



UNIVERSIDAD INTERCULTURAL DEL
ESTADO DE PUEBLA

DIRECCIÓN DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO SUSTENTABLE DE
RECURSOS NATURALES

**CARACTERIZACIÓN MOLECULAR Y
MORFOLÓGICA DE MAMEY (*Pouteria sapota* Jacq.)
EN EL TOTONACAPAN, MÉXICO**

TESIS

PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA

GABRIEL CHEPE CRUZ

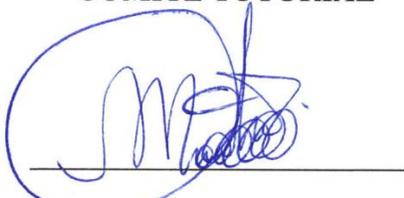
LIPUNTAHUACA, HUEHUETLA, PUEBLA

JUNIO DE 2022

La presente tesis titulada: “**Caracterización molecular y morfológica de mamey (*Pouteria sapota* Jacq.) en el Totonacapan, México**”, realizada por el alumno: Gabriel Chepe Cruz, bajo la dirección de los miembros del Comité Tutorial, ha sido aprobada y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

**MAESTRO EN CIENCIAS EN MANEJO SUSTENTABLE DE RECURSOS
NATURALES**

COMITÉ TUTORIAL



Dr. Martin Aguilar Tlatelpa

Director de tesis



Dra. Marja Liza Fajardo Franco

Asesora de tesis



Dr. Pedro Molina Mendoza

Asesor de tesis

Agradecimientos

Este trabajo se realizó bajo la dirección del Dr. Martin Aguilar Tlatelpa de la Maestría en Ciencias en Manejo Sustentable de Recursos Naturales de la Universidad Intercultural del Estado de Puebla.

Agradezco al Dr. Martin Aguilar Tlatelpa por dirigir esta investigación, apoyarme en todos los momentos y compartir conmigo su experiencia en la investigación científica.

A la Universidad Intercultural del Estado de Puebla y a la Maestría en Ciencias en Manejo Sustentable de Recursos Naturales por todo el apoyo otorgado durante la realización de mis estudios de Maestría, en especialmente a los doctores. Diosey Ramon Lugo Morin, Luis Marcelo de Luca, Edilma de Jesús Desidério, Oscar Pérez García y Karina Hernández Guzmán quienes participaron en mi formación académica. Al Mtro. César Reyes Reyes, Coordinador Administrativo de Posgrado, al Mtro. Macario Lauro Bautista Ramírez, Director de Investigación y Posgrado, así como a la Dra. Marja Liza Fajardo Franco, Coordinadora del Programa de Posgrado MCMSRN, a los compañeros de biblioteca y servicios generales de la UIEP por el apoyo que siempre me otorgaron.

A mi Comité Tutorial integrado por la Dra. Marja Liza Franco Fajardo y el Dr. Pedro Molina Mendoza, quienes aportaron importantes comentarios y sugerencias a la tesis.

Agradezco el apoyo económico recibido del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) a través de la beca que me otorgó, así como al Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Puebla (CONCYTEP) por el apoyo económico otorgado para la realización de mi proyecto de investigación.

Un agradecimiento especial al Dr. Amalio Santacruz Varela y la Dra. Martha Hernández Rodríguez, quienes aceptaron mi estancia en el Colegio de Posgraduados y cuya ayuda en la fase de laboratorio fue fundamental para el desarrollo de la investigación. Gracias a mis compañeras del Laboratorio de Marcadores Moleculares del Colegio de Postgraduados por compartir el área de trabajo y apoyarme cuando lo necesité: Mireya, Angie, Ruth, Adriana, Berenice, Brenda. También, un agradecimiento especial a mis compañeros de la maestría Rene Basilio y Manuel Santiago que me ofrecieron siempre sus conocimientos, experiencias y apoyo de forma desinteresada.

Dedicatorias

Para ti Yeny mi próxima esposa, por todo el amor, apoyo y comprensión que me has brindado, porque con tu compañía todo se vuelve mejor. Para nuestro angelito que nos ha demostrado que la vida es mejor y que nos ha cumplido uno de los sueños más deseados.

A mis padres, Gabriel y Lucrecia, por brindarme su apoyo incondicional, su comprensión, sus consejos y regaños en cada etapa de mi vida, pero sobre todo por la confianza y el amor que han dado desde un principio. Gracias porque nunca dudaron de mí, porque siempre estuvieron allí cuando los necesité. Los amo, espero nunca defraudarlos.

A mis hermanos (as), Teresa, Esther, Hilario, Felicitas y Eleuterio que forman parte esencial en mi vida, gracias por compartir su apoyo incondicional y su infinidad de experiencias que a la vez me han ayudado a crecer como persona, hermano y amigo.

A mis amigos (as) de preparatoria, licenciatura, Posgrado y de la UIEP, porque con ustedes he compartido alegrías, tristezas, triunfos y fracasos, e infinidad de cosas, gracias por brindarme su confianza y amistad.

CONTENIDO

Agradecimientos	ii
Dedicatorias	ii
Índice de Cuadros.....	viii
Índice de figuras.....	ix
RESUMEN	x
Abstract.....	xi
Tlajkuiloli achik	xii
CAPITULO 1. ANTECEDENTES GENERALES	1
1.1 INTRODUCCIÓN	1
1.2 PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.....	2
1.3 JUSTIFICACIÓN	3
1.4 HIPÓTESIS.....	4
1.5 OBJETIVOS DE LA INVESTIGACIÓN	4
1.5.1 GENERAL.....	4
1.5.2 ESPECÍFICOS.....	4
1.6 MARCO TEÓRICO CONCEPTUAL	5
1.6.1 Manejo y conservación de los recursos naturales	5
1.6.2 Diversidad y estructura genética.....	5
1.6.3 Domesticación y erosión genética	6
1.6.4 Modelo de estudio el mamey (<i>P. sapota</i>)	9
1.6.5 Descripción botánica.....	11
1.6 LITERATURA CITADA.....	12
CAPITULO 2. CARACTERIZACIÓN MOLECULAR DEL MAMEY (<i>Pouteria sapota</i> Jacq.) DEL TOTONACAPAN POBLANO, MÉXICO.....	19
ABSTRACT.....	20
2.1 INTRODUCCIÓN	21
2.2 MATERIALES Y MÉTODOS	23
2.2.1 Material vegetal	23
2.2.2 Extracción de ADN.....	27
2.2.3 Marcadores microsatélites (SSR's).....	28
2.2.4 Condiciones de la amplificación por la Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR)	28
2.2.5 Electroforesis de los microsatélites.....	29
2.2.6 Análisis de los datos	29
2.2.7 Diversidad genética	29

2.2.8 Relaciones Genéticas	30
2.3 RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	31
2.3.1 Equilibrio Hardy-Weinberg	31
2.3.2 Diversidad Genética.....	32
2.3.3 Estructura Genética.....	34
2.3.4 El flujo genético como fuente de diferenciación genética	39
2.3.5 Relaciones Genéticas	40
2.4 CONCLUSIONES	43
2.5 LITERATURA CITADA.....	44
CAPITULO 3. CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DEL MAMEY [<i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) Moore y Stearn] EN EL TOTONACAPAN POBLANO.....	52
RESUMEN	52
ABSTRACT.....	52
3.1 INTRODUCCIÓN	53
3.2 MATERIALES Y MÉTODOS	55
3.2.1 Área de estudio y muestreo.....	55
3.2.4 Metodología de análisis	56
3.4 RESULTADOS Y DISCUSION.....	57
3.4.1 Estadística descriptiva.....	57
3.4.2 Correlación entre los descriptores.....	58
3.4.3 Análisis de los componentes principales	59
3.4.4 Análisis de conglomerados jerárquico	60
3.5 CONCLUSIONES	63
3.6 AGRADECIMIENTOS	63
3.7 LITERATURA CITADA.....	63
5. CONCLUSIONES GENERALES	68
6. PERSPECTIVAS	69

Índice de Cuadros

Página

Cuadro 1. Muestras de mamey (<i>P. sapota</i>) de la Sierra Nororiental del Estado de Puebla utilizadas en el estudio de análisis genético.	23
Cuadro 2. Características de los 5 pares de iniciadores SSR´s utilizados en los análisis de diversidad, estructura y relaciones genéticas en nueve poblaciones de mamey (<i>P. sapota</i>) del Totonacapan poblano.....	28
Cuadro 3. Prueba de equilibrio Hardy-Weinberg para cinco microsatélites en nueve poblaciones de mamey en el Totonacapan poblano.	31
Cuadro 4. Estadísticas de diversidad genética en nueve poblaciones de <i>P. sapota</i> en el Totonacapan poblano usando cinco loci SSR (n = 107).....	33
Cuadro 5. Índices de diferenciación genética, de endogamia y tasa efectiva de migración para los marcadores utilizados en poblaciones de <i>P. sapota</i> en el Totonacapan poblano. 34	
Cuadro 6. AMOVA de nueve poblaciones de <i>P. sapota</i> del Totonacapan poblano, utilizando cinco loci de microsatélites.....	36
Cuadro 7. Valores de diferenciación genética F_{ST} entre pares de poblaciones de <i>P. sapota</i> del Totonacapan poblano utilizando cinco marcadores SSR.	36
Cuadro 8. Flujo genético reciente en las dos poblaciones ideales de <i>P. sapota</i> en el Totonacapan poblano.....	39
Cuadro 9. Flujo genético reciente en los nueve sitios de colecta de <i>P. sapota</i> del Totonacapan poblano.	40
Cuadro 10. Descriptores morfológicos utilizados para la caracterización de mamey <i>P. sapota</i>	56
Cuadro 11. Descriptores cuantitativos y parámetros estadísticos en muestras de mamey.57	
Cuadro 12. Matriz de coeficientes de correlación de Pearson de los descriptores cuantitativos de 206 muestras de mamey (<i>P. sapota</i>)......	58
Cuadro 13. Resultados de PCA de los descriptores cuantitativos utilizadas para caracterizar las accesiones de mamey.	59

Índice de figuras

- Figura 1.** Municipios del Totonacapan poblano contemplados en el estudio de *P. sapota*: 1 = Ixtepec, 2 = Tuzamapan, 3 = Jonotla, 4 = Hueytlalpan, 5 = Caxhuacan, 6 = Olintla, 7 = Tenampulco, 8 = Huehuetla, 9 = Cuetzalan. Los gráficos circulares muestran los resultados de las pruebas de asignación de individuos, con base en K óptimo = 2, utilizando el programa STRUCTURE..... 26
- Figura 2.** Porcentaje de la varianza molecular entre los individuos, dentro de los individuos y entre poblaciones de *P. sapota* en el Totonacapan poblano utilizando cinco loci SSR. ... 35
- Figura 3.** Valor ideal de $K = 2$ utilizando en método de Evanno. 37
- Figura 4.** Coeficientes de ancestría en base al valor de K ideal ($K = 2$), estimados por individuos agrupados en cada una de las dos poblaciones genéticas hallados en el Totonacapan poblano. 1 (Huehuetla), 2 (Tuzamapan), 3 (Jonotla), 4 (Ixtepec), 5 (Caxhuacan), 6 (Cuetzalan), 7 (Tenampulco), 8 (Olintla), 9 (Hueytlalpan). 38
- Figura 5.** Coeficientes de ancestría en base a los sitios de colecta ($K = 9$), estimados por individuos agrupados en cada una de las nueve poblaciones colectadas en el Totonacapan poblano: 1 (Huehuetla), 2 (Tuzamapan), 3 (Jonotla), 4 (Ixtepec), 5 (Caxhuacan), 6 (Cuetzalan), 7 (Tenampulco), 8 (Olintla), 9 (Hueytlalpan). 38
- Figura 6.** Dendograma (UPGMA) basado en las distancias genéticas de Nei, (1972), de nueve poblaciones de mamey utilizando cinco marcadores microsatélites, A y B son los grupos encontrados. 41
- Figura 7.** Diagramas de dispersión de Coordenadas Principales en base a distancias de Nei (1972) de las nueve poblaciones de *P. sapota* utilizando cinco marcadores microsatélites. Las letras A y B son los dos grupos que se forman..... 42
- Figura 8.** Localización geográfica de las 206 accesiones de *P. sapota* en 10 municipios del Totonacapan poblano. Fuente: Elaboración propia con datos vectoriales de INEGI, (2020). 55
- Figura 9.** Contribuciones de los descriptores del mamey según lo determinado en PC1 y PC2. ATL=altura del árbol, APR=altura a la primera rama, DAP=diámetro a la altura de pecho, LL=longitud laminar, AL=anchura laminar, R.L.A.=relación largo ancho de la hoja, AF=área foliar, P=peso. Fuente: Elaboración propia con Rstudio v.4.1.1. 60
- Figura 10.** Dendograma construido mediante el algoritmo jerárquico acumulativo de Ward y distancias de Gower de 15 variables morfológicas en *P. sapota*, se observan ocho conglomerados. Fuente: elaboración propia con Rstudio v.4.1.1..... 62

RESUMEN

El mamey (*Pouteria sapota* Jacq.) es originario del sur de México y de Centroamérica. Este frutal es de importancia económica principalmente por el fruto, donde México es el principal productor a nivel mundial, sin embargo, en México es poca la información sobre la descripción morfológica, así como del conocimiento de la diversidad genética del frutal. La presente tesis se conforma por tres capítulos el primero: se titula antecedentes generales donde se incluye una revisión de literatura general sobre el mamey y su problemática; el segundo se titula: Caracterización molecular del mamey (*Pouteria sapota*) en el Totonacapan poblano, México donde se realizó un análisis de la diversidad, estructura y relaciones genéticas en nueve municipios del Totonacapan poblano, se analizaron 107 muestras con cinco marcadores microsátélites (SSR) y el tercer capítulo se titula: Caracterización morfológica del mamey [*Pouteria sapota* (Jacq.) Moore y Stearn] en el Totonacapan poblano, en la cual se caracterizó morfológicamente al mamey en base a descriptores del árbol, de la hoja y el fruto en 10 municipios de la Sierra Nororiental de Puebla (Totonacapan Poblano), México.

Los resultados del análisis molecular en el capítulo 2 mostraron niveles medianos de diversidad genética; la estructura y el método de agrupamiento UPGMA mostraron dos grupos; la diferenciación genética F_{ST} fue moderadamente significativa entre los acervos genéticos, la cual puede ser generada por los niveles altos de flujo genético, que puede ser consecuencia de la selección por parte de los productores, relacionada con los criterios de los consumidores. El Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) indicó que todas las muestras se agruparon en dos poblaciones genéticamente diferentes lo cual confirmó el agrupamiento del UPGMA y el análisis de la estructura genética.

En el capítulo 3, la caracterización morfológica del mamey, mostró que los descriptores cuantitativos tuvieron altos coeficientes de variabilidad. El análisis de componentes principales indicó que los componentes 1, 2 y 3 explicaron el 78.25% de la varianza y el análisis de conglomerados identificó ocho grupos; las variables del árbol (altura, altura a la primera ramificación y diámetro a la altura del pecho) y de la hoja (anchura laminar, área foliar y peso) resultaron ser los más importantes para agrupar las muestras. Los resultados de

esta investigación aportan elementos para generar programas de conservación y aprovechamiento sustentable de *P. sapota*.

Abstract

Mamey (*Pouteria sapota* Jacq.) is native to southern Mexico and Central America. This fruit tree has economic importance mainly the fruit, where Mexico is the main producer worldwide, however, in Mexico there is little information about the morphological description, as well as the knowledge of the genetic diversity of the fruit tree. The present thesis has three chapters the first it title: general background where included the literature review and mamey problematics, the second it title: Molecular characterization of mamey (*Pouteria sapota*) in the Totonacapan poblano, Mexico, where we estimate the diversity, structure, and genetic relationships of the mamey populations in nine municipalities of Totonacapan poblano, analyzing 107 samples with five microsatellite markers (SSR) and the third chapters it title: morphological characterization in mamey populations on 10 municipalities of the Northeastern Sierra of Puebla (Totonacapan Poblano), Mexico.

The results of the molecular analysis in the second chapter showed medium levels of genetic diversity. The Structure and the UPGMA grouping method showed two groups. The genetic differentiation F_{ST} was moderately significant among the gene pools, which can be generated by high levels of genetic flow. These high levels may be a consequence of selection by growers, related to market selection criteria. The Principal Coordinate Analysis (PCoA) among all the samples showed two genetically different populations which confirms the grouping of the UPGMA and by the analysis of the genetic structure.

In the third chapter, the morphological characterization of mamey showed that the quantitative descriptors had high coefficients of variability. Principal component analysis indicated that components 1, 2 and 3 accounted for 78.25% of the variance and cluster analysis identified eight groups; the tree variables (height, height at first branch and diameter at breast height) and leaf variables (leaf width, leaf area and weight) were the most important for grouping the samples. The results of this research provide elements for conservation and sustainable management programs of *P. sapota*.

Tlajkuiloli achik

Tzapotlcuahuitl (*Pouteria sapota* Jacq.) taki itech uitstlan mexikatekatl uan itech nepantla amerika. In tzapotlcuahuitl senka kuali itech tominatlistli neika in takilotl tzapotl, Mexiko ki tel toka nejin tzapotl itech nochi tlaltikpak. Tel amo semi onkat tlajkuilojme kampa te ixnextia keni mo papatha nejin kuauitl, uan amo se kimatij kani peualko ki tokatyaj. Kemi astok ti kitok nejin tekitnemachtilis tik chiuejke nijkon: achto tik tamachiukej nepanyolt, keni mo nechikoa uan keni mosentlalia neyin tzapotlcuahuitl itech matlaktli xolatmej itech nijin hueyi altepexolatl Totonacapan tlakanepanaltepetl, Mexiko.

Ten ti kasiket itech nejin tekitnemachtilis sakuali nepanyolt, nechikolis aun mosentlalilist UPGMA mosentili ojkan. Amonamiktli napanyolt tepitzin mo nexti itech neyin ome nechikolist, yin mo chia yeika yin takilist neli ki ajajchihua itech yin xolalmej nejin tatokanij, ten ki temohua te mas kuali tzapotl taki. Itech nojse ijtaejekolis (PCoA) itech nochi machiotl xiutel ten tik ololojket no mosentili ojkan, nijkon sepa mo ixnexti ten axto ti kasika itech UPGMA uan itech taixpepenalt nechikolist.

Keman tik ixpejpenket nijin tlatamachilisti nejin tzapotlcoumej senka mo ixpapatak. Uan yin ixpejpenalis (PCA) ki ixneti eyi nechikolist kitohuaj 78.25 % nepanyolt. Itech nojse ixtapepenalistli (conglomerados) ki nexti chicueyi nechikolist; ten mas kixnexti yin nechikolist kichuit tlatamachilisti nejin Kuauitl uan xihuitl.

Ten ti kasike itech neyin tekitnemachtilis kuali ki kuiske itech komoj kineki kitlachiua neyin Tzapotlcuahuitl.

CAPITULO 1. ANTECEDENTES GENERALES

1.1 INTRODUCCIÓN

En las últimas décadas a nivel mundial, ha crecido el interés por la conservación del planeta y su biodiversidad (Ricketts, *et al.*, 2005; SCDB, 2010; Shalaev, 2019). Las ecorregiones de México presentan una alta heterogeneidad respecto a la biodiversidad que alberga (Koleff *et al.*, 2011). La diversidad genética es el acervo (riqueza y composición) de genes, rasgos y genotipos comprendidos dentro de los individuos de una especie (Freeland, 2020). Como componente de la diversidad y base de la evolución, la diversidad genética desempeña un papel crucial en la viabilidad de las especies, su conservación y su uso potencial (Piñero, 2008).

El mamey [*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore y Stearn] es originario del sur de México y Centro América (Azurdia, 2006; Martínez-Castillo *et al.*, 2019). Esta especie se presenta tanto en formas silvestres como cultivadas. La diversidad genética de esta especie es amplia, dado que la mayoría de las plantaciones provienen de semilla (Aranguren-González *et al.*, 2015; Gaona-García *et al.*, 2008). La variación genética existente es fuente de materiales con características morfológicas y agronómicas sobresalientes, mismos que mediante la selección y la posterior propagación clonal pueden ser registrados como variedades cultivadas (Domínguez, *et al.*, 2010).

Sin embargo, a pesar de la importancia de este frutal a nivel regional, nacional e internacional, en México hay pocos estudios sobre su estructura, variabilidad y relaciones genéticas de sus poblaciones (Arias *et al.*, 2015; Martínez-Castillo *et al.*, 2019; Rodríguez-Gaytán *et al.*, 2021). Una técnica para el estudio de la diversidad, estructura, y relaciones genéticas en especies subutilizadas como el mamey es el uso de marcadores genéticos, un marcador genético se define como un segmento específico del Ácido Desoxirribonucleico (ADN) que representa las diferencias a nivel del genoma que permiten hacer inferencias sobre la diversidad genética y las interrelaciones entre los organismos a nivel de ADN (Turchetto-Zolet *et al.*, 2017). Los marcadores genéticos se dividen en tres tipos: morfológicos, bioquímicos y moleculares (Turchetto-Zolet *et al.*, 2017).

Por otra parte, en México se han realizado caracterizaciones morfológicas del mamey principalmente a la calidad del fruto (Gaona-García *et al.*, 2008; Domínguez, *et al.*, 2010;

Espinosa-Zaragoza *et al.*, 2016), estudios de fenología de la especie (Aguilar *et al.*, 2015) y en algunas caracterizaciones incluyen datos del árbol *in situ* (Villegas-Monter *et al.*, 2016), aunque es importante incluir parámetros como el área foliar que determinan la adecuada interpretación de procesos de adaptación ecológica en las especies vegetales (Calderón *et al.*, 2011).

En esta investigación se usaron marcadores moleculares microsatélites (SSR-Simple Sequence Repeats) mismos que ya se han utilizado en la caracterización molecular de varias especies de la familia Sapotaceae, con el objetivo de analizar la diversidad, estructura y relaciones genéticas de poblaciones de *P. sapota*, además se realizó una caracterización morfológica a partir de datos *in situ* de la especie y de medidas lineales de las hojas en 10 municipios del Totonacapan de la Sierra Nororiental del Estado de Puebla.

1.2 PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

En la actualidad, el rápido crecimiento de la población, los cambios de uso de suelo, la contaminación ambiental, el cambio climático y la sobreexplotación de los recursos naturales han ocasionado el aceleramiento de la pérdida de biodiversidad en sus tres niveles (diversidad genética, de especies y de ecosistemas), lo cual impide el equilibrio que debe de existir entre la utilización y la conservación de los recursos genéticos (PNUMA, 2020). Para el caso particular de las especies domesticadas y sus parientes silvestres, este problema es particularmente importante en países que son centros de origen, diversidad y domesticación de plantas en el mundo, como México. La pérdida de biodiversidad afecta directamente la producción de alimentos, como es el caso de los frutales tropicales, cuya producción ha crecido aceleradamente debido al aumento continuo de la población humana y con ello el aumento de otras problemáticas ambientales (PNUMA, 2020). Sin embargo, en países como México y otros del neotrópico, el esfuerzo es mucho menor en la descripción y conocimiento de la diversidad genética de muchos frutales en comparación con los cultivos básicos, un ejemplo de esto es el mamey. Aunque se han realizado estudios de caracterización morfológica y genética en poblaciones cultivadas (Bayuelo-Jimenez *et al.*, 2006; Gaona-García *et al.*, 2008; Rodríguez-Rojas *et al.*, 2012; Martínez-Castillo *et al.*, 2019), se requiere información referente a la composición poblacional del mamey en zonas indígenas donde se establecen sistemas de cultivos tradicionales y las especies frutales presentan poca o nula

domesticación, asociados a una riqueza de conocimientos y prácticas tradicionales que también se están erosionado, como consecuencia de la implementación de sistemas intensivos de producción, teniendo así una doble pérdida de los recursos naturales y de los conocimientos tradicionales.

