



CONAHCYT
CONSEJO NACIONAL DE HUMANIDADES
CIENCIAS Y TECNOLOGÍAS



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

**CARACTERIZACIÓN GENÉTICA Y AMBIENTAL DE
POBLACIONES SILVESTRES DE PAPAYA (*Carica
papaya* L.) EN SU CENTRO DE ORIGEN**

Tesis que presenta

Pedro Jesús Ruiz Gil

En opción al título de

DOCTOR EN CIENCIAS

(Ciencias Biológicas: **Recursos Naturales**)

Mérida, Yucatán, México

2023

CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE YUCATÁN, A. C.
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS



RECONOCIMIENTO

Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis de **Pedro Jesús Ruiz Gil** titulado "**Caracterización genética y ambiental de poblaciones silvestres de papaya (*Carica papaya* L.) en su centro de origen**", fue realizado en la Unidad de Recursos Naturales, en la línea de investigación Agrobiodiversidad para la sustentabilidad Ecológica y Cultural, en el laboratorio de marcadores moleculares del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. bajo la dirección de la **Dra. Mariana Chávez Pesqueira**, dentro de la opción de Recursos Naturales, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de este Centro.

Atentamente

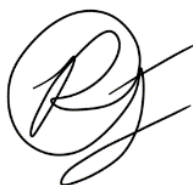


Dra. Cecilia Hernández Zepeda
Directora de Docencia

Mérida, Yucatán, México, a 28 de noviembre de 2023

DECLARACIÓN DE PROPIEDAD

Declaro que la información contenida en la sección de Materiales y Métodos, los Resultados y Discusión de este documento proviene de las actividades de investigación realizadas durante el período que se me asignó para desarrollar mi trabajo de tesis, en las Unidades y Laboratorios del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y que a razón de lo anterior y en contraprestación de los servicios educativos o de apoyo que me fueron brindados, dicha información, en términos de la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, le pertenece patrimonialmente a dicho Centro de Investigación. Por otra parte, en virtud de lo ya manifestado, reconozco que de igual manera los productos intelectuales o desarrollos tecnológicos que deriven o pudieran derivar de lo correspondiente a dicha información, le pertenecen patrimonialmente al Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y en el mismo tenor, reconozco que si derivaran de este trabajo productos intelectuales o desarrollos tecnológicos, en lo especial, estos se registrarán en todo caso por lo dispuesto por la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, en el tenor de lo expuesto en la presente Declaración.



Firma: _____

Pero Jesús Ruiz Gil

Este trabajo se llevó a cabo en la Unidad de (Unidad de Recursos Naturales) del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y forma parte del proyecto titulado: Utilizando genómica del paisaje para evaluar adaptación local en poblaciones silvestres de papaya (*Carica papaya*) en su centro de origen (A1-S-14559 bajo la dirección de la Dra. Mariana Chávez Pesqueira.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Humanidades Ciencias y Tecnología (CONAHCYT) por la beca otorgada al CVU: 774517, la cual permitió realizar mi estudio de posgrado.

Al Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C. (CICY) por abrirme las puertas y darme la oportunidad de realizar mis estudios en sus instalaciones.

A mi asesora de tesis, la Dra. Mariana Chávez Pesqueira por su guía, enseñanza paciencia, tiempo confianza y ayuda otorgada durante la realización de este trabajo.

A mi comité tutorial, a la Dra. Ana Wegier y los Dres. Jaime Martínez y Diego Carmona, por todo el asesoramiento y consejos recibidos. Y de igual forma a los miembros revisores de este trabajo, A las Dras. Ivón Ramírez, Azucena Canto y al Dr. Alejandro Casas, por sus comentarios acertados para la culminación de esta tesis.

Al proyecto, Utilizando genómica del paisaje para evaluar adaptación local en poblaciones silvestres de papaya (*Carica papaya* L.) en su centro de origen, por el financiamiento para la elaboración de esta tesis.

Al Dr. Juan Núñez, la M.C. Valeria Alavez y al M.C. Santiago Rosas, por su colaboración en el artículo producto de esta tesis.

A la técnica del laboratorio de marcadores moleculares de la unidad de Recursos Naturales, Q.F.B. Matilde Ortiz, por siempre ayudarme cuando más lo necesité, todo su valioso asesoramiento técnico y su ardua labor en el laboratorio, al Biol. Néstor Raigoza, por su asesoramiento en el laboratorio y trabajo técnico. A la técnica, Biol. Rosalina Rodríguez, por colaborar en el préstamo de equipos de laboratorio. Y al Técnico Gabriel Dzib por su ayuda y acompañamiento en las salidas de campo.

A Karla Reynoso, por toda su ayuda con trámites, por su carisma y amistad.

A los Dres. José Luis Andrade, Ivón Ramírez y Jaime Castillo, se les aprecia.

A la Biol. Carmen Sainz y al M.C. Alejandro Flores (Q.E.P.D) por ser las primeras personas en impulsarme en el mundo de la Ciencia desde que estudié la licenciatura.

A todo el personal administrativo que labora en el departamento de posgrado, siempre estuvieron dispuestos en ayudar y asesorar en los tramites.

Al técnico M.C. Miguel Herrera de la Unidad de Biotecnología, por su gran apoyo brindado en CICY, en especial en el tiempo de pandemia.

A mi grupo de trabajo, Dra. Mónica Jiménez, M.C. Mauricio Heredia y M.C. Roberto Salazar, por sus comentarios que ayudaban a mejorar en los seminarios de investigación.

A la Dra. Mónica Jiménez, por su ayuda en la obtención en la identificación de genes bajo selección.

Mis más profundos agradecimientos a mis padres, por toda la paciencia y apoyo mientras estaba fuera de casa, Araceli Del Carmen Gil Lorenzo y Pedro Ruiz Ovando, mis hermanas Marisol y Mayra, y mis abuelos maternos y paternos (Q.E.P.D.), Los amo.

A mis compañeros y amigos del CICY en especial a aquellos con los que pude tener una grata y apreciada convivencia durante mi trayectoria en la institución: Julio Salas, Diego, Gerardo Linares, Uri, Maripaz, Gabriela Cerón, Alexis Peña, Eddy Turrent, Karina, Juan A. Mauricio, Claudia, Elia, Mauricio, Roger, Zami, Laura, Lalo e Iván. A mis amigos fuera de CICY, Gabriel García y Karla Pantoja.

LISTA DE PRODUCTOS GENERADOS

Artículos científicos

Ruiz-Gil, P. J., Wegier, A., Alavez, V., Rosas-Plaza, S., Núñez-Farfán, J., & Chávez-Pesqueira, M. (2023). Wild papaya shows evidence of gene flow from domesticated Maradol papaya in Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 1–20. <https://doi.org/10.1007/S10722-023-01568-X/METRICS>

Artículos de divulgación

Ruiz-Gil, P. J. & Chávez-Pesqueira, M. 2021. La importancia de los parientes, el caso de la papaya silvestre (*Carica papaya* L.) como recurso genético. VIII Ecoblog-mx. <https://scme.mx/la-importancia-de-los-parientes-el-caso-de-la-papaya-silvestre-carica-papaya-l-como-recurso-genetico/>

Participaciones en congresos

Ponencia en el VIII Congreso Mexicano de Ecología: “Flujo genético entre plantas domesticadas y silvestres de papaya en su centro de origen”. 22-27 de mayo de 2023

Video en la temática Biodiversidad, conservación, restauración y sustentabilidad en la Reunión Virtual Diálogos Sobre la Ecología: Ante los retos del cambio global: lecciones, avances y oportunidades: “Caracterización ambiental de la papaya silvestre (*Carica papaya* L.) en la Península de Yucatán”. 15-16 de abril de 2021. <https://www.youtube.com/watch?v=rEcWiM51se0&t=9s>

Conferencias

Conferencia magistral en el Congreso Nacional de Genética: “Parientes silvestres: la diversidad genética de la papaya silvestre (*Carica papaya* L.) en su centro de origen”. 24-27 de octubre de 2023

DEDICATORIAS

A mis grandes pilares

Mis padres

Hermanas y sobrinos

Familia

Y a los buenos amigos

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN.....	1
CAPÍTULO I	5
1.1 ANTECEDENTES.....	5
1.2. GENERALIDADES DE LA PAPAYA (<i>CARICA PAPAYA</i> L.)	5
1.2.1. ORIGEN Y DOMESTICACIÓN DE LA PAPAYA.	5
1.2.2. LA PAPAYA (<i>CARICA PAPAYA</i> L.).....	8
1.2.3. DESCRIPCIÓN MORFOLÓGICA DE LA PAPAYA.	14
1.2.4. VISITANTES FLORALES DE LA PAPAYA.....	19
1.2.5. REQUERIMIENTOS CLIMÁTICOS DE LA PAPAYA.....	20
1.3. AMENAZAS A LA DIVERSIDAD GENÉTICA DE LAS POBLACIONES SILVESTRES DE PAPAYA.	21
1.4. EL AMBIENTE COMO FACTOR QUE GENERA ADAPTACIÓN.....	22
1.5. GENÓMICA DEL PAISAJE.....	23
1.5.1. ENFOQUE DE GENÓMICA DEL PAISAJE EN EL ESTUDIO DE LOS PARIENTES SILVESTRES DE LOS CULTIVOS (PSC).....	26
JUSTIFICACIÓN.	27
PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN.....	28
HIPÓTESIS.	28
OBJETIVO GENERAL.	29
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	29

CAPÍTULO II	31
CAPITULO II. WILD PAPAYA SHOWS EVIDENCE OF GENE FLOW FROM DOMESTICATED MARADOL PAPAYA IN MEXICO.....	31
2.1. INTRODUCTION.	32
2.2. MATERIALS AND METHODS.....	35
2.2.1. POTENTIAL DISTRIBUTION MAP.	35
2.2.2. OCCURRENCE DATA.....	35
2.2.3. CLIMATIC VARIABLES.....	37
2.2.4. ECOLOGICAL NICHE MODELING.....	38
2.2.5. SAMPLING FOR GENETIC ANALYSES.....	39
2.2.6. DATA ANALYSES FOR NUCLEAR MICROSATELLITES.....	39
2.2.8. DATA ANALYSES OF CPDNA.	40
2.2.9. TRANSGENE MONITORING.....	41
2.3.1. POTENTIAL DISTRIBUTION MAP.	42
2.3.2. POPULATION STRUCTURE AND NUCLEAR MICROSATELLITE DIVERSITY.....	43
2.3.3. POPULATION STRUCTURE AND CHLOROPLAST DNA DIVERSITY.	48
2.3.4. EVALUATION OF TRANSGENE MONITORING.	53
2.4. DISCUSSION.	53
2.4.1. WILD PAPAYA DISTRIBUTION.....	53
2.4.2. GENETIC DIVERSITY, STRUCTURE AND GENE FLOW IN WILD POPULATIONS OF <i>CARICA PAPAYA</i> IN MEXICO.....	54

2.4.3. GENE FLOW BETWEEN WILD AND DOMESTICATED PAPAYA.....	55
2.4.4. TRANSGENE FLOW MONITORING.	58
2.4.5. CONSERVATION AND MANAGEMENT FOR <i>CARICA PAPAYA</i>	58
CAPÍTULO III	61
GENÓMICA DEL PAISAJE DE LA PAPAYA SILVESTRE (<i>CARICA PAPAYA L.</i>) A LO LARGO DE UN GRADIENTE AMBIENTAL EN LA PENÍNSULA DE YUCATÁN.	61
3.1. INTRODUCCIÓN.	61
3.2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	63
3.2.1. MODELO DE ESTUDIO.	63
3.2.2. COLECTA DE MUESTRAS.	64
3.2.3. EXTRACCIÓN DE ADN Y GENOTIPADO POR SECUENCIACIÓN.	66
3.2.4. ANÁLISIS DE DIVERSIDAD Y ESTRUCTURA GENÉTICA.	66
3.2.5. DETECCIÓN DE <i>LOCI</i> ATÍPICOS (<i>OUTLIERS</i>).....	67
3.2.6. ANÁLISIS DE ASOCIACIÓN GENOTIPO-AMBIENTE (<i>AGA</i>).	68
3.2.8. DETECCIÓN DE GENES CANDIDATOS.	69
3.3. RESULTADOS.	70
3.3.2. ESTRUCTURA Y DIVERSIDAD GENÉTICA DE LA PAPAYA SILVESTRE.	70
3.3.3. DETECCIÓN DE <i>SNP</i> ATÍPICOS (<i>LOCI</i> ATÍPICOS U <i>OUTLIERS</i>).	72
3.3.4. ASOCIACIÓN AMBIENTAL.	74
3.3.5. DETECCIÓN DE GENES CANDIDATOS.	75
3.4. DISCUSIÓN.	82

3.4.1. ESTRUCTURA GENÉTICA, DIVERSIDAD Y FLUJO GENÉTICO DE POBLACIONES SILVESTRES DE PAPAYA EN LA PENÍNSULA DE YUCATÁN.	82
3.4.2. DETECCIÓN DE <i>LOCI</i> BAJO SELECCIÓN (<i>LOCI OUTLIERS</i>).....	84
3.4.3. RELEVANCIA DEL ESTUDIO, IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN.....	85
CAPÍTULO IV	88
DISCUSIÓN, CONCLUSIONES GENERALES Y PERSPECTIVAS.....	88
4.1. DISCUSIÓN GENERAL.....	88
4.2. CONCLUSIONES GENERALES.	93
4.2. PERSPECTIVAS.	94
ANEXOS	121

LISTADO DE FIGURAS

- Figura 1.1.** Árbol de máxima verosimilitud (ML) de accesiones que representan a las 34 especies de Caricaceae Dumort. Los números de los nodos representan el soporte estadístico de las ramas y las letras en las ramas representan: A, África; S, Sur América; C, Centroamérica y México. Tomado de Carvalho y Renner, 2012..... 6
- Figura 1.2.** Plantas silvestres de papaya. (a) Población silvestre de papaya; (b) individuo femenino con frutos inmaduros; (c) Individuo masculino con presencia de inflorescencia. Fotografías: Pedro Ruiz 10
- Figura 1.3.** Distribución puntual de las poblaciones silvestres de papaya. MNE, modelado de nicho ecológico; donde el color rojo muestra las zonas de mayor probabilidad de encontrar la especie, mientras que el color azul oscura representa zonas de nula probabilidad. Tomado de Núñez-Farfán *et al.* 2017 11
- Figura 1.3.** Gradientes ambientales presentes en la península de Yucatán. (a) Representa el gradiente de precipitación de la península (Vidal-Zepeda, 1990). (b) Represente el gradiente de vegetación (CONABIO, 2002). 13
- Figura 1.4.** Flores de papaya silvestre. (a) Flores de un individuo femenino, con frutos inmaduros. (b) inflorescencia de un individuo masculino. Fotografías: Pedro Ruiz 16
- Figura 1.5.** Fenotipos masculinos fructíferos. Fotografías: Pedro Ruiz..... 17
- Figura. 1.6.** Frutos de papaya. (a) Individuo femenino de papaya silvestre con frutos inmaduros; (b) fruto domesticado (papaya variedad Maradol). Fotografías: Pedro Ruiz .. 18
- Figure 1.** a) Wild population of *Carica papaya* showing female individuals with immature fruits, at Yucatan, Mexico. (b) Female flower of wild *C. papaya*. (c) Male inflorescence of wild *C. papaya*. (d) Plantation of *C. papaya* showing immature fruits of the Maradol variety, at Yucatan, Mexico. (e) Hermaphrodite flower of a Maradol papaya. (f) Mature fruit of Maradol papaya. 34
- Figure 2.** Distribution of 106 records (orange dots) of wild *Carica papaya* in Mexico..... 37
-

Figure 3. (a) Climatic suitability map of wild *Carica papaya* in Mexico. The red color shows the areas with the highest climatic suitability for the species, while the light blue shows the areas with low climatic suitability; white color shows the areas with zero climatic suitability. (b) Binary map of the presence (green)/absence (white) of wild *C. papaya* in Mexico..... 43

Figure 4. The six and four evolutionary units inferred from Geneland (a) and STRUCTURE (b) using nuclear microsatellites from wild *Carica papaya* in Mexico. In (a), blue triangles: North-Gulf unit; purple triangles: Isthmus-Gulf unit; orange triangles: South-Pacific unit; pink triangles: Yucatan Peninsula unit; lilac triangles: Western Yucatan Peninsula unit; green triangles: North-Pacific unit. Black squares correspond to the cultivated. In (b), STRUCTURE plot showing the four evolutionary units ($\Delta K = 4$) for wild and domesticated *C. papaya*. The colored bar at the top corresponds to the evolutionary units found in Geneland..... 45

Figure 5. Heatmap of pairwise genetic differentiation (R_{ST} and N_{ST}) values (lower part) and number of migrants per generation (Nm) (upper part) among wild evolutionary units and domesticated papaya using two molecular markers: (a) Genetic differentiation (R_{ST}) and number of migrants per generation (Nm), using six nuclear microsatellites for six wild evolutionary units and domesticated papaya; (b) genetic differentiation (N_{ST}), and number of migrants per generation (Nm), for the *psbA-trnH* marker in three genetic groups and domesticated papaya. The colors indicate R_{ST} , N_{ST} or Nm values ranging from lower values (green) to higher values (red). IG, Isthmus-Gulf unit; NG, North-Gulf unit; YP, Yucatan Peninsula; WYP, Western Yucatan Peninsula unit; SP, South-Pacific unit; NP, North-Pacific unit; Dom, domesticated. 46

Figure 6. Recent migration rates ($m \pm$ s.d.) between source and recipient populations of wild papaya in Mexico. The arrows show the direction of gene flow between evolutionary units. Only m values higher than 0.01 are shown; the thicker arrows indicate higher values of m . The NP unit does not show connections due to low values of m ($m < 0.01$). The color of each circle represents the inferred evolutionary unit of Geneland using nuclear microsatellites. Letters inside the circles represent the abbreviation of the evolutionary units: IG, Isthmus-Gulf unit; NG, North-Gulf unit; YP, Yucatan Peninsula; WYP, Western Yucatan Peninsula unit; SP, South-Pacific unit; NP, North-Pacific unit. 47

Figure 7. Evolutionary units inferred from Geneland using the *psbA-trnH* chloroplast region for wild papaya in its distribution in Mexico. Blue triangles: Group1; yellow triangles: Group2; purple triangles: Group3..... 50

Figure 8. 68 Haplotype network for the *psbA-trnH* chloroplast region of wild *Carica papaya* in its distribution in Mexico. The size of the circles is proportional to the frequency of each haplotype. Black dots represent unsampled haplotypes. Each section, size and color of haplotypes (pies) are proportional to the representation of the evolutionary units inferred from Geneland using (a) nuclear microsatellites (as in Figure 4a), and (b) *psbA-trnH* chloroplast region (as in Figure 7)..... 52

Figura 3.1. (a) Población silvestre de papaya de la península de Yucatán que muestra individuos femeninos y masculinos. (b) Inflorescencias masculinas de papaya silvestre. (c) Flor femenina y frutos inmaduros de papaya silvestre. Fotos: Pedro Ruiz 64

Figura 3.2. Distribución de los 15 sitios de colecta de papaya silvestre en la península de Yucatán. Los triángulos representan los sitios de la zona con menos precipitación; los cuadrados representan los sitios de la zona con precipitación intermedia, y los círculos representan los sitios de la zona de mayor precipitación. 65

Figura 3.3. Estructura poblacional de la papaya silvestre de la península de Yucatán. (a) Resultado de sNMF que indica la proporción genómica asignada a cada población. (b) El mapa representa la península de Yucatán y los sitios muestreados de papaya silvestre, los gráficos circulares representan el valor del coeficiente de ancestría para cada sitio con valor $K = 3$. Los triángulos representan los sitios de la zona con menos precipitación; los cuadrados representan los sitios de la zona con precipitación intermedia, y los círculos representan los sitios de la zona de mayor precipitación. 71

Figura 3.4. Detección de SNP atípicos. (a) Gráfico obtenido de los resultados de BayeScan a partir de la prueba de F_{ST} de valores atípicos con base en 15 sitios de papaya silvestre en la península de Yucatán. Los 204 SNP atípicos superaron el $\log_{10}(q\text{-value}) < -2$. Los valores de $\log_{10}(q\text{ value}) = -4$ tenían $q = 0$ y se truncaron en -4 . La línea representa el límite $FDR = 0.01$. (b) Gráfico obtenido de los resultados de Arlequin a partir de valores de F_{ST} específicos de cada locus frente a la heterocigosidad del modelo de

islas jerárquico. Los SNP fuera de la línea roja indica el cuantil del 1% para la detección de valores atípicos, que contiene los 554 SNP atípicos. (c) Diagrama de Venn que muestra el número de SNP atípicos detectados y compartidos con los tres análisis empleados, BayeScan, Arlequín y LFMM. 73

Figura 3.5. SNP asociados a variables de temperatura (Bio1, Bio2 y Bio7) y precipitación (Bio13, Bio14 y Bio15) en modelos mixtos de factores latentes (LFMM) en papaya silvestre de la península de Yucatán. Los puntos verdes son SNP significativamente asociados con las variables bioclimáticas en $K = 3$ ($|Z| > 3$ y $p\text{-value} < 0.001$). Los SNP se organizan en orden según la posición en el genoma de *Carica papaya*. Bio1, temperatura media anual; Bio2, rango medio diurno; Bio7, rango anual de temperatura; Bio13, precipitación del mes más húmedo; Bio14, precipitación del mes más seco; Bio15, estacionalidad de la precipitación. 74

INDICE DE TABLAS

Table 1. Genetic diversity estimators for six nuclear microsatellites in six evolutionary units and the domesticated group of papaya in Mexico. n = number of individuals per evolutionary units, $\%P$ = polymorphic loci percentage, A = allele number, H_o = observed heterozygosity, H_E = expected heterozygosity. Standard deviation is indicated in parentheses. 48

Table 2. Genetic diversity estimators for the *psbA-trnH* marker in three wild genetic groups and the domesticated group in Mexico. n = number of individuals per genetic groups, h = number of haplotypes, S = polymorphic sites, Hd = haplotype diversity, π = nucleotide diversity. Standard deviation is indicated in parentheses. 51

Table 3. Pools of *Carica papaya* DNA analyzed and number of positive samples for the three transgenes analyzed. n pools = number of pools analyzed by type of sample; n individuals = number of individuals by pools; + means positive samples. 53

Tabla 3.1. Sitios de colecta, tamaño de muestra (n), coordenadas geográficas (latitud y longitud), rango de precipitación (mm) de los 15 sitios de colecta de papaya silvestre en la península de Yucatán. 65

Tabla 3.2. Estimadores de diversidad genética neutral de las poblaciones silvestres de papaya detectadas y de la península de Yucatán.	72
Tabla 3.3. Número de SNP detectados a diferentes variables bioclimáticas detectados con el modelo mixto de factores latentes asociados.	75
Tabla 3.4. Resumen de los 24 <i>loci</i> (SNPs) adaptativos putativos identificados mediante el LFMM y BayeScan y Arlequin que muestran asociaciones con variables ambientales. ...	76
Tabla 3.5. <i>Loci</i> compartidos por los tres métodos empleados (BayeScan, Arlequin y LFMM) y los genes candidatos que fueron identificados mediante Blastn en los genomas de referencia de <i>Carica papaya</i>	79

RESUMEN

Las poblaciones silvestres de papaya (*Carica papaya* L. Caricaceae) tienen un origen mesoamericano y se cree que la domesticación de la especie ocurrió en esta región. Actualmente, en Mesoamérica, las poblaciones silvestres de papaya coexisten con su contraparte domesticada. Esto puede permitir el flujo genético entre ambos tipos de plantas (silvestres y domesticadas). En México, las poblaciones silvestres de papaya se distribuyen ampliamente en las tierras bajas de las zonas tropicales del país, distribuyéndose en diferentes condiciones ambientales, lo cual podría llevar a la adaptación de las poblaciones a ambientes particulares. Sin embargo, amenazas como el flujo genético proveniente de los cultivos hacia las poblaciones silvestres, así como la introducción de organismos genéticamente modificados, podrían poner en riesgo la diversidad genética de las poblaciones silvestres. En esta tesis, se evaluó la distribución potencial de la papaya silvestre y analizamos la diversidad y estructura genética, para identificar las unidades evolutivas y posibles eventos de flujo genético dentro del complejo silvestre-domesticado de la papaya en toda su distribución en México, incluyendo plantas domesticadas convencionales y transgénicas (capítulo II). Por otro lado, se utilizaron herramientas de la genómica del paisaje para buscar regiones genómicas bajo selección en poblaciones silvestres de papaya a lo largo de un gradiente ambiental en la península de Yucatán, (capítulo III). En los resultados del capítulo II se muestra por primera vez la distribución potencial de la papaya silvestre en México, la cual muestra una idoneidad climática para las regiones tropicales de la costa del Pacífico, el Golfo de México y la península de Yucatán. Además, se identificaron grandes unidades evolutivas para las plantas silvestres y evidencias de flujo genético desde las plantaciones de papaya hacia las unidades silvestres, siendo las unidades silvestres cercanas a zonas de mayor presencia de cultivos, las que mostraron una menor diversidad genética. No se encontró evidencia de la presencia de transgenes en poblaciones silvestres y plantaciones de papaya. Los resultados del capítulo III mostraron que la península de Yucatán contiene tres grupos genéticos de papaya silvestre con niveles de diversidad genética moderados. Además, se lograron identificar regiones genómicas asociadas a variables de temperatura y precipitación, y se identificaron genes que pueden estar relacionados a la adaptación a condiciones secas, lo cual podría ser de mucha utilidad para el mejoramiento del cultivo.

En conjunto, los resultados de esta tesis, proporcionan información necesaria para el conocimiento de la distribución, diversidad y estructura genética y adaptación de las poblaciones de papaya silvestre en México; la cual es básica para mejorar las estrategias de manejo y conservación de la papaya en su centro de origen, domesticación y diversificación.

ABSTRACT

The wild populations of papaya (*Carica papaya* L. Caricaceae) have a Mesoamerican origin and it is believed that the domestication of the species occurred in this region. Currently, in Mesoamerica, wild populations of papaya coexist with their domesticated counterpart. This may allow gene flow between the two types of plants (wild and domesticated). In Mexico, wild populations of papaya are widely distributed in the tropical lowlands of the country, distributed in different environmental conditions, which could lead to the adaptation of populations to particular environments. However, threats such as gene flow from crops to wild populations, as well as the introduction of genetically modified organisms, could put genetic diversity at risk. In this thesis, we evaluated the potential distribution of wild papaya and analyzed genetic diversity and structure to identify evolutionary units and possible gene flow events within the wild-domesticated papaya complex throughout its distribution in Mexico, including conventional and transgenic domesticated plants (Chapter II). On the other hand, landscape genomics tools were used to search for genomic regions under selection in wild papaya populations along an environmental gradient in the Yucatan Peninsula (Chapter III). The results of Chapter II show, for the first time, the potential distribution of wild papaya in Mexico, which shows a climatic suitability for the tropical regions of the Pacific coast, the Gulf of Mexico and the Yucatan Peninsula. In addition, large evolutionary units were identified for wild plants and evidence of gene flow from papaya plantations to wild units, being the wild units close to areas with greater presence of crops, those that showed less genetic diversity. No evidence was found of the presence of transgenes in wild populations and papaya plantations. The results of Chapter III showed that the Yucatan Peninsula contains three genetic groups of wild papaya with moderate levels of genetic diversity. In addition, genomic regions associated with temperature and precipitation variables were identified, and genes that may be related to adaptation to dry conditions were identified, which could be very useful for crop improvement. As a whole, the results of this thesis provide necessary information for the knowledge of the distribution, diversity, genetic structure and adaptation of wild papaya populations in Mexico, which is basic for improving management and conservation strategies for papaya in its center of origin, domestication and diversification.

INTRODUCCIÓN

La papaya (*Carica papaya* L.) es una especie perteneciente a la familia Caricaceae, y es la única del género *Carica*. Se estima que esta se originó hace aproximadamente 25 millones de años en alguna zona de Mesoamérica (Carvalho y Renner, 2012). En esta región se encuentran coexistiendo poblaciones silvestres y conjunto de plantas domesticadas (Chávez-Pesqueira y Núñez-Farfán, 2017). Como cultivo, es una especie de gran importancia económica (Evans *et al.*, 2012), siendo la cuarta fruta tropical más producida en el mundo (FAO, 2022), siendo México uno de los principales países productores y el principal exportador de este fruto en el mundo (FAO, 2022; FAOSTAT, 2018).

Las poblaciones silvestres de papaya tienen una gran importancia ecológica ya que es una especie pionera en el proceso de regeneración de los bosques tropicales y subtropicales, siendo una fuente importante de alimento para diversas especies de aves, insectos, mamíferos y microorganismos (Chávez-Pesqueira y Núñez-Farfán, 2016; Chávez-Pesqueira *et al.*, 2014; Núñez-Farfán y Dirzo, 1988; Martínez-Ramos, 1985). Además, es considerada como un recurso genético importante pues su diversidad genética es alta (Ruiz-Gil *et al.*, 2023; Chávez-Pesqueira y Núñez-Farfán, 2016), lo que podría ayudar en el en el mejoramiento genético de las variedades domesticadas de esta especie.

Las poblaciones silvestres de papaya se enfrentan a diversas amenazas, como la rápida y continua pérdida del hábitat natural, así como, la fragmentación del mismo causado por el cambio del uso del suelo (Goettsch *et al.*, 2021; Chávez-Pesqueira *et al.*, 2014; Wright, 2010; Sala *et al.*, 2000). Esto ocasiona impactos negativos como la disminución de su diversidad genética y la reducción de la dispersión de polen y semillas, promoviendo un aumento en el grado de la endogamia y repercusiones en el tamaño efectivo de la población. Lo anterior podría incrementar el riesgo de extinción local de las poblaciones silvestres (Chávez-Pesqueira *et al.*, 2014; Brown *et al.*, 2012). Por otra parte, el flujo génico entre poblaciones domesticadas y silvestres podría modificar la funcionalidad ecológica y biológica de las plantas silvestres en el ecosistema, representando otra amenaza (Ellstrand *et al.*, 2003). Así mismo, varios estudios han revelado que las plantas domesticadas de papaya presentan una baja diversidad genética

(Ruiz-Gil *et al.*, 2023; Brown *et al.*, 2012; de Oliveira *et al.*, 2010; Eustice *et al.*, 2008; Ocampo *et al.*, 2007; Kim *et al.*, 2002; Van Droogenbroeck *et al.*, 2002). Este patrón posiblemente se debe a un efecto fundador asociado a la domesticación y a las sucesivas rondas de selección artificial y mejoramiento (Chávez-Pesqueira y Núñez-Farfán, 2017; Brown *et al.*, 2012; Eustice *et al.*, 2008).

Dado que las poblaciones silvestres y domesticadas de papaya pertenecen a la misma especie (Chávez-Pesqueira y Núñez-Farfán, 2017; Carvalho y Renner, 2012), la ocurrencia de eventos de flujo genético entre ambas formas, podría ocasionar reducción de la diversidad genética de aquellas poblaciones silvestres más cercanas a los cultivos (Ellstrand *et al.*, 2003). Una baja diversidad genética puede incrementar la vulnerabilidad de las plantas a los efectos de los factores bióticos y abióticos, tales como las plagas y enfermedades o a los cambios ambientales ocasionados por el efecto del cambio climático (de Oliveira *et al.*, 2010). Una alternativa para aumentar la variabilidad genética de los cultivos, es utilizar a los parientes silvestres de los cultivos (PSC) en los programas de fitomejoramiento, al ser estos reservorios naturales de diversidad genética. El aumento de la diversidad genética de los cultivos podría disminuir el impacto de la reducción de la diversidad genética en los PSC debido al flujo genético proveniente de los cultivos, sin embargo, la incorporación de alelos silvestres al acervo domesticado podría traer consigo caracteres no deseables para el productor, como la disminución del tamaño del fruto o cambios en el sabor del mismo (Papa y Gepts, 2003; Bartsch *et al.*, 1999; Slatkin, 1987).

A pesar de la gran importancia de los parientes silvestres, poco se sabe de muchos de ellos. Herramientas genéticas como los marcadores moleculares, así como aquellas que combinan información espacial, climática, las cuales pueden detectar señales de variación que puede estar relacionadas a la adaptación de las poblaciones a las condiciones ambientales locales donde habitan (adaptación local) (Li *et al.*, 2017; Rellstab *et al.*, 2015).

El objetivo general de este trabajo consistió en analizar la distribución de la variación genética de la papaya silvestre, así como, identificar regiones genómicas asociadas a presiones ambientales diferenciales. Para responder a esto, se generó información sobre las áreas potenciales donde se distribuye la papaya silvestre, así como, la estimación de su diversidad y estructura genética en toda el área de distribución de la

especie en México. Asimismo, se evaluó el efecto del flujo genético en el complejo silvestre-domesticado de la papaya. Finalmente, en la península de Yucatán, área con la mayor idoneidad ambiental para la especie en su forma silvestre y que presenta un gradiente de precipitación muy marcado, con el uso de herramientas de genómica del paisaje. se obtuvo información acerca de su diversidad y estructura genética, así como, la identificación de regiones genómicas bajo selección ambiental.

CAPÍTULO I**1.1 ANTECEDENTES.****1.2. Generalidades de la papaya (*Carica papaya* L.).****1.2.1. Origen y domesticación de la papaya.**

La papaya es miembro de la familia Caricaceae Dumort., y es la única especie del género *Carica* L., así como la especie económicamente más importante de la familia (Carvalho y Renner, 2012). La familia Caricaceae se originó en África y su dispersión hacia Centroamérica ocurrió posiblemente por vegetación acarreada por corrientes marinas hace aproximadamente 35 millones de años (Carvalho y Renner, 2012). Posteriormente, los miembros de esta familia se dispersaron desde Centroamérica hacia Suramérica hace 27-19 millones de años, posiblemente debido a la aparición del Istmo de Panamá (Carvalho y Renner, 2012). Actualmente, la familia Caricaceae se encuentra conformada por seis géneros: *Carica* Linneo, *Jarilla* Rusby, *Horovitzia* Badillo, *Jacaratia* Endlicher, *Vasconcella* Saint-Hilaire, y *Cylicomorpha* Urban, siendo este último el género que se originó y se distribuye en África (Badillo, 2000, 1993).

Estudios filogenéticos señalan que la papaya pertenece a un pequeño clado que está restringido a México, Guatemala y el Salvador (Figura 1.1), y está conformado por cinco especies: *Carica papaya* L., *Jarilla chocola* Standley, *J. heterophylla* (Cerv. ex La Llave) Rusby, *J. nana* (Benth.) McVaugh y *Horovitzia cnidoscoloides* (Lorence y R. Torres) V.M. Badillo (endémico de Oaxaca) (Carvalho y Renner, 2014, 2012).

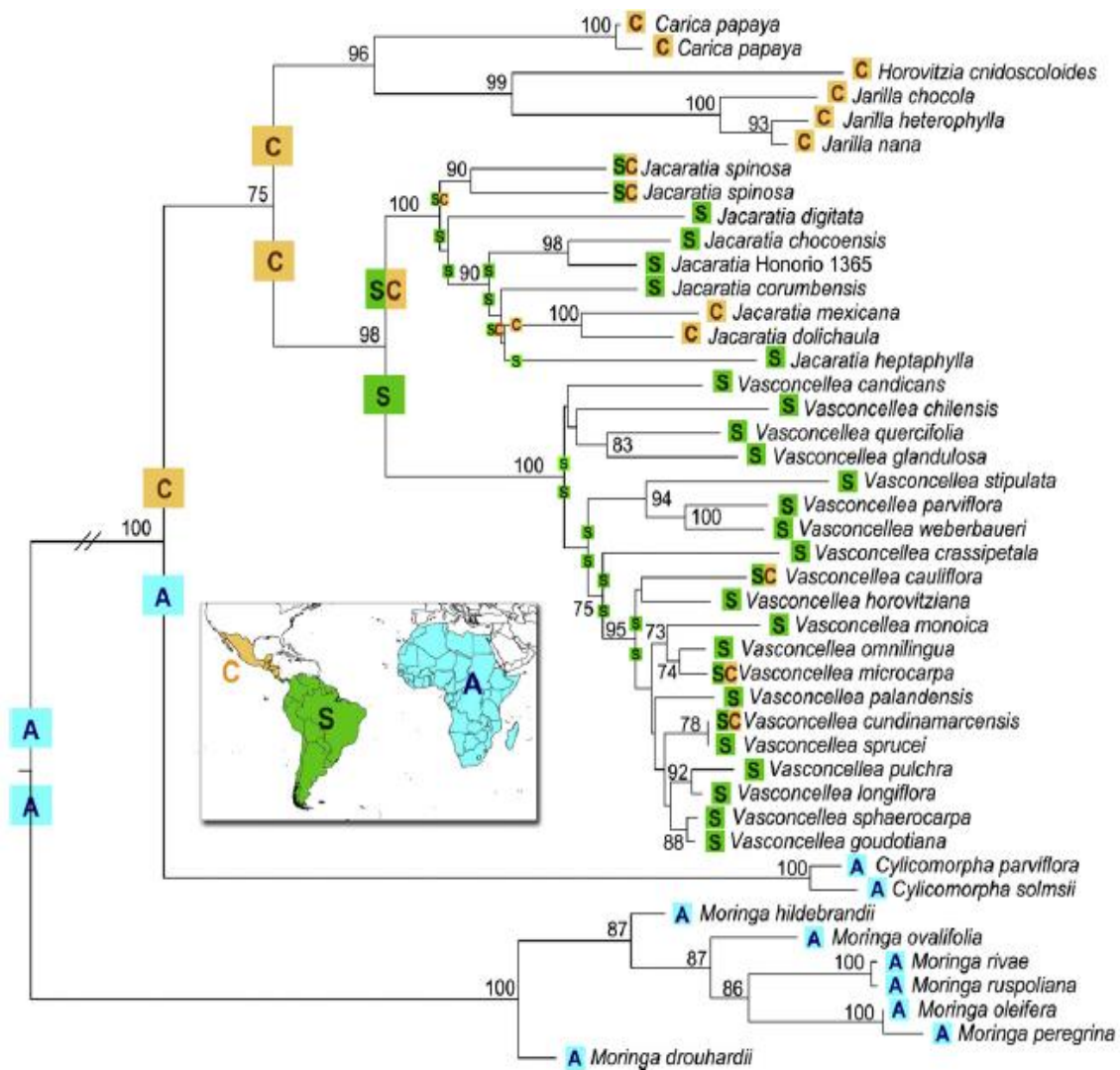


Figura 1.1. Arbol de máxima verosimilitud (ML) de accesiones que representan a las 34 especies de Caricaceae Dumort. Los números de los nodos representan el soporte estadístico de las ramas y las letras en las ramas representan: A, África; S, Sur América; C, Centroamérica y México. Tomado de Carvalho y Renner, 2012.

Se ha hipotetizado que el centro de origen y de domesticación de la papaya es Mesoamérica (Vavilov, 1987; Harlan, 1971). Sin embargo, no existe información arqueológica que respalde este hecho (Fuentes y Santamaría, 2014) como en otras especies; sin embargo, existen otro tipo de evidencias que respaldan esta hipótesis. Por ejemplo, la amplia presencia de poblaciones silvestres documentada en México y Centroamérica (Chávez-Pesqueira y Núñez-Farfán, 2016; Chávez-Pesqueira *et al.*, 2014;

Fuentes y Santamaría 2014; Ocampo *et al.*, 2007), así como su uso y cultivo en esa área desde antes de la llegada de los españoles (Larqué-Saavedra, 2016; Fuentes y Santamaría, 2014; Colunga-GarcíaMarín y Zizumbo-Villarreal, 2004). También, existe evidencia filogenética que apoya un origen mesoamericano, debido a que el género *Carica* L. se encuentra más cercanamente relacionado con los géneros *Jarilla* Rusby (endémicos de México y Guatemala) y *Horovitzia* Badillo (endémico de México), que con los géneros suramericanos (Carvalho y Renner, 2012).

Es común inferir que los valores más altos de variación genética se encontrarán en los centros de origen de los PSC (Gepts y Papa, 2003). En el caso de la papaya, la zona sur de México presenta altos niveles de diversidad genética, constituyendo un gran reservorio genético y el posible centro de origen de la especie (Chávez-Pesqueira y Núñez-Farfán, 2016). En contraste, se ha reportado bajo niveles de diversidad genética en variedades de papaya domesticada en comparación con las poblaciones silvestres, probablemente ocasionados por el proceso de domesticación (Ruiz-Gil *et al.*, 2023; Brown *et al.*, 2012; Van De Wouw *et al.*, 2010; Ocampo *et al.*, 2007). Por último, aunque no existe mucha información sobre la domesticación de la papaya (Fuentes y Santamaría, 2014), evidencia histórica sugiere que su uso se remonta a las culturas prehispánicas mesoamericanas. (Larqué-Saavedra, 2016; Miller, 1989) y existen diferentes estudios que incluyen a la papaya en la lista de plantas que los mayas usaban en su sistema de agricultura, recibiendo el nombre “puut” en maya (Colunga-GarcíaMarín y Zizumbo-Villarreal, 2004; De Oviedo, 1959; Teran y Rasmussen, 1995), proponiendo a Mesoamérica como el probable centro de domesticación, posiblemente en el área maya (Fuentes y Santamaría, 2014).

La papaya era utilizada principalmente por sus frutos, pero también por la enzima papaína, la cual era usada por los mayas como ablandador de carne, conocimiento que posteriormente fue llevado a Europa después de la colonización española (Larqué-Saavedra, 2016). Se ha propuesto que durante la conquista de México, la papaya se cultivaba desde el sur de México hasta el Istmo de Panamá, donde era conocida como olocotón (Storey *et al.*, 1986). Durante el siglo XVI los españoles distribuyeron individuos domesticados de papaya de México y Centroamérica hacia otras partes del mundo (Fuentes y Santamaría, 2014). Después fue introducida en la región que hoy es Haití y

Santo Domingo en 1521, donde adquirió el nombre de ababai, término que derivó en papaia, papia, papeya y finalmente se transformó en el nombre de papaya (Chávez-Pesqueira y Núñez-Farfán, 2017). El cultivo se distribuyó rápidamente hacia otras áreas, como Jamaica, donde recibió el nombre de pawpaw; a Cuba, en donde es conocida como fruto bomba; Venezuela, donde se le conoce como lechosa; en Brasil, donde recibió el nombre de mamão y en Argentina, donde se le conoce como mamón (Chávez-Pesqueira y Núñez-Farfán, 2017; Storey *et al.*, 1986). Posteriormente, ésta fue llevada fuera del continente americano alrededor del año 1526, donde sufrió una rápida expansión por las zonas tropicales del mundo, ocasionando la aparición de diferentes variedades locales (Manshardt, 2014).

Durante el proceso de domesticación de la papaya, se han modificado ciertos caracteres morfológicos y fisiológicos (síndromes de domesticación) en comparación con su ancestro silvestre (Paz y Vázquez-Yanes, 1998). Por ejemplo, se conocen tres tipos sexuales de papaya: plantas con flores femeninas, masculinas y hermafroditas, sin embargo, en las poblaciones silvestres, la mayoría de las plantas son dioicas (individuos femeninos o masculinos), siendo este su posible estado ancestral (VanBuren *et al.*, 2015), En las papayas domesticadas se pueden encontrar plantas hermafroditas y dioicas también (Chávez-Pesqueira *et al.*, 2014; Carvalho y Renner, 2012). Otras características que forman parte del síndrome de domesticación de esta especie son: el gigantismo del fruto, el incremento en la cantidad de pulpa, reducción en el número de frutos producidos en plantas domesticadas (Fuentes y Santamaría, 2014), así como, cambios en la morfología y fisiología de las semillas las cuales son de mayor tamaño en las plantas domesticadas y presentan menos requerimientos para germinar (Paz y Vázquez-Yanes, 1998).

1.2.2. La papaya (*Carica papaya* L.).

Actualmente, la papaya (*Carica papaya* L.) es cultivada en diferentes países en las zonas tropicales y subtropicales del mundo (FAO, 2022; FAOSTAT, 2018; Kim *et al.*, 2002). La papaya domesticada es una de las frutas tropicales más producidas a nivel mundial (FAO, 2022). En el año 2018 alcanzó una producción estimada de 13.6 millones de toneladas (FAO, 2020), siendo México el tercer país productor con más de un millón de toneladas de fruta (FAOSTAT, 2018; SIAP, 2018), asimismo es el principal país exportador de papaya

en el mundo (FAO, 2022). En México, la papaya se cultiva en 19 estados, siendo los principales productores Oaxaca, Colima, Chiapas, Veracruz y Michoacán (SIAP, 2018). En condiciones de cultivo, las plantas de papaya son altamente productivas entre los primeros dos a tres años (Jiménez *et al.*, 2014), posteriormente, el cultivo es renovado para evitar bajos rendimientos ocasionados principalmente por el daño de plagas y enfermedades (Teixeira *et al.*, 2007).

La papaya silvestre (Figura 1.2), se distribuye desde el límite tropical norteño de México hasta el sur de Nicaragua (Núñez-Farfán *et al.*, 2017; Fuentes y Santamaría, 2014; Carvalho y Renner, 2012), por lo que es considerada una especie eminentemente mesoamericana. En México, las poblaciones silvestres de papaya se encuentran asociadas a los bosques tropicales húmedos y subhúmedos (Chávez-Pesqueira y Núñez-Farfán 2016; Paz y Vázquez-Yanes 1998), siendo las áreas con mayor presencia de esta especie los estados cercanos a la costa del Pacífico, el Golfo de México y la península de Yucatán (Ruiz-Gil *et al.*, 2023; Chávez-Pesqueira y Núñez-Farfán, 2016, Figura 1.3). Las poblaciones silvestres de papaya se distribuyen en zonas con altitudes que pueden ir desde el nivel del mar hasta un poco más de 1000 msnm, y en general se encuentran en zonas de claros de vegetación, zonas perturbadas, orillas de caminos, e inclusive en cañadas, en zonas donde reciben grandes cantidades de luz (Núñez-Farfán *et al.*, 2017).

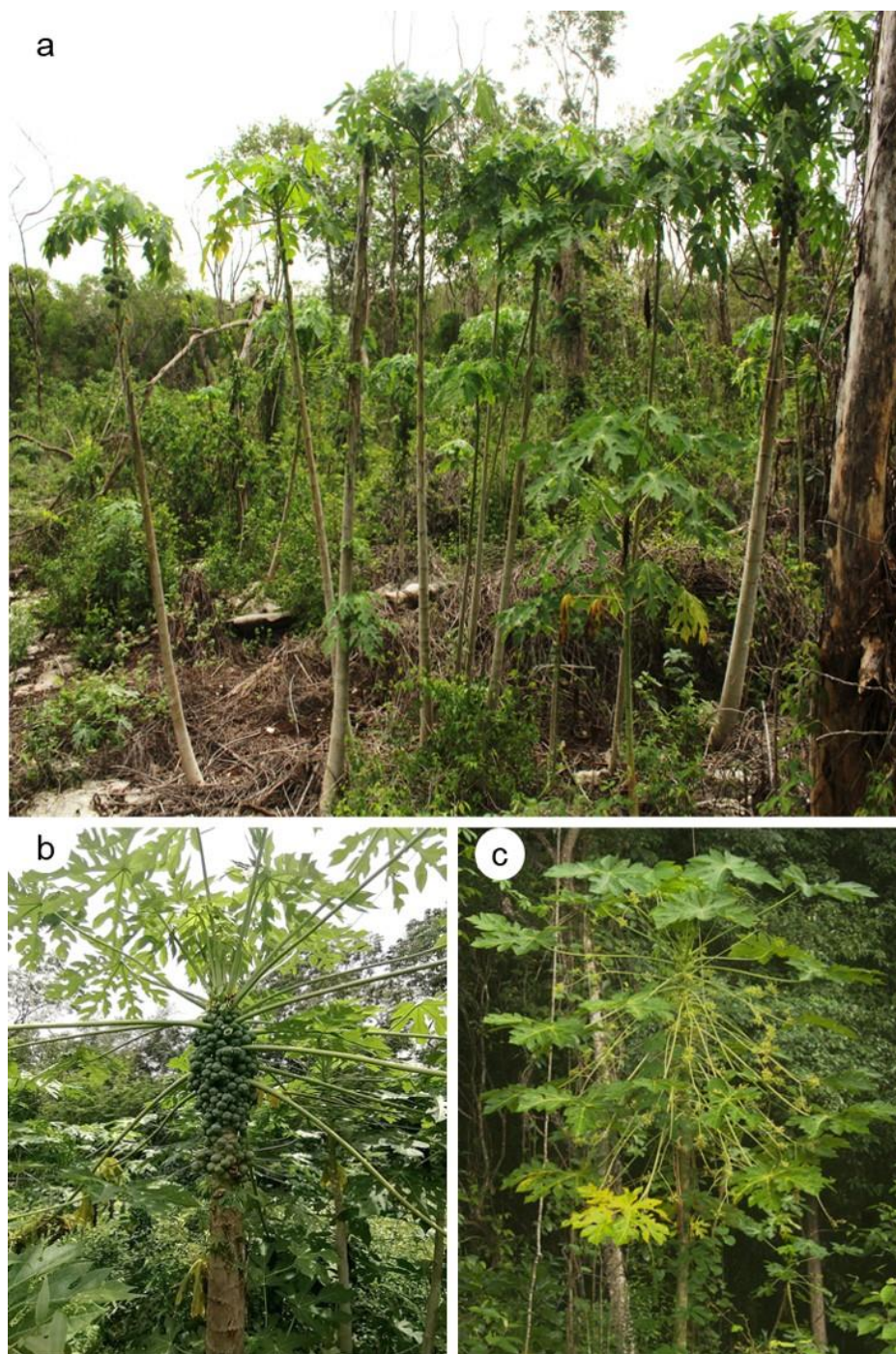


Figura 1.2. Plantas silvestres de papaya. (a) Población silvestre de papaya; (b) individuo femenino con frutos inmaduros; (c) Individuo masculino con presencia de inflorescencia. Fotografías: Pedro Ruiz

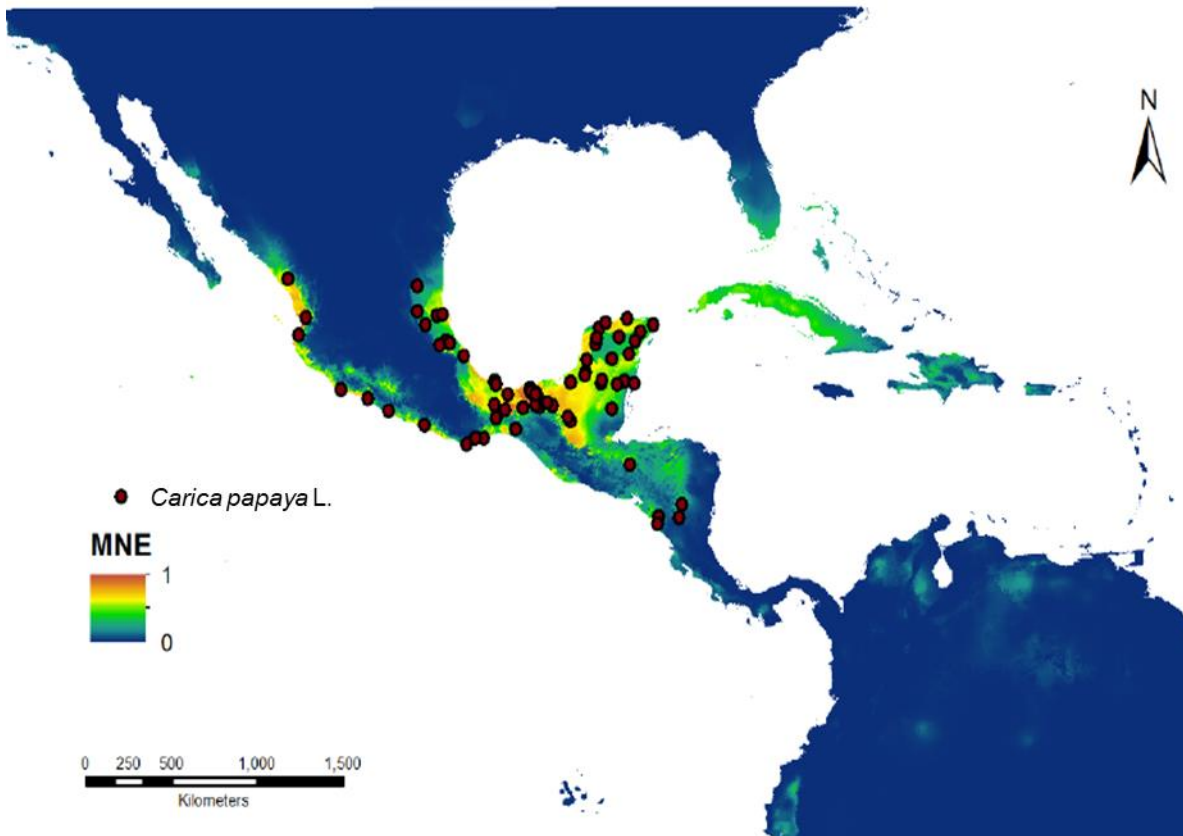


Figura 1.3. Distribución puntual de las poblaciones silvestres de papaya. MNE, modelado de nicho ecológico; donde el color rojo muestra las zonas de mayor probabilidad de encontrar la especie, mientras que el color azul oscura representa zonas de nula probabilidad. Tomado de Núñez-Farfán *et al.* 2017

Las plantas silvestres que se distribuyen cerca del Golfo de México, se encuentran asociadas a climas más húmedos, con precipitaciones que van de los 800 mm a 4000 mm anuales, mientras que las poblaciones pertenecientes a las tierras bajas del Pacífico se distribuyen en condiciones de menor humedad, con precipitaciones anuales de 800 a 1500 mm (Núñez-Farfán *et al.*, 2017). Las poblaciones silvestres de papaya que se distribuyen en la península de Yucatán, se distribuyen en un gradiente ambiental muy marcado (Figura 1.3), donde las condiciones más secas (precipitaciones menores a los 800 mm anuales) se encuentran al noroeste del estado de Yucatán, mientras que las condiciones más húmedas (>1200 mm anuales) se distribuyen en el centro y sur de Quintana Roo y extremo del poniente de Campeche. Las condiciones ambientales intermedias se encuentran en la parte media de la Península donde existe una

precipitación media anual de 800 a 1200 mm (Bautista y Palacio, 2011; Orellana-Lanza *et al.*, 2009; Figura 1.4a). Este gradiente de precipitación también determina el tipo de vegetación en las distintas áreas de la región; por ejemplo, en el noreste predomina la selva baja caducifolia, en la parte media la selva mediana subcaducifolia, en la parte del Este, la selva mediana subperennifolia y en el Sureste predomina la selva alta subperennifolia (Carnevali *et al.*, 2010; Figura 1.4b). Además, las poblaciones silvestres de papaya se distribuyen en suelos que se caracterizan por ser pocos profundos con material parental expuesto, como los rendzinas y los litosoles (Bautista y Palacio, 2011).

