



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA CHAPINGO
DEPARTAMENTO DE FITOTECNIA
COORDINACIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO
DOCTORADO EN CIENCIAS EN HORTICULTURA

PREDICCIÓN DE CARACTERÍSTICAS ELITE COMO BASE PARA EL MEJORAMIENTO DE TEJOCOTE (*Crataegus* spp.)

TESIS

Que como requisito parcial para obtener el grado de
DOCTORA EN CIENCIAS EN HORTICULTURA

Presenta:

KARINA SANDIBEL VERA SÁNCHEZ

Bajo la supervisión de:
Dr. Raúl Nieto Angel



APROBADA



Chapingo, Estado de México. junio, 2023.



**PREDICCIÓN DE CARACTERÍSTICAS ELITE COMO BASE PARA EL
MEJORAMIENTO DE TEJOCOTE (*Crataegus* spp.)**

Tesis realizada por **KARINA SANDIBEL VERA SÁNCHEZ** bajo la supervisión del Comité Asesor indicado, aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

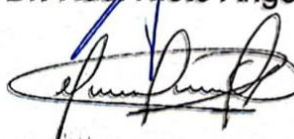
DOCTORA EN CIENCIAS EN HORTICULTURA

DIRECTOR:



Dr. Raúl Nieto Angel

CODIRECTOR:



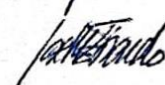
Dr. Mauricio Parra Quijano

ASESOR:



Dr. Alejandro F. Barrientos Priego

ASESOR:



Dr. José María Iriando Alegría

ASESOR:



Dra. María Del Rosario García-Mateos

LECTOR EXTERNO:



Dra. Rosalinda González Santos

CONTENIDO

LISTA DE CUADROS	v
LISTA DE FIGURAS	vi
DEDICATORIA.....	vii
AGRADECIMIENTOS	viii
DATOS BIOGRÁFICOS	ix
RESUMEN GENERAL	x
GENERAL ABSTRACT.....	xi
 CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
LITERATURA CITADA	8
 CAPÍTULO II. ECOGEOGRAPHIC DIVERSITY ANALYSIS AND ABIOTIC ADAPTATIVE SCENARIOS FOR MEXICAN HAWTHORN SPECIES.....	15
ABSTRACT	15
INTRODUCTION	16
MATERIALS AND METHODS	18
Species dataset and specific distribution	18
Selection of ecogeographical variables.....	20
Generation of ecogeographic diversity map	20
Determination of abiotic adaptative scenarios.....	21
RESULTS AND DISCUSSIONS	21
Distribution of species.....	22
Selection of ecogeographical variables.....	25
Ecogeographic diversity analysis	28
Abiotic adaptative scenarios	29
CONCLUSIONS	36
REFERENCES	36
 CAPÍTULO III. RESPUESTA FISIOLÓGICA DE PLANTAS DE <i>Crataegus mexicana</i> A ESTRÉS POR SEQUÍA	49
RESUMEN.....	49
ABSTRACT	50
INTRODUCCIÓN.....	51
MATERIALES Y MÉTODOS.....	54

Material vegetal	54
Variables fisiológicas	55
Variables morfológicas.....	55
Estrés por sequía.....	55
Análisis estadístico	56
RESULTADOS Y DISCUSIÓN	57
CONCLUSIONES	68
LITERATURA CITADA	69
CAPÍTULO IV. BÚSQUEDA DE RASGOS DE TOLERANCIA A CONDICIONES DE SEQUÍA EN <i>Crataegus mexicana</i>	78
RESUMEN.....	78
ABSTRACT	79
INTRODUCCIÓN.....	80
MATERIALES Y MÉTODOS.....	84
Datos de distribución	84
Rasgo objetivo.....	85
Caracterización predictiva.....	86
Validación de la caracterización predictiva.....	86
RESULTADOS Y DISCUSIÓN	87
Caracterización predictiva	87
Validación de la caracterización predictiva	93
CONCLUSIONES	97
LITERATURA CITADA	97
CONCLUSIONES GENERALES.....	106

LISTA DE CUADROS

Table 2.1. Targeted species subsets list.....	19
Table 2.2. Relevant ecogeographical variables explaining distribution and adaptation of Mexican species of genus <i>Crataegus</i>	26
Table 2.3. Minimum, maximum, and mean values of relevant variables for preferred ELC category (CAT) of each hawthorn species subset (SS).	32
Cuadro 3.1. Resultados de las evaluaciones morfológicas y fisiológicas de 77 plantas de <i>Crataegus mexicana</i> y variación en cinco grupos (G1, G2, G3, G4, G5) formados con base en el número de días que resistieron el estrés por sequía (DSR).....	61
Cuadro 4.1. Acciones y poblaciones de <i>Crataegus mexicana</i> clasificadas en las categorías de aridez de Martonne de acuerdo con el índice anual de aridez y el índice de aridez en la época de floración (enero-abril)	88
Cuadro 4.2. Características de las localidades del subconjunto final de poblaciones de <i>C. mexicana</i> con potencial tolerancia a sequía, predicha con la aproximación de filtrado ecogeográfico de caracterización predictiva.	88
Cuadro 4.3. Matriz de confusión con los datos de tolerancia a sequía obtenidos con la aproximación de filtrado ecogeográfico de caracterización predictiva (tolerancia predicha), y con la evaluación experimental (tolerancia observada) de 25 acciones de <i>C. mexicana</i>	93
Supplementary Table 2.1. Description of variables used in ecogeographic analysis. .	44
Supplementary Table 2.2. Dataset of 1,272 records of Mexican species of genus <i>Crataegus</i> . Which was used to conduct ecogeographic analyses.	45
Supplementary Table 2.3. Preference of occurrence of <i>Crataegus</i> spp. for type of vegetation, elevation ranges and state.....	45
Supplementary Table 2.4. Minimum, maximum, and mean values of relevant variables of each <i>Crataegus</i> L. species subset (SS).	46
Supplementary Table 2.5. Minimum, maximum, and mean values ELC categories of each <i>Crataegus</i> L. species subset.	48
Cuadro Suplementario 3.1. Procedencia 25 acciones de <i>Crataegus mexicana</i> sometidos a estrés por sequía.	76
Cuadro Suplementario 3.2. Características de los grupos formados considerando 77 plantas (Agrupamiento-A) y 25 acciones (Agrupamiento-B) de <i>Crataegus mexicana</i>	77
Cuadro Suplementario 4.1. Conjunto de 556 sitios de ocurrencia y recolección de <i>Crataegus mexicana</i> , localidades, índices y categorías de aridez.	105
Cuadro Suplementario 4.2. Tolerancia predicha aplicando la aproximación de filtrado ecogeográfico de caracterización predictiva y tolerancia observada en una evaluación experimental de 25 acciones de <i>Crataegus mexicana</i>	105

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.1 Aproximaciones de calibración y filtrado ecogeográfico de caracterización predictiva aplicada a poblaciones/accesiones de parientes silvestres de cultivos y variedades locales. Fuente: Adaptada de Rubio et al. (2019).	6
Figure 2.1 Occurrence of sixteen species of genus <i>Crataegus</i> in Mexico, based on a dataset of 1,272 records.	24
Figure 2.2 Graphic representation of the ecogeographical land characterization (ELC) maps, structure and categories for each species subset. An empty circle above one category indicates occurrences.....	31
Figura 3.1. Hojas basales necrosadas de <i>C. mexicana</i> (A) como indicador para la rehidratación de las plantas. Quemadura del brote apical (B) a los tres días del estrés por sequía.....	56
Figura 3.2 Comportamiento de las variables fisiológicas relacionadas con el intercambio de gases en <i>Crataegus mexicana</i> durante el transcurso del día. La escala aplica para las variables alineadas al mismo costado.....	58
Figura 3.3. Comportamiento de los parámetros fisiológicos en cinco grupos de plantas (G1, G2, G3, G4, G5) de <i>Crataegus mexicana</i> bajo estrés por sequía y subsecuente rehidratación. Los marcadores con relleno sólido indican el día de la rehidratación en cada grupo.....	64
Figura 3.4. Efecto del estrés por sequía en las variables fisiológicas y área foliar presentado en cada grupo (G1, G2, G3, G4, G5) de <i>Crataegus mexicana</i>	65
Figura 3.5 Agrupamiento de 77 plantas (A) y de 25 accesiones (B) de <i>Crataegus mexicana</i> con base en sus variables morfológicas y fisiológicas y su respuesta al estrés por sequía.....	67
Figura 4.1. Distribución de las poblaciones de <i>C. mexicana</i> en función de su tolerancia a sequía predicha por la aproximación de filtrado ecogeográfico de caracterización predictiva.	89
Figura 4.2. Área bajo la curva (AUC) ROC (línea negra) y umbral de clasificación adaptado para identificar poblaciones de <i>Crataegus mexicana</i> con potencial tolerancia a sequía con un intervalo de confianza de 18.7 % - 85.3 %.	95
Supplementary Figure 2.1. Ecogeographic diversity maps of I (<i>C. mexicana</i>), II (<i>C. gracilior</i>), III (<i>C. rosei</i>), IV (<i>C. greggiana</i>), V (<i>C. baroussana</i>), VI (<i>C. tracyi</i>), VII (<i>C. aurescens</i> , <i>C. crus-galli</i> , <i>C. cuprina</i> , <i>C. grandifolia</i> , <i>C. johnstonii</i> , <i>C. serratissima</i> , <i>C. sulfurea</i> , <i>C. uniflora</i>), VII. (<i>C. lindenii</i> , <i>C. nelsoni</i>).....	47
Supplementary Figure 2.2. Distribution of occurrences (primary axis, black bullets) and proportion of cells (secondary axis, gray bars) of categories obtained from the ecogeographical land characterization (ELC) map in each species subset.	48

DEDICATORIA

A mi esposo Moisés,
por compartir tu vida conmigo, por ser mi apoyo y por creer siempre en mí.

A mis papás Castula y Porfirio,
porque el camino que comenzamos hace muchos años hoy nos condujo hasta aquí, y porque por Ustedes sé que nada es imposible.

A mis hermanos Enrique, Itzel, Anahí y Carmen,
por siempre sostenerme y porque cinco corazones son más fuertes que uno.

A ti lector,
por consultar estas páginas.

Con todo mi amor, Sandibel

AGRADECIMIENTOS

A México, a través del **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología** por la beca otorgada bajo el convenio 622936.

A la **Universidad Autónoma Chapingo**, glorioso plantel.

Especial y atento agradecimiento a **Dr. Raúl Nieto Angel, Dr. Alejandro F. Barrientos Priego, Dr. Mauricio Parra Quijano, Dr. José María Iriondo Alegría y Dra. María del Rosario García Mateos** por su orientación, contribución y principalmente, por su tiempo dedicado a este trabajo. Gracias por la inspiración y por significar un ejemplo a seguir.

A **Dra. Rosalinda González Santos** por su contribución a este trabajo como Lector Externo.

A **M en C. Claudia Quiroz** y a **M. en C. Mercedes Villagómez** por su acompañamiento y su valioso apoyo tanto en el trabajo de campo como en la toma de datos.

A **Dr. Iván Montes, Ing. Itzel Vera, Lic. Anahí Vera, Ing. Moisés Matías, Dra. Berenice Flores y Enrique Vera**, por su invaluable apoyo en el trabajo de campo y en la toma de datos.

A **Moisés Matías** y a la **Familia Vera-Sánchez** por la cofinanciación de las diferentes actividades que ayudaron a la ejecución y mejora de este trabajo.

A **Anahí, Monserrat, Iván, Claudia, Meche, Berenice y Tabita** por las experiencias y conocimientos de la vida que compartieron conmigo durante este periodo.

A todos quienes me han inspirado, orientado y motivado para desarrollar este trabajo y continuar en este camino de la investigación.

DATOS BIOGRÁFICOS

Karina Sandibel Vera Sánchez nació en 1988 en Villa de Allende, Estado de México. En el año 2010 terminó sus estudios como bióloga en la Universidad Autónoma Metropolitana. En el año 2018 culminó con Mención Honorífica la Maestría en Ciencias en Horticultura en la Universidad Autónoma Chapingo. En 2019 ganó el “Premio Arturo Fregoso Urbina al mérito académico 2018” otorgado por la misma universidad.

Su trayectoria profesional va de 2011 a 2016 en la coordinación de acciones en conservación y utilización sostenible de la agrobiodiversidad mexicana en el Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas. De agosto-2018 a febrero-2019 se desempeñó como profesor de asignatura en nivel medio superior. Ha realizado estancias de investigación en la Universidad Autónoma de Baja California, México; University of Birmingham, Reino Unido y Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá, Colombia.

Ha colaborado con la IUCN Red List para la evaluación global de siete especies mexicanas de *Manihot esculenta*. Ha presentado trabajos en diferentes foros nacionales e internacionales, donde destacan Grecia, Colombia, Uruguay y Cuba. En colaboración con otros autores ha publicado un libro, un capítulo de libro y cinco contribuciones en artículos científicos, entre otros materiales para promover el conocimiento sobre la agrobiodiversidad. Entre los temas de interés y experiencia están los estudios sobre la agrobiodiversidad, bancos de germoplasma, conservación *in situ*, análisis espaciales de diversidad, adaptación al cambio climático, entre otros.

RESUMEN GENERAL

PREDICCIÓN DE CARACTERÍSTICAS ELITE COMO BASE PARA EL MEJORAMIENTO DE TEJOCOTE (*Crataegus* spp.)

Algunas especies mexicanas de *Crataegus* L. (tejocote) ocurren en sitios donde presiones ambientales específicas han generado adaptaciones que pueden ser útiles en programas de mejoramiento genético. El objetivo de este trabajo fue identificar genotipos con rasgos adaptativos a estrés abiótico aplicando las aproximaciones de caracterización predictiva (CP). Primero se determinaron al menos 26 escenarios abióticos adaptativos para cada una de las 16 especies mexicanas de tejocote. Los cuales fueron definidos por las tres variables más importantes en cada componente ecogeográfico (bioclimático, edáfico y geofísico) que explican la distribución de cada especie. Permitiendo identificar así las condiciones ambientales que prefieren y aquellas que pudieran conferirles algún rasgo adaptativo de interés. Posteriormente, se evaluó la tolerancia a sequía en 25 accesiones de *C. mexicana* a través de la respuesta de ocho variables fisiológicas y cuatro morfológicas, identificándose cinco accesiones tolerantes a estas condiciones. Entre sus principales características destacan menor altura de planta, menor área foliar, alta tasa fotosintética y alta conductividad hidráulica. Estos hallazgos se utilizaron para evaluar el desempeño del siguiente método de predicción. Donde aplicando la aproximación de filtrado ecogeográfico de CP se seleccionó un subconjunto de ocho poblaciones con potencial tolerancia a sequía a partir de 544 poblaciones y 37 accesiones de *C. mexicana* no evaluadas, reduciendo así costos, tiempo y trabajo humano al no evaluar agronómicamente para este rasgo todas las accesiones y poblaciones. La sensibilidad y poder predictivo de esta aproximación fueron 0.6 y 0.52, respectivamente, las cuales estuvieron ligeramente encima de lo esperado al azar. Podrían incrementar al incluir otras variables que representen de manera más rigurosa las condiciones de sequía que las plantas experimentan, tales como la relación entre precipitación y evapotranspiración potencial. El subconjunto seleccionado puede ser utilizado en el mejoramiento de portainjertos tolerantes a sequía para la misma especie y para otras especies compatibles.

Palabras clave: estrés abiótico, portainjerto tolerante a sequía, estrés por sequía, cultivo subutilizado, agrobiodiversidad, caracterización ecogeográfica.

GENERAL ABSTRACT

PREDICTION OF ELITE TRAITS AS A BASIS FOR THE IMPROVEMENT OF MEXICAN HAWTHORN

Some Mexican species of *Crataegus* L. (Mexican hawthorn) occur at sites where specific environmental pressures have generated adaptations useful in breeding programs. The aim of this study was to identify genotypes with adaptive traits to abiotic stress by applying predictive characterization approaches. First, at least twenty-six adaptive abiotic scenarios were generated and characterized for each one of the sixteen Mexican hawthorn species. These scenarios were defined by the three most important variables in each ecogeographical component (bioclimatic, edaphic, and geophysical) that explain the distribution of each species, thus, allowing to identify the preferred and marginal environmental conditions that could confer them some interesting adaptive traits. Next, drought tolerance was evaluated in twenty-five accessions of *C. mexicana* through the response of eight physiological and four morphological variables, identifying five drought-tolerant accessions. Their main characteristics were lower plant height, smaller leaf area, high photosynthetic rate, and high hydraulic conductivity. These findings were used to assess the next performance. In this, using the ecogeographic filtering approach of predictive characterization, a subset of eight populations with potential drought tolerance was selected from a not evaluated set of thirty-seven accessions and 544 populations of *C. mexicana*, meaning less costs, time, and human labor by not agronomically evaluating all accessions and populations for this trait. The sensitivity metric of 0.6 and predictive power of 0.52 of this approach were slightly above random expectations. Therefore, it is suggested to include other variables that more rigorously describe the drought conditions suffered by plants, through approximations of water balance between precipitation and potential evapotranspiration. The selected subset could be used in the improvement of drought-tolerant rootstocks for use in *Crataegus* spp. or other compatible species.

Key words: abiotic stress, drought-tolerant rootstock, drought stress, underutilized crop, Mexican agrobiodiversity, ecogeographical characterization.

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

El cambio climático es un sistema dinámico y multifacético de alteraciones ambientales que afectan los componentes bióticos y abióticos del mundo (Chaudhry & Sidhu, 2022). Las tendencias indican un incremento en la temperatura media global y en la concentración de CO₂ (UNDP, 2022). Lo que resultará en eventos climáticos extremos como sequías, olas de calor, frentes fríos, incendios forestales, huracanes, inundaciones y alteraciones abruptas en los patrones de precipitación (Fawzy et al., 2020; Malhi et al., 2021; UNDP, 2022). Estos cambios representan una amenaza importante para la supervivencia de los sistemas agrícolas y para la seguridad alimentaria (Arora, 2019; Malhi et al., 2021). El cambio climático tiene tanto impactos positivos como negativos en los sistemas agrícolas. Los negativos superan a los positivos porque en su mayoría no son favorables para el crecimiento y el desarrollo de las plantas, provocando estreses bióticos y/o abióticos (Zhu, 2016; Skendžić et al., 2021). El incremento de la propagación de plagas y enfermedades, así como cambios en la flora de malezas son ejemplos de estrés abiótico. Mientras que el estrés abiótico se refiere a los factores ambientales que alteran los procesos fisiológicos y metabólicos de las plantas. Tales como salinidad, calor, sequía, deficiencia de nutrientes, exceso de metales como aluminio o cadmio, así como afectaciones a las poblaciones microbianas y a las actividades enzimáticas en el suelo (Aryal et al., 2020; Skendžić et al., 2021; Chaudhry & Sidhu, 2022).

El estrés por sequía es uno de los más severos para la agricultura, se considera la causa principal de la pérdida de más de 50 % de los principales cultivos de interés agrícola en el mundo (Wang et al., 2018; Deepak et al., 2019; Song et al., 2020). En primer lugar, por el papel vital que desempeña el agua en los procesos metabólicos de la planta (Nadeem et al., 2019; Seleiman et al., 2021). En segundo lugar porque la agricultura utiliza más del 70 % del agua dulce en el mundo y se estima que este consumo aumentará a medida que el clima global se vuelve más seco y cálido (FAO, 2017).

Este estrés induce significativos cambios morfológicos, bioquímicos, fisiológicos y moleculares en las plantas, afectando su desarrollo, su rendimiento y su calidad (Seleiman et al., 2021). La etapa de crecimiento, la edad, la especie y, sobre todo, la gravedad y la duración de la sequía son los factores clave que influyen en la respuesta que las plantas pudieran tener ante un entorno con déficit de agua (Nadeem et al., 2019). Las plantas que tengan mayor potencial genético para los mecanismos de defensa tendrán más probabilidades de tolerar, escapar y/o evitar las consecuencias negativas del estrés en sus funciones fisiológicas, y en menor o mayor medida para crecer, desarrollarse y sobrevivir (Abobatta, 2019; Hatfield & Dold 2019; Teklić et al., 2021). Los efectos de la sequía en la agricultura se agravan por el agotamiento de los recursos hídricos, al aumento de la demanda de alimentos debido a un alarmante crecimiento de la población mundial, así como a las nuevas preferencias y tendencias de los consumidores que buscan alimentos funcionales (FAO, 2017; Nair et al., 2023).

La demanda de variedades resilientes y adaptadas a las nuevas condiciones ambientales y sociales ha llevado a los fitomejoradores a buscar estrategias cada vez más rápidas para la selección y obtención de nuevos cultivares (Anderson et al., 2020; Pourkheirandish et al., 2020). Estos cultivares no sólo deben ser altamente rendidores ante los efectos del estrés abiótico, sino que deben tener genes de tolerancia a plagas y enfermedades y además, cualidades de valor alimenticio, industrial y medicinal (Pourkheirandish et al., 2020; Nair et al., 2023). Lo que ha llevado al desarrollo de diferentes tecnologías para el fitomejoramiento genético, que van desde el perfeccionamiento de las metodologías convencionales hasta el uso de la biotecnología para la selección asistida, edición genética e inducción de mutaciones (Jorasch, 2020; Anter, 2023; Nair et al., 2019). Con estas tecnologías se han desarrollado cultivares comerciales no sólo con alta productividad y mejores características, sino también, con alta homogeneidad genética (Khoury et al., 2014; Anter, 2023). Los cultivares modernos han desplazado a los tradicionales, deteriorando la diversidad genética y limitando la capacidad de adaptación de la agricultura a las nuevas condiciones del cambio global (Swarup et al., 2021).

Ante esta situación surge la necesidad de caracterizar, evaluar y conservar los recursos fitogenéticos como fuente de genes de programas de mejoramiento que buscan adaptaciones a estrés abiótico, biótico y con otras cualidades de interés agrícola y social (Ebert & Engels, 2020; Bohra et al., 2022). Para facilitar la utilización de estos recursos es necesaria la caracterización de su variabilidad genética de valor adaptativo, ya sea con procedimientos de caracterización y evaluación fenotípica, con tecnologías novedosas como la genómica, epigenómica, transcriptómica, metabolómica y fenotipado de alta precisión o con caracterización predictiva.

La caracterización predictiva es un método emergente de caracterización de poblaciones, accesiones, colecciones y sitios de conservación, que además de incrementar la utilización de los recursos fitogenéticos ya sea *in situ* o *ex situ*, también requieren de menor infraestructura financiera y humana que las anteriores (Thormann et al., 2016; Bhora et al., 2022). Esta técnica requiere de los datos ecogeográficos asociados con los sitios de recolección o de ocurrencia para cuantificar las asociaciones rasgo-ambiente y proveer información *a priori* sobre parientes silvestres de cultivos (CWR) o variedades locales (VL) con mayor probabilidad de contener rasgos adaptativos que si se seleccionan al azar (Thormann et al., 2016; Bhora et al., 2022). Esta aproximación se basa en que la evolución de los rasgos adaptativos de las plantas es el resultado de las presiones de la selección natural operando sobre la diversidad de PSC/VL creciendo o desarrollándose en un ambiente específico, los cuales poseerán un conjunto de características moldeadas por las presiones de selección únicas de esos ambientes (Mackay et al., 2004; Bari et al., 2012; Thormann et al., 2016). Los primeros estudios de caracterización predictiva surgen con el nombre de Estrategia de Identificación Enfocada de Germoplasma, FIGS, por sus siglas en inglés (Focused Identification of Germplasm Strategy). FIGS es una metodología inicialmente diseñada para identificar germoplasma de VL con tolerancias abióticas y resistencias bióticas con mayor probabilidad de éxito que si se seleccionaran al azar, en función de las características ambientales de los sitios de recolección (Mackay et al., 2004; Mackay et al., 2005; Bari et al., 2012).

Su utilidad fue demostrada con la identificación el gen de resistencia al mildiú polvoso del trigo harinero bajo la evaluación de un subconjunto de variedades locales previamente seleccionado con FIGS (Bhullar et al., 2009). De igual forma, se identificó una fuerte asociación entre la distribución geográfica de los genes de resistencia de la roya del tallo y la roya rayada, y las variables ambientales de los sitios de recolección de VL de trigo, permitiendo la predicción precisa de nuevas fuentes de resistencia (Bari et al., 2012; Bari et al., 2014; Elbasyoni et al., 2019). FIGS ha facilitado el descubrimiento de valiosos rasgos de resistencia en trigo y cebada, principalmente (Endresen et al., 2011; Vikas et al., 2020) y de adaptación a estrés abiótico en haba y soya (Khazaei et al., 2013; Haupt & Schmid, 2020). FIGS se basa en la asociación de rasgos bióticos o abióticos con sus sitios de recolección, principalmente de variedades locales de cultivos mayores. A partir de este enfoque se adaptan las dos aproximaciones de caracterización predictiva, la de filtrado ecogeográfico y la de calibración (Figura 1.1). Estas aproximaciones se han desarrollado para ser aplicados tanto para PSC como para VL de cultivos menores (Thormann et al., 2014; Thormann et al., 2016), bajo el argumento de que PSC son una importante fuente de variación genética de valor adaptativo ya que son plantas estrechamente vinculadas a las cultivadas y que a lo largo de su historia evolutiva han adquirido adaptaciones tanto a los ambientes físicos como a los estreses bióticos a los que se han enfrentado (Bohra et al., 2022). Debido a su evolución en condiciones naturales la asociación entre el medio ambiente y las características de valor adaptativo es más fuerte que en variedades cultivadas o variedades locales (Nair, 2019; Perrino & Perrino, 2020).

La aproximación de filtrado ecogeográfico sólo requiere de las coordenadas de los sitios de recolección o de ocurrencia, combina la distribución espacial del taxón objetivo con la caracterización ecogeográfica de esos ambientes que probablemente están generando presión de selección para el rasgo objetivo y posteriormente se filtran las ocurrencias para ese rasgo (Thormann et al., 2014). Posteriormente, si se desea que el conjunto seleccionado con el rasgo objetivo se distribuya en diferentes categorías ecogeográficas, se construye un mapa de

caracterización ecogeográfica de terreno (ELC, por sus siglas en inglés) amplificando así la diversidad adaptativa general como una aproximación más amplia de la diversidad genética. El mapa ELC debe construirse para cada taxón utilizando las variables bioclimáticas, edáficas y físicas más relevantes para su adaptación, representando los ambientes o escenarios adaptativos presentes en el territorio estudiado (Parra-Quijano et al., 2012; Parra-Quijano et al., 2021). Esta aproximación de filtrado ecogeográfico se aplicó a cuatro géneros en Europa, donde se identificó un conjunto de ocurrencias de *Avena* spp. tolerantes a la toxicidad por aluminio, uno de *Beta* spp. tolerante a sequía, uno de *Brassica* spp. tolerante a salinidad y sequía y uno de *Medicago* spp. tolerante a congelación (Thormann et al., 2016). Recientemente se utilizó para identificar 13, 1 y 21 poblaciones de cuatro especies silvestres de lenteja (*Lens* spp.) en Europa, potencialmente tolerantes a salinidad, sequía y a inundaciones, respectivamente (Rubio et al., 2022).

La aproximación de calibración se aplica cuando ya se ha evaluado una proporción de una colección con el rasgo de interés. También se utilizan los datos ecogeográficos de los ambientes donde el germoplasma fue recolectado o donde ocurren las poblaciones *in situ*. Esta aproximación identifica las relaciones existentes entre el rasgo de interés y el ambiente, con base en ello se calibra el modelo predictivo a través de un algoritmo. Este algoritmo se aplica al germoplasma o a las poblaciones *in situ* que no han sido caracterizadas y que, de acuerdo con el modelo, posiblemente tienen alta probabilidad de contener una adaptación genética para el rasgo de interés (Thormann et al., 2016). La utilidad de esta aproximación se demostró con la predicción exitosa del estado acianogénico de poblaciones de *Trifolium repens* L. después de un filtrado a nivel mundial (García et al., 2019). Así mismo, en Europa Rubio et al. (2022) lograron identificar 30 poblaciones de cuatro especies silvestres de lenteja (*Lens* spp.) potencialmente resistentes a la roya.

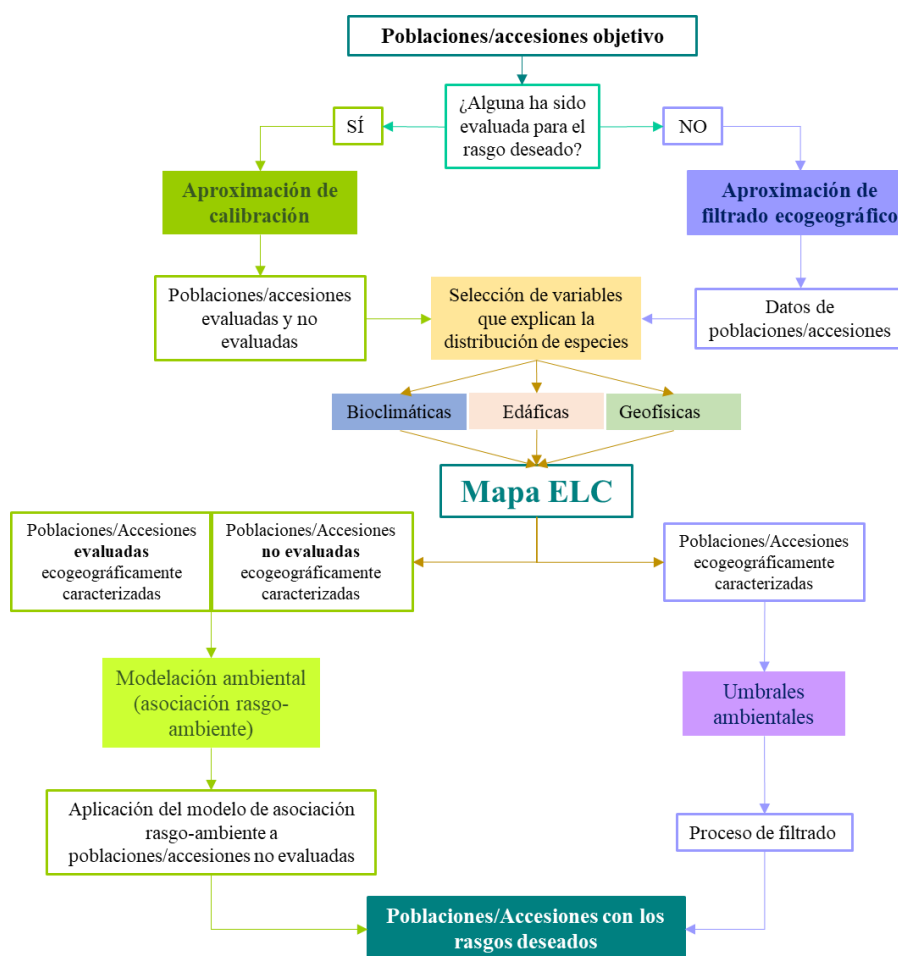


Figura 1.1 Aproximaciones de calibración y filtrado ecogeográfico de caracterización predictiva aplicada a poblaciones/accesiones de parientes silvestres de cultivos y variedades locales. Fuente: Adaptada de Rubio et al. (2019).

En México aún no hay estudios que utilicen metodologías de caracterización predictiva, por lo que en el presente trabajo se aplicó a *Crataegus mexicana* conocida comúnmente como “tejocote”. Aunque todavía no hay un consenso definitivo, de este género se distribuyen aproximadamente 16 especies en este país (Phipps, 1997; Núñez-Colín & Hernández-Martínez, 2011; Villaseñor, 2016; Rzedowski, 2021), de las cuales sólo tres son cultivadas a escala limitada (*C. mexicana*, *C. gracilior* y *C. rosei*) (Rzedowski, 2021; SIAP, 2022). Los frutos de la mayoría de las especies se consumen cuando se recolectan de los árboles que crecen de forma silvestre, por lo que es considerado un frutal subutilizado y de recolección (Rzedowski, 2021; Vera-Sánchez et al., 2021).

Además, cinco de estas especies (*C. aurescens*, *C. cuprina*, *C. grandifolia*, *C. johnstonii* y *C. lindenii*) están catalogadas globalmente como “en peligro” (EN) bajo los criterios de la IUCN Red List (IUCN, 2022). Para la mayoría de las especies se han realizado trabajos de caracterización morfológica (Nieto-Angel et al., 2009; Velasco-Hernández et al., 2017), molecular (Núñez-Colín et al., 2011; Piedra-Malagón et al., 2016; Betancourt-Olvera, Nieto-Angel et al., 2018; Betancourt-Olvera, Pérez-Lainez et al., 2018), fitoquímica (García-Mateos et al., 2012; González-Jiménez et al. 2018; Pérez-Lainez et al., 2019), actividad biológica (Reyes-Becerril et al., 2019; Maldonado-Cubas et al., 2020; Robles-Botero et al., 2020; Ornelas-Lim et al., 2021) y análisis espaciales de diversidad y conservación (Núñez-Colín et al., 2008; Núñez-Colín, 2009; Núñez-Colín et al., 2012; Vera-Sánchez et al., 2021) Sin embargo, todavía no se han caracterizado o evaluado sus características de valor adaptativo para condiciones abióticas, ni se han utilizado aproximaciones ecogeográficas para *Crataegus* L. en México.

Esta tesis se concibió con el objetivo de identificar poblaciones de tejocote que contengan rasgos adaptativos a condiciones del cambio climático global, como una base para programas de mejoramiento genético y de una estrategia de conservación a nivel nacional. Para ello, se establecieron tres objetivos: 1) Determinar y caracterizar los escenarios adaptativos en los que ocurren las especies de *Crataegus* L. en México. 2) Seleccionar accesiones de *C. mexicana* tolerantes a estrés por sequía. 3) Seleccionar poblaciones y accesiones de *C. mexicana* con potencial tolerancia a sequía mediante la aproximación de filtrado ecogeográfico de caracterización predictiva.

El primer objetivo se desarrolla en el Capítulo II. Utilizando herramientas ecogeográficas y estadísticas se caracterizaron las variables ecogeográficas más importantes que explicaron la distribución de cada especie mexicana de *Crataegus* L. Con base en ello se buscaron patrones de diversidad ecogeográfica como una aproximación de su diversidad genética. Así mismo se determinaron los diferentes escenarios ambientales que cada especie prefiere y cuales son aquellos que les pudieran generar algún rasgo de adaptación a estrés abiótico.

Bajo la hipótesis de que la evolución de los rasgos adaptativos de las plantas es el resultado de las presiones de la selección natural operando sobre su diversidad en un ambiente específico, las cuales poseerán un conjunto de características moldeadas por las presiones de selección únicas de esos ambientes

El segundo objetivo se desarrolla en el Capítulo III, donde se describe la evaluación de la tolerancia a sequía de 25 accesiones de *C. mexicana* establecidas en el Banco de Germoplasma de Tejocote, con el objetivo de identificar aquellas que muestren una respuesta positiva o bajo impacto en las variables fisiológicas y morfológicas medidas durante el periodo de sequía inducida. Ya que se ha documentado que *C. mexicana* puede desarrollarse en condiciones adversas de poca humedad y altas temperaturas (Phipps, 1997, CONABIO, 2023)

El tercer objetivo se desarrolla en el Capítulo IV, el cual detalla la aplicación de la aproximación de filtrado ecogeográfico de caracterización predictiva para identificar poblaciones/accesiones de *C. mexicana* con potencial tolerancia a sequía utilizando el índice de aridez de De Martonne, bajo el supuesto de que existe una asociación entre su nivel de aridez y su tolerancia a sequía. Puesto que a lo largo de su historia evolutiva ha adquirido adaptaciones a las condiciones de sequía a las que se ha enfrentado.