1.3 JUSTIFICACIÓN

El estudio de la diversidad y la variabilidad intraespecífica es la base para la conservación, utilización y búsqueda de alternativas de la diversificación agrícola de especies frutales para contrarrestar la degradación del recurso genético en la zona de origen (Hernández Villarreal, 2013), este estudio pretende aportar al conocimiento de la diversidad, estructura y relaciones genéticas del mamey, además de características morfológicas de la especie en el Totonacapan de la Sierra Nororiental del Estado de Puebla. Nuestro país es el posible centro de domesticación de esta especie (Azurdia, 2006; Martínez-Castillo *et al.*, 2019); lo anterior hace que *P. sapota* sea una especie importante para analizar su diversidad, estructura, relaciones genéticas, características morfológicas, para con ello caracterizar al mamey en el Totonacapan. El estudio de especies no utilizadas intensivamente, como *P. sapota*, contribuye también a identificar los recursos presentes en reservorios genéticos poco estudiados, y apoyándose de los conocimientos tradicionales locales de manejo y producción se pueden generar alternativas útiles en futuros programas de conservación, diversificación y mejoramiento del mamey.

1.4 HIPÓTESIS

- En la región del Totonacapan, las poblaciones de mamey presentan altos niveles de diversidad genética y morfológica, debido a que es considerado nativo de la región.

1.5 OBJETIVOS DE LA INVESTIGACIÓN

1.5.1 GENERAL

1. Caracterizar molecular y morfológicamente las poblaciones de mamey en 10 municipios del Totonacapan de la Sierra Nororiental del Estado de Puebla.

1.5.2 ESPECÍFICOS

- 1.1 Estimar los niveles de diversidad, estructura y relaciones genéticas en las poblaciones del Mamey.
- 1.2 Realizar una caracterización morfológica del germoplasma de mamey.

1.6 MARCO TEÓRICO CONCEPTUAL

1.6.1 Manejo y conservación de los recursos naturales

El uso desmedido de los recursos naturales es un problema global, que debe enfrentarse con estrategias regionales en el corto plazo. La conservación es una disciplina dedicada a la preservación, rescate, manutención, estudio y utilización del patrimonio que representa la biodiversidad, la conservación puede realizarse en dos modalidades: *in situ* y *ex situ*; estas dos modalidades son complementarias y permiten garantizar la conservación del patrimonio genético de las especies y sus poblaciones, en el mediano y largo plazo (Herrera y Eduardo, 2004).

La conservación de una especie debe considerar la genética y dinámica de las poblaciones, sus aspectos ecológicos, reproductivos y su fisiología. Por ningún motivo, se debe aplicar algún método que implique selección, ni positiva ni negativa. La selección provoca serios efectos que derivan en erosión genética y se modifican los patrones de la estructura genética de las especies. La selección se aplica cuando se procede a la utilización de las especies, jamás cuando el objetivo es la conservación (Falk, 1990; Crossa *et al.*, 1993; Crossa y Vencovsky, 1994).

Una rama de la conservación que ha tenido grandes avances en los últimos años es la genética de la conservación, los avances tecnológicos en genética molecular han dado lugar a un uso extensivo de marcadores moleculares neutros como los microsatélites, permitiendo evaluar el impacto de la deriva genética en la variación genética, el nivel de endogamia dentro de las poblaciones y la cantidad de flujo de genes entre o dentro de las poblaciones (Ouborg *et al.*, 2010). Afrontar los enormes retos que el futuro nos depara exigirá, entre otras muchas cosas, un mejor entendimiento de la dinámica de los genes en situaciones de declive, fragmentación y cambios ambientales sin precedentes. Esta tarea sólo será abordable con un verdadero enfoque transdisciplinar que exigirá romper las tradicionalmente sólidas barreras entre disciplinas y en la que la genética debe jugar un papel clave (Chávez y Chávez, 2006).

1.6.2 Diversidad y estructura genética

Uno de los problemas más catastróficos en la conservación de las especies es la pérdida de diversidad genética en sus poblaciones (Frankham, 1996). La diversidad genética confiere vigor híbrido a los individuos, al tiempo que aumenta la adecuación promedio y el potencial

evolutivo de las poblaciones, acrecentando su capacidad para enfrentar los cambios ambientales (Crnorkrak y Roff, 1999; Reed y Frankham, 2003). Sin embargo, la diversidad genética se puede reducir o perder cuando las poblaciones se hacen muy pequeñas o se fragmentan, produciéndose entonces subpoblaciones en las que queda sólo una muestra de la diversidad genética original (Frankham, 1996); la variabilidad genética se pierde en estos casos por deriva génica y endogamia (Ouborg *et al.*, 2010).

La estructura de una población afecta el grado de variación genética y los patrones de su distribución. Los análisis de estructura genética basados en frecuencias alélicas han dominado con mucho las aplicaciones de marcadores moleculares en ecología y conservación. Uno de los factores principales que afectan la estructura genética es el flujo génico, el cual se refiere al paso y establecimiento de los genes característicos de una población en el acervo genético de otra, mediante la hibridación y el retro cruzamiento (Freeland, 2014).

1.6.3 Domesticación y erosión genética

Según Gepts (2004), la domesticación es el proceso de adaptación de las plantas al cultivo o a la utilización humana. El cultivo de una planta es una condición necesaria, aunque no suficiente para la domesticación de una especie. La domesticación es el resultado de un proceso de selección antropogénico consciente o inconsciente sobre caracteres que aumentaron la adaptación a las condiciones de cultivo.

Durante la domesticación, las plantas silvestres experimentan un conjunto de cambios que envuelven aspectos morfológicos y fisiológicos (pérdida de la latencia de la semilla, cambios en el hábito de crecimiento, incremento en el tamaño de semillas y/o frutos, entre otros), formando todos parte de lo que se conoce como síndrome de domesticación, teniendo como consecuencia, además, una fuerte reducción en su diversidad genética conocida como efecto fundador (Ladizinsky, 1998).

Es importante aclarar y diferenciar entre una planta domesticada y una cultivada. La domesticación de plantas implica un proceso cuya fuerza evolutiva principal, pero no la única, es la selección humana, voluntaria o involuntaria. Este proceso evolutivo genera cambios genéticos que permiten diferenciar, en menor o mayor grado, a las plantas domesticadas de las plantas silvestres. Por otro lado, el cultivo de plantas implica solo la

existencia de actividades agrícolas que favorecen y/o permiten el buen crecimiento de la planta de interés (regar, aplicar fertilizante, deshierbar el terreno, etc.) (Martínez-Castillo, 2016).

Por otro lado, también es necesario entender la domesticación como proceso evolutivo, puede generar la existencia de plantas con diferentes grados de domesticación. Al respecto, Clement (1989) describe cinco etapas en las que podemos ubicar las plantas, en el proceso de domesticación:

- 1) Silvestres (plantas que no exhiben modificaciones debido a actividades humanas).
- 2) Incidentalmente coevolucionadas (plantas que muestran adaptaciones a ambientes perturbados por el hombre, pero que no han sido modificadas por selección humana)
- 3) Incipientemente domesticadas (plantas que muestran alguna modificación debido a selección humana, pero que el fenotipo promedio está todavía dentro del rango encontrado en el silvestre).
- 4) Semidomesticadas (plantas que muestran una modificación significativa por selección humana pero que no dependen de la intervención del hombre para su sobrevivencia).
- 5) Domesticadas (plantas que solo pueden sobrevivir en paisajes cultivados; dependencia total del hombre).

En el caso de las especies frutales perenes como el mamey y gran parte de las plantas que conocemos como domesticadas recaen en las etapas 3 o 4. Mesoamérica es uno de los tres centros principales de domesticación de plantas en el mundo (Vavilov, 1992; Gepts, 2001; Piperno, 2011). En esta región, el estudio de la domesticación de especies perennes es más complejo, ya que muchas de estas especies, aún están en etapas incipientes de domesticación, por lo que puede existir intercambio genético entre individuos cultivados y silvestres (Martínez-Castillo, 2016).

Algunos ejemplos de especies arbóreas frutales mesoamericanas en etapas incipientes de domesticación, son el caimito (*Chrysophyllum cainito* L., Sapotaceae), el zapote (*Manilkara zapota* (L.) P Royen, Sapotaceae), la ciruela (*Spondias purpurea* L., Anacardiaceae), la huaya

india (*Melicoccus oliviformis* Kunth, Sapindaceae) y el mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H. E. Moore y Stearn, Sapotaceae).

Es posible que caracteres relacionados con el tamaño de los frutos, semillas, propiedades nutritivas u organolépticas fueran sometidos a una selección consciente. Y es probable que estos tipos de selección hayan operado sucesivamente con el paso de varias generaciones hasta presentar características del síndrome de domesticación como el gigantismo de la fruta.

Charles Darwin, en 1859, demostró que la selección tiene efectos sobre la herencia, aun desconociendo los fundamentos genéticos. Darwin realizó muchas de sus observaciones sobre la domesticación y la herencia, uno de sus grandes aportes fue la observación de que algunas de las plantas cultivadas han sufrido modificaciones morfológicas tales que no podrían sobrevivir “en la naturaleza”; es decir, fuera de un sistema de cultivo asociado a la actividad humana (Darwin, 1859).

De esta manera, la domesticación de las plantas ha permitido a muchas especies adaptarse a estos nuevos entornos y satisfacer las demandas y necesidades del hombre, pero ha disminuido su aptitud para vivir en un ambiente natural (Chacón, 2009). Es decir, los cambios que conllevan el cultivo y la adaptación a los sistemas agrícolas no necesariamente coinciden con el éxito competitivo en ambientes naturales. De esta forma se ha generado una asociación entre el hombre y sus plantas y animales domesticados, donde ambos se necesitan para sobrevivir (Gepts, 2004).

Comparada con sus ancestros silvestres, las especies cultivadas tienen una menor diversidad genética; la presión de selección ejercida durante tanto tiempo sobre una especie hace que sólo los individuos elegidos por determinado carácter pasen sus genes a las generaciones siguientes (Chacón, 2009). Esto provoca que disminuya el acervo genético, la variabilidad genética y se modifique la estructura genética por lo que constituye una grave amenaza para la especie (Casas *et al.*, 2016).

A medida que se intensificó la agricultura la disminución de la diversidad ha sido significativa, esta pérdida de genes se conoce como erosión genética (Hammer, 2005). Otra de las causas de la erosión genética es la sustitución de variedades locales por aquellas de mayor importancia económica, este proceso se instala fuertemente a partir de la revolución

verde en los años 60's y 70's (FAO, 1996). Otras causas de mayor o menor importancia de acuerdo con la zona y la especie son: 1) los cambios en los sistemas agrícolas (sistemas de mecanizado), 2) la deforestación o inundaciones, 3) la presión demográfica, 4) la degradación del medio ambiente, 5) la ausencia de legislaciones o políticas adecuadas, 6) la presencia de plagas y/o enfermedades agrícolas, entre otras (Vitousek *et al.*, 1997; MEA, 2005).

El grado de erosión genética puede estimarse mediante el empleo de marcadores genéticos, además de monitorear la diversidad genética en especies agrícolas. Existen varios estudios que han examinado la erosión genética en especies agrícolas de interés económico y nutricional, entre los que se encuentra el frijol lima o “ib” (*Phaseolus lunatus* L.) (Martínez-Castillo *et al.*, 2008), el arroz (*Oriza sativa* L.) (Li-zhi, 2003), y el maíz (*Zea mays* L.) (González Castro *et al.*, 2013), entre otros.

1.6.4 Modelo de estudio el mamey (*P. sapota*)

El mamey es una especie oriunda de zonas tropicales y subtropicales del Sureste de México y América Central (León, 1987, Azurdía, 2006, Martínez-Castillo *et al.*, 2019). Es un frutal que se encuentra en forma silvestre en todas las zonas tropicales de México, como parte de la flora en la selva alta perennifolia (Villegas-Monter *et al.*, 2005). Su hábitat natural está en el trópico, se encuentra distribuido en la vertiente del Atlántico de México, desde el norte de Veracruz hasta la península de Yucatán, y en la vertiente del Pacífico, desde Nayarit a Chiapas (Núñez-Colín *et al.*, 2017), continúa por Guatemala y Centro América hasta Panamá, desde el nivel del mar hasta los 1300 msnm (Azurdía, 2006). Actualmente, las poblaciones cultivadas han sido introducidas en Sudamérica, las Antillas, Hawái, Bahamas, Florida, Australia, Israel, Vietnam, España, Cuba, Ecuador, Jamaica, Brasil y en países asiáticos como Malasia, Vietnam y Filipinas (SIAP, 2006).

Aunque se reconoce la presencia de poblaciones silvestres y cultivadas de *P. sapota*, hay poca información sobre su clasificación intraespecífica y su domesticación, sin embargo, se ha señalado que ésta última se dió, posiblemente en México (Azurdía, 2006). Además, a pesar de que existe una gran diversidad de formas y tamaños de frutos, así como variaciones en el color de la pulpa (Pennington, 1991; Govaerst *et al.*, 2001; Bayuelo-Jimenez y Ochoa, 2006; Gaona-García *et al.*, 2008; Aranguren-González *et al.*, 2015). Esta gran diversidad

puede deberse a que esta especie puede reproducirse tanto por semilla (reproducción sexual) como por propagación vegetativa (reproducción asexual).

Cabe señalar que en condiciones naturales la reproducción es escasa, aparentemente debido a la depredación de la semilla por animales silvestres como el jabalí (Nava-Cruz y Ricker, 2004). Aunque existe poca información al respecto, esta especie es, al parecer, algóama, pero no se conocen reportes referentes a sus polinizadores (Govaerst *et al.*, 2001; Azurdía, 2004; Aguilar *et al.*, 2015).

A esta especie se le ha dado diferentes nombres científicos: *Achras zapota* (Linnaeus, 1753); *Achras zapota major* (Jaquin, 1753); *Sideroxylum sapota* (Jaquin, 1760) *Achras mammosa* (Linnaeus, 1753); *Achras mammosum* (Linnaeus, 1860); *Calocarpum mammosum* (Linnaeus, 1753); *Calocarpum sapota* (Jaquin, 1760), *Pouteria mammosa* (1760) y *Pouteria sapota* (Jacquin) H.E. Moore y Stearn (1967) (Pennington, 1990; Azurdia, 2006).

En México se le atribuyen diferentes nombres vernáculos tales como mamey, zapote mamey, mamey colorado, atzapotlcuahuitl (náhuatl), haaz, chacal-haaz (maya, Yucatán), ca-ac, potkak (mixe, Oaxaca), cuyg'auac (ngigua, Veracruz), guela-gue, guandashuno (zapoteco, Oaxaca), uacusiuruata, huacaz (tarasco, Michoacán), y taquisapane zoque, Chiapas (Azurdía, 2006).

Económicamente hablando, la importancia del zapote mamey radica en sus frutos, los cuales son utilizados directamente como alimento por su exquisito sabor y por tener un alto valor nutritivo (Borys y Leszczyńska, 2001). Del fruto también se fabrican alimentos procesados como helados, yogurt, conservas, pasteles y pulpa deshidratada. Además, del fruto también se obtienen aceites empleados en la industria de cosméticos, el cual se usó en tiempos prehispánicos como lubricante de cabello. En medicina popular, la corteza del hueso de la semilla se usa como infusión para combatir afecciones cardíacas, de los riñones y de la vejiga (Díaz-Pérez *et al.*, 2000).

El zapote mamey crece en regiones de 0 a 800 msnm, aunque se adapta bien hasta los 1400 msnm, con temperaturas medias de 26 °C, máximas de 37 °C y mínimas de 15 °C, y precipitaciones de 800 a 2500 mm. Prefiere suelos francos arenosos, profundos y fértiles, con pH de 5.5 a 6.5. Las plantas no toleran suelos con mal drenaje o donde la capa freática es

muy alta, ni tampoco bajas temperaturas o periodos prolongados de sequía (Azurdía, 2006; Lim, 2013).

1.6.5 Descripción botánica

El zapote mamey pertenece a la familia de las Sapotáceas. El árbol es de copa abierta, tronco central con ramificaciones. De acuerdo con Morton (1987), la altura varía desde 18 hasta 50 m y el diámetro de 1 m o más, la corteza es color pardo, agrietada que al cortarla exuda látex blanco utilizado en la fabricación de goma (Balerdi y Crane, 2009; Lim, 2013).

El peciolo de las hojas presenta pubescencia de color marrón, el peciolo mide de 2 a 5 cm. Las hojas se encuentran agrupadas en los ápices de las ramas, son de forma ovada o lanceoladas de 10 a 30 cm de largo y de 4 a 10 cm de ancho, con 20 a 25 pares de nervaduras secundarias, casi perpendiculares a la nervadura central; en el envés son de color claro o marrón y pubescente cuando son jóvenes; ya maduras son glabras (Morton, 1987; Pennington, 1990; Azurdía, 2006; Balerdi y Crane, 2009; Lim, 2013).

Las flores emergen de la yema cercana al punto de abscisión de las hojas a lo largo de las ramas, surgen en grupos de 6 a 12, son sésiles, pequeñas, perfectas, y de color blanco y amarillo pálido (Morton, 1987, Balerdi y Crane, 2009; Aguilar *et al.*, 2015).

El fruto es una baya, de forma ovoide o elipsoidal, su tamaño fluctúa entre 7.5 y 22.8 cm de largo y su peso puede ser de 227 a 2300 g (Morton, 1987; Villegas-Monter *et al.*, 2016). La cubierta es gruesa y leñosa, la pulpa del fruto maduro puede ser color salmón, naranja, roja con una textura suave y uniforme finamente granulada. Por lo regular la pulpa tiene pequeñas cantidades de fibras (Balerdi y Crane, 2009; Lim, 2013).

Los frutos del mamey tienen de una hasta cinco semillas de forma elipsoidal, de color negro brillante, el hilio es blancuzco conspicuo, presenta un embrión plano convexo y la radícula se extiende hasta la superficie de la semilla, presenta fuerte aroma a almendras (Azurdía, 2006).

1.6 LITERATURA CITADA

- Aguilar, C. C., González, H. V. A., Mora, A. J. A., y Villegas, M. Á. (2015). Estudio fenológico en zapote mamey [*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore y Stearn] Guerrero, México. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*. 18(1). 71–79.
- Aranguren-González, M., Pérez-Rodríguez, J., Luzbet-Pascual, R., Puentes-Sánchez, A., y Rodríguez-Expósito, J. (2015). Prospección y caracterización de accesiones de mamey (*P. sapota* Jacq.) en el municipio Jagüey grande, provincia de Matanzas. *CitriFrut*. 32(2). 42–53. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.33645.69604>
- Arias, R. S., Martínez-Castillo, J., Sobolev, V. S., Blancarte-Jasso, N. H., Simpson, S. A., Ballard, L. L., Duke, M. V., Liu, X. F., Irish, B. M., y Scheffler, B. E. (2015). Development of a large set of microsatellite markers in zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore y Stearn) and their potential use in the study of the species. *Molecules*, 20(6), 11400–11417. <https://doi.org/10.3390/molecules200611400>
- Ariza, R., Michel, A., Barrios, A., Otero, M., Espinosa, N., y Avendaño, C. H. (2018). Calidad de los frutos de *Pouteria sapota* (Jacq.) Moore y Stearn y tolerancia al aire caliente forzado húmedo. *Agroproductividad*, 11(1), 62–71.
- Azurdía C. y Leiva J. (2004). Home-garden biodiversity in two contrasting regions of Guatemala. In: P. Eyzaguirre and O. Linares-(eds). Home gardens and Agrobiodiversity. Smithsonian Institution, Washington. Pp. 168-184.
- Azurdía, C. (2006). Tres Especies de Zapote en América Tropical (Southampton Centre for Underutilised Crops (ed.); 1ra ed.). Universidad de Southampton. 216 p.
- Balerdi C.F. y Crane J.H. (2009). El mamey zapote de Florida. Departamento de ciencias Hortícolas, servicio de extensión Cooperativa de la Florida, Instituto de Alimentos y Ciencias Agrícolas, Universidad de Florida. 10 p.
- Bayuelo-Jimenez, J. S., y Ochoa, I. (2006). Caracterización morfológica de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacquin) H. E. Moore y Stearn) del Centro Occidente de Michoacán, México. *Revista Fitotecnia Mexicana*. 29(1). 9–17.

- Borys M. y Leszczyńska H. (2001). El potencial genético frutícola de la República Mexicana. Fundación salvador Sánchez Colín, Cictamex, S.C. Coatepec Harinas, México. 38 p.
- Calderón, P. A., Calderón, V. M., Fundora, S. L. R., y Jerez, M. E. (2011). Estimación de área foliar en posturas de mamey (*Pouteria sapota* (Jacq) en fase de vivero, a partir de las medidas lineales de las hojas. *Cultivos Tropicales*. 32(2). 30–34.
- Carpio, C. A., Hernández, V. A. G., Aguilera, J. A. M., y Monter, Á. V. (2015). Estudio fenológico en zapote mamey [*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore y Stearn] Guerrero, México. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*. 18(1). pp. 71–79.
- Casas, A., Torres-Guevara, J., y Parra, F. (2016). Domesticación en el Continente Americano. En *Domesticación en el Continente Americano* (Vol. 1). <https://doi.org/10.22201/iies.0000001p.2016>
- Chacón S. M. I. (2009). Darwin y la domesticación de plantas en las américas: el caso del maíz y el frijol. *Acta Biológica Colombiana*, 14(1), 351–363.
- Chávez, M. M., y Chávez, J. M. (2006). La influencia de la transdisciplinariedad en el manejo de recursos naturales y la conservación. *Sociedades Rurales, Producción y Medio Ambiente*. 6(13). 51–73.
- Clement C. R. (1989). A Center of Crop Genetic Diversity in Western Amazonia. *BioScience*. 39(9). 624–631.
- Crnokrak P. y Roff D. (1999). Inbreeding depression in the wild. *Heredity*. 83(3). 260-270.
- Crossa J. y Vencovsky R. (1994) Implications of the variance effective population size on the genetic conservation of monoecious species. *Theoretical and Applied Genetics*. 89(7). 936-942.
- Crossa J., Hernandez C. M., Bretting P., Eberhart S. A. y Taba S. (1993). Statistical genetic considerations for maintaining germplasm collections. *Theoretical and Applied Genetics*. 86(6). 673-678.
- Darwin, C. (1859). The origin of species by means of natural selection. (John Wyman).

- Díaz-Pérez, J. C., Bautista, S., y Villanueva, R. (2000). Quality changes in sapote mamey fruit during ripening and storage. *Postharvest Biology and Technology*. 18(1). 67-73.
- Domínguez, B., Martínez-Morales, A. y Alía-Tejacal, I. (2010). Caracterización de la maduración en ecotipos de zapote mamey (*Pouteria sapota*). *Revista Iberoamericana de Tecnología Postcosecha*. 11(2). 122–129.
- Espinosa-Zaragoza, S., Villegas-Monter, Á., Saucedo-Veloz, C., Corrales-García, J., Avendaño-Arrazate, C. H., y Alía-Tejacal, I. (2016). Características de calidad de zapote mamey (*Pouteria sapota* Jacq.) seleccionado en Alpoayaca. Guerrero, México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*. 7(4). 953–959.
- Falk D. A. (1990) Integrated strategies for conserving plant genetic diversity. *Annals of the Missouri Botanic Garden*. 7(1). 38-47.
- FAO. (1996). The state of the world's plant genetic resources: diversity and erosion. Third World Resurgence. Farmers' Rights and the Battle for Agrobiodiversity. Issue No.72/73 KDN PP6738/3/96. And excerpt from the Report on the State of the World's Plant Genetic Resources prepared by the FAO Secretariat for the International Technical Conference on Plant Genetic Resources at Leipzig, Germany, 17-23 June 1996.
- Frankham, R. (1996). Relationship of genetic variation to population size in wildlife. *Conservation biology*. 10(6).1500-1508.
- Freeland, J. R. (2014). Molecular Ecology. En eLS. John Wile y Sons (Número 2007). <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0003268.pub2>
- Freeland, J. R. (2020) CO. 3 rd. Ontario, Canada: John Wiley y Sons.
- Gao, L. Z. (2003). The conservation of Chinese rice biodiversity: genetic erosion, ethnobotany and prospects. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 50(1). 17-32.
- Gaona-García, A., Alía-Tejacal, I., López-Martínez, V., Andrade-Rodríguez, M., Colinas-León, M. T., y Villegas-Torres, O. (2008). Caracterización de frutos de zapote mamey (*Pouteria sapota*) en el Suroeste del Estado de Morelos. *Revista Chapingo Serie Horticultura*. 14(1). 41–47.

