* en el sureste de México. De acuerdo con Ramos *et al.* (2012), la combinación de datos moleculares y morfológicos provee una mejor caracterización al agrupar la disimilitud entre los genotipos de papayo, puesto que al separar ambos análisis se dificulta el entendimiento de las relaciones genéticas entre el germoplasma investigado.

Por lo anterior, la diversidad de papayo existente en México se debe recolectar, evaluar, conservar y utilizar sustentablemente por las generaciones presentes y futuras, a fin de planificar estrategias de manejo, conservación y utilización sustentable de la misma (Matos *et al.*, 2013).

Por tanto, las preguntas de investigación a responder son las siguientes:

¿Cuáles son las variables ecogeográficas que contribuyen a la distribución geográfica de *C. papaya* y qué descriptores determinan las zonas ecogeográficas en donde está presente?

¿Cuál es el nivel de diversidad morfológica *in situ* y qué características contribuyen mayormente a la variación entre 222 ejemplares de *C. papaya* nativa de México?

¿Cuál es el nivel de diversidad genética existente y relaciones filogenéticas entre 48 genotipos de *C. papaya* nativos de México?

2. Objetivos

2.1. General

Caracterizar la distribución ecogeográfica, diversidad morfológica y genética de *C. papaya* nativa de México.

2.2. Específicos

Determinar las variables ecogeográficas que contribuyen a la distribución de *C. papaya* y aquellas que determinan las zonas ecogeográficas en donde está presente.

Caracterizar la diversidad morfológica *in situ* y cuantificar qué características contribuyen mayormente a la variación entre 222 ejemplares de *C. papaya* nativa de México.

Analizar el nivel de diversidad genética y las relaciones filogenéticas existente entre 48 gemotipos de *C. papaya* nativos de México.

3. Hipótesis

3.1. General

La diversidad ecogeográfica, morfológica y genética de *C. papaya* en México está en función del grado de domesticación de la especie.

3.2. Específicas

La distribución geográfica y las zonas ecogeográficas de *C. papaya* dependen mayormente de las variables climáticas imperantes.

La diversidad morfológica *in situ* está asociada al grado de domesticación y tanto las características cuantitativas como cualitativas contribuyen a la variación entre 222 ejemplares de *C. papaya* nativa de México.

La mayor diversidad genética y las relaciones filogenéticas entre 48 genotipos de *C. papaya* nativos de México están en función del grado de domesticación de éstas.

4. REVISIÓN DE LITERATURA

4.1. El Agroecosistema con papayo nativo

Existen diferentes versiones del concepto de agroecosistema (concepción ecosistémica, unitaria, cibernética, espacio-temporal, etc.) y éste ha ido evolucionando en el tiempo. Por tanto, no existe una sola definición integradora, ya que se perdería la esencia de la flexibilidad del enfoque de sistemas. Entonces, al elegir un concepto se debe de tomar en cuenta el contexto general de la investigación (García-Pérez *et al.*, 2010).

Hart (1985) menciona que un agroecosistema es un ecosistema que cuenta por lo menos con una población agrícola (plantas cultivadas) y que interactúa con el medio físico para procesar entradas (radiación solar, precipitación, nutrientes disponibles, semillas, etc.) y que finalmente producirán salidas (productos agrícolas) y añade, que se diferencia de los ecosistemas por contener poblaciones agrícolas y por la intervención del hombre. Es decir, existe la intervención humana, quien a través del manejo sustituye o manipula las plantas silvestres o cultivadas en arreglos topológicos acorde a sus estrategias de producción y comercialización. Al respecto, Pérez-Vázquez (1995) señala que los agroecosistemas son espacios ambientales de magnitud diversa que históricamente han sido determinados y en respuesta a ello modificados en diversa escala por el ser humano para manipular especies vegetales y/o animales en diferente arreglo espacial/temporal con el uso de energía subsidiaria, con la finalidad de elevar o mantener niveles de producción que satisfagan las necesidades del productor y/o la sociedad.

Vandermeer y Perfecto (1995) analizan el concepto de agroecosistema desde el paradigma de la conservación de la biodiversidad. Ellos señalan que existen dos tipos de biodiversidad (planificada y asociada) en los agroecosistemas, las cuales no pueden estar separadas sino

que ambas son complementarias y cumplen funciones ecosistémicas. Donde, la biodiversidad planificada conserva la diversidad genética de las plantas cultivadas, mientras que la asociada alberga la diversidad de las silvestres.

Altieri (1999) señala que la biodiversidad de los agroecosistemas va más allá de la producción de alimentos, fibras, combustible e ingresos. Por ejemplo, señala que los componentes de esta biodiversidad desempeñan funciones importantes como: reciclaje de nutrientes, control de microclima local, regulación de procesos hidrológicos locales, regulación de la abundancia de organismos no deseables y desintoxicación de químicos nocivos. Es decir, que los agroecosistemas al igual que los ecosistemas también brindan beneficios y servicios ambientales.

De acuerdo con Ruiz-Rosado (2006), el agroecosistema es una unidad física donde se desarrolla la actividad agrícola, pecuaria, forestal, acuícola o su combinación e inciden los factores económicos, sociales y ecológicos para la obtención de alimentos.

La biodiversidad en la agricultura es un término amplio, que incluye todos los componentes de la biodiversidad de importancia para la alimentación y la agricultura como la variabilidad genética de animales, plantas y microorganismos; además, brinda servicios ecosistémicos para mantener las funciones de los agroecosistemas como la estructura y los procesos que se llevan a cabo en ellos (SCDB, 2014b).

Por tanto, considerando el concepto propuesto por Vandermeer y Perfecto (1995), en la presente investigación se propone un modelo conceptual del agroecosistema con papayo nativo, donde se consideran las interacciones del componente ecológico, social, económico y político (Figura 1).

En el componente ecológico, la biodiversidad planificada y asociada no pueden estar separadas, sino que ambas son complementarias y cumplen funciones ecosistémicas como regulación de plagas, ciclaje de nutrientes y, fuente de alimento para insectos polinizadores, ciertas aves y pequeños mamíferos. Es decir, forma parte de la cadena trófica. La biodiversidad planificada se refiere a la diversidad de las plantas domesticadas ('Mamey', 'Cera Amarilla', 'Zapote', entre otras), las cuales para su sobrevivencia dependen del propietario del huerto familiar. La biodiversidad asociada conserva la diversidad de las poblaciones silvestres a través de las aves y pequeños mamíferos que dispersan sus semillas (Chavez-Pesqueira *et al.*, 2014). Por tanto, la dioecia favorece el flujo genético entre las poblaciones silvestres y domesticadas (Paz y Vázquez-Yanes, 1998).

Con respecto al componente social, desde tiempos prehispánicos (siglo XVI), los pobladores le han conferido a *C. papaya* diversos nombres en alguna lengua indígena (Zonzapote, Chichput); así como también otros usos como el ornamental, medicinal y alimenticio (Badillo, 1971; Mariaca, 2012). El destino del fruto de los papayos nativos es básicamente para autoconsumo por la importancia que tiene en la dieta alimenticia (Comunicación personal).

En el componente económico, algunos propietarios de los huertos familiares comercializan el fruto en los mercados locales o regionales, mientras que otros aprovechan los frutos de las plantas asilvestradas y silvestres para elaborar dulce en conserva y comercializarlo posteriormente al mercado local.

También el agroecosistema se encuentra inmerso en el componente político, principalmente en el ámbito de políticas públicas nacionales e internacionales. Internacionalmente, la ONU (2014), a través de sus Objetivos de Desarrollo del Milenio, propone garantizar la sustentabilidad del medio ambiente mediante la reducción de la pérdida de diversidad biológica. Para ello, ha propuesto el Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente (PNUMA) y se ha convocado éste, a expertos en la temática, a fin de establecer un reglamento jurídico llamado Convenio sobre Diversidad Biológica, aprobado en 1992. En 1993, 168 países, entre ellos México, firmaron dicho convenio; el cual se le delegó a la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) para atender dos objetivos estratégicos: 1) proteger y conservar la biodiversidad y 2) valorar la biodiversidad (CONABIO, 2012). Para el caso particular de los recursos fitogenéticos nativos, en el año 2002 se crea el SINAREFI, con la finalidad de participar en dos objetivos estratégicos de la CONABIO: la conservación y manejo *in situ* y *ex situ*, y utilización sustentable (Ramírez-Galindo *et al.*, 2016).

También instituciones de investigación como el Colegio de Postgraduados generan información científica para el agroecosistema con papayo. Todos los componentes mencionados anteriormente, convergen para un mismo objetivo, promover el manejo, el aprovechamiento, la utilización y la conservación sustentable del recurso fitogenético nativo de *C. papaya*, y de esta manera evitar la pérdida de la diversidad existente en México.

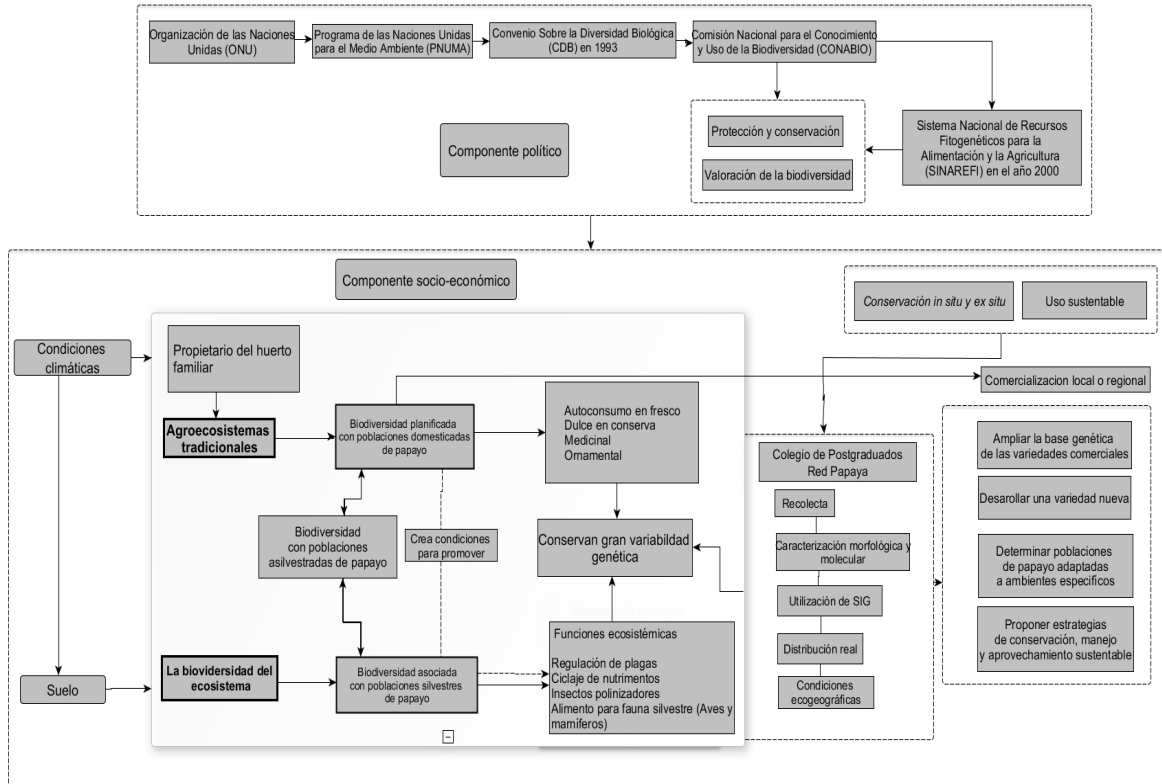


Figura 1. Modelo conceptual del agroecosistema con papayo nativo. Adaptado de Vandermeer y Perfecto (1995).

A partir de lo anterior, se define biodiversidad y variedad.

Biodiversidad se compone de los vocablos: bio que significa vida; diversidad a la variación entre y dentro. También conocida como diversidad biológica que incluye las diferencias genéticas dentro de cada especie; por ejemplo, entre las variedades de cultivos y las razas de ganado. En este caso los cromosomas, el ADN y los genes determinan la singularidad de cada individuo, población y especie (SCDB, 2010). Existen otras definiciones de biodiversidad a diferentes niveles de estudio. Sin embargo, el presente documento hace referencia a la expresión fenotípica del individuo atribuida a los procesos evolutivos, geográficos, domesticación y centro de orígenes (Hidalgo, 2003), entre otras causas.

La CONABIO (2000) define a la biodiversidad como el grado de variación entre los organismos vivos y los complejos ecológicos que ocurren. Se refiere al número diferente de categorías que se expresan a múltiples niveles, desde los genes hasta los ecosistemas terrestres, acuáticos y marinos.

Una variedad es aquella planta que el ser humano ha manejado mediante el control de la polinización, y con base en la selección y mejoramiento. En México, las variedades cultivadas son la Maradol Roja, Maradol Amarilla y alguna Hawaiiiana Red Lady. La ‘Maradol Roja’ se ha sembrado comercialmente aproximadamente desde el año 1990, misma que ha desplazado paulatinamente a las poblaciones nativas (ASERCA, 1999). La FAOSTAT (2009) señala que una variedad es una agrupación de plantas dentro de un taxón botánico único del rango más bajo conocido, que se define por la expresión reproducible de sus características distintivas y otras de carácter genético. También, una variedad son poblaciones genéticamente heterogéneas derivadas por el método de Selección Masal a partir de cualquier material, independientemente del sistema de reproducción. Una variedad puede ser tradicional local o comercial (Cubero, 2008).

Variedad comercial o cultivar se entiende como el conjunto de plantas cultivadas que se distinguen de otras por determinados caracteres (morfológicos, fisiológicos, citológicos, químicos, entre otros), y cuya planta mantiene sus caracteres distintivos independientemente de su modo de reproducción (Cubero, 2008). Cultivar es una contracción de las palabras inglesas *cultivated variety* y se abrevia cv., o simplemente enmarcado entre apóstrofes (Sociedad Española de Ciencias Hortícolas, 1999).

4.2. Importancia de *C. papaya*

Debido a la importancia económica, social y ambiental de *C. papaya*, ésta se cultiva preponderantemente en regiones tropicales y subtropicales, a una altitud desde el nivel del mar hasta los 1500 msnm, ya sea en los huertos familiares o plantaciones comerciales (Lim, 2012). Es una especie, de la cual todas las partes de la planta (fruto, tallo, hoja, semilla y raíz) se aprovechan para diversos fines (Krishna *et al.*, 2008; Vij y Prashar, 2015).

4.2.1. Económica

En México, la producción de papaya, independientemente de la variedad, fue de 712 917 t en el año 2012, lo que permitió situar al país como el sexto productor mundial, después de India, Brasil, Indonesia, República Dominicana y Nigeria. Sin embargo, ocupa el primer lugar como país exportador; para el mismo año exportó 108 425 t de fruto a los mercados de EUA y Canadá, con un valor de \$ 63,267.00 miles de dólares (FAOSTAT, 2012). De igual manera, la FAOSTAT señala que la exportación de papaya incrementó en un 44.8% del año 2000 al 2012. Lo anterior, evidencia una demanda creciente por parte de los mercados consumidores, y que existe una oportunidad económica y de mercado para el país. No obstante, existe alta dependencia de la papaya ‘Maradol’, la cual representa el 96.4% de la producción nacional; mientras que las nativas como la ‘Cera Amarilla’, únicamente contribuyen con el 0.55% y el 3.0% la papaya Roja (SIAP, 2011). Para el establecimiento de una hectárea con papayo ‘Maradol’ se requieren aproximadamente \$ 100 000.0 pesos, pero la rentabilidad es alta dado que por cada peso invertido se recuperan \$ 2.74 pesos (Mirafuentes y Azpeitia, 2008; Sistema Producto Papaya, 2014).

Es elemental realizar estudios que propongan oportunidades de aprovechamiento de la diversidad genética con la que cuenta México y así desarrollar variedades con calidad comercial excelente, ya que en este cultivo se vislumbran expectativas de mercado y rentabilidad altas para el productor, la cual sería una oportunidad para el productor. (Vázquez *et al.*, 2008). Otra oportunidad es que el cultivo se siembra en 19 estados de México, los cuales en conjunto representan una superficie plantada con papayo de 17 512.60 ha y una superficie cosechada de 15 869.48 ha en el año 2015 (SIAP, 2015). Los principales estados productores de papayo en México son Veracruz, Oaxaca, Michoacán, Chiapas, Colima, Guerrero, Campeche, Yucatán y otros 11. Otra oportunidad del cultivo es la generación de empleos y derrama económica para miles de familias. Al respecto, Mandujano (1998) menciona que para el establecimiento y manejo de una hectárea con papayo, se requieren entre 150 y 250 jornales por año. Es decir, si en el país la superficie plantada con papayo fue de 16 254.35 ha en el 2012; para ello, se requirieron 3 250 870.0 jornales (considerando un promedio de 200 jornales), aunque cada vez en las plantaciones comerciales la producción es más tecnificada.

4.2.2. Social

Los pobladores de las diversas culturas que conservan a *C. papaya* desempeñan un papel importante en la diversificación de usos y en los nombres comunes. Por ejemplo, se le conoce como Malakaw, Lawkaw, Teng Ton en Tailandia; Lechosa en Venezuela; Maman en Argentina; fruta Bomba en Cuba; Mamao o Mamoeiro en Portugal, Brasil, Angola, Mozambique, Cabo Verde y Timor Oriental; Papayer, Papaw en África, Australia y Jamaica; mientras que en Panamá y México se conoce como Olocoton; aunque en otros países de habla hispana se le conoce como Melón Zapote, Lechosa, Papaya (fruto), Papayo

o Papayero (planta), fruta Bomba, Mamón o Mamona (Teixeira *et al.*, 2007). En algunas regiones indígenas de México se le conoce como Papaya Cimarrona, Zapote, Zonzapote, Chichput, Papaya de los Pájaros, Papayita de Monte y Oreja de Mico (Badillo, 1971).

En relación con los usos, de manera general, el principal uso del fruto es para el consumo en fresco, ya sea para su comercialización en el mercado local, regional, nacional o internacional. La papaya en madurez comestible es rica en antioxidantes como la Vitamina A, B, B₁₂, C, D y E, macro y micro minerales (hierro, manganeso, zinc, cobre, boro, calcio, fósforo, potasio, calcio, magnesio, sodio), proteínas (0.6%), licopeno (variedades con pulpa roja) y ayuda en los procesos de digestión (Mandujano, 1998; FAOSTAT, 2000; Wall, 2006; Wall y Tripathi, 2014). Según Wall y Tripathi (2014), el tipo de variedad, condiciones edafoclimáticas, labores culturales, índice de madurez de cosecha, condiciones de almacenamiento y tratamientos poscosecha influyen en la diferenciación de la calidad nutrimental del fruto.

En la industria alimentaria, el fruto se usa para la elaboración de jugos, bebidas tónicas, jarabes, dulce en conserva, jaleas, conservas y mermeladas. Asimismo, se ha producido vino de papaya sin conservadores químicos, es decir, para el consumo inmediato o conservación en refrigeración (Idise y Ofiyai, 2011). El fruto inmaduro se consume como ensalada después de hervirse y como hortaliza en guisos, sopas y curries. Este último se utiliza como una especia debido a la naturaleza aromática del fruto y hojas del papayo (Pandit *et al.*, 2016). También las flores, particularmente las masculinas, se consumen como hortalizas en el sureste de Asia. Adicionalmente, Martínez (1959) indica que las flores tienen un aroma agradable, las cuales sirven para elaborar perfumes. Las hojas jóvenes son usadas como hortalizas, al vapor, y se comen como si fueran espinacas;

además, se usan como especias (Lim, 2012). Las hojas deshidratadas se pulverizan para preparar té y tabaco. En África, principalmente en la Costa de Marfil el té se emplea para tratar enfermedades de las vías urinarias. Asimismo, en Ghana, dicho té se utiliza para aliviar problemas estomacales, y como purgante (Teixeira *et al.*, 2007). El tabaco se usa para aliviar el asma (Saran y Choudhary, 2013).

Lim (2012) señala que las semillas pulverizadas sirven como especias y se utilizan principalmente en la preparación de albóndigas. Dosis de 20 a 30 g de semillas pulverizadas mezcladas con miel sirve como medicamento antihelmíntico (Martínez, 1959).

Las semillas poseen 18 aminoácidos (ácido glutámico, arginina, prolina, ácido aspártico, tirosina, lisina, entre otros) que se localizan principalmente en la sarcotesta. También las semillas contienen aceite, desde el 16.1% en estado fisiológico inmaduro, hasta el 26.8% en el estado fisiológico maduro; este aceite se emplea en la industria cosmética (Saran y Choudhary, 2013).

El tallo también tiene aplicaciones. Por ejemplo, su parénquima central (médula) contiene 94.08 % de agua, 0.63 % de proteína, 0.12 % de grasa, 2.06 % de carbohidratos, 1.0 % de fibra y 2.11 % de cenizas; con la médula se elaboran conservas (Martínez, 1959). Este mismo autor añade que, la médula contiene el 94.08 % de agua, 0.63 % de proteína, 0.12 % de grasa, 2.06 % de carbohidratos, 1.0 % de fibra y 2.11 % de cenizas.

El látex del fruto inmaduro, debido al contenido de proteasas como la papaína, quimopapaína, caricaina (proteasa omega) y glicil-endopeptidasa (proteasa IV) es estudiado en su estructura y modo de acción (El Moussaoui *et al.*, 2001). El latex se encuentra en todas las partes de la planta se puede encontrar látex, pero en mayor cantidad en el fruto

verde (OGTR, 2008). De todas las proteasas, la papaína es la más utilizada en la industria alimenticia y farmacéutica por su potencialidad (OGTR, 2008); por ejemplo, ésta se usa como ablandador de carnes y en la industria cervecera para la clarificación de la cerveza (Mandujano, 1998; FAOSTAT, 2000; Wall y Tripathi, 2014).

Scheldeman *et al.* (2011) reportan el uso de la papaína en la elaboración de estimulantes o reactivos para las vacunas. Así, un desarrollo tecnológico, ha sido la elaboración de estas vacunas y su aplicación al ganado bovino vía intravenosa antes del sacrificio, con la finalidad de que la carne se ablande (Huffman *et al.*, 1967; Morton, 1987). Saran y Choudhary (2013) reportan que esta enzima se emplea para tratar úlceras, disolver las membranas de la difteria, reducir la inflamación y la fiebre; además, sirve como adherente después de una cirugía. La papaína se usa para tratar la lana de los animales y la seda antes de teñirse, también en la elaboración de gomas de mascar. Asimismo, se aplica sobre el hígado del atún antes de la extracción del aceite, haciéndolo más rico en Vitamina A, B, B₁₂ y D (Salunke y Desai, 1984; Morton, 1987). De la misma forma, se usa en la industria del curtido de cueros de animales, del caucho y la textil (Morin, 1967; Renneberg, 2007).

En México, *C. papaya* está asociada al componente social, quien le ha conferido varios usos tradicionales y nombres comunes a través del tiempo (Cuadro 2). Es decir, la especie tiene un antecedente cultural amplio, ya que el ser humano ha estado en estrecha relación con la especie por miles de años. Por tanto, el conocimiento empírico del ser humano sobre ésta es tan amplio, que debe de rescatarse y aprovecharse para incorporarlo en el ámbito científico. Por ejemplo, en términos culturales cabe recalcar que la cultura Maya empleó a *C. papaya* como alimento desde la época prehispánica (siglo XVI), donde la gente la sembraba en sus sistemas tradicionales (alrededor de 16 especies nativas). Otro uso

prehispánico fue el ablandamiento de la carne de forma empírica; los indígenas mexicanos enredaban la carne en hojas del papayo y también le añadían pedazos de fruto inmaduro a dicha carne (Renneberg, 2007).

Hasta el momento, de las poblaciones silvestres y asilvestradas se desconocen los diversos usos o no se tienen registros. Rescatar y documentar estos usos puede permitir revalorar o recuperar la importancia del papayo en la cultura de México en diversas regiones.

Cuadro 1. Nombres y usos tradicionales del papayo (*C. papaya*) en México.

Región/Estado	Nombre común	Nombre en lengua indígena	Uso (s)	Parte de la planta que se usa	Referencia
Sureste de San Luis Potosí	-	Ochonitli (Nahuatl), Utzum (Huasteco)	-	-	Martínez, 1978
Morelos	-	Papoya	-	-	Martínez, 1978
Santiago Mihuatlán, Puebla	Papaya	-	Alimento, medicinal, tutores en los cultivos	-	Granados-Sánchez <i>et al.</i> , 2004
Coatzingo, Jolalpan, Tulcingo del Valle, Tecamatlán, Epatlán, Tehuiztzingo, Venustiano Carranza, Huehuetlán el Chico, Puebla	Papaya	-	Medicinal	Látex, hojas, semillas y fruto	Jiménez, 2011
Nayarit	-	Tzipi	-	-	Martínez, 1978
Oaxaca	-	Dungué	-	-	Martínez, 1978
Chiapas	Papaya de monte	Otzo, tapalapa	-	-	Martínez, 1978
Chiapas	Papaya, Papaya de monte	-	Alimenticio, bebida, industrial, medicinal, ornamental, alimento para fauna silvestre	-	Mariaca, 2012
Veracruz	Papayito cimarrón	Tutun-chichi	-	-	Martínez, 1978
Ranchería Corregidora, Centro, Tabasco	Papaya	-	Medicinal	-	Gómez, 2012
Nacajuca, Tabasco	Papaya	Te 'papaya	Comestible y medicinal	-	Guzmán <i>et al.</i> , 2012

Cuadro 2. Continuación...

Región/Estado	Nombre común	Nombre en lengua indígena	Uso (s)	Parte de la planta que se usa	Referencia
Tapotzingo, Nacajuca, Tabasco	Papaya	Papaya'	Bajar de peso, estreñimiento, parásitos.	Savia, semillas, fruto	Magaña <i>et al.</i> , 2010
Tabasco	Papaya oreja de mico, papaya, papaya amarilla, papaya cimarrona, papaya criolla, papaya criolla grande, papaya mamey, papaya savia, papayita	-	Alimenticio, medicinal	-	Mariaca, 2012
Yucatán	Papaya de pájaro	Ch'ich'put, chich-put, put (Maya)	-	-	Martínez, 1978
Taxco, Guerrero	Papaya	-	Estreñimiento	Fruto	Urióstegui-Flores, 2015
Campeche, Yucatán, Quintana Roo	Papaya	Puut (Maya)	-	-	Flores, 2012
Península de Yucatán	Papaya	Chich puut (Maya)	Alimenticio	Fruto	Caballero, 1992

4.2.3. Ecológica

Las poblaciones silvestres de *C. papaya* son parte de la cadena trófica de los ecosistemas, ya que es fuente de alimento para pequeños mamíferos, aves, e insectos polinizadores (Badillo, 1971). Es decir, favorecen la existencia de fauna silvestre la cual contribuye a dispersar las semillas y el polen. Al respecto, Chavez-Pesqueira y Núñez-Farfán (2016) afirman que las aves y pequeños mamíferos dispersan las semillas de las poblaciones silvestres al consumir sus frutos. Además, es alimento y a la vez promueven la conservación de los polinizadores, sobre todo aquellas poblaciones de *C. papaya* de polinización cruzada. Se ha reportado que el valor económico global aportado a la

agricultura por los polinizadores cada año es del 9.4 % de la producción agrícola mundial; por ejemplo, en 2005 se estimó un valor de 153 000 millones de euros (FAOSTAT, 2007). Abrol (2012) menciona que algunos polinizadores del papayo son los lepidópteros (mariposas, polilla esfinge), abejas, colibrís y ciertas aves.

Además, el tallo de esta especie funciona como un bioadsorbente de metales pesados provenientes de las aguas residuales de las industrias (Teixeira *et al.*, 2007).

4.3. Centro de origen y distribución de *C. papaya*

Por centro de origen se entiende una zona geográfica donde una especie, ya sea domesticada o silvestre adquirió por primera vez sus propiedades distintivas (FAOSTAT, 2009). En el caso de *C. papaya*, la cual es originaria de América Tropical, principalmente del norte de Centroamérica y sur de México (Morton, 1987; Manshardt y Zee, 1994; Badillo, 2000; Fuentes y Santamaría, 2014); es decir, es nativa de la región conocida como Mesoamérica. Su existencia data desde 1535 en Centroamérica, donde en Nicaragua la conocían como “Olocotón” (Medina, 1980). A partir del siglo XVI, cuando los españoles llegaron a dicha región, dispersaron las semillas de la planta a otras regiones tropicales y subtropicales del mundo como América del Sur, Cuba, Puerto Rico, Bahamas, Bermuda, oeste de India y Filipinas. Para el año 1800, *C. papaya* se distribuyó abundantemente en varias islas del Pacífico Sur y Hawaii. Aproximadamente en el año 1959, se estaba cultivando en los huertos familiares o en escala comercial pequeña en el sur y centro de Florida (Morton 1987; Storey, 1987; Nakasone y Paull, 1998; Fuentes y Santamaría, 2014). De acuerdo con Nakasone y Paull (1998) las condiciones adecuadas para su distribución

son entre 23° latitud norte (LN) y 23° latitud sur (LS), mismas que permiten un crecimiento y desarrollo adecuado del papayo. Sin embargo, los pobladores han extendido su cultivo en regiones de hasta los 32° LN y 32° LS (Lim, 2012).

Las especies de *C. papaya* tanto silvestres como domesticadas se distribuyen en la vertiente del Golfo de México, desde Tamaulipas hasta la Península de Yucatán; en la vertiente del Pacífico que incluye a los estados de Baja California Sur, Nayarit, Jalisco, Colima, Guerrero, Oaxaca y Chiapas; en la región central del país se localiza en San Luis Potosí, Estado de México y Puebla; se encuentra desde el nivel del mar hasta los 1500 msnm (Badillo, 1971). Las plantaciones comerciales con papayo ‘Maradol’ se encuentran en los estados de Baja California Sur, Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero, Oaxaca y Chiapas, los cuales corresponden a la vertiente del Pacífico. Por la vertiente del Golfo de México se localizan en Tamaulipas, Veracruz, Tabasco, Campeche y la Península de Yucatán. Además, en el Estado de México, Morelos, San Luis Potosí y Puebla (SIAP, 2015). En todos estos estados, dicha variedad se siembra extensivamente a partir del año 1990 y ha desplazado paulatinamente a las variedades nativas (ASERCA, 1999; Soriano-Melgar *et al.*, 2016).

4.4. Variedades mejoradas de *C. papaya*

Storey (1987) reporta que las únicas variedades verdaderas son la Solo de Hawaii, la ‘Improved Petersen’ de Australia, la ‘Betty’ de Florida, y posiblemente la ‘Hortus Gold’ de Sudafrica. Estas deben su continua existencia al hecho de que las semillas para cada generación se producen bajo condiciones controladas. Las características más sobresaliente de estas variedades se describen a continuación. Las variedades Solo son las más importantes por su estabilidad derivada de una endogamia continua, mismas que son de

Hawai y fueron introducidas de las Islas Barbados en 1910 por Garrit P. Wilder (Storey, 1987). La ‘Improved Petersen’ proviene de poblaciones dioicas, con frutos pequeños (≈ 600 g), esféricos y amarillos; sembrada en Australia. La ‘Blue Solo’ de frutos de tamaño medio con calidad buena, y la ‘Betty’ de una población dioica con porte bajo y frutos precoces, tamaño medio y pulpa aceptables; ambos sembrados en Florida (EUA) La variedad Hortus Gold procedente de poblaciones dioicas, produce frutos redondos u ovalados, peso de 0.5 a 1.5 kg, pulpa amarilla, espesa y firme; siendo cultivada en Sudáfrica. (Agustí, 2010) (Cuadro 1). La ventaja de las poblaciones dioicas es que el tamaño, la forma y la apariencia del fruto son más uniformes y estables, porque las flores femeninas no revierten su sexo como las ginodioicas (Jiménez *et al.*, 2014). Algunas de las variedades dioicas que tienen importancia comercial son las Hortus Gold, Honey Gold, Sunnybank, Híbrido No. 5, Cariflora, Co1 y Co2 (Chan, 2009).

Otras variedades son la Khaek-Dam y la Maradol; la primera es ginodioica con frutos alargados, alrededor de 1.2 kg, pulpa roja, SST de 10.6% y sembrada en Tailandia; mientras que, la ‘Maradol’ es originaria de Cuba, ginodioica con frutos de 1.5 kg de peso, pulpa roja y SST de 10 a 11 °Brix. Esta variedad se siembra comercialmente en México y Sudamérica (Chan, 2009). Además, se han realizado cruces entre variedades verdaderas y tradicionales locales, a saber: el Instituto de Investigación y Desarrollo Agrícola de Malasia desarrolló el híbrido ginodioico llamado ‘Eksotika’, el cual es una cruce de Sunrise Solo (progenitor recurrente) \times una variedad local Subang 6 (progenitor no recurrente). Tal genotipo presenta frutos en forma de coco (palmera), pulpa roja-anaranjada, peso de 600 a 800 g, SST entre 13 y 14 °Brix y un rendimiento anual de 50 a 60 t ha⁻¹ (Chan, 2007).

El auge de los programas de mejoramiento inició a partir de 1910 con la introducción de la variedad Solo a Hawaii, donde se desarrollaron variedades para muchas partes de mundo, aunque otras provienen de la selección estricta que realizan los agricultores (Chan, 2009).

Como se mencionó anteriormente, México depende fuertemente de la ‘Maradol’ por sus atributos señalados arriba y sus frutos se exportan hacia los mercados de EUA y Canadá (FAOSTAT, 2012). Sin embargo, dicha situación conlleva a la vulnerabilidad genética del cultivo ante las plagas y enfermedades (Mirafuentes y Azpeitia, 2008). Aunado a esto, se ha documentado que las exportaciones mundiales de papaya disminuirán en el futuro debido a que el incremento del rendimiento no ha compensado completamente la pérdida de la superficie cosechada (Evans y Ballen, 2012).

Ante esta situación, además de diversificar los mercados consumidores de este fruto, investigadores mexicanos y empresas particulares han registrado híbridos y variedades de papayo. Así el Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias registró el híbrido Azteca, mientras que el Centro de Investigación Científica registró las variedades Chakput y Kanput, AC; y la empresa Papaya Seed la ‘Lenia’. Dichos genotipos están registrados en el Catálogo Nacional de Variedades Vegetales del Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas (SNICS) y los tres primeros cuentan con el título de obtentor (SNICS, 2016).

Aun cuando se han desarrollado muchas variedades en el mundo, los consumidores tienen ciertas preferencias. Para fines de exportación, los mercados de EUA, Europa y China prefieren frutos pequeños del grupo Solo y el híbrido Eksotika; en tanto que los mercados locales en Malasia prefieren aquellos medianos de la ‘Sekaki’ (ginodioica) (Chan, 2009).

Es decir, entre y dentro de países existen mercados consumidores que están cambiando sus preferencias de consumo por ciertos atributos como la dimensión del fruto.

Cuadro 2. Características de las principales variedades ginodioicas del grupo Solo.

Característica	Variedad				
	Kapoho	Higgins	Waimanalo	Sunrise	Sunset*
Peso de fruto (g)	400-500	400-500	400-1200	400-600	350-450
Sólidos solubles totales (%)	15-16	16-17	15-16	14-15	15-17
Color de pulpa	Amarilla	Amarilla	Amarilla	Roja	Roja
Rendimiento (kg árbol ⁻¹)	17-20	30-35	35-40	-	-

*Adaptado de Chan (2009).

4.5. Genética del sexo de *C. papaya*

La hipótesis más conocida, es que la genética de la determinación sexual puede considerarse como herencia monogénica que engloba tres alelos: M, M^H y m para masculino, hermafrodita y femenino, respectivamente. Las combinaciones de los dominantes MM, MM^H, M^HM^H, son letales para los cigotos que lo reciben. Todos aquellos masculinos y hermafroditas son heterocigotos sexuales. Los genotipos sexuales pueden representarse como Mm, M^Hm y mm para masculino, hermafrodita y femenino, respectivamente (Storey, 1987).

4.5.1. Tipo de flor de *C. papaya*

Storey (1953) menciona que las flores de papayo son estaminadas, hermafroditas y pistiladas. Añade que se encuentran con frecuencia las formas teratológicas de flores hermafroditas, en las cuales uno o más estambres llegan a convertirse en carpeloides y adheridos al pistilo, dando lugar a frutos deformes.

Chan (2009) y Jiménez *et al.* (2014) señalan la clasificación siguiente:

Tipo I. Flores femeninas que carecen de estambres y tienen cinco pétalos libres y un ovario superior redondo. A diferencia de las hermafroditas, las femeninas son completamente estables y sus flores no manifiestan a revertir el sexo por las fluctuaciones ambientales.

Tipo II. También conocida como flor hermafrodita pentandra, y se caracteriza por mostrar la flor con cinco estambres funcionales y un ovario globoso con cinco aristas. En casos severos, los cinco estambres se transforman completamente en carpelos, y la flor resultante se asemeja a una flor femenina con un ovario redondo y con al menos pétalos libres a lo largo de su longitud.

Tipo III. Flor hermafrodita (carpeloidía) que tiene de seis a nueve estambres funcionales y un ovario irregular con aristas. Aunque la tendencia a producir flores carpeloides está ligada fuertemente con el componente genético (Storey, 1953); también las temperaturas bajas, contenido alto de humedad del suelo, contenido alto de nitrógeno favorecen a esta condición.

Tipo IV. Flor hermafrodita (elongada) o perfecta, que tiene 10 estambres funcionales y un ovario alargado.

Tipo V. Son flores masculinas (estaminadas) y tienen únicamente 10 estambres funcionales. El ovario es completamente ausente, y se agrupan en una inflorescencia. La disposición de los estambres en este tipo de flores es el mismo que las hermafroditas, es rodeado de un pistilo rudimentario. En algunos casos debido a causas genéticas o ambientales, algunas de las flores dominantes dentro de la misma inflorescencia puede

haber pistilos desarrollados completamente, resultando una flor hermafrodita o masculina llevándola a un fenotipo con frutos.

4.6. Caracterización morfológica de *C. papaya*

La variabilidad genética, expresada en características visibles, se puede medir a través de descriptores morfológicos tanto cualitativos como cuantitativos. También se encuentran aquellos de interés agronómico o de calidad, y éstos, en conjunto con los morfológicos se les denomina descriptores morfoagronómicos (Hidalgo, 2003). A la fecha éstos se siguen utilizando por ser un método tradicional, de uso fácil y costo económico bajo; además, generan resultados valiosos para caracterizar la diversidad de *C. papaya* al detectar diversidad genética tanto en variedades tradicionales locales como en comerciales (Castellen *et al.*, 2007). Así, en los países de Costa Rica, Brasil, India, Kenia, Nigeria y Tailandia se ha caracterizado la diversidad morfoagronómica de *C. papaya*; los resultados indican diversidad amplia en características relacionadas con la planta (número de nudos al primer fruto, longitud y altura a la fructificación, pigmentación del tallo y tipo de hábito de crecimiento), fruto (tamaño, relación diámetro del fruto/ diámetro de la cavidad central, volumen del fruto, número, rendimiento, forma, color de epidermis y de pulpa, forma de cavidad central y °Brix), hoja (color y longitud del peciolo, forma del bordo foliar, longitud, ancho, forma, color y relación longitud del peciolo/ longitud de la hoja) e inflorescencia (longitud del pedúnculo, relación longitud/diámetro, dimensión de la flor) (Ocampo *et al.*, 2006; Castellen *et al.*, 2007; Coppens d'Eeckenbrugge *et al.*, 2007; Singh y Kumar, 2010; Asudi *et al.*, 2010; Aikpokpodion, 2012; Sompak *et al.*, 2014). Entonces, es elemental explorar la diversidad existente, ya que si no se cuenta con ella, es necesario implementar otras acciones como la introducción y el intercambio de genotipos sobresalientes de papayo (Alonso *et al.*, 2007).

Por ejemplo, la Universidad Agraria La Molina, Perú comenzó la caracterización de la morfología del papayo en 1964, recolectando 40 accesiones de papayo de diferentes regiones del mundo e introdujo tres de Brasil, tres de México y dos líneas de ‘Solo’ de Hawaii, para posteriormente realizar una evaluación de dicho germoplasma e iniciar un programa de mejoramiento genético así como un banco de germoplasma (Morton, 1987).