LITERATURA CITADA

- Abobatta, W. F. (2019). Drought adaptive mechanisms of plants—a review. *Advances in Agriculture and Environmental Science*, 2(1), 62-65. <https://doi.org/10.30881/aaeoa.00022>
- Anderson, R., Bayer, P. E., & Edwards, D. (2020). Climate change and the need for agricultural adaptation. *Current Opinion in Plant Biology*, 56, 197-202. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2019.12.006>
- Anter, A. S. (2023). Induced Mutation to Enhance Plant Biodiversity and Genetic Resources for Intensification of Crop Production to Mitigate Climatic Changes. En M. Çalışkan & S. Aydin (Eds.), *Genetic Diversity-Recent Advances and Applications*. IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/intechopen.108117>

- Arora, N. K. (2019). Impact of climate change on agriculture production and its sustainable solutions. *Environmental Sustainability*, 2(2), 95-96. <https://doi.org/10.1007/s42398-019-00078-w>
- Aryal, J. P., Sapkota, T. B., Khurana, R., Khatri-Chhetri, A., Rahut, D. B., & Jat, M. L. (2020). Climate change and agriculture in South Asia: Adaptation options in smallholder production systems. *Environment, Development and Sustainability*, 22(6), 5045-5075. <https://doi.org/10.1007/s10668-019-00414-4>
- Bari, A., Amri, A., Street, K., Mackay, M., De Pauw, E., Sanders, R., Nazari, K., Humeid, B., Konopka, J., & Alo, F. (2014). Predicting resistance to stripe (yellow) rust (*Puccinia striiformis*) in wheat genetic resources using focused identification of germplasm strategy. *The Journal of Agricultural Science*, 152(6), 906-916. <https://doi.org/10.1017/S0021859613000543>
- Bari, A., Street, K., Mackay, M., Endresen, D. T. F., De Pauw, E., & Amri, A. (2012). Focused identification of germplasm strategy (FIGS) detects wheat stem rust resistance linked to environmental variables. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 59, 1465-1481. <https://doi.org/10.1007/s10722-011-9775-5>
- Betancourt-Olvera, M., Nieto-Angel, R., Urbano, B., & González-Andrés, F. (2018). Analysis of the biodiversity of hawthorn (*Crataegus* spp.) from the morphological, molecular, and ethnobotanical approaches, and implications for genetic resource conservation in scenery of increasing cultivation: the case of Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 65(3), 897-916. <https://doi.org/10.1007/s10722-017-0583-4>
- Betancourt-Olvera, M., Perez-Lainez, M. D., Nieto-Angel, R., Barrientos-Priego, A. F., García-Mateos, M. D. R., & Corona-Torres, T. (2018). Comparación de seis métodos de extracción de ADN en Tejocote (*Crataegus mexicana* Moc. & Sessé). *Revista Fitotecnia Mexicana*, 41(1), 75-79. <https://doi.org/10.35196/rfm.2018.1.75-79>
- Bhullar, N. K., Street, K., Mackay, M., Yahiaoui, N., & Keller, B. (2009). Unlocking wheat genetic resources for the molecular identification of previously undescribed functional alleles at the Pm3 resistance locus. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(23), 9519-9524. <https://doi.org/10.1073/pnas.0904152106>
- Bohra, A., Kilian, B., Sivasankar, S., Caccamo, M., Mba, C., McCouch, S. R., & Varshney, R. K. (2022). Reap the crop wild relatives for breeding future crops. *Trends in Biotechnology*, 40(4), 412-431. <https://doi.org/10.1016/j.tibtech.2021.08.009>
- Chaudhry, S., & Sidhu, G. P. S. (2022). Climate change regulated abiotic stress mechanisms in plants: A comprehensive review. *Plant Cell Reports*, 41(1), 1-31. <https://doi.org/10.1007/s00299-021-02759-5>
- Deepak, S. B., Thakur, A., Singh, S., Bakshi, M., & Bansal, S. (2019). Changes in crop physiology under drought stress: A review. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*, 8(4), 1251-1253. <https://www.phytojournal.com/archives/2019/vol8issue4/PartU/8-4-48-555.pdf>

- Ebert, A. W. & Engels, J. M. (2020). Plant biodiversity and genetic resources matter!. *Plants*, 9(12), 1706. <https://doi.org/10.3390/plants9121706>
- Elbasyoni, I. S., El-Orabey, W. M., Morsy, S., Baenziger, P. S., Al Ajlouni, Z., & Dowikat, I. (2019). Evaluation of a global spring wheat panel for stripe rust: Resistance loci validation and novel resources identification. *PLoS One*, 14(11), e0222755. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222755>
- Endresen, D. T. F., Street, K., Mackay, M., Bari, A., & De Pauw, E. (2011). Predictive association between biotic stress traits and eco-geographic data for wheat and barley landraces. *Crop Science*, 51(5), 2036-2055. <https://doi.org/10.2135/cropsci2010.12.0717>
- FAO. (2017). Water for sustainable food and agriculture a report produced for the G20 presidency of Germany. FAO. <https://www.fao.org/3/i79599e/i79599e.pdf>
- Fawzy, S., Osman, A. I., Doran, J., & Rooney, D. W. (2020). Strategies for mitigation of climate change: a review. *Environmental Chemistry Letters*, 18, 2069-2094. <https://doi.org/10.1007/s10311-020-01059-w>
- García S., R. M., Parra-Quijano, M., Greene, S., & Iriondo, J. M. (2019). Predictive characterisation identifies global sources of acyanogenic germplasm of a key forage species. *Crop and Pasture Science*, 70, 546-554. <https://doi.org/10.1071/cp18346>
- García-Mateos, R., Aguilar-Santelises, L., Soto-Hernández, M., Nieto-Angel, R., & Kite, G. (2012). Total phenolic compounds, flavonoids and antioxidant activity in the flowers of *Crataegus* spp. from México. *Agrociencia*, 46(7), 651-662. <https://www.scielo.org.mx/pdf/agro/v46n7/v46n7a2.pdf>
- González-Jiménez, F. E., Salazar-Montoya, J. A., Calva-Calva, G., & Ramos-Ramírez, E. G. (2018). Phytochemical characterization, in vitro antioxidant activity, and quantitative analysis by micellar electrokinetic chromatography of hawthorn (*Crataegus pubescens*) fruit. *Journal of Food Quality*, 2018. <https://doi.org/10.1155/2018/2154893>
- Hatfield, J. L. & Dold, C. (2019). Water-use efficiency: advances and challenges in a changing climate. *Frontiers in Plant Science*, 10, 103. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00103>
- Haupt, M. & Schmid, K. (2020). Combining focused identification of germplasm and core collection strategies to identify genebank accessions for central European soybean breeding. *Plant, Cell & Environment*, 43(6), 1421-1436. <https://doi.org/10.1111/pce.13761>
- IUCN. (15 de marzo de 2022). *The IUCN Red List of Threatened Species*. <https://www.iucnredlist.org>
- Jorasch, P. (2020). Potential, challenges, and threats for the application of new breeding techniques by the private plant breeding sector in the EU. *Frontiers in Plant Science*, 11, 582011. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.582011>
- Khazaei, H., Street, K., Bari, A., Mackay, M., & Stoddard, F. L. (2013). The FIGS (Focused Identification of Germplasm Strategy) approach identifies traits

- related to drought adaptation in *Vicia faba* genetic resources. *PloS one*, 8(5), e63107. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063107>
- Khoury, C. K., Bjorkman, A. D., Dempewolf, H., Ramirez-Villegas, J., Guarino, L., Jarvis, A., Rieseberg, L. H., & Struik, P. C. (2014). Increasing homogeneity in global food supplies and the implications for food security. *PNAS* 111(11), 4001–4006. <https://doi.org/10.1073/pnas.1313490111>
- Mackay, M. C., Street, K., Mitrofanova, O., Zuev, E., Strelchenko, P., & Pertziger, F. (2004). Focused identification of germplasm strategy–FIGS. *Proceedings 11th Wheat Breeding Assembly*, 20-24.
- Mackay, M., Von Bothmer, R., & Skovmand, B. (2005) Conservation and utilization of plant genetic resources – future directions. *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding*, 41, 335–344. <https://doi.org/10.17221/6214-CJGPB>
- Maldonado-Cubas, J., Albores-Méndez, E. M., San Martín-Martínez, E., Quiroz-Reyes, C. N., González-Córdova, G. E., & Casañas-Pimentel, R. G. (2020). Mexican hawthorn (*Crataegus gracilior* JB Phipps) stems and leaves induce cell death on breast cancer cells. *Nutrition and Cancer*, 72(8), 1411-1421. <https://doi.org/10.1080/01635581.2019.1678657>
- Malhi, G. S., Kaur, M., & Kaushik, P. (2021). Impact of climate change on agriculture and its mitigation strategies: A review. *Sustainability*, 13(3), 1318. <https://doi.org/10.3390/su13031318>
- Nadeem, M., Li, J., Yahya, M., Sher, A., Ma, C., Wang, X., & Qiu, L. (2019). Research progress and perspective on drought stress in legumes: A review. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(10), 2541. <https://doi.org/10.3390/ijms20102541>
- Nair, A., Fischer, A. R., Moscatelli, S., Socaciu, C., Kohl, C., Stetkiewicz, S. S., Menary, J., Baekelandt, A., Nanda, A. K., Jorasch, P., Davies J. A. C., & Wilhelm, R. (2023). European consumer and societal stakeholders' response to crop improvements and new plant breeding techniques. *Food and Energy Security*, 12(1), e417. <https://doi.org/10.1002/fes3.417>
- Nair, K. P. (2019). Utilizing crop wild relatives to combat global warming. *Advances in Agronomy*, 153, 175-258. <https://doi.org/10.1016/bs.agron.2018.09.001>
- Nieto-Angel, R., Perez-Ortega, S. A., Núñez-Colín, C. A., Martínez-Solís, J., & Gonzalez-Andres, F. (2009). Seed and endocarp traits as markers of the biodiversity of regional sources of germplasm of tejocote (*Crataegus* spp.) from Central and Southern Mexico. *Scientia Horticulturae*, 121(2), 166-170. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2009.01.034>
- Núñez-Colín, C. A. & Hernández-Martínez, M. Á. (2011) La problemática en la taxonomía de los recursos genéticos de tejocote (*Crataegus* spp.) en México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 2 (1), 141–153. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=263119820011>
- Núñez-Colín, C. A. (2009). Áreas prioritarias para coleccionar germoplasma de (*Crataegus* L.) en México con base en la diversidad y riqueza de especies. *Agricultura Técnica en México*, 35, 333–8.

https://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S0568-25172009000300010&script=sci_abstract&tlng=pt

- Núñez-Colín, C. A. Escobedo-López, D. Hernández-Martínez, M. Á., & Ortega-Rodríguez, C. (2012). Modelos de las zonas adecuadas de adaptación del tejocote (*Crataegus mexicana* DC.) por efecto del cambio climático. *Agronomía Mesoamericana*, 23(2), 241-246. https://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1659-13212012000200003
- Núñez-Colín, C. A. Nieto-Angel, R. Barrientos-Priego, A. F. Segura, S. Sahagún-Castellanos, J., & González-Andrés, F. (2008). Distribución y caracterización eco-climática del género *Crataegus* L. (Rosaceae, Subfam. Maloideae) en México. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 14, 177–84. <https://doi.org/10.5154/r.rchsh.2006.06.027>
- Núñez-Colín, C. A., Valadez-Moctezuma, E., Barrientos-Priego, A. F., González-Andrés, F., & Nieto-Angel, R. (2011). Variación de la región ribosómica nuclear en *Crataegus* L. del centro y sur de México. *Agronomía Mesoamericana*, 22(1), 01-10. https://www.scielo.sa.cr/scielo.php?pid=S1659-13212011000100001&script=sci_arttext&tlng=en
- Ornelas-Lim, C., Luna-Vázquez, F. J., Rojas-Molina, A., & Ibarra-Alvarado, C. (2021). Development of a quantified herbal extract of hawthorn *Crataegus mexicana* leaves with vasodilator effect. *Saudi Pharmaceutical Journal*, 29(11), 1258-1266. <https://doi.org/10.1016/j.jsps.2021.10.002>
- Parra-Quijano, M., Iriondo, J. M., & Torres, E. (2012). Ecogeographical land characterization maps as a tool for assessing plant adaptation and their implications in agrobiodiversity studies. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 59(2), 205–217. <https://doi.org/10.1007/s10722-011-9676-7>
- Parra-Quijano, M., Iriondo, J. M., Torres, M. E., López, F., Phillips, J., & Kell, S. (2021). CAPFITOGEN3: A toolbox for the conservation and promotion of the use of agricultural biodiversity. Universidad Nacional de Colombia. <https://drive.google.com/file/d/1cwlVUk2P2S-kzCR7er7xL8KHm5nRx4Tr/view>
- Pérez-Lainez, M. D., Corona-Torres, T., García-Mateos, M. del R., Winkler, R., Barrientos-Priego, A. F., Nieto-Angel, R., Aguilar-Rincón, V. H., & García-Velázquez, J. A. (2019). Metabolomic study of volatile compounds in the pigmented fruit from Mexico *Crataegus* genotypes. *Journal of Applied Botany and Food Quality*, 92, 15-23. <https://doi.org/10.5073/JABFQ.2019.092.003>
- Perrino, E. V. & Perrino, P. (2020). Crop wild relatives: Know how past and present to improve future research, conservation and utilization strategies, especially in Italy: A review. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 67(5), 1067-1105. <https://doi.org/10.1007/s10722-020-00930-7>
- Phipps, J. B. (1997). *Monograph of Northern Mexican Crataegus* (Rosaceae subfam. Maloideae), Botanical Research Institute of Texas.

- Piedra-Malagón, E. M., Albarrán-Lara, A. L., Rull, J., Piñero, D., & Sosa, V. (2016). Using multiple sources of characters to delimit species in the genus *Crataegus* (Rosaceae): the case of the *Crataegus rosei* complex. *Systematics and Biodiversity*, 14(2), 244-260. <https://doi.org/10.1080/14772000.2015.1117027>
- Pourkheirandish, M., Golicz, A. A., Bhalla, P. L., & Singh, M. B. (2020). Global role of crop genomics in the face of climate change. *Frontiers in Plant Science*, 11, 922. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00922>
- Reyes-Becerril, M., Martínez-Preciado, A., Guluarte, C., Guerra, K., Tovar-Ramirez, D., Macias, M. E., & Angulo, C. (2019). Phytochemical composition and immunobiological activity of hawthorn *Crataegus mexicana* nanoencapsulated in longfin yellowtail seriola rivoliana leukocytes. *Fish & Shellfish Immunology*, 92, 308-314. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2019.06.024>
- Robles-Botero, M. V., Ronquillo-de Jesús, E., Quiroz-Reyes, C. N., & Aguilar-Méndez, M. A. (2020). Caracterización e identificación de compuestos bioactivos con actividad antioxidante de la cáscara, pulpa y semilla del fruto de tejocote (*Crataegus mexicana*). *TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, 23 (2020). <https://doi.org/10.22201/fesz.23958723e.2020.0.233>
- Rubio T., M. L., Lara-Romero, C., Rubiales, D., Parra-Quijano, M., & Iriando, J. M. (2022). Searching for abiotic tolerant and biotic stress resistant wild lentils for introgression breeding through predictive characterization. *Frontiers in Plant Science*, 90. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.817849>
- Rzedowski, J. La familia Rosaceae en México. (2021). *Polibotánica*, 51, 1-16. <https://doi.org/10.18387/polibotanica.51.1>
- Seleiman, M. F., Al-Suhaibani, N., Ali, N., Akmal, M., Alotaibi, M., Refay, Y., Dindaroglu, T., Abdul-Wajid, H., & Battaglia, M. L. (2021). Drought Stress Impacts on Plants and Different Approaches to Alleviate Its Adverse Effects. *Plants*, 10, 259. <https://doi.org/10.3390/plants10020259>
- SIAP. (16 de julio de 2022). *Anuario Estadístico de la Producción Agrícola*. <https://nube.siap.gob.mx/cierreagricola/>
- Skendžić, S., Zovko, M., Živković, I. P., Lešić, V., & Lemić, D. (2021). The impact of climate change on agricultural insect pests. *Insects*, 12(5), 440. <https://doi.org/10.3390/insects12050440>
- Song, X., Zhou, G., He, Q., & Zhou, H. (2020). Stomatal limitations to photosynthesis and their critical Water conditions in different growth stages of maize under water stress. *Agricultural Water Management*, SDF241, 106330. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2020.106330>
- Swarup, S., Cargill, E. J., Crosby, K., Flagel, L., Kniskern, J., & Glenn, K. C. (2021). Genetic diversity is indispensable for plant breeding to improve crops. *Crop Science*, 61(2), 839-852. <https://doi.org/10.1002/csc2.20377>
- Teklić, T., Parađiković, N., Špoljarević, M., Zeljković, S., Lončarić, Z., & Lisjak, M. (2021). Linking abiotic stress, plant metabolites, biostimulants and functional food. *Annals of Applied Biology*, 178(2), 169-191. <https://doi.org/10.1111/aab.12651>

- Thormann, I., Parra-Quijano, M., Endresen, D. T. F., Rubio-Teso, M. L., Iriondo, J. M., & Maxted, N. (2014). *Predictive characterization of crop wild relatives and landraces version 1*. Bioversity International, 40. <https://hdl.handle.net/10568/68548>
- Thormann, I., Parra-Quijano, M., Rubio Teso, M. L., Endresen, D. T. F., Dias, S., Iriondo, J. M., & Maxted, N. (2016). Predictive characterization methods for accessing and using CWR diversity. En N. Maxted, M. E. Dulloo, & B. V. Ford-Lloyd (Eds.), *Enhancing crop gene pool use: Capturing wild relative and landrace diversity for crop improvement* (pp. 64-77). CABI. <https://doi.org/10.1079/9781780646138.0064>
- UNDP. (2022). *Emissions Gap Report 2022: The Closing Window — Climate crisis calls for rapid transformation of societies*. UNDP. <https://www.unep.org/emissions-gap-report-2022>
- Velasco-Hernández, A., Saucedo-Veloz, C., Nieto-Angel, R., Ramírez-Guzmán, M. E., Saucedo-Reyes, D., & Nieto-López, E. H. (2017). Fruit growth, maturation, and shelf life of two cultivars of tejocote (*Crataegus mexicana* Moc. & Sessé). *Fruits*, 72, 74-81. <https://doi.org/10.17660/th2017/72.2.2>
- Vera-Sánchez, K. S., Parra-Quijano, M., Nieto-Angel, R., & Barrientos-Priego, A. F. (2021). Multi-Criteria Analysis for the Prioritization of Areas for the In Situ Conservation of *Crataegus* L., an Underutilized Fruit Tree in Mexico. *Plants*, 10(12), 2561. <https://doi.org/10.3390/plants10122561>
- Vikas, V. K., Kumar, S., Archak, S., Tyagi, R. K., Kumar, J., Jacob, S., Sivasamy, M., Jayaprakash, P., Saharan, M. S., Basandrai, A. K., Basandrai, D., Srinivasan, K., Radhamani, J., Parimalan, R., Tyagi, S., Kumari, J., Singh, A. K., Peter, J., Nisha, R., ... Bansal, K. C. (2020). Screening of 19,460 genotypes of wheat species for resistance to powdery mildew and identification of potential candidates using focused identification of germplasm strategy (FIGS). *Crop Science*, 60(6), 2857-2866. <https://doi.org/10.1002/csc2.20196>
- Villaseñor, J. L. (2016). Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87(3), 559-902. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.017>
- Wang, Z., Li, G., Sun, H., Ma, L., Guo, Y., Zhao, Z., Gao, H., & Mei, L. (2018). Effects of drought stress on photosynthesis and photosynthetic electron transport chain in young apple tree leaves. *Biology Open*, 7(11), bio035279. <https://doi.org/10.1242/bio.035279>
- Zhu, J. K. (2016) Abiotic stress signaling and responses in plants. *Cell*, 167, 313–324. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2016.08.029>

CAPÍTULO II

ECOGEOGRAPHIC DIVERSITY ANALYSIS AND ABIOTIC ADAPTATIVE SCENARIOS FOR MEXICAN HAWTHORN SPECIES

ABSTRACT

Lately, the use of environmental data to estimate genetic variation has received significant attention. Together with modelling tools, these data have helped in characterization and selection of germplasm for use in breeding and prioritizing conservation. From a dataset of 1,272 records of 16 Mexican hawthorn species (*Crataegus* spp.) and fifty-eight variables, relevant variables set explaining their distribution was identified, an ecogeographic diversity analysis was conducted, and their abiotic adaptative scenarios were determined for each species. The distribution of this species was influenced by eleven bioclimatic, ten edaphic, and six geophysical variables. But each species distribution was explained for a set of the most important three variables of each type. Although one variable affected more than one species distribution, no distribution was defined by the same variables set. Based on relevant variables characterization, no spatial pattern of high ecogeographic diversity was found in any species, it could be attributed to reproductive complications of this genus. Therefore, it is proposed to conduct additional studies from the genetic and phylogenetic focus, because the ecogeographic approach was not sufficient to explain the genetic variability of Mexican hawthorn species. For each, at least twenty-six ELC (ecogeographical land characterization) categories or abiotic adaptative scenarios were determined. *Crataegus mexicana* and *C. rosei* were over a wide range of ecogeographic conditions as an expression of phenotypic plasticity because these species occurred in 60 % of their environments. The species *C. tracyi* occurred in three, *C. lindenii* and *C. nelsoni* occurred in two categories. Restricted adaptation to specific environments allowed to conclude *C. tracyi* and *C. greggiana* could be potentially tolerant to aluminum and manganese since this species preferred sites with a low pH in subsoil (>5).

Key words: *Crataegus*, ecogeographic characterization, underutilized crop, tejocote, Mexican fruit.

INTRODUCTION

Genus *Crataegus* is the fourth most represented of the family Rosaceae in Mexico (Rzedowski, 2021). Mostly occurring in mountain areas with temperate climates (Phipps, 1997; Núñez-Colín et al., 2012). Nearly associated with oak (*Quercus* spp.) and pine (*Pinus* spp.) vegetation (Phipps, 1997). To date, there is no consensus on the number of species recognized in Mexico given its taxonomy reported as one of the most complex among vascular plants (Núñez-Colín & Hernández-Martínez, 2011; Emami et al., 2018). It is due to reproductive complications such as polyploidy, sterile masculine agamospermy, hybridism, apomixis, pseudogamy, and gametophytic self-incompatibility (Phipps, 2003; Dickinson et al., 2007; Talent & Dickinson, 2007; Dickinson et al., 2008). According to different taxonomic studies and plant lists (Phipps, 1997; Núñez-Colín & Hernández-Martínez, 2011; Villaseñor, 2016; Rzedowski, 2021), this genus comprises around sixteen species from which ten are considered endemic. The species *C. mexicana*, *C. gracilior*, and *C. rosei* present a very wide distribution (Phipps, 1997; Piedra-Malagón et al., 2016; Tropicos, 2021; IUCN, 2022), while *C. aurescens*, *C. cuprina*, *C. grandifolia*, *C. johnstonii*, and *C. lindenii* are species with very restricted distribution, even globally assessed as Endangered (EN) under the Red List IUCN criteria (IUCN, 2022). The species are listed in Table 2.1. At a global level, *Crataegus* species are commonly called “hawthorn;” for Mexican people, it is known as “tejocote” (Phipps, 1997). Their fruits have a significant cultural and economic value during the December holiday season. Also, people use fruits for human consumption in marmalades or jam, in the food industry as a source of pectins and vitamin C, and sometimes use plants as rootstocks (Phipps, 1997; Nieto-Angel, 2007). Although the Mexican hawthorn is an underutilized crop usually considered wildcrafting fruit (Nieto-Angel, 1992), the species *C. mexicana*, *C. gracilior*, and *C. rosei* are already cultivated and commercialized on a limited scale (Nieto-Angel, 1997; Rzedowski, 2021; SIAP, 2022).

Spatial analyses of Mexican hawthorn have been conducted to pattern their distribution based on climate change (Núñez-Colín et al., 2012), to define priority collecting areas based on species richness (Núñez-Colín, 2009), and to prioritize areas for *in situ* conservation (Vera-Sánchez et al., 2021). Using only temperature and precipitation variables, Núñez-Colín et al. (2008) determined three ecoclimatic zones of *Crataegus* spp. distribution were identified, temperate climate, semi-desert to desert climates, and subtropical climate. However, studies about diversity hotspots and adaptative scenarios from an ecogeographical approach have not been realized until now for this genus. An ecogeographical analysis includes the combination of bioclimatic, geophysical, and edaphic variables and together represent the abiotic factors affecting plant development from the agronomic focus (Parra-Quijano et al., 2011). The ecogeographic diversity is determined based on ecogeographical information from the growth site of an individual plant or plant population, directly related to the process of adaptation to the abiotic environment often considered in studies of crop adaptation. The spatial analysis of ecogeographical data can contribute to the detection of distribution patterns and genetic diversity hotspots. Since genetic data are expensive and time-consuming to obtain, freely available environmental and geographic variables can be used as effective surrogates for genetic data in conservation planning because the spatial patterns of environmental and geographic variation are correlated, respectively, with adaptive and neutral genetic variation (Hanson et al., 2017; N. Di Santo & Hamilton, 2021). Their representation in maps facilitates the interpretation and makes them powerful tools beneficial for prioritizing future collecting and conservation efforts (Parra-Quijano et al., 2012a; Thomas et al., 2012). On the other hand, an ecogeographical land characterization (ELC) map helps to determine different adaptive scenarios of a particular species or group of species in a targeted territory. It represents the different ecogeographic conditions in which these species occur, using variables of high importance for the distribution of target species likely to be determinants for the adaptive environment (Parra-Quijano et al., 2012b).

Both ecogeographic diversity and ELC maps matched with other analyses have been applied in diverse studies around the world to prioritize efforts for in-situ and ex-situ conservation strategies and to address the use of plant genetic resources. Some examples are ecogeographic and morphological diversity of cassava and highland maize in Ecuador (Monteros-Altamirano et al., 2021; Tapia et al., 2021), in situ and ex situ conservation gap analyses of West African crop wild relatives (CWR) (Nduche et al., 2022), diversity and conservation priorities of CWR in Mexico (Contreras-Toledo et al., 2019), ecogeographic characterization of *Carica papaya* in Mexico (Hernández-Salinas et al., 2022), ecogeographical representativeness of a collection of the genus *Trichloris* in Argentina (Marinoni et al., 2015), ecogeographical gaps in the Spanish *Aegilops* (García et al., 2017), and others.

This study was aimed by three purposes: 1) to characterize the relevant ecogeographical variables explaining the distribution of each Mexican hawthorn species, 2) to analyze their ecogeographic diversity and 3) to determine the abiotic adaptative scenarios where these species occur, and marginal environments associated with tolerance to abiotic stress.

MATERIALS AND METHODS

Species dataset and specific distribution

A set of occurrences belonging to 16 Mexican hawthorn species was built (Species are described in Table 2.1). Data were obtained from bibliographic references (Phipps, 1997; Piedra-Malagón et al., 2016; Villaseñor, 2016), online databases (GBIF, 2021; Tropicos, 2021), the Mexican hawthorn Germplasm Bank (Betancourt-Olvera et al., 2018), and in situ observations (Vera-Sánchez et al., 2021). The dataset was standardized according to the minimal requirements of passport data (Alercia et al., 2015), and all records without geographic coordinates were removed. Next, as a critical requirement to perform spatial analyses, data were subjected to a geo-referencing quality evaluation using the GEOQUAL tool from the CAPFITOGEN toolkit.

CAPFITOGEN is a toolbox of fifteen software tools (such as GEOQUAL, SelecVar, DIVmapas, and ELCmapas) designed to perform spatial and ecogeographic diversity analyses (Parra-Quijano et al., 2021). The quality threshold setting was 75, on a scale from 0 to 100. Only records with values above this threshold were considered in subsequent analysis. These analyses were done with seven species sub-datasets (SS) (Table 2.1).

Table 2.1. Targeted species subsets list. Information obtained from IUCN (2022), Rzedowski (2021), Villaseñor (2016), Rzedowski & Calderón de Rzedowski (2005), and Phipps (1997).

Subset	Species	Origin	Growth form	Degree of management	IUCN Status*
I	<i>C. mexicana</i> Moř. & Sess, ex DC.	Native	Medium tree	Wild/ cultivated	LC
II	<i>C. gracilior</i> J.B. Phipps	Endemic	Small tree	Wild/ cultivated	-
III	<i>C. rosei</i> Eggl.	Endemic	Small tree	Wild/ cultivated	LC
IV	<i>C. greggiana</i> Eggl.	Native	Small tree	Wild	VU
V	<i>C. baroussana</i> Eggl.	Endemic	Small tree	Wild	VU
VI	<i>C. tracyi</i> Ashe ex Eggl.	Native	Small tree	Wild	LC
	<i>C. aurescens</i> J.B. Phipps	Endemic	Small tree	Wild	EN
	<i>C. crus-galli</i> L.	Extant	Medium-Large tree	Wild	LC
	<i>C. cuprina</i> J.B. Phipps	Endemic	Small tree	Wild	EN
VII	<i>C. grandifolia</i> J.B. Phipps	Endemic	Medium tree	Wild	EN
	<i>C. johnstonii</i> J.B. Phipps	Endemic	Small tree	Wild	EN
	<i>C. serratissima</i> J.B. Phipps	Native	Small tree	Wild	-
	<i>C. sulfurea</i> J.B. Phipps	Endemic	Small tree	Wild	-
	<i>C. uniflora</i> Münchh.	Native	Small tree	Wild	-
VIII	<i>C. lindenii</i> Stapf	Endemic	Small tree	Wild	EN
	<i>C. nelsoni</i> Eggl.	Endemic	Small tree	Wild	-

*EN= Endangered, LC=Last Concern, VU=Vulnerable.

According to their wide distribution (Phipps, 1997; Piedra-Malagón et al., 2016; Tropicos, 2021; IUCN, 2022), the species *C. mexicana*, *C. gracilior*, *C. rosei*, *C. greggiana*, *C. tracyi*, and *C. baroussana* were analyzed as individual species datasets. Because of their restricted distribution to the high mountains of Coahuila, Nuevo León, and Tamaulipas (Phipps, 1997), the species *C. aurescens*, *C. cuprina*, *C. crus-galli*, *C. johnstonii*, *C. grandifolia*, *C. sulfurea*, *C. serratissima*, and *C. uniflora* were studied as a single subset. The species *C. nelsoni* and *C. lindenii* were also analyzed as another subset due to their very restricted distribution to Chiapas Highlands (Rzedowski, 2021). To show and describe the specific distribution of each species, a map with the occurrences was created for each of them.

Selection of ecogeographical variables

A list of fifty-eight ecogeographical variables classified into three abiotic components was utilized: twenty bioclimatic, twenty-nine edaphic, and nine geophysical (Supplementary Table 2.1). From it, a set of variables that might be the most relevant for the Mexican hawthorn species adaptation was determined using the SelecVar tool (Parra-Quijano et al., 2021). This tool extracts information from the raster layers to the occurrence sites and assesses the importance of each variable in generating different adaptive scenarios for a species or group of species. The importance is estimated for each component. First, the variables were listed from the most to the least important using random forest classification (RFC) according to the mean decrease accuracy index. And then, half of RFC's most important variables were subjected to a bivariate correlation test to discard those redundant variables. It is done by comparing the variable of least importance according to RFC with the rest of the variables of greater importance. Variables with Pearson correlation coefficient $>|0.50|$, and p-value <0.05 were removed. Finally, SelecVar provides a table with the selected variables. From this table, the first three most important variables for each ecogeographic component were chosen to describe the abiotic adaptation for each species subset.

Generation of ecogeographic diversity map

The ecogeographic diversity map was generated for each species subset utilizing the DIVmapas tool (Parra-Quijano et al., 2021). First, an ecogeographical characterization was conducted extracting information for each occurrence record from raster layers with a 1 x 1 km resolution, these raster layers correspond to the same variables obtained above. Second, the Mexican territory was grided with a 5 x 5 km cell size. From the centroid of each cell with at least one occurrence of *Crataegus* spp. a circular neighborhood area (buffer area) with a radius of 15 km was drawn. All occurrences located in the buffer area comprise the spatial neighborhood. Using the information from the ecogeographical characterization, the tool calculated the mean value of the ecogeographic Euclidian distances among all occurrences of each spatial neighborhood.

Finally, this value was assigned to the cell from whose centroid the buffer area was drawn. The cells with ecogeographic Euclidian distance mean placed after the third quartile represent the areas with the most divergent adaptation.

Determination of abiotic adaptive scenarios

Employing the ELCmapas tool (Parra-Quijano et al., 2021) an ecogeographical land characterization (ELC) map was performed with a 5 X 5 km cell size resolution. The ecogeographical variables above selected as relevant in the species adaptation were used to generate an ELC map for each species subset considered in this study. Latitude and longitude were included as two additional geophysical variables to obtain maps with spatially aggregated categories. The optimal number of categories was determined using the Bayesian information criterion (BIC) for k-means (Welling & Kurihara, 2006). Each ecogeographical category represents one abiotic adaptive scenario (AAS) where the species can occur. Each occurrence site was assigned to each AAS according to its location to obtain the frequency distributions per species and per AAS. The proportion of cells (%) per each ASS was calculated and plotted to identify the frequency of occurrence. To describe and compare the preferred categories, quartiles of mean values in each variable were calculated and, in this way, four labels were obtained: low (between the minimum value and first quartile), medium (between the first and second quartile), medium-high (between the first and third quartile), and high (between the third quartile and the maximum value). All maps were displayed and edited using DIVA-GIS 7.5.0.

RESULTS AND DISCUSSIONS

An initial dataset of 4,634 occurrences of populations and 228 passport data of accessions conserved in the germplasm bank was integrated. Only 2,058 (44 %) records reported geographical coordinates. After the taxonomic screening, duplicate occurrences deletion, and quality analysis test of geographical coordinates a final dataset was obtained. Which was used for the subsequent analyses.

This dataset consisted of 1,272 records (Supplementary Table 2.2), of which 1,227 were occurrences sites of sixteen species, and forty-five were collection sites of three species from the germplasm bank (Supplementary Table 2.3). The final dataset corresponded to 26 % of the initial dataset. Which means that even with the digitalization efforts to make data openly accessible, the information is neither complete nor verified before uploading it to platforms to provide access to those data. Just as most of the global online available biodiversity datasets, the biggest obstacle for users is obtaining records of sufficient quantity and quality for the region and taxonomic group of interest (Ariño et al., 2013; Ball-Damerow et al., 2019). Because in many records has been omitted or missed valuable information over time, particularly the absence or errors of geographic coordinates, species identity, and associated uncertainty estimates (Graham et al., 2004; Townsend Peterson et al., 2018). In the last study using distribution data of *Crataegus* spp. (Núñez-Colin et al., 2008) the database consisted of 456 records from which 172 were data from germplasm. In our study, 45 of 228 records from germplasm bank were optimum to be used according to geographic coordinates quality, these records belonging to *C. mexicana*, *C. gracilior*, and *C. rosei* (Supplementary Table 2.3). Despite Betancourt-Olvera et al. (2018) who documented there are at least nine species *ex-situ* conserved in this bank. The low quality of geographic coordinates could be the reason since the records with a quality less than 75 were automatically discarded from the final database. This represents an example that the absence of data, and wrong taxonomic or incorrect occurrence information not only limit the use of this information but also in the future can limit the use of germplasm associated with this data (Thormann et al., 2012).

Distribution of species

Mexican hawthorn species occurred in twenty-five of thirty-two states of this country. The states with the highest number of occurrences were Michoacán (169), Estado de México (135), and Chiapas (128). While Aguascalientes, Chihuahua, Colima, and Sonora reported only one record each.

The highest number of species were in Coahuila (11) and Nuevo León (10) (Supplementary Table 2.3). The widest distributed species was *C. mexicana* (590 records in twenty-four states), followed by *C. gracilior* (380 records in eighteen states), and *C. rosei* (142 records in sixteen states). Together, these species represented 87 % of total records, precisely because of their wide distribution these species were globally assessed as Least Concern (LC) (IUCN, 2022). On the other hand, ten species recorded ≤ 10 occurrences, among which is *C. crussgalli*, native species from North America and globally assessed as LC. Although in Mexico their extant is low, on a global scale it is not endangered. The species *C. cuprina*, *C. grandifolia*, *C. johnstonii*, and *C. lindenii* are endemic to Mexico and are globally assessed as Endangered (EN) (IUCN, 2022) mostly to their very restricted distribution. Figure 2.1 shows the distribution of each Mexican hawthorn species. Mexican hawthorn species are labeled as an underutilized fruit, like all neglected and underutilized species worldwide, these fruit species are useful plants that are marginalized if not entirely ignored, by researchers, breeders, and policy makers (Padulosi et al., 2013). However, because tejocote fruits may be harvested from natural or semi-natural ecosystems (Rzedowski, 2021) these species play a key role in diversifying diets, particularly in local food systems like all underutilized species (Hunter et al., 2018). Mexican hawthorn species have been subjected to studies that evidence their medicinal, nutritional, and agronomic value because of their phytochemical compounds like phenols, polyphenols, volatile compounds, carotenoids, anthocyanins, vitamin C, and others (García-Mateos et al., 2013; Banderas-Tarabay et al., 2015; Pérez-Lainez et al., 2019). Thus, these species require research programs to explore and enhance their use and value. Contreras-Toledo et al. (2019) listed *C. mexicana*, *C. tracyi*, and *C. uniflora* in the crop wild relative inventory for Mexico as valuable sources of variation for the genetic improvement of crops and their diversity is threatened by climate change, habitat degradation, increasing human population, among other factors. Moreover, Phipps (1997) documented that Mexican hawthorn species can be found in elevations between 1,000 and 2,800 meters (m).

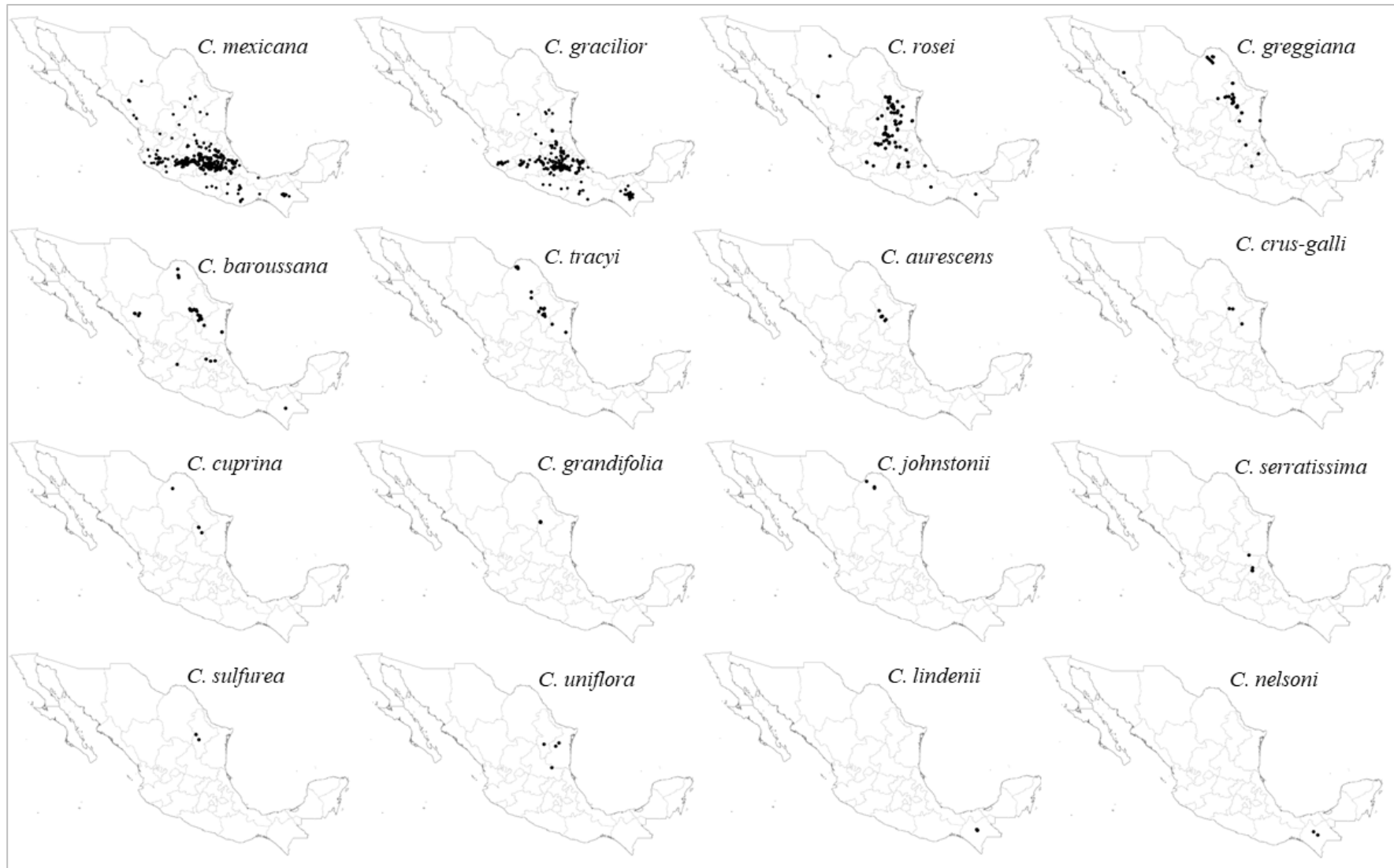


Figure 2.1 Occurrence of sixteen species of genus *Crataegus* in Mexico, based on a dataset of 1,272 records.