- Gepts, P. (2001). Origins of plant agriculture and major crop plants. En: Tolba M. (Ed.). Our fragile world: Challenges and opportunities for sustainable development. EOLSS Publishers, Oxford, pp. 629-637.
- Gepts P. (2004). Who owns biodiversity, and how should the owners be compensated?. *Plant Physiology*. 134(4). 1295-1307.
- González Castro, M. E., Rojas, N. P., Banda, A. E., y Salazar Bedoya, C. A. (2013). Diversidad genética en maíces nativos mexicanos tropicales. *Revista Fitotecnia Mexicana*. 36(SUPPL.3). 329–338.
- Govaerts, R., Frodin, D. G., y Pennington, T. D. (2001). World checklist and bibliography of Sapotaceae. Royal Botanic Gardens.
- Hammer, K., y Laghetti, G. (2005). Genetic Erosion—examples from Italy¹, 2. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 52(5). 629-634.
- Hernández, V. A. E. (2013). Caracterización morfológica de recursos fitogenéticos. *Revista Bio Ciencias*, 2(3), 113–118.
- Herrera, V. S., y Eduardo, R. Y. (2004). Etnoconocimiento en Latinoamérica. Apropiación de recursos genéticos y bioética. *Acta bioethica*. 10(2). 181–190.
- Koleff, P., Urquiza-Hass, T. y Lira-Noriega, A. (2011). Planeación para la conservación de la biodiversidad terrestre en México: retos en un país megadiverso, Researchgate.Net.
- Ladizinsky G. 1998. Plant evolution under domestication. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Netherlands. 254 p.
- León, J. (1987). Botánica de los cultivos tropicales (No. 84). Bib. Orton IICA/CATIE. San José Costa Rica. 445p.
- Lim, T. K. (2013). *Pouteria sapota*. En Edible Medicinal and Non-Medicinal Plants (Vol. 6, pp. 138–142). <https://doi.org/10.1007/978-94-007-5628-1>
- Martínez-Castillo J. 2016. Domesticación de especies frutales perenes: el caso del mamey en México. *Desde el Herbario CICY*. Centro de Investigaciones Científicas de Yucatán A.C., 8: pp.102-106.

- Martínez-Castillo, J., Blancarte-Jasso, N. H., Chepe-Cruz, G., Nah-Chan, N. G., Ortiz-García, M. M. y Arias, R. S. (2019). Structure and genetic diversity in wild and cultivated populations of Zapote mamey (*Pouteria sapota*, Sapotaceae) from southeastern Mexico: its putative domestication center. *Tree Genetics and Genomes*. 15(4). 1–11. <https://doi.org/10.1007/s11295-019-1368-z>
- Martínez-Castillo, J., Colunga-GarcíaMarín, P. y Zizumbo-Villarreal, D. (2008). Genetic erosion and in situ conservation of Lima bean (*Phaseolus lunatus* L.) landraces in its Mesoamerican diversity center. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 55(7). 1065-1077.
- Millennium Ecosystem Assessment, (2005). Ecosystems and human well-being. Biodiversity synthesis. World Resources Institute, Washington, D.C.
- Morton J. (1987). Fruits of Warm Climates. (Vol. 20534). JF Morton. Miami, Florida. USA. 505p.
- Nava-Cruz Y. y Ricker M. (2004). El Zapote Mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore y Stearn), un Fruto de la Selva Mexicana con Alto Valor Comercial. En: M.N. Alexiades y P. Shanley (eds.), Productos Forestales, Medios de Subsistencia y Conservación: Estudios de Caso Sobre Sistemas de Manejo de Productos Forestales no Maderables, Center for International Forestry Research (CIFOR), Bogor, Indonesia. Vol. 3. pp. 43-62.
- Núñez-Colín, C. A., Alia-Tejacal, I., Villarreal-Fuentes, J. M., Escobedo-López, D., Rodríguez-Núñez, J. R. y Peña-Caballero, V. (2017). Distribution, eco-climatic characterization and potential cultivation zones of mamey sapote in Mexico. *Revista Chapingo Serie Horticultura*. 23(2). 75–88. <https://doi.org/10.5154/r.rchsh.2016.05.014>
- Ouborg, N. J., Pertoldi, C., Loeschcke, V., Bijlsma, R. K. y Hedrick, P. W. (2010). Conservation genetics in transition to conservation genomics. *Trends in Genetics*. 26(4). 177–187. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2010.01.001>
- Pennington, T. D. y Krukoff, B. A. (1991). The genera of Sapotaceae (pp. 307p-307p). London: Royal Botanic Gardens, Kew.

- Piñero, D. (2008) “La diversidad genética como instrumento para la conservación y el aprovechamiento de la biodiversidad: estudios en especies mexicanas”, en Capital Natural de México. CONABIO. pp. 437–494.
- Piperno, D. (2011). The origins of plant cultivation and domestication in the New World Tropics. *Current Anthropology*, 52 p.
- Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente. (2020). Informe sobre la brecha en las emisiones de 2020, Nairobi: Resumen.
- Reed, D. H. y Frankham, R. (2003). Correlation between fitness and genetic diversity. *Conservation biology*. 17(1). 230-237.
- Rodríguez-Gaytán, M. A., Medina-Urrutia, V. M., y Torres-Morán, M. I. (2021). Variabilidad genética en mamey (*Pouteria sapota* (JAC) H.E. Moore y Stearn) basada en marcadores moleculares y morfología de fruto. *eCUCBA*, 16, 6–11.
- Rodríguez-Rojas, T. J., Andrade-Rodríguez, M., Alia-Tejacal, I., López-Martínez, V., Espinosa-Zaragoza, S., y Esquinca-Avilés, H. (2012). Caracterización molecular de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) Moore y Stearn). *Revista de la Facultad de Agronomía*, 29(3), 339–354.
- Secretaría de Convenio sobre la Diversidad Biológica. (2010). Perspectiva Mundial Sobre Diversidad Biológica, Montreal: UNBiodiversity.
- Shalaev, V. S. y T. V. K. (2019). Hacia el XXV Congreso Mundial IUFRO, Curitiba: Lesnoy Zhurnal (Revista Forestal).
- SIAP Sistema de Información Agrícola y Pecuaria. (2006). www.siap.gob.mx
- Turchetto-Zolet, A. C. T., C., Zanella, C. M. y Passaia, G. (2017) Marcadores Moleculares na Era Genômica: metodologias e aplicações, Marcadores Moleculares na Era genômica: Metodologias e Aplicações.
- Vavilov N. I. (1992). Origin and Geography of cultivated plants. Cambridge University Press, Cambridge

Villegas-Monter A., Ibarra-Estrada M. y Espinosa-Zaragoza S. (2005). Expectativas de las sapotáceas en México. XVIII curso de actualización frutícola. Del 5-7 de octubre de 2005. Coatepec Harinas, México.

Villegas-Monter, A., Escobar-Sandoval, C. M., Arrieta-Ramos, G., y Berdeja-Arbeu, R. (2016). Zapote Mamey [*Pouteria sapota* (Jacq.) Moore y Stearn], diversidad y usos. *Agroproductividad*. 9(4). 47–54.

Vitousek, P.M., H.A Mooney, J. Lubchenco y J. M Melillo, 1997. Human domination of Earth"s ecosystems. *Science*, 277: 494–499.

CAPITULO 2. CARACTERIZACIÓN MOLECULAR DEL MAMEY (*Pouteria sapota* Jacq.) DEL TOTONACAPAN POBLANO, MÉXICO

RESUMEN

El mamey (*Pouteria sapota*) es originario del sur de México y de Centroamérica. Sin embargo, es poca la información sobre la descripción y conocimiento de la diversidad genética del frutal. En este estudio se utilizaron marcadores moleculares con el objetivo de conocer los niveles de diversidad genética, se colectaron 107 muestras de hoja de mamey en nueve municipios del Totonacapan poblano de la Sierra Nororiental del Estado de Puebla, se caracterizaron mediante cinco marcadores moleculares microsatélites o Secuencias simples Repetidas del inglés Simple Sequence Repeats (SSR). La fase de laboratorio incluyó la estandarización de Extracción de ADN a partir de tejido de hoja fresca, así como la amplificación mediante PCR de punto final de los SSR, los productos de PCR fueron separados mediante electroforesis de Poliacrilamida al 8%, el tamaño de los fragmentos en pares de bases se determinó con el programa GelAnalyzer ver.19.1. Se encontraron 22 alelos distintos, los marcadores que presentaron mayor número de alelos fueron 02791_a (6 alelos) y el 01505_a (5 alelos), se encontraron niveles medianos de diversidad genética ($na = 2.56$, $ne = 1.95$, $Ho = 0.67$, $He = 0.47$). La estructura y el método de agrupamiento UPGMA mostró dos grupos. La diferenciación genética F_{ST} fue moderadamente significativa entre los acervos genéticos ($F_{ST} = 0.068$), la cual puede ser generada por los niveles altos de flujo genético ($Nm = 19.354$). El Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) entre todas las muestras se agruparon en dos poblaciones genéticamente diferentes lo cual confirmó el agrupamiento del UPGMA y por el análisis de la estructura genética. Este estudio puede ayudar para futuros programas de conservación, de mejoramiento genético y generar estrategias de aprovechamiento sustentable para que este frutal pueda convertirse en un motor de desarrollo económico para la Sierra Nororiental del Estado de Puebla.

Palabras clave: Diversidad genética, estructura genética, flujo genético, análisis de coordenadas principales.

ABSTRACT

Mamey (*Pouteria sapota*) is native to southern Mexico and Centroamerica. However, there is little information about the description and knowledge of the genetic diversity of the fruit tree. In this study, molecular markers were used to know the levels of genetic diversity; 107 mamey leaf samples were collected in nine municipalities of the Totonacapan poblano of the Northeastern Sierra of the State of Puebla, they were characterized by five microsatellite molecular markers or Simple Sequence Repeats (SSR). The laboratory phase included the standardization of DNA extraction from fresh leaf tissue, as well as the amplification by end-point PCR of the SSR, the PCR products were separated by 8% Polyacrylamide electrophoresis, the size of the fragments in base pairs was determined in the GelAnalyzer program v.19.1.22. The markers with the highest number of alleles were 02791_a (6 alleles) and 01505_a (alleles), medium levels of genetic diversity were found ($na = 2.56$, $ne = 1.95$, $Ho = 0.67$, $He = 0.47$). The UPGMA Structure and grouping method showed two groups. The values of FST genetic differentiation were moderately significant between the gene pools ($FST = 0.068$), which can be generated by high levels of genetic flow ($Nm = 19.354$). The Principal Coordinate Analysis (PCoA) among the samples were grouped into two genetically different populations which confirmed the grouping of the UPGMA and the genetic structure Analysis. This study can help for future conservation programs, genetic improvement and generate strategies for sustainable use so tha this fruit tree can become an engine of economic development for the Sierra Nororiental of the State of Puebla.

Key words: Genetic diversity, genetic structure, genetic flow, principal coordinate analysis.

2.1 INTRODUCCIÓN

El mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) Moore y Stearn) es un frutal originario del sureste de México y de Centroamérica (Azurdia, 2006; Martínez-Castillo *et al.*, 2019). Se desarrolla mejor en zonas con temperaturas entre los 25°C y 33°C, con una precipitación media anual de 250-800 mm, es sensible al congelamiento y a las inundaciones y crece desde el nivel de mar hasta los 1400 msnm (Lim, 2013). Las características anteriores favorecen la distribución del fruto en las regiones del Golfo y Sureste de México, la Península de Yucatán y del pacífico mexicano así como en algunos estados del centro del país (Núñez-Colín *et al.*, 2017). México es el principal productor del fruto en el mundo con una producción de 21,800 toneladas (SIAP, 2021). El método de producción ha cambiado en los últimos años mientras en las poblaciones locales la producción es a partir de pequeños huertos o inclusive de árboles silvestres, se han desarrollado variedades cultivadas enfocándose en los mercados de exportación (Brunner *et al.*, 2011). Aunque se presentan grandes problemas en la producción y comercialización del fruto que es afectado por diversos factores biológicos, técnicos y socioeconómicos (Lainez-Loyo *et al.*, 2020).

La diversidad no es solo el resultado de factores ambientales y biológicos, sino también de procesos humanos de domesticación y diversificación, por lo que los pequeños agricultores, en su mayor parte indígenas, campesinos, son quienes continúan manteniendo esta diversidad en sus campos, solares, huertas y plantaciones (Bellon *et al.*, 2009). De acuerdo con Villegas-Monter *et al* (2016), la mayor diversidad del zapote-mamey se registra en las plantaciones agroforestales, de traspatio y árboles silvestres, hacen mención también que la especie presenta de dos a cuatro floraciones al año, pero en todos los casos una es la principal y el fruto requiere de 18 a 21 meses desde el botón floral hasta la cosecha. En México el cultivo del zapote-mamey está asociado con otros cultivos como los cítricos, especies ornamentales e inclusive maderables; en Tabasco, el mamey se utiliza para sombreado de cacao (*Theobroma cacao* L.), y en regiones del estado de Veracruz y Puebla para sombreado a las plantaciones del café (*Coffea arabica* L.) (Mapes *et al.*, 2016).

Se han realizado estudios sobre el mamey entorno a sus características de postcosecha como la firmeza del fruto, la producción de etileno, en el contenido de fenoles, parámetros del color de la pulpa, contenido de sólidos solubles y de azúcares (Villarreal-Fuentes *et al.*, 2015).

Características de calidad como peso total, proporción de pulpa, cáscara, semilla, color de pulpa, firmeza, concentración de azúcares en la pulpa, pérdida de peso y la vida útil después de la cosecha (Espinosa-Zaragoza *et al.*, 2016). Además también se han realizado caracterizaciones morfológicas en base a parámetros morfológicos cualitativos y cuantitativos (Bayuelo-Jimenez *et al.*, 2006; Gaona-García *et al.*, 2008). Estudios más recientes demuestran que la actividad química y biológica de los carotenoides del fruto de *P. sapota* tienen múltiples beneficios para la salud, incluida la actividad anti amiloidogénica y la propiedad potencial antitumoral (Lakey-Beitia *et al.*, 2021), por su parte las hojas del árbol frutal son ricas en fitoquímicos, actividades antioxidantes y una fuerte actividad citotóxica, lo que sugiere que se puede considerar para el tratamiento contra el cáncer (Prabhu *et al.*, 2018).

Estudios sobre la diversidad genética del mamey se han realizado utilizando marcadores moleculares dominantes RAPDs para determinar el nivel de polimorfismo, caracterizando más del 60 % de los árboles estudiados (Rodríguez-Rojas *et al.*, 2012). También se ha determinado la variabilidad genética en una población de mamey del estado de Colima, con base en características del fruto y marcadores moleculares ISTR e ISSR (Rodríguez-Gaytán *et al.*, 2021). Por su parte, Arias *et al.* (2015), desarrollaron 368 marcadores microsatélites con los cuales analizaron 29 muestras de *P. sapota*, los resultados indicaron bajos niveles de diversidad, y aunque fueron pocos individuos mencionan que es correcto el análisis debido al gran número de loci (205) analizados. De los marcadores anteriormente mencionados ocho fueron utilizados por Martínez-Castillo *et al.* (2019), para realizar estudios de diversidad genética en 188 individuos de ocho poblaciones silvestres y cinco cultivadas del Sureste de México, encontrando bajos niveles de diversidad genética, una estructura de cuatro grupos genéticos y un posible cuello de botella dentro de la especie.

Por todo lo anterior, México debe de elevar el valor y la importancia de conservar sus recursos naturales, aprovechándolos con un manejo sustentable, pretendiendo mantener a largo plazo los recursos y los sistemas socioculturales que se encuentren incluidos, de tal forma que se respeten los valores de equidad cultural local, en el aprovechamiento de los recursos y sistemas socioculturales (Casas *et al.*, 2014; Delgado-Lemus *et al.*, 2014). Teniendo en cuenta la importancia del mamey, el objetivo de esta investigación fue estimar

la diversidad, estructura y relaciones genéticas en nueve municipios del Totonacapan de la Sierra Nororiental del Estado de Puebla.

2.2 MATERIALES Y MÉTODOS

2.2.1 Material vegetal

Se recolectaron cinco muestras de hojas jóvenes de 107 árboles de mamey en nueve municipios de la Sierra Nororiental del Estado de Puebla (Cuadro 1), para este estudio los individuos recolectados estaban a más de 200 metros de distancia entre ellos y entre la población (municipios) del área de distribución (Figura 1). Las muestras colectadas se mantuvieron a -20°C para su posterior procesamiento.

Cuadro 1. Muestras de mamey (*P. sapota*) de la Sierra Nororiental del Estado de Puebla utilizadas en el estudio de análisis genético.

Municipio	Localidad o comunidad	Clave de colecta	Latitud Norte	Longitud Oeste	Altitud (msnm)
Huehuetla	Chilocoyo Guadalupe	GCHC 8	64.1571	222.1564	742
Huehuetla	Leacaman	GCHC 9	64.1806	222.2896	760
Huehuetla	Leacaman	GCHC 10	64.2353	222.2340	747
Huehuetla	Ozelonacaxtla	GCHC 68	64.4486	221.7166	715
Huehuetla	Ozelonacaxtla	GCHC 69	64.5316	221.7282	857
Huehuetla	Tehuancate	GCHC 83	64.5121	222.2323	385
Huehuetla	El Naranjo	GCHC 98	64.4208	222.2398	440
Huehuetla	Lipuntahuaca	GCHC 191	64.3671	222.1201	489
Huehuetla	Lipuntahuaca	GCHC 192	64.3199	222.1181	561
Huehuetla	Lipuntahuaca	GCHC 193	64.3746	222.1836	441
Huehuetla	Chilocoyo Guadalupe	GCHC 197	64.1936	222.1849	677
Huehuetla	Chilocoyo Guadalupe	GCHC 198	64.2919	222.2263	538
Huehuetla	Putaxcat	GCHC 199	64.4731	222.2914	613
Huehuetla	Putaxcat	GCHC 200	64.4051	222.2633	513
Huehuetla	Leacaman Loma	GCHC 201	64.2979	222.4146	650
Huehuetla	Cinco de mayo	GCHC 202	64.2771	222.7202	619
Huehuetla	Cinco de mayo	GCHC 203	64.3708	222.6550	611
Huehuetla	Cinco de mayo	GCHC 204	64.3708	222.5803	608
Huehuetla	Putlunichuchut	GCHC 205	64.4671	222.1031	520
Huehuetla	Xonalpu	GCHC 206	64.5003	222.7221	652
Huehuetla	Francisco I. Madero	GCHC 207	64.6346	222.3906	517
Huehuetla	Xonalpu	GCHC 208	64.5802	222.5601	632

Municipio	Localidad o comunidad	Clave de colecta	Latitud Norte	Longitud Oeste	Altitud (msnm)
Tuzamapan de Galeana	Tetelilla de Islas	GCHC 22	65.2059	222.0820	492
Tuzamapan de Galeana	Reyes de Vallarta	GCHC26	65.3470	222.4425	271
Tuzamapan de Galeana	Ricardo Flores Magón	GCHC 30	65.4035	222.3472	180
Tuzamapan de Galeana	Reyes de Vallarta	GCHC 31	65.7406	222.5541	126
Tuzamapan de Galeana	Morelos	GCHC 34	65.9127	222.8166	183
Tuzamapan de Galeana	El Jayal	GCHC 35	65.9354	222.8707	99
Jonotla	Jonotla	GCHC 42	64.9407	221.5665	976
Jonotla	Tepetitlán	GCHC 43	64.8416	221.4052	981
Jonotla	Jonotla	GCHC 45	64.9429	221.6077	902
Jonotla	San Antonio Rayón	GCHC 50	65.7634	222.3477	209
Jonotla	San Antonio Rayón	GCHC 51	65.8655	222.4615	166
Jonotla	Tecpantzingo	GCHC 53	65.9940	222.3360	141
Jonotla	Tepetzinat	GCHC 57	65.9155	222.3919	154
Ixtepec	Ixtepec	GCHC 72	64.1557	221.5073	1040
Ixtepec	Escatachuchut	GCHC 73	64.1904	221.6485	946
Ixtepec	Ixtepec	GCHC 77	64.0065	221.4482	1020
Ixtepec	Caxtamusín	GCHC 80	64.1772	221.9201	573
Ixtepec	Cajinanín	GCHC 82	64.2741	222.0164	537
Caxhuacan	Caxhuacan	GCHC 84	64.4898	221.8021	591
Caxhuacan	Caxhuacan	GCHC 86	64.5792	221.8687	655
Caxhuacan	Caxhuacan	GCHC 89	64.4490	221.9195	674
Caxhuacan	Caxhuacan	GCHC 90	64.4607	221.9684	647
Caxhuacan	Caltacaxhuacal	GCHC 91	64.4365	221.9990	716
Caxhuacan	Cucuchuchut	GCHC 92	64.6613	222.2482	354
Caxhuacan	Cucuchuchut	GCHC 93	64.7147	222.2375	363
Caxhuacan	Cucuchuchut	GCHC 94	64.7316	222.2406	359
Caxhuacan	Cucuchuchut	GCHC 95	64.7007	222.1383	580
Caxhuacan	Cucuchuchut	GCHC 96	64.5494	222.0110	690
Cuetzalan del Progreso	Tacuapan	GCHC 100	65.9563	222.1309	278
Cuetzalan del Progreso	Tacuapan	GCHC 102	65.9907	222.1519	274
Cuetzalan del Progreso	Cuahutamanca	GCHC 104	65.8804	221.8596	660
Cuetzalan del Progreso	Caxaltepec	GCHC 107	65.8923	221.9784	646
Cuetzalan del Progreso	Santiago Yancuitalpan	GCHC 110	65.9879	221.8706	523
Cuetzalan del Progreso	Cuauhtapanaloyan	GCHC 113	66.1047	221.9929	393
Cuetzalan del Progreso	Cuamono	GCHC 114	66.1780	221.9582	422
Cuetzalan del Progreso	Tzoncomala	GCHC 121	65.6376	222.0787	402

Municipio	Localidad o comunidad	Clave de colecta	Latitud Norte	Longitud Oeste	Altitud (msnm)
Cuetzalan del Progreso	Cuauhtamazaco	GCHC 122	65.8761	221.5543	635
Cuetzalan del Progreso	Tepetzalan (Tzoquita)	GCHC 124	65.8673	221.6764	518
Cuetzalan del Progreso	Tepetzalan de Miguel Hidalgo	GCHC 126	66.0136	221.7826	382
Cuetzalan del Progreso	Pepexta	GCHC 127	66.0696	221.6736	471
Cuetzalan del Progreso	Tzojiaco	GCHC 130	66.0815	221.5609	619
Cuetzalan del Progreso	Ziltepec	GCHC136	65.3489	222.0896	490
Cuetzalan del Progreso	Xaltipan	GCHC 137	65.3477	222.1871	307
Cuetzalan del Progreso	Xiutecuapan	GCHC 140	65.6984	221.8970	514
Cuetzalan del Progreso	Yohualichan	GCHC 146	65.6637	221.7954	668
Cuetzalan del Progreso	Yohualichan	GCHC 147	65.6613	221.8949	584
Cuetzalan del Progreso	Yohualichan	GCHC 148	65.6086	221.8822	590
Cuetzalan del Progreso	Pagmaco	GCHC 149	65.5740	221.8590	637
Cuetzalan del Progreso	Pagmaco	GCHC 150	65.5507	221.9029	596
Cuetzalan del Progreso	Pinahuista	GCHC 152	65.4646	221.9961	461
Tenampulco	El faro	GCHC 154	66.9430	223.3062	122
Tenampulco	Ojo de agua	GCHC 155	66.7754	223.1322	186
Tenampulco	Loma bonita	GCHC 156	66.6674	223.0989	242
Tenampulco	La Lima	GCHC 157	66.6774	223.0586	263
Tenampulco	La Lima	GCHC 158	66.6386	223.0449	243
Tenampulco	La Lima	GCHC 159	66.5729	223.0101	258
Tenampulco	Salsipuedes	GCHC 160	66.4203	223.6185	82
Tenampulco	Salsipuedes	GCHC 161	66.4089	223.6088	123
Tenampulco	El Chacal	GCHC 162	66.1070	223.5126	110
Tenampulco	El Chacal	GCHC 163	66.1048	223.6799	92
Tenampulco	El Arenal	GCHC 164	66.7355	222.7489	201
Olintla	Olintla	GCHC 166	63.7497	222.3356	742
Olintla	Olintla	GCHC 167	63.8132	222.2478	574
Olintla	Vicente Guerrero	GCHC 168	63.9197	222.4118	625
Olintla	Vicente Guerrero	GCHC 169	63.9585	222.5504	647
Olintla	Ignacio Zaragoza	GCHC 171	63.7002	222.5384	658
Olintla	Ignacio Zaragoza	GCHC 172	63.7365	222.5568	592
Olintla	Vicente Guerrero	GCHC 174	64.0658	222.5698	490
Olintla	Lacapan Camallagne	GCHC 175	64.1875	222.5357	595
Olintla	Lacapan Camallagne	GCHC 176	64.1540	222.6862	595
Olintla	Dimas López	GCHC 177	64.2211	223.0900	396

Municipio	Localidad o comunidad	Clave de colecta	Latitud Norte	Longitud Oeste	Altitud (msnm)
Olintla	Dimas López	GCHC 178	64.2339	222.7952	659
Olintla	Chipahuatlán	GCHC 179	63.6586	221.8655	890
Olintla	Chipahuatlán	GCHC 180	63.6308	221.8626	732
Olintla	Chipahuatlán	GCHC 181	63.7135	221.9021	953
Hueytlalpan	La esperanza	GCHC 4	63.9805	221.9311	818
Hueytlalpan	El Crucero	GCHC 182	63.9100	221.9072	938
Hueytlalpan	La Cruz de Chaca	GCHC 183	63.4296	221.5383	916
Hueytlalpan	La Cruz de Chaca	GCHC 184	63.4188	221.6055	894
Hueytlalpan	Hueytlalpan	GCHC 185	63.6322	221.5132	955
Hueytlalpan	El Arenal	GCHC 186	64.1681	221.9681	529
Hueytlalpan	El Arenal	GCHC 187	64.1347	221.8851	513
Hueytlalpan	El Arenal	GCHC 188	64.0995	221.8372	555
Hueytlalpan	Zitlala	GCHC 189	63.9412	221.5702	721
Hueytlalpan	Zitlala	GCHC 190	63.8070	221.4261	887

msnm = metros sobre el nivel de mar.