Las poblaciones silvestres de papaya representan elementos importantes a considerar en las estrategias de restauración ecológica de los bosques tropicales y para los servicios ecológicos que ofrecen a los diversos organismos con los que habitan, como aves, insectos y algunos mamíferos; esta especie tiene un gran potencial para reforestar áreas de selva con algún grado de disturbio (OGTR, 2003). Además, por su alta diversidad genética y amplia distribución, las poblaciones silvestres de papaya constituyen un recurso genético importante para el posible mejoramiento de variedades domesticadas de la especie (Zhang *et al.*, 2017; Chávez-Pesqueira y Núñez-Farfán, 2016; Chávez-Pesqueira *et al.*, 2014; Qi *et al.*, 2014).

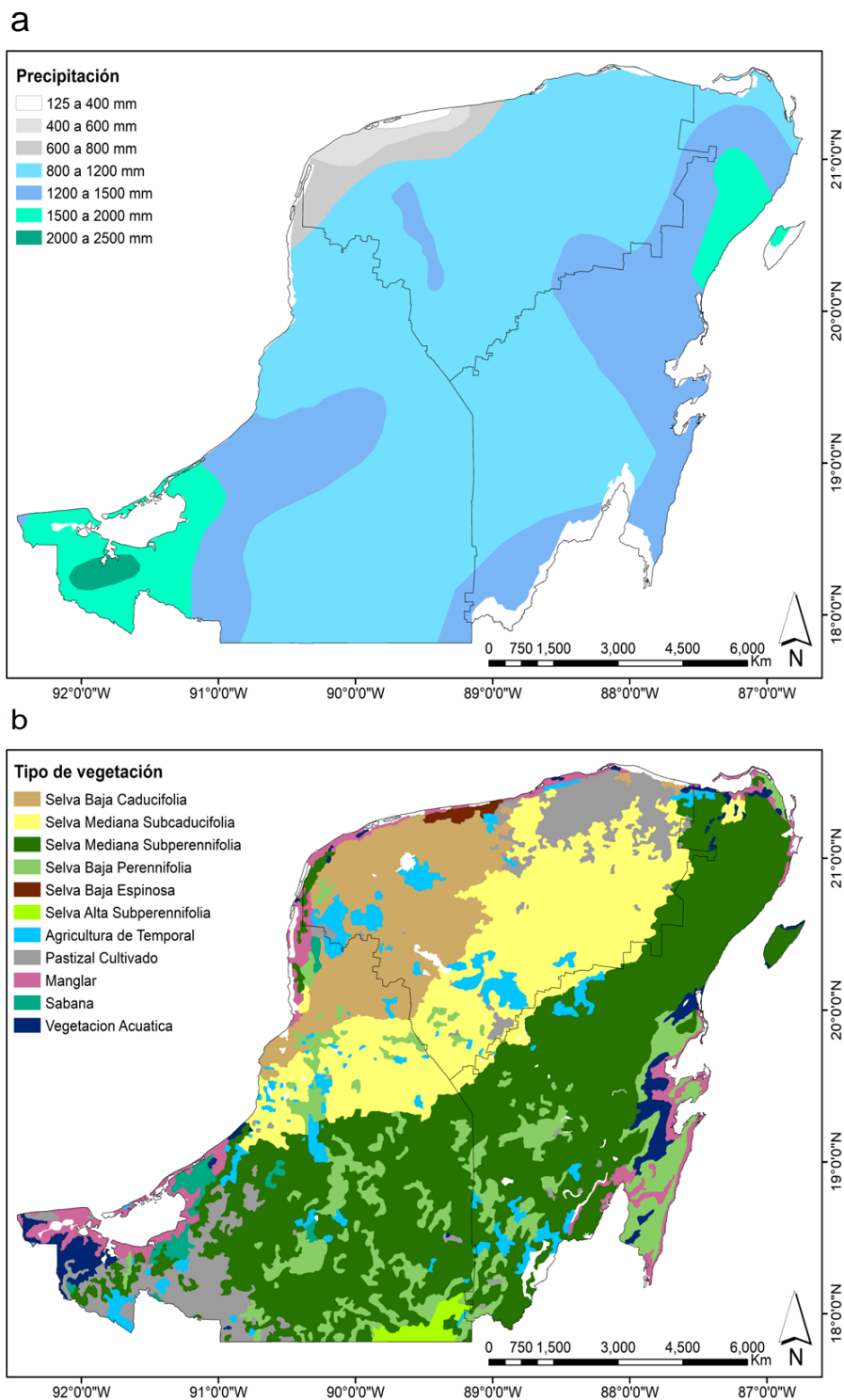


Figura 1.3. Gradientes ambientales presentes en la península de Yucatán. (a) Representa el gradiente de precipitación de la península (Vidal-Zepeda, 1990). (b) Represente el gradiente de vegetación (CONABIO, 2002).

1.2.3. Descripción morfológica de la papaya.

La papaya es una hierba de porte arbóreo de crecimiento rápido, tallo simple y hábito de crecimiento indeterminado (Teixeira *et al.*, 2007). Durante el crecimiento vegetativo pueden existir rupturas de las yemas axilares que pueden ocasionar ramificaciones en las partes bajas de las plantas (Jiménez *et al.*, 2014; Teixeira *et al.*, 2007). También, se pueden generar ramificaciones si se pierde la dominancia apical debido a daño en el ápice o, en plantas muy altas, debido a que las yemas que están lejos del ápice no se encuentran bajo el efecto de la dominancia apical (Teixeira *et al.*, 2007; Morton, 1987). En plantas de papaya, el tallo proporciona soporte estructural, masa corporal, capacidad de almacenamiento, altura y capacidad competitiva, y también lleva el flujo bidireccional de agua, nutrientes, diversos compuestos orgánicos y señales químicas y físicas que regulan la relación de raíces y retoños (Reis *et al.*, 2006). El tallo también contiene varios entrenudos, los inferiores siendo compactos y más amplios y parecen apoyar mecánicamente todo el peso de la planta (Morton, 1987). Los tallos jóvenes se vuelven progresivamente huecos por la disolución de la médula en los entrenudos a medida que maduran (Carneiro y Cruz, 2009). El diámetro del tallo de las plantas adultas varía de 10 a 30 cm, pero, cerca del dosel, el diámetro del tallo mide entre los 5 a 10 cm (Jiménez *et al.*, 2014).

Las raíces en plantas de papaya consisten en un sistema fibroso no axial, compuesto por una o dos raíces largas (0.5-1.0 m) y las raíces secundarias que se encargan de absorber los nutrientes del suelo, permanecen poco profundas y muestran una plasticidad gravitrópica (Jiménez *et al.*, 2014). Las raíces de la papaya son dependientes de las micorrizas para su nutrición, y facilitan la interacción biótica en la rizosfera y en la absorción de agua y nutrientes, principalmente fósforo y nitrógeno (Jiménez *et al.*, 2014; Vega-Frutis y Guevara, 2009). Las raíces de la papaya poseen una gran plasticidad fenotípica. El tamaño, el número de ramificaciones, la distribución y la orientación de las raíces dependen principalmente de las características del suelo (Marler y Discekici, 1997; Fisher y Mueller, 1983).

Las hojas de las plantas de papaya son simples, grandes y palmeadas, con cinco a nueve lóbulos pinnados y se encuentran dispuestas en un patrón en espiral y agrupadas en la sección superior de los individuos adultos (Ming *et al.*, 2008; Morton, 1987). Las

hojas no presentan tricomas (Zunjar *et al.*, 2011). Tanto en plantas silvestre como domesticadas, se presenta una alta variación fenotípica, encontrándose individuos con pedúnculos morados a verdes, y con lóbulos redondeados a puntiagudos (observación personal). La pérdida de hojas en las plantas y la aparición continua de nuevas hojas en el ápice le dan al follaje una forma de paraguas que proyecta una cantidad considerable de sombra (Jiménez *et al.*, 2014). La densidad de estomas en las hojas iluminadas por el sol es de aproximadamente 400/mm², pero esta puede ajustarse fácilmente a las condiciones ambientales de luz, agua y calor. Además, las hojas de la papaya presentan importantes compuestos biológicamente activos como compuestos fenológicos, cumarina y cristales de oxalatos de calcio (Zunjar *et al.*, 2011; Canini *et al.* 2007) los cuales están involucrados en el metabolismo, señalización, defensa y protección del exceso de la luz (Konno *et al.*, 2004; El Moussaoui *et al.*, 2001).

En la papaya, se conocen tres tipos sexuales: plantas con flores femeninas, masculinas y hermafroditas. En las poblaciones silvestres de papaya, la mayoría de los individuos son dioicos (individuos femeninos o masculinos), siendo este su posible estado ancestral (VanBuren *et al.*, 2015). Sin embargo, para el caso de las poblaciones domesticadas, se pueden encontrar plantas hermafroditas, y también plantas dioicas (Chávez-Pesqueira *et al.*, 2014; Carvalho y Renner, 2012).

Las flores femeninas de la papaya (Figura 1.4a) son cimas actinomorfas (simetría radial) dispuestas en inflorescencias en la unión hoja-tallo, donde posteriormente crecerán los frutos. Las cimas de las plantas hermafroditas y femeninas pueden tener un número variable de flores (2 a 15). El ovario es supero, redondeado y hueco, además presenta, y presenta placentación parietal y cinco carpelos (Fisher, 1980). La longevidad de las flores puede ser de 3 a 4 días, sin embargo, se desconoce el periodo de receptibilidad del pistilo (Jiménez *et al.*, 2014). Siendo las flores hermafroditas de las plantas domesticadas más grandes en comparación con las flores femeninas de su contraparte silvestre (Pacheco-Huh *et al.*, 2021). Estas constan de cinco pétalos, cinco pares de anteras y un ovario. Los pétalos están soldados en la parte inferior de la flor, hasta el punto donde se insertan los estambres, formando el tubo de la corola. Las partes superiores de los pétalos son libres y ligeramente retorcidos. Al igual que la flor femenina, el ovario es supero, alargado y presenta cinco carpelos. Hay cinco pares de anteras, insertadas en

dos verticilos (androceo diplostemonous), pero cada miembro de un par pertenece a un verticilo diferente (Jiménez *et al.*, 2014; Ronse Decraene y Smets, 1999). Los frutos de plantas hermafroditas tienden a ser alargados, y pueden ser de forma cilíndrica o en forma de pera, mientras que los frutos de las plantas femeninas suelen ser redondos (Jiménez *et al.*, 2014).

Los individuos masculinos de papaya (Figura 1.4b), producen inflorescencias largas, agrupadas en panículas de pedúnculos largos y colgantes que pueden contener decenas de flores (Jiménez *et al.*, 2014). Los estambres están rodeados por un pistilo rudimentario. En algunos casos, debido a causas genéticas y/o ambientales, algunas flores dentro de la inflorescencia pueden tener pistilos desarrollados, resultando en una flor hermafrodita y un fenotipo masculino fructífero (Figura 1.5; Storey, 1953).

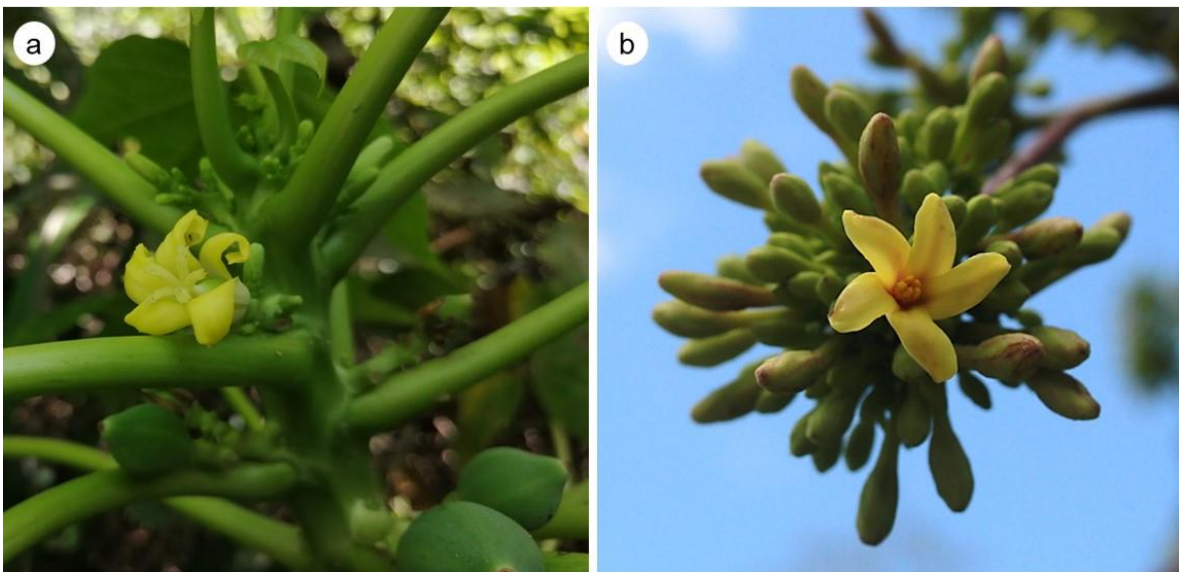


Figura 1.4. Flores de papaya silvestre. (a) Flores de un individuo femenino, con frutos inmaduros. (b) inflorescencia de un individuo masculino. Fotografías: Pedro Ruiz



Figura 1.5. Fenotipos masculinos fructíferos. Fotografías: Pedro Ruiz

Los frutos de papaya son bayas y presentan diferencias de tamaño entre las plantas silvestres y las plantas domesticadas (Figura 1.6) (Chávez-Pesqueira, 2018). Las primeras presentan frutos muy pequeños de no más de 8 cm de diámetro (Chávez-Pesqueira y Núñez-Farfán, 2017), con un relativamente alto número de semillas y un mesocarpo delgado casi sin pulpa (Carvalho y Renner, 2012), y un sabor menos dulce comparado con los frutos de la papaya domesticada (Chávez-Pesqueira y Núñez-Farfán, 2017). Los frutos de la papaya domesticada muestran una gran diversidad de formas y tamaños entre las diversas variedades que son cultivadas, como Maradol, Amarilla, Mamey y Roja (Hernández-Salinas *et al.*, 2019; SAGARPA, 2017). El tamaño del fruto puede variar de menos de 100 gramos en algunas plantas silvestres a casi 10 kilogramos en algunas variedades de plantas domesticadas (Fuentes y Santamaría, 2014; Jiménez *et al.*, 2014).

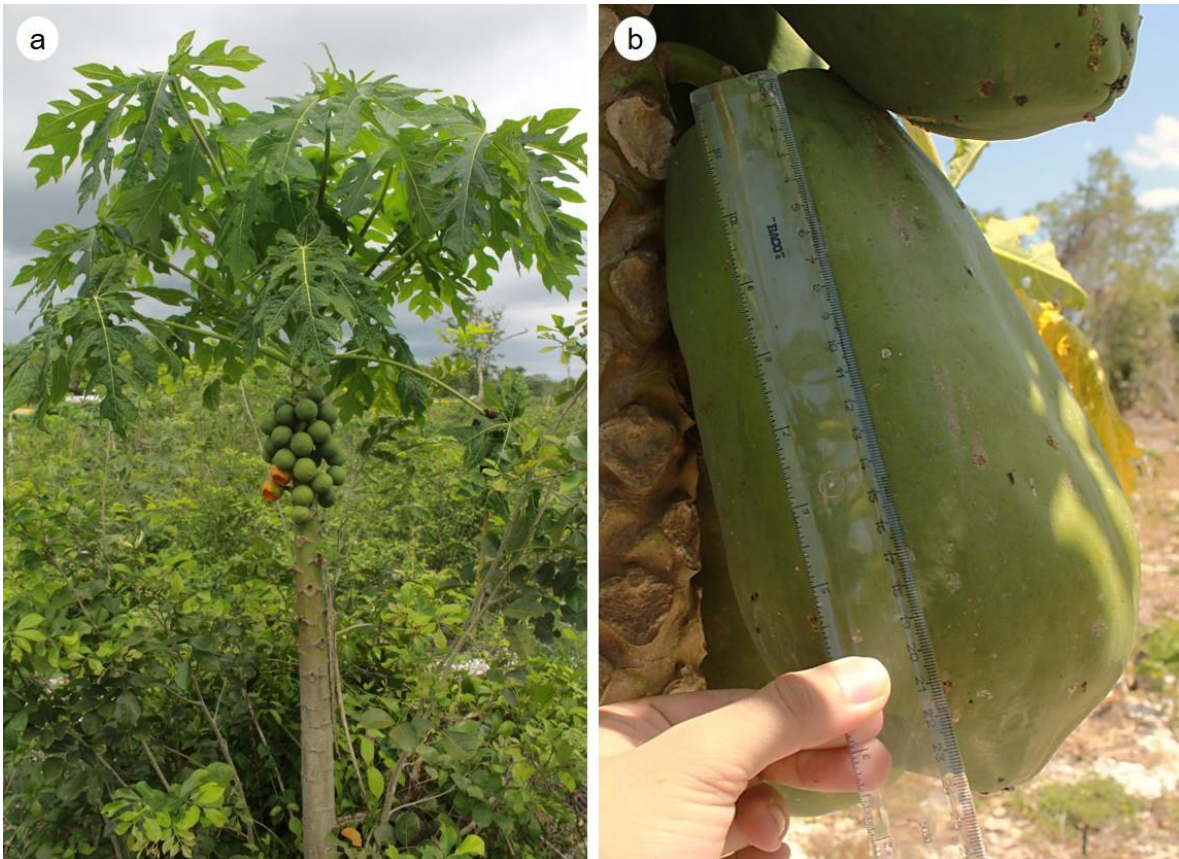


Figura. 1.6. Frutos de papaya. (a) Individuo femenino de papaya silvestre con frutos inmaduros; (b) fruto domesticado (papaya variedad Maradol). Fotografías: Pedro Ruiz

Los frutos maduros de papaya silvestres y domesticadas producen numerosas semillas que miden en promedio 4 y 6 mm, respectivamente (Paz y Vázquez-Yanes, 1998). Las semillas suelen ser de color gris-negras y se encuentran cubiertas con una capa mucilaginosa que sirve de protección (Villegas, 1997). Las semillas de la papaya silvestre pueden permanecer viables durante largos periodos de tiempo (más de dos años), alcanzando el 30 % de germinación para el día 40, y requiriendo grandes cantidades de luz para germinar (Paz y Vázquez-Yanes, 1998). Las semillas constituyen un reservorio genético en el banco de semillas en su hábitat natural (Chávez-Pesqueira *et al.*, 2014). En estado silvestre se ha sugerido que la dispersión de las semillas es llevada a cabo por aves, murciélagos, y pequeños mamíferos que consumen sus frutos (Pacheco-Huh *et al.*, 2021; Chávez-Pesqueira y Núñez-Farfán, 2016). Las semillas de la

papaya domesticada germinan entre dos a tres semanas después ser sembradas, con un porcentaje de germinación mayor al 40 % en el día 40 y, a diferencia de las plantas silvestres, estas no requieren de grandes cantidades de luz para germinar (Paz y Vázquez-Yanes, 1998). Cabe señalar, que en comparación a su contraparte domesticada, la papaya silvestre presenta menor porcentaje de germinación (Paz y Vázquez-Yanes, 1998).

1.2.4. Visitantes florales de la papaya.

Para las flores, tanto de plantas silvestres como domesticadas, la hora de anthesis es entre las 7 y las 9 a.m. (Jiménez *et al.*, 2014). Las flores son visitadas por abejas, algunas especies de escarabajos, mariposas, moscas, y colibríes, los cuales son probablemente atraídos por la dulce fragancia de las flores femeninas y masculinas, además del abundante néctar que solo es producido por las flores masculinas y hermafroditas (Ronse Decraene y Smets 1999). Las flores masculinas presentan la mayor cantidad de visitantes florales (Pacheco-Huh *et al.*, 2021; Moo-Aldana *et al.*, 2017). Se ha registrado que las polillas pertenecientes a la familia Sphingidae Latreille (orden Lepidoptera) pueden ser los principales polinizadores, así como el viento (Sritakae *et al.*, 2011; Brown *et al.*, 2012). Más recientemente, se ha reportado que las abejas como *Apis mellifera* L, *Trigona fulviventris* Guérin-Méneville, *Nannotrigona perilampoides* Cresson y *Frieseomelita nigra* Cresson, así como otros insectos del orden Hymenoptera, como las hormigas, también pueden estar relacionados en la polinización de la especie (Badillo-Montaña *et al.*, 2019, 2018; Moo-Aldana *et al.*, 2017; Pacheco-Huh *et al.*, 2021).

Un estudio reciente, en la península de Yucatán, México, reportó una mayor diversidad de visitantes florales en las plantas silvestres que en las plantas domesticadas de papaya. Además, registró un mayor daño por herbívora y por agentes patógenos como virus y hongos en las plantas domesticadas, sugiriendo que las prácticas agrícolas, así como el proceso de domesticación, podrían ser la causa de la mayor diversidad de insectos en las plantas silvestres y la mayor susceptibilidad a daños por patógenos en las plantas domesticadas (Pacheco-Huh *et al.*, 2021).

1.2.5. Requerimientos climáticos de la papaya.

Las plantas de papaya domesticadas se desarrollan en climas cálidos húmedos (Espinosa et al., 2018) y en altitudes que van desde el nivel del mar hasta los 1000 m (Benacchio, 1982). El cultivo requiere suelos bien aireados y con buen drenaje, ya que las plantas de papaya no toleran suelos inundados por más de 2 a 4 días (Vázquez et al., 2010). Se desarrolla bien en suelos profundos, de textura media, con contenidos de arcilla que van de 10 a 30 % y ricos en contenido de materia orgánica (Vázquez et al., 2010; Teixeira et al., 2007) y con un pH óptimo que va entre 5.5 a 7.0 (Morton, 1987). Las plantas de papaya silvestre y domesticada hacen asociaciones con micorrizas, las cuales ponen en mejor disposición los nutrientes para que sean tomados por las plantas (Vega-Frutis y Guevara 2009). Las plantas son muy sensibles al frío y a las heladas (Litz, 1984) produciendo frutos deformes, detención del crecimiento, daño en el follaje y si las temperaturas llegan a -4 °C las plantas mueren (Benacchio, 1982; Nakasone y Paull, 1998). Las temperaturas óptimas para el desarrollo del cultivo de papaya van entre los 22-26 °C, temperaturas promedio (mensuales o anuales) superiores a los 35°C provoca esterilidad o en su defecto, la producción de frutos deformes (Jeyakumar et al., 2007; Nakasone y Paull, 1998).

El cultivo de la papaya se desarrolla de manera óptima con precipitaciones bien distribuidas a lo largo del año que van de 1000 a 2000 mm anuales (Espinosa et al., 2018; Teixeira et al., 2007). No tolera largos periodos de sequía; sin embargo, existe evidencia que indica que, en general, las plantas de papaya silvestre son más tolerantes a los periodos de sequía y se recuperan más rápidamente a condiciones de estrés por déficit hídrico que su contraparte domesticada (Estrella-Maldonado et al., 2021; Girón, 2015). En cuanto a los requerimientos de luz, el cultivo de papaya se desarrolla de manera óptima en áreas soleadas con cantidades de radiación fotosintética activa entre 1000 m²s⁻¹ a 1650 m²s⁻¹ (Jeyakumar et al., 2007; Nakasone y Paull, 1998). Al exponerse a la sombra, las plantas reducen su crecimiento, lo que se ve reflejado en la disminución del tamaño foliar, baja su densidad estomática e incremento en la longitud de los entrenudos (Vázquez et al., 2010). Se puede decir entonces, que los factores ambientales como las características físicas y químicas del suelo, la temperatura y el agua afectan de manera

positiva o negativa la productividad y la fisiología de la papaya (Campostrini y Glenn, 2007). Sin embargo, poco se sabe sobre los requerimientos de la papaya silvestre.

1.3. Amenazas a la diversidad genética de las poblaciones silvestres de papaya.

La conservación de la diversidad genética de las poblaciones silvestres de papaya en México se encuentra amenazada por diversos procesos, en su mayoría de carácter antropogénico (Goettsch *et al.*, 2021; Núñez-Farfán *et al.*, 2017). Primeramente, el hábitat natural de la especie ha sido altamente fragmentado desde hace más de sesenta años, principalmente por el cambio de uso del suelo acelerado en las últimas décadas (Chávez-Pesqueira *et al.*, 2014; Challenger, 1998). Las perturbaciones del hábitat natural pueden provocar cambios en el ambiente que alteran los procesos biológicos que originan y mantienen la biodiversidad y la dinámica del ecosistema, y reducen la diversidad y abundancia de especies (Goettsch *et al.*, 2021; Didham *et al.*, 1996; Saunders *et al.*, 1991). Al reducir la conectividad entre las poblaciones, estas pueden perder diversidad genética por deriva génica y endogamia (Aguilar *et al.*, 2008; Chávez-Pesqueira *et al.*, 2014; Trakhtenbrot *et al.*, 2005). El posible flujo génico incluyendo el de plantas transgénicas entre papayas domesticadas y silvestres puede tener diversas consecuencias a mediano y largo plazo (Núñez-Farfán *et al.*, 2017), como la aparición de malezas agresivas, modificación con sus interactuantes ecológicos, disminución de la diversidad genética, entre otros (Tobón-Niedfeldt *et al.*, 2022; Vázquez-Barrios *et al.*, 2021; Wegier *et al.*, 2011). Por otro lado, el uso generalizado de recursos biológicos, como la tala y la sobreexplotación y los rápidos cambios ambientales también son amenazas en el mantenimiento de las poblaciones silvestres (Goettsch *et al.*, 2021). En el caso de los PSC, la identificación de las unidades evolutivas las cuales se definen como grupos de individuos o poblaciones con características genéticas similares que han evolucionado por un gran periodo de tiempo, puede ayudar a mejorar las estrategias de conservación, ya que se toman en cuenta los procesos ecológicos y evolutivos de la especie (Moritz, 1999; Vogler y Desalle, 1994).

El proceso de domesticación de las especies generalmente involucra el manejo de poblaciones con menor diversidad genética debido a la selección de características de interés agronómico, tales como mayor tamaño de los frutos, germinación sincrónica, reducción de la latencia, entre otras (Núñez-Farfán *et al.*, 2017). En consecuencia, el flujo

génico entre poblaciones domesticadas y silvestres podría modificar la funcionalidad ecológica y biológica de las plantas silvestres en el ecosistema, representando otra amenaza (Ellstrand *et al.*, 2003). Desde hace más de 20 años se han liberado en Hawái papayas genéticamente modificadas (PGM) para la resistencia al virus de la mancha anular; sin embargo, la liberación de este material tuvo una baja aceptación por los consumidores (Silva-Rosales *et al.*, 2010). En el caso de México, desde 1995 se han realizado experimentos transformando genéticamente a la papaya, en especial para la producción de plantas resistentes al virus de la mancha anular de la papaya (PRSV, por sus siglas en inglés); pero, hasta la fecha no han sido liberadas PGM en México (Núñez-Farfán *et al.*, 2017).

Hoy en día, el cambio climático es considerado como una de las principales amenazas para el mantenimiento de los PSC (Zhang *et al.*, 2017; Hunter y Heywood, 2011; Maxted y Kell, 2009). Por ejemplo, se ha estimado la extinción de 16 a 22 % de las especies pertenecientes a los parientes silvestres del cacahuate (*Arachis spp.*), papa (*Solanum spp.*) y xpelon (*Vigna unguiculata* L.) para el año 2055, así como una reducción en la distribución natural de esos géneros en un 50 % debido a la fragmentación del paisaje, ocasionando con ello erosión genética y/o extinción de las especies (Jarvis *et al.*, 2008). El cambio climático no solo representa una gran amenaza para los parientes silvestres, sino también para los cultivos, ya que al presentar estos una menor variación genética (van Heerwaarden *et al.*, 2011), son más susceptibles a los rápidos efectos del cambio climático, como por ejemplo diferentes tipos de estrés (presiones selectivas), a factores bióticos (ej. sequía e inundación) y abióticos (plagas y enfermedades) (Abberton *et al.*, 2016; Sainenac *et al.*, 2013). En el caso de papaya, no existen estudios que analicen el efecto que pueda tener el cambio climático en su distribución actual.

1.4. El ambiente como factor que genera adaptación.

Los ecosistemas naturales se caracterizan por una amplia heterogeneidad ambiental en el espacio geográfico (Cruz *et al.*, 2020). Estas variaciones espaciales en diferentes condiciones abióticas pueden moldear las adaptaciones de la población, particularmente en especies ampliamente distribuidas, a través de cambios en la frecuencia de genotipos y fenotipos (Kawecki y Ebert, 2004).

Comprender cómo el ambiente moldea la variación genética, proporciona una visión sobre la evolución de las adaptaciones en las poblaciones naturales (Gugger *et al.*, 2021). La variación genética espacial puede ocurrir como resultado de la selección natural por condiciones ambientales locales en poblaciones que habitan ambientes heterogéneos. Asimismo, como resultado de procesos neutrales, como la deriva genética en poblaciones estructuradas, flujo genético limitado que aísla poblaciones, dispersión sesgada relacionada con factores ambientales o la historia demográfica vinculada o correlacionada con la variación ambiental (Wang y Bradburd, 2014; Sork *et al.*, 2013).

Cuando la selección actúa sobre fenotipos específicos que mejoran la supervivencia local y la fecundidad, las frecuencias alélicas de *loci* específicos subyacentes a esos fenotipos, variarán a lo largo del paisaje en relación con los gradientes ambientales que imponen una presión selectiva (Savolainen *et al.*, 2013; Endler, 1986). Este proceso conduce a la adaptación al ambiente local, y que se expresa cuando la adecuación de los genotipos locales es mayor en su hábitat de origen que la adecuación de los genotipos que provienen de otros hábitats (Savolainen *et al.*, 2007). Por tanto, los gradientes ambientales representan laboratorios naturales para el estudio de la selección ambiental (De Frenne *et al.*, 2013). Las plantas al ser organismos sésiles, que no pueden escapar de las condiciones desfavorables, son modelos ideales para investigar la adaptación a través de la plasticidad fenotípica y / o la variación genética adaptativa (Cruz *et al.*, 2020).

Las herramientas genómicas, junto con los datos ambientales y fenotípicos, han conducido a avances en la comprensión de la adaptación en sistemas naturales no modelos, debido a que permiten la selección de miles a millones de variantes de secuencia para la búsqueda de firmas de selección natural que son consistentes con la adaptación al ambiente local (Rellstab *et al.*, 2015; Sork *et al.*, 2013).

1.5. Genómica del paisaje.

Gracias a los grandes avances en las técnicas de secuenciación de siguiente generación (por ejemplo, la obtención de cientos o miles de marcadores moleculares a un menor costo) y al acceso gratuito a datos ambientales (Rellstab *et al.*, 2015), disciplinas como la genómica del paisaje han podido beneficiarse sustancialmente. Es posible utilizar una

gran cantidad de marcadores con una amplia cobertura del genoma, los cuales, al correlacionarse con variables ambientales permiten identificar *loci* potencialmente bajo selección (Manel *et al.*, 2010; Joost *et al.*, 2007), así como los factores ambientales que más influyen en los procesos adaptativos (Rellstab *et al.*, 2015).

Los métodos de la genómica del paisaje, permiten estudiar la adaptación al ambiente y se clasifican en dos clases: 1) métodos de asociación genotipo-ambiente (AGA), y 2) pruebas de valores atípicos basados en diferenciación (Balkenhol *et al.*, 2017). Estas pruebas operan bajo la premisa de que la selección natural espacialmente variable a lo largo de gradientes ambientales, conducirá a asociaciones significativas de genotipo-ambiente. O, alternativamente, a una diferenciación genética excepcionalmente alta entre poblaciones en *loci* bajo selección o adaptativos (*loci* atípicos), en comparación con aquellos *loci* considerados como neutrales después de controlar los niveles de fondo de asociación o diferenciación a través del genoma (Gugger *et al.*, 2021). Los dos métodos antes mencionados tienen como objetivo explicar el hecho de que la variación a lo largo del genoma puede estar relacionada con la variación ambiental o variar espacialmente debido a numerosos procesos neutrales (Wang y Bradburd, 2014). Por lo tanto, un muestreo apropiado y enfoques estadísticos adecuados pueden separar los *loci* que tienen asociaciones ambientales excepcionales de las asociaciones de fondo generadas por procesos neutrales, al tiempo que se minimizan los falsos positivos (Lotterhos y Whitlock, 2015; De Mita *et al.*, 2013). La genómica del paisaje ofrece una visión de los efectos de la adaptación local a nivel molecular, que complementa los estudios de adecuación y variación fenotípica en experimentos de jardín común.

El análisis de asociación ambiental permite identificar simultáneamente *loci* candidatos putativos y las posibles presiones selectivas que actúan sobre ellos (Storfer *et al.*, 2015). El análisis de asociación ambiental identifica *loci* asociados con variables ambientales particulares (*loci* candidatos para la adaptación a dicha variable). La posición de los *loci* candidatos dentro de un genoma anotado, puede proporcionar información sobre los posibles genes y mecanismos de adaptación al medio ambiente (Manel *et al.*, 2016; Rellstab *et al.*, 2015). Sin embargo, al buscar asociación ambiental, se deben controlar las fuentes que nos puedan generar falsos positivos, como la estructura genética, la historia demográfica y la autocorrelación espacial (Rellstab *et al.*, 2015). Los

loci bajo selección (adaptativos) muestran una gran diferenciación entre la población y una menor diversidad dentro de una población en comparación con las regiones neutrales del genoma (*loci* neutrales) (Storz, 2005). (Excoffier *et al.*, 2009). Por lo tanto, el análisis de F_{ST} tiene la capacidad de determinar las firmas de la selección divergente que evoluciona bajo la presión de factores ambientales. Esta selección es el proceso fundamental en la diferenciación adaptativa y la especiación entre las poblaciones naturales de plantas (Schluter, 2009; Funk *et al.*, 2006). Es posible separar los *loci* neutrales de los *loci* adaptativos para poder investigar la influencia del paisaje en procesos microevolutivos, como el flujo genético (Balkenhol *et al.*, 2017).

Se ha reconocido que combinando la detección de *loci* atípicos y la asociación ambiental, se puede limitar aún más los falsos positivos (Wagner *et al.*, 2017; Rellstab *et al.*, 2015). En especies que tienen polinización cruzada, como la papaya, tanto los métodos de diferenciación (F_{ST}), como los de asociación genotipo ambiente, se ajustan bien para la detección de señales bajo selección (De Mita *et al.*, 2013).

Actualmente existen diversos estudios realizados en diferentes especies en las cuales se ha empleado la aproximación de la genómica del paisaje, en los cuales se ha generado información sobre los procesos que podrían llevar a la adaptación de las poblaciones a su ambiente (Pournosrat *et al.*, 2018; Mousavi-Derazmahalleh *et al.*, 2018; Berthouly-Salazar *et al.*, 2016; Russell *et al.*, 2016; De Kort *et al.*, 2014; De Frenne *et al.*, 2013). La mayoría de ese tipo de estudios han revelado señales de adaptación a variables ambientales, así como la identificación de *loci* que se asocian a alguna variable que pueda estar ligada a la adaptación. Por ejemplo, Abebe *et al.* (2015) encontraron varios *loci* asociados significativamente a variables climáticas, siendo las variables de precipitación y altitud las variables más importantes, indicando la importancia de esas variables en la adaptación local de las razas locales de cebada (*Hordeum vulgare* L. Poaceae). Por otro lado, Brunazzi *et al.* (2018), encontraron varios *loci* asociados al ambiente en trigo silvestre (*Triticum urartu* L. Poaceae), siendo la mayoría de ellos asociados con variables de precipitación, y en menor número asociados con la altitud y temperatura. Encontraron *loci* con potencial adaptativo relacionados con la dormancia de la semilla y resistencia a la congelación, señalando la importancia de utilizar la genómica

del paisaje en colecciones de germoplasma de PSC para eficientizar el mejoramiento de los cultivos.

1.5.1. Enfoque de genómica del paisaje en el estudio de los parientes silvestres de los cultivos (PSC).

Los PSC son especies que tienen una relación cercana filogenéticamente a un cultivo, o poblaciones naturales que pertenecen a la misma especie que no muestran señales de domesticación (Maxted *et al.*, 2006). En general, los PSC contienen altos niveles de diversidad genética generada a lo largo de miles de años de evolución natural que de manera general, contrasta con los niveles de diversidad genética de los cultivos modernos (Casas y Parra, 2016; Maxted *et al.*, 2013). Por lo tanto, los PSC son recursos genéticos importantes para incrementar la adaptabilidad de los cultivos a diversas condiciones abióticas y bióticas. Además, tienen un papel ecológico importante en sus hábitats naturales al ser fuente importante de alimentos y otras interacciones para otros organismos y al ser importantes en la conservación y regeneración de los hábitats naturales (Dempewolf *et al.*, 2017; Maxted y Kell, 2009; Hajjar y Hodgkin, 2007).

Actualmente, se han identificado alrededor de 50 a 60 mil especies de PSC, de las cuales aproximadamente 10 mil especies tienen un valor directo para la seguridad alimentaria. Alrededor de mil de esas especies, están relacionadas con los cultivos más importantes para la economía mundial, como los cereales (por ejemplo, maíz, trigo, cebada), leguminosas (por ejemplo, frijol, alfalfa) y árboles frutales (por ejemplo, cacao y papaya) (Castañeda-Álvarez *et al.*, 2016; Maxted y Kell, 2009). Sin embargo, más del 70 % del total de parientes silvestres, se encuentran poco o nada representados en los bancos de germoplasma, lo que significa vacío importante para su conservación (Castañeda-Álvarez *et al.*, 2016). Aunado a esto, poco más del 95 % de las especies que se encuentran en los bancos de germoplasma, carecen de información acerca de su variación geográfica y ecológica, lo que demuestra los pocos esfuerzos que existen actualmente para su conservación (Castañeda-Álvarez *et al.*, 2016). Aunado a esta problemática, es pertinente señalar la relativamente escasa información sobre los niveles de diversidad genética de las especies silvestres (Castañeda-Álvarez *et al.*, 2016; Brunazzi *et al.*, 2018), y sobre los factores ecológicos y geográficos que promueven y afectan tal diversidad genética.

Estudios que evalúen información acerca de los factores ecológicos y geográficos para los diferentes parientes silvestres, de las plantas domesticadas permitirían estimar de manera rápida el estatus de su conservación (Castañeda-Álvarez *et al.*, 2016; Sharma y Gupta, 2020). La genómica del paisaje, conjunta información genética o genómica, ecológica y geográfica, podrán generar descripciones más detalladas de los factores que influyen en la diversidad genética, la historia evolutiva y los procesos microevolutivos subyacentes (Rellstab *et al.*, 2015; Manel *et al.*, 2003; Loveless y Hamrick, 1984). Estos enfoques aportaran información relevante para definir poblaciones o áreas prioritarias para su conservación, así como diferentes estrategias de conservación *in* y *ex situ* o incluso, trasplantes de individuos de una población a otra para aumentar la diversidad genética de alguna población que se encuentre en declive (Supple y Shapiro, 2018). También, permitirá seleccionar aquellas poblaciones silvestres que presenten características genéticas interesantes, y que puedan ser usadas en programas de mejoramiento genético de los cultivos, por ejemplo, en el aumento de la adaptabilidad de los cultivos a condiciones de sequía (Dempewolf *et al.*, 2017; Hajjar y Hodgkin, 2007).

JUSTIFICACIÓN.

Los parientes silvestres de los cultivos (PSC) poseen una alta variación genética acumulada por miles de años de evolución natural (Casas y Parra, 2016; Maxted *et al.*, 2013), siendo recursos genéticos importantes para aumentar la variabilidad genética de sus contrapartes domesticadas, las cuales tienen generalmente una variabilidad menor debido a largos ciclos de selección artificial. En los últimos años se ha avanzado en el estudio de la diversidad genética de los PSC y de cómo ésta se distribuye a lo largo de su distribución natural. Una especie de interés en la que se pueden llevar a cabo estos estudios es la papaya silvestre, aunque tiene una amplia distribución y alta variación genética en México, poco se sabe acerca de su distribución espacial. Conocer la distribución natural de esta especie es muy importante ya que es útil para analizar la diversidad genética abarcando toda su distribución y así identificar las unidades evolutivas de la papaya silvestre en México. Además, tomando en cuenta que la producción de papaya es muy importante para México y conociendo que la distribución de los cultivos es muy similar a las poblaciones silvestres de papaya, resulta de mucha importancia evaluar

el efecto del flujo genético en el complejo silvestre-domesticado, para los planes globales y locales de conservación de la agrobiodiversidad.

Utilizar herramientas provenientes de marcadores moleculares que se distribuyen uniformemente a lo largo de todo el genoma y estimaciones de genómica de poblaciones, así como, herramientas de la genómica del paisaje, permitirá estudiar de manera más clara la variación de la diversidad genética adaptativa de la papaya silvestre, así como identificar regiones genómicas asociadas al ambiente, en su zona de mayor presencia en México y a lo largo de un gradiente ambiental. La información resultante es relevante para generar información útil para la conservación de las poblaciones silvestres de papaya, así como la generación de información con uso potencial para un aprovechamiento óptimo en programas de mejoramiento genético del cultivo.

PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN.

- ¿Cuáles son las áreas de México con mayor presencia de papaya silvestre?
- ¿Cómo está conformada la distribución de la variación genética de la papaya silvestre en su distribución natural en México?
- ¿Existe flujo genético entre plantas domesticadas y silvestres de papaya?
- ¿Dentro del gradiente ambiental en el que se distribuyen las poblaciones silvestres de papaya en la península de Yucatán, existen presiones ambientales suficientemente fuertes que permitan identificar señales de adaptación?

HIPÓTESIS.

- En México, la papaya silvestre tiene una amplia distribución, pudiéndose encontrar en los estados asociados al Pacífico, Golfo de México y península de Yucatán, por lo que en esas áreas se espera encontrar la mayor idoneidad para la presencia de la especie.
- Dado que los cultivos de papaya poseen una menor diversidad genética, comparten una distribución con las poblaciones silvestres en México, pertenecen a la misma especie biológica y comparten polinizadores y dispersores, se espera que exista flujo genético de los cultivos hacia las poblaciones silvestres de papaya,

ocasionando pérdida de diversidad genética en las poblaciones silvestres, sobre todo en zonas con mayor producción de papaya domesticada, en comparación con poblaciones silvestres alejadas de los cultivos.

- La península de Yucatán presenta un gradiente ambiental marcado, encontrando zonas con diferentes niveles de precipitación, ocasionando que la distribución de la variación genética adaptativa de la papaya silvestre esté asociada a este gradiente ambiental, lo que permitirá identificar señales de selección en ciertos individuos.

OBJETIVO GENERAL.

Analizar la distribución de la variación genética de la papaya silvestre (*Carica papaya* L.) en México, e identificar regiones genómicas asociadas a presiones ambientales diferenciales.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS.

- Determinar la distribución de la papaya silvestre en México.
- Analizar la diversidad y estructura genética para identificar las unidades evolutivas de la papaya silvestre en toda su distribución en México.
- Evaluar el efecto del flujo genético y transgénico entre plantas domesticadas y silvestres de papaya.
- Analizar la diversidad y estructura genética de la papaya silvestre en su zona de mayor presencia en México (península de Yucatán).
- Identificar regiones genómicas bajo posible selección a variables ambientales a lo largo de un gradiente ambiental en la península de Yucatán

CAPÍTULO II**CAPITULO II. Wild papaya shows evidence of gene flow from domesticated Maradol papaya in Mexico.****Publicado como:**

Ruiz-Gil, P. J., Wegier, A., Alavez, V., Rosas-Plaza, S., Núñez-Farfán, J., & Chávez-Pesqueira, M. (2023). Wild papaya shows evidence of gene flow from domesticated Maradol papaya in Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 1–20. <https://doi.org/10.1007/s10722-023-01568-x>

Abstract—Multiple factors threaten the conservation of crop wild relatives (CWR), such as habitat transformation and fragmentation, rapid environmental changes, introduction of invasive species, urbanization, and introduction of genetically modified organisms. Moreover, in regions where CWR coexist with their domesticated counterparts, reductions of genetic diversity and local extinction of wild populations due to homogenization in allelic frequencies, are expected. Nowadays, papaya plantations in Mexico extend over large areas including the natural distribution of its wild relatives, potentially favoring genetic exchange between wild and domesticated plants. In this study, we evaluated the potential distribution of wild papaya and analyzed the genetic diversity and structure, using microsatellites and cpDNA markers, to identify the evolutionary units and possible events of gene flow within the wild-to-domesticated complex of papaya, including conventional and transgenic domesticated plants in Mexico. The potential distribution showed a good climatic suitability for the tropical regions of the Pacific coast, the Gulf of Mexico and the Yucatan Peninsula. We identified large evolutionary units for wild plants and evidence of gene flow from papaya plantations to wild units. Wild papaya units in the vicinity of papaya plantations showed reduced genetic diversity, owing to the highly reduced genetic diversity in domesticated plants. No evidence was found of the presence of transgenes in wild populations and plantations of papaya throughout Mexico. Our findings raise concerns about the maintenance of CWR gene pools and the need for improved management and conservation strategies for *C. papaya* in its center of origin, domestication, and diversification.

Keywords:

Crop wild relatives, genetic diversity, population structure, conservation genetics, transgenic monitoring

2.1. Introduction.

The future of food security depends on *in situ* conservation of agrobiodiversity and maintaining the evolutionary potential of domesticated species (Thomas et al. 2016). Such potential depends largely on the conservation of crop wild relatives (CWR); however, multiple factors threaten their conservation and genetic diversity, mainly driven by habitat transformation and fragmentation, rapid environmental changes, introduction of invasive species, urbanization, introduction of genetically modified organisms, and widespread use of biological resources, such as logging and overharvesting (Goettsch et al. 2021). In addition, the proximity between wild plants and plantations of their domesticated forms can also cause a loss of genetic diversity in areas where they coexist (Slatkin 1987; Ellstrand et al. 1999). In this study, we analyzed the genetic diversity and structure, to identify the wild evolutionary units and possible gene flow within the wild-domesticated complex of papaya in Mexico, part of the center of origin, domestication and diversification of the species.

In general, CWR and landraces exhibit high levels of genetic variation in their centers of origin (Gepts and Papa 2003). Domesticated plants and their CWR are the result of distinct evolutionary histories that, in many cases, have increased intraspecific diversity without losing the ability to interbreed (Brozynska et al. 2016; Dempewolf et al. 2017). In many crop species, the occurrence of gene flow that enables natural interbreeding and the generation of fertile offspring is possible (Harlan and de Wet 1971) if domesticated and wild plants are sexually compatible, grow in sympatry, share pollinators (or the same pollination syndromes) and if flowering coincides totally or partially (Papa and Gepts 2003; Papa 2005). Increasing crop plant density, however, changes the scenario, and consequences may include further reduction in genetic diversity, local extinction, and the development of aggressive weedy varieties (Bartsch et al. 1999; Ellstrand et al. 1999; Mardonovich et al. 2019). Modern varieties of many crops have been selected under international standards of genetic homogeneity and phenotypic stability, therefore, their

diversity is even lower, so a higher loss of genetic diversity for wild populations is expected if interbreeding occurs (Ehrlich and Raven 1969; Bartsch et al. 1999; Ellstrand et al. 1999; Papa and Gepts 2003). Moreover, establishing transgenic crops or introducing imported seeds in regions where the CWR occurs, raises the potential genetic and environmental risks of hybridization (Hails 2000; Snow 2002).

Wild populations of papaya (*Carica papaya*) are composed of fast-growing trees, with a simple stem and indeterminate growth (Teixeira Da Silva et al. 2007) that reaches 10 m in height and can live up to 20 years (Jiménez et al. 2014) (Fig. 1a). Wild papayas bear either male or female flowers (i.e., dioecious; Fig. 1b, c). Naturally distributed in lowland tropical forests of Mexico and northern Central America, papaya is a pioneer species that colonizes newly created large clearings (Núñez-Farfán and Dirzo 1988; Paz and Vázquez-Yanes 1998; Aradhya et al. 1999; Carvalho and Renner 2012; Chávez-Pesqueira and Núñez-Farfán 2017). Wild papayas are within the pollen/seed dispersal range of papaya plantations in many parts of Mexico (Chávez-Pesqueira and Núñez-Farfán 2017). Due to agricultural practices, domesticated plants complete more generations in fewer years and show higher plant abundance, which translate into a higher availability of pollen and seeds (Papa and Gepts 2003; Papa 2005). There is evidence that wild and domesticated papaya plants share pollinators and floral visitors, such as moths, bees, and ants (Moo-Aldana et al. 2017; Badillo-Montaño et al. 2018; Pacheco-Huh et al. 2021), facilitating interbreeding between these two groups with different evolutionary histories (Badillo-Montaño et al. 2019; Pacheco-Huh et al. 2021). Pollen and seeds of domesticated plants can reach wild populations from different sources such as plantations, feral plants, and even from individuals with intermediate phenotypes, such as those that have been identified as natural populations in Costa Rica (Brown et al. 2012), as there is evidence that they facilitate gene flow from domesticated to wild papaya (Wu et al. 2017). Flowering and fruiting of wild plants occur throughout the year. Fruits are consumed and probably dispersed by birds and small mammals (Chávez-Pesqueira and Núñez-Farfán 2016).

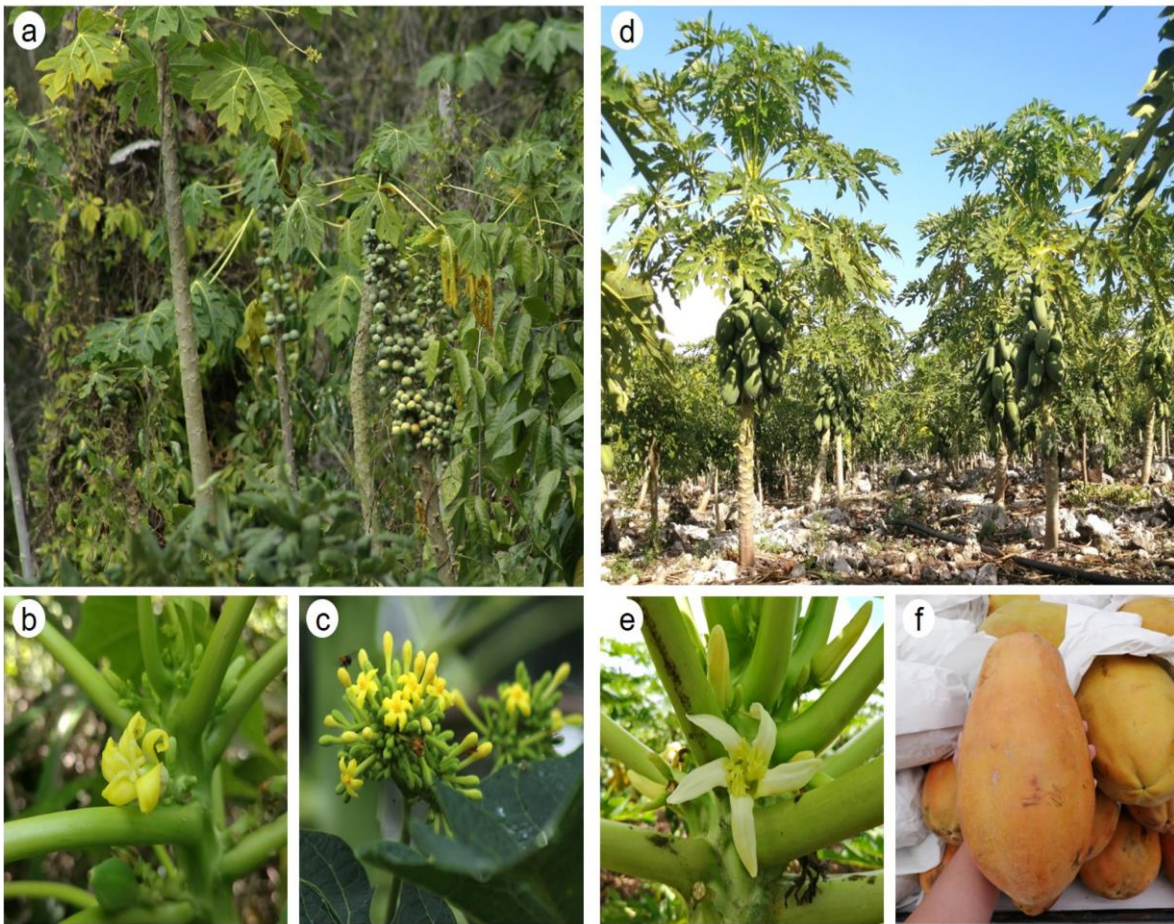


Figure 1. a) Wild population of *Carica papaya* showing female individuals with immature fruits, at Yucatan, Mexico. (b) Female flower of wild *C. papaya*. (c) Male inflorescence of wild *C. papaya*. (d) Plantation of *C. papaya* showing immature fruits of the Maradol variety, at Yucatan, Mexico. (e) Hermaphrodite flower of a Maradol papaya. (f) Mature fruit of Maradol papaya.

Characteristics associated with the papaya domestication syndrome are fruit gigantism (Carvalho and Renner 2012; Fig. 1d, f), loss of dormancy (Paz and Vázquez-Yanes 1998), reduced defense strategies against antagonists (Pacheco-Huh et al. 2021), and changes in floral morphology and reproductive system, such as a tendency to hermaphroditism in domesticated varieties (Fig. 1e) (Chávez-Pesqueira and Núñez-Farfán 2017), which in turn can lead to changes in sex ratio, thus altering the effective population size (Chávez-Pesqueira et al. 2014). The genetic diversity of domesticated papaya is considerably lower compared to wild populations (Chávez-Pesqueira and Núñez-Farfán 2017). Mexico is the world's leader exporter of papaya (FAO 2022). The Maradol papaya

is the predominant improved variety grown in Mexico (Soriano-Melgar et al. 2016) and has displaced local varieties since its introduction ca. 1990s, currently representing 95% of the country's production (Vázquez et al. 2010; SIAP 2018). However, despite the fact that local varieties have lost their large-scale commercial importance, some are still grown in rural communities at low densities in home gardens and milpas, where they are associated with diverse uses (Moo-Aldana et al. 2017).

In the case of wild papaya plants, much of its natural distribution in Mexico is fragmented, due to changes in land use, thus producing a decreased intrapopulation genetic diversity in populations of forest fragments, and an increased interpopulation genetic differentiation when compared to populations in the primeval forest (Chávez-Pesqueira et al. 2014) In addition, being strictly dioecious, isolated populations of wild papaya experience biased sex ratios and high levels of biparental inbreeding (Brown et al. 2012; Chávez-Pesqueira et al. 2014). Regions where wild populations coexist with their domesticated relatives, such as Mexico, are of particular interest for conservation matters. Here, we aim to determine the distribution of wild papaya, to assess the genetic diversity and structure of wild papaya populations to identify the species' evolutionary units, and to analyze the possible effect of gene and transgene flow between domesticated and wild papaya plants in Mexico.