En México, los trabajos sobre diversidad fenotípica que incluyen poblaciones nativas de *C. papaya*, se han realizado en el sur del estado de Yucatán, en donde se reporta que las plantas femeninas de las poblaciones silvestres miden 5 m de altura y producen 70 frutos con peso entre 20 y 35 g (Fuentes y Santamaría, 2014). En ese mismo estado, Vázquez *et al.* (2014) evaluaron la variación morfoagronómica de las progenies F₁ y F₂ derivadas de genotipos de papayo silvestre × ‘Maradol’, encontrando mayor variación fenotípica en número de flores por nudo, número de frutos por nudo, número de frutos por planta, altura de planta y altura al primer fruto dentro de las F₁ y F₂. Soriano-Melgar *et al.* (2016) al recolectar la diversidad de frutos de papayos de Baja California Sur, únicamente reportaron el peso del fruto (1.6 kg). Hernández (2013) al caracterizar morfológicamente 20 accesiones de papayo nativas de los estados de Veracruz, Campeche y Baja California Sur, encontró diversidad amplia en las características del fruto como diámetro, longitud, diámetro de cavidad central, grosor de pulpa, sólidos solubles totales, longitud del pedúnculo y color en el fruto; así también como para la altura a la primera flor y número de nudos en la planta. Kim *et al.* (2002) reportan resultados similares al determinar las relaciones genéticas de 63 accesiones de papayo provenientes de diferentes regiones del mundo, incluyendo de Centroamérica y México. Estos autores encuentran que las accesiones Mexicana No. 2 y UH728 se posicionaron en dos grupos diferentes, indicando

que existe diversidad genética alta en las regiones donde se originó *C. papaya* (Centroamérica y México).

No obstante, tales descriptores, principalmente los de naturaleza cuantitativa están influenciados por el ambiente (Sudha *et al.*, 2013). Además, caracterizar un gran número de genotipos con la medición de muchos descriptores incrementa los costos de evaluación y el tiempo; entonces, la eliminación de descriptores no ocasiona pérdida de información (Oliveira *et al.*, 2012).

4.7. Caracterización genética de *C. papaya*

Los marcadores moleculares no están influenciados por el ambiente y se pueden evaluar en cualquier fase de desarrollo de la planta e inclusive en diferente órgano (Kanchana-udomkan *et al.*, 2014). Además, son cuantitativos y se pueden reproducir en cualquier lugar, llegando a obtener resultados similares. Son altamente costosos y requieren de personal capacitado (Rentarúa, 2007). También, los marcadores moleculares son herramientas útiles para estudios de la diversidad genética de una colección biológica a nivel de isoenzimas o ADN (Chávez, 2003). Sin embargo, la invención de la técnica PCR (Reacción en Cadena de la Polimerasa) en el año 1990 permitió revolucionar el estudio del ADN, y por tanto existieron avances en el desarrollo de marcadores moleculares basados en ADN (Kanchana-udomkan *et al.*, 2014). Algunos de ellos son los RFLPs (Polimorfismos de la Longitud de los Fragmentos de Restricción), RAPDs (Polimorfismos de ADN Amplificados al Azar), AFLPs (Polimorfismos de Longitud de los Fragmentos Amplificados), ISSRs (Secuencias Repetidas Intersimples) y SSRs (Secuencias Simples Repetidas) o microsatélites; no obstante, los SSRs han ido ganando importancia en estudios

de recursos fitogenéticos, evolutivos, identificación de variedades y programas de mejoramiento (Kalia *et al.*, 2011; Asudi *et al.*, 2013). Además, se caracterizan por ser de alta reproducibilidad, herencia co-dominante, multi-alélicos, requieren cantidades mínimas de ADN y se consideran fáciles de usarse (Han y Ming, 2014). Asimismo, los SSR están distribuidos en abundancia a través del genoma y son ideales para construir mapas genéticos de alta densidad (Chen *et al.*, 2007), e integrar mapas genéticos, físicos y secuencias de genomas completos (Han y Ming, 2014).

En lo referente a la diversidad genética en papayo, Matos *et al.* (2013), con el uso de los SSRs han detectado diversidad genética baja en variedades tradicionales locales y comerciales del banco de germoplasma de Brasil; estos investigadores han concluido que el bajo número de alelos por locus (4.5) es típico de la especie. Ramos *et al.* (2012) mediante marcadores RAPDs e ISSRs registraron variabilidad genética baja entre las progenies de papayo derivadas de retrocruzas (BC, por sus siglas en inglés) con diferente grado de autofecundación controlada (S, por sus siglas en inglés). Ellos atribuyen que esta variabilidad puede deberse a que las progenies derivadas de BC1S3, BC2S2 y BC3S1 tenían un promedio de 90.62, 84.38 y 71.88 % de endogamia, respectivamente. Los mismos investigadores señalan que las variedades mejoradas muestran una variabilidad genética reducida, debido a que los programas de mejoramiento a través de los años han utilizado un 'pool' genético limitado. Matos *et al.* (2013) mediante marcadores SSRs evaluaron la diversidad genética de 96 accesiones de papayo provenientes de diferentes regiones del mundo y registraron una media de heterocigosidad observada de 0.20 y un coeficiente alto de endogamia de 0.58. Estos autores señalan que la endogamia es causada principalmente por la tendencia a seleccionar plantas hermafroditas para las generaciones venideras. En

cambio, Ocampo *et al.* (2007) con el uso de SSRs reportaron diversidad genética alta (heterocigosidad esperada= 0.69) en 72 accesiones de papayo procedentes de 13 regiones geográficas, en donde incluyeron materiales silvestres y domesticados de Costa Rica.

Estudios que incluyen poblaciones silvestres de *C. papaya* nativa de México, son los de Chávez-Pesqueira *et al.* (2014), quienes evaluaron el efecto de la fragmentación del hábitat de materiales silvestres en el sur de Veracruz utilizando marcadores SSRs; concluyeron que existe reducción de la diversidad genética (heterocigosidad esperada=0.66) en los lugares fragmentados en contraste con los que no lo están (heterocigosidad esperada=0.75). El otro estudio es el de Chavez-Pesqueira y Núñez-Farfán (2016), quienes determinaron la diversidad genética de 19 poblaciones silvestres en el sur-este de México con el uso de SSRs; además, registraron intervalos de heterocigosidad esperada (H_e) altos que van de 0.63 a 0.81, donde la población 8 (Santiago Astata, Oaxaca), la 5 (Tuxtlas, Veracruz) y la 19 (Cancún, Quintana Roo) mostraron diversidad genética menor a 0.6 de H_e . Según los autores el valor menor a 0.6 puede deberse a la fragmentación de sus hábitats.

5. LITERATURA CITADA

- Acosta, M. R., D. Nieto-Ángel, J. L. Domínguez-Álvarez, F. Delgadillo-Sánchez. 2001. Calidad y tolerancia en frutos de papaya (*Carica papaya* L.) a la inoculación del hongo *Colletotrichum gloeosporioides* Penz., en la postcosecha. Revista Chapingo Serie Horticultura 7:119-130.
- Aikpokpodion, P. O. 2012. Assessment of genetic diversity in horticultural and morphological traits among papaya (*Carica papaya* L) accessions in Nigeria. Fruits 67:173-187.
- ASERCA (Agencia de Servicios a la Comercialización y Desarrollo de Mercados Agropecuarios). 1999. La papaya, un mercado en expansión. Abriendo Surcos. 44 p.
- Asudi, G. O., F. K. Ombwara, F. K. Rimbeira, A.B. Nyende, E. M. Ateka, L. S. Wamocho, D. Shitanda, and A. Onyango. 2010. Morphological diversity of Kenyan papaya germoplasm. African Journal of Biotechnology 9: 8754-8762.

- Asudi, G. O., F. K. Ombwara, F. K. Rimberia, A. B. Nyende, E. M. Ateka, and L. S. Wamocho. 2013. Evaluating diversity among Kenyan papaya germoplasm using simple sequence repeat markers. *African Journal of Food, Agriculture, Nutrition and Development* 13: 7308-7321.
- Altieri, M. A. 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture Ecosystems and Environment* 74:19-31.
- Alonso, M. E., R. R. Ramos, y Y. Q. Tornet. 2007. Caracterización y evaluación de los recursos genéticos de papaya (*Carica papaya* L.). *Revista CitriFrut* 24: 38-42.
- Alonso, M., Y. Tornet, M. Aranguren, R. Ramos, K. Rodríguez, y M. C. R. Pastor. 2008. Caracterización de los frutos de cuatro cultivares de papaya del grupo Solo, introducidos en Cuba. *Agronomía Costarricense* 32:169-175
- Abrol, D. P. 2012. *Pollination Biology: Biodiversity Conservation and Agricultural Production*. Springer. New York. 792 p.
- Agustí, M. 2010. *Fruticultura*. 2a. edición. Mundi-Prensa. Madrid, España. 509 p.
- Ávila, R. C., E. García P., y G. Hernández S. 2009. Colecta Dirigida de los Recursos Fitogenéticos de *Carica papaya*. Resúmenes Ejecutivos: Ejercicio Fiscal 2009, Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas. Disponible en: <Http://www.sinarefi.org.mx/redes/resejec09papaya.pdf> (agosto 2017).
- Badillo, V. M. 1971. Monografía de la Familia Caricaceae. Asociación de Profesores. Maracay Venezuela. 221 p.
- Badillo, V. M. 2000. *Carica* L. vs *Vasconcella* St. Hil. (Caricaceae) con la rehabilitación de este último. *Ernstia* 10:74-79.
- Brown, J. E., J. M. Bauman, J. F. Lawrie, O. J. Rocha, and R. C. Moore. 2012. The structure of morphological and genetic diversity in natural populations of *Carica papaya* (Caricaceae) in Costa Rica. *Biotropica* 44: 179-188.
- Caballero, J. 1992. Maya homegardens: Past, present and future. *Etnoecológica* 1:35-54.
- Castellen, S. M., C. A. da Silva L., E. J. Oliverira., L. S. Monteiro F., y J. L. L. Dantas. 2007. Caracterização de accesos do banco activo de germoplasma de mamão por meio de análise multivariada. *Magistra* 19: 299-303.
- CONABIO (Comisión Nacional sobre Biodiversidad de México). 2000. *Estrategia Nacional sobre biodiversidad de México*. México. 103 p.
- CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). 2012. *Estrategia Mexicana para la Conservación Vegetal, 2012-2030*. México. 90 p.
- Coppens d'Eeckenbrugge, G., M. T. Restrepo, and D. Jiménez. 2007. Morphological and Isozyme characterization of common papaya in Costa Rica. *Acta Horticulturae* 740: 109-120.

- Cubero, J. I. 2008. Introducción a la Mejora Genética Vegetal. 2a. Ed. Mundi-Prensa. España. 567 p.
- Chan, Y. K. 2007. Stepwise priorities in papaya breeding. *Acta Horticulturae* 740:43-48.
- Chan, Y. K. 2009. Breeding Papaya (*Carica papaya* L.). *In*: Jain, S. M and P. M. Priyadarshan (Eds.). Breeding Plantation Tree Crops: Tropical Species. Springer. New York. pp:121-159.
- Chávez, J. L. 2003. Análisis estadístico de datos de caracterización morfológica. *In*: Franco, T. L., y R. Hidalgo (Eds.) Análisis Estadístico de Datos de Caracterización Morfológica de Recursos Fitogenéticos, vol 8. IPGRI, Colombia. pp: 72-77.
- Chávez-Pesqueira, M., P. Suárez-Montes, G. Castillo, and J. Núñez-Farfán. 2014. Habitat fragmentation threatens wild populations of *Carica papaya* (Caricaceae) in a lowland rainforest. *American Journal of Botany* 101: 1092-1101.
- Chávez-Pesqueira, M., and J. Núñez-Farfán. 2016. Genetic diversity and structure of wild populations of *Carica papaya* in Northern Mesoamerica inferred by nuclear microsatellites and chloroplast markers. *Annals of Botany* 118: 1293-1306.
- Chen, C., Q. Yu, S. Hou, Y. J. Li, M. Eustice, R. L. Skelton, O. Veatch, R. E. Herdes, L. Diebold, J. Saw, Y. Feng, W. Qian, L. Bynum, L. Wang, P. H. Moore, R. E. Paull, M. Alam, and R. Ming. 2007. Construction of Sequence-Tagged high-density genetic map of papaya for comparative structural and evolutionary genomics in brassicales. *Genetics* 177: 2481-2491.
- El Moussaoui, A., M. Nijs, C. Paul, R. Wintjens, J. Vincentelli, M. Azarkan, and Y. Looze. 2001. Revisiting the enzymes stored in the laticifers of *Carica papaya* in the context of their possible participation in the plant defense mechanism. *Cellular and Molecular Life Sciences* 58: 556-570.
- Evans, E. A., and F. H. Ballen. 2012. An overview of global papaya production, trade, and consumption. UF-IFAS Extension University of Florida. 6 p.
- FAOSTAT (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación). 2000. Manual de manejo postcosecha de frutas tropicales (papaya, piña, plátano, cítricos). Disponible en: http://www.fao.org/inpho_archive/content/documents/vlibrary/ac304s/ac304s00.htm (enero, 2017).
- FAOSTAT (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura). 2007. Biodiversidad Agrícola. 46 p. Disponible en: <ftp://ftp.fao.org/docrep/fao/010/i0112s/i0112s.pdf> (febrero, 2017).
- FAOSTAT (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura). 2009. Tratado internacional sobre los recursos fitogenéticos para la alimentación y la agricultura. Roma, Italia. 56 p.

- FAOSTAT (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura). 2012. Exportaciones/Productos por país. Disponible en: [Http://faostat3.fao.org/browse/rankings/commodities_by_country_exports/S](http://faostat3.fao.org/browse/rankings/commodities_by_country_exports/S) (abril 2017).
- FAOSTAT (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura). 2014. Anuario Estadístico de la FAO: la Alimentación y la Agricultura en América Latina y el Caribe. Santiago. 179 p.
- Flores, G. J. S. 2012. Diversidad florística, usos y origen de material genético de las especies de los huertos familiares de la Península de Yucatán. *In: El huerto familiar del sureste de México*. Secretaría de Recursos Naturales y Protección Ambiental del estado de Tabasco, México. pp: 149-175.
- Fuentes, G., and J. M. Santamaría. 2014. Papaya (*Carica papaya* L.): Origin, Domestication, and Production. *In: Ming, R., y P. H. Moore (Eds.). Genetics and Genomics of Papaya*. Springer, New York. pp: 3-15.
- García-Pérez, E., J. A. Villanueva-Jiménez, J. Villaboa-Arroniz, y G. López-Romero. 2010. Evolución del concepto de Agroecosistemas. *In: Memoria del simposio Agroecosistemas y territorialidad*. Colegio de Postgraduados. pp: 4-13.
- Granados-Sánchez, D., M. A. Hernández G., y G. F. López R. 2004. Estudio integral del Valle de Tehuacán-Cuicatlán: recursos genéticos de plantas. *In: Chávez-Servia, J. L., J. Tuxil, y D. I. Jarvis (Eds.). Manejo de la diversidad de los cultivos en los agroecosistemas tradicionales*. Instituto Internacional de Recursos Fitogenéticos, Cali, Colombia. pp: 97-109.
- Gómez, A. R. 2012. Plantas medicinales de una aldea de estado de Tabasco, México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 35: 43-49.
- Guzmán, S. G., E. S. López H. y M. Gispert C. 2012. Huertos familiares y estrategias de educación ambiental con chontales de Olcuatitlán, Nacajuca, Tabasco. *In: El huerto familiar del sureste de México*. Secretaría de Recursos Naturales y Protección Ambiental del estado de Tabasco, México. pp: 460- 486.
- Guarino, L., A. Jarvis, R. J. Hijmans, and N. Maxted. 2002. Geographic Information Systems (GIS) and the conservation and use plant genetic resources. *In: Engels, J. M. M., V. R. Ramanatha, A. H. D. Brown, M. T. Jackson (Eds.). Managing Plant Genetic Diversity*. IPCRI. pp: 387-404.
- Han, J., and R. Ming. 2014. Molecular genetic mapping of papaya. *In: Ming, R., and P. H. Moore (Eds.). Genetics and Genomics of Papaya, Plant Genetics and Genomics: Crops and Models* 10. Springer, New York. pp: 143-155.
- Hart, R. D. 1985. Conceptos básicos sobre Agroecosistemas. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica. 160 p.

- Hernández, S. G. 2013. Diversidad morfológica de accesiones de papayo (*Carica papaya* L.) provenientes de tres estados de México. Tesis para obtener el grado de Maestro en Ciencias. Colegio de Postgraduados, Veracruz, México. 83 p.
- Hidalgo, R. 2003. Variabilidad genética y caracterización de especies vegetales. *In*: Franco, T. L., y R. Hidalgo (Eds.) Análisis Estadístico de Datos de Caracterización Morfológica de Recursos Fitogenéticos, vol 8. IPGRI, Colombia. pp: 2-26.
- Huffman, D. L., A. Z. Palmer, J. W. Carpenter, J. F. Hentges, and R. L. Shirley. 1967. Effect of antemortem injection of sodium chloride, papain and papain derivatives on the tenderness of beef. *Journal of Animal Science* 26:285-289.
- Idise, O. E., and O. Ofiyai. 2011. Studies on wine production from pawpaw (*Carica papaya*). *Journal of Brewing and Distilling* 2: 56-62.
- Jiménez, M. A. 2011. Herbolaria Mexicana. Colegio de Postgraduados, México. 531 p.
- Jiménez, V.M., E. Mora-Newcomer, and M. V. Gutiérrez-Soto. 2014. Biology of the papaya plant. *In*: Ming, R., and P.H. Moore (Eds.). *Genetics and Genomics of Papaya*. Springer. New York. pp: 17-33.
- Kalia, R. K., M. K. Rai, S. Kalia, R. Singh, and A. K. Dhawan. 2011. Microsatellite markers: an overview of the recent progress in plants. *Euphytica* 177: 309-334.
- Kanchana-udomkan, C., R. Ford, and R. Drew. 2014. Molecular markers in papayas. *In*: Ming, R., and P.H. Moore (Eds.). *Genetics and Genomics of Papaya*. Springer. New York. pp: 355-375.
- Krishna, L. L., M. Paridhavi, and J. A. Patel. 2008. Review on nutritional, medicinal and pharmacological properties of papaya (*Carica papaya* Linn.). *Natural Product Radiance* 7: 364-373.
- Kim, M. S., P. H. Moore, F. Zee, M. M. M. Fitch, D. L. Steiger, R. M. Manshardt, R. E. Paull, R. A. Drew, T. Sekioka, and R. Ming. 2002. Genetic diversity of *Carica papaya* as revealed by AFLP markers. *Genome* 45:503-512.
- Lim, T. K. 2012. *Edible Medicinal and Non-Medicinal Plants*. Springer. New York. pp: 693-717.
- Lobo, B. L., C. M. Torres C., J. R. Martins P de M., R. de Belem N. A., and T. Abadie. 2003. Characterization of germoplasm according to environmental conditions at the collecting site using GIS-two case studies from Brazil. *Plant Gen. Newsletter* 135:1-11.
- Martínez, M. 1959. *Plantas Útiles de la Flora Mexicana*. Ediciones Botas. pp: 462-466.
- Martínez, M. 1978. *Catálogo de nombres vulgares y científicos de plantas mexicanas*. Fondo de Cultura Económica. pp: 1035.

- Manshard, R. M., and F. T. P Zee. 1994. Papaya germoplasm and breeding in Hawaii. *Fruit Varieties Journal* 48: 146-152.
- Mandujano, B. R. A. 1998. El papayo y su producción en México. *In: XI Curso Internacional de Actualización; Fruticultura Avanzada, Cultivo, Manejo y Exportación*. Fundación Salvador Sánchez Colín, CICTAMEX, S.C. México. pp: 86-106.
- Magaña, A. M. A., L. M. Gama C., y R. Mariaca M. 2010. El uso de las plantas medicinales en las comunidades Maya-Chontales de Nacajuca, Tabasco, México. *Polibotánica* 29:213-262.
- Mariaca, M. R. 2012. La complejidad del huerto familiar Maya en el sureste de México. *In: Mariaca, M. R (Ed.). El huerto familiar del sureste de México*. Secretaría de Recursos Naturales y Protección Ambiental del estado de Tabasco, México. pp: 7-97.
- Matos, E. L. S., E. J. Oliveira, O. N. Jesus, and J. L. L. Dantas. 2013. Microsatellite markers of genetic diversity and population structure of *Carica papaya*. *Annals of Applied Biology* 163: 298-310.
- Medina, J. C. 1980. Frutas Tropicais: 7 Mamão. Instituto de Tecnología de Alimentos-Governo do estado de Sao Paulo. 244 p.
- Mirafuentes, H. F., y A. Azpeitia M. 2008. ‘Azteca’, primer híbrido de papaya para el Trópico de México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 31: 291-293.
- Morin, C. 1967. Cultivo de frutales tropicales. *In: Morin, C (Ed.). El papayo*. Lima, Perú. pp: 231-288
- Morton, J. 1987. Papaya (*Carica papaya* L.). *In: J. F. Morton (Ed.). Fruits of warm climates*. Miami, Florida. pp: 336-346.
- Nakasone, H. Y., and R. E. Paull. 1998. Papaya. *In: Atherton, J., A. Rees (Ed.). Tropical Fruits: Crop Production Science in Horticulture*. CAB International, U.K. pp: 239-269.
- Ocampo, J., G. Coppens d’Eeckenbrugge, S. Bruyère, L. L. Bellaire, and P. Ollitrault. 2006. Organization of morphological and genetic diversity of Caribbean and Venezuelan papaya germoplasm. *Fruits* 61: 25-37.
- Ocampo, P. J., G. Coppens d’Eeckenbrugge, A. M. Risterucci, D. Dambier, and P. Ollitrault. 2007. Papaya genetic diversity assessed with microsatellite markers in germoplasm from the Caribbean region. *Acta Horticulturae* 740: 93-101.
- OGTR (Office of the Gene Technology Regulator). 2008. The biology of *Carica papaya* L. (papaya, papaw, paw paw). Australia. 55 p.
- Oliveira, E. J., V. B. O. Amorim, E. L. S. Matos, J. L. Costa, M. S. Castellen, J. G. Pádua, and J. L. L. Dantas. 2010. Polymorphism of microsatellite markers in papaya (*Carica papaya* L.). *Plant Mol. Biol. Rep.* 28: 519-530.

- Oliveira, E. J., N. L. Pereira D, and J. L. L. Dantas. 2012. Selection of morpho-agronomic descriptors for characterization of papaya cultivars. *Euphytica* 185: 253-265.
- ONU (Organización de las Naciones Unidas). 2014. Objetivos de Desarrollo del Milenio: Informe de 2014. 56p. Disponible en: <Http://www.un.org/es/millenniumgoals/pdf/mdg-report-2014-spanish.pdf> (enero, 2017).
- Pandit, T., M. Trivedi, R. Rajpali, and G. N Singh. 2016. Antimicrobial activity of curry leaves and papaya leaves against pathogenic strains. *Journal of Chemical and Pharmaceutical and Research* 8: 733-736.
- Parra-Quijano, M., D. Draper, E. Torres, and J. M. Iriondo. 2008. Ecogeographical representativeness in crop wild relative *ex situ* collections. *In: Maxted, N., B. V. Ford-Lloyd, S. P. Kell, J. M. Iriondo, M. E. Dulloo, and J. Turok (Eds.). Crop wild relative conservation and use.* CAB International. pp: 249-273.
- Parra-Quijano, M., J.M. Iriondo, and E. Torres. 2012. Review. Applications of ecogeography and geographic information systems in conservation and utilization of plant genetic resources. *Spanish Journal of Agricultural Research* 10: 419-429.
- Paz, L., and C. Vázquez-Yanes. 1998. Comparative seed ecophysiology of wild and cultivated *Carica papaya* trees from a tropical rain forest region in Mexico. *Tree Physiology* 18: 277-280.
- Pérez-Vázquez, A. 1995. El concepto de Agroecosistema: Definición y enfoques. Notas del curso Introducción al estudio de los Agroecosistemas Tropicales. 11 p.
- Saran, P. L., and R. Choudhary. 2013. Drug bioavailability and traditional medicaments of commercially available papaya: A review. *African Journal of Agricultural Research* 8: 3216-3223.
- Salunke, D. K., and Desai B. B. 1984. *Postharvest Biotechnology of Fruits.* CRC, Boca Raton, Florida, USA. Vol 2. pp: 18-36.
- Singh, K., and A. Kumar. 2010. Genetic variability and correlation studies in papaya under Bihar conditions. *Acta Horticulturae* 851:145-150.
- SIAP (Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera). 2011. Seguimiento oportuno de comercio exterior en economía. Consultado por producto. Disponible en: Http://w6.siap.gob.mx/comercio/con_producto.php (noviembre 2016).
- SIAP (Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera). 2015. Seguimiento oportuno de comercio exterior en economía. Consultado por Estado. Disponible en: <Http://www.siap.gob.mx/cierre-de-la-produccion-agricola-por-estado/> (enero 2016).
- Sistema Producto Papaya. 2014. Plan Rector Nacional Sistema Producto Papaya. Segunda fase: diagnóstico inicial. México. 40 p.

- Sompak, S., R. Siriyan, T. Nimkingrat, S. Chaikiattiyos, and U. Khumcha. 2014. Papaya (*Carica papaya*) germoplasm collection at Si Sa Ket Horticultural Research Center. *Acta Horticulturae* 1022:63-89.
- Soriano-Melgar, L. L. A., L. Alcara-Meléndez, M. Rodríguez-Álvarez, y S. Real-Cosío. 2016. Colecta y conservación *in vitro* y *ex situ* de recursos fitogenéticos de *Carica papaya* L. *Agroproductividad* 9: 28-32.
- Sociedad Española de Ciencias Hortícolas. 1999. Diccionario de Ciencias Hortícolas. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid, España. 603 p.
- Sudha, R., D. R. Singh, M. Sankara, S. Singh, V. Damodaran, and P. Simachalam. 2013. Genetic diversity analysis of papaya (*Carica papaya* L.) genotypes in Andaman Islands using morphological and molecular markers. *African Journal of Agricultural Research* 8: 5187-5192.
- SCDB (Secretaría del Convenio sobre la Diversidad Biológica). 2008. La Biodiversidad y la Agricultura: Salvaguardando la biodiversidad y asegurando alimentación para el mundo. Montreal, Quebec, Canadá. 56 p.
- SCDB (Secretaría del Convenio sobre la Diversidad Biológica). 2010. Perspectiva Mundial sobre la Diversidad Biológica 3. Montreal. 94 p.
- SCDB (Secretaría del Convenio sobre la Diversidad Biológica). 2014a. Estrategia Global para la Conservación Vegetal. CDB-ONU-UNEP. Las Palmas de Gran Canaria. 16p. Disponible en: <https://www.cbd.int/doc/publications/pc-brochure-es.pdf> (julio, 2016).
- SCDB (Secretaría del Convenio sobre la Diversidad Biológica). 2014b. La Diversidad Biológica Agrícola. Disponible en: <http://www.cbd.int/agro/whatis.shtml> (julio, 2016).
- Scheldeman, X., T. Kyndt, G. Coppens d'Eeckenbrugge, R. Ming, R. Drew, B. V. Droogenbroeck, P. V. Damme, and P. H. Moore. 2011. *Vasconcellea*. In: C. Kole (Ed.). *Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources, Tropical and Subtropical Fruits*. Springer. pp: 213-249.
- SNICS (Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas). 2016. Catálogo Nacional de Variedades Vegetales. Núm.9. Tlalnepantla, Edo. de México. 30 p.
- Storey, W. B. 1953. Genetics of the papaya. *The Journal of Heredity* 44:70-78.
- Storey, W. B. 1987. Papayo *Carica papaya* L. Mosqueda, V. R (Traductor). AGT Editor, S.A (Ed.). pp: 374-392.
- Ramos, H. C. C., M. G. Pereira, L. S. A. Gonçalves, A. P. C. G. Berilli, F. O. Pinto, and E. H. Ribeiro. 2012. Multivariate analysis to determine the genetic distance among backcross papaya (*Carica papaya*) progenies. *Genetics and Molecular Research* 11: 1280-1295.

- Ramírez-Galindo, J., J. G. Cruz-Castillo, C. Gallegos-Vázquez, M de la C. Espíndola-Barquera, R. Nieto-Ángel, C. H. Avendaño-Arrazate, J. L. Domínguez-Álvarez, A. Villegas-Monter, C. Ávila-Reséndiz, J. Arreola-Ávila, M. A. Armella-Villalpando, L. M. Hernández-Fuentes, J. S. Padilla-Ramírez, M. Betancourt-Olvera, J. L. Moreno-Martínez, y A. R. Méndez-Valverde. 2016. Conservación y aprovechamiento sostenible de frutales nativos de México. SNCIS-UACH. México. 139 p.
- Rodríguez, D., C. Marín, H. Quecan, y R. Ortiz. 2005. Áreas potenciales para colectas del género *Vasconcellea* Badillo en Venezuela. *Bioagro* 17: 11-15.
- Renneberg, R. 2007. *Biotechnology for Beginners*. Academic Press of Elsevier. München, Germany. 360 p.
- Rentaría, A. M. 2007. Breve revisión de los marcadores moleculares. *In*: Eguiarte, L. E., V. Souza, y X. Aguirre (Eds.). *Ecología Molecular*. SEMARNAT-CONABIO. México. pp: 541-571.
- Ruiz-Rosado, O. 2006. Enfoque de Sistemas y Agroecosistemas. *In*: López, B. O., S. I. Ramirez G, M. Ramirez G, G. Moreno B, A. E. Alvarado G (Eds.). *Agroecología y Agricultura Orgánica en el Trópico*. Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia. Universidad Autónoma de Chiapas. pp: 27-35.
- Ramos, H. C. C., M. G. Pereira, L. S. A. Goncalves, A. P. C. G. Berilli, F. O. Pinto, and E. H. Ribeiro. 2012. Multivariate analysis to determine the genetic distance among backcross papaya (*Carica papaya*) progenies. *Genetics and Molecular Research* 11 (2):1280-1295.
- Teixeira, J. A., Z. Rashid, D. Tan N, D. Sivakumar, A. Gera, M. Texeira S. J., and P. F. Tennant. 2007. Papaya (*Carica papaya* L.) biology and biotechnology. *Tree and Forestry Science and Biotechnology* 1:47-73.
- Urióstegui-Flores, A. 2015. Hierbas medicinales utilizadas en la atención de enfermedades del sistema digestivo en la ciudad de Taxco, Guerrero, México. *Revista de Salud Pública* 17: 85-96.
- Vandermeer, J., and J. Perfecto. 1995. *Breakfast of biodiversity: the truth about rainforest destruction*. Food First Books, Oakland. 185 p.
- Vázquez, G. E., Román A, y R. Ariza F. 2008. Fenología y unidades calor de genotipos de papayo en el sur de Tamaulipas, México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 31 (Núm. Especial 3): 45-48.
- Vázquez, C. M., M. J. L. Zavala, F. A. M. Contreras, F.G. Espadas, A.Y. Navarete, L. F.T. Sánchez, and J.M. Santamaría. 2014. New cultivars derived from crosses between commercial cultivar and a wild population of papaya rescued at its of origin. *J. Bot.* 2014: 1-10.

- Villegas, M. A., y A. Mora A. 2011 Avances de la fruticultura en México. Revista Brasileira de Fruticultura. Volumen especial, E: 179-186.
- Vij, T., and Y. Prashar. 2015. A review on medicinal properties of *Carica papaya* Linn. Asian Pacific Journal of Tropical Disease 5:1-6.
- Wall, M. M. 2006. Ascorbic acid, Vitamin A, and mineral composition of banana (*Musa* sp.) and papaya (*Carica papaya*) cultivars grown in Hawaii. Journal of Food Composition and Analysis 19:434-445.
- Wall, M. M., and S. Tripathi. 2014. Papaya Nutritional Analysis. *In*: Ming, R., and P. H. Moore (Eds.). Genetics and Genomics of Papaya. Springer. New York. pp: 377-390.
- Zeven, A. C. 1996. Results of activities to maintain landraces and other material in some european countries *in situ* before 1945 and what we may learn from them. Genetic Resources and Crop Evolution 43: 337-341.

CAPÍTULO I.

DISTRIBUCIÓN Y CARACTERIZACIÓN ECOGEOGRÁFICA DE *Carica papaya*

L. EN MÉXICO

RESUMEN

La distribución y variabilidad ecogeográfica de *Carica papaya* L. en México no se ha estudiado usando métodos multivariados y ecogeográficos. El objetivo del presente estudio fue determinar las variables ecogeográficas que contribuyen a la distribución de *C. papaya* y aquellas que determinan las zonas ecogeográficas en los accesos fueron colectados. Se obtuvieron datos de 671 registros de papayo provenientes de fuentes externas y de ejemplares pertenecientes a la colección de trabajo de *C. papaya*. Todos los registros fueron geo-referenciados para realizar la caracterización ecogeográfica mediante variables climáticas, geofísicas y edáficas, las cuales se analizaron mediante métodos multivariados y SIG. *C. papaya* se distribuye entre 15° y 27° de latitud norte, a una altitud de 2 a 2395.0 msnm, lo que evidencia su distribución amplia. *C. papaya* se distribuye en cuatro Grupos Ecogeográficos (GE); en general éstos presentan climas cálidos y muy cálidos con temperatura media anual mayor a 18 °C. No se encontraron registros de papayo en climas semifríos o fríos. La caracterización ecogeográfica del territorio (ELC maps) identificó 16 categorías ecogeográficas para *C. papaya*; en 15 de ellas se encontró presencia de registros. Las categorías 11 y 13 presentaron los ambientes adecuados para la conservación *ex situ*. Los GE y ELC maps, en la colección de trabajo de *C. papaya*, detectaron categorías representadas, sobrerrepresentadas y subrepresentadas. Once variables ecogeográficas definen la distribución de *C. papaya* en México, nueve climáticas y dos geofísicas.

Palabras clave: Zonas ecogeográficas, recursos fitogenéticos nativos, ELC maps.

DISTRIBUTION AND ECOGEOGRAPHIC CHARACTERIZATION OF *Carica papaya* L. IN MEXICO

ABSTRACT

The distribution and ecogeographic variability of *Carica papaya* L. in México has not been studied by using multivariate and ecogeographic methods. The objective of this study was to determine the ecogeographic variables that determine the distribution of *C. papaya* and those that determine the ecogeographic zones where the access were collected. Data was obtained from 671 papaya records from external sources and from specimens collected and belonging to the *C. papaya* collection. All records were georeferenced to perform a ecogeographic characterization using climatic, geophysical and edaphic variables, which were analyzed using multivariate methods and GIS. It was found that *C. papaya* is distributed between 15 ° and 27 ° North latitude, at an altitude of 2 to 2395.0 m asl, which shows a wide distribution. *C. papaya* is distributed in four Ecogeographic Groups (EG). In general, *C. papaya* was found in warm and very hot climates with an average annual temperature higher than 18 °C. No papaya records were found in semicold or cold climates. The ecogeographic characterization of the territory (ELC maps) identified 16 ecogeographic categories for *C. papaya*; in 15 of them were found specimens. Categories 11 and 13 presented the appropriate environmental conditions for *ex situ* conservation. The GE and ELC maps, for the work collection of *C. papaya*, detected categories represented, overrepresented and subrepresented. Eleven ecogeographic variables define the distribution of *C. papaya* in Mexico, nine climatic and two geophysical.

Key words: Ecogeographic zones, native genetic resources, ELC maps.

1.1. INTRODUCCIÓN

México está situado geográficamente en una zona de transición entre dos regiones biogeográficas, la neártica (Norteamérica) y la neotropical (Sudamérica y Centroamérica). El país presenta diversos climas debido a las condiciones topográficas y geológicas. Lo anterior ha favorecido la distribución, el endemismo, la riqueza de especies vegetales y animales, y la evolución de las mismas. Por ello, México es uno de los 17 países megadiversos del mundo (CONABIO, 1998; CONABIO, 2000).

En el Continente Americano se reportan entre 60 000 y 70 000 especies vegetales superiores (FAOSTAT, 1992), de las cuales la diversidad de frutales nativos se estima en 1 100 especies, incluidas en 66 familias y en 22 géneros (IPGRI, 2002). México presenta gran diversidad de especies vegetales introducidas y nativas. De estas últimas, se siembran 50 especies destacando por su importancia social, económica y ecológica el papayo (*Carica papaya* L.) (Lépiz y Rodríguez, 2006; Abrol, 2012).

C. papaya pertenece a la familia Caricaceae con seis géneros y 35 especies (Fuentes y Santamaría, 2014), sobresaliendo el género *Carica*. Éste incluye únicamente a la especie *C. papaya*, la cual es originaria del norte de Centroamérica y sur de México; asimismo, el papayo se ha dispersado a Sudamérica y otras partes del mundo debido a su importancia económica y diversidad de usos (Badillo, 1971; Fuentes y Santamaría, 2014).

El papayo es una planta herbácea perenne que alcanza una altura de 10 m y tiene una longevidad máxima de 20 años, excepto para las variedades mejoradas (Jiménez *et al.*, 2014). Se desarrolla adecuadamente entre las latitudes 23° N y 23° S; pero, se ha reportado también su presencia hasta los 32° N y 32° S (Lim, 2012). Se desarrolla en regiones con temperatura media anual de 21 a 33 °C y precipitación anual de 1200 mm (Nakasone y Paull, 1998; Chan, 2009).

C. papaya es un recurso fitogenético de gran importancia en la seguridad alimentaria, económica y ecológica (Abrol, 2012; Bioversity International, 2013). Sin embargo, presenta un grado menor de erosión genética (Da Fonseca *et al.*, 2006) por lo que es importante la implementación de estrategias para su conservación en México. En éste país existen poblaciones silvestres y domesticadas de *C. papaya* (Manshardt y Zee, 1994). Dentro de estas últimas, están las variedades nativas y las introducidas. Las primeras, corresponden a la ‘Cera Amarilla’, ‘Mamey’ y ‘Coco’, entre otras; y la ‘Maradol’, introducida de Cuba (INFOASERCA, 1999). Las nativas han sido desplazadas por variedades mejoradas Maradol (Soriano-Melgar *et al.*, 2016). Por ejemplo, esta última se siembra con fines comerciales en México, la cual representa el 96.4 % de la producción nacional, y el 3.6 % corresponde solo a las nativas (SIAP, 2011). La ‘Maradol’ es susceptible a factores bióticos y abióticos porque requiere de un manejo tecnificado (Fuentes y Santamaría, 2014).

En contraste, las variedades nativas y poblaciones silvestres de *C. papaya* son un germoplasma no aprovechado, pero pueden contener genes de resistencia a factores bióticos y abióticos por lo que podrían ser de utilidad para los fitomejoradores (Coppens d’Eeckenbrugge *et al.* 2007). Así, se ha reportado que el germoplasma silvestre crece en

condiciones abióticas extremas, principalmente de precipitación y temperatura (Fuentes y Santamaría, 2014), y pudieran poseer características sobresalientes debido a su adaptación a esas condiciones ambientales, las cuales se pueden georreferenciar y evaluarse intraspecíficamente mediante caracterizaciones ecogeográficas, con el apoyo de los Sistemas de Información Geográfica (SIG) y métodos multivariados (Parra-Quijano *et al.*, 2008).

Una herramienta incluida en el SIG CAPFITOGEN (Parra-Quijano *et al.*, 2015), es el mapa de caracterización ecogeográfica del territorio (ELC map, por sus siglas en inglés) que busca la representación de los escenarios adaptativos posibles de una especie en una zona determinada. También, permiten la obtención de la representatividad ecogeográfica de las colecciones *ex situ* dado que está basada en la caracterización de los sitios de recolecta del germoplasma (Parra-Quijano *et al.*, 2012).

Algunos investigadores han empleado los SIG y métodos multivariados para la caracterización ecogeográfica de los recursos fitogenéticos (Scheldeman *et al.*, 2007; Fresnedo-Ramírez y Orozco-Ramírez, 2013; Martínez-Villagomez *et al.*, 2016) utilizando información de fuentes externas (herbarios, literatura científica, bases de datos, etc.) y de recolectas de germoplasma en el campo. Parra-Quijano *et al.* (2008), Parra-Quijano *et al.* (2012), y Marinoni *et al.* (2015) además de las caracterizaciones ecogeográficas, evaluaron la representatividad ambiental en colecciones de germoplasma *ex situ* a través de los ELC maps. Todas estas investigaciones se han realizado para contribuir a la generación de estrategias de nuevas recolectas, conservación y aprovechamiento de la biodiversidad de especies vegetales.

También los SIG han permitido priorizar áreas estratégicas de conservación y aportado información para el diseño de políticas públicas de conservación de los recursos fitogenéticos (Moreira-Muñoz, 1996; Guarino *et al.*, 2002).