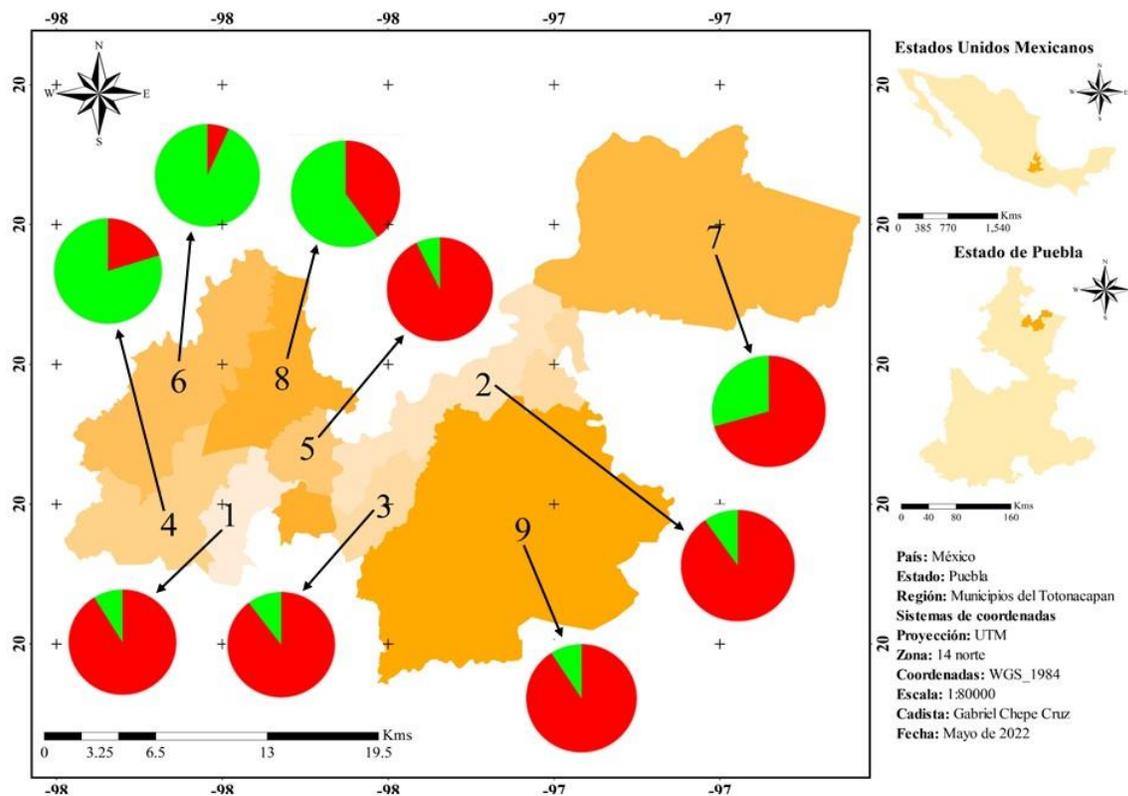


Figura 1. Municipios del Totonacapan poblano contemplados en el estudio de *P. sapota*: 1 = Ixtepec, 2 = Tuzamapan, 3 = Jonotla, 4 = Hueytlalpan, 5 = Caxhuacan, 6 = Olintla, 7 = Tenampulco, 8 =

Huehuetla, 9 = Cuetzalan. Los gráficos circulares muestran los resultados de las pruebas de asignación de individuos, con base en K óptimo = 2, utilizando el programa STRUCTURE.

2.2.2 Extracción de ADN

Se extrajo ADN (Ácido Desoxirribonucleico) de hojas jóvenes mediante el protocolo de extracción descrito por el CIMMYT, (2006); Saghai-Marroof *et al.*, (1984), para lo cual se pesó 200 mg del tejido fresco y desinfectado previamente con alcohol al 70% el molido se realizó en un tubo de polipropileno de 2 ml para centrifugación con nitrógeno líquido y un pistilo de polipropileno de 8.5 cm, se agregó 1 ml de solución amortiguadora CTAB (TRIS-HCl 0.15 M; NaCl 1.5 M; EDTA 0.025 M; CTAB 3.5%; PVP 3%; ddH₂O) para extracción calentado previamente a 65°C y se agitó en un vortex, posteriormente se incubó durante 90 minutos en un termobañó a 65°C agitando en vortex cada 15 minutos, se retiraron los tubos del termobañó esperando 5 minutos para que se enfriaran las muestras y se agregó 500 uL de fenol-cloroformo/alcohol-isoamílico (24:1), se agitó en vortex, después se centrifugó a 11500 RPM (revoluciones por minuto) durante 10 minutos a temperatura ambiente, se recuperó el sobrenadante en un nuevo tubo de 1.5 ml nuevo y estéril, enseguida se agregó isopropanol en una proporción (1:1) y se mezcló invirtiendo los tubos durante cinco minutos, se dejó reposar durante una hora a 4°C.

Posteriormente, el ADN se precipitó centrifugando a 14000 RPM durante 15 minutos a temperatura ambiente, el sobrenadante se desechó y el precipitado se lavó dos veces con 1 ml de etanol al 70%, precipitando el ADN con un centrifugado de 11500 RPM por cinco minutos en cada lavado y posteriormente se dejó que el remanente del alcohol se evaporara a temperatura ambiente. Finalmente, se resuspendió la pastilla de ADN en 100 uL de agua desionizada estéril.

La concentración expresada en ng/uL y la calidad de ADN en términos de densidad óptica de absorbancia ($DO_{260/280}$) se midió con un espectrofotómetro de ultra bajo volumen (NanoDrop® 2000, Thermo Scientific, Waltham, MA, USA), se verificó que la relación 260/280 se mantuviera entre 1.5 y 1.9. Para verificar y corroborar los datos se realizó electroforesis en geles de agarosa al 1% teñidos con bromuro de etidio, la intensidad de las bandas fueron cuantificadas mediante el programa Image J (Image J Basics, versión 1.51, National Institutes of Health, USA. <http://imagej.nih.gov/ij>), para posteriormente ajustar la concentración de 20 ng/uL para su uso en la amplificación de los marcadores microsátélites.

2.2.3 Marcadores microsatélites (SSR's)

Se utilizó un conjunto de 5 marcadores microsatélites o SSR's, desarrollados y probados para el mamey (Arias *et al.*, 2015; Martínez-Castillo *et al.*, 2019). Las características de cada uno de los microsatélites se muestran en el cuadro 2.

Cuadro 2 Características de los 5 pares de iniciadores SSR's utilizados en los análisis de diversidad, estructura y relaciones genéticas en nueve poblaciones de mamey (*P. sapota*) del Totonacapan poblano.

Iniciador 5'-3'		Secuencias del iniciador	PIC	T.M	Amplicon	Amplicon	Amplicon
			(°C)	(pb)*	(pb)**	(pb)***	
03313_a	F	TTCACTCTTTTCCGGAATCAAAG	0.311	61°	154-196	171-180	160-170
	R	GTTTTCAACCTCCAATGTCAATCC					
00647_a	F	TCCATATTCCGTTTGTGTTTGATCC	0.39	61°	188-196	181-191	I/U
	R	ACACAAAAAGATCACCCCTCAAACC					
02791_a	F	AAAATCAGATAACATTAGAACAATGCTG	0.53	61°	208-234	180-238	I/U
	R	GTTGAAGGAATGCAAGGATTAAG					
00280_a	F	TTCGAGTTTCTCACTTTGGTTTCC	0.55	60°	140-158	162-168	148-158
	R	AGTCGACTCTGTCTGAATTGATGC					
01505_a	F	CGTCACCAGCACAATCATCTTC	0.59	60°	110-132	96-223	I/U
	R	AGACATTTCTGCAGGTGAAGGC					

PIC = contenido de información polimórfica, TM = temperaturas de alineamiento utilizados en la investigación, * rango de tamaño de los alelos en pares de bases encontrados en esta investigación, **rango de tamaño de los alelos en pares de bases publicados por Arias *et al.*, 2015, *** rango de tamaño de los alelos en pares de bases publicados por Martínez-Castillo *et al.*, 2019, I/U = iniciador no utilizado.

2.2.4 Condiciones de la amplificación por la Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR)

La amplificación de los SSR's se llevó a cabo por el método de PCR con un volumen total de 10 µL; con 20 ng/µL de ADN, 10 pmol de cada iniciador, se usó la PCR Máster Mix (2X) siguiendo las instrucciones del fabricante (Thermo Scientific™) para los iniciadores 3313_a, 00647_a y 02791_a; en los iniciadores 00280_a y 01505_a se realizó la PCR con un volumen final de 15 µL con los siguientes componentes: 5u/µL de Taq. Polimerasa (Promega, Madison, WI, EU), 40 ng/ µL de ADN, tampón 1X, 10 pmol de cada iniciador, 1.5 mM de MgCl₂, 0.16 mM de cada dNTP y agua grado PCR para alcanzar el volumen final. La configuración del programa de PCR constó de un paso de desnaturalización inicial de 95° C por 4 min; seguido por 30 ciclos, cada uno incluyó un paso de desnaturalización de 95° C por 30 segundos (s), un paso de alineamiento por 30 s a las temperaturas de alineamientos (TM) óptimas para cada primer, un paso de extensión de 72 ° C por 1 min, y la extensión final de 72° C durante 5 min. La amplificación por PCR se realizó en un Termociclador Applied

Biosystems GeneAmp® PCR System 9700. La amplificación de cada microsatélite se verificó en gel de agarosa al 3 %.

2.2.5 Electroforesis de los microsatélites

Para verificar los productos de PCR se usaron 2 μ L del producto y se le añadió 2 μ L de azul de bromofenol al 0.45% y cianol de xileno al 0.25%, se cargaron así 4 μ L de este producto de reacción en geles de poliacrilamida no desnaturalizantes 19:1 acrilamida, bisacrilamida (CIMMYT, 2006) con un amortiguador TBE 1X (0.09 M Tris-borato, 2 mM EDTA, a un pH 8.0) y 25 ng de marcador molecular de 20 pares de bases pb (Sigma-Aldrich). La electroforesis se realizó en una cámara vertical modelo MGV-216-33 (CBS Scientific®, California, EU.) a una potencia constante de 250 volts por 90 minutos, los productos amplificados fueron visualizados con la técnica de tinción de plata (Sanguinetti *et al.*, 1994). Cada gel fue documentado en formato *.TIFF en un transiluminador MiniBIS 16 Pro 16 mm (Bio Imaging Systems®, Jerusalén, Israel). El peso de cada banda en pb se determinó con el software GelAnalyzer versión 19.1 para construir la matriz de datos moleculares.

2.2.6 Análisis de los datos

Los índices de diversidad, estructura y relaciones genéticas fueron estimados considerando dos niveles de análisis: por poblaciones (sitios de colecta) y la zona del Totonacapan (la ubicación de todas las poblaciones) (Martínez-Castillo *et al.*, 2019).

2.2.7 Diversidad genética

Se realizó la prueba de Equilibrio Hardy-Weinberg de las poblaciones por medio de la prueba exacta con el método convencional de Monte Carlo utilizando el programa GENALEX versión 6.5 (Peakall y Smouse, 2012).

Los estimadores considerados para la diversidad genética de las poblaciones de *P. sapota* fueron los siguientes: número promedio de alelos observados (n_a), número efectivo de alelos por locus (n_e) (Hartl *et al.*, 1989), Heterocigosidad observada (H_o), Heterocigosidad esperada (H_e) y el Índice de Información de Shannon (Nei, 1973), la Endogamia y los índices de fijación F (FIS, FIT y FST) de acuerdo al modelo aleatorio de Weir (1996), en donde las poblaciones muestreadas son consideradas como representativas de la especie y con una historia evolutiva común, así como el Análisis de Varianza Molecular (AMOVA), usando

los programas GENALEX versión 6.5 (Peakall y Smouse, 2012) y PowerMarker V.3.25 (Liu y Muse, 2005).

2.2.8 Estructura y flujo genético

En el análisis de estructura genética se estimó la correlación entre los genes en una subpoblación en relación con la población entera, es decir, el estadístico F_{ST} (Weir y Cockerham, 1984), para el total de las poblaciones (zona del Totonacapan) con el programa GENALEX versión 6.5 (Peakall y Smouse, 2012). También se realizaron pruebas de asignación de individuos con el programa STRUCTURE ver. 2.3.4 (Pritchard *et al.*, 2000). Este programa usa un enfoque bayesiano de agrupamiento con métodos de Cadenas de Monte Carlo Markov (MCMC) y asigna genotipos individuales a un número predefinido de poblaciones (K) en una muestra dada (X) para lograr Equilibrio Hardy-Weinberg y de ligamiento. Con los archivos de salida generados con STRUCTURE, se obtuvo el valor ideal de K con base en el método de Evanno (Evanno *et al.*, 2005), usando el programa online STRUCTURE HARVESTER (Earl y VonHoldt, 2012). Se obtuvieron gráficas de barras generadas por el programa STRUCTURE con base en la K ideal y en el número real de sitios de colecta.

El flujo génico se evaluó utilizando dos análisis:

Primero se calculó el flujo génico histórico (Nm) ($Nm = [(1/F_{ST}) - 1]/4$) (Freeland, 2014), con el programa GENALEX 6.5 (Peakall y Smouse, 2012). Segundo, se estimó el flujo genético reciente usando el programa STRUCTURE ver. 2.3.4 (Pritchard *et al.*, 2000), considerando el número de poblaciones basado en la K ideal y el número de poblaciones basado en los sitios en que el material fue colectado.

2.2.8 Relaciones Genéticas

Las relaciones genéticas se determinaron con base en el coeficiente de distancia genética de Nei (Nei, 1972). Para interpretarlas se realizó un dendrograma con el método de UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean) que se evaluó con 1000 bootstraps (remuestreos) al azar (Felsenstein, 1985). Estos análisis se realizaron con el programa DARWin V.6.0.021 (Perrier y Jacquemoud-Collet, 2006). Para confirmar el modelo de agrupamiento que resultó del UPGMA se realizó un Análisis Coordenadas Principales (PCoA).

2.3 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

2.3.1 Equilibrio Hardy-Weinberg

Al realizar las 999 permutaciones por locus/poblaciones se encontraron desviaciones significativas en algunos de los loci estudiados lo que significa que las poblaciones de *P. sapota* se encuentran en EHW con base a los loci analizados. El locus 01505_a fue el único en EHW en las nueve poblaciones, mientras que el locus 03313_a no se encontró en EHW en ninguna de las poblaciones. Los demás loci se encontraron en EHW solo en algunas de las nueve poblaciones de la siguiente manera: el locus 0280_a se encontró en EHW en las poblaciones (Huehuetla, Tuzamapan, Jonotla, Ixtepec, Caxhuacan, Cuetzalan y Tenampulco). Por su parte, el locus 00647_a se encontró en EHW en las poblaciones (Huehuetla, Tuzamapan, Jonotla, Cuetzalan, Tenampulco, Olintla y Hueytlalpan). Mientras el locus 02971_a se percibió en EHW en las poblaciones (Tuzamapan, Jonotla, Ixtepec, Tenampulco y Hueytlalpan (Cuadro 3). En general, las poblaciones que no presentaron EHW en un mayor número de loci fueron Caxhuacan y Olintla (con 3), y a su vez las poblaciones que mostraron un mayor número de loci en EHW fueron Tuzamapan, Jonotla y Tenampulco (Cuadro 3).

Cuadro 3. Prueba de equilibrio Hardy-Weinberg para cinco microsatélites en nueve poblaciones de mamey en el Totonacapan poblano.

Población	Locus	df	X ²	p-Valor	Significancia
Huehuetla	00280_a	3	1.049	0.789	ns
Huehuetla	01505_a	3	1.188	0.756	ns
Huehuetla	02791_a	3	15.278	0.002	**
Huehuetla	00647_a	1	0.220	0.639	ns
Huehuetla	03313_a	1	15.278	0.000	***
Tuzamapan	00280_a	1	0.082	0.775	ns
Tuzamapan	01505_a	3	6.089	0.107	ns
Tuzamapan	02791_a	3	1.500	0.682	ns
Tuzamapan	00647_a	1	3.061	0.080	ns
Tuzamapan	03313_a	1	6.000	0.014	*
Jonotla	00280_a	1	0.194	0.659	ns
Jonotla	01505_a	3	3.938	0.268	ns
Jonotla	02791_a	3	5.000	0.172	ns
Jonotla	00647_a	1	2.160	0.142	ns
Jonotla	03313_a	1	3.938	0.047	*
Ixtepec	00280_a	3	0.444	0.931	ns
Ixtepec	01505_a	1	0.313	0.576	ns

Población	Locus	df	X ²	p-Valor	Significancia
Ixtepec	02791_a	3	2.222	0.528	ns
Ixtepec	00647_a	1	5.000	0.025	*
Ixtepec	03313_a	1	5.000	0.025	*
Caxhuacan	00280_a	3	2.488	0.478	ns
Caxhuacan	01505_a	3	0.720	0.868	ns
Caxhuacan	02791_a	3	9.000	0.029	*
Caxhuacan	00647_a	1	6.694	0.010	**
Caxhuacan	03313_a	1	10.000	0.002	**
Cuetzalan	00280_a	3	4.791	0.188	ns
Cuetzalan	01505_a	3	2.309	0.511	ns
Cuetzalan	02791_a	3	7.953	0.047	*
Cuetzalan	00647_a	1	3.337	0.068	ns
Cuetzalan	03313_a	1	18.340	0.000	***
Tenampulco	00280_a	3	2.250	0.522	ns
Tenampulco	01505_a	3	4.913	0.178	ns
Tenampulco	02791_a	3	7.639	0.054	ns
Tenampulco	00647_a	1	0.025	0.875	ns
Tenampulco	03313_a	1	11.000	0.001	***
Olintla	00280_a	1	6.991	0.008	**
Olintla	01505_a	6	1.822	0.935	ns
Olintla	02791_a	3	10.516	0.015	*
Olintla	00647_a	1	0.019	0.890	ns
Olintla	03313_a	1	14.000	0.000	***
Hueytlalpan	00280_a	3	10.469	0.015	*
Hueytlalpan	01505_a	3	4.840	0.184	ns
Hueytlalpan	02791_a	3	6.694	0.082	ns
Hueytlalpan	00647_a	1	0.028	0.868	es
Hueytlalpan	03313_a	3	10.000	0.019	*

df = grados de libertad, X² = chi cuadrado, ns = no significativos, * P<0.05, ** P<0.01, *** P<0.001.
*marcadores no encontrados en EHW (P<0.05).

2.3.2 Diversidad Genética

Los cinco microsatélites utilizados en este estudio (00280_a, 01505_a, 02791_a, 00647_a y 03313_a) fueron polimórficos ya que presentaron más de un alelo los loci en cada una de las poblaciones estudiadas. Obteniendo así un promedio de 0.47 de polimorfismo de los cinco microsatélites, por lo tanto, la selección de estos loci para genotipar las nueve poblaciones de mamey fue informativa.

En los cinco marcadores utilizados se encontraron 22 alelos diferentes. Los marcadores que presentaron mayor número de alelos fueron el 02791_a (6 alelos) y el 01505_a (5 alelos), el

marcador 00647_a sólo presentó tres alelos. Esta cantidad de alelos es similar a los encontrados por Martínez-Castillo *et al.*, (2019), quienes realizaron un estudio con ocho poblaciones silvestres y cinco cultivadas utilizando ocho iniciadores SSR obteniendo 23 alelos. Además, fue mayor a la reportado por Arias *et al.*, (2015), donde utilizaron 368 marcadores de microsatélites en 29 individuos de 10 poblaciones (siete silvestres y tres cultivadas).

Para la zona del Totonacapan se observaron los siguientes índices de diversidad ($na = 2.56$, $ne = 1.95$, $Ho = 0.67$, $He = 0.47$, $I = 0.74$) (Cuadro 4). El promedio del número de alelos observados (na) entre las poblaciones fue de 2.4 a 2.8 en los cinco loci. Por su parte el promedio del número de alelos efectivos (ne) fue más bajo de 1.75 a 2.13. La información del índice Información de Shannon fue de 0.64 a 0.81. La heterocigosidad observada (Ho) tuvo los siguientes valores entre las poblaciones estudiadas de 0.58 a 0.76. Por su parte, la heterocigosidad esperada (He) fue ligeramente menor entre las poblaciones de 0.4 a 0.53 (Cuadro 4). El resultado de los índices de diversidad entre las poblaciones indicó que la población de Huehuetla obtuvo los valores más bajos de diversidad genética $na = 2.6$, $ne = 1.75$, $I = 0.64$, $Ho = 0.58$, $He = 0.40$. Mientras que la población de Caxhuacan fue la que presentó los valores más altos $na = 2.6$, $ne = 2.13$, $I = 0.81$, $Ho = 0.76$, $He = 0.53$ (Cuadro 4).