2.2. Materials and methods.

2.2.1. Potential distribution map.

2.2.2. Occurrence data.

We collected occurrence records for wild *C. papaya* across their geographic range in Mexico. We examined, gathered, and cleaned the data from the following sources: 1) through direct observations during several surveys across Mexico (Chávez-Pesqueira et al. 2014; Chávez-Pesqueira and Núñez-Farfán 2016; unpublished field observations); and 2) by carefully reviewing specimens from seven herbariums (six from Mexico and one from the United States): Herbario-Fibroteca U Najil Tikin Xiw of Centro de investigación Científica de Yucatán, A.C. (CICY), Herbario Nacional of the Universidad Nacional Autónoma de México (MEXU), Herbario Alfredo Barrera Marín of Universidad Autónoma de Yucatán (UADY), New York Botanical Garden (NYBG), Herbario of Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (ENCB), Instituto de Ecología, A.C. (XAL), and Estación de

Biología Los Tuxtlas, UNAM (Universidad Autónoma de México), distinguishing specimens with wild characteristics (small fruits with scarce pulp). From the 816 papaya specimens we examined in herbariums, only 69 were validated as wild plants. From these, only 26 had precise and reliable geographic information and were used, along with locations of wild populations collected in this and previous studies (Chávez-Pesqueira et al. 2014; Chávez-Pesqueira and Núñez-Farfán 2016), for a total of 106 records (Table S1). After cleaning the geographic inconsistencies, we thinned the dataset following a distance-based approach (excluding duplicated records within a grid of 1 x 1 Km) with the NTBOX package version 0.4.6.1 (Osorio-Olvera et al. 2020) in R version 3.5.0 (R Core Team, 2017). Finally, for modeling and evaluation purposes, we split the thinned database into two sets (i.e., training and testing) of nearly identical sizes following the checkerboard partition method implemented in the package ENMeval (version 0.3.0; Muscarella et al. 2018). We show the localities used in this study in Fig. 2 (n = 106).

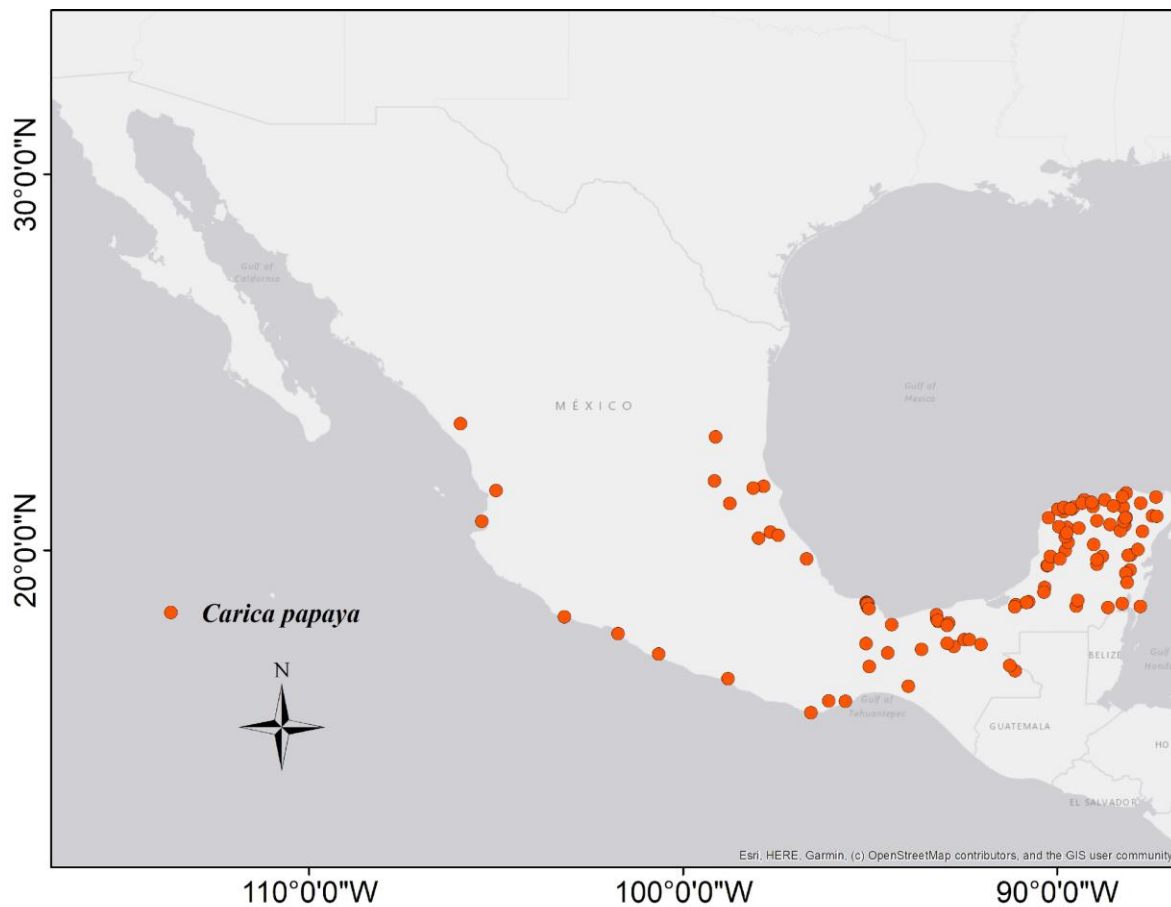


Figure 2. Distribution of 106 records (orange dots) of wild *Carica papaya* in Mexico.

2.2.3. Climatic variables.

The environmental layers used in this study correspond to bioclimatic variables summarizing annual, seasonal, and extreme tendencies derived from monthly temperature and precipitation data for Mexico between 1910 and 2009 at 30" resolution (~1 km) (Cuervo-Robayo et al. 2014). We excluded four variables (i.e., mean temperature of the most humid quarter, mean temperature of the least humid quarter, precipitation of the warmest quarter, and precipitation of the coldest quarter) due to artifacts resulting from the combination of temperature and precipitation data (Escobar et al. 2014). To avoid model overfitting due to multicollinearity among variables, we selected a sub-set of uncorrelated and biologically meaningful variables. For this, we first assessed variables' contribution in exploratory runs of a Maxent model (Phillips et al. 2006) (Table S2) by measuring the

variable contribution percentage, permutation importance, and model gain through jackknife tests. Then, we calculated pairwise Pearson's correlation coefficients from the occurrences. From these analyses, we excluded highly correlated variables ($|r| > 0.8$) and retained important variables with the greatest biological relevance for further modeling (Wegier 2013; Simoes et al. 2020). Thus, we used five variables: annual mean temperature (Bio1), temperature seasonality (Bio4), minimum temperature of the coldest month (Bio6), temperature annual range (Bio7), and precipitation of the driest month (Bio14).

The calibration area, or the 'M' element of the BAM diagram, refers to areas that have been accessible to the species via dispersal over relevant time periods (Barve et al. 2011; Peterson and Soberón 2012). We considered the geographic extent of Mexico as the calibration area.

2.2.4. Ecological niche modeling.

We modeled the ecological niche of wild *C. papaya* using the Maxent algorithm version 3.3.3k (Phillips et al. 2006). Maxent is a machine-learning algorithm that uses the maximum entropy principle to identify a target probability distribution subject to a set of constraints related to the environmental characteristics of occurrences and a sample of the calibration area (Phillips et al. 2004, 2006). To select an optimal combination of Maxent parameters (regularization multipliers [RM] and feature classes [FC], see below), we developed a series of candidate models with the R package ENMeval (Muscarella et al. 2018); thus, we assessed five FC combinations: L, LQ, LQH, LQHP, and LQHPT (where, L: linear; Q: quadratic; H: hinge; P: product, and T: threshold) and tested RM values ranging from 0.5 to 4 in increments of 0.5. We selected the best combination of model parameters according to performance and complexity criteria, namely: area under the ROC curve (AUC) > 0.9 , omission rates < 0.10 , and the Akaike information criterion (AICc) where $\Delta AIC \leq 2$. Then, a model with specific RM and FC settings was run in Maxent (i.e., 10-fold cross-validation models, 20,000 background points, and 1000 maximum iterations). We selected the average Cloglog output for environmental continuous suitability visualization and reclassified it into a binary map (i.e., presence or absence of suitable conditions) in ArcGIS version 10.2.1 (ESRI 2015) by applying a threshold value balancing a low omission error and the proportional predicted area. Finally, to assess

model performance and significance, we evaluated the AUC ratio of the partial receiver operating characteristic curve (pROC; 1,000 replicates, and $E=0.05$), calculated the omission rate, and performed binomial tests with the testing datasets obtained previously (see the occurrence data section above) in NTBOX (Osorio-Olvera et al. 2020).

2.2.5. Sampling for genetic analyses.

Samples from 556 papaya individuals (447 wild and 109 domesticated) were obtained from 33 collection sites. For wild papaya, samples were obtained from 24 collection sites throughout the natural distribution of the species in Mexico. Samples for domesticated papaya were obtained from nine plantations of Maradol papaya from two different regions of Mexico (four plantations of the Pacific coast from the states of Colima, Jalisco and Guerrero, and five plantations from the state of Yucatan) (Fig. 4, Table S3). Genetic data were obtained from six microsatellite primers (Ocampo et al. 2006, Table S4) for all 556 individuals, and one cpDNA region, *psbA-trnH*, for 411 individuals (368 wild and 42 domesticated). For wild individuals, genetic data were obtained from field collections in the western coast of Mexico, and integrated with previous data from southeastern Mexico (Chávez-Pesqueira and Núñez-Farfán 2016) (Table S3) to represent the entire natural distribution of papaya in Mexico. DNA was extracted from leaf tissue using the CTAB protocol (Doyle and Doyle 1987) and the amplification of both markers (microsatellites and the *psbA-trnH* region) was following Chávez-Pesqueira and Núñez-Farfán (2016).

2.2.6. Data analyses for nuclear microsatellites.

The genetic structure of wild individuals was inferred with two approximations, using Geneland v.4.0.9 (Guillot et al. 2008) and STRUCTURE v. 2.3.4 (Pritchard et al. 2000). With Geneland, we carried out ten independent runs, each run consisted of 2,000,000 Markov chain Monte Carlo (MCMC) iterations with a thinning value of 100, and a coordinate uncertainty of 0.5 (which takes into account the presence of individuals with identical coordinates) (Salamon et al. 2020). Uncorrelated and null allele model options were chosen. Runs were recalculated with a burn-in of 1,000 iterations, and the average posterior probability was used to choose the best-suited run. For post-processing of the output files, the spatial domain was defined as $X = 300$ and $Y = 300$ with a burn-in of 1,000. The results of three individual runs were compared to assess spatial group

correspondence. With STRUCTURE, ten iterations were run under an admixture model assuming uncorrelated frequencies with a range of K values from one to eight (structure proposed by Geneland). Each run had a burn in period of 500,000 followed by 1,000,000 Markov chain replicates (MCMC). To obtain the optimum K value, the method proposed by Evanno et al. (2005) was used.

We evaluated pairwise genetic differentiation of populations by assuming a step-wise mutational model with R_{ST} statistic (Slatkin 1995), then partitioning of genetic variability within and among populations groups was tested by analysis of molecular variance (AMOVA; Excoffier et al. 1992) among the genetic cluster derived from Geneland using GeneAlex v.6.5 (Peakall and Smouse 2012).

Standard genetic diversity indices as the percentage of polymorphic loci (%P), number of alleles (N_a), observed heterozygosity (H_o), and expected heterozygosity (H_e), were estimated for each wild genetic cluster derived from Geneland and for the 109 domesticated individuals (which formed a single genetic group) using the Arlequin 3.5 software (Excoffier and Lischer 2010).

2.2.7. Gene flow estimators.

Gene flow between domesticated and wild populations was evaluated using two methods. 1) R_{ST} was used to indirectly calculate the number of migrants per generation (Nm) between pairs of populations: $Nm = [(1 / R_{ST}) - 1] / 4$. 2). BayesAss v.3.0.4 (Wilson and Rannala 2003) was used to obtain recent migration rates (m). This software uses genetic assignments to estimate short-term dispersal rates (over the past two generations). We performed five runs (each with different starting seed value) of 10,000,000 generations, with a burn-in of 1,000,000 generations, and sampled the chain every 2,000 generations.

2.2.8. Data analyses of cpDNA.

368 cpDNA sequences were used to assess the genetic structure of wild individuals using Geneland v.4.0.9 (Guillot et al. 2008), considering the polymorphic sites detected with DnaSP v.6.12.03 (Rozas et al. 2017). To make the structure consistent between different runs, we removed from the analysis those individuals that had identical sequences to the

domesticated group, resulting in 296 individuals. Options were as described for the microsatellite markers but using 4,000,000 Markov chain Monte Carlo (MCMC) iterations.

We used Arlequin v.3.5 (Excoffier and Lischer 2010) to obtain the number of polymorphic sites and number of haplotypes, and haplotype and nucleotide diversity for 368 wild and 42 domesticated papaya individuals.

We evaluated pairwise genetic differentiation of populations using the N_{ST} estimator. N_{ST} is analogous to F_{ST} , but considers the average number of differences between pairs of sequences, either of the same or different subpopulations (Lynch and Crease 1990). We also calculated the number of migrants per generation (Nm) between pairs of populations. Estimators of genetic differentiation and Nm were obtained using DNAsp v.6.12.03 (Rozas et al. 2017).

Haplotype networks were constructed to examine genealogical relationships between haplotypes using statistical parsimony with TCS 1.2.1 (Clement et al. 2000). Gaps in the sequences generated by insertions and deletions were considered as a fifth state. For this analysis, the domesticated populations of papaya were not considered.

2.2.9. Transgene monitoring.

For the transgene monitoring, 935 individuals of papaya were used (Table S5). For this analysis we included samples from the wild-domesticated complex of papaya, including local varieties from home gardens to cover the broadest representation of the species in Mexico. From the 935 individuals, 320 belonged to wild individuals obtained from 22 collection sites of wild papaya used in the genetic analyses described above (it was not possible to use the 24 collection sites, given that individuals from two sites did not amplify the primers), and from six new collections sites from the states of Tabasco and Guerrero, for a total of 320 wild individuals. We used 615 domesticated samples obtained from different sources (plantations, markets and commercial seeds): 240 obtained from plantations (mostly from the Maradol variety, but one from the Tainung variety), from markets (Maradol variety), and from commercial seeds (from the Amarilla, Criolla and Maradol varieties), and 135 belonged to samples collected in home gardens (mainly Maradol variety, but some local varieties like Amarilla, Amameyada and Criolla) (Table

S5). DNA extraction was following the CTAB protocol with some modifications (Doyle and Doyle 1987). Three primers obtained from JRC GMO MATRIX (European Commission 2014) were used to detect possible transgenic events in Mexico (Table S6). Primers P35s and Tnos, allow the detection of all transgenic papaya lines registered in the European Commission database, and the first PRSV-CP, identifies the protein coat of Papaya Ringspot Virus (PRSV). For the detection of possible transgenic events, PCR reactions were performed for 187 pools of DNA containing 1µl of DNA (10ng/µl) from five individuals. In total, 64 pools from wild individuals, 48 from plantation individuals (domesticated), 27 pools from individuals from home gardens (domesticated), and 48 from individuals from commercially sold seeds (domesticated) were analyzed. PCR reactions were composed of: 1x buffer, 1.5mM MgCl₂, 0.6mM dNTPs, 1µM primer (F and R), 1U taq polymerase (Promega Gotaq[®] Flexi DNA) and 5µl of DNA. The reaction conditions for primers P35S and Tnos were: initial denaturation at 94° C for 3 min, 35 cycles of 30 s at 94° C, 40 s at 55 °C - 40 sec and 40 s at 72° C, and a final extension of 72° C for 10 min. The reaction conditions for the PRSV-CP and CHY primers were: initial denaturation at 94° C for 10 min, 35 cycles of 30 s at 94° C, 30 s at 60° C, 30 s at 72° C, and a final extension of 72 °C for 3 min.

2.3. Results.

2.3.1. Potential distribution map.

We generated 40 candidate models and selected the parameter combinations that obtained the best performance and complexity estimates (i.e., FC= LQ, RM = 0.5; Supplementary Materials 2). With these settings, the resulting niche model was statistically significant ($p < 0.0001^{***}$) according to both significance evaluations (binomial test and partial ROC analysis; AUC ratio = 1.79). The model exhibited good predictive performance (omission error = 0.018) and indicates climatic suitability in the coasts of the Pacific, the Gulf of Mexico, and the Yucatán Peninsula (Fig. 3). The most important variables were annual mean temperature (Bio1) and minimum temperature of the coldest month (Bio6), as the former decreases the model gain the most when it is omitted and the latter results in the highest gain when used in isolation.

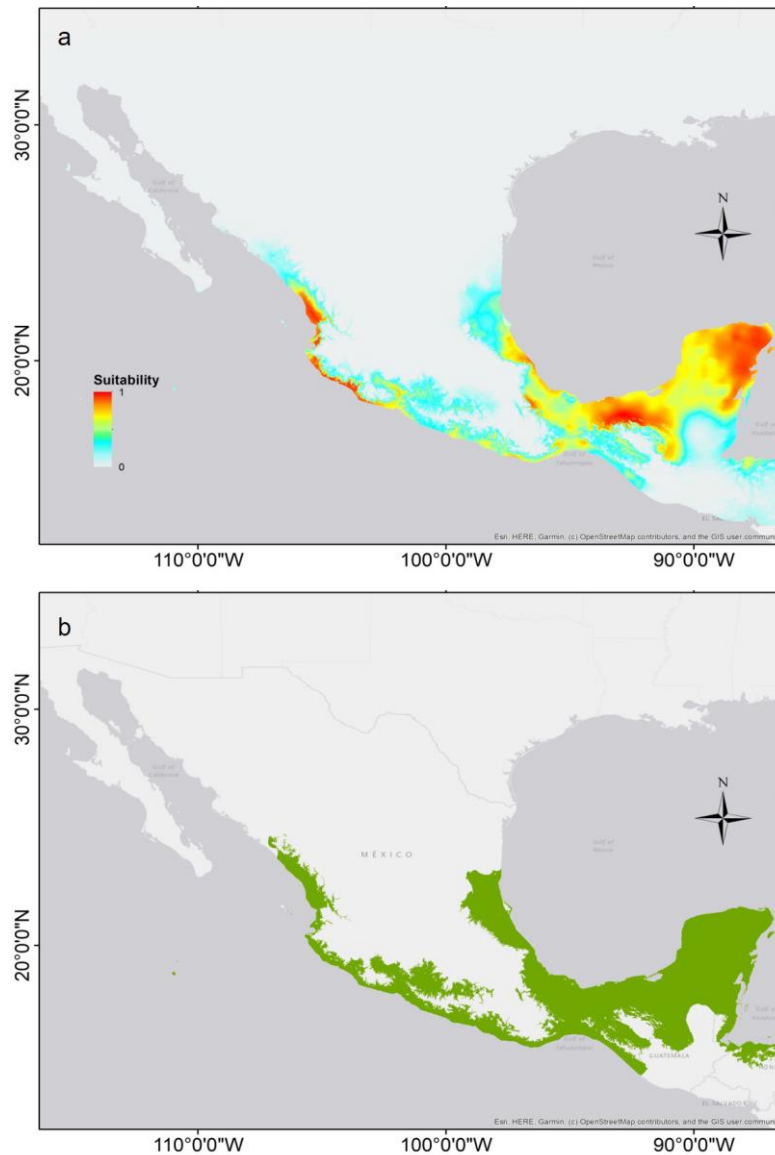


Figure 3. (a) Climatic suitability map of wild *Carica papaya* in Mexico. The red color shows the areas with the highest climatic suitability for the species, while the light blue shows the areas with low climatic suitability; white color shows the areas with zero climatic suitability. (b) Binary map of the presence (green)/absence (white) of wild *C. papaya* in Mexico.

2.3.2. Population structure and nuclear microsatellite diversity.

Six genetic clusters (hereafter named evolutionary units) were detected by posterior cluster membership for the wild plants (Geneland $K=6$, Fig 4.a): North-Gulf unit included

the following collection sites: Cielo, Huasteca, Tamazunchale; Isthmus-Gulf unit included: Matias Romero, Acayucan, Los Tuxtlas, Palenque and Villa Guadalupe; South-Pacific unit included: Poza Rica, Ventanilla, Santiago Astata and Marquelia; Yucatan Peninsula unit included: Oxtankah, Chichen Itzá, Dzibilchaltún, Río Lagartos and Cancún; Western Yucatan Peninsula unit included: Mamantel and Caoba; and North-Pacific unit included: Coast of Michoacán, Tecpan, Copala, Tepic and Bucerías. With STRUCTURE, a lower number of genetics clusters was recognized ($K=4$, Figure 4b). All domesticated papaya individuals were grouped as a single group (hereafter named domesticated group). For the six evolutionary units inferred by Geneland we obtained an overall R_{ST} value of 0.057 ($p = 0.001$), ranging from 0.006 to 0.092 (Fig 5a). When including the domesticated group, the R_{ST} had a value of 0.103 ($p = 0.001$), and between pairs of wild populations and the domesticated group R_{ST} values ranged from 0.006 to 0.568. Hierarchical partition of molecular variance (AMOVA) for the six wild units revealed that the highest proportion of variance was among individuals (72%) and the lowest proportions were within individuals (23%) or among units (6%).

The number of migrants per generation (Nm) among pairs of wild units was in all cases above 1 (Fig 5a). However, this estimator was lower when comparing between the wild populations and the domesticated population ($Nm < 1$), except for the North-Pacific unit ($Nm= 2.473$). Recent migration rates among units (m), as estimated with BayesAss, showed low recent migration rates (Fig. 6), with higher rates among geographically close evolutionary units (Yucatan Peninsula - Western Yucatan Peninsula), and lower rates between geographically distant units (North-Pacific with any evolutionary units). However, this estimator showed low levels between the domesticated group and the wild evolutionary units ($m < 0.01$, values = 0.0033 ± 0.0033 to 0.0084 ± 0.0056), in contrast to the wild units which presented higher recent migration rates (m values = 0.0032 ± 0.0031 to 0.1307 ± 0.0461). However, the direction of gene flow was higher from the domesticated group (source population) to the wild units (recipient population) (Fig. 4b).

All loci were polymorphic and moderately high values of neutral genetic diversity were estimated for wild papaya in Mexico ($H_o= 0.645$ and $H_E= 0.836$; ranges for H_o values= 0.485 to 0.771 and H_E values= 0.624 to 0.816) (Table 1). Most of the wild evolutionary units showed high values of genetic diversity ($H_E > 0.7$), except the North-

Pacific unit. Contrastingly, the domesticated group presented extremely low values of genetic diversity ($H_O = 0.018$ and $H_E = 0.106$).

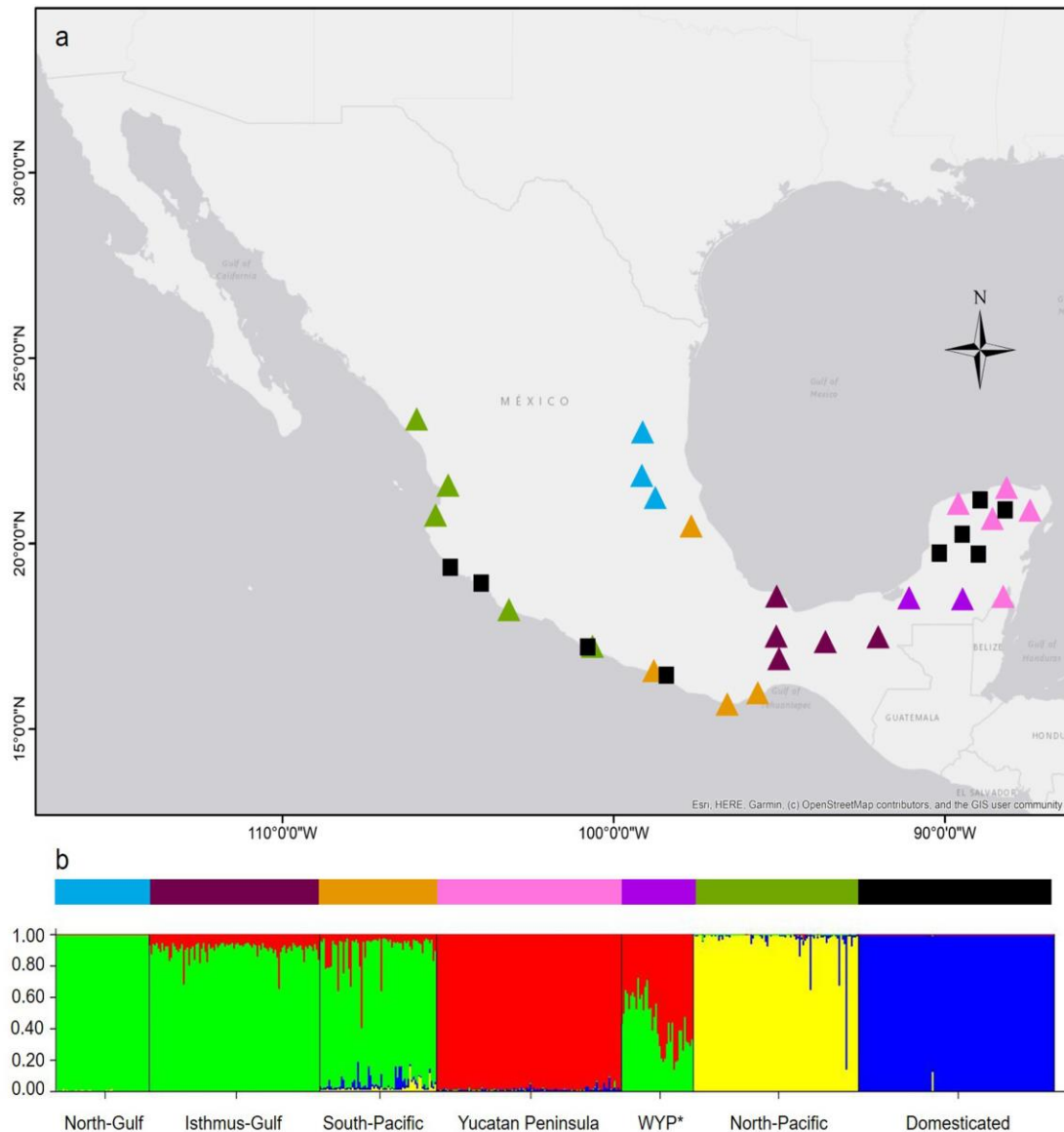


Figure 4. The six and four evolutionary units inferred from Geneland (a) and STRUCTURE (b) using nuclear microsatellites from wild *Carica papaya* in Mexico. In (a), blue triangles: North-Gulf unit; purple triangles: Isthmus-Gulf unit; orange triangles: South-Pacific unit; pink triangles: Yucatan Peninsula unit; lilac triangles: Western Yucatan Peninsula unit; green triangles: North-Pacific unit. Black squares correspond to the cultivated. In (b), STRUCTURE plot showing the four evolutionary units ($\Delta K = 4$) for wild and domesticated *C. papaya*. The colored bar at the top corresponds to the evolutionary units found in Geneland.

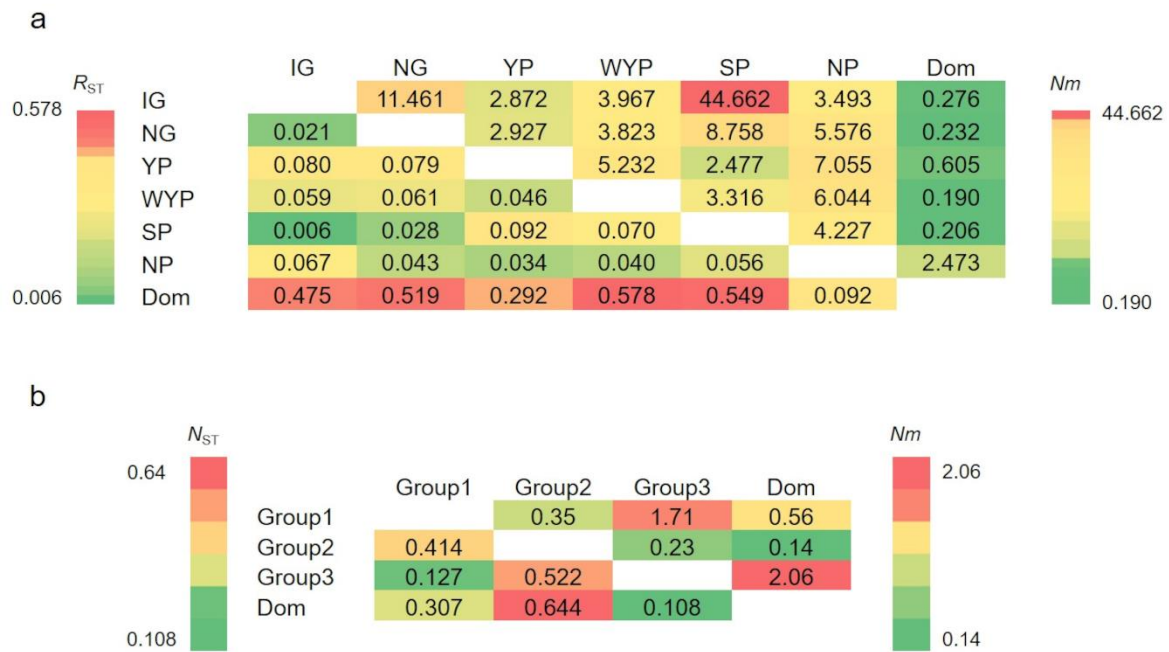


Figure 5. Heatmap of pairwise genetic differentiation (R_{ST} and N_{ST}) values (lower part) and number of migrants per generation (Nm) (upper part) among wild evolutionary units and domesticated papaya using two molecular markers: (a) Genetic differentiation (R_{ST}) and number of migrants per generation (Nm), using six nuclear microsatellites for six wild evolutionary units and domesticated papaya; (b) genetic differentiation (N_{ST}), and number of migrants per generation (Nm), for the *psbA-trnH* marker in three genetic groups and domesticated papaya. The colors indicate R_{ST} , N_{ST} or Nm values ranging from lower values (green) to higher values (red). IG, Isthmus-Gulf unit; NG, North-Gulf unit; YP, Yucatan Peninsula; WYP, Western Yucatan Peninsula unit; SP, South-Pacific unit; NP, North-Pacific unit; Dom, domesticated.



Figure 6. Recent migration rates ($m \pm$ s.d.) between source and recipient populations of wild papaya in Mexico. The arrows show the direction of gene flow between evolutionary units. Only m values higher than 0.01 are shown; the thicker arrows indicate higher values of m . The NP unit does not show connections due to low values of m ($m < 0.01$). The color of each circle represents the inferred evolutionary unit of Geneland using nuclear microsatellites. Letters inside the circles represent the abbreviation of the evolutionary units: IG, Isthmus-Gulf unit; NG, North-Gulf unit; YP, Yucatan Peninsula; WYP, Western Yucatan Peninsula unit; SP, South-Pacific unit; NP, North-Pacific unit.

Table 1. Genetic diversity estimators for six nuclear microsatellites in six evolutionary units and the domesticated group of papaya in Mexico. n = number of individuals per evolutionary units, $\%P$ = polymorphic loci percentage, A = allele number, H_o = observed heterozygosity, H_E = expected heterozygosity. Standard deviation is indicated in parentheses.

Populations	n	$\%P$	A	H_o	H_E
North-Gulf	52	100	8.167 (2.639)	0.699 (0.092)	0.746 (0.103)
Isthmus-Gulf	95	100	11.333 (4.320)	0.693 (0.085)	0.783 (0.052)
South-Pacific	65	100	9.167 (2.229)	0.638 (0.063)	0.789 (0.044)
Yucatan Peninsula	103	100	10.000 (2.000)	0.672 (0.082)	0.729 (0.039)
Western Yucatan Peninsula	40	100	10.333 (3.502)	0.771 (0.090)	0.816 (0.045)
North-Pacific	92	100	8.500 (2.074)	0.485 (0.149)	0.624 (0.181)
Domesticated	109	100	2.800 (0.837)	0.018 (0.015)	0.106 (0.123)
Total, (without domesticated)	447	100	16.833 (4.119)	0.645 (0.037)	0.836 (0.065)

2.3.3. Population structure and chloroplast DNA diversity.

Using a total of 296 wild individuals, three genetic clusters were detected by posterior cluster membership (Geneland $K=3$; Fig. 7). Group 1 included the following collection sites: Acayucan, Los Tuxtlas, Villa Guadalupe, Poza Rica, Matias Romero, Ventanilla, Santiago Astata, Marquelia, Caobas, Dzibilchaltún, Chichen Itzá, Río Lagartos, Cancun, Oxtankah, Copala, Tecpan and Tepic; Group 2 included: Cielo, Huasteca, Tamazunchale; and Group 3 included: Bucerias, Costa de Michoacán, Palenque and Mamantel. Overall wild groups showed a high genetic diversity of haplotype diversity ($H_d=0.934$; ranges for H_d values= 0.772 to 0.918). However, the nucleotide diversity was low ($\pi=0.009$ to 0.001).

0.016). In contrast, the domesticated group presented low values of haplotype and nucleotide diversity ($Hd= 0.094$; $\pi= 0.000$) (Table 2).

Genetic differentiation among the three wild genetic groups inferred by Geneland resulted in a $N_{ST}= 0.409$. Overall (including wild and domesticated groups) N_{ST} value was 0.446. Between pairs of wild groups N_{ST} values ranged from 0.127 to 0.522 (Fig. 5b), while between pairs of the wild groups with the domesticated one, N_{ST} values ranged from 0.108 to 0.644. The number of migrants per generation (Nm) among pairs of wild groups was low in some cases, but above 1 between Groups 1 and 3 (Nm values = 0.23 to 1.71) (Fig.5b). However, this estimator was moderate between the wild groups and the domesticated group ($Nm < 1$) except between Group 3 and the domesticated group ($Nm= 2.06$).

The haplotype network showed the distribution and frequency of 68 haplotypes for the 24 collection sites (Fig. 8). The most frequent haplotypes (H1, H2, H3) were present in all three wild units (Fig 8a), except for group 3 that does not include H3 (Fig. 8b). In addition, the evolutionary units detected showed exclusive haplotypes (Fig 8). The domesticated group was not considered in the haplotype network due to the almost null genetic variation found.

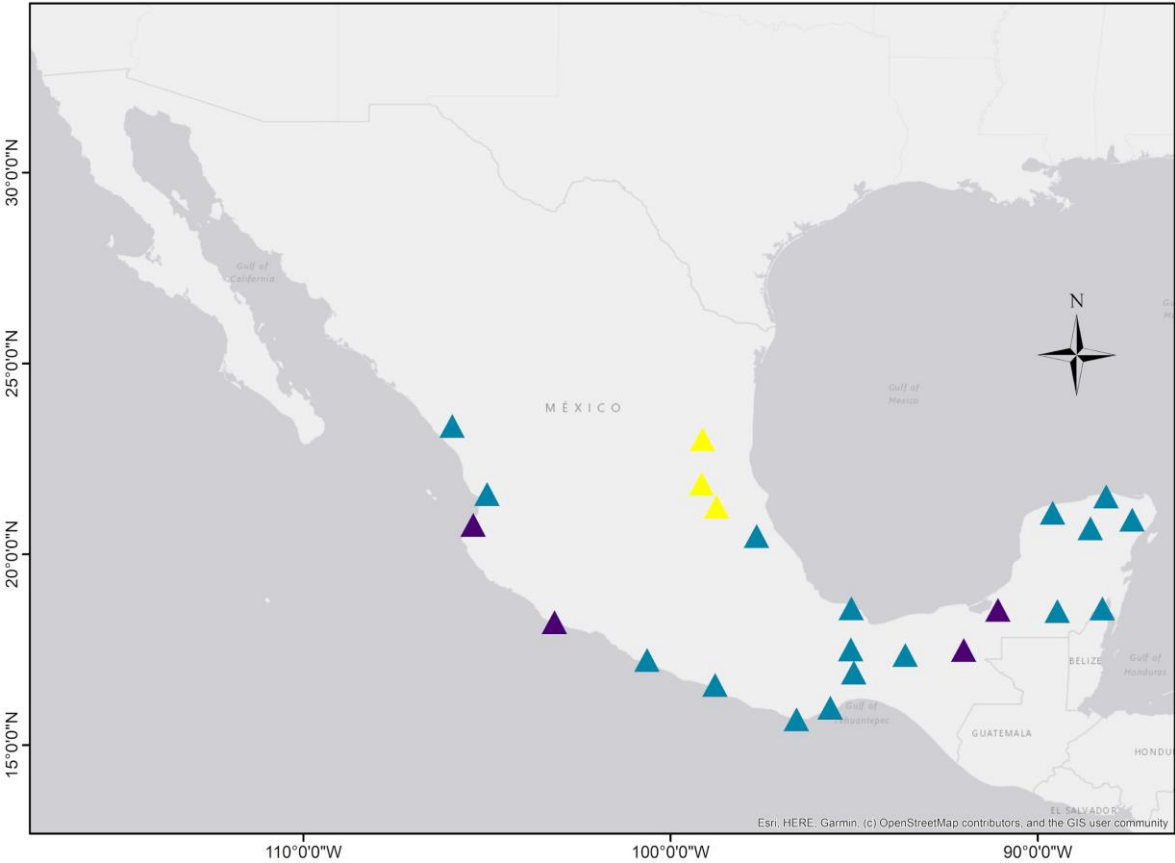


Figure 7. Evolutionary units inferred from Geneland using the *psbA-trnH* chloroplast region for wild papaya in its distribution in Mexico. Blue triangles: Group1; yellow triangles: Group2; purple triangles: Group3.

Table 2. Genetic diversity estimators for the *psbA-trnH* marker in three wild genetic groups and the domesticated group in Mexico. n = number of individuals per genetic groups, h = number of haplotypes, S = polymorphic sites, Hd = haplotype diversity, π = nucleotide diversity. Standard deviation is indicated in parentheses.

Populations	n	h	S	Hd	π
Group1	240	42	25	0.914 (0.010)	0.013 (0.007)
Group2	47	12	17	0.772 (0.055)	0.016 (0.008)
Group3	81	23	25	0.918 (0.014)	0.009 (0.005)
Domesticated	42	3	2	0.094 (0.061)	0.000 (0.000)
Total, (without domesticated)	368	68	37	0.934 (0.007)	0.015 (0.008)

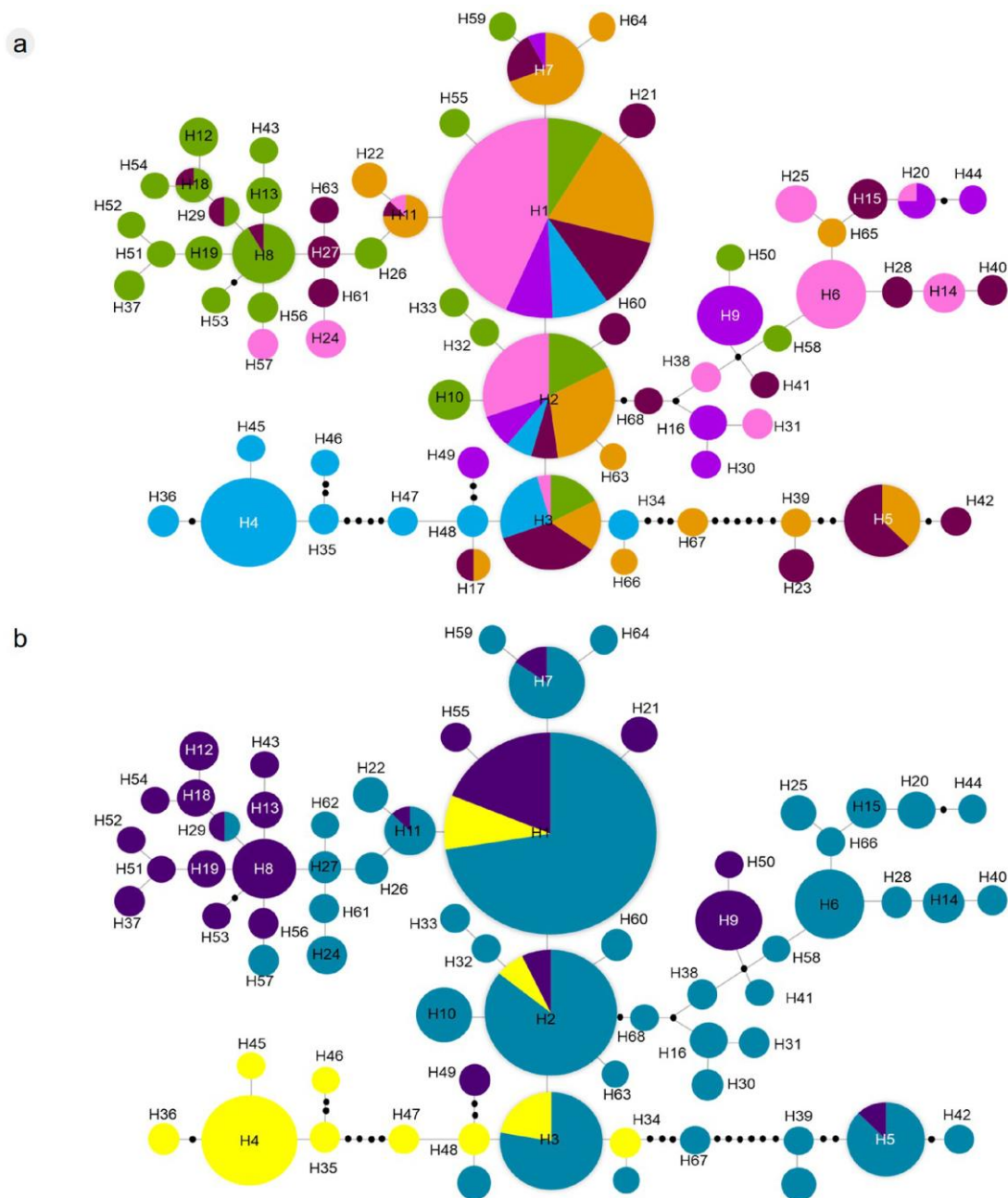


Figure 8. 68 Haplotype network for the *psbA-trnH* chloroplast region of wild *Carica papaya* in its distribution in Mexico. The size of the circles is proportional to the frequency of each haplotype. Black dots represent unsampled haplotypes. Each section, size and color of haplotypes (pies) are proportional to the representation of the evolutionary units inferred from Geneland using (a) nuclear microsatellites (as in Figure 4a), and (b) *psbA-trnH* chloroplast region (as in Figure 7)

2.3.4. Evaluation of transgene monitoring.

Of the 187 DNA pools examined, none amplified for the transgene regions (Table 3). To corroborate the absence of transgenes in papaya, individual samples were randomly chosen from each DNA pool to analyze the P35S region, with negative results for all samples.

Table 3. Pools of *Carica papaya* DNA analyzed and number of positive samples for the three transgenes analyzed. n pools = number of pools analyzed by type of sample; n individuals = number of individuals by pools; + means positive samples.

Sample type	n pools	n individuals	P35S(+)	Tnos (+)	PRSV-CP(+)
Wild	64	320	0	0	0
Plantations (domesticated)	48	240	0	0	0
Home garden (domesticated)	27	135	0	0	0
Commercials seeds (domesticated)	48	240	0	0	0

2.4. Discussion.

Our study includes the analysis of the Mexican distribution of *Carica papaya*, area proposed as the center of origin of the species, the center of distribution of genetic diversity and the site where its domestication began and continues to the present day. Our main objective was to identify the true evolutionary units of wild papaya and to provide necessary information on the areas where the processes that originate and maintain its variation occur for conservation purposes, under the premise that "you cannot conserve what you do not know". Our search for collection sites was exhaustive in order to identify the limits of the evolutionary units, using two different molecular markers (nuclear microsatellites and chloroplast sequences) which, due to their differences, provide complementary histories. The discovery of the evolutionary units will allow changes in the current management and conservation perspectives for the species, and to understand and manage the potential threats faced by the evolutionary units of wild papaya.

2.4.1. Wild papaya distribution.

In order to obtain the natural distribution of wild papaya, unlike other studies (Fuentes and Santamaría 2014; Espinosa et al. 2018; Hernández-Salinas et al. 2021), we ensured to use data exclusively from wild individuals, by distinguishing wild herbaria specimens from

cultivated ones from seven national and international herbariums, and by performing an extensive field sampling. Thus, we are certain that only data from wild specimens was used to construct the potential distribution map. Wild papaya shows a wide distribution in Mexico, covering lowland tropical and subtropical vegetation areas ranging from southern Sinaloa in the west coast and from El Cielo, Tamaulipas, on the east coast, to southern Mexico, where it is widely distributed in the Yucatan Peninsula (Figs. 2 and 3). No wild specimens from the states of Sinaloa, Nayarit and Michoacan were found in herbariums, which highlights the importance of the discovery and field collections of wild populations in these areas, since its distribution in these regions was unknown. Alarmingly, the current rate of deforestation and habitat fragmentation in the natural distribution of papaya is high enough as to endanger the existence of plant species (Novick et al. 2003). This, coupled with the lack of information on the state of the CWR, warns about the importance of studying and conserving wild populations of important crop species.

2.4.2. Genetic diversity, structure and gene flow in wild populations of *Carica papaya* in Mexico.

Genetic structure analyses using microsatellite markers and chloroplast DNA recognized six and three genetic groups, respectively. This indicates that wild papaya populations in Mexico behave as very large evolutionary units. The identification of evolutionary units is very useful because it allows to establish the set of individuals or populations with similar genetic characteristics that have diverged for a long time, which in turn helps to generate better conservation strategies that include the ecological and evolutionary processes of the species (Vogler and Desalle 1994; Moritz 1999). The greater area and dispersion that characterize large evolutionary units allows them to resist certain changes, such as environmental impacts and anthropogenic effects, and therefore their risk of local extinction decreases (Moritz 1999; Funk et al. 2012; Casacci et al. 2014). However, vulnerability to evolutionary processes deserves attention, since they can occur at any site of the periphery, or at any individual within the area, silently spreading and affecting a larger area than expected, which is why in-depth studies such as this are needed.

Genetic diversity was, in general, high for wild populations of papaya in Mexico for both markers. Overall, we found similar values of genetic diversity compared to previous studies in Mexico (Chávez-Pesqueira et al. 2014; Chávez-Pesqueira and Núñez-Farfán

2016), but higher than studies of wild papaya in Central America and the Caribbean (D'eeckenbrugge et al. 2007; Ocampo et al. 2007; Brown et al. 2012; Mardonovich et al. 2019). High haplotype diversity values were also obtained with the chloroplast marker, suggesting Mexico as an important genetic reservoir for the species, as genetic diversity has been maintained at high values over time. However, the difference in the number of groups identified with Geneland with the two types of markers could be related to recent anthropogenic effects. At the local level, Chávez-Pesqueira et al. (2014) found that populations located in a fragmented forest in Los Tuxtlas, Mexico, showed lower genetic diversity and higher genetic differentiation compared to populations from continuous forests. The increasing fragmentation of the natural habitat of wild papaya represents a worrisome scenario for the maintenance of genetic partitioning of the wild form of the species. On the other hand, cpDNA data suggest that gene flow through seeds was probably important for the maintenance of genetic connectivity in the past, and that recent fragmentation has probably generated barriers for seed dispersers (Chávez-Pesqueira and Núñez-Farfán 2016).

The haplotype network showed diversification processes and gene flow events (Figure 8a and b). Most units show unique haplotypes and few mutational steps between them. Haplotype networks allow us to observe the spatial distribution of diversity and possible gene flow events, such as between the Yucatan Peninsula to the North Pacific (H24, H57) and vice versa (H50 and H58; Figures 8). Therefore, gene flow between populations appears to be a frequent evolutionary process that occurs naturally.

2.4.3. Gene flow between wild and domesticated papaya.

The obtained values of Nm (for both markers) and m (for nuclear markers) revealed high gene flow among the wild evolutionary units (Fig. 5 and 6), as well as the existence of gene flow between Maradol papaya plantations and the wild evolutionary units (Fig. 5). However, we found that the direction is mainly from domesticated to wild plants, and that the highest value of gene flow with the nuclear markers was between the domesticated group and the North-Pacific unit ($Nm = 2.47$; Fig. 5a), which presented the lowest values of genetic diversity (Table 1). This unit is embedded in one of the regions with the highest presence of papaya plantations in Mexico (SADER 2021), which could explain the higher gene flow values. Similarly, with the cpDNA markers, we found higher gene flow from

plantations to group 3 ($Nm = 2.06$; Fig. 5b), which is also the group with the lowest nucleotide diversity. In both cases, we found the lowest levels of genetic differentiation with the domesticated group (Fig. 5), compared to the other wild units, which are more genetically differentiated from it.

The low levels of genetic diversity in domesticated papaya (Table 1 and 2), together with the evidence of gene flow between domesticated and wild papaya (Fig. 5), highlight the importance of conserving wild genetic diversity, since gene flow from domesticated plants could affect the fitness of wild units; in addition to modifying the ecological and biological functionality of wild plants by homogenizing their diversity. Commercial plantations in Mexico represent large extensions with thousands of plants per unit area, which promotes a higher probability of interbreeding with wild plants (Ellstrand et al. 1999). Furthermore, we recommend that future research include native varieties as it is highly likely that they maintain gene flow with commercial plantations and wild populations, as well.

The low diversity in the Maradol improved variety of papaya is determined from its origin, since only two parental lines were used to obtain it, and several rounds of artificial selection were carried out to gain genetic stability and fixation of desirable traits (Rodríguez and Corrales 1967; Rodríguez 2008). In this study, we confirmed that the genetic diversity obtained from plantations from two different regions of Mexico (Pacific and Yucatan Peninsula) is practically nil for both molecular markers (Table 1 and 2). It is known that the domestication process implies a genetic bottleneck that generally reduces the diversity found in wild plants (Yamasaki et al. 2005). In the case of improved varieties, such as Maradol, subsequent bottlenecks occur that further decrease genetic diversity, increasing their vulnerability to future environmental changes (Van De Wouw et al. 2010).

With the nuclear markers, the nine papaya plantations clustered into a single genetic group (Figure 4b), indicating that plantations have a very similar genetic constitution. Likewise, with the cpDNA marker we found that most domesticated individuals contain the H1 haplotype, which is the most represented in wild plants and is found throughout the natural distribution, supporting that genetic diversity in plantations is limited. We suggest that the limited gene flow from wild to domesticated plants is explained mainly by farmers' management practices, since they generally use commercial

seeds. As a result, the commercial cultivation of Maradol papaya creates a significant barrier to gene flow for wild plants. Wild pollen that lands on plantations represents a loss because it won't reach natural populations, reducing the likelihood of outcrossing. However, this study did not consider papaya plants grown in backyards or home gardens, which could represent important sources of domesticated diversity. Furthermore, plants in home gardens could act as connectors for gene flow, and even facilitate the subsequent introgression of domesticated alleles into wild populations, as wild and domesticated plants share pollinators and floral visitors (Moo-Aldana et al. 2017; Badillo-Montaño et al. 2018; Pacheco-Huh et al. 2021).

In papaya, gene flow from domesticated to wild individuals can cause diverse consequences at different levels, e.g., 1) morphological consequences, such as increased size in fruits (Paz and Vázquez-Yanes 1998; Chávez-Pesqueira and Núñez-Farfán 2016; Fig. 1) and flowers (pers. obs.). Moreover, as individuals of Maradol papaya are mainly hermaphrodites, this characteristic can be transmitted to wild plants (pers. obs.) affecting pollination, since hermaphrodite flowers self-pollinate before anthesis (Manshardt et al. 2016). 2) Physiological consequences, such as decreasing the importance of specific environmental conditions for breaking dormancy and seed germination (Paz and Vázquez-Yanes 1998), affecting the presence of the species in natural seed banks. Moreover, in contrast to Maradol plants, wild plants are tolerant of heat deficit and water stress (Estrella-Maldonado et al. 2021), hence gene flow may lessen this feature in wild plants. Similarly, wild plants are more tolerant to antagonistic damage (Pacheco-Huh et al. 2021), therefore gene flow could increase the vulnerability of wild plants. 3) Ecological consequences, such as modifications to ecological interactions; wild plants interact with a wide range of organisms compared to Maradol plants (Badillo-Montaño et al. 2019, Pacheco-Huh et al. 2021). Therefore, gene flow from domesticated to wild plants could have an impact on the entire chain of ecological interactions, particularly specialized ones. 4) Evolutionary consequences, such as changes in allele frequencies and a tendency to homogenize genetic diversity, reducing diversity in wild units and increasing their vulnerability to environmental changes.

2.4.4. Transgene flow monitoring.

Transgenic papaya was released in Hawaii in the late 20th century (Tecson Mendoza et al. 2008; Silva-Rosales et al. 2010; Manshardt 2014) to combat the disease caused by PRSV. Gene flow events between transgenic varieties of papaya to other varieties of the species, have been reported (Gonsalves et al. 2012; Gonsalves 2014; Manshardt et al. 2016), showing the occurrence of gene flow from the hermaphrodite variety "Rainbow" (transgenic) to other non-hermaphrodite varieties of papaya. Currently, the countries where the importation of transgenic papaya from Hawaii is allowed are the United States, Canada and Japan (Chávez-Pesqueira and Núñez-Farfán 2017). In Mexico, there have been attempts to create and release transgenic papaya (Cabrera-Ponce et al. 1995; de la Fuente et al. 1997; Guzmán-González et al. 2006; Silva-Rosales et al. 2010). However, Mexican farmers have opposed to the introduction of transgenic papaya because they opt to improve their management practices to deal with PRSV (Silva-Rosales et al., 2010). Moreover, without transgenic papaya, Mexico represents the world's leading exporter of papaya (FAO 2022).

Transgene flow can be assessed with molecular markers to analyze introgression from domesticated to wild relatives, as well as other risks to genetic diversity within the wild-to-domesticated complex (Wegier et al. 2011; Hernández-Terán et al. 2017). Transgene flow is a cause for concern as the goal of CWR conservation is to maintain the processes that favor their continued diversification and potential in new scenarios (Tobón-Niedfeldt et al. 2022), and transgene introduction in wild populations have shown to modify native ecological interactions (Vázquez-Barrios et al. 2021). In the extensive sampling conducted in this research, from commercial plantations, local varieties and wild papaya individuals, transgenes were absent (Table 3). However, if the country's protection goals include maintaining the genetic diversity of the wild-to-domesticated papaya complex without transgenes, legal and accidental releases must be prevented.

2.4.5. Conservation and management for *Carica papaya*.

There is great concern about the conservation of many CWR. It has been estimated that up to 75% of wild species could be under some kind of threat (Dempewolf et al. 2014), mainly due to anthropogenic actions (Sala et al. 2000; Wright 2010; Haddad et al. 2015;

Newbold et al. 2015), affecting the ecological processes that promote and maintain the genetic diversity of wild populations. In the case of wild papaya, although it has been recognized as a high priority species for conservation (Castañeda-Álvarez et al. 2016), assessments corresponding to the IUCN red list, NOM-059-SEMARNAT-2001, and other strategies to safeguard evolutionary resilience (Mastretta-Yanes et al. 2018; Tobón-Niedfeldt et al. 2022), are still needed. Our results are of great importance for global and local agrobiodiversity conservation plans, and show the importance of considering the wild-to-domesticated complex of species in conservation strategies. Although the crop's vulnerability is growing due to its low genetic variation, Mexico's cultivated areas and its exports have increased in recent years (FAO 2022). The likelihood that gene flow from domesticated to wild papaya plants will continue, should be addressed with comprehensive measures, governmental tools, awareness of markets and consumers, and considering the communities that still conserve the diversity of native varieties.