In this study most species were found in similar altitudinal range, but *C. mexicana* and *C. gracilior* occurred from fourteen to more than 3,700 m (Supplementary Table 2.3). Accordingly, this species could grow over a wide range of altitudes by adapting to changed conditions through phenotypic plasticity and genetic modification (Byars et al., 2007). Which is a different pattern to most species that are restricted to narrower ranges of elevation, because this altitudinal range represents characteristics of the physical and biotic environment that present challenges to plant adaptation and evolution (Abbott & Brennan, 2014). Finally, *Crataegus* spp. was present in nine of ten types of vegetation of Mexico (Rzedowski, 2006; INEGI, 2021). Tropical semi-deciduous and thorn forests were the types of vegetation less preferred with 1 % of records, while pine and oak forests noted 60 % records of fifteen species (Supplementary Table 2.3). This is the type of vegetation preferred for Mexican hawthorn species as well as most of the representative genus of the Rosaceae family in Mexico (Rzedowski, 2021)., Genus *Crataegus* is also part of an important group of representative genera from the Mexican mountain zones flora, composed of pine and oak forests. Even in forest with only oak trees, Mexican hawthorn species are part of its composition (Rzedowski, 2006). The species *C. tracyi*, *C. serratissima*, *C. johnstonii*, and *C. uniflora* prefer xeric scrubland associations. According to Phipps (1997), *C. greggiana* usually occurs in more xeric habitats than most *Crataegus* spp., but based on this study, this species preferred pine and oak forests (Supplementary Table 2.3).

Selection of ecogeographical variables

The most important variables for each ecogeographical component and each species are in Table 2.2. The distribution of all Mexican hawthorn species was explained by eleven bioclimatic, ten edaphic, and six geophysical variables. No species were influenced by the same bioclimatic, edaphic, and geophysical variables, although some variables were affecting different species. This could suggest that the adaptation of each species is specific, differs in its ecogeographical variables, and depends on their geographical distribution in the

country. Although the climate is one of the main drivers of species distribution, together with edaphic and geophysical components are considered important for the adaptation and distributions of the plant species (Williams et al., 2008). The values for relevant ecogeographical variables for each species subset are detailed in Supplementary Table 2.4.

Table 2.2. Relevant ecogeographical variables explaining distribution and adaptation of Mexican species of genus *Crataegus*.

Species subset*	Bioclimatic variables	Edaphic variables	Geophysical variables
I	Mean temperature diurnal range (bio2)	Soil organic carbon (SOC) density	Longitude
	Temperature annual range (bio7)	Soil bulk density (SBD)	Annual solar radiation
	Maximum temperature warmest month (bio5)	Soil organic carbon (SOC) stock	Annual wind speed
	Minimum temperature coldest month (bio6)	Soil bulk density (SBD)	Latitude
	Annual water vapor pressure	SOC stock	Annual solar radiation
II	Annual precipitation (bio12)	SOC density	Annual wind speed
	Mean temperature wettest quarter (bio8)	Soil bulk density (SBD)	Latitude
	Mean temperature warmest quarter (bio10)	Saturated soil water content	Annual solar radiation
III	Annual mean temperature (bio1)	Depth to bedrock (DTB)	Longitude
	Mean temperature warmest quarter (bio10)	Soil pH in H ₂ O	Longitude
	Maximum temperature warmest month (bio5)	Subsoil pH in KCl	Latitude
IV	Mean temperature wettest quarter (bio8)	Subsoil pH in H ₂ O	Elevation
	Maximum temperature warmest month (bio5)	SOC stock	Annual wind speed
	Mean temperature warmest quarter (bio10)	SOC density	Latitude
V	Annual mean temperature (bio1)	Soil bulk density (SBD)	Longitude
	Mean temperature warmest quarter (bio10)	Subsoil pH in H ₂ O	Elevation
	Temperature seasonality (bio4)	Subsoil clay content	Annual solar radiation
VI	Maximum temperature warmest month (bio5)	Subsoil pH KCl	Latitude
	Annual mean temperature (bio1)	Soil bulk density (SBD)	Elevation
	Mean temperature warmest quarter (bio10)	Available water capacity	Annual solar radiation
VII	Mean temperature wettest quarter (bio8)	Subsoil pH KCl	Longitude
	Precipitation seasonality (bio15)	Saturated soil water content	Aspect
	Annual precipitation (bio12)	SOC density	Annual wind speed
VIII	Mean temperature diurnal range (bio2)	SOC stock	Longitude

*I (*C. mexicana*), II (*C. gracilior*), III (*C. rosei*), IV (*C. greggiana*), V (*C. baroussana*), VI (*C. tracyi*), VII (*C. aurescens*, *C. crus-galli*, *C. cuprina*, *C. grandifolia*, *C. johnstonii*, *C. serratissima*, *C. sulfurea*, *C. uniflora*), VII. (*C. lindenii*, *C. nelsoni*). bio1 - bio10 (°C), bio12 and bio15 (mm), SOC density and SBD (kg/m³), SOC stock (ton/ha), saturated soil water content, available water capacity, and subsoil clay content (%), DTB (cm), longitude (decimal degrees - North), latitude (decimal degrees - West), elevation (m), annual solar radiation (MJ/m²), annual wind speed (m/s), aspect (°).

The most frequent bioclimatic variables among species subsets (SS) were bio10 (mean temperature warmest quarter) and bio5 (maximum temperature warmest month). These influenced five and four SS, respectively. According to Lembrechts et al. (2019), bio10 is one of the ecologically relevant variables that belong to the set of physiologically most pertinent bioclimatic determinants of spatial plant species distribution. This variable was one of the main bioclimatic factors that

helped explain and predict the distribution of 77 species of *Pinus* in México and allowed them to conclude that several species depend on maximum temperatures (Aceves-Rangel et al., 2018). Since the main type of vegetation associated with *Crataegus* spp. is pine and oak forest, the maximum temperatures could also be explaining the distribution of most Mexican hawthorn species.

According to Núñez-Colin et al. (2008), precipitation is the main bioclimatic variable defining the distribution of *Crataegus* spp. In this study, nine of eleven bioclimatic variables were related to temperature and were affecting all SS, while only two variables related to precipitation (bio12, bio15) affected two SS. Variable bio12 is the annual total precipitation that estimates the total water inputs and is, therefore, useful when ascertaining the importance of water availability to species distribution. While bio15 helps to know if the rainfall is in a specific season (O'Donnell & Ignizio, 2012). But temperature and precipitation are two bioclimatic factors strongly related, in the warm season higher temperatures go with lower precipitation amounts and vice versa. Changes in temperature and precipitation can disrupt a wide range of natural processes, particularly if these changes occur more quickly than plant species can adapt, and even can drive changes in the composition of plant communities (Feeley et al., 2020).

The most common edaphic variable was soil bulk density (SBD) which influenced five SS, followed by soil organic carbon (SOC) density and SOC stock, both variables influenced four SS. SBD determines the infiltration, available water capacity, soil porosity, rooting depth/restrictions, soil microorganism activity, root proliferation, and nutrient availability (Indoria et al., 2020). It gives a good indicator of the suitability for root growth and soil permeability and are vitally important for the soil-plant-atmosphere system, it is desirable to have soil with a low SDB for optimum movement of air and water through the soil (Mitchell et al., 2022; USDA, 2023). The increasing SBD not only induces changes in the pore-size distribution but also affects the ability of soil to shrink and to conduct water in the soil (Dec et al., 2008). While variables SOC-related affect the amount and availability of soil nutrients, also modify the acidity and the alkalinity towards values near neutrality and then increase the solubility to several nutrients (Martínez et al., 2008).

About geophysical variables, longitude was the most frequently affecting six SS, followed by latitude and annual solar radiation, both influencing five SS. Longitudinal gradients are related to maritime/continental moisture and temperature gradients.

Although the longitudinal pattern of biological diversity may not be as outstanding as the latitudinal pattern, there are climatic gradients associated with longitudes such as precipitation and temperature, which may result in a pattern of biological diversity along a longitudinal gradient (Behera & Roy, 2019). For example, a study of the plant species distribution pattern along the longest longitudinal gradient of India concluded that the number of vegetation types, plant species, genera, and families increased towards the eastern longitude (Behera et al., 2016), similarly was found by Behera & Roy (2019) in the pattern of distribution of angiosperm plant richness. Latitude gradients are frequently documented as influencing the distribution of global biodiversity, moving from high to low latitudes the average species richness increases in a wide spectrum of taxonomic groups (Gaston, 2000). Solar radiation is a particularly key factor that affects plant growth indirectly, it affects biomass and, together with temperature factors may affect the diversity of plants (Clarke & Gaston, 2006). Also, solar radiation affects the soil temperature, SOC variables and rate of evapotranspiration, positively.

Ecogeographic diversity analysis

Cells of high ecogeographic diversity were identified, however, in all SS these cells were scattered on the occurrence area and no pattern or hotspots were found (Supplementary Figure 2.1). Patterns of environmental and geographic variation correlate with genetic variation have been used as a proxy for genetic diversity as a tool to define conservation priority (Hanson et al., 2017). Here is necessary to perform other genetic and phylogenetic studies because environmental data were not enough to define natural patterns of genetic diversity.

This could be due to reproductive complications of this genus such as polyploidy, sterile masculine agamospermy, hybridism, apomixis, pseudogamy, and gametophytic self-incompatibility. Which represents a significant taxonomic problem worldwide (Talent & Dickinson, 2007; Dickinson et al., 2008). Similarly, in some polyploid apomictic and diploid sexual American species of *Crataegus*, the genetic variation was not geographically structured but distributed in a broader geographical area (Lo et al., 2013). Betancourt-Olvera et al. (2018) found high levels of genetic diversity across genotypes ex-situ conserved not highly related to geographic patterns mainly attributed to the polyploid apomixes of *Crataegus* L. Pérez-Lainez (2019) reported that null resolution was observed in Mexican species probably due to recent divergence and hybridization events or that are not species if not variants of a single. Additionally, 9 % of records fell within high ecogeographic diversity cells, of which two corresponded to genotypes of *C. rosei* conserved in the germplasm bank (Supplementary Table 2.3). Since at least two accessions from divergent adaptation localities are ex-situ conserved and they could be useful to identify characteristics of adaptative value because they occurred in places where different environmental pressures converge.

Abiotic adaptative scenarios

Obtained ELC maps characterized the habitat preferences of Mexican hawthorn species. The ELCmapas tool generated twenty-six categories for four SS (I, IV, VII, and VIII), while twenty-seven categories were generated for the others SS (II, III, V, and VI). Each category represented one abiotic adaptative scenario (AAS) for these species (Figure 2.2). The means values for relevant bioclimatic, edaphic, and geophysical variables for each category and each SS are presented in Supplementary Table 2.5. The values for the preferred category of each SS are listed in Table 2.3.

Crataegus mexicana occurred in fifteen categories (Figure 2.2) but 51 % of records preferred category-3. This category was the third largest in area, occupying 10.3 % of the territory studied (Supplementary Figure 2.2). Compared to the other categories, category-3 was an scenario with a medium-high mean

temperature diurnal range (bio2) ranging from 10.8 °C to 18.3 °C. Low values of maximum temperature warmest month (bio5) varying between 20.0 °C and 33.9 °C. Medium-high annual solar radiation (between 16,204.8 and 19,436.1 MJ/m²), low annual wind speed (from 1.3 to 3.0 m/s), medium-high SOC density (from 95.4 to 228.5 kg/m³), medium-high SOC stock (from 69 to 237 ton/ha), and SBD ranging from 1,332.9 and 1,413.9 kg/m³. According to Lozano-García et al. (2016), solar radiation influences the temperature regime which affects vegetation distribution and soil biological and chemical processes. Thus, solar radiation is affecting the soil temperature which controls the rate of decomposition of biomass, and consequently, SOC distribution. Also, solar radiation positively affects the evapotranspiration, defining the availability of water for plants (Mercado-Mancera et al., 2010). Mukhopadhyay et al. (2019) mentioned that SBD between 1,300 and 1,550 kg/m³ is fair and does not restrict natural root growth, although a low SBD (less than or equal to 1,300 kg/m³) is desirable for the optimum drive of air and water through the soil (Indoria et al., 2020; Mitchell et al., 2022).

The species *C. gracilior* occurred in eleven categories but 36 % of occurrences preferred category-21, one of the shortest (1.3 % of the area) (Supplementary Figure 2.2). In this category, the annual precipitation (bio12) was 1,421 mm (ranging from 678 to 2,327mm) which is in agreement with Phipps (1997) who found that this species occur in places with annual precipitation of 1,400 mm. Compared with the other categories, this category recorded low values of latitude (between 15 and 24 ° N), low annual solar radiation (15,670 – 18,671 MJ/m²), low annual wind speed (1.5 – 3.0 m/s), medium-high SOC density (146.6 – 404.4 kg/m³), medium-high SOC stock (171 – 456 ton/ha), and low SBD (1,128.8 – 1,413.9 kg/m³). In comparison to *C. mexicana*, this species preferred localities with the lowest levels of SOC density, highest levels of SOC stock, and similar levels of solar radiation, wind speed, and SBD. Manns et al. (2016) reported that deep rain-fed soils are positively correlated with SOC variables, then, this category showed medium-high SOC stock and medium-high SOC density due to high soil water contents may be because of high precipitation.

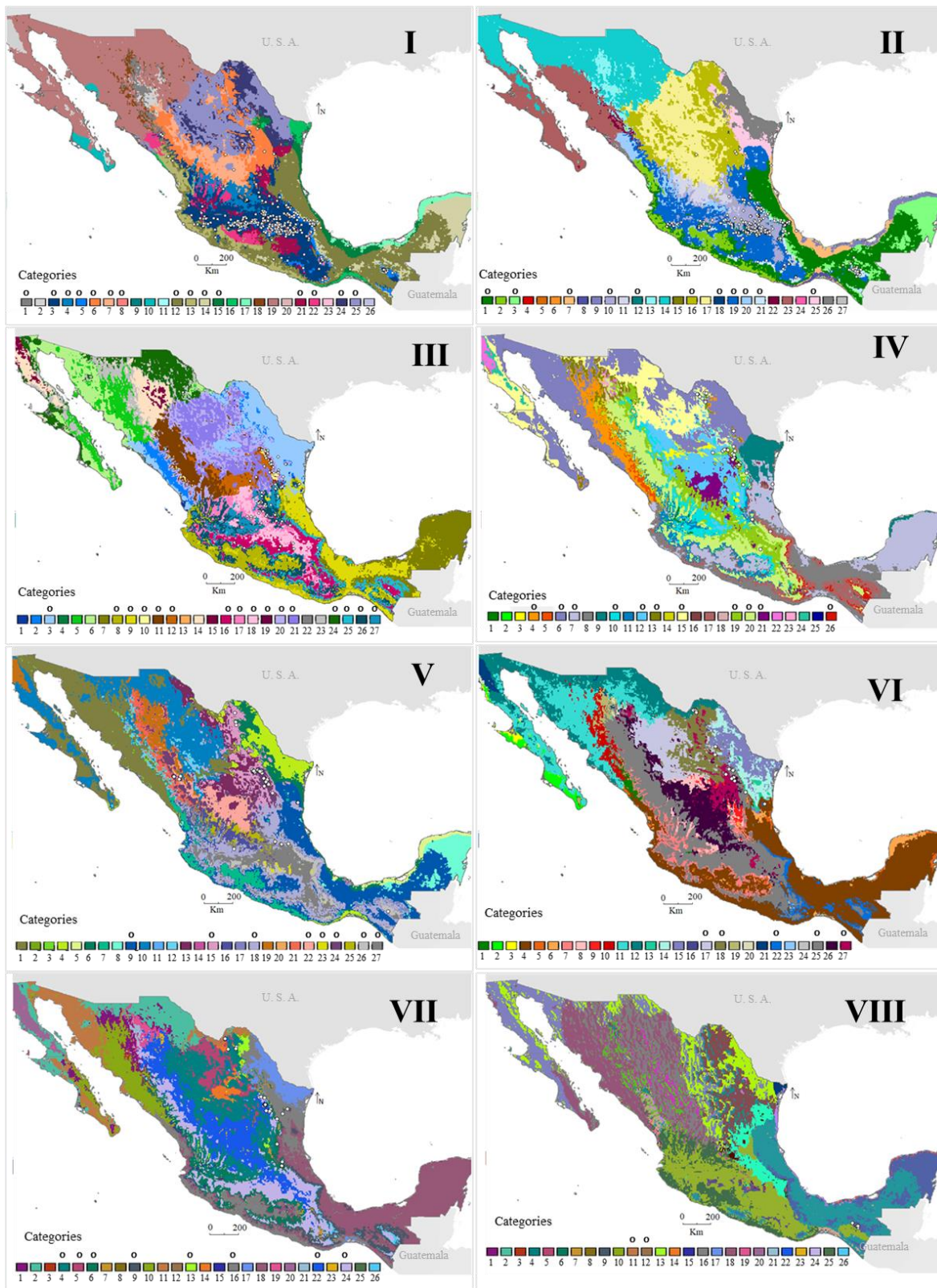


Figure 2.2 Graphic representation of the ecogeographical land characterization (ELC) maps, structure and categories for each species subset. An empty circle above one category indicates occurrences. White circles on each map indicate the distribution of these occurrences. I (*C. mexicana*), II (*C. gracilior*), III (*C. rosei*), IV (*C. greggiana*), V (*C. baroussana*), VI (*C. tracyi*), VII (*C. aurescens*, *C. crus-galli*, *C. cuprina*, *C. grandifolia*, *C. johnstonii*, *C. serratissima*, *C. sulfurea*, *C. uniflora*), VII. (*C. lindenii*, *C. nelsoni*).

Table 2.3. Minimum, maximum, and mean values of relevant variables for preferred ELC category (CAT) of each hawthorn species subset (SS).

SS*	CAT	Bioclimatic variables	Min	Max	Mean	Edaphic variables	Min	Max	Mean	Geophysic variables	Min	Max	Mean
I	3	bio2	10.8	18.3	15.4	SOC density	95.4	228.5	137.4	Longitude	107.1	91.8	100.4
		bio7	14.4	27.9	23.2	Soil bulk density	1,332.9	1,487.9	1,429.4	Annual solar radiation	16,204.8	19,436.1	18,078.4
		bio5	20.0	33.9	28.8	SOC stock	69.0	237.0	131.0	Annual wind speed	1.3	3.0	2.1
		bio6	2.2	12.9	6.7	Soil bulk density	1,128.8	1,413.9	1,328.1	Latitude	15.1	24.0	18.0
II	21	Annual water vapor pressure	0.9	2.1	1.3	SOC stock	171.0	456.0	228.8	Annual solar radiation	15,670.0	18,671.3	2.2
		bio12	678.0	2,327.0	1,421.1	SOC density	143.6	404.3	219.8	Annual wind speed	1.5	3.0	17,365.3
		bio8	14.1	20.5	18.5	Soil bulk density	1,399.7	1,491.8	1,448.3	Latitude	16.3	23.3	20.6
III	17	bio10	15.4	21.2	19.4	Saturated water content	41.5	44.8	43.1	Annual solar radiation	16,491.1	19,292.0	18,262.9
		bio1	13.2	19.1	16.8	Depth to bedrock	51.0	151.0	114.4	Longitude	105.2	95.7	101.2
IV	19	bio10	12.0	21.8	19.1	Soil pH H ₂ O	6.2	7.8	6.9	Longitude	110.0	96.3	101.8
		bio5	20.2	30.9	28.3	Subsoil pHKCl	5.1	6.9	6.0	Latitude	16.3	30.5	22.6
		bio8	10.9	21.2	18.3	Subsoil pHH ₂ O	6.3	7.9	7.1	Elevation	1,360.0	3,106.0	2,185.3
		bio5	20.9	31.4	27.2	SOC stock	74.0	217.0	121.0	Annual wind speed	2.5	5.4	3.4
V	24	bio10	12.6	22.6	18.5	SOC density	100.2	215.7	139.3	Latitude	19.4	31.1	24.6
		bio1	9.9	18.3	14.6	Soil bulk density	1,339.3	1,486.9	1,445.5	Longitude	-108.6	-98.8	103.0
		bio10	3.3	24.2	18.8	Subsoil pHH ₂ O	5.0	7.9	6.3	Elevation	881.0	4,663.0	2,140.9
VI	25	bio4	5.0	59.5	26.5	Subsoil clay content	27.0	49.5	40.3	Annual solar radiation	15,776.7	19,294.3	17,977.5
		bio5	10.3	32.8	27.6	Subsoil pHKCl	4.3	6.4	5.4	Latitude	15.1	29.8	21.9
		bio1	2.1	19.2	14.9	Soil bulk density	1,128.8	1,476.3	1,401.9	Elevation	1,257.0	4,663.0	2,280.5
						Available water capacity							
VII	24	bio10	3.3	21.5	17.6		23.9	31.1	26.5	Annual solar radiation	15,776.7	19,213.8	17,846.1
		bio8	2.1	20.8	16.7	Subsoil pHKCl	4.3	6.1	5.1	Longitude	-108.5	-91.8	101.3
		bio15	49.0	114.0	101.1	Saturated water content	40.3	43.1	41.8	Aspect	4.9	356.0	194.9
VIII	10	bio12	722.0	3,572.0	1,479.2	SOC density	70.9	124.0	96.5	Annual wind speed	1.5	4.3	2.8
		bio2	8.4	14.5	11.8	SOC stock	70.0	147.0	102.7	Longitude	-106.2	-91.5	97.8

*Species Subset: I (*C. mexicana*), II (*C. gracilior*), III (*C. rosei*), IV (*C. greggiana*), V (*C. baroussana*), VI (*C. tracyi*), VII (*C. aurescens*, *C. crus-galli*, *C. cuprina*, *C. grandifolia*, *C. johnstonii*, *C. serratissima*, *C. sulfurea*, *C. uniflora*), VII. (*C. lindenii*, *C. nelsoni*). bio1=annual mean temperature, bio2=mean temperature diurnal range, bio4=temperature seasonality, bio5=maximum temperature warmest month, bio6=minimum temperature coldest month, bio7=temperature annual range, bio8=mean temperature wettest quarter, bio10=mean temperature warmest quarter, bio12=annual precipitation, bio15= precipitation seasonality, SOC=soil organic carbon. bio1, bio2, bio5-bio10 (°C). bio12 and bio15 (mm). SOC density and soil bulk density (kg/m³). SOC stock (ton/ha). Saturated water content and available water capacity (%). Depth to bedrock (cm). Colors code: green=low, yellow=medium, orange=medium-high, intense orange=high mean values in comparison with the other categories in the same species subset.

Crataegus rosei was present in sixteen categories. Despite this species recording 60 % fewer occurrences than *C. mexicana*, it was present in most its categories but the preferred one was category-17 with 18 % of occurrences. *Crataegus rosei* is considered a taxonomic complex because of its enormous morphological variation, in fruit color and shape and in leaf margin (Piedra-Malagón et al., 2016). It stands out as the most widespread and variable endemic group (Phipps, 1997), this could be the reason for its presence on many AAS. In comparison with the other categories, category-17 listed low values of the mean temperature of the warmest quarter (bio10) ranging from 15.4 and 21.2 °C, medium-high saturated water content (from 41.5 to 44.8 %), and medium-high annual solar radiation. If the saturated water content threshold varied from 30 % in sandy soils to 60 % in clay soils, *C. rosei* preferred soils that can store a maximum of 45 % of water. This species was also influenced by depth to bedrock (DTB), DTB is equivalent to the total thickness of the soil and weathered rocks. It is a key indicator of soil resources because it restricts the root penetration of plants (Yan et al., 2020). *Crataegus rosei* prefers soils with DTB from 51 cm (moderate deep) to 151 cm (deep). A deep soil is from one meter or more until it reaches a rock layer, while a moderate deep soil is less than one meter but more than 60 cm. Further, Piedra-Malagón et al., (2016) reported isothermality as the most important bioclimatic variable for separating the populations of *C. rosei* var. *amoena*, this variable indicates the differences between monthly day-night and warm-cool months.

Crataegus greggiana, *C. baroussana*, and *C. tracyi* were present in eleven, eight, and five categories, correspondingly, each species recorded less than 50 occurrences. *Crataegus greggiana* preferred category-19 where the mean temperature of the warmest quarter (bio10) ranged from 12.0 to 21.8 °C, the max temperature of the warmest month (bio5) varied between 20.2 and 30.9 °C, the mean temperature of the wettest quarter (bio8) fluctuated between 10.9 and 21.2 °C, the elevation ranged from 1,360 to 3,106 m, all were lower values compared to the other categories. The three relevant edaphic variables were related to the pH in topsoil and subsoil. This AAS is in areas with subsoil pH_{KCl} from 5.2 to 6.9.

The pH in the subsoil is an important variable to define the nutrients management of many crops such as soybean and cotton. Low levels ($\text{pH}_{\text{KCl}} > 5$ or $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}} > 5.5$) lead to subsoil acidity thus, aluminum and manganese in the topsoil become much more soluble and may be toxic to plant growth (Nair et al., 2019; Butterly et al., 2022). Although *C. greggiana* preferred areas with subsoil $\text{pH}_{\text{KCl}} > 5$, some records occurred in categories (11 and 14) where the minimum values of this variable were 4.5 and 5.3, respectively. These records could possess traits with adaptation to subsoil acidity. Regarding *C. baroussana*, it preferred category-24, which listed low values of the maximum temperature of the warmest month (bio5), low mean temperature of the warmest quarter (bio10), low annual mean temperature (bio1), and high annual wind speed, compared to the other categories. *Crataegus tracyi* was mainly in category-25, where mean temperature of the quarter (bio10) fluctuated between 3.3 and 24.2 °C, and maximum temperature of the warmest month (bio5) was between 10.2 and 32.8 °C. Elevation of this category varied between 881 and 4,663 m, annual solar radiation ranged from 15,776 to 19,294 MJ/m² and subsoil pH_{KCl} ranged from 4.3 to 6.4. In contrast that *C. greggiana*, this species preferred low levels of subsoil pH_{KCl} , therefore, could be useful as a tolerant rootstock to aluminum or manganese soil toxicity led by subsoil acidity (Butterly et al., 2022).

The species grouped in subset VII occurred in eight categories, but preferred category-24 where annual mean temperature (bio6) was between 2.1 and 10.2 °C, mean temperature warmest quarter was between 3.3 and 21.5 °C, and mean temperature wettest quarter was from 2.1 and 20.8 °C. While SBD ranged from 1,128.8 to 1,476.3 kg/m³, subsoil pH_{KCl} was between 4.3 and 6.0., elevation from 1,257 to 4,663 m, and available water capacity (AWC) from 23.9 and 31.1 %. AWC is the amount of water that soil can store and is available for use by plants, is an important indicator because plant growth and soil biological activity depend on water for hydration and delivery of nutrients in solution (Indoria et al., 2020; Cousin et al., 2022). In general, categories that presented the lowest values of SBD showed the highest values of AWC (as category-24) and vice versa.

Which agrees with Manns et al. (2016) who reported that both variables are negatively correlated. Also, this indicates these species are not drought tolerant as reported by Phipps (1997).

Species grouped in subset VIII occurred only in two categories (10 y 11), determined by the small number of occurrences (six), their distribution was very restricted (Figures 2.1 and 2.2). Despite this, these species prefer category-10, in which precipitation seasonality (bio15) varied from 49 to 114 mm, annual precipitation (bio12) from 722 to 3,572 mm, saturated water content in soil between 40.3 and 43.1 %, and SOC density between 70.9 and 124.0 kg/m³. These species occurred in the Chiapas Highlands where rainfall is high mostly in summer and low SOC levels (Rzedowski, 2021). Regarding geophysical variables, SS-VIII was the only one influenced by the aspect of the land. It is the direction that the terrain surface faces, differences in terrain aspect control wind exposure, solar radiation, micro-climate, vegetation, and SOC distribution (Bennie et al., 2006). Values of aspect land of 0° and 360° correspond to the exposure slopes to the north, the north side is often shaded and, consequently, there is more water available to support trees and forests (Lozano-García et al., 2016). While a south-facing (157.5°– 202.5°) supports small woody plant species because it is much hotter, dryer, and more desert-adapted (GIS Geography, 2023). Although the aspect in category-10 varied between 4.9° and 356.0°, the mean was 194.9°. That means this species preferred south faces lands.

Finally, accessions of *C. mexicana*, *C. gracilior*, and *C. rosei* occurred in two categories for each species (3 and 5, 10 and 12, and 19 and 21, respectively) are ex situ conserved at the germplasm bank. This leads to recommending explorations to obtain the environmental variability from other categories which could be useful to identify valuable adaptative traits of this species. Because according to CONABIO (2023), *C. mexicana* is tolerant to drought and waterflood and, due to its rusticity is resistant to pests and diseases. Ecogeographical conditions of thirteen species are not conserved in the germplasm bank. From bioclimatic variables Núñez-Colín et al. (2008) defined three climatic zones for

Crataegus L. In this study at least twenty-six categories were generated for each species subset using relevant bioclimatic, edaphic, and geophysical variables for their adaptation. Although bioclimatic variables can define the species distribution, other variables such as those related to soil are especially important to define their adaptation.

CONCLUSIONS

The distribution of each Mexican hawthorn species was explained by different ecogeographical variables. Although one variable affected more than one species distribution, no distribution was defined by the same variables. *Crataegus mexicana* and *C. rosei* were the most widespread species, since they occurred in most of their abiotic scenarios as an expression of phenotypic plasticity because they can grow in a wide range of ecogeographic conditions. No spatial pattern of high ecogeographic diversity was found in any species, attributed to the taxonomic problem documented for this genus due to reproductive complications. Further genomic and phylogenomic studies should be conducted to explain the genetic variability of the Mexican hawthorn species because the ecogeographic approach was not enough. The species *C. tracyi* and *C. greggiana* occurred in sites with low pH in subsoil, it could be useful in improvement of rootstocks tolerant to toxicity of aluminum or manganese soil led by the subsoil acidity. Only traits of two categories for each species (*C. mexicana*, *C. gracilior*, and *C. rosei*) are *ex situ* conserved, collection in different adaptative scenarios could be planned to search for traits of adaptative value.

REFERENCES

- Abbott, R. J. & Brennan, A. C. (2014). Altitudinal gradients, plant hybrid zones and evolutionary novelty. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 369(1648), 20130346.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0346>
- Aceves-Rangel, L. D., Mendez-Gonzalez, J., Garcia-Aranda, M. A., & Najera-Luna, J. A. (2018). Potential distribution of 20 pine species in Mexico. *Agrociencia*, 52(7), 1043-1057.
http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1405-31952018000701043&lng=es&tlng=en.

- Alercia, A., Diulgheroff, S., & Mackay, M. (2015). FAO/Bioversity multi-crop passport descriptors V. 2.1 [MCPD V. 2.1]-December 2015. *Bioversity International*, 11. <https://hdl.handle.net/10568/69166>
- Ariño, A. H., Chavan, V., & Faith, D. P. (2013). Assessment of user needs of primary biodiversity data: Analysis, concerns, and challenges. *Biodiversity Informatics*, 8(2). <https://doi.org/10.17161/bi.v8i2.4094>
- Ball-Damerow, J. E., Brenskelle, L., Barve, N., Soltis, P. S., Sierwald, P., Bieler, R., LaFrance, R., Ariño, A. H., & Guralnick, R. P. (2019). Research applications of primary biodiversity databases in the digital age. *PloS ONE*, 14(9), e0215794. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0215794>
- Banderas-Tarabay, A. J., Cervantes-Rodríguez, M., & Méndez-Iturbide, D. (2015). Biological properties and antioxidant activity of hawthorn *Crataegus mexicana*. *Journal of Pharmacogenomics & Pharmacoproteomics*, 6, 1–8. <http://dx.doi.org/10.4172/2153-0645.1000153>
- Behera, M. D. & Roy, P. S. (2019). Pattern of distribution of angiosperm plant richness along latitudinal and longitudinal gradients of India. *Biodiversity and Conservation*, 28, 2035-2048. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01772-1>
- Behera, M. D., Roy, P. S., & Panda, R. M. (2016). Plant species richness pattern across India's longest longitudinal extent. *Current Science*, 1220-1225. <https://www.jstor.org/stable/24909130>
- Bennie, J., Hill, M. O., Baxter, R., & Huntley, B. (2006). Influence of slope and aspect on long-term vegetation change in British chalk grasslands. *Journal of Ecology*, 94(2), 355-368. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01104.x>
- Betancourt-Olvera, M., Nieto-Angel, R., Urbano, B., & González-Andrés, F. (2018). Analysis of the biodiversity of hawthorn (*Crataegus* spp.) from the morphological, molecular, and ethnobotanical approaches, and implications for genetic resource conservation in scenery of increasing cultivation: the case of Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 65, 897–916. <https://doi.org/10.1007/s10722-017-0583-4>
- Butterly, C. R., Amado, T. J. C., & Tang, C. (2022). Soil acidity and acidification. In R. Bell & T. S. de Oliveira, *Subsoil Constraints for Crop Production* (pp. 53-81). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-031-00317-2_3
- Byars, S. G., Papst, W., & Hoffmann, A. A. (2007). Local adaptation and cogradient selection in the alpine plant, *Poa hiemata*, along a narrow altitudinal gradient. *Evolution*, 61(12), 2925-2941. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00248.x>
- Clarke, A. & Gaston, K. J. (2006). Climate, energy and diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1599), 2257-2266. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3545>
- CONABIO. (17 February 2023). ENCICLOVIDA, *Crataegus mexicana*. <https://enciclovida.mx/especies/166836-crataegus-mexicana>

- Contreras-Toledo, A. R., Cortés-Cruz, M., Costich, D. E., Rico-Arce, M., Magos Brehm, J., & Maxted, N. (2019). Diversity and conservation priorities of crop wild relatives in Mexico. *Plant Genetic Resources Characterisation and Utilisation*, 17, 140-150. <https://doi.org/10.1017/S1479262118000540>
- Cousin, I., Buis, S., Lagacherie, P., Doussan, C., Le Bas, C., & Guérif, M. (2022). Available water capacity from a multidisciplinary and multiscale viewpoint. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 42(3), 46. <https://doi.org/10.1007/s13593-022-00774-8>
- Dec, D., Dörner, J., Becker-Fazekas, O., & Horn, R. (2008). Effect of bulk density on hydraulic properties of homogenized and structured soils. *J. Soil Science and Plant Nutrition*, 8(1), 1-13. http://www.scielo.cl/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0718-27912008000100001
- Dickinson, T. A., Lo, E., & Talent, N. (2007). Polyploidy, reproductive biology, and Rosaceae: understanding evolution and making classifications. *Plant systematics and evolution*, 266, 59-78. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01918.x>
- Dickinson, T. A., Lo, E. Y., Talent, N., & Love, R. M. (2008). Black-fruited hawthorns of western North America—one or more agamic complexes?. *Botany*, 86(8), 846-865. <https://doi.org/10.1139/B08-072>
- Emami, A., Shabanian, N., Rahmani, M. S., Khadivi, A., & Mohammad-Panah, N. (2018). Genetic characterization of the *Crataegus* genus: implications for in situ conservation. *Scientia Horticulturae*, 231, 56-65. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.12.014>
- Feeley, K. J., Bravo-Avila, C., Fadrique, B., Perez, T. M., & Zuleta, D. (2020). Climate-driven changes in the composition of New World plant communities. *Nature Climate Change*, 10(10), 965-970. <https://doi.org/10.1038/s41558-020-0873-2>
- García, R. M., Parra-Quijano, M., & Iriondo, J. M. (2017). Identification of ecogeographical gaps in the Spanish *Aegilops* collections with potential tolerance to drought and salinity. *PeerJ*, 5, e3494. <https://doi.org/10.7717/peerj.3494>
- García-Mateos, R., Ibarra-Estrada, E., & Nieto-Angel, R. (2013). Antioxidant compounds in hawthorn fruits (*Crataegus* spp.) of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84(4), 1298-1304. <https://doi.org/10.7550/rmb.35675>
- Gaston, K. J. (2000). Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405(6783), 220-227. <https://doi.org/10.1038/35012228>
- GBIF. (25 March 2021). GBIF Occurrence Download <https://www.gbif.org/occurrence/download/0231499-200613084148143>
- GISGeograpy (20 March 2023). What is an Aspect Map? <https://gisgeography.com/aspect-map/>
- Graham, C. H., Ferrier, S., Huettman, F., Moritz, C., & Peterson, A. T. (2004). New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity

