

**Informe final\* del Proyecto M065**  
**Diversidad de *Annona squamosa* L en huertos familiares mayas de la Península de Yucatán**

**Responsable:** M en C. José Salvador Flores Guido  
**Institución:** Universidad Autónoma de Yucatán  
Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia  
Departamento de Botánica  
**Dirección:** Km 15.5 Carretera Mérida-Xmatkuil s/n, Mérida, Yuc, 97100 , México  
**Correo electrónico:** [fguido@tunku.uady.mx](mailto:fguido@tunku.uady.mx)  
**Teléfono/Fax:** Tel: 01(99)46 0333 Tel/Fax: 01(99)46 0332  
**Fecha de inicio:** Junio 30, 1997  
**Fecha de término:** Abril 14, 2000  
**Principales resultados:** Informe final  
**Forma de citar\*\* el informe final y otros resultados:** Flores Guido J. C., 2000. Diversidad de *Annona squamosa* L en huertos familiares mayas de la Península de Yucatán Universidad Autónoma de Yucatán. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. **Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. M065.** México D. F.

**Resumen:**

Proyecto financiado parcialmente con recursos de la Fundación MacArthur Uno de los problemas ambientales a los que se enfrenta la humanidad es la pérdida de diversidad genética, esto no es exclusivo en especies silvestres, sino también en especies cultivadas, debido principalmente a la adopción de cultivos uniformes en áreas muy extensas en sustitución de las variedades indígenas. Las múltiples razas locales son potencialmente útiles en programa de mejoramiento de cultivo, es necesario instrumentar planes de conservación de dichas variedades, pero solo la conservación de éstas en sus propios sistemas de cultivo sería efectiva, ya que de esta manera se permite que continúe la evolución del reservorio genético del cultivo en cuestión. De los agroecosistemas considerados entre los más diversificados y productivos de trópicos y subtropicos, son los huertos familiares. Se piensa que son sitios de domesticación de especies. Las condiciones de domesticación permiten un rango muy amplio de variación, ya que la presión selectiva, ejercida por el hombre ha sido muy fuerte y en ocasiones en diversas direcciones. Existen diversos trabajos que describen la diversidad de los huertos familiares en todo el mundo, sin embargo falta conocimiento a cerca de la diversidad intraespecífica de los mismos. Los huertos familiares de Yucatán son sistemas con gran riqueza de especies, superando el ciento en muchos de ellos, entre las especies frutícolas cultivadas, destacan por su frecuencia los árboles del género *Annona*. Son seis las especies de este género que se cultivan en los huertos Mayas de Yucatán, en especial *Annona squamosa*, que además de consumir sus frutos, la gente de la península la utilizan como medicina. Se propone el estudio de la diversidad intraespecífica de *Annona squamosa* en los huertos familiares de diez comunidades de cinco regiones socioeconómicas en la Península de Yucatán. El estudio se realizará a través del análisis de isoenzimas en hojas, obteniendo la diversidad en cada comunidad, entre comunidades de una misma región y entre regiones. Los resultados que se obtengan permitirán sugerir planes de manejo de *Annona squamosa* en los huertos familiares.

- 
- \* El presente documento no necesariamente contiene los principales resultados del proyecto correspondiente o la descripción de los mismos. Los proyectos apoyados por la CONABIO así como información adicional sobre ellos, pueden consultarse en [www.conabio.gob.mx](http://www.conabio.gob.mx)
  - \*\* El usuario tiene la obligación, de conformidad con el artículo 57 de la LFDA, de citar a los autores de obras individuales, así como a los compiladores. De manera que deberán citarse todos los responsables de los proyectos, que proveyeron datos, así como a la CONABIO como depositaria, compiladora y proveedora de la información. En su caso, el usuario deberá obtener del proveedor la información complementaria sobre la autoría específica de los datos.

