

DIVERSIDAD DEL COCOTERO EN MÉXICO Y SU EVALUACIÓN AL AMARILLAMIENTO LETAL

DANIEL ZIZUMBO VILLAREAL

Centro de Investigación Científica de Yucatán. A.P. 86, C.P. 97310, Cordemex, Mérida, Yucatán, México.
Fax (99) 813-900. Correo electrónico: dzizumbo@cicy.cicy.mx

Resumen: Se describe la diversidad genética de *Cocos nucifera* L con base en estudios históricos y etnobotánicos, y se evalúa mediante análisis de los patrones de variación morfológicos del fruto; así como morfo-fisiológicos de la planta y hoja, e iso-enzimáticos. Se analizó la estructura genética de las poblaciones la cual se evaluó ante el amarillamiento letal por siete años. La diversidad incluyó cuatro ecotipos de cocoteros altos: 'Alto Atlántico', 'Alto Pacífico 1', 'Alto Pacífico 2', 'Alto Pacífico 3', y un enano: 'Enano Malayo'. Los resultados sugieren introducciones antiguas de ecotipos diferenciados. La distancia genética entre poblaciones mexicanas e importadas sugiere que el ecotipo 'Alto Atlántico' procede de la costa occidental de África, que los ecotipos 'Alto Pacífico' de Panamá, Islas Salomón y Filipinas, mientras que el ecotipo 'Enano Malayo' procede del Sureste de Asia. La diversidad encontrada en las poblaciones mexicanas fue similar a grupos poblacionales de Nueva Guinea y a una colección en Costa de Marfil. Se encontró alta susceptibilidad al Amarillamiento Letal en el ecotipo 'Alto Atlántico', susceptibilidad media en el 'Alto Pacífico 3', resistencia media en los 'Alto Pacífico 1' y 'Alto Pacífico 2', y alta resistencia en el 'Enano Malayo'. Se sugieren programas de conservación para los ecotipos 'Alto Atlántico' y 'Alto Pacífico 3', y de cruces entre 'Enano Malayo' y 'Alto Pacífico 2', para lograr híbridos resistentes que incrementen la productividad.

Palabras clave: Amarillamiento Letal, *Cocos nucifera*, Etnobotánica, germoplasma, recursos fitogenéticos.

Abstract: The genetic diversity of *Cocos nucifera* L. is described, based on historical, and ethnobotanical studies and it is evaluated by analyzing patterns of morphological variation of fruit, variation in morpho-physiology of plants and leaves, and iso-enzyme polymorphism. Genetic structure of populations was analyzed and evaluated in relation with Lethal Yellowing disease for seven years. The diversity includes four ecotypes of tall coconut: 'Atlantic Tall', 'Pacific Tall 1', 'Pacific Tall 2', and 'Pacific Tall 3', and one ecotype of dwarf coconut: 'Malayan Dwarf'. Results suggest several early introductions of tall ecotypes to Mexico that were already differentiated. The genetic distance observed between Mexican populations and recently imported ecotypes suggest that the 'Atlantic Tall' originated from the west coast of Africa, while the 'Pacific Tall' ecotypes originated in the Pacific Islands, the 'Malayan Dwarf' ecotype provenances from South-East Asia. Levels of diversity in the Mexican population were similar to those of the area of New Guinea and to the collection of the Ivory Coast. The diversity found was exposed to Lethal Yellowing disease over a period of seven years. The 'Atlantic Tall' ecotype showed a high susceptibility, the 'Pacific Tall 3' medium susceptibility, the Pacific Tall 1 and 'Pacific Tall 2' medium resistance while the 'Malayan Dwarf' showed high resistance. It is necessary to implement a program of conservation for the ecotypes 'Atlantic Tall' and 'Pacific Tall 3', and to initiate a breeding program of crosses between 'Pacific Tall 2' with 'Malayan Dwarf' aimed at obtaining genotypes resistant to Lethal Yellowing disease which will increase productivity.

Key words: *Cocos nucifera*, Ethnobotany, germoplasm, Lethal Yellowing Disease, plant genetic resources.

El presente trabajo está enmarcado dentro de la disciplina científica conocida como Etnobotánica, cuyo objetivo central desde la perspectiva biológica, es comprender cómo los humanos han deter-

minado la evolución de las plantas y cuáles han sido las transformaciones al medio que han realizado, para que los individuos, poblaciones y comunidades vegetales bajo selección y manejo puedan sobrevivir, de-

jen descendencia y produzcan satisfactores (Colunga-GarcíaMarín y Zizumbo-Villarreal, 1993).

México, además de constituir un centro primario de origen de agricultura, es un área de diversidad secundaria para muchas plantas cultivadas introducidas. Las condiciones ecológicas, culturales y sociales en el país, han favorecido la incorporación de un alto número de plantas, originadas en otros centros de agricultura del mundo, generándose nuevos sistemas de cultivo. El proceso de introducción y asimilación ha sido favorecido por los propios agricultores, cuyos sistemas agrícolas están basados, en parte, en la selección y el manejo de alta diversidad de plantas (Zizumbo-Villarreal, 1986). La incorporación de plantas de la misma especie, con diferente procedencia, dentro de los sistemas de agricultura tradicional, pudo permitir en algunas de ellas la infiltración genética entre variantes que, por un largo período de tiempo, evolucionaron separadas geográficamente bajo diferentes presiones selectivas ambientales y humanas.