En México, el Sistema Nacional de Recursos Fitogenéticos para la Alimentación y la Agricultura (SINAREFI) estableció la Red de Papaya en el año 2008 (http://www.sinarefi.org.mx/redes/red_papaya.html#cajaAnte). Es Por ello que en los últimos años se han realizado 222 recolectas de *C. papaya* nativa, para su análisis detallado sobre distribución, y caracterización ecogeográfica, morfológica y genética, que generará información valiosa para la conservación *ex situ* y el aprovechamiento futuro de la diversidad existente en México. Por tanto, el objetivo de este estudio fue determinar las variables ecogeográficas que contribuyen a la distribución de *C. papaya* y aquellas que determinan las zonas ecogeográficas en donde está presente.

1.2. MATERIALES Y MÉTODOS

1.2.1. Distribución geográfica

A partir de fuentes externas (herbarios, bases de datos electrónicas y literatura científica) se recopiló información de presencia de *C. papaya*, con la finalidad de elaborar una base de datos en Microsoft Excel®. Dicha base incluyó: datos taxonómicos como familia, género, epíteto específico y autor de la especie; datos geográficos como país, estado, municipio, localidad, altitud, latitud y longitud; y datos curatoriales como nombre del recolector, nombre del determinador y nombre de la colección. Los herbarios nacionales consultados fueron: IE-XAL, Instituto de Ecología, AC, Xalapa; HUAP, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla; J. Rzedowski, Universidad Autónoma de Querétaro; MEXU,

Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México; CHAPA, Colegio de Postgraduados; CICY, Centro de Investigación Científica de Yucatán, AC; CIIDIR-OAX, Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional en Oaxaca; JES-UACH, Universidad Autónoma de Chapingo; ECOSC-H, El Colegio de la Frontera Sur en Chiapas; CIQR, El Colegio de la Frontera Sur en Quintana Roo; UCAM, Universidad Autónoma de Campeche; CIQRO, Centro de Investigaciones en Quintana Roo; SLPM, Isidro Palacios de la Universidad Autónoma de San Luis Potosí. Las bases de datos internacionales consultadas fueron: Tropicos® del *Missouri Botanical Garden* y *Global Biodiversity Information Facility* (Tropicos, 2015; GBIF, 2015). La monografía de Badillo (1971), la guía florística de Villavicencio y Pérez (2005) y el artículo de Soriano-Melgar *et al.* (2016) corresponden a la literatura científica.

Los registros de *C. papaya* carentes de datos geográficos fueron geo-referenciados mediante el programa de cómputo Google Earth versión 7.1.2. La base de datos de Excel® concentró información de 820 registros; posteriormente dicha base fue depurada para eliminar aquellos duplicados o que carecían de información suficiente, resultando un total de 449 registros. Además, se generó otra base de datos en Microsoft Excel® con información de datos de pasaporte correspondientes a 222 ejemplares de *C. papaya*, recolectados en diferentes regiones del país (hábitat silvestre y huertos familiares) por los integrantes de la Red de Papaya del SINAREFI, durante los años de 2009 a 2013. Estos ejemplares se depositaron en la colección de trabajo con *C. papaya* nativa del Colegio de Postgraduados, Campus Veracruz (CP-CV). El 100 % de estas recolectas están caracterizadas morfológicamente *in situ*. El Cuadro 1.1 presenta una muestra de los datos de pasaporte de cinco recolectas, que son una representación de las demás. Para corroborar

las coordenadas correctas de dichos registros, se utilizaron las capas (*shapefile*) de la división política estatal de México (CONABIO, 2005), municipios (INEGI, 2000) y localidades (INEGI, 2010) en formato vectorial, con el apoyo del SIG Diva-Gis versión 7.5 (Hijmans *et al.*, 2005).

Cuadro 1.1. Ejemplo de los datos de pasaporte que se incluyeron de las diversas recolectas de *C. papaya* nativas de México.

No. de la recolecta	Estado	Municipio	Localidad	Latitud N*	Longitud O*	Altitud (msnm)
113	Oaxaca	Santa María Colotepec	Playa Zicatela	15.86	-97.06	29
8	Veracruz	Zongolica	Piedras Blancas	18.66	-96.92	1060
58	Veracruz	Chicontepepec	Acatitla	20.97	-98.21	561
29	Tamaulipas	Gómez Farías	Gómez Farías	23.04	-99.17	573
14	Baja California Sur	La Paz	San Bartolo	24.12	-110.31	40

*Coordenadas geográficas en grados decimales. El orden de las recolectas está con base en la latitud.

1.2.2. Caracterización ecogeográfica

Se registraron 30 variables climáticas, edáficas y geofísicas, tanto cuantitativas como categóricas para cada registro de *C. papaya* (Cuadro 1.2). Del total de variables, 22 fueron cuantitativas y ocho categóricas. De las cuantitativas, 19 se obtuvieron de la base de datos *WorldClim Global Climate GIS database* (Hijmans *et al.*, 2005). Algunos valores de altitud se obtuvieron mediante el programa de cómputo Google Earth, mientras que aquellos de las recolectas se geo-referenciaron con un geoposicionador satelital (GPS) marca Garmin eTrex. Las variables categóricas como tipo de clima (García, 1998), tipo de suelo (INIFAP-CONABIO, 1995), uso de suelo y vegetación (INEGI, 2011), tipo de vegetación (CONABIO, 2001), pH, materia orgánica, conductividad eléctrica y densidad aparente del

suelo (SEMARNAT-CP, 2003) se recopilaron de los mapas digitales en formato vectorial utilizando Diva-Gis versión 7.5 (Hijmans *et al.*, 2005).

Cuadro 1.2. Variables climáticas, geofísicas y edáficas utilizadas para la caracterización ecogeográfica de *C. papaya* en México.

Variable (Unidad de medida)	Acrónimo	Fuente
Temperatura media anual* (°C)	Bio1	Worldclim
Intervalo de las temperaturas medias diurnas* (°C)	Bio2	Worldclim
Isotermalidad*	Bio3	Worldclim
Estacionalidad de la temperatura* (%)	Bio4	Worldclim
Temperatura máxima del mes más cálido* (°C)	Bio5	Worldclim
Temperatura mínima del mes más frío* (°C)	Bio6	Worldclim
Intervalo de la temperatura anual* (Bio5-Bio6) (°C)	Bio7	Worldclim
Temperatura media del trimestre más lluvioso* (°C)	Bio8	Worldclim
Temperatura media del trimestre más seco* (°C)	Bio9	Worldclim
Temperatura media del trimestre más cálido* (°C)	Bio10	Worldclim
Temperatura media del trimestre más frío* (°C)	Bio11	Worldclim
Precipitación anual* (mm)	Bio12	Worldclim
Precipitación del mes más húmedo* (mm)	Bio13	Worldclim
Precipitación del mes más seco* (mm)	Bio14	Worldclim
Estacionalidad de la precipitación* (%)	Bio15	Worldclim
Precipitación del trimestre más lluvioso* (mm)	Bio16	Worldclim
Precipitación del trimestre más seco* (mm)	Bio17	Worldclim
Precipitación del trimestre más cálido* (mm)	Bio18	Worldclim
Precipitación del trimestre más frío* (mm)	Bio19	Worldclim
Tipo de clima [¶]	Bio20	García (1998)
Altitud* (m snm)	Bio21	Google Earth y directamente en el campo
Latitud* (°)	Bio22	Google Earth y directamente en el campo
Longitud* (°)	Bio23	Google Earth y directamente en el campo
Uso de suelo y vegetación [¶]	Bio24	INEGI (2011)
Tipo de vegetación [¶]	Bio25	CONABIO (2001)
Tipo de suelo [¶]	Bio26	INIFAP-CONABIO (1995)
pH [¶]	Bio27	SEMARNAT-COLPOS (2003)
Materia orgánica [¶] (%)	Bio28	SEMARNAT-COLPOS (2003)
Conductividad eléctrica [¶] (dS m ⁻¹)	Bio29	SEMARNAT-COLPOS (2003)
Densidad aparente [¶] (g cm ⁻³)	Bio30	SEMARNAT-COLPOS (2003)

*Variables cuantitativas, [¶]variables categóricas.

1.2.3. Análisis de los datos

A partir de las coordenadas de cada sitio de recolección y mediante el programa de cómputo Diva-Gis se generó un mapa de puntos de *C. papaya* que se convirtió en una capa vectorial (*shapefile*) (Hijmans *et al.*, 2005). Posteriormente, se llevó a cabo una prueba de Chi-cuadrada ($P \leq 0.05$) para comparar las frecuencias observadas (datos de presencia de la

colección de trabajo con *C. papaya* nativa) y esperadas (datos de fuentes externas más la colección de trabajo) (Hijmans *et al.*, 2000; Marinoni *et al.*, 2015).

En la caracterización ecogeográfica de *C. papaya*, a partir de las 30 variables registradas se seleccionaron 15. Para tal efecto, a partir de la matriz de correlaciones (Rawlings, 1988) se realizó un análisis de componentes principales (ACP) para obtener los valores y vectores propios, los cuales junto con una gráfica de Gabriel (1971), permitieron la visualización de la correlación entre variables y la magnitud de cada una de ellas (Pla, 1986). Ésto, a fin de detectar colinealidad eliminando aquellas con un coeficiente de correlación mayor de 0.7. Previo al ACP los datos fueron estandarizados a media 0 (cero) y varianza 1. Asimismo, se efectuó otro ACP a partir de la matriz de correlaciones de los promedios de las 15 variables seleccionadas para determinar el peso relativo de aquellas variables que influyen en la distribución de la especie en estudio. Posteriormente, se realizó un análisis de agrupamiento jerárquico de mínima varianza de Ward empleando la distancia de Gower (1971) para obtener las similitudes ecogeográficas entre grupos. El número ideal de estos grupos se definió con base en los estadísticos de Pseudo F (SAS, 2002).

Adicionalmente, se desarrollaron los mapas de la caracterización ecogeográfica del territorio (ELC map) de México para *C. papaya*, siguiendo la metodología incluida en el software CAPFITOGEN de Parra-Quijano *et al.* (2015). El ELC map se construyó con tres componentes ecogeográficos: variables climáticas, 19; variables geofísicas, 3; y variables edáficas, 4. Sumando un total de 26 variables. ELC map emplea un análisis de agrupamiento por cada componente y determina objetivamente el número de grupos adecuado. Se eligió el método de agrupamiento de partición alrededor de los medoides por ser el más preciso (Parra-Quijano *et al.*, 2015). De esta manera se obtuvieron dos grupos con las variables climáticas, dos con las geofísicas y cuatro con las edáficas. Estos grupos

de cada componente se combinaron para generar 16 categorías ecogeográficas o escenarios presentes en el territorio de México (2 climáticas × 2 geofísicas × 4 edáficas= 16). Asimismo, se evaluó la representatividad ecogeográfica de la colección de trabajo en estudio mediante la obtención de las frecuencias por categoría del ELC map, de acuerdo con la metodología de Marinoni *et al.* (2015).

También, por grupo ecogeográfico (GE) se evaluó la representatividad ecogeográfica de la colección de trabajo. Para ello se obtuvieron las frecuencias relativas de los datos de presencia de dicha colección y aquellos de las fuentes externas. Para tal efecto, se aplicó una prueba de Chi-cuadrada ($P \leq 0.05$) dentro de grupo ecogeográfico, a fin de determinar si la distribución de las frecuencias es proporcional (Parra-Quijano *et al.*, 2015).

1.3. RESULTADOS

1.3.1. Distribución de *C. papaya*

Los 671 registros de *C. papaya* se distribuyeron en 25 estados de México entre los intervalos 15° en Chiapas y 27° en Chihuahua de latitud norte, y entre 87° en Quintana Roo y 112° en Baja California Sur de longitud oeste (Figura 1.1). Del total de registros, el 36.8 % correspondió a los estados de Tamaulipas, Veracruz y Tabasco pertenecientes a la costa del Golfo; el 24.6 % se localizó principalmente en Guerrero, Oaxaca y Chiapas, que pertenecen a la costa del Pacífico; el 23.0 % a la Península de Yucatán, que incluye los estados de Campeche, Yucatán y Quintana Roo; y el 15.6 % se distribuyó en 16 estados (con 1 a 22 registros por estado); de estos estados, Chihuahua, Sinaloa, Colima, Michoacán, Nuevo León y Zacatecas presentaron menos de dos registros (Figura 1.1).

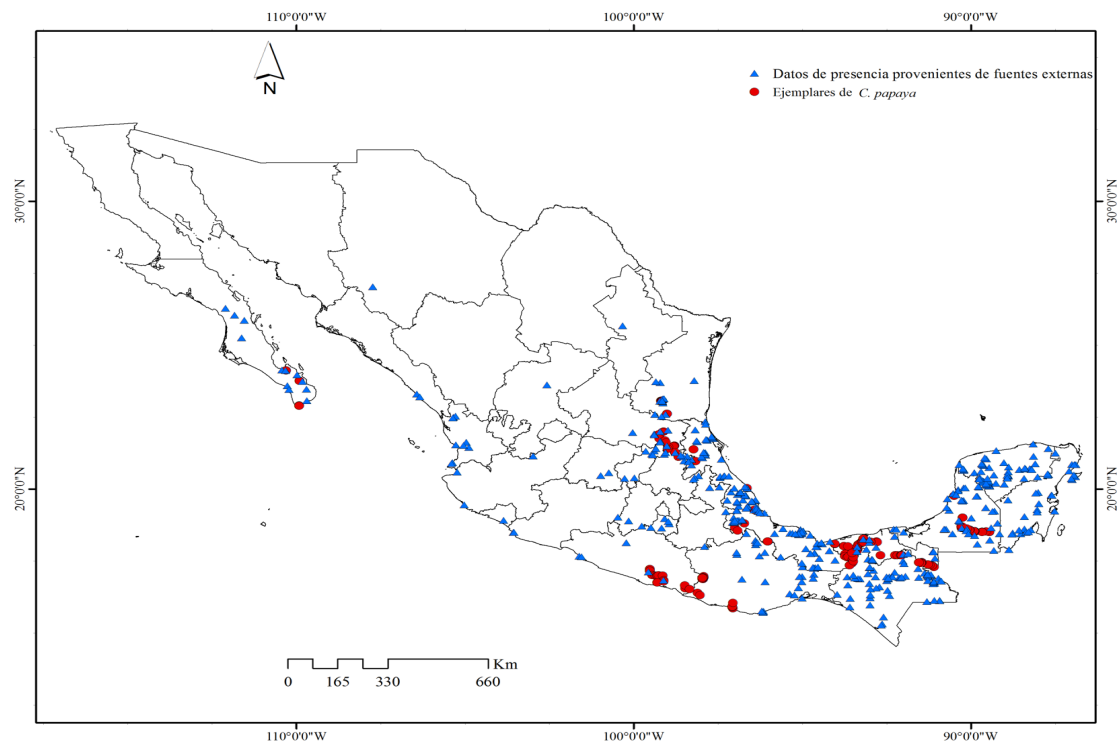


Figura 1.1. Mapa de puntos de los sitios de recolecta de *C. papaya* en México, con base en datos de presencia de fuentes externas y de la colección de trabajo del CP-CV.

1.3.2. Comparación de las frecuencias observadas *versus* esperadas

La distribución de las frecuencias mostró patrones diferentes en los grupos ecogeográficos para cada fuente de datos; lo cual quedó evidenciado en la Figura 1.1.

La prueba de Chi-cuadrada reveló un buen ajuste de los datos de la colección de trabajo con papayo nativo con respecto a la distribución de las frecuencias esperadas ($P < 0.000000$); esto confirma lo que plantea Marinoni *et al.* (2015) al indicar que la probabilidad de las frecuencias esperadas *vs* observadas tiene que ser $P < 0.05$.

1.3.3. Caracterización ecogeográfica

1.3.3.1. Selección de variables

Con base en la gráfica de Gabriel se seleccionaron 15 de 30 variables ecogeográficas analizadas. Las variables correlacionadas con otras fueron Bio5, Bio8, Bio10, Bio11,

Bio13, Bio14, Bio16 y Bio19; mientras que la Bio3, Bio24, Bio26, Bio29, Bio28 y Bio30 aportaron poca variabilidad a cada componente ($r < 0.4$) y por ello se descartaron (Figura 1.2). La longitud (Bio23) es una variable geofísica, pero tuvo escasa relevancia en la distribución de *C. papaya* (Nakasone y Paull, 1998; Lim, 2012) por lo que se eliminó.

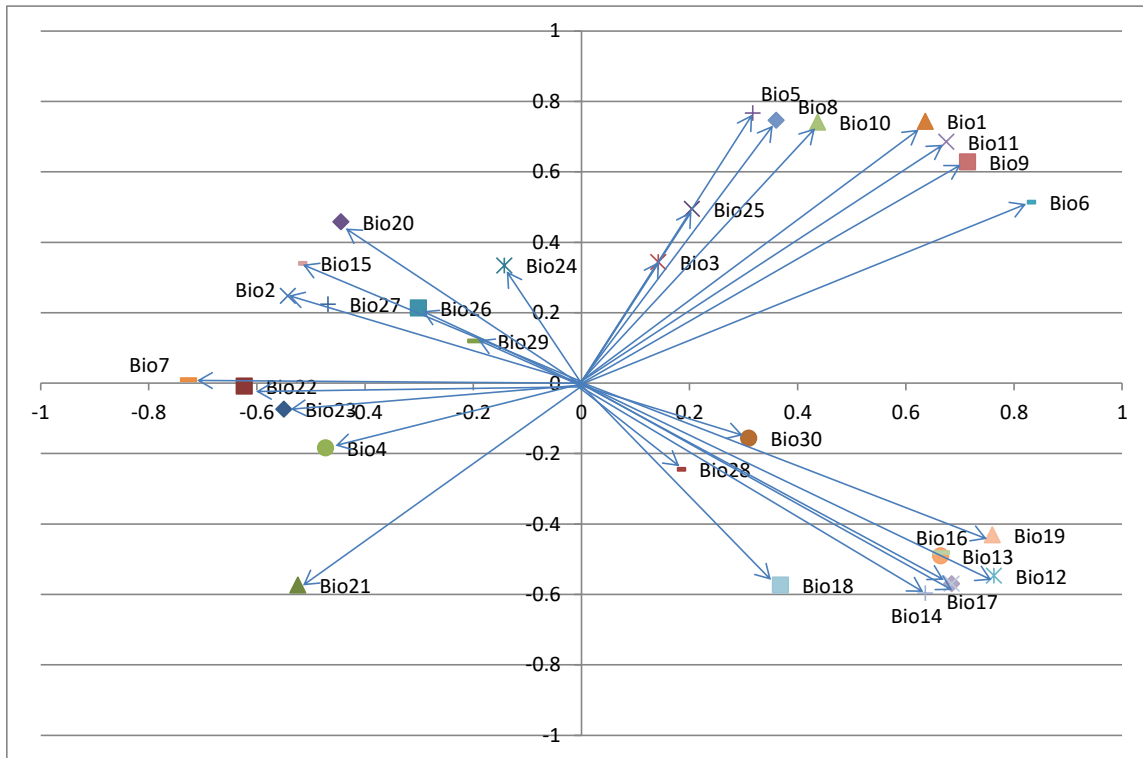


Figura 1.2. Diagrama de Gabriel mostrando los coeficientes de correlación y la magnitud de las variables ecogeográficas en 671 registros de *C. papaya*. Los acrónimos se muestran en el Cuadro 1.2.

1.3.3.2. Análisis de componentes principales

El ACP evidencia que la distribución de *C. papaya* está determinada por 11 variables ecogeográficas, las cuales están contenidas en los tres primeros componentes principales (CP). Estos CP explicaron el 72.1 % de la variación ambiental total (Cuadro 1.3). Las variables que contribuyeron al CP1 son cuatro de clima y una geofísica. En el CP2 las de

mayor importancia a la variación explicada fueron cuatro de clima; para el CP3, una de clima y una geofísica.

Cuadro 1.3. Vectores y valores propios y proporción de la variación explicada de 15 variables evaluadas en 671 registros de *C. papaya*, con base en su componente principal (CP).

Variable (Unidad de medida)	CP1	CP2	CP3
Temperatura media anual (°C)	-0.288 (-0.7)	0.334 (0.6)	0.149 (0.2)
Intervalo de las temperaturas medias diurnas (°C)	0.250 (0.6)	0.190 (0.3)	-0.320 (-0.5)
Estacionalidad de la temperatura (%)	0.241 (0.6)	-0.136 (-0.2)	0.497 (0.7)
Temperatura mínima del mes más frío (°C)	-0.384 (-0.9)	0.222 (0.4)	0.05 (0.1)
Intervalo de la temperatura anual (°C)	0.357 (0.8)	0.027 (0.0)	0.062 (0.1)
Temperatura media del trimestre más seco (°C)	-0.327 (-0.8)	0.299 (0.5)	0.035 (0.1)
Precipitación anual (mm)	-0.276 (-0.6)	-0.339 (-0.6)	-0.085 (-0.1)
Estacionalidad de la precipitación (%)	0.206 (0.5)	0.252 (0.5)	-0.286 (-0.4)
Precipitación del trimestre más seco (mm)	-0.248 (-0.6)	-0.371 (-0.7)	0.147 (0.2)
Precipitación del trimestre más cálido (mm)	-0.110 (-0.3)	-0.370 (-0.7)	0.077 (0.1)
Tipos de clima	0.168 (0.4)	0.300 (0.6)	0.116 (0.2)
Altitud (msnm)	0.240 (0.6)	-0.233 (-0.4)	-0.429 (-0.6)
Latitud (°)	0.283 (0.7)	-0.028 (-0.1)	0.456 (0.7)
Tipos de vegetación	-0.111 (-0.3)	0.284 (0.5)	0.094 (0.1)
pH	0.199 (0.5)	0.110 (0.2)	0.295 (0.4)
Valor propio	5.4	3.3	2.1
Variación explicada (%)	36.1	22.0	14.0

Entre paréntesis se muestra el coeficiente de correlación de la variable con el CP.

1.3.3.3. Grupos Ecogeográficos (GE) del análisis de conglomerados

Se definieron cuatro GE diferentes a una distancia de Gower de 0.018 en el dendrograma (Figura 1.3), de acuerdo al procedimiento estadístico de Pseudo F.

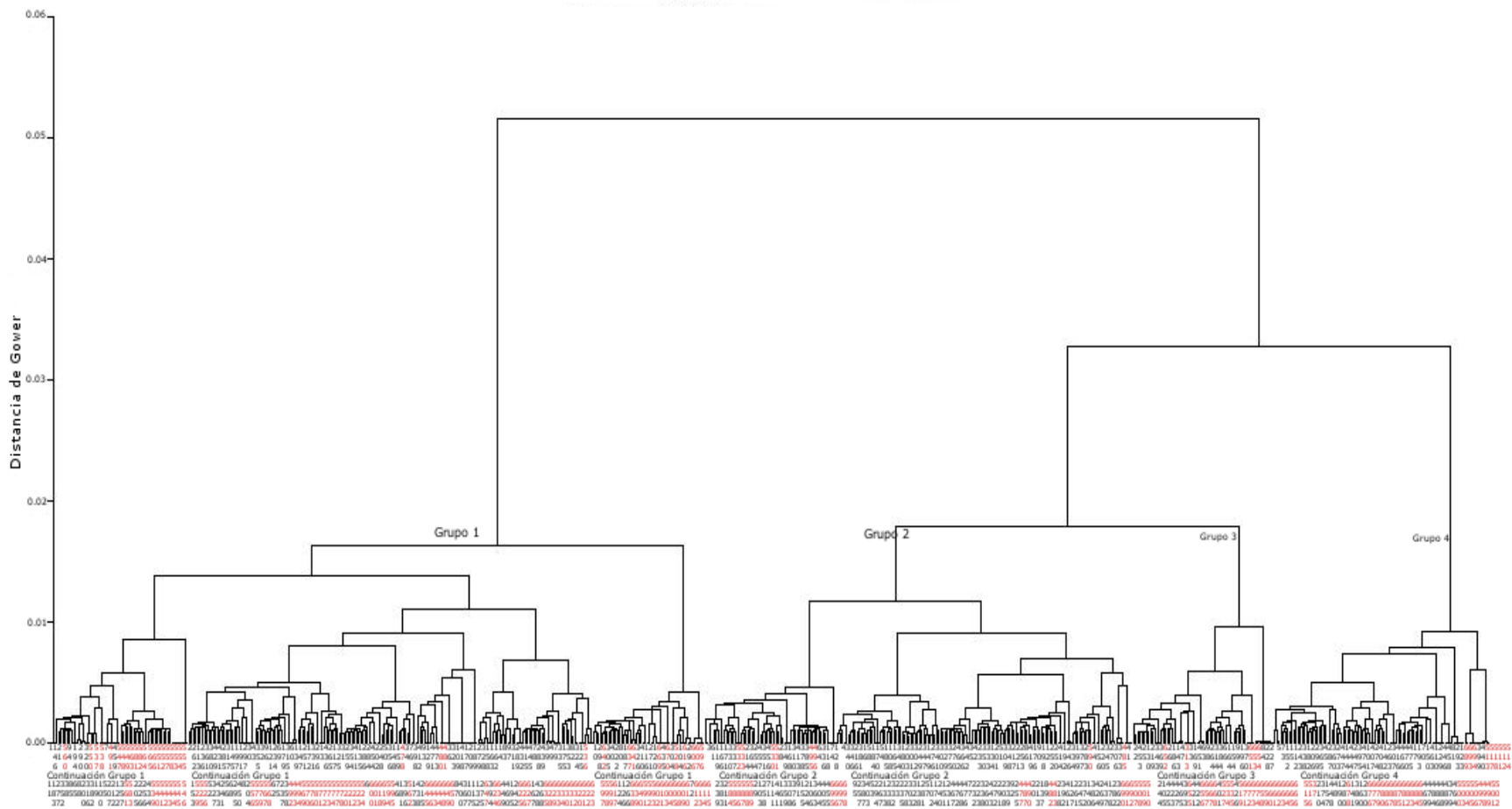


Figura 1.3. Relaciones ecogeográficas entre 671 registros de *C. papaya*, con base en 15 variables ecogeográficas. El color negro representa a datos de presencia de fuentes externas y el rojo a datos de presencia de la colección de trabajo.

Debido a que *C. papaya*, se localiza principalmente en regiones tropicales, ésta se distribuye en climas cálidos y muy cálidos en donde la temperatura media anual es mayor de 18 °C (García, 1998).

En el GE1 se concentró el mayor número registros de *C. papaya* con 304 en contraste con los demás grupos (Cuadro 1.4). Estos registros se distribuyen en zonas donde existe un clima cálido húmedo con lluvias en verano, Am (f); con temperatura mínima del mes más frío de 15.5 °C; temperatura media del trimestre más seco de 24.1 °C; y temperatura media anual de 24.7 °C (Cuadros 1.4 y 1.5). Además, este grupo presentó una precipitación del trimestre más cálido de 488 mm, precipitación del trimestre más seco de 127.1 mm y precipitación media anual de 1902.3 mm (Cuadro 1.5). Adicionalmente, dichos sitios de ocurrencia presentaron una latitud norte promedio de 18.5° y altitud de 330.2 msnm. Estos registros del GE1 se hallaron principalmente en vegetación de Selva Alta Perennifolia y suelos con pH moderadamente ácido (Cuadro 1.6).

El GE2 está integrado por 200 registros de *C. papaya* y se encontró en lugares de clima cálido subhúmedo con régimen de lluvias intermedio Aw1 (X'), con valores promedio en las variables de temperatura mínima del mes más frío, temperatura media del trimestre más seco y temperatura media anual de 15.1 °C, 23.4 °C y 24.8 °C, respectivamente (Cuadros 1.4 y 1.5). Además, los lugares de procedencia presentaron una precipitación del trimestre más cálido de 393.5 mm; precipitación del trimestre más seco, 85.6 mm; y precipitación media anual, 1219.4 mm (Cuadro 1.5). Asimismo, se distribuyeron en una latitud norte de 19.6 ° y 219.9 m snm de altitud. Los registros de este Grupo se localizaron particularmente en vegetación de Selva Baja Subperennifolia y el pH del suelo fue neutro (Cuadro 1.6).

El GE3 albergó 66 registros de *C. papaya*, y ellos se situaron en clima cálido húmedo con lluvias en verano Am; en donde la temperatura mínima del mes más frío fue de 16.3 °C,

temperatura media del trimestre más seco de 24.5 °C y temperatura media anual de 25.4 °C (Cuadros 1.4 y 1.5). Además, se dispersaron en aquellas regiones donde la precipitación del trimestre más cálido fue de 547.6 mm; precipitación del trimestre más seco, 180.0 mm; y precipitación media anual, 2196.4 mm (Cuadro 1.5). Se localizaron en una latitud promedio de 18.0 ° y 204.8 m snm de altitud; asimismo, es posible encontrarlo en vegetación de Selva Alta Perennifolia y en suelos con pH neutro (Cuadro 1.6). Este Grupo se caracterizó porque en las localidades se presenta una mayor cantidad de precipitación y temperatura que el resto.

El GE4 incluyó 101 registros de *C. papaya* y se localizó en clima cálido subhúmedo con régimen de lluvias intermedio Aw1 (X'). Asimismo, los sitios de procedencia presentaron una temperatura mínima del mes más frío, temperatura media del trimestre más seco y temperatura media anual de 12.8 °C, 21.9 °C y 23.9 °C, respectivamente (Cuadros 1.4 y 1.5). También, se encontraron en regiones ecogeográficas con precipitación del trimestre más cálido, precipitación del trimestre más seco y precipitación media anual de 380.3 mm, 64.6 mm y 1055.2 mm, respectivamente (Cuadro 1.5). El valor promedio de latitud es de 20.9 °; y altitud, 378.2 m snm. Asimismo, se encontró en sitios con vegetación de Selva Baja Subperennifolia y el pH de los suelos es medianamente alcalino (Cuadro 1.6). Este GE4 se distinguió porque presentó valores más altos de altitud que los demás y se encuentra más cerca del Trópico de Cáncer, pero con temperaturas y precipitaciones bajas en contraste con el resto.

Finalmente, se puede decir que del 100 % de los registros analizados en la presente investigación; el 75.1 % de ellos se localizaron en las condiciones ecogeográficas de los GE1 y GE2 por lo que se puede inferir que esas son las condiciones donde se desarrolla con éxito *C. papaya* en México.

Cuadro 1.4. Estadística descriptiva de las variables tipos de clima y temperatura por GE que se derivaron del dendrograma.

GE	Frecuencias absolutas	Tipos de clima ^a	Temperatura mínima del mes más frío (°C)			Temperatura media del trimestre más seco (°C)		
			Mín.	Máx.	Media	Mín.	Máx.	Media
1	304	Am (f)	3.1	20.0	15.5	11.6	28.8	24.1
2	200	Aw1 (X')	8.0	20.0	15.1	15.3	27.6	23.4
3	66	Am	10.4	18.4	16.3	17.9	27.8	24.5
4	101	Aw1 (X')	1.7	18.2	12.8	13.4	26.1	21.9

^aClima: Am= cálido húmedo con lluvias en verano, Am (f)= cálido húmedo con régimen de lluvias intermedio, cálido subhúmedo con régimen de lluvias intermedio Aw₁ (X')=.

Cuadro 1.5. Estadística descriptiva de las variables temperatura media anual, precipitación del trimestre más cálido, precipitación del trimestre más seco y precipitación anual por GE que se derivaron del dendrograma.

GE	Temperatura media anual (°C)			Precipitación del trimestre más cálido (mm)			Precipitación del trimestre más seco (mm)			Precipitación anual (mm)		
	Mín.	Máx.	Media	Mín.	Máx.	Media	Mín.	Máx.	Media	Mín.	Máx.	Media
1	13.0	28.9	24.7	130.0	1225	488.0	1.0	468.0	127.1	195.0	4048.0	1902.3
2	16.8	27.6	24.8	94.0	924.0	393.5	1.0	208.0	85.6	160.0	2511.0	1219.4
3	22.0	26.7	25.4	343.0	830.0	547.6	109.0	239.0	180.0	1434.0	3543.0	2196.4
4	16.2	26.3	23.9	84.0	731.0	380.3	0.0	133.0	64.6	138.0	1747.0	1055.2

Cuadro 1.6. Estadística descriptiva de las variables de latitud, altitud, tipos de vegetación y pH por GE que se derivaron del dendrograma.

GE	Latitud N (°)			Altitud (msnm)			Tipos de vegetación	pH ^a
	Mín.	Máx.	Media	Mín.	Máx.	Media		
1	15.3	27.0	18.5	2.0	2395.0	330.2	Selva Alta Perennifolia	Moderadamente ácido
2	15.9	24.1	19.6	2.0	1766.0	219.9	Selva Baja Subperennifolia	Neutro
3	16.1	21.7	18.0	4.0	1005.0	204.8	Selva Alta Perennifolia	Neutro
4	16.3	26.3	20.9	4.0	1992.0	378.2	Selva Baja Subperennifolia	Medianamente alcalino

^apH: moderadamente ácido (5.1-6.5), Neutro (6.6-7.3), medianamente alcalino (7.4-8.5).

1.3.3.4. Mapas de la caracterización ecogeográfica del territorio

La herramienta ELC map dio como resultado un mapa con 16 categorías ecogeográficas o ELC maps distintas para el territorio del país, además se superpusieron los puntos de presencia de *C. papaya* (Figuras 1.4, 1.5 y 1.6). De las 16 categorías ecogeográficas, los 222 ejemplares de *C. papaya* pertenecientes a la colección de trabajo del CP-CV se localizan en siete categorías (Figura 1.4); en donde 165 recolectas se distribuyeron en dos de ellas, la 11 (93 ejemplares) y la 13 (72 ejemplares). En cambio, en la categoría 12 se recolectó uno.

En relación con los datos de presencia de *C. papaya* provenientes de fuentes externas se detectaron en 14 categorías (Figura 1.5). De ellas, las más frecuentes fueron la 11 (248 recolectas) y 13 (101 recolectas), y la menos frecuente fue la 8 (2 recolectas).

De los 671 registros de la colección de trabajo y los datos de presencia de *C. papaya*, 514 se localizaron en las categorías 11 (341) y 13 (173) lo que representa el 76.6 % del total de ejemplares analizados en el presente trabajo. Nuevamente la categoría 12 presentó un ejemplar. Estos datos generan información sobre las condiciones ecogeográficas más adecuadas para la conservación *ex situ* de *C. papaya* en México.

Las características ecogeográficas de estas dos categorías con mayor número de recolectas de *C. papaya* se indican a continuación: la 11 presenta valores promedio en las variables de temperatura mínima del mes más frío, temperatura media del trimestre más seco y temperatura media anual de 15.6 °C, 24.4 °C y 25.0 °C, respectivamente (Cuadro 1.7). Además, dicha zona posee una precipitación del trimestre más cálido de 355.3 mm, precipitación del trimestre más seco de 91.8 mm y precipitación media anual de 1273.8 mm

(Cuadros 1.7 y 1.8). La altitud promedio es de 374.5 msnm. Esta zona ostenta suelos con un contenido de carbono orgánico de 2.1 %; capacidad de intercambio catiónico, 18.8 cmol kg⁻¹; densidad aparente, 1.4 kg dm³; y pH, 8.0 (Cuadros 1.8 y 1.9). La categoría 13 manifiesta valores promedio en la temperatura mínima del mes más frío de 11.5 °C, temperatura media del trimestre más seco de 21.2 °C y temperatura media anual 21.8 °C (Cuadro 1.7). Además, dicha región ecogeográfica posee una precipitación del trimestre más cálido de 395.5 mm; precipitación del trimestre más seco, 42.7 mm; y precipitación media anual, 1344.6 mm (Cuadros 1.7 y 1.8). Esta zona tiene una altitud promedio de 1211.1 msnm; y suelos con un contenido de carbono orgánico de 1.0 %, capacidad de intercambio catiónico de 13.8 cmol kg⁻¹, densidad aparente de 1.6 kg dm³ y 6.0 de pH (Cuadros 1.8 y 1.9).

Cuadro 1.7. Estadística descriptiva de cuatro variables ecogeográficas por categoría representada en el ELC map.

Categoría	Temperatura mínima del mes más frío (°C)			Temperatura media del trimestre más seco (°C)			Temperatura media anual (°C)			Precipitación del trimestre más cálido (mm)		
	Med	Mín	Máx	Med	Mín	Máx	Med	Mín	Máx	Med	Mín	Máx
1	6.1	-1.0	12.9	20.5	12.3	28.8	20.9	14.2	25.6	158.2	3.0	605.0
2	8.1	5.0	15.2	22.1	12.4	29.3	22.8	18.3	25.8	176.2	12.0	531.0
3	6.3	4.0	12.0	17.0	12.5	29.0	22.2	18.5	23.8	165.5	18.0	369.0
4	6.7	13.0	12.8	19.7	12.0	27.6	21.6	16.9	25.8	147.9	7.0	535.0
5	2.6	-6.0	12.5	15.5	5.1	23.6	16.9	6.5	24.9	298.7	41.0	832.0
6	4.2	-4.0	12.3	15.7	8.5	22.5	17.5	9.2	23.5	237.7	73.0	885.0
7	2.7	-4.0	11.9	15.2	8.5	21.9	18.2	12.9	24.4	162.4	63.0	401.0
8	2.5	-6.0	11.9	14.6	4.5	23.0	16.6	5.1	24.5	252.6	87.0	613.0
9	14.6	8.1	21.5	24.6	19.4	29.4	25.2	21.3	29.2	454.1	128.0	1113.0
10	15.4	8.5	20.4	23.9	16.3	29.1	25.2	20.0	29.3	405.4	78.0	1523.0
11	15.6	11.6	17.6	24.4	20.0	25.1	25.0	23.8	25.3	355.3	256.0	652.0
12	16.6	9.0	20.1	24.8	16.9	28.2	25.5	19.7	28.7	453.5	124.0	1267.0
13	11.5	8.2	16.2	21.2	15.9	25.7	21.8	17.0	25.2	395.5	45.0	891.0
14	11.3	6.1	15.9	20.1	13.7	5.3	20.7	14.4	25.2	430.5	89.0	1195.0
15	12.8	12.1	13.1	22.3	21.6	23.8	24.9	23.6	24.7	216.5	90.0	313.0
16	10.8	6.0	13.7	19.7	13.8	25.9	20.7	15.7	25.2	446.6	183.0	879.0

*Med= media, Mín= mínimo, Máx= máximo.

Cuadro 1.8. Estadística descriptiva de cuatro variables ecogeográficas por categoría representada en el ELC map.

Categoría	Precipitación del trimestre más seco (mm)			Precipitación media anual (mm)			Altitud (msnm)			Contenido de carbón orgánico en el suelo (% peso)		
	Med	Mín	Máx	Med	Mín	Máx	Med	Mín	Máx	Med	Mín	Máx
1	14.3	0.0	75.0	330.3	53.0	1048.0	446.5	2.0	949.0	1.1	0.2	6.2
2	22.7	0.0	100.0	375.9	51.0	1122.0	208.1	2.0	950.0	4.4	1.1	14.0
3	43.2	0.0	85.0	466.7	55.0	947.0	343.3	2.0	944.0	1.3	0.2	8.0
4	19.9	0.0	90.0	331.5	46.0	905.0	358.9	2.0	944.0	0.5	0.1	5.8
5	29.1	4.0	128.0	650.6	171.0	1677.0	1751.2	951.0	3970.0	1.4	0.3	6.1
6	33.9	2.0	129.0	710.0	164.0	2058.0	1749.2	953.0	3293.0	9.0	1.2	14.0
7	22.7	3.0	61.0	350.3	151.0	917.0	1587.1	952.0	2695.0	0.9	0.2	8.0
8	24.8	4.0	164.0	629.6	217.0	1903.0	1967.0	973.0	4094.0	2.3	0.1	6.0
9	29.7	2.0	488.0	1272.2	450.0	4208.0	472.2	4.0	948.0	1.4	0.2	8.1
10	93.0	1.0	379.0	1315.4	499.0	4487.0	192.0	4.0	950.0	7.1	1.1	14.0
11	91.8	12.0	169.0	1273.8	841.0	2136.0	374.5	138.0	935.0	2.1	0.5	8.0
12	111.5	4.0	451.0	1843.4	611.0	4297.0	166.9	2.0	950.0	1.1	0.2	7.0
13	42.7	10.0	334.0	1344.6	730.0	2794.0	1211.1	951.0	2036.0	1.0	0.3	7.4
14	79.5	7.0	312.0	1725.1	815.0	4111.0	1335.3	951.0	2327.0	12.3	2.4	14.0
15	14.3	12.0	16.0	977.8	819.0	1115.0	1150.2	985.0	1336.0	7.1	6.3	8.0
16	62.2	9.0	234.0	1547.4	932.0	3037.0	1271.3	957.0	2005.0	1.7	0.9	5.5

*Med= media, Mín= mínimo, Máx= máximo.