**DIVERSIDAD GENÉTICA DE ANNONA SQUAMOSA L.  
EN HUERTOS FAMILIARES MAYAS DE YUCATÁN**  
INFORME TECNICO FINAL M065  
Dr. José Salvador Flores  
Biól. Carmen Salazar Gómez Varela  
Dr. Fabián Vargas Mendoza

**AGOSTO 1999**

## **CONTENIDO**

INTRODUCCIÓN	1
MATERIALES Y METODOS	2
RESULTADOS	3
DISCUSIÓN	9
CONCLUSIONES	10
BIBLIOGRAFÍA	10

## INTRODUCCIÓN

Uno de los problemas ambientales más graves a que se enfrenta la humanidad, es la pérdida de diversidad genética (Solbrig 1991; Cunningham 1994). Este problema es especialmente preocupante en los lugares donde dicha diversidad es mayor, (Aguinagalde *et al.* 1991) como en América Central y el sur de México (Vavilov 1992; Harlan 1975).

La variación genética total contenida dentro de una especie es el resultado de la acción conjunta de la mutación, migración, selección natural y deriva génica sobre las características de la planta, el tamaño de las poblaciones, los sistemas de apareamiento y los mecanismos de dispersión (Loveless y Hamrick 1984, Hamrick 1987, Hamrick y Godt 1990).

El problema no es exclusivo de especies silvestres, es un problema que se presenta en las especies cultivadas, debido principalmente a la adopción de cultivos uniformes de alto rendimiento en áreas muy extensas en sustitución de las variedades indígenas (Harlan 1975; Brush 1991; Cunningham 1994; Altieri y Merrick 1988). Para resolver este problema se han propuesto dos vías, la conservación *ex situ* en bancos de germoplasma (Williams 1988) y jardines botánicos (Ashton 1988) o *in situ*, conservando los sistemas agrícolas donde dichas especies y razas locales (poblaciones de mezclas de líneas genéticas adaptadas a la región donde se desarrollan) han sido seleccionadas y continúan cultivándose (Altieri y Merrick 1988).

Esta forma de conservación se considera la mejor por permitir que las plantas puedan continuar sus procesos evolutivos (Cunningham 1994) y por que no se extraen de su contexto ecológico-cultural (Altieri y Merrick 1988) es decir, de los sistemas modificados por el hombre. De hecho la única manera eficiente para conservar el germoplasma de dichos cultivares es la conservación de los agroecosistemas tradicionales.

De los agroecosistemas considerados entre los más diversificados y productivos de los trópicos y subtrópicos son los huertos familiares (González Bernaldez 1991; Fernández y Nair 1986 citado por Herrera Castro 1986) Se piensa (Herrera Castro 1992) que fueron sitios donde se domesticaron o semidomesticaron plantas y animales y que incluso este proceso se sigue llevando a cabo. en ocasiones, el resultado de este proceso es una gran variación genética de los organismos seleccionados para su domesticación (Hawkes 1983; Rindos 1984; Schwanitz 1967, citados por Hernández X. 1993). Los patrones de variación de las plantas cultivadas, son muy diferentes a los de las silvestres. Las condiciones de domesticación, permiten un rango muy amplio de variación, ya que la presión selectiva ejercida por el hombre ha sido muy fuerte y en ocasiones en diversas direcciones (Harlan 1975).

Los huertos mayas de Yucatán cobran una gran importancia si se consideran como el espacio donde se llevan a cabo actividades productivas y donde se domesticaron y se domesticaron especies (Herrera Castro, 1993).

Son muy diversas las especies que se cultivan en los huertos peninsulares, entre los frutales, uno de los géneros mejor representado es *Annona* (Flores 1993; Herrera Castro *et al.* 1993; Ortega 1993; Acosta *et al.* 1993; Niembro Roca y Altamirano Sánchez 1994; Rico-Gray *et al.* 1990; Caballero 1992). Sosa y colaboradores (1985) reportan seis especies. *Annona squamosa* es el fruto neotropical más frecuente en los huertos de Yucatán (Caballero 1992), especie que además fue considerada como una de las especies utilizadas como sustento en las épocas de escacés de maíz en tiempos de la Colonia (de la Garza 1983, citado por Terán y Rassmussen 1992) lo cual es un indicador de la importancia de este recurso para los antiguos y actuales mayas.

Las anónas se cultivan principalmente por sus frutos comestibles, pero también son útiles para obtener corcho, en la preparación de infusiones medicinales, para la extracción de fibras y madera para la construcción, forraje para cerdos y gallinas, se considera que tienen propiedades insecticidas, así como mágicas, y también se emplean en ceremonias, tal como lo mencionan los ejemplares revisados en los herbarios del CICY y de la UADY.