Cuadro 4. Estadísticas de diversidad genética en nueve poblaciones de *P. sapota* en el Totonacapan poblano usando cinco loci SSR (n = 107).

Fuente de variación	na +/- SD	ne +/- SD	I +/- SD	Ho +/- SD	He +/- SD
Totonacapan	2.56 +/- 0.08	1.95 +/- 0.05	0.74 +/- 0.03	0.67 +/- 0.04	0.47 +/- 0.02
Por población					
Huehuetla	2.6 +/- 0.24	1.75 +/- 0.17	0.64 +/- 0.09	0.58 +/- 0.14	0.40 +/- 0.07
Tuzamapan	2.4 +/- 0.24	1.96 +/- 0.21	0.72 +/- 0.11	0.59 +/- 0.16	0.46 +/- 0.07
Jonotla	2.4 +/- 0.24	1.97 +/- 0.19	0.73 +/- 0.1	0.74 +/- 0.12	0.47 +/- 0.06
Ixtepec	2.4 +/- 0.24	1.89 +/- 0.14	0.71 +/- 0.07	0.74 +/- 0.12	0.46 +/- 0.04
Caxhuacan	2.6 +/- 0.24	2.13 +/- 0.08	0.81 +/- 0.06	0.76 +/- 0.13	0.53 +/- 0.02
Cuetzalan	2.6 +/- 0.24	1.96 +/- 0.04	0.78 +/- 0.04	0.69 +/- 0.09	0.49 +/- 0.01
Tenampulco	2.6 +/- 0.24	2.03 +/- 0.11	0.79 +/- 0.06	0.67 +/- 0.13	0.50 +/- 0.02
Olintla	2.6 +/- 0.40	1.88 +/- 0.23	0.68 +/- 0.15	0.67 +/- 0.17	0.42 +/- 0.09
Hueytlalpan	2.8 +/- 0.20	2.02 +/- 0.23	0.76 +/- 0.14	0.58 +/- 0.18	0.46 +/- 0.09

na = número de alelos observados, ne = número de alelos efectivos, I = índice de Shannon, Ho = heterocigosidad observada, He = heterocigosidad esperada.

Arias *et al.*, (2015), durante el desarrollo de 368 microsatélites en *P. sapota* realizaron un análisis previo con 205 marcadores SSR en 29 individuos de 10 poblaciones de estados del Sureste de México (siete silvestres y tres cultivados), encontraron un $He = 0.34$, esto difiere de la diversidad obtenida en este estudio ($He = 0.47$). Esta diferencia se debe principalmente al número de individuos que se utilizó durante el análisis previo. Por su parte, Martínez-Castillo y colaboradores (2019), realizaron un estudio utilizando 8 SSR en 188 individuos: 115 silvestres y 73 cultivados de poblaciones de los estados del Sureste de México, donde obtuvieron una diversidad genética de $He = 0.39$, lo cual resulta menor a la obtenida para la región del Totonacapan en las nueve poblaciones ($He = 0.47$). Esta diferencia de resultados se debió al mayor grado de polimorfismo detectado de los marcadores utilizados en este estudio.

2.3.3 Estructura Genética

Los niveles de diferenciación genética (F_{ST}) se encontraron de la siguiente forma: 0.068 para el marcador (00280_a), 0.079 (01505_a), 0.029 (02791_a), 0.146 (00647_a) y 0.003 (03313_a), obteniendo un promedio de 0.068 lo que sugiere que el mamey en la zona del Totonacapan presenta lo que se considera una moderada diferenciación genética (Weir y Cockerham, 1984), lo que indica cambios moderados en la estructura genética de la población (Cuadro 5). Por su parte, el coeficiente de endogamia (F_{IS}) fue negativo en la mayoría de los marcadores obteniendo un promedio de -0.43, lo que señala que existe un exceso de heterocigotos, debido a las prácticas agroproductivas tradicionales con fines de obtener una mayor producción del fruto.

Cuadro 5. Índices de diferenciación genética, de endogamia y tasa efectiva de migración para los marcadores utilizados en poblaciones de *P. sapota* en el Totonacapan poblano.

	00280_a*	01505_a*	02791_a*	00647_a*	03313_a*	Mean	SE
F_{is}	-0.214	0.125	-0.590	-0.546	-0.925	-0.430	0.179
F_{it}	-0.110	0.194	-0.544	-0.320	-0.919	-0.340	0.189
F_{st}	0.086	0.079	0.029	0.146	0.003	0.068	0.025
Nm	2.662	2.931	8.426	1.463	81.285	19.354	15.530

* Marcadores microsatélites utilizados para el análisis genético del mamey, F_{is} = Coeficiente de endogamia, F_{it} = Coeficiente de endogamia total, F_{st} = Índice de Fijación, Nm = Flujo génico histórico.

Los valores obtenidos del análisis de estructura poblacional presentaron una diferenciación genética moderada ($F_{ST} = 0.068$); este nivel de estructuración genética fue similar a lo

reportado por Martínez-Castillo *et al.*, (2019) ($F_{ST} = 0.07$) para dos poblaciones cultivadas (Oxcutzcab y Atasta), en el Sureste de México, donde se usaron marcadores microsatélites.

El F_{ST} obtenido en este estudio fue confirmado con un Análisis de Varianza Molecular (AMOVA), este análisis mostró que la mayor varianza nula (97%) se encuentra en la fuente de variación “dentro de individuos”; el 2 % de la varianza nula fue “entre las poblaciones” y el 1 % de la varianza nula fue “entre los individuos” (Figura 2). Estos resultados indican una baja variabilidad genética entre poblaciones y da paso para manejar productivamente la variación existente de *P. sapota* en la zona del Totonacapan e identificar variantes alélicas que puedan generar variedades de importancia económica en el mamey. Pero también la importancia de este nivel de variación de las poblaciones es que pueden ser utilizados para planes de conservación de la especie (Cuadro 6).

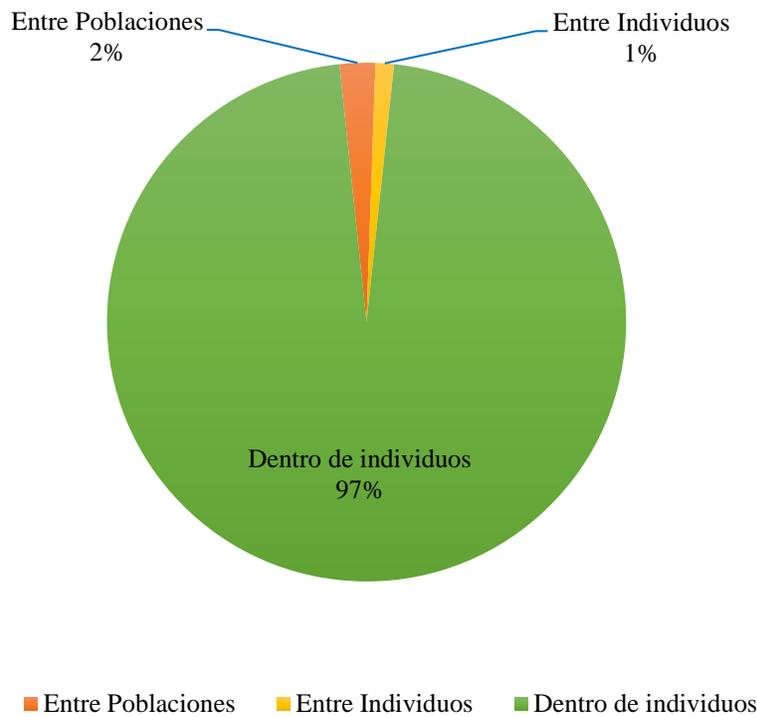


Figura 2. Porcentaje de la varianza molecular entre los individuos, dentro de los individuos y entre poblaciones de *P. sapota* en el Totonacapan poblano utilizando cinco loci SSR.

Cuadro 6. AMOVA de nueve poblaciones de *P. sapota* del Totonacapan poblano, utilizando cinco loci de microsatélites.

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Medio cuadrado	Componentes de variación	Porcentaje de variación
Entre Poblaciones	8	5.163	0.645	0.010	2%
Entre Individuos	98	41.725	0.426	0.005	1%
Dentro de individuos	107	44.500	0.416	0.416	97%
Total	213	91.388		0.430	100%

Respecto al análisis entre pares de poblaciones las que más se diferenciaron genéticamente fueron las poblaciones de Tuzamapan y Olintla ($F_{ST} = 0.105$), mientras que las poblaciones que menos se diferenciaron genéticamente fueron Cuetzalan y Tenampulco ($F_{ST} = 0.007$), así como también las poblaciones de Ixtepec y Cuetzalan ($F_{ST} = 0.009$) (Cuadro 7). En general las poblaciones de Olintla y Hueytlalpan se diferenciaron de las poblaciones de Tuzamapan, Jonotla, Ixtepec, Caxhuacan y Cuetzalan, mientras que la población de Huehuetla se diferenció de las poblaciones de Tuzamapan e Ixtepec (Cuadro 7).

Cuadro 7. Valores de diferenciación genética F_{ST} entre pares de poblaciones de *P. sapota* del Totonacapan poblano utilizando cinco marcadores SSR.

Población	HUE	TUZ	JON	IXT	CAX	CUE	TEN	OLI	HUEY
Huehuetla (HUE)	0.000								
Tuzamapan (TUZ)	0.062**	0.000							
Jonotla (JON)	0.032	0.016	0.000						
Ixtepec (IXT)	0.066**	0.042	0.023	0.000					
Caxhuacan (CAX)	0.047	0.035	0.018	0.030	0.000				
Cuetzalan (CAX)	0.040	0.033	0.015	0.009*	0.011	0.000			
Tenampulco (TEN)	0.029	0.038	0.019	0.018	0.020	0.007*	0.000		
Olintla (OLI)	0.030	0.105**	0.075**	0.080**	0.079**	0.058**	0.036	0.000	
Hueytlalpan (HUEY)	0.029	0.072**	0.054**	0.075**	0.063**	0.053**	0.033	0.013	0.000

*Valores bajos de diferenciación (valor de $F = 0$ a 0.05), **Valores moderados de diferenciación (valor de $F = 0.06$ a 0.15).

El método de Evanno indico el valor ideal de $K = 2$ (figura 3). Como se puede observar en la gráfica el valor máximo de Delta K cuando K es igual a dos, estableciendo así el número ideal, genéticamente hablando de poblaciones existentes dentro de las nueve poblaciones considerados en esta investigación.

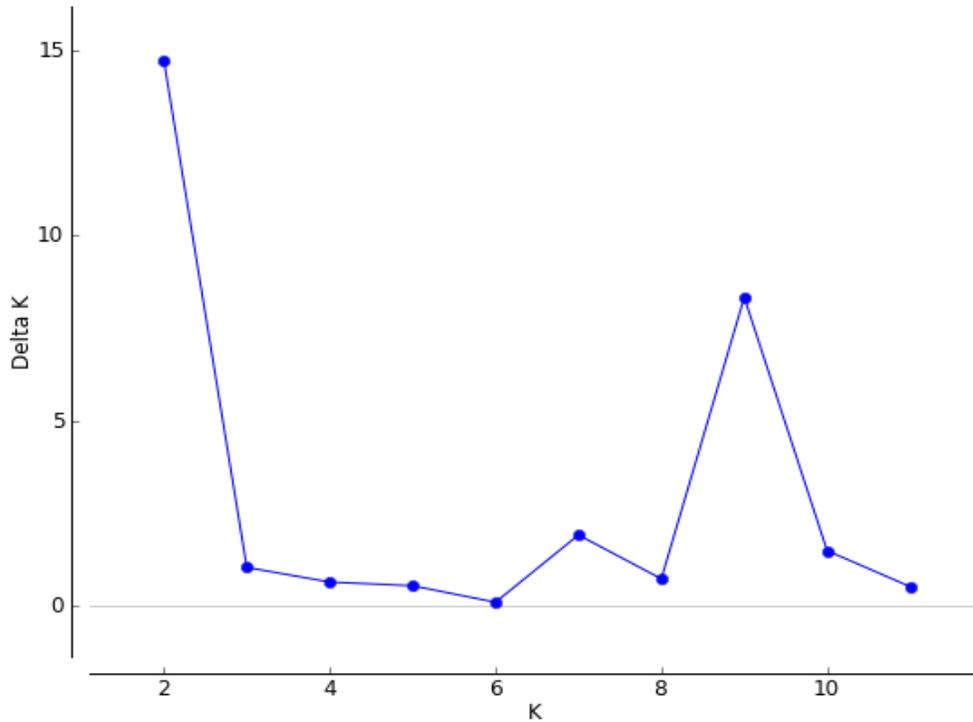


Figura 3. Valor ideal de $K = 2$ utilizando en método de Evanno.

El valor ideal de K se muestra en la Figura 4. Donde cada individuo es representado por una línea vertical dividida en segmento de color, con una longitud proporcional a la fracción de ancestría del individuo de cada una de las poblaciones genéticas reconocidas. Se muestra claramente la existencia de dos poblaciones genéticamente diferenciadas en el Totonacapan poblano teniendo en cuenta las nueve poblaciones estudiadas. Estas poblaciones se diferenciaron de la siguiente manera: Tuzamapan (rojo), Jonotla (rojo), Ixtepec (rojo), Caxhuacan (rojo), Cuetzalan (rojo), Tenampulco (rojo), Huehuetla (verde), Olintla (verde) y Hueytlalpan (verde). Tomando en cuenta los colores obtenidos en la gráfica los sitios de colecta: 2 (Tuzamapan), 3 (Jonotla), 4 (Ixtepec), 5 (Caxhuacan) y 6 (Cuetzalan) comparten características genéticas entre sí pero a su vez difieren de las poblaciones Olintla (8) y Hueytlalpan (9), mientras que la población Huehuetla (1) tiende a una afinidad genética a Olintla y Hueytlalpan pero con un poco de ancestría del grupo verde, por último el sitio de colecta Tenampulco (7) comparte gran parte de la ancestría del grupo rojo pero con rasgos genéticos del grupo verde (Figura 4). Estos resultados concuerdan con los valores de F_{ST} cuando se realizó el análisis entre pares de poblaciones (Cuadro 7).

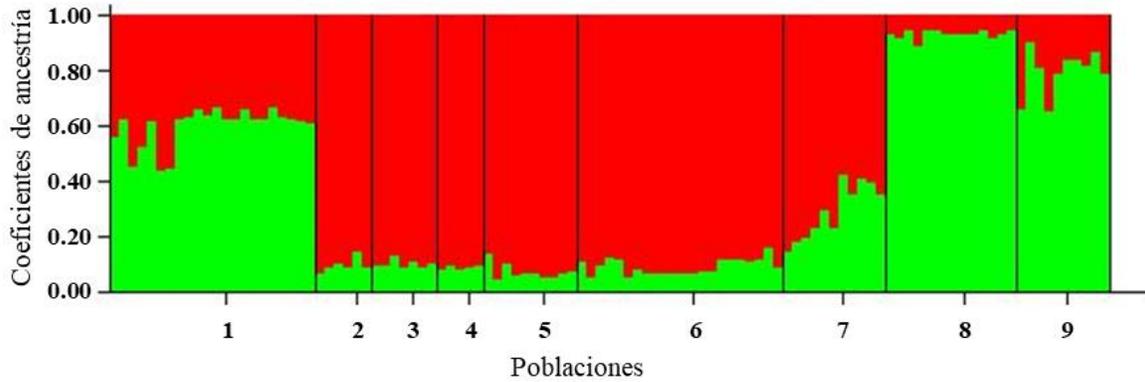


Figura 4. Coeficientes de ancestría en base al valor de K ideal ($K = 2$), estimados por individuos agrupados en cada una de las dos poblaciones genéticas hallados en el Totonacapan poblano. 1 (Huehuetla), 2 (Tuzamapan), 3 (Jonotla), 4 (Ixtepec), 5 (Caxhuacan), 6 (Cuetzalan), 7 (Tenampulco), 8 (Olintla), 9 (Hueytlalpan).

Los resultados de la prueba de asignación de individuos, teniendo en cuenta el número de sitios de colecta ($K = 9$), se obtuvieron los siguientes resultados que se pueden apreciar en la Figura 5. Este análisis demuestra una baja diferenciación entre las poblaciones, lo anterior probablemente debido a que se consideró como poblaciones al origen geográfico donde los genotipos están mezclados. Al obtener estos resultados se debe tener en cuenta el análisis anterior donde claramente se definían dos grandes grupos: grupo verde (Huehuetla, Olintla y Hueytlalpan) y grupo rojo (Tuzamapan, Jonotla, Ixtepec, Caxhuacan, Cuetzalan y Tenampulco).

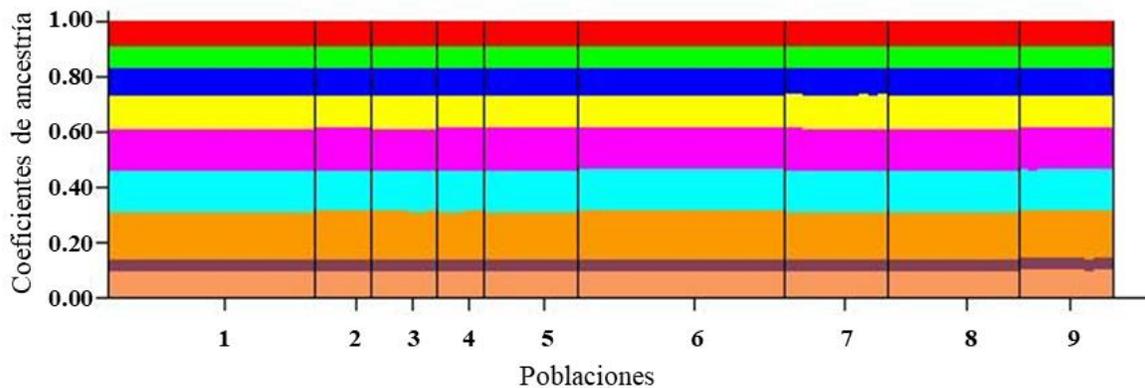


Figura 5. Coeficientes de ancestría en base a los sitios de colecta ($K = 9$), estimados por individuos agrupados en cada una de las nueve poblaciones colectadas en el Totonacapan poblano: 1 (Huehuetla), 2 (Tuzamapan), 3 (Jonotla), 4 (Ixtepec), 5 (Caxhuacan), 6 (Cuetzalan), 7 (Tenampulco), 8 (Olintla), 9 (Hueytlalpan).

2.3.4 El flujo genético como fuente de diferenciación genética

El flujo genético histórico $Nm = 19.354$ (Cuadro 5) es demasiado alto entre las poblaciones del Totonacapan Poblano, lo cual apoya contundentemente la moderada diferenciación genética calculada con el estimador F_{ST} . El valor de Nm obtenido entra dentro del rango que obtuvieron Arias *et al.*, (2015), donde encontraron altos niveles de flujo genético, variando entre pares de poblaciones que van desde 1.75 hasta 74.1, utilizando 205 loci de microsatélites para *P. sapota*. El flujo genético es un estimador determinante en la estructura poblacional, esto es porque en las poblaciones donde hay poco flujo genético ($Nm < 1$) la deriva génica actúa sobre cada una de las poblaciones haciéndolas evolucionar de forma independiente (Slatkin, 1994). En esta investigación se halló un Nm alto lo que indica la existencia de una gran cantidad de flujo génico entre las poblaciones ocasionando que todas las poblaciones presenten una menor probabilidad de diferenciación (Slatkin, 1994).

En el cuadro 8 se puede observar el flujo genético reciente (Q) existente en las poblaciones de *P. sapota* en el Totonacapan poblano tomando en cuenta el K ideal ($K = 2$). Se puede verificar que las poblaciones de Huehuetla (0.600) y Hueytlalpan (0.798) presentan altos niveles de ancestría de la población de Olintla (0.932). En cambio, las poblaciones de Tuzamapan (0.902), Jonotla (0.897), Ixtepec (0.912), Cuetzalan (0.908) y Tenampulco (0.706) presentan niveles altos de ancestría de la población de Caxhuacan (9.27). Lo anterior, concuerda con los resultados presentados en la figura 4 y ayuda a comprender la formación de las dos poblaciones genéticamente diferenciadas.

Cuadro 8. Flujo genético reciente en las dos poblaciones ideales de *P. sapota* en el Totonacapan poblano.

Poblaciones (Sitios de colecta)	Población ideal 1	Población ideal 2
Caxhuacan	0.927*	0.073
Olintla	0.068	0.932*
Hueytlalpan	0.202	0.798**
Huehuetla	0.400*	0.600**
Tuzamapan	0.902**	0.098*
Jonotla	0.897**	0.103
Ixtepec	0.912**	0.088
Cuetzalan	0.908**	0.092
Tenampulco	0.706**	0.294

*Pureza genética de las poblaciones, **niveles altos de ancestría de las poblaciones.

En el Cuadro 9 se puede observar los resultados del análisis del flujo genético reciente considerando los nueve sitios de colecta. Los datos muestran una pureza genética muy baja, por lo que hay evidencia de la existencia de altos niveles de flujo genético reciente entre las nueve poblaciones muestreadas.

Cuadro 9. Flujo genético reciente en los nueve sitios de colecta de *P. sapota* del Totonacapan poblano.

Poblaciones	HUE	TUZ	JON	IXT	CAX	CUE	TEN	OLI	HUEY
Huehuetla (HUE)	0.088*	0.079	0.100	0.121	0.151	0.148	0.174	0.042	0.097
Tuzamapan (TUZ)	0.088	0.078*	0.099	0.120	0.152	0.147	0.177	0.043	0.095
Jonotla (JON)	0.088	0.078	0.099*	0.121	0.151	0.148	0.174	0.043	0.099
Ixtepec (IXT)	0.089	0.079	0.097	0.118*	0.153	0.149	0.175	0.042	0.099
Caxhuacan (CAX)	0.090	0.077	0.098	0.120	0.151*	0.150	0.175	0.042	0.097
Cuetzalan (CUE)	0.087	0.079	0.099	0.119	0.149	0.152*	0.175	0.043	0.097
Tenampulco (TEN)	0.088	0.078	0.099	0.122	0.151	0.150	0.173*	0.042	0.098
Olintla (OLI)	0.089	0.079	0.099	0.121	0.150	0.150	0.172	0.043*	0.097
Hueytlalpan (HUEY)	0.087	0.079	0.099	0.118	0.152	0.148	0.174	0.043	0.099*

*Pureza genética de las poblaciones.

2.3.5 Relaciones Genéticas

En este estudio, el dendograma mostró que las distancias genéticas de Nei (1972), oscilaron entre 0.01 y 0.05. El método de agrupamiento UPGMA mostró la formación de dos grupos principales a partir de las nueve poblaciones utilizando cinco marcadores microsatélites. En la figura 6, se observan los siguientes grupos: el grupo A está conformado por las poblaciones Olintla, Hueytlalpan y Huehuetla con un soporte de agrupamiento de 20%, mientras que el grupo B está conformado por las poblaciones de Ixtepec, Jonotla, Caxhuacan, Cuetzalan y Tenampulco con un soporte de agrupamiento de 20 %, y por su parte la población de Tuzamapan se diferenció genéticamente de los dos grupos anteriores en un 50 %. Estos resultados de agrupamiento están relacionados con los índices de F_{ST} por pares (cuadro 7), los resultados que se obtuvieron de STRUCTURE cuando se consideró la Delta K obtenido por el método de Evanno $K = 2$ (Figura 4) y los valores de obtenidos del flujo genético reciente $K = 2$ (cuadro 8).