The integral conservation of agrobiodiversity depends on various governmental bodies in Mexico, which should be informed of these results in order to improve decision-making. In the same way, local farmers should be able to take better decisions by knowing and valuing the current state of their genetic resources. Crops that remain in their centers of origin, diversity and domestication face complexities that should be evaluated and recognized. Every part of the wild-to-domesticated complex involves a rich and unique evolutionary history that silently offers us future opportunities but just as silently is lost unseen.

For papaya we recommend the constant evaluation of genetic diversity in the wild evolutionary units to detect possible reductions in genetic diversity, as well as a systematic transgene monitoring in the wild-to-domesticated complex, to report any case of transgene introduction. We suggest paying special attention to the wild evolutionary units that remain in areas of high papaya production, since gene flow from plantations is more likely to reduce their genetic diversity.

CAPÍTULO III**Genómica del paisaje de la papaya silvestre (*Carica papaya* L.) a lo largo de un gradiente ambiental en la península de Yucatán.****3.1. Introducción.**

Las presiones selectivas sobre las poblaciones varían en el tiempo y en el espacio, lo que favorece genotipos adaptados en el ambiente local, este patrón es conocido como adaptación local (Kawecki y Ebert, 2004). Entender las bases genéticas de la adaptación de las plantas, es un aspecto crucial para la conservación y el manejo de los recursos fitogenéticos, en especial en aquellas especies consideradas como parientes silvestres de los cultivos (PSC), y sobre todo bajo un contexto de cambio global (Guerrero *et al.*, 2018). Al distribuirse en diferentes ambientes y estar adaptados localmente (Vavilov y Dorofeyev, 1992), los PSC contienen alelos ventajosos que podrían ser de utilidad para mejorar la adaptación de los cultivos a cambios ambientales (Dempewolf *et al.*, 2017; Hajjar y Hodgkin, 2007). Diversos estudios han documentado la adaptación local de los PSC a una amplia variedad de factores ambientales como precipitación, temperatura, altitud, condiciones edáficas, entre otros (Ariani y Gepts, 2019; Aguirre-Liguori *et al.*, 2019, 2017; Fustier *et al.*, 2019; Cortés y Blair, 2018; Brunazzi *et al.*, 2018; Anderson *et al.*, 2016; Berthouly-Salazar *et al.*, 2016; Fang *et al.*, 2014; Yoder *et al.*, 2014; Zhao *et al.*, 2013; Castillo *et al.*, 2010). Sin embargo, a pesar de la existencia de este tipo de estudios, y la creciente revalorización de los PSC, sigue existiendo un vacío de información para numerosas especies y en particular, información que identifique regiones genómicas funcionales en PSC para mejorar los cultivos (Brunazzi *et al.*, 2018; Dempewolf *et al.*, 2017; Castañeda-Álvarez *et al.*, 2016).

La genómica del paisaje es una disciplina emergente, basada en la secuenciación de siguiente generación (NGS, por sus siglas en inglés), la cual integra técnicas de la genética de poblaciones y datos de sistemas de información geográfica. Tiene como objetivo descubrir asociaciones entre el genoma y el medio ambiente, lo que hace posible identificar simultáneamente los *loci* candidatos potenciales y las presiones selectivas específicas que actúan sobre ellos (Storfer *et al.*, 2015). Asimismo, permite identificar los factores ambientales que moldean la variación genética adaptativa y los genes que generan la adaptación local de las especies (Rellstab *et al.*, 2015). Al combinar datos genómicos y ambientales, en especial de gradientes ecológicos o diferentes tipos de

hábitats, la genómica del paisaje permite realizar comparaciones entre variación neutral y adaptativa para cuantificar los efectos de aspectos del paisaje y variables ambientales en el flujo genético y en la estructura genética de las poblaciones (Li et al., 2017; Allendorf et al., 2010). Su principal ventaja es que permite examinar cientos de miles de *loci* en cientos de individuos permitiendo evaluaciones finas de la interacción entre el flujo génico y la selección como procesos que influyen en la evolución y mantenimiento de las poblaciones (Allendorf *et al.*, 2010).

La papaya silvestre (*Carica papaya* L.) es un buen modelo para estudios de genómica del paisaje. En México la especie se distribuye ampliamente en las tierras bajas tropicales de los estados cercanos a las costas del Pacífico, Golfo de México, sin embargo, el área geográfica más amplia donde se distribuye la especie es la península de Yucatán (Ruiz-Gil *et al.*, 2023). Esta región es de gran interés ya que podría considerarse como un laboratorio natural debido a que muestra un marcado gradiente ambiental con una región húmeda en el sureste y una región más seca en el norte-noroeste (Figura 3.2.). Incluso, el norte-noroeste de la península de Yucatán, representa la zona más seca donde se distribuye la papaya silvestre en México. Tal gradiente ambiental podría generar adaptaciones locales en plantas silvestres de papaya, haciendo de la península de Yucatán un área importante para estudiar aquellos procesos que pueden llevar a la adaptación al ambiente e identificar regiones genómicas asociadas a distintas variables abióticas (como la precipitación y la temperatura). Por lo tanto, nos enfocamos en responder las preguntas de cómo se encuentra distribuida la variación de la diversidad genética en la península de Yucatán, así como si el gradiente en esta región ha generado en el genoma de plantas de papayas silvestres señales de adaptación local. Para ello, utilizamos marcadores de amplia cobertura genómica (marcadores SNP, polimorfismo de nucleótidos únicos, por sus siglas en inglés) y herramientas de la genómica del paisaje para analizar la estructura y diversidad genética de la papaya silvestre en la península de Yucatán e identificar posibles regiones genómicas asociadas a variables de precipitación y temperatura.

3.2. Materiales y Métodos.

3.2.1. Modelo de estudio.

Las poblaciones silvestres de papaya (*Carica papaya* L.) son el pariente silvestre de las diferentes variedades domesticadas de papaya. Son hierbas de porte arbóreo (~10 m) y de rápido crecimiento (Teixeira Da Silva *et al.*, 2007) que llegan a vivir hasta 20 años (Jiménez *et al.*, 2014) (Figura 3.1). Las papayas silvestres son dioicas, es decir, hay individuos femeninos y masculinos (Figura 3.1a, Figura 3.1b). Su distribución natural abarca los bosques tropicales de tierras bajas de México y el norte de América Central, actuando como una especie pionera que coloniza claros recién creados (Chávez-Pesqueira y Núñez-Farfán, 2017; Carvalho y Renner, 2012; Aradhya *et al.*, 1999; Paz y Vázquez-Yanes, 1998; Núñez-Farfán y Dirzo, 1988). Es polinizada por diferentes especies de insectos (Pacheco-Huh *et al.*, 2021; Badillo-Montaña *et al.*, 2019) y consumida y dispersada por pequeños mamíferos y algunas especies de aves (Chávez-Pesqueira *et al.*, 2014). En su forma silvestre, la papaya en México presenta altos niveles de diversidad genética (Ruiz-Gil *et al.*, 2023; Chávez-Pesqueira y Núñez-Farfán, 2016; Chávez-Pesqueira *et al.*, 2014), lo que contrasta grandemente con su contraparte domesticada (Ruiz-Gil *et al.*, 2023). Son un recurso genético importante para el manejo de las variedades domesticadas de papaya, pues las papayas silvestres son más tolerantes a condiciones de estrés biótico como el ataque de antagonistas (Pacheco-Huh *et al.*, 2021), y a condiciones de estrés abiótico, como el estrés por déficit hídrico y altas temperaturas (Estrella-Maldonado *et al.*, 2021).



Figura 3.1. (a) Población silvestre de papaya de la península de Yucatán que muestra individuos femeninos y masculinos. (b) Inflorescencias masculinas de papaya silvestre. (c) Flor femenina y frutos inmaduros de papaya silvestre.

Fotos: Pedro Ruiz

3.2.2. Colecta de muestras.

Se colectó un total de 228 individuos silvestres de papaya de 15 sitios que cubren el gradiente de precipitación de la península de Yucatán (Figura 3.2, Tabla 3.1). Se colectó tejido foliar de todos los individuos (incluyendo plantas femeninas y masculinas) y se conservó a -80°C . Se aseguró que todos los sitios de colecta estuvieran lejos de asentamientos humanos y que las plantas mostraran características silvestres para asegurar la colecta de individuos silvestres.

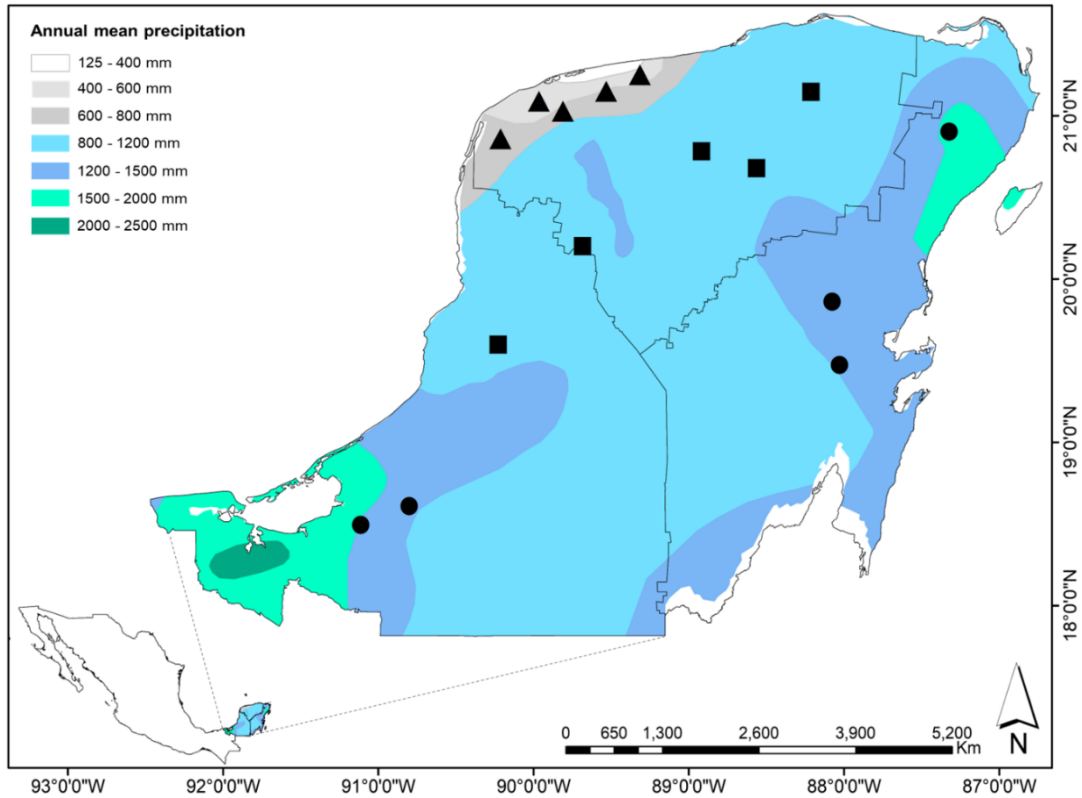


Figura 3.2. Distribución de los 15 sitios de colecta de papaya silvestre en la península de Yucatán. Los triángulos representan los sitios de la zona con menos precipitación; los cuadrados representan los sitios de la zona con precipitación intermedia, y los círculos representan los sitios de la zona de mayor precipitación.

Tabla 3.1. Sitios de colecta, tamaño de muestra (n), coordenadas geográficas (latitud y longitud), rango de precipitación (mm) de los 15 sitios de colecta de papaya silvestre en la península de Yucatán.

Sitio de colecta	n	Latitud	Longitud	Rango de precipitación (mm)
Celestún	16	20.858	-90.212	600-800
Sisal	15	21.088	-89.965	400-600
Chaac Tun	15	21.027	-89.810	600-800
Chicxulub	15	21.148	-89.532	600-800
Dzemul	15	21.250	-89.314	400-600
Edzná	15	19.598	-90.228	800-1200
Sanakte	15	20.201	-89.685	800-1200
Kantunil	15	20.782	-88.918	800-1200
Chichen Itzá	15	20.679	-88.563	800-1200

Tizimin	15	21.147	-88.212	800-1200
Mamantel	16	18.495	-91.113	1200-1500
El Tormento	15	18.610	-90.801	1200-1500
Ocom	16	19.474	-88.029	1200-1500
Laguna azul	15	19.861	-88.077	1200-1500
Valladolid Nuevo	15	20.902	-87.323	1500-2000

3.2.3. Extracción de ADN y genotipado por secuenciación.

El ADN genómico se obtuvo mediante el método CTAB (Doyle & Doyle, 1987). La calidad del ADN se verificó con geles de agarosa al 1% y la cuantificación de ADN se realizó utilizando un fluorómetro (QUBIT Thermo Fisher Scientific) para garantizar concentraciones de ADN ≥ 50 ng/ μ l. Los datos de genotipado por secuenciación (GBS por sus siglas en inglés) se generaron siguiendo el método de Elshire *et al.*, (2011), con los siguientes cambios: se utilizaron 100 ng de ADN genómico, 1,44 ng de adaptadores, el ADN genómico se cortó con la enzima PstI, y la biblioteca se amplificó con 18 ciclos de PCR. Las lecturas fueron alineadas con el genoma de referencia de papaya (Yue *et al.*, 2022) para obtener una matriz de SNP en formato VCF (Archivo de Llamada de variantes, por sus siglas en inglés) para los 228 individuos de papaya silvestres.

La matriz de SNP generada fue filtrada usando el programa TASSEL (Bradbury *et al.*, 2007) con un MAF (Frecuencia del Alelo Menor, por sus siglas en inglés) de 0.01 - 0.5. Este proceso de filtrado resultó en 1925 SNPs bialélicos. El archivo VCF fue convertido a otros formatos usando PGDSpider 2.1 (Lischer y Excoffier, 2012) y la función vcf2lmm implementado en el paquete LEA de R (R Core Team, 2022; Frichot y François, 2015) cuando fue requerido.

3.2.4. Análisis de diversidad y estructura genética.

La estructura genética se obtuvo utilizando la función sNMF que estima coeficientes de mezcla individuales a partir de la matriz genotípica (Coeficiente de ancestría. Frichot *et al.*, 2014) implementado en el paquete LEA de R (R Core Team, 2022; Frichot y François, 2015). El número de poblaciones ancestrales (K) probadas en cada análisis de mezcla genética (admixture) fue de dos a 15 con diez repeticiones; para determinar el valor de K, se eligió el menor valor de entropía cruzada, además de visualizar el gráfico de entropía

cruzada y elegir el valor representado como un "codo" claro en el gráfico como el valor más plausible para K (ANEXO 3.3).

Se calculó la partición de la variabilidad genética dentro y entre las poblaciones mediante el análisis de la varianza molecular (AMOVA), el grado de diferenciación genética por pares de poblaciones detectadas (F_{ST}), el índice de endogamia (F_{IS}) y el flujo genético (número de migrantes por generación = Nm) con el programa Arlequin 3.5 (Excoffier y Lischer, 2010). Los índices de diversidad genética estándar como la heterocigosidad observada (H_O), la heterocigosidad esperada (H_E), la diversidad nucleotídica (π), el número de sitios polimórficos (S) y el número de haplotipos (h), se estimaron con el mismo programa. Los análisis de la estructura y de la diversidad genética se llevaron a cabo únicamente con *loci* considerados como neutrales (1420 *loci* neutrales, excluyendo aquellos *loci* sospechosos de ser atípicos identificados con BayeScan y Arlequin; ver abajo).

3.2.5. Detección de *loci* atípicos (*outliers*).

Para identificar las regiones genómicas sometidas a una selección espacialmente divergente, se utilizaron dos métodos de identificación de *loci* atípicos:

- 1) Un enfoque bayesiano jerárquico basado en el método de Beaumont y Balding (2004) implementado en BayeScan 2.1 (Foll y Gaggiotti, 2008); este software estima la probabilidad posterior de que un locus dado esté bajo selección descomponiendo el estimador F_{ST} en contribuciones específicas de la población y del locus en una regresión logística, asumiendo la desviación de la neutralidad cuando el componente específico del locus explica mejor el patrón observado de diversidad genética. Los parámetros utilizados fueron: un tamaño de muestra de 5000, un intervalo de adelgazamiento de 10, 20 ejecuciones piloto, con una longitud de ejecución de 5000 y un *burn-in* adicional de 50000, las probabilidades a priori para el modelo neutro se fijaron en 10. Para disminuir la probabilidad de falsos positivos debidos a pruebas múltiples, adoptamos el criterio de la tasa de falsos descubrimientos (FDR, por sus siglas en inglés) de 0.01. Los *loci* con valores $q < 0.01$ ($\log_{10}q > 1.9$) se consideraron como valores atípicos. Aquellos *loci* atípicos con valor de Alpha positivo y valor de $F_{ST} > 0.2$, y aquellos con valores de

Alpha negativos y valores de F_{ST} cercanos a cero, fueron clasificados bajo selección diversificadora y balanceadora, respectivamente.

- 2) La metodología FDIST2 (Beaumont y Nichols, 1996) implementada en el programa Arlequin 3.5 (Excoffier y Lischer, 2010), que utiliza la simulación coalescente para crear una distribución nula de los estadísticos F , y crea valores p para cada locus basándose en su distribución y en los valores de heterocigosidad observada en todos los *loci* (Excoffier *et al.*, 2009). Se seleccionó el modelo de isla jerárquica, que asume que existen dos tasas de migración constantes distintas. La tasa más baja se aplica a las migraciones entre grupos regionales de poblaciones, mientras que la tasa más alta se aplica a las migraciones dentro de poblaciones de la misma región (Excoffier *et al.*, 2009). Consideramos cada localidad como una unidad para implementar un modelo de islas jerárquico con el fin de reducir los falsos positivos introducidos debido a la estructura de la población (Carreras *et al.*, 2017). Los parámetros de ejecución se establecieron de la siguiente manera: 20000 simulaciones, 100 demes simulados, y una heterocigosidad máxima esperada de 0.5. Los *loci* con p-value de $F_{ST} \leq 0.01$ se consideraron *loci* atípicos. *Loci* con valores de $F_{ST} > 0.29$, y *loci* con valores de F_{ST} negativos y cercanos a cero, fueron clasificados como *loci* bajo selección diversificadora y balanceadora, respectivamente. La combinación de ambos análisis implementados en los programas Arlequin y BayeScan son una buena combinación para reducir las tasas de error tipo I (falsos positivos) y tipo II (falsos negativos) (Lotterhos y Whitlock, 2014; Vilas *et al.*, 2012; Narum y Hess, 2011).

3.2.6. Análisis de asociación genotipo-ambiente (AGA).

Como tercera forma de detectar SNP potencialmente sometidos a selección, pero asociados al gradiente ambiental presente en la península de Yucatán, se buscaron asociaciones entre SNP y variables ambientales mediante un modelo mixto de factores latentes (LFMM, por sus siglas en inglés) implementado en LFMM 1.2 (Frichot *et al.*, 2013). Este método estima las correlaciones alelo-ambiente entre cada SNP y cada variable a la vez, al tiempo que corrige la estructura de la población de fondo utilizando factores latentes. En el LFMM, las variables ambientales se analizan por separado y se introducen en cada modelo como efectos fijos, y el número de factores latentes (K) se incluye en el modelo como covariable para controlar la historia demográfica y el gradiente

ambiental (Frichot *et al.*, 2013). Aunque la mayoría de los métodos de análisis de AGA son propensos a reportar falsos negativos cuando la demografía y el medio ambiente están correlacionados, LFMM es menos propenso tanto a falsos negativos como a falsos positivos (Lotterhos y Whitlock, 2015; Frichot *et al.*, 2013). Ello, porque no depende de un modelo demográfico específico al tener en cuenta la estructura de la población (Lotterhos y Whitlock, 2015; De Villemereuil *et al.*, 2014).

Para realizar el análisis de asociación genotipo-ambiente (AGA) se extrajeron las 19 variables bioclimáticas derivadas de valores mensuales de temperatura y precipitación obtenidas de Worldclim versión 2.1 (Hijmans *et al.*, 2005; <https://www.worldclim.org>; Anexo 3.1) de los años 1970 a 2000 con una resolución de 30", para cada sitio de colecta utilizando ArcGis versión 10.5 (ESRI, 2016). Para evitar la multicolinealidad entre las variables bioclimáticas y elegir solo las variables no correlacionadas y biológicamente significativas, se realizó un análisis de correlación (Anexo 3.2) utilizando la función `corSelect` implementado en el paquete `FuzzySim` en R (R Core Team, 2022; Barbosa, 2015). Cuando un par de variables mostraron una correlación de Pearson > 0.8 , se eliminó una de las dos variables reteniendo aquellas variables con mayor relevancia biológica para la asociación genotipo-ambiente.

Todos los marcadores SNP (1925 *loci*) y las variables climáticas seleccionadas (Bio1, Bio2, Bio7, Bio13, Bio14 y Bio15) fueron utilizadas para el análisis de asociación con el LFMM. El número de factores latentes fue obtenido del resultado de sNMF ($K = 3$) basado en *loci* neutrales (sin los *loci* atípicos detectados por Arlequin y BayeScan). Los parámetros utilizados en el análisis fueron: 10000 barridos y 1000 barridos de rodaje, el valor de corte en el LFMM para elegir los *loci* altamente significantes fueron elegido con valores $|z| > 3$ y $p\text{-value} < 0.001$ (Yang *et al.*, 2017; Frichot *et al.*, 2013).

3.2.8. Detección de genes candidatos.

Para la búsqueda de genes potencialmente bajo selección (de aquí en adelante llamados "genes candidatos") se utilizó la posición genómica de los *loci* atípicos que fueron compartidos por los tres métodos usados (Arlequin, BayeScan y LFMM). Para buscar los genes candidatos, se definieron secuencias de 601 pb (300 pb up-stream y 300pb downstream) de cualquier *loci* atípico detectado. Las secuencias de estos genes fueron descargadas en formato FASTA y se utilizó la función BLASTn del NCBI (Centro Nacional para la Información Biotecnológica, por sus siglas en inglés) para la búsqueda de los

genes candidatos en los genomas disponibles de *Carica papaya* L. y *Arabidopsis thaliana* (L.), Heynh. Los contigs genómicos que mostraban los mejores resultados se seleccionaron con base en los porcentajes máximos de similitud > 95 % y altamente significativos con un valor de $E < 1e-159$.

3.3. Resultados.

3.3.2. Estructura y diversidad genética de la papaya silvestre.

Se detectaron tres grupos de acuerdo al menor valor de entropía cruzada obtenido con la función sNMF (Anexo 3.3), sugiriendo la presencia de tres grupos genéticos de papaya silvestre (de ahora en adelante llamados poblaciones) en la península de Yucatán (Figura 3.3). La población Oeste península de Yucatán (OPY) incluye los sitios: Mamantel, El Tormento y Edzná; la segunda población llamada Centro península de Yucatán (CPY) está conformada por: Sanakté, Celestún, Ocom, Laguna Azul y Chichén Itzá; y la última población Norte península de Yucatán (NPY) incluye a: Chicxulub, Chaac Tun, Dzemul, Sisal, Tizimín, Valladolid Nuevo y Kantunil. La partición de la varianza molecular (AMOVA) para las tres poblaciones silvestres reveló que la proporción más alta ocurría a nivel de individuos (76.18 %) y las proporciones más bajas de variación ocurrían en individuos anidados en poblaciones (13.58 %) y entre las poblaciones (10.24 %). Para las tres poblaciones detectadas se obtuvo un valor general de $F_{ST} = 0.102$ ($p < 0.001$); entre pares de poblaciones los valores de F_{ST} fueron: OPY– CPY ($F_{ST} = 0.158$), entre el OPY – NPY ($F_{ST} = 0.163$) y entre el CPY y el NPY ($F_{ST} = 0.029$); todas las comparaciones fueron altamente significativas ($p < 0.001$). El índice de endogamia para las tres poblaciones fue F_{IS} : 0.151 ($p < 0.001$).

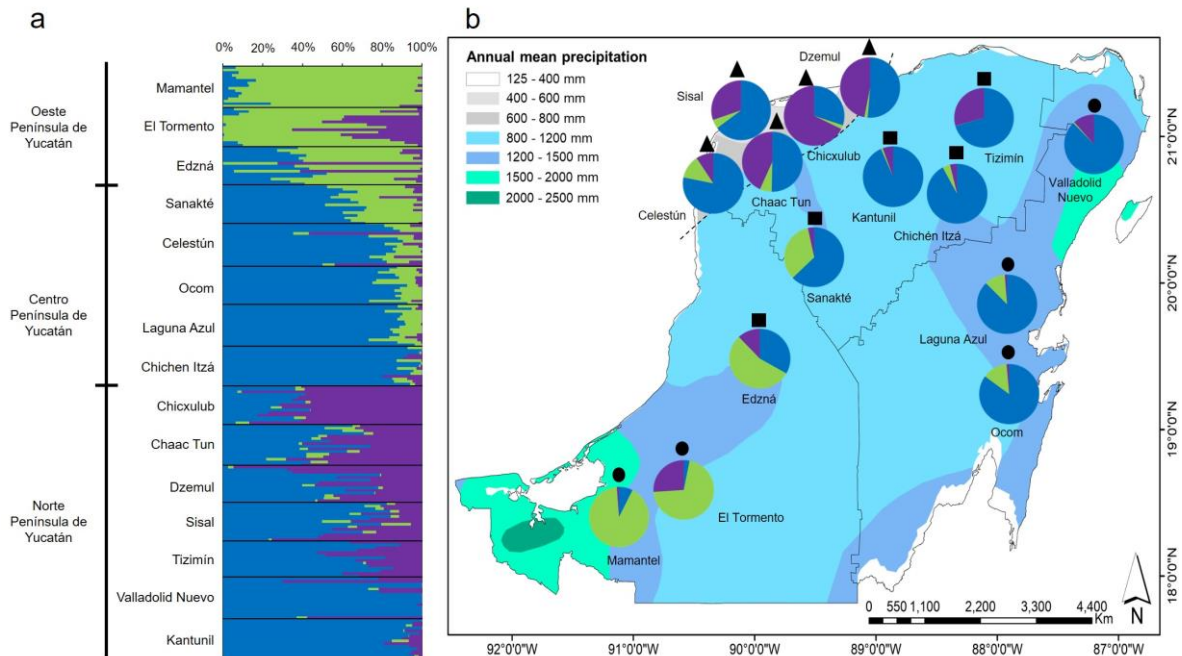


Figura 3.3. Estructura poblacional de la papaya silvestre de la península de Yucatán. (a) Resultado de sNMF que indica la proporción genómica asignada a cada población. (b) El mapa representa la península de Yucatán y los sitios muestreados de papaya silvestre, los gráficos circulares representan el valor del coeficiente de ancestría para cada sitio con valor $K = 3$. Los triángulos representan los sitios de la zona con menos precipitación; los cuadrados representan los sitios de la zona con precipitación intermedia, y los círculos representan los sitios de la zona de mayor precipitación.

El flujo genético (Nm) entre pares de poblaciones fue alto ($Nm > 1$): entre OPY – CPY ($Nm = 2.660$), entre el OPY – NPY ($Nm = 2.552$) y, con un valor mucho mayor entre el CPY y el NPY ($Nm = 16.325$).

Se obtuvieron valores moderados de diversidad genética neutral para la península de Yucatán (Tabla 3.2. Anexo 3.5), siendo la población OPY la que presentó los valores más altos de diversidad genética ($H_0 = 0.186$, $H_E = 0.225$ y $\pi = 0.193$); mientras que la población CPY fue la que presentó los niveles más bajos de diversidad genética ($H_0 = 0.133$, $H_E = 0.155$ y $\pi = 0.145$).

Tabla 3.2. Estimadores de diversidad genética neutral de las poblaciones silvestres de papaya detectadas y de la península de Yucatán.

Población	N	H_o	H_E	π	S
Oeste península de Yucatán	46	0.186 (0.1507)	0.226 (0.1694)	0.193 (0.0922)	977
Centro península de Yucatán	77	0.133 (0.1322)	0.155 (0.1467)	0.145 (0.0692)	954
Norte península de Yucatán	105	0.144 (0.1357)	0.177 (0.1617)	0.161 (0.0765)	1075
Total (Península de Yucatán)	228	0.137 (0.122)	0.173 (0.152)	0.170 (0.081)	1163

N, tamaño de muestra; **H_o** , heterocigosidad observada, **H_E** , heterocigosidad esperada; **π** , diversidad nucleotídica; **S**, número de sitios polimórficos. Los valores de desviación estándar son indicados en paréntesis.

3.3.3. Detección de SNP atípicos (*loci* atípicos u *outliers*).

De los 1925 SNP polimórficos encontrados en las muestras analizadas, BayeScan detectó un total de 204 SNP atípicos altamente significativos, (Figura 3.4a; q-value < 0.01; Anexo 3.4), de los cuales 175 SNP se encuentran bajo selección diversificadora, mientras que los 34 SNP estuvieron bajo selección balanceadora. Por su parte, Arlequin detectó un mayor número de SNP atípicos altamente significativos (554 *loci*) (Figura 3.4b; p-value < 0.01; Anexo 3.6), con 139 SNP bajo selección diversificadora ($F_{ST} = > 0.29$), y 415 fueron clasificados bajo selección balanceadora ($F_{ST} = < 0.028$). 152 SNP atípicos fueron compartidos entre estos dos métodos (Figura 3.4c).

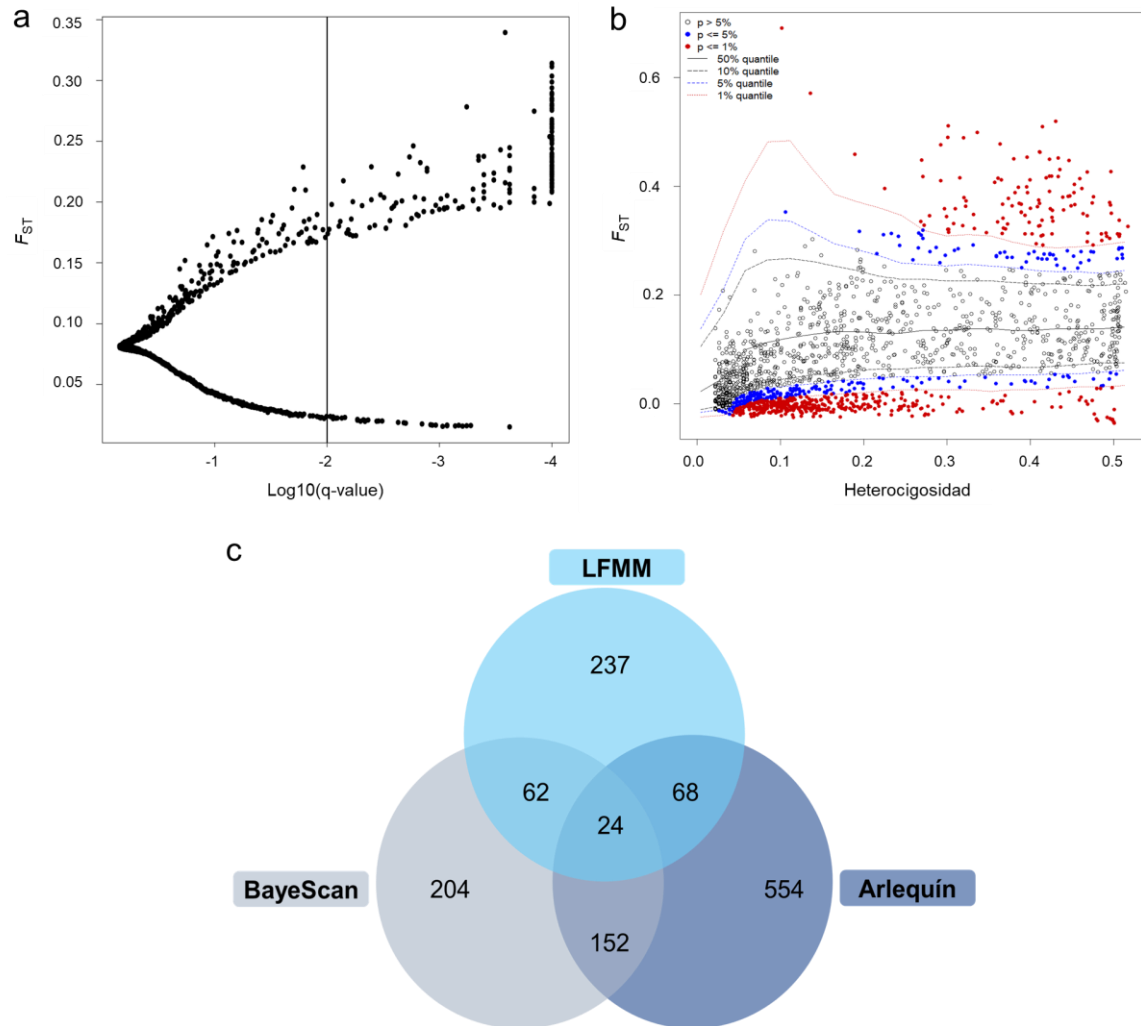


Figura 3.4. Detección de SNP atípicos. (a) Gráfico obtenido de los resultados de BayeScan a partir de la prueba de F_{ST} de valores atípicos con base en 15 sitios de papaya silvestre en la península de Yucatán. Los 204 SNP atípicos superaron el $\log_{10}(q\text{-value}) < -2$. Los valores de $\log_{10}(q\text{ value}) = -4$ tenían $q = 0$ y se truncaron en -4 . La línea representa el límite $FDR = 0.01$. (b) Gráfico obtenido de los resultados de Arlequin a partir de valores de F_{ST} específicos de cada locus frente a la heterocigosidad del modelo de islas jerárquico. Los SNP fuera de la línea roja indica el cuantil del 1% para la detección de valores atípicos, que contiene los 554 SNP atípicos. (c) Diagrama de Venn que muestra el número de SNP atípicos detectados y compartidos con los tres análisis empleados, BayeScan, Arlequin y LFMM.

3.3.4. Asociación ambiental.

Para el análisis de asociación ambiental se eligieron seis variables: temperatura media anual (Bio1), rango medio diurno (Bio2), rango anual de temperatura (Bio7), precipitación del mes más húmedo (Bio13), precipitación del mes más seco (Bio14) y estacionalidad de la precipitación (Bio15). La asociación de los SNP y las variables bioclimáticas se llevó a cabo utilizando el LFMM. Este análisis detectó 237 SNP asociados a las seis variables bioclimáticas elegidas (Figura 3.4c; Figura 3.5; Anexo 3.7).

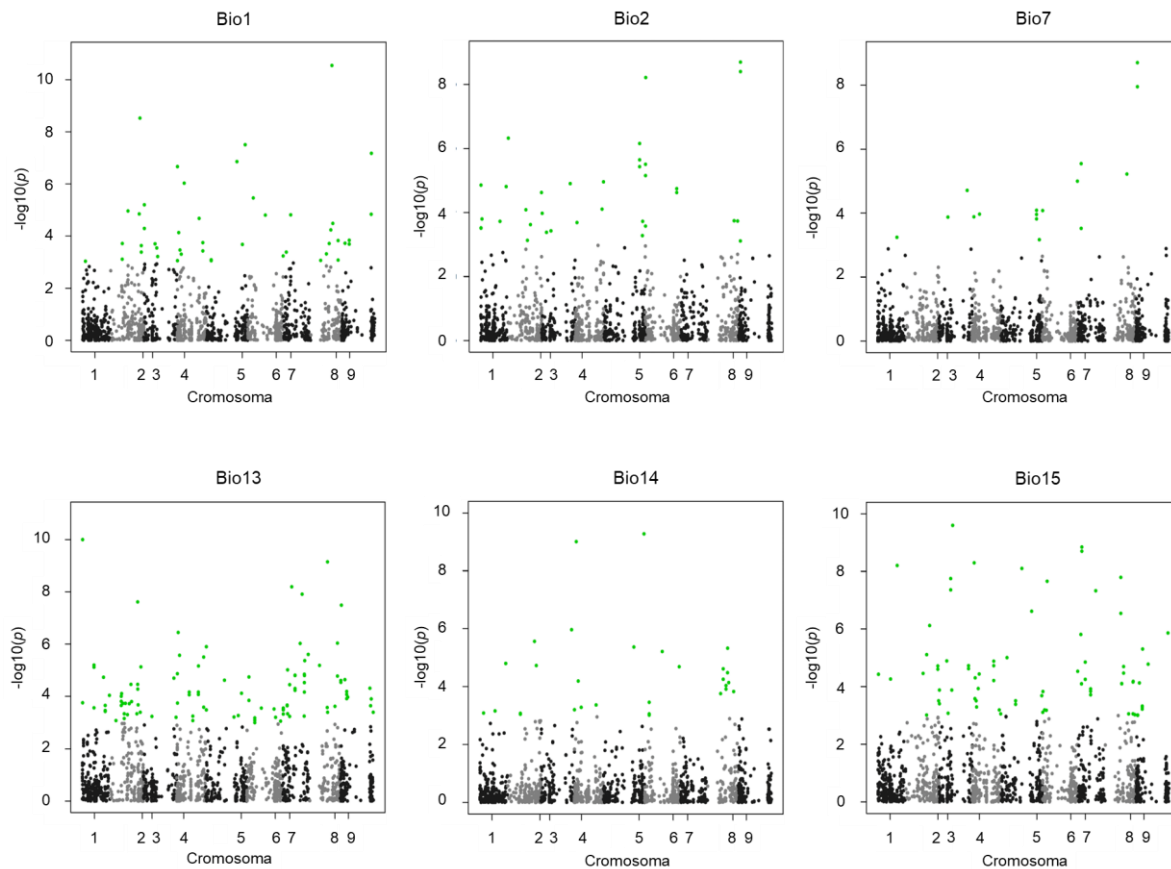


Figura 3.5. SNP asociados a variables de temperatura (Bio1, Bio2 y Bio7) y precipitación (Bio13, Bio14 y Bio15) en modelos mixtos de factores latentes (LFMM) en papaya silvestre de la península de Yucatán. Los puntos verdes son SNP significativamente asociados con las variables bioclimáticas en $K = 3$ ($|Z| > 3$ y $p\text{-value} < 0.001$). Los SNP se organizan en orden según la posición en el genoma de *Carica papaya*. Bio1, temperatura media anual; Bio2, rango medio diurno; Bio7, rango anual de temperatura; Bio13, precipitación del mes más húmedo; Bio14, precipitación del mes más seco; Bio15, estacionalidad de la precipitación.

Utilizando el método LFMM detectamos que el mayor número de SNP (208) estuvieron asociados a variables de precipitación (Tabla 3.3) y los restantes asociados con variables de temperatura. El mayor número de SNP se encontró para la precipitación del mes más húmedo (Bio13, Figura 3.5, Tabla 3.3.), seguidos por la estacionalidad de la precipitación (Bio15, Figura 3.5, Tabla 3.3). Se encontró un total de 44 SNP asociados a dos variables, por otro lado, ocho SNP estuvieron asociados a más de tres variables bioclimáticas (Anexo 3.6).

Tabla 3.3. Número de SNP detectados a diferentes variables bioclimáticas detectados con el modelo mixto de factores latentes asociados.

Variable	Descripción	Número de SNP asociados
Bio 1	Temperatura media anual	45
Bio2	Rango medio diario	34
Bio7	Rango anual de temperatura	16
Bio13	Precipitación del mes más húmedo	104
Bio14	Precipitación del mes más seco	29
Bio15	Estacionalidad de la precipitación	75

De los 237 SNP asociados a las variables bioclimáticas, solo 24 fueron compartidos con los otros dos métodos utilizados (Figura 3.4b), considerados como los SNP adaptativos putativos (Tabla 3.4). Estos 24 SNP adaptativos putativos fueron utilizados para buscar los genes candidatos.

3.3.5. Detección de genes candidatos.

De los 24 SNP compartidos por Bayescan, Arlequin y LFMM (Figura 3.4c, Tabla 3.4), solo se relacionaron con ocho genes (genes candidatos), la mayoría de los cuales se encontraron en el cromosoma ocho (cinco genes). Sin embargo, 16 SNP se encontraron en regiones no caracterizadas. Cabe mencionar que los ocho genes caracterizados fueron encontrados en el genoma de referencia de la papaya. Por otro lado, los genes candidatos como: *selT-like protein* (LOC110810067) ubicado en el cromosoma dos, *EID1-like F-box protein 3* (LOC110822025) ubicado en el cromosoma tres, *mannitol dehydrogenase* (LOC110809095) ubicado en el cromosoma cuatro, y la *Ubiquitin carboxyl-terminal hydrolase 3-like* (LOC110811765), ubicado en el cromosoma ocho, podrían estar relacionados con la tolerancia a la sequía y a las altas temperaturas (Tabla 3.5).

Tabla 3.4. Resumen de los 24 *loci* (SNPs) adaptativos putativos identificados mediante el LFMM y BayeScan y Arlequin que muestran asociaciones con variables ambientales.

<i>Loci</i>	Ch	Posición	Zscore	$-\log_{10}(p\text{-value})$	Bio1	Bio2	Bio7	Bio13	Bio14	Bio15
SCM038562.1_33399716	2	33399716	3.53937	3.39677				*		
SCM038562.1_35461087	2	35461087	4.27495	4.71856						*
SCM038563.1_33814063	3	33814063	4.87814	5.97025				*	*	
SCM038564.1_1399294	4	1399294	3.96348	4.13156	*					
SCM038564.1_6433170	4	6433170	3.85493	3.93643						*
SCM038564.1_7513912	4	7513912	4.12646	4.43368						*
SCM038564.1_17608375	4	17608375	3.34059	3.0778				*		
SCM038564.1_17651688	4	17651688	3.44628	3.24537				*		
SCM038564.1_23793417	4	23793417	4.255	4.67975	*				*	
SCM038565.1_33533004	5	33533004	5.2677	6.85968	*				*	*
SCM038566.1_8869293	6	8869293	3.40521	3.17971				*		
SCM038566.1_30111229	6	30111229	3.61233	3.51791				*		
SCM038567.1_4082400	7	4082400	4.67989	5.54207			*			*
SCM038567.1_4082577	7	4082577	3.9465	4.10071			*			*
SCM038568.1_14499467	8	14499467	3.75593	3.76271					*	
SCM038568.1_20386509	8	20386509	4.26348	4.69623					*	*
SCM038568.1_19925051	8	19925051	3.54057	3.39874				*		
SCM038568.1_22092390	8	22092390	4.15362	4.48512					*	
SCM038568.1_22150388	8	22150388	4.57774	5.32787	*				*	
SCM038568.1_32736170	8	32736170	3.30596	3.02387						*

SCM038568.1_30178122	8	30178122	3.3402	3.07718	*	
SCM038568.1_30934510	8	30934510	3.99076	4.18136		*
SCM038569.1_7767285	9	7767285	4.56785	5.30737		*
SCM038569.1_13920205	9	13920205	4.30539	4.77808		*

Ch, cromosoma; *, indica a que variable se encuentra asociado el *loci*; Bio1, temperatura media anual, Bio2, rango medio diurno, Bio7, rango anual de temperatura; Bio13, precipitación del mes más húmedo, Bio14, precipitación del mes más seco, Bio15, estacionalidad de la precipitación.

A pesar de que se detectaron SNPs asociados a más de una variable bioclimática (Tabla 3.5), solo el SNP SCM038568.1_20386509 ubicado en el cromosoma ocho y asociado a la precipitación del mes más seco y a la estacionalidad de la precipitación resultó caracterizado como Subtilisin inhibitor-like (LOC110806329) en el genoma de referencia de papaya. Este se encuentra relacionado con la defensa de las plantas contra patógenos y con el desarrollo de las plantas (Tabla 3.5). Este SNP se presentó de manera más abundante en aquellos sitios con precipitaciones medias anuales menores a los 800 mm (Tabla 3.1), y una situación similar se encontró con el SNP SCM038563.1_33814063 relacionado al EID1-like F-box protein (LOC110822025).

Tabla 3.5. *Loci* compartidos por los tres métodos empleados (BayeScan, Arlequin y LFMM) y los genes candidatos que fueron identificados mediante Blastn en los genomas de referencia de *Carica papaya*.

Loci	Variable	Gen Id	Descripción del gen	Observaciones
SCM038562.1_33399716	Bio13	LOC110810067	selT-like protein	Proteína del cloroplasto implicada en la eliminación de especies reactivas de oxígeno (ROS) y su ausencia aumenta la tolerancia a la deshidratación en <i>Arabidopsis thaliana</i> (Fichman <i>et al.</i> , 2018).
SCM038562.1_35461087	Bio15	LOC110808594	No caracterizado	
SCM038563.1_33814063	Bio13, Bio14	LOC110822025	EID1-like F-box protein 3	Regulador negativo de la señalización luminosa específica del fitocromo A (phyA). Regula la fotomorfogénesis en plántulas, el desarrollo de hojas en roseta y la floración (Marrocco <i>et al.</i> , 2006)
SCM038564.1_1399294	Bio1	LOC110809095	Probable mannitol dehydrogenase	Metabolito y osmoprotector, también puede estar relacionado en las interacciones planta patógeno (Zamski <i>et al.</i> , 2001).
SCM038564.1_6433170	Bio15	No caracterizado	No caracterizado	
SCM038564.1_7513912	Bio15	No caracterizado	No caracterizado	
SCM038564.1_17608375	Bio13	LOC110807353	No caracterizado	
SCM038564.1_17651688	Bio13	LOC110807353	No caracterizado	
SCM038564.1_23793417	Bio1, Bio14	No caracterizado	No caracterizado	
SCM038565.1_33533004	Bio1,	No	No caracterizado	

	Bio14, Bio15	caracterizado		
SCM038566.1_8869293	Bio13	AT5G00730	ARN no codificante	
SCM038566.1_30111229	Bio13	No caracterizado	No caracterizado	
SCM038567.1_4082400	Bio7, Bio15	No caracterizado	No caracterizado	
SCM038567.1_4082577	Bio7, Bio15	No caracterizado	No caracterizado	
SCM038568.1_14499467	Bio14	LOC110809895	No caracterizado	
SCM038568.1_20386509	Bio14, Bio15	LOC110806329	Subtilisin inhibitor-like	Involucrado en la defensa de las plantas contra patógenos, al igual que en el desarrollo de las plantas (Shaikh <i>et al.</i> , 2018)
SCM038568.1_19925051	Bio13	LOC110807521	Transcription factor EMB1444-like	Factor de transcripción que puede regular el desarrollo de la raíz (Dahham <i>et al.</i> , 2016)
SCM038568.1_22092390	Bio14	LOC110819003	Cell number regulator 8	Control de crecimiento del fruto y de la raíz, regulando el tamaño de los órganos al mediar negativamente en la proliferación celular. Regula la proliferación celular para controlar el tamaño de los órganos de la planta (Wang <i>et al.</i> , 2022)
SCM038568.1_22150388	Bio1, Bio14	No caracterizado	No caracterizado	
SCM038568.1_32736170	Bio15	LOC110811765	Ubiquitin carboxyl-terminal hydrolase 3-like (UCH3)	Actúa para mantener el periodo del reloj circadiano a altas temperaturas de forma redundante con UCH1 y UCH2 (Hayama <i>et al.</i> , 2019).

SCM038568.1_30178122	Bio1	No caracterizado	No caracterizado	
SCM038568.1_30934510	Bio15	LOC110810635	Putative pentatricopeptide repeat-containing protein At5g06400, mitochondrial	Estas proteínas facilitan el procesamiento, el empalme, la edición, la estabilidad y la traducción de los ARN (Manna, 2015)
SCM038569.1_7767285	Bio15	No caracterizado	No caracterizado	
SCM038569.1_13920205	Bio15	LOC110824859	Uncharacterized protein At5g50100, mitochondrial-like	

En negritas SNPs asociados a más de una variable bioclimática. Bio1, temperatura media anual; Bio2, rango medio diurno; Bio7, rango anual de temperatura; Bio13, precipitación del mes más húmedo; Bio14, precipitación del mes más seco; Bio15, estacionalidad de la precipitación.

3.4. Discusión.

Este es el primer estudio que evalúa la diversidad y estructura genética de la papaya silvestre presente en la península de Yucatán, área de mayor presencia natural de la especie, con marcadores de amplia cobertura genómica (SNP), así como el primero en identificar regiones genómicas asociadas a variables ambientales en papaya. Utilizando un muestreo amplio de la especie a lo largo del gradiente ambiental de la península de Yucatán, junto con herramientas de la genómica del paisaje, se logró determinar tres grupos genéticos, así como, identificar regiones genómicas asociadas a variables ambientales de precipitación y temperatura.

3.4.1. Estructura genética, diversidad y flujo genético de poblaciones silvestres de papaya en la península de Yucatán.

Los resultados identificaron la existencia de tres poblaciones genéticas diferentes ($K = 3$, Figura 3.3) en el área de estudio, las cuales difieren al número de unidades evolutivas ($K = 2$) reportadas previamente para la península de Yucatán por Ruiz-Gil *et al.*, (2023). Esta diferencia puede deberse a que se empleó un mayor esfuerzo de muestreo de sitios con presencia de papaya silvestre (15 sitios contra siete sitios analizados por Ruiz-Gil *et al.*, 2023) y a un muestreo genómico mucho más amplio utilizando marcadores SNP, que a diferencia de los marcadores microsatélites utilizados, solo cubren una pequeña parte del genoma de la especie. Una gran ventaja de los SNP en comparación a otros marcadores moleculares, es que permiten una cobertura representativa del genoma completo (Morin *et al.*, 2004), y una mayor resolución en las estimaciones de la variación genética dentro de los individuos, las poblaciones y las metapoblaciones (Harrisson *et al.*, 2014; Allendorf *et al.*, 2010; Ouborg *et al.*, 2010). El uso de SNP apoya la existencia de la población Oeste Península de Yucatán previamente reportada con evidencia de marcadores microsatélites por Ruiz-Gil *et al.*, (2023) y Chávez-Pesqueira y Núñez-Farfán, (2016). Esta población se diferencia de las otras dos encontradas (Figura 3.3.); ya que los estimadores de diferenciación genética por pares fue mayor entre la población OPY y las poblaciones CPY y NPY ($F_{ST} = 0.158$ y $F_{ST} = 0.163$, respectivamente). Además, estas poblaciones podrían estar aisladas de otras poblaciones, ya que Chávez-Pesqueira y Núñez-Farfán, (2016) reportaron una posible barrera que divide Campeche del resto de la Península de Yucatán. Esta barrera ambiental ha sido importante para la estructuración genética de otras especies de plantas que se distribuyen en la región, como es el caso de *Zamia*

prasina W. Bull, la cual presenta una estructura genética que corresponde a un gradiente de precipitación Este-Oeste, siendo las poblaciones ubicadas en el Este de la Península de Yucatán las que se encuentran en zona de mayor humedad (Montalvo-Fernández *et al.*, 2019). Este gradiente es importante también para las plantas silvestres de papaya, ya que la estructuración de las poblaciones estudiadas también podría corresponder a un gradiente ambiental Este-Oeste como lo reportado por Chávez-Pesqueira y Núñez-Farfán, (2016). Pero también podría corresponder a un gradiente ambiental de Norte-hacia el Centro de la Península de Yucatán y Oeste Península de Yucatán, pues los sitios de papaya silvestre ubicados en la parte Norte de la Península se distribuyen en la parte más seca, con precipitaciones menores a los 800 mm anuales. Sin embargo, la barrera ambiental que va de Este a Oeste podría estar actuando como una barrera al flujo genético, pues el valor de Nm de la población OPY y las poblaciones CPY y NPY ($Nm = 2.660$ y $Nm = 2.552$, respectivamente) fue menor en comparación con las poblaciones CPY y NPY, que comparten un flujo genético más elevado ($Nm = 16.325$).

La diversidad genética de las poblaciones silvestres de papaya a lo largo de la península de Yucatán fue moderada (Tabla 3.2.), con una mayor diversidad en la población OPY ($H_E = 0.226$), zona correspondiente a una alta precipitación media anual. La mayor diversidad genética podría deberse a que en esta zona llega mayor flujo genético proveniente de otras poblaciones de papaya de otras regiones del país (Ruiz-Gil *et al.*, 2023). Además, es la zona mejor conservada de la península de Yucatán (observación personal), ya que los sitios que conforman esta población, provienen de sitios conservados. Esto podría explicar también la baja diversidad genética encontrada en las poblaciones CPY y NPY detectadas en este estudio, ya que los paisajes fragmentados promueven la baja diversidad genética en la especie (Chávez-Pesqueira *et al.*, 2014; Brown *et al.*, 2012).

Aunque los niveles de diversidad genética no son comparables con los reportados por otros autores que no usaron SNPs (donde su máxima diversidad es alcanzada en 0.5), el nivel de diversidad genética podría considerarse menor que lo reportado para papaya silvestre en México (H_E : 0.836, Ruiz-Gil *et al.*, 2023; H_E : 0.701, Chávez-Pesqueira y Núñez-Farfán, 2016; H_E : 0.727, Chávez-Pesqueira *et al.*, 2014) y para papayas que crecen en diferentes regiones del Caribe como Panamá y Costa Rica (H_E : 0.62 Mardonovich *et al.*, 2019; H_E : 0.57, Brown *et al.*, 2012), pero podría ser mayor en comparación con otras áreas del Caribe, como en Costa Rica, Granada, Venezuela y

Colombia (H_E : 0.37- 0.69, Ocampo et al., 2007). El estudio y conservación de la diversidad genética de la papaya silvestre en la península de Yucatán es muy importante ya que esta región es la zona más extensa con un alto valor de idoneidad ambiental para la especie y donde se distribuye ampliamente (Ruiz-Gil et al., 2023).

Conocer la diversidad genética de los PSC es muy importante, ya que esta es resultado de miles de años de evolución. En muchos casos, esto contrasta con la baja diversidad genética presente en sus contrapartes domesticados, causada por el proceso de domesticación en el que solo se selecciona una fracción de la diversidad genética de los PSC (efecto fundador por domesticación) y que a su vez depende de la intensidad y dirección de la selección (Casas y Parra, 2016; Maxted et al., 2013). Los PSC juegan un papel fundamental como reservorios de diversidad genética conservando una amplia gama de características y genes valiosos para el mejoramiento de cultivos (Dempewolf et al., 2017; Hajjar y Hodgkin, 2007). Además, los PSC desempeñan funciones ecológicas muy importantes en sus hábitats naturales, como fuentes de alimento para otros organismos o en el proceso de regeneración de hábitats naturales, contribuyendo así a la sostenibilidad ambiental (Maxted y Kell, 2009).