En México se establecieron dos rutas de introducción temprana de plantas cultivadas. A las costas del Golfo arribaron plantas que primero fueron establecidas en el Mediterráneo europeo o en Mozambique, en el este de África, que de allí pasaron a las Islas Canarias o a las Islas de Cabo Verde y que posteriormente se llevaron a la Isla de La Española para finalmente ser introducidas por los Puertos de Campeche y Veracruz. A las costas occidentales arribaron procedentes de las Filipinas, Sureste de Asia, China y Japón, a través de la ruta comercial Manila-Acapulco. En la costa occidental mexicana, se pudo conformar un área de contacto entre variantes de plantas introducidas independientemente por las dos rutas.

El registro fósil, la diversidad morfológica y la riqueza de las interacciones con la fauna y el hombre, indican que el cocotero es originario de la región Indo-Pacífica (Harries, 1978; Sauer, 1994). La distribución natural de la especie posiblemente abarcaba desde las Islas en Línea (Palmira y Christmas) en el Pacífico norte y las Islas Marquesas en el Pacífico sur hacia el este, hasta las Islas Seychelles en el océano Índico al oeste (Harries, 1995).

Los registros sobre la presencia del cocotero en las costas occidentales de Panamá y Colombia a la llegada de los europeos en el siglo XVI, sugieren que su difusión y establecimiento en estas costas pudo ser natural. Esto es debido a que su distribución geográfica está restringida al área a donde pudieron llegar flotando y sólo en sitios donde se presentan condiciones ambientales que permiten su establecimiento natural. Adicionalmente a estos hechos las poblaciones presentes descritas presentaron características morfológicas del fruto del síndrome silvestre y germinación

tardía. Sin embargo, no puede descartarse, que su llegada a las costas americanas haya contado con la ayuda del hombre, debido a que también fueron descritas poblaciones con características morfológicas del síndrome domesticado y germinación precoz (Zizumbo-Villarreal y Quero, 1998). Se desconoce el lapso en el cual operó el proceso evolutivo bajo selección humana en América, su intensidad, así como las repercusiones genéticas sobre las poblaciones originales.

El cocotero en la actualidad es cultivado principalmente para la obtención de aceite con gran demanda para la producción de jabones de alta calidad, en la fabricación de surfactantes y espumas estabilizadoras para detergentes, chapúes, cosméticos, inhibidores de corrosión y emulsificantes. El aceite presenta un elevado punto de fusión, un sabor suave y olor agradable, estabilidad y resistencia a la oxidación, por lo cual es empleado para freír y en la elaboración de productos lácteos simulados. Además otras partes de la planta son utilizadas para la obtención de azúcar, alcohol, carbón activado, fibra, madera y combustible (Punchihewa, 1995). Durante la segunda mitad del presente siglo llegó a ser la especie oleaginosa más importante en México, y el país se convirtió el primer productor de copra en América, con una extensión aproximada de 200,000 hectáreas y con una producción de alrededor de 160,000 toneladas por año, llegando a depender económicamente de este producto más de 60,000 familias campesinas (Robert-Díaz y Zizumbo-Villarreal, 1990).

Las plantaciones de cocotero están siendo afectadas por una enfermedad epidémica devastadora denominada Amarillamiento Letal (AL), provocada por un fitoplasma transmitido por al menos un homóptero de la familia Cixiidae: *Myndus crudus* Van Duzee, el cual está presente en todas las áreas productoras del país (Robert-Díaz y Zizumbo-Villarreal, 1990). El poder destructivo de esta enfermedad radica en su virulencia y en que no ha podido ser controlada químicamente. Los estudios desarrollados en Jamaica por más de 30 años encontraron resistencia a esta enfermedad en algunas de las poblaciones del síndrome domesticado, procedentes del sureste asiático, y reconocieron una alta heredabilidad de la resistencia (Ashburner y Been, 1997). En consecuencia, la búsqueda de genotipos resistentes se ha constituido en la principal estrategia para enfrentar el padecimiento.

La enfermedad se originó posiblemente en el Caribe, y al dispersarse a nivel mundial, se calcula que matará cerca de las dos terceras partes de los árboles de cocotero (Harries, 1978). En México fue confirmada su presencia en 1982 en Can Cun e Isla Mujeres, en el estado de Quintana Roo. A partir de entonces se ha dispersado hacia el sur por la costa

del Caribe mexicano, Belice y Honduras, y hacia el oeste por las costas del Golfo de México, invadiendo los estados de Yucatán, Campeche y Tabasco, donde ha matando miles de árboles y ha afectando irreversiblemente la actividad coprera, amenazando afectar todas las áreas productoras de cocotero del país (Oropeza-Salín y Zizumbo-Villarreal, 1997). La enfermedad es considerada una emergencia fitosanitaria, pues pone en riesgo la fuente de trabajo y sustento de miles de familias. Otro problema serio es la baja productividad del cultivo, ya que más del 90% de las plantaciones están conformadas por plantas seniles. Una posible solución es la formación y manejo de plantas con alta productividad resistentes a la enfermedad, con lo cual se podrían incrementar los ingresos de los productores e incentivar la actividad coprera.