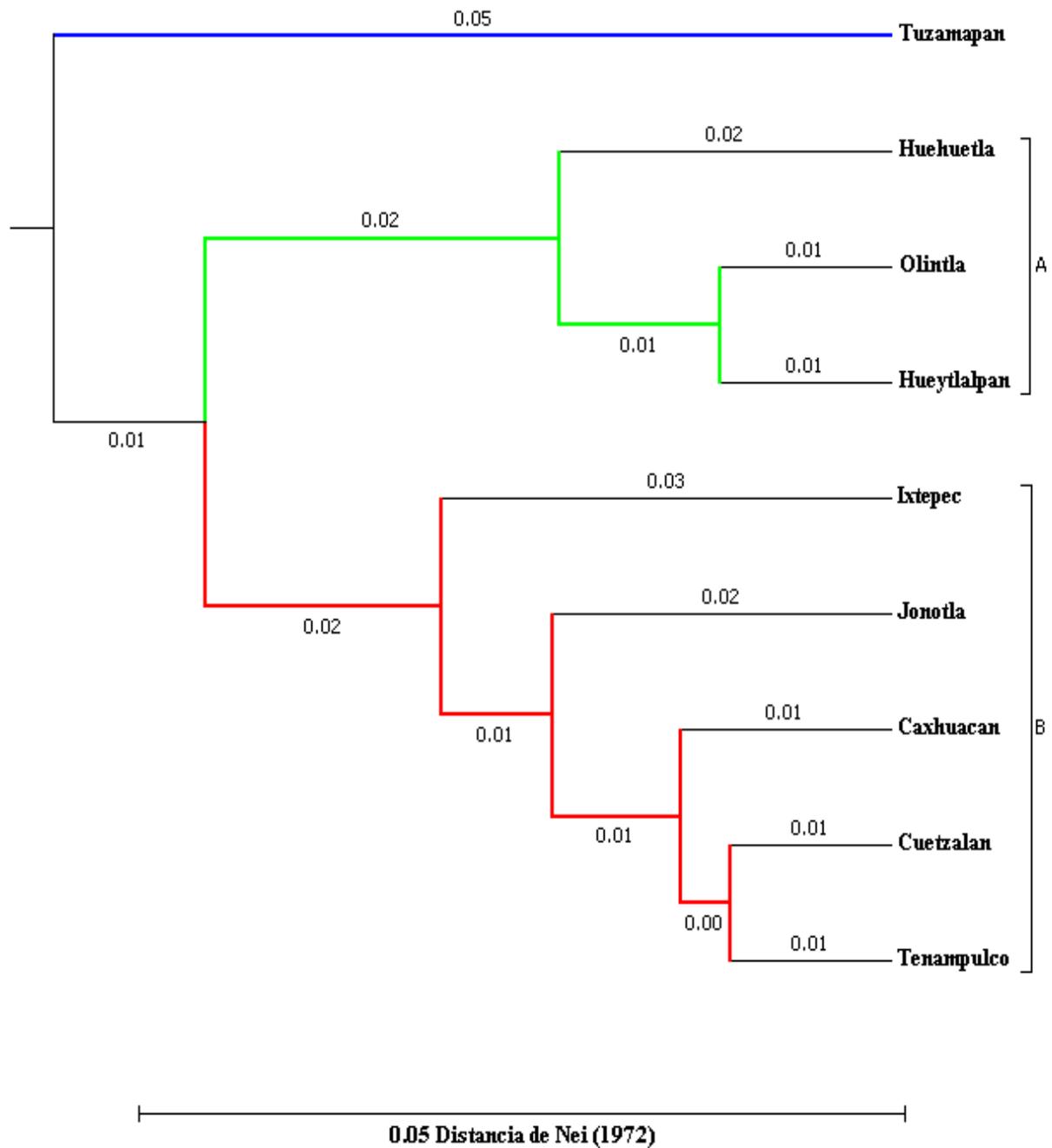


Figura 6. Dendrograma (UPGMA) basado en las distancias genéticas de Nei, (1972), de nueve poblaciones de mamey utilizando cinco marcadores microsátélites, A y B son los grupos encontrados.

El Análisis de Coordenadas Principales (PCoA), el eje 1 explicó el 14.65 % de la variación genética, por su parte el eje 2 explicó el 11.67 % de la variación genética. Este análisis mostró la distribución de las muestras conformando dos grupos principales de la siguiente forma: el

grupo A se distribuyó de manera alargada y ligeramente más compacta con 55 individuos de los cuales 18 individuos son de Huehuetla, 1 de Tuzamapan, 2 de Jonotla, 1 de Caxhuacan, 6 de Cuetzalan, 5 de Tenampulco, 13 de Olintla y 9 de Hueytlalpan, mientras que el grupo B presentó una distribución más amplia y se conformó de 52 individuos de los siguientes poblaciones 4 de Huehuetla, 5 de Tuzamapan, 5 de Ixtepec, 9 de Caxhuacan, 16 de Cuetzalan, 6 de Tenampulco, 1 de Olintla y 1 de Hueytlalpan (Figura 7). Esta distribución fue similar al observado en los resultados de las pruebas de asignación de STRUCTURE.

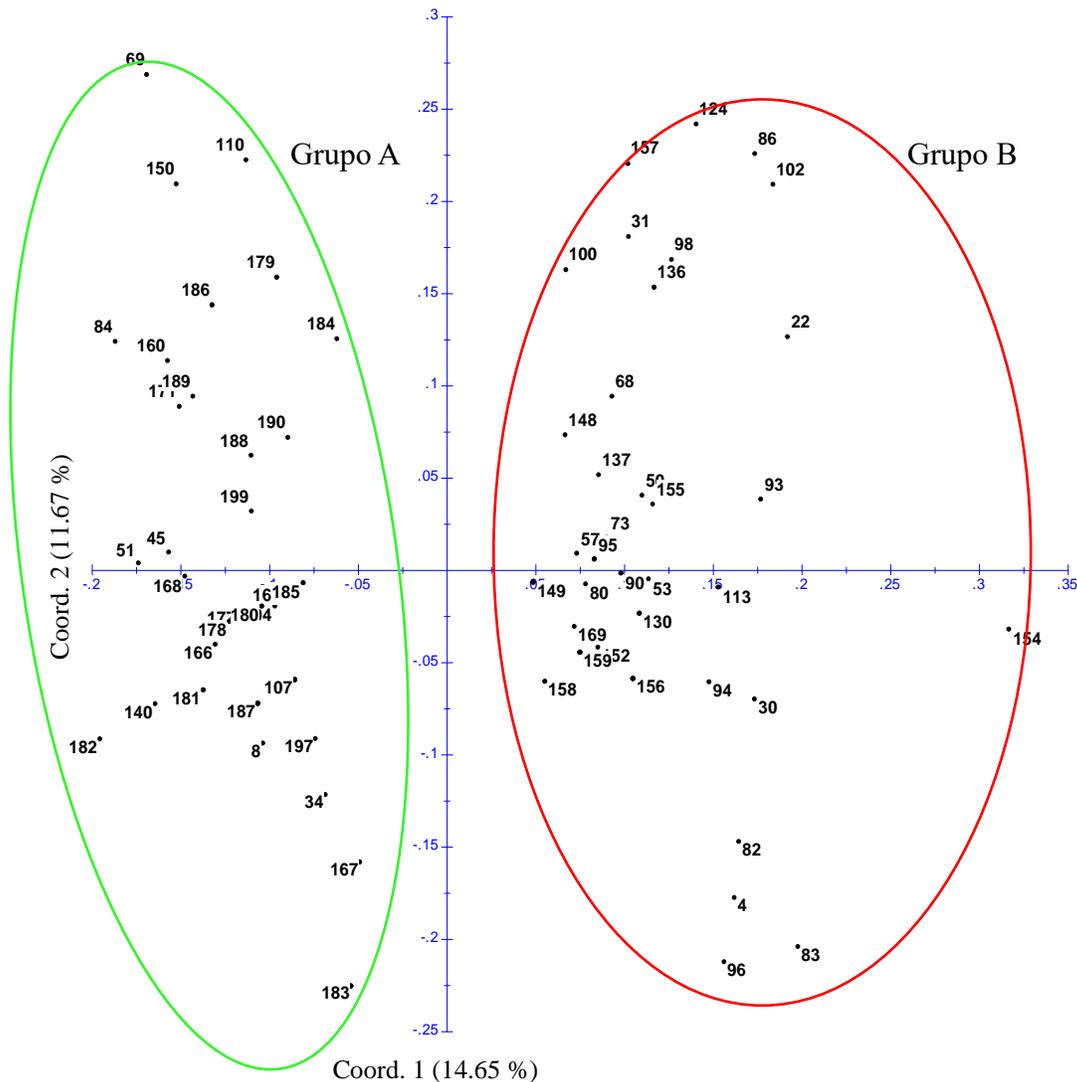


Figura 7. Diagramas de dispersión de Coordenadas Principales en base a distancias de Nei (1972) de las nueve poblaciones de *P. sapota* utilizando cinco marcadores microsatélites. Las letras A y B son los dos grupos que se forman.

2.4 CONCLUSIONES

Los parámetros de diversidad genética obtenidos en este estudio señalan la existencia de una mediana diversidad genética ($n_a = 2.56$, $n_e = 1.95$, $H_o = 0.67$, $H_e = 0.47$) de *P. sapota* considerando como una sola población a la zona del Totonacapan así también como en las diferentes poblaciones. Se encontró una baja estructura genética ($F_{ST} = 0.068$) lo cual puede ser efecto de los altos niveles de flujo genético ($Nm = 19.354$) observados en las poblaciones. Las dos poblaciones ideales genéticamente fueron Caxhuacan y Olintla, con ayuda de las pruebas de asignación de individuos (STRUCTURE) se determinó que las poblaciones de Huehuetla, Tuzamapan, Jonotla, Ixtepec, Cuetzalan, Tenampulco y Hueytlalpan no son poblaciones puras genéticamente, sino que son derivadas de las poblaciones ideales (Caxhuacan y Olintla). El agrupamiento UPGMA en base a las distancias de Nei 1972, se observó la formación de dos grandes grupos de poblaciones, mismos que fueron corroborados con el análisis de coordenadas principales. Los resultados de las distancias genéticas están relacionados con los F_{ST} por pares, los obtenidos en STRUCTURE cuando se obtuvo la K ideal, así como los niveles altos de flujo genético reciente $K = 2$. Los resultados generados en este estudio son útiles para futuros programas de conservación de la especie, así como en el diseño de estrategias o programas de mejoramiento genético para maximizar su aprovechamiento.

2.5 LITERATURA CITADA

- Aguilar, C. C., González, H. V. A., Mora, A. J. A. y Villegas, M. Á. (2015). Estudio fenológico en zapote mamey [*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore y Stearn] Guerrero, México. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 18(1), 71–79.
- Aranguren-González, M., Pérez-Rodríguez, J., Luzbet-Pascual, R., Puentes-Sánchez, A. y Rodríguez-Expósito, J. (2015). Prospección y caracterización de accesiones de mamey (*Pouteria sapota* Jacq.) en el municipio de Jagüey grande, Provincia de Matanzas. *CitriFrut*, 32(2), 42–53. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.33645.69604>
- Arias, R. S., Martínez-Castillo, J., Sobolev, V. S., Blancarte-Jasso, N. H., Simpson, S. A., Ballard, L. L., Duke, M. V., Liu, X. F., Irish, B. M. y Scheffler, B. E. (2015). Development of a large set of microsatellite markers in zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore y Stearn) and their potential use in the study of the species. *Molecules*, 20(6), 11400–11417. <https://doi.org/10.3390/molecules200611400>
- Ariza, R., Michel, A., Barrios, A., Otero, M., Espinosa, N. y Avendaño, C. H. (2018). Calidad de los frutos de *Pouteria sapota* (Jacq.) Moore y Stearn y tolerancia al aire caliente forzado húmedo. *Agroproductividad*, 11(1), 62–71.
- Azurdia, C. (2006). Tres Especies de Zapote en América Tropical (Southampton Centre for Underutilised Crops (ed.); 1ra ed.). Universidad de Southampton.
- Azurdia, C., Martínez, M. E. R., Ayala, H. y Martínez, V. (1997). Sapotáceas del Sur-Occidente de Guatemala. *Ciencia y Tecnología*, 2(1), 35–56.
- Barrera-Rodríguez, A. I., Herrera-Cabrera, E. B., Jaramillo-Villanueva, J. L., Escobedo-Garrido, S. J. y Bustamante-González, A. (2009). Caracterización de los sistemas de producción de Vainilla (*Vanilla planifolia* A.) bajo naranjo y en malla sombra en el Totonacapan. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 10(2), 199–212.
- Bayuelo-Jimenez, J. S. y Ochoa, I. (2006). Caracterización morfológica de sapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacquin) H. E. Moore y Stearn) del Centro Occidente de Michoacán, México. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 29(1), 9–17.

- Bellon, M. R., Barrientos-Priego, A. F., Colunga-GarcíaMarín, P., Perales, H., Reyes, A. J. A., Rosales, S. R. y Zizumbo-Villarral, D. (2009). Diversidad y conservación de recursos genéticos en plantas cultivadas. En *Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio* (CONABIO, pp. 355–382).
- Brunner, B. R. y Morales-Payan, J. P. (2011). Sapote, Sapodilla and Star Apple. En *Soils, Plant Growth and Crop Production* (p. 10). Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSSS).
- Calderón, P. A., Calderón, V. M., Fundora, S. L. R. y Jerez, M. E. (2011). Estimación de área foliar en posturas de mamey (*Pouteria sapota* (Jaccq) en fase de vivero, a partir de las medidas lineales de las hojas. *Cultivos Tropicales*, 32(2), 30–34.
- Casas, A., Camou-Guerrero, A., Otero-Arnaiz, A., Rangel-Landa, S., Cruse-Sanders, J., Solís, L., Torres, I., Delgado, A., Moreno-Calles, A. I., Vallejo, M., Guillén, S., Blancas, J., Parra, F., Farfán-Heredia, B., Aguirre-Dugua, X., Arellanes, Y. y Pérez-Negrón, E. (2014). Manejo tradicional de biodiversidad y ecosistemas en Mesoamérica: el Valle de Tehuacán. *Investigación Ambiental Ciencia y Política Pública*, 6(2), 23–44.
- Casas, A., Torres-Guevara, J. y Parra, F. (2016). Domesticación en el Continente Americano. En *Domesticación en el Continente Americano* (Vol. 1). <https://doi.org/10.22201/iies.0000001p.2016>
- Chacón S. M. I. (2009). Darwin y la domesticación de plantas en las américas: el caso del maíz y el frijol. *Acta Biológica Colombiana*, 14(s), 351–363.
- CIMMYT. (2006). Protocolos de laboratorio: Laboratorio de Genética Molecular Aplicada del CIMMYT (Tercera ed).
- Cliff, N. (1988). The Eigenvalues-Greater-Than-One Rule and the Reliability of Components. *Psychological Bulletin*, 103(2), 276–279. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.103.2.276>
- Darwin, C. (1859). The origin of species by means of natural selection. (John Wyman).
- Delgado-Lemus, A., Torres, I., Blancas, J. y Casas, A. (2014). Vulnerability and risk

- management of Agave species in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 10(1), 1–15. <https://doi.org/10.1186/1746-4269-10-53>
- Domínguez, B., Martínez-Morales, A. y Alia-Tejacal, I. (2010). Caracterización de la maduración en ecotipos de zapote mamey (*Pouteria sapota*). *Revista Iberoamericana de Tecnología Postcosecha*, 11(2), 122–129.
- Earl, D. A. y VonHoldt, B. M. (2012). STRUCTURE HARVESTER: A website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources*, 4(2), 359–361. <https://doi.org/10.1007/s12686-011-9548-7>
- Espinosa-Zaragoza, S., Villegas-Monter, Á., Saucedo-Veloz, C., Corrales-García, J., Avendaño-Arrazate, C. H. y Alia-Tejacal, I. (2016). Características de calidad de zapote mamey (*Pouteria sapota jacq.*) seleccionado en Alpoyaca, Guerrero, México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 7(4), 953–959.
- Evanno, G., Regnaut, S. y Goudet, J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: A simulation study. *Molecular Ecology*, 14(8), 2611–2620. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>
- Felsenstein, J. (1985). Confidence Limits on Phylogenies : An Approach Using the Bootstrap. *Evolution*, 39(4), 783–791. <https://www.jstor.org/stable/2459777>
- Freeland, J. R. (2014). Molecular Ecology. En *eLS. John Wiley y Sons* (Número 2007). <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0003268.pub2>
- Freeland, J. R. (2020). CO (3 rd). John Wiley y Sons.
- Gaona-García, A., Alia-Tejacal, I., López-Martínez, V., Andrade-Rodríguez, M., Colinas-León, M. T. y Villegas-Torres, O. (2008). Caracterización de frutos de zapote mamey (*Pouteria sapota*) en el Suroeste del Estado de Morelos. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 14(1), 41–47.
- González, B. R. y Del Amo, R. S. (2012). Frutos mesoamericanos: breve historia de sabores y sinsabores. *Biodiversitas*, 103, 6–11.

- Gower, J. C. (1971). A General Coefficient of Similarity and Some of Its Properties. *Biometrics*, 27(4), 857–874.
- Hartl, D. L. y Clark, A. G. (1989). Principles of Population Genetics. En *Population (French Edition)* (Vol. 54, Número 6). <https://doi.org/10.2307/1534724>
- Hernández, V. A. E. (2013). Caracterización morfológica de recursos fitogenéticos. *Revista Bio Ciencias*, 2(3), 113–118.
- Hernández Villarreal, A. E. (2013). Morphological Characterization of Plant Genetic. *Revista Bio Ciencias*, 2(3), 113–118. <http://biociencias.uan.edu.mx/publicaciones/04-03/biociencias4-3-4.pdf>
- Hidalgo, R. (2003). Variabilidad genética y caracterización de especies vegetales. En T. L. Franco y R. Hidalgo (Eds.), *Análisis Estadístico de Datos de Caracterización Morfológica de Recursos Fitogenéticos* (IPGRI, Número 8, pp. 2–26).
- INEGI. (2020). *Instituto Nacional de Estadística y Geografía*. Sistema de consulta/Mapas. <https://www.inegi.org.mx/app/mapas/>
- Kaiser, H. F. (1960). The application of electronic computers to factor analysis. *Educational and Psychological Measurement*, 20(1), 141–151.
- Kassambara, A. y Mundt, F. (2020). factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses. <https://cran.r-project.org/package=factoextra>
- Kelley, L. A., Gardner, S. P. y Sutcliffe, M. J. (1996). An automated approach for clustering an ensemble of NMR-derived protein structures into conformationally related subfamilies. *Protein Engineering*, 9(11), 1063–1065. <https://doi.org/10.1093/protein/9.11.1063>
- Koleff, P., Urquiza-Hass, T. y Lira-Noriega, A. (2011). Planeación para la conservación de la biodiversidad terrestre en México: retos en un país megadiverso. En *Researchgate.Net*. http://www.researchgate.net/publication/216838723_Priorizacin_de_reas_para_conser_vacin_de_la_herpetofauna_utilizando_diferentes_mtodos_de_seleccin/file/0cd361f7d45ddb214935e481cce9fab2.pdf

- Lainez-Loyo, E., Olvera-Hernández, J. I., Guerrero-Rodríguez, J. de D., Aceves-Ruiz, E., Álvarez-Calderón, N. M. y Andrade-Navia, J. M. (2020). Producción y comercialización del mamey Alpoyecá, Guerrero: opinión de productores. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 11(3), 635–647.
<https://doi.org/10.29312/remexca.v11i3.2086>
- Lakey-Beitia, J., Vazquez, V., Mojica-Flores, R., Fuentes, A. L., Fuentes, C., Murillo, E., Hegde, M. L. y Rao, K. S. (2021). *Pouteria sapota* (Red Mamey Fruit): Chemistry and Biological Activity of Cartenoids. *Combinatorial Chemistry & High Throughput Screening*, 25(7), 1134–1147.
<https://doi.org/http://dx.doi.org/10.2174/1386207324666210301093711>
- Lim, T. K. (2013). *Pouteria sapota*. En *Edible Medicinal and Non-Medicinal Plants* (Vol. 6, pp. 138–142). <https://doi.org/10.1007/978-94-007-5628-1>
- Maechler, M., Rousseeuw, P., Struyf, A., Hubert, M. y Hornik, K. (2021). cluster: Cluster Analysis Basics and Extensions. <https://cran.r-project.org/package=cluster>
- Mapes, C. y Basurto, F. (2016). Biodiversity and Edible Plants of Mexico. En R. Lira, A. Casas, y J. Blancas (Eds.), *Ethnobotany of Mexico* (Número 1, pp. 83–131). Springer Science + Business Media New York. <https://doi.org/10.1007/978-1-4614-6669-7>
- Martínez-Castillo, J., Blancarte-Jasso, N. H., Chepe-Cruz, G., Nah-Chan, N. G., Ortiz-García, M. M. y Arias, R. S. (2019). Structure and genetic diversity in wild and cultivated populations of Zapote mamey (*Pouteria sapota*, Sapotaceae) from southeastern Mexico: its putative domestication center. *Tree Genetics and Genomes*, 15(4), 1–11. <https://doi.org/10.1007/s11295-019-1368-z>
- Nei, M. (1972). Genetic Distance between Populations. *The American Naturalist*, 106(949), 283–292. <https://www.jstor.org/stable/2459777>
- Nei, M. (1973). Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 70(12 (I)), 3321–3323. <https://doi.org/10.1073/pnas.70.12.3321>
- Núñez-Colín, C. A., Alia-Tejacal, I., Villarreal-Fuentes, J. M., Escobedo-López, D.,

- Rodríguez-Núñez, J. R. y Peña-Caballero, V. (2017). Distribution, eco-climatic characterization and potential cultivation zones of mamey sapote in Mexico. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 23(2), 75–88.
<https://doi.org/10.5154/r.rchsh.2016.05.014>
- Peakall, R. y Smouse, P. E. (2012). GenALEX 6.5: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update. *Bioinformatics*, 28(19), 2537–2539. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts460>
- Perrier, X. y Jacquemoud-Collet, J. (2006). DARWin (6.0.021).
<https://darwin.cirad.fr/index.php>
- Piñero, D. (2008). La diversidad genética como instrumento para la conservación y el aprovechamiento de la biodiversidad: estudios en especies mexicanas. En *Capital Natural de México: Vol. I: Conocimiento actual de la Biodiversidad*. CONABIO. México. Pp. 437–494.
- Prabhu, D. S., Selvam, A. P. y Rajeswari, V. D. (2018). Effective anti-cancer property of *Pouteria sapota* leaf on breast cancer cell lines. *Biochemistry and Biophysics Reports*, 15, 39–44. <https://doi.org/10.1016/j.bbrep.2018.06.004>
- Pritchard, J. K., Matthew, S. y Donnelly, P. (2000). Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data. *Genetics*, 155(2), 945–959.
<https://doi.org/10.1007/s10681-008-9788-0>
- Ricker, M., Siebe, C., Sánchez, S. B., Shimada, K., Larson, B. C., Martínez-Ramos, M. y Montagnini, F. (2000). Optimising seedling management: *Pouteria sapota*, *Diospyros digyna*, and *Cedrela odorata* in a Mexican rainforest. *Forest Ecology and Management*, 139(1–3), 63–77. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00335-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00335-7)
- Rodríguez-Gaytán, M. A., Medina-Urrutia, V. M. y Torres-Morán, M. I. (2021). Variabilidad genética en mamey (*Pouteria sapota* (JAC) H.E. Moore y Stearn) basada en marcadores moleculares y morfología de fruto. *eCUCBA*, 16, 6–11.
- Rodríguez-Rojas, T. J., Andrade-Rodríguez, M., Alia-Tejacal, I., López-Martínez, V., Espinosa-Zaragoza, S. y Esquinca-Avilés, H. (2012). Caracterización molecular de

zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) Moore y Stearn). *Revista de la Facultad de Agronomía*, 29(3), 339–354.