3.4.2. Detección de *loci* bajo selección (*loci outliers*).

Dos aproximaciones fueron utilizadas para la detección de *loci* atípicos (*loci outliers*), así como un método de AGA (LFMM), obteniendo evidencias de *loci* bajo selección en papaya silvestre. La importancia de utilizar más de un método de detección de *loci* atípicos en los estudios de genómica del paisaje, radica en la necesidad de obtener resultados confiables y robustos, ya que los datos genómicos pueden estar sujetos a diversas fuentes de sesgo, como la estructura de la población o el flujo génico (Wagner et al., 2017; Rellstab et al., 2015). Por lo tanto, el uso de múltiples métodos de detección de *loci* atípicos permite una búsqueda más precisa de los *loci* que se desvían de las expectativas neutrales. Al utilizar dos métodos de detección de *loci* atípicos (Bayescan y Arlequin) y un método AGA (LFMM) se lograron detectar 24 *loci* para papaya silvestre, la mayoría asociados a variables de precipitación, aunque únicamente ocho se lograron identificar presentes en genes ya anotados de la especie *C. papaya* y *A. thaliana*. Entre los genes identificados está *SeIT protein* localizado en los cloroplastos su sobreexpresión en *A. thaliana* está relacionada en la eliminación de ROS (especies reactivas de oxígeno, por sus siglas en inglés), y a una mayor sobrevivencia de plantas bajo condiciones de

sequía (Fichman *et al.*, 2018). En el caso de la papaya, este gen podría también estar relacionado con la sobrevivencia de plantas silvestres a condiciones de sequía. Otro gen que puede estar relacionado con la sequía es el *ELD1-Like F-box protein 3*, pues se sabe que la familia de proteínas F-box está relacionada con la tolerancia a condiciones de déficit hídrico en otras especies como *Medicago truncatula* Gaertn. (Fabaceae) (Guerrero *et al.*, 2018; Yoder *et al.*, 2014), así como al crecimiento de la raíz bajo condiciones de estrés abiótico en *Oryza sativa* L. (Poaceae) (Yan *et al.*, 2011). También se encontró el *Subtilisin inhibitor* y *Mannitol dehydrogenase*, los cuales, se ha sugerido, podrían estar relacionados a la defensa contra patógenos en *Cajanus cajan* L. (Huth) (Fabaceae) y en *Apium graveolens* L. (Apiaceae) (Shaikh *et al.*, 2018; Zamski *et al.*, 2001); aunque *Mannitol dehydrogenase* también se ha identificado como un osmoprotector que confiere tolerancia a la sal (Stoop *et al.*, 1996). Interesantemente, la mayoría de los *loci* bajo selección detectados en este trabajo no se encuentran caracterizados en el genoma de papaya ni en otras especies modelo como *A. thaliana*, lo que indica que todavía existen ventanas de oportunidad para el descubrimiento de genes novel que puedan estar relacionados con la tolerancia al estrés abiótico para la especie. En el caso de otros genes identificados, hacen falta más estudios, ya que no existen resultados contundentes que confirmen su función. Son por ejemplo los casos de *Ubiquitin carboxyl-terminal hydrolase 3-like* (UCH3), el factor de transcripción *EMB1444* y el *pentatricopeptide repeat-containing protein* At5g06400. Comprender las asociaciones genotipo-ambiente ofrece una perspectiva integral de cómo los organismos responden a las presiones selectivas y se adaptan a su entorno (Balkenhol *et al.*, 2016; Rellstab *et al.*, 2015; Manel *et al.*, 2010; Joost *et al.*, 2007).

Identificar las presiones selectivas (factores bióticos o abióticos) a las que se enfrenta las plantas silvestres de papaya presentes en la península de Yucatán ayuda a generar información relevante para mejorar su manejo y conservación, así como para identificar variación genética que podrían ser de interés en programas de mejoramiento vegetal del cultivo de papaya.

3.4.3. Relevancia del estudio, implicaciones para la conservación.

La papaya silvestre es una especie importante en la sucesión ecológica de las selvas tropicales y subtropicales en México, debido a su gran diversidad es un gran reservorio para el potencial evolutivo de la especie, además, al encontrarse tanto en ambientes de

baja o alta precipitación la hace presentar atributos que le confieren tolerancia a diferentes tipos de estrés (biótico y abiótico) en comparación con su contraparte domesticada, la cual crece en ambientes manejados por el hombre.

Utilizar marcadores SNP permite trabajar tanto con marcadores neutrales y adaptativos, lo cual ayuda a determinar la presencia de variación genética de importancia adaptativa y su presencia en el rango de distribución de las especies. Esta información es útil para entender la respuesta de las especies a ambiente y dirigir los esfuerzos de conservación y manejo de la biodiversidad (Sharma y Gupta, 2020; Brunazzi *et al.*, 2018; Castañeda-Álvarez *et al.*, 2016). Este estudio es el primero en generar SNP para la forma silvestre de papaya, un cultivo de alta importancia económica en el mundo. Estos resultados permiten entender mejor los factores ambientales que estructuran la diversidad genética, así como ayudan a identificar a aquellas poblaciones o sitios que puedan tener algún rasgo de tolerancia a algún tipo de estrés, por ejemplo, sequía, como las poblaciones que se encuentren en las zonas de menor precipitación. Las plantas de papaya provenientes de zonas más secas, se vuelven de relevancia para mejorar el cultivo de papaya y que este sea más tolerante a la sequía, además, en la península de Yucatán, la zona costera es uno de los lugares donde la urbanización es una de las principales amenazas, pudiendo llegar a extinguirse localmente la especie en estas zonas y con ello, limitar el potencial adaptativo de las otras poblaciones de papaya.

El conjunto de marcadores SNP que se generaron en este estudio también pueden ser útiles para generar marcadores moleculares específicos para encontrar la presencia de los genes que están relacionados a diferentes condiciones ambientales en otras poblaciones de papaya presente en México. Sin embargo, existen pocos trabajos que han utilizado las herramientas de la genómica del paisaje en PSC (Brunazzi *et al.*, 2018; Espinosa *et al.*, 2018; Mousavi-Derazmahalleh *et al.*, 2018; Aguirre-Liguori *et al.*, 2017; Anderson *et al.*, 2016; Berthouly-Salazar *et al.*, 2016; Russell *et al.*, 2016; Abebe *et al.*, 2015; Yoder *et al.*, 2014), seguir trabajando con las especies consideradas PSC seguirán apoyando a la revaloración de estas especies, así como seguir entendiendo los procesos adaptativos, y como usar esta información en el mejor aprovechamiento de los recursos naturales para su conservación y su uso en los programas de mejoramiento vegetal de los cultivos.

Estudios de genómica del paisaje utilizando PSC permiten comprender la diversidad genética, la adaptación y la evolución de estas especies de plantas en su entorno natural. Utilizando diferentes métodos, en este estudio se pudieron identificar *loci* que están bajo selección, lo cual nos permitió identificar algunos genes que podrían estar relacionados a la adaptación local bajo un gradiente de precipitación. Esto resalta la importancia de aplicar más de un método que combine la detección de *loci* atípicos, así como evaluación de AGA. Se sugiere que las regiones de la península de Yucatán donde se presentan aquellos genotipos que estén relacionados a condiciones más secas (población Oeste Península de Yucatán y población Norte-Península de Yucatán), resultan de gran importancia para su estudio y conservación, ya que este germoplasma podría mejorar el cultivo haciéndolo tolerante a condiciones de sequía. Sin embargo, es recomendable realizar una validación experimental con experimentos de jardín común y trasplantes recíprocos que permitan respaldar los *loci* y genes candidatos detectados (De Kort *et al.*, 2014; De Frenne *et al.*, 2013), lo cual es un paso de seguimiento necesario para las inferencias realizadas a partir de la genómica del paisaje.

CAPÍTULO IV**DISCUSIÓN, CONCLUSIONES GENERALES Y PERSPECTIVAS.****4.1. DISCUSIÓN GENERAL.**

Esta investigación tuvo como objetivo analizar la distribución de la variación genética de la papaya silvestre, determinar la distribución de la especie en México, así como evaluar el flujo genético entre las poblaciones silvestres, cultivadas, la evaluación de presencia de transgenes de papaya en México, así como identificar regiones genómicas asociadas a presiones ambientales diferenciales. Para cumplir con este objetivo se usaron herramientas de genética de poblaciones y genómica del paisaje. Primero, se analizó la distribución potencial de la papaya silvestre en México, la determinación del número de unidades evolutivas y los niveles de diversidad genética de la papaya silvestre. Además, se estimó el flujo genético de cultivos de papaya hacia las unidades evolutivas y se realizó un monitoreo para determinar la presencia de transgenes en México (Capítulo II). Posteriormente, y a nivel local, investigando la península de Yucatán como área de estudio, se analizó la estructura y diversidad genética, así como usando diversas herramientas de la genómica del paisaje, se identificaron regiones genómicas asociadas a variables ambientales a lo largo de un gradiente de precipitación y temperatura (Capítulo III). Esta información puede ser utilizada en futuros programas de manejo y conservación la especie, la cual tiene una gran importancia ecológica, económica y cultural en México.

El uso de registros de presencia de individuos silvestres de papaya a lo largo de todo México permitió encontrar, que la distribución natural de la papaya silvestre abarca la región tropical de los estados cercanos a la costa del Pacífico, Golfo de México y península de Yucatán (Fig. 3). El uso de marcadores microsatélites y regiones de ADN de cloroplasto, permitieron encontrar seis y tres grupos genéticos altamente diferenciados, respectivamente, los cuales en general se agruparon por cercanía geográfica (Fig. 4a y 7). Ambos marcadores lograron determinar que estas unidades evolutivas presentan altos niveles de diversidad genética (Tabla 1 y 2), contrastando con los bajos niveles de diversidad genética que se encontró para los cultivos de papaya (Tabla 1 y 2). Por otro lado, se encontró evidencia de alto flujo genético entre las unidades silvestres (Fig. 4b, 5, 6 y 8); así como evidencia de flujo genético entre plantas silvestres y domesticadas. Aunque fue menor que entre las unidades silvestres, se encontró que ocurre primordialmente de los cultivos hacia las unidades silvestres (Fig. 4 y 5). Aunque se ha visto que las poblaciones silvestres comparten un mayor número de visitantes florales

entre ellas, comparten poco con los cultivos que además presentan una menor tasa de visitas (Pacheco-Huh *et al.*, 2021), lo que podría limitar el flujo genético del silvestre a domesticado, además los productores suelen usar semillas certificadas lo que puede limitar eventos de flujo genético de silvestres hacia las domesticadas. En cuanto al monitoreo de transgenes, no se detectó presencia de transgenes en papaya silvestre ni comercial en México (Tabla 3).

A diferencia de otros trabajos que han analizado la distribución geográfica de la papaya (Hernández-Salinas *et al.*, 2021; Espinosa *et al.*, 2018; Fuentes y Santamaría, 2014), en este estudio, se identificaron seis unidades evolutivas de papaya silvestre que abarcan grandes regiones de su distribución. El empleo del concepto de unidades evolutivas (grupos de individuos o poblaciones con características genéticas similares que han evolucionado por un gran periodo de tiempo), en lugar de poblaciones, ayuda a generar mejores estrategias de conservación, incluyendo los procesos ecológicos y evolutivos de la especie. Los niveles de diversidad encontrados en las unidades concuerdan con estudios previos en México (Chávez-Pesqueira y Núñez-Farfán, 2016; Chávez-Pesqueira *et al.*, 2014), y resultan más altos que lo reportado para otros estudios en otras zonas (Mardonovich *et al.*, 2019; Brown *et al.*, 2012; D'eeckenbrugge *et al.*, 2007; Ocampo *et al.*, 2007). La ventaja de las unidades evolutivas grandes es que permiten hacerle frente a diversos cambios, como los disturbios ambientales y los efectos antropogénicos, disminuyendo el riesgo de extinción local (Casacci *et al.*, 2014; Funk *et al.*, 2012; Moritz, 1999). Por otro lado, la desventaja de las unidades evolutivas grandes es que, si ocurre una baja de diversidad genética en alguna zona de la periferia, esta se puede dispersar silenciosamente en toda la unidad mediante el flujo genético. Estos procesos pueden ocasionar pérdida de la diversidad genética, como lo que se observó en este estudio, donde la unidad evolutiva que se encuentra en el área de mayor producción de papaya en México (zona del Pacífico Norte) presentó los niveles de diversidad genética más bajos. Esto resulta importante ya que las plantas domesticadas al tener una menor diversidad genética, pueden afectar los niveles de diversidad de sus parientes silvestres, incrementando su vulnerabilidad a futuros cambios ambientales (Van De Wouw *et al.*, 2010; Ellstrand *et al.*, 2003).

A pesar de que han existido intentos de introducción de papaya transgénica en México, los productores se han opuesto a ello (Chauvet *et al.*, 2012; Silva-Rosales *et al.*, 2010), lo cual se refleja en la ausencia de evidencia de transgenes de papaya en México.

La introducción de organismos transgénicos de papaya podría afectar las exportaciones de papaya a otras áreas del mundo, ya que México es considerado el principal exportador de este fruto (FAO, 2022). Además, podría afectar cambios fenotípicos y con ello ocasionar cambios en las interacciones ecológicas de la papaya silvestre, como lo que podría ocurrir con los parientes silvestres de otros cultivos, como el algodón, arroz, girasol, canola, maíz, calabaza (Vázquez-Barrios *et al.*, 2021; Hernández-Terán *et al.*, 2017; Wegier *et al.*, 2011).

Dado que se encontró que la península de Yucatán representa el área de distribución de mayor extensión e idoneidad para la papaya silvestre (Fig. 3a), se eligió la zona para realizar un estudio más detallado de su diversidad y estructura genética, además de que resulta un área ideal para realizar un estudio de genómica del paisaje por el marcado gradiente ambiental que posee. Utilizando marcadores de mayor cobertura genómica (1925 SNP) de 228 individuos silvestres de papaya (Figura 3.2; Tabla 3.1) colectados bajo el gradiente de precipitación de la península de Yucatán, se logró determinar la presencia de tres grupos genéticos o poblaciones silvestres de papaya (Figura 3.3). Los niveles de diversidad genética global y para las tres poblaciones fue moderada (Tabla 3.2). En cuanto al estudio de genómica del paisaje utilizando métodos de detección de *loci* atípicos basados en F_{ST} , se lograron encontrar *loci* potencialmente bajo selección (Figura 3.4; Anexo 3.4 y 3.5), y mediante una prueba de asociación genotipo ambiente (AGA), se lograron identificar *loci* asociados a variables de temperatura y precipitación (Figura 3.4; Anexo 3.6). Con esto lograron encontrar genes candidatos en los genomas de referencia de *C. papaya* y *A. thaliana* que están relacionados a las variables empleadas. Sin embargo, estos resultados deben tomarse con cuidado, debido a que el genoma de referencia empleado corresponde a una papaya domesticada y transgénica (Yue *et al.*, 2022), además de que su anotación no está completa, lo que no permitió caracterizar *loci* que estuvieron bajo selección. El uso de genomas de referencia que provengan de especies altamente emparentadas o el uso de pangenomas permite estimaciones y detecciones más precisa para identificar genes candidatos (Sharma y Gupta, 2020).

Este resultado contrasta con el número de poblaciones obtenido en el capítulo II; lo que indica que utilizar un muestreo más amplio en esta región e incorporar información de cientos de marcadores SNP, permiten estimar de manera más precisa la estructura genética de la especie en la península de Yucatán (Harrisson *et al.*, 2014; Allendorf *et al.*,

2010; Ouborg *et al.*, 2010). El uso de marcadores SNP neutrales permitió la identificación de tres poblaciones: OPY, NPY y CPY. Por lo tanto, el uso de marcadores SNP es recomendable para seguir monitoreando la distribución de la variación genética en papaya silvestre o en otros PSC.

A pesar de existir flujo genético, la estructura genética muestra cierta concordancia a las condiciones ambientales, lo que podría indicar que existen barreras ambientales (áreas más secas en comparación de otras que son más húmedas) que promueven la diferenciación genética de las poblaciones, como lo encontrado por Chávez-Pesqueira y Núñez-Farfán (2016). La población Oeste Península de Yucatán es la más diferente y la que menor flujo genético comparte con las otras dos poblaciones. Esta barrera ambiental también se ha identificado en otras especies, tales como *Z. prasina* la cual presenta dos grupos genéticos, una ubicada al Este de la Península de Yucatán y otra en la parte Oeste (Montalvo-Fernández *et al.*, 2019). Por otro lado, a diferencia de los niveles de diversidad genética reportado para la especie en México (Ruiz-Gil *et al.*, 2023; Chávez-Pesqueira y Núñez-Farfán, 2016; Chávez-Pesqueira *et al.*, 2014), en el presente trabajo se encontraron valores moderados de diversidad. Los mayores niveles de diversidad fueron encontrados en la población Oeste Península de Yucatán, la zona correspondiente a una alta precipitación media anual y que durante las colectas en campo se vio que es una zona mucho más conservada, y que además en la zona que en el capítulo II presentó altos niveles de flujo genético provenientes de otras áreas del país.

Encontrar *loci* atípicos (*loci* bajo posible selección) en la papaya silvestre de la península de Yucatán nos indica que existen presiones de selección posiblemente causadas por el ambiente involucradas en la adaptación local de la papaya silvestre (Balkenhol *et al.*, 2017; Rellstab *et al.*, 2015). La identificación de *loci* bajo selección permitió identificar ocho genes candidatos en la papaya silvestre relacionados a variables de temperatura y precipitación, como es la identificación de los genes: *ELD1-Like F-box protein 3*, implicado en la tolerancia al estrés por déficit hídrico en parientes silvestres de la alfalfa (Guerrero *et al.*, 2018; Yoder *et al.*, 2014) y arroz (Yan *et al.*, 2011); *Subtilisin inhibitor* y *Mannitol dehydrogenase*, relacionados en la defensa contra patógenos en *Cajanus cajan* y en *Apium graveolens* (Shaikh *et al.*, 2018; Zamski *et al.*, 2001), siendo el *Mannitol dehydrogenase* identificado también como un osmoprotector que confiere tolerancia a la sal (Stoop *et al.*, 1996).

El uso de los marcadores neutrales (es decir, regiones genéticas que no influyen en la adecuación de las especies) empleados en los capítulos II y III, han brindado información valiosa sobre los parámetros de la distribución de la variación genética, su diferenciación y flujo genético en plantas silvestres de papaya en México. La información generada resulta útil para las personas practicantes de la conservación de los recursos genéticos, ya que se encontró que la especie cuenta, en general, con altos niveles de diversidad genética distribuida en seis grandes unidades evolutivas en México y la presencia de tres poblaciones que parecen tener relación con el gradiente ambiental en la península de Yucatán. Esta información también aporta criterios para reconocer sus potenciales amenazas: como lo es la fragmentación del paisaje debido al cambio de uso de suelo, los propios cultivos de papaya que se encuentran inmersos en la distribución de las poblaciones silvestres. Ello podría ser aún más perjudicial si se aprueba la entrada de papaya transgénica; además del acelerado cambio climático que también es reconocido como una amenaza que no solo afecta a la papaya silvestre, sino a otros PSC (Goettsch *et al.*, 2021; Zhang *et al.*, 2017; Hunter y Heywood, 2011; Maxted y Kell, 2009).

Utilizar exclusivamente *loci* neutrales proporciona una visión parcial de parámetros como la diversidad genética, el potencial evolutivo, el tamaño efectivo de la población y las designaciones taxonómicas (Kirk y Freeland, 2011; Pampoulie *et al.*, 2011). Sin embargo, para comprender mejor la evolución de las poblaciones, es importante la utilización de *loci* no neutrales o adaptativos (regiones genómicas que influyen en la adecuación), ya que nos puede aportar información práctica, cómo, identificar genes que puedan estar relacionados a la adaptación a entornos locales que pueden aplicarse en la mejora de los cultivos (Dempewolf *et al.*, 2017; Kirk y Freeland, 2011; Hajjar y Hodgkin, 2007). En este estudio, el uso de marcadores no neutrales permitió encontrar regiones genómicas asociadas a condiciones ambientales en la papaya silvestre distribuida en la península de Yucatán. Además, la estructura genética se conserva igual tanto con los marcadores neutrales, así como con el conjunto de marcadores neutrales y adaptativos (datos no mostrados); esto, podría indicar que las presiones de selección en la península de Yucatán también han moldeado la estructura genética de las poblaciones silvestres de papaya.

En general, las especies cuentan con tres opciones para sobrevivir en ambientes que cambian rápidamente, las cuales son: la dispersión, la plasticidad fenotípica y la adaptación. Si una especie no puede dispersarse dentro del área de su distribución

natural a otros hábitats o a otras condiciones, y es incapaz de una respuesta plástica, su sobrevivencia requerirá de un cambio adaptativo rápido que solo puede ser posible si mantiene niveles adecuados de variación genética adaptativa (Jump *et al.*, 2009; Jump y Peñuelas, 2005). Por lo tanto, la diversidad genética adaptativa permitirá que una población se adapte a las condiciones ambientales cambiantes (Gebremedhin *et al.*, 2009; Eckert *et al.*, 2008). Es por eso por lo que las herramientas de la genómica del paisaje resultan de mucha utilidad para identificar esta variación genética adaptativa, permitiendo encontrar regiones genómicas asociadas al ambiente, lo que podría dar estimaciones más precisas que lo obtenido mediante estimaciones clásicas de la genética de poblaciones usando marcadores neutrales. La identificación de regiones genómicas bajo selección puede cerrar la brecha entre las personas practicantes de biología molecular que estudian los mecanismos de transcripción, traducción y regulación de genes, y aquellos interesados en el papel de la selección en la configuración de la biodiversidad.

4.2. CONCLUSIONES GENERALES.

- La distribución potencial de la papaya silvestre en México indica que existen varias áreas con condiciones ideales para la distribución de la especie, en especial las tierras bajas de los estados asociados al océano Pacífico y Golfo de México, siendo la península de Yucatán el área más grande donde se puede encontrar ampliamente la especie.
- La inclusión de varias muestras de papaya silvestre a lo largo de su distribución natural en México y utilizando enfoques de genética de poblaciones permitió identificar grandes unidades evolutivas de la especie, las cuales comparten flujo genético entre ellas, en especial, entre unidades evolutivas más cercanas. Además de que se detectaron altos niveles de diversidad genética para la especie. Esto permitirá poder establecer mejores estrategias de manejo, conservación y aprovechamiento de la especie
- La evidencia de flujo genético proveniente de los cultivos de papaya hacia las unidades silvestres puede tener un impacto en la reducción de la diversidad genética en las unidades evolutivas. Esta perturbación podría esparcirse de manera silenciosa por toda la unidad, por lo tanto, evaluaciones constantes de monitoreo podría ser útil, además de promover que el cultivo de papaya domesticada sea sembrado cercano a las áreas donde se puedan encontrar poblaciones de papaya silvestre. A pesar de no encontrar evidencia de transgenes

de papaya tanto en los cultivos, en plantas silvestres, de traspatio y razas locales, es necesario realizar monitoreos sistemáticos para poder tomar acciones tempranas al momento de detectar la presencia de transgénicos de la especie en México.

- Al ser la península de Yucatán el área de mayor presencia de la especie en México, un mayor uso de marcadores moleculares, así como la inclusión de un mayor número de muestras, permitió encontrar una estructura genética más fina. Las tres poblaciones encontradas, parecen estar estructuradas en un gradiente de precipitación.
- El gradiente ambiental presente en la península de Yucatán, permitió la identificación de loci bajo selección, así como la identificación de genes candidatos. Asimismo, se identificó que algunos genes candidatos podrían tener una relación con la tolerancia a la sequía, encontrándose principalmente en aquellos sitios del norte-noroeste de la de la península de Yucatán, el cual presenta los menores niveles de precipitación.
- La información encontrada en esta investigación puede ser relevante para estudios de cómo las características ambientales influyen en la evolución de las poblaciones de la papaya silvestre, así como, para los mejoradores de este cultivo, que podrían incluir en sus programas de mejoramiento genético, eligiendo germoplasma tolerante hacia algún tipo de estrés abiótico (por ejemplo, la sequía).
- Este estudio aporta a la generación de conocimiento sobre la diversidad y estructura genética, el efecto del flujo genético en el complejo silvestre-domesticado y la detección de regiones genómicas bajo selección en un PSC, lo cual es importante para mejorar las estrategias de conservación y aprovechamiento.

4.2. PERSPECTIVAS.

Durante la realización de este trabajo de investigación y durante las diversas salidas a campo surgió la noción de que mientras más se intenta avanzar en conocer a la papaya silvestre, más interrogantes surgen sobre aspectos biológicos y ambientales.

Algunas perspectivas que pueden ayudar a trabajos futuros son las siguientes:

- A pesar de que actualmente no hay plantas transgénicas cultivadas, ni se encontraron transgenes en las poblaciones silvestres y cultivos en México, es necesario realizar un monitoreo sistemático para la detección oportuna de transgenes de papaya en su centro de origen con el objetivo de actuar oportunamente para su protección y conservación. De igual manera, un monitoreo de los niveles de diversidad genética de la especie sería necesario para analizar el estado de conservación de la especie.
- Debido a que se utilizó el genoma de una papaya domesticada y transgénica, utilizar el genoma de referencia de una papaya silvestre de México permitiría estimaciones más precisas de diversidad y estructura genética, así como la detección de más regiones genómicas bajo selección.
- La papaya silvestre se distribuye en diferentes ambientes contrastantes a lo largo de su distribución natural en México, por lo tanto, hacer un estudio de genómica del paisaje, e incluir otras variables abióticas como características del suelo, radiación solar o variables relacionadas a la sequía, permitiría encontrar regiones genómicas de interés que ayuden a entender los procesos adaptativos de las especies, así como generar información para el mejorar el manejo y aprovechamiento de los recursos genéticos.
- Realizar experimentos de jardín común, utilizando diferentes individuos provenientes de diferentes ambientes, con el fin de comprobar la tolerancia de plantas silvestres a diferentes condiciones (por ejemplo, estrés por déficit hídrico) y recabar datos fisiológicos para conocer la respuesta de las plantas a las condiciones impuestas para determinar si la respuesta al estrés este ocasionado por plasticidad fenotípica o adaptación.
- Realizar estudios para determinar cuáles organismos se encargan de la polinización y dispersión de la papaya para entender mejor el proceso de flujo genético tanto para las plantas silvestres como en el complejo silvestre-domesticado.
- Otros temas de interés que resultaron con las diversas salidas de campo realizados es que la papaya silvestre presenta diversas variaciones morfológicas, por ejemplo: variaciones en el color del peciolo de la hoja, forma y tamaño de las hojas, disposición de las flores femeninas y sus frutos, variación en el tamaño de las flores tanto en los individuos femeninos como en los masculinos, individuos masculinos con presencia de frutos; entre otras características más, presenta una

gran ventana de oportunidad para realizar diferentes estudios que permitan aportar más información sobre la ecología y evolución de la especie.

BIBLIOGRAFÍA.

- Abberton, M., Batley, J., Bentley, A., Bryant, J., Cai, H., Cockram, J., Costa de Oliveira, A., Cseke, L. J., Dempewolf, H., De Pace, C., Edwards, D., Gepts, P., Greenland, A., Hall, A. E., Henry, R., Hori, K., Howe, G. T., Hughes, S., Humphreys, M., ... Yano, M. (2016). Global agricultural intensification during climate change: a role for genomics. *Plant Biotechnology Journal*, *14*(4), 1095–1098. <https://doi.org/10.1111/pbi.12467>
- Abebe, T. D., Naz, A. A., & Léon, J. (2015). Landscape genomics reveal signatures of local adaptation in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Frontiers in Plant Science*, *6*(October). <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00813>
- Aguilar, R., Quesada, M., Ashworth, L., Herrerias-Diego, Y., & Lobo, J. (2008). Genetic consequences of habitat fragmentation in plant populations: susceptible signals in plant traits and methodological approaches. *Molecular Ecology*, *17*(24), 5177–5188. <https://doi.org/10.1111/J.1365-294X.2008.03971.X>
- Aguirre-Liguori, J. A., Ramírez-Barahona, S., Tiffin, P., & Eguiarte, L. E. (2019). Climate change is predicted to disrupt patterns of local adaptation in wild and cultivated maize. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *286*(1906). <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0486>
- Aguirre-Liguori, J. A., Tenailon, M. I., Vázquez-Lobo, A., Gaut, B. S., Jaramillo-Correa, J. P., Montes-Hernandez, S., Souza, V., & Eguiarte, L. E. (2017). Connecting genomic patterns of local adaptation and niche suitability in teosintes. *Molecular Ecology*, *26*(16), 4226–4240. <https://doi.org/10.1111/mec.14203>
- Allendorf, F. W., Hohenlohe, P. A., & Luikart, G. (2010). Genomics and the future of conservation genetics. In *Nature Reviews Genetics* (Vol. 11, Issue 10, pp. 697–709). Nature Publishing Group. <https://doi.org/10.1038/nrg2844>
- Anderson, J. E., Kono, T. J. Y., Stupar, R. M., Kantar, M. B., & Morrell, P. L. (2016). Environmental association analyses identify candidates for abiotic stress tolerance in Glycine soja, the wild progenitor of cultivated soybeans. *G3: Genes, Genomes, Genetics*, *6*(4), 835–843. <https://doi.org/10.1534/g3.116.026914>
- Aradhya, M. K., Manshardt, R. M., Zee, F., & Morden, C. W. (1999). A phylogenetic analysis of the genus *Carica* L. (Caricaceae) based on restriction fragment length variation in a cpDNA intergenic spacer region. *Genetic Resources and Crop*

Evolution, 46(6), 579–586. <https://doi.org/10.1023/A:1008786531609>

- Ariani, A., & Gepts, P. (2019). Signatures of environmental adaptation during range expansion of wild Common Bean (*Phaseolus vulgaris*). *BioRxiv*, 571042. <https://doi.org/10.1101/571042>
- Badillo-Montaña, R., Aguirre, A., & Munguía-Rosas, M. A. (2019). Pollinator-mediated interactions between cultivated papaya and co-flowering plant species. *Ecology and Evolution*, 9, 587–597. <https://doi.org/10.1002/ece3.4781>
- Badillo-Montaña, R., Aguirre, A., Santamaría, F., Martínez-Natarén, D., & Munguía-Rosas, M. (2018). Importancia de los visitantes florales y la expresión sexual en el éxito reproductivo de un cultivo de papaya (*Carica papaya* L.). In A. Ramírez-Bautista & R. Pineda-López (Eds.), *Ecología y Conservación de Fauna en Ambientes Antropizados* (pp. 5–17). CONACyT-UAQ. <http://refama.org/libro-ecologia-y-conservacion-de-fauna-en-ambientes-antropizados/>
- Badillo, V. M. (1993). Caricaceae: segundo esquema. *Revista de La Facultad de Agronomía. Universidad Central de Venezuela*, 43, 1–111.
- Badillo, V. M. (2000). *Vasconcella* St.-Hil. (Caricaceae) con la rehabilitación de este último. *Ernstia*, 10, 74–79.
- Balkenhol, N., Cushman, S. A., Storfer, A. T., & Waits, L. P. (2016). Introduction to Landscape Genetics - Concepts, Methods, Applications. *Landscape Genetics: Concepts, Methods, Applications*, 1–8. <https://doi.org/10.1002/9781118525258.ch01>
- Balkenhol, N., Dudaniec, R. Y., Krutovsky, K. V., Johnson, J. S., Cairns, D. M., Segelbacher, G., Selkoe, K. A., von der Heyden, S., Wang, I. J., Selmoni, O., & Joost, S. (2017). Landscape Genomics: Understanding Relationships Between Environmental Heterogeneity and Genomic Characteristics of Populations. In *Population Genomics* (pp. 261–322). Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/13836_2017_2
- Barbosa, A. M. (2015). fuzzySim: applying fuzzy logic to binary similarity indices in ecology. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(7), 853–858. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12372>
- Bartsch, D., Lehnen, M., Clegg, J., Pohl-Orf, M., Schuphan, I., & Ellstrand, N. C. (1999).

-
- Impact of gene flow from cultivated beet on genetic diversity of wild sea beet populations. *Molecular Ecology*, 8(10), 1733–1741. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.1999.00769.x>
- Bautista, F., & Palacio, G. (2011). Península de Yucatán. In P. Krasilnikov, F. Jiménez, T. Reyna, & N. E. García (Eds.), *Geografía de suelos de México*. Prensas de Ciencias. https://www.researchgate.net/publication/255685775_Peninsula_de_Yucatan
- Beaumont, M. A., & Balding, D. J. (2004). Identifying adaptive genetic divergence among populations from genome scans. *Molecular Ecology*, 13(4), 969–980. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02125.x>
- Beaumont, M. A., & Nichols, R. A. (1996). Evaluating loci for use in the genetic analysis of population structure. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 263(1377), 1619–1626. <https://doi.org/10.1098/RSPB.1996.0237>
- Benacchio, S. (1982). *Algunas exigencias agroecológicas en 58 especies de cultivo con potencial de producción en el trópico americano*.
- Berthouly-Salazar, C., Thuillet, A. C., Rhoné, B., Mariac, C., Ousseini, I. S., Couderc, M., Tenailon, M. I., & Vigouroux, Y. (2016). Genome scan reveals selection acting on genes linked to stress response in wild pearl millet. *Molecular Ecology*, 25(21), 5500–5512. <https://doi.org/10.1111/mec.13859>
- Bradbury, P. J., Zhang, Z., Kroon, D. E., Casstevens, T. M., Ramdoss, Y., & Buckler, E. S. (2007). TASSEL: software for association mapping of complex traits in diverse samples. *Bioinformatics*, 23(19), 2633–2635. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btm308>
- Brown, J. E., Bauman, J. M., Lawrie, J. F., Rocha, O. J., & Moore, R. C. (2012). The Structure of Morphological and Genetic Diversity in Natural Populations of *Carica papaya* (Caricaceae) in Costa Rica. *Biotropica*, 44(2), 179–188. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2011.00779.x>
- Brunazzi, A., Scaglione, D., Talini, R. F., Miculan, M., Magni, F., Poland, J., Enrico Pè, M., Brandolini, A., & Dell’Acqua, M. (2018). Molecular diversity and landscape genomics of the crop wild relative *Triticum urartu* across the Fertile Crescent. *The Plant Journal*, 94(4), 670–684. <https://doi.org/10.1111/tpj.13888>

-
- Campostrini, E., & Glenn, D. M. (2007). Ecophysiology of papaya: A review. In *Brazilian Journal of Plant Physiology* (Vol. 19, Issue 4, pp. 413–424). Sociedade Brasileira de Fisiologia Vegetal. <https://doi.org/10.1590/S1677-04202007000400010>
- Canini, A., Alesiani, D., D’Arcangelo, G., & Tagliatesta, P. (2007). Gas chromatography-mass spectrometry analysis of phenolic compounds from *Carica papaya* L. leaf. *Journal of Food Composition and Analysis*, 20(7), 584–590. <https://doi.org/10.1016/j.jfca.2007.03.009>
- Carneiro, C. E., & Cruz, J. L. (2009). Caracterização anatômica de órgãos vegetativos do mamoeiro. *Ciência Rural, Santa Maria*, 39, 918–921. <http://www.scielo.br/pdf/cr/v39n3/a117cr667.pdf>
- Carnevali, F. C. G., Tapia-Muñoz, J. L., Duno de Stefano, R., & Ramírez Morillo, I. M. (2010). *Flora ilustrada de la Península de Yucatán: listado florístico*. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C.
- Carreras, C., Ordóñez, V., Zane, L., Kruschel, C., Nasto, I., MacPherson, E., & Pascual, M. (2017). Population genomics of an endemic Mediterranean fish: differentiation by fine scale dispersal and adaptation. *Scientific Reports*, 7(1), 1–12. <https://doi.org/10.1038/srep43417>
- Carvalho, F. A., & Renner, S. S. (2012). A dated phylogeny of the papaya family (Caricaceae) reveals the crop’s closest relatives and the family’s biogeographic history. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 65(1), 46–53. <https://doi.org/10.1016/J.YMPEV.2012.05.019>
- Carvalho, F. A., & Renner, S. S. (2014). The Phylogeny of the Caricaceae. In R. Ming & P. H. Moore (Eds.), *Genetics and Genomics of papaya* (pp. 81–94). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-1-4614-8087-7>
- Casacci, L. P., Barbero, F., & Balletto, E. (2014). The “Evolutionarily Significant Unit” concept and its applicability in biological conservation. *Italian Journal of Zoology*, 81(2), 182–193. <https://doi.org/10.1080/11250003.2013.870240>
- Casas, A., & Parra, F. (2016a). El manejo de recursos naturales y ecosistemas: la sustentabilidad en el manejo de recursos genéticos. In A. Casas, J. Torres-Guevara, & F. Parra (Eds.), *Domesticación en el continente americano. Manejo de biodiversidad y evolución dirigida por las culturas del Nuevo Mundo*. UNAM-UNALM.

-
- Casas, A., & Parra, F. (2016b). La domesticación como proceso evolutivo. In A. Casas, J. Torres-Guevara, & F. Parra (Eds.), *Domesticación en el continente americano* (pp. 133–158). Universidad Nacional Autónoma de México /Universidad Nacional Agraria La Molina Red Mexicana de Etnoecología y Patrimonio Biocultural, CONACYT.
- Castañeda-Álvarez, N. P., Khoury, C. K., Achicanoy, H. A., Bernau, V., Dempewolf, H., Eastwood, R. J., Guarino, L., Harker, R. H., Jarvis, A., Maxted, N., Müller, J. V., Ramirez-Villegas, J., Sosa, C. C., Struik, P. C., Vincent, H., & Toll, J. (2016). Global conservation priorities for crop wild relatives. *Nature Plants*, 2(4), 1–6. <https://doi.org/10.1038/NPLANTS.2016.22>
- Castillo, A., Dorado, G., Feuillet, C., Sourdille, P., & Hernandez, P. (2010). Genetic structure and ecogeographical adaptation in wild barley (*Hordeum chilense* Roemer et Schultes) as revealed by microsatellite markers. *BMC Plant Biology*, 10, 1–13. <http://www.biomedcentral.com/1471-2229/10/266%0ARESEARCH>
- Challenger, A. (1998). *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro*. Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad / Instituto de Biología, UNAM y Agrupación Sierra Madre, S.C.,. https://www.academia.edu/5173175/Los_Ecosistemas_terrestres_de_México
- Chauvet, M., Castañeda, Y., Trigueros, P., González, A., Massieu, Y. C., & González, R. L. (2012). Efectos sociales de la papaya transgénica: una evaluación ex ante . In *Metahumaniora* (Issue 3). Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Azcapotzalco.
- Chávez-Pesqueira, M. (2018). La papaya silvestre, el reservorio natural de una especie de gran valor. *Desde El Herbario CICY*, 131, 128–131.
- Chávez-Pesqueira, M., & Núñez-Farfán, J. (2016). Genetic diversity and structure of wild populations of *Carica papaya* in Northern Mesoamerica inferred by nuclear microsatellites and chloroplast markers. *Annals of Botany*, 118(7), 1293–1306. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw183>
- Chávez-Pesqueira, M., & Núñez-Farfán, J. (2017). Domestication and Genetics of Papaya: A Review. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5(December), 1–9. <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00155>
- Chávez-Pesqueira, M., Suárez-Montes, P., Castillo, G., & Núñez-Farfán, J. (2014). Habitat
-

- fragmentation threatens wild populations of *Carica papaya* (Caricaceae) in a lowland rainforest. *American Journal of Botany*, 101(7), 1092–1101. <https://doi.org/10.3732/ajb.1400051>
- Colunga-GarcíaMarín, P., & Zizumbo-Villarreal, D. (2004). Domestication of Plants in Maya Lowlands. *Economic Botany*, 58(sp1), S101–S110.
- Cortés, A. J., & Blair, M. W. (2018). Genotyping by sequencing and genome–environment associations in wild Common bean predict widespread divergent adaptation to drought. *Frontiers in Plant Science*, 9(128), 1–13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00128>
- Cruz, M. V., Mori, G. M., Oh, D. H., Dassanayake, M., Zucchi, M. I., Oliveira, R. S., & Souza, A. P. de. (2020). Molecular responses to freshwater limitation in the mangrove tree *Avicennia germinans* (Acanthaceae). *Molecular Ecology*, 29(2), 344–362. <https://doi.org/10.1111/mec.15330>
- D'eeckenbrugge, G. C., Restrepo, M. T., Jiménez, D., & Mora, E. (2007). Morphological and isozyme characterization of common papaya in Costa Rica. *Acta Horticulturae*, 740, 109–120. <https://doi.org/10.17660/ACTAHORTIC.2007.740.11>
- Dahham, S. S., Jaafar, I., Dahham, S. S., Hew, C.-S., & Gam, L.-H. (2016). The protein profiling of asian giant toad skin secretions and their antimicrobial activity . *International Journal of Pharmacy and Pharmaceutical Sciences*. <https://www.researchgate.net/publication/303824558>
- De Frenne, P., Graae, B. J., Rodríguez-Sánchez, F., Kolb, A., Chabrierie, O., Decocq, G., De Kort, H., De Schrijver, A., Diekmann, M., Eriksson, O., Gruwez, R., Hermy, M., Lenoir, J., Plue, J., Coomes, D. A., & Verheyen, K. (2013). Latitudinal gradients as natural laboratories to infer species' responses to temperature. *Journal of Ecology*, 101(3), 784–795. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12074>
- De Kort, H., Vandepitte, K., Bruun, H. H., Closset-Kopp, D., Honnay, O., & Mergeay, J. (2014). Landscape genomics and a common garden trial reveal adaptive differentiation to temperature across Europe in the tree species *Alnus glutinosa*. *Molecular Ecology*, 23(19), 4709–4721. <https://doi.org/10.1111/mec.12813>
- De Mita, S., Thuillet, A. C., Gay, L., Ahmadi, N., Manel, S., Ronfort, J., & Vigouroux, Y. (2013). Detecting selection along environmental gradients: Analysis of eight methods

-
- and their effectiveness for outbreeding and selfing populations. *Molecular Ecology*, 22(5), 1383–1399. <https://doi.org/10.1111/mec.12182>
- de Oliveira, E. J., Amorim, V. B. O., Matos, E. L. S., Costa, J. L., da Silva Castellen, M., Pádua, J. G., & Dantas, J. L. L. (2010). Polymorphism of Microsatellite Markers in Papaya (*Carica papaya* L.). *Plant Molecular Biology Reporter*, 28(3), 519–530. <https://doi.org/10.1007/s11105-010-0180-6>
- de Oliveira, E. J., de Lima, D. S., Lucena, R. S., Motta, T. B. N., & Dantas, J. L. L. (2010). Correlações genéticas e análise de trilha para número de frutos comerciais por planta em mamoeiro. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 45(8), 855–862. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2010000800011>
- De Oviedo, G. F. (1959). *Historia General y Natural de las Indias* (Atlas). <http://www.elquaderno.com/amadorrios/oviedo/01.pdf>
- De Villemereuil, P., Frichot, É., Bazin, É., François, O., & Gaggiotti, O. E. (2014). Genome scan methods against more complex models: when and how much should we trust them? *Molecular Ecology*, 23(8), 2006–2019. <https://doi.org/10.1111/MEC.12705>
- Dempewolf, H., Baute, G., Anderson, J., Kilian, B., Smith, C., & Guarino, L. (2017). Past and future use of wild relatives in crop breeding. *Crop Science*, 57(3), 1070–1082. <https://doi.org/10.2135/cropsci2016.10.0885>
- Didham, R. K., Ghazoul, J., Stork, N. E., & Davis, A. J. (1996). Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(6), 255–260. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)20047-3](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)20047-3)
- Doyle, J. J., & Doyle, J. L. (1987). A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin*, 19, 11–15.
- Eckert, C. G., Samis, K. E., & Loughheed, S. C. (2008). Genetic variation across species' geographical ranges: the central-marginal hypothesis and beyond. *Molecular Ecology*, 17(5), 1170–1188. <https://doi.org/10.1111/J.1365-294X.2007.03659.X>
- El Moussaoui, A., Nijs, M., Paul, C., Wintjens, R., Vincentelli, J., Azarkan, M., & Looze, Y. (2001). Revisiting the enzymes stored in the laticifers of *Carica papaya* in the context of their possible participation in the plant defence mechanism. In *Cellular and Molecular Life Sciences* (Vol. 58, Issue 4, pp. 556–570). Springer.
-

<https://doi.org/10.1007/PL00000881>

- Ellstrand, N. C., Prentice, H. C., & Hancock, J. F. (2003). Gene Flow and Introgression from Domesticated Plants into their Wild Relatives. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 30, 539–563. <https://doi.org/10.1146/ANNUREV.ECOLSYS.30.1.539>
- Elshire, R. J., Glaubitz, J. C., Sun, Q., Poland, J. A., Kawamoto, K., Buckler, E. S., & Mitchell, S. E. (2011). A robust, simple genotyping-by-sequencing (GBS) approach for high diversity species. *PLoS ONE*, 6(5), 1–10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019379>
- Endler, J. A. (1986). *Natural Selection in the Wild*. Princeton University Press.
- Espinosa, E., Gámez, A. J., Avila, M. A., Palemón, F., & Hernández-Ruiz, J. (2018). Distribución geográfica potencial de papaya silvestre cultivada en México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 9(7), 1377–1388. <https://doi.org/10.29312/remexca.v9i7.550>
- ESRI. (2016). *Data and maps for ArcGis* . <https://www.esri.com/arcgis-blog/products/arcgis-desktop/announcements/arcgis-10-5-prerelease-is-now-available/>
- Estrella-Maldonado, H., Ramírez, A. G., Ortiz, G. F., Peraza-Echeverría, S., Martínez-De la Vega, O., Góngora-Castillo, E., & Santamaría, J. M. (2021). Transcriptomic analysis reveals key transcription factors associated to drought tolerance in a wild papaya (*Carica papaya*) genotype. *PLoS ONE*, 16(1 January), e0245855. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0245855>
- Eustice, M., Yu, Q., Lai, C. W., Hou, S., Thimmapuram, J., Liu, L., Alam, M., Moore, P. H., Presting, G. G., & Ming, R. (2008). Development and application of microsatellite markers for genomic analysis of papaya. *Tree Genetics and Genomes*, 4(2), 333–341. <https://doi.org/10.1007/s11295-007-0112-2>
- Evans, E. A., Ballen, F. H., & Crane, J. H. (2012). *An Overview of US Papaya Production, Trade, and Consumption 1*. <http://edis.ifas.ufl.edu>.
- Excoffier, L., Hofer, T., & Foll, M. (2009). Detecting loci under selection in a hierarchically structured population. *Heredity*, 103(4), 285–298. <https://doi.org/10.1038/hdy.2009.74>
- Excoffier, L., & Lischer, H. E. L. (2010). Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to

-
- perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*, 10(3), 564–567. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>
- Fang, Z., Gonzales, A. M., Clegg, M. T., Smith, K. P., Muehlbauer, G. J., Steffenson, B. J., & Morrell, P. L. (2014). Two genomic regions contribute disproportionately to geographic differentiation in wild barley. *Genes, Genomes, Genetic*, 4(7), 1193–1203. <https://doi.org/10.1534/g3.114.010561>
- FAO. (2020). *Las principales frutas tropicales. Análisis del mercado 2018*.
- FAO. (2022). *Major Tropical Fruits: Market review 2021*. <https://www.fao.org/documents/card/en/c/cc1900en>
- FAOSTAT. (2018). *Food and Agriculture Organization of the United Nation. Estadística de la Carica papaya L.* . <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC>
- Fichman, Y., Koncz, Z., Reznik, N., Miller, G., Szabados, L., Kramer, K., Nakagami, H., Fromm, H., Koncz, C., & Zilberstein, A. (2018). SELENOPROTEIN O is a chloroplast protein involved in ROS scavenging and its absence increases dehydration tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Science*, 270, 278–291. <https://doi.org/10.1016/J.PLANTSCI.2018.02.023>
- Fisher, J. B. (1980). The vegetative and reproductive structure of papaya (*Carica papaya*). *Lyonia*, 1(4), 191–208.
- Fisher, J. B., & Mueller, R. J. (1983). Reaction anatomy and reorientation in leaning stems of balsa (*Ochroma*) and papaya (*Carica*). *Canadian Journal of Botany*, 61(3), 880–887. <https://doi.org/10.1139/b83-097>
- Foll, M., & Gaggiotti, O. (2008). A genome-scan method to identify selected loci appropriate for both dominant and codominant markers: a Bayesian perspective. *Genetics*, 180(2), 977–993. <https://doi.org/10.1534/genetics.108.092221>
- Frichot, E., & François, O. (2015). LEA: An R package for landscape and ecological association studies. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(8), 925–929. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12382>
- Frichot, E., Mathieu, F., Trouillon, T., Bouchard, G., & François, O. (2014). Fast and efficient estimation of individual ancestry coefficients. *Genetics*, 196(4), 973–983. <https://doi.org/10.1534/GENETICS.113.160572/-/DC1>
-

-
- Frichot, E., Schoville, S. D., Bouchard, G., & François, O. (2013). Testing for Associations between Loci and Environmental Gradients Using Latent Factor Mixed Models. *Molecular Biology and Evolution*, 30(7), 1687–1699. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst063>
- Fuentes, G., & Santamaría, J. M. (2014). Papaya (*Carica papaya* L.): Origin, Domestication, and Production. In R. Ming & P. H. Moore (Eds.), *Genetics and Genomics of Papaya* (pp. 3–16). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-1-4614-8087-7>
- Funk, D. J., Nosil, P., & Etges, W. J. (2006). Ecological divergence exhibits consistently positive associations with reproductive isolation across disparate taxa. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(9), 3209–3213. <https://doi.org/10.1073/pnas.0508653103>
- Funk, W. C., McKay, J. K., Hohenlohe, P. A., & Allendorf, F. W. (2012). Harnessing genomics for delineating conservation units. *Trends in Ecology and Evolution*, 27(9), 489–496. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.05.012>
- Fustier, M.-A., Martínez-Ainsworth, N. E., Venon, A., Corti, H., Rousselet, A., Dumas, F., Dittberner, H., Aguirre-Liguori, J. A., Camarena, M. G., Grimanelli, D., Falque, M., Moreau, L., Meaux, J. de, Montes-Hernandez, Eguiarte, L. E., Vigouroux, Y., Maniacci, D., & Tenailon, M. I. (2019). Genomic footprints of local adaptation along elevation gradients associate with present phenotypic variation in teosintes. *BioRx*. <https://doi.org/10.1101/563585>
- Gebremedhin, B., Ficetola, G. F., Naderi, S., Rezaei, H. R., Maudet, C., Rioux, D., Luikart, G., Flagstad, Thuiller, W., & Taberlet, P. (2009). Frontiers in identifying conservation units: from neutral markers to adaptive genetic variation. *Animal Conservation*, 12(2), 107–109. <https://doi.org/10.1111/J.1469-1795.2009.00255.X>
- Gepts, P., & Papa, R. (2003). Possible effects of (trans)gene flow from crops on the genetic diversity from landraces and wild relatives. *Environmental Biosafety Research*, 2(2), 89–103. <https://doi.org/10.1051/ebr:2003009>
- Girón, A. (2015). *Caracterización y análisis de expresión en respuesta a estrés por déficit hídrico, de genes homólogos tipo SHINE en papaya (Carica papaya L.)*. Centro de Investigación Científica de Yucatán.
- Goettsch, B., Urquiza-Haas, T., Koleff, P., Acevedo Gasman, F., Aguilar-Meléndez, A.,

-
- Alavez, V., Alejandro-Iturbide, G., Aragón Cuevas, F., Azurdia Pérez, C., Carr, J. A., Castellanos-Morales, G., Cerén, G., Contreras-Toledo, A. R., Correa-Cano, M. E., De la Cruz Larios, L., Debouck, D. G., Delgado-Salinas, A., Gómez-Ruiz, E. P., González-Ledesma, M., ... Jenkins, R. K. B. (2021). Extinction risk of Mesoamerican crop wild relatives. *Plants, People, Planet*, 3(6), 775–795. <https://doi.org/10.1002/PPP3.10225>
- Guerrero, J., Andrello, M., Burgarella, C., & Manel, S. (2018). Soil environment is a key driver of adaptation in *Medicago truncatula*: new insights from landscape genomics. *New Phytologist*, 219(1), 378–390. <https://doi.org/10.1111/nph.15171>
- Gugger, P. F., Fitz-Gibbon, S. T., Albarrán-Lara, A., Wright, J. W., & Sork, V. L. (2021). Landscape genomics of *Quercus lobata* reveals genes involved in local climate adaptation at multiple spatial scales. *Molecular Ecology*, 30(2), 406–423. <https://doi.org/10.1111/mec.15731>
- Hajjar, R., & Hodgkin, T. (2007). *The use of wild relatives in crop improvement: A survey of developments over the last 20 years*. <https://doi.org/10.1007/s10681-007-9363-0>
- Harlan, J. R. (1971). Agricultural origins: centers and noncenters. *Science*, 174(4008), 468–474. <https://doi.org/10.1126/science.174.4008.468>
- Harrisson, K. A., Pavlova, A., Telonis-Scott, M., & Sunnucks, P. (2014). Using genomics to characterize evolutionary potential for conservation of wild populations. *Evolutionary Applications*, 7(9), 1008–1025. <https://doi.org/10.1111/EVA.12149>
- Hayama, R., Yang, P., Valverde, F., Mizoguchi, T., Furutani-Hayama, I., Vierstra, R. D., & Coupland, G. (2019). Ubiquitin carboxyl-terminal hydrolases are required for period maintenance of the circadian clock at high temperature in *Arabidopsis*. *Scientific Reports*, 9(1). <https://doi.org/10.1038/S41598-019-53229-8>
- Hernández-Salinas, G., Luna-Cavazos, M., Soto-Estrada, A., García-Pérez, E., Pérez-Vázquez, A., & Córdova-Téllez, L. (2021). Distribution and eco-geographic characterization of *Carica papaya* L. native to Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* 2021 69:1, 69(1), 99–116. <https://doi.org/10.1007/S10722-021-01207-3>
- Hernández-Salinas, G., Soto-Estrada, A., García-Pérez, E., Pérez-Vázquez, A., Rocandio-Rodríguez, M., & Córdova-Téllez, L. (2019). Variación morfológica in situ de *Carica papaya* L. Nativa de Mexico. *Rev Fitotec Mex*, 42, 47–55.
-

-
- Hernández-Terán, A., Wegier, A., Benítez, M., Lira, R., & Escalante, A. E. (2017). Domesticated, genetically engineered, and wild plant relatives exhibit unintended phenotypic differences: A comparative meta-analysis profiling rice, canola, maize, sunflower, and pumpkin. *Frontiers in Plant Science*, 8, 2030. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2017.02030/BIBTEX>
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25(15), 1965–1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>
- Hunter, D., & Heywood, V. (2011). *Parientes Silvestres de los Cultivos: Manual para la Conservación In Situ* (D. Hunter & V. Heywood (eds.); 1st ed.). Bioersity International.
- Jarvis, A., Lane, A., & Hijmans, R. J. (2008). The effect of climate change on crop wild relatives. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 126(1–2), 13–23. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2008.01.013>
- Jeyakumar, P., Kavino, M., Kumar, N., & Soorianathasundaram, K. (2007). Physiological performance of papaya cultivars under abiotic stress conditions. *Acta Horticulturae*, 740, 209–215. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2007.740.25>
- Jiménez, V. M., Mora-Newcomer, E., & Gutiérrez-Soto, M. V. (2014). Biology of the Papaya Plant. In R. Ming & P. H. Moore (Eds.), *Genetics and Genomics of Papaya* (pp. 17–33). Springer New York. <https://doi.org/10.1007/978-1-4614-8087-7>
- Joost, S., Bonin, A., Bruford, M. W., Després, L., Conord, C., Erhardt, G., & Taberlet, P. (2007). A spatial analysis method (SAM) to detect candidate loci for selection: towards a landscape genomics approach to adaptation. *Molecular Ecology*, 16(18), 3955–3969. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03442.x>
- Jump, A. S., Marchant, R., & Peñuelas, J. (2009). Environmental change and the option value of genetic diversity. *Trends in Plant Science*, 14(1), 51–58. <https://doi.org/10.1016/J.TPLANTS.2008.10.002>
- Jump, A. S., & Peñuelas, J. (2005). Running to stand still: Adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters*, 8(9), 1010–1020. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00796.x>

-
- Kim, M. S., Moore, P. H., Zee, F., Fitch, M. M., Steiger, D. L., Manshardt, R. M., Paull, R. E., Drew, R. A., Sekioka, T., & Ming, R. (2002). Genetic diversity of *Carica papaya* as revealed by AFLP markers. *Genome*, *45*(3), 503–512. <https://doi.org/10.1139/g02-012>
- Kirk, H., & Freeland, J. R. (2011). Applications and Implications of Neutral versus Non-neutral Markers in Molecular Ecology. *International Journal of Molecular Sciences*, *12*(6), 3966. <https://doi.org/10.3390/IJMS12063966>
- Konno, K., Hirayama, C., Nakamura, M., Tateishi, K., Tamura, Y., Hattori, M., & Kohno, K. (2004). Papain protects papaya trees from herbivorous insects: role of cysteine proteases in latex. *The Plant Journal*, *37*(3), 370–378. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2003.01968.x>
- Larqué-Saavedra, A. (2016). Biotecnología Prehispánica en Mesoamérica. *Rev. Fitotec. Mex*, *39*(2), 107–115. <http://www.scielo.org.mx/pdf/rfm/v39n2/0187-7380-rfm-39-02-00107.pdf>
- Li, Y., Zhang, X.-X., Mao, R.-L., Yang, J., Miao, C.-Y., Li, Z., & Qiu, Y.-X. (2017). Ten Years of Landscape Genomics: Challenges and Opportunities. *Frontiers in Plant Science*, *8*(December), 1–7. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02136>
- Lischer, H. E. L., & Excoffier, L. (2012). PGDSpider: an automated data conversion tool for connecting population genetics and genomics programs. *Bioinformatics*, *28*(2), 298–299. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btr642>
- Litz, R. (1984). Papaya. In W. Sharp, D. Evans, P. Ammirato, & Y. Yamada (Eds.), *Handbook of plant cell culture* (Vol. 2). MacMillan Publishing Co.
- Lotterhos, K. E., & Whitlock, M. C. (2014). Evaluation of demographic history and neutral parameterization on the performance of FST outlier tests. *Molecular Ecology*, *23*(9), 2178–2192. <https://doi.org/10.1111/MEC.12725>
- Lotterhos, K. E., & Whitlock, M. C. (2015). The relative power of genome scans to detect local adaptation depends on sampling design and statistical method. *Molecular Ecology*, *24*(5), 1031–1046. <https://doi.org/10.1111/mec.13100>
- Loveless, M. D., & Hamrick, J. L. (1984). Ecological determinants of genetic structure in plant population. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *15*(1), 65–95.