A pesar de la importancia de estas especies en Yucatán, no existen trabajos específicos, se desconocen muchos aspectos de las mismas, su distribución, diversidad, los centros de origen y domesticación, sus usos potenciales y la forma en que se manejan. Se desconoce la composición génica de las poblaciones. El estudio de la variabilidad genética de especies cultivadas en huertos familiares puede proporcionar información sobre estos aspectos así como dar bases para su conservación y manejo.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Colecta de las muestras:

Se realizó el muestreo de hojas de doce individuos de *Annona squamosa* en cada una de quince comunidades de la península de Yucatán, tres para cada región socioeconómica, es decir, tres para la región henequenera, tres para la milpera y así sucesivamente para las zonas frutícola, ganadera, y de extracción de maderas y chicle.

Las comunidades fueron las siguientes: Tetiz, Tixcocob y Sahcabá para la henequenera; Tixcacaltuyub, Yaxcabá y Cantamayec en la maicera; Dzonot Ake, Panabá y Sucilá en la ganadera; Akil, Maní y Oxkutzcab en la frutícola y Dziuché, Presumida y Bulukax. Se excluyó la zona pesquera que es una

importante región en Yucatán debido a que en visitas anteriores casi no se observó la especie seleccionada.

Las hojas colectadas se embolsaron y etiquetaron y se mantuvieron en hielo hasta llegar al laboratorio, donde se mantuvieron a 5°C hasta el día siguiente en que se realizó la extracción. Además se hicieron colectas por triplicado de cada individuo como ejemplares de herbario.

#### Electroforésis:

Las hojas colectadas se trituraron en pequeños morteros con nitrógeno líquido y se añadió un buffer de extracción (Samuel *et al.* 1991). Las muestras se congelaron a -70°C en tiras de papel filtro Wathman No.4. Hasta su utilización en la técnica de electroforésis horizontal en geles de almidón (Ayala *et al.* 1972). Se seleccionó esta técnica por ser la más empleada en este tipo de estudios y por ser también la más económica y de buena resolución. Los tiempos de corrida y sistemas de buffer para cada enzima se tomaron de Samuel y colaboradores (1991) quienes ya elaboraron la diversidad isoenzimática en varias especies del género *Annona*, aunque no en la especie seleccionada y en Lee y Ellstrand que han trabajado con *Annona cherimolia* (1987). Los geles obtenidos se tiñeron en buffers para 12 enzimas diferentes: LAP, EST, SOD, 6PGDH, IDH, SKDH, ME, MDH, ACPH, PER, GPI y PGM (Harris y Hopkinson, 1976). Se analizaron los patrones de bandeo formados por la movilidad electroforética, La designación de los loci y alelos en todos los geles para todas las enzimas, se hizo con base en la movilidad relativa de las proteínas, el locus más cercano al origen se denominó como A, y los siguientes con letras del alfabeto en orden creciente.

Los datos generados directamente de los geles se emplearon para obtener una matriz de genotipos. Con ayuda del programa BIOSYS-1, se analizaron: la proporción de loci polimórficos, heterocigosis promedio esperada, el índice de fijación, los estadísticos Fis, Fst, y Fit que comparan el si están o no estructuradas las poblaciones, la distancia génica y la identidad génica de Nei (1972).

## RESULTADOS

Las muestras de Oxkutzcab no se analizaron, ya que por ser una población con cultivos introducidos y mejorados, no se tenía la certeza de que los individuos fueran producto de un injerto con *Annona glabra* o *Annona diversifolia*. Por lo tanto se presentan datos de 14 poblaciones.

De un total de 12 enzimas probadas con 3 sistemas de buffer diferentes, se obtuvieron seis loci con buena resolución: 2 para la ACPH, 2 para la PER, 1 para SKDH y 1 para ME.

En el cuadro 1 se muestran los estimadores de diversidad: número de loci polimórficos, heterocigosis observada y esperada para cada población.