- analysis. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(9), 497-503. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.07.006>
- Hanson, J. O., Rhodes, J. R., Riginos, C., & Fuller, R. A. (2017). Environmental and geographic variables are effective surrogates for genetic variation in conservation planning. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(48), 12755-12760. <https://doi.org/10.1073/pnas.1711009114>
- Hernández-Salinas, G., Luna-Cavazos, M., Soto-Estrada, A., Garcia-Perez, E., Pérez-Vázquez, A., & Córdova-Téllez, L. (2022). Distribution and eco-geographic characterization of *Carica papaya* L. native to Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 69, 99-116. <https://doi.org/10.1007/s10722-021-01207-3>
- Hunter, D., Borelli, T., Beltrame, D. M., Oliveira, C. N., Coradin, L., Wasike, V. W., Wasilwa, L., Mwai, J., Manjella, A., Samarasinghe, G. W., Madhujith, T., Nadeeshani, H. V., Tan, A., Tuğrul Ay, S., Güzelsoy, N., Lauridsen, N., Gee, E., & Tartanac, F. (2019). The potential of neglected and underutilized species for improving diets and nutrition. *Planta*, 250, 709-729. <https://doi.org/10.1007/s00425-019-03169-4>
- Indoria, A. K., Sharma, K. L., & Reddy, K. S. (2020). Hydraulic properties of soil under warming climate. In M. N. V. Prasad & M. Pietrzykowski (Eds.), *Climate change and soil interactions* (pp. 473-508). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-818032-7.00018-7>
- INEGI. (2021). Conjunto de Datos Vectoriales de Uso del Suelo y Vegetación, Escala 1:250,000 – Serie VII, conjunto nacional. <https://www.inegi.org.mx/temas/usosuelo/>
- IUCN. (14 August 2022). The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2021-1. <https://www.iucnredlist.org>
- Lembrechts, J. J., Lenoir, J., Roth, N., Hattab, T., Milbau, A., Haider, S., Pellissier, L., Pauchard, A., Ratier B., A., Dimarco, R. B., Nuñez, M. A., Aalto, J., & Nijs, I. (2019). Comparing temperature data sources for use in species distribution models: From in-situ logging to remote sensing. *Global Ecology and Biogeography*, 28(11), 1578-1596. <https://doi.org/10.1111/geb.12974>
- Lo, E. Y. Y., Stefanović, S., & Dickinson, T. A. (2013). Geographical parthenogenesis in Pacific Northwest hawthorns (*Crataegus*; Rosaceae). *Botany*, 91(2), 107-116. <https://doi.org/10.1139/cjb-2012-0073>
- Lozano-García, B., Parras-Alcántara, L., & Brevik, E. C. (2016). Impact of topographic aspect and vegetation (native and reforested areas) on soil organic carbon and nitrogen budgets in Mediterranean natural areas. *Science of the Total Environment*, 544, 963-970. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.12.022>
- Manns, H. R., Parkin, G. W., & Martin, R. C. (2016). Evidence of a union between organic carbon and water content in soil. *Canadian Journal of Soil Science*, 96(3), 305-316. <https://doi.org/10.1139/cjss-2015-0084>
- Marinoni, L., Bortoluzzi, A., Parra-Quijano, M., Zabala, J. M., & Pensiero, J. F. (2015). Evaluation and improvement of the ecogeographical representativeness of a

- collection of the genus *Trichloris* in Argentina. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 62, 593-604. <https://doi.org/10.1007/s10722-014-0184-4>
- Martínez, E., Fuentes, J. P., & Acevedo, E. (2008). Carbono orgánico y propiedades del suelo. *Revista de la Ciencia del Suelo y Nutrición Vegetal*, 8(1), 68-96. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-27912008000100006>
- Mercado-Mancera, G., Troyo-Diéguez, E., Aguirre-Gómez, A., Murillo-Amador, B., Beltrán-Morales, L. F., & García-Hernández, J. L. (2010). Calibración y aplicación del índice de aridez de De Martonne para el análisis del déficit hídrico como estimador de la aridez y desertificación en zona áridas. *Universidad y Ciencia*, 26(1), 51-64. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0186-29792010000100004&lng=es&tlng=es.
- Mitchell, K., Beesley, L., Šípek, V., & Trakal, L. (2022). Biochar and its potential to increase water, trace element, and nutrient retention in soils. In D. C. Tsang & Y. S. Ok (Eds.), *Biochar in Agriculture for Achieving Sustainable Development Goals* (pp. 25-33). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-85343-9.00008-2>
- Monteros-Altamirano, Á., Tapia, C., Paredes, N., Alulema, V., Tacán, M., Roura, A., Lima, L., & Sørensen, M. (2021). Morphological and ecogeographic study of the diversity of Cassava (*Manihot esculenta* Crantz) in Ecuador. *Agronomy*, 11(9), 1844. <https://doi.org/10.3390/agronomy11091844>
- Mukhopadhyay, S., Masto, R. E., Tripathi, R. C., & Srivastava, N. K. (2019). Application of soil quality indicators for the phytoremediation of mine spoil dumps. In V. C. Pandey & K. Baudh (Eds.), *Phytomanagement of polluted sites* (pp. 361-388). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-813912-7.00014-4>
- N. Di Santo, L., & Hamilton, J. A. (2021). Using environmental and geographic data to optimize ex situ collections and preserve evolutionary potential. *Conservation Biology*, 35(2), 733-744. <https://doi.org/10.1111/cobi.13568>
- Nair, K. M., Kumar, K. A., Lalitha, M., Kumar, S. R., Srinivas, S., Koyal, A., Parvathy, S., Sujatha, K., Thamban, C., Mathew, J., Chandran, K. P., Krishnakumar, V., Srinivasan, V., Jessy, Jacob, J., Nagaraj, J. S., D'Souza, M. V., Raghuramulu, Y., Hegde, R., & Singh, S. K. (2019). Surface soil and subsoil acidity in natural and managed land-use systems in the humid tropics of Peninsular India. *Current Science*, 116(7), 1201-1211. <https://www.jstor.org/stable/27138012>
- Nduche, M. U., Magos Brehm, J., Parra-Quijano, M., & Maxted, N. (2023). In situ and ex situ conservation gap analyses of West African priority crop wild relatives. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 70(2), 333-351. <https://doi.org/10.1007/s10722-022-01507-2>
- Nieto-Angel, R. (2007). Colección, conservación y caracterización del tejocote (*Crataegus* spp.). In R. Nieto-Angel (Ed.), *Frutales nativos, un recurso fitogenético de México* (pp. 25-107). Universidad Autónoma Chapingo.

- Nieto-Angel, R. & Borys, M. W. (1992). Banco de germoplasma de tejocote (*Crataegus* spp.) de la República Mexicana. *Revista Chapingo*, 77, 126-130.
- Nieto-Angel, R., Ortiz, J., González-Andrés, F., & Borys, M. W. (1997). Endocarp morphology as an aid for discriminating wild and cultivated Mexican hawthorn. *Fruits*, 52, 317-324.
- Núñez-Colín, C. A. & Hernández-Martínez, M. A. (2011). La problemática en la taxonomía de los recursos genéticos de tejocote (*Crataegus* spp.) en México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 2, 141-53. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=263119820011>
- Núñez-Colín, C. A. Áreas prioritarias para coleccionar germoplasma de (*Crataegus* L.) en México con base en la diversidad y riqueza de especies. (2009). *Agricultura Técnica de México*, 35, 333-8. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0568-25172009000300010&lng=es&tlng=es.
- Núñez-Colín, C. A. Nieto-Angel, R. Barrientos-Priego, A. F. Segura, S., Sahagún-Castellanos, J., & González-Andrés, F. (2008). Distribución y caracterización eco-climática del género *Crataegus* L. (Rosaceae, Subfam. Maloideae) en México. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 14, 177-84. <https://doi.org/10.5154/r.rchsh.2006.06.027>
- Núñez-Colín, C. A., Escobedo-López, D., Hernández-Martínez, M. A., & Ortega-Rodríguez, C. (2012). Modelos de las zonas adecuadas de adaptación del tejocote (*Crataegus mexicana* DC.) por efecto del cambio climático. *Agronomía Mesoamericana*, 23(2), 241-246. https://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1659-13212012000200003
- O'donnell, M. S. & Ignizio, D. A. (2012). Bioclimatic predictors for supporting ecological applications in the conterminous United States. *US geological survey data series*, 691(10), 4-9. <https://pubs.usgs.gov/ds/691/ds691.pdf>
- Padulosi, S., Thompson, J., & Rudebjer, P. G. (2013). *Fighting poverty, hunger and malnutrition with neglected and underutilized species: needs, challenges and the way forward*. Bioversity International. <https://hdl.handle.net/10568/68927>
- Parra-Quijano, M., Iriando, J. M., & Torres, E. (2012a). Applications of ecogeography and geographic information systems in conservation and utilization of plant genetic resources. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 10(2), 419-429. <https://doi.org/10.5424/sjar/2012102-303-11>
- Parra-Quijano, M., Iriando, J. M., & Torres, E. (2012b). Ecogeographical land characterization maps as a tool for assessing plant adaptation and their implications in agrobiodiversity studies. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 59, 205-217. <https://doi.org/10.1007/s10722-011-9676-7>
- Parra-Quijano, M., Iriando, J. M., de la Cruz, M., & Torres, E. (2011). Strategies for the development of core collections based on ecogeographical data. *Crop Science*, 51(2), 656-666. <https://doi.org/10.2135/cropsci2010.04.0191>
- Parra-Quijano, M., Iriando, J. M., Torres, M. E., López, F., Phillips, J., & Kell, S. (2021). CAPFITOGEN3: A toolbox for the conservation and promotion of the

- use of agricultural biodiversity. Universidad Nacional de Colombia. <https://drive.google.com/file/d/1cwlvUk2P2S-kzCR7er7xL8KHm5nRx4Tr/view>
- Pérez-Lainez, M. D. (2019). Caracterización molecular del tejocote y análisis de sus componentes volátiles. Tesis doctoral. <http://colposdigital.colpos.mx:8080/xmlui/handle/10521/3175>
- Pérez-Lainez, M. D., Corona-Torres, T., García-Mateos, M. del R., Winkler, R., Barrientos-Priego, A. F., Nieto-Angel, R., Aguilar-Rincón, V. H., & García-Velázquez, J. A. (2019). Metabolomic study of volatile compounds in the pigmented fruit from Mexico *Crataegus* genotypes. *Journal of Applied Botany and Food Quality*, 92, 15-23. <https://doi.org/10.5073/JABFO.2019.092.003>
- Phipps, J. B. (1997). *Monograph of Northern Mexican Crataegus* (Rosaceae subfam. Maloideae). Botanical Research Institute of Texas.
- Phipps, J. B., O'Kennon, R. J., & Lance, R. W. (2003). *Hawthorns and medlars*. Royal Horticultural Society.
- Piedra-Malagón, E. M., Albarrán-Lara, A. L., Rull, J., Piñero, D., & Sosa, V. (2016). Using multiple sources of characters to delimit species in the genus *Crataegus* (Rosaceae): the case of the *Crataegus rosei* complex. *Systematics and Biodiversity*, 14(2), 244-260. <http://dx.doi.org/10.1080/14772000.2015.1117027>
- Rzedowski, J., 2006. *Vegetación de México* (digital). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. https://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx_Cont.pdf
- Rzedowski, J. & Calderón de Rzedowski, G. (2005). *Flora del Bajío y de regiones adyacentes Fascículo 135, Rosaceae*. Instituto de Ecología A. C.
- Rzedowski, J. La familia Rosaceae en México. (2021). *Polibotánica*, 51, 1-16. <https://doi.org/10.18387/polibotanica.51.1>
- SIAP. (16 July 2022). Producción agrícola por cultivo. <http://www.siap.gob.mx/cierre-de-la-produccion-agricola-por-cultivo/>
- Talent, N. & Dickinson, T. A. (2007). Ploidy level increase and decrease in seeds from crosses between sexual diploids and asexual triploids and tetraploids in *Crataegus* L. (Rosaceae, Spiraeoideae, Pyreae). *Canadian Journal of Botany*, 85, 570-584. <https://doi.org/10.1139/B07-028>
- Tapia, C., Torres, E., Paredes, N., & Parra-Quijano, M. (2021). Morphological and ecogeographical diversity analysis of maize germplasm in the high altitude Andes region of Ecuador. *Plant Genetic Resources: Characterization and Utilization*, 19(3), 183–194. <https://doi.org/10.1017/S1479262121000125>
- Thomas, E., van Zonneveld, M., Loo, J., Hodgkin, T., Galluzzi, G., & van Etten, J. (2012) Present spatial diversity patterns of *Theobroma cacao* L. in the neotropics reflect genetic differentiation in pleistocene refugia followed by human influenced dispersal. *PLoS ONE*, 7, e47676. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0047676>

- Thormann, I., Gaisberger, H., Mattei, F., Snook, L., & Arnaud, E. (2012). Digitization and online availability of original collecting mission data to improve data quality and enhance the conservation and use of plant genetic resources. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 59, 635-644. <https://doi.org/10.1007/s10722-012-9804-z>
- Townsend Peterson, A., Asase, A., Canhos, D. A. L., de Souza, S., & Wieczorek, J. (2018). Data leakage and loss in biodiversity informatics. *Biodiversity Data Journal*, 6, e26826. <https://doi.org/10.3897/BDJ.6.e26826>
- Tropicos. (25 March 2021). Missouri Botanical Garden. <http://www.tropicos.org>
- USDA. (23 April 2023). Natural Resources Conservation Service. <https://cafnr.missouri.edu/wp-content/uploads/2016/09/bulk-density.pdf>
- Vera-Sánchez, K. S., Parra-Quijano, M., Nieto-Angel, R., & Barrientos-Priego, A. F. (2021). Multi-Criteria Analysis for the Prioritization of Areas for the In Situ Conservation of *Crataegus* L., an Underutilized Fruit Tree in Mexico. *Plants*, 10, 2561. <https://doi.org/10.3390/plants10122561>
- Villaseñor, J. L. (2016). Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87(3), 559–902. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.017>
- Welling, M. & Kurihara, K. (2006). Bayesian K-means as a “maximization-expectation” algorithm. In *Proceedings of the 2006 SIAM international conference on data mining* (pp. 474-478). Society for Industrial and Applied Mathematics. <https://doi.org/10.1137/1.9781611972764.43>
- Williams, C. L., Hargrove, W. W., Liebman, M., & James, D. E. (2008). Agro-ecoregionalization of Iowa using multivariate geographical clustering. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 123(1-3), 161-174. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2007.06.006>
- Yan, F., Shangguan, W., Zhang, J., & Hu, B. (2020). Depth-to-bedrock map of China at a spatial resolution of 100 meters. *Scientific Data*, 7(1), 2. <https://doi.org/10.1038/s41597-019-0345-6>

Supplementary Table 2.1. Description of variables used in the ecogeographic analysis.

Number*	Variable	Code	Units	Number	Variable	Code	Units
1	Annual Mean Temperature	bio1	°C	30	Clay content (0-2 µm) mass fraction in % - subsoil	s_clay_cont	%
2	Mean Diurnal Range (Mean of monthly (max temp - min temp))	bio2	°C	31	Coarse fragments volumetric in % topsoil	t_coarse_frag	%
3	Isothermality (BIO2/BIO7) (* 100)	bio3	%	32	Coarse fragments volumetric in % subsoil	s_coarse_frag	%
4	Temperature Seasonality (standard deviation *100)	bio4	%	33	Soil organic carbon density in kg /m ³ topsoil	SOC density	kg/m ³
5	Max Temperature of Warmest Month	bio5	°C	34	Soil organic carbon density in kg/ m ³ subsoil	s_oc_dens	kg/m ³
6	Min Temperature of Coldest Month	bio6	°C	35	Soil organic carbon stock in tons/ha topsoil	SOC stock	ton/ha
7	Temperature Annual Range (BIO5-BIO6)	bio7	°C	36	Soil organic carbon stock in tons/ha subsoil	s_oc_stock	ton/ha
8	Mean Temperature of Wettest Quarter	bio8	°C	37	Soil organic carbon content (fine earth) in g/kg topsoil	t_oc_cont	g/kg
9	Mean Temperature of Driest Quarter	bio9	°C	38	Soil organic carbon content (fine earth) in g/kg subsoil	s_oc_cont	g/kg
10	Mean Temperature of Warmest Quarter	bio10	°C	39	Soil pH in H ₂ O topsoil	t_ph_hox	-
11	Mean Temperature of Coldest Quarter	bio11	°C	40	Soil pH in H ₂ O subsoil	s_ph_hox	-
12	Annual Precipitation	bio12	mm	41	Soil pH in KCl topsoil	t_ph_kcl	-
13	Precipitation of Wettest Month	bio13	mm	42	Soil pH in KCl subsoil	s_ph_kcl	-
14	Precipitation of Driest Month	bio14	mm	43	Sodic soil grade in Exchangeable Sodium Percentage	sodicity	ESP
15	Precipitation Seasonality (Coefficient of Variation)	bio15	-	44	Silt content (2-50 µm) mass fraction in %	t_silt_cont	%
16	Precipitation of Wettest Quarter	bio16	mm	45	Silt content (2-50 µm) mass fraction in %	s_silt_cont	%
17	Precipitation of Driest Quarter	bio17	mm	46	Sand content (50-2000 µm) mass fraction in %	t_sand_cont	%
18	Precipitation of Warmest Quarter	bio18	mm	47	Sand content (50-2000 µm) mass fraction in %	s_sand_cont	%
19	Precipitation of Coldest Quarter	bio19	mm	48	Available soil water capacity (volumetric fraction) until wilting point-topsoil	ASW	%
20	Water vapor pressure annual	vapr_annual	mm	49	Available soil water capacity (volumetric fraction) until wilting point-subsoil	s_soilwater_cap	%
21	Saturated water content (volumetric fraction) topsoil	SWC	%	50	Elevation. Meters above the sea level (m. a. s. l.)	alt	m. a. s. l.
22	Saturated water content (volumetric fraction) subsoil	s_awcts	%	51	Aspect (degree) of the land.	aspect	Degrees
23	Depth to bedrock (R horizon) up to 200 cm	DTB	cm	52	Eastness	eastness	-
24	Probability of occurrence of R horizon	r_horizon	%	53	Northness	northness	-
25	Bulk density (fine earth) in kg / m ³ - topsoil	SBD	kg/m ³	54	Slope (in degrees) of the land surface	slope	Degrees
26	Bulk density (fine earth) in kg / m ³ - subsoil	SBDss	kg/m ³	55	Wind speed Annual	wind_annual	m/s
27	Cation exchange capacity in cmolc/kg - topsoil	t_cecsol	cmolc/kg	56	Solar radiation Annual	srad_annual	MJ/m ²
28	Cation exchange capacity in cmolc/kg - subsoil	s_cecsol	cmolc/kg	57	Longitude for the cell centroid	POINT_X	Decimal degrees
29	Clay content (0-2 µm) mass fraction in % - topsoil	t_clay_cont	%	58	Latitude for the cell centroid	POINT_Y	Decimal degrees

*Bioclimatic variables: 1-20, edaphic variables: 21-49, geophysics variables: 50-58.

Supplementary Table 2.2. Dataset of 1,272 records of Mexican species of genus *Crataegus*. Which was used to conduct ecogeographic analyses. Available on: https://drive.google.com/file/d/18D4n_n28wTSNy3pykL-Mn6LIBnoSBN7D/view?usp=sharing (Supplementary Table 2.2_CrataegusMX_1272records.txt)

Supplementary Table 2.3. Preference of occurrence of *Crataegus* spp. for the type of vegetation, elevation ranges, and state. The elevation was extracted from the raster layer available from WORLDCLIM (<http://worldclim.org>). The type of vegetation was extracted from a vector layer from INEGI (<https://www.inegi.org.mx/temas/usosuelo/#Descargas>).

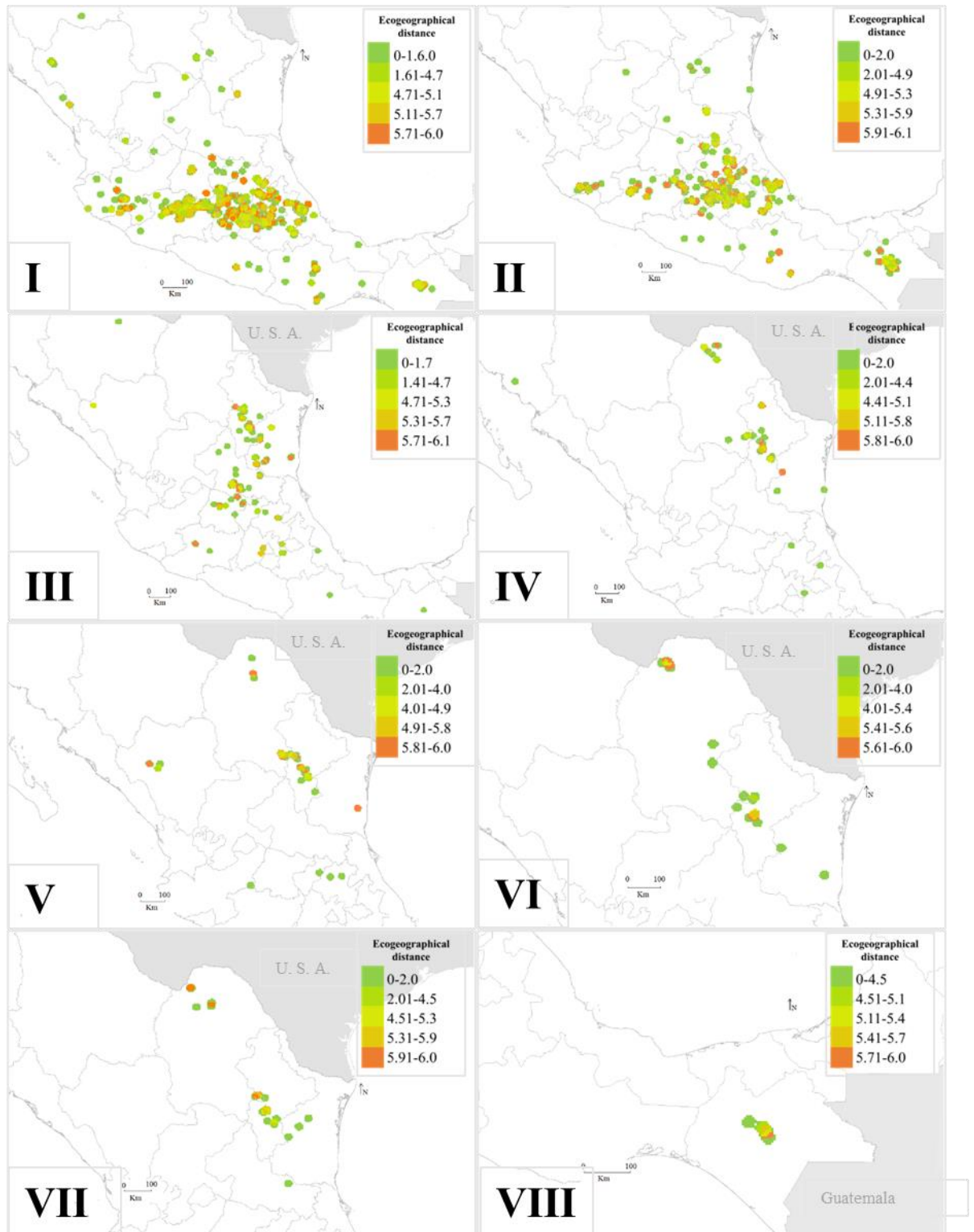
Species	Occurrences	Accessions	Elevation range (m)	Type of vegetation	State, Records
<i>C. mexicana</i> Moř. & Sess, ex DC.	590	17	13-3,632	POF 425*, TDF 56, XCR 44, ASV 21 GRA 17, MMF 17, TEF 5, THF 2, TSF	MIC 130, MEX 78, HID 56, CHP 53, VER 51, PUE 46, JAL 37, QUE 26, GUA 21, OAX 19, CMX 18, TLA 14, MOR 12, GRO 6, DUR 4, TAM 4, COA 3, SIN 3, ZAC 3, SLP 2, AGU 1, CHH 1, COL 1, NLE 1
<i>C. gracilior</i> J.B. Phipps	363	17	14-3,693	POF 265, XCR 38, MMF 25, TDF 22, GRA 13, ASV 11, TEF 6	CHP 66, MEX 55, VER 47, PUE 37, MIC 36, HID 33, JAL 20, SLP 17, QUE 15, CMX 12, OAX 11, MOR 8, TLA 7, GRO 7, TAM 3, GUA 2, NLE 2, ZAC 2
<i>C. rosei</i> Eggl.	142	11	14-3545	POF 91, XCR 39, TDF 5, THF 2, GRA 2, TSF 2, MMF 1	NLE 43, SLP 33, TAM 26, GUA 13, DUR 4, HID 3, MIC 3, PUE 3, QUE 3, CMX 2, COA 2, MEX 2, TLA 2, CHP 1, OAX 1, VER 1
<i>C. greggiana</i> Eggl.	43	0	221-3714	POF 26, XCR 12, GRA 2, THF 1, TEF 1, TDF 1	NLE 20, COA 15, TAM 4, PUE 2, HID 1, SON 1
<i>C. baroussana</i> Eggl.	47	0	36-2853	POF 30, XCR 12, TDF 3, GRA 1, MMF 1	COA 24, NLE 12, DUR 5, TAM 2, HID 2, CHP 1, QUE 1
<i>C. tracyi</i> Ashe ex Eggl.	22	0	1,060-2,975	XCR 14, POF 8	NLE 11, COA 9, TAM 2
<i>C. aurescens</i> J.B. Phipps	10	0	1,119-3,656	POF 10	NLE 9, COA 1
<i>C. crus-galli</i> L.	4	0	2,123-3,020	POF 2, XCR 2	NLE 2, COA 1, TAM 1
<i>C. cuprina</i> J.B. Phipps	7	0	1,442-2,595	POF 6, GRA 1	NLE 6, COA 1
<i>C. grandifolia</i> J.B. Phipps	1	0	2,034	POF 1	COA 1
<i>C. johnstonii</i> J.B. Phipps	4	0	1,483-2,506	XCR 3, GRA 1	COA 4
<i>C. serratissima</i> J.B. Phipps	9	0	1,385-2,765	XCR 4, GRA 3, POF 2	
<i>C. sulfurea</i> J.B. Phipps	2	0	2,236-2,774	POF 2	COA 1, NLE 1
<i>C. uniflora</i> Münchh.	4	0	1,844-2,325	XCR 3, POF 1	TAM 3, SLP 1
<i>C. lindenii</i> Stapf	5	0	1,566-2,615	POF 5	CHP 5
<i>C. nelsoni</i> Eggl.	2	0	588-2,460	POF 2	CHP 2

*Number of occurrences and accessions. POF=pine and oak forest, THF=thorn forest, MMF=mountain mesophile forest, TDF=tropical deciduous forest, TEF=tropical evergreen forest, TSF=tropical semi-deciduous forest, XCR=xeric scrublands, GRA=grasslands, ASV=aquatic and subaquatic vegetation. The codes of the states follow the ISO 3166-3:2020 rules.

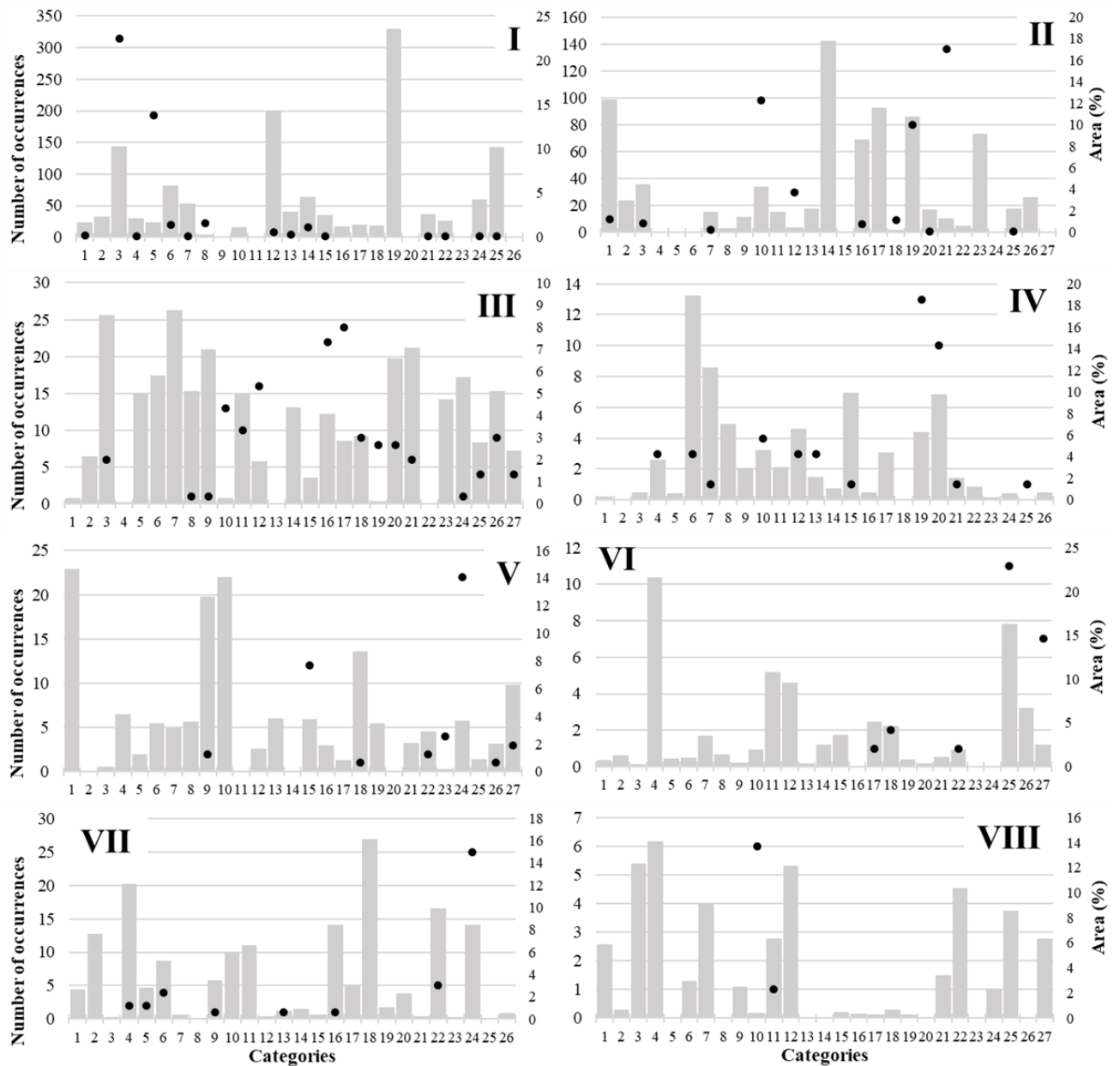
Supplementary Table 2.4. Minimum, maximum, and mean values of relevant variables of each *Crataegus* L. species subset (SS).

SS*	Bioclimatic variables	Min	Max	Mean	Edaphic variables	Min	Max	Mean	Geophysics variables	Min	Max	Mean
I	bio2	8.9	18.6	14.5	SOC density	1,179.5	1,494.8	1,375.4	Longitude	92.1	106.6	99.2
	bio7	14.4	31.9	21.5	Soil bulk density	85.4	484.9	180.7	Annual solar radiation	15,939.3	18,911.2	17,876.1
	bio5	17.4	35.2	25.7	SOC stock	76.0	362.0	180.6	Annual wind speed	1.4	4.7	2.3
	bio6	-1.6	17.6	5.0	Soil bulk density	1,163.5	1,476.1	1,366.1	Latitude	16.3	24.3	19.2
	Annual water vapor pressure	0.6	2.6	1.2						15,849.7	18,922.8	17,702.5
II					SOC stock	72.0	399.0	191.2	Annual solar radiation			
	bio12	341.0	3255.0	1144.7	SOC density	98.3	484.8	188.8	Annual wind speed	1.5	3.8	2.2
	bio8	11.9	28.4	19.1	Soil bulk density	1,296.1	1,518.5	1,422.2	Latitude	16.7	29.1	22.9
III	bio10	12.6	29.1	20.0	Saturated water content	41.7	47.5	43.8	Annual solar radiation	15,939.3	18,739.8	17,698.2
	bio1	10.4	24.4	17.0	Depth to bedrock	66.0	200.0	156.6	Longitude	92.4	106.6	100.1
	bio10	9.9	32.2	20.3	Soil pH _{H2O}	5.7	8.2	7.1	Longitude	97.8	110.1	100.7
IV	bio5	17.9	38.4	27.8	Subsoil pH _{KCl}	4.7	7.1	5.8	Latitude	19.2	29.0	25.5
	bio8	9.2	32.2	19.5	Subsoil pH _{H2O}	5.8	8.3	7.1	Elevation	29.0	3,545.0	1,870.5
	bio5	17.9	33.3	27.0	SOC stock	82.0	215.0	151.3	Annual wind speed	1.7	6.4	3.7
V	bio10	9.9	27.8	19.1	SOC density	100.7	239.3	160.8	Latitude	16.5	29.0	24.7
	bio1	7.8	23.6	15.6	Soil bulk density (SBD)	1,319.5	1,477.9	1,426.8	Longitude	92.4	106.0	100.9
	bio10	10.0	26.0	20.0	Subsoil pH _{H2O}	5.9	8.3	7.2	Elevation	836.0	3,620.0	1,891.2
VI	bio4	19.7	55.2	36.1	Subsoil clay content	31.5	41.5	37.4	Annual solar radiation	16,311.6	17,825.5	17,077.2
	bio5	18.0	33.0	27.4	Subsoil pH _{KCl}	4.7	7.1	5.8	Latitude	23.2	29.1	26.0
	bio1	7.8	23.4	15.0	Soil bulk density	1,319.5	1,492.3	1,422.5	Elevation	221.0	3,620.0	2,087.6
VII	bio10	9.9	29.0	18.4	Available water capacity	23.0	27.3	25.7	Annual solar radiation	16,733.3	18,013.9	17,151.4
	bio8	9.2	28.4	17.7	Subsoil pH _{KCl}	4.2	7.3	5.8	Longitude	98.8	102.8	100.5
	bio15	7.0	8.9	7.8	Saturated water content	43.9	46.2	45.5	Aspect	38.3	322.8	201.1
VIII	bio12	1115.0	1385.0	1205.7	SOC density	182.3	226.4	209.6	Annual wind speed	2.2	2.6	2.4
	bio2	12.8	13.3	13.0	SOC stock	188.0	248.0	217.6	Longitude	92.5	92.9	92.6

*I (*C. mexicana*), II (*C. gracilior*), III (*C. rosei*), IV (*C. greggiana*), V (*C. baroussana*), VI (*C. tracyi*), VII (*C. aurescens*, *C. crus-galli*, *C. cuprina*, *C. grandifolia*, *C. johnstonii*, *C. serratissima*, *C. sulfurea*, *C. uniflora*), VII (*C. lindenii*, *C. nelsoni*). bio1=annual mean temperature, bio2=mean temperature diurnal range, bio4=temperature seasonality, bio5=maximum temperature warmest month, bio6=minimum temperature coldest month, bio7=temperature annual range, bio8=mean temperature wettest quarter, bio10=mean temperature warmest quarter, bio12=annual precipitation, bio15= precipitation seasonality, SOC=soil organic carbon. bio1, bio2, bio5-bio10 (°C), bio12 and bio15 (mm), SOC density and SBD (kg/m³), SOC stock (ton/ha), saturated water content, and available water capacity (%). Depth to bedrock (cm).



Supplementary Figure 2.1. Ecogeographic diversity maps of I (*C. mexicana*), II (*C. gracilior*), III (*C. rosei*), IV (*C. greggiana*), V (*C. baroussana*), VI (*C. tracyi*), VII (*C. aurescens*, *C. crus-galli*, *C. cuprina*, *C. grandifolia*, *C. johnstonii*, *C. serratissima*, *C. sulfurea*, *C. uniflora*), VII. (*C. lindenii*, *C. nelsoni*).



Supplementary Figure 2.2. Distribution of occurrences (primary axis, black bullets) and proportion of cells (secondary axis, gray bars) of categories obtained from the ecogeographical land characterization (ELC) map in each species subset. I (*C. mexicana*), II (*C. gracilior*), III (*C. rosei*), IV (*C. greggiana*), V (*C. baroussana*), VI (*C. tracyi*), VII (*C. aurescens*, *C. crus-galli*, *C. cuprina*, *C. grandifolia*, *C. johnstonii*, *C. serratissima*, *C. sulfurea*, *C. uniflora*), VII. (*C. lindenii*, *C. nelsoni*).

Supplementary Table 2.5. Minimum, maximum, and mean values ELC categories of each *Crataegus* L. species subset. Available on: <https://docs.google.com/spreadsheets/d/1RK-ArbNSJoBMYT1nOTjBcA2MOzR1aOnm/edit?usp=sharing&ouid=114212536074528877249&rtpof=true&sd=true> (Supplementary Table 2.5_ELC_categories.xls)

CAPÍTULO III

RESPUESTA FISIOLÓGICA DE PLANTAS DE *Crataegus mexicana* A ESTRÉS POR SEQUÍA

RESUMEN

La sequía es uno de los estreses abióticos más comunes que las plantas enfrentan y que afecta a la producción agrícola a nivel global. La respuesta de diferentes cultivos y frutales a este estrés ha sido evaluada, mejorada e incluso modelada. No obstante, en tejocote (*Crataegus mexicana*) no ha sido estudiada. Por ello, 25 accesiones de diferentes localidades de México se sometieron a condiciones de sequía, evaluándose su respuesta a través de la medición de ocho variables fisiológicas y cuatro morfológicas e identificándose aquellas con potenciales características de adaptación a estas condiciones. Como resultado se obtuvo que el déficit de agua afectó negativamente a las accesiones, especialmente en la tasa de fotosíntesis neta, tasa de transpiración, conductancia estomática e índice del uso eficiente del agua, ya que disminuyeron 82, 47, 68 y 42 %, respectivamente. Aquellas que sufrieron menor impacto con relación al resto de las accesiones evaluadas (A8, A11, A12, A13 y A17) se seleccionaron como accesiones tolerantes a sequía. Entre sus principales características destacan menor altura, menor área foliar, alta tasa fotosintética y alta conductividad hidráulica, las cuales pueden convertirse en indicadores para la selección de genotipos de *C. mexicana* con tolerancia a la sequía. Por el contrario, entre los indicadores que sugieren una respuesta negativa o no tolerante fueron: mayor área foliar, menor número de espinas y menor concentración de CO₂ intercelular. Las accesiones tolerantes podrían ser considerados en investigaciones futuras para programas de selección y mejoramiento genético que tengan como propósito mejorar la adaptación a condiciones limitantes de humedad y usarlos principalmente como portainjertos de la misma especie o de otras especies frutícolas compatibles de importancia agrícola.