-
- Manel, S., Joost, S., Epperson, B. K., Holderegger, R., Storer, A., Rosenberg, M. S., Scribner, K. T., Bonin, A., & Fortin, M.-J. (2010). Perspectives on the use of landscape genetics to detect genetic adaptive variation in the field. *Molecular Ecology*, 19(17), 3760–3772. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04717.x>
- Manel, S., Perrier, C., Pratlong, M., Abi-Rached, L., Paganini, J., Pontarotti, P., & Aurelle, D. (2016). Genomic resources and their influence on the detection of the signal of positive selection in genome scans. *Molecular Ecology*, 25(1), 170–184. <https://doi.org/10.1111/mec.13468>
- Manel, S., Schwartz, M. K., Luikart, G., & Taberlet, P. (2003). Landscape genetics: Combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology and Evolution*, 18(4), 189–197. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00008-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00008-9)
- Manna, S. (2015). An overview of pentatricopeptide repeat proteins and their applications. *Biochimie*, 113, 93–99. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCHI.2015.04.004>
- Manshardt, R. (2014). History and Future of the Solo Papaya. In R. Ming & H. Moore, Paul (Eds.), *Genetics and Genomics of Papaya* (pp. 95–111). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-1-4614-8087-7>
- Mardonovich, S., Tepe, E. J., & Moore, R. C. (2019). The natural diversity of *Carica papaya* in Panama. *Acta Horticulturae*, 1250, 99–109. <https://doi.org/10.17660/ACTAHORTIC.2019.1250.15>
- Marler, T. E., & Discekici, H. M. (1997). Root development of ‘Red Lady’ papaya plants grown on a hillside. *Plant and Soil*, 195(1), 37–42. <https://doi.org/10.1023/A:1004231009366>
- Marrocco, K., Zhou, Y., Bury, E., Dieterle, M., Funk, M., Genschik, P., Krenz, M., Stolpe, T., & Kretsch, T. (2006). Functional analysis of EID1, an F-box protein involved in phytochrome A-dependent light signal transduction. *The Plant Journal: For Cell and Molecular Biology*, 45(3), 423–438. <https://doi.org/10.1111/J.1365-313X.2005.02635.X>
- Martínez-Ramos, M. (1985). Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y la regeneración natural de las selvas altas perennifolias. In A. Gómez-Pompa & Amo (Eds.), *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Instituto Nacional de Investigaciones Sobre Recursos Bioticos.
-

https://books.google.com.mx/books/about/Investigaciones_sobre_la_regeneración_d.html?id=ep_wAAAAMAAJ&redir_esc=y

Maxted, N., Ford-Lloyd, B. V., & Hawkes, J. G. (2013). *Plant Genetic Conservation: The in situ approach*. Springer Science & Business Media.

Maxted, N., Ford-Lloyd, B. V., Jury, S., Kell, S., & Scholten, M. (2006). Towards a definition of a crop wild relative. *Biodiversity and Conservation*, 15(8), 2673–2685. <https://doi.org/10.1007/s10531-005-5409-6>

Maxted, N., & Kell, S. (2009). *Establishment of a global network for the in situ conservation of crop wild relatives: status and need*.

Miller, R. R. (1989). *Mexico: a history*. University of Oklahoma.

Ming, R., Yu, Q., Blas, A., Chen, C., Na, J.-K., & Moore, P. H. (2008). Genomics of Papaya a Common Source of Vitamins in the Tropics. In P. H. Moore & R. Ming (Eds.), *Genomics of Tropical Crop Plants* (pp. 405–420). Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-0-387-71219-2_16

Montalvo-Fernández, G., Sánchez-Teyer, L. F., Carnevali, G., Vovides, A. P., Gaytán-Legaria, R., Ortiz-García, M. M., Muñoz-López, J. A., & Martínez-Castillo, J. (2019). Impact of Late Pleistocene-Holocene climatic fluctuations on the phylogeographic structure and historical demography of *Zamia prasina* (Cycadales: Zamiaceae). *Botanical Sciences*, 97(4), 588–608. <https://doi.org/10.17129/BOTSCI.2195>

Moo-Aldana, R. D., Munguía-Rosas, M. A., Serralta, L. P., Castillo-Burguete, M. T., Vega-Frutis, R., & Martínez-Natarén, D. (2017). Can the introduction of modern crop varieties in their centre of origin affect local ecological knowledge? A case study of papaya in the Yucatan Peninsula. *Human Ecology*, 45(3), 367–375. <https://doi.org/10.1007/s10745-017-9903-8>

Morin, P. A., Luikart, G., & Waysne, R. K. (2004). SNPs in ecology, evolution and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 19(4), 208–216. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.01.009>

Moritz, C. (1999). Conservation Units and Translocations: Strategies for Conserving Evolutionary Processes. *Hereditas*, 130(3), 217–228. <https://doi.org/10.1111/J.1601-5223.1999.00217.X>

-
- Morton, J. F. (1987). Papaya and Related Species. In *Fruits of Warm Climates*.
<http://www.hort.purdue.edu/newcrop/morton/index.html>
- Mousavi-Derazmahalleh, M., Philipp, D., Bruno, E. B., Bhavna, N., Dmitry, H., Kilian, A., Kamphuis, L. G., Singh, K. B., Berger, J. D., Hane, J. K., Edwards, D., Erskine, W., & Nelson, M. N. (2018). Exploring the genetic and adaptive diversity of a pan-Mediterranean crop wild relative: narrow-leafed lupin. *Theoretical and Applied Genetics*, 131(4), 887–901. <https://doi.org/10.1007/s00122-017-3045-7>
- Nakasone, H. Y., & Paull, R. E. (1998). Tropical fruits. *Tropical Fruits*.
- Narum, S. R., & Hess, J. E. (2011). Comparison of F(ST) outlier tests for SNP loci under selection. *Molecular Ecology Resources*, 11 Suppl 1(SUPPL. 1), 184–194. <https://doi.org/10.1111/J.1755-0998.2011.02987.X>
- Núñez-Farfán, J., Chávez-Pesqueira, M., Wegier, A., Casas, A., & Álvares, V. (2017). Análisis para la determinación de los centros de origen y diversidad genética de Carica papaya (Caricaceae). In CONABIO. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Informe final, SNIB-CONABIO proyecto No. WQ003. Ciudad de México. Dentro del proyecto “Generación y recopilación genética”, financiado por la Dirección General del Sector Primario y Recursos. <http://www.conabio.gob.mx/institucion/cgi-bin/datos2.cgi?Letras=WQ&Numero=3>
- Núñez-Farfán, J., & Dirzo, R. (1988). Within-Gap Spatial Heterogeneity and Seedling Performance in a Mexican Tropical Forest. *Oikos*, 51(3), 274. <https://doi.org/10.2307/3565308>
- Ocampo, P. J., Coppens d'Eeckenbrugge, G., Risterucci, A. M., Dambier, D., & Ollitrault, P. (2007). Papaya genetic diversity assessed with microsatellite markers in germplasm from the Caribbean region. *Acta Horticulturae*, 740, 93–101. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2007.740.9>
- OGTR (Office of Gene Technology Regulator). (2003). *The Biology and Ecology of Papaya (paw paw), Carica papaya L., in Australia*. [https://www.health.gov.au/internet/ogtr/publishing.nsf/Content/papaya-3/\\$FILE/papaya.pdf](https://www.health.gov.au/internet/ogtr/publishing.nsf/Content/papaya-3/$FILE/papaya.pdf)
- Orellana-Lanza, R., Espadas, C., Conde, C., & Gay, C. (2009). *Atlas escenarios de cambio climático en la Península de Yucatán*. <http://www.ccpy.gob.mx/agenda->
-

regional/escenarios-cambio-climatico/atlas/

- Ouborg, N. J., Pertoldi, C., Loeschcke, V., Bijlsma, R. K., & 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>
- Pacheco-Huh, J., Carmona, D., Dzib, G., & Chávez-Pesqueira, M. (2021). Mutualistic and antagonistic interactions differ in wild and domesticated papaya (*Carica papaya*) in its center of origin. *Plant Biology*. <https://doi.org/10.1111/plb.13214>
- Pampoulie, C., Daníelsdóttir, A. K., Storr-Paulsen, M., Hovgård, H., Hjörleifsson, E., & Steinarrsson, B. A. (2011). Neutral and Nonneutral Genetic Markers Revealed the Presence of Inshore and Offshore Stock Components of Atlantic Cod in Greenland Waters. *Transactions of the American Fisheries Society*, 140(2), 307–319. <https://doi.org/10.1080/00028487.2011.567850>
- Papa, R., & Gepts, P. (2003). Asymmetry of gene flow and differential geographical structure of molecular diversity in wild and domesticated common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) from Mesoamerica. *Theoretical and Applied Genetics*, 106(2), 239–250. <https://doi.org/10.1007/s00122-002-1085-z>
- Paz, L., & Vázquez-Yanes, C. (1998). Comparative seed ecophysiology of wild and cultivated *Carica papaya* trees from a tropical rain forest region in Mexico. *Tree Physiology*, 18(4), 277–280. <https://doi.org/10.1093/treephys/18.4.277>
- Pournosrat, R., Kaya, S., Shaaf, S., Kilian, B., & Ozkan, H. (2018). Geographical and environmental determinants of the genetic structure of wild barley in southeastern Anatolia. *PLoS ONE*, 13(2), 1–19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0192386>
- R Core Team. (2022). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>
- Reis, F., Campostrini, E., Fernandes de Sousa, E., & Gabetto Silva, M. (2006). Sap flow in papaya plants: Laboratory calibrations and relationships with gas exchanges under field conditions. *Scientia Horticulturae*, 110, 254–259. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2006.07.010>
- Rellstab, C., Gugerli, F., Eckert, A. J., Hancock, A. M., & Holderegger, R. (2015). A practical guide to environmental association analysis in landscape genomics.

Molecular Ecology, 24(17), 4348–4370. <https://doi.org/10.1111/mec.13322>

Ronse Decraene, L. R., & Smets, E. F. (1999). The floral development and anatomy of *Carica papaya* (Caricaceae). *Canadian Journal of Botany*, 77(4), 582–598. <https://doi.org/10.1139/b99-026>

Ruiz-Gil, P. J., Wegier, A., Alavez, V., Rosas-Plaza, S., Núñez-Farfán, J., & Chávez-Pesqueira, M. (2023). Wild papaya shows evidence of gene flow from domesticated Maradol papaya in Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 1–20. <https://doi.org/10.1007/S10722-023-01568-X/METRICS>

Russell, J., Mascher, M., Dawson, I. K., Kyriakidis, S., Calixto, C., Freund, F., Bayer, M., Milne, I., Marshall-griffiths, T., Heinen, S., Hofstad, A., Sharma, R., Himmelbach, A., Knauft, M., Zonneveld, M. Van, Brown, J. W. S., Schmid, K., Kilian, B., Muehlbauer, G. J., ... Waugh, R. (2016). Exome sequencing of geographically diverse barley landraces and wild relatives gives insights into environmental adaptation. *Nature Genetics*, 48(9), 1–10. <https://doi.org/10.1038/ng.3612>

SAGARPA. (2017). Papaya mexicana. In *Planeación agrícola nacional 2017-2030: Vol. I* (Issue 1). <https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/257083/Potencial-Papaya.pdf>

Saintenac, C., Zhang, W., Salcedo, A., Rouse, M. N., Trick, H. N., Akhunov, E., & Dubcovsky, J. (2013). Identification of wheat gene Sr35 that confers resistance to Ug99 stem rust race group. *Science*, 341(6147), 783–786. <https://doi.org/10.1126/science.1239022>

Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. L. R., Sykes, M. T., Walker, B. H., Walker, M., & Wall, D. H. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. In *Science* (Vol. 287, Issue 5459, pp. 1770–1774). American Association for the Advancement of Science. <https://doi.org/10.1126/science.287.5459.1770>

Saunders, D. A., Hobbs, R. J., & Margules, C. R. (1991). Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A Review. *Conservation Biology*, 5(1), 18–32. <https://doi.org/10.1111/J.1523-1739.1991.TB00384.X>

Savolainen, O., Lascoux, M., & Merilä, J. (2013). Ecological genomics of local adaptation.

-
- Nature Reviews Genetics*, 14(11), 807–820. <https://doi.org/10.1038/nrg3522>
- Savolainen, O., Pyhäjärvi, T., & Knürr, T. (2007). Gene Flow and Local Adaptation in Trees. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38(1), 595–619. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095646>
- Schluter, D. (2009). Evidence for ecological speciation and its alternative. In *Science* (Vol. 323, Issue 5915, pp. 737–741). American Association for the Advancement of Science. <https://doi.org/10.1126/science.1160006>
- Shaikh, F. K., Gadge, P. P., Padul, M. V., & Kachole, M. S. (2018). Subtilisin inhibitor like protein ‘ppLPI-1’ from leaves of pigeonpea (*Cajanus cajan*, cv. BSMR 736) exhibits inhibition against *Helicoverpa armigera* gut proteinases. *3 Biotech*, 8(1), 1–10. <https://doi.org/10.1007/S13205-017-1040-Y/METRICS>
- Sharma, M., & Gupta, B. B. (2020). Role of wild relatives for development of climate-resilient varieties. In R. K. Salgotra & S. M. Zarga (Eds.), *Rediscovery of genetic and genomic resources for future food security*. Springer Nature Singapore. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-981-15-0156-2>
- SIAP. (2018). *Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera*. <https://nube.siap.gob.mx/cierreagricola/>
- Silva-Rosales, L., Roberto Gonzalez De Leon, D., & Chauvet, M. (2010). Why there is no Transgenic Papaya in Mexico. *Transgenic Plant Journal*, 4, 45–51. <https://www.researchgate.net/publication/255981172>
- Slatkin, M. (1987). Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science*, 236(4803), 787–792. <https://doi.org/10.1126/science.3576198>
- Sork, V. L., Aitken, S. N., Dyer, R. J., Eckert, A. J., Legendre, P., & Neale, D. B. (2013). Putting the landscape into the genomics of trees: approaches for understanding local adaptation and population responses to changing climate. *TreeGenetics & Genomes*, 9(4), 901–911. <https://doi.org/10.1007/s11295-013-0596-x>
- Sritakae, A., Praseartkul, P., Cheunban, W., Miphokasap, P., Eiumnroh, A., Burns, P., Phironrit, N., Phuangrat, B., Kitsubun, P., & Meechai, A. (2011). Mapping airborne pollen of papaya (*Carica papaya* L.) and its distribution related to land use using GIS and remote sensing. *Aerobiologia*, 27, 291–300. <https://doi.org/10.1007/s10453-011->

9197-z

- Stoop, J. M. H., Williamson, J. D., & Pharr, D. M. (1996). Mannitol metabolism in plants: a method for coping with stress. *Trends in Plant Science*, 1(5), 139–144. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(96\)80048-3](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(96)80048-3)
- Storey, W. B. (1953). Genetics of the papaya. *Journal of Heredity*, 44(2), 70–78. <https://doi.org/10.1093/OXFORDJOURNALS.JHERED.A106358>
- Storey, W. B., Bergh, B., & Zentmyer, G. A. (1986). The Origin, Indigenous Range, and Dissemination of the Avocado. In *California Avocado Society* (Vol. 70). http://www.avocadosource.com/CAS_Yearbooks/CAS_70_1986/CAS_1986_PG_127-133.pdf
- Storfer, A., Antolin, M. F., Manel, S., Epperson, B. K., & Scribner, K. T. (2015). Genomic Approaches in Landscape Genetics. In *Landscape Genetics: Concepts, Methods, Applications* (pp. 149–164). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781118525258.ch09>
- Storz, J. F. (2005). Using genome scans of DNA polymorphism to infer adaptive population divergence. In *Molecular Ecology* (Vol. 14, Issue 3, pp. 671–688). Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02437.x>
- Supple, M. A., & Shapiro, B. (2018). Conservation of biodiversity in the genomics era. *Genome Biology*, 19(1), 1–12. <https://doi.org/10.1186/s13059-018-1520-3>
- Teixeira, da S. J. A., Rashid, Z., Duong, •, Nhut, T., Dharini Sivakumar, •, Gera, A., Manoel, •, Souza, T., & Tennant, P. F. (2007). Papaya (*Carica papaya* L.) Biology and Biotechnology. *Tree and Forestry Science and Biothnology*. [http://www.globalsciencebooks.info/Online/GSBOnline/images/0712/TFSB_1\(1\)/TFSB_1\(1\)47-73o.pdf](http://www.globalsciencebooks.info/Online/GSBOnline/images/0712/TFSB_1(1)/TFSB_1(1)47-73o.pdf)
- Teixeira Da Silva, J. A., Rashid, Z., Nhut, D. T., Sivakumar, D., Gera, A., Souza, M. T., & Tennant, P. F. (2007). Papaya (*Carica papaya* L.) biology and biotechnology. In *Tree and Forestry Science and Biotechnology* (1st ed., Vol. 1, pp. 47–73).
- Teran, S., & Rasmussen, C. H. (1995). Genetic diversity and agricultural strategy in 16th century and present-day Yucatecan milpa agriculture. *Biodiversity and Conservation*, 4(4), 363–381. <https://doi.org/10.1007/BF00058422>

- Tobón-Niedfeldt, W., Mastretta-Yanes, A., Urquiza-Haas, T., Goettsch, B., Cuervo-Robayo, A. P., Urquiza-Haas, E., Orjuela-R, M. A., Acevedo Gasman, F., Oliveros-Galindo, O., Burgeff, C., Rivera-Rodríguez, D. M., Sánchez González, J. de J., Alarcón-Guerrero, J., Aguilar-Meléndez, A., Aragón Cuevas, F., Alavez, V., Alejandre-Iturbide, G., Avendaño-Arrazate, C. H., Azurdia Pérez, C., ... Koleff, P. (2022). Incorporating evolutionary and threat processes into crop wild relatives conservation. *Nature Communications*, 13(1), 1–18. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-33703-0>
- Trakhtenbrot, A., Nathan, R., Perry, G., & Richardson, D. M. (2005). The importance of long-distance dispersal in biodiversity conservation. *Diversity and Distributions*, 11(2), 173–181. <https://doi.org/10.1111/J.1366-9516.2005.00156.X>
- Vailov, N. I., & Dorofeyev, V. F. (1992). *Origin and geography of cultivated plants*. Cambridge University Press. [https://books.google.com.mx/books?hl=es&lr=&id=BqNOAAAIAAJ&oi=fnd&pg=PR11&dq=Vavilov,+N.I.+and+Dorofeev,+V.F.+\(1992\)+Origin+and+Geography+of+Cultivated+Plants.+Cambridge:+University+Press.&ots=xqNaKMPAjs&sig=OvPwiR_-CQH6YtL6dl82UMvCHN0&redir_esc=y#v=onepage&q=Vavilov%2C+N.I.+and+Dorofeev%2C+V.F.+\(1992\)+Origin+and+Geography+of+Cultivated+Plants.+Cambridge%3A+University+Press.&f=false](https://books.google.com.mx/books?hl=es&lr=&id=BqNOAAAIAAJ&oi=fnd&pg=PR11&dq=Vavilov,+N.I.+and+Dorofeev,+V.F.+(1992)+Origin+and+Geography+of+Cultivated+Plants.+Cambridge:+University+Press.&ots=xqNaKMPAjs&sig=OvPwiR_-CQH6YtL6dl82UMvCHN0&redir_esc=y#v=onepage&q=Vavilov%2C+N.I.+and+Dorofeev%2C+V.F.+(1992)+Origin+and+Geography+of+Cultivated+Plants.+Cambridge%3A+University+Press.&f=false)
- Van De Wouw, M., Kik, C., Van Hintum, T., Van Treuren, R., & Visser, B. (2010). Genetic erosion in crops: concept, research results and challenges. *Plant Genetic Resources*, 8(1), 1–15. <https://doi.org/10.1017/S1479262109990062>
- Van Droogenbroeck, B., Breyne, P., Goetghebeur, P., Romeijn-Peeters, E., Kyndt, T., & Gheysen, G. (2002). AFLP analysis of genetic relationships among papaya and its wild relatives (Caricaceae) from Ecuador. *Theoretical and Applied Genetics*, 105(2–3), 289–297. <https://doi.org/10.1007/s00122-002-0983-4>
- van Heerwaarden, J., Doebley, J., Briggs, W. H., Glaubitz, J. C., Goodman, M. M., de Jesus Sanchez Gonzalez, J., & Ross-Ibarra, J. (2011). Genetic signals of origin, spread, and introgression in a large sample of maize landraces. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(3), 1088–1092. <https://doi.org/10.1073/pnas.1013011108>
- VanBuren, R., Zeng, F., Chen, C., Zhang, J., Wai, C. M., Han, J., Aryal, R., Gschwend, A. R., Wang, J., Na, J.-K., Huang, L., Zhang, L., Miao, W., Gou, J., Arro, J., Guyot, R.,

-
- Moore, R. C., Wang, M.-L., Zee, F., ... Ming, R. (2015). Origin and domestication of papaya Y h chromosome . *Genome Research*, 25(4), 524–533. <https://doi.org/10.1101/gr.183905.114>
- Vavilov, N. I. (1987). *Origin and Geography of Cultivated Plants (Translated by D Löve)*. Cambridge University Press. <http://www.gbv.de/dms/bs/toc/110088506.pdf>
- Vázquez-Barrios, V., Boege, K., Sosa-Fuentes, T. G., Rojas, P., & Wegier, A. (2021). Ongoing ecological and evolutionary consequences by the presence of transgenes in a wild cotton population. *Scientific Reports* , 11(1), 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-81567-z>
- Vázquez, E., Mata, H., Ariza, R., & Santamaría, F. (2010). *Producción y manejo postcosecha de papaya Maradol en la planicie Huaesteca*. INIFAP-SAGARPA.
- Vega-Frutis, R., & Guevara, R. (2009). Different arbuscular mycorrhizal interactions in male and female plants of wild *Carica papaya* L. *Plant and Soil*, 322(1), 165–176. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-9903-6>
- Vilas, A., Pérez-Figueroa, A., & Caballero, A. (2012). A simulation study on the performance of differentiation-based methods to detect selected loci using linked neutral markers. *Journal of Evolutionary Biology*, 25(7), 1364–1376. <https://doi.org/10.1111/J.1420-9101.2012.02526.X>
- Villegas, V. (1997). *Edible Fruits and Nuts: Papaya (Carica papaya)*. (E. Verheij & R. Coronel (eds.); Vol. 2). Wageningen University.
- Vogler, A. P., & Desalle, R. (1994). Diagnosing Units of Conservation Management. *Conservation Biology*, 8(2), 354–363. <https://doi.org/10.1046/J.1523-1739.1994.08020354.X>
- Wagner, H. H., Chávez-Pesqueira, M., & Forester, B. R. (2017). Spatial detection of outlier loci with Moran eigenvector maps. *Molecular Ecology Resources*, 17(6), 1122–1135. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12653>
- Wang, G. L., Zhang, C. L., Huo, H. Q., Sun, X. S., Zhang, Y. L., Hao, Y. J., & You, C. X. (2022). The SUMO E3 Ligase MdSIZ1 Sumoylates a Cell Number Regulator MdCNR8 to Control Organ Size. *Frontiers in Plant Science*, 13, 836935. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2022.836935/BIBTEX>
-

-
- Wang, I. J., & Bradburd, G. S. (2014). Isolation by environment. *Molecular Ecology*, 23(23), 5649–5662. <https://doi.org/10.1111/mec.12938>
- Wegier, A., Piñeyro-Nelson, A., Alarcón, J., Gálvez-Mariscal, A., Álvarez-Buylla, E. R., & Piñero, D. (2011). Recent long-distance transgene flow into wild populations conforms to historical patterns of gene flow in cotton (*Gossypium hirsutum*) at its centre of origin. *Molecular Ecology*, 20(19), 4182–4194. <https://doi.org/10.1111/J.1365-294X.2011.05258.X>
- Wright, S. J. (2010). The future of tropical forests. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1195(1), 1–27. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2010.05455.x>
- Yan, Y. S., Chen, X. Y., Yang, K., Sun, Z. X., Fu, Y. P., Zhang, Y. M., & Fang, R. X. (2011). Overexpression of an F-box protein gene reduces abiotic stress tolerance and promotes root growth in rice. *Molecular Plant*, 4(1), 190–197. <https://doi.org/10.1093/MP/SSQ066>
- Yang, J., Miao, C.-Y., Mao, R.-L., & Li, Y. (2017). Landscape Population Genomics of Forsythia (*Forsythia suspensa*) Reveal That Ecological Habitats Determine the Adaptive Evolution of Species. *Frontiers in Plant Science*, 8, 481. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00481>
- Yoder, J. B., Stanton-Geddes, J., Zhou, P., Briskine, R., Young, N. D., & Tiffin, P. (2014). Genomic signature of adaptation to climate in *Medicago truncatula*. *Genetics*, 196(4), 1263–1275. <https://doi.org/10.1534/genetics.113.159319>
- Yue, J., VanBuren, R., Liu, J., Fang, J., Zhang, X., Liao, Z., Wai, C. M., Xu, X., Chen, S., Zhang, S., Ma, X., Ma, Y., Yu, H., Lin, J., Zhou, P., Huang, Y., Deng, B., Deng, F., Zhao, X., ... Ming, R. (2022). SunUp and Sunset genomes revealed impact of particle bombardment mediated transformation and domestication history in papaya. *Nature Genetics* 2022 54:5, 54(5), 715–724. <https://doi.org/10.1038/s41588-022-01068-1>
- Zamski, E., Guo, W. W., Yamamoto, Y. T., Pharr, D. M., & Williamson, J. D. (2001). Analysis of celery (*Apium graveolens*) mannitol dehydrogenase (Mtd) promoter regulation in *Arabidopsis* suggests roles for MTD in key environmental and metabolic responses. *Plant Molecular Biology*, 47(5), 621–631. <https://doi.org/10.1023/A:1012395121920/METRICS>
- Zhang, H., Mittal, N., Leamy, L. J., Barazani, O., & Song, B. H. (2017). Back into the wild—
-

Apply untapped genetic diversity of wild relatives for crop improvement. *Evolutionary Applications*, 10(1), 5–24. <https://doi.org/10.1111/eva.12434>

Zhao, Y., Vrieling, K., Liao, H., Xiao, M., Zhu, Y., Rong, J., Zhang, W., Wang, Y., Yang, J., Chen, J., & Song, Z. (2013). Are habitat fragmentation , local adaptation and isolation-by-distance driving population divergence in wild rice *Oryza rufipogon*? *Molecular Ecology*, 22, 5531–5547. <https://doi.org/10.1111/mec.12517>

Zunjar, V., Mammen, D., Trivedi, B. M., & Daniel, M. (2011). Pharmacognostic, physicochemical and phytochemical studies on *Carica papaya* Linn. leaves. *Pharmacognosy Journal*, 3(20), 5–8. <https://doi.org/10.5530/pj.2011.20.2>

ANEXOS

Table S1. 106 records of wild *Carica papaya* used to represent its distribution range in Mexico and for the ecological niche modeling.

Code	State	Locality	Country	Species	Category	Latitude	Longitude	Reference
				<i>Carica</i>				Article, Chávez-Pesqueira and
TAM01	Tamaulipas	El Cielo	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	23.017	-99.125	Núñez-Farfán et al. 2016
	San Luis			<i>Carica</i>				Article, Chávez-Pesqueira and
SLP01	Potosi	Tamazunchale	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	21.244	-98.744	Núñez-Farfán et al. 2016
	San Luis			<i>Carica</i>				Article, Chávez-Pesqueira and
SLP02	Potosi	Huasteca	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	21.843	-99.152	Núñez-Farfán et al. 2016
				<i>Carica</i>				Specimen 1351628 Herbarium
PUE01	Puebla	El Salto	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	20.317	-97.967	MEXU
				<i>Carica</i>				Field observartion, Chávez-
VER01	Veracruz	Montepio	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	18.620	-95.089	Pesqueira 2014
				<i>Carica</i>				Article, Chávez-Pesqueira and
VER02	Veracruz	Poza Rica	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	20.480	-97.656	Núñez-Farfán et al. 2016
				<i>Carica</i>				Article, Chávez-Pesqueira and
VER03	Veracruz	Acayucan	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	17.511	-95.090	Núñez-Farfán et al. 2016
				<i>Carica</i>				Article, Chavez-Pesqueira et al.
VER04	Veracruz	Los Tuxtlas	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	18.609	-95.097	2014
				<i>Carica</i>				Article, Chavez-Pesqueira et al.
VER05	Veracruz	Los Tuxtlas	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	18.586	-95.077	2014
				<i>Carica</i>				Article, Chavez-Pesqueira et al.
VER06	Veracruz	Los Tuxtlas	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	18.592	-95.051	2014
				<i>Carica</i>				Article, Chavez-Pesqueira et al.
VER07	Veracruz	Los Tuxtlas	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	18.486	-95.061	2014

VER08	Veracruz	Ozuluama	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	21.700	-97.833	Speciemen ENCB_23 Herbarium ENCB
VER09	Veracruz	Panuco	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	21.650	-98.117	Specimen ENCB_64 Herbarium ENCB
VER10	Veracruz	Hidalgotitlan	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	17.267	-94.517	Specimen V072557 Herbarium XAL
VER11	Veracruz	Papantla	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	20.400	-97.442	Specimen V110875 Herbarium XAL
VER12	Veracruz	Alto Lucero	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	19.767	-96.683	Specimen V076956 Herbarium XAL
VER13	Veracruz	Los Tuxtlas	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	18.567	-95.067	Specimen V031644 Herbarium XAL
VER14	Veracruz	Ixhuatlan	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	18.013	-94.406	Specimen 1364555 Herbarium MEXU
VER15	Veracruz	Coyame	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	18.450	-95.017	Specimen V031747 Herbarium XAL
TAB01	Tabasco	Comalcalco	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	18.200	-93.200	Field collection 2015
TAB02	Tabasco	Comalcalco	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	18.167	-93.200	Field collection 2015
TAB03	Tabasco	Comalcalco	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	18.284	-93.211	Field collection 2015
TAB04	Tabasco	Cunduacan	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	18.100	-93.167	Field collection 2015
TAB05	Tabasco	Cunduacan	Mexico	<i>Carica</i>	Wild	18.133	-93.183	Field collection 2015

				<i>papaya</i>				
				<i>Carica</i>				
TAB06	Tabasco	Villahermosa	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	18.064	-92.888	Field collection 2015
				<i>Carica</i>				
TAB07	Tabasco	Tacotalpa	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	17.439	-92.749	Field collection 2015
				<i>Carica</i>				
TAB08	Tabasco	Teapa	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	17.526	-92.927	Field collection 2015
				<i>Carica</i>				
TAB09	Tabasco	Teapa	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	18.000	-92.930	Field collection 2015
		Reserva de Agua		<i>Carica</i>				
TAB10	Tabasco	Blanca	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	17.615	-92.469	Field collection 2015
		Reserva de Agua		<i>Carica</i>				
TAB11	Tabasco	Blanca	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	17.620	-92.337	Field collection 2015
				<i>Carica</i>				Article, Chávez-Pesqueira and
TAB12	Tabasco	Villa Guadalupe	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	17.363	-93.608	Núñez-Farfán et al. 2016
				<i>Carica</i>				Article, Chávez-Pesqueira and
CAM01	Campeche	Caobas	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	18.513	-89.471	Núñez-Farfán et al. 2016
				<i>Carica</i>				Article, Chávez-Pesqueira and
CAM02	Campeche	Mamantel	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	18.547	-91.086	Núñez-Farfán et al. 2016
				<i>Carica</i>				
CAM03	Campeche	Yohaltun	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	19.011	-90.313	Specimen 005185 Herbarium CICY
				<i>Carica</i>				Specimen 788032 Herbarium
CAM04	Campeche	Zoh Laguna	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	18.667	-89.433	MEXU
				<i>Carica</i>				
CAM05	Campeche	Edzna	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	19.583	-90.250	Specimen Y000595 Herbarium XAL

CAM06	Campeche	Edzna	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	19.596	-90.231	Specimen 005211 Herbarium CICY
CAM07	Campeche	Yohaltun	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	18.883	-90.333	Specimen 871347 Herbarium MEXU
CAM08	Campeche	Bolonchen	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	19.992	-89.765	Field observartion Chávez- Pesqueira et al
CAM09	Campeche	Sanakte	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	20.201	-89.685	Field observartion Chávez- Pesqueira et al
CAM10	Campeche	Santa Rita	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	19.831	-90.164	Field observation, Dzib 2018
CAM11	Campeche	Hopelchen	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	19.764	-89.906	Field observartion, Chávez- Pesqueira
CAM12	Campeche	Escarcega	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	18.626	-90.742	Field observartion, Chávez- Pesqueira 2020
CAM13	Campeche	El Tormento	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	18.610	-90.801	Field observartion, Chávez- Pesqueira 2020
CAM14	Campeche	Mamantel	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	18.495	-91.113	Field observartion, Chávez- Pesqueira 2020
YUC01	Yucatan	Rio Lagartos	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	21.517	-88.140	Article, Chávez-Pesqueira and Núñez-Farfán et al. 2016
YUC02	Yucatan	Chichen Itza	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	20.682	-88.568	Article, Chávez-Pesqueira and Núñez-Farfán et al. 2016
YUC03	Yucatan	Dzibichaltun	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	21.091	-89.598	Article, Chávez-Pesqueira and Núñez-Farfán et al. 2016
YUC04	Yucatan	Uxmal	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	20.360	-89.767	Field observartion, Chávez-

				<i>papaya</i>	Pesqueira			
				<i>Carica</i>				
YUC05	Yucatan	Abala	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	20.608	-89.714	Specimen 051821 Herbarium CICY
				<i>Carica</i>				
YUC06	Yucatan	Telchac	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	21.341	-89.263	Specimen 005199 Herbarium CICY
				<i>Carica</i>				
YUC07	Yucatan	Telchaquillo	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	20.591	-89.406	Field observartion, Chávez- Pesqueira 2017
				<i>Carica</i>				
YUC08	Yucatan	Chaac Tun	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	21.027	-89.811	Field observartion, Chávez- Pesqueira 2017
				<i>Carica</i>				
YUC09	Yucatan	Sisal	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	21.088	-89.965	Field observartion, Chávez- Pesqueira 2017
				<i>Carica</i>				
YUC10	Yucatan	Celestun	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	20.859	-90.213	Field observartion, Chávez- Pesqueira 2017
				<i>Carica</i>				
YUC11	Yucatan	Kopoma	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	20.627	-89.938	Field observartion, Chávez- Pesqueira 2017
				<i>Carica</i>				
YUC12	Yucatan	Muna	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	20.465	-89.727	Field observartion, Chávez- Pesqueira 2017
				<i>Carica</i>				
YUC13	Yucatan	Chicxulub	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	21.149	-89.532	Field observartion, Chávez- Pesqueira 2017
				<i>Carica</i>				
YUC14	Yucatan	Temax	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	21.156	-89.026	Field observartion, Chávez- Pesqueira 2017
				<i>Carica</i>				
YUC15	Yucatan	Dzemul	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	21.250	-89.315	Field observartion, Chávez- Pesqueira 2017
				<i>Carica</i>				
YUC16	Yucatan	Valladolid	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	20.661	-88.175	Field observartion, Chávez- Pesqueira 2017

YUC17	Yucatan	Tixcacalpucul	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	20.524	-88.287	Field observartion, Chávez- Pesqueira 2017
YUC18	Yucatan	Chacsinkin	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	20.153	-88.999	Field observartion, Chávez- Pesqueira 2017
YUC19	Yucatan	Tizimin	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	21.147	-88.212	Field observartion, Chávez- Pesqueira 2017
YUC20	Yucatan	Yalshihon	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	21.340	-88.706	Field observartion, Chávez- Pesqueira 2017
YUC21	Yucatan	Libertad	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	21.258	-87.747	Field observartion, Chávez- Pesqueira 2017
YUC22	Yucatan	Panaba	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	21.426	-88.244	Field observartion, Chávez- Pesqueira 2017
YUC23	Yucatan	La Gran Lucha	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	21.175	-88.478	Field observartion, Ruiz-Gil 2019
YUC24	Yucatan	Kantunil	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	20.782	-88.919	Field observartion, Chávez- Pesqueira 2019
YUC25	Yucatan	Sierra Papacal	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	21.139	-89.800	Field observartion, Ruiz-Gil 2021
YUC26	Yucatan	Dzibilchaltun	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	21.104	-89.632	Field observartion, Ruiz-Gil 2021
YUC27	Yucatan	Ek Balam	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	20.862	-88.142	Field observation, Dzib 2018
YUC28	Yucatan	Dzidzantun	Mexico	<i>Carica</i> <i>papaya</i>	Wild	21.273	-89.060	Field observartion, Salazar-Cruz 2021
YUC29	Yucatan	Temozon	Mexico	<i>Carica</i>	Wild	20.770	-88.203	Field observartion, Salazar-Cruz

				<i>papaya</i>				2021
				<i>Carica</i>				Field observartion, Salazar-Cruz
YUC30	Yucatan	Santa Rita	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	20.862	-88.158	2021
	Quintana			<i>Carica</i>				Article, Chávez-Pesqueira and
QR01	Roo	Cancun	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	20.909	-87.431	Núñez-Farfán et al. 2016
	Quintana			<i>Carica</i>				Article, Chávez-Pesqueira and
QR02	Roo	Oxtankah	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	18.583	-88.244	Núñez-Farfán et al. 2016
	Quintana			<i>Carica</i>				Specimen 1329770 Herbarium
QR03	Roo	Jose Ma. Morelos	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	19.625	-88.914	MEXU
	Quintana			<i>Carica</i>				Specimen 1292401 Herbarium
QR04	Roo	Palmar	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	18.473	-88.626	MEXU
	Quintana			<i>Carica</i>				
QR05	Roo	Coba	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	20.500	-87.700	Specimen 91 Herbarium XAL
	Quintana			<i>Carica</i>				
QR06	Roo	Othon P. Blanco	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	18.500	-87.761	Specimen 23827 Herbarium CICY
	Quintana			<i>Carica</i>				Specimen 1028716 Herbarium
QR07	Roo	Carrillo Puerto	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	19.876	-88.012	MEXU
	Quintana			<i>Carica</i>				Field observartion, Chávez-
QR08	Roo	San Marcos	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	19.839	-88.775	Pesqueira 2017
	Quintana			<i>Carica</i>				Field observartion, Chávez-
QR09	Roo	Laguna azul	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	19.862	-88.077	Pesqueira 2017
	Quintana			<i>Carica</i>				Field observartion, Chávez-
QR10	Roo	Ocom	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	19.474	-88.030	Pesqueira 2017
	Quintana			<i>Carica</i>				
QR11	Roo	Chiquila	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	21.415	-87.338	Field observartion, Ruiz-Gil 2019

	Quintana			<i>Carica</i>				
QR12	Roo	Valladolid Nuevo	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	20.903	-87.323	Field observartion, Ruiz-Gil 2020
	Quintana			<i>Carica</i>				
QR13	Roo	Kopchen	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	19.383	-88.150	Field observartion, Ruiz-Gil 2021
	Quintana			<i>Carica</i>				
QR14	Roo	Noh-Bec	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	19.136	-88.114	Field observartion, Ruiz-Gil 2021
	Quintana			<i>Carica</i>				
QR15	Roo	Chumpon	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	20.014	-87.826	Field observartion, Ruiz-Gil 2021
	Quintana			<i>Carica</i>				
QR16	Roo	Kankab-Chen	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	19.746	-88.919	Field observation, Dzib 2018
				<i>Carica</i>				Article, Chávez-Pesqueira and
CHI01	Chiapas	Palenque	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	17.494	-92.019	Núñez-Farfán et al. 2016
				<i>Carica</i>				Specimen 1141906 Herbarium
CHI02	Chiapas	La Alianza	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	16.383	-93.967	MEXU
				<i>Carica</i>				Specimen 1063616 Herbarium
CHI03	Chiapas	Ocosingo	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	16.789	-91.108	MEXU
				<i>Carica</i>				Specimen 1028719 Herbarium
CHI04	Chiapas	Ocosingo	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	16.935	-91.249	MEXU
				<i>Carica</i>				Specimen 1045220 Herbarium
OAX01	Oaxaca	Pochutla	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	15.987	-96.096	MEXU
				<i>Carica</i>				Article, Chávez-Pesqueira and
OAX02	Oaxaca	Matias Romero	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	16.905	-95.009	Núñez-Farfán et al. 2016
				<i>Carica</i>				Article, Chávez-Pesqueira and
OAX03	Oaxaca	Santiago Astata	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	15.983	-95.648	Núñez-Farfán et al. 2016
OAX04	Oaxaca	Ventanilla	Mexico	<i>Carica</i>	Wild	15.679	-96.570	Article, Chávez-Pesqueira and

				<i>papaya</i>				Núñez-Farfán et al. 2016
				<i>Carica</i>				Article, Chávez-Pesqueira and
GUE01	Guerrero	Marquelia	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	16.581	-98.788	Núñez-Farfán et al. 2016
				<i>Carica</i>				
GUE02	Guerrero	Tecpan	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	17.235	-100.639	Field collection 2015
				<i>Carica</i>				
GUE03	Guerrero	Troncones	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	17.784	-101.726	Field collection 2015
				<i>Carica</i>				
MIC01	Michoacan	Michoacan	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	18.222	-103.163	Field collection 2015
				<i>Carica</i>				
NAY01	Nayarit	Tepic	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	21.582	-104.996	Field collection 2015
				<i>Carica</i>				
NAY02	Nayarit	Bucerias	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	20.771	-105.376	Field collection 2015
				<i>Carica</i>				
SIN01	Sinaloa	Copala	Mexico	<i>papaya</i>	Wild	23.364	-105.946	Field collection 2015

Table S2. Importance of variables to exploratory MaxEnt runs. For each parameter, the variables with the highest values are highlighted in boldface, except for the jackknife test when one variable is omitted (i.e., training gain without) where the lowest values are shown.

Variable	Percent contribution	Permutation importance	Training gain with only	Training gain without
bio01	5.8693	50.985	1.6774	2.2532
bio02	2.665	0.6142	0.5724	2.2712
bio03	5.8574	7.756	0.7022	2.2596
bio04	27.1414	10.217	1.3396	2.2114
bio05	0.9454	0.1044	0.2371	2.2737
bio06	32.2642	6.7688	1.7948	2.246
bio07	4.4662	13.2253	1.2846	2.27
bio10	1.0359	1.7087	0.4802	2.2705
bio11	3.5871	0.12	1.6621	2.2726
bio12	0.5213	0.6856	0.6296	2.2722
bio13	2.1174	3.8543	0.6899	2.2553
bio14	11.8723	1.0919	0.7239	2.2709
bio15	0.3258	1.4759	0.4264	2.2649
bio16	0.7918	0.6135	0.6956	2.2605
bio17	0.5396	0.7793	0.6769	2.2712

*Variables: Bio1 = annual mean temperature; Bio2 = mean diurnal range (mean of monthly maximum temperature-minimum temperature); Bio3 = isothermality ($[\text{Bio2}/\text{Bio7}] * 100$); Bio4 = temperature seasonality (standard deviation *100); Bio5 = maximum temperature of the warmest month; Bio6 = minimum temperature of the coldest month; Bio7 = temperature annual range (Bio5-Bio6); Bio10 = mean temperature of the warmest quarter; Bio11 = mean temperature of the coldest quarter; Bio12 = annual precipitation; Bio13 = precipitation of the wettest month; Bio14 = precipitation of the driest month; Bio15 = precipitation seasonality (coefficient of variation); Bio16 = precipitation of the wettest quarter; Bio17 = precipitation of the driest quarter.

Table S3. Collection sites, sample size (n), Category, geographical coordinates (latitude and longitude) and source of wild and domesticated samples of papaya in Mexico.

Specie	Category	State	Collection site	n	Latitude	Longitude	Source
<i>Carica papaya</i>	wild	Sinaloa	Copala	14	23.364	-105.946	Field collection 2015
<i>Carica papaya</i>	wild	Tepic	Tepic	11	21.582	-104.996	Field collection 2015
<i>Carica papaya</i>	wild	Nayarit	Bucerías	26	20.771	-105.376	Field collection 2015
<i>Carica papaya</i>	wild	Michocán	Costa de Michoacán	21	18.222	-103.163	Field collection 2015
<i>Carica papaya</i>	wild	Guerrero	Tecpan de Galeana	20	17.235	-100.639	Field collection 2015
<i>Carica papaya</i>	wild	Guerrero	Marquelia	19	16.581	-98.788	Article, Chávez-Pesqueira and Núñez-Farfán. 2016
<i>Carica papaya</i>	wild	Oaxaca	Ventanilla	18	15.679	-96.570	Article, Chávez-Pesqueira and Núñez-Farfán. 2016
<i>Carica papaya</i>	wild	Oaxaca	Santiago Astata	11	15.984	-95.651	Article, Chávez-Pesqueira and Núñez-Farfán. 2016
<i>Carica papaya</i>	wild	Oaxaca	Matías Romero	19	16.907	-95.010	Article, Chávez-Pesqueira and Núñez-Farfán. 2016
<i>Carica papaya</i>	wild	Veracruz	Acayucan	20	17.514	-95.087	Article, Chávez-Pesqueira and Núñez-Farfán. 2016
<i>Carica papaya</i>	wild	Tabasco	Villa Guadalupe	18	17.370	-93.620	Article, Chávez-Pesqueira and Núñez-Farfán. 2016

<i>Carica papaya</i>	wild	Veracruz	Los Tuxtlas	20	18.583	-95.079	Article, Chávez-Pesqueira and Núñez-Farfán. 2016
<i>Carica papaya</i>	wild	Tamaulipas	Cielo	24	23.017	-99.125	Article, Chávez-Pesqueira and Núñez-Farfán. 2016
<i>Carica papaya</i>	wild	San Luis Potosí	Huasteca	16	21.843	-99.152	Article, Chávez-Pesqueira and Núñez-Farfán. 2016
<i>Carica papaya</i>	wild	San Luis Potosí	Tamazunchale	15	21.244	-98.744	Article, Chávez-Pesqueira and Núñez-Farfán. 2016
<i>Carica papaya</i>	wild	Veracruz	Poza Rica	17	20.480	-97.656	Article, Chávez-Pesqueira and Núñez-Farfán. 2016
<i>Carica papaya</i>	wild	Chiapas	Palenque	18	17.494	-92.019	Article, Chávez-Pesqueira and Núñez-Farfán. 2016
<i>Carica papaya</i>	wild	Campeche	Mamantel	20	18.547	-91.086	Article, Chávez-Pesqueira and Núñez-Farfán. 2016
<i>Carica papaya</i>	wild	Campeche	Caoba	20	18.513	-89.471	Article, Chávez-Pesqueira and Núñez-Farfán. 2016
<i>Carica papaya</i>	wild	Quintana Roo	Oxtankah	20	18.583	-88.244	Article, Chávez-Pesqueira and Núñez-Farfán. 2016
<i>Carica papaya</i>	wild	Yucatán	Chichén Itzá	23	20.682	-88.568	Article, Chávez-Pesqueira and Núñez-Farfán. 2016
<i>Carica papaya</i>	wild	Yucatán	Dzibichaltún	20	21.091	-89.598	Article, Chávez-Pesqueira and Núñez-Farfán. 2016
<i>Carica papaya</i>	wild	Yucatán	Río Lagartos	20	21.517	-88.140	Article, Chávez-Pesqueira and Núñez-Farfán. 2016
<i>Carica papaya</i>	wild	Quintana	Cancún	20	20.909	-87.431	Article, Chávez-Pesqueira and Núñez-

<i>papaya</i>		Roo					Farfán. 2016
<i>Carica</i>	domesticated	Jalisco	Plantation 1	12	19.362	-104.929	Field collection 2015
<i>papaya</i>							
<i>Carica</i>	domesticated	Colima	Plantation 2	13	18.934	-103.997	Field collection 2015
<i>papaya</i>							
<i>Carica</i>	domesticated	Guerrero	Plantation 3	21	17.211	-100.782	Field collection 2015
<i>papaya</i>							
<i>Carica</i>	domesticated	Guerrero	Plantation 4	18	16.450	-98.411	Field collection 2015
<i>papaya</i>							
<i>Carica</i>	domesticated	Yucatán	Plantation 5	10	21.176	-88.937	Field collection 2019
<i>papaya</i>							
<i>Carica</i>	domesticated	Yucatán	Plantation 6	10	20.253	-89.478	Field collection 2019
<i>papaya</i>							
<i>Carica</i>	domesticated	Yucatán	Plantation 7	9	19.745	-90.169	Field collection 2019
<i>papaya</i>							
<i>Carica</i>	domesticated	Yucatán	Plantation 8	9	20.906	-88.186	Field collection 2019
<i>papaya</i>							
<i>Carica</i>	domesticated	Yucatán	Plantation 9	7	19.713	-88.994	Field collection 2019
<i>papaya</i>							

Table S4. Characteristics of the six microsatellite *loci* used in wild and domesticated *Carica papaya*.

Locus name	Motif repeat	Primer sequences (5'-3')	No. alleles	Allele size
mCpC1R2	(TC) ₂₄	F: GTCTATCTACCTCCCA R: GAGTGTTATCATAGTCTACA	8	260-284
mCpC1R6	(TC) ₁₀ (AG) ₇ (GA) ₁₀	F: CCAAACGGAACAC R: ATCAAGCTCCCTTTCAC	6	269-281
mCpC1R8	(CT) _{20...} (AC) ₅	F: ATGGCTGAAGACAACCTC R: CTCAATAGCCCAATAACA	4	283-293
mCpC1R9	(CT) ₉	F: TAAAACCCTAACGAGCA R: CAAAGAGCAGACTTGGA	4	130-142
mCpC1R10	(TA) _{4...} (AG) ₈	F: CAGCAGAAAACAAGGG R: GGGTTCCGGTTTAGTT	4	341-349
mCpC1R11	(GA) _{5...} (GA) _{13...} A (AG) ₄	F: GGTGCCCTAATTTTCA R: ACTCGTAAAGAAAACCCA	4	219-229

Table S5. Papaya samples (plantations, wild and homegarden) used for transgenes monitoring.