Cuadro 1.9. Estadística descriptiva de tres variables ecogeográficas por categoría representada en el ELC map.

Categoría	Capacidad de intercambio catiónico en el suelo (cmol kg ⁻¹)			Densidad aparente en el suelo (kg dm ³)			pH en el suelo		
	Med	Mín	Máx	Med	Mín	Máx	Med	Mín	Máx
1	13.1	8.9	26.1	1.6	1.4	1.7	6.1	6.0	7.5
2	25.7	17.9	44.0	1.4	1.2	1.6	8.0	6.4	8.1
3	9.8	5.0	21.1	1.5	1.3	1.7	8.2	7.2	8.4
4	22.4	15.6	30.5	1.4	1.2	1.5	7.6	6.3	8.1
5	12.0	8.4	34.4	1.6	1.4	1.7	6.1	5.3	7.4
6	33.6	18.0	44.0	1.4	1.2	1.6	7.6	5.6	8.1
7	8.1	5.0	26.1	1.5	1.3	1.7	8.2	7.2	8.4
8	18.6	12.5	32.3	1.3	1.2	1.5	6.6	4.7	8.1
9	14.3	11.0	31.1	1.6	1.4	1.7	6.0	5.2	7.3
10	34.8	18.0	81.6	1.3	1.1	1.6	7.7	5.7	9.0
11	18.8	17.4	19.2	1.4	1.3	1.6	8.0	7.7	8.0
12	19.0	9.4	36.2	1.3	1.2	1.5	6.1	4.7	8.0
13	13.8	11.0	26.3	1.6	1.4	1.7	6.0	5.2	7.1
14	41.1	18.0	44.0	1.4	1.3	1.6	7.5	5.6	8.0
15	17.5	17.1	18.0	1.6	1.6	1.6	7.8	7.5	8.0
16	17.9	14.9	26.7	1.3	1.3	1.5	6.0	4.7	7.1

*Med= media, Mín= mínimo, Máx= máximo.

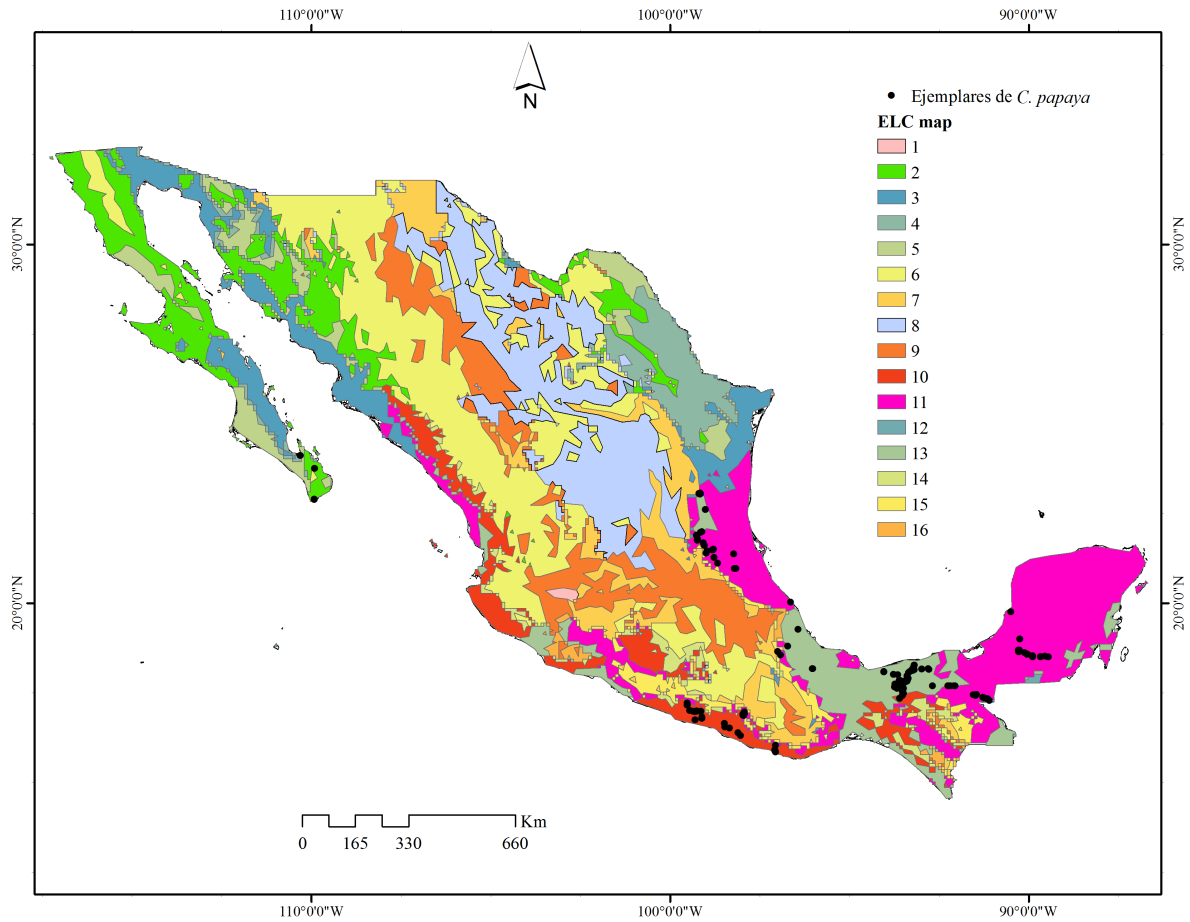


Figura 1.4. Mapa ELC de México con 16 categorías obtenido de 26 variables ecogeográficas y la distribución de 222 recolectas de *C. papaya* nativa.

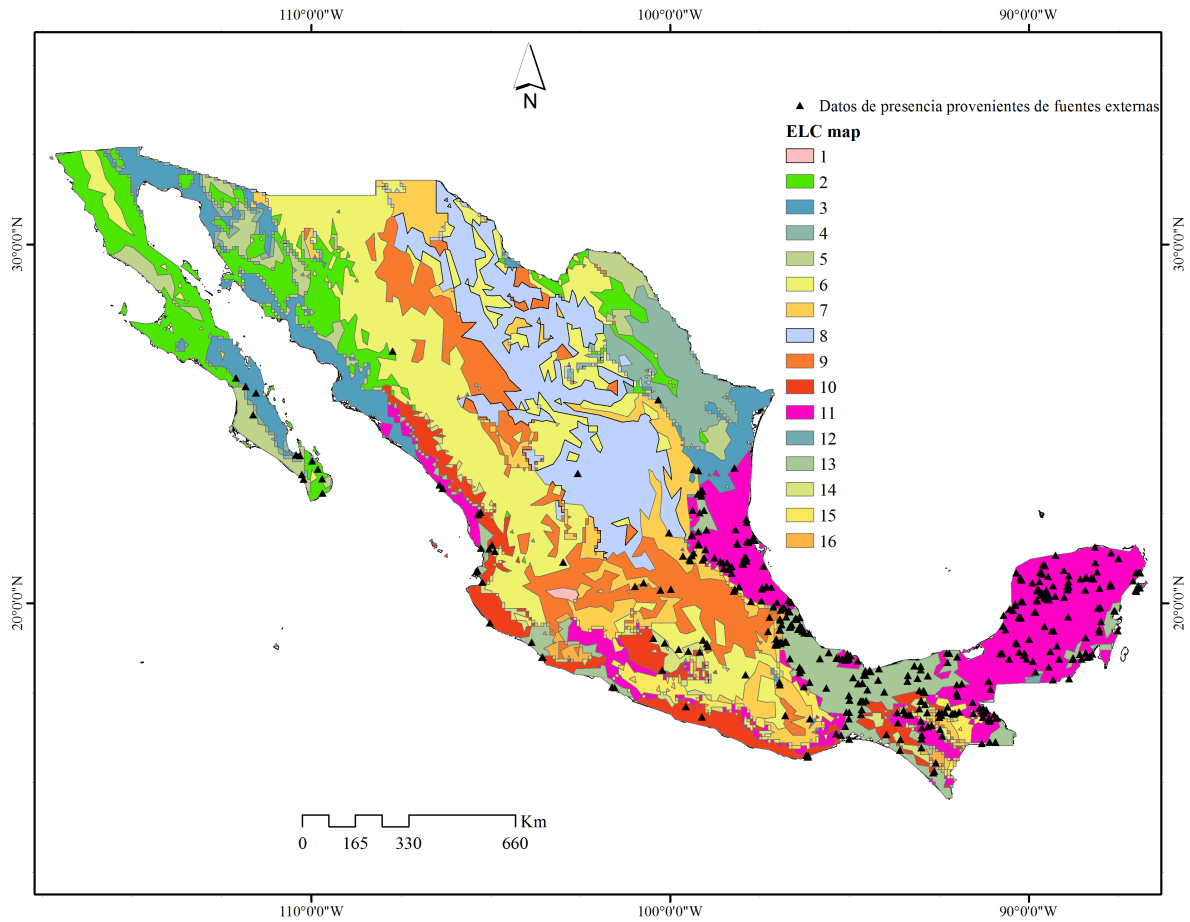


Figura 1.5. Mapa ELC de México con 16 categorías obtenido de 26 variables ecogeográficas y la distribución de 449 registros de *C. papaya* provenientes de fuentes externas.

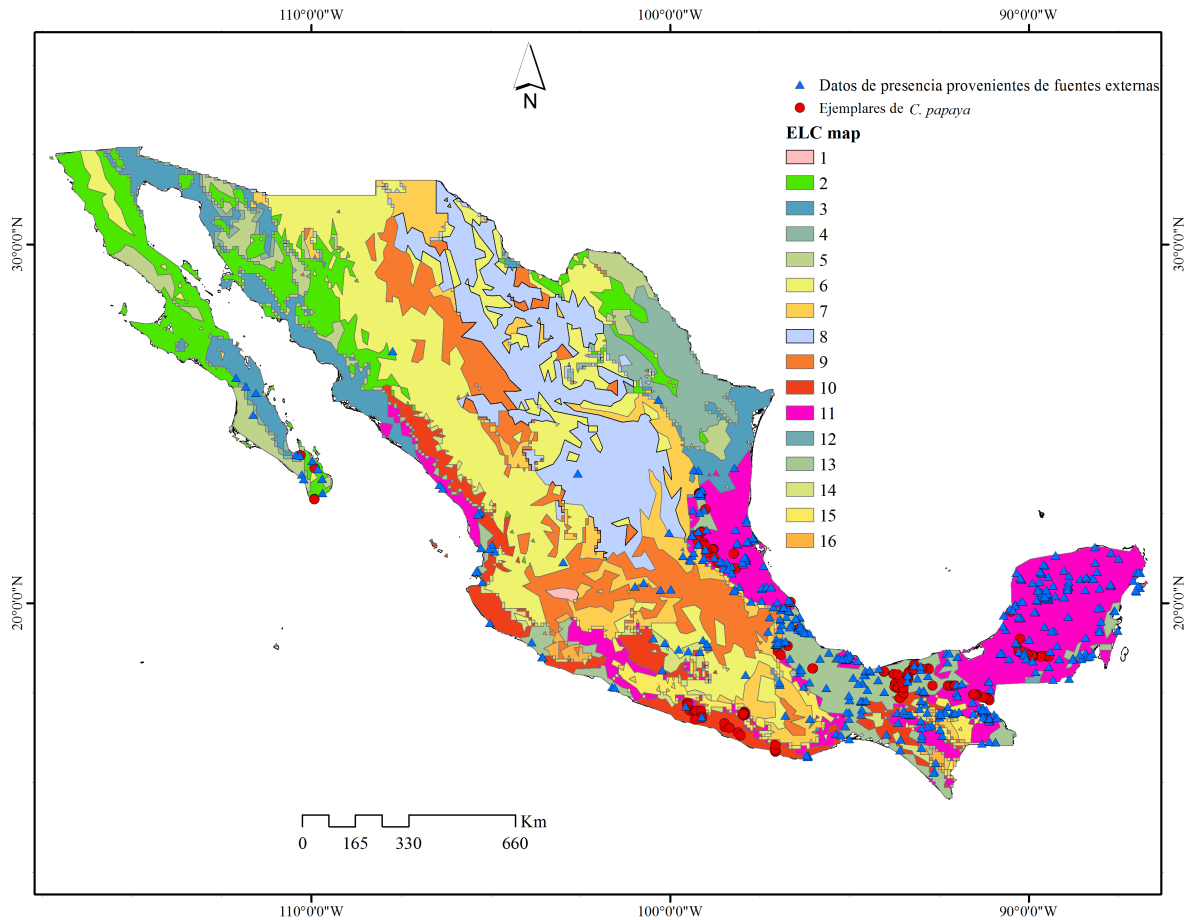


Figura 1.6. Mapa ELC de México con 16 categorías obtenido de 26 variables ecogeográficas y la distribución de 671 registros de *C. papaya* provenientes de la colección de trabajo y de fuentes externas.

1.3.4. Representatividad ecogeográfica

Dentro de los GE, en los GE1, GE2 y GE4 se encontraron diferencias significativas ($P < 0.05$), de acuerdo con la prueba de Chi-cuadrada. En el GE3 la distribución de las frecuencias fue proporcional (Figura 1.7). En la DPCT no existe representatividad en el GE2; en cambio, los otros están sobrerrepresentados lo que significa que no existen faltantes ecogeográficos (Figura 1.7).

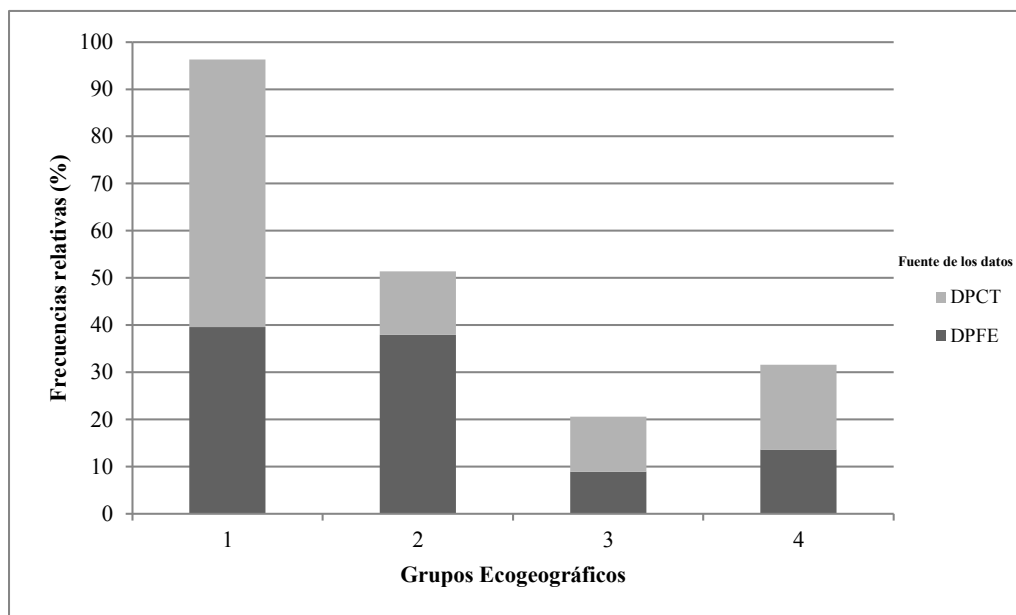


Figura 1.7. Distribución de las frecuencias en las colecciones de *C. papaya* provenientes de fuentes externas (DPFE) y colección de trabajo (DPCT) en cuatro GE.

El histograma mostró faltantes ecogeográficos en varias categorías de la colección de trabajo de *C. papaya* nativa, ubicada en el CP-CV, es decir no existe representatividad ambiental en esa colección, la cual fue evidente para las categorías 3, 5, 6, 7, 8, 9, 14 y 16. (Figura 1.8). Sin embargo, las fuentes externas indican presencia de la especie en esas unidades ecogeográficas, pero en baja frecuencia de ocurrencia; por lo que es prioritario la planificación de una exploración botánica focalizada, y de esta manera tener una mayor representatividad ambiental y genética en la colección CP-CV. Las categorías 2, 4 y 11 están representadas; en cambio las 10 y 13 están sobrerrepresentadas en tal colección (Figura 1.8).

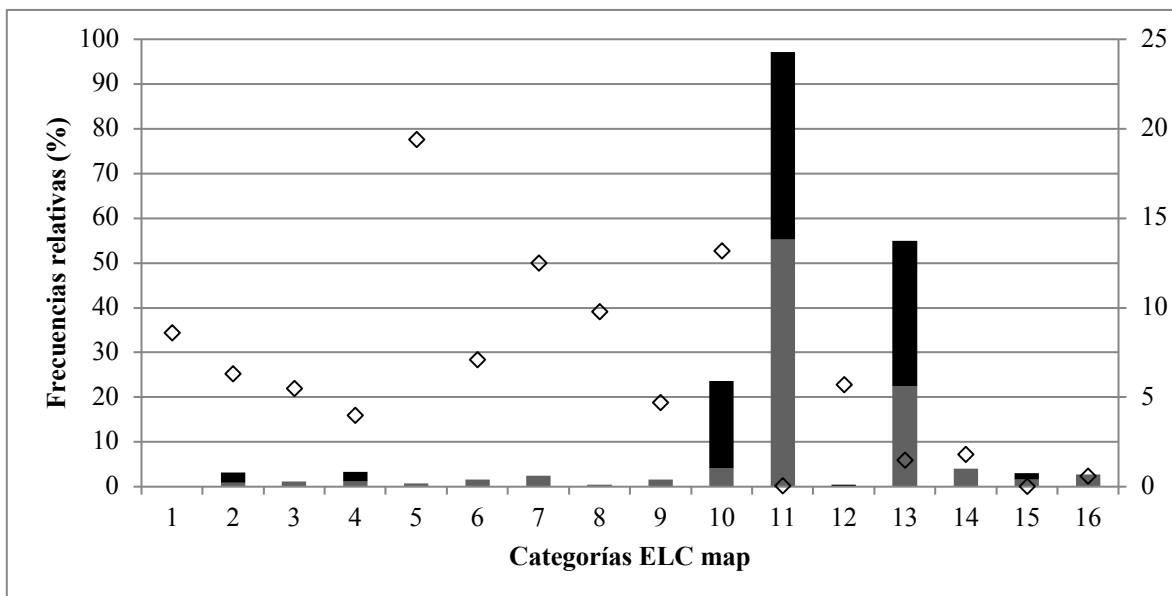


Figura 1.8. Distribución de las frecuencias entre las categorías del ELC map. Barras grises corresponden al porcentaje de los datos de presencia provenientes de fuentes externas (frecuencias esperadas), y barras negras corresponden al porcentaje de los ejemplares de la colección de trabajo (frecuencias observadas). Los rombos corresponden a la distribución proporcional de cada categoría en el ELC map.

1.4. DISCUSIÓN

La información recopilada de las fuentes externas y recolectas de campo permitió reunir el mayor número de registros de *C. papaya* en México, además se amplió el número de estados conocidos donde se distribuye *C. papaya*. Esto es relevante toda vez que en trabajos previos se había reportado solo la existencia de 37 registros de papaya distribuidos en 16 estados de México a un intervalo altitudinal desde el nivel del mar hasta los 1500 msnm (Badillo, 1971). Asimismo, Moreno (1980) reportó 32 sitios de recolecta de esta especie en Veracruz; lo cual contrasta con lo encontrado en el presente estudio, ya que la distribución se incrementó en un 400 % para ese estado, lo que equivale a 128 sitios.

En el sur-sureste de México se encontró la mayor cantidad de registros de *C. papaya*. Estos resultados concuerdan con lo que reportan Badillo (2000), Fuentes y Santamaría (2014), Manshardt y Zee (1994), y Morton (1987), lo cual corrobora de que *C. papaya* es originaria del sur de México y norte de Centroamérica. Además, el sur-sureste forma parte de la región de Mesoamérica que es uno de los centros de origen y domesticación de varias especies vegetales, destacando *C. papaya* (Bioversity International, 2013; Harlan, 1992). Por su parte, Carvalho y Renner (2012) desde un enfoque filogenético y biogeográfico analizaron la distribución de la familia Caricaceae y encontraron que ésta se dispersó de Centroamérica a Sudamérica durante las épocas Oligoceno Tardío y Mioceno Temprano (entre 27 y 19 millones de años). Al respecto, López (2003) señala que las principales estructuras del relieve mexicano estaban formadas antes de la época del Plioceno, con excepción de las Sierras de Chiapas y de la Península de Yucatán.

El clima es fundamental en la distribución de las especies, pues determina los límites de las zonas ecogeográficas, así como también los procesos geomorfológicos y de formación del suelo, el crecimiento de las plantas y el uso potencial del suelo (Gepts, 2008). En este sentido, el análisis de componentes principales identificó nueve variables climáticas (entre ellas la temperatura y precipitación media anual) y dos geofísicas (latitud y altitud) que determinan en mayor medida la distribución del papayo en México crece entre 15° y 27° LN. Estos resultados, concuerdan parcialmente con los señalados por Lim (2012), Nakasone y Paull (1998) y Purseglove (1968) al indicar intervalos entre 23° LN y 23° LS, donde se presentan las condiciones adecuadas para el desarrollo del papayo; además, Lim (2012) reporta la distribución de la especie entre 32° LN y 32° LS.

Se encontró que los registros de papayo son más numerosos en sitios con altitud promedio de 330.2 msnm, en donde el GE4 posee valores promedio más altos (378.2 msnm) y temperatura promedio anual baja. Estos hallazgos eran de esperarse debido a que la variación altitudinal influye en la distribución de las temperaturas (López, 2003). El valor de 2395.0 msnm reportado en el presente documento, sugiere que algunas poblaciones de papayo toleran ambientes con clima templado, pero no se le encuentra en climas semifríos o fríos (García, 1998). Los valores altitudinales que se reportan en esta investigación, coinciden con lo registrado por Lim (2012), Nakasone y Paull (1998) y Purseglove (1968), quienes reportan altitudes desde 0 hasta 1500 msnm; aunque, la FAOSTAT (2001) señala que es posible encontrar papayo en regiones con una altitud de 2100 msnm.

Gepts (2008) señala que el clima junto con la vegetación determinan el tipo de suelo. La vegetación y el suelo no mostraron relevancia en el presente trabajo según el ACP. Sin embargo, es relevante mencionar que el papayo se ha adaptado en 17 tipos de suelos con un pH moderadamente ácido (5.1-6.5), neutro (6.6-7.3) y medianamente alcalino (7.4-8.5) (SEMARNAT, 2002), lo cual indica que el papayo puede persistir en diferentes condiciones edáficas. En cuanto a la conductividad eléctrica del suelo, aunque no mostró aporte a la variación ambiental de *C. papaya*, los sitios presentaron valores menores de 1.0 dS m⁻¹, sugiriendo una tolerancia del papayo a cantidades bajas de salinidad independientemente del estado de desarrollo de la misma. Las investigaciones han reportado que la planta crece en varios tipos de suelos (rocosos, calcáreos, y derivados de la lava volcánica) que tengan drenaje adecuado y un pH de 5 a 7, pero el mejor pH es entre 6.0 y 6.5. La planta no tolera suelos salinos, pues la germinación y crecimiento de la plántula son las más afectadas por el exceso de sales que otras etapas de desarrollo de ella

(Chan, 2009; Lim, 2012; Nakasone y Paull, 1998). En suelos con un pH menor de 5.0 (fuertemente ácidos) disminuye el rendimiento del papayo, ya que esta condición produce deficiencias de macro-nutrientes; en tanto, los valores mayores de 8.0 (alcalinos) provocan deficiencias en magnesio, manganeso, hierro, zinc, cobre y boro (FAOSTAT, 2003).

La temperatura y la precipitación son las variables climáticas más importantes en la distribución y el crecimiento de las especies (Gepts, 2008); para *C. papaya* no es la excepción de acuerdo al ACP. Se ha documentado que el intervalo de la temperatura media anual para el papayo es de 14 a 44 °C. Sin embargo, la óptima es de 21 a 33 °C con la cual la planta puede producir 2 hojas por semana y 8-16 frutos por mes (FAOSTAT, 2001; Jiménez *et al.*, 2014). El papayo no tolera temperaturas <12.0 °C ya que es altamente sensible a las heladas, afectando severamente el crecimiento, producción y la calidad del fruto (Nakasone y Paull, 1998; FAOSTAT, 2001). Las temperaturas >35 °C afectan principalmente a las plantas hermafroditas estimulando el desarrollo de flores masculinas funcionales y flores femeninas no funcionales (Chan, 2009). Este mismo investigador señala que variedades tipo Solo, a temperaturas inferiores de 17 °C, pueden tener 100 % flores carpeloides. Dichos resultados señalados anteriormente, coinciden con los registros de *C. papaya* evaluados en la presente investigación, al encontrar intervalos de temperatura que van de 13.0 a 28.9 °C, con un valor promedio de 23.9 a 25.4 °C entre los GE. Esto denota que dicha especie prefiere climas cálidos y muy cálidos con temperatura media anual mayor de 18 °C (García, 1998), aunque también pueden ocurrir en frecuencias bajas en climas templados como lo reportaron los datos de las fuentes externas (zona ecogeográfica 5 y 8 del ELC map).

Con respecto a la precipitación anual, el papayo se desarrolla adecuadamente y da rendimientos sustanciales donde ésta es de 1200 mm (Chan, 2009; Nakasone y Paull, 1998); sin embargo, Lim (2012) reporta valores que van desde 600 hasta 4000 mm. En el presente trabajo se encontró 10 ejemplares recolectados en las zonas ecogeográficas 2 y 4 con valores de 375.9 y 331.5 mm de precipitación anual, respectivamente; por lo que se deduce que estas recolectas son probablemente tolerantes a la sequía. Por lo anterior, un experimento bajo condiciones controladas es deseable para comprobar tal hallazgo. Durante la temporada de sequía, el estrés hídrico propicia que las flores se conviertan en una fase estéril. La planta no tolera suelos inundados, ya que el exceso de agua provoca la pudrición de la raíz. Además la abundancia de agua propicia en las plantas hermafroditas el desarrollo de flores carpeloides que dará origen a frutos llamados “cara de gato” que no son comercializables (Chan, 2009).

Las condiciones ecogeográficas donde se recolecta germoplasma vegetal provee información adicional para los fitomejoradores, ya que esas condiciones están asociadas con los diferentes patrones de variabilidad genética, y ello refleja los procesos de adaptación del germoplasma a factores abióticos y bióticos (Lobo *et al.*, 2003; Parra-Quijano *et al.*, 2012).

Aun cuando el género *Carica* es monoespecífico (Badillo, 2000), en la presente investigación donde se utilizó datos de presencia provenientes de fuentes externas y de recolectas de ejemplares en el campo, se encontró que la especie muestra adaptación a diversas condiciones ecogeográficas, ya que los GE derivados del análisis de conglomerados y el ELC maps así lo demostraron que entre regiones existe variación ambiental amplia. Derivado de lo anterior, sería importante incrementar la recolecta de

material botánico para tener una representatividad ecogeográfica así como genética en una colección de germoplasma *ex situ* (Parra-Quijano *et al.*, 2015). Una vez recopilada toda la diversidad genética de *C. papaya* que es producto de las interacciones con el ambiente (Lobo *et al.*, 2003), el siguiente paso sería consolidar una colección núcleo *ex situ*, que seguramente beneficiarían a todos los actores involucrados en el cultivo del papayo. Además, los GE son útiles en identificar las diferentes zonas ecogeográficas representadas en las colecciones biológicas *ex situ* y detectan faltantes en las mismas (Parra-Quijano *et al.*, 2008). Estos investigadores señalan que otra opción a ello son los ELC map, los cuales como primer paso se recomienda elaborarlos con variables abióticas, dado que al incorporar las bióticas (ejemplo, vegetación) se dificulta la interpretación del mismo. Bajo esta metodología Marinoni *et al.* (2015) detectaron faltantes ecogeográficos para posteriormente diseñar exploraciones botánicas y de esta manera mejoraron la representatividad ecogeográfica de la colección *ex situ* con *Trichloris* nativo de Argentina.

Un aspecto no considerado directamente en esta investigación, pero que probablemente influye en la distribución de papaya en México es el factor cultural, como así lo señalan Fresno-Ramírez y Orozco-Ramírez (2013) al estudiar la caracterización ecogeográfica y distribución del género *Jatropha*. Al respecto, Teran y Rasmussen (1995) reportan que en la época prehispánica, los pobladores de la cultura Maya en México sembraban el papayo en sus sistemas tradicionales agrícolas, y la gente usaba las diferentes partes de la planta para diversos fines, entre ellos los alimenticios. Otro uso prehispánico fue el ablandamiento de carne, al añadir pedazos de fruto inmaduro a ésta para posteriormente envolverla en hojas del papayo (Renneberg, 2007).

Además de lo anterior, otro componente importante son los mamíferos pequeños y las aves, quienes dispersan las semillas y favorecen la distribución de las poblaciones de papayo (Chavez-Pesqueira *et al.*, 2014).

En México, diversos investigadores (Fresnedo-Ramírez y Orozco-Ramírez, 2013; Martínez-Villagomez *et al.*, 2016; Ruiz *et al.*, 2011) cuando utilizaron los SIG y análisis multivariados para analizar la distribución geográfica actual y potencial y la caracterización ecogeográfica de algunos de los géneros de cultivos nativos como *Jatropha* spp., *Persea* Mill, y *Zea mays* han encontrado que, al igual que la papaya, dichas especies se adaptan en condiciones ambientales diversas. Lo anterior es importante al considerar la utilidad del germoplasma de papaya pues, tal como lo señalan estos investigadores, las especies pueden contener genes específicos e incorporarse en los programas de conservación y aprovechamiento.

Aunque *C. papaya* no se encuentra en alguna categoría de riesgo de extinción en la lista de la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 (DOF, 2010), se encuentra en un grado menor de erosión genética (Da Fonseca *et al.*, 2006). Aunado a esto, las áreas naturales donde habitan las poblaciones silvestres de papayo han sido fragmentadas y destruidas para el aprovechamiento en actividades humanas, lo cual trae como consecuencia la reducción del tamaño efectivo poblacional afectando la diversidad genética (Chávez-Pesqueira *et al.*, 2014) y por tanto a la variabilidad ecogeográfica. Por ejemplo, en el sureste del país, se ha eliminado cerca del 90.0 % de selvas altas debido a la deforestación, ganadería extensiva y el método tradicional para cultivar maíz (“roza-tumba-quema”) (Ortega *et al.*, 2000). Ante esta situación, es importante ampliar el conocimiento sobre la distribución ecogeográfica de esta especie de interés socio-económico y ecológico,

mediante el uso de herramientas de información geográfica que generan información para diseño de estrategias de conservación y aprovechamiento de las especies (Moreira-Muñoz, 1996; Guarino *et al.*, 2002).

1.5. CONTRASTACIÓN DE HIPÓTESIS

La hipótesis específica uno indica que, la distribución geográfica y las zonas ecogeográficas de *C. papaya* dependen mayormente de las variables climáticas imperantes. Se determinó que nueve variables climáticas y dos geofísicas son las que mayormente contribuyeron en la distribución geográfica de *C. papaya*; mientras que, las climáticas, geofísicas y edáficas determinaron las zonas ecogeográficas donde se le encuentra. De acuerdo con estos resultados, la hipótesis se rechaza parcialmente.

1.6. CONCLUSIONES

Mediante los registros de las fuentes externas y recolectas en el campo, se actualiza la distribución geográfica de *C. papaya* y ésta se amplía a otras regiones no reportadas principalmente en los estados de la costa del Pacífico de México.

El análisis de componentes principales mostró que nueve variables climáticas y dos geofísicas son las que más contribuyen a explicar la distribución de *C. papaya*.

De acuerdo a los Grupos Ecogeográficos (GE) derivados del análisis de conglomerados, *C. papaya* se encontró distribuida en cuatro zonas ambientales contrastantes, de las cuales el GE1 y GE2 presentan las condiciones adecuadas para el desarrollo de *C. papaya*. En cambio, el ELC map identificó 16 categorías ecogeográficas para *C. papaya* y en 15 de éstas se distribuyó tal especie; en donde la mayoría de registros se concentró en las

categorías 11 y 13. Ésto permite inferir que estas son las zonas para conservarse *ex situ* dicho germoplasma.

1.7. LITERATURA CITADA

- Abrol, D. P. 2012. *Pollination Biology: Biodiversity Conservation and Agricultural Production*. Springer. New York. 792 p.
- Badillo, V. M. 1971. *Monografía de la Familia Caricaceae*. Asociación de Profesores. Maracay, Venezuela. 221 p.
- Badillo, V. M. 2000. *Carica L. vs Vasconcellea St. Hill. (Caricaceae) con la rehabilitación de este último*. *Ernstia* 10: 74-79.
- Bioersivity International. 2013. *Plan de acción estratégico para fortalecer la conservación y el uso de los recursos fitogenéticos mesoamericanos para la adaptación de la agricultura al cambio climático- PAEM 2014-2014*. Cali, Colombia. 66 p.
- Carvalho, F. A., and S. S. Renner. A dated phylogeny of the papaya family (Caricaceae) reveals the crop's closest relatives and the family's biogeographic history. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 65: 46-53.
- CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). 1998. *La diversidad biológica de México: Estudio de país*. México. pp: 4-22.
- CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). 2000. *Estrategia nacional sobre biodiversidad de México*. México. 103 p.
- CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). 2001. *Carta Fisonómica Estructural de la Vegetación de México*. Escala 1:4000000. México.
- CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). 2005. *División Política Estatal*. Escala 1: 1 000 000. México.
- Coppens d'Eeckenbrugge, G., M.T. Restrepo, y D. Jiménez. 2007. Morphological and isozyme characterization of common papaya in Costa Rica. *Acta Horticulturae* 740: 109-120.
- Chan, Y. K. 2009. Breeding papaya (*Carica papaya* L.). *In: Jain, S. M. and P. M. Priyadarshan (Eds.). Breeding Plantation Tree Crops: Tropical Species*. Springer, New York. pp: 121-159.

- Chávez-Pesqueira, M., P. Suárez-Montes, G. Castillo, and J. Núñez-Farfán. 2014. Habitat fragmentation threatens wild populations of *Carica papaya* (Caricaceae) in a lowland rainforest. *American Journal of Botany* 101: 1092-1101.
- Da Fonseca, J. M. A., M. M. V. da Silva W., y A. Celso C. 2006. El estado del arte de los recursos genéticos en las Américas: Conservación, caracterización y utilización. Embrapa, Brasil. 60 p.
- DOF (Diario Oficial de la Federación). 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo.
- FAOSTAT (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación). 1992. Cultivos marginados: otra perspectiva de 1492. Colección FAO: Producción y protección vegetal, No. 26. Italia. 339 p.
- FAOSTAT (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación). 2001. *Carica papaya* Plant. [Http://ecoport.org/ep?Plant=630&entityType=PL****&entityDisplayCategory=PL****1500#PL****1500](http://ecoport.org/ep?Plant=630&entityType=PL****&entityDisplayCategory=PL****1500#PL****1500) (mayo, 2016).
- FAOSTAT (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación). 2003. Papaya: Post-harvest operations. Instituto Tecnológico de Veracruz. México. 69 p.
- Fuentes, G., and J. M. Santamaría. 2014. Papaya (*Carica papaya* L.): Origin, domestication, and production. *In*: Ming, R., and P.H. Moore (Eds.). *Genetics and Genomics of Papaya, Plant Genetics and Genomics: Crops and Models* 10. Springer, New York. pp: 3-15.
- Fresnedo-Ramírez, J., and Q. Orozco-Ramírez. 2013. Diversity and distribution of genus *Jatropha* in Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* 60: 1087-1104.
- Gabriel, K. 1971. The biplot graphic display of matrices with application to principal component analysis. *Biometrika* 58: 453-467.
- García, E. 1998. Climas de la República Mexicana (clasificación de Köppen, modificado por García). Escala 1: 000 000. México.
- Gepts, P. 2008. Tropical environments, biodiversity, and the origin of crops. *In*: Moore, P.H., and R. Ming (Eds.). *Genomics of Tropical Crop Plants*. Springer. USA. pp: 1-20.
- GBIF (Global Biodiversity Information Facility). 2015. [Http://doi.org/10.15468/dl.lc67uj](http://doi.org/10.15468/dl.lc67uj) (septiembre, 2015).

- Gower, C. J. 1971. A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics* 27: 857-874.
- Guarino, L., A. Jarvis, R. J. Hijmans, and N. Maxted. 2002. Geographic Information Systems (GIS) and the conservation and use plant genetic resources. *In*: Engels, J.M.M., V.R. Ramanatha, A.H.D. Brown, M.T. Jackson (Eds.). *Managing Plant Genetic Diversity*. IPCRI. pp: 387-404.
- Harlan, J. R. 1992. *Crops & Man*. 2^{da} Edition. American Society of Agronomy, Inc., Crop Science Society of America, Inc. Wisconsin, USA. 284 p.
- Hijmans, R. J., K. A. Garrett, Z. Humán, D. P. Zhang, M. Schreuder, and M. Bonierbale. 2000. Assessing the geographic representativeness of genebank collections: the case of Bolivian wild potatoes. *Conservation Biology* 14: 1755-1765.
- Hijmans, J. R., S. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones, and A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). 2000. División Municipal de México. Escala 1: 250 000- 1: 1 000 000. México.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). 2010. Localidades de la República Mexicana, 2010. Obtenido de Principales resultados por localidad (ITER). Censo de Población y Vivienda 2010. Editado por Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). México.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). 2011. Conjunto de Datos Vectoriales de la Carta de Uso del suelo y Vegetación. Escala 1: 1 000 000 Serie II. México.
- INFOASERCA (Agencia de Servicios a la Comercialización y Desarrollo de Mercados Agropecuarios). 1999. La papaya, un mercado en expansión. *Abriendo Surcos* (Ed.). 44 p.
- INIFAP-CONABIO (Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias - Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). 1995. Edafología. Escala 1: 250 000. México.
- IPGRI (Instituto Internacional de Recursos Fitogenéticos). 2002. El IPGRI en las Américas. Informe Regional 1999-2002. Roma. 29 p.
- Jiménez, M. V., E. Mora-Newcomer, and M. V. Gutiérrez-Soto. 2014. Biology of the papaya plant. *In*: R. Ming, y P.H. Moore (Eds.). *Genetics and Genomics of Papaya, Plant Genetics and Genomics: Crops and Models* 10. Springer, New York. pp: 17-33.

- Lépiz, I. R., y E. Rodríguez G. 2006. Los recursos fitogenéticos de México. *In*: Molina M., J. C., y L. Córdova T. (Eds.). Recursos Fitogenéticos de México para la Alimentación y la Agricultura. Informe Nacional. Estado de México. pp: 13-29.
- Lim, T. K. 2012. Edible Medicinal and Non-Medicinal Plants. Springer, New York. pp: 693-717.
- Lobo, B. L., C. M. Torres C., J. R. Martins P de M., R. de Belem N. A., and T. Abadie. 2003. Characterization of germoplasm according to environmental conditions at the collecting site using GIS-two case studies from Brazil. *Plant Gen. Res. Newsletter* 135:1-11.
- López, L. R. 2003. Principales rasgos geográficos de la República Mexicana. *Investigaciones Geográficas* 50:26-41.
- Manshard, R. M., and F. T. P. Zee. 1994. Papaya germoplasm and breeding in Hawaii. *Fruit Varieties Journal* 48:146-152.
- Martínez-Villagomez, M., E. Campos-Rojas, J. Ayala-Arreola, A. F. Barrientos-Priego, y M. C. Espíndola-Barquera. 2016. Diversidad y distribución del género *Persea* Mill., en México. *Agroproductividad* 4: 72-77.
- Marinoni, L., A. Bortoluzzi, M. Parra-Quijano, J. M. Zabala, and J. F. Pensiero. 2015. Evaluation and improvement of the ecogeographical representativeness of a collection of the genus *Trichloris* in Argentina. *Genetic Resources and Crop Evolution* 62: 593-604.
- Moreno, N. P. 1980. Flora de Veracruz: Caricaceae. Fascículo 10. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Veracruz, México. 17 p.
- Moreira-Muñoz, A. 1996. Los Sistemas de Información Geográfica y sus aplicaciones en la conservación de la diversidad biológica. *Ciencia y Ambiente* 12: 80-86.
- Morton, J. 1987. Papaya (*Carica papaya* L.). *In*: Morton, J. F (Ed.). Fruits of warm climates. Miami, Florida. pp: 336-346.
- Nakasone, H. Y., and R. E. Paull. 1998. Papaya. *In*: Atherton, J., and A. Rees (Eds.). Tropical Fruits: Crop Production Science in Horticulture. CAB International, U.K. pp: 239-269.
- Ortega, P. R., M. A. Martínez A., y J. J. Sánchez G. 2000. Recursos fitogenéticos autóctonos. *In*: Ramírez, V.P., R. Ortega P., A. López H., F. Castillo G., M. Livera M., F. Rincón S., y F. Zavala G. (Eds.). Recursos Fitogenéticos para la Alimentación y la Agricultura, Informe Nacional. SNICS-SOMEFI. México. pp: 77-95.