Palabras clave: tolerancia a sequía, tejocote, cultivo subutilizado, estrés abiótico, portainjerto tolerante a sequía.

ABSTRACT

Drought stress is one of the most common abiotic stresses faced by plants and globally affecting agricultural production. The response of different crops and fruit trees to this stress has been evaluated, improved, and even modeled, but in tejocote (*Crataegus mexicana*) has not been studied. Therefore, twenty-five accessions from distinct locations in Mexico were subjected to drought stress, evaluating their response through the measurement of eight physiological and five morphological variables, and identifying those with potential characteristics of adaptation to these conditions. It was obtained that the drought tolerance response was influenced by the rootstock because it was classified as drought non-tolerant. And, accessions were negatively affected by the drought stress, especially in net photosynthesis rate, transpiration rate, stomatal conductance, and water efficiency index, since they decreased 82, 47, 68, and 42 %, respectively. Five accessions were selected as drought tolerant (A8, A11, A12, A13 y A17) because they underwent minor impact in comparison to the rest of the evaluated accessions. Their main characteristics are short plants, minor leaf area, high photosynthetic rate, and high hydraulic conductivity, which can be some indicators for the selection of genotypes of *C. mexicana* with drought tolerance. On the other hand, the indicators that suggest a non-tolerant response to stress drought were major leaf area, few spines, and low concentration of intercellular CO₂. Drought tolerant accessions selected could be considered in future research that aims to improve the adaptation to moisture-limiting conditions and use them as rootstocks of *C. mexicana* or other compatible fruit species of agricultural importance.

Key words: drought tolerance, tejocote, underutilized crop, abiotic stress, drought-tolerant rootstock.

INTRODUCCIÓN

En México se localizan aproximadamente 16 especies del género *Crataegus*, comúnmente conocidas como “tejocote” (Villaseñor, 2016; Rzedowski, 2021). Sólo tres son cultivadas (*C. mexicana*, *C. gracilior* y *C. rosei*), tanto de éstas como del resto se encuentran poblaciones naturales principalmente en las orillas de caminos, asociadas a vegetación de clima templado, habitan laderas, barrancas y terrenos agrícolas (Phipps 1997; Rzedowski, 2021; CONABIO, 2023). Algunas se cultivan especialmente en huertos familiares en asociación con otras especies anuales o perennes, también existen plantaciones semicomerciales y comerciales (Nieto-Angel et al., 2016). En el año 2022 se cultivaron cerca de 900 ha, de las cuales 95 % están concentradas en el estado de Puebla (SIAP, 2022). Asimismo, se tienen registros de su cultivo en California, EE. UU (Adesemoye et al., 2013). El tejocote es considerado un frutal subutilizado que representa un importante valor cultural y económico para los mexicanos, los frutos se utilizan en la preparación de dulces y bebidas tradicionales, en la industria de los lácteos las pectinas se emplean para emulsificar algunos productos (Núñez-Colín & Sánchez, 2011). Las plantas se utilizan como portainjertos del mismo tejocote y de otros frutales como pera y manzana (Nieto-Angel & Borys, 1999). Las flores, hojas, corteza y raíz se utilizan en infusiones para tratar diferentes padecimientos respiratorios y cardíacos, por la composición fitoquímica de sus frutos y otras estructuras, el tejocote tiene un alto potencial para su aprovechamiento en la agroindustria, medicina y como alimento funcional (Banderas-Tarabay et al., 2015). Los estudios sobre este frutal se han enfocado principalmente en la exploración y caracterización de la diversidad morfológica, fitoquímica y molecular (García-Mateos et al., 2013; Velasco-Hernández et al., 2017; Betancourt-Olvera et al., 2018; Pérez-Lainez et al., 2019), planificación de la conservación y recolección (Núñez-Colín, 2009; Vera-Sánchez et al., 2021), así como el estudio de sus propiedades funcionales y medicinales (Reyes-Becerril et al., 2019; Robles-Botero et al., 2020; Tlatelpa-Becerro et al. 2020; Ornelas-Lim et al., 2021).

Crataegus mexicana es una de las especies cultivadas, la de mayor distribución en México (Betancourt-Olvera et al., 2018); se encuentra en climas templados en las zonas montañosas del país, se adapta a diversos tipos de suelos, tolera sequías e inundaciones y por su rusticidad es resistente a plagas y enfermedades (CONABIO, 2023). Los productores han seleccionado variedades locales cuyas características se enfocan en la calidad del fruto (SNICS, 2023), u otras características como resistencia a roya (Muñiz-Reyes et al., 2014) o bajos requerimientos de agua y nutrientes, que también son objetivo de selección (Nieto-Angel et al., 2016).

Por otro lado, las condiciones ambientales generadas por el cambio climático afectan la disponibilidad de agua. Entonces, el estrés por sequía es uno de los factores ambientales más significantes que afecta el crecimiento y el rendimiento agrícola a nivel global. Es la razón de la pérdida de la producción de varios cultivos hasta en 50 % en todo el mundo (Wang et al., 2018; Deepak et al., 2019; Song et al., 2020). El estrés por sequía puede definirse como una escasez de agua que induce dramáticos cambios morfológicos, bioquímicos, fisiológicos, moleculares y epigenéticos (Sallam et al., 2019; Dar et al., 2022). Entre los morfológicos están la maduración temprana, reducción del área foliar, enrollamiento, cambios en el ángulo, tamaño, orientación y color de las hojas, reducción de la longitud de los brotes y la altura de la planta, entre otros (Seleiman et al., 2021). El cierre de estomas, reducción de la fotosíntesis, disminución del crecimiento, incremento del estrés oxidativo, reducción de la conductancia estomática, tasa de transpiración y CO₂ intercelular, incremento del WUE (índice del uso eficiente del agua) o la activación de las células guarda e incremento de la temperatura interna, son ejemplos de los cambios fisiológicos (Sallam et al., 2019; Seleiman et al., 2021). Dentro de los cambios bioquímicos se señalan la interrupción de la eficiencia bioquímica y de Rubisco, aumento de la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS), daño oxidativo, generación y acumulación de ácido abscísico, prolina y poliaminas, incremento de enzimas oxidativas, producción de carbohidratos, entre otros (Seleiman et al., 2021).

A lo largo de la evolución, las plantas han afinado diferentes mecanismos de tolerancia a la sequía, lo que ha llevado al desarrollo de cultivares con diferentes capacidades para tolerar estas condiciones. La duración del déficit de agua en el suelo influye en la gravedad del estrés, iniciando con la pérdida de agua en las células, llevando a su deshidratación, estrés osmótico y producción de ROS, que desencadena en una cascada de redes de señalización a nivel molecular, morfológico, bioquímico y fisiológico (Belal et al., 2022). Entre los principales mecanismos desarrollados por las plantas para la adaptación a la sequía se encuentran la reducción de la fotosíntesis, la transpiración y la conductancia estomática, incremento de fitohormonas, disminución del crecimiento radical lateral, ajuste osmótico mediante el incremento de la concentración de sales, cationes inorgánicos, ácidos orgánicos, carbohidratos y aminoácidos libres, y la regulación epigenética (Basu et al., 2016; Sallam et al., 2019; Seleiman et al., 2021; Dar et al., 2022).

Por lo anterior, una buena parte de los esfuerzos de mejoramiento genético en frutales y en otros cultivos están siendo dirigidos a optimizar la eficiencia del uso del agua como un factor clave en la resiliencia climática y la sostenibilidad de la producción agrícola (Eggels et al., 2021). A nivel de hoja, esta eficiencia se refiere a la relación entre la fotosíntesis y la transpiración, es decir, la cantidad de CO₂ ganado por unidad de agua utilizada (Flexas et al., 2016). Así mismo, los estudios científicos están encaminados hacia la búsqueda de mecanismos de evasión, escape o tolerancia que regulen la respuesta de las plantas al estrés hídrico; con el objetivo de identificar las especies, los genotipos y las variedades más tolerantes y a la vez incrementar la tolerancia en los materiales susceptibles (Giordano et al., 2021; Seleiman et al., 2021). Los estudios van desde el mejoramiento y la selección convencional, selección asistida con marcadores, selección genómica, inducción de resistencia, ingeniería metabólica, aplicación de fitohormonas, osmoprotectores, silicio (activador antioxidante), selenio (antioxidante), potasio (regulador), microorganismos, hidrogel o nanopartículas (Ullah et al., 2018; Ayangbenro & Babalola, 2020; Maswada et al., 2020; Saha et al., 2020; Seleiman et al., 2021).

También se utilizan metodologías emergentes como la caracterización predictiva mediante el uso de datos ecogeográficos y sistemas de información geográfica (Khazaei et al., 2013; Thormann et al., 2016; Stenberg & Ortiz, 2021; Rubio et al., 2022).

Hasta la fecha no se han evaluado la respuesta fisiológica y tolerancia a estrés por sequía en especies mexicanas de *Crataegus* L. En plántulas de *C. aronia*, una especie nativa de la Región Mediterránea se comprobó que el estrés por sequía afecta negativamente la fotosíntesis, conductancia estomática y tasa de transpiración cuyos valores disminuyeron en 64, 68 y 62 %, respectivamente (Ashkavand et al., 2016). Desde el punto de vista bioquímico, esta especie puede tolerar de manera moderada y gradual el estrés por sequía (Ashkavand et al., 2014). Puesto que el uso eficiente del agua es crucial en las plantas porque deben responder a diferentes necesidades y condiciones como el cambio climático, contaminación ambiental, eficiencia en el uso del agua y los recursos naturales, incremento de los costos de producción, entre otros. Con base en ello, en el presente estudio se planteó evaluar la respuesta que tuvieron las plantas de *Crataegus mexicana* ante estrés por sequía inducida, con la finalidad de identificar accesiones tolerantes a sequía con potencial uso como portainjertos, no sólo de tejocote, sino también de otras especies compatibles. Dado que el uso de portainjertos en frutales es una estrategia eficaz en el manejo del crecimiento y el rendimiento de las plantas a través del uso eficiente de los recursos y confiriendo características deseables de resiliencia ante diferentes estreses bióticos y abióticos (Xu & Ediger, 2021).

MATERIALES Y MÉTODOS

Material vegetal

Se utilizaron 24 accesiones de *C. mexicana* de diferentes localidades de México (Cuadro Suplementario 3.1) establecidas en el Banco Germoplasma de Tejocote de la Universidad Autónoma Chapingo. Estas accesiones fueron propagadas por triplicado de manera asexual sobre portainjertos de la misma especie.

También se utilizó una muestra (por quintuplicado) de los portainjertos provenientes de semilla, haciendo un total de 77 plantas. Las plantas fueron establecidas en un sustrato compuesto por perlita y tierra (1:1, v:v) con dos riegos por semana en el invernadero de cristal ubicado en las coordenadas 19.4901, -98.873 a temperaturas de $26\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 8.1$.

Variables fisiológicas

La fotosíntesis neta (P_n), conductancia estomática (C_e), tasa de transpiración (E), temperatura de la hoja (T_l) y concentración de carbono intercelular (C_i) se midieron con un analizador infrarrojo de gases (modelo CI340, CID BioScience) en días despejados a las 8:00, 12:00 y 16:00 h durante el mes de julio de 2022. Los datos se obtuvieron por triplicado y en la misma hoja, seleccionada de la parte media de la planta, siempre que estuviera y expandida.

Variables morfológicas

Se midieron la altura de planta y el grosor de tallo, se calculó el área foliar inicial y final (al día de su rehidratación) de acuerdo con el número de hojas y una muestra procesada con el analizador de imágenes ImageJ (Cuadro 3.1). Doce días después de la rehidratación se obtuvo la conductividad hidráulica, con base en el peso del agua que se condujo por tallos de 20 cm por 50 min siguiendo la metodología de Pire et al. (2007).

Estrés por sequía

Las plantas se regaron a saturación del sustrato y a partir de este último riego se suspendió el suministro de agua. Las plantas se rehidrataron nuevamente hasta que las hojas basales manifestaron necrosis como se ilustra en la Figura 3.1-A. Esto debido a que las plantas no mostraron marchitamiento aparente en las hojas, simplemente hubo quemadura del brote apical a los tres días después de suspender el riego (Figura 3.1-B). El número de días transcurridos hasta que cada planta se rehidrató se tradujo como el número de días que la planta toleró el estrés por sequía (DSR).

Para monitorear la respuesta fisiológica durante el periodo de estrés, las mediciones de las variables de intercambio de gases se realizaron a las 12:00 h del día cero (0D), día tres (3D), día cinco (5D), día siete (7D), día nueve (9D) y día once (11D) del estrés. Las temperaturas durante el periodo de evaluación fluctuaron entre 16 y 40 °C y la humedad relativa entre 11 y 83 %. Las temperaturas más altas ($41.2\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 3.1$) se registraron entre las 12:30 y las 15:00 h, mientras que la humedad relativa más baja ($27.7\text{ \%} \pm 2.7$) entre las 13:00 y las 16:00 h.

Análisis estadístico

Las plantas se clasificaron en cinco grupos de acuerdo con la variable DSR (Cuadro 3.1) y se comparó la respuesta de las variable en cada grupo. Posteriormente, usando R y las funciones de los paquetes {factoextra} versión 1.0.7 (Kassambara & Mundt, 2022) y {ggdendro} versión 0.1.23 (De Vries et al., 2022) se realizaron dos análisis de agrupamiento (Agrupamiento-A y Agrupamiento-B) a partir del cálculo de distancias euclidianas.

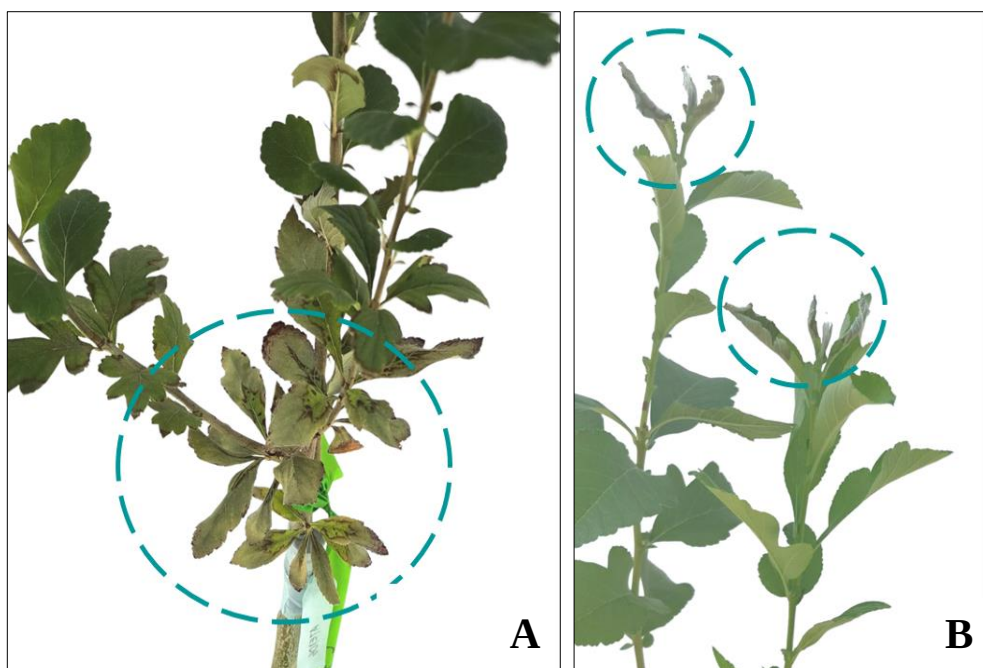


Figura 3.1. Hojas basales necrosadas de *C. mexicana* (A) como indicador para la rehidratación de las plantas. Quemadura del brote apical (B) a los tres días del estrés por sequía.

Se utilizó Ward.D como método de aglomeración y el número óptimo de grupos fue definido por la función NbClust {NbClust} que ofrece 30 índices para ello y propone el mejor esquema de agrupamiento (Charrad et al., 2014). En el primer agrupamiento se consideraron las 77 plantas como unidades experimentales independientes (Agrupamiento-A). En el segundo se consideraron las 25 accesiones como unidades experimentales (Agrupamiento-B). En cada agrupamiento se realizaron análisis de correlación bivariada para descartar las variables correlacionadas, posteriormente se ordenaron conforme a su contribución a la varianza obtenida de los análisis de componentes principales (ACP) utilizando la función PCA {FactoMineR} (Lê et al., 2008).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

De manera general, la tendencia de las variables relacionadas con el intercambio de gases en tejocote fue similar al patrón que presentan plantas con metabolismo C3 (Figura 3.2). Esto es, la luz es el principal estimulador de la fotosíntesis donde los estomas permanecen abiertos durante el día y se cierran al anochecer cuando cesa la asimilación de CO₂, mientras su máxima apertura coincide con las horas centrales del día cuando la pérdida de agua por transpiración también se incrementa (Kirschbaum, 2004; Timm & Hagemann, 2020). Por definición, la conductancia estomática estima la capacidad de las hojas para expulsar el vapor de agua (Tardieu et al., 2018). Una Ce mayor permite una mayor asimilación de CO₂, facilita su difusión hacia los sitios de carboxilación e incrementa el gradiente del potencial hídrico entre la raíz y la parte vegetativa, llevando a una crítica deshidratación por transpiración (Tardieu et al., 2018; Flexas et al., 2016). Cuando la conductancia estomática disminuyó en plantas de tejocote la fotosíntesis neta también lo hizo. Sin embargo, la tasa de transpiración no mostró la misma tendencia. Esto podría sugerir que la planta perdió agua por otra vía y no por los estomas, posiblemente a través de la cutícula. De acuerdo con Schuster et al. (2017), cuando los estomas están cerrados en condiciones de estrés por sequía, la única ruta para la pérdida de agua desde el interior de la hoja hacia la atmósfera es a través de la cutícula.

Por lo tanto, el grado de transpiración cuticular en relación con los reservorios de agua en la planta y la adquisición de agua del suelo, determinan la aptitud y la supervivencia de la planta. Aunque hasta este punto del experimento las plantas aun no estaban bajo estrés por sequía, las altas temperaturas dentro del invernadero de cristal pudieron afectar la permeabilidad de la cutícula de las hojas dejando permear agua (Burghardt & Riederer, 2008; Bueno et al., 2019). Por otro lado, la concentración intercelular de CO_2 es un fuerte regulador de la conductancia estomática. A bajas concentraciones de este gas los estomas se abren independientemente de los demás factores ambientales, así el CO_2 entra y se difunde por los poros estomáticos en la superficie de la hoja incrementando la concentración disponible para P_n . Como las células en el interior de la hoja están húmedas, los estomas permiten difusión del vapor del agua por medio de la transpiración y aunque los estomas se cierran, si la deshidratación llega a ser excesiva, el CO_2 que entra también es restringido disminuyendo así la P_n (Tominaga et al., 2018). Esto puede explicar el comportamiento de estas dos variables en plantas de tejocote, porque a medida que el C_i disminuyó la C_e también incrementó ligeramente y viceversa, a medio día el C_i alcanzó sus niveles más bajos y la C_e los más altos (Figura 3.2).

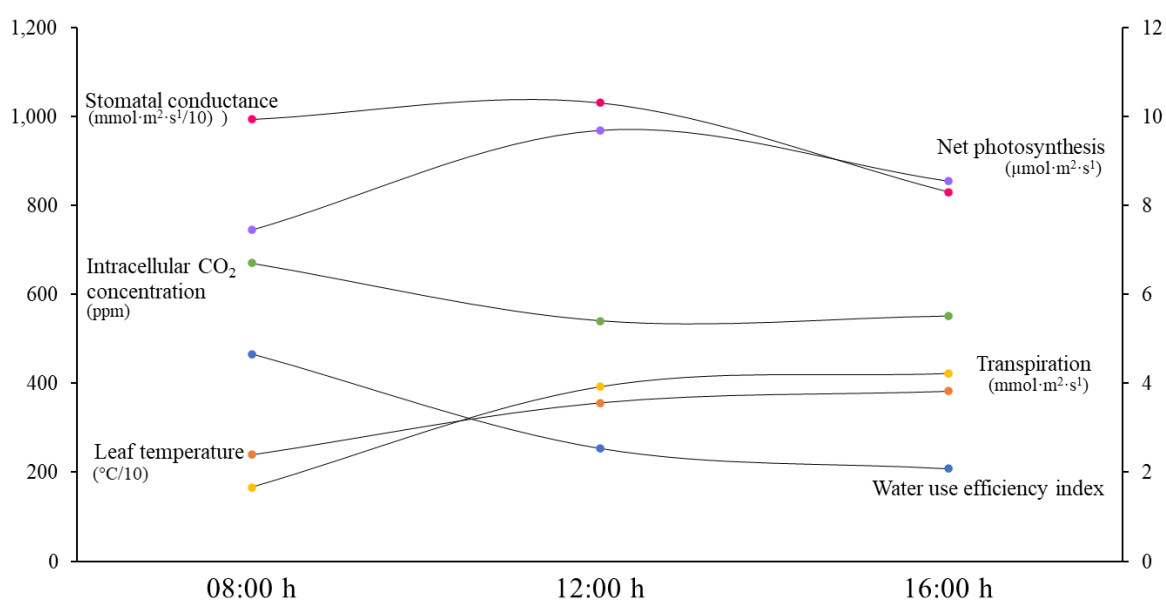


Figura 3.2 Comportamiento de las variables fisiológicas relacionadas con el intercambio de gases en *Crataegus mexicana* durante el transcurso del día. La escala aplica para las variables alineadas al mismo costado.

Finalmente, el WUE es una medida de la efectividad de los estomas al maximizar la fotosíntesis y al mismo tiempo reduciendo la pérdida de agua por transpiración (Flexas et al., 2016). El WUE en las plantas de tejocote disminuyó a medida que transcurrió el día, pero, aunque la P_n se redujo, la E no mostró un decrecimiento, posiblemente afectada por la permeabilidad de la cutícula. Esa podría ser la explicación del por qué la relación P_n/E disminuyó dejando ver que, de manera general, las plantas de tejocote no maximizan la fotosíntesis cuando se incrementa la transpiración. Por otra parte, C_e fue la variable fisiológica más heterogénea con 35.88 % de variación, mientras C_i y T_l fueron las más homogéneas con 7.68 y 9.82 %, respectivamente. De las morfológicas, el número de espinas fue la variable más heterogénea cuya variación fue 111.7 %, ya que algunas plantas no tuvieron espinas y otras registraron hasta 89 espinas en una sola planta.

En promedio, las plantas de tejocote toleraron ocho días sin suministro de agua, con un mínimo de cinco y un máximo de 12 días (Cuadro 3.1). Aunque en otras especies de tejocote este aspecto aún no se ha estudiado, en manzano se ha documentado que las plantas han soportado hasta 33 días bajo estrés hídrico, no obstante, toman hasta cinco días de recuperación (Wang et al., 2018). En esta especie, algunos cultivares como 'Fugi' puede reducir su P_n hasta 15 días después del inicio del estrés hídrico mientras que la reducción en 'Hongro' ocurrió aproximadamente 5 días después (Bhusal et al., 2019). Con base en los valores de la variable DSR se formaron cinco grupos de plantas (Cuadro 3.1), donde las plantas del G5 (12 %) fueron las más tolerantes ya que hasta los 12 d presentaron daños en sus hojas basales, estas plantas tienen características relacionadas con la tolerancia a la sequía, por ejemplo, son las de menor altura, menor área foliar, mayor número de espinas y también las que tuvieron la P_n y el WUE más altos. De acuerdo con Larkunthod et al. (2018) y Bangar et al. (2019) las plantas con menor área foliar tienden a perder menos agua por transpiración, por lo tanto, pueden ser más tolerantes a este déficit.

Así mismo, las espinas son una adaptación morfológica evolutiva que algunas plantas han desarrollado en respuesta a la sequía, ya que cubren las yemas axilares para evitar la pérdida de agua (Sivalingam et al., 2021; Yang et al., 2021) por lo que un mayor número de espinas puede ser un indicador de mayor tolerancia a condiciones de baja disponibilidad de agua en plantas de tejocote. Además de que las espinas también son características de las poblaciones silvestres de este frutal en México (Betancourt-Olvera et al., 2018), por lo que se podría interpretar que estas poblaciones pudieran tener mayor adaptación a las condiciones de sequía que las más domesticadas y cultivadas. De igual forma, en plantas de manzana (*Malus domestica* var. Ambrosia) se ha demostrado que las plantas enanas tienen mayor tolerancia a estrés por sequía (Xu & Ediger, 2021), ya que tuvieron mayor estabilidad en el intercambio de gases y la intensidad de defoliación fue baja, en este trabajo, las plantas del grupo G5 fueron las de menor altura y las que mayor tolerancia presentaron. Por otro lado, debido a que las plantas con mayor altura tienen los conductos del xilema más anchos y éstos son más vulnerables a los embolismos que bloquean la conducción y flujo del agua, entonces las plantas más altas son menos tolerantes al estrés hídrico (Olson et al., 2018), esto también puede dar soporte al hecho de que las plantas con menor altura fueron las que toleraron hasta 12 días.

Con respecto de la P_n , opuesto a lo establecido sobre que la fotosíntesis está directamente relacionada con el área foliar (Taiz & Zeiger, 2006), en este estudio las plantas de tejocote con mayor P_n fueron las que menor área foliar tuvieron. También es importante destacar que el G5 tuvo los valores de Kh más altos, esta es una característica opuesta a lo que se ha documentado en la mayoría de las plantas, donde se argumenta que una baja Kh es resultado de una baja vulnerabilidad o alta resistencia a los embolismos en el xilema, lo que podría significar una mayor tolerancia a estrés por sequía, por el contrario, una alta Kh puede ocasionar embolismos en el sistema conductor y disminuir la tolerancia a condiciones con déficit de agua (De Baerdemaeker et al., 2019), además de que una alta Kh puede dar como resultado un bajo WUE (Tardieu et al., 2018) y en tejocote, a pesar de la alta Kh el WUE también tuvo valores altos.

Cuadro 3.1. Resultados de las evaluaciones morfológicas y fisiológicas de 77 plantas de *Crataegus mexicana* y variación en cinco grupos (G1, G2, G3, G4, G5) formados con base en el número de días que resistieron el estrés por sequía (DSR). Los valores más altos están resaltados en negritas y los más bajos están subrayados.

Variable (Unidades)	Código	Media $\pm$ SD	Min-Max	% CV	Grupo				
					G1	G2	G3	G4	G5
Altura de la planta (cm)	Ap	122.21 $\pm$ 26.5	54-192	21.68	125.79	122	125.1	135.6	<u>104.33</u>
Diámetro del tallo (mm)	Dt	5.39 $\pm$ 1.1	2.3-8.79	20.41	5.78	5.27	5.45	5.86	<u>4.87</u>
Área foliar (cm ²)	Af	2,540.47 $\pm$ 1,207.8	296.6-6,480.31	47.54	3,001.15	2,800.83	2,445.78	2,309.30	<u>1,368.26</u>
Número de espinas	Ne	15.04 $\pm$ 16.8	0-89	111.7	15.08	14.58	<u>12.85</u>	17.4	20.11
Conductividad hidráulica E-08 (kg·m·s ⁻¹ ·MPa ⁻¹ ×10 ⁻⁵)	Kh	3.16 $\pm$ 1.79	2.5-8.3	56.61	3.24	<u>2.21</u>	4.02	3.58	4.16
Temperatura de la hoja (°C)	Tl	35.65 $\pm$ 3.5	28.37-42.35	9.82	35.39	36.01	35.42	36.41	<u>34.84</u>
Fotosíntesis neta (μmol·m ² ·s ⁻¹)	Pn	9.69 $\pm$ 2.9	2.44-16.59	29.93	10.41	<u>8.93</u>	9.04	11.55	11.74
Tasa de transpiración (mmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	E	3.92 $\pm$ 1.2	1.48-6.76	30.61	4.2	<u>3.64</u>	3.78	4.98	4.21
Conductancia estomática (mmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	Ce	103.11 $\pm$ 37	20.1-193.16	35.88	108.56	<u>91.56</u>	101.48	130.68	123.96
Concentración intracelular de CO ₂ (ppm)	Ci	540.38 $\pm$ 41.5	445.87-685.77	7.68	532.58	<u>529.81</u>	550.19	571.74	547.92
Índice de uso eficiente del agua [Pn/E]	WUE	2.54 $\pm$ 0.7	1.41-4.39	27.56	2.62	2.56	2.42	<u>2.35</u>	2.79
Días sin riego	DSR	8.05 $\pm$ 2.1	5-12	26.09	<u>5</u>	7	9	11	12
Número de plantas	-	-	-	-	12	31	20	5	9

G2 fue el grupo más grande incluyendo 40 % de las plantas toleraron el estrés por siete días. Este grupo está integrado por las plantas que tuvieron los valores más bajos de Kh , Pn , E , Ce y Ci . Los valores bajos de Kh pueden deberse a los potenciales hídricos negativos ocasionados por el déficit de agua, posiblemente se rompieron las columnas de agua con vacíos o burbujas (cavitación) formando embolismos y resultando en la disminución de Kh (De Baerdemaeker et al., 2019). Estos resultados difieren con lo que Pire et al. (2007) documentaron para vid, donde el déficit de agua afectó de manera negativa la Kh , es decir, las plantas que fueron sometidas a un déficit de agua redujeron el diámetro de los vasos xilemáticos como una adaptación en la regulación del flujo del agua y evitaron su pérdida, incrementando su ajuste en estas condiciones. En el presente trabajo, aun cuando la pérdida de agua a través de la transpiración fue menor comparada con los otros grupos, tanto la Pn y Ci también fueron bajas, probablemente esto no fue suficiente para ayudar a la planta a tolerar más días sin suministro de agua, además de que fue el segundo grupo con mayor área foliar, solo 7 % menos que las plantas del G1, las cuales relacionan directamente sus valores altos de área foliar con la baja tolerancia al estrés por sequía, ya que su superficie de pérdida fue alta, 55 % más que las plantas del G5. En contraste, el G4 es el grupo más pequeño, donde se incluyeron sólo cinco plantas que toleraron 11 d sin suministro de agua, sólo un día menos que las plantas del G5, este grupo integró a las plantas con mayor altura, mayor diámetro de tallo, con los valores más altos de TI , Ce , E y Ci , pero con el WUE más bajo de todos los grupos.

Independientemente de que las plantas se hayan rehidratado o no, a partir del día nueve (9D) todos los grupos mostraron un ligero incremento en Pn , E y Ce , incluso en el WUE (Figura 3.3). Los grupos G1 y G2 mostraron una respuesta a la rehidratación, sin embargo, las plantas de los grupos G3, G4 y G5 podrían estar indicando un proceso de ajuste osmótico. El cual actúa como un mecanismo para evitar la toxicidad iónica y mantener la absorción de agua durante el estrés por sequía o salinidad mediante la acumulación de grandes cantidades de osmolitos (Chen & Jiang, 2010; Blum, 2017).

En especies de la familia Rosaceae ha sido documentado que el sorbitol es uno de los principales componentes para el ajuste osmótico en condiciones de estrés (Haider et al., 2018). Igualmente se identificó la relación positiva entre estas tres variables cuando los estomas se abren para asimilar CO₂ habiendo también una pérdida de agua hacia la atmósfera. En condiciones adversas, tanto la absorción de CO₂ como la transpiración se optimizan junto con la conductancia estomática para salvaguardar la supervivencia de las plantas (Schuster et al., 2017). El WUE mostró un ligero incremento a partir de los siete días, lo que sugiere que la fotosíntesis fue mayor que la transpiración. Esto también se refleja en la temperatura de la hoja al disminuir a partir del día siete. Pudiéndose tratar de un mecanismo que al incrementar la transpiración, la planta se enfría en respuesta a la pérdida de energía. De acuerdo con Seleiman et al. (2021) el incremento de WUE es un mecanismo que las plantas desarrollan para evadir los estragos del estrés (Figura 3.3).

De manera general, el área foliar y las variables fisiológicas mostraron un decremento después de ser sometidas a estrés por sequía (Figura 3.4). Primero, el área foliar disminuyó 24 %, siendo los grupos G4 y G5 los que menos área foliar perdieron. La pérdida de área foliar es una consecuencia del daño causado a los tejidos celulares, principalmente por la oxidación que conlleva a necrosis. Aquí la disminución de área foliar no está relacionada con el decrecimiento en la expansión de la hoja por división celular el cual se considera un mecanismo para evitar la pérdida de agua por transpiración (Larkunthod et al., 2018; Bangar et al., 2019). Por otra parte, P_n , E y C_e disminuyeron 82, 47 y 68 %, respectivamente. Este decrecimiento concomitante indicaría que la conductancia estomática obstruida fue la razón para limitar la fotosíntesis bajo estrés por sequía, como se ha reportado en diferentes frutales como durazno y cítricos (Haider et al., 2018) y en las plantas en general. El cierre de estomas aquí evidenciado por *C. mexicana* es uno de los principales mecanismos de evasión de los daños causados por el déficit de agua (Seleiman et al., 2021). Mientras que E tuvo un decrecimiento mayor en *C. aronia* con 62 % y en ambas especies C_e disminuyó en 68 %.

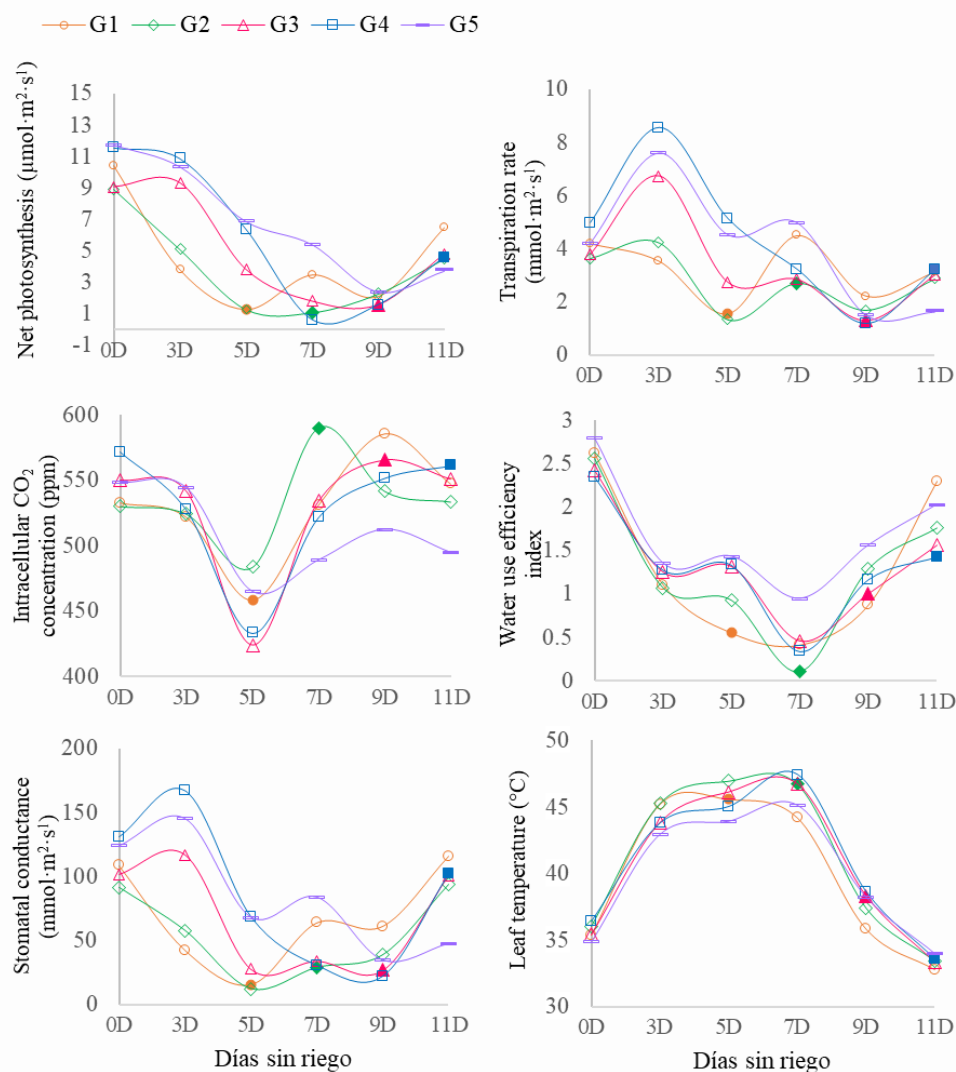


Figura 3.3. Comportamiento de los parámetros fisiológicos en cinco grupos de plantas (G1, G2, G3, G4, G5) de *Crataegus mexicana* bajo estrés por sequía y subsecuente rehidratación. Los marcadores con relleno sólido indican el día de la rehidratación en cada grupo.

El WUE se redujo 72 %, éste es uno de los factores más importantes que tiene lugar cuando las plantas son sometidas a sequía, que se va modificando cuando las plantas cierran sus estomas perdiendo menos agua y regulándose el equilibrio hídrico interno. El WUE difiere entre variedades y cultivares, en ciertos genotipos susceptibles a sequía e incapaces de adaptarse a esas condiciones, se tiene un bajo WUE (Tardieu et al., 2018; Seleiman et al., 2018). Entonces, las plantas de los grupos G1, G2 y G3 fueron las más susceptibles a sequía, dado que WUE disminuyó drásticamente después de ser sometidas a este estrés.