Considerando esta problemática, se desarrollaron diferentes estudios con el fin de obtener información básica para conocer: 1] los factores naturales, históricos y sociales que han determinado y sustentan la diversidad genética del cocotero presente en el país, 2] las características morfo-fisiológicas de tal diversidad y su estructura genética, y 3] el comportamiento de la diversidad encontrada al ser sometida al amarillamiento letal. Todos estos conocimientos son

fundamentales para entender el proceso evolutivo de esta especie en el territorio nacional, así como para el diseño de estrategias de mejoramiento y conservación del cultivo.

El presente trabajo resume e integra diferentes resultados de varios años de investigación que, en su mayoría ya han sido publicados.

Metodología

La diversidad genética fue detectada a partir de antecedentes históricos e investigación etnobotánica, y caracterizada mediante el análisis de los patrones de variación morfológica, fisiológica e isoenzimática.

Antecedentes históricos

Se consultaron fuentes históricas primarias como las obras de Oviedo (Historia General y Natural de las Indias, 1535); Cortés (1526-1535); Hernández (La Historia Natural de Nueva España 1571-1573) y Diego de Landa (1565). Las Relaciones Geográficas de los Obispos de Nueva España de 1580, así como diversos Documentos Coloniales también fueron revisados (véase Zizumbo-Villarreal, 1993, 1996).

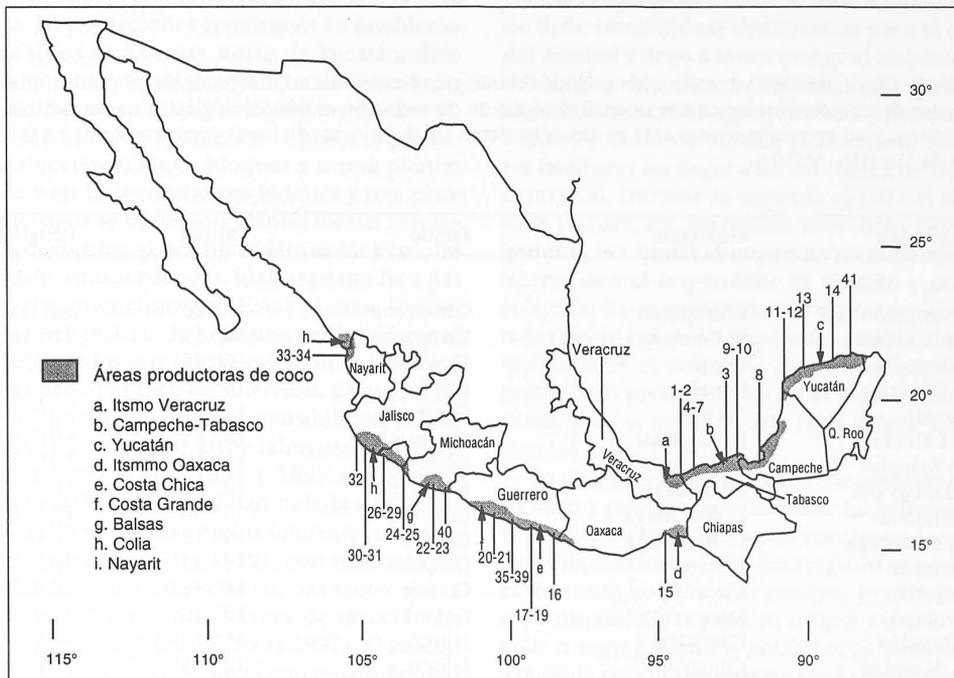


Figura 1. Áreas productoras de copra y localización de 41 poblaciones de cocotero estudiados en México (modificado de Zizumbo-Villarreal y Piñero 1998).

Exploración etnobotánica y patrones de variación morfológica del fruto.

Se realizó una exploración detallada de las principales áreas productoras de copra en México (Zizumbo-Villarreal *et al.*, 1993). En 41 poblaciones representativas (figura 1) se analizó el patrón de variación morfológica de fruto *in situ*, utilizando 17 caracteres de fruto, y métodos multivariados (Zizumbo-Villarreal y Piñero, 1998). El estudio incluyó tanto poblaciones descendientes de antiguas introducciones como variedades importadas recientemente con fines de mejoramiento genético, como: 'Alto Oeste africano' (WAT), 'Alto Tahiti' (PLT), 'Alto Rennell' (RLT), y 'Enano Malayo Amarillo, Rojo y Verde' (MYD, MRD, MGD).

Patrones de germinación

En 20 de las 41 poblaciones estudiadas *in situ*, se analizó el comportamiento germinativo bajo condiciones de vivero. Se utilizaron 90 frutos por población, divididos en tres lotes bajo condiciones ambientales similares. Se calcularon los porcentajes de germinación, emergencia y mortalidad y se estimó el tiempo promedio, el coeficiente de la tasa de germinación y la uniformidad germinativa. Adicionalmente se cal-

cularon los parámetros que describen la curva ajustada a un modelo de regresión no lineal sigmoide en escala logarítmica. Se utilizó análisis de varianza para la comparación de los coeficientes y los parámetros de las curvas (véase Zizumbo-Villarreal 1997, Zizumbo-Villarreal y Arellano-Morín, s.f.).