- Parra-Quijano, M., D. Draper, E. Torres, and J. M. Iriondo. 2008. Ecogeographical representativeness in crop wild relative *ex situ* collections. *In*: Maxted, N., B. V. Ford-Lloyd, S. P. Kell, J. M. Iriondo, M. E. Dulloo, and J. Turok (Eds.). Crop wild relative conservation and use. CAB International. pp: 249-273.
- Parra-Quijano, M., J. M. Iriondo, and E. Torres. 2012. Review. Applications of ecogeography and geographic information systems in conservation and utilization of plant genetic resources. Spanish Journal of Agricultural Research 10: 419-429.
- Parra-Quijano, M., E. Torres, J. M. Iriondo, y F. López. 2015. Manual de usuario herramientas CAPFITOGEN versión 2.0. Tratado Internacional sobre los Recursos Fitogenéticos para la Alimentación y la Agricultura, FAO, Roma. 194 p.
- Purseglove, J. W. 1968. Tropical Crops Dicotyledons. 3th Edition. Longman Scientific & Technical. New York. pp: 45-51.
- Pla, L. E. 1986. Análisis Multivariado: Métodos de Componentes Principales. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. Secretaria General de la Organización de los Estados Americanos. Washington, D. C. 94 p.
- Rawlings, J. O. 1988. Applied Regression Analysis: A Research Tool. California, USA. 553 p.
- Renneberg, R. 2007. Biotechnology for Beginners. Academic Press of Elsevier, München, Germany. 360 p.
- Ruiz, C. J. A., J. L. Ramírez D., J. M. Hernández C., J. J. Sánchez G., A. Ortega C., G. Medina G., y G. Ramírez O. 2011. Razas mexicanas de maíz como fuente de germoplasma para la adaptación al cambio climático. Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas 2:365-379.
- SAS (Statistical Analysis System). 2002. SAS user's guide: Statistics. Versión 9.0. SAS Institute. Cary, USA.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2002. Norma Oficial Mexicana Nom-021-SEMARNAT-2000, especificaciones de fertilidad, salinidad y clasificación de suelos, estudio, muestreo y análisis.
- SEMARNAT-CP (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales y Colegio de Postgraduados). 2003. Evaluación de la degradación del suelo causada por el hombre en la República Mexicana. Escala 1: 250 000.
- SIAP (Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera). 2011. Seguimiento oportuno de comercio en economía. Consultado por producto. [Http://w6.siap.gob.mx/comercio/con_producto.php](http://w6.siap.gob.mx/comercio/con_producto.php) (noviembre, 2015).

- Soriano-Melgar, L. L. A., L. Alcaraz-Meléndez, M. Rodríguez-Álvarez, y S. Real-Cosío. 2016. Colecta y conservación *in vitro* y *ex situ* de recursos fitogenéticos de *Carica papaya* L. *Agroproductividad* 9: 28-32.
- Scheldeman, X., L. Willems, G. Coppens d'Eeckenbrugge, E. Romeijn-Peeters, M. T. Restrepo, J. Romero-Motoche, D. Jiménez, M. Lobo, C. I. Medina, C. Reyes, D. Rodríguez, J. A. Ocampo, P. Van-Damme, and P. Goetgebeur. 2007. Distribution, diversity and environmental adaptation of Highland papayas (*Vasconcellea* spp.) in tropical and subtropical America. *In*: Hawksworth, D. L., y A. T. Bull (Eds.). *Plant Conservation and Biodiversity*. Springer. pp: 1867-1884.
- Teran, S., and C. H. Rasmussen. 1995. Genetic diversity and agricultural strategy in 16th century and present day Yucatán Milpa Agriculture. *Biodiversity and Conservation* 4: 363-381.
- Tropicos.org. 2015. Missouri Botanical Garden, Saint Louis, Missouri. <http://www.tropicos.org/NamePage.aspx?nameid=6100032&tab=specimens> (abril, 2016).
- Villavicencio, N. M. A., y B. E. Pérez E. 2005. Guía de la flora útil de la Huasteca y la zona Otomí-Tepehua, Hidalgo I. UAEH. 171 p.

CAPÍTULO II.

DIVERSIDAD MORFOLÓGICA *in situ* DE *Carica papaya* L., NATIVA DE MÉXICO

RESUMEN

En México existen poblaciones silvestres y domesticadas de *C. papaya*. Sin embargo, su variación *in situ*, donde se incluya un gran número de ejemplares, no se ha estudiado. Se caracterizó la variabilidad morfológica de 222 ejemplares de *C. papaya* nativos de las vertientes del Pacífico y Golfo de México. Se evaluaron 12 características morfológicas: seis cuantitativas y seis cualitativas. Se realizaron los análisis de varianza, selección de variables, componentes principales (ACP) y agrupamiento jerárquico con distancias Euclidianas. Todas las características morfológicas entre recolectas de *C. papaya* presentaron diferencias significativas ($P \leq 0.01$), de acuerdo al análisis de varianza. El ACP detectó que las características de mayor contribución a la variación entre los ejemplares analizados, fueron: volumen comestible, diámetro de cavidad central, longitud, diámetro, grosor de pulpa, forma del extremo peduncular y forma del fruto. El análisis de conglomerados conformó tres grupos fenotípicos estadísticamente diferentes ($P \leq 0.01$) y detectó continuidad con base en dimensiones y forma del fruto. Ambos análisis multivariados diferenciaron entre tipos silvestres, y domesticados recolectados en huertos familiares. La alta diversidad morfológica entre *C. papaya* da pie a establecer un programa nacional de conservación de germoplasma entre genotipos con disimilitud genética para usarse en un programa de mejoramiento genético.

Palabras clave: Descriptores, poblaciones silvestres, poblaciones domesticadas.

**MORPHOLOGICAL DIVERSITY *in situ* OF *Carica papaya* L., NATIVE FROM
MEXICO**

ABSTRACT

In Mexico there are wild and domesticated plants of *C. papaya*. However, its variation *in situ* including a large number of accessions has not been studied. The morphological variability of 222 specimens of *C. papaya* native from the slopes of the Pacific and the Gulf of Mexico was characterized. Twelve morphological characteristics were estimated, six quantitative and six qualitative. Analysis of variance, selection of variables, principal components (PCA) and hierarchical grouping with Euclidean distances were performed. All morphological characteristics among the collected *C. papaya* showed significant differences ($P \leq 0.01$), according to the analysis of variance. The PCA detected that the characteristics with greatest contribution to the variation among the analyzed specimens were: edible volume, diameter of central cavity, length, diameter, thickness of pulp, shape of the peduncle end and fruit shape. The cluster analysis formed three statistically different phenotypic groups ($P \leq 0.01$) and detected continuity based on dimensions and shape of the fruit. Multivariate analyses showed differences among wild and domesticated plants collected in homegardens. The high morphological diversity among *C. papaya* leads to establish a national strategy of germoplasm conservation among those that present genetic dissimilarity to be used in future breeding programs.

Key words: Descriptors, wild populations, domesticated populations.

2.1. INTRODUCCIÓN

Carica papaya L., pertenece a la familia Caricaceae, la cual consta de seis géneros y 35 especies (Fuentes y Santamaría, 2014), siendo *C. papaya* la especie más importante económicamente, principalmente por el valor comercial y volumen de ventas del fruto. Es una especie originaria del norte de Centroamérica y sur de México, donde existen poblaciones cultivadas y silvestres (Morton, 1987; Manshardt y Zee, 1994; Fuentes y Santamaría, 2014). *C. papaya* muestra una alta variación morfológica en características como: forma, tamaño, color de epidermis, sabor, sólidos solubles totales en el fruto y porte en la planta (Kim *et al.*, 2002). La caracterización morfoagronómica es un método tradicional que se utiliza ampliamente en las ciencias agrícolas debido al uso fácil y de bajo costo económico, el cual resulta eficiente para caracterizar la diversidad morfológica (Castellen *et al.*, 2007).

Debido al predominio actual de variedades mejoradas, las poblaciones nativas cultivadas como la ‘Cera Amarilla’, ‘Mamey’, ‘Zapote’, entre otras, han dejado de tener importancia comercial, por lo que el tamaño efectivo poblacional se ha reducido, ya que generalmente, se encuentran en los huertos familiares tradicionales (Ávila *et al.*, 2012). Los huertos conservan una diversidad amplia de especies nativas, entre ellas, varios tipos de *C. papaya* (Caballero, 1992) que son utilizados básicamente para autoconsumo y designados de diversas formas por los pobladores que conservan el germoplasma. Además, dichos lugares contribuyen a la conservación de la diversidad genética y a la alimentación humana, y son un reservorio de genes valiosos para los fitomejoradores.

A la fecha se han realizado diversos estudios con *C. papaya* para caracterizar la diversidad en variedades tradicionales locales (Castellen *et al.*, 2007; Asudi *et al.*, 2010; Aikpokpodion 2012), variedades mejoradas (Singh y Kumar 2010;) y ambas (Sompak *et al.* 2014). En cambio, Ocampo *et al.* (2006) y Coppens d'Eeckenbrugge *et al.* (2007) incluyeron las variedades tradicionales locales y las mejoradas, además de poblaciones nativas de Costa Rica. Aunque dichos estudios contemplan un número de poblaciones reducido, han contribuido a la planificación de estrategias de manejo, mejoramiento genético, conservación en los bancos de germoplasma y utilización sustentable de la diversidad (Morton, 1987; Ara *et al.*, 2016).

Los estudios que involucran a las poblaciones de *C. papaya* nativas de México, se han enfocado en el sur del estado de Yucatán, como los de Fuentes y Santamaría (2014) que reportaron que las plantas femeninas de las poblaciones silvestres miden 5 m de altura y producen 70 frutos con peso entre 20 y 35 g; también, Vázquez *et al.* (2014) evaluaron la variación morfo-agronómica de las progenies F₁ y F₂ derivadas de genotipos de papayo silvestres y la variedad 'Maradol', encontrando mayor variación fenotípica principalmente en características de planta dentro de las F₁ y F₂. Soriano-Melgar *et al.* (2016) al recolectar la diversidad en papayos de Baja California Sur, reportaron frutos de hasta 1.6 kg de peso. Sin embargo, utilizaron un número reducido de genotipos de *C. papaya*, donde evaluaron menos de siete descriptores morfológicos, los cuales son propuestos por la Unión Internacional para la Protección de Nuevas Variedades de Vegetales (UPOV).

Lo anterior evidencia que, la diversidad morfológica *in situ* de poblaciones de papayo nativas en México está poco explorada y caracterizada a una región determinada. Por ello,

la necesidad de estudiar la diversidad existente de poblaciones nativas de *C. papaya* en diferentes zonas agro-ecológicas de México, donde se distribuye dicha especie.

Las poblaciones de *C. papaya* nativas, de valor comercial, que aún se conservan en México y se han adaptado a condiciones edafoclimáticas diversas, son de interés para ciertos agricultores para cultivarlas; además de que las características fenotípicas de sus frutos son las de mayor importancia para los mercados consumidores (Wall y Tripathi, 2014) que cambian los hábitos de consumo, prefiriendo ciertos tipos de frutos de alguna variedad específica. En México, la riqueza genética nativa se está aprovechando para generar variedades nuevas de papayo con productividad alta y plantas de porte bajo (Vázquez *et al.*, 2014). El conocimiento de la diversidad genética en *C. papaya* es imprescindible en el estudio de las estructuras genéticas de las poblaciones nativas, para proponer estrategias de conservación y aprovechamiento (Allendorf *et al.*, 2013). Por tanto, el objetivo de esta investigación fue caracterizar la diversidad morfológica *in situ* de 222 ejemplares de *C. papaya* nativos de México.

2.2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.2.1. Área de estudio

La Red Papaya del Sistema Nacional de Recursos Fitogenéticos para la Alimentación y la Agricultura, después de diagnosticar la distribución geográfica de *C. papaya*, propuso recolectas dirigidas en cuatro zonas agro-ecológicas (Ávila *et al.*, 2009). Durante los años de 2009 a 2013, se recolectaron frutos de 222 ejemplares de papayo nativos en las vertientes del Pacífico y del Golfo de México (Figura 2.1). Dichas recolectas se georreferenciaron con un geoposicionador satelital (GPS) marca Garmin eTrex y

superponerlas en una capa de tipos climáticos de García (1998). De cada árbol, se cosecharon de tres a seis frutos en índice de madurez fisiológica.

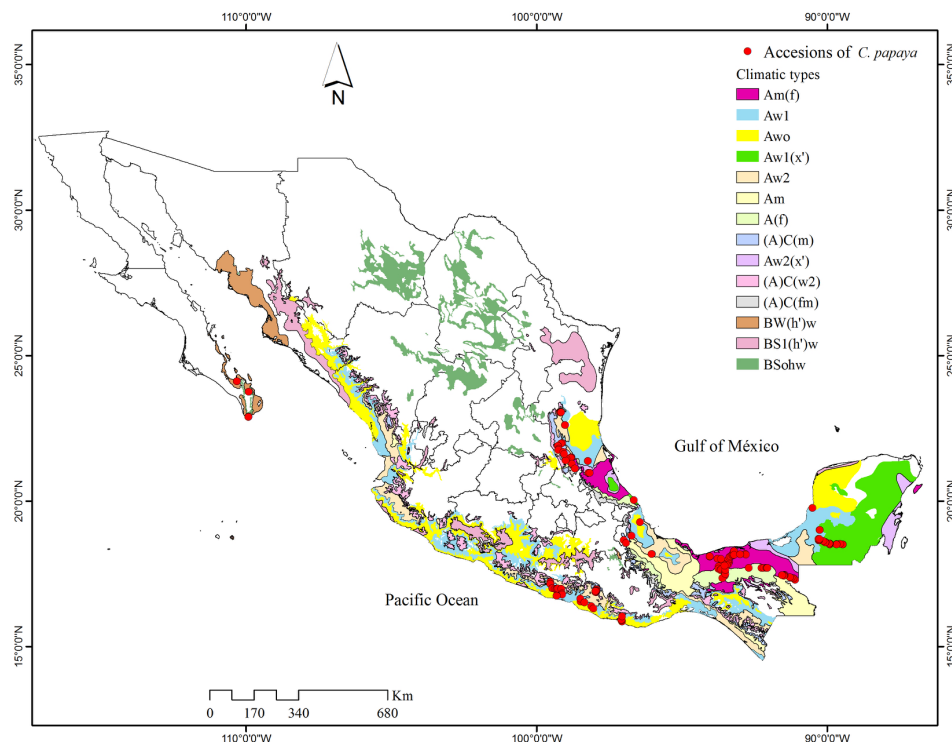


Figura 2.1. Distribución geográfica de 222 ejemplares de *C. papaya* en 10 estados de México asociada a diferentes climas.

2.2.2. Variación morfológica

Las características cuantitativas que se midieron en el fruto fueron: longitud (cm), diámetro (cm), relación longitud/diámetro, grosor de pulpa (cm), diámetro de la cavidad central (cm) y volumen comestible (cm³). Las características cualitativas incluyeron: forma del fruto, forma del extremo peduncular, forma del extremo distal, prominencia de aristas, forma de la cavidad central y color de pulpa. Adicionalmente, se registró la presencia de ramificación en la planta. Las características anteriores, se evaluaron de acuerdo con los descriptores para *C. papaya* propuestos por la UPOV (2008), excepto el volumen comestible

(Aikpokpodion 2012), la forma del fruto (catálogo de Dantas *et al.* 2000) y el color de pulpa (tabla de colores de Munsell Color, 1977).

2.2.3. Análisis estadístico

Se realizó un análisis de varianza simple, mediante el procedimiento GLM del paquete estadístico SAS V.9.0. Posteriormente se hizo una selección de variables para eliminar aquellas con coeficientes de correlación menores de 0.5, ya que su aporte a la variación fue bajo. Para ello, se obtuvieron los valores y vectores propios mediante la matriz de correlaciones (Rawlings, 1998) y con la gráfica de Gabriel (1971), se visualizaron las correlaciones entre variables y su aporte a la variación global (Pla, 1986).

Con las variables seleccionadas, se realizó el análisis de componentes principales (ACP), construido con la matriz de correlaciones, la cual fue analizada con el método no paramétrico Modeclus (SAS Institute, 2002) para estimar el número adecuado de agrupaciones y distribuirlos en una gráfica “*Biplot*” (Gabriel, 1971).

En las agrupaciones de las recolectas de *C. papaya* se efectuó un análisis de conglomerados con datos estandarizados, usando distancias Euclidianas y el método de ligamiento promedio (UPGMA). El punto de corte de este análisis, se definió con el estadístico de Pseudo F. Se aplicó una prueba de medias (Tukey, $P \leq 0.05$) sobre los grupos de *C. papaya* obtenidos con el dendrograma. Los análisis se hicieron con el paquete estadístico SAS V.9.0 (SAS Institute, 2002).

2.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

2.3.1. Caracterización morfológica

El análisis de varianza (ANOVA) detectó diferencias significativas ($P \leq 0.01$) en todas las características morfológicas entre los 222 ejemplares evaluados (Cuadro 2.1), lo que demuestra la existencia de variación entre ellos.

Cuadro 2.1. Cuadrados medios del análisis de varianza para 12 características morfológicas en 222 ejemplares de *C. papaya* nativos de México.

Característica (unidad de medida)	Acrónimo	Cuadrados medios		CV (%)
		Ejemplares	Error	
Volumen comestible del fruto (cm ³)	VCF	2094286.1**	121777.8	66.59
Forma del fruto	FF	61.56**	9.26	50.02
Forma de la cavidad central	FCC	1.46**	0.23	26.69
Diámetro de la cavidad central (cm)	DCC	7.78**	0.84	20.35
Prominencia de aristas	PA	1.59**	0.09	21.55
Forma del extremo peduncular	FEP	1.07**	0.12	19.69
Grosor de pulpa (cm)	GP	2.28**	0.05	17.41
Longitud del fruto (cm)	LF	201.06**	5.20	16.62
Forma del extremo distal	FED	1.06**	0.12	15.82
Diámetro del fruto (cm)	DF	25.57**	1.21	15.52
Relación longitud/diámetro	RLDF	0.92**	0.07	15.09
Ramificación de la planta	RP	52.33**	0.34	7.01

** $P \leq 0.01$, CV=Coeficiente de variación.

El coeficiente de variación (CV) indica la magnitud de la variabilidad de las características dentro de un germoplasma determinado. Se encontró que la mayoría de las características del fruto y la ramificación de planta presentaron CV menor de 20% (Cuadro 2.1), lo que sugiere poca variación de estas características, así como buena precisión experimental

(Silva *et al.* 2008). La forma de la cavidad central, diámetro de la cavidad central y prominencia de aristas presentaron CV altos, en tanto que el volumen comestible y forma del fruto mostraron CV muy altos (Cuadro 2.1). Al respecto, Silva *et al.* (2008) señalan que un CV con valores de > 20 a $< 40\%$ y $> 40\%$ se consideran altos y muy altos, respectivamente. Los valores de CV muy altos observados en el presente estudio, se deben a la variación amplia de la forma y volumen comestible del fruto entre los ejemplares (Figura 2.2). Por ejemplo, la recolecta 214 de Campeche presentó 3.1 cm^3 de VCF, mientras que la 87 de Guerrero fue de 5660.1 cm^3 .



Figura 2.2. Muestra de la diversidad morfológica en frutos de los ejemplares de *C. papaya* nativos encontrados en cuatro estados de México. (A) Guerrero, (B) Oaxaca, (C) Tabasco y (D) Campeche. Características cualitativas: 1= prominencia de aristas, 2= extremo peduncular, 3= extremo distal. Con una cámara digital de 5.0 mega pixeles se le tomó la foto a cada muestra recolectada por estado donde se colocó como referencia una regla de 30 cm, a una distancia aproximada de 2.3 m de altura.

Las características consideradas como las de mayor variación, especialmente el diámetro de la cavidad central y el volumen comestible, coinciden con la que reportaron Aikpokpotion (2012) y Oliveira *et al.* (2010), quienes señalan alta variabilidad entre genotipos de papayo. Ara *et al.* (2016) indican que los valores de CV altos se debe a la variación inter-poblacional, en tanto que Oliveira *et al.* (2010) la atribuyen a la variación intra-poblacional. La variación alta del CV entre ejemplares de papayo en el presente estudio, puede deberse a que el sur-este de México es un centro primario de domesticación (Hancock, 2004); al proceso de domesticación donde los pobladores de diferentes regiones se centraron principalmente en la modificación del tamaño, forma y color en el fruto y paralelamente promovieron la presencia de plantas hermafroditas (Fuentes y Santamaría, 2014; Manshardt, 2014); a los usos que le dan los pobladores de diversas regiones donde existe papayo (Resultados por publicarse); al intercambio de material genético (Asudi *et al.*, 2010); a los tipos sexuales (Moore, 2014); y a las adaptaciones agro-ecológicas (Hancock, 2004).

Las características ramificación de la planta, y forma del extremo distal del fruto se eliminaron con la ayuda de la gráfica de Gabriel, dado que aportaron poca variación a cada componente (<0.5). Oliveira *et al.* (2012) señalan la importancia de eliminar aquellas características que no contribuyen significativamente a la variabilidad, lo que permite una mejor interpretación de los resultados sin perder información.

2.3.2. Análisis de componentes principales

Los tres primeros componentes principales (CP) explicaron el 77.4% de la variación total entre los ejemplares estudiados (Cuadro 2.2). Las características asociadas al CP1 fueron:

longitud, diámetro, grosor de pulpa, volumen comestible y diámetro de la cavidad central del fruto; mientras que el extremo peduncular y la forma del fruto se relacionaron con el CP2. En el CP3, sólo la prominencia de aristas del fruto aporta a la variación (Cuadro 2.2). En esta investigación, las características anteriores contribuyen mayormente a la diversidad de *C. papaya* nativa de México, las cuales coinciden con las registradas en otros estudios similares, excepto la variable prominencia de aristas del fruto (Ocampo *et al.*, 2006; Asudi *et al.*, 2010; Singh *et al.*, 2010; Aikpokpodion, 2012; Oliveira *et al.* 2012).

Cuadro 2.2. Vectores característicos, valor propio y proporción de la variación explicada de los tres primeros CP de 10 características morfológicas en *C. papaya* nativa de México.

Característica	CP1	CP2	CP3
Longitud del fruto (cm)	0.424	0.034	-0.199
Diámetro del fruto (cm)	0.405	-0.228	0.055
Grosor de pulpa (cm)	0.395	-0.014	-0.030
Volumen comestible del fruto (cm ³)	0.390	-0.040	-0.253
Diámetro de la cavidad central (cm)	0.326	-0.363	0.196
Relación longitud/diámetro	0.284	0.416	-0.284
Forma del fruto	0.239	0.471	-0.034
Forma del extremo peduncular	-0.117	0.533	0.306
Prominencia de aristas	0.208	-0.115	0.724
Forma de la cavidad central	0.211	0.345	0.390
Valor propio	5.1	1.7	0.9
Variación explicada (%)	51.3	16.8	9.3
Variación acumulada (%)	51.3	68.1	77.4

La Figura 2.3 exhibe que los ejemplares de *C. papaya* se dispersaron gradualmente en el CP1 con base en las características de dimensiones (LF, DF, RLDF, GP, VCF y DCC) del

fruto. Al respecto, Manshardt (2014) señala que ciertas características del fruto como el tamaño, la cavidad ovárica y el color de pulpa, han sido las estructuras más favorecidas durante el proceso de domesticación. Así, al ir cambiando los hábitos de consumo, se fue prefiriendo los frutos superiores a 1 kg de peso y paralelamente se promovió el hermafroditismo. Este fenómeno se confirmó durante las recolectas del germoplasma de papayo nativo, ya que se observaron poblaciones trioicas como la ‘Mamey’ (recolecta 87 de Guerrero) con frutos de 43 cm de longitud y volumen comestible de 5660.1 cm³.

De acuerdo con el análisis Modeclus, a un radio en la hiper-esfera de exploración $R= 0.7$, en el plano de los dos primeros componentes principales, los ejemplares de papayo se dispersaron y formaron 11 grupos que fueron distintos fenotípicamente entre ellos (Figura 2.3).

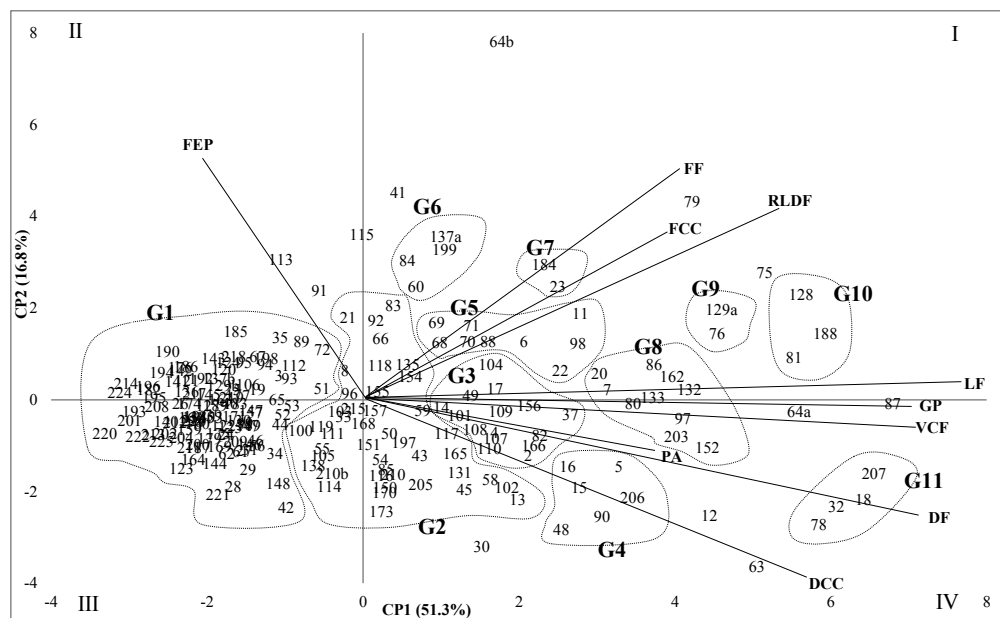


Figura 2.3. Biplot de 222 ejemplares de papayo elaborado con los CP1 y CP2 de 10 características morfológicas. Para los acrónimos de las características ver Cuadro 2.1.

El Grupo 1 integró 109 ejemplares silvestres que presentaron frutos de menores dimensiones en longitud, diámetro, relación longitud/diámetro, grosor de pulpa, diámetro de cavidad central y volumen comestible de 6.7 cm, 4.6 cm, 1.5, 0.7 cm, 3.4 cm y 31.3 cm³, respectivamente. Cualitativamente mostraron forma de fruto redonda, cavidad ovárica redonda y aristas pronunciadas ligeramente; características confirmadas por la UPOV (2008). Además, estos ejemplares silvestres son exclusivamente poblaciones dioicas (observación personal); es decir, las plantas hermafroditas están ausentes. Lo anterior también ha sido documentado en México por Chávez-Pesqueira y Núñez-Farfán (2016). De las 109 recolectas del Grupo 1, 101 proceden de la vertiente del Golfo de México y ocho del Pacífico. Todos los ejemplares presentaron frutos con dimensiones similares; sin embargo, el CP2 ubicó a los del Pacífico en el Cuadrante II porque presentaron variación en la forma del fruto, la cual fue redonda, oval y elíptica. Las ocho recolectas del Pacífico, evidencian que las poblaciones silvestres se encuentran raramente en esta vertiente, ya que la mayoría son de fruto con dimensiones de intermedio a grande (Figura 2.3). Esto probablemente indica que existe pérdida de este germoplasma silvestre debido a la destrucción de su hábitat para fines agropecuarios, así como a las barreras montañosas de la Sierra de Juárez y Sierra Madre del Sur que son las más prominentes para la dispersión de dichas poblaciones (Chávez-Pesqueira y Núñez-Farfán, 2016). La escases de este material también podría asociarse a una erosión genética baja que presenta la especie (IPGR, 1896). El Grupo 1 no concentró ejemplares de papayo de Baja California Sur; esto podría atribuirse a que en este estado, las poblaciones existentes fueron introducidas, pues no se tienen registros de poblaciones silvestres (Badillo, 1971; Soriano-Melgar *et al.*, 2016).

En la parte central del plano (Figura 2.3), se ubicó el Grupo 2 con 46 ejemplares de *C. papaya*. Los frutos de éstos mostraron valores intermedios en la longitud con 13.9 cm y 8.0 cm de diámetro, valores promedio de relación longitud/diámetro de 1.8, grosor de pulpa de 1.5 cm, diámetro de cavidad central de 5.1 cm y volumen comestible de 293.7 cm³, con frutos de forma elíptica y cavidad ovárica angular. Este Grupo incluyó papayos tanto de tipos silvestres como de aquellos domesticados que se encontraron en huertos familiares, con excepción de la recolecta 92 de Guerrero, la 105 y la 119 de Oaxaca que se localizaron en hábitat silvestre. Resalta también la recolecta 13 de Baja California Sur, dado que tiene similitud fenotípica con las silvestres en huertos familiares del Grupo 2 cuando ésta es un genotipo domesticado. En ciertas regiones de México, los frutos de los materiales silvestres en huertos familiares se utilizan para elaborar dulce en conserva y las plantas como ornato. Además, su nombre varía dependiendo de la región cultural indígena (Maya, Huasteca, Montaña de Guerrero, Mixteca, Costa y Sierra Sur de Oaxaca, Selva Lacandona y Chontal de Tabasco) donde se localizan (CDI-PNUD, 2006). Los nombres más comunes son: Papaya de Monte, Papayitas, Papaya Silvestre, Papaya Cimarrona, Papaya Pájaro, Papaya Corriente, Papaya Urraca y Papaya Oreja de Mico.

El Grupo 3 concentró 15 recolectas de *C. papaya* que presentaron frutos con longitud de 19.9 cm, diámetro de 9.8 cm, volumen comestible de 694.1 cm³, frutos de forma elíptica y extremo peduncular hundida. El Grupo 4 integró seis ejemplares con una longitud promedio de 24.6 cm, diámetro de 13.3 cm, volumen comestible de 1203.5 cm³, forma globular y extremo peduncular hundida en el fruto. Se podría inferir que los ejemplares de ambos Grupos son domesticados, ya que se observó plantas hermafroditas durante la recolecta además de diferentes colores de pulpa como el rojo, destacando la 206 de

Campeche (tipo ‘Mamey’). Esta información, está en correspondencia con lo documentado por Manshardt (2014). Asimismo, todos ellos se localizaron en huertos familiares, donde se utilizan para autoconsumo (Resultados por publicarse).

El Grupo 5 representó nueve recolectas de *C. papaya*. El tamaño y volumen comestible del fruto fueron muy similares al Grupo 4, pero se diferenció por la forma de pera y extremo peduncular achatada en el fruto. Dentro de este Grupo, se encontró la 22 de Veracruz (‘Mamey’). El Grupo 6 reunió cuatro recolectas de papayo, el cual fue similar en dimensiones y volumen comestible del fruto con el Grupo 4, distinguiéndose de éste por la forma de pera y extremo peduncular puntiaguda. Estos ejemplares de ambos Grupos se podría deducir que son domesticadas debido a que se le asocia con la presencia de plantas hermafroditas, y varios colores de pulpa como el rojo; lo cual, está en correspondencia con lo reportado por Manshardt (2014). Dichas plantas provienen de huertos familiares, donde los frutos son destinados al mercado local y para autoconsumo (Resultados por publicarse).

El Grupo 7 concentró dos ejemplares de papayo y sus frutos mostraron similitud en dimensiones y volumen comestible con el Grupo 3, pero diferente por ostentar frutos en forma de clava y extremo peduncular redonda. De acuerdo a lo señalado por Manshardt (2014), se podría deducir que ambos ejemplares son domesticados. Estos se encontraron en huertos familiares; la recolecta 23 de Veracruz (‘Mamey’) se destacó por ser una planta hermafrodita con frutos de pulpa roja, característica que permite su comercialización regional.

En la parte final del plano del CP1 se posicionaron los Grupos 8 con 10 recolectas; Grupo 9 con dos, la 76 y la 129a; Grupo 10 con tres, la 81, la 128 y la 188 (‘Zapote’); y el Grupo 11

con cuatro recolectas, la 18 ('Cera Amarilla'), la 32, la 78, y la 207 ('Mamey'). Todos éstos ejemplares, presentaron frutos de mayores dimensiones en la longitud, diámetro, grosor de pulpa, diámetro de cavidad central y volumen comestible que el resto de los grupos, incluyéndose la 'Zapote', 'Mamey' y 'Cera Amarilla' que presentan variación en sexos de la planta, formas y colores de pulpa del fruto. En estos cuatro Grupos se posicionaron aquellas que tienen un grado de domesticación más avanzado, al poseer frutos de mayor dimensión y variación en el color de pulpa; además, se observaron plantas hermafroditas. Se recolectaron en huertos familiares y sus frutos se comercializan local o regionalmente, sobre todo aquellos de 'Cera Amarilla', 'Mamey' y 'Zapote' que dominaron el mercado nacional hasta el año 1990 (Soriano-Melgar *et al.*, 2016) como consecuencia de la introducción la 'Maradol' en 1978 a México.

Los ejemplares de *C. papaya* de los Grupos 3 al 11, los cuales se hallaron en huertos familiares, se distribuyeron ampliamente en los Cuadrantes I y IV (Figura 2.3), ya que mostraron gran dispersión morfológica entre sí. Estas recolectas ubicadas en esos cuadrantes podrían considerarse como germoplasma del complejo papayo de acuerdo con sus dimensiones, formas del fruto y procedencias diversas. Posiblemente dicho germoplasma nativo ha tenido un manejo de selección mínimo; por tanto, la variación que existe pudiera deberse a los distintos usos locales, los cuales se reflejan en los diversos nombres comunes asignados. Por ejemplo, a los frutos, las hojas, las semillas, la raíz y el tallo del papayo silvestre, se les da una diversidad de usos que se remonta desde la época prehispánica (Manshardt y Zee, 1994; Teran y Rasmussen, 1995) hasta la actualidad (Jiménez, 2011). Además de diferentes nombres en alguna lengua nativa (Martínez, 1979).

Además, sobresale que los 12 ejemplares de *C. papaya* con características particulares, no se conglomeraron en algún grupo, y se ubican en los Cuadrantes I, II y IV. En los Cuadrantes I y II se dispersaron continuamente por el aumento en tamaño del fruto las recolectas 113, 91, 115, 41, 64b, 79 y 75, al mostrar dimensiones del fruto de pequeño a grande, forma del fruto (vela, alargada-aperada, oblonga-aperada y oval-aperada) y forma del extremo peduncular (hundida, achatada, redonda y puntiaguda). La recolecta 64b de Guerrero presentó un diámetro de cavidad central mínimo, lo cual es una característica comercial relevante. La recolecta 30 de Tamaulipas, la 12 de Campeche, la 63 de Veracruz, la 64a y la 87 de Guerrero, se dispersaron continuamente sobre el Cuadrante IV debido al incremento de tamaño del fruto, al ser de intermedio a grande y formas que van de globular, redonda, oblonga-elipsoide, clava hasta la forma oblonga-aperada del fruto. La 87 de Guerrero se distinguió por poseer frutos de mayores dimensiones con longitud de 43.0 cm, diámetro de 15.7 cm, grosor de pulpa de 3.9 cm y volumen comestible de 5660.1 cm³ que el resto de las demás. Se podría deducir que los 12 ejemplares no conglomerados son domesticados, ya que se observaron plantas hermafroditas durante la exploración del germoplasma, además de varias tonalidades de pulpa del fruto. Todos ellos se situaron en huertos familiares, excepto la recolecta 91 de Guerrero que se encontró en hábitat silvestre.

Además de las dimensiones del fruto, la forma del mismo fue determinante en la discriminación entre recolectas. De acuerdo con Nakasone y Paull (1998), los agricultores seleccionan esta característica conforme a las preferencias individuales de los mercados consumidores de papaya. Moore (2014) afirma que los tipos sexuales están determinados genéticamente, aunque el ambiente también modifica la expresión sexual, y éste al tipo de flor que originará formas de fruto diferentes. Asimismo, Nakasone y Paull (1998) indican

que plantas con flores femeninas producen formas esféricas a ovoides, y las hermafroditas producen frutos de forma piriforme o alargada con ciertas variaciones dependiendo de la variedad y de otros factores. Al respecto, Sompak *et al.* (2014) encontraron seis formas de fruto en plantas hermafroditas de 20 genotipos de papayo. La relación longitud/diámetro del fruto (RLDF) es un índice de la forma del mismo. Los ejemplares de los Grupos 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10 y 11 evaluados en el presente estudio tuvieron valores arriba de 2.0 de RLDF, el cual fue similar con algunas variedades de papayo caracterizadas por Chan (1975). Este investigador señala que valores arriba de 2.0 indican frutos alargados como los de las variedades locales de Malasia ('Sitiawan', 'Taiping 3', 'Subang 6', 'Serdang 3', 'Batu Arang', 'Subang 3', 'Rawang', y 'P. Jaya'), y una mejorada de Tailandia.

La variación morfológica amplia detectada en este estudio, resalta la importancia de conservar *in situ* o *ex situ* germoplasma de papayo nativo para su aprovechamiento actual y futuro. También se evidenció que el proceso de selección y mejoramiento genético consciente o inconsciente por los pobladores de las diferentes regiones, ha ido cambiando las estructuras genéticas de las poblaciones debido a ciertas características fenotípicas de interés centradas en el fruto; por tanto, deben ser los propietarios de los huertos quienes conserven este germoplasma, pero considerando medidas de manejo a corto plazo (ejemplo, el aumento del tamaño efectivo de la población) y de esta manera ellos contribuirán a la reducción de los cambios genéticos desfavorables a largo plazo (Allendorf *et al.*, 2013). Estos investigadores señalan que para la conservación *ex situ* como banco de semillas o germoplasma, una alternativa son los programas de mejoramiento, que tiene como fin aumentar la diversidad genética y el tamaño efectivo de la población, y evitar la demografía de los individuos. Dentro del programa de mejoramiento de la conservación, se ha

propuesto la metodología *pedigree* a nivel de individuo, ya que serán quienes proveerán el arsenal de genes, y para ello deben de estar plenamente caracterizados morfológica y genéticamente.

Se ha documentado que la amplia diversidad morfológica puede deberse a la variación inter e intra poblacional. Además, se le asocia con la polinización cruzada, recombinación sexual, mutación, seguida por una selección intensiva de genotipos por comunidades rurales aisladas intercambiando material genético (Asudi *et al.*, 2010; Singh *et al.*, 2010). Singh y Kumar (2010) señalan que además por ser un cultivo de polinización cruzada y de propagación sexual (semilla), el hábito de la floración y fructificación varía, generando como resultado una gran diversidad en forma, tamaño, calidad, sabor y color del fruto. Oliveira *et al.* (2012) reportaron que la polinización cruzada ha causado cambios morfológicos en cada población, resultando pérdida de identidad en la variedades de papayo y posiblemente la formación de nuevos genotipos debido a la polinización abierta e incontrolada.

La diversidad de usos de las recolectas de *C. papaya* nativas de México así como el manejo de los sistemas agrícolas tradicionales explican, parcialmente, la variación morfológica detectada en este germoplasma (Teran y Rasmussen, 1995). Así, en la región cultural de Baja California Sur a *C. papaya* la denominan Papaya y su fruto es usado en la elaboración de dulces en conserva; en la Mixteca la conocen como Papaya Urraca y el fruto es destinado para el consumo en fresco y dulce en conserva; en la Costa y Sierra Sur de Oaxaca la llaman Papaya Corriente y la destinan para el consumo en fresco y como planta ornamental; en la Maya la denominan como Ch'ich'put y de sus frutos elaboran dulce en conserva; en la Selva Lacandona la nombran Papaya Oreja de Mico utilizándola para el

consumo en fresco, dulce en conserva y ornamental; en la Chontal de Tabasco la designan Papaya Oreja de Mico, empleando los frutos en la elaboración de dulces en conserva; en la Huasteca la conocen como Ochonitli y Utzum y la comercializan localmente para su consumo en fresco, preparación de aguas y dulce en conserva (Resultados por publicarse).