Contrastantemente, las plantas del G5 mostraron un WUE más alto que el resto (Figura 3.4). Tanto la temperatura de la hoja como C_i fueron las variables que menor cambio tuvieron después del estrés, aunque en algunos grupos hubo ligeros decrementos, en general T_l incrementó 17 % y C_i 2 %.

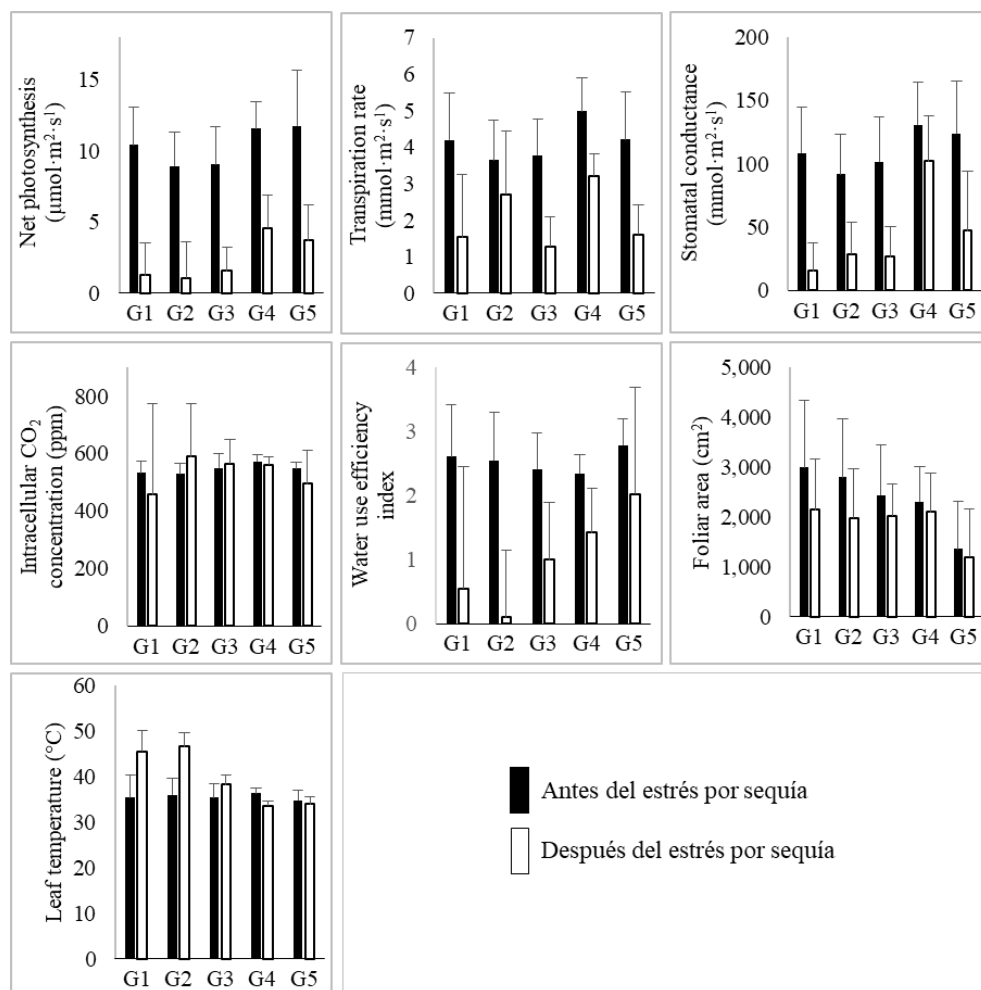


Figura 3.4. Efecto del estrés por sequía en las variables fisiológicas y área foliar presentada en cada grupo (G1, G2, G3, G4, G5) de *Crataegus mexicana*.

Por otro lado, en los análisis de agrupamiento la contribución a la varianza de los tres primeros componentes fue de 61 % para el Agrupamiento-A y 66 % para el Agrupamiento-B. En ambos, las variables Kh y Af fueron las de mayor contribución, mientras que Pn tuvo menor contribución (Tabla Suplementaria 2). El Agrupamiento-A agrupó las 77 plantas en tres grupos (Figura 3.5-A), el grupo I agrupa las plantas de menor Kh , mayor altura, mayor número de espinas y menor Pn .

El grupo II está conformado por 21 % de las plantas, las cuales toleraron 11.19 DSR, tuvieron los valores más altos de *Kh*, *Ci* y *Pn*, y los valores más bajos de área foliar. Las plantas del grupo III tuvieron mayor área foliar, menor altura, menor número de espinas, menor *Ci* y toleraron siete DSR, es decir, fue el grupo más susceptible al estrés por sequía (Tabla Suplementaria 2). En el Agrupamiento-B también se obtuvieron tres grupos (Figura 3.5-B). El grupo II está conformado por cinco accesiones que toleraron 10.5 DSR, siendo el más tolerante a estrés por sequía. Entre sus principales características destacan altos valores de *Kh*, *Ci*, *Pn*, altura de planta, número de espinas y baja área foliar. Estas características son similares a las del grupo II del Agrupamiento-A, es decir, los grupos II de ambos agrupamientos fueron los más tolerantes y los que tuvieron mayor *Kh*, menor área foliar, mayor *Ci* y mayor *Pn*. También coinciden con las características del grupo G5 donde se agruparon las plantas que toleraron 12 DSR (Cuadro 3.1). Por lo tanto, las accesiones con mayor tolerancia a sequía fueron A7, A11, A12, A13 y A17, la primera es procedente de Chiapas, la segunda de Puebla, la tercera de Morelos y las accesiones A13 y A17 provinieron del Estado de México. Mientras tanto, las características de los grupos III de ambos agrupamientos (A y B), así como de los grupos G1 y G2 son: menor *Kh*, mayor área foliar, menor *Ci*, menor altura de planta, menor número de espinas y menor número de días sin suministro de agua. De manera general, las accesiones de *C. mexicana* con mayor susceptibilidad a los daños de estrés por sequía tuvieron mayor área foliar, menor número de espinas y menor *Ci*. En el primer agrupamiento, el grupo G5 agrupó las plantas más tolerantes, mientras que el grupo G1 las menos tolerantes.

Es importante destacar que por cada accesión se evaluaron tres plantas y dentro de cada accesión se encontraron variaciones. Principalmente en cuanto al número de días que soportaron sin riego (DSR), ya que las plantas de una misma accesión estuvieron dispersadas en diferentes grupos. Por ejemplo, la accesión A21 estuvo integrada por las plantas 21.1, 21.2 y 21.3, tanto la 21.1 y la 21.3 formaron parte del grupo G3 y la 21.2 del G2 (Tabla Suplementaria 1).

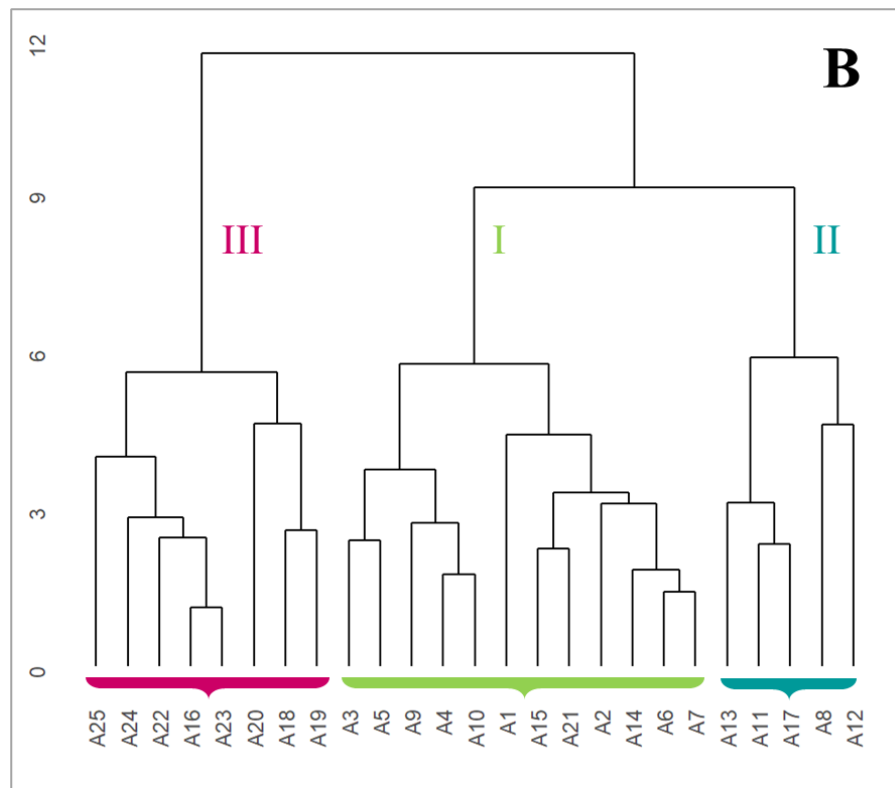
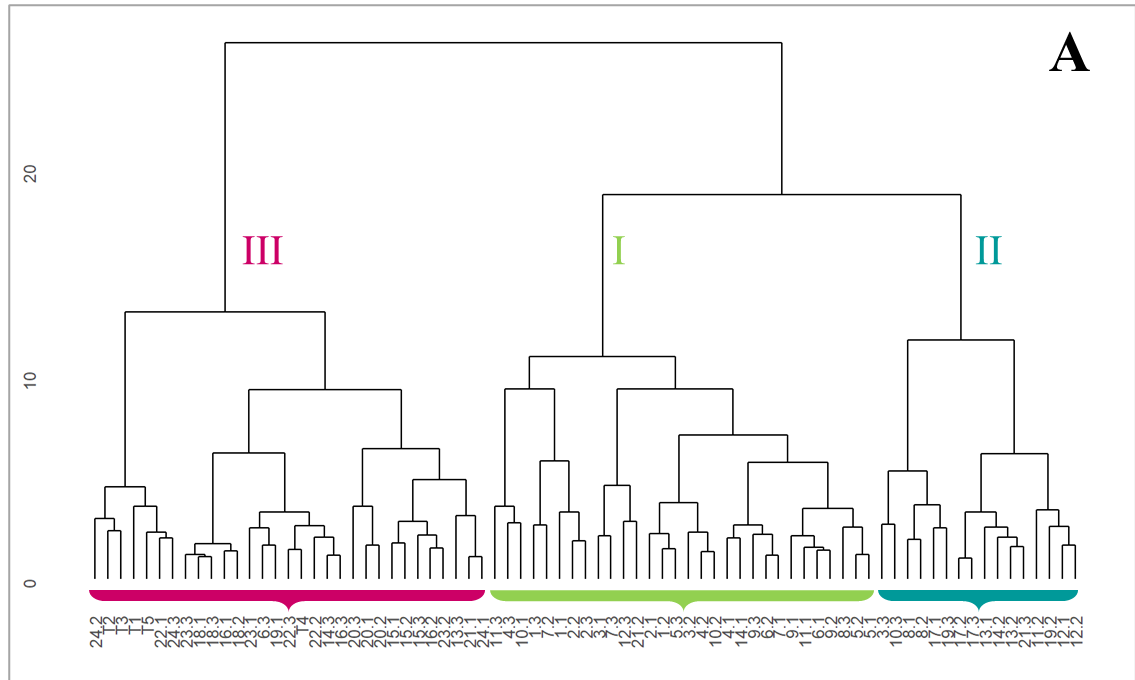


Figura 3.5 Agrupamiento de 77 plantas (A) y de 25 accesiones (B) de *Crataegus mexicana* con base en sus variables morfológicas y fisiológicas y su respuesta al estrés por sequía.

Así mismo, la planta 21.1 correspondió al grupo III, la 21.2 al grupo I y la 21.3 al grupo II en el Agrupamiento-B, mientras que la accesión A21 correspondió al grupo II en el Agrupamiento-A (Cuadro Suplementario 3.2). Al tratarse de plantas de la misma accesión se esperaba que la respuesta al estrés por sequía fuera semejante entre ellas y que al realizar la agrupación se integraran en un mismo grupo. Además, el portainjerto (A25) no tuvo una respuesta positiva al estrés, quedó agrupado en los grupos más susceptibles en todos los análisis de agrupamiento. Por lo que podría estar influenciando de manera negativa la respuesta de las accesiones ante el estrés por sequía. Esta variación se explica porque se ha documentado que los portainjertos influyen en la respuesta al estrés hídrico de la planta injertada porque alteran el tamaño y el funcionamiento de los estomas, la transpiración, el potencial hídrico y el crecimiento vegetativo (Hajagos & Végváry, 2013). La influencia positiva de los portainjertos al conferir tolerancia a sequía se ha demostrado en plantas leñosas como vid y manzana. Debido a que esta respuesta es diferente según los antecedentes genéticos de la planta, una de las estrategias para mejorarla en árboles frutales es el uso de portainjertos tolerantes (Jiménez et al., 2013). Con base en ello, se puede aseverar en primer lugar, que el portainjerto tuvo influencia en la respuesta variable de las plantas al estrés por sequía debido a la variación genética contenida al ser proveniente de semilla. En segundo lugar, influyó negativamente en esta respuesta porque el portainjerto no tuvo una respuesta positiva ante el déficit de agua. Finalmente, se identificaron las accesiones con mayor potencial para ser utilizados como portainjertos en algún programa de mejoramiento en aras de contribuir a mejorar la respuesta no sólo de tejocote sino de otros frutales a las condiciones limitadas de agua y cambios de temperaturas.

CONCLUSIONES

El estrés por sequía afectó negativamente a las accesiones de *C. mexicana*, especialmente en la tasa de fotosíntesis neta, la transpiración, la conductancia estomática y el índice del uso eficiente del agua a partir de los cinco días de la suspensión del suministro de agua. A partir de los nueve días mostraron una

respuesta de ajuste que permitió incrementar nuevamente su tasa fotosintética. Se identificó que los portainjertos tuvieron influencia en la respuesta de las plantas de tejocote a las condiciones de estrés por sequía en diferentes variables como la transpiración.

Baja altura, menor área foliar, alta tasa fotosintética y alta conductividad hidráulica pueden ser indicadores que permitan la selección de accesiones de tejocote con respuesta positiva al déficit hídrico. Por el contrario, mayor área foliar, menor número de espinas y menor concentración de CO₂ intercelular pueden ser indicadores de una respuesta negativa de plantas de tejocote al estrés por sequía.

Las accesiones A8, A11, A12, A13 y A17 fueron los que menor impacto tuvieron durante el estrés, lo que conduce a considerarlos para programas futuros de selección y mejoramiento con el objetivo de resaltar y mejorar esta característica y potenciarlos como portainjertos para la producción de planta de tejocote.

LITERATURA CITADA

- Adesemoye, A. O., Mayorqu, J. S., & Eskalen, A. (2013). Neofusicoccum luteum as a pathogen on Tejocote (*Crataegus mexicana*). *Phytopathologia Mediterranea*, 52(1), 123-129. <http://digitalcommons.unl.edu/cgi/viewcontent.cgi?article=1560&context=plantpathpapers>
- Ashkavand, P., Kouchaksaraei, M. T., & Zarafshar, M. (2016). The growth and physiology characteristics of mahaleb (*Prunus mahaleb* L.) and hawthorn (*Crataegus aronia* L.) seedlings to drought stress. *Iranian Journal of Forest*, 8(3), 277-288. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20173130092>
- Ashkavand, P., Tabari, M., & Zarafshar, M. (2014). Assessment of drought resistance in hawthorn and mahaleb seedlings with emphasis on biochemical parameters. *Journal of Forest Ecosystems Researches*, 1(1), 1-18 <http://yujs.yu.ac.ir/jzfr/article-1-42-en.html>
- Ayangbenro, A. S., & Babalola, O. O. (2020). Reclamation of arid and semi-arid soils: The role of plant growth-promoting archaea and bacteria. *Current Plant Biology*, 25, 100173. <https://doi.org/10.1016/j.cpb.2020.100173>
- Banderas-Tarabay, A. J., Cervantes-Rodríguez, M., & Méndez-Iturbide, D. (2015). Biological properties and antioxidant activity of hawthorn *Crataegus*

- mexicana*. *Journal of Pharmacogenomics & Pharmacoproteomics*, 6, 1–8. <http://dx.doi.org/10.4172/2153-0645.1000153>
- Bangar, P., Chaudhury, A., Tiwari, B., Kumar, S., Kumari, R., & Bhat, K. V. (2019). Morphophysiological and biochemical response of mungbean [*Vigna radiata* (L.) Wilczek] varieties at different developmental stages under drought stress. *Turkish Journal of Biology*, 43(1), 58-69. <https://doi.org/10.3906/biy-1801-64>
- Basu, S., Ramegowda, V., Kumar, A., & Pereira, A. (2016). Plant adaptation to drought stress. *F1000 Research*, 5, F1000 Faculty Rev-1554. <https://doi.org/10.12688/f1000research.7678.1>
- Belal, M. A., Ezzat, M., Zhang, Y., Xu, Z., Cao, Y., & Han, Y. (2022). Integrative analysis of the DICER-like (DCL) genes from peach (*Prunus persica*): A critical role in response to drought stress. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10, 923166. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.923166>
- Betancourt-Olvera, M., Nieto-Angel, R., Urbano, B., & González-Andrés, F. (2018). Analysis of the biodiversity of hawthorn (*Crataegus* spp.) from the morphological, molecular, and ethnobotanical approaches, and implications for genetic resource conservation in scenery of increasing cultivation: the case of Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 65(3), 897-916. <https://doi.org/10.1007/s10722-017-0583-4>
- Bhusal, N., Han, S. G., & Yoon, T. M. (2019). Impact of drought stress on photosynthetic response, leaf water potential, and stem sap flow in two cultivars of bi-leader apple trees (*Malus domestica* Borkh.). *Scientia Horticulturae*, 246, 535-543. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.11.021>
- Blum, A. (2017). Osmotic adjustment is a prime drought stress adaptive engine in support of plant production. *Plant, Cell, & Environment*, 40(1), 4-10. <https://doi.org/10.1111/pce.12800>
- Bueno, A., Alfarhan, A., Arand, K., Burghardt, M., Deininger, A. C., Hedrich, R., Leide, J., Seufert, P., Staiger, S., & Riederer, M. (2019). Effects of temperature on the cuticular transpiration barrier of two desert plants with water-spender and water-saver strategies. *Journal of Experimental Botany*, 70(5), 1613-1625. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz018>
- Burghardt, M. & Riederer, M. (2008). Cuticular transpiration. En M. Riederer & C. Muller (Eds.), *Annual Plant Reviews, Biology of the Plant Cuticle* (pp. 292-309). Blackwell Publishing.
- Charrad, M., Ghazzali, N., Boiteau, V., & Niknafs, A. (2014). NbClust: An R Package for Determining the Relevant Number of Clusters in a Data Set. *Journal of Statistical Software*, 61(6), 1–36. <https://www.jstatsoft.org/v61/i06/>
- Chen, H. & Jiang, J. G. (2010). Osmotic adjustment and plant adaptation to environmental changes related to drought and salinity. *Environmental Reviews*, 18, 309-319. <https://doi.org/10.1080/17429145.2018.1432772>
- CONABIO. (17 de febrero de 2023). ENCICLOVIDA, *Crataegus mexicana*. <https://enciclovida.mx/especies/166836-crataegus-mexicana>

- Dar, F. A., Mushtaq, N. U., Saleem, S., Rehman, R. U., Dar, T. U. H., & Hakeem, K. R. (2022). Role of epigenetics in modulating phenotypic plasticity against abiotic stresses in plants. *International Journal of Genomics*. <https://doi.org/10.1155/2022/1092894>
- De Baerdemaeker, N. J., Arachchige, K. N. R., Zinkernagel, J., Van den Bulcke, J., Van Acker, J., Schenk, H. J., & Steppe, K. (2019). The stability enigma of hydraulic vulnerability curves: addressing the link between hydraulic conductivity and drought-induced embolism. *Tree Physiology*, 39(10), 1646-1664. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpz078>
- De Vries, A., Ripley, B. D., & de Vries, M. A. (2022). Package 'ggdendro'. Create dendrograms and tree diagrams using "ggplot2. Available on: <https://CRAN.R-project.org/package=ggdendro>
- Deepak, S. B., Thakur, A., Singh, S., Bakshi, M., & Bansal, S. (2019). Changes in crop physiology under drought stress: A review. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*, 8(4), 1251-1253. <https://www.phytojournal.com/archives/2019/vol8issue4/PartU/8-4-48-555.pdf>
- Eggels, S., Blankenagel, S., Schön, C. C., & Avramova, V. (2021). The carbon isotopic signature of C4 crops and its applicability in breeding for climate resilience. *Theoretical and Applied Genetics*, 134, 1663–1675. <https://doi.org/10.1007/s00122-020-03761-3>.
- Flexas, J., Díaz-Espejo, A., Conesa, M. A., Coopman, R. E., Douthe, C., Gago, J., Gallé, A., Galmés, J., Medrano, H., Ribas-Carbo, M., Tomàs, M., & Niinemets, U. (2016). Mesophyll conductance to CO₂ and Rubisco as targets for improving intrinsic water use efficiency in C₃ plants. *Plant Cell and Environment*, 39(5), 965-982. <https://doi.org/10.1111/pce.12622>
- García-Mateos, R., Ibarra-Estrada, E., & Nieto-Angel, R. (2013). Antioxidant compounds in hawthorn fruits (*Crataegus* spp.) of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84(4), 1298-1304. <https://doi.org/10.7550/rmb.35675>
- Giordano, M., Petropoulos, S. A., & Rouphael, Y. (2021). Response and defence mechanisms of vegetable crops against drought, heat and salinity stress. *Agriculture*, 11(5), 463. <https://doi.org/10.3390/agriculture11050463>
- Haider, M. S., Kurjogi, M. M., Khalil-ur-Rehman, M., Pervez, T., Songtao, J., Fiaz, M., Jogaiah, S., Wang, C., & Fang, J. (2018). Drought stress revealed physiological, biochemical and gene-expressional variations in 'Yoshihime' peach (*Prunus Persica* L) cultivar. *Journal of Plant Interactions*, 13(1), 83-90. <https://doi.org/10.1080/17429145.2018.1432772>
- Hajagos, A. & Végvári, G. (2013) Investigation of tissue structure and xylem anatomy of eight rootstocks of sweet cherry (*Prunus avium* L.). *Trees*, 27, 53–60. <https://doi.org/10.1007/s00468-012-0766-8>
- Jiménez, S., Dridi, J., Gutiérrez, D., Moret, D., Irigoyen, J. J., Moreno, M. A., & Gogorcena Y. (2013). Physiological, biochemical and molecular responses in four *Prunus* rootstocks submitted to drought stress. *Tree Physiology*, 33(10), 1061-1075. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpz074>

- Kassambara, A. & Mundt, F. (2022). Package 'factoextra' version 1.0.7. Extract and visualize the results of multivariate data analyses. Available on: <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>
- Khazaei, H., Street, K., Bari, A., Mackay, M., & Stoddard, F. L. (2013). The FIGS (Focused Identification of Germplasm Strategy) Approach Identifies Traits Related to Drought Adaptation in *Vicia faba* Genetic Resources. *PLoS ONE*, 8(5), e63107. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063107>
- Kirschbaum, M. U. F. (2004). Direct and indirect climate change effects on photosynthesis and transpiration. *Plant Biology*, 6(03), 242-253. <https://doi.org/10.1055/s-2004-820883>
- Larkunthod, P., Nounjan, N., Siangliw, J. L., Toojinda, T., Sanitchon, J., Jongdee, B., & Theerakulpisut, P. (2018). Physiological responses under drought stress of improved drought-tolerant rice lines and their parents. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 46(2), 679–687. <https://doi.org/10.15835/nbha46211188>
- Lê, S., Josse, J., & Husson, F. (2008). FactoMineR: A Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, 25(1), 1–18. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>.
- Maswada, H. F., Mazrou, Y. S., Elzaawely, A. A., & Alam-Eldein, S. M. (2020). Nanomaterials. Effective tools for field and horticultural crops to cope with drought stress: A review. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 18(2), e08R01. <https://doi.org/10.5424/sjar/2020182-16181>
- Muñiz-Reyes, E., Guzmán-Franco, A. W., Sánchez-Escudero, J., & Nieto-Angel, R. (2014). Occurrence of entomopathogenic fungi in tejocote (*Crataegus mexicana*) orchard soils and their pathogenicity against *Rhagoletis pomonella*. *Journal of Applied Microbiology*, 117(5), 1450-1462. <https://doi.org/10.1111/jam.12617>
- Nieto-Angel, R. & Borys, M. W. (1999). Relaciones fisiológicas y morfológicas de injertos frutales sobre tejocote (*Crataegus* spp.) como portainjerto. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 5(2), 137-150.
- Nieto-Angel, R., Hernández-Pigmeo, F., Tovar-Pedraza, J. M., Betancourt-Olvera, M., Pinto, V. M., Leyva-Mir, S. G., Alonso-Hernández, L., Muñiz-Merino, M., Muñiz-Reyes, E., Santiago-Felipe, M., & Nieto-López, E. H. (2016). Evaluación de Trampas y Atrayentes para el Monitoreo de *Rhagoletis pomonella* en Tejocote (*Crataegus mexicana*) en México. *Southwestern Entomologist*, 41(2), 561-566. <https://doi.org/10.3958/059.041.0224>
- Núñez-Colín, C. A. & Sánchez V., D. I. (2011). Ethnobotanical, cultural, and agricultural uses of tejocote (*Crataegus* species) in Mexico. XXVIII International Horticultural Congress on Sciences and Horticulture for people: III International Symposium on Plant Genetic Resources. *ISHS Acta Horticulturae*, 918. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2011.918.118>
- Núñez-Colín, C. A. (2009). Áreas prioritarias para coleccionar germoplasma de (*Crataegus* L.) en México con base en la diversidad y riqueza de especies.

- Olson, M. E., Soriano, D., Rosell, J. A., Anfodillo, T., Donoghue, M. J., Edwards, E. J., León-Gómez, C., Todd, D., Camarero M., J. J., Castorena, M., Echeverría, A., Espinosa, C. I., Fajardo, A., Gazol, A., Isnard, S., Lima, R. S., Marcati, C. R., & Méndez-Alonzo, R. (2018). Plant height and hydraulic vulnerability to drought and cold. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(29), 7551-7556. <https://doi.org/10.1073/pnas.1721728115>
- Ornelas-Lim, C., Luna-Vázquez, F. J., Rojas-Molina, A., & Ibarra-Alvarado, C. (2021). Development of a quantified herbal extract of hawthorn *Crataegus mexicana* leaves with vasodilator effect. *Saudi Pharmaceutical Journal*, 29(11), 1258-1266. <https://doi.org/10.1016/j.jsps.2021.10.002>
- Pérez-Lainez, M. D., Corona-Torres, T., García-Mateos, M. del R., Winkler, R., Barrientos-Priego, A. F., Nieto-Ángel, R., Aguilar-Rincón, V. H., & García-Velázquez, J. A. (2019). Metabolomic study of volatile compounds in the pigmented fruit from Mexico *Crataegus* genotypes. *Journal of Applied Botany and Food Quality*, 92, 15-23. <https://doi.org/10.5073/JABFQ.2019.092.003>
- Phipps, J. B. (1997). *Monograph of Northern Mexican Crataegus (Rosaceae subfam. Maloideae)*. Botanical Research Institute of Texas.
- Pire, R., Sanabria, M. E., Pereira, A., & Díez, J. (2007). Conductividad hidráulica y grosor de los vasos del xilema en cinco materiales de vid sometidos a déficit hídrico. *Interciencia*, 32(1), 35-40. http://ve.scielo.org/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0378-18442007000100008&lng=es&tlng=es.
- Reyes-Becerril, M., Martínez-Preciado, A., Guluarte, C., Guerra, K., Tovar-Ramirez, D., Macias, M. E., & Angulo, C. (2019). Phytochemical composition and immunobiological activity of hawthorn *Crataegus mexicana* nanoencapsulated in longfin yellowtail seriola rivoliana leukocytes. *Fish & Shellfish Immunology*, 92, 308-314. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2019.06.024>
- Robles-Botero, M. V., Ronquillo-de Jesús, E., Quiroz-Reyes, C. N., & Aguilar-Méndez, M. A. (2020). Caracterización e identificación de compuestos bioactivos con actividad antioxidante de la cáscara, pulpa y semilla del fruto de tejocote (*Crataegus mexicana*). *TIP. Revista especializada en ciencias químico-biológicas*, 23. <https://doi.org/10.22201/fesz.23958723e.2020.0.233>
- Rubio T., M. L., Lara-Romero, C., Rubiales, D., Parra-Quijano, M., & Iriondo, J. M. (2022). Searching for abiotic tolerant and biotic stress resistant wild lentils for introgression breeding through predictive characterization. *Frontiers in Plant Science*, 90. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.817849>
- Rzedowski, J. La familia Rosaceae en México. (2021). *Polibotánica*, 51, 1-16. <https://doi.org/10.18387/polibotanica.51.1>
- Saha, A., Sekharan, S., & Manna, U. (2020). Superabsorbent hydrogel (SAH) as a soil amendment for drought management: A review. *Soil Tillage Research*, 204, 104736. <https://doi.org/10.1016/j.still.2020.104736>

- Sallam, A., Alqudah, A. M., Dawood, M. F., Baenziger, P. S., & Börner, A. (2019). Drought stress tolerance in wheat and barley: advances in physiology, breeding, and genetics research. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(13), 3137. <https://doi.org/10.3390/ijms20133137>
- Schuster, A. C., Burghardt, M., & Riederer, M. (2017). The ecophysiology of leaf cuticular transpiration: are cuticular water permeabilities adapted to ecological conditions? *Journal of Experimental Botany*, 68(19), 5271-5279. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx321>
- Seleiman, M. F., Al-Suhaibani, N., Ali, N., Akmal, M., Alotaibi, M., Refay, Y., Dindaroglu, T., Abdul-Wajid, H., & Battaglia, M. L. (2021). Drought Stress Impacts on Plants and Different Approaches to Alleviate Its Adverse Effects. *Plants*, 10, 259. <https://doi.org/10.3390/plants10020259>
- SIAP. (16 de julio de 2022). Anuario Estadístico de la Producción Agrícola. <https://nube.siap.gob.mx/cierreagricola/>
- Sivalingam, P. N., Mahajan, M. M., Satheesh, V., Chauhan, S., Chandal, H., Gurjar, K., Singh, D., Bhan, C., Sivalingam, A., Marathe, A., Ram, C., Dokka, N., More, T. A., Padaria, J. C., Bhat, K. V., & Mohapatra, T. (2021). Distinct morpho-physiological and biochemical features of arid and hyper-arid ecotypes of *Ziziphus nummularia* under drought suggest its higher tolerance compared with semi-arid ecotype. *Tree Physiology*, 41(11), 2063-2081. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpab058>
- SNICS. (23 de enero de 2023). Catálogo Nacional de Variedades Vegetales 2022. <https://lookerstudio.google.com/u/0/reporting/5b7206ba-e190-48fe-9696-73523bfccf58/page/itBWB>
- Song, X., Zhou, G., He, Q., & Zhou, H. (2020). Stomatal limitations to photosynthesis and their critical Water conditions in different growth stages of maize under water stress. *Agricultural Water Management*, SDF241, 106330. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2020.106330>
- Stenberg, J. A. & Ortiz, R. (2021). Focused identification of germplasm strategy (FIGS): polishing a rough diamond. *Current Opinion in Insect Science*, 45, 1-6. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2020.11.001>
- Taiz, L. & Zeiger, E. (2006). Plant physiology. 4th ed. Sinauer Associates.
- Tardieu, F., Simonneau, T., & Muller, B. (2018). The physiological basis of drought tolerance in crop plants: A scenario-dependent probabilistic approach. *Annual Review of Plant Biology*, 69, 733–759. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042817-040218>
- Thormann, I., Parra-Quijano, M., Rubio Teso, M. L., Endresen, D. T. F., Dias, S., Iriando, J. M., & Maxted, N. (2016). Predictive characterization methods for accessing and using CWR diversity. En N. Maxted, M. E. Dulloo, & B. V. Ford-Lloyd (Eds.), *Enhancing crop gene pool use: Capturing wild relative and landrace diversity for crop improvement* (pp. 64-77). CABI. <https://doi.org/10.1079/9781780646138.0064>

- Timm, S. & Hagemann, M. (2020). Photorespiration—how is it regulated and how does it regulate overall plant metabolism? *Journal of Experimental Botany*, 71(14), 3955-3965. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa183>
- Tlatelapa-Becerro, A., Rico-Martínez, R., Urquiza-Beltrán, G., & Calderón-Ramírez, M. (2020). Obtaining of *Crataegus mexicana* leaflets using an indirect solar dryer. *Revista Mexicana de Ingeniería Química*, 19(2), 669-676. <https://doi.org/10.24275/rmiq/Alim896>
- Tominaga, J., Shimada, H., & Kawamitsu, Y. (2018). Direct measurement of intercellular CO₂ concentration in a gas-exchange system resolves overestimation using the standard method. *Journal of Experimental Botany*, 69(8), 1981-1991. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery044>
- Ullah, A., Manghwar, H., Shaban, M., Khan, A.H., Akbar, A., Ali, U., Ali, E., & Fahad, S. (2018). Phytohormones enhanced drought tolerance in plants: A coping strategy. *Environmental Science and Pollution Research*, 25, 33103–33118. <https://doi.org/10.1007/s11356-018-3364-5>
- Velasco-Hernández, A., Saucedo-Veloz, C., Nieto-Angel, R., Ramírez-Guzmán, M. E., Saucedo-Reyes, D., & Nieto-López, E. H. (2017). Fruit growth, maturation, and shelf life of two cultivars of tejocote (*Crataegus mexicana* Moc. & Sessé). *Fruits*, 72, 74-81. <https://doi.org/10.17660/th2017/72.2.2>
- Vera-Sánchez, K. S., Parra-Quijano, M., Nieto-Angel, R., & Barrientos-Priego, A. F. (2021). Multi-Criteria Analysis for the Prioritization of Areas for the In Situ Conservation of *Crataegus* L., an Underutilized Fruit Tree in Mexico. *Plants*, 10(12), 2561. <https://doi.org/10.3390/plants10122561>
- Villaseñor, J. L. (2016). Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87(3), 559-902. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.017>
- Wang, Z., Li, G., Sun, H., Ma, L., Guo, Y., Zhao, Z., Gao, H., & Mei, L. (2018). Effects of drought stress on photosynthesis and photosynthetic electron transport chain in young apple tree leaves. *Biology open*, 7(11), bio035279. <https://doi.org/10.1242/bio.035279>
- Xu, H. & Ediger, D. (2021). Rootstocks with Different Vigor Influenced Scion–Water Relations and Stress Responses in Ambrosia™ Apple Trees (*Malus domestica* var. Ambrosia). *Plants*, 10(4), 614. <https://doi.org/10.3390/plants10040614>
- Yang, A., Qi, X., Wang, Q. M., Wang, H., Wang, Y., Li, L., Liu, W., & Qiao, Y. (2021). The branch-thorn occurrence of *Lycium ruthenicum* is associated with leaf DNA hypermethylation in response to soil water content. *Molecular Biology Reports*, 49, 1925–1934. <https://doi.org/10.1007/s11033-021-07004-6>

Cuadro Suplementario 3.1. Procedencia 25 accesiones de *Crataegus mexicana* sometidos a estrés por sequía.

Accesión	Accesión	Estado de procedencia	Municipio de procedencia	ID planta	Días sin riego
A1	CUMP01	Michoacán	Cumpichú	1.1	5
				1.2	5
				1.3	5
A2	SNTC2	México	Texcoco	2.1	7
				2.2	7
				2.3	7
A3	UCAR03	Michoacán	Ucareo	3.1	7
				3.2	5
				3.3	12
A4	HUE10	Puebla	Huejotzingo	4.1	9
				4.2	7
				4.3	9
A5	SCC04	Chiapas	San Cristóbal de las Casas	5.1	7
				5.2	9
				5.3	5
A6	ATEX02	Puebla	Atexcac	6.1	7
				6.2	9
				6.3	7
A7	RRO07	Chiapas	San Cristóbal de las Casas	7.1	7
				7.2	7
				7.3	7
A8	RNU02	Chiapas	San Cristóbal de las Casas	8.1	12
				8.2	12
				8.3	9
A9	SJY05	Chiapas	San Cristóbal de las Casas	9.1	9
				9.2	7
				9.3	9
A10	NANA01	Tlaxcala	Nanacamilpa	10.1	7
				10.2	7
				10.3	12
A11	HUE08	Puebla	Huejotzingo	11.1	9
				11.2	12
				11.3	9
A12	TETE03	Morelos	Tetela del Volcán	12.1	11
				12.2	12
				12.3	9
A13	COAB06	México	Coatepec de las Bateas	13.1	12
				13.2	9
				13.3	9
A14	CUAJ01	Ciudad de México	Cuajimalpa	14.1	11
				14.2	9
				14.3	7
A15	XAM01	Puebla	Huejotzingo	15.1	7
				15.2	9
				15.3	7
A16	TEXM01	Puebla	Texmelucan	16.1	7
				16.2	9
				16.3	7
A17	COAB03	México	Coatepec de las Bateas	17.1	11
				17.2	11
				17.3	11
A18	HUE01	Puebla	Huejotzingo	18.1	7
				18.2	9
				18.3	7
A19	CAN02	Chiapas	San Cristóbal de las Casas	19.1	7

Accesión	Accesión	Estado de procedencia	Municipio de procedencia	ID planta	Días sin riego
				19.2	12
				19.3	12
				20.1	7
				20.2	5
				20.3	5
A20	ATEX05	Puebla	Atexcac	21.1	9
				21.2	7
				21.3	9
A21	SJNP03	Michoacán	San Juan Nuevo	22.1	5
				22.2	5
				22.3	5
A22	COAB02	México	Coatepec de las Bateas	23.1	7
				23.2	7
				23.3	7
A23	MIT06	Chiapas	San Cristóbal de las Casas	24.1	9
				24.2	7
				24.3	7
A24	ATEX06	Puebla	Atexcac	T1	7
				T2	9
				T3	7
				T4	5
				T5	5
A25	Portainjerto	Puebla	San Salvador		

Cuadro Suplementario 3.2. Características de los grupos formados considerando 77 plantas (Agrupamiento-A) y 25 accesiones (Agrupamiento-B) de *Crataegus mexicana*. Las variables están listadas descendientemente conforme a su contribución a la varianza en los tres primeros componentes bajo un análisis de componentes principales.