POBLACIÓN	Heterocigosis promedio por locus esperada	Heterocigosis promedio por locus observada	Promedio de alelos por locus	Porcentaje de loci polimórficos
Akil	.441 (.091)	.412 (.133)	2.17 (.31)	83.33 %
Buctzotz	.349 (.112)	.231 (.098)	2.00 (.37)	66.67 %
Bulukax	.424 (.089)	.479 (.139)	2.33 (.33)	83.33 %
Cantamayec	.509 (.103)	.293 (.069)	2.67 (.33)	83.33 %
Dziuche	.590 (.035)	.434 (.136)	2.67 (.21)	100%
Maní	.615 (.085)	.552 (.127)	2.67 (.21)	100%
Panabá	.622 (.034)	.588 (.060)	2.83 (.17)	100%
Presumida	.403 (.053)	.315 (.092)	2.33 (.21)	100%
Sacaba	.461 (.095)	.365 (.082)	2.33 (.33)	83.33 %
Sucilá	.391 (.126)	.338 (.152)	2.17 (.40)	66.67 %
Tetiz	.480 (.053)	.181 (.070)	2.67 (.21)	100 %
Tixcatuyub	.431 (.100)	.388 (.113)	2.83 (.54)	83.33 %
Tixcocob	.434 (.114)	.339 (.100)	2.50 (.34)	83.33 %
Yaxcabá	.429 (.091)	.304 (.098)	2.33 (.33)	83.33 %

Cuadro1. Variabilidad genética en 6 loci de todas las poblaciones muestreadas. Los valores entre paréntesis son los Errores estándar. El valor de heterocigosis promedio esperada tiene una corrección estadística (Nei 1978).

En todas las poblaciones el porcentaje de loci polimórficos fue mayor al 50%. Y entre ellas el mayor valor lo tienen Dziuché, Maní, Panabá, Presumida y Tetiz con 100%. Los valores más bajos (66.7 %) se presentan en Buctzotz y Sucilá.

El valor máximo de heterocigosis esperada se encontró en Panabá, seguido de Maní, y el menor para Buctzotz seguido de Sucilá. Panabá también presentó el mayor valor de heterocigosis observada y en cambio el menor lo obtuvo Tetiz. La menor diferencia entre los valores esperados y observados está en Bulukax, y la mayor en Tetiz, seguido de Cantamayec.

Para el análisis de la estructura genética se calcularon el índice de fijación de Wright  $F(IT)$ , y los valores de  $F(IS)$  y de  $F(ST)$ , que son descriptores de la distribución de la variación genética. En el cuadro 2, se presenta un resumen de dichos estadísticos para cada uno de los loci.

LOCUS	F(IS)	F(IT)	F(ST)
ACPH-1	-.132	.058	.168
ACPH-2	.343	.502	.243
PER-1	.378	.460	.132
PER-2	-.104	.558	.600
SKDH	.344	.638	.449
ME	-.010	.174	.182
MEDIA	.143	.398	.297

Cuadro 2. Estadísticos F para los loci encontrados.

Se calcularon los coeficientes de identidad y distancia génica de Nei (1978) que se presentan en el cuadro 3.

POBLACIÓN	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1. AKIL	--	.12	.58	1.0	.38	.32	.16	.11	.71	.06	.49	.38	.62	.53
2. BUCTZOTZ	.88	--	.97	1.3	.67	.65	.33	.45	1.0	.25	.71	.66	.99	.97
3. BULUKAX	.55	.37	--	.34	.06	.11	.23	.34	.10	.76	.71	.16	.00	.07
4. CANTAMAY	.36	.25	.70	--	.42	.46	.46	.90	.11	.88	.51	.22	.31	.26
5. DZUCHÉ	.68	.51	.93	.65	--	.06	.22	.16	.20	.29	.78	.17	.06	.06
6. MANÍ	.72	.51	.89	.63	.93	--	.09	.14	.15	.39	.47	.25	.12	.13
7. PANABA	.85	.71	.79	.62	.79	.90	--	.23	.22	.37	.07	.24	.21	.30
8. PRESUMID	.89	.63	.71	.40	.84	.86	.79	--	.54	.12	.86	.50	.38	.42
9. SACABA	.48	.35	.90	.89	.81	.85	.79	.58	--	.75	.42	.18	.13	.13
10. SUCILÁ	.94	.77	.46	.41	.74	.67	.68	.88	.47	---	.79	.47	.81	.61
11. TETIZ	.61	.49	.49	.60	.45	.62	.92	.42	.65	.45	---	.49	.65	.73
12. TIXCACAL	.68	.51	.85	.80	.83	.77	.78	.60	.82	.62	.60	---	.09	.06
13. TIXCOCOB	.53	.37	1.0	.72	.93	.88	.80	.67	.87	.44	.51	.90	---	.04
14. YAXCABA	.58	.37	.93	.76	.94	.87	.73	.65	.87	.53	.47	.93	.95	---