Specie	Category	State	Collection site	DNA pool	Latitude	Longitude
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tabasco	Comalcalco	1	18.200	-93.200
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tabasco	Comalcalco	1	18.160	-93.200
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tabasco	Comalcalco	1	18.200	-93.200
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tabasco	Comalcalco	1	18.200	-93.200
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tabasco	Comalcalco	1	18.160	-93.200
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tabasco	Cunduacan	2	18.100	-93.160
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tabasco	Cunduacan	2	18.100	-93.160
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tabasco	Cunduacan	2	18.133	-93.183
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tabasco	Tacotalpa	2	17.445	-92.743
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tabasco	Tacotalpa	2	17.445	-92.743
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tabasco	Tacotalpa	3	17.445	-92.743
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tabasco	Tacotalpa	3	17.445	-92.743
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tabasco	Tacotalpa	3	17.445	-92.743
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tabasco	Tacotalpa	3	17.445	-92.743
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tabasco	Tacotalpa	3	17.445	-92.743
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tabasco	Tacotalpa	4	17.445	-92.743
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tabasco	Tacotalpa	4	17.445	-92.743
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tabasco	Tacotalpa	4	17.445	-92.743
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tabasco	Teapa	4	17.526	-92.927
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tabasco	Teapa	4	17.526	-92.927
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tabasco	Teapa	5	18.200	-93.200
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tabasco	Macuspana	5	17.615	-92.469
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tabasco	Macuspana	5	17.620	-92.337

<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tabasco	Macuspana	5	17.620	-92.337
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Troncones	5	17.782	-101.724
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Troncones	6	17.782	-101.724
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Troncones	6	17.782	-101.724
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Troncones	6	17.782	-101.724
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Troncones	6	17.782	-101.724
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Troncones	6	17.784	-101.726
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Troncones	7	17.784	-101.726
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Troncones	7	17.784	-101.726
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Troncones	7	17.784	-101.726
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Troncones	7	17.784	-101.726
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Troncones	7	17.784	-101.726
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Troncones	7	17.784	-101.726
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Troncones	8	17.784	-101.726
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Troncones	8	17.784	-101.727
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Troncones	8	17.785	-101.724
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Troncones	8	17.784	-101.723
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Troncones	8	17.784	-101.723
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Troncones	9	17.782	-101.724
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Santiago Astata	9	15.983	-95.648
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Santiago Astata	9	15.983	-95.648
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Santiago Astata	9	15.983	-95.648
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Santiago Astata	9	15.983	-95.648
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Santiago Astata	10	15.983	-95.648
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Santiago Astata	10	15.983	-95.648
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Santiago Astata	10	15.983	-95.648

<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Santiago Astata	10	15.983	-95.648
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Santiago Astata	10	15.983	-95.648
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Santiago Astata	11	15.983	-95.648
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Acayucan	11	17.511	-95.090
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Acayucan	11	17.511	-95.090
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Acayucan	11	17.511	-95.090
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Acayucan	11	17.511	-95.090
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Acayucan	12	17.511	-95.090
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Acayucan	12	17.511	-95.090
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Acayucan	12	17.511	-95.090
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Acayucan	12	17.511	-95.090
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Acayucan	12	17.511	-95.090
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Acayucan	12	17.511	-95.090
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Acayucan	13	17.511	-95.090
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Acayucan	13	17.511	-95.090
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Acayucan	13	17.511	-95.090
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Acayucan	13	17.511	-95.090
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Acayucan	13	17.511	-95.090
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Acayucan	14	17.511	-95.090
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Yucatan	Rio Lagartos	14	21.518	-88.138
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Yucatan	Rio Lagartos	14	21.518	-88.138
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Yucatan	Rio Lagartos	14	21.518	-88.138
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Yucatan	Rio Lagartos	14	21.518	-88.138
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Yucatan	Rio Lagartos	15	21.518	-88.138
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Yucatan	Rio Lagartos	15	21.518	-88.138
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Yucatan	Rio Lagartos	15	21.518	-88.138

<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Yucatan	Rio Lagartos	15	21.518	-88.138
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Yucatan	Rio Lagartos	15	21.518	-88.138
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Yucatan	Rio Lagartos	16	21.518	-88.138
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Yucatan	Rio Lagartos	16	21.518	-88.138
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Yucatan	Rio Lagartos	16	21.518	-88.138
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Yucatan	Rio Lagartos	16	21.518	-88.138
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Yucatan	Rio Lagartos	16	21.518	-88.138
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Yucatan	Rio Lagartos	17	21.518	-88.138
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Yucatan	Dzibilchaltún	17	21.093	-89.590
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Yucatan	Dzibilchaltún	17	21.093	-89.590
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Yucatan	Dzibilchaltún	17	21.093	-89.590
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Yucatan	Dzibilchaltún	17	21.093	-89.590
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Yucatan	Dzibilchaltún	18	21.093	-89.590
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Yucatan	Dzibilchaltún	18	21.093	-89.590
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Yucatan	Dzibilchaltún	18	21.093	-89.590
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Yucatan	Dzibilchaltún	18	21.093	-89.590
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Yucatan	Dzibilchaltún	18	21.093	-89.590
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Yucatan	Dzibilchaltún	19	21.093	-89.590
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Yucatan	Dzibilchaltún	19	21.093	-89.590
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Yucatan	Dzibilchaltún	19	21.093	-89.590
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Yucatan	Dzibilchaltún	19	21.093	-89.590
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Yucatan	Dzibilchaltún	19	21.093	-89.590
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Yucatan	Dzibilchaltún	20	21.093	-89.590
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tamaulipas	Cielo	20	23.017	-99.125
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tamaulipas	Cielo	20	23.017	-99.125

<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tamaulipas	Cielo	20	23.017	-99.125
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tamaulipas	Cielo	20	23.017	-99.125
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tamaulipas	Cielo	21	23.017	-99.125
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tamaulipas	Cielo	21	23.017	-99.125
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tamaulipas	Cielo	21	23.017	-99.125
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tamaulipas	Cielo	21	23.017	-99.125
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tamaulipas	Cielo	21	23.017	-99.125
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tamaulipas	Cielo	22	23.017	-99.125
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tamaulipas	Cielo	22	23.017	-99.125
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tamaulipas	Cielo	22	23.017	-99.125
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tamaulipas	Cielo	22	23.017	-99.125
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tamaulipas	Cielo	22	23.017	-99.125
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tamaulipas	Cielo	23	23.017	-99.125
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	San Luis Potosi	Tamazunchale	23	21.244	-98.743
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	San Luis Potosi	Tamazunchale	23	21.244	-98.743
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	San Luis Potosi	Tamazunchale	23	21.244	-98.743
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	San Luis Potosi	Tamazunchale	23	21.244	-98.743
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	San Luis Potosi	Tamazunchale	24	21.244	-98.743
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	San Luis Potosi	Tamazunchale	24	21.244	-98.743
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	San Luis Potosi	Tamazunchale	24	21.244	-98.743
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	San Luis Potosi	Tamazunchale	24	21.244	-98.743
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	San Luis Potosi	Tamazunchale	24	21.244	-98.743
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	San Luis Potosi	Tamazunchale	25	21.244	-98.743
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	San Luis Potosi	Tamazunchale	25	21.244	-98.743
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	San Luis Potosi	Tamazunchale	25	21.244	-98.743

<i>Carica papaya</i>	Silvestre	San Luis Potosi	Tamazunchale	25	21.244	-98.743
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	San Luis Potosi	Tamazunchale	25	21.244	-98.743
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	San Luis Potosi	Tamazunchale	26	21.244	-98.743
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	San Luis Potosi	Huasteca	26	21.886	-99.153
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	San Luis Potosi	Huasteca	26	21.886	-99.153
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	San Luis Potosi	Huasteca	26	21.886	-99.153
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	San Luis Potosi	Huasteca	26	21.886	-99.153
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	San Luis Potosi	Huasteca	27	21.886	-99.153
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	San Luis Potosi	Huasteca	27	21.886	-99.153
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	San Luis Potosi	Huasteca	27	21.886	-99.153
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	San Luis Potosi	Huasteca	27	21.886	-99.153
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	San Luis Potosi	Huasteca	27	21.886	-99.153
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	San Luis Potosi	Huasteca	27	21.886	-99.153
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	San Luis Potosi	Huasteca	28	21.886	-99.153
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	San Luis Potosi	Huasteca	28	21.886	-99.153
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	San Luis Potosi	Huasteca	28	21.886	-99.153
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	San Luis Potosi	Huasteca	28	21.886	-99.153
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	San Luis Potosi	Huasteca	28	21.886	-99.153
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	San Luis Potosi	Huasteca	29	21.886	-99.153
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Marquelia	29	16.581	-98.780
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Marquelia	29	16.581	-98.780
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Marquelia	29	16.581	-98.780
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Marquelia	29	16.581	-98.780
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Marquelia	30	16.581	-98.780
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Marquelia	30	16.581	-98.780
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Marquelia	30	16.581	-98.780

<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Marquelia	30	16.581	-98.780
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Marquelia	30	16.581	-98.780
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Marquelia	31	16.581	-98.780
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Marquelia	31	16.581	-98.780
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Marquelia	31	16.581	-98.780
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Marquelia	31	16.581	-98.780
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Marquelia	31	16.581	-98.780
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Marquelia	32	16.581	-98.780
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Ventanilla	32	15.679	-96.569
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Ventanilla	32	15.679	-96.569
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Ventanilla	32	15.679	-96.569
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Ventanilla	32	15.679	-96.569
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Ventanilla	33	15.679	-96.569
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Ventanilla	33	15.679	-96.569
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Ventanilla	33	15.679	-96.569
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Ventanilla	33	15.679	-96.569
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Ventanilla	33	15.679	-96.569
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Ventanilla	34	15.679	-96.569
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Ventanilla	34	15.679	-96.569
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Ventanilla	34	15.679	-96.569
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Ventanilla	34	15.679	-96.569
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Ventanilla	34	15.679	-96.569
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Ventanilla	34	15.679	-96.569
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Ventanilla	34	15.679	-96.569
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Ventanilla	35	15.679	-96.569
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Chiapas	Palenque	35	17.494	-92.019
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Chiapas	Palenque	35	17.494	-92.019

<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Chiapas	Palenque	35	17.494	-92.019
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Chiapas	Palenque	35	17.494	-92.019
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Chiapas	Palenque	36	17.494	-92.019
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Chiapas	Palenque	36	17.494	-92.019
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Chiapas	Palenque	36	17.494	-92.019
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Chiapas	Palenque	36	17.494	-92.019
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Chiapas	Palenque	36	17.494	-92.019
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Chiapas	Palenque	37	17.494	-92.019
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Chiapas	Palenque	37	17.494	-92.019
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Chiapas	Palenque	37	17.494	-92.019
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Chiapas	Palenque	37	17.494	-92.019
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Chiapas	Palenque	37	17.494	-92.019
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Chiapas	Palenque	37	17.494	-92.019
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Chiapas	Palenque	38	17.494	-92.019
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Poza Rica	38	20.480	-97.656
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Poza Rica	38	20.480	-97.656
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Poza Rica	38	20.480	-97.656
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Poza Rica	38	20.480	-97.656
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Poza Rica	39	20.480	-97.656
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Poza Rica	39	20.480	-97.656
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Poza Rica	39	20.480	-97.656
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Poza Rica	39	20.480	-97.656
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Poza Rica	39	20.480	-97.656
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Poza Rica	40	20.480	-97.656
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Quintana Roo	Oxtankah	40	18.583	-88.244
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Quintana Roo	Oxtankah	40	18.583	-88.244

<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Quintana Roo	Oxtankah	40	18.583	-88.244
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Quintana Roo	Oxtankah	40	18.583	-88.244
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Quintana Roo	Oxtankah	41	18.583	-88.244
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Quintana Roo	Oxtankah	41	18.583	-88.244
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Quintana Roo	Oxtankah	41	18.583	-88.244
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Quintana Roo	Oxtankah	41	18.583	-88.244
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Quintana Roo	Oxtankah	41	18.583	-88.244
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Quintana Roo	Oxtankah	42	18.583	-88.244
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Campeche	Mamantel	42	18.547	-91.085
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Campeche	Mamantel	42	18.547	-91.085
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Campeche	Mamantel	42	18.547	-91.085
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Campeche	Mamantel	42	18.547	-91.085
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Campeche	Mamantel	43	18.547	-91.085
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Campeche	Mamantel	43	18.547	-91.085
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Campeche	Mamantel	43	18.547	-91.085
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Campeche	Mamantel	43	18.547	-91.085
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Campeche	Mamantel	43	18.547	-91.085
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Campeche	Mamantel	44	18.547	-91.085
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Campeche	Mamantel	44	18.547	-91.085
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Campeche	Mamantel	44	18.547	-91.085
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Campeche	Mamantel	44	18.547	-91.085
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Campeche	Mamantel	44	18.547	-91.085
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Campeche	Mamantel	44	18.547	-91.085
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Campeche	Mamantel	45	18.547	-91.085
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Quintana Roo	Cancún	45	20.905	-88.428
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Quintana Roo	Cancún	45	20.905	-88.428

<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Quintana Roo	Cancún	45	20.905	-88.428
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Quintana Roo	Cancún	45	20.905	-88.428
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Quintana Roo	Cancún	46	20.905	-88.428
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Quintana Roo	Cancún	46	20.905	-88.428
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Quintana Roo	Cancún	46	20.905	-88.428
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Quintana Roo	Cancún	46	20.905	-88.428
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Quintana Roo	Cancún	46	20.905	-88.428
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Quintana Roo	Cancún	47	20.905	-88.428
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Quintana Roo	Cancún	47	20.905	-88.428
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Quintana Roo	Cancún	47	20.905	-88.428
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Quintana Roo	Cancún	47	20.905	-88.428
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Quintana Roo	Cancún	47	20.905	-88.428
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Quintana Roo	Cancún	48	20.905	-88.428
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Tecpan de Galeana	48	17.235	-100.639
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Tecpan de Galeana	48	17.235	-100.639
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Tecpan de Galeana	48	17.235	-100.639
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Tecpan de Galeana	48	17.235	-100.639
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Tecpan de Galeana	49	17.235	-100.639
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Tecpan de Galeana	49	17.235	-100.639
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Tecpan de Galeana	49	17.235	-100.639
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Tecpan de Galeana	49	17.235	-100.639
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Tecpan de Galeana	49	17.235	-100.639
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Guerrero	Tecpan de Galeana	50	17.235	-100.639
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Sinaloa	Copala	50	23.364	-105.946
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Sinaloa	Copala	50	23.364	-105.946

<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Sinaloa	Copala	50	23.364	-105.946
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Sinaloa	Copala	50	23.364	-105.946
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Sinaloa	Copala	51	23.364	-105.946
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Sinaloa	Copala	51	23.364	-105.946
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Sinaloa	Copala	51	23.364	-105.946
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Sinaloa	Copala	51	23.364	-105.946
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Sinaloa	Copala	51	23.364	-105.946
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Sinaloa	Copala	52	23.364	-105.946
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Nayarit	Bucerias	52	20.771	-105.376
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Nayarit	Bucerias	52	20.771	-105.376
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Nayarit	Bucerias	52	20.771	-105.376
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Nayarit	Bucerias	52	20.771	-105.376
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Nayarit	Bucerias	53	20.771	-105.376
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Nayarit	Bucerias	53	20.771	-105.376
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Nayarit	Bucerias	53	20.771	-105.376
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Nayarit	Bucerias	53	20.771	-105.376
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Nayarit	Bucerias	53	20.771	-105.376
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Nayarit	Bucerias	54	20.771	-105.376
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Michoacan	Costa de Michoacán	54	18.222	-103.163
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Michoacan	Costa de Michoacán	54	18.222	-103.163
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Michoacan	Costa de Michoacán	54	18.222	-103.163
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Michoacan	Costa de Michoacán	54	18.222	-103.163
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Michoacan	Costa de Michoacán	55	18.222	-103.163
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Michoacan	Costa de Michoacán	55	18.222	-103.163
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Michoacan	Costa de Michoacán	55	18.222	-103.163

<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Michoacan	Costa de Michoacán	55	18.222	-103.163
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Michoacan	Costa de Michoacán	55	18.222	-103.163
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Michoacan	Costa de Michoacán	56	18.222	-103.163
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Nayarit	Tepic	56	-21.5822	-104.996
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Nayarit	Tepic	56	-21.5822	-104.996
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Nayarit	Tepic	56	-21.5822	-104.996
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Nayarit	Tepic	56	-21.5822	-104.996
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Nayarit	Tepic	57	-21.5822	-104.996
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Nayarit	Tepic	57	-21.5822	-104.996
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Nayarit	Tepic	57	-21.5822	-104.996
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Nayarit	Tepic	57	-21.5822	-104.996
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tabasco	Villa Guadalupe	57	17.370	-93.620
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tabasco	Villa Guadalupe	58	17.370	-93.620
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tabasco	Villa Guadalupe	58	17.370	-93.620
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tabasco	Villa Guadalupe	58	17.370	-93.620
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tabasco	Villa Guadalupe	58	17.370	-93.620
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tabasco	Villa Guadalupe	58	17.370	-93.620
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tabasco	Villa Guadalupe	59	17.370	-93.620
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tabasco	Villa Guadalupe	59	17.370	-93.620
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tabasco	Villa Guadalupe	59	17.370	-93.620
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tabasco	Villa Guadalupe	59	17.370	-93.620
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tabasco	Villa Guadalupe	59	17.370	-93.620
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Tabasco	Villa Guadalupe	59	17.370	-93.620
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Martin Romero	60	16.581	-95.010
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Martin Romero	60	16.581	-95.010

<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Martin Romero	60	16.581	-95.010
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Martin Romero	60	16.581	-95.010
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Martin Romero	61	16.581	-95.010
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Martin Romero	61	16.581	-95.010
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Martin Romero	61	16.581	-95.010
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Martin Romero	61	16.581	-95.010
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Martin Romero	61	16.581	-95.010
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Martin Romero	62	16.581	-95.010
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Martin Romero	62	16.581	-95.010
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Oaxaca	Martin Romero	62	16.581	-95.010
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Tuxtlas	62	18.582	-95.075
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Tuxtlas	62	18.582	-95.075
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Tuxtlas	63	18.582	-95.075
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Tuxtlas	63	18.582	-95.075
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Tuxtlas	63	18.582	-95.075
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Tuxtlas	63	18.582	-95.075
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Tuxtlas	63	18.582	-95.075
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Tuxtlas	64	18.582	-95.075
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Tuxtlas	64	18.582	-95.075
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Tuxtlas	64	18.582	-95.075
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Tuxtlas	64	18.582	-95.075
<i>Carica papaya</i>	Silvestre	Veracruz	Tuxtlas	64	18.582	-95.075

Table S6. Primers used for the detection of transgenic papaya.

Primer	Primer sequence (5' - 3')	Base pairs	Reference
P35S	F: 5'-GTCCTACAAATGCCATCA-3'	195	European Commission 2010
	R: 5'-GATAGTGGGATTGTGCGTCA-3'		
Tnos	F: 5'-GAATCCTGTTGCCCGGTCTTG-3'	180	European Commission 2010
	R: 5'-TTATCCTAGTTTGCGCGCTA-3'		
<i>PRSV-CP</i>	F: 5'CACGTAAGGGATGACGCACAA-3'	220	European Commission 2013
	R: 5'-TCATTCTTGGACTGACGACGT-3'		

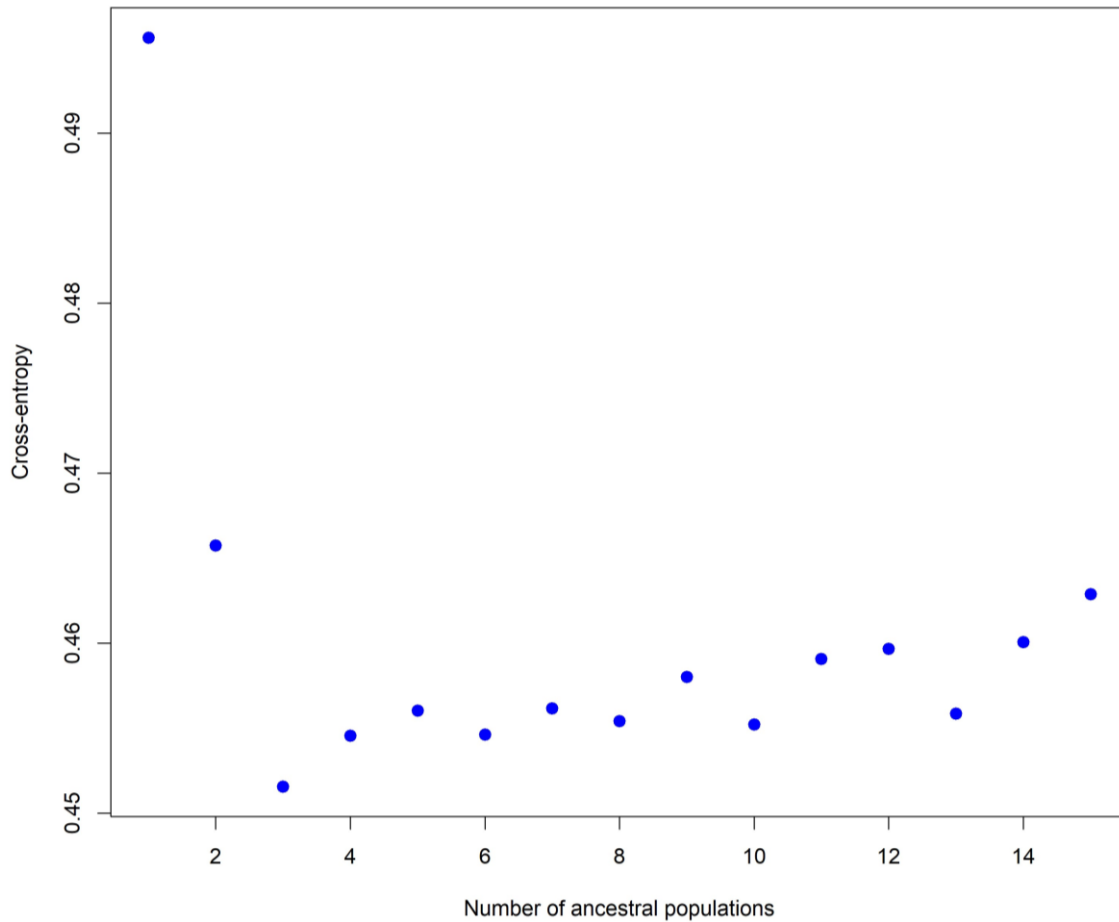
Anexo 3.1. Variables bioclimáticas de Worldclim versión 2.1. Bio1 - Bio11 corresponden a variables de temperatura, mientras que Bio12 - Bio19 corresponden a variables de precipitación.

Variable	Descripción
Bio1	Temperatura media anual
Bio2	Rango medio diurno [Media mensual (temp. máx. - temp. mín.)].
Bio3	Isotermia (BIO2/BIO7) (×100)
Bio4	Estacionalidad de la temperatura (desviación típica ×100)
Bio5	Temperatura máxima del mes más cálido
Bio6	Temperatura mínima del mes más frío
Bio7	Rango de temperatura anual (BIO5-BIO6)
Bio8	Temperatura media del trimestre más húmedo
Bio9	Temperatura media del trimestre más seco
Bio10	Temperatura media del trimestre más cálido
Bio11	Temperatura media del trimestre más frío
Bio12	Precipitación anual
Bio13	Precipitación del mes más húmedo
Bio14	Precipitación del mes más seco
Bio15	Estacionalidad de las precipitaciones (coeficiente de variación)
Bio16	Precipitación del trimestre más húmedo
Bio17	Precipitación del trimestre más seco
Bio18	Precipitación del trimestre más cálido
Bio19	Precipitación del trimestre más frío

Anexo 3.2. Coeficiente de correlación de Pearson (> 0.8) entre dos pares de variables ambientales (Anexo 3.1)

Variable 1	Variable 2	Correlación
Bio17	Bio14	0.98683193
Bio16	Bio13	0.98426632
Bio16	Bio12	0.95662715
Bio13	Bio12	0.95093003
Bio15	Bio5	0.93617034
Bio19	Bio14	0.93561823
Bio19	Bio17	0.93454505
Bio18	Bio17	0.92777038
Bio8	Bio1	0.92223769
Bio10	Bio1	0.91937368
Bio18	Bio14	0.90989434
Bio10	Bio8	0.8926724
Bio7	Bio4	0.88335272
Bio11	Bio1	0.88270879
Bio19	Bio18	0.87272244
Bio10	Bio5	0.86674964
Bio7	Bio5	0.85860527
Bio9	Bio1	0.85634534
Bio6	Bio2	-0.8200011
Bio15	Bio10	0.81456055

Anexo 3.3. Gráfico que muestra el valor mínimo de entropía cruzada y donde se observa el valor representado como un “codo” indicando la presencia de tres grupos genéticos ($K = 3$).



Anexo 3.4. Lista de *loci* atípicos de individuos silvestres de papaya de la península de Yucatán detectados con Bayescan.

Nombre del <i>loci</i>	prob	log10(PO)	qval	alpha	fst
SCM038561.1_137192	0.996	2.3961	0.00072358	1.065	0.20093
SCM038561.1_1082912	0.9962	2.4185	0.00067156	-1.9075	0.016189
SCM038561.1_1164734	0.9998	3.6988	3.20E-05	1.1586	0.21476
SCM038561.1_3013019	1	1000	0	1.3371	0.24371
SCM038561.1_3013222	1	1000	0	1.3973	0.25384
SCM038561.1_6046305	0.9944	2.2493	0.0010016	1.0192	0.19393
SCM038561.1_6046422	0.9934	2.1775	0.0011566	1.0057	0.19209
SCM038561.1_7168495	0.9956	2.3545	0.00090685	1.0216	0.19425
SCM038561.1_13494876	0.95019	1.2805	0.0069181	-1.5861	0.022768
SCM038561.1_13494883	0.96439	1.4327	0.0053532	-1.6522	0.021142
SCM038561.1_13494912	0.94119	1.2042	0.0088278	-1.6687	0.021823
SCM038561.1_13555780	0.96979	1.5066	0.0047354	-1.673	0.020768
SCM038561.1_14305829	0.984	1.7888	0.0023247	-1.7614	0.01876
SCM038561.1_25585528	0.9996	3.3977	6.34E-05	1.2174	0.22459
SCM038561.1_26159823	0.9934	2.1775	0.0011566	-1.8943	0.016412
SCM038562.1_1502165	0.999	2.9995	0.00014351	1.4917	0.27461
SCM038562.1_4174055	0.9992	3.0965	0.00010457	1.3761	0.25381
SCM038562.1_14621424	0.9978	2.6565	0.00044837	1.2861	0.2375
SCM038562.1_15090153	0.9988	2.9202	0.00023767	1.1135	0.20761
SCM038562.1_15090292	0.9998	3.6988	3.20E-05	1.1498	0.21315
SCM038562.1_16405320	1	1000	0	1.2801	0.23329
SCM038562.1_20294147	0.9994	3.2215	8.84E-05	1.1485	0.21313
SCM038562.1_20352206	0.9998	3.6988	3.20E-05	1.2227	0.2255
SCM038562.1_20352360	0.9986	2.8532	0.00026025	1.1581	0.21576
SCM038562.1_21297341	0.9998	3.6988	3.20E-05	1.1581	0.21451
SCM038562.1_23241566	0.9946	2.2652	0.00096808	1.0716	0.20262
SCM038562.1_23569188	1	1000	0	1.2511	0.22959
SCM038562.1_24043858	0.96119	1.3939	0.0058814	1.0457	0.20026
SCM038562.1_24408250	0.999	2.9995	0.00014351	1.1384	0.21113
SCM038562.1_30558660	0.95159	1.2935	0.0066935	0.87267	0.17448
SCM038562.1_30599311	0.97139	1.5309	0.0041713	0.90841	0.17896
SCM038562.1_31000294	0.998	2.698	0.00040185	1.0806	0.20312
SCM038562.1_31609882	0.94819	1.2625	0.0073778	-1.623	0.022208
SCM038562.1_33941472	0.96279	1.4129	0.0055254	0.86157	0.17231

SCM038562.1_33941479	0.96119	1.3939	0.0058814	0.86099	0.1722
SCM038562.1_33946242	0.985	1.8173	0.0021526	1.057	0.20091
SCM038562.1_35053204	0.93819	1.1812	0.0098333	0.86802	0.17393
SCM038562.1_35450978	1	1000	0	1.3046	0.2377
SCM038562.1_35724542	0.9936	2.1909	0.0010788	1.0398	0.19732
SCM038562.1_36547285	1	1000	0	1.7222	0.31368
SCM038562.1_36576142	0.97199	1.5404	0.0037522	0.92347	0.18069
SCM038562.1_36576705	1	1000	0	1.5703	0.28509
SCM038563.1_384087	0.9996	3.3977	6.34E-05	1.1755	0.21734
SCM038563.1_384224	0.9778	1.6438	0.002991	0.90924	0.17836
SCM038563.1_1354117	0.9988	2.9202	0.00023767	1.2326	0.22771
SCM038563.1_5099026	0.9974	2.5838	0.00050262	1.0702	0.20165
SCM038563.1_5099028	0.9974	2.5838	0.00050262	1.1265	0.21063
SCM038563.1_8791556	1	1000	0	1.6672	0.30357
SCM038563.1_9053534	0.95779	1.3559	0.0060746	0.94937	0.18586
SCM038563.1_9354954	0.94459	1.2316	0.0080798	-1.6348	0.022185
SCM038563.1_9676253	0.9974	2.5838	0.00050262	1.0666	0.20096
SCM038563.1_10084943	1	1000	0	1.5946	0.28933
SCM038563.1_11782408	0.9772	1.632	0.003109	1.0708	0.20361
SCM038563.1_13922709	1	1000	0	1.4385	0.26061
SCM038563.1_14270053	1	1000	0	1.6302	0.29867
SCM038563.1_14315893	1	1000	0	1.2112	0.22226
SCM038563.1_17491680	0.9928	2.1394	0.0011988	-1.8695	0.016748
SCM038563.1_33814063	0.987	1.8803	0.0018429	1.2735	0.23698
SCM038563.1_34416153	0.95559	1.3328	0.0064739	0.89123	0.17701
SCM038563.1_36164178	0.9902	2.0044	0.001535	0.98194	0.18873
SCM038563.1_36227223	1	1000	0	1.2342	0.22715
SCM038564.1_32637	0.9994	3.2215	8.84E-05	1.2475	0.22946
SCM038564.1_728334	0.9798	1.6857	0.0025392	1.0279	0.19652
SCM038564.1_750141	1	1000	0	1.245	0.22882
SCM038564.1_767388	0.97039	1.5156	0.0045931	-1.7502	0.019464
SCM038564.1_767397	0.9966	2.467	0.00057225	1.5034	0.27821
SCM038564.1_793137	0.9958	2.3748	0.00085431	-1.9267	0.015889
SCM038564.1_1399294	0.9882	1.9229	0.0017705	0.96628	0.18634
SCM038564.1_3084758	1	1000	0	1.4166	0.25788
SCM038564.1_6433170	1	1000	0	1.26	0.2305
SCM038564.1_8406839	0.9896	1.9783	0.0017049	1.326	0.24604

SCM038564.1_23764602	0.9988	2.9202	0.00023767	1.0602	0.19966
SCM038564.1_23764752	0.9962	2.4185	0.00067156	1.0239	0.19468
SCM038564.1_23793417	0.9958	2.3748	0.00085431	1.03	0.19537
SCM038564.1_23908012	0.9996	3.3977	6.34E-05	1.1904	0.22051
SCM038564.1_29583230	0.9982	2.7439	0.00032784	1.1704	0.21803
SCM038564.1_29583487	0.9998	3.6988	3.20E-05	1.1441	0.2119
SCM038564.1_29585469	0.9864	1.8604	0.0019928	0.92636	0.18079
SCM038564.1_29620393	0.94739	1.2555	0.0078383	0.91147	0.18008
SCM038565.1_318091	1	1000	0	1.3001	0.23735
SCM038565.1_1750491	0.9992	3.0965	0.00010457	1.055	0.1988
SCM038565.1_4038311	1	1000	0	1.2473	0.22891
SCM038565.1_4984763	0.9978	2.6565	0.00044837	1.2682	0.23439
SCM038565.1_5821104	0.9966	2.467	0.00057225	-1.927	0.015891
SCM038565.1_5821122	0.996	2.3961	0.00072358	-1.9429	0.01568
SCM038565.1_5821127	0.9964	2.442	0.00062109	-1.9403	0.015662
SCM038565.1_5821129	0.9952	2.3166	0.00093548	-1.9503	0.0155
SCM038565.1_5821134	0.9958	2.3748	0.00085431	-1.9173	0.016046
SCM038565.1_8119241	0.9998	3.6988	3.20E-05	1.231	0.22584
SCM038565.1_8119287	1	1000	0	1.2186	0.22412
SCM038565.1_8119458	1	1000	0	1.5459	0.28056
SCM038565.1_10635212	0.9988	2.9202	0.00023767	1.1282	0.21023
SCM038565.1_15302885	1	1000	0	1.2133	0.22302
SCM038565.1_15302913	0.94879	1.2678	0.0071475	1.1402	0.21747
SCM038565.1_16554065	1	1000	0	1.3387	0.24389
SCM038565.1_21013787	0.9988	2.9202	0.00023767	-1.9816	0.015021
SCM038565.1_21013791	0.97179	1.5372	0.0040317	1.2165	0.22894
SCM038565.1_33533004	0.9908	2.0321	0.0014795	1.2501	0.23239
SCM038565.1_42731534	0.94119	1.2042	0.0088278	-1.5711	0.023287
SCM038566.1_2236137	1	1000	0	1.2535	0.22975
SCM038566.1_2535505	0.9778	1.6438	0.002991	0.90952	0.1784
SCM038566.1_5349943	1	1000	0	1.1784	0.21783
SCM038566.1_10721239	0.9998	3.6988	3.20E-05	1.2679	0.23245
SCM038566.1_19435406	0.9986	2.8532	0.00026025	1.8201	0.33942
SCM038566.1_25092961	0.94019	1.1964	0.0095773	0.89126	0.17756
SCM038566.1_28084168	0.95639	1.3411	0.0062732	0.8657	0.17327
SCM038566.1_28617095	0.9958	2.3748	0.00085431	1.0916	0.20518
SCM038566.1_28617166	0.998	2.698	0.00040185	1.1139	0.20839

SCM038566.1_30827723	0.97319	1.56	0.0036112	-1.7345	0.019619
SCM038566.1_31436514	0.9864	1.8604	0.0019928	-1.8048	0.018087
SCM038566.1_31436585	0.97119	1.5278	0.0043105	-1.6762	0.02059
SCM038566.1_31436603	0.97439	1.5804	0.0034755	-1.7098	0.019878
SCM038566.1_31454507	0.9856	1.8353	0.0020713	-1.7805	0.018333
SCM038566.1_31454536	0.94039	1.198	0.0093286	-1.5442	0.023536
SCM038566.1_31815553	0.992	2.0933	0.0013785	1.071	0.20244
SCM038566.1_35740412	0.9914	2.0617	0.0014273	-1.8359	0.017383
SCM038566.1_35961525	0.9796	1.6813	0.0026481	1.0168	0.19478
SCM038566.1_37306234	0.96959	1.5036	0.0048772	1.0271	0.197
SCM038566.1_38144797	0.9898	1.9869	0.0016477	1.0797	0.20389
SCM038566.1_39014215	1	1000	0	1.145	0.2122
SCM038567.1_2409662	0.9998	3.6988	3.20E-05	1.2364	0.22763
SCM038567.1_2409879	1	1000	0	1.2744	0.23384
SCM038567.1_3371062	0.9998	3.6988	3.20E-05	1.2431	0.22902
SCM038567.1_4082400	0.9998	3.6988	3.20E-05	1.2028	0.22179
SCM038567.1_4082577	0.9994	3.2215	8.84E-05	1.1836	0.21863
SCM038567.1_4402985	1	1000	0	1.7102	0.3115
SCM038567.1_4402986	1	1000	0	1.7085	0.3112
SCM038567.1_5390645	0.9924	2.1158	0.0012872	1.2205	0.22766
SCM038567.1_5406366	0.998	2.698	0.00040185	1.2877	0.23759
SCM038567.1_5406376	0.9988	2.9202	0.00023767	1.289	0.2382
SCM038567.1_5957920	1	1000	0	1.2995	0.23699
SCM038567.1_6472234	1	1000	0	1.537	0.2789
SCM038567.1_6472252	0.97179	1.5372	0.0040317	1.0572	0.20184
SCM038567.1_6753181	0.9964	2.442	0.00062109	1.0334	0.19603
SCM038567.1_8218733	1	1000	0	1.6194	0.29374
SCM038567.1_8218947	0.9998	3.6988	3.20E-05	1.1641	0.21551
SCM038567.1_8218951	1	1000	0	1.5305	0.27696
SCM038567.1_10483806	0.9766	1.6204	0.0033454	1.0809	0.20595
SCM038567.1_5696434	1	1000	0	1.1213	0.20821
SCM038567.1_12639208	0.9996	3.3977	6.34E-05	1.5188	0.27943
SCM038567.1_12679808	1	1000	0	1.3172	0.23993
SCM038567.1_13020929	1	1000	0	1.3828	0.25109
SCM038567.1_14074848	1	1000	0	1.5655	0.28423
SCM038567.1_14075133	1	1000	0	1.5472	0.28037
SCM038567.1_14075168	1	1000	0	1.5626	0.28325

SCM038567.1_14108713	0.9806	1.7036	0.0024301	1.0459	0.19927
SCM038567.1_15004637	1	1000	0	1.3898	0.25208
SCM038567.1_19782235	1	1000	0	1.5498	0.28057
SCM038567.1_19782253	1	1000	0	1.3592	0.24842
SCM038567.1_21901127	1	1000	0	1.562	0.28518
SCM038567.1_22789602	0.9998	3.6988	3.20E-05	1.3082	0.23903
SCM038567.1_23491356	0.9984	2.7951	0.00028577	1.0306	0.19522
SCM038567.1_24193535	0.99	1.9955	0.001591	0.98675	0.18959
SCM038567.1_24503418	1	1000	0	1.4164	0.25774
SCM038567.1_24727605	0.9994	3.2215	8.84E-05	1.1669	0.21572
SCM038567.1_27852916	1	1000	0	1.5172	0.27541
SCM038567.1_27916799	1	1000	0	1.46	0.26452
SCM038567.1_27916808	1	1000	0	1.4688	0.26603
SCM038568.1_14499467	0.94759	1.2572	0.0076087	0.93854	0.18406
SCM038568.1_18306326	1	1000	0	1.5862	0.28826
SCM038568.1_18306333	1	1000	0	1.5891	0.28875
SCM038568.1_19925051	0.94079	1.2011	0.0090784	1.0196	0.19794
SCM038568.1_22092390	0.9982	2.7439	0.00032784	1.0466	0.19762
SCM038568.1_22150388	0.999	2.9995	0.00014351	1.0941	0.20427
SCM038568.1_23394924	1	1000	0	1.1855	0.21827
SCM038568.1_28031767	0.9988	2.9202	0.00023767	1.3265	0.24473
SCM038568.1_28769652	1	1000	0	1.3804	0.25085
SCM038568.1_28769667	1	1000	0	1.3774	0.25031
SCM038568.1_28857090	0.9996	3.3977	6.34E-05	1.128	0.20928
SCM038568.1_30178122	1	1000	0	1.2542	0.22984
SCM038568.1_30178327	1	1000	0	1.4439	0.26189
SCM038568.1_30780319	1	1000	0	1.2982	0.23655
SCM038568.1_30780395	1	1000	0	1.2902	0.23524
SCM038568.1_30934510	0.9984	2.7951	0.00028577	1.3134	0.24283
SCM038568.1_32736164	0.9968	2.4934	0.00052511	-1.9066	0.016045
SCM038568.1_32736166	0.9936	2.1909	0.0010788	-1.8934	0.016348
SCM038568.1_32736168	0.9958	2.3748	0.00085431	-1.8862	0.016398
SCM038568.1_32736188	0.9988	2.9202	0.00023767	1.1515	0.21445
SCM038568.1_33212576	0.9956	2.3545	0.00090685	1.028	0.19494
SCM038568.1_33212577	0.9978	2.6565	0.00044837	1.0244	0.19427
SCM038569.1_1383104	0.97039	1.5156	0.0045931	-1.6885	0.020198
SCM038569.1_4049793	0.9792	1.6727	0.0027581	0.95112	0.18468

SCM038569.1_5050946	1	1000	0	1.4778	0.2678
SCM038569.1_5348158	1	1000	0	1.6998	0.31402
SCM038569.1_5490259	0.992	2.0933	0.0013785	1.0046	0.19202
SCM038569.1_7410627	0.9988	2.9202	0.00023767	1.2186	0.226
SCM038569.1_7410629	0.9982	2.7439	0.00032784	1.2074	0.22376
SCM038569.1_7410635	0.998	2.698	0.00040185	1.197	0.22243
SCM038569.1_7767285	0.9996	3.3977	6.34E-05	1.4315	0.26363
SCM038569.1_8850083	1	1000	0	1.2609	0.23015
SCM038569.1_8850094	1	1000	0	1.2611	0.23012
SCM038569.1_10754070	1	1000	0	1.4534	0.26393
SCM038569.1_13920205	1	1000	0	1.5795	0.28967
SCM038569.1_15889986	1	1000	0	1.3086	0.2387
SCM038569.1_15889992	1	1000	0	1.3133	0.2396
SCM038569.1_32960147	0.999	2.9995	0.00014351	1.0609	0.19995
SCM038569.1_33412336	0.998	2.698	0.00040185	1.1487	0.21405
SCM038569.1_33823444	0.96439	1.4327	0.0053532	-1.696	0.020476
SCM038569.1_33894894	0.96899	1.4949	0.0050208	-1.747	0.019629
SCM038569.1_33894927	0.94379	1.2251	0.0083229	-1.6455	0.022136
SCM038569.1_33894931	0.984	1.7888	0.0023247	1.1894	0.22299
SCM038569.1_33894940	0.977	1.6281	0.0032267	-1.7045	0.019776
SCM038569.1_34130718	0.9924	2.1158	0.0012872	1.2097	0.22539

Anexo 3.5. Estimadores de diversidad genética para marcadores SNP neutrales in papaya silvestre (*Carica papaya* L.) de la península de Yucatán.

Sitio	n	H_o	H_E	π	S
Mamantel	16	0.2387 (0.1769)	0.2679 (0.1647)	0.1736 (0.0849)	670
El Tormento	15	0.2589 (0.1639)	0.2950 (0.1576)	0.2013 (0.0985)	825
Edzná	15	0.2418 (0.1721)	0.2672 (0.1645)	0.1859 (0.0910)	871
Sanakté	15	0.2137 (0.1703)	0.2389 (0.1599)	0.1595 (0.0782)	642
Celestún	16	0.1908 (0.1522)	0.2180 (0.1516)	0.1517 (0.0743)	618
Ocom	15	0.2200 (0.1611)	0.2429 (0.1562)	0.1385 (0.0678)	735
Laguna Azul	16	0.1869 (0.1558)	0.2135 (0.1520)	0.1473 (0.0721)	708
Chichen Itzá	15	0.1882 (0.1567)	0.2163 (0.1515)	0.1331 (0.0653)	702
Chicxulub	15	0.2386 (0.1773)	0.2760 (0.1758)	0.1708 (0.0837)	726
Chaac Tun	15	0.2290 (0.1639)	0.2633 (0.1611)	0.1604 (0.0786)	650
Dzemul	15	0.2422	0.2631	0.1602	674

		(0.1827)	(0.1631)	(0.0789)	
Sisal	15	0.2176 (0.1544)	0.2501 (0.1513)	0.1622 (0.0795)	703
Tizimín	15	0.2377 (0.1676)	0.2631 (0.1560)	0.1541 (0.0755)	756
Valladolid Nuevo	15	0.1922 (0.1596)	0.2148 (0.1526)	0.1205 (0.0591)	714
Kantunil	15	0.1923 (0.1514)	0.2181 (0.1530)	0.1215 (0.0596)	683

n, número de individuos; H_o , heterocigosidad observada, H_E , heterocigosidad esperada; π , diversidad nucleotídica; S, número de sitios polimórficos. Los valores de desviación estándar son indicados en paréntesis.

Anexo 3.6. Lista de *loci* atípicos de individuos silvestres de papaya de la península de Yucatán detectados con Arlequin.

Nombre del <i>loci</i>	Obs. Het. BP	Obs FST	FST P-value	1-FST quantile
SCM038561.1_1082912	0.50031877	-0.0362284	3.51E-07	0.99999965
SCM038561.1_3013019	0.49492466	0.30411268	0.00651783	0.00651783
SCM038561.1_3013222	0.50692748	0.31167063	0.00567188	0.00567188
SCM038561.1_5493196	0.41497952	0.3100451	0.00320937	0.00320937
SCM038561.1_5493198	0.41497952	0.3100451	0.00320937	0.00320937
SCM038561.1_5493200	0.41497952	0.3100451	0.00320937	0.00320937
SCM038561.1_5493201	0.41497952	0.3100451	0.00320937	0.00320937
SCM038561.1_5493208	0.41497952	0.3100451	0.00320937	0.00320937
SCM038561.1_6046305	0.4136476	0.33725044	0.00027276	0.00027276
SCM038561.1_6046422	0.4136476	0.33725044	0.00027276	0.00027276
SCM038561.1_6222418	0.14393765	-0.012813	0.00037831	0.99962169
SCM038561.1_6222421	0.16310612	-0.0154741	0.00018695	0.99981305
SCM038561.1_6222422	0.14189869	-0.0070329	0.00087875	0.99912125
SCM038561.1_6222433	0.15739758	0.01075625	0.00579501	0.99420499
SCM038561.1_6222435	0.204935	-0.0067996	0.00049352	0.99950648
SCM038561.1_6222447	0.15349313	-0.0035323	0.00121208	0.99878792
SCM038561.1_6222448	0.12928087	-0.0104744	0.00061756	0.99938244
SCM038561.1_6222454	0.14808672	-0.0231203	5.82E-05	0.99994182
SCM038561.1_6222457	0.11135002	-0.0055191	0.00136436	0.99863564
SCM038561.1_6222460	0.14228063	-0.0175476	0.00017827	0.99982173
SCM038561.1_6222462	0.13877125	-0.0062215	0.00102893	0.99897107
SCM038561.1_6222465	0.17030034	-0.0056248	0.00087858	0.99912142
SCM038561.1_6222472	0.15654323	-0.0120035	0.00033481	0.99966519
SCM038561.1_6609894	0.3646858	0.00475419	0.00152	0.99848
SCM038561.1_6609895	0.3646858	0.00475419	0.00152	0.99848
SCM038561.1_6609898	0.3646858	0.00475419	0.00152	0.99848
SCM038561.1_6609913	0.3646858	0.00475419	0.00152	0.99848
SCM038561.1_6609921	0.3646858	0.00475419	0.00152	0.99848
SCM038561.1_9218834	0.15274751	0.01286337	0.00739761	0.99260239
SCM038561.1_9218838	0.19502857	-0.0093555	0.0003624	0.99963761
SCM038561.1_9218845	0.14614084	-0.0085916	0.00068601	0.99931399
SCM038561.1_9218846	0.17178588	-0.0055096	0.00089009	0.99910991
SCM038561.1_9218855	0.1856817	-0.0123486	0.00027721	0.99972279

SCM038561.1_9218861	0.17312653	-0.0084035	0.00058941	0.99941059
SCM038561.1_9218870	0.10749578	-0.012718	0.00055145	0.99944855
SCM038561.1_9218871	0.09700428	-0.0039976	0.0022969	0.9977031
SCM038561.1_9218877	0.06165683	-0.0065951	0.00480936	0.99519064
SCM038561.1_9218882	0.14857767	0.00680706	0.00423762	0.99576238
SCM038561.1_9218883	0.08917904	-0.0014434	0.00363887	0.99636113
SCM038561.1_9218884	0.10527886	-0.0074991	0.00124107	0.99875893
SCM038561.1_9218885	0.21130775	0.00923489	0.00324819	0.99675181
SCM038561.1_9218889	0.23376201	-0.0128848	7.59E-05	0.99992415
SCM038561.1_9555401	0.12919909	-0.0086131	0.00080447	0.99919553
SCM038561.1_12624416	0.22498022	0.39591859	0.00508827	0.00508827
SCM038561.1_13455097	0.04292326	-0.0218154	0.00431613	0.99568387
SCM038561.1_13455121	0.05130711	-0.0199191	0.00175227	0.99824773
SCM038561.1_13465011	0.09599174	-0.0038312	0.00238309	0.99761691
SCM038561.1_13465036	0.04713339	-0.0111763	0.00908673	0.99091328
SCM038561.1_13465040	0.08002566	-0.0002427	0.00506894	0.99493106
SCM038561.1_13474960	0.07189858	-0.0117936	0.00150003	0.99849997
SCM038561.1_13474976	0.14950454	0.00728502	0.00442448	0.99557552
SCM038561.1_13474977	0.08795654	-0.0166609	0.00044583	0.99955418
SCM038561.1_13474987	0.0677975	-0.0094564	0.00253527	0.99746473
SCM038561.1_13494876	0.37635983	-0.0146788	7.18E-05	0.99992824
SCM038561.1_13494883	0.38939229	-0.0164784	5.74E-05	0.99994256
SCM038561.1_13494908	0.11196502	0.00674351	0.00572371	0.99427629
SCM038561.1_13494912	0.06832095	-0.0179844	0.00071085	0.99928915
SCM038561.1_13494930	0.07219577	-0.0074889	0.00265688	0.99734312
SCM038561.1_13494975	0.10411568	-0.0003006	0.00315531	0.99684469
SCM038561.1_13494994	0.08402286	-0.0079935	0.00181145	0.99818855
SCM038561.1_13494995	0.13822812	-0.008298	0.00078591	0.99921409
SCM038561.1_13555762	0.06782803	-0.0003706	0.00745585	0.99254415
SCM038561.1_13555765	0.12333003	-0.0134787	0.00039301	0.99960699
SCM038561.1_13555780	0.37861279	-0.0182812	3.37E-05	0.99996626
SCM038561.1_13555792	0.22576268	-0.0001723	0.00070201	0.99929799
SCM038561.1_13555794	0.19907248	-0.0021252	0.00101227	0.99898773
SCM038561.1_14305829	0.47639824	-0.0195774	2.50E-05	0.99997503
SCM038561.1_15278818	0.10186	-0.0057625	0.00167813	0.99832187
SCM038561.1_15278821	0.1254829	-0.0038458	0.00152344	0.99847656
SCM038561.1_15278826	0.05158107	-0.0084423	0.0077773	0.9922227

SCM038561.1_15278830	0.04739405	-0.0117846	0.00817047	0.99182953
SCM038561.1_15278851	0.06430604	-0.0042645	0.00565482	0.99434518
SCM038561.1_15278853	0.09763122	0.00892747	0.0093512	0.9906488
SCM038561.1_15278855	0.10977992	0.00714105	0.00634506	0.99365494
SCM038561.1_15278856	0.11761898	0.00758663	0.00590291	0.99409709
SCM038561.1_15278860	0.24927227	0.00546393	0.00096554	0.99903446
SCM038561.1_15278863	0.18457295	0.00094089	0.00183632	0.99816368
SCM038561.1_15278872	0.05220355	-0.0080199	0.0077007	0.9922993
SCM038561.1_15278874	0.09801914	0.00334489	0.00528553	0.99471447
SCM038561.1_15285684	0.13583918	0.57121633	0.00252763	0.00252763
SCM038561.1_17073204	0.36699731	0.00518679	0.00156691	0.99843309
SCM038561.1_17073392	0.24163233	-0.0117941	6.88E-05	0.99993118
SCM038561.1_18476114	0.35993985	-0.0005071	0.00080785	0.99919215
SCM038561.1_18476211	0.35402029	0.00304832	0.00130092	0.99869908
SCM038561.1_18476218	0.35402029	0.00304832	0.00130092	0.99869908
SCM038561.1_18476233	0.35402029	0.00304832	0.00130092	0.99869908
SCM038561.1_18476259	0.35402029	0.00304832	0.00130092	0.99869908
SCM038561.1_20379480	0.35510831	0.00478334	0.00161908	0.99838092
SCM038561.1_20379606	0.36946109	0.01468625	0.00417962	0.99582038
SCM038561.1_20379634	0.36946109	0.01468625	0.00417962	0.99582038
SCM038561.1_25585528	0.37805628	0.36404188	0.00025954	0.00025954
SCM038561.1_26159823	0.4789282	-0.0285038	3.45E-06	0.99999655
SCM038562.1_7348709	0.24568889	0.02014739	0.0057108	0.9942892
SCM038562.1_14621424	0.29228697	0.47683907	4.28E-05	4.28E-05
SCM038562.1_15090153	0.48549342	0.30048024	0.00682492	0.00682492
SCM038562.1_15090292	0.48487376	0.31261633	0.00441535	0.00441535
SCM038562.1_16405320	0.47575868	0.38058111	3.95E-05	3.95E-05
SCM038562.1_19115965	0.11175286	0.01053025	0.0084546	0.9915454
SCM038562.1_19115971	0.11175286	0.01053025	0.0084546	0.9915454
SCM038562.1_20294147	0.40005072	0.35976201	0.00016352	0.00016352
SCM038562.1_20352206	0.364842	0.41200404	1.09E-07	1.09E-07
SCM038562.1_20352360	0.36679071	0.34108987	0.00227428	0.00227428
SCM038562.1_21297341	0.40991696	0.32670251	0.0011641	0.0011641
SCM038562.1_23241566	0.32235203	0.36314514	0.00105398	0.00105398
SCM038562.1_23569188	0.37989187	0.45095249	3.82E-16	3.82E-16
SCM038562.1_24408250	0.46861544	0.31423307	0.00323337	0.00323337
SCM038562.1_26565394	0.10469784	0.00058449	0.00346416	0.99653584

SCM038562.1_26565395	0.09964254	-0.0136998	0.00056178	0.99943822
SCM038562.1_26565396	0.13063709	0.0016866	0.00287962	0.99712038
SCM038562.1_26565397	0.25916693	-0.0051242	0.0001347	0.9998653
SCM038562.1_30558660	0.36632261	0.36699238	0.00051941	0.00051941
SCM038562.1_30599311	0.39851678	0.33343357	0.00118645	0.00118645
SCM038562.1_31000294	0.38884162	0.36694896	9.61E-05	9.61E-05
SCM038562.1_31609845	0.0773057	-0.0123392	0.00111691	0.99888309
SCM038562.1_31609848	0.12735507	-0.0066869	0.00104655	0.99895345
SCM038562.1_31609860	0.0807462	-0.0056374	0.00262218	0.99737782
SCM038562.1_31609868	0.07696629	-0.0139597	0.00088267	0.99911733
SCM038562.1_31609871	0.10768667	0.00238165	0.00399717	0.99600283
SCM038562.1_31609873	0.12586889	0.00160479	0.00291781	0.99708219
SCM038562.1_31609877	0.10630502	-0.0116749	0.00066674	0.99933326
SCM038562.1_31609879	0.10131505	0.0033815	0.00503069	0.99496931
SCM038562.1_31609880	0.10854985	0.00076997	0.00325967	0.99674033
SCM038562.1_31609882	0.11434924	-0.02056	0.00012185	0.99987815
SCM038562.1_31609887	0.07059978	0.00158285	0.00813261	0.99186739
SCM038562.1_31609889	0.07389236	-0.018343	0.00048539	0.99951461
SCM038562.1_31609891	0.06110835	-0.0014973	0.00885867	0.99114134
SCM038562.1_31609892	0.07358062	-0.0079558	0.00233269	0.99766731
SCM038562.1_31609899	0.0907072	-0.0142904	0.000603	0.999397
SCM038562.1_31609901	0.04942704	-0.0127652	0.00552255	0.99447745
SCM038562.1_33399716	0.09999591	0.00948271	0.00951507	0.99048493
SCM038562.1_33941472	0.42557334	0.31250745	0.00273406	0.00273406
SCM038562.1_33941479	0.42557334	0.31250745	0.00273406	0.00273406
SCM038562.1_33946242	0.30182407	0.32078441	0.00492449	0.00492449
SCM038562.1_35450978	0.49130421	0.30766133	0.00559148	0.00559148
SCM038562.1_35461087	0.33274704	0.32205334	0.00610342	0.00610342
SCM038562.1_35659311	0.05576412	-0.0063736	0.00715035	0.99284965
SCM038562.1_35659342	0.04742073	-0.0171824	0.00409735	0.99590265
SCM038562.1_35659344	0.06462197	0.00081129	0.00964969	0.99035031
SCM038562.1_36472979	0.28159504	0.0145203	0.00330741	0.99669259
SCM038562.1_36547250	0.08002575	-0.0037775	0.00334604	0.99665396
SCM038562.1_36547285	0.44598032	0.44800262	6.86E-16	6.86E-16
SCM038562.1_36547306	0.04713341	-0.0111758	0.00908719	0.99091281
SCM038562.1_36547308	0.09593254	-0.0076038	0.00146012	0.99853988
SCM038562.1_36547314	0.0843339	0.00498406	0.00818031	0.99181969