Código	Agrupamiento-A			Código	Agrupamiento-B		
	I	II	III		I	II	III
Kh	2.89	4.16	2.91	Kh	2.93	4.72	2.68
Af	2,557.54	1,858.42	2,875.97	Af	2,480.68	1,961.29	2,800.02
Ap	125.78	121.88	118.94	Ci	545.00	573.1	515.51
Ne	22.30	16.63	7.19	Ap	125.93	127.33	111.99
Tl	32.43	35.45	38.87	Ne	17.83	21.53	7.26
Ci	555.55	557.59	516.81	DSR	7.67	10.53	7.20
DSR	7.47	11.19	7.00	Tl	33.21	34.97	39.32
Pn	8.95	12.13	9.13	Pn	9.30	11.51	9.34
ID Planta	1.1, 1.2, 1.3, 2.1,		6.3, 13.3, 14.3,	ID Accesión			
	2.2, 2.3, 3.1, 3.2,		15.1, 15.2, 15.3,				
	4.1, 4.2, 4.3, 5.1,	<u>3.3, 8.1, 8.2, 10.3,</u>	16.1, 16.2, 16.3,		A1, A2, A3, A4,	A8, A11, A16, A18,	
	5.2, 5.3, 6.1, 6.2,	<u>11.2, 12.1, 12.2,</u>	18.1, 18.2, 18.3,		A5, A6, A7, A9,	A12, A19, A20,	
	7.1, 7.2, 7.3, 8.3,	<u>13.1, 13.2, 14.2,</u>	19.1, 20.1, 20.2,		A10, A14, A15,	A13, A22, A23,	
	9.1, 9.2, 9.3,	<u>17.1, 17.2, 17.3,</u>	20.3, 21.1, 22.1,		A21	A17 A24, A25	
	10.1, 10.2, 11.1,	<u>19.2, 19.3, 21.3</u>	22.2, 22.3, 23.1,				
	11.3, 12.3, 14.1,		23.2, 23.3, 24.1,				
	21.2		24.2, 24.3, T1, T2,				
			T3, T4, T5				

Kh= Conductividad hidráulica E-08 ($\text{kg} \cdot \text{m} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1} \times 10^{-5}$), Af=Área foliar (cm^2), Ap=Altura de la planta (cm), Ne=Número de espinas, Tl=Temperatura de la hoja ($^{\circ}\text{C}$), Ci=Concentración intracelular de CO_2 (ppm), DSR=Días sin riego, Pn= Fotosíntesis neta ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)

CAPÍTULO IV

BÚSQUEDA DE RASGOS DE TOLERANCIA A CONDICIONES DE SEQUÍA EN *Crataegus mexicana*

RESUMEN

Las poblaciones naturales de plantas han evolucionado en condiciones ambientales específicas que les confieren rasgos adaptativos útiles en programas de mejoramiento genético. Ante las condiciones ambientales actuales, uno de los principales objetivos de los programas de mejoramiento es desarrollar cultivares que toleren condiciones de sequía. Por ello, se utilizó la aproximación de filtrado ecogeográfico de caracterización predictiva para identificar poblaciones/accesiones de *Crataegus mexicana* con potencial tolerancia a sequía a partir de un conjunto no evaluado para este rasgo conformado por 544 poblaciones y 37 accesiones. Como primera variable de filtrado, se calculó el Índice Anual de Aridez de Martonne y como segunda variable, se calculó este índice para la época de floración (enero-abril). Se seleccionó un subconjunto de ocho poblaciones potencialmente tolerantes a sequía, las cuales corresponden a tres categorías de aridez (semi-árida, árida y extremadamente árida). Estas poblaciones pueden ser utilizadas en el mejoramiento de portainjertos tolerantes a sequía con uso potencial en la misma especie y en otras especies compatibles. La eficacia de la aproximación de filtrado ecogeográfico en *C. mexicana* fue evaluada con los resultados de tolerancia observada y predicha en 25 accesiones. A partir de esto se concluyó que es posible identificar correctamente 60 % de las accesiones con tolerancia a sequía observada y 40 % de las no tolerantes, con un valor predictivo de 0.52, ligeramente superior a lo esperado si se realizara al azar. Esta metodología podría incrementar su poder predictivo mediante la utilización de variables que representen de manera más precisa las condiciones de sequía de que experimentan las plantas, quizá mediante estimaciones de balance hídrico entre precipitación y evapotranspiración potencial. Este trabajo representa la primera aplicación de las aproximaciones de caracterización predictiva en árboles frutales. Dejando un campo abierto para la búsqueda de rasgos adaptativos en otras especies de *Crataegus* L. y en otros cultivos subutilizados de México.

Palabras clave: tejocote, caracterización predictiva, estrés abiótico, cultivo subutilizado, frutales nativos.

ABSTRACT

Natural populations of plants have evolved under specific environmental conditions that confer on them adaptive traits useful in breeding programs. Given the current environmental conditions, one of the main objectives of breeding programs is to improve drought-tolerant cultivars. Therefore, ecogeographic filtering of predictive characterization approach was used to identify populations/accessions of *Crataegus mexicana* with potential drought tolerance from a not evaluated set for this trait consisting of 544 populations and 37 accessions. As the first filtering variable, the De Martonne Annual Aridity Index was calculated and as the second variable, this index was calculated for the flowering season (January-April). A subset of eight potentially drought-tolerant populations was selected, which correspond to three aridity categories (semi-arid, arid, and extremely arid). These populations can be used in the improvement of drought-tolerant rootstocks with potential use in the same species and other compatible species. The performance of ecogeographic filtering approach in *C. mexicana* was evaluated with observed and predicted drought tolerance in 25 accessions. This approach identified 60 % of accessions with observed drought tolerance and 40 % of those not tolerant, with a predictive value of 0.52, slightly higher than expected if it were carried out randomly. This methodology could increase its predictive power by using variables that more precisely represent the drought conditions experienced by plants. Perhaps through water balance estimates between precipitation and potential evapotranspiration. This work is the first application of predictive characterization approaches in fruit trees. It signifies a field of search for adaptive traits in other species of *Crataegus* L. and other underutilized crops of Mexico.

Key words: hawthorn, tejocote, predictive characterization, abiotic stress, underutilized crop, native fruit tree.

INTRODUCCIÓN

Los cultivares modernos son cada vez más susceptibles a estreses bióticos y abióticos debido a la homogeneidad y a la reducción de su base genética (Khoury et al., 2022). Con los métodos convencionales de mejoramiento se han desarrollado cultivares altamente rendidores, adicionalmente se les pide ser más nutritivos, adaptables a condiciones climáticas severas y resistentes a plagas y enfermedades (Hickey et al., 2019). Para acelerar el mejoramiento es necesario caracterizar los recursos fitogenéticos desde el punto de vista genómico y agronómico (Bevan et al., 2017), principalmente de especies silvestres relacionadas con cultivos (CWR) (Brozynska et al., 2016; Janzen et al., 2019) y variedades locales (VL) que crecen en ambientes específicos (Camacho et al., 2005). Caracterizar genotípicamente requiere acceder a técnicas de amplificación de ADN y/o secuenciación del genoma (Bevan et al., 2017; Varshney et al., 2020). Aunque son tecnologías que pudieran ser más rápidas y discriminantes que las de caracterización fenotípica, resultan más demandantes en términos de capacidad humana y financiera. Tecnologías emergentes en los últimos años como la caracterización predictiva se han desarrollado para facilitar y al mismo tiempo acelerar la identificación de rasgos adaptativos de interés en CWR y VL. La caracterización predictiva busca incrementar la probabilidad de seleccionar germoplasma portador de dichos rasgos adaptativos en una colección que si la selección fuera aleatoria (Bohra et al., 2022). Esta tecnología requiere como insumo básico la ubicación de los sitios de recolección del germoplasma conservado *ex situ* o de los sitios de ocurrencia de poblaciones *in situ*. Dependiendo de la aproximación utilizada podría requerirse información previa de caracterización o evaluación del rasgo de interés, esta información es tomada de la colección de germoplasma objetivo en casos donde se ha evaluado o caracterizado sólo una proporción de esta (Thormann et al., 2014), especialmente cuando se han identificado colecciones núcleo. La caracterización predictiva funciona de la siguiente manera: se extrae información ecogeográfica a partir de la ubicación del sitio de recolección o de la población, la cual configura un patrón adaptativo que se puede asociar al rasgo de interés biótico o abiótico

a través de la relación que existe entre ecogeografía y diversidad genética funcional (Castañeda-Álvarez et al., 2020; Di Santo & Hamilton, 2021). Esta relación se basa en la premisa de que la evolución de los rasgos adaptativos de las plantas es el resultado de las presiones de la selección natural sobre su diversidad genética en un ambiente específico, que resulta en un conjunto de características moldeadas por las presiones únicas de esos ambientes (Bari et al., 2012; Thormann et al., 2016). Los primeros estudios de caracterización predictiva se denominaron Estrategia de Identificación Enfocada de Germoplasma, FIGS, por sus siglas en inglés (Focused Identification of Germplasm Strategy) (Mackay et al., 2004; Mackay et al., 2005; Bari et al., 2012). FIGS se enfocó principalmente en VL y su utilidad fue demostrada cuando se identificó el gen de resistencia al mildiú polvoroso del trigo harinero en un subconjunto de variedades locales previamente seleccionado con FIGS (Bhullar et al., 2009). Esta técnica ha facilitado el descubrimiento de valiosos rasgos adaptativos en variedades locales de cultivos mayores, principalmente rasgos de resistencia en trigo y cebada (Endresen et al., 2011; Bari et al., 2012; Bari et al., 2014; Elbasyoni et al., 2019; Vikas et al., 2020) y de adaptación a estrés abiótico en haba y soya (Khazaei et al., 2013; Haupt & Schmid, 2020).

Posteriormente, su aplicación se amplió a CWR y fue cuando la técnica se transformó en Caracterización Predictiva (CP) (Thormann et al., 2014; Thormann et al., 2016). Al cubrir tanto VL como CWR, la caracterización predictiva es capaz de escrutar las fuentes más importantes de diversidad genética a partir de la cual se puede identificar variaciones alélicas requeridas en programas de mejoramiento e incrementar la capacidad adaptativa de los sistemas agrícolas a nivel mundial (Dempewolf et al., 2017; Khoury et al., 2022). En el desarrollo de esta técnica se definieron sus dos aproximaciones: 1) método de filtrado ecogeográfico y 2) método de calibración. La aproximación de filtrado ecogeográfico es la de menor complejidad, realiza la selección de manera directa sobre la información de la caracterización ecogeográfica de cada localidad. Con base en estudios previos o la información de expertos, se establecen los umbrales de las variables ecogeográficas extraídas para los sitios de ocurrencia,

para finalmente aplicarlos sobre el germoplasma no caracterizado incrementando la probabilidad de presencia del rasgo deseado en el conjunto seleccionado (Thormann et al., 2014). Esta aproximación se aplicó en Europa, donde se identificó un conjunto de germoplasma de *Avena* spp. tolerante a toxicidad por aluminio, uno de *Beta* spp. tolerante a sequía, uno de *Brassica* spp. tolerante a salinidad y sequía, y uno de *Medicago* spp. tolerante a heladas (Thormann et al., 2016). Recientemente se utilizó para identificar poblaciones de cuatro especies silvestres de lenteja (*Lens* spp.), potencialmente tolerantes a salinidad, sequía e inundaciones, respectivamente (Rubio et al., 2022). Por otra parte, el método de calibración requiere, además de la ubicación de los sitios de recolección u ocurrencia, los datos de caracterización o evaluación parcial para el rasgo de interés de una proporción de germoplasma de una colección. Esta información alimenta un algoritmo matemático que determina un patrón entre la presencia o ausencia del rasgo de interés (variable dependiente) y las variables ecogeográficas (variables independientes). Posteriormente, ese patrón establecido para la proporción de germoplasma caracterizado de la colección se aplica de manera predictiva sobre la parte no caracterizada o evaluada (Thormann et al., 2016). Así, esta aproximación termina siendo muy aplicable en grandes colecciones de germoplasma con cientos o miles de accesiones, que, por cuestiones económicas o logísticas, no se logra caracterizar o evaluar completamente. La utilidad de este método se demostró con la predicción exitosa del estado acianogénico de poblaciones de *Trifolium repens* L. a nivel mundial (García et al., 2019). Así mismo, Rubio et al. (2022) lograron identificar 30 poblaciones de cuatro especies silvestres de lenteja (*Lens* spp.) en Europa potencialmente resistentes a *Uromyces vicia-fabae* (Pers.). Aun cuando la aplicación de las aproximaciones de caracterización predictiva ha aumentado en diferentes cultivos, no se tienen registros de su aplicación en frutales o en cultivos perennes.

Crataegus mexicana es un frutal nativo de México comúnmente conocido como “tejocote”. Es la especie mexicana de *Crataegus* L. con mayor distribución (Phipps, 1997; Betancourt-Olvera et al., 2018). Ocurre en climas templados y con

baja humedad, se adapta a gran diversidad de suelos, pero le favorecen los ácidos y francos, tolera sequías e inundaciones y por su rusticidad es resistente a plagas y enfermedades (CONABIO, 2023; CONAFOR, 2023). Comúnmente se encuentra de forma silvestre y cultivada (Vera-Sánchez et al., 2021). Aunque todavía se considera un frutal subutilizado y de recolección (Rzedowski, 2021), se cultiva a nivel de traspatio y de forma semi-comercial en asociación con otras especies anuales o perennes (Nieto-Ángel et al., 2016) y hay evidencia de plantaciones intensivas comerciales en México y en California, EE. UU. (Adesemoye et al., 2013). Si bien no existen programas de mejoramiento genético para *C. mexicana*, los productores han seleccionado algunas variedades locales, entre las que destacan ‘Chapeado’ y ‘Calpan Gold’ (SNICS, 2023a) propagadas de manera vegetativa injertadas sobre plántulas de esta u otras especies de *Crataegus* L. Para seleccionar las variedades se basan principalmente en el tamaño, sabor y color del fruto, no obstante, otras características como resistencia a roya, la principal plaga del tejocote (Muñiz-Reyes et al., 2014), bajos requerimientos de agua y nutrientes también son objetivo de selección (Nieto-Ángel et al., 2016). Por sus preferencias de ocurrencia, por su resistencia a plagas y enfermedades y por su tolerancia a condiciones adversas, las poblaciones de *C. mexicana* pueden ser portadoras de rasgos de valor adaptativo útiles para programas de mejoramiento genético que permitan potenciar estas características, por ejemplo, la sequía.

La sequía es uno de los estreses abióticos más devastadores que enfrenta la producción agrícola ante cambios ambientales que implican menor disponibilidad de agua (Wang et al., 2020). Por ello, uno de los principales objetivos del mejoramiento actual es desarrollar cultivares que toleren condiciones de sequía o evadan su impacto (Varshney et al., 2021). Una de las estrategias para mejorar la respuesta de los árboles frutales a las condiciones de déficit hídrico es el uso de portainjertos tolerantes a sequía (Jiménez et al., 2013). Que además de tener influencia en la calidad física y la composición química de los frutos, también contribuyen en la precocidad, rendimiento, tamaño del árbol, resistencia o tolerancia a estrés biótico y abiótico, carga de fruto y técnicas de manejo de la

copa (Roberto et al., 2022; Domingues et al., 2021). Sin embargo, tanto la exploración de la variabilidad de valor adaptativo como el mejoramiento genético convencional de portainjertos es lento debido a la larga etapa juvenil de las plantas, lo que puede implicar varias décadas para seleccionar un cultivar con los rasgos deseados (Cousins, 2005; Alvarez et al., 2021). Las tecnologías de genotipificación modernas son ideales para seleccionar rasgos adaptativos de interés para el mejoramiento de cultivos porque identifica la presencia de secuencias de ADN ligadas a dicho rasgo, pero su aplicación a gran escala se dificulta por las razones previamente expuestas. Es aquí donde los métodos de caracterización predictiva son una opción cada vez más útil y rápida tanto para la exploración de la variabilidad de los recursos genéticos, de manera que las técnicas de ADN no tengan que ser aplicadas en colecciones completas sino en subconjuntos reducidos con mayor probabilidad de encontrar el rasgo genético de interés.

De esta forma y reconociendo que en México todavía no hay evidencia de estudios de caracterización predictiva, en este trabajo se utilizó la aproximación de filtrado ecogeográfico con el objetivo de seleccionar un subconjunto de poblaciones y/o accesiones de *C. mexicana* con alta probabilidad de contener rasgos genéticos de adaptación a condiciones de sequía, las cuales pudieran considerarse en programas de mejoramiento para desarrollar portainjertos ya sea para tejocote o para otras especies compatibles.

MATERIALES Y MÉTODOS

Datos de distribución

Se utilizó un conjunto de 556 datos de distribución geográfica de *C. mexicana* en México, de los cuales 544 son sitios de ocurrencia de poblaciones obtenidos de referencias bibliográficas (Villaseñor, 2016; Phipps, 1997) y bases de datos electrónicas (GBIF, 2022; Tropicos, 2022; CONABIO, 2023), y 12 son sitios de recolección de accesiones establecidas en el Banco de Germoplasma de Tejocote (Betancourt-Olvera et al., 2018). Los datos fueron estandarizados al

formato de datos pasaporte multicultivo (Alercia et al., 2015), donde se especifica por medio de varios descriptores la ubicación de las poblaciones observadas o recolectadas. Estos descriptores incluyen las coordenadas geográficas, las cuales fueron previamente sometidas a un análisis de calidad realizado con GEOQUAL, una aplicación disponible en la caja de herramientas CAPFITOGEN3 (Parra-Quijano et al., 2021) que califica la calidad de la georreferenciación en una escala de 0 a 100, seleccionándose únicamente las ocurrencias que tuvieron una calidad mayor o igual a 75, las cuales se utilizaron en este estudio (Cuadro Suplementario 4.1).

Rasgo objetivo

El rasgo que se buscó predecir en las poblaciones y accesiones fue la tolerancia a sequía. Primero, se realizó una caracterización ecogeográfica de todos los sitios de ocurrencia y recolección utilizando la aplicación ECOGEO también disponible en CAPFITOGEN3 (Parra-Quijano et al., 2021) para las variables bioclimáticas: temperatura media anual (bio1), precipitación anual (bio12), temperatura media mensual y precipitación mensual para cada mes del año. Posteriormente, se calculó el Índice Anual de Aridez de De Martonne ($I_{ar}DM$) como un indicador del nivel anual de sequía en cada sitio de ocurrencia o recolección (De Martonne, 1926). También se calculó este índice adaptado al periodo de floración ($I_{ar}DM_f$) ya que durante este periodo (enero, febrero, marzo y abril) el desarrollo de las plantas es severamente afectado por la sequía y además se encuentra dentro del periodo más seco para México (diciembre-abril) (CONAGUA, 2023). Estas variables han sido utilizadas con el mismo objetivo en otros taxones como *Lens* spp. (Rubio et al., 2022). El $I_{ar}DM$ se obtuvo con la siguiente fórmula:

$$I_{ar}DM = \frac{P}{T + 10}$$

donde P es la precipitación anual, T es la temperatura media anual y 10 es la constante para evitar valores negativos. Mientras que el $I_{ar}DM_f$ se obtuvo calculando la media de los índices de aridez de De Martonne mensuales

($I_{ar}DM_m$) el cual se obtuvo para cada uno de los cuatro meses de floración con la siguiente fórmula:

$$I_{ar}DM_m = 12 \frac{P_m}{T_m + 10}$$

donde P_m es la precipitación media mensual y T_m es la temperatura media mensual.

Caracterización predictiva

La búsqueda de tolerancia a sequía en poblaciones y accesiones (poblaciones/accesiones) de *C. mexicana* se realizó utilizando la aproximación de filtrado ecogeográfico de caracterización predictiva (Thormann et al., 2016). En primer lugar, tanto los valores de $I_{ar}DM$ como de $I_{ar}DM_m$ fueron clasificados en categorías de acuerdo con la clasificación de aridez de Martonne, donde $0 \leq I_{ar}DM < 5$ representan áreas desérticas y extremadamente áridas, $5 \leq I_{ar}DM < 10$ representan áreas semidesérticas y áridas, $10 \leq I_{ar}DM < 20$ son áreas semi-áridas, $20 \leq I_{ar}DM < 30$ son áreas semihúmedas, $30 \leq I_{ar}DM < 60$ son húmedas y $I_{ar}DM \leq 60$ representan áreas súper-húmedas (De Martonne, 1926). En segundo lugar, se filtraron las poblaciones y accesiones con valores de $I_{ar}DM < 20$ que corresponde a áreas semi-áridas, áridas y extremadamente áridas. Estas poblaciones y accesiones fueron seleccionadas para integrar el primer subconjunto potencialmente tolerante a condiciones de sequía, ya que está reportado que esta especie se puede encontrar comúnmente en áreas templadas e incluso en semi-áridas (CONABIO, 2023). Finalmente, a partir de este subconjunto se filtraron aquellas con un $I_{ar}DM_f > 15$, las cuales constituyeron el subconjunto final con potencial tolerancia a sequía. Se describieron sus localidades, su tipo de vegetación y se identificó la categoría en el mapa ELC (Parra-Quijano et al, 2012) a la que perteneció cada población con base en los resultados del Capítulo II.

Validación de la caracterización predictiva

En el estudio detallado en el Capítulo III, se evaluaron 25 accesiones del Banco de Germoplasma de Tejocote las cuales fueron sometidas a sequía bajo

condiciones controladas de temperatura y disponibilidad de agua. De allí, cinco accesiones (A8, A11, A12, A13 y A17) se identificaron como tolerantes a sequía, ya que los niveles de fotosíntesis y otras variables fisiológicas no se afectaron negativamente hasta 12 días después de suspender el suministro de agua, mientras que en 20 accesiones no se observó tolerancia. Las accesiones evaluadas (tanto por ser tolerantes a sequía como por no serlo) sirvieron para determinar la eficacia en la detección de este rasgo a través de aproximación de filtrado de caracterización predictiva aplicada sobre accesiones y poblaciones de *C. mexicana*. Con esto se construyó una matriz de confusión, la cual contiene información que compara los resultados de la clasificación realizada por el método de clasificación y la clasificación realizada con datos observados (Susmaga, 2004). Con base en esta información se identificaron verdaderos positivos (VP) y negativos (VN) y, falsos positivos (FP) y negativos (FN), a partir de los cuales se calcularon los estadísticos de sensibilidad, especificidad, precisión, el valor de predicción negativo y la F1-score usando R con la función ConfusionMatrix {caret} (Kuhn, 2008). También se calculó el área bajo la curva (AUC) ROC (característica del funcionamiento del receptor) utilizando las funciones del paquete pROC (Robin et al., 2017) puesto que es otra de las métricas de evaluación para verificar el rendimiento de cualquier modelo de clasificación (Olson & Delen, 2008).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Caracterización predictiva

El Índice Anual de Aridez de De Martonne ($I_{ar}DM$) para las poblaciones fluctuó entre 12.6 y 81. Por ello, 74 % fueron clasificadas en la categoría húmeda y sólo ocho poblaciones se clasificaron en la categoría semi-árida. Entre las accesiones el $I_{ar}DM$ osciló de 23.8 a 53.8, clasificando 11 de 12 en la categoría húmeda. Por otro lado, el Índice de Aridez de De Martonne para la época de floración ($I_{ar}DM_f$) fluctuó entre las poblaciones de 2.4 a 30.3 y se clasificaron principalmente en las categorías árida (58 %) y semi-árida (28 %). Entretanto, en las accesiones el

rango fue de 4.3 a 15.6, clasificándose principalmente en la categoría árida (65 %) (Cuadro 4.1). Con base en el $I_{ar}DM$, ocho poblaciones se clasificaron dentro del umbral establecido (< 20), las cuales fueron seleccionadas para constituir el primer subconjunto de poblaciones con potencial tolerancia a sequía y al mismo tiempo, el conjunto final. Estas poblaciones tuvieron un $I_{ar}DM_f$ que fluctuó de 2.4 a 11 (Cuadro 4.1), quedando todas dentro del umbral definido para su selección. La Figura 4.1 muestra la ubicación de estas poblaciones/accesiones, en el Cuadro 4.2 se encuentran los detalles de sus localidades, así como sus índices y categorías de aridez, y en el Cuadro Suplementario 4.1 se concentran estos datos para todas las poblaciones/accesiones utilizadas en este estudio.

Cuadro 4.1. Accesiones y poblaciones de *Crataegus mexicana* clasificadas en las categorías de aridez de Martonne de acuerdo con el índice anual de aridez ($I_{ar}DM$) y el índice de aridez en la época de floración (enero-abril) ($I_{ar}DM_f$).

Categorías de aridez de Martonne	$I_{ar}DM$		$I_{ar}DM_f$	
	Accesiones	Poblaciones	Accesiones	Poblaciones
Extremadamente árida	0	0	1	32
Árida	0	0	24	316
Semi-árida	0	8	12	154
Semi-húmeda	4	85	0	41
Húmeda	33	408	0	1
Súper húmeda	0	43	0	0
Total	37	544	12	544

Cuadro 4.2. Características de las localidades del subconjunto final de poblaciones de *C. mexicana* con potencial tolerancia a sequía, predicha con la aproximación de filtrado ecogeográfico de caracterización predictiva.

Población	Localidad	$I_{ar}DM$	Cat. $I_{ar}DM$	$I_{ar}DM_f$	Cat. $I_{ar}DM_f$	Cat. ELC	Tipo de vegetación	Elevación (metros)
p130	La Huerta, JAL.	18.0	S-A	2.4	E-A	13	BTC	14
p398	Allende, CHH.	15.8	S-A	2.6	E-A	25	MXe	1,600
p2	G. Francisco R. Munguía, ZAC.	13.7	S-A	3.9	E-A	6	MXe	2,196
p14	Villa de Ramos, SLP.	13.3	S-A	4.5	E-A	7	MXe	2,068
p211	Saltillo, COA.	12.6	S-A	5.6	Árida	6	MXe	1,703
p12	Armadillo de los Infante, SLP	17.4	S-A	5.7	Árida	6	BCE	2,179
p512	Tierra Blanca, GUA.	17.6	S-A	5.7	Árida	3	MXe	1,947
p493	Concepción del Oro, ZAC.	19.4	S-A	11.0	S-A	6	BCE	2,765

$I_{ar}DM$ =Índice Anual de Aridez de Martonne, $I_{ar}DM_f$ = Índice de Aridez de De Martonne para la época de floración de *C. mexicana* (enero-abril), Cat= categoría, S-A= semi-árida, E-A= extremadamente árida, ELC= caracterización ecogeográfica de terreno, BTC= bosque tropical caducifolio, MXe= matorral xerófilo, BCE= Bosque de coníferas y encinos.

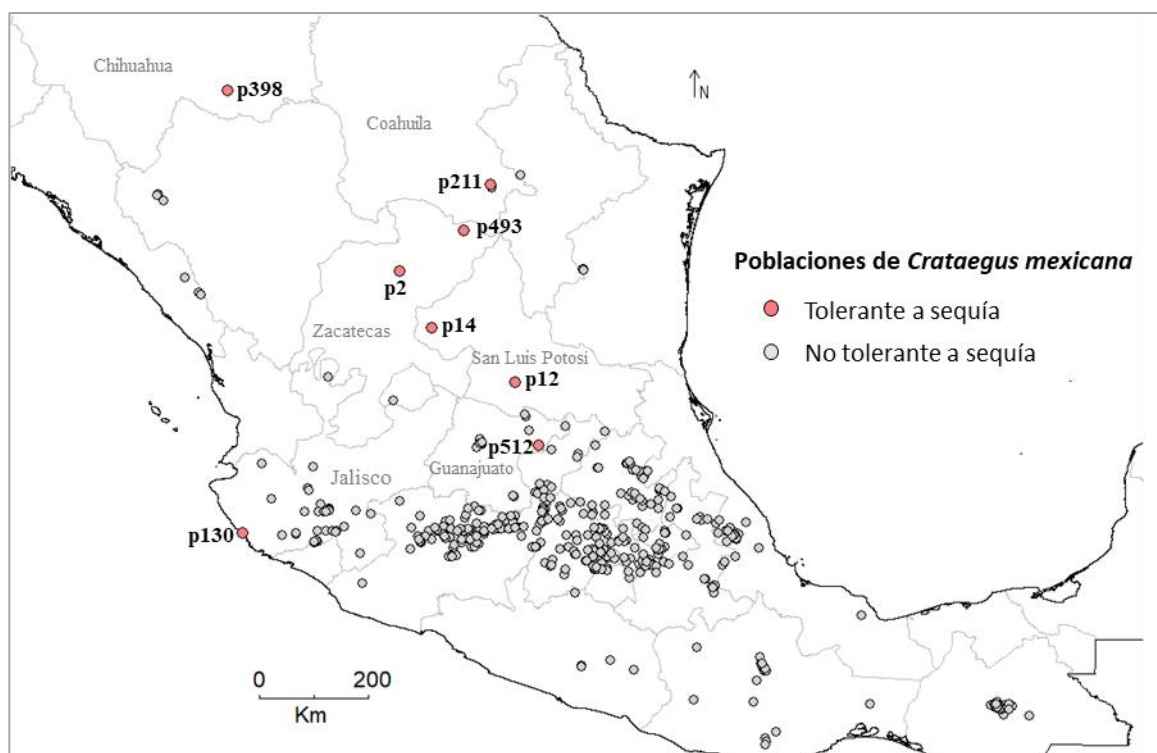


Figura 4.1. Distribución de las poblaciones de *C. mexicana* en función de su tolerancia a sequía predicha por la aproximación de filtrado ecogeográfico de caracterización predictiva.

El alto porcentaje de poblaciones clasificadas en las categorías árida y extremadamente árida tomando como referencia únicamente el $I_{ar}DM_f$ (Cuadro 4.1) podría indicar que esta especie ha desarrollado otros mecanismos para sobrellevar la sequía, por ejemplo, la estrategia denominada escape de la tolerancia. Bajo esta estrategia las plantas ajustan su ciclo ante estrés por sequía, principalmente las que habitan en condiciones áridas, para evitar daños en una etapa en particular (Ilyas et al., 2021). Esta estrategia pudo desarrollarse porque la época de floración de *C. mexicana* es de enero a abril (Phipps, 1997; CONABIO, 2023) y se encuentra dentro del periodo más seco del año en México que va de diciembre a abril (CONAGUA, 2023).

En el Cuadro 4.2 se observa que cinco de las poblaciones seleccionados (p2, p14, p211, p398 y p512) están asociadas a la vegetación clasificada como matorral xerófilo. La cual incluye matorrales y arbustos distintivos de zonas áridas y semiáridas del país. Debido a la escasez de agua y a que los suelos son

someros y pobres en nutrientes, la agricultura de temporal se realiza en pequeña escala (SEMARNAT, 2023). Otras dos poblaciones están asociadas con vegetación de bosques de coníferas y encinos. Este tipo de vegetación es característica de climas templados, prospera en regiones de clima semiárido, semihúmedo y húmedo, incluso hay manchones importantes en sierras que se encuentran en las zonas áridas del norte del país. Entre 2,000 y 3,000 m, en suelos generalmente ácidos (Rzedowski, 2006). Mientras que sólo la población p130 se encuentra en la vegetación del bosque tropical caducifolio (BTC). En el BTC el número de meses secos consecutivos varía de cinco a ocho y la aridez es acentuada entre diciembre y mayo. Es un tipo de bosque propio de regiones cálidas y dominados por especies arborescentes que pierden sus hojas en época seca, mostrando preferencia por suelos someros y pedregosos. En Jalisco, donde se localiza esta población, esta vegetación se encuentra entre 0 y 1,600 m de elevación (Rzedowski, 2006).

Por otro lado, mediante la caracterización ecogeográfica de terreno (ELC) y utilizando únicamente las nueve variables más importantes que definen la distribución de *C. mexicana*, se determinaron 26 diferentes categorías o escenarios adaptativos para esta especie (Capítulo II). En este mapa, la mayoría de las poblaciones son más frecuentes en la categoría-3 (53 %), misma categoría donde se encuentra localizada la población p512, mientras que el 35 % prefirieron la categoría-6 donde se localizaron cuatro de las ocho poblaciones seleccionadas (Cuadro 4.2). Tanto p130 como p398 son las únicas poblaciones de sus categorías. La caracterización de cada categoría está detallada en Supplementary Table 2.5.

Es importante destacar que el subconjunto seleccionado con potencial tolerancia a sequía está únicamente conformado por poblaciones y no por accesiones, lo que indica que en el Banco de Germoplasma no se tienen conservadas accesiones con rasgos adaptativos a sequía. Este estudio no sólo dejó ver esta situación, sino que además se identificaron las localidades donde pueden recolectarse las poblaciones con alta probabilidad de contener este rasgo.

El subconjunto final obtenido representa una fracción fácilmente manejable para las caracterizaciones o evaluaciones fenotípicas o genotípicas posteriores en algún programa de mejoramiento genético. Si bien, las aproximaciones de caracterización predictiva no reemplazan dichas caracterizaciones o evaluaciones, su objetivo es reducir considerablemente el tamaño de estos experimentos a través de la reducción del número de poblaciones y accesiones candidatas para ser estudiadas por los mejoradores (Thormann et al., 2016). Por ejemplo, en un filtrado de 619 poblaciones de *Lens* spp. se seleccionaron únicamente trece poblaciones potencialmente tolerantes a sequía utilizando el Índice de Aridez de De Martonne (Rubio et al., 2022), un número fácilmente manejable en un programa de mejoramiento genético. En otro estudio, utilizando más de un criterio de selección, 223 de 393 poblaciones de *Aegilops* spp. potencialmente tolerantes a sequía fueron filtradas usando el índice de aridez de Lang, para luego reducir ese número a 45 cuando a partir de las 223 poblaciones se seleccionaron aquellas que también eran tolerantes a suelos salinos (García et al., 2017).

En el presente estudio, las poblaciones del subconjunto seleccionado se clasificaron tanto en la categoría extremadamente árida como en la árida y en la semi-árida, es decir contiene rasgos con diferentes presiones ambientales de sequía. De acuerdo con Thormann et al. (2016), las poblaciones capaces de soportar las condiciones abióticas más extremas para un rasgo en particular son más pequeñas, y en realidad podrían estar mal adaptadas a otras características deseadas. Mientras, las poblaciones sujetas a un estrés abiótico ligeramente menor probablemente son poblaciones más grandes y portarían una mayor diversidad genética que podrían proporcionar una mejor fuente de rasgos adaptativos, en este caso, esas poblaciones corresponderían a aquellas clasificadas en las categorías árida y semi-árida. Así mismo, la baja proporción de poblaciones potencialmente tolerantes a sequía podría ser justificada con el argumento de plasticidad fenotípica. De esa manera, si un rasgo es adaptativo para una especie, es probable que haya poblaciones con adaptaciones ambientales diferentes debido a distintas presiones de selección o debido a la

gran plasticidad fenotípica para enfrentar la variabilidad ambiental o ambas respuestas (Juenger, 2013), lo cual puede representar una ventaja competitiva (Férriz et al., 2023). En este caso, podría haber poblaciones tolerantes a sequía en otras categorías de aridez, ya que la tolerancia a sequía no siempre está relacionada con las poblaciones que crecen en zonas áridas. Las poblaciones tolerantes también pueden crecer en otras condiciones y expresar el rasgo en respuesta de estos ambientes (Carvajal et al., 2017). Es posible también discutir que las poblaciones de *C. mexicana* se clasificaron en una gama relativamente amplia de condiciones de disponibilidad de agua (desde extremadamente áridas hasta húmedas) y aquellas que se localizan en las áreas más áridas pudieron haber experimentado adaptaciones naturales a la sequía. Esto, aun cuando se ha documentado que Europa y América del Norte son las regiones de divergencia genética más recientes para el género *Crataegus* (Lo et al., 2009). La baja resolución de los análisis filogenéticos en las especies mexicanas se atribuye a eventos de divergencia genética reciente (Piedra-Malagón et al., 2016; Pérez-Lainez, 2019).

A nivel mundial, se ha documentado que las especies del género *Crataegus* se adaptan fácilmente a condiciones de desarrollo desfavorables, por ejemplo, a zonas montañosas con escasez de agua, suelo someros y pobres nutrimentalmente, o en condiciones de temperaturas bajas y altas tasas de radiación. Por ello han sido utilizados en trabajos de reforestación y para evitar la degradación de suelos (Qrunfleh, 1993; Phipps, 1997; Özyurt et al., 2019). En algunas especies ya se ha observado este rasgo, por ejemplo, *C. monogyna* cuya tolerancia ha sido observada en Turquía (Buse-Dragomir & Nicolae, 2012; Özyurt et al., 2019). Urbina et al., (2022) menciona que *C. uniflora*, una especie nativa del centro y este de Estados Unidos y del centro al norte de México, comúnmente encontrado en zonas perturbadas, resulta tolerante a sequía, rasgo atribuido principalmente a su enanismo. *Crataegus phaenopyrum*, *C. flabellata*, *C. intricata* and *C. chrysocarpa*, son otras especies nativas de USA con tolerancia a sequía, al viento y a la contaminación (USDA-NRSC, 2023). *Crataegus mexicana* es reconocida por su adaptación a diferentes suelos, a sequía y a condiciones

extremas de clima (CONABIO, 2023). Aunque esta especie prefiere asociaciones vegetales clasificadas como bosques de pino-encino, también se encuentra formando parte de comunidades de matorrales xerófitos y se pueden encontrar en comunidades formadas por más de una especie de *Crataegus* (Phipps, 1997). De acuerdo con Niinemets & Valladares (2006) y Massante et al. (2021), las especies que coexisten en comunidades filogenéticas agrupadas en áreas más secas son probablemente descendientes de linajes que han sufrido adaptaciones evolutivas para hacer frente no sólo a la sequía sino también a la baja disponibilidad de nutrientes en el suelo, superando en última instancia a otras especies menos especializadas.