RStudio Team. (2021). RStudio: integrated development environment for R (4.1.1).
<http://www.rstudio.com>

Saghai-Marooif, M. A., Soliman, K. M., Jorgensen, R. A., y Allard, R. W. (1984). Ribosomal DNA spacer-length polymorphisms in barley: Mendelian inheritance, chromosomal location, and population dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 81(24), 8014–8018.
<https://doi.org/10.1073/pnas.81.24.8014>

Sanguinetti, C., Dias Neto, E. y Simpson, A. (1994). Tinción rápida con plata y recuperación de productos de PCR separados en geles de poliacrilamida. *Biotécnicas*, 17(5), 914–921.

Segura, S., Fresnedo, J., Mathuriau, C., López, J., Andrés, J. y Muratalla, A. (2018). The edible fruit species in Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 65(6), 1767–1793. <https://doi.org/10.1007/s10722-018-0652-3>

SIAP. (2021). *Sistema de Información Agroalimentaria y Pesquera. Producción agrícola municipal y Estatal*. Sistema de Información Agralimentaria de Consulta.
<https://www.gob.mx/siap/acciones-y-programas/produccion-agricola-33119>

Slatkin, M. (1994). Gene Flow and Population Structure. En *Ecological Genetics* (pp. 308–347). <https://doi.org/https://doi/10.1515/9781400887262-003>

Turchetto-Zolet, A. C., Turchetto, C., Zanella, C. M. y Passaia, G. (2017). Marcadores Moleculares na Era Genómica: metodologias e aplicações. En *Marcadores Moleculares na Era genômica: Metodologias e Aplicações*.
https://www.sbg.org.br/sites/default/files/e_book_marcadores_moleculares_sbg_2017_final.pdf

Velázquez, P. K., Alvarado, S. B. y Reyes, M. A. (2015). Historia del mamey *Pouteria sapota*. *Revista Iberoamericana de Ciencias*, 1(1), 55–64.

Villarreal-Fuentes, J. M., Alia-Tejagal, I., Hernández, E., Pelayo-Zaldivar, C. y Franco-

- Mora, O. (2015). Caracterización poscosecha de selecciones de za 201pote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.)H. E. Moore y Stearn) procedentes del Soconusco, Chiapas. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, 2(5), 217–224.
- Villegas-Monter, A., Escobar-Sandoval, C. M., Arrieta-Ramos, G. y Berdeja-Arbeu, R. (2016). Zapote Mamey [*Pouteria sapota* (Jacq.) Moore y Stearn], diversidad y usos. *Agroproductividad*, 9(4), 47–54.
- Ward, J. J. H. (1963). Hierarchical Grouping to Optimize an Objective Function. *Journal of the American Statistical Association*, 58(301), 263–244.
- Weir, B. S. (1996). Genetic data analysis II: Methods for discrete population genetic data (M. Sunderland (ed.)). Sinauer Associates, Inc.
- Weir, B. S. y Cockerham, C. C. (1984). Estimating F-Statistics for the Analysis of Population Structure. *Evolution*, 38(6), 1358–1370.
- White, D. y Gramacy, R. B. (2012). maptree: Mapping, pruning, and graphing tree models (R package version 1.4-7.). <https://cran.r-project.org/package=maptree>

**CAPITULO 3. CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DEL MAMEY
[*Pouteria sapota* (Jacq.) Moore y Stearn] EN EL TONACAPAN
POBLANO**

RESUMEN

El mamey es un frutal subutilizado en diferentes estados de México. El objetivo de este estudio fue caracterizar morfológicamente al mamey en 10 municipios de la Sierra Nororiental de Puebla (Tonacapan Poblano), México. Se evaluaron 206 accesiones obtenidas de un muestreo aleatorio simple usando descriptores morfológicos cualitativos y cuantitativos, mediante un análisis de varianza, componentes principales y análisis de conglomerados jerárquico con la distancia de Gower y el método de agrupamiento de Ward. Los descriptores cuantitativos tuvieron altos coeficientes de variabilidad (12.66% a 43.40%). El análisis de componentes principales indicó que los componentes 1 (41.66%), 2 (19.97%) y 3 (16.62%) explicaron el 78.25% de la varianza y el análisis de conglomerados identificó ocho grupos; las variables del árbol y de la hoja resultaron ser las más importantes para agrupar las muestras. Los descriptores que más aportaron a la agrupación fueron los relacionados a la forma, altura y tamaño del árbol; el peso, tamaño y forma de la hoja y con relación al fruto el descriptor que más aportó fue la forma. Estos resultados podrían ser útiles en los programas de conservación, mejoramiento y aprovechamiento del mamey. Para mayor precisión sobre la diversidad morfológica del mamey es necesario incluir más descriptores de la fruta y de la flor.

Palabras clave: diversidad morfológica, conglomerado, caracterización.

ABSTRACT

Mamey is an underutilized fruit in different states of Mexico. The objective of this study was to morphologically characterize the mamey in 10 municipalities of the Sierra Nororiental of Puebla (Tonacapan Poblano), Mexico. 206 accessions obtained from a simple random sampling using qualitative and quantitative morphological descriptors were evaluated, using

an analysis of variance, principal components and hierarchical cluster analysis with the Gower distance and the Ward grouping method. Quantitative descriptors had high coefficients of variability (12.66% to 43.40%). Principal component analysis indicated that components 1 (41.66%), 2 (19.97%) and 3 (16.62%) accounted for 78.25% of the variance and cluster analysis identified eight groups; the tree and leaf variables turned out to be the most important for grouping the samples. The descriptors that contributed the most to the grouping were those related to the shape, height, and size of the tree; the weight, size, and shape of the leaf and in relation to the fruit the descriptor that contributed the most was the shape. These results could be useful in programs of conservation, improvement, and use of the mamey. For greater precision on the morphological diversity of the mamey it is necessary to include more descriptors of the fruit and the flower.

Key words: Morphological diversity, conglomerate, characterization

3.1 INTRODUCCIÓN

Segura et al. (2018) mencionan que en México se cultivan 762 especies de frutas comestibles, las cuales se distribuyen en 87 familias y 288 géneros; además mencionan que existen 113 especies de árboles frutales cultivados, de los cuales 53 son nativos y 60 introducidos; también hay 649 no cultivados o subutilizados, de las cuales 554 son nativos y 88 introducidos. Una de estas especies subutilizadas es el mamey [*Pouteria sapota* (Jacq.) Moore y Stearn] de la familia Sapotaceae y nativa del país, que junto con otras especies de las familias Myrtaceae, Cactaceae, Annonaceae y Fabaceae, ya consumían los pueblos originarios de Mesoamérica (González *et al.*, 2012). Actualmente, *P. sapota* es valiosa por la fruta debido a que presenta varias propiedades nutrimentales como fibra, grasa, hierro, calcio, proteínas, sodio, vitaminas e hidratos de carbono saludables para el ser humano (Velázquez *et al.*, 2015).

El mamey es una especie oriunda de zonas tropicales y subtropicales de América Central y el Sureste de México, considerado como su posible centro de domesticación (Martínez-Castillo *et al.*, 2019). Esta especie se distribuye desde el sur de Sinaloa hasta Chiapas y en el

Golfo de México, desde Tamaulipas hasta Tabasco; así como la Península de Yucatán y estados del centro como: Morelos, Guanajuato, Estado de México, San Luis Potosí, Hidalgo, Querétaro y Puebla; algunos de los estados anteriormente mencionados tienen zonas con climas tropicales y subtropicales (Núñez-Colín *et al.*, 2017). México es el principal productor de mamey en el mundo, con una superficie sembrada de 1,731.71 hectáreas y una producción de 21,800.42 toneladas, concentrándose más del 87.87% de la producción nacional en los estados de Yucatán 62.28%, Guerrero 12.23%, Veracruz 6.09%, Michoacán 3.87% y Puebla 3.40% (SIAP, 2021).

En México existen estudios sobre la caracterización morfológica en torno al mamey (Bayuelo-Jimenez y Ochoa, 2006; Gaona-García *et al.*, 2008), enfocados a la maduración de frutos en ecotipos (Domínguez *et al.*, 2010), caracterización de manejo postcosecha (Villarreal-Fuentes *et al.*, 2015), características de calidad del mamey (Espinosa-Zaragoza *et al.*, 2016) y la tolerancia al aire caliente forzado húmedo en los frutos (Ariza *et al.*, 2018). Por otra parte, (Villegas-Monter *et al.*, 2016) analizaron aspectos sobre la diversidad y usos del mamey, mientras que Carpio *et al.*, (2015) estudiaron la fenología del mamey. Sin embargo, existen pocos estudios en relación a las variaciones de porte, forma de los árboles y de las hojas (Calderón *et al.*, 2011). La caracterización morfológica de recursos fitogenéticos es un procedimiento para medir y conocer la variabilidad genética de una población, diferenciar a las plantas y para conservar los recursos genéticos (Hernández, 2013). La presente investigación tuvo por objetivo caracterizar morfológicamente al mamey (*P. sapota*) utilizando variables morfológicas de árboles, hojas y frutos en 10 municipios del Totonacapan Poblano, con fines de mejoramiento y conservación.

3.2 MATERIALES Y MÉTODOS

3.2.1 Área de estudio y muestreo

Se colectaron 206 accesiones en 10 municipios del Totonacapan Poblano, ubicado en la Sierra Nororiental del Estado de Puebla, (Figura 8). El clima de estos municipios es cálido húmedo con lluvias en casi todo el año, con zonas altitudinales que van desde los 90 a 1020 msnm de altitud con una precipitación de anual de 800 mm a 2000 mm, con zonas de hasta 4000 mm y una temperatura media anual de entre 18°C y 26° C (Barrera-Rodríguez *et al.*, 2009).

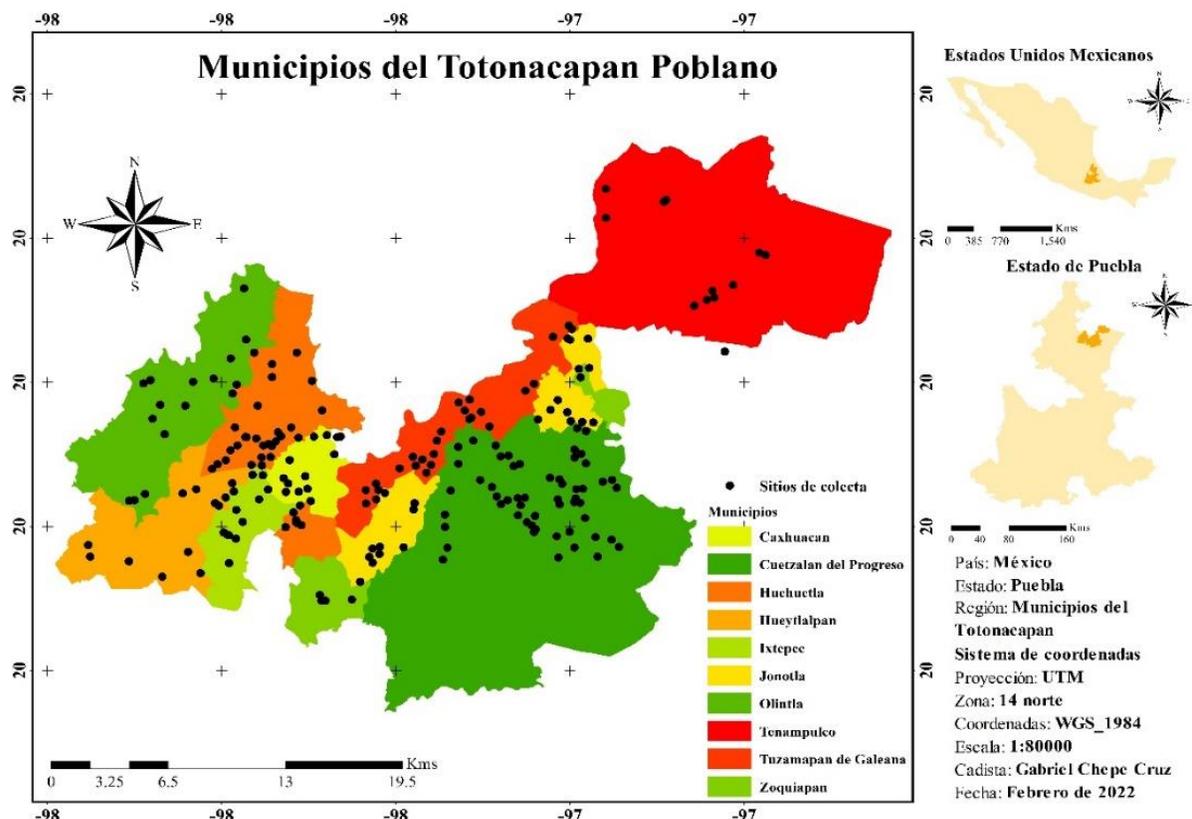


Figura 8. Localización geográfica de las 206 accesiones de *P. sapota* en 10 municipios del Totonacapan poblano. Fuente: Elaboración propia con datos vectoriales de INEGI, (2020).

La fase de campo se realizó de noviembre a diciembre de 2020 y febrero a marzo de 2021. El muestreo fue de tipo aleatorio simple, se incluyeron cinco hojas por cada árbol, etiquetadas y almacenadas en una hielera con una temperatura aproximada de 4°C para posteriormente almacenarlas a -20°C. Para la caracterización morfológica, se obtuvieron descriptores cuantitativos y cualitativos adaptados al mamey por Azurdía *et al.*, (1997) para caracterizar frutos y árboles de mamey (cuadro 10).

Cuadro 10. Descriptores morfológicos utilizados para la caracterización de mamey *P. sapota*.

Descriptor	Código	Unidad de medida o estado del descriptor
Árbol		
+**Altura	ATL	Metro (m)
+Altura a la primera rama	APR	Metro (m)
+**Diámetro a la altura del pecho	DAP	Centímetro (cm)
+Estado de la muestra	EM	1) Introducido, 2) Nativo, 3) Silvestre
*Tipo de vegetación o Sistema de producción	TV/SP	1) Acahual (Vegetación secundaria arbórea), 2) Kuojtakiloyan (Policultivo arbóreo), 3) Pimienta, 4) Potrero (Pastizal cultivado), 5) Selva alta subperennifolia, 6) Sistema agroforestal cedro, 7) Sistema café bajo sombra, 8) Sistema cítricos (limón, naranja, lima y Fremont), 9) Sistema milpa (policultivo herbáceo), 10) Traspatio
+Habito del árbol	HA	1) Columnar, 2) Piramidal, 3) Rectangular, 4) Redondo, 5) Sin forma
+Forma de la copa	FC	1) Piramidal, 2) Semicircular, 3) Sin forma
Hoja		
***Longitud laminar	LL	Centímetro (cm)
***Ancho laminar	AL	Centímetro (cm)
***Relación largo/ancho	RL/A	Adimensional
^***Área foliar	AF	Centímetro cuadrado (cm ²)
***Peso de la hoja	P	Gramo (g)
+Forma de la hoja	FH	1) Cuneada, 2) Lineal, 3) Oblanceolada, 4) Obovada, 5) Ovalada
Fruta		
+**Forma del fruto	FF	1) Elipsoide, 2) Esferoide, 3) Ovoide
+Forma del ápice	FA	1) Curvo, 2) Recto

+ = Descriptores establecidos por Azurdia *et al.*, (1997) para *P. sapota*. * = Tipo de vegetación o Sistema de producción de acuerdo con Toledo y Moguel, (2012); Moreno-Calles *et al.*, (2013). ** = Descriptores utilizados por Bayuelo-Jimenez y Ochoa, (2006) y Rodríguez-Gaytán *et al.*, (2021) para caracterizar mamey. *** = Descriptores utilizados por Calderon *et al.*, (2011) para *P. sapota*. ^ = estimación de área foliar por el metodo de Ascencio *et al.*, (1984).

De cada muestra se midió el largo, ancho y peso de la hoja utilizando un vernier marca Mitutoyo. El peso se determinó con una balanza analítica Velab VE-204. Los descriptores cualitativos del árbol, hoja y fruta se determinaron visualmente.

3.2.4 Metodología de análisis

El Análisis de Componentes Principales (PCA) y el análisis de conglomerados se realizaron en el software RStudio versión 4.1.1 (RStudio Team, 2021). Para los coeficientes de Pearson y la estadística descriptiva se usaron las funciones summary y corr; el análisis de

componentes principales se realizó con la función de *prcomp*, de la paquetería de *factoextra* (Kassambara y Mundt, 2020). Para el análisis de Conglomerados (Clúster) se utilizaron *daisy* y *hclust* del paquete *cluster* (Maechler *et al.*, 2021). Para determinar el número de conglomerados se usó *kgs*, del paquete *maptree* (White y Gramacy, 2012).

El PCA se obtuvo con datos estandarizados mediante la función *scale* de R, posteriormente, se identificaron los caracteres que más contribuyeron para diferenciar los materiales de mamey. Para determinar el número de componentes principales (CP), se empleó el criterio de Cliff (1988) y el criterio de Kaiser (1960). En el análisis de clúster, se construyó un dendrograma basado en descriptores tanto cuantitativos como cualitativos, la ponderación se basó en la distancias de Gower (1971). Las agrupaciones se basaron en el método jerárquico de Ward (1963). El número de conglomerados se estimó utilizando la función de penalización de Kelley-Gardner-Sutcliffe mediante el estadístico KGS (Kelley *et al.*, 1996).

3.4 RESULTADOS Y DISCUSION

3.4.1 Estadística descriptiva

Los parámetros estadísticos de los ocho descriptores cuantitativos medidos en las 206 accesiones de mamey en diez municipios de la Sierra Norte de Puebla, se muestran en el Cuadro 11. En este estudio los caracteres tuvieron altos coeficientes de variabilidad (CV) (12.66% a 43.40%); según Hidalgo (2003), los caracteres que presentan CV menores a 20% indican poca variabilidad, aunque este no es un criterio de decisión para identificar la utilidad de caracteres en el análisis.

Cuadro 11. Descriptores cuantitativos y parámetros estadísticos en muestras de mamey.

Código	Promedio*	S	R	Mínimo	Máximo	CV (%)
ATL	12.65	4.32	25.21	5.22	30.43	34.13
APR	3.15	1.37	9.43	0.56	9.99	43.40
DAP	44.16	16.38	90.35	1.16	91.52	37.10
LL	34.28	6.85	34.94	18.96	53.89	19.99
AL	9.97	2.35	20.94	4.50	25.44	23.53
RL/A	3.48	0.44	3.64	1.28	4.92	12.66
AF	180.94	69.67	396.81	49.86	446.67	38.50
P	5.84	1.93	13.92	1.37	15.30	33.03

S=desviación estándar; R=rango de variación; CV=coeficiente de variación. ATL= altura del árbol, APR=altura a la primera rama, DAP= diámetro a la altura de pecho, LL=longitud laminar, AL=anchura laminar, RL/A=relación largo ancho de la hoja, AF=área foliar, P=peso, *n=206.

Las frecuencias de las puntuaciones de cada descriptor cualitativo de *P. sapota* se describen a continuación: en estado de la muestra el 54.9% son nativos y 44.2% son introducidos. En tipo de vegetación o sistemas de producción se obtuvo que el 28.2% correspondió a acahual, 23.8% a sistema café bajo sombra, 18% a traspatio, 9.7% al sistema milpa, 7.3% al sistema denominado Kuoujtakiloyan, 5.3% al sistema cítrico, 3.4% a potrero, 2.4% al sistema de pimienta y por último la vegetación de selva alta subperennifolia y el sistema agroforestal cedro solo presentaron el 1%. En hábito de crecimiento del árbol los resultados fueron: piramidal el 46.6%, redondo 41.7%, sin forma 8.7%, rectangular 2.4% y columnar 0.5%. En el descriptor forma de copa se encontró que el 47.1% fue piramidal, 44.7% fue semicircular y sin forma el 8.3%. En la forma de hoja se halló que el 71.4% fueron oblanceoladas, 19.4% obovadas, 5.3% cuneada, 3.4% lineal y 0.5% ovalada. En forma de fruto los resultados fueron: elipsoidal 54.4%, esferoide 24.3% y ovoide 21.4%, con un ápice recto en un 99% y el 1 % curvo.

3.4.2 Correlación entre los descriptores

Los coeficientes de correlación de Pearson para los ocho descriptores cuantitativos se muestran en el Cuadro 12. La mayoría de las correlaciones (15) entre los descriptores fueron significativas ($p < 0.05$) y 13 no lo fueron. Las correlaciones más altas se encontraron en los descriptores morfológicos de la hoja, las más fuertes positivas se encontraron entre AF y AL (0.91), entre AF con LL (0.88), entre P y LL (0.76) y P con AF (0.74). Estas correlaciones significan que la anchura y la longitud laminar se relacionan directamente con el área foliar y el peso. Por otra parte, RL/A se correlacionó negativamente con AL (-0.41); esto señala que entre más disminuya la anchura laminar va a aumentar la relación largo/ancho de la hoja. Las correlaciones mínimas se presentaron en los siguientes descriptores: ATL y LL (0.16), APR con DAP (0.16) y éste a su vez DAP con LL (0.14), DAP con AL (0.15) y por último DAP con AF (0.16). Esto muestra que existe una relación mínima entre los descriptores de altura a la primera ramificación con anchura y longitud laminar de la hoja.

Cuadro 12. Matriz de coeficientes de correlación de Pearson de los descriptores cuantitativos de 206 muestras de mamey (*P. sapota*).

	ATL	APR	DAP	LL	AL	RL/A	AF	P
ATL	1.00							
APR	0.33***	1.00						
DAP	0.45***	0.16*	1.00					

LL	0.16*	0.10	0.14*	1.00				
AL	0.08	0.08	0.15*	0.63***	1.00			
RL/A	0.07	0.02	-0.01	0.36***	-0.41***	1.00		
AF	0.12	0.10	0.16*	0.88***	0.91***	-0.07	1.00	
P	-0.02	0.02	0.09	0.76***	0.58***	0.06	0.74***	1.00

*, **, *** indican significancia estadística en el valor de p de 0.05, 0.01 y 0.001, respectivamente. ATL= altura de árbol, APR=altura a la primera rama, DAP= diámetro a la altura de pecho, LL=longitud laminar, AL=anchura laminar, RL/A=relación largo ancho de la hoja, AF=área foliar, P=peso.

3.4.3 Análisis de los componentes principales

El análisis de componentes principales indicó que los CP1, CP2 y CP3 explican el 41.66%, 19.97% y 16.62 % de la variabilidad respectivamente, sumados explican el 78.30% (Cuadro 13). El CP1 explicó el 41.66% de la varianza, incluyó los descriptores AF, LL, AL, P, que son variables de las hojas. El CP2 aportó el 19.97% de la varianza, donde los descriptores que más contribuyeron fueron: ATL, DAP y APR. Finalmente, el CP3 explicó el 16.62% de la varianza, donde destacaron los descriptores RL/A y LL.

Cuadro 13. Resultados de PCA de los descriptores cuantitativos utilizadas para caracterizar las accesiones de mamey.

Componentes	1	2	3
valor propio	3.33	1.6	1.33
Porcentaje de la varianza	41.66	19.97	16.62
Porcentaje de la varianza acumulada	41.66	61.63	78.25
Descriptores		Valores propios	
ATL	0.208	-0.817	-0.080
APR	0.167	-0.597	-0.096
DAP	0.260	-0.665	-0.179
LL	0.903	0.009	0.387
AL	0.862	0.172	-0.414
RL/A	-0.013	-0.214	0.962
AF	0.976	0.112	-0.052
P	0.827	0.210	0.180

ATL= altura del árbol, APR=altura a la primera rama, DAP= diámetro a la altura de pecho, LL=longitud laminar, AL=anchura laminar, RL/A=relación largo ancho de la hoja, AF=área foliar, P=peso.