Patrones de variación morfo-fisiológica.

El estudio se desarrolló en 18 de las 20 poblaciones mencionadas anteriormente (cuadro 1). Se establecieron en una plantación en la costa norte de Yucatán bajo un diseño experimental de cuatro bloques y parcelas de seis plantas distribuidas al azar. Se utilizaron 19 caracteres vegetativos de planta y hoja. Los patrones de discontinuidad y agrupamiento se realizaron con métodos multivariados. Las diferencias entre ecotipos, bloques e interacción ecotipo-bloque se realizaron utilizando Análisis de Varianza (véase Zizumbo-Villarreal, 1997, Zizumbo-Villarreal y Colunga-GarcíaMarín, s.f.).

Polimorfismo isoenzimático y diversidad genética

En el estudio se incluyeron, además de las 18 poblaciones anteriores, cuatro poblaciones altas creciendo *in situ* en la costa del Golfo, una de Yucatán (Y1), una

Cuadro 1. Clave, nombre y localización original (Municipio, Estado, latitud, longitud) de 18 poblaciones de cocotero en las cuales se analizó el patrón de variación morfo-fisiológico, el polimorfismo isoenzimático, y su comportamiento ante el Amarillamiento Letal, bajo condiciones experimentales en la costa norte de Yucatán, México.

Clave	Población	Municipio	Estado	Latitud	Longitud
K1	Chamotón	Chamotón	Campeche	19° 20'	90° 43'
K2	Cd. Carmen	El Carmen	Campeche	18° 39'	91° 50'
G1	Marquelia	Ayozú	Guerrero	16° 45'	98° 35'
G2	El Carrizo	Copala	Guerrero	16° 50'	98° 35'
G4	Técpan	Técpan	Guerrero	17° 31'	101° 13'
M1	El Caimán	L. Cárdenas	Michoacán	18° 15'	101° 55'
M2	En Manglar	L. Cárdenas	Michoacán	18° 15'	101° 55'
M3	Coahuayana	Coahuayana	Michoacán	18° 19'	103° 30'
C1	Callejones	C. de Ortega	Colima	18° 56'	103° 58'
C2	C. de Ortega	C. de Ortega	Colima	19° 12'	103° 48'
C3	Tecomán	Tecomán	Colima	18° 54'	103° 52'
C4	Cuyutlán	Cuyutlán	Colima	18° 55'	104° 05'
C6	Centinela	Manzanillo	Colima	19° 10'	104° 30'
J1	Cihuatlán	Cihuatlán	Jalisco	19° 15'	104° 35'
J2	B. Navidad	Cihuatlán	Jalisco	19° 15'	104° 45'
N1	San Blas	San Blas	Nayarit	21° 33'	105° 17'
N2	Matanchen	San Blas	Nayarit	21° 33'	105° 17'
C5	Tecomán	Tecomán	Colima	18° 54'	103° 52'

de Campeche (K3), y dos de Tabasco (T2 y T4), así como seis importadas creciendo en un campo experimental en la costa de Guerrero: WAT, PLT, RLT, MYD, MRD y 'Enano Rojo de Camerúm' (CRD). Se estudiaron quince sistemas enzimáticos en tejidos foliares. Tres loci resultaron polimórficos: Peroxidasa catódica (PER), Endopeptidasa (ENP) y Glucosa 6 fosfato deshidrogenasa (G6PD) y con base en ellos se estimaron las frecuencias alélicas. Se calcularon las frecuencias alélicas y los siguientes índices: proporción de loci polimórficos (**P**), heterocigosis promedio no sesgada (**H**) suponiendo equilibrio Hardy-Weinberg (Nei, 1977) y el número promedio de alelos por locus (**Na**) (Hendrick, 1983). La estructura genética se describió mediante los índices de Fijación $F_{(is)}$, $F_{(st)}$ y $F_{(it)}$ (Nei, 1997). La distancia genética entre poblaciones se estimó con el modelo de Wright (1978). Las relaciones entre poblaciones se estimaron mediante un análisis de agrupamiento jerárquico UPGMA utilizando la distancia genética (véase Zizumbo-Villarreal, 1997). Se demostró el carácter genético de PER y ENP, observando los híbridos PB-121 (MYD X WAT) y PB-111 (MRD X WAT) (véase Cardena-López *et al.*, 1998).