Los resultados de nuestro estudio apoyan lo señalado por Badillo (1971), Morton (1987) y Fuentes y Santamaría (2014), quienes mencionan que el sur de México es centro de origen de *C. papaya*, y probablemente centro de domesticación como lo ha sugerido Manshardt y Zee (1994). Además, la región sureste de México corresponde a la región de Mesoamérica, que incluye Centroamérica, que ha sido considerada como centro primario de domesticación de varios cultivos, entre ellos, *C. papaya* (Hancock, 2004).

2.3.3. Relaciones genéticas

Los agrupamientos de los ejemplares de *C. papaya* presentaron continuidad en el análisis de conglomerados, principalmente por dimensiones y formas del fruto. Se definieron tres grupos fenotípicos de papayo a una distancia Euclidiana de 0.95 unidades (Figura 2.4), de acuerdo con la Pseudo F (SAS Institute, 2002). Las características presentaron diferencias significativas ($P \leq 0.01$) entre grupos formados por el dendrograma (Cuadro 2.3).

Cuadro 2.3. Medias de las características morfológicas del fruto en *C. papaya* nativa de México, de tres grupos formados por el dendrograma.

Grupo	Número de ejemplares	LF (cm)	DF (cm)	RLDF	GP (cm)	DCC (cm)	VCF (cm ³)	FF	FEP	PA	FCC
1	111	21.0a	9.8a	2.1b	2.1b	5.8a	1034.6a	8.1b	1.5b	1.6ab	2.2b
2	3	10.5b	4.0b	3.4a	3.2a	2.0b	77.2b	14.7a	3.7a	2.0a	3.3a
3	108	6.6b	4.5b	1.5c	0.7c	3.4b	30.5b	3.5b	1.9b	1.1b	1.3c

Medias con letras iguales en cada columna no son estadísticamente diferentes (Tukey, 0.01). LF= longitud, DF= diámetro, RLDF= relación longitud/diámetro, GP= grosor

de pulpa, DCC= diámetro de cavidad central, VCF= volumen comestible, FF= forma, FEP= forma del extremo peduncular, PA= prominencia de aristas, FCC= forma de la cavidad central.

El Grupo 1 se formó por 111 ejemplares de papayo distribuidos en cuatro Subgrupos con similitud en el diámetro de cavidad central, todos ellos provenientes de huertos familiares. Además, presentó diferentes colores de pulpa 5GY9/12 a 10R6/16 (verde-amarilla a roja). El Subgrupo 1-A exhibió frutos de forma de pera con relación longitud/diámetro de 2.4; el 1-B, con frutos de forma de pera, pero tuvo los valores más altos en la relación longitud/diámetro (2.6) y la longitud (29.4 cm); el 1-C, con valores intermedios tanto en las dimensiones como en la forma al ser elíptica con 1.7 de relación longitud/diámetro; el 1-D, con la forma globular, 1.8 de relación longitud/diámetro y alcanzó el mayor diámetro (12.7 cm).

El Grupo 2 está integrado por tres recolectas de papayo, con valor intermedio de longitud del fruto. Se distinguió de los Grupos 1 y 3 por mostrar mayor relación longitud/diámetro (3.4) y grosor de pulpa (3.2 cm), cavidad ovárica pequeña (2.0 cm de diámetro) y forma oblonga-aperada. Los colores de pulpa fueron 2.5Y8/10 a 7.5YR7/12 (amarilla a amarilla-anaranjada).

En el Grupo 3 incluye 108 recolectas de *C. papaya* subdivididas en cuatro Subgrupos y mostraron semejanza en la longitud y diámetro del fruto con 6.6 cm y 4.5 cm, respectivamente. Se encontró en mayor frecuencia el color de pulpa 5GY9/12 a 7.5Y9/8 (verde-amarilla a amarilla) y en menor frecuencia el 7.5YR7/12 (amarilla-anaranjada), este último correspondió al ejemplar 153 de Tabasco localizado en un huerto familiar. Dentro de este Grupo, el 76% de los ejemplares se localizaron en varios tipos de vegetación

destacando la Selva Alta Perennifolia, aunque algunos de ellos se situaron en los acahuales; el 24% restante se encontró en huertos familiares, lo cual tiene correspondencia con lo reportado por Caballero (1992), quien señala que es posible hallar este tipo de poblaciones en los huertos, ya que sus frutos contribuyen a la alimentación familiar. También, Chávez-Pesqueira y Núñez-Farfán (2016) han encontrado germoplasma silvestre en la vegetación conocida como acahuales. En este Grupo, el dendrograma no logró diferenciar dentro de tipos silvestres recolectados en vegetación natural y aquellos de huertos familiares. Este resultado tiene coherencia con los de Coppens d'Eeckenbrugge *et al.* (2007), quienes mediante marcadores morfológicos e izoenzimáticos caracterizaron germoplasma silvestre y de huertos familiares, y tampoco encontraron diferencias.

El Subgrupo 3-A presentó principalmente frutos de forma elíptica al mostrar 1.7 de relación longitud/diámetro con cavidad central tipo angular; el 3-B, se describe con valores intermedios 1.5 de relación longitud/diámetro correspondiente a la forma redonda; el 3-C y 3-D con la forma oval al tener 1.2 de relación longitud/diámetro, pero ambos discreparon en la forma del extremo peduncular y prominencia de aristas.

Ciertas características encontradas en el Grupo 3 han sido reportadas por Badillo (1971) y Manshardt y Zee (1994), al describir a las poblaciones silvestres con frutos de forma redonda, longitud de 2 a 10 cm, diámetro de 1.5 a 6 cm, pulpa amarilla o amarilla-anaranjada, escasa pulpa y cavidad central reducida.

Nuestros resultados sugieren que hay diversidad morfológica alta entre los ejemplares de *C. papaya* de diferentes regiones del país; además, se han encontrado cuatro Grupos Ecogeográficos (GE) en México, donde se distribuye *C. papaya* (Resultados por

publicarse). Sin embargo, de estos GE, en uno no se tiene representatividad ambiental de este germoplasma, por lo que se sugiere la exploración botánica de éste, fin de obtener una colección núcleo representativa del país. También se han reportado 30 tipos de clima, donde se ha referenciado la distribución de papayo nativo de México (Resultados por publicarse). Otro resultado relevante de nuestro estudio es que se propondrá una colección núcleo con accesiones de papayo disimiles entre ellas, lo que permitirá conservar y evaluarlas, e inclusive, intercambiar material genético con otras colecciones internacionales. La colección núcleo será una fuente de genes para los fitomejoradores de este cultivo, quienes aprovecharán dicha riqueza genética para incorporarla en un genotipo con las características que demanden los actores involucrados en el papayo. Se sugiere seguir evaluando características de interés comercial en las accesiones que conformarán la colección núcleo y así se determinará con mayor precisión su utilización potencial de cada una de éstas.

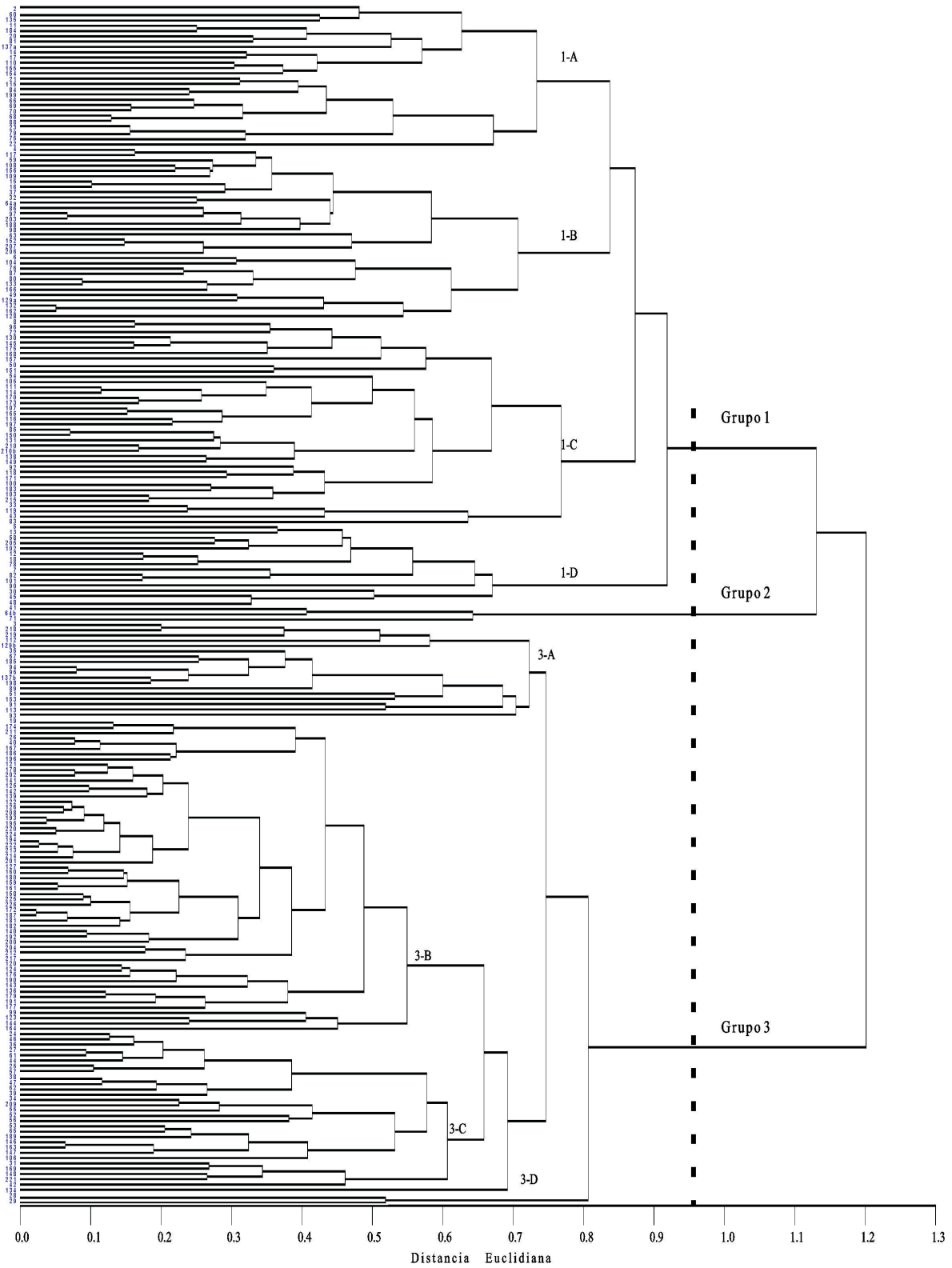


Figura 2.4. Dendrograma de 222 ejemplares de *C. papaya* con base en 10 características morfológicas, generado con el uso de distancias Euclidianas y el método de agrupamiento UPGMA.

2.4. CONTRASTACIÓN DE HIPÓTESIS

La hipótesis específica dos indica que, la diversidad morfológica *in situ* está asociada al grado de domesticación y tanto las características cuantitativas como cualitativas contribuyen a la variación entre 222 ejemplares de *C. papaya* nativa de México. Se encontró principalmente que, las características de dimensión del fruto se relacionaron con el proceso de domesticación entre los ejemplares silvestres, asilvestrados y domesticados de papayo nativos evaluados en la presente investigación, y que la forma, las dimensiones y la forma del extremo peduncular del fruto son las que mayormente contribuyeron a la variabilidad morfológica entre los 222 ejemplares evaluados. Por tanto, esta hipótesis no se rechaza.

2.5. CONCLUSIONES

Se concluye que existe alta variabilidad morfológica entre los 222 ejemplares de *C. papaya* nativos de México y esta variabilidad está relacionada con los diferentes usos locales, intercambio de material genético, selección y mejoramiento genético consciente o inconsciente por los pobladores, polinización cruzada, propagación sexual, factores genéticos y adaptación a las diferentes condiciones agro-ecológicas.

La forma, las dimensiones y la forma del extremo peduncular son las características del fruto que más contribuyeron a la variabilidad morfológica entre el germoplasma de *C. papaya* evaluado. Sin embargo, con base en dimensiones del fruto se detectó un patrón gradual asociado con el proceso de domesticación, revelando que los pobladores de las diferentes regiones se enfocaron en la obtención de frutos grandes con mucha pulpa comestible y diversidad de colores de pulpa, debido a que las

preferencias de los mercados consumidores cambian. Paralelamente se favoreció la presencia de plantas hermafroditas, que no están presentes en las poblaciones silvestres.

Se identificaron tres grupos con ejemplares de papayo fenotípicamente diferente entre ellos, observándose continuidad con base en dimensiones y forma del fruto entre y dentro de grupos en el análisis de conglomerados. Con este análisis no se diferenció dentro de grupo con tipos silvestres, aquellas procedentes de huertos familiares y de vegetación natural. En este grupo con tipos silvestres, se detectó un índice intermedio de relación longitud/diámetro con valores de 1.5, que indica una forma redonda del fruto. Las características de dimensiones y forma del fruto determinaron mayormente las agrupaciones de las recolectas evaluadas.

2.6. LITERATURA CITADA

- Aikpokpodion, P. O., 2012. Assessment of genetic diversity in horticultural and morphological traits among papaya (*Carica papaya*) accessions in Nigeria. *Fruits* 67, 173-187.
- Allendorf, F.W., Luikart, G., Aitken, S.N., 2013. Conservation and the Genetics of Populations, second ed. Wiley-Blackwell, U.K.
- Ara, N., Moniruzzaman, M., Begum, F., Moniruzzman, M., Khatoon, R., 2016. Genetic divergence analysis in papaya (*Carica papaya* L.) genotypes. *Bangladesh J. Agric. Res.* 41, 647-656.
- Asudi, G.O., Ombwara, F.K., Rimbeira, F.K., Nyende, A.B., Ateka, E.M., Wamocho, L.S., Shitanda, D., Onyango, A., 2010. Morphological diversity of Kenyan papaya germoplasm. *Afr. J. Biotechnol.* 9, 8754-8762.
- Ávila, R.C., García, E.P., Hernández, G.S., 2009. Colecta Dirigida de los Recursos Fitogenéticos de *Carica papaya*. Resúmenes Ejecutivos: Ejercicio Fiscal 2009, Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas. <http://www.sinarefi.org.mx/redes/resejec09papaya.pdf> (accessed 14.08.17).
- Ávila, R.C., Hernández, G.S., García, E.P., Hernández, E.C., Palemón, F.A., Hernández, J.L.H., Jobo, J.H. 2012. Colecta Dirigida de los Recursos Fitogenéticos de *Carica papaya* L. Resúmenes Ejecutivos: Ejercicio Fiscal 2010, Servicio Nacional de

- Inspección y Certificación de Semillas-Sistema Nacional de Recursos Fitogenéticos para la Alimentación y la Agricultura. <http://www.sinarefi.org.mx/redes/resejec10papaya.pdf> (accessed 14.08.17).
- Badillo, V.M., 1971. Monografía de la Familia Caricaceae. Asociación de Profesores, Universidad Central de Venezuela, Maracay, Venezuela. 221 p.
- Caballero, J., 1992. Maya homegardens: Past, present and future. *Etnoecológica* 1, 35-54.
- Castellen, M.S., Ledo, C.A.S., Oliverira, E.J., Filho, L.S.M., Dantas, J.L.L., 2007. Caracterização de accesos do banco activo de germoplasma de mamão por meio de análise multivariada. *Magistra* 19, 299-303.
- CDI-PNUD, 2006. Regiones Indígenas de México. Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos Indígenas-Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo. http://www.cdi.gob.mx/regiones/regiones_indigenas_cdi.pdf (accessed 14.08.17).
- Coppens d'Eeckenbrugge, G., Restrepo, M.T., Jiménez, D., 2007. Morphological and Isozyme characterization of common papaya in Costa Rica. *Acta Hort.* 740, 109-120.
- Chan, Y. K., Ooi, S.C., 1975. Preliminary studies on papaya selection in Malaysia. *Malays. Agric. J.* 50, 67-77.
- Chávez-Pesqueira, M., Núñez-Farfán, J., 2016. Genetic diversity and structure of wild populations of *Carica papaya* in Northern Mesoamerica inferred by nuclear microsatellites and chloroplast markers. *Ann. Bot.* 118, 1293-1306.
- Dantas, J.L.L., Pinto, R.M.S., Lima, J.F., Ferreira, F.R., 2000. Catálogo de Germoplasma de Mãmo (*Carica papaya* L.), Documentos No. 94, Embrapa Mandioca e Fruticultura, Cruz das Almas, Bahia.
- Fuentes, G., Santamaría, J.M., 2014. Papaya (*Carica papaya* L.): Origin, domestication, and production. In: Ming, R., Moore, P.H. (Eds.), *Genetics and Genomics of Papaya: Crops and Models* 10. Springer, New York, pp. 3-15.
- Gabriel, K., 1971. The biplot graphic display of matrices with application to principal component analysis. *Biometrika* 58, 453-476.
- García, E., 1998. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen, Serie Libros No. 6, Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Hancock, J.F., 2004. *Plant Evolution and the Origin of Crop Species*, CABI Publishing, USA.
- IBPGR, 1986. *Genetic Resources of Tropical and Sub-tropical Fruits and Nuds*, International Board for Plant Genetic Resources, Rome, Italy.
- Jiménez, M.A., 2011. *Herbolaria Mexicana*, first ed. Colegio de Postgraduados, México.
- Kim, M.S., Moore, P.H., Zee, F., Fitch, M.M.M., Steiger, D.L., Manshardt, R.M., Paull, R.E., Drew, R.A., Sekioka, T., Ming, R., 2002. Genetic diversity of *Carica papaya* as revealed by AFLP markers. *Genome* 45, 503-512.
- Manshardt, R.M., Zee, F.T.P., 1994. Papaya germoplasm and breeding in Hawaii. *Fruit Var. J.* 48, 146-152.

- Manshardt, R., 2014. History and future of the Solo papaya. In: Ming, R., Moore, P.H. (Eds.), *Genetics and Genomics of Papaya: Crops and Models 10*. Springer, New York, pp. 95-113.
- Martínez, M., 1979. *Catálogo de Nombres Vulgares y Científicos de Plantas Mexicanas*, first ed. Fondo de Cultura Económica, México.
- Moore, P.H., 2014. Phenotypic diversity of papaya. In: Ming, R., Moore, P.H. (Eds.), *Genetics and Genomics of Papaya: Crops and Models 10*. Springer, New York, pp. 35-45.
- Morton, J., 1987. Papaya (*Carica papaya* L.). In: Morton, J.F. (Ed.), *Fruits of warm climates*. Creative Resource Systems, Inc., Miami, Florida, pp. 336-346.
- Munsell Color, 1977. *Color Charts for Plant Tissues*, Macbeth Division of Kollmorgen Instruments Corporation, New Windsor, New York.
- Nakasone, H.Y., Paull, R.E., 1998. Papaya. In: Atherton, J., Rees, A. (Eds.), *Tropical Fruits: Crop Production Science in Horticulture*. CAB International, U.K., pp. 239-269.
- Ocampo, J., Coppens d'Eeckenbrugge, G., Bruyère, S., Bellaire, L.L., Ollitrault, P., 2006. Organization of morphological and genetic diversity of Caribbean and Venezuelan papaya germoplasm. *Fruits* 61, 25-37.
- Oliveira, E.J., Lima, D.S., Lucena, R.S., Motta, T.B.N., Dantas, J.L.L., 2010. Correlações genéticas e análise de trilha para número de frutos comerciais por planta em mamoeiro. *Pesqui. Agropecu. Bras.* 45, 855-862.
- Oliveira, E.J., Dias, N.L.P., Dantas, J.L.L., 2012. Selection of morpho-agronomic descriptors for characterization of papaya cultivars. *Euphytica* 185, 253-265.
- Pla, L.E., 1986. *Análisis Multivariado: Métodos de Componentes Principales*. Monografía No. 27, Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington, D. C.
- Rawlings, J.O., 1988. *Applied Regression Analysis: A Research Tool*, California, USA.
- SAS Institute., 2002. *SAS User's Guide: Statistics Version 9.0*. SAS Institute Inc. Cary, USA.
- Silva, F.F., Pereira, M.G., Ramos, H.C.C., Junior, P.C.D., Pereira, T.N.S., Viana, A.P., Daher, R.F., Ferregueti, G.A., 2008. Estimation of genetic parameters related to morpho-agronomic and fruit quality traits of papaya. *Crop Breed. Appl. Biotechnol.* 8, 65-73.
- Singh, K., Kumar, A., 2010. Genetic variability and correlation studies in papaya under Bihar conditions. *Acta Hort.* 851, 145-150.
- Singh, A. K., Bajpai, A., Singh, A., 2010. Classification of morpho-agronomic variability in papaya for developing elite cultivar. *Acta Hort.* 851, 137-144.
- Sompak, S., Siriyan, R., Minkingrat, T., Chaikiattiyos, S., Khumcha, U., 2014. Papaya (*Carica papaya*) germoplasm collection at Si Sa Ket Horticultural Research Center. *Acta Hort.* 1022, 63-89.

- Soriano-Melgar, L.L.A., Alcara-Meléndez, L., Rodríguez-Álvarez, M., Real-Cosío, S., 2016. Colecta y conservación *in vitro* y *ex situ* de recursos fitogenéticos de *Carica papaya* L. *Agroproductividad* 9, 28-32.
- Teran, S., Rasmussen, C.H., 1995. Genetic diversity and agricultural strategy in 16th century and present day Yucatan Milpa Agriculture. *Biodivers. Conserv.* 4, 363-381.
- UPOV, 2008. Guidelines for the Conduct of Tests for Distinctness Uniformidad and Stability (*Carica papaya* L.). International Union for the Protection of New Varieties of Plants, Geneva.
- Vázquez, C.M., Zavala, M.J.L., Contreras, F.A.M., Espadas, F.G., Navarete, A.Y., Sánchez, L.F.T., Santamaría, J.M., 2014. New cultivars derived from crosses between commercial cultivar and a wild population of papaya rescued at its of origin. *J. Bot.* 2014, 1-10.
- Wall, M.M., Tripathi, S., 2014. Papaya Nutritional Analysis. In: Ming, R., Moore, P.H. (Eds.), *Genetics and Genomics of Papaya: Crops and Models* 10. Springer, New York, pp. 377-390.

CAPÍTULO III.

ANÁLISIS DE LA DIVERSIDAD GENÉTICA MEDIANTE MARCADORES MOLECULARES Y MORFOLÓGICOS EN GENOTIPOS DE PAPAYO (*Carica papaya* L.) NATIVOS DE MÉXICO

RESUMEN

En México, como centro de origen de *Carica papaya* L., existen poblaciones silvestres y domesticadas. Estudios de la diversidad genética de *C. papaya* mediante el uso de marcadores microsatélites (SSRs) y morfológicos son escasos. El objetivo de este estudio fue analizar el nivel de diversidad genética y las relaciones filogenéticas existente entre 48 genotipos de *C. papaya* nativos de México. Para ello se obtuvo el número de alelos por locus, el contenido de información polimórfica (PIC), la heterocigosidad esperada y observada, y el número de alelos exclusivos. Los datos de la diversidad alélica se sometieron a un análisis de coordenadas principales (ACoP) y de conglomerados. En los 48 genotipos se detectaron 155 alelos con un promedio de 9.1 alelos por locus. El PIC varió de 0.20 a 0.60, la heterocigosidad esperada entre 0.35 y 0.83 y la observada de 0.11 a 0.88. Además se identificaron 25 alelos exclusivos. Tanto el ACoP como el de conglomerados separaron a los genotipos de acuerdo al grado de domesticación. Sin embargo, los genotipos domesticados de Baja California Sur y Guerrero tuvieron la mayor diferenciación al separarse de su grupo. La diversidad genética entre los genotipos estudiados fue mayormente en los domesticados que en aquellos silvestres. Esta información es útil para la conservación *ex situ* y el aprovechamiento sustentable de dicha especie.

Palabras clave: Análisis conjunto, poblaciones silvestres, polimorfismo genético.

**GENETIC DIVERSITY ANALYSIS THROUGH MOLECULAR AND
MORPHOLOGICAL MARKERS IN GENOTYPES OF PAPAYO (*Carica papaya* L.)
NATIVES OF MEXICO**

ABSTRACT

Mexico, as a center of origin of *Carica papaya* L., has wild and domesticated populations. Studies of genetic diversity of *C. papaya* using microsatellite markers (SSRs) and morphological markers is scarce. The objective of this study was to analyze the level of genetic diversity and phylogenetic relationships among 48 genotypes of *C. papaya* native from Mexico. Then, the number of alleles *per locus*, the content of polymorphic information (CPI), the expected and observed heterozygosity, and the number of exclusive alleles were obtained. The allelic diversity data were analyzed through a principal coordinate analysis (PCoA) and conglomerates. In the 48 genotypes, 155 alleles were detected, with an average of 9.1 alleles per locus. The CPI varied from 0.20 to 0.60, the expected heterozygosity from 0.35 to 0.83 and the observed from 0.11 to 0.88. In addition, 25 exclusive alleles were identified. Both the PCoA and the conglomerates analyses separated the genotypes according to the degree of domestication. However, the domesticated cultivars from Baja California Sur and Guerrero were those most differentiated and then they were grouped apart from their group. The genetic diversity among the genotypes studied was mostly in the domesticated ones than in the wild ones. This information is useful for *ex situ* genetic conservation programs and the sustainability use of this species.

Key words: Joint analysis, wild populations, genetic polymorphism.

3.1. INTRODUCCIÓN

El género *Carica* es monoespecífico conformado con la especie *Carica papaya* L. Esta especie es originaria del norte de Centroamérica y sur de México (Badillo, 2000; Fuentes y Santamaría, 2014), pertenece a la familia Caricaceae que consta de seis géneros y 35 especies, donde los géneros *Jarilla* y *Horovitzia* son los parientes más cercanos con *C. papaya* (Carvalho y Renner, 2014). Las poblaciones cultivadas de *C. papaya* se distribuyen ampliamente en regiones tropicales y subtropicales del mundo, en cambio, las silvestres se localizan desde el sur de México hasta Costa Rica (Manshardt y Zee, 1994; Coppens d'Eeckenbrugge *et al.*, 2007).

La mayoría de las variedades comerciales cultivadas de *C. papaya* disponibles en el mundo se originaron de los grupos Solo de Hawaii y Formosa de Taiwan (Ruggiero *et al.*, 2011; Manshardt, 2012), por lo que la base genética se restringe a unas cuantas variedades comerciales provenientes de estos dos grupos que están dominado el mercado internacional, lo que propicia una diversidad genética reducida (Oliveira *et al.*, 2011). Esto último, se da cuando las variedades provienen del mismo 'pool' genético, como es el caso de 15 accesiones 'Solo' con una similitud genética de 0.921 entre ellas (Kim *et al.*, 2002).

Las poblaciones silvestres y variedades nativas de papayo son consideradas como germoplasma sin aprovechar, pero que pueden poseer alguna característica agronómica útil para el mejoramiento genético de esta especie; no obstante, la diversidad de estas poblaciones ha sido poco estudiada (Coppens d'Eeckenbrugge *et al.*, 2007; Matos *et al.*, 2013).

El estudio de la diversidad fenotípica y genética del germoplasma de *C. papaya* es importante para entender dicha diversidad, planificar estrategias de conservación, manejo y

aprovechamiento sustentable de la especie (Matos *et al.*, 2013). Esto incluye el látex, el cual está presente en todos sus órganos y contiene varias proteasas; principalmente la papaína que se usa en la industria alimenticia y farmacéutica (El Moussaoui *et al.*, 2001). La papaína es empleada en la industria del curtido de cueros de animales, caucho y textil (Morin, 1967; Renneberg, 2007). En la caracterización genética se han usado diferentes marcadores moleculares ya que excluyen efectos ambientales y se pueden usar en diferente fase de desarrollo de la especie (Moore, 2014).

Las diferentes técnicas moleculares, que incluyen las isoenzimas, RAPDs (Polimorfismos de ADN Amplificados al Azar) y AFLPs (Polimorfismos de Longitud de los Fragmentos Amplificados) se han utilizado para estudiar las relaciones genéticas en diferentes géneros de la familia Caricaceae (Jobin-Decor *et al.*, 1997; Kim *et al.*, 2002; Van Droogenbroeck *et al.*, 2002). Sin embargo, los marcadores de SSRs (Secuencias Simples Repetidas) están adquiriendo importancia considerable en el estudio de recursos fitogenéticos y en el mejoramiento genético de los mismos, donde *C. papaya*. Los SSRs se emplean por ser de alta reproducibilidad, de herencia co-dominante, multi-alélicos, requieren cantidades mínimas de ADN, y se consideran relativamente económicos y fáciles de usar (Oliveira *et al.*, 2012; Han y Ming, 2014). Éstos están distribuidos en abundancia a través del genoma y son ideales para construir mapas genéticos de alta densidad (Chen *et al.*, 2007), e integrar mapas genéticos, físicos y secuencias de genomas completos (Han y Ming, 2014).

Los SSRs han contribuido al conocimiento de la estructura y diversidad genética de *C. papaya* (Ocampo *et al.*, 2007; Ramos *et al.*, 2011; Asudi *et al.*, 2013; Matos *et al.*, 2013; Chávez-Pesqueira *et al.*, 2014). También, la diversidad genética se ha estudiado combinando marcadores SSRs y morfológicos (Brown *et al.*, 2012). La combinación de

datos moleculares y morfológicos da mejores agrupaciones de disimilitud entre los genotipos de papayo; además, son más precisos que cuando ambos análisis se separan, lo que dificulta el entendimiento de las relaciones genéticas entre el germoplasma evaluado (Ramos *et al.*, 2012).

En México, los estudios con *C. papaya* nativa donde han usado SSRs son escasos y focalizados a una región determinada. Entre ellos resaltan los de Chávez-Pesqueira y Núñez-Farfán (2016), quienes reportaron alta diversidad genética en las poblaciones silvestres de *C. papaya* en el sureste del país. En otro estudio similar, utilizando la misma técnica, Chavez-Pesqueira *et al.* (2014) reportaron diversidad genética alta en poblaciones silvestres en un hábitat no fragmentado en el sur de Veracruz, México.

Lo anterior demuestra que la diversidad genética existente en las poblaciones de papayo nativas en México, ha sido escasamente caracterizada, aún menos con el uso de marcadores SSRs y morfológicos. Ésta información es útil para contribuir a las estrategias de conservación, utilización, mejoramiento y protección varietal del germoplasma de *C. papaya* (Kim *et al.*, 2002; Jesus *et al.*, 2013). Por ello, la necesidad de estudiar ampliamente la diversidad de poblaciones nativas de *C. papaya* con el uso de marcadores SSRs y morfológicos, donde se considere germoplasma silvestre procedente de áreas naturales, asilvestrado y domesticado recolectados en huertos familiares. Por lo anterior, los objetivos de la presente investigación fueron: 1) conocer el nivel de diversidad genética existente en 48 poblaciones de *C. papaya* nativas de México, 2) determinar las relaciones genéticas entre 48 poblaciones de *C. papaya* mediante SSRs.

3.2. MATERIALES Y MÉTODOS

3.2.1. Material biológico

Se utilizaron 48 genotipos de *C. papaya* nativos silvestres, asilvestrados y domesticados procedentes de seis estados de México (Cuadro 3.1), de la colección nacional del Sistema Nacional de Recursos Fitogenéticos para la Alimentación y la Agricultura (SINAREFI). Estos genotipos se mantuvieron *ex situ* en la colección de trabajo con papayo nativo en el Colegio de Postgraduados Campus Veracruz, México, durante los años 2011-2014. La colección se situó a los 19°11'38.62" latitud norte y 96°20'31.26" longitud oeste a 24 msnm. Se tuvieron 48 tratamientos que correspondieron al número de genotipos. Cada tratamiento constó de una planta por genotipo. Los tratamientos (plantas) se distribuyeron en un diseño experimental completamente al azar con cinco repeticiones cada uno. Las plantas se espaciaron a una distancia de 1.5 m entre ellas y 3.0 m entre hileras. En total se evaluaron 240 plantas. El manejo agronómico se realizó bajo la guía técnica del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (De Los Santos *et al.*, 2000); en este caso utilizando riego por goteo.

Cuadro 3.1. Datos de pasaporte de los genotipos de *C. papaya* bajo estudio.

No. de recolecta	Estado	Municipio	Localidad	Latitud N	Longitud O	Altitud (msnm)
2	BCS [§]	Los Cabos	Santiago	22.90	-109.92	40
3	Veracruz	Yecuatla	Yecuatla	20.03	-96.65	420
4	BCS	La Paz	Sn. Bartolo	24.12	-110.31	37
5	BCS	La Paz	Sn. Bartolo	23.76	-109.91	37
6	BCS	La Paz	Sn. Bartolo	23.76	-109.91	37
7	Veracruz	Zongolica	RGV	18.66	-97.00	1203
8	Veracruz	Zongolica	PBA	18.56	-96.92	1053
11	BCS	La Paz	Sn. Bartolo	24.12	-110.31	40
12	Campeche	Campeche	Chiná	19.76	-90.50	32
13	BCS	La Paz	Sn. Bartolo	24.12	-110.31	40
14	BCS	Los Cabos	La Laguna	22.89	-109.92	79
15	BCS	La Paz	Sn. Bartolo	24.12	-110.31	40
16	BCS	La Paz	Sn. Bartolo	24.12	-110.31	40
17	BCS	Los Cabos	La Laguna	22.89	-109.92	79
18	Veracruz	Paso de Ovejas	POV	19.28	-96.44	76
19	Veracruz	Otatitlán	Otatitlán	18.18	-96.03	19
20	Veracruz	Otatitlán	Otatitlán	18.18	-96.03	19
21	Veracruz	Otatitlán	Otatitlán	18.18	-96.04	19
22	Veracruz	Tantoyuca	Tantoyuca	21.38	-98.23	153
23	Veracruz	Tantoyuca	Tantoyuca	21.38	-98.23	157
64	Guerrero	Chilpancingo	Chilpancingo	17.22	-99.53	746
69	Guerrero	Tierra Colorada	RFI	17.16	-99.53	322
76	Guerrero	San Marcos	Las Mesas	17.01	-99.46	315
77	Guerrero	San Marcos	Las Mesas	17.01	99.46	456
82	Guerrero	Tecoanapa	Tecoanapa	16.99	-99.26	509
83	Guerrero	Tecoanapa	Tecoanapa	16.99	-99.26	509
84	Guerrero	Tecoanapa	Tecoanapa	16.99	-99.26	509
87	Guerrero	Ayutla	El Cortijo	16.99	-99.15	332
94	Guerrero	San Maros	Cariedad	16.75	-99.31	207
95	Guerrero	San Marcos	Cariedad	16.75	-99.31	207
128	Tabasco	Huimanguillo	PSS	17.85	-93.44	32
129	Tabasco	H. Cárdenas	Abejónal	17.98	-93.40	26
135	Tabasco	Cunduacán	ECH	18.14	-93.26	17
140	Tabasco	Comalcalco	Comalcalco	18.28	-93.20	9
141	Tabasco	Comalcalco	Comalcalco	18.28	-93.20	29
146	Tabasco	Huimanguillo	MAV	17.85	-93.61	25
148	Tabasco	Huimanguillo	MSM	17.75	-93.73	32
152	Tabasco	Huimanguillo	CGV	17.63	-93.67	60
162	Chiapas	Ostuacán	AEC	17.49	-93.50	68
165	Tabasco	Huimanguillo	La Venta	18.09	-94.04	10
172	Chiapas	Playa Catazajá	Cuauhtémoc	17.70	-92.09	31
173	Chiapas	Playa Catazajá	Cuauhtémoc	17.70	-92.09	29
174	Tabasco	Pochitoca	Jaboncillo	17.70	-92.69	30
189	Tabasco	Tenosique	San Carlos	17.43	-91.49	45
207	Campeche	Calakmul	EZA	18.51	-89.68	206
210	Campeche	Calakmul	NCO	18.54	-89.92	176
211	Campeche	Calakmul	NCO	18.54	-89.92	176
215	Campeche	Calakmul	Constitución	18.63	-90.13	74

[§]BCS= Baja California Sur, RGV= San Rafael Guizar y Valencia, PBA= Piedras Blancas, POV= Paso de Ovejas, RFI= Rufo Figueroa, PSS= El Puente Segunda Sección, MAV= Ejido Miguel Alemán Valdés, MSM= Colonia Manuel Sánchez Mármol, CGV= Colonia

Guadalupe Victoria, AEC= Amacoite Echeverria, ECH= Ejido la Chonita, EZA= Emiliano Zapata, NCO= Nuevo Conhuas.

3.2.2. Caracterización morfológica

De cada planta se evaluó un promedio de cinco frutos en el estadio de madurez comestible. Con base en los descriptores sugeridos para papayo por UPOV (2008), se registraron 13 características cuantitativas del fruto: longitud del pedúnculo (LPF, cm), longitud (LF, cm), diámetro (DF, cm), relación longitud/diámetro (RLDF), grosor de pulpa (GP, cm), grosor de piel (GPE, cm), firmeza (FiF, Newtons), sólidos solubles totales (SST, °Brix), diámetro de cavidad central (DCC, cm), volumen comestible (VCF, cm³), luminosidad (L), Hue (°) y Croma. La firmeza del fruto se determinó con un penetrómetro digital (Bareiss®). Se valoró el contenido de sólidos solubles totales con un refractómetro PAL-1 (ATAGO®). El volumen comestible del fruto se estimó de acuerdo con Aikpokpodion (2012). El color del fruto se determinó con el colorímetro triestímulo Kangguang® (modelo WSD-3A) donde se tomaron los valores triestímulo X, Y y Z, para posteriormente con base en el procedimiento de Wyszecki y Stiles (1982) se realizó la conversión de los valores triestímulo al Sistema Cromático HunterLab (Luminosidad, a* y b*). Con la metodología de McGuire (1992) se calculó la pureza del color (Croma) y el °Hue.

3.2.3. Caracterización molecular

3.2.3.1. Extracción de ADN y amplificación de microsatélites

A partir de 30 mg de tejido foliar liofilizado se extrajo el ADN genómico utilizando un Kit comercial (ChargeSwitch® gDNA Plant, Invitrogen™) con la ayuda de un robot de extracción KingFisher Flex® (ThermoScientific, Waltham, MA). Con un

espectrofotómetro NanoDrop 2000/2000C (ThermoScientific, Waltham, MA) se cuantificó la concentración del ADN en lecturas de absorbancia entre 260 y 280 nm.

Se utilizaron 17 *loci* de microsatélites (Sigma-Aldrich™) sintetizados por la Compañía Química, SA de CV, México (Cuadro 3.2), y los iniciadores se marcaron con las etiquetas fluorescentes 6FAM, ROX o HEX (Sigma®) en el extremo 5' para su detección por electroforesis capilar. El volumen final de la mezcla de la reacción de PCR múltiple fue de 20 µL, que contenía 100 µM de nucleótidos, 2 mM de MgCl₂, 1X de amortiguador, 10 ng de DNA, 1 unidad de *Taq* DNA polimerasa y 10 pmol de cada iniciador. Con un termociclador (Bio-Rad C1000™) se llevó a cabo la amplificación de los productos que consistió de una desnaturalización inicial de 4 min a 94 °C, seguida de 32 ciclos de 30 s a 94 °C (desnaturalización), seguida de la alineación a 48-56.2 °C por 1 min, 1 min a 72 °C de extensión y una extensión final de 72 °C por 7 min.

Cuadro 3.2. *Loci* de microsatélites e iniciadores usados para la amplificación por PCR múltiple en genotipos de *C. papaya* nativos de México.