Cuadro 3. Coeficiente de identidad de Nei (1978), bajo la diagonal  
Coeficiente de distancia génica Nei (1978), sobre la diagonal. Para ambos son los valores sin sesgo.

La mayor identidad (1.0) se encontró entre Tixcocob y Bulukax, asimismo la primera tiene gran similitud con Yaxcaba (.958). La mayor distancia la encontramos entre Buctzotz y Cantamayec (1.367).

Con el coeficiente de identidad génica se realizó un análisis de cluster empleando un método de grupos pareados no ponderados (UPGMA), que se



presenta en el cuadro 4, las poblaciones se numeraron del mismo modo que en el cuadro 3.

Grupos pareados	Nivel de agrupación	Ciclo
1 – 10	.94080	1
3 – 13	1.0000	1
7 – 11	.92514	1
1 – 8	.88848	2
3 – 14	.94380	2
4 – 9	.89070	2
1 – 2	.76413	3
5 – 6	.93897	3
3 – 5	.91097	4
3 – 12	.86175	5
3 – 4	.78593	6
3 – 7	.66747	7
1 – 3	.56585	8

El máximo valor (1.0000) lo encontramos entre Bulukax y Tixcocob, como ya lo habíamos dicho con los valores de identidad, y el menor entre Akil y Bulukax (.56585).

Se construyeron los dendogramas donde se muestra la similitud y la distancia entre poblaciones.

Los valores de las pruebas de confianza para el de similitud son:

Farris (1972) "F" = 8.589

Prager y Wilson (1976) "F" = 13.596

Porcentaje de desviación estándar (Fitch y Margoliash 1967) = 24.793

Correlación cofenética = .749

Y para el dendograma de distancia son:

Farris (1972) "F" = 5.204

Prager y Wilson (1976) "F" = 13.360

Porcentaje de desviación estándar (Fitch y Margoliash 1967) = 18.313

Correlación cofenética = .798





## DISCUSIÓN

Se encontró un alto porcentaje de loci polimórficos (86.89% en promedio), este puede deberse a un elevado flujo génico intrapoblacional, ya que estas plantas son de polinización cruzada y protóginas, este flujo será mayor en poblaciones con 100% de loci polimórficos como: Dziuché, Maní, Panabá, Presumida y Tetiz. Y el menor se dará en Buctzotz y Sucilá (66.67%) que a su vez presentan el valor más bajo de heterocigosis.

Los estadísticos F también nos aportan información al respecto,  $F(IT)$  tuvo un valor de .398, como es un valor positivo podemos decir que en las poblaciones estudiadas hay selección que favorece a los homocigos, y como es un valor bajo, probablemente las diferencias génicas están dadas por endogamia, esto se corrobora con el valor de  $F(IS)$  .143 que nos indica que el número de homocigos es mayor que el esperado y esto puede deberse a una alta endogamia entre las poblaciones. El valor obtenido para  $F(ST)$  fue de .297, es un valor bajo que indica que las poblaciones comparten muchos alelos entre sí, si el valor fuera cero, sabríamos que las poblaciones son idénticas, génicamente hablando, esto nos lleva a pensar que existe poca diferencia génica entre poblaciones y en cambio la mayor variación se está dando a nivel intrapoblacional que puede deberse a que existe un alto flujo génico entre poblaciones y baja deriva génica, ésta última se puede dar pero no es mucha ya que los valores de  $F(ST)$  en los distintos loci no son muy similares, incluso encontramos que en algunos loci el valor es alto, por ejemplo en la PER-2 tenemos .600 y en este caso la diferencia génica puede deberse a adaptaciones por selección natural, pero en general podemos decir que no hay diferenciación ni divergencia notables entre poblaciones.