Evaluación de resistencia al amarillamiento letal

Las mismas 18 poblaciones mexicanas se establecieron en dos sitios de la costa norte de Yucatán, donde las plantaciones originales habían sido afectadas por el amarillamiento letal. Se siguió un diseño experimental de bloques al azar. En la primera plantación se establecieron cinco bloques y nueve plantas por parcela y en la segunda tres bloques y seis plantas. Como testigos se utilizaron plantas locales susceptibles pertenecientes al ecotipo 'Alto Atlántico', las cuales fueron sembradas en filas separando a las parcelas arriba mencionadas. Estas plantas fueron remplazadas por plantas de la misma población cuando morían afectadas por el AL, esto con la finalidad de mantener activo el foco de infección. Estas plantas sirvieron de "inóculo", ante la imposibilidad de aislar y transmitir el patógeno artificialmente para aplicar el tratamiento. Entre 1991 y 1997 se hicieron registros mensuales de mortalidad debida a la enfermedad. Para ello se efectuaron los siguientes diagnósticos: visuales (entre 1991 y 1992), con microscopía de fluorescencia (en 1993), con sondas moleculares (entre 1994 y 1995), y con la técnica de reacción en cadena de la polimerasa (entre 1996 y 1997). El análisis estadístico se realizó con base en el porcentaje de mortalidad por parcela, normalizando los datos con la función arcoseno. Las diferencias entre ecotipos, bloques e interacción ecotipo-bloque se realizaron utilizando

Análisis de Varianza de dos vías con un modelo lineal generalizado, considerando a cada población perteneciente a un ecotipo como repetición (véase Zizumbo-Villarreal *et al.*, en prensa).

Resultados

Los documentos históricos revelaron que antes de 1539, el cocotero estaba ausente en el territorio actual de México e indican que por lo menos se realizaron cuatro introducciones independientes de cocotero durante la época colonial temprana, procedentes de cuatro regiones geográficas distintas. A las costas del Pacífico, llegaron plantas procedentes de las costas occidentales de Panamá en 1539; de las Islas Salomón en 1569; y de las Islas Filipinas entre 1571 y 1815. A las costas del Golfo de México se introdujeron propágulos de las Islas de Cabo Verde en 1549. El cocotero fue incorporado dentro de los sistemas agrícolas ya existentes en las huertas asociado al cacao en la región occidental, así como en los solares o huertos familiares en la Península de Yucatán. A principios del siglo diecisiete en la costa occidental se establecieron plantaciones que desplazaron a las antiguas huertas de cacao, pasando a ser el principal cultivo comercial en el área de Colima. El objetivo principal del cultivo fue inicialmente la elaboración de licor, instalándose destiladoras para la obtención del alcohol y llegó a tener una gran importancia económica en la costa occidental, principalmente en Colima durante los siglos dieciséis y diecisiete. En la costa del Golfo de México permaneció en los huertos familiares sin llegar a ser un cultivo de importancia comercial. Durante la segunda mitad del siglo diecisiete incluso, fue un cultivo prohibido debido a que generó una fuerte competencia comercial con los licores de uva importados de España y permaneció relegado hasta mediados del siglo diecinueve. A finales de ese siglo y principios del actual se incrementó rápidamente el área cultivada, conformándose las actuales áreas productoras, con el objetivo de producir aceite para la industria jabonera (véase Zizumbo-Villarreal 1993, 1996).

La diversidad inicial incluía cocoteros productores de vino y productores de fruta. La información histórica indicó la presencia de cocoteros enanos en las Islas Filipinas hacia 1574. Este registro es posiblemente el más antiguo para este ecotipo, ya que la información disponible sugería su origen a partir de mutación o segregación en poblaciones altas en el siglo XIX en la región del Sureste de Asia (Harries, 1978). Las plantaciones establecidas en la época Colonial, sirvieron como fuente de semilla para el establecimiento y desarrollo de las áreas productoras actuales.

Los análisis de los patrones de variación morfológica de fruto, germinativa, morfo-fisiológica de la planta e isoenzimática, identificaron a cuatro diferentes complejos poblacionales diferenciados genéticamente o ecotipos que conforman las actuales áreas bajo cultivo. Estos complejos poblacionales pueden visualizarse en las figuras 2, 3 y 4, y sus características se describen a continuación:

1] Ecotipo 'Alto Atlántico'. Está conformado por poblaciones distribuidas en los estados de Yucatán, Campeche y noreste de Tabasco. Producen frutos de tamaño medio, alargados con aristas pronunciadas, con alto porcentaje de mesocarpo, bajo contenido de