En general, los descriptores evaluados aportaron en gran medida a la varianza (Figura 9), lo cual coincide con los resultados de Bayuelo-Jimenez y Ochoa, (2006), Gaona-García, Tejacal-Alia, *et al.*, (2008) y Rodríguez-Gaytán *et al.*, (2021) quienes ocuparon algunos descriptores similares, lo anterior sugiere que estos descriptores son útiles para realizar la

caracterización de mamey. El PCA presentó altos niveles de variabilidad lo cual ayudó a identificar los grupos que se generaron mediante el análisis de clúster.

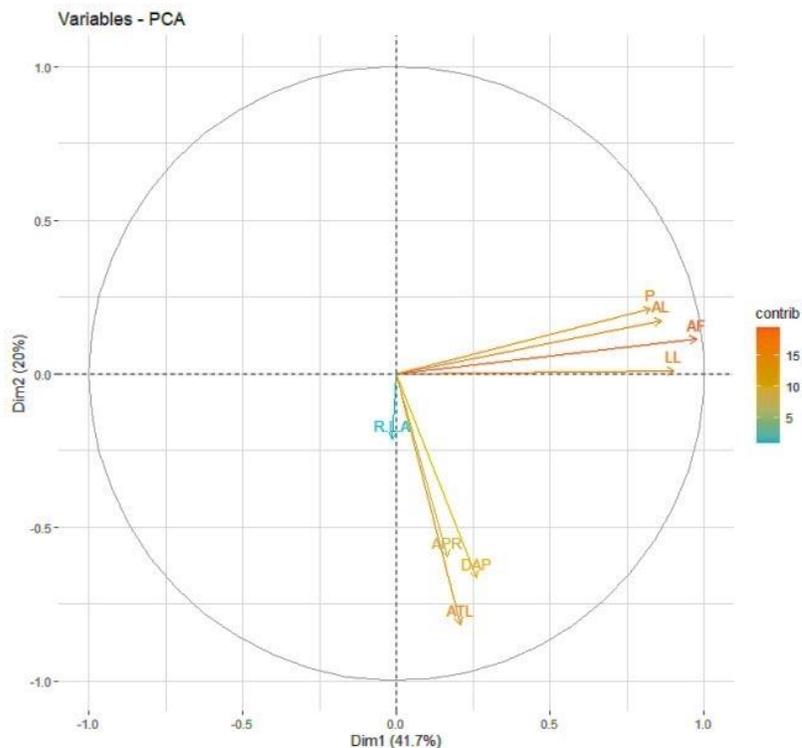


Figura 9. Contribuciones de los descriptores del mamey según lo determinado en PC1 y PC2. ATL=altura del árbol, APR=altura a la primera rama, DAP=diámetro a la altura de pecho, LL=longitud laminar, AL=anchura laminar, R.L.A.=relación largo ancho de la hoja, AF=área foliar, P=peso. Fuente: Elaboración propia con RStudio v.4.1.1.

3.4.4 Análisis de conglomerados jerárquico

Se identificaron ocho grupos a una distancia de Gower de 1.3 (figura 10). Las características de cada grupo se resumen a continuación: El conglomerado uno agrupó a 21 individuos la mayoría del municipio de Tuzamapan de Galeana, con árboles de altura baja (16.62 m a 6.03 m), con hojas grandes de área foliar promedio de 189.16 cm², con un hábito del árbol y de la copa sin forma y fruto elipsoidal, estos resultados se pueden deber al manejo de los productores ya que el municipio es conocido por producir mamey entre otras frutas. El clúster dos registró 32 accesiones de los municipios de Jonotla, Ixtepec, Cuetzalan del Progreso, Olintla y Huehuetla, con la altura a la primera ramificación más baja con un promedio de 2.70 m y una alta relación largo/ancho de las hojas, esto puede ser el resultado de las prácticas de manejo, la mayoría de las accesiones se encontraron en un sistema de café bajo sombra. El grupo tres tuvo 23 muestras de los municipios de Hueytlalpan, Huehuetla, Caxhuacan,

Cuetzalan del Progreso y Tenampulco, los árboles presentaron una altura elevada con un promedio de 15.53 m, este grupo tuvo el DAP más alto (56.65 cm), con hábitos del árbol redondo y copa de árbol semicircular, los árboles se presentaron en la vegetación de acahual lo que implica poca intervención del hombre, generando las condiciones para un mayor desarrollo. El conglomerado cuatro presentó 32 individuos de los municipios de Tuzamapan de Galeana, Cuetzalan del Progreso y Olintla, en los descriptores relacionados con el árbol presentaron promedios de: ATL (12.92 m), APR (3.33 m), DAP (53.18 m) y los relacionados con las hojas presentaron: LL (33.68 cm), AL (9.68 cm), R L/A (3.49), AF (174.97 cm²), P (5.69 g); presentes en vegetación de acahual o sistema café bajo sombra, con un fruto de forma esferoide y dos accesiones presentaron el ápice redondo, este grupo es similar a un grupo reportado por Gaona-García, Alia-Tejacal, *et al.*, (2008) en la región del Suroeste del Estado de Morelos.

El conglomerado 5 tuvo 19 accesiones de los municipios Caxhuacan, Cuetzalan del Progreso y Huehuetla, este conglomerado presentó los datos más altos en ATL (16.02 m), APR (3.67 m), LL (40.68 cm), AL (11.39 cm), AF (238.99 cm²) y P(7.34 g), las accesiones se presentaron en el sistema de café bajo sombra con hábito de árbol y forma de copa piramidal con hojas de forma obovada y frutos esferoides, estas condiciones de crecimiento del árbol puede estar influenciadas por el manejo del sistema al que pertenece y favorezcan la condiciones como el estado nutricional, apertura relativa del dosel, altura inicial de la plántula y tamaño de la semilla (Ricker *et al.*, 2000). El conglomerado seis tuvo 27 muestras de los municipios de Huehuetla, Tuzamapan de Galeana, Jonotla y Cuetzalan del Progreso, en este grupo se presentaron los datos más bajos en LL (30.33 cm), RL/A (3.23), AF (156.58 cm²) y P (4.9 g), con accesiones nativas en vegetación de acahual con hábitos de árbol y formas de copa piramidal con hojas de forma oblanceoladas y fruto elipsoidal. El conglomerado siete presentó 34 individuos de los municipios Huehuetla, Ixtepec, Cuetzalan del Progreso y Tenampulco, este grupo presentó el dato más bajo DAP (31.28 cm), además son de porte bajo con un ATL de 10.93 m, un APR de 3.05 m son accesiones introducidas en vegetación acahual, con hábito y forma de copa piramidal con hojas oblanceoladas y frutos elipsoide. El conglomerado ocho presentó 18 individuos de los municipios de Huehuetla y Cuetzalan del Progreso, este conglomerado tuvo los datos más bajos en los descriptores ATL (10.12 m) y AL (9.44 cm), con muestras introducidas, en sistemas productivos de traspatio

de habito de árbol y forma de la copa piramidal de hojas oblanceoladas y frutos esferoide, este último carácter es similar a lo reportado por (Bayuelo-Jimenez y Ochoa, 2006) en algunos materiales genéticos de *P. sapota* del Centro-Occidente de Michoacán, por su carácter de introducidos pueden estar poco adaptados a las condiciones de estos dos municipios teniendo una baja altura.

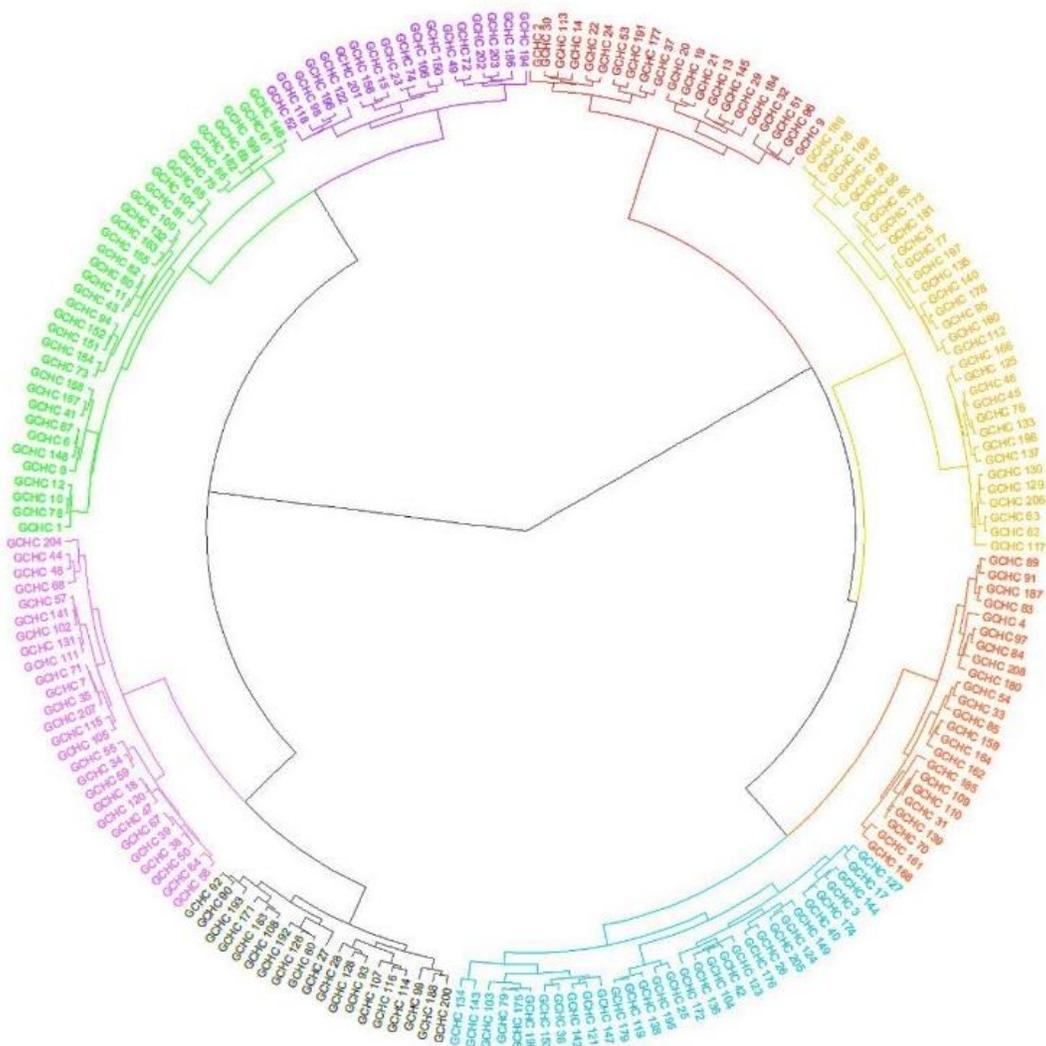


Figura 10. Dendrograma construido mediante el algoritmo jerárquico acumulativo de Ward y distancias de Gower de 15 variables morfológicas en *P. sapota*, se observan ocho conglomerados. Fuente: elaboración propia con RStudio v.4.1.1.

3.5 CONCLUSIONES

En la Sierra Norte de Puebla en el Totonacapan poblano, se detectó una alta variabilidad morfológica en *P. sapota* donde se diferenciaron ocho conglomerados de mamey. Los descriptores que más aportaron a la agrupación fueron los relacionados a la forma, altura y tamaño del árbol, así como el peso, tamaño y forma de la hoja; con relación al fruto el descriptor que más aportó fue la forma. Estos resultados podrían ser útiles en los programas de conservación, mejoramiento y aprovechamiento del mamey.

3.6 AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por el apoyo becas nacionales y al Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Puebla (CONCYTEP) por el apoyo financiero otorgado durante el año 2021 al proyecto de investigación NO.1.019/5/2019. “Fortalecimiento de proyectos de investigación enfocados al análisis de recursos naturales en la Sierra Norte del Estado de Puebla”.

3.7 LITERATURA CITADA

- Ascencio, J.; Mayorca, M. & Merida, T. 1984. Selección de hojas representativas en plantas de ocumo para estudios nutricionales y fisiológicos. 37a Convención Anual de ASOVAC. 6tas Jornadas Científico-Técnicas de la Facultad de Ingeniería, LUZ. Maracaibo, Venezuela.
- Aguilar, C. C., González, H. V. A., Mora, A. J. A. y Villegas, M. Á. (2015). Estudio fenológico en zapote mamey [*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore y Stearn] Guerrero, México. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 18(1), 71–79.
- Ariza, R., Michel, A., Barrios, A., Otero, M., Espinosa, N. y Avendaño, C. H. (2018). Calidad de los frutos de *Pouteria sapota* (Jacq.) Moore y Stearn y tolerancia al aire caliente forzado húmedo. *Agroproductividad*, 11(1), 62–71.
- Azurdia, C., Martínez, M. E. R., Ayala, H. y Martínez, V. (1997). Sapotacéas del Sur-Occidente de Guatemala. *Ciencia y Tecnología*, 2(1), 35–56.
- Barrera-Rodríguez, A. I., Herrera-Cabrera, E. B., Jarramillo-Villanueva, J. L., Escobedo-Garrido, S. J. y Bustamante-González, A. (2009). Caracterización de los sistemas de

- producción de Vainilla (*Vanilla planifolia* A.) bajo naranjo y en malla sombra en el Totonacapan. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 10(2), 199–212.
- Bayuelo-Jimenez, J. S. y Ochoa, I. (2006). Caracterización morfológica de sapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacquin) H. E. Moore y Stearn) del Centro Occidente de Michoacán, México. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 29(1), 9–17.
- Calderón, P. A., Calderón, V. M., Fundora, S. L. R. y Jerez, M. E. (2011). Estimación de área foliar en posturas de mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) en fase de vivero, a partir de las medidas lineales de las hojas. *Cultivos Tropicales*, 32(2), 30–34.
- Cliff, N. (1988). The Eigenvalues-Greater-Than-One Rule and the Reliability of Components. *Psychological Bulletin*, 103(2), 276–279. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.103.2.276>
- Domínguez, B., Martínez-Morales, A. y Alia-Tejagal, I. (2010). Caracterización de la maduración en ecotipos de zapote mamey (*Pouteria sapota*). *Revista Iberoamericana de Tecnología Postcosecha*, 11(2), 122–129.
- Espinosa-Zaragoza, S., Villegas-Monter, Á., Saucedo-Veloz, C., Corrales-García, J., Avendaño-Arrazate, C. H. y Alia-Tejagal, I. (2016). Características de calidad de zapote mamey (*Pouteria sapota* Jacq.) seleccionado en Alpoyaca, Guerrero, México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 7(4), 953–959.
- Gaona-García, A., Alia-Tejagal, I., López-Martínez, V., Andrade-Rodríguez, M., Colinas-León, M. T. y Villegas-Torres, O. (2008). Caracterización de frutos de zapote mamey (*Pouteria sapota*) en el Suroeste del Estado de Morelos. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 14(1), 41–47.
- González, B. R. y Del Amo, R. S. (2012). Frutos mesoamericanos: breve historia de sabores y sinsabores. *Biodiversitas*, 103, 6–11.
- Gower, J. C. (1971). A General Coefficient of Similarity and Some of Its Properties. *Biometrics*, 27(4), 857–874.
- Hernández, V. A. E. (2013). Caracterización morfológica de recursos fitogenéticos. *Revista Bio Ciencias*, 2(3), 113–118.

- Hidalgo, R. (2003). Variabilidad genética y caracterización de especies vegetales. En T. L. Franco y R. Hidalgo (Eds.), *Análisis Estadístico de Datos de Caracterización Morfológica de Recursos Fitogenéticos* (IPGRI, Número 8, pp. 2–26).
- INEGI. (2020). *Instituto Nacional de Estadística y Geografía*. Sistema de consulta/Mapas. <https://www.inegi.org.mx/app/mapas/>
- Kaiser, H. F. (1960). The application of electronic computers to factor analysis. *Educational and Psychological Measurement*, 20(1), 141–151.
- Kassambara, A. y Mundt, F. (2020). *factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses*. <https://cran.r-project.org/package=factoextra>
- Kelley, L. A., Gardner, S. P. y Sutcliffe, M. J. (1996). An automated approach for clustering an ensemble of NMR-derived protein structures into conformationally related subfamilies. *Protein Engineering*, 9(11), 1063–1065. <https://doi.org/10.1093/protein/9.11.1063>
- Maechler, M., Rousseeuw, P., Struyf, A., Hubert, M. y Hornik, K. (2021). *cluster: Cluster Analysis Basics and Extensions*. <https://cran.r-project.org/package=cluster>
- Martínez-Castillo, J., Blancarte-Jasso, N. H., Chepe-Cruz, G., Nah-Chan, N. G., Ortiz-García, M. M. y Arias, R. S. (2019). Structure and genetic diversity in wild and cultivated populations of Zapote mamey (*Pouteria sapota*, Sapotaceae) from southeastern Mexico: its putative domestication center. *Tree Genetics and Genomes*, 15(4), 1–11. <https://doi.org/10.1007/s11295-019-1368-z>
- Moreno-Calles, A. I., Toledo, V. M. y Casas A. (2013). Los sistemas agroforestales tradicionales de México: una aproximación biocultural. *Botanical sciences*, 91(4), 375–398.
- Núñez-Colín, C. A., Alía-Tejacal, I., Villarreal-Fuentes, J. M., Escobedo-López, D., Rodríguez-Núñez, J. R. y Peña-Caballero, V. (2017). Distribution, eco-climatic characterization and potential cultivation zones of mamey sapote in Mexico. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 23(2), 75–88. <https://doi.org/10.5154/r.rchsh.2016.05.014>

- Ricker, M., Siebe, C., Sánchez, S. B., Shimada, K., Larson, B. C., Martínez-Ramos, M. y Montagnini, F. (2000). Optimising seedling management: *Pouteria sapota*, *Diospyros digyna*, and *Cedrela odorata* in a Mexican rainforest. *Forest Ecology and Management*, 139(1–3), 63–77. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00335-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00335-7)
- Rodríguez-Gaytán, M. A., Medina-Urrutia, V. M. y Torres-Morán, M. I. (2021). Genetic variability in mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore y Stearn) based on molecular markers and fruit morphology. *eCUCBA*, 16, 6–11.
- RStudio Team. (2021). *RStudio: integrated development environment for R* (4.1.1). <http://www.rstudio.com>
- Segura, S., Fresnedo, J., Mathuriau, C., López, J., Andrés, J. y Muratalla, A. (2018). The edible fruit species in Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 65(6), 1767–1793. <https://doi.org/10.1007/s10722-018-0652-3>
- SIAP. (2021). *Sistema de Información Agroalimentaria y Pesquera. Producción agrícola municipal y Estatal*. Sistema de Información Agralimentaria de Consulta. <https://www.gob.mx/siap/acciones-y-programas/produccion-agricola-33119>
- Toledo V.M. y Moguel P. (2012). Coffee and sustainability: The multiple values of traditional shaded coffee. *Journal of Sustainable Agriculture* 36(1), 353-377.
- Velázquez, P. K., Alvarado, S. B. y Reyes, M. A. (2015). Historia del mamey *Pouteria sapota*. *Revista Iberoamericana de Ciencias*, 1(1), 55–64.
- Villarreal-Fuentes, J. M., Hernández, E., Pelayo-Zaldivar, C. y Franco-Mora, O. (2015). Caracterización poscosecha de selecciones de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.)H. E. Moore y Stearn) procedentes del soconusco, chiapas. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, 2(5), 217–224.
- Villegas-Monter, A., Escobar-Sandoval, C. M., Arrieta-Ramos, G. y Berdeja-Arbeu, R. (2016). Zapote Mamey [*Pouteria sapota* (Jacq.) Moore y Stearn], diversidad y usos. *Agroproductividad*, 9(4), 47–54.

Ward, J. J. H. (1963). Hierarchical Grouping to Optimize an Objective Function. *Journal of the American Statistical Association*, 58(301), 263–244.

White, D. y Gramacy, R. B. (2012). *maptree: Mapping, pruning, and graphing tree models* (R package version 1.4-7.). <https://cran.r-project.org/package=maptree>

5. CONCLUSIONES GENERALES

La diversidad genética de mamey en la zona del Totonacapan poblano fue moderada ($He = 0.47$) con los cinco loci considerados, rechazando así la hipótesis de una alta diversidad genética.

Se observó que en el Totonacapan se presenta una diferenciación genética moderada entre las poblaciones de mamey $F_{ST} = 0.068$, este nivel de estructuración puede deberse al alto nivel de flujo genético histórico $Nm = 19.35$.

En el método de Evanno se demostró claramente que en el Totonacapan se encontraron dos poblaciones notoriamente diferenciadas: Caxhuacan y Olintla, esto mediante el análisis molecular.

En las pruebas de asignación de individuos (STRUCTURE) se determinó que las poblaciones de Huehuetla, Tuzamapan, Jonotla, Ixtepec, Cuetzalan, Tenampulco y Hueytlalpan no son poblaciones puras genéticamente, sino que son derivadas de las poblaciones ideales (Caxhuacan y Olintla).

Las relaciones genéticas (utilizando los cinco marcadores SSR) observadas en el UPGMA presentaron un agrupamiento general basado en la existencia de 2 grupos. Este patrón de agrupamiento observado está relacionado a los valores de F_{ST} pareados y a los resultados generados por STRUCTURE cuando se consideró la K ideal (2), así como a los resultados del análisis del flujo genético reciente con $K = 2$.

En la Sierra Norte de Puebla en el Totonacapan poblano, se detectó una alta variabilidad morfológica en *P. sapota* donde se diferenciaron ocho conglomerados de mamey, mediante el algoritmo jerárquico acumulativo de Ward y distancias de Gower.

En el análisis de los datos morfológicos los descriptores que más aportaron a la agrupación del análisis de conglomerados fueron los relacionados a la forma, altura y tamaño del árbol, así como el peso, tamaño y forma de la hoja; con relación al fruto el descriptor que más aportó fue la forma del fruto.

6. PERSPECTIVAS

Los resultados de este trabajo son de gran importancia ya que es el primer estudio en el Totonacapan poblano en generar conocimiento sobre la diversidad, estructura, relaciones genéticas y caracterización morfológica de Mamey (*P. sapota*) utilizando marcadores microsátélites SSR y descriptores morfológicos. Estos datos ayudarán a desarrollar programas orientados a designar áreas importantes para la conservación *in situ* de las poblaciones de *P. sapota*. Además, los resultados de este trabajo dan la pauta para generar estudios de calidad de fruto para incorporar a programas de mejoramiento de mamey.

Para conocer mejor las bases genéticas de esta especie y que los planes de conservación de *P. sapota* sean más sólidos, es recomendable realizar trabajos a futuro que contemplen los siguientes aspectos:

1. Se recomienda realizar colectas con un mayor número de poblaciones de todo México.
2. Realizar colectas en poblaciones de todo México para hacer estudios de diversidad, estructura y relaciones genéticas considerando tanto poblaciones silvestres como cultivadas de esta especie, utilizando tecnologías más avanzadas como la DArTseq. La cual desarrolla marcadores como SNPs o Silico-DarT o PAVs.
- 3.- Fomentar estudios de filogeografía, evolución, erosión genética, centros de origen y de domesticación de la especie, puesto que no existe nada con relación a estos temas.
- 4.- Se recomienda realizar también caracterizaciones morfológicas de mamey de utilizando más descriptores morfológicos relacionados con el fruto además de los utilizados en este estudio, así como incrementar el número de muestras.
- 5.- Conociendo la diversidad genética del mamey en el Totonacapan se recomienda generar un programa de mejoramiento genético de acuerdo con el contexto sociocultural y que responda a las necesidades de productores y consumidores.
- 6.- Con base a los resultados de la estructura genética de *P. sapota* se recomienda establecer un programa de conservación para evitar que continúe la erosión genética del frutal en el Totonacapan poblano.