Los dendogramas de similitud y distancia no hay una separación de las poblaciones por región socioeconómica (henequenera, ganadera, frutícola, maicera, maderera y chiclera). Tampoco pueden separarse geográficamente, esto sugiere que la diferencia puede ser mayor entre individuos y no entre regiones. Esto coincide con lo que han encontrado otros autores en plantas leñosas con entrecruzamiento, es decir que hay mayor variación genética dentro de las poblaciones que entre poblaciones (Hamrick y Godt 1996; Yeh *et al.* 1995; Schierenbeck *et al.* 1997; Heaton *et al.* 1999). Algunas de las explicaciones que dan estos autores es que los árboles tropicales tienen grandes pozas génicas tal vez como resultado de una dispersión efectiva de polen o semillas. Esta polinización y dispersión a grandes distancias, puede explicar por que no hay una estructura genética observada a nivel poblacional por que el flujo génico tiende a homogenizar dicha estructura.

Los polimorfismos revelados pueden no corresponder a diferencias fenotípicas o no estar ligadas a adaptaciones al medio.

La distancia génica entre poblaciones puede no corresponder a una separación morfológica o geográfica. Las variedades morfológicas pueden deberse a plasticidad fenotípica (cambios climáticos o edáficos por ejemplo)

En el caso de plantas silvestres un elevado flujo génico puede deberse a polinizadores con una extensa área de acción o bien dicho flujo se puede dar en el momento de la dispersión de semillas, esto también puede darse en plantas cultivadas aunque en este caso es importante considerar también el manejo humano de las plantas, de sus semillas o frutos.

El saramuyo es una fruta de amplia distribución, sus frutos se comercializan ampliamente, aunque no existe un estudio etnobotánico del manejo de esta especie, es muy probable que se intercambien los frutos, y así hay una mayor dispersión de las semillas que la que podría darse en estado silvestre.

## CONCLUSIÓN

1. Se encontró un alto porcentaje de loci polimórficos que puede deberse a un elevado flujo génico intrapoblacional
2. El porcentaje de loci polimórficos fue mayor en Dziuché, Maní, Panabá, Presumida y Tetiz. Y el menor en Buctzotz y Sucilá (66.67%) que a su vez presentan el valor más bajo de heterocigosis.
3. Hay un mayor número de homócigos que el esperado probablemente producto de la endogamia.
4. El valor de  $F_{ST}$  fue de .297, que es un valor cercano al cero, que indica que las poblaciones comparten muchos alelos.
5. Existe una baja diferenciación génica interpoblacional, y los datos sugieren que la mayor variabilidad es a nivel intrapoblacional.
6. En los dendogramas de distancia y similitud no hay una separación geográfica ni por regiones socioeconómicas.
7. Un elevado flujo génico puede llevar a la homogenización de la estructura génica de las poblaciones, que en el caso de *Annona squamosa* puede ser producto de un manejo de los frutos por las comunidades mayas.

## BIBLIOGRAFÍA

Aguinagalde I., Bueno M.A. y V. Luhman 1991. Diversidad de recursos fitogenéticos en Perú. *In*: Pineda F.D. *et al.* Fundación Areces/WWF/SCOPE. Barcelona, España.

Altieri M. y L. Merrick 1988. Agroecology and in situ conservation of native crop diversity in the Third World. *In*: Wilson E.O. (Ed.) Biodiversity. National Academic Press. Washington DC. USA.

Ashton P.S. 1988. Conservation of biological diversity in botanical gardens. In: Wilson E.O. (Ed.) Biodiversity. National Academic Press. Washington DC. USA.

Brush S.B. 1991. A farmer based approach to conserving crop germplasm. *Economic Botany* 45 (2): 153-165.

Caballero J. 1992. Maya homegardens: past, present and future. *Etnoecológica*. 1 (1):35-54.

Cunningham I.S. 1994. Special report: National Academy of Sciences. Releases Long Awaited Landmark Report on Global Genetic Resources. *Washington News*. 10 (2):33-36.

Flores J.S. 1993. Observaciones preeliminares sobre los huertos familiares mayas en la ciudad de Mérida, Yucatán, México. *Biótica, nueva época*. 1:13-18.