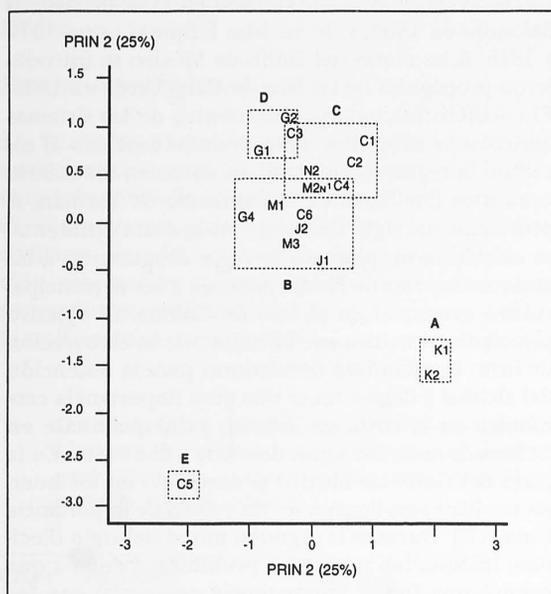


Figura 2. Primer componente principal (PRIN 1) y segundo componente principal (PRIN 2) del análisis de variación morfo-fisiológica en 18 poblaciones de cocotero en México. Análisis utilizando la matriz de los valores medios de 19 caracteres. El primer componente explica el 51% de la variación total, los caracteres que más aportan al modelo (con un coeficiente en la función mayor o igual al valor absoluto de 0.3) son: largo de la lámina, largo raquis distal, y longitud total de hoja. El segundo componente explica el 25% y los caracteres que más aportan al modelo son: longitud de los folíolos, proporción raquis distal/raquis proximal, porcentaje de raquis en hoja, porcentaje de raquis distal en hoja y número de folíolos. Los grupos poblacionales resultantes son: A= 'Alto Atlántico', B= 'Alto Pacífico 1', C= Alto Pacífico 2', D= Alto Pacífico 3', y E= 'Enano Malayo' (modificado de Zizumbo-Villarreal y Colunga García Marin, s.f.)

endospermo líquido y alto contenido de endospermo sólido, cualidades favorables para la producción de fibra y copra. Sus semillas exhibieron una germinación tardía, un crecimiento lento al presentar la menor tasa de emisión foliar en comparación con el resto de los ecotipos. Presenta hojas con pecíolo largos y anchos, lámina foliar corta, raquis proximal corto y ancho, raquis distal largo, folíolos delgados, densidad de folíolos alta y área foliar baja. La estructura de la hoja sugiere un pecíolo fuerte y una lámina foliar que ofrece poca oposición al viento. Los caracteres de este ecotipo han sido considerados como pertenecientes al síndrome "silvestre" en la especie (Harries 1978). En cuanto a características isoenzimáticas, las poblaciones resultaron polimórficas para PER y ENP, pero monomórficas para G6PD (alelo rápido).

2] Ecotipo 'Alto Pacífico 1'. Este incluye poblaciones distribuidas en los estados de Guerrero, Michoacán, Colima y Jalisco. Produce frutos de mayores dimensiones que el resto de los ecotipos, redondos, con bajo porcentaje de mesocarpo y alto contenido de endospermo líquido, características favorables para la producción de agua o fruta. Sus semillas presentaron germinación precoz y homogénea, y alta tasa de emisión foliar. Sus hojas presentaron pecíolo corto y lámina foliar larga, raquis proximal largo y distal corto, mayor número de folíolos, folíolos gruesos y en alta densidad, área foliar baja, similar a la registrada para el 'Alto Atlántico'. Las dimensiones del pecíolo sugieren menor fortaleza de la hoja, mientras que las características de la lámina foliar sugieren que la hoja ofrece mayor oposición al viento. Las características anteriores han sido consideradas como pertenecientes al síndrome "domesticado" en la especie (Harries 1990). Las poblaciones de este ecotipo resultaron monomórficas para PER catódica (alelo rápido) y ENP (alelo lento), pero polimórficas para G6PD.

3] Ecotipo 'Alto Pacífico 2'. Este ecotipo lo conforman las poblaciones que se distribuyen en los estados de Colima y Nayarit. Está caracterizado por frutos de tamaño pequeño, redondos, con bajo contenido de mesocarpo, alto contenido de endospermo líquido y sólido, cualidades favorables para la producción de copra y agua. Sus semillas presentaron una germinación precoz y heterogénea, y una tasa media de emisión foliar. Las hojas con pecíolo largo y lámina corta, raquis proximal corto y ancho, raquis distal largo, folíolos muy largos y gruesos, baja densidad de folíolos, pero área foliar alta. La estructura de la hoja sugiere pecíolo fuerte y lámina foliar que ofrece menor oposición al viento. Presentó el mismo patrón isoenzimático al ecotipo anterior.

4] Ecotipo 'Alto Pacífico 3'. A este ecotipo pertenecen las poblaciones que se distribuyen en el estado

de Guerrero y sus límites con Oaxaca. Las características morfológicas de sus frutos, así como las germinativas y el patrón isoenzimático fueron similares a las del ecotipo anterior, sin embargo sus hojas presentan pecíolo corto y delgado, lámina foliar larga con raquis proximal largo y raquis distal corto, folíolos gruesos en baja densidad, con área foliar media. La estructura de la hoja sugiere que el pecíolo presenta menor fortaleza y la lámina foliar que ofrece alta oposición al viento en relación al ecotipo 'Alto Pacífico 2'.

5] El ecotipo 'Enano Malayo', está caracterizado por frutos pequeños, redondos, con alto porcentaje de endocarpo y alto contenido de endospermo sólido, niveles bajos de variación en el fruto, germinación precoz y homogénea y alta tasa de emisión foliar; hojas pequeñas, con pecíolo largo y lámina foliar corta, bajo número de folíolos, con densidad media y área foliar pequeña. Resultaron monomórficos para los tres loci: PER (alelo rápido), ENP (alelo lento) y G6PD (alelo rápido). La distribución geográfica de los cinco ecotipos se presenta en la figura 5.