Grupo	Locus ^b	TP ^s (pb)	EF	Iniciadores (Delante/Reversa)	T _a (°C)
1	mCpCIR3	188-210	ROX	gaactcacctacagaaact/acttctaccaceggc	48.0
	mCpCIR10	341-349	ROX	cagcagaaaaacaagg/ggggtccggtttagtt	
	mCpCIR15	267-273	ROX	atgggattttagagtg/acgttgtagcgaag	
	mCpCIR16	281-285	ROX	tactactgcctaacccc/aaccataactgcctttc	
2	mCpCIR5	312-354	6-FAM	gcattactatcatcgtcc/actatccttggcgtctt	48.0
	mCpCIR11	219-229	6-FAM	gggtccctaattttca/actcgtaaagaaaaccca	
	mCpCIR14	319-331	ROX	acgtgattttaccgtc/tgggtaattgaaaagg	
3	mCpCIR1	314-364	HEX	gcattactatcatcgtcc/ctatccttggcgtctt	56.2
	mCpCIR2	260-284	6-FAM	gtctatctacctccca/gagtgtatcatagtctaca	
	mCpCIR9	130-142	ROX	taaaaccctaacgagca/caaagagcagacttggga	
	mCpCIR13	314-318	ROX	tagaatcccagcagaaa/catttccctaaccctac	
4	mCpCIR17	130-136	6-FAM	ctgacatcgtggaagag/acaccattgtaccca	48.0
	mCpCIR4	163-193	6-FAM	aagccaagaacagcaa/aatgcttgaaagtaaacacc	
	mCpCIR6	269-281	HEX	ccaaaacggaaaacac/atcaagctccctttcac	
	mCpCIR7	223-231	ROX	ccaacacattcatccac/ctgaagcattaccgaga	
	mCpCIR12	202-236	HEX	gaccctcagcaatgaa/gcacgacagaagtaaag	
	mCpCIR18	291-295	ROX	atgggattttagagtg/gtatgagggaatggaaa	

^sTP= Tamaño del fragmento, EF= etiqueta fluorescentes de los iniciadores, T_a= temperatura de alineamiento. ^b*Loci* de SSRs caracterizados por Ocampo *et al.* (2006).

3.2.3.2. Electroforesis capilar

Los productos PCR se evaluaron por electroforesis capilar en un secuenciador Genetic Analyzer 3130® (Applied Biosystems, Foster City, CA) utilizando el marcador estándar interno Liz®500 (Color naranja). La información obtenida de la electroforesis capilar, se analizó con el programa Genemapper® V. 4.0 (Applied Biosystems, 2005) para la detección de los alelos y los tamaños de éstos (pb).

3.2.4. Análisis estadístico

Mediante el programa POPGENE V. 1.31 se determinaron los parámetros de diversidad genética como el número de alelos por locus, índice de heterocigosidad esperada y observada, y número de alelos exclusivos (Yeh *et al.*, 1999).

En la determinación de las relaciones genéticas entre agrupamientos con poblaciones de *C. papaya*, se realizaron los análisis de dispersión de coordenadas principales con base en la matriz de covarianzas utilizando las distancias genéticas de Nei (1972), mediante el programa GenAlEx V. 6.4 (Peakall y Smouse, 2006). Después, con el programa NTSYSpc® (Rohlf, 2009), se construyó la matriz de distancias genéticas de Nei (1972) para generar el análisis de conglomerados empleando el método de ligamiento promedio (UPGMA).

En la combinación de la información molecular y morfológica, se creó una matriz combinada con datos de 168 variables, de las cuales 155 corresponden a los alelos y 13 a las características morfológicas. Con estos datos, se construyó una matriz de correlaciones entre las variables, que permitió generar los análisis de componentes principales mediante el programa de cómputo de SAS® V.9.0 (SAS Institute, 2002). Finalmente, con la

información de las frecuencias alélicas y variables morfológicas se calculó las distancias de Gower, que se utilizan cuando se cuenta con datos de diferente naturaleza (Gower, 1971); con las distancias se obtuvo el análisis de conglomerados con el método de agrupamiento de vecinos (Neighbor-Joining). Para tal efecto, se usó el programa NTSYSpc® (Rohlf, 2009).

3.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.3.1. Diversidad genética de los genotipos

En los 48 genotipos de *C. papaya* estudiados, se detectaron 155 alelos en los 17 *loci* de SSRs, con un promedio de 9.1 alelos/locus (Cuadro 3.3) revelando diversidad genética alta. Dentro de los *loci* evaluados, el mCpCIR3 detectó más alelos (17) que el mCpCIR13 (3). Para el primer locus, los genotipos 4-B y 11-B presentaron la mayor cantidad de alelos (7) del resto. Para el segundo locus, los 22-V, 83-G, 140-T, 141-T y 215-C manifestaron menos alelos (uno, cada una) que los demás genotipos. Estos resultados, son superiores a los reportados por Ramos *et al.* (2011), quienes encontraron 39 alelos y un promedio de 2.4 alelos/locus en 43 genotipos de papayo con diferentes ciclos de autofecundación, con el uso de SSRs; Ocampo *et al.* (2007) con 15 *loci* de SSRs reportaron 99 alelos con un promedio de 6.6 alelos/locus en 72 accesiones, que incluyeron genotipos silvestres, y domesticados mejorados y no mejorados de 13 procedencias. En estudios de diversidad de *C. papaya* se ha reportado que el número de alelos es proporcional al tamaño de la muestra, a las diferencias de las poblaciones y a su forma de apareamiento (Oliveira *et al.*, 2010; Matos *et al.*, 2013).

La distribución de la composición alélica se presenta en el Cuadro 3.3. De los 155 alelos presentes en los 48 genotipos de *C. papaya* analizadas y de acuerdo con la clasificación de Matos *et al.* (2013), el 18.1% son raros porque tienen una baja frecuencia ($f < 1\%$), el 63.2% son comunes ($f \leq 1\%$ y $\leq 20\%$) y el 18.7% se consideran frecuentes ($f > 20\%$). Entre los alelos detectados en el presente estudio, se encontraron 25 alelos exclusivos, donde los genotipos 3-V, 4-B, 7-V, 11-B, 13-B, 14-B, 16-B, 21-V, 148-T, 172-Ch, 189-T y 207-C tuvieron un alelo diferente por genotipo; los 12-C, 19-V, 77-G, 173-Ch y 215-C 2 alelos cada uno; y el genotipo 211-C tres. Estos 25 alelos se distribuyeron en los *loci* siguientes: mCpCIR3, mCpCIR5 y mCpCIR14 con cuatro alelos; mCpCIR1 con 3 alelos; mCpCIR7, mCpCIR9 y mCpCIR11 con 2 alelos; mCpCIR2, mCpCIR4, mCpCIR6 y mCpCIR13 con un alelo (Datos no mostrados).

De acuerdo con el contenido de información polimórfica (PIC), todos los *loci* de SSRs fueron polimórficos, con un intervalo de 0.20 a 0.60 y un valor promedio de PIC de 0.4 por locus (Cuadro 3.3). El PIC indica diversidad y frecuencia alélica entre genotipos de *C. papaya* (Sengupta *et al.*, 2013). Los *loci* altamente informativos fueron los mCpCIR1 y mCpCIR12 con valores de PIC de 0.60 y los mCpCIR2, mCpCIR10, mCpCIR11, mCpCIR13 y mCpCIR14 con valores de 0.5. Aquellos con valores de PIC entre 0.25 y 0.5 (mCpCIR3, mCpCIR4, mCpCIR5, mCpCIR6, mCpCIR9, mCpCIR16 y mCpCIR17) fueron moderadamente informativos. Los mCpCIR7, mCpCIR15 y mCpCIR18 son considerados relativamente poco informativos ($PIC < 0.25$) (Cuadro 3.3); lo anterior de acuerdo con la clasificación que reporta Matos *et al.* (2013). Estos valores indican que la diversidad y frecuencia alélica entre genotipos de *C. papaya* no fue uniforme para los *loci* evaluados (Cuadro 3.4).

Los genotipos de *C. papaya*, tuvieron una heterocigosidad esperada (He) de 0.35 (mCpCIR18) a 0.83 (mCpCIR3) encontrándose un promedio de 0.66 (Cuadro 3.3), lo que denota una diversidad genética alta. Resultados similares (0.37 a 0.69 de He) encontraron Ocampo *et al.* (2007) en 72 accesiones de *C. papaya*. Por su parte, Ramos *et al.* (2014), con 20 *loci* de SSRs reportaron 0.44 de He en 75 genotipos de papayo considerándola como heterocigosidad baja, atribuida a los diferentes grados de autofecundación y selección.

Se encontró, en los *loci* de SSRs en estudio, que la He es mayor que la heterocigosidad observada (Ho) (Cuadro 3.3), lo cual era de esperarse bajo el equilibrio de Hardy-Weinberg (HWE) (Oliveira *et al.*, 2010); pero, se ha documentado que los *loci* mCpCIR5, mCpCIR7 y mCpCIR18 se desvían significativamente del HWE (Ocampo *et al.*, 2006).

La Ho fluctuó de 0.11 (mCpCIR18) a 0.88 (mCpCIR13) con un promedio de 0.40 (Cuadro 3.3). Este promedio es similar al registrado por Ocampo *et al.* (2006); al evaluar 26 accesiones de papayo del Caribe y Venezuela hallaron un promedio de 0.42 de Ho en 26 *loci* de SSRs. La Ho de 0.40 y 0.42 es inferior a la documentada (0.62) por Asudi *et al.* (2013) en 42 accesiones de *C. papaya* en Kenya; esto se debe a que los citados investigadores encontraron un intervalo amplio de alelos que va desde 8 hasta 18 alelos/locus.

Se observó que el mCpCIR18 manifestó los valores más bajos tanto en la He como en la Ho. Lo anterior, puede deberse a la desviación del HWE del mismo; esta desviación favorece la reducción de la heterocigosidad causada por la endogamia, presencia de alelos exclusivos, selección natural o artificial y a los cuellos de botella que han sufrido las poblaciones, condiciones que propician la homocigosidad para un locus en particular (Oliveira *et al.*, 2010).

Cuadro 3.3. Identificador (GI) del NCBI, localización de los locus en los supercontigs, composición alélica y polimorfismo en 17 *loci* de SSRs en 48 genotipos de *C. papaya* nativos de México.

Locus	GI	Supercontig [§]	Na	CA ^p			PIC	He	Ho
				Ra	Co	Fr			
mCpCIR1	71893146	11	13	3	8	2	0.60	0.76	0.36
mCpCIR2	71893147	18	9	1	5	3	0.50	0.72	0.51
mCpCIR3	71893148	19	17	3	12	2	0.40	0.83	0.48
mCpCIR4	71893149	11	9	2	6	1	0.30	0.59	0.28
mCpCIR5	71893150	11	15	5	9	1	0.40	0.57	0.34
mCpCIR6	71893151	1552	10	2	6	2	0.40	0.69	0.36
mCpCIR7	71893152	35126 ^p	7	-	6	1	0.20	0.51	0.14
mCpCIR9	71893154	34	11	3	7	1	0.40	0.73	0.45
mCpCIR10	71893155	140	9	-	6	3	0.50	0.82	0.62
mCpCIR11	71893156	113	10	2	7	1	0.50	0.72	0.50
mCpCIR12	71893157	62	12	3	7	2	0.60	0.80	0.37
mCpCIR13	71893158	47	3	-	1	2	0.50	0.50	0.88
mCpCIR14	71893159	25	10	4	4	2	0.50	0.72	0.31
mCpCIR15	71893160	8	6	-	5	1	0.20	0.57	0.21
mCpCIR16	71893161	58	6	-	4	2	0.40	0.74	0.42
mCpCIR17	71893162	58	4	-	2	2	0.30	0.57	0.27
mCpCIR18	71893163	8	4	-	3	1	0.20	0.35	0.11
Promedio			9.1	-	-	-	0.40	0.66	0.40

[§]Localización de los *loci* en el genoma de *C. papaya* obtenido de <https://phytozome.jgi.doe.gov/pz/portal.html>, Na=número de alelos, PIC= contenido de información polimórfica, He=Heterocigosidad esperada, Ho= Heterocigosidad observada.

^pComposición alélica (R= alelos raros, Co= comunes y Fr= frecuentes).

Cuadro 3.4. Genotipos de *C. papaya* que aportan a la variación individual de algunos *loci* de microsatélites evaluados.

Locus	Genotipos
mCpCIR1	2-B, 5-B, 6-B, 7-V, 11-B, 12-C, 14-B, 15-B, 16-B, 21-V, 22-V, 64-G, 69-G, 76-G, 77-G, 87-G, 135-T, 165-T, 148-T, 173-Ch, 189-T, 211-C, 215-C, 19-V, 94-G, 95-G, 140-T, 141-T, 172-Ch y 174-T
mCpCIR3	4-B, 6-B, 11-B, 13-B, 14-B, 15-B, 16-B, 17-B, 20-V, 21-V, 69-G, 128-T, 165-T, 8-V, 146-T, 148-T, 189-T, 211-C, 3-V, 19-V, 95-G, 172-Ch y 174-T
mCpCIR4	2-B, 5-B, 6-B, 14-B, 15-B, 16-B, 17-B, 21-V, 69-G, 135-T, 146-T, 211-C, 215-C, 3-V y 19-V
mCpCIR5	2-B, 7-V, 12-C, 13-B, 21-V, 64-G, 69-G, 76-G, 87-G, 135-T, 165-T, 146-T, 148-T, 173-Ch, 189-T, 211-C, 215-C, 19-V, 95-G, 140-T, 141-T, 172-Ch y 174-T
mCpCIR6	5-B, 6-B, 7-V, 11-B, 12-C, 13-B, 16-B, 17-B, 20-V, 21-V, 64-G, 76-G, 82-G, 146-T, 148-T, 173-Ch, 189-T, 210-C, 3-V, 94-G y 174-T
mCpCIR7	6-B, 17-B, 18-V, 20-V, 69-G, 8-V, 146-T y 210-C
mCpCIR9	2-B, 4-B, 7-V, 12-C, 14-B, 16-B, 21-V, 69-G, 76-G, 77-G, 82-G, 87-G, 128-T, 135-T, 165-T, 83-G, 146-T, 148-T, 173-Ch, 189-T, 210-C, 211-C, 19-V, 94-G, 172-Ch y 174-T
mCpCIR12	2-B, 4-B, 5-B, 6-B, 7-V, 11-B, 12-C, 13-B, 14-B, 15-B, 16-B, 18-V, 21-V, 64-G, 69-G, 77-G, 82-G, 84-G, 128-T, 135-T, 165-T, 8-V, 146-T, 148-T, 173-Ch, 189-T, 211-C, 215-C, 19-V, 95-G, 140-T, 141-T y 174-T
mCpCIR15	2-B, 4-B, 11-B, 13-B, 15-B, 16-B, 84-G, 148-T y 211-C
mCpCIR16	4-B, 5-B, 7-V, 11-B, 12-C, 13-B, 14-B, 15-B, 17-B, 21-V, 69-G, 77-G, 82-G, 128-T, 135-T, 165-T, 207-C, 8-V, 146-T, 148-T, 211-C, 3-V, 19-V y 140-T
mCpCIR17	7-V, 11-B, 12-C, 14-B, 16-B, 17-B, 69-G, 77-G, 82-G, 135-T, 165-T, 207-C, 8-V, 146-T, 148-T, 173-Ch, 211-C, 172-Ch y 174-T
mCpCIR18	2-B, 3-V, 5-B, 11-B, 13-B, 14-B, 15-B y 211-C

3.3.2. Relaciones genéticas entre genotipos

Según el análisis de coordenadas principales, las dos primeras coordenadas principales acumularon el 29.61% de la variabilidad genética total entre genotipos silvestres, asilvestrados y domesticados de *C. papaya* analizados, las cuales se distribuyen en los cuatro cuadrantes, lo cual indica una diversidad amplia entre ellas (Figura 3.1); en donde, el germoplasma domesticado presenta la mayor variabilidad, seguido del asilvestrado con variación moderada, y el silvestre con variabilidad estrecha. Los genotipos procedentes de huertos familiares de Baja California Sur se ubicaron en los cuadrantes I y IV; también en el IV se concentraron la mayoría de las recolectadas en huertos familiares consideradas domesticadas en el estado de Guerrero. Es decir, seis provenientes de Guerrero presentaron una variabilidad estrecha; mientras que las de Baja California Sur se encuentran en los cuadrantes I y IV lo que revela una variación moderada. Las de Guerrero probablemente presentaron esa variación porque cuatro genotipos son ginodioicos y otros dos dioicos, lo que favorece la autopolinización para los primeros.

El cuadrante II concentró un grupo poblacional complejo que incluyó a las domesticadas y asilvestradas provenientes de huertos familiares, de las cuales tres proceden de Campeche, cinco de Tabasco, dos de Chiapas, tres de Veracruz y una de Guerrero aunque con diferente origen geográfico, expresión fenotípica y usos; presentaron una variación estrecha lo que indica que están compartiendo un ‘*pool*’ genético común. En el cuadrante III se ubicaron la mayoría de los silvestres de áreas naturales y algunos asilvestrados, excepto el genotipo 135-T considerado domesticado.

La variabilidad genética alta detectada en el presente estudio puede atribuirse a que, México es centro de origen de dicha especie y que el sur-este es centro primario de domesticación de varias especies, destacando *C. papaya*; por lo que existe germoplasma silvestre, asilvestrado y domesticado (Manshardt y Zee 1994; Hancock, 2004; Fuentes y Santamaría 2014). También Kim *et al.* (2002) mediante relaciones genéticas demostraron que los materiales de papayo procedentes de Centroamérica, incluyendo México; se separaron en diferente grupo, documentando diversidad genética alta que se le atribuye al centro de origen.

Asimismo, el sistema de apareamiento que es cruzado entre las poblaciones dioicas y trioicas originando mayor variabilidad genética. Por ejemplo, durante la exploración botánica de *C. papaya* de trabajos previos, se observó que los pobladores de las comunidades indígenas del sur de México tienen plantas asilvestradas (dioicas) en sus huertos familiares, debido al aprovechamiento de los frutos para elaborar dulces en conserva (Comunicación personal); por tanto, su forma de apareamiento propicia el flujo genético entre el germoplasma asilvestrado y el domesticado de esos lugares como se evidenció en el grupo poblacional complejo del cuadrante II.

Los resultados de la presente investigación contrastan con los reportados por Ocampo *et al.* (2007), quienes mediante ACoP no diferenciaron entre germoplasma de *C. papaya* silvestre y domesticado en huertos familiares de Costa Rica con el uso de SSRs, debido a la introgresión de genes; Coppens d'Eeckenbrugge *et al.* (2007) cuando usaron marcadores isoenzimáticos tampoco detectaron diferencias entre poblaciones silvestres y domesticadas.

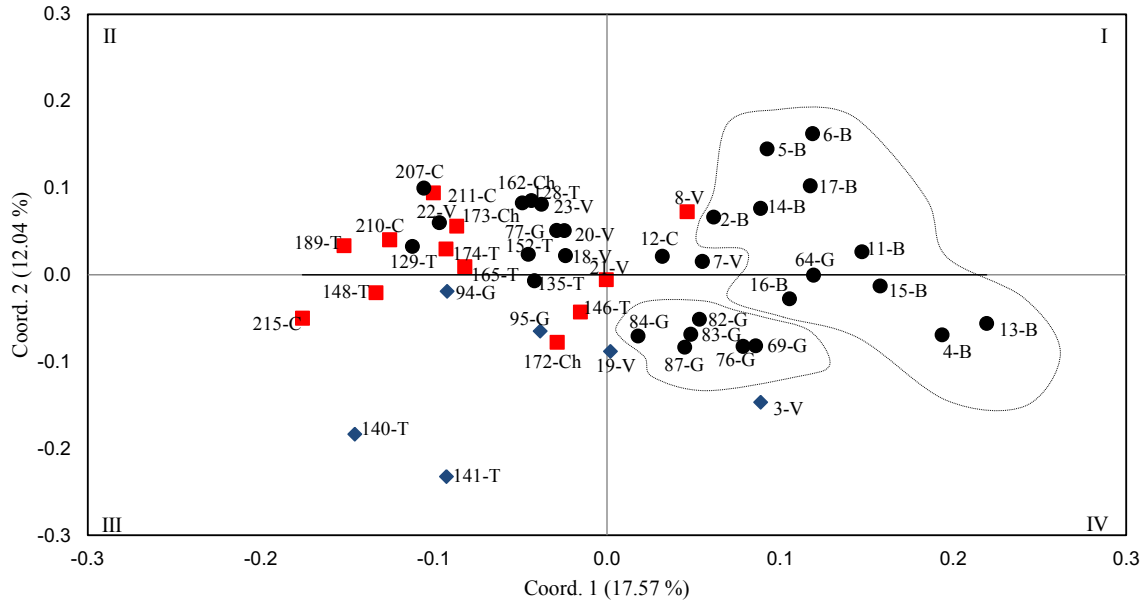


Figura 3.1. Análisis de coordenadas principales (Coord.) para 48 genotipos de *C. papaya* nativos de México, utilizando distancias genéticas de Nei (1972). Procedencias: B=Baja California Sur, G=Guerrero, Ch=Chiapas, C=Campeche, T=Tabasco, V=Veracruz. Poblaciones silvestres (♦), asilvestradas (■) y domesticadas (●).

De acuerdo con el análisis de conglomerados, las distancias genéticas entre los genotipos evaluados van desde 0.07 hasta 0.99 (Figura 3.2), lo que revela que los genotipos son contrastantes entre ellos. Con el dendrograma se definieron cuatro grupos poblacionales, a una distancia genética de 0.81.

El genotipo 215-C es un material asilvestrado y se separó genéticamente de las demás (Figura 3.2) al conglomerarse en el Grupo 1; es decir, difiere del resto debido a su polimorfismo. Este resultado se confirmó con el ACoP, seguramente porque tuvo dos alelos exclusivos en los *loci* mCpCIR5 y mCpCIR11. Además, dicho genotipo se destacó porque tuvo un valor promedio alto de SST (16.7 °Brix) y el fruto con una longitud del pedúnculo corta (1.7 cm). El Grupo 2 se conformó por tres genotipos silvestres, 3-V, 140-T y 141-T; los dos últimos con mayor parecido genético. Se esperaba que el 19-V, por ser silvestre, se

conglomerara en este Grupo, pero se distanció del 3-V demostrando que existe mayor diversidad genética dentro del germoplasma silvestre que se recolectó en Veracruz; probablemente porque el 19-V provino del sur y el 3-V del norte de dicho estado. El Grupo 3 está formado por dos genotipos silvestres 94-G y 95-G de Guerrero, con similitud genética alta entre ellos; esto podría atribuirse a que ambos fueron recolectados a 600 m de distancia entre ellos, y por su sistema de apareamiento se favorece el flujo genético por los insectos polinizadores o limitada dispersión de la semilla por mamíferos pequeños (Brown *et al.*, 2012).

El Grupo 4 se formó por 42 genotipos de *C. papaya*, de los cuales 30 corresponden a las domesticadas y 11 asilvestradas. Es decir, existe mayor relación genética entre tales genotipos. Sin embargo, al disminuir el punto de corte (0.66), este Grupo se subdivide en tres Subgrupos poblacionales genéticamente diferentes entre ellos. El primero consistió de tres genotipos domesticados (2-B, 14-B y 17-B) de Baja California Sur. El segundo de 15, 14 genotipos domesticados (4-B, 13-B, 11-B, 15-B, 16-B, 76-G, 19-V, 64-G, 69-G, 82-G, 84-G, 87-G, 146-T y 83-G) y uno silvestre (19-V) de Baja California Sur, Guerrero y Veracruz; esta agrupación sugiere que dichos genotipos de Baja California Sur y Guerrero están estrechamente relacionados probablemente al intercambio de material genético entre los pobladores debido a que esos lugares son zonas turísticas. El tercer Subgrupo estuvo constituido por 25 genotipos 5-B, 6-B, 7-V, 12-C ('Cera Amarilla'), 8-V, 18-V ('Cera Amarilla'), 22-V ('Mamey'), 129-T, 152-T, 207-C ('Mamey'), 23-V ('Mamey'), 21-V, 165-T, 173-Ch, 174-T, 77-G, 128-T, 20-V ('Zapote'), 135-T, 162-Ch, 172-Ch, 148-T, 189-T, 210-C y 211-C. Este Subgrupo poblacional presenta mayor afinidad genética entre ellos y que podrían considerarse como un complejo papayo tanto de domesticados como de asilvestrados de todas las procedencias muestreadas. Este Subgrupo concentró poblaciones

dioicas, ginodioicas y trioicas; además de genotipos con importancia comercial local o regional, como los de la ‘Cera Amarilla’ de Veracruz y Campeche, ‘Mamey’ de Veracruz y Campeche, y ‘Zapote’ de Tabasco.

De manera general, se encontró que genotipos silvestres divergen genéticamente del germoplasma domesticado, posiblemente el flujo genético ha sido mínimo o nulo, y que el manejo tradicional que le dan los propietarios de los huertos familiares a las domesticadas ha influido en la diferenciación entre ambas (silvestres y domesticadas). Este resultado, no sucedió entre las asilvestradas y domesticadas; por tanto, es importante seguir conservando *ex situ* el germoplasma asilvestrado ya que pudiera contener genes de los materiales domesticados nativos que se han perdido como es el caso de la ‘Coco’.

Asimismo, se podría decir que existe cierto grado de diversidad genética en el material recolectado en Baja California Sur debido a que se distribuyó en los tres Subgrupos del Grupo 4, no siendo así para los genotipos domesticados de Guerrero, ya que la mayoría se conglomeró en el Subgrupo 4-B (Figura 3.2). Las estimaciones de las similitudes genéticas entre genotipos son útiles para seleccionar progenitores contrastantes con características deseables para proponer mapas genéticos y programas de mejoramiento además de la protección varietal de los mismos (Oliveira *et al.*, 2011).

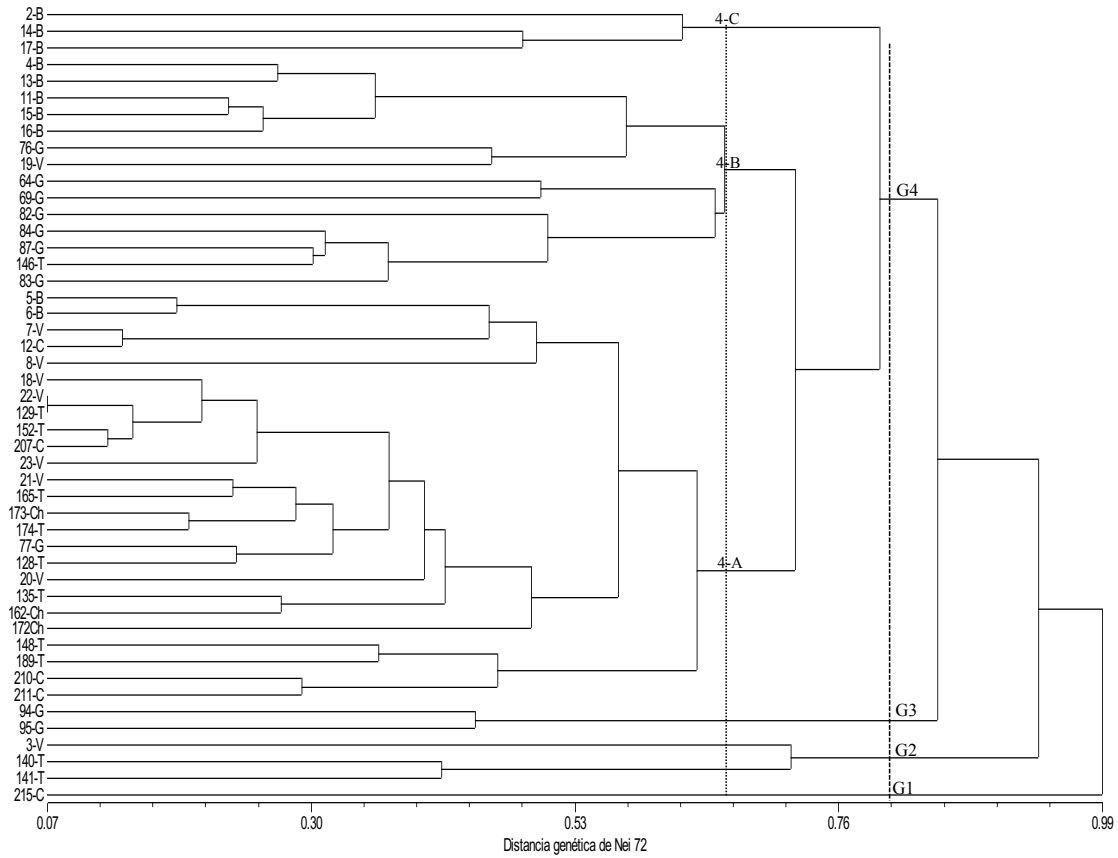


Figura 3.2. Análisis de conglomerados para 48 genotipos de *C. papaya* a partir de 155 alelos de 17 *loci* de SSRs, utilizando el método UPGMA. Procedencias: (B=Baja California Sur, G=Guerrero, Ch=Chiapas, C=Campeche, T=Tabasco, V=Veracruz).

3.3.3. Análisis combinado

Los tres primeros componentes principales (CP) explicaron el 21.9% de la variación total entre los genotipos bajo estudio (Cuadro 3.5). En el CP1, fueron ocho características morfológicas y siete alelos de mayor contribución a la variación. El CP2 estuvo determinado por una característica morfológica y en mayor proporción por 11 alelos. Nueve alelos aportan a la variación para el CP3.

Cuadro 3.5. Variación explicada, y contribución de de alelos y características morfológicas para los tres primeros componentes principales (CP).

CP	Variación explicada (%)	Contribución de alelos y características morfológicas
1	9.3	mCpCIR15-F, mCpCIR7-E, mCpCIR7-I, mCpCIR5-I, mCpCIR2-I, mCpCIR11-E, mCpCIR17-E, grosor de pulpa, diámetro de fruto, longitud de fruto, diámetro de cavidad central, volumen comestible, longitud de pedúnculo, firmeza de fruto y relación longitud/diámetro.
2	7.0	mCpCIR14-B, mCpCIR3-F, mCpCIR10-F, mCpCIR3-A, mCpCIR17-B, mCpCIR18-A, mCpCIR11-C, mCpCIR18-D, mCpCIR3-D, mCpCIR14-F, mCpCIR11-L y °Hue.
3	5.6	mCpCIR9-A, mCpCIR10-D, mCpCIR1-F, mCpCIR14-G, mCpCIR15-E, mCpCIR11-F, mCpCIR11-H, mCpCIR18-B y mCpCIR3-B

Los 48 genotipos de *C. papaya*, por sus características alélicas y morfológicas del fruto, se distribuyen en los cuatro cuadrantes de los dos primeros CP (Figura 3.3), lo que significa variabilidad alta entre ellos.

Por la combinación de variables alélicas y morfológicas, los genotipos domesticados de *C. papaya* recolectados en huertos familiares se distribuyen en los cuadrantes I y IV del CP1; mientras que los silvestres y asilvestrados se ubicaron en los cuadrantes II y III (Figura 3.3). Es decir, los siete alelos indicados en el CP1 (Cuadro 3.5) están expresados en mayor frecuencia en los genotipos domesticados que en los silvestres y asilvestrados. También las características morfológicas contribuyen a la diferenciación entre genotipos domesticados y silvestres de papayo, debido a que en los cuadrantes I y IV se dispersaron aquellos materiales con mayores valores en las ocho características morfológicas que más aportaron a la variación del CP1 (Cuadro 3.5). Por tanto, se puede hipotetizar que dichos alelos están relacionados con el proceso de domesticación.

Con respecto al CP2, el germoplasma de papayo distribuido en los cuadrantes I y II se distinguió de aquellos de los cuadrantes III y IV porque de acuerdo con el °Hue poseen

epidermis amarilla; en tanto que los de los cuadrantes III y IV poseen piel amarilla y amarilla-anaranjada. Además de que los 11 alelos (Cuadro 3.5) se expresan con mayor frecuencia en los genotipos de los cuadrantes I y II, y en baja frecuencia en el germoplasma de los III y IV.

Es interesante indicar que el contenido de sólidos solubles totales (SST) no vislumbró en la aportación de la variación, pero en los cuadrantes II y III se ubicaron los genotipos silvestres y asilvestrados que tienen mayor contenido de SST que los domesticados ubicados en los cuadrantes I y IV.

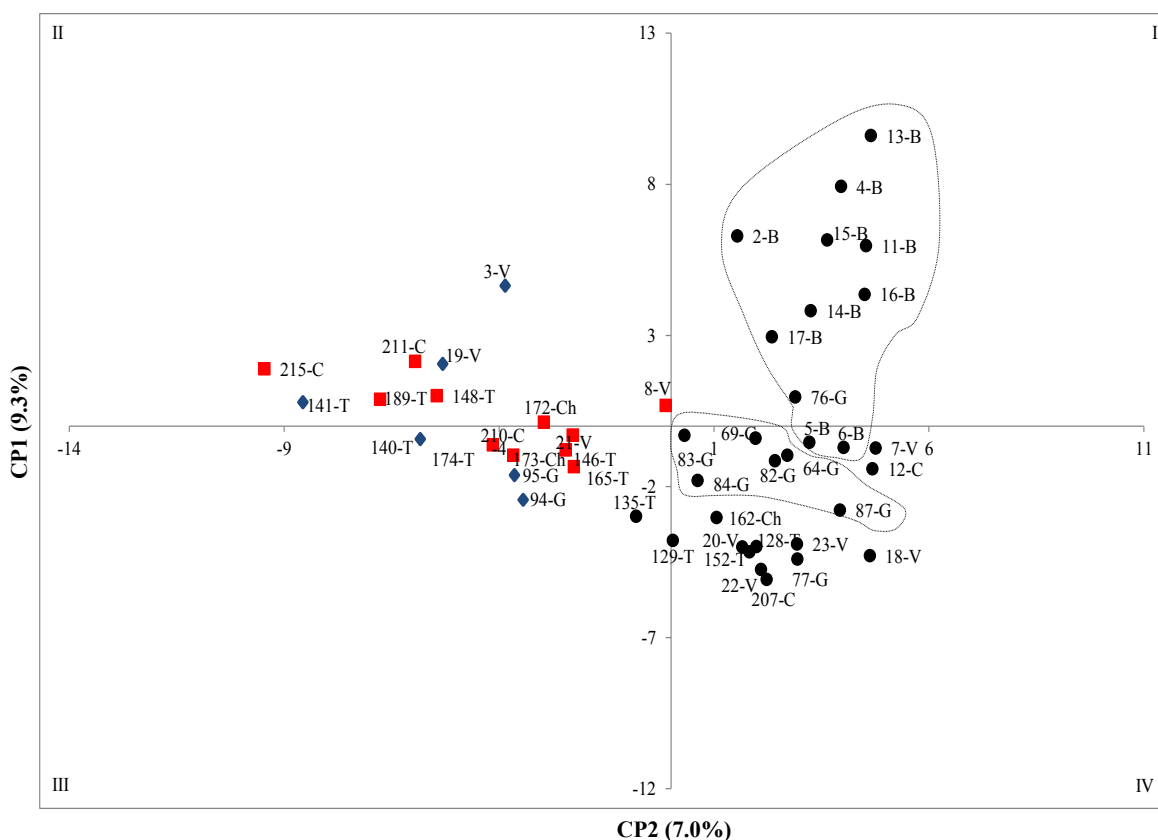


Figura 3.3. Dispersión de 48 genotipos de *C. papaya* sobre el CP1 y CP2, obtenido de la matriz de correlaciones entre 155 alelos de SSRs y 13 características morfológicas. Procedencias: B=Baja California Sur, G=Guerrero, Ch=Chiapas, C=Campeche, T=Tabasco, V=Veracruz. Poblaciones silvestres (♦), asilvestradas (■) y domesticadas (●).

La Figura 3.4 muestra las relaciones genéticas entre los 48 genotipos de *C. papaya*, que corresponde al análisis conjunto de los datos moleculares y morfológicos, donde a una distancia genética de 0.002 se diferenciaron dos grupos, principalmente con base al grado de domesticación. El Grupo 1 se conformó por todos los domesticados de diferente origen geográfico; el Grupo 2, por los silvestres y asilvestrados de cinco estados de México. Sin embargo, a una distancia corte de 0.013, el Grupo 1 quedó conformado por tres Subgrupos, el 1-A, 1-B y 1-C. En el Subgrupo 1-A están incluidos los 10 genotipos procedentes de Baja California Sur, lo que pudiera estar indicando que comparten y provienen de un ‘pool’ genético similar o que existe intercambio de material genético entre los propietarios de los huertos de las localidades cercanas. Además, en los registros no se reportan poblaciones silvestres para ese estado y probablemente son una introducción (Badillo, 1971; Soriano-Melgar *et al.*, 2016). Este Subgrupo presentó grosor de piel, firmeza, diámetro de cavidad central, luminosidad y croma similares al Subgrupo 1-B, pero se diferenció de éste por poseer frutos de forma globular (RLDF= 2.0) y mayor contenido de sólidos solubles totales (9.4 °Brix) (Cuadro 3.6). El destino de los frutos de éstos genotipos, es principalmente para la elaboración de dulces en conserva, lo cual tiene lógica, ya que poseen mayor cantidad de SST que los del Subgrupo 1-B; por lo que se podría hipotetizar que los propietarios de los huertos han ido seleccionando conforme a esa característica más que al aumento del tamaño del fruto. El Subgrupo 1-B, con 12 poblaciones (7-V, 12-C, 18-V, 20-V, 22-V, 23-V, 129-T, 207-C, 152-T, 128-T, 162-Ch y 77-G) de cinco procedencias de México se distinguió que los genotipos ostentaron frutos con mayor longitud de pedúnculo, grosor de pulpa y volumen comestible (9.2 cm, 2.9 cm y 2019.9 cm³, respectivamente), pero sólidos solubles totales bajos (7.8 °Brix). Asimismo, se destacó por presentar frutos con piel amarilla-anaranjada (Cuadro 3.6). En este último Subgrupo, se conglomeraron algunos genotipos

como ‘Cera Amarilla’ de Veracruz y Campeche, ‘Mamey’ de Veracruz y Campeche, y ‘Zapote’ de Tabasco que tienen importancia comercial regionalmente; aunque, antes del año 1990 dominaron el mercado nacional (Soriano-Melgar *et al.*, 2016). El Subgrupo 1-C conglomeró siete genotipos procedentes del estado de Guerrero y se localizaron en huertos familiares (Figura 3.4). Estos genotipos presentan fruto de tamaño grande con sólidos solubles totales de 10.2 °Brix y 1428.6 cm³ de volumen comestible, destacándose por presentaron mayor RLDF (2.6) correspondiente a la forma alargada (Cuadro 3.6). De los siete genotipos, cuatro son ginodioicos (69-G, 76-G, 84-G y 87-G), uno trioico (64-G) y dos dioicos (82-G y 83-G); lo que permite suponer que los propietarios de los huertos prefieren plantas hermafroditas con frutos de forma alargada e incorporan otras características de interés comercial como los sólidos solubles totales y volumen comestible aceptables, debido a que destinan los frutos para el mercado local (Datos por publicarse). También la autopolinización de las poblaciones ginodioicas propicia la homocigosis (Matos *et al.*, 2013) reflejándose en la relación estrecha entre estos genotipos. No obstante, de forma natural, en las plantas hermafroditas existe un 5 % de polinización cruzada (Kim *et al.*, 2002).

El Grupo 2 agrupó 19 genotipos (21-V, 165-T, 135-T, 8-V, 3-V, 19-V, 146-T, 148-T, 189-T, 210-C, 211-C, 215-C, 173-Ch, 174-T, 94-G, 95-G, 140-T, 141-T y 172-Ch) tanto asilvestrados y silvestres de áreas naturales, excepto el 135-T que es un genotipo trioico con cierto grado de domesticación y posiblemente es producto de la cruce de un material silvestre × domesticado, ya que se posicionó en la parte central del ACP (Figura 3.4). Las características morfológicas principales de este Grupo es que ostentaron valores muy bajos para longitud del pedúnculo, longitud, diámetro, grosor de pulpa, grosor de piel, diámetro de cavidad central, volumen comestible y firmeza (3.8 cm, 9.8 cm, 5.5 cm, 1.1 cm, 0.9 cm,

3.7 cm, 126.6 cm³ y 25.2 N, respectivamente); pero, los materiales del Grupo 2 presentaron los valores más altos para sólidos solubles totales (13.0 °Brix) y luminosidad (61.4). La RLDF fue de 1.8 indicando una forma redonda (Cuadro 3.6). Todos los genotipos de este Grupo son dioicos, es decir, presentan plantas femeninas y masculinas en planta separada. La separación de los genotipos domesticados, asilvestrados de aquellos silvestres, es una diferencia notoria del análisis de datos mixtos con respecto al análisis de la información molecular.