González Bernaldez 1991. Diversidad biológica, gestión de ecosistemas y nuevas políticas agrarias. In: Pineda F.D. *et al.* (Eds.) Fundación Ramón Areces/WWF/Scope. Biodiversidad. Barcelona, España.

Hamrick J.L and M.J.W. Godt .1996. Effects of life story traits on genetic diversity in plant species. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B. Biological Sciences* 351: 1291-1298.

Harlan J.R. 1975. Crops and man. American Society of Agronomy Crop Science Society of America. Madison, Wisconsin.

Heaton H.J., Whitkus R. and A. Gómez-Pompa 1999. Extreme ecological and phenotypic differences in the tropical tree chicozapote (*Manilkara zapota* (L.) P.Royen) are not matched by genetic divergence: a random amplified polymorphic DNA analysis. *Molecular Ecology* 8: en prensa.

Hernández X. E. 1998. Aspectos de la domesticación de plantas en México: una apreciación personal. In: Ramamoorthy T.P. *et al.* (Comp.) Diversidad biológica de México. Orígenes y distribución. I.B. UNAM

Herrera Castro N., Gómez Pompa A., Cruz Kuri L. y J.S Flores. 1993. Los huertos familiares mayas en Xuilub Yucatán, México. Aspectos generales y estudio comparativo entre la flora de los huertos familiares y la selva. *Biótica, Nueva época* 1: 19-36.

Loveless M.D. and J.L. Hamrick. 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 15:65-95

- Nei M. 1972. Genetic distance between populations. *Amer. Natur.* 105:385-398.
- Nei M. 1977. F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. *Ann Human. Genet.* 41:225-233.
- Niembro Roca y Altamirano Sánchez 1994. Arboles y arbustos productores de frutos comestibles cultivados en las huertas familiares de algunas poblaciones del estado de Campeche. *Yum Kaax. Boletín informativo de la Universidad Autónoma de Campeche.* Año 1/No.1.
- Ortega L.M., Avendaño S., Gómez Pompa A. y E. Ucán Ek. 1993. Los solares de Chunchucmil, Yucatán, México 37-52.
- Rico-Gray V., García Franco J.G., Chemas A., Puch A., and Simá P. 1990. Species composition similarity and structure of maya homegardens in Tixpeual and Tixcaltuyub, Yucatán, México. *Economic Botany* 44 (4): 470-487.
- Samuel R., Pinsker W., Balasubramaniam S. and Morawetz W. 1991. Allozyme diversity and systematics in Annonaceae a pilot project. *Pl. Syst. Evol.* 178: 125-134.
- Schierenbeck K.A., Skupski M. y M. Lieberman (1997) Population structure and genetic diversity in four tropical tree species in Costa Rica. *Molecular Ecology* 6: 137-144.
- Solbrig O.T. 1991. The IUBS-SCOPE-UNESCO program of research in biodiversity. *Ecological applications* 2(2):131-138.
- Sosa V., Flores J.S. Rico Gray V., Lira R. y J.J Ortiz. 1985. Lista florística y sinonimia maya. INIREB. Xal., Ver. México.
- Terán S. y Ch. Rasmussen 1992. La milpa bajo roza tumba y quema en el siglo XVI. *In: Zizumbo D. et al. La modernización de la milpa en Yucatán: Utopía o realidad.* CICY y DANIDA. Mérida, Yucatán, México.
- Usher M.B. 1991. Biodiversity: a scientific challenge for resource managers in the 1990s. *In: Fundación Ramón Areces/WWF/Scope. Biodiversidad.* Barcelona, España.
- Vavilov N.I. 1992. Origin and Geography of cultivated plants. Cambridge University Press. Cambridge GB.
- Wilson E.O. 1988. Biodiversity. National Academy Press. Washington DC. USA.
- Williams J.T. 1988. Identifying and protecting the origins of our food plants. *In: Wilson E.O. 1988. Biodiversity.* National Academy Press. Washington DC. USA.

Yeh F.C. Chong D.K.X. and R.C.Yang (1995) RAPD variation within and among natural populations of trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.) from Alberta. Journal of Heredity 86: 454-460.