SCM038562.1_36547315	0.04743346	-0.0105325	0.00938746	0.99061254
SCM038562.1_36547317	0.08003895	0.00394645	0.00795522	0.99204478
SCM038562.1_36547324	0.0767029	-0.0165027	0.00059495	0.99940505
SCM038562.1_36547344	0.104401	-0.0035258	0.00212435	0.99787565
SCM038562.1_36547354	0.13118376	-0.0145315	0.00033163	0.99966838
SCM038562.1_36547357	0.06429154	-0.0047631	0.00534222	0.99465778
SCM038562.1_36547361	0.1196416	9.99E-06	0.002522	0.997478
SCM038562.1_36547406	0.08507717	-0.0042719	0.00285624	0.99714376
SCM038562.1_36547412	0.21288049	-0.0097673	0.00026071	0.99973929
SCM038562.1_36547413	0.1358639	-0.0102042	0.00062025	0.99937975
SCM038562.1_36547419	0.17891795	-0.0074504	0.00065131	0.99934869
SCM038562.1_36547424	0.09304608	-0.0029936	0.00278556	0.99721444
SCM038562.1_36547428	0.09283607	-0.0025542	0.00294942	0.99705058
SCM038562.1_36547430	0.14436272	-0.0095659	0.00060908	0.99939092
SCM038562.1_36547436	0.10869213	-0.0118539	0.00060811	0.99939189
SCM038562.1_36547439	0.06374172	-0.0036533	0.00621513	0.99378487
SCM038562.1_36547447	0.13897855	-0.0097831	0.0006313	0.9993687
SCM038562.1_36547452	0.13580966	0.00373043	0.00347214	0.99652786
SCM038562.1_36547728	0.07811381	-0.0125978	0.00105161	0.99894839
SCM038562.1_36547746	0.10261886	-0.0064968	0.00149964	0.99850036
SCM038562.1_36547750	0.14028311	-0.018911	0.00014526	0.99985474
SCM038562.1_36547756	0.18689032	-0.0012164	0.00137427	0.99862573
SCM038562.1_36547883	0.05221314	-0.0074485	0.00820772	0.99179228
SCM038562.1_36547893	0.081451	-0.0115123	0.00116233	0.99883767
SCM038562.1_36547896	0.15685364	0.00838567	0.00458758	0.99541242
SCM038562.1_36547906	0.06375073	-0.0038177	0.00609844	0.99390156
SCM038562.1_36547909	0.11180062	-0.0119976	0.00053109	0.99946891
SCM038562.1_36561747	0.1604171	0.00118651	0.00205423	0.99794577
SCM038562.1_36561754	0.10767186	-0.0145124	0.00041401	0.99958599
SCM038562.1_36561757	0.09987144	-0.0070906	0.00145893	0.99854107
SCM038562.1_36561776	0.09603346	-4.22E-05	0.00374805	0.99625195
SCM038562.1_36561785	0.15712971	0.01065462	0.00574628	0.99425372
SCM038562.1_36561788	0.07598788	-0.0071017	0.00239339	0.99760661
SCM038562.1_36561789	0.08120666	0.00404214	0.00787942	0.99212058
SCM038562.1_36561790	0.08410554	0.00378675	0.00727631	0.9927237
SCM038562.1_36561794	0.07995339	-0.0160355	0.00059515	0.99940485
SCM038562.1_36576082	0.10386908	0.00419223	0.00523479	0.99476521

SCM038562.1_36576132	0.13472429	-0.0095683	0.00068562	0.99931438
SCM038562.1_36576134	0.16629145	0.01094307	0.00577629	0.99422371
SCM038562.1_36576135	0.15399481	-0.0107814	0.00042957	0.99957043
SCM038562.1_36576137	0.17219682	0.00446495	0.00294985	0.99705015
SCM038562.1_36576149	0.1352977	-0.001376	0.00196427	0.99803573
SCM038562.1_36576160	0.12428494	0.01146222	0.0081549	0.9918451
SCM038562.1_36576224	0.18869343	-0.0045797	0.00085326	0.99914674
SCM038562.1_36576233	0.05543811	-0.0179297	0.00159728	0.99840272
SCM038562.1_36576242	0.1638728	-0.0110054	0.00039525	0.99960475
SCM038562.1_36576245	0.11559334	0.01018838	0.00778724	0.99221276
SCM038562.1_36576249	0.06782962	-0.0081152	0.00301314	0.99698686
SCM038562.1_36576259	0.07996404	-0.0156561	0.00063246	0.99936755
SCM038562.1_36576261	0.08955122	0.00265963	0.00571739	0.99428261
SCM038562.1_36576262	0.11547879	-0.0040592	0.00155895	0.99844105
SCM038562.1_36576265	0.09681404	0.00029603	0.00385021	0.99614979
SCM038562.1_36576664	0.13837705	0.00674888	0.00460883	0.99539117
SCM038562.1_36576677	0.19998236	0.0164318	0.00712113	0.99287887
SCM038562.1_36576694	0.14236741	0.00666176	0.00433934	0.99566066
SCM038562.1_36576701	0.20268634	0.01018233	0.00398421	0.99601579
SCM038562.1_36576705	0.4473386	0.38238811	1.98E-05	1.98E-05
SCM038562.1_36576706	0.04715596	-0.0106923	0.00957401	0.99042599
SCM038563.1_384087	0.40851095	0.36265505	5.79E-05	5.79E-05
SCM038563.1_1354117	0.31514514	0.415474	2.06E-07	2.06E-07
SCM038563.1_5099026	0.41295107	0.30841631	0.00369653	0.00369653
SCM038563.1_8791556	0.40988719	0.37480132	7.29E-06	7.29E-06
SCM038563.1_9053534	0.30950389	0.35869553	0.00131429	0.00131429
SCM038563.1_9354950	0.0649625	-0.0033806	0.00606071	0.99393929
SCM038563.1_9354954	0.12469019	-0.0163252	0.00024648	0.99975352
SCM038563.1_9354959	0.07277656	-0.0086134	0.00222866	0.99777134
SCM038563.1_9354960	0.10130354	-0.0076734	0.00131444	0.99868557
SCM038563.1_9354969	0.11070076	0.0049032	0.0048851	0.9951149
SCM038563.1_9354971	0.11009585	0.00736915	0.00644384	0.99355616
SCM038563.1_9354972	0.16029517	-0.015195	0.00019288	0.99980712
SCM038563.1_9354976	0.10598382	-0.0195567	0.00018445	0.99981556
SCM038563.1_9354977	0.08884975	-0.0070247	0.00182548	0.99817452
SCM038563.1_9354979	0.0686348	-0.0181318	0.00068205	0.99931795
SCM038563.1_9354985	0.07916318	-0.0173881	0.00048253	0.99951747

SCM038563.1_9354988	0.05252877	-0.0146681	0.00324991	0.99675009
SCM038563.1_9354990	0.11438555	-0.0095941	0.00073734	0.99926266
SCM038563.1_9354991	0.0651512	-0.023854	0.00030848	0.99969152
SCM038563.1_9354994	0.04835866	-0.0091793	0.00947197	0.99052803
SCM038563.1_9354995	0.11860243	-0.0010064	0.00224944	0.99775056
SCM038563.1_9355001	0.10158934	-0.009903	0.00095691	0.99904309
SCM038563.1_9355002	0.11248446	0.00921755	0.00733293	0.99266708
SCM038563.1_9676253	0.38526091	0.39808239	7.52E-08	7.52E-08
SCM038563.1_10084943	0.49583301	0.36580926	0.00036132	0.00036132
SCM038563.1_13922709	0.45272855	0.40400022	1.63E-07	1.63E-07
SCM038563.1_14270053	0.26916791	0.44859747	0.00085476	0.00085476
SCM038563.1_14315893	0.50424904	0.31233448	0.00541662	0.00541662
SCM038563.1_17491680	0.49554407	-0.0278553	3.45E-06	0.99999655
SCM038563.1_34416153	0.39341499	0.31216076	0.0043725	0.0043725
SCM038563.1_36227223	0.36067232	0.33483685	0.00356404	0.00356404
SCM038564.1_728334	0.3315422	0.34808235	0.00219566	0.00219566
SCM038564.1_750141	0.38913306	0.35228257	0.00047327	0.00047327
SCM038564.1_767353	0.10809592	0.00653089	0.00619949	0.99380051
SCM038564.1_767362	0.10407625	-0.0073229	0.0013014	0.9986986
SCM038564.1_767364	0.07997658	-0.0081767	0.00190173	0.99809827
SCM038564.1_767366	0.04770285	-0.0105325	0.00902959	0.99097041
SCM038564.1_767368	0.06404284	0.00030896	0.00939902	0.99060098
SCM038564.1_767372	0.08428132	-0.0086031	0.00165751	0.99834249
SCM038564.1_767375	0.05962336	-0.0044906	0.00695549	0.99304451
SCM038564.1_767385	0.05132386	-0.0081793	0.00819467	0.99180533
SCM038564.1_767388	0.10083487	-0.0221115	0.00012933	0.99987067
SCM038564.1_767390	0.09480483	-0.0173376	0.00033908	0.99966092
SCM038564.1_767396	0.06395551	-0.019364	0.0007171	0.9992829
SCM038564.1_767400	0.10848393	-0.0114782	0.00064761	0.99935239
SCM038564.1_767403	0.09201062	0.00019092	0.00412731	0.99587269
SCM038564.1_793137	0.4806006	-0.031584	1.58E-06	0.99999842
SCM038564.1_3084758	0.36370226	0.47832815	1.10E-22	1.10E-22
SCM038564.1_3090230	0.11749113	-0.0008186	0.00231404	0.99768597
SCM038564.1_3090233	0.12890564	0.00401705	0.00374823	0.99625177
SCM038564.1_3090236	0.09756425	-0.0150492	0.00047252	0.99952749
SCM038564.1_3090239	0.10122267	-0.0132197	0.00058856	0.99941144
SCM038564.1_3090243	0.06869831	-0.0045496	0.00448929	0.99551071

SCM038564.1_3090244	0.08937269	-0.0040357	0.00264707	0.99735293
SCM038564.1_3090247	0.10136677	-0.0025071	0.00255663	0.99744337
SCM038564.1_3090250	0.12591895	-0.0047383	0.00135774	0.99864226
SCM038564.1_3090253	0.12142814	-0.0091828	0.00075972	0.99924028
SCM038564.1_3090259	0.08943391	-0.0055958	0.0021688	0.9978312
SCM038564.1_3090261	0.14324092	0.00318622	0.00298913	0.99701087
SCM038564.1_3090263	0.09316679	7.10E-05	0.00399406	0.99600594
SCM038564.1_3090270	0.09853126	0.00906319	0.00933992	0.99066008
SCM038564.1_3090278	0.06022548	-0.0048516	0.00645882	0.99354118
SCM038564.1_3090280	0.09914038	0.00374555	0.00541266	0.99458734
SCM038564.1_3090286	0.11767795	-0.0049372	0.00137761	0.99862239
SCM038564.1_7513912	0.43535301	0.01776706	0.00410071	0.99589929
SCM038564.1_15447434	0.1067143	0.0028766	0.00431703	0.99568297
SCM038564.1_15447435	0.07669734	0.00464344	0.00913457	0.99086543
SCM038564.1_15447436	0.05466073	-0.0135294	0.00318362	0.99681638
SCM038564.1_15447462	0.10563693	-0.0062459	0.00145827	0.99854173
SCM038564.1_15447467	0.06289024	-0.0110144	0.00260555	0.99739445
SCM038564.1_15447471	0.29225003	0.41065838	0.00035327	0.00035327
SCM038564.1_17608375	0.31996829	0.3789695	0.00024044	0.00024044
SCM038564.1_17651688	0.32258946	0.37305101	0.000495	0.000495
SCM038564.1_23764602	0.39931129	0.41232266	2.73E-10	2.73E-10
SCM038564.1_23764752	0.37368549	0.3781714	7.90E-05	7.90E-05
SCM038564.1_23908012	0.33628015	0.49897005	1.33E-29	1.33E-29
SCM038564.1_28099934	0.46061031	0.01214514	0.00233524	0.99766476
SCM038564.1_29583230	0.30099503	0.49050379	4.46E-21	4.46E-21
SCM038564.1_29583487	0.4228797	0.41886093	1.69E-18	1.69E-18
SCM038564.1_29583789	0.3469849	0.31461981	0.00827212	0.00827212
SCM038564.1_29583793	0.3469849	0.31461981	0.00827212	0.00827212
SCM038564.1_29583794	0.3469849	0.31461981	0.00827212	0.00827212
SCM038564.1_29585469	0.41066476	0.36843314	1.84E-05	1.84E-05
SCM038564.1_29620393	0.36999847	0.32188217	0.00472745	0.00472745
SCM038565.1_318091	0.4524395	0.38812084	8.43E-06	8.43E-06
SCM038565.1_2034350	0.22251727	0.01930886	0.0065365	0.9934635
SCM038565.1_4038311	0.44512558	0.38139627	2.02E-05	2.02E-05
SCM038565.1_5821104	0.5000869	-0.0348049	5.26E-07	0.99999947
SCM038565.1_5821122	0.5000869	-0.0348049	5.26E-07	0.99999947
SCM038565.1_5821127	0.5000869	-0.0348049	5.26E-07	0.99999947

SCM038565.1_5821129	0.5000869	-0.0348049	5.26E-07	0.99999947
SCM038565.1_5821134	0.5000869	-0.0348049	5.26E-07	0.99999947
SCM038565.1_8119241	0.43872028	0.37991186	1.08E-05	1.08E-05
SCM038565.1_8119287	0.43872028	0.37991186	1.08E-05	1.08E-05
SCM038565.1_8119458	0.41898098	0.41593937	8.54E-18	8.54E-18
SCM038565.1_10635212	0.42590113	0.34274872	7.69E-05	7.69E-05
SCM038565.1_15302885	0.46302544	0.34979678	0.00077657	0.00077657
SCM038565.1_16192770	0.44602727	0.02131957	0.00518351	0.99481649
SCM038565.1_21013787	0.49999954	-0.0340153	6.55E-07	0.99999935
SCM038565.1_33155383	0.12703834	0.0010101	0.00270769	0.99729231
SCM038565.1_33155401	0.05547882	-0.0066301	0.00708725	0.99291275
SCM038565.1_33155417	0.25411589	-0.0121597	4.23E-05	0.99995773
SCM038565.1_33155418	0.04713587	-0.0171262	0.00430231	0.99569769
SCM038565.1_33155421	0.13077375	-0.0025757	0.00175194	0.99824806
SCM038565.1_34603440	0.29655161	0.35894937	0.00183854	0.00183854
SCM038565.1_34603721	0.30058051	0.32052041	0.00497592	0.00497592
SCM038565.1_34603753	0.30058051	0.32052041	0.00497592	0.00497592
SCM038565.1_36217332	0.26301464	0.02552161	0.00925313	0.99074687
SCM038565.1_36217340	0.26301464	0.02552161	0.00925313	0.99074687
SCM038565.1_42731520	0.07594397	-0.0101576	0.00158137	0.99841863
SCM038565.1_42731523	0.20086747	-0.0009759	0.00116417	0.99883583
SCM038565.1_42731524	0.13488052	-0.0090408	0.00073738	0.99926262
SCM038565.1_42731525	0.10194599	-0.0079387	0.00125133	0.99874867
SCM038565.1_42731530	0.31149342	-0.0155072	4.50E-05	0.99995498
SCM038565.1_42731534	0.21833893	-0.0197185	3.09E-05	0.99996911
SCM038565.1_42731547	0.24608172	0.01705233	0.00411192	0.9958808
SCM038565.1_42731565	0.05616262	-0.007368	0.00618241	0.99381759
SCM038565.1_42731570	0.11010851	-0.0030122	0.0019711	0.9980289
SCM038565.1_42731571	0.1153104	-0.0122924	0.00048913	0.99951087
SCM038565.1_42731575	0.08389227	-0.0003358	0.00468098	0.99531902
SCM038565.1_42744171	0.15062648	-0.01094	0.00045697	0.99954303
SCM038565.1_42744172	0.27706272	-0.0049141	0.00018902	0.99981098
SCM038565.1_42744174	0.15844864	0.00312044	0.00257681	0.99742319
SCM038565.1_42744175	0.17239154	-0.0072034	0.00070245	0.99929755
SCM038565.1_42744176	0.15803401	-0.008154	0.00059888	0.99940112
SCM038565.1_42744178	0.21863817	0.01236586	0.00376459	0.99623541
SCM038565.1_42744180	0.40494035	0.00375206	0.00168374	0.99831626

SCM038565.1_42744181	0.28324811	-0.012739	4.79E-05	0.99995207
SCM038565.1_42744183	0.24355395	-0.0081414	0.00012598	0.99987402
SCM038565.1_42744185	0.11657318	-0.0090637	0.00078463	0.99921537
SCM038565.1_43549094	0.07277113	-0.0109648	0.00161481	0.99838519
SCM038565.1_45159548	0.05129735	-0.0145969	0.00374039	0.99625961
SCM038565.1_45268659	0.09621068	-0.0116995	0.00081248	0.99918752
SCM038565.1_45268660	0.07624163	-0.0086268	0.00194131	0.99805869
SCM038565.1_45268664	0.05165703	-0.0073638	0.00872231	0.99127769
SCM038565.1_45268668	0.11923953	-0.0054104	0.00128572	0.99871428
SCM038565.1_45268670	0.06373083	0.00030898	0.00952162	0.99047838
SCM038565.1_45268672	0.09224866	-0.0135295	0.00065805	0.99934195
SCM038565.1_45268674	0.10826584	-0.0092654	0.00090082	0.99909919
SCM038565.1_45268675	0.1327559	0.00141445	0.00276217	0.99723783
SCM038565.1_45268683	0.04323017	-0.0218079	0.004047	0.995953
SCM038565.1_45268685	0.09628792	0.00167781	0.00453373	0.99546627
SCM038565.1_45268688	0.05133457	-0.0075888	0.0087471	0.9912529
SCM038565.1_45268694	0.07595945	0.00292618	0.00777703	0.99222298
SCM038565.1_45268696	0.06813078	-0.0079709	0.00302713	0.99697287
SCM038565.1_45268699	0.1345564	0.00845872	0.00570917	0.99429083
SCM038565.1_45268702	0.06782712	-9.63E-05	0.0076769	0.9923231
SCM038565.1_45268704	0.07588946	-0.0166366	0.00059391	0.99940609
SCM038565.1_45268706	0.1087952	-0.0128607	0.00051964	0.99948036
SCM038565.1_45268715	0.08058887	-0.0077257	0.00200138	0.99799862
SCM038566.1_389268	0.20052493	0.00947265	0.00377167	0.99622833
SCM038566.1_2143144	0.17847554	0.01496588	0.00764666	0.99235334
SCM038566.1_2236137	0.44878923	0.36451858	0.00021397	0.00021397
SCM038566.1_2535505	0.42699632	0.33599772	0.00024765	0.00024765
SCM038566.1_5349943	0.40195378	0.31234746	0.00371117	0.00371117
SCM038566.1_7327228	0.30195906	0.01197631	0.00261921	0.9973808
SCM038566.1_8869293	0.41461437	0.29172491	0.0082905	0.0082905
SCM038566.1_10721239	0.39522302	0.39939511	3.92E-08	3.92E-08
SCM038566.1_19435406	0.10144721	0.69149834	0.0008188	0.0008188
SCM038566.1_28084168	0.41159288	0.32774268	0.00095557	0.00095557
SCM038566.1_28617095	0.3572878	0.40728826	6.59E-07	6.59E-07
SCM038566.1_28617166	0.36099691	0.41502441	5.11E-08	5.11E-08
SCM038566.1_30111229	0.27871353	0.34558023	0.00507459	0.00507459
SCM038566.1_30827708	0.1500774	-0.0110944	0.00045135	0.99954865

SCM038566.1_30827722	0.20816785	-0.0056794	0.00054992	0.99945008
SCM038566.1_30827723	0.13938105	-0.0240562	5.59E-05	0.99994413
SCM038566.1_30827735	0.18336412	-0.0088042	0.00050516	0.99949484
SCM038566.1_30827742	0.17563826	-0.0092744	0.00051171	0.99948829
SCM038566.1_30827749	0.12382472	0.01266795	0.00916396	0.99083604
SCM038566.1_30827750	0.08460549	-0.0048664	0.0026832	0.9973168
SCM038566.1_30827751	0.06836902	-0.0039961	0.00486349	0.99513651
SCM038566.1_30827753	0.13230986	-0.00775	0.00089621	0.99910379
SCM038566.1_30827756	0.15018428	-0.0013137	0.00169034	0.99830966
SCM038566.1_30827759	0.15488142	0.0113569	0.00624317	0.99375683
SCM038566.1_30827760	0.16107126	0.01691154	0.00998221	0.99001779
SCM038566.1_30827763	0.19002655	0.01627182	0.00772855	0.99227145
SCM038566.1_31436467	0.19080206	0.00533826	0.0027328	0.9972672
SCM038566.1_31436475	0.19710887	-0.0062555	0.00057354	0.99942646
SCM038566.1_31436476	0.18952245	-0.0146045	0.00017024	0.99982976
SCM038566.1_31436482	0.21015647	0.01662206	0.00659454	0.99340546
SCM038566.1_31436484	0.06522356	-0.0038475	0.00567361	0.99432639
SCM038566.1_31436489	0.13682497	-0.007961	0.00084002	0.99915998
SCM038566.1_31436497	0.21700768	0.00076621	0.00106637	0.99893363
SCM038566.1_31436498	0.20094052	-0.010651	0.00028086	0.99971914
SCM038566.1_31436507	0.18697358	0.01726881	0.00874816	0.99125185
SCM038566.1_31436513	0.24439956	-0.0091899	0.00010235	0.99989765
SCM038566.1_31436514	0.17162218	-0.0247436	3.08E-05	0.99996919
SCM038566.1_31436555	0.22659602	0.0169589	0.00496403	0.99503597
SCM038566.1_31436557	0.17361491	0.0093128	0.00476619	0.99523381
SCM038566.1_31436558	0.13444006	-0.0007847	0.0021212	0.9978788
SCM038566.1_31436563	0.18760004	-0.0058869	0.00072697	0.99927303
SCM038566.1_31436574	0.17365505	-0.0088379	0.0005518	0.9994482
SCM038566.1_31436579	0.14122413	-0.003079	0.00147423	0.99852577
SCM038566.1_31436582	0.24832739	-0.0032834	0.00025991	0.99974009
SCM038566.1_31436585	0.27380402	-0.0190531	8.88E-06	0.99999112
SCM038566.1_31436587	0.1027156	0.00327726	0.00485095	0.99514905
SCM038566.1_31436596	0.21931516	0.00504292	0.00165784	0.99834216
SCM038566.1_31436601	0.06083998	-0.0046577	0.0063672	0.9936328
SCM038566.1_31436603	0.27308752	-0.0217696	4.36E-06	0.99999564
SCM038566.1_31454454	0.26399316	0.00466263	0.00069099	0.99930901
SCM038566.1_31454457	0.11395152	0.00494934	0.00461256	0.99538744

SCM038566.1_31454469	0.06872453	0.00051899	0.00789635	0.99210365
SCM038566.1_31454470	0.17354152	0.00503267	0.00311597	0.99688403
SCM038566.1_31454479	0.19280642	-0.0057131	0.00064946	0.99935054
SCM038566.1_31454488	0.0774629	0.00298233	0.00757054	0.99242946
SCM038566.1_31454492	0.1460628	-0.0043788	0.00120399	0.99879601
SCM038566.1_31454495	0.2450745	0.00961193	0.0017523	0.99824771
SCM038566.1_31454504	0.26310826	-0.0017546	0.00022375	0.99977625
SCM038566.1_31454507	0.25795819	-0.0233853	2.40E-06	0.9999976
SCM038566.1_31454508	0.26839771	-0.0092041	6.32E-05	0.99993676
SCM038566.1_31454536	0.17764692	-0.0107274	0.00040261	0.99959739
SCM038566.1_31454538	0.24549882	-0.0054632	0.00019207	0.99980793
SCM038566.1_31454543	0.12334645	-0.0072198	0.0009841	0.9990159
SCM038566.1_31454559	0.31836187	-0.0136234	7.40E-05	0.99992595
SCM038566.1_31454561	0.26169929	-0.0033546	0.00017052	0.99982948
SCM038566.1_31454569	0.24287221	-0.0052936	0.00020868	0.99979132
SCM038566.1_31454570	0.09727889	-0.0045417	0.0021344	0.9978656
SCM038566.1_31454586	0.07372494	0.00345069	0.00876863	0.99123137
SCM038566.1_31454589	0.23594353	0.00623643	0.00134358	0.99865642
SCM038566.1_31454591	0.3147848	-0.0105133	0.00012732	0.99987268
SCM038566.1_31472575	0.06577729	-0.0006598	0.00783175	0.99216825
SCM038566.1_31472591	0.17324485	-0.0071085	0.00071022	0.99928978
SCM038566.1_31472595	0.18000093	0.00688191	0.00362956	0.99637044
SCM038566.1_31472605	0.12588624	-0.0175925	0.0001992	0.9998008
SCM038566.1_31472607	0.17446754	-0.0010848	0.0015591	0.9984409
SCM038566.1_31472618	0.29483722	-0.0010005	0.00045906	0.99954094
SCM038566.1_31472622	0.22732755	0.01567736	0.00434392	0.99565608
SCM038566.1_31472628	0.20538396	-0.0018496	0.00098685	0.99901315
SCM038566.1_31815553	0.36589099	0.31362498	0.00706228	0.00706228
SCM038566.1_33403166	0.48421218	0.02786609	0.00762683	0.99237317
SCM038566.1_35740412	0.49218151	-0.0256491	6.05E-06	0.99999395
SCM038566.1_37306234	0.31885086	0.32746285	0.00424383	0.00424383
SCM038566.1_38550868	0.46656193	0.00440705	0.00098587	0.99901413
SCM038566.1_39014215	0.46816226	0.29816704	0.0060835	0.0060835
SCM038567.1_2409662	0.38655171	0.36846976	7.99E-05	7.99E-05
SCM038567.1_2409879	0.39362369	0.3468126	0.00062716	0.00062716
SCM038567.1_3371062	0.37248348	0.33040102	0.00297776	0.00297776
SCM038567.1_4402985	0.39589133	0.45345925	7.05E-20	7.05E-20

SCM038567.1_4402986	0.39589133	0.45345925	7.05E-20	7.05E-20
SCM038567.1_5406366	0.2707662	0.41774239	0.00107508	0.00107508
SCM038567.1_5406376	0.2707662	0.41774239	0.00107508	0.00107508
SCM038567.1_5957920	0.41110527	0.46265991	2.98E-23	2.98E-23
SCM038567.1_6472234	0.49503302	0.37027088	0.00021906	0.00021906
SCM038567.1_8218733	0.49631433	0.42738007	3.41E-11	3.41E-11
SCM038567.1_8218947	0.39652914	0.38835374	1.01E-06	1.01E-06
SCM038567.1_8218951	0.43043467	0.5197845	2.21E-60	2.21E-60
SCM038567.1_10483806	0.27225775	0.32870073	0.00815016	0.00815016
SCM038567.1_12541907	0.46835917	0.3458681	0.00091503	0.00091503
SCM038567.1_12679808	0.47426473	0.36944372	0.00017483	0.00017483
SCM038567.1_13020929	0.45336224	0.36668545	0.00020633	0.00020633
SCM038567.1_14074848	0.4108267	0.4636868	1.50E-23	1.50E-23
SCM038567.1_14075133	0.41456159	0.51022389	4.19E-42	4.19E-42
SCM038567.1_14075168	0.41456159	0.51022389	4.19E-42	4.19E-42
SCM038567.1_14108713	0.3017632	0.31544151	0.00662283	0.00662283
SCM038567.1_15004637	0.46155251	0.39576773	1.78E-06	1.78E-06
SCM038567.1_19782235	0.46806229	0.42639991	5.34E-11	5.34E-11
SCM038567.1_19782253	0.31954554	0.4891591	3.61E-26	3.61E-26
SCM038567.1_21901127	0.30146417	0.51119133	6.45E-28	6.45E-28
SCM038567.1_22789602	0.49073258	0.313824	0.00454639	0.00454639
SCM038567.1_23491356	0.4263504	0.35597502	3.91E-06	3.91E-06
SCM038567.1_24193535	0.38907954	0.35278077	0.00045523	0.00045523
SCM038567.1_24503418	0.42285339	0.39084163	1.02E-11	1.02E-11
SCM038567.1_24727605	0.47531171	0.29168508	0.00847224	0.00847224
SCM038567.1_27852916	0.42537776	0.41880695	1.97E-18	1.97E-18
SCM038567.1_27916799	0.43343748	0.45223662	2.40E-22	2.40E-22
SCM038567.1_27916808	0.43343748	0.45223662	2.40E-22	2.40E-22
SCM038568.1_14287556	0.13168252	0.01251631	0.00856353	0.99143647
SCM038568.1_18306326	0.3816825	0.38817405	1.44E-06	1.44E-06
SCM038568.1_18306333	0.3816825	0.38817405	1.44E-06	1.44E-06
SCM038568.1_19557030	0.43637488	-0.0060221	0.00042125	0.99957875
SCM038568.1_19557034	0.43637488	-0.0060221	0.00042125	0.99957875
SCM038568.1_20386509	0.49777682	0.02894542	0.0078434	0.9921566
SCM038568.1_23394924	0.50661879	0.30776374	0.00640293	0.00640293
SCM038568.1_25745068	0.47971981	0.02744995	0.00752057	0.99247943
SCM038568.1_28769652	0.43991141	0.35674495	0.00018207	0.00018207

SCM038568.1_28769667	0.43991141	0.35674495	0.00018207	0.00018207
SCM038568.1_30178327	0.51718669	0.32604864	0.0039681	0.0039681
SCM038568.1_30780319	0.42267088	0.45030741	1.25E-28	1.25E-28
SCM038568.1_30780395	0.435101	0.43070201	4.09E-16	4.09E-16
SCM038568.1_32736164	0.49849351	-0.0303374	1.78E-06	0.99999822
SCM038568.1_32736166	0.49669994	-0.0286753	2.78E-06	0.99999722
SCM038568.1_32736168	0.49853505	-0.029038	2.45E-06	0.99999755
SCM038568.1_32736170	0.29305419	0.01226785	0.00260166	0.99739834
SCM038568.1_33521795	0.16911635	-0.000539	0.00169489	0.99830511
SCM038568.1_33521796	0.19141295	0.01204629	0.00523707	0.99476293
SCM038568.1_33521805	0.19980288	0.00907349	0.00364034	0.99635966
SCM038568.1_33521847	0.25346161	-0.0058592	0.00014596	0.99985404
SCM038568.1_33521848	0.13904541	-0.0026403	0.00160801	0.99839199
SCM038568.1_33535937	0.09752827	0.00903422	0.00946161	0.99053839
SCM038568.1_33535979	0.12722507	-0.004577	0.00137913	0.99862087
SCM038568.1_33535980	0.06404317	-0.0034948	0.00624455	0.99375545
SCM038568.1_33535991	0.05155876	-0.0209907	0.00144563	0.99855437
SCM038569.1_1383076	0.07556994	-0.0049045	0.00319882	0.99680118
SCM038569.1_1383084	0.07762993	0.00574815	0.00998322	0.99001678
SCM038569.1_1383096	0.07194776	-0.0206908	0.00036696	0.99963304
SCM038569.1_1383104	0.23323565	-0.020997	1.43E-05	0.99998572
SCM038569.1_1383118	0.21609881	0.00330106	0.00150948	0.99849052
SCM038569.1_1383119	0.07318528	0.0005719	0.00662567	0.99337433
SCM038569.1_1383120	0.0843248	0.00272852	0.00648458	0.99351542
SCM038569.1_1383121	0.26953941	-0.0085125	7.70E-05	0.99992305
SCM038569.1_1383127	0.18020752	0.01608653	0.00833616	0.99166384
SCM038569.1_1383131	0.05007944	-0.0120373	0.00575689	0.99424311
SCM038569.1_1733188	0.29939413	0.34445665	0.00186655	0.00186655
SCM038569.1_2874536	0.21810621	-0.0049053	0.00046184	0.99953816
SCM038569.1_2874537	0.11384426	0.00686345	0.00566598	0.99433403
SCM038569.1_5050946	0.4330643	0.41817104	9.31E-14	9.31E-14
SCM038569.1_5348158	0.1891923	0.45925999	0.00169339	0.00169339
SCM038569.1_5490259	0.40664985	0.29416069	0.00818484	0.00818484
SCM038569.1_5834569	0.08182371	-0.003725	0.00326678	0.99673322
SCM038569.1_7410627	0.30774015	0.33117848	0.0030654	0.0030654
SCM038569.1_7410629	0.30774015	0.33117848	0.0030654	0.0030654
SCM038569.1_7410635	0.30774015	0.33117848	0.0030654	0.0030654

SCM038569.1_8850083	0.49695915	0.3502431	0.00118792	0.00118792
SCM038569.1_8850094	0.49695915	0.3502431	0.00118792	0.00118792
SCM038569.1_10754070	0.45932845	0.41456057	5.89E-09	5.89E-09
SCM038569.1_15889986	0.50650446	0.33772972	0.00227105	0.00227105
SCM038569.1_15889992	0.50650446	0.33772972	0.00227105	0.00227105
SCM038569.1_32960147	0.42395794	0.3589722	1.66E-06	1.66E-06
SCM038569.1_33412336	0.36763764	0.32327365	0.00482443	0.00482443
SCM038569.1_33747804	0.09259651	0.00063006	0.00429806	0.99570194
SCM038569.1_33766411	0.04527232	-0.0155444	0.00660036	0.99339964
SCM038569.1_33766429	0.04527232	-0.0155444	0.00660036	0.99339964
SCM038569.1_33823404	0.34336445	-0.009261	0.00017547	0.99982453
SCM038569.1_33823416	0.20339167	0.01384431	0.00556673	0.99443327
SCM038569.1_33823425	0.09227737	0.00405997	0.0062732	0.9937268
SCM038569.1_33823444	0.12494633	-0.0233397	6.83E-05	0.99993168
SCM038569.1_33894884	0.25895906	0.00043491	0.00036849	0.99963151
SCM038569.1_33894886	0.21353873	0.00359903	0.00167622	0.99832378
SCM038569.1_33894892	0.10691491	-0.0015884	0.00256119	0.99743881
SCM038569.1_33894894	0.11572216	-0.0251486	4.92E-05	0.99995076
SCM038569.1_33894895	0.10065792	-0.0005764	0.00326149	0.99673851
SCM038569.1_33894896	0.05579522	-0.0054629	0.00790731	0.99209269
SCM038569.1_33894898	0.27454317	0.02057785	0.00622609	0.99377391
SCM038569.1_33894900	0.0862117	-0.0165238	0.00047892	0.99952108
SCM038569.1_33894906	0.14700299	-0.0121244	0.00040515	0.99959485
SCM038569.1_33894911	0.15179901	-0.0014916	0.00161773	0.99838227
SCM038569.1_33894913	0.08807903	0.0023671	0.00572315	0.99427685
SCM038569.1_33894927	0.12519477	-0.0148545	0.0003148	0.9996852
SCM038569.1_33894930	0.06803141	-0.0227616	0.0003206	0.9996794
SCM038569.1_33894940	0.27716181	-0.0197064	8.60E-06	0.9999914
SCM038569.1_33894943	0.13680051	-0.0129496	0.00040905	0.99959095
SCM038569.1_33916348	0.1155367	0.00694135	0.00560706	0.99439294
SCM038569.1_33916370	0.46861308	-0.0012254	0.00048555	0.99951445
SCM038569.1_33916371	0.1155367	0.00694135	0.00560706	0.99439294
SCM038569.1_33916552	0.45880238	0.0062693	0.00138678	0.99861322
SCM038569.1_33916559	0.45880238	0.0062693	0.00138678	0.99861322
SCM038569.1_33916560	0.45880238	0.0062693	0.00138678	0.99861322
SCM038569.1_33916596	0.45880238	0.0062693	0.00138678	0.99861322
SCM038569.1_33916605	0.47402612	0.00569923	0.00104864	0.99895136

SCM038569.1_35644660	0.26828655	0.33542238	0.00809899	0.00809899
SCM038569.1_35793416	0.4257038	-0.006671	0.00046092	0.99953908

Anexo 3.7. Lista de *loci* atípicos de individuos silvestres de papaya de la península de Yucatán asociados a variables temperatura y precipitación detectados con LFMM. * indica que el SNP muestra asociación con una o más variables. Nombre del *loci* subrayado, asociado a dos variables; nombre del *Locí* en negritas, asociado a más de tres variables.

Nombre del <i>loci</i>	Ch	Position	Zscore	-log₁₀(p-value)	Bio1	Bio2	Bio7	Bio13	Bio14	Bio15
SCM038561.1_279430	1	279430	3.60809	3.51081		*				
SCM038561.1_279443	1	279443	3.61489	3.52219		*				
SCM038561.1_279651	1	279651	4.34659	4.85927		*				
SCM038561.1_358984	1	358984	6.46917	10.0064				*		
SCM038561.1_359194	1	359194	3.75528	3.76158				*		
SCM038561.1_515005	1	515005	4.12454	4.43007						*
SCM038561.1_3013222	1	3013222	3.31199	3.03322	*					
SCM038561.1_4126764	1	4126764	3.34338	3.08216					*	
SCM038561.1_12846103	1	12846103	4.51731	5.20322				*		
SCM038561.1_12846135	1	12846135	4.47885	5.12468				*		
SCM038561.1_12846362	1	12846362	3.64245	3.56855				*		
SCM038561.1_13851630	1	13851630	4.03501	4.2628						*
SCM038561.1_16694047	1	16694047	3.38961	3.15495					*	
SCM038561.1_21202799	1	21202799	5.8106	8.20587		*	*			*
SCM038561.1_23326521	1	23326521	4.28491	4.73798				*		
SCM038561.1_25150433	1	25150433	3.57899	3.46228				*		
SCM038561.1_25150434	1	25150434	3.69277	3.65398				*		
SCM038561.1_25150462	1	25150462	3.55998	3.43077				*		
SCM038561.1_27930113	1	27930113	4.32267	4.81204		*				
SCM038561.1_28444083	1	28444083	4.3176	4.80208					*	

SCM038561.1_29841960	1	29841960	3.91281	4.03987			*
SCM038561.1_30354002	1	30354002	5.03849	6.32863		*	
SCM038562.1_1304451	2	1304451	3.77604	3.79766		*	
SCM038562.1_6662351	2	6662351	3.33776	3.07337			*
SCM038562.1_12502362	2	12502362	3.69681	3.66089			*
SCM038562.1_12502363	2	12502363	3.8943	4.00664			*
SCM038562.1_12502368	2	12502368	3.78477	3.81291			*
SCM038562.1_12895887	2	12895887	3.95283	4.11221			*
SCM038562.1_12959511	2	12959511	3.35972	3.10779	*		
SCM038562.1_13125743	2	13125743	3.72549	3.71011	*		
SCM038562.1_14175393	2	14175393	3.33797	3.0737			*
SCM038562.1_14211085	2	14211085	3.321	3.04723			*
SCM038562.1_14211514	2	14211514	3.7395	3.73427			*
SCM038562.1_15722503	2	15722503	3.39412	3.16209			*
SCM038562.1_15723653	2	15723653	3.5067	3.34323			*
SCM038562.1_17006681	2	17006681	3.73809	3.73183			*
SCM038562.1_19336829	2	19336829	3.48548	3.30869			*
SCM038562.1_19337015	2	19337015	4.13853	4.45651			*
<u>SCM038562.1_19349986</u>	2	19349986	4.39703	4.95963	*	*	
SCM038562.1_20983756	2	20983756	3.3749	3.13169		*	
SCM038562.1_21297341	2	21297341	3.73705	3.73003			*
<u>SCM038562.1_23129245</u>	2	23129245	4.13965	4.45863			*
SCM038562.1_23291781	2	23291781	4.46937	5.10541			*
SCM038562.1_23839784	2	23839784	3.7832	3.81016			*
SCM038562.1_24389969	2	24389969	3.67604	3.62547		*	

SCM038562.1_26522579	2	26522579	4.94822	6.12556			*
<u>SCM038562.1_29637699</u>	2	29637699	4.68871	5.56077		*	*
SCM038562.1_30558526	2	30558526	4.13904	4.45747		*	
SCM038562.1_30599292	2	30599292	5.58158	7.62279		*	
SCM038562.1_30609800	2	30609800	4.04226	4.27624		*	
SCM038562.1_31073599	2	31073599	3.70462	3.67427		*	
<u>SCM038562.1_31681422</u>	2	31681422	4.33966	4.84556	*		*
SCM038562.1_32407164	2	32407164	5.93392	8.52902	*		
SCM038562.1_33399716	2	33399716	3.53937	3.39677		*	
SCM038562.1_33941479	2	33941479	3.53514	3.38981	*		
SCM038562.1_33941481	2	33941481	3.67976	3.6318	*		
SCM038562.1_34149540	2	34149540	4.48457	5.13632		*	
SCM038562.1_35461087	2	35461087	4.27495	4.71856			*
SCM038562.1_35494814	2	35494814	4.21481	4.60208			*
SCM038562.1_36354273	2	36354273	3.61003	3.51404			*
SCM038562.1_36429188	2	36429188	4.22591	4.62347		*	
<u>SCM038563.1_652272</u>	3	652272	4.04822	4.28728	*		*
<u>SCM038563.1_652487</u>	3	652487	4.51348	5.19536	*		*
SCM038563.1_670765	3	670765	3.8777	3.97696		*	
SCM038563.1_5431452	3	5431452	3.52928	3.38019		*	
SCM038563.1_8791556	3	8791556	4.36247	4.89075			*
SCM038563.1_9676253	3	9676253	3.44254	3.23937		*	
SCM038563.1_10262265	3	10262265	3.34282	3.08127			*
<u>SCM038563.1_10311603</u>	3	10311603	3.81849	3.87203		*	*
SCM038563.1_12387534	3	12387534	3.72135	3.70298	*		

SCM038563.1_13129004	3	13129004	5.63204	7.74936					*
SCM038563.1_13129197	3	13129197	5.47362	7.35563					*
SCM038563.1_14270053	3	14270053	3.82569	3.88469					*
SCM038563.1_14315893	3	14315893	3.62768	3.54366	*				
<u>SCM038563.1_15324293</u>	3	15324293	6.32663	9.60107	*				*
<u>SCM038563.1_31565241</u>	3	31565241	4.36826	4.90226		*	*		
SCM038563.1_32761289	3	32761289	4.22508	4.62187					*
SCM038563.1_32761291	3	32761291	4.28112	4.73059					*
<u>SCM038563.1_33814063</u>	3	33814063	4.87814	5.97025			*	*	
SCM038563.1_36227223	3	36227223	3.42121	3.20522			*		
SCM038563.1_36982221	3	36982221	3.32617	3.05527	*				
SCM038563.1_36982483	3	36982483	5.18234	6.65932	*			*	
SCM038564.1_728334	3	728334	4.35302	4.87201			*		
SCM038564.1_750141	4	750141	3.74611	3.74569			*		
SCM038564.1_1399294	4	1399294	3.96348	4.13156	*				
SCM038564.1_1599959	4	1599959	5.08963	6.4452			*		
SCM038564.1_1954364	4	1954364	6.11329	9.01056		*	*	*	*
<u>SCM038564.1_2776522</u>	4	2776522	3.64849	3.57875	*				*
<u>SCM038564.1_3084758</u>	4	3084758	4.6941	5.57222			*		*
SCM038564.1_4108537	4	4108537	3.99461	4.18842	*			*	*
SCM038564.1_4677349	4	4677349	3.47795	3.29648					*
SCM038564.1_6433170	4	6433170	3.85493	3.93643					*
<u>SCM038564.1_7370480</u>	4	7370480	4.90329	6.02574	*			*	
SCM038564.1_7513912	4	7513912	4.12646	4.43368					*
SCM038564.1_8202966	4	8202966	3.87174	3.96633			*		

SCM038564.1_13670356	4	13670356	3.98072	4.16299		*	
SCM038564.1_13670398	4	13670398	3.92901	4.06906		*	
SCM038564.1_17608375	4	17608375	3.34059	3.0778		*	
SCM038564.1_17651688	4	17651688	3.44628	3.24537		*	
SCM038564.1_23444535	4	23444535	4.35621	4.87834			*
SCM038564.1_23444551	4	23444551	4.27946	4.72735			*
SCM038564.1_23444737	4	23444737	4.0063	4.20988			*
SCM038564.1_23764602	4	23764602	3.98159	4.16459		*	
SCM038564.1_23764752	4	23764752	3.93458	4.07914		*	
<u>SCM038564.1_23793417</u>	4	23793417	4.255	4.67975	*		*
SCM038564.1_23908012	4	23908012	4.49681	5.16126		*	
SCM038564.1_27782554	4	27782554	3.56272	3.43529	*		
SCM038564.1_27782768	4	27782768	3.74871	3.75021	*		
SCM038564.1_29583230	4	29583230	3.65153	3.58388		*	
<u>SCM038564.1_29583522</u>	4	29583522	3.95132	4.10947	*		*
SCM038564.1_29620393	4	29620393	4.66125	5.50266		*	
<u>SCM038564.1_31186795</u>	4	31186795	4.39528	4.95613	*		*
SCM038565.1_922717	4	922717	3.59104	3.48234		*	
SCM038565.1_922869	5	922869	4.84894	5.90615		*	
SCM038565.1_5325234	5	5325234	3.32927	3.06011	*		
SCM038565.1_5325236	5	5325236	3.34849	3.09015	*		
SCM038565.1_6435827	5	6435827	4.42153	5.00876			*
SCM038565.1_15836721	5	15836721	3.61048	3.5148			*
SCM038565.1_15836878	5	15836878	3.53061	3.38237			*
SCM038565.1_20834124	5	20834124	4.22387	4.61953		*	

SCM038565.1_22747291	5	22747291	5.76972	8.10017					*
SCM038565.1_31267570	5	31267570	3.42469	3.21077				*	
SCM038565.1_33533004	5	33533004	5.2677	6.85968	*			*	*
SCM038565.1_36000525	5	36000525	3.46262	3.27169				*	
<u>SCM038565.1_39218280</u>	5	39218280	4.96286	6.15825		*	*		
<u>SCM038565.1_39218301</u>	5	39218301	4.72992	5.64857		*	*		
<u>SCM038565.1_39218302</u>	5	39218302	4.62855	5.43386		*	*		
SCM038565.1_39586743	5	39586743	3.95959	4.12449				*	
SCM038565.1_39586933	5	39586933	3.7096	3.6828	*				
<u>SCM038565.1_42376118</u>	5	42376118	3.46481	3.27523		*	*		
<u>SCM038565.1_42657109</u>	5	42657109	5.53236	7.50039	*	*			
<u>SCM038565.1_44703602</u>	5	44703602	6.21113	9.27898				*	*
SCM038566.1_518481	6	518481	3.64812	3.57812		*			
SCM038566.1_518650	6	518650	4.49601	5.15963		*			*
SCM038566.1_518653	6	518653	4.66444	5.50941		*			
SCM038566.1_713704	6	713704	5.81676	8.22186		*	*		*
SCM038566.1_2516527	6	2516527	4.28792	4.74388				*	
<u>SCM038566.1_2516668</u>	6	2516668	3.80438	3.84722				*	*
SCM038566.1_4503038	6	4503038	3.40843	3.18483					*
SCM038566.1_5128710	6	5128710	3.57986	3.46372				*	
SCM038566.1_5128763	6	5128763	3.30153	3.01701				*	
SCM038566.1_5128850	6	5128850	3.32506	3.05354				*	
SCM038566.1_5349943	6	5349943	5.59639	7.65983					*
SCM038566.1_6258575	6	6258575	4.64097	5.45994	*				
SCM038566.1_8866914	6	8866914	3.29125	3.00111				*	

SCM038566.1_8869293	6	8869293	3.40521	3.17971			*	
SCM038566.1_8869467	6	8869467	3.35084	3.09384			*	
SCM038566.1_16129852	6	16129852	3.63277	3.55223			*	
<u>SCM038566.1_19435406</u>	6	19435406	4.52405	5.21705	*			*
SCM038566.1_30111229	6	30111229	3.61233	3.51791			*	
SCM038566.1_31815553	6	31815553	3.42164	3.2059			*	
SCM038566.1_34809512	6	34809512	4.22768	4.62687		*		
SCM038566.1_34809686	6	34809686	4.29057	4.74905		*		
SCM038566.1_37306234	6	37306234	3.32359	3.05126			*	
SCM038566.1_38144841	6	38144841	4.25725	4.68413				*
SCM038566.1_39014215	6	39014215	4.41518	4.99599	*	*		*
SCM038567.1_1182932	6	1182932	3.60167	3.50007			*	
SCM038567.1_1182933	7	1182933	3.49742	3.32811			*	
SCM038567.1_1182950	7	1182950	3.63628	3.55815			*	
SCM038567.1_1182954	7	1182954	3.59347	3.48639			*	
<u>SCM038567.1_3371062</u>	7	3371062	4.80439	5.80905	*			*
<u>SCM038567.1_4082400</u>	7	4082400	4.67989	5.54207		*		*
<u>SCM038567.1_4082577</u>	7	4082577	3.9465	4.10071		*		*
SCM038567.1_4402985	7	4402985	6.05211	8.84477				*
SCM038567.1_4402986	7	4402986	5.99691	8.69656				*
SCM038567.1_5406366	7	5406366	3.70401	3.67322			*	
SCM038567.1_5406376	7	5406376	3.68523	3.64112			*	
SCM038567.1_5957920	7	5957920	4.42465	5.01502			*	
SCM038567.1_5957930	7	5957930	3.50275	3.33679			*	
SCM038567.1_8218733	7	8218733	4.32171	4.81016	*			

<u>SCM038567.1_8218947</u>	7	8218947	4.34479	4.85571		*	*
<u>SCM038567.1_8218951</u>	7	8218951	4.13291	4.44588		*	*
SCM038567.1_10483806	7	10483806	5.80732	8.19735		*	
<u>SCM038567.1_14074848</u>	7	14074848	4.31756	4.80199		*	*
<u>SCM038567.1_14075133</u>	7	14075133	4.05687	4.30333		*	*
<u>SCM038567.1_14075168</u>	7	14075168	4.32223	4.81118		*	*
SCM038567.1_14108713	7	14108713	4.01866	4.23262		*	
SCM038567.1_19782235	7	19782235	5.46094	7.32457			*
SCM038567.1_19782253	7	19782253	4.90721	6.03441		*	
SCM038567.1_21901127	7	21901127	5.69637	7.91228		*	
SCM038567.1_24193535	7	24193535	3.44698	3.24651		*	
SCM038567.1_24371996	7	24371996	4.33913	4.84452		*	
SCM038567.1_24372029	7	24372029	4.17787	4.53127		*	
SCM038567.1_24372201	7	24372201	3.9836	4.16826		*	
SCM038567.1_24503418	7	24503418	4.32093	4.80862		*	
SCM038567.1_24727605	7	24727605	4.59776	5.36952		*	
SCM038567.1_28646759	7	28646759	4.70983	5.60568		*	
SCM038568.1_11046161	8	11046161	4.50931	5.18683		*	
SCM038568.1_11046170	8	11046170	3.33052	3.06207	*		
SCM038568.1_14499467	8	14499467	3.75593	3.76271			*
<u>SCM038568.1_17308223</u>	8	17308223	5.64757	7.78853		*	*
SCM038568.1_17308224	8	17308224	5.13207	6.54277	*	*	*
SCM038568.1_18306326	8	18306326	3.9492	4.10561			*
SCM038568.1_18306333	8	18306333	3.94761	4.10272			*
SCM038568.1_19536598	8	19536598	3.65009	3.58146		*	

SCM038568.1_19758712	8	19758712	6.16289	9.14613			*		
SCM038568.1_19925051	8	19925051	3.54057	3.39874			*		
SCM038568.1_20386370	8	20386370	4.14293	4.46484	*			*	*
<u>SCM038568.1_20386509</u>	8	20386509	4.26348	4.69623				*	*
SCM038568.1_22092390	8	22092390	4.15362	4.48512				*	
<u>SCM038568.1_22150388</u>	8	22150388	4.57774	5.32787	*			*	
<u>SCM038568.1_23394924</u>	8	23394924	6.65534	10.5488	*			*	
SCM038568.1_24371865	8	24371865	4.52616	5.22139			*		
SCM038568.1_24371889	8	24371889	4.15466	4.48709	*				
SCM038568.1_25887266	8	25887266	3.32737	3.05715					*
SCM038568.1_28031963	8	28031963	3.67377	3.62161			*		
SCM038568.1_28823672	8	28823672	3.79602	3.83257				*	
SCM038568.1_28856868	8	28856868	3.74479	3.74342			*		
SCM038568.1_30161243	8	30161243	3.79411	3.82922	*				
SCM038568.1_30178122	8	30178122	3.3402	3.07718	*				
<u>SCM038568.1_30780319</u>	8	30780319	4.90865	6.03761			*		*
<u>SCM038568.1_30780395</u>	8	30780395	4.30898	4.78513			*		*
SCM038568.1_30934510	8	30934510	3.99076	4.18136					*
SCM038568.1_32713553	8	32713553	3.73916	3.73367			*		
SCM038568.1_32736170	8	32736170	3.30596	3.02387					*
SCM038569.1_951758	8	951758	4.18317	4.5414			*		
SCM038569.1_951778	9	951778	4.22029	4.61263			*		
SCM038569.1_1514213	9	1514213	5.52774	7.48895			*		
SCM038569.1_2284587	9	2284587	3.36052	3.10904			*		
<u>SCM038569.1_2349083</u>	9	2349083	6.00094	8.70736			*	*	*

<u>SCM038569.1_2349206</u>	9	2349206	5.99888	8.70184	*	*	*
SCM038569.1_4258594	9	4258594	3.96443	4.13329	*		*
SCM038569.1_5352602	9	5352602	4.23647	4.64385		*	
<u>SCM038569.1_7410627</u>	9	7410627	3.99857	4.19569		*	*
<u>SCM038569.1_7410629</u>	9	7410629	3.93275	4.07583		*	*
<u>SCM038569.1_7410635</u>	9	7410635	3.84698	3.92234		*	*
SCM038569.1_7767285	9	7767285	4.56785	5.30737			*
SCM038569.1_8576666	9	8576666	3.87813	3.97773		*	
SCM038569.1_8850083	9	8850083	3.79659	3.83357	*		
SCM038569.1_8850094	9	8850094	3.71604	3.69385	*		
SCM038569.1_13920205	9	13920205	4.30539	4.77808			*
<u>SCM038569.1_32960147</u>	9	32960147	4.33834	4.84295	*	*	
SCM038569.1_33148152	9	33148152	5.3999	7.17602	*		
SCM038569.1_33766004	9	33766004	3.68698	3.6441		*	
SCM038569.1_34432130	9	34432130	3.83699	3.90466		*	
SCM038569.1_35644660	9	35644660	4.82752	5.85935			*

Bio1, temperatura media anual; Bio2, rango medio diario; Bio7, rango anual de temperatura; Bio13, precipitación del mes más húmedo; Bio14, precipitación del mes más seco; Bio15, estacionalidad de la precipitación.