Validación de la caracterización predictiva

En el Cuadro Suplementario 4.2 se detallan las localidades y la clasificación de las 25 accesiones utilizadas para validar la aproximación del filtrado ecogeográfico con base en la predicción y en la observación de su tolerancia a sequía. Conforme a la caracterización predictiva, 15 de estas accesiones fueron potencialmente tolerantes porque su $I_{ar}DM_f < 10$ y por ello se clasificaron en las categorías árida y extremadamente árida, mientras que las otras 10 no fueron tolerantes. Acorde con la evaluación experimental se observó tolerancia en 5 accesiones mientras que en las otras 20 no se observó. Ambos datos de tolerancia, predicha y observada se cruzaron obteniendo una matriz de confusión (Cuadro 4.3).

Cuadro 4.3. Matriz de confusión con los datos de tolerancia a sequía obtenidos con la aproximación de filtrado ecogeográfico de caracterización predictiva (tolerancia predicha), y con la evaluación experimental (tolerancia observada) de 25 accesiones de *C. mexicana*.

		Tolerancia observada		Total
		Sí (1)	No (0)	
Tolerancia predicha	Sí (1)	3	12	15
	No (0)	2	8	10
	Total	5	20	25

(Predicha, Observada): (1,1) = verdadero positivo, (1,0) =falso positivo, (0,1) =falso negativo, (0,0) =verdadero negativo.

Las métricas para evaluar la eficiencia tuvieron los siguientes valores: sensibilidad=0.6, especificidad=0.4, precisión=0.2, valor de predicción negativo=0.8 y F1-score=0.3. Esto indica que la aproximación de filtrado para realizar una caracterización predictiva fue capaz de identificar correctamente 60 % de las accesiones con tolerancia a sequía observada (sensibilidad), y predecir correctamente 40 % de las accesiones que realmente no son tolerantes (especificidad). Sin embargo, de las accesiones predichas como tolerantes, sólo en 20 % se observó tolerancia (precisión) y de las accesiones predichas como no tolerantes, 80 % fueron clasificadas correctamente. Al tratarse de una matriz con una distribución de clases desigual se calculó la métrica F1 score ($\beta=1$), es decir, no hay una distribución homogénea de elementos entre las clases “No” y “Sí” tolerantes. F1 score combina las métricas de precisión y sensibilidad y ayuda a balancear ambas probabilidades (Sokolova et al., 2006). Con base en ello, se concluye que la aproximación de filtrado tiene la capacidad de detectar en un 30 % de las veces las accesiones tolerantes. No obstante, también puede incluir accesiones no tolerantes a sequía y se predicen como tolerantes. En la clasificación binaria al azar se espera que la probabilidad de que se obtenga uno u otro resultado es 0.5 (Fan et al., 2006). La sensibilidad aquí obtenida (0.6) es superior al azar, mientras que la especificidad de 0.4 se sitúa por debajo de la probabilidad esperada. Generalmente se busca que una predicción o un clasificador tenga una alta tasa de verdaderos positivos (sensibilidad) y al mismo tiempo una baja tasa de falsos positivos (1-especificidad). Así mismo, un método de predicción con un valor de AUC-ROC cercano a 1 tiene alto poder predictivo, mientras que un AUC-ROC de 0.5 no tiene poder predictivo (Olson & Delen, 2008). Los valores de AUC-ROC entre 0.5 y 1.0 son los más frecuentes, pero existe la posibilidad de obtener $AUC < 0.5$, es decir que funciona mejor la predicción aleatoria que el predictor evaluado (Fan et al., 2006). En este caso el AUC-ROC es de 0.52 (intervalo de confianza=0.95, 0.187-0.853) (Figura 4.2), por lo tanto el poder predictivo es ligeramente superior al aleatorio.

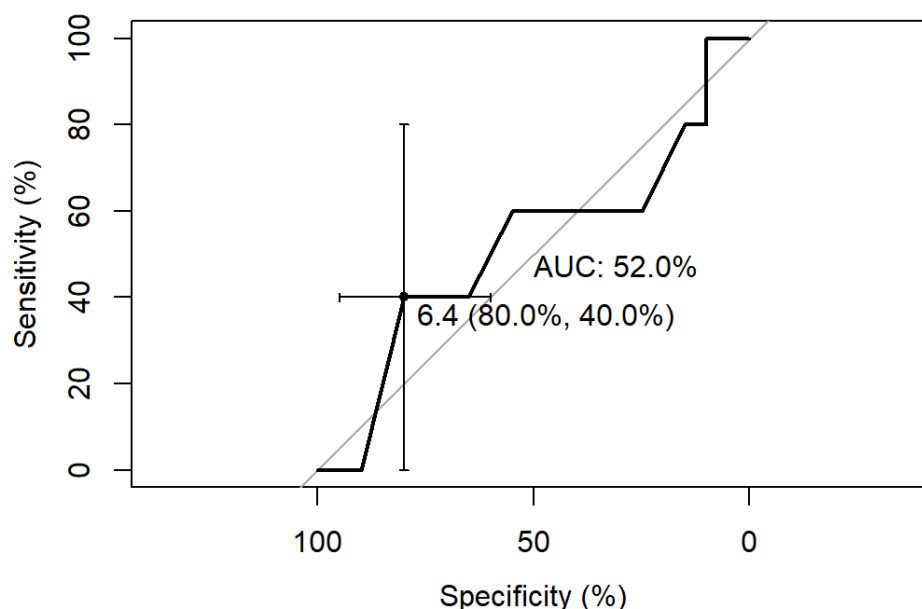


Figura 4.2. Área bajo la curva (AUC) ROC (línea negra) y umbral de clasificación adaptado para identificar poblaciones de *Crataegus mexicana* con potencial tolerancia a sequía con un intervalo de confianza de 18.7 % - 85.3 %. La línea diagonal gris indica el umbral 0.5 de la curva ROC.

La curva ROC de la Figura 4.2 también propone un umbral de clasificación adaptado a este caso en particular. Cuando las poblaciones tengan un $I_{ar}DM_f < 6.4$, la probabilidad de que una población se clasifique como tolerante cuando realmente lo es, es 40 % (sensibilidad). Mientras que la probabilidad de que se clasifique como no tolerante cuando realmente no lo es, es 80 % (especificidad). Esto se utilizaría si se desea hacer una reclasificación de categorías, clasificando a la clase de verdaderos negativos antes que a los verdaderos positivos.

Los resultados obtenidos pueden estar relacionados con la variable de selección utilizada. El índice de aridez de Martonne ha demostrado su utilidad en la medición de aridez y su aplicación en diferentes estudios biológicos (Paltineanu et al., 2007), se ha utilizado en la identificación de poblaciones de especies relacionadas con cultivos con potencial tolerancia a sequía de *Beta* spp. y *Brassica* spp. (Thormann et al., 2016), así como de *Lens* spp. (Rubio et al, 2022). Una forma de afinar la aproximación de filtrado en *C. mexicana* sería la inclusión de otras variables relacionadas con tolerancia a sequía, tales como la radiación solar y evapotranspiración.

Así, una alta radiación solar, que origina altas temperaturas, una evapotranspiración superior al volumen de agua disponible, junto con una baja humedad atmosférica y escasez de precipitaciones (tanto en cantidad como en intensidad y regularidad) puede dar como resultado una condición de sequía (Mercado-Mancera et al., 2010). La aridez es una característica persistente del paisaje, que denota insuficiencia hídrica (Matallo & Vasconcelos, 2001). Aunque la aridez se utiliza como una aproximación de la sequía, esta última es un evento potencialmente más complejo, con incertidumbre de su duración y severidad. Por ejemplo, en algunos estudios en México donde mapearon el índice de aridez (Mercado-Mancera et al., 2010; Díaz-Padilla et al., 2011; Gómez Díaz & Monterroso, 2012), además del I_{arDM} , han utilizado el índice de la UNEP (Programa de las Naciones Unidas para el Medio) donde relacionan la precipitación media anual y la evapotranspiración potencial (evapotranspiración Penman-Monteith), donde esta última relaciona las variables de temperatura y radiación solar (Zotarelli et al., 2010).

La caracterización predictiva es una metodología significativamente más barata, tanto en costos como en tiempo y capacidad humana en comparación con las evaluaciones agronómicas y las técnicas moleculares para identificar germoplasma con los rasgos deseados. Por ello se exhorta a utilizarla para seleccionar poblaciones con otros rasgos adaptativos para las especies mexicanas de *Crataegus L.*, tales como la resistencia a la roya, una de las principales plagas del tejocote (Muñiz-Reyes et al., 2014). Así mismo, puede utilizarse para buscar rasgos adaptativos a estrés biótico y/o abiótico en más de 90 mil accesiones de 45 cultivos de importancia para México, que, de acuerdo con el Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas, se tienen resguardadas en los bancos de germoplasma mexicanos (SNICS, 2023b). Actualmente la caracterización predictiva es considerada una de las metodologías más promisorias para caracterizar variedades locales y parientes silvestres de cultivos (Bohra et al., 2022).

CONCLUSIONES

La aplicación de caracterización predictiva mediante la aproximación de filtrado y utilizando el Índice de Aridez de Martonne como un indicador de las condiciones de sequía de las poblaciones de *C. mexicana* no produjo los resultados esperados. Aunque la sensibilidad de 0.6 y el poder predictivo fue de 0.52, ambas métricas de rendimiento fueron ligeramente superiores a lo esperado si se realizara al azar.

Esta metodología podría incrementar su poder predictivo mediante la utilización de variables que representen de manera más precisa las condiciones de sequía de que experimentan las plantas, quizá mediante estimaciones de balance hídrico entre precipitación y evapotranspiración potencial.

Se propuso un subconjunto de ocho poblaciones de *C. mexicana* con potencial tolerancia a sequía ya que anualmente se encuentran en una condición semiárida y además, durante la época de floración su condición de aridez es semiárida, árida e incluso extremadamente árida. Estas poblaciones son candidatas para recolectarse y utilizarse en un programa de mejoramiento genético de portainjertos tolerantes a condiciones de sequía. Con ello se disminuirían costos y tiempo de trabajo humano al sólo evaluar el subconjunto seleccionado.

Este trabajo representa la primera aplicación de las aproximaciones de caracterización predictiva en árboles frutales. Dejando un campo abierto para la búsqueda de rasgos adaptativos en otras especies de *Crataegus* L. y en otros cultivos subutilizados de México.

LITERATURA CITADA

- Adesemoye, A. O., Mayorqu, J. S., & Eskalen, A. (2013). *Neofusicoccum luteum* as a pathogen on Tejocote (*Crataegus mexicana*). *Phytopathologia Mediterranea*, 52(1), 123-129.
<http://digitalcommons.unl.edu/cgi/viewcontent.cgi?article=1560&context=plantpathpapers>
- Alercia, A., Diulgheroff, S., & Mackay, M. (2015). *FAO/Bioversity multi-crop passport descriptors* V. 2.1. Bioversity International.
<https://hdl.handle.net/10568/69166>

- Alvarez, D., Cerda-Bennasser, P., Stowe, E., Ramirez-Torres, F., Capell, T., Dhingra, A., & Christou, P. (2021). Fruit crops in the era of genome editing: closing the regulatory gap. *Plant Cell Reports*, 40, 915-930. <https://doi.org/10.1007/s00299-021-02664-x>
- Bari, A., Amri, A., Street, K., Mackay, M., De Pauw, E., Sanders, R., Nazari, K., Humeid, B., Konopka, J., & Alo, F. (2014). Predicting resistance to stripe (yellow) rust (*Puccinia striiformis*) in wheat genetic resources using focused identification of germplasm strategy. *The Journal of Agricultural Science*, 152(6), 906-916. <https://doi.org/10.1017/S0021859613000543>
- Bari, A., Street, K., Mackay, M., Endresen, D. T. F., De Pauw, E., & Amri, A. (2012). Focused identification of germplasm strategy (FIGS) detects wheat stem rust resistance linked to environmental variables. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 59, 1465-1481. <https://doi.org/10.1007/s10722-011-9775-5>
- Betancourt-Olvera, M., Nieto-Ángel, R., Urbano, B., & González-Andrés, F. (2018). Analysis of the biodiversity of hawthorn (*Crataegus* spp.) from the morphological, molecular, and ethnobotanical approaches, and implications for genetic resource conservation in scenery of increasing cultivation: the case of Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 65(3), 897-916. <https://doi.org/10.1007/s10722-017-0583-4>
- Bevan, M. W., Uauy, C., Wulff, B. B., Zhou, J., Krasileva, K., & Clark, M. D. (2017). Genomic innovation for crop improvement. *Nature*, 543(7645), 346-354. <https://doi.org/10.1038/nature22011>
- Bhullar, N. K., Street, K., Mackay, M., Yahiaoui, N., & Keller, B. (2009). Unlocking wheat genetic resources for the molecular identification of previously undescribed functional alleles at the Pm3 resistance locus. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(23), 9519-9524. <https://doi.org/10.1073/pnas.0904152106>
- Bohra, A., Kilian, B., Sivasankar, S., Caccamo, M., Mba, C., McCouch, S. R., & Varshney, R. K. (2022). Reap the crop wild relatives for breeding future crops. *Trends in Biotechnology*, 40(4), 412-431. <https://doi.org/10.1016/j.tibtech.2021.08.009>
- Brozynska, M., Furtado, A., & Henry, R. J. (2016). Genomics of crop wild relatives: expanding the gene pool for crop improvement. *Plant Biotechnology Journal*, 14, 1070-1085. <https://doi.org/10.1111/pbi.12454>
- Buse-Dragomir, L. & Nicolae, I. (2012). Research regarding the physiology of *Crataegus monogyna* Jack shrub grown in Oltenia region climatic conditions. *Annals of the University of Craiova-Agriculture, Montanology, Cadastre Series*, 42(2), 62-66. <https://core.ac.uk/download/pdf/229956909.pdf>
- Camacho V., T. C., Maxted, N., Scholten, M., & Ford-Lloyd, B. (2005). Defining and identifying crop landraces. *Plant Genetic Resources*, 3(3), 373-384. <https://doi.org/10.1079/PGR200591>
- Carvajal, D. E., Loayza, A. P., Rios, R. S., Gianoli, E., & Squeo, F. A. (2017). Population variation in drought-resistance strategies in a desert shrub along

- an aridity gradient: Interplay between phenotypic plasticity and ecotypic differentiation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 29, 12-19. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2017.10.001>
- 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>
- CONABIO. (17 de febrero de 2023). ENCICLOVIDA, *Crataegus mexicana*. <https://enciclovida.mx/especies/166836-crataegus-mexicana>
- CONAFOR. (26 de enero de 2023). Paquetes tecnológicos, *Crataegus mexicana* Moc. Sessé. <http://www.conafor.gob.mx:8080/documentos/docs/13/908Crataegus%20mexicana.pdf>
- CONAGUA. (12 de mayo de 2023). Monitor de Sequía en México (MSI). [Monitor de Sequía en México \(conaqua.gob.mx\)](https://monitordesequia.conagua.gob.mx)
- Cousins, P. (2005). Rootstock breeding: An analysis of intractability. *HortScience*, 40(7), 1945-1946. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.40.7.1945>
- De Martonne, E. (1926). Une nouvelle fonction climatologique: L'indice d'aridité. *La Meteorol*, 16, 449–458
- 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>
- Díaz-Padilla, G., Sánchez-Cohen, I., Guajardo-Panes, R. A., Ángel-Pérez, D., Ana, L., Ruíz-Corral, A., Medina-García G., & Ibarra-Castillo, D. (2011). Mapeo del índice de aridez y su distribución poblacional en México. *Revista Chapingo serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 17(SPE), 267-275. <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2010.09.069>
- Domingues, A. R., Marcolini, C. D. M., Gonçalves, C. H. D. S., Resende, J. T. V. D., Roberto, S. R., & Carlos, E. F. (2021). Rootstocks genotypes impact on tree development and industrial properties of 'Valencia' sweet orange juice. *Horticulturae*, 7(6), 141. <https://doi.org/10.3390/horticulturae7060141>
- Elbasyoni, I. S., El-Orabey, W. M., Morsy, S., Baenziger, P. S., Al Ajlouni, Z., & Dowikat, I. (2019). Evaluation of a global spring wheat panel for stripe rust: Resistance loci validation and novel resources identification. *PLoS One*, 14(11), e0222755. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222755>
- Endresen, D. T. F., Street, K., Mackay, M., Bari, A., & De Pauw, E. (2011). Predictive association between biotic stress traits and eco-geographic data for wheat and barley landraces. *Crop Science*, 51(5), 2036-2055. <https://doi.org/10.2135/cropsci2010.12.0717>
- Férriz, M., Martín-Benito, D., Fernández-De-Simón, M. B., Conde, M., García-Cervigón, A. I., Aranda, I., & Gea-Izquierdo, G. (2023). Functional phenotypic

- plasticity mediated by water stress and [CO₂] explains differences in drought tolerance of two phylogenetically close conifers. *Tree Physiology*, tpad021. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpad021>
- García, R. M., Parra-Quijano, M., & Iriondo, J. M. (2017). Identification of ecogeographical gaps in the Spanish Aegilops collections with potential tolerance to drought and salinity. *PeerJ*, 5, e3494. <https://doi.org/10.1071/CP18346>
- García, R. M., Parra-Quijano, M., Greene, S., & Iriondo, J. M. (2019). Predictive characterisation identifies global sources of acyanogenic germplasm of a key forage species. *Crop and Pasture Science*, 70, 546–554. <https://doi.org/10.1071/cp18346>
- GBIF. (25 de marzo de 2022). Occurrence Download. <https://doi.org/10.15468/dl.d8fzzt>.
- Gómez Díaz, J. D. & Monterroso, A. I. (2012). Caracterización del Índice de Aridez en México usando dos alternativas de estimación de la Evapotranspiración Potencial y escenarios de Cambio Climático. *Publicaciones de la Asociación Española de Climatología. Serie A*; 8. <http://hdl.handle.net/20.500.11765/8261>
- Haupt, M. & Schmid, K. (2020). Combining focused identification of germplasm and core collection strategies to identify genebank accessions for central European soybean breeding. *Plant, Cell & Environment*, 43(6), 1421-1436. <https://doi.org/10.1111/pce.13761>
- Hickey, L. T., N. Hafeez, A., Robinson, H., Jackson, S. A., Leal-Bertioli, S. C., Tester, M., Gao, C., Godwin, I. D., Hayes, B. J., & Wulff, B. B. (2019). Breeding crops to feed 10 billion. *Nature Biotechnology*, 37(7), 744-754. <https://doi.org/10.1038/s41587-019-0152-9>
- Ilyas, M., Nisar, M., Khan, N., Hazrat, A., Khan, A. H., Hayat, K., Fahad, S., Khan, A., & Ullah, A. (2021). Drought tolerance strategies in plants: a mechanistic approach. *Journal of Plant Growth Regulation*, 40, 926-944. <https://doi.org/10.1007/s00344-020-10174-5>
- Janzen, G. M., Wang, L., & Hufford, M. B. (2019). The extent of adaptive wild introgression in crops. *New Phytologist*, 221(3), 1279-1288. <https://doi.org/10.1111/nph.15457>
- Jiménez, S., Dridi, J., Gutiérrez, D., Moret, D., Irigoyen, J. J., Moreno, M. A., & Gogorcena Y. (2013). Physiological, biochemical and molecular responses in four *Prunus* rootstocks submitted to drought stress. *Tree Physiology*, 33(10), 1061-1075. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpt074>
- Juenger, T. E. (2013). Natural variation and genetic constraints on drought tolerance. *Current Opinion in Plant Biology*, 16(3), 274-281. <http://dx.doi.org/10.1016/j.pbi.2013.02.001>
- Khazaei, H., Street, K., Bari, A., Mackay, M., & Stoddard, F. L. (2013). The FIGS (Focused Identification of Germplasm Strategy) approach identifies traits related to drought adaptation in *Vicia faba* genetic resources. *PloS One*, 8(5), e63107. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063107>

- Khoury, C. K., Brush, S., Costich, D. E., Curry, H. A., de Haan, S., Engels, J. M., Guarino, L., Hoban, S., Mercer, K. L., Miller, A. J., Nabhan, G. P., Perales, H. R., Richards, C., Riggins, C., & Thormann, I. (2022). Crop genetic erosion: understanding and responding to loss of crop diversity. *New Phytologist*, 233(1), 84-118. <https://doi.org/10.1111/nph.17733>
- Kuhn, M. (2008). Building predictive models in R using the caret package. *Journal of Statistical Software*, 28, 1-26. <https://doi.org/10.18637/jss.v028.i05>
- Lo, E. Y. Y., Stefanovic, S., Christensen, K. I., & Dickinson T. A. (2009). Evidence for genetic association between East Asian and western North American *Crataegus* L. (Rosaceae) and rapid divergence of the eastern North American lineages based on multiple DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 51, 157–168. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.01.018>
- Mackay, M. C., Street, K., Mitrofanova, O., Zuev, E., Strelchenko, P., & Pertziger, F. (2004). Focused identification of germplasm strategy–FIGS. *Proceedings 11th Wheat Breeding Assembly*, 20-24.
- Mackay, M., Von Bothmer, R., & Skovmand, B. (2005) Conservation and utilization of plant genetic resources – future directions. *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding*, 41, 335–344. <https://doi.org/10.17221/6214-CJGPB>
- Massante, J. C., Köbel, M., Pinho, P., Gerhold, P., Branquinho, C., & Nunes, A. (2021). Phylogenetic structure of understorey annual and perennial plant species reveals opposing responses to aridity in a Mediterranean biodiversity hotspot. *Science of The Total Environment*, 761, 144018. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.144018>
- Matallo, H. & Vasconcelos, R. (2001). *Estimación de pérdidas económicas provocadas por procesos de desertificación en la región del Semiárido del Nordeste. Desertificación*. Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura.
- Mercado-Mancera, G., Troyo-Diéguez, E., Aguirre-Gómez, A., Murillo-Amador, B., Beltrán-Morales, L. F., & García-Hernández, J. L. (2010). Calibración y aplicación del índice de aridez de De Martonne para el análisis del déficit hídrico como estimador de la aridez y desertificación en zona áridas. *Universidad y Ciencia*, 26(1), 51-64. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0186-29792010000100004&lng=es&tlng=es.
- Muñiz-Reyes, E., Guzmán-Franco, A. W., Sánchez-Escudero, J., & Nieto-Angel, R. (2014). Occurrence of entomopathogenic fungi in tejocote (*Crataegus mexicana*) orchard soils and their pathogenicity against *Rhagoletis pomonella*. *Journal of Applied Microbiology*, 117(5), 1450-1462. <https://doi.org/10.1111/jam.12617>
- N. Di Santo, L. & Hamilton, J. A. (2021). Using environmental and geographic data to optimize ex situ collections and preserve evolutionary potential. *Conservation Biology*, 35(2), 733-744. <https://doi.org/10.1111/cobi.13568>
- Nieto-Angel, R., Hernández-Pigmeo, F., Tovar-Pedraza, J. M., Betancourt-Olvera, M., Pinto, V. M., Leyva-Mir, S. G., Alonso-Hernández, L., Muñiz-Merino, M.,

- Muñiz-Reyes, E., Santiago-Felipe, M., & Nieto-López, E. H. (2016). Evaluación de Trampas, y Atrayentes para el Monitoreo de *Rhagoletis pomonella* en Tejocote (*Crataegus mexicana*) en México. *Southwestern Entomologist*, 41(2), 561-566. <https://doi.org/10.3958/059.041.0224>
- Niinemets, Ü. & Valladares, F. (2006). Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate northern hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs*, 76(4), 521-547. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2006\)076\[0521:TTSDAW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2006)076[0521:TTSDAW]2.0.CO;2)
- Özyurt, G., Yücesan, Z., Ak, N., Oktan, E., & Üçler, A. Ö. (2019). Ecological and economic importance of studying propagation techniques of common hawthorn *Crataegus monogyna* Jacq. *Siberian Journal of Forest Science*, 4, 63-67. <https://xn--80abmehbaibgnewcmzjeef0c.xn--p1ai/upload/iblock/95d/95dd889bac79e5cdb5dc64bb19ba6fe9.pdf>
- Paltineanu, C., Tanasescu, N., Chitu, E., & Mihailescu, I. F. (2007). Relationships between the De Martonne aridity index and water requirements of some representative crops: A case study from Romania. *International Agrophysics*, 21(1).
- Parra-Quijano, M., Iriondo, J. M., & Torres, E. (2012). Ecogeographical land characterization maps as a tool for assessing plant adaptation and their implications in agrobiodiversity studies. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 59(2), 205–217. <https://doi.org/10.1007/s10722-011-9676-7>
- Parra-Quijano, M., Iriondo, J. M., Torres, M. E., López, F., Phillips, J., & Kell, S. (2021). *CAPFITOGEN3: A toolbox for the conservation and promotion of the use of agricultural biodiversity*. Universidad Nacional de Colombia. <https://drive.google.com/file/d/1cwlVUk2P2S-kzCR7er7xL8KHm5nRx4Tr/view>
- Pérez-Lainez, M. D. (2019). Caracterización molecular del tejocote y análisis de sus componentes volátiles. Tesis doctoral. <http://colposdigital.colpos.mx:8080/xmlui/handle/10521/3175>
- Phipps, J. B. (1997). *Monograph of Northern Mexican Crataegus (Rosaceae subfam. Maloideae)*. Botanical Research Institute of Texas.
- Piedra-Malagón, E. M., Albarrán-Lara, A. L., Rull, J., Piñero, D. y Sosa, V. (2016). Using multiple sources of characters to delimit species in the genus *Crataegus* (Rosaceae): the case of the *Crataegus rosei* complex. *Systematics and Biodiversity*, 14(2), 244-260. <https://doi.org/10.1080/14772000.2015.1117027>
- Qrunfleh, M. M. (1993). Studies on the hawthorn (*Crataegus azarolus* L.): III. A potential rootstock for 'Golden Delicious' apple and 'Williams' pear. *Journal of horticultural science*, 68(6), 983-987. <https://doi.org/10.1080/00221589.1993.11516439>
- Roberto, S. R., Novello, V., & Fazio, G. (2022). New Rootstocks for Fruit Crops: Breeding Programs, Current Use, Future Potential, Challenges and Alternative Strategies. *Frontiers in Plant Science*, 13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.878863>

- Rubio T., M. L., Lara-Romero, C., Rubiales, D., Parra-Quijano, M., & Iriondo, J. M. (2022). Searching for abiotic tolerant and biotic stress resistant wild lentils for introgression breeding through predictive characterization. *Frontiers in Plant Science*, 90. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.817849>
- Rzedowski, J. La familia Rosaceae en México. (2021). *Polibotánica*, 51, 1-16. <https://doi.org/10.18387/polibotanica.51.1>
- SEMARNAT. (11 de mayo de 2023). Vegetación y uso de suelo de México. https://apps1.semarnat.gob.mx:8443/dgeia/informe15/tema/recuadros/recuadro2_1.html
- SNICS. (12 de mayo de 2023b). Actualización y mejoras en los procesos de Bancos de Germoplasma de la Red Centros de Conservación de Semillas. https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/796747/6_Documentacion_de_germoplasma.pdf
- SNICS. (23 de enero de 2023a). Catálogo Nacional de Variedades Vegetales 2022. <https://lookerstudio.google.com/u/0/reporting/5b7206ba-e190-48fe-9696-73523bfccf58/page/itBWB>
- Sokolova, M., Japkowicz, N., & Szpakowicz, S. (2006). Beyond accuracy, F-score and ROC: a family of discriminant measures for performance evaluation. In A. Sattar & Bh. Kang (Eds.), *AI 2006: Advances in Artificial Intelligence. AI 2006. Lecture Notes in Computer Science* (pp. 1015–1021). https://doi.org/10.1007/11941439_114
- Susmaga, R. (2004). Confusion Matrix Visualization. In M. A. Kłopotek, S.T. Wierzchoń & K. Trojanowski (Eds.), *Intelligent Information Processing and Web Mining. Advances in Soft Computing* (pp. 107–116). https://doi.org/10.1007/978-3-540-39985-8_12
- Thormann, I., Parra-Quijano, M., Endresen, D. T. F., Rubio-Teso, M. L., Iriondo, J. M., & Maxted, N. (2014). *Predictive characterization of crop wild relatives and landraces version 1*. Bioversity International. <https://hdl.handle.net/10568/68548>
- Thormann, I., Parra-Quijano, M., Rubio Teso, M. L., Endresen, D. T. F., Dias, S., Iriondo, J. M., & Maxted, N. (2016). Predictive characterization methods for accessing and using CWR diversity. En N. Maxted, M. E. Dulloo, & B. V. Ford-Lloyd (Eds.), *Enhancing crop genepool use: Capturing wild relative and landrace diversity for crop improvement* (pp. 64-77). CABI. <https://doi.org/10.1079/9781780646138.0064>
- Tropicos. (25 de marzo de 2022). Missouri Botanical Garden. <http://www.tropicos.org>
- Urbina, H., Jones, C., de la Paz, A., & McVay, J. D. (2022). First report of cedar-quince rust *Gymnosporangium clavipes* on fruit of dwarf hawthorn *Crataegus uniflora* in Florida, USA. *Plant Disease*, 106(12), 3204. <https://doi.org/10.1094/PDIS-01-22-0027-PDN>
- USDA-NRCS (01 de mayo de 2023). National Plant Data Center. <https://plants.usda.gov/home/plantProfile?symbol=CRFL>

- Varshney, R. K., Barmukh, R., Roorkiwal, M., Qi, Y., Kholova, J., Tuberosa, R., Reynolds, M. P., Tardieu, F., & Siddique, K. H. (2021). Breeding custom-designed crops for improved drought adaptation. *Advanced Genetics*, 2(3), e202100017. <https://doi.org/10.1002/ggn2.202100017>
- Varshney, R. K., Sinha, P., Singh, V. K., Kumar, A., Zhang, Q., & Bennetzen, J. L. (2020). 5Gs for crop genetic improvement. *Current Opinion in Plant Biology*, 56, 190-196. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2019.12.004>
- Vera-Sánchez, K. S., Parra-Quijano, M., Nieto-Angel, R., & Barrientos-Priego, A. F. (2021). Multi-Criteria Analysis for the Prioritization of Areas for the In Situ Conservation of *Crataegus* L., an Underutilized Fruit Tree in Mexico. *Plants*, 10(12), 2561. <https://doi.org/10.3390/plants10122561>
- Vikas, V. K., Kumar, S., Archak, S., Tyagi, R. K., Kumar, J., Jacob, S., Sivasamy, M., Jayaprakash, P., Saharan, M. S., Basandrai, A. K., Basandrai, D., Srinivasan, K., Radhamani, J., Parimalan, R., Tyagi, S., Kumari, J., Singh, A. K., Peter, J., Nisha, R., ... Bansal, K. C. (2020). Screening of 19,460 genotypes of wheat species for resistance to powdery mildew and identification of potential candidates using focused identification of germplasm strategy (FIGS). *Crop Science*, 60(6), 2857-2866. <https://doi.org/10.1002/csc2.20196>
- Villaseñor, J. L. (2016). Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87(3), 559-902. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.017>
- Wang, C., Linderholm, H. W., Song, Y., Wang, F., Liu, Y., Tian, J., Xu, J., Song, Y., & Ren, G. (2020). Impacts of drought on maize and soybean production in northeast China during the past five decades. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 17(7), 2459. <https://doi.org/10.3390/ijerph17072459>
- Zotarelli, L., Dukes, M. D., Romero, C. C., Migliaccio, K. W., & Morgan, K. T. (2010). Step by step calculation of the Penman-Monteith Evapotranspiration (FAO-56 Method). *Institute of Food and Agricultural Sciences. University of Florida*, 1. https://www.agraria.unirc.it/documentazione/materiale_didattico/1462_2016_412_24509.pdf
- Rzedowski, J., 2006. *Vegetación de México* (digital). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. https://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx_Cont.pdf
- Olson, D.L. & Delen, D. (2008). Performance Evaluation for Predictive Modeling. In D. L. Olson & D. Denle. *Advanced Data Mining Techniques* (pp. 137–147). https://doi.org/10.1007/978-3-540-76917-0_9
- Robin, X., Turck, N., Hainard, A., Tiberti, N., Lisacek, F., Sanchez, J. C., & Müller, M. (2011). pROC: an open-source package for R and S+ to analyze and compare ROC curves. *BMC Bioinformatics*, 12(1), 1-8. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-12-77>
- Fan, J., Upadhye, S., & Worster, A. (2006). Understanding receiver operating characteristic (ROC) curves. *Canadian Journal of Emergency Medicine*, 8(1), 19-20. <https://doi.org/10.1017/S1481803500013336>

Cuadro Suplementario 4.1. Conjunto de 556 sitios de ocurrencia y recolección de *Crataegus mexicana*, localidades, índices y categorías de aridez. https://docs.google.com/spreadsheets/d/1ruoAlvLz8q00j8K_BWZ6HSCX0i2eHPaU/edit?usp=sharing&ouid=114212536074528877249&rtpof=true&sd=true

(Cuadro 4.1_Caracterización_predictiva_Crataegus_mexicana.xls) Suplementario

Cuadro Suplementario 4.2. Tolerancia predicha aplicando la aproximación de filtrado ecogeográfico de caracterización predictiva y tolerancia observada en una evaluación experimental de 25 accesiones de *Crataegus mexicana*.

Accesión	Estado de procedencia	Tolerancia predicha	Tolerancia observada	Clase en matriz de confusión*
A25	Puebla	Sí	No	FP
A8	Chiapas	No	No	VN
A5	Chiapas	No	No	VN
A18	Puebla	Sí	No	FP
A2	México	Sí	No	FP
A7	Chiapas	No	No	VN
A23	Chiapas	No	Sí	FN
A19	Chiapas	No	No	VN
A11	Puebla	Sí	No	FP
A15	Puebla	Sí	Sí	VP
A9	Chiapas	No	Sí	FN
A4	Puebla	Sí	Sí	VP
A10	Tlaxcala	Sí	No	FP
A16	Puebla	Sí	No	FP
A6	Puebla	Sí	No	FP
A20	Puebla	Sí	Sí	VP
A24	Puebla	Sí	No	FP
A14	Ciudad de México	No	No	VN
A22	México	No	No	VN
A17	México	No	No	VN
A13	México	No	No	VN
A21	Michoacán	Sí	No	FP
A1	Michoacán	Sí	No	FP
A3	Michoacán	Sí	No	FP
A12	Morelos	Sí	No	FP

*VP= verdadero positivo. FP= falso positivo. VN= verdadero negativo. FN= falso negativo.

CONCLUSIONES GENERALES

La distribución de cada especie mexicana de *Crataegus* L. fue explicada por las tres variables más importantes en los componentes bioclimático, edáfico y geofísico, donde cada grupo de variables fue diferente para cada especie. La variable bioclimática más frecuente fue la temperatura media del trimestre más cálido, la edáfica fue la densidad aparente del suelo, y la geofísica fue la longitud a partir del meridiano. Para cada especie se determinaron al menos 26 categorías ecogeográficas o ambientes diferentes. Mientras que *C. mexicana* y *C. rosei* estarían expresando plasticidad fenotípica ocurriendo en más de 60 % de sus ambientes, *C. tracyi* sólo se encontró en tres, y *C. lindenbergii* y *C. nelsoni* sólo en dos. La adaptación restringida a ambientes específicos permitió identificar que las poblaciones de *C. tracyi* y *C. greggiana* pueden contener rasgos adaptativos a suelos con toxicidad por aluminio y manganeso. No se identificaron hotspots o patrones espaciales de diversidad ecogeográfica en ninguna especie de *Crataegus* L., atribuido principalmente a las complicaciones reproductivas documentadas para este género. Por lo que se propone realizar estudios adicionales desde el punto de vista genéticos y filogenéticos, porque el enfoque ecogeográfico no fue suficiente para explicar la variabilidad genética de estas especies.

Por otra parte, el estrés por sequía afectó negativamente la tasa de fotosíntesis neta, la transpiración, la conductancia estomática y el índice del uso eficiente del agua de 25 accesiones de *C. mexicana*. Estos efectos se revelaron a partir de los cinco días de la suspensión del último riego, a partir de los nueve días mostraron una respuesta de ajuste que permitió incrementar nuevamente su tasa fotosintética. Se seleccionaron cinco accesiones tolerantes a sequía, las cuales soportaron 12 días sin suministro de agua. Sus principales características fueron baja altura, menor área foliar, alta tasa fotosintética y alta conductividad hidráulica, que podrían ser indicadores para la selección de accesiones de tejocote con tolerancia a sequía.

Finalmente, la aplicación de la aproximación de filtrado de caracterización predictiva utilizando el Índice de Aridez de Martonne como un indicador de las condiciones de sequía de las poblaciones de *C. mexicana*, tuvieron un rendimiento de la predicción ligeramente superior a lo esperado de una clasificación al azar. Se propone incrementar el poder predictivo mediante la utilización de variables que representen de manera más precisa las condiciones de sequía que experimentan las plantas, quizá mediante estimaciones de balance hídrico entre precipitación y evapotranspiración potencial.

Con los resultados aquí obtenidos, algunas poblaciones de especies mexicanas de *Crataegus* L. son candidatas para utilizarse en estudios y en programas de mejoramiento genético para potenciar su uso y valoración. Esto es porque ocurrieron en escenarios ecogeográficos específicos que les pudieran conferir rasgos adaptativos a las condiciones ambientales que actualmente los frutales enfrentan.