Las poblaciones de cocoteros enanos fueron importados a México hacia 1940, para iniciar programas de mejoramiento genético. La primera introducción aparentemente procede de Santa Lucía o Jamaica a Colima, vía Miami-Veracruz (Smith, 1970). Posteriormente, fueron introducidos de Costa de Marfil (África occidental) en 1977 y establecidos en un campo experimental en la Costa Chica del estado de Guerrero; en ese año también fueron introducidos cocoteros enanos de Belice (originalmente procedentes de Jamaica), los cuales fueron establecidos en los estados de Tabasco o Quintana Roo. Todas las poblaciones del ecotipo enano originalmente proceden de Malasia. Otras variedades de cocoteros enanos cuyo ancestro es diferente, como el "Niu leka" de Fidji y Samoa, no se encontraron en México.

El estudio morfo-fisiológico indicó, además, una diferenciación entre poblaciones en cuanto a sus niveles de plasticidad fenotípica. Particularmente indicó que las poblaciones de los ecotipos 'Enano Malayo' y 'Alto Pacífico 3' presentan un nivel de plasticidad fenotípica menor al de las poblaciones de los ecotipos 'Alto Pacífico 1', 'Alto Pacífico 2' y 'Alto Atlántico' (véase Zizumbo-Villarreal, 1997).

Los estudios de isoenzimas revelaron que todas las poblaciones mexicanas de ecotipos altos resultaron polimórficas, en al menos un locus. El polimorfismo al 95% (**P**) fue de 0.43, la heterocigosidad media total esperada (**H**) de 0.15 ± 0.11 y el número de alelos en loci polimórficos promedio (**Na**) de 1.43 ± 0.3 . Las poblaciones del ecotipo 'Alto Atlántico' presentaron valores más altos (**P**=0.67; **H**= 0.33 ± 0.14 ; **Na**= 1.67 ± 0.2),

que las poblaciones del 'Alto Pacífico' (**P**=0.33, **H**= 0.11 ± 0.11 ; **Na**= 1.33 ± 0.33). El 71%, de las poblaciones polimórficas para G6PD se encontraron en equilibrio Hardy-Weinberg, el 67% para PER y el 50% para ENP, el resto mostró déficit de heterocigos. Se encontraron altos valores en los parámetros F de Wright: $F_{(it)}=0.62$, $F_{(is)}=0.40$, y $F_{(st)}=0.36$ (véase Zizumbo-Villarreal, 1997).

Los valores mayores de distancia genética se registraron entre los ecotipos 'Alto Atlántico' y 'Alto Pacífico', conformando las dos ramas primarias del

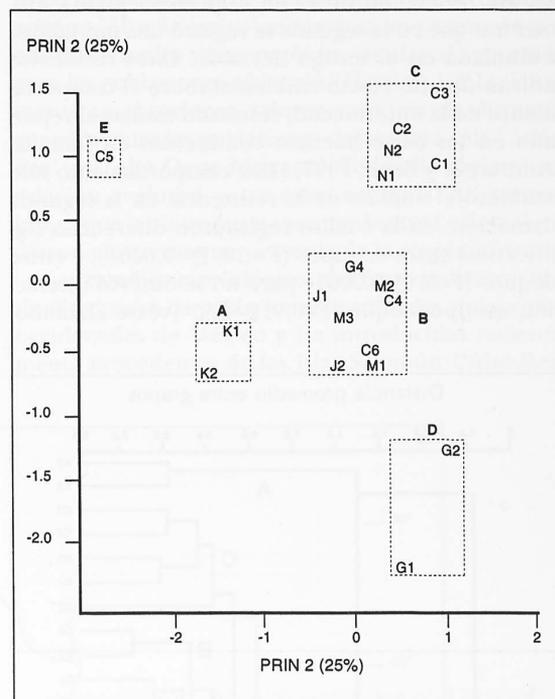


Figura 3. Primer componente principal (PRIN 1) y tercer componente principal (PRIN 3) del análisis de variación morfo-fisiológica en 18 poblaciones de cocotero en México. Análisis utilizando la matriz de los valores medios de 19 caracteres. El primer componente explica el 51% de la variación total, los caracteres que más aportan al modelo (con un coeficiente en la función mayor o igual al valor absoluto de 0.3) son: largo de la lámina, largo raquis distal, y longitud total de hoja. El segundo componente explica el 12% y los caracteres que más aportan al modelo son: número de hojas emitidas, proporción pecíolo/lámina, longitud del pecíolo y porcentaje de raquis distal. Los grupos poblacionales resultantes son: A= 'Alto Atlántico', B= 'Alto Pacífico 1', C= 'Alto Pacífico 2', D= 'Alto Pacífico 3', y E= 'Enano Malayo' (modificado de Zizumbo-Villarreal y Colunga García Marin, s.f.)

dendrograma (figura 6). Los ecotipos 'Alto Rennel', 'Alto Tahiti' y 'Enano Malayo' mostraron menor distancia genética con los ecotipos 'Alto Pacífico' que con el 'Alto Atlántico', agrupándose con ellos. Las poblaciones del noroeste de Tabasco (T2 y T4), mostraron también menor distancia genética con los ecotipos 'Alto Pacífico' que con las poblaciones del resto del área del Golfo. Las poblaciones de cocotero enano locales (C5), fueron genéticamente similares a las importadas recientemente (MYD, MRD y CRD).