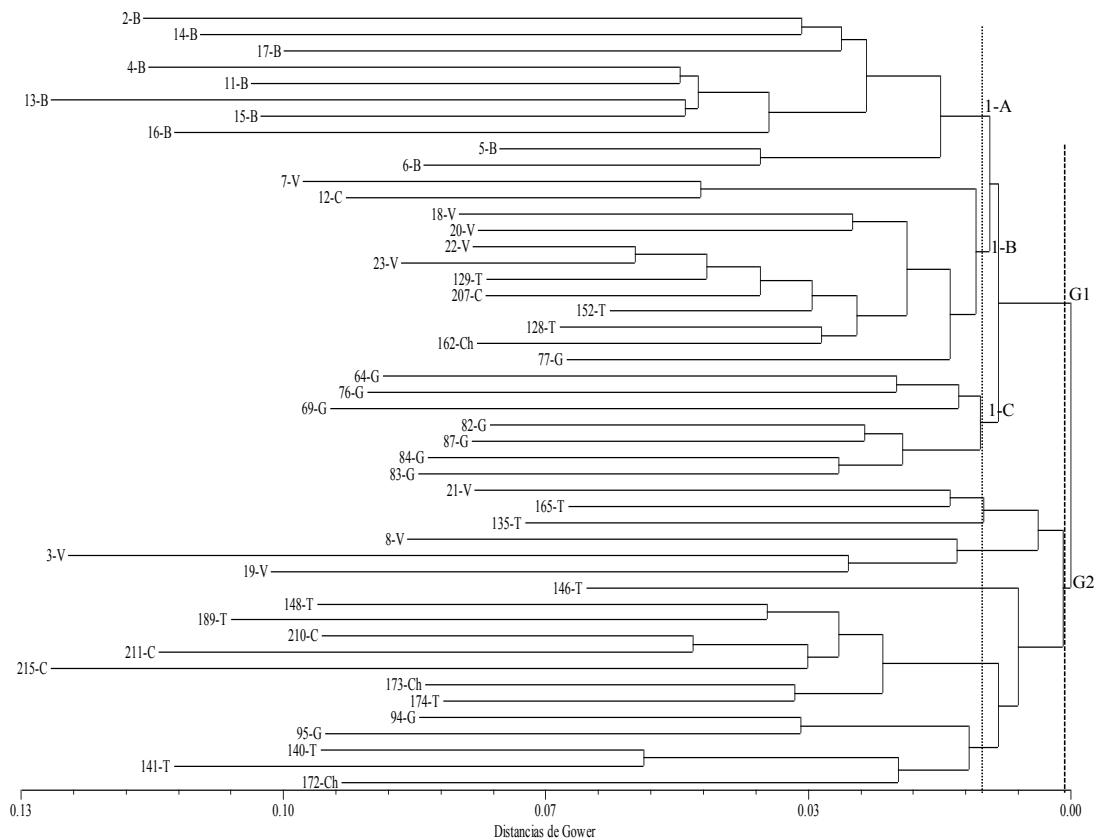


Figura 3.4. Análisis de conglomerados para 48 genotipos de *C. papaya* a partir de 155 alelos de SSRs y 13 características morfológicas, empleado el método de Neighbor-Joining con las distancias de Gower. Procedencias: (B=Baja California Sur, G=Guerrero, Ch=Chiapas, C=Campeche, T=Tabasco, V=Veracruz).

Cuadro 3.6. Valores promedio de las características morfológicas del fruto en *C. papaya* nativa de México, de tres grupos identificados por análisis de conglomerados.

Característica	Unidad de medida	Acronimo	Grupos [§]			
			1		2	3
			1-A ^b	1-B ^b		
Longitud del pedúnculo	cm	LPF	6.3	9.2	3.8	5.9
Longitud del fruto	cm	LF	21.4	27.6	9.8	27.1
Diámetro del fruto	cm	DF	10.9	12.7	5.5	10.5
Relación longitud/diámetro	-	RLDF	2.0	2.3	1.8	2.6
Grosor de pulpa	cm	GP	2.3	2.9	1.1	2.3
Grosor de piel	cm	GPE	1.1	1.1	0.9	1.1
Firmeza del fruto	Newtons	FiF	42.6	41.9	25.2	41.4
Sólidos solubles totales	°Brix	SST	9.4	7.8	13.0	10.2
Diámetro de cavidad central	cm	DCC	6.7	7.0	3.7	5.9
Volumen comestible del fruto	cm ³	VCF	888.5	2019.9	126.6	1428.6
Luminosidad	-	L	55.3	54.4	61.4	56.7
Hue	°	-	87.2	80.0	83.5	82.1
Croma	-	-	63.4	61.6	66.0	69.8

[§]De acuerdo con la Figura 3.4, ^bSubgrupos.

3.4. CONTRASTACIÓN DE HIPÓTESIS

La hipótesis específica tres indica que, la mayor diversidad genética y las relaciones filogenéticas entre 48 genotipos de *C. papaya* nativos de México están en función del grado de domesticación de éstos. Se identificó diversidad genética alta debido a que se registró 155 alelos con un promedio de 9.1 alelos/ locus y una *He* promedio de 0.66 entre 48 genotipos de *C. papaya* estudiados, y generalmente dichos genotipos se relacionaron genéticamente con base al grado de domesticación. Por ejemplo, el análisis conjunto de los datos moleculares y morfológicos permitió agrupar claramente los genotipos silvestres y asilvestrados de los domesticados entre 48 genotipos de papayo estudiados. Con base en estos resultados, dicha hipótesis no se rechaza.

3.5. CONCLUSIONES

El análisis con microsatélites indica que existe diversidad genética alta entre los 48 genotipos silvestres, asilvestrados y domesticados nativos de México, cuya variación permitió ampliar la diversidad existente y por tanto debe de conservarse la diversidad *ex situ* para su aprovechamiento futuro. El polimorfismo mayor en los domesticados que en los silvestres.

En los 48 genotipos estudiados, con base en los análisis de dispersión y conglomerados se logró diferenciar aquellos domesticados y asilvestrados de los silvestres, lo cual sugiere una introgresión de genes entre los asilvestrados y domesticados. Asimismo, se observaron grupos con genotipos definidos con respecto a su ubicación geográfica como los que proceden de Baja California Sur y la mayoría de Guerrero encontrados en huertos familiares.

El análisis de agrupamiento conjunto de datos morfológicos y moleculares permitió separar claramente a los genotipos silvestres y asilvestrados de *C. papaya* de los domesticados. Estos análisis permitieron identificar 18 alelos probablemente asociados con el proceso de domesticación, sobre todo en características del fruto. Nuevamente, los genotipos provenientes de Baja California Sur y la mayoría de Guerrero se concentraron en grupos definidos con base a su origen geográfico.

3.6. LITERATURA CITADA

Asudi, G. O., F. K. Ombwara, F. K. Rimberia, A. B. Nyende, E. M. Ateka, and L. S. Wamocho. 2013. Evaluating diversity among Kenyan papaya germoplasm using simple sequence repeat markers. *African Journal of Food, Agriculture, Nutrition and Development* 13: 7308-7321.

- Aikpokpodion, P. O. 2012. Assessment of genetic diversity in horticultural and morphological traits among papaya (*Carica papaya*) accessions in Nigeria. *Fruits* 67:173-187.
- Applied Biosystems. 2005. Genemapper® Software Version 4.0. Reference and Troubleshooting Guide. Applied Biosystems Inc, Foster City. 82 p.
- Badillo, V. M. 1971. Monografía de la Familia Caricaceae. Maracay, Venezuela. Asociación de Profesores. 221 p.
- Badillo, V. M. 2000. *Carica* L. vs *Vasconcella* St. Hil. (Caricaceae) con la rehabilitación de este último. *Ernstia* 10:74-79.
- Brown, J. E., J. M. Bauman, J. F. Lawrie, O. J. Rocha, and R. C. Moore. 2012. The structure of morphological and genetic diversity in natural populations of *Carica papaya* (Caricaceae) in Costa Rica. *Biotropica* 44: 179-188.
- Carvalho, A. F., and S. S. Renner. 2014. The phylogeny of the Caricaceae. *Genetics and Genomics of Papaya, Plant Genetics and Genomics: Crops and Models* 10. Springer, New York. pp: 81-92.
- Coppens d'Eeckenbrugge, G., M. T. Restrepo, and D. Jiménez. 2007. Morphological and Isozyme characterization of common papaya in Costa Rica. *Acta Horticulturae* 740:109-120.
- Chávez-Pesqueira, M., P. Suárez-Montes, G. Castillo, and J. Núñez-Farfán. 2014. Habitat fragmentation threatens wild populations of *Carica papaya* (Caricaceae) in a lowland rainforest. *American Journal of Botany* 101: 1092-1101.
- Chávez-Pesqueira, M., and J. Núñez-Farfán. 2016. Genetic diversity and structure of wild populations of *Carica papaya* in Northern Mesoamerica inferred by nuclear microsatellites and chloroplast markers. *Annals of Botany* 118: 1293-1306.
- Chen, C., Q. Yu, S. Hou, Y. J. Li, M. Eustice, R. L. Skelton, O. Veatch, R. E. Herdes, L. Diebold, J. Saw, Y. Feng, W. Qian, L. Bynum, L. Wang, P. H. Moore, R. E. Paull, M. Alam, and R. Ming. 2007. Construction of Sequence-Tagged high-density genetic map of papaya for comparative structural and evolutionary genomics in brassicales. *Genetics* 177: 2481-2491.
- De Los Santos, R. F., E. N. Becerra L., R. Mosqueda V., A. Vásquez H., and A. B. Vargas G. 2000. Manual de producción de papaya en el estado de Veracruz. INIFAP-SAGAR-Fundación Produce, Folleto Técnico Núm. 17. Veracruz, México. 87 p.
- El Moussaoui, A., M. Nijs, C. Paul, R. Wintjens, J. Vincentelli, M. Azarkan, and Y. Looze. 2001. Revisiting the enzymes stored in the laticifers of *Carica papaya* in the context of their possible participation in the plant defense mechanism. *Cellular and Molecular Life Sciences* 58: 556-570.

- Fuentes, G., and J. M. Santamaría. 2014. Papaya (*Carica papaya* L.): Origin, domestication, and production. *In*: Ming, R., y P. H. Moore (Eds.). Genetics and Genomics of Papaya. Springer, New York. pp: 3-15.
- Gower, C. J. 1971. A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics* 27: 857-874.
- Hancock, J. F. 2004. Plant Evolution and the Origin of Crop Species. CABI Publishing, USA. 324 p.
- Han, J., and R. Ming. 2014. Molecular genetic mapping of papaya. *In*: Ming, R., and P. H. Moore (Eds.). Genetics and Genomics of Papaya, Plant Genetics and Genomics: Crops and Models 10. Springer, New York. pp: 143-155.
- Jesus, O.N., J. P. X. Freitas, J. L. L. Dantas, and E. J. Oliveira. 2013. Use of morpho-agronomic traits and DNA profiling for classification of genetic diversity in papaya. *Genetics and Molecular Research* 12: 6646-6663.
- Jobin-Décor, M. P., G. C. Graham, R. J. Henry, and R. A. Drew. 1997. RAPD and isozyme analysis of genetic relationships between *Carica papaya* and wild relatives. *Genetic Resources and Crop Evolution* 44: 471-477.
- Kim, M. S., P. H. Moore, F. Zee, M. M. M. Fitch, D. L. Steiger, R. M. Manshardt, R. E. Paull, R. A. Drew, T. Sekioka, and R. Ming. 2002. Genetic diversity of *Carica papaya* as revealed by AFLP markers. *Genome* 45:503-512.
- Matos, E. L. S., E. J. Oliveira, O. N. Jesus, and J. L. L. Dantas. 2013. Microsatellite markers of genetic diversity and population structure of *Carica papaya*. *Annals of Applied Biology* 163: 298-310.
- Manshardt, R. M., and F. T. P. Zee. 1994. Papaya germoplasm and breeding in Hawaii. *Fruit Varieties Journal* 48: 146-152.
- Manshardt, R. 2012. The papaya in Hawai'i. *HortScience* 47: 1399-1404.
- Morin, C. 1967. Cultivo de frutales tropicales. *In*: Morin, C (Ed.). El papayo. Lima, Perú. pp: 231-288.
- Moore, P. H. 2014. Phenotypic and diversity of papaya. *In*: Ming, R., and P. H. Moore (Eds.). Genetics and Genomics of Papaya. Springer, New York. pp: 35-45.
- McGuire, R. G. 1992. Reporting of objective color measurements. *HortScience* 27:1254-1255.
- Nei, M. 1972. Genetic distance between populations. *Am. Nat.* 106: 283-292.
- Ocampo, P. J., D. Dambier, P. Ollitrault, Coppens d'Eeckenbrugge. G., P. Brottier., Y. Froelicher, and A. Risterucci. 2006. Microsatellite markers in *Carica papaya* L.: isolation, characterization and transferability to *Vasconcellea* species. *Molecular Ecology Notes* 6: 212-217.

- Ocampo, P. J., G. Coppens d'Eeckenbrugge, A. M. Risterucci, D. Dambier, and P. Ollitrault. 2007. Papaya genetic diversity assessed with microsatellite markers in germoplasm from the Caribbean region. *Acta Horticulturae* 740: 93-101.
- Oliveira, E. J., V. B. O. Amorim, E. L. S. Matos, J. L. Costa, M. S. Castellen, J. G. Pádua, and J. L. L. Dantas. 2010. Polymorphism of microsatellite markers in papaya (*Carica papaya* L.). *Plant Mol. Bio. Rep.* 28: 519-530.
- Oliveira, E. J., J. L. Costa, L. F. Santos, F. M. Carvalho, A. S. Silva, and J. L. L. Dantas. 2011. Molecular characterization of papaya genotypes using AFLP markers. *Rev. Bras. Frutic.* 33: 848-858.
- Oliveira, E. J., G. A. F. Oliveira, J. L. Costa, V. J. S. Oliveira, A. C. V. L. Dantas, J. L. L. Dantas, and J. G. Pádua. 2012. Genetic diversity and marker-assisted inbreeding papaya. *Scientia Horticulturae* 147: 20-28.
- Peakall, R., and P. E Smouse. 2006. GENEALEX 6: Genetic analysis in Excel. Population genetics software for teaching and research. *Mol. Ecol. Notes.* 6:288-295.
- Ramos, H. C. C., M. G. Pereira, F.F. Silva, L. S. A. Gonçalves, F. O. Pinto, G. A. S. Filho, and T. S. N. Pereira. 2011. Genetic characterization of papaya plants (*Carica papaya* L.) derived from the first backcross generation. *Genetics and Molecular Research* 10: 393-403.
- Ramos, H. C. C., M. G. Pereira, L. S. A. Gonçalves, A. P. C. G. Berilli, F. O. Pinto, and E. H. Ribeiro. 2012. Multivariate analysis to determine the genetic distance among backcross papaya (*Carica papaya*) progenies. *Genetics and Molecular Research* 11: 1280-1295.
- Ramos, H. C. C., M. G. Pereira, T. N. S. Pereira, G. B. A. Barros, and G. A. Ferregueti. 2014. Genetic-molecular characterization of backcross generations for sexual conversion in papaya (*Carica papaya* L.). *Genetics and Molecular Research* 13: 10367-10381.
- Renneberg, R. 2007. *Biotechnology for Beginners*. Academic Press of Elsevier. München, Germany. 360 p.
- Rohlf, F. J. 2009. NTSYSpc: numerical taxonomy system, version 2.21. Exeter Software, New York.
- Ruggiero, C., S. L. D. Marin, and J. F. Durigan. 2011. Mamão, uma história de sucesso. *Revista Brasileira de Fruticultura* 33: 76-82.
- SAS Institute. 2002. *SAS user's guide: statistics*. V9.0. SAS Institute: Cary, USA. 4424 p.
- Sengupta, S., B. Das, M. Prasad, P. Acharyya, and T. Kumar G. 2013. A comparative survey of genetic diversity among a set of Caricaceae accessions using microsatellite markers. *SpringerPlus* 2: 1-10.

- Soriano-Melgar, L. L. A., L. Alcará-Meléndez, M. Rodríguez-Álvarez, y S. Real-Cosío. 2016. Colecta y conservación *in vitro* y *ex situ* de recursos fitogenéticos de *Carica papaya* L. *Agroproductividad* 9:28-32.
- UPOV (International Union for the Protection of New Varieties of Plants). Guidelines for the conduct of tests for distinctness uniformidad and stability. 2008. Papaya (*Carica papaya* L.). TG/1/3. Geneva. 26 p.
- Van Droogenbroeck, B., P. Breyne, P. Goetghebeur, E. Romeijn-Peeters, T. Kyndt, and G. Gheysen. 2002. AFLP analysis of genetic relationships among papaya and its wild relatives (Caricaceae) from Ecuador. *Theor. Appl. Genet.* 105: 289-297.
- Wyszecki, G., and W. S. Stiles. 1982. *Color Science: Concepts and Methods, Quantitative Data and Formulae*. 2nd Ed. John Wiley and Sons. New York. 935 p.
- Yeh, F. C., R. Yang, and T. Boyle. 1999. POPGENE Version 1.31. Microsoft Window-based Freeware for Population Genetic Analysis. Quick User Guide. University of Alberta and Centre for International Forestry Research, Edmonton, Canada. <https://www.ualberta.ca/~fyeh/popgene.pdf>.

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES GENERALES

Conclusiones

En México, *C. papaya*, al incluir gran cantidad de registros de dicha especie provenientes de fuentes externas y de las recolectas realizadas por los investigadores de la Red Papaya, se distribuye entre los intervalos de 15° a 27° de latitud norte, y entre los 87° y 112° de longitud oeste desde el nivel del mar hasta los 2395.0 m. *C. papaya* se ha adaptado a diferentes escenarios ecogeográficos contrastantes, con una mayor o menor ocurrencia, prefiriendo zonas ambientales como la GE1 y GE2, lo que sugiere las condiciones adecuadas donde se desarrolla exitosamente *C. papaya*; y por tanto, podrían ser las más apropiadas para la conservación *ex situ*. Sin embargo, en aquellas categorías ecogeográficas donde no se tiene representatividad ambiental, pero su frecuencia de ocurrencia es baja, es necesario realizar exploraciones botánicas focalizadas, para tener capturada la mayor diversidad genética y de esta forma consolidar una colección núcleo con papayo nativo. De

hecho, de acuerdo con los registros procedentes de las fuentes externas, los ELC maps señalan otras zonas potenciales de ocurrencia de *C. papaya* como son las categorías 3, 5, 6, 7, 8, 9, 14 y 16. Lo anterior evidencia la relevancia de la conservación de gran diversidad de los agroecosistemas tradicionales con papayo nativo en México, ya que sin ellos la diversidad genética ya se hubiera perdido debido a la introducción de materiales mejorados a México como la ‘Maradol’ en el año 1978. Además de que el presente estudio abarcó la mayoría de las zonas donde está presente el cultivo de papayo.

También existió diversidad morfológica *in situ* entre las 222 recolectas nativas procedentes de huertos familiares y de hábitat silvestres, ya que todas las variables morfológicas evaluadas mostraron diferencias estadísticas, siendo mayormente en la forma de la cavidad central, diámetro de la cavidad central, prominencia de aristas, volumen comestible y forma del fruto. Por el contrario, la forma del extremo distal del fruto y la ramificación de la planta mostraron poca variación fenotípica probablemente porque están determinadas por un par de genes. Por su disimilitud genética, los ejemplares recolectados en hábitat silvestre y los domesticados provenientes de huertos familiares se separaron, cuyas variables que contribuyeron a su diferenciación son la forma, las dimensiones y la forma del extremo peduncular del fruto; las cuales podrían servir de referencia para otras investigaciones dirigidas en el mismo sentido.

El análisis con microsatélites confirmó la variabilidad alta encontrada en las evaluaciones ecogeográficas y fenotípicas; ya que se encontró 155 alelos, con 9.1 alelos por locus en promedio, heterocigosidad esperada promedio de 0.66, así como 25 alelos exclusivos en unos cuantos genotipos por lo que se sugiere conservarlos debido a que no están presentes en otros genotipos. Los microsatélites revelaron que existe más polimorfismo genético en

los genotipos domesticados que en los silvestres y se observó que existe introgresión genética entre los asilvestrados y domesticados. El análisis conjunto de la información molecular y morfológica permitió el agrupamiento de los genotipos bajo estudio con base en el grado de domesticación, aunque algunos de ellos se asociaron con respecto a su origen geográfico; asimismo, se encontraron alelos que posiblemente están asociados al proceso de domesticación.

La información ecogeográfica, morfológica y genética generada en el presente estudio permitió ampliar el conocimiento en *C. papaya* nativa de México, lo cual permita proponer estrategias de conservación *ex situ*, aprovechamiento sustentable y mejoramiento de las mismas. Además los tres estudios en conjunto determinarán que ejemplares formarán la colección núcleo de la colección de trabajo con papayo del CP-CV. Esto será impactante, dado que se beneficiarían todos los actores involucrados en el cultivo de papayo desde locales hasta internacionales.

Recomendaciones

Con base en los resultados encontrados en la presente investigación se sugiere recolectar material botánico de *C. papaya* nativa en aquellas zonas ecogeográficas donde no se tiene representatividad ambiental.

Una vez que se tenga la representatividad ecogeográfica y por ende la genética en la colección de trabajo con *C. papaya* nativa ubicada en el CP-CV, se propone consolidar una colección núcleo *ex situ*.

Las accesiones de *C. papaya* que conformarán la colección núcleo, se recomienda realizar estudios agronómicos y bioquímicos (calidad nutricional), ya que son un complemento de las caracterizaciones que se llevaron a cabo en este estudio.

Asimismo, en aquellas recolectas que resultaron en una zona ecogeográfica con condiciones abióticas extremas (estrés hídrico o calórico), se recomienda estudiarlas bajo condiciones controladas y así descartar inferencias.

Para investigaciones futuras similares a este estudio, se sugiere considerar aquellos descriptores morfológicos que más contribuyen a la variabilidad morfológica, así como también considerar únicamente los marcadores moleculares que presentaron mayor contenido de información polimórfica.

Finalmente, se recomienda realizar un estudio integral incluyendo datos sociales, genéticos y ecogeográficos a fin de determinar cuáles son las zonas ecogeográficas con mayor riqueza genética para posteriormente proponer una estrategia de conservación más precisa. La caracterización del agroecosistema con papayo nativo podría ir a lo largo de la cadena de valor y entender los diversos usos tradicionales de la especie en las diferentes regiones del país, y de esta manera diversificar los productos con valor para el mercado nacional.

ANEXOS

Anexo 1. Cuestionario utilizado durante las recolectas de *C. papaya* en los años 2009-2013.
Elaborado por el SNICS-SINAREFI.

Datos de Pasaporte para Muestras SINAREFI	
Identificación de la accesión *	<p>Número de Identificación _____ Número de la accesión _____</p> <p>Nombre del Proveedor o donador _____</p> <p>Número de identificación asignado por el donador _____ otros números _____</p> <p>Fecha de adquisición _____ Fecha de la última regeneración o multiplicación (mm/aaaa) _____</p> <p>Peso de la accesión _____ g. No. de veces que se ha regenerado o multiplicado _____</p> <p>No. de plantas muestreadas _____</p> <p>M Peso de las mazorcas _____ g</p>
Identificación del Colector *	<p>Nombre(s) del(os) recolector(es) _____</p> <p>Institución del recolector _____ Número del recolector _____</p> <p>Nombre _____ del _____ identificador _____</p> <hr/> <p>Nombre _____ del _____ identificador _____ inicial _____</p> <hr/> <p>No. de permiso oficial _____ Permiso de la comunidad (Si) _____ (No) _____</p>

Sitio de recolecta *	Lugar de recolecta _____ Fecha (dd /mm /aaaa) _____
	Estado _____ Municipio _____ Comunidad _____
	Fuente de recolecta _____ Grado de manejo _____
	Dueño del lote _____
	Latitud (°'") N_ _____ Longitud (°'") O_ _____ Altitud (msnm) _____
	Precipitación media anual del lugar mm _____ Temperatura media anual °C _____
Identificación taxonómica *	Familia <u>Caricaceaea</u> Género <u>Carica</u> Especie <u>papaya</u>
	Subespecie _____ Variedad botánica _____
	§ Raza primaria _____
Información etnobotánica	Nombre común y/o local papaya loca Grupo étnico _____
	Idioma local _____ Traducción _____
	Sinónimos _____
	Principales usos del material no se utiliza para nada
	Parte de la planta que se utiliza _____

Identificación morfológica *	<p>Tipo de material colectado 1.Semilla 2. Vareta 3. Meristemo 4. Hoja 5. Polen 6. Cormo</p> <p>7. Esquejes 8. Tubérculo 9. Otros</p> <p>(Especifique) _____</p> <p>Ciclo de cultivo del material recolectado 1. Anual 2. Perenne</p> <p>Tipo de propagación 1. Semilla 2. Vegetativa 3. Semilla y vegetativa</p> <p>Tipo de semilla 1. Recalcitrante 2. Ortodoxa 3. Intermedia 4. No sabe</p>
Identificación de Herbario	<p>Ejemplar de herbario (Si) (No X) Ubicación de la muestra</p> <p>Se tomó fotografía del ejemplar a coleccionar (Si) (No)</p>
Sujeta a categoría	<p>Se encuentra dentro de alguna categoría de especies en peligro de extinción</p> <p>Si ___ Probablemente extinta en el medio silvestre () En peligro de extinción () Amenazada () Sujeta a protección especial () No ()</p>

Inventario *	No. de accesión _ Localización en cuarto frío _____
	Peso total de semilla _____ g Peso de 40 semillas _____ g
	Peso mínimo de semilla permitido _____ g
Caracterización	No. Accesión Fecha de Siembra (dd/mm/aaaa) Fecha de cosecha (dd/mm/aaaa)
	Tipo de caracterización 1. Morfológica 2. Molecular: a. AFLPs b. RFLPs c. RAPD
	d. SSR e.
	Otro _____
	Referencia documental: 1.Informe 2. Libro 3. Artículo 4. Inscripción en el CNVV Si () No () Registro provisional o definitivo Núm. _____ 5.
Otros _____	
	Cita Bibliográfica

Evaluación	No. Accesoión _ Fecha de Siembra (dd/mm/aaaa) Fecha de cosecha (dd/mm/aaaa) Tipo de evaluación: 1. Agentes bióticos: a. Plagas _____ b. Enfermedades _____ c. Virus _____ d. Otros ninguno 2. Agentes abióticos: a. Sequía b. Salinidad c. Temp. Altas d. Temp. Bajas e. Otros _____ Referencia documental: 1. Informe 2. Libro 3. Artículo 4. Otros _____ Cita Bibliográfica _____ _____
	No. Accesoión Fecha de Siembra (dd/mm/aaaa) Fecha de cosecha (dd/mm/aaaa) Lugar de siembra _____ Coordenadas: ____ ° ____ ' ____ '' Cantidad de semilla No. _____ g _____
	En caso de tener proyecto con el SINAREFI Macrored <u>Frutales</u> Red a la que pertenece(n) <u>Papaya</u> Año de financiamiento Monto _____ Responsable del proyecto Actividad _____ _____

Identificación del Banco S	Banco _____ designado _____ Institución _____ Región _____ Estado _____ Curador _____ Fecha de recepción (dd/mm/aaaa) Fecha de entrada al cuarto frío (dd/mm/aaaa) M Corroboración Racial _____ M Nombre del identificador _____
	Del banco: No. Accesión <u>24</u> No. de solicitud _____ Fecha de envío _____ Cantidad de semilla enviada: No. g _____ Del Receptor Nombre _____ del _____ receptor: _____ Nombre _____ de _____ la _____ Institución _____ Dirección _____ No. ATM _____

ANEXO 2. Imágenes de las recolectas silvestres, asilvestradas y domesticadas de *C. papaya* nativa de México, durante los años 2009-2013.



Anexo 2.1. Planta silvestre de papayo con tallo ramificado en hábitat natural.



Anexo 2.2. Varias formas de frutos de poblaciones silvestres de papayo.



Anexo 2.3. Planta asilvestrada, femenina en un huerto familiar.



Anexo 2.3. Planta de papayo domesticada con tallo ramificado en un huerto familiar.



Anexo 2.4. Colección de trabajo con *C. papaya* nativa en el CP-CV, año 2014.

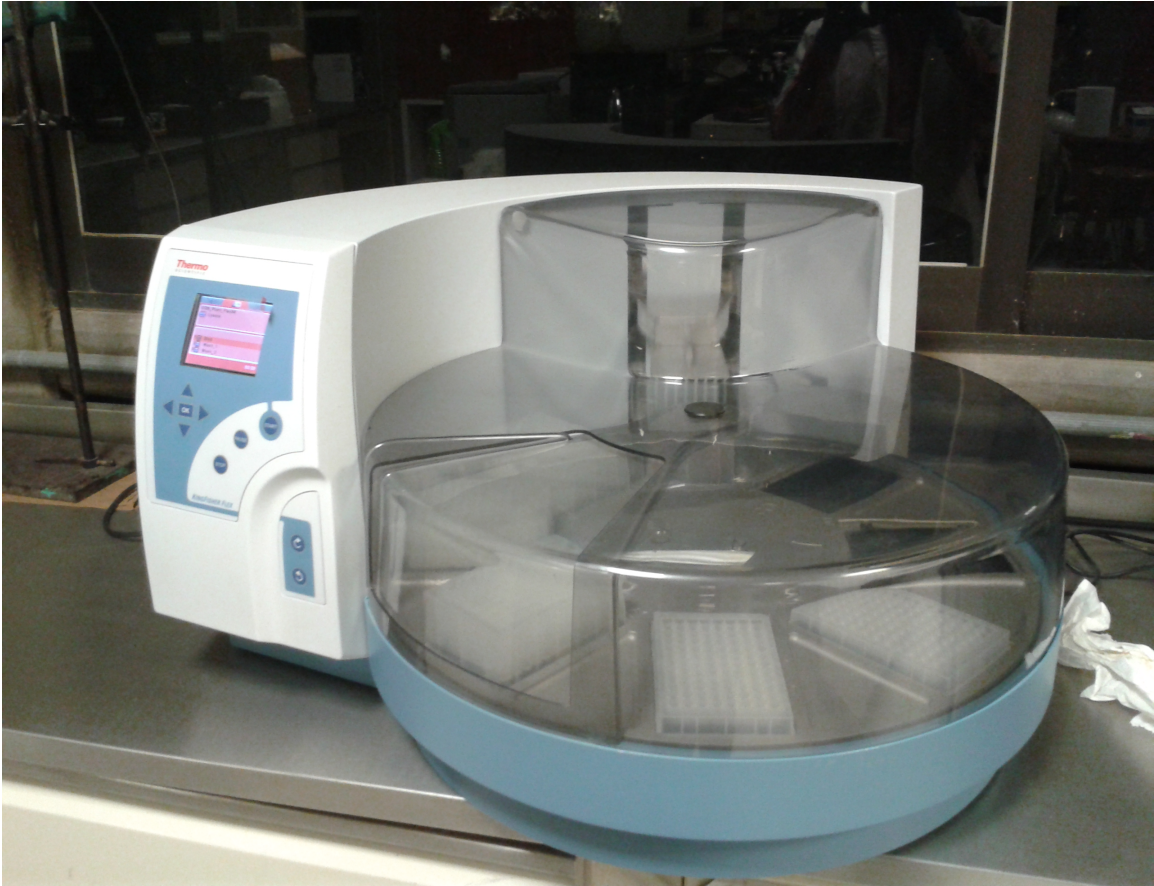


Anexo 2.5. Accesoión 'Mamey' en producción en la colección de trabajo.



Accesión 2.6. Accesión 'Cera Amarilla' en producción en la colección de trabajo.

Anexo 3. Imágenes de la caracterización genética en el Laboratorio de Biología Molecular del Colegio de Postgraduados-Campus Montecillo.



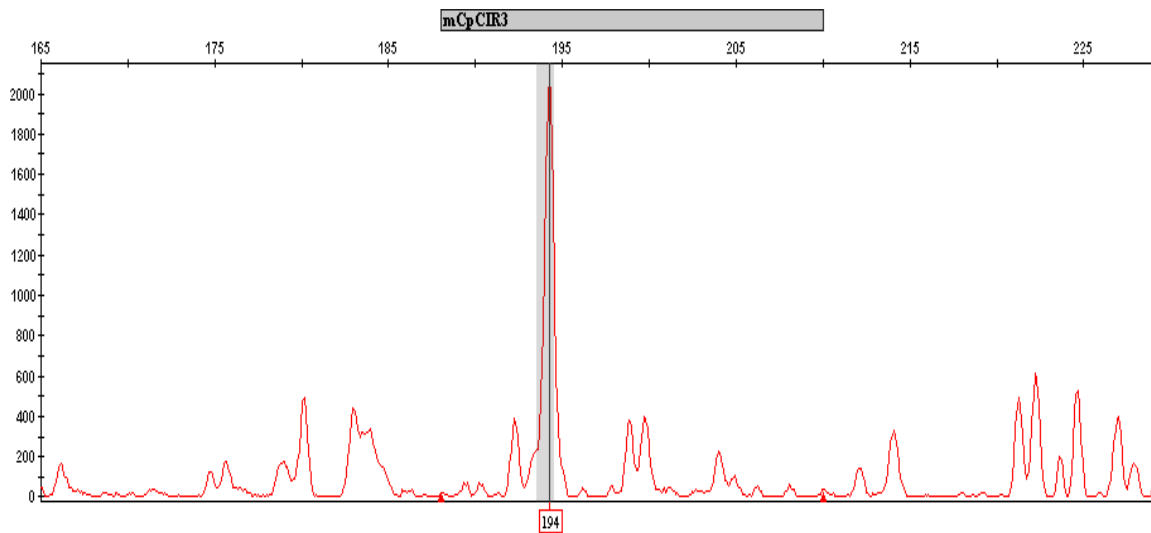
Anexo 3.1. Extracción de ADN de las hojas de papayo mediante un robot automatizado.



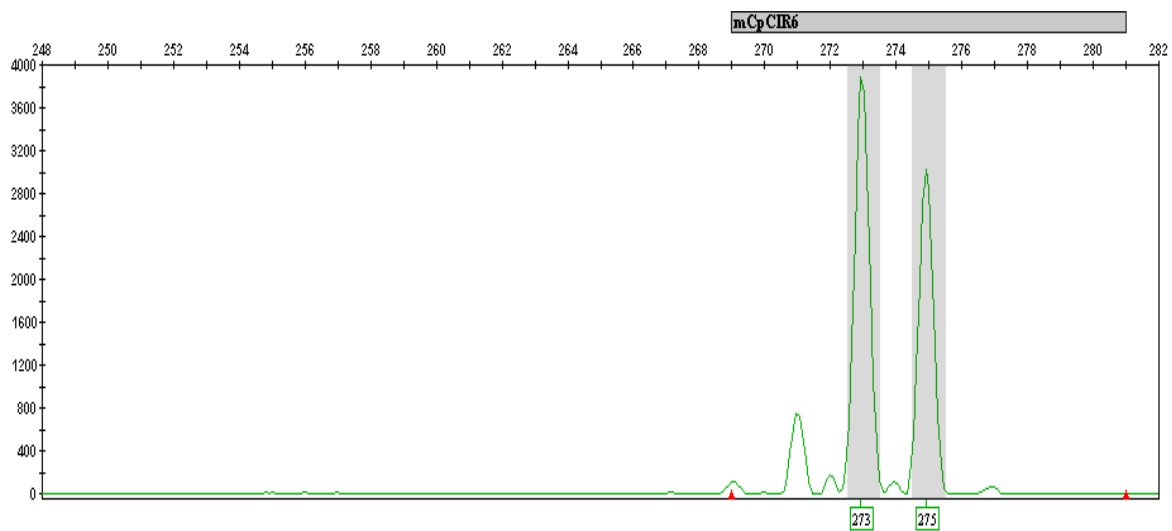
Anexo 3.2. Amplificación de los *primers* o iniciadores para papayo mediante PCR utilizando un termociclador.



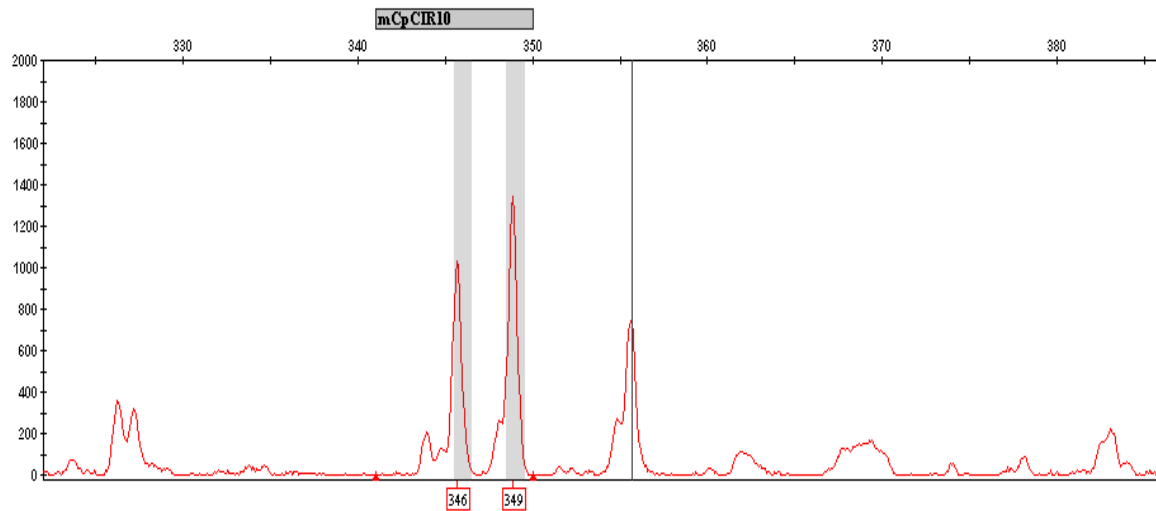
Anexo 3.3. Análisis de los productos PCR a través de electroforesis capilar con el apoyo de un secuenciador.



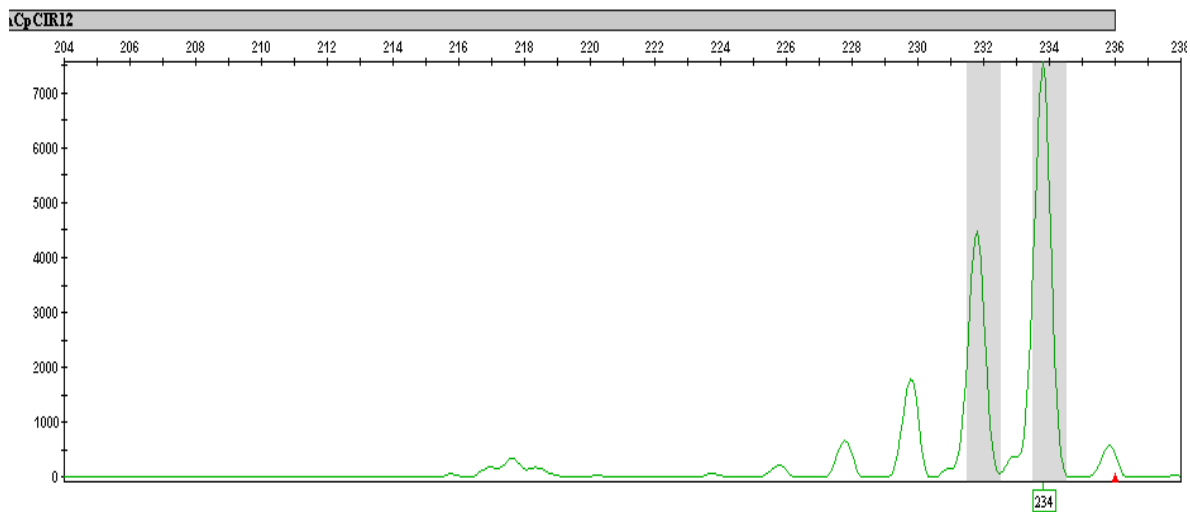
Anexo 3.4. Amplificación del *primer* o iniciador mCpCIR3 a un intervalo de 188 a 210 pares de bases (pb). Se observa un alelo.



Anexo 3.5. Amplificación del *primer* o iniciador mCpCIR6 a un intervalo de 269-281 pb. Se observan dos alelos.



Anexo 3.5. Amplificación del *primer* o iniciador mCpCIR10 a un intervalo de 341-349 pb.
Se observan dos alelos.



Anexo 3.6. Amplificación del *primer* o iniciador mCpCIR12 a un intervalo de 202-236 pb.
Se observa un alelo.