En cuanto a la evaluación de resistencia de la diversidad de cocotero ante el AL, sólo se registró la muerte de un individuo en la primera plantación, mientras que en la segunda se registró una mortalidad acumulada en el testigo del 60%. Estos resultados indican un alto efecto ambiental sobre el comportamiento de la enfermedad, resultado similar al reportado en los experimentos conducidos en Jamaica (Ashburner y Been, 1997). Este comportamiento sólo permitió el análisis de la resistencia en la segunda plantación, en la cual se registraron diferencias significativas entre ecotipos ($F=10$; $P=0.0001$), y entre bloques ($F=8$; $P=0.0001$) pero no se observó interacción ecotipo-bloque ($F=0.9$; $P=0.5$) (véase Zizumbo-

Villarreal, Fernández y Cardaña, en prensa). La prueba de separación de medias indicó que no existieron diferencias significativas entre los ecotipos 'Alto Atlántico' ($57\% \pm 23\%$), y 'Alto Pacífico 3' ($32\% \pm 26\%$), mientras que los ecotipos 'Alto Pacífico 1' ($17\% \pm 19\%$), 'Alto Pacífico 2' ($12\% \pm 15\%$) y 'Enano Malayo' ($6\% \pm 7\%$) mostraron valores menores al ecotipo 'Alto Atlántico'.

Se encontraron diferencias significativas entre bloques. Así en el bloque de mayor mortalidad, las plantas testigo del ecotipo 'Alto Atlántico' presentaron una mortalidad del $79\% \pm 4\%$ y sólo el ecotipo 'Alto Pacífico 2' mostró una mortalidad significativamente menor al testigo ($23\% \pm 17\%$), mientras que el 'Alto Pacífico 1' ($38\% \pm 16\%$) y 'Alto Pacífico 3' ($56\% \pm 27\%$) no mostraron diferencias al testigo. Los resultados obtenidos después de siete años representan una subestimación cercana al 20%, si consideramos que el 100% de las plantas testigo morirán en los próximos años, como es lo esperado. Así, esperamos niveles cercanos al 28% de mortalidad en las poblaciones del ecotipo 'Alto Pacífico 2', del 46% en el 'Alto Pacífico 1' y del 67% en el 'Alto Pacífico 3' (figura 7).

Discusión

Tanto las evidencias históricas como morfo-fisiológicas e iso-enzimáticas, indicaron que la dinámica del proceso evolutivo del cocotero en el país, ha tenido influencia de manera determinante por la intervención humana, tanto por las características genéticas del germoplasma que fue introducido, como por la antigüedad, la frecuencia, el número de propágulos y su dispersión por ambas costas del país. Estas evidencias, en primer término, sugieren que las introducciones de cocotero en México involucraron germoplasma de poblaciones genéticamente diferenciadas, procedentes de diferentes regiones geográficas. En segundo término, que tales introducciones se realizaron hace cerca de 450 años y se efectuaron en varias ocasiones durante ese intervalo de tiempo. En tercer término, que las introducciones pudieron involucrar propágulos obtenidos de poblaciones con baja diversidad o involucraron un número de semillas relativamente pequeño. Finalmente, los datos sugieren que la dispersión del cocotero por el territorio nacional favoreció el contacto entre diferentes ecotipos.

El análisis de los patrones de variación morfo-fisiológica indicó que en las poblaciones distribuidas en ambas costas se presentan los dos síndromes morfo-fisiológicos descritos para la especie. Las poblaciones distribuidas en la costa del Golfo presentaron características del síndrome 'silvestre' (frutos alargados, aristas pronunciadas, alto porcentaje de mesocarpo, geminación tardía) las cuales se han propuesto que

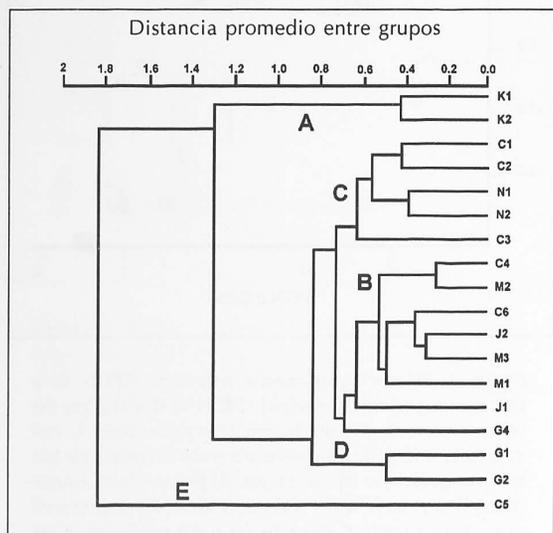


Figura 4. Dendrograma de 18 poblaciones de cocotero en México. Análisis de agrupamiento jerárquico usando la matriz de valores medios de 19 caracteres morfo-fisiológicos, por el método UPGMA (un weighted pair group). Los grupos poblacionales resultantes son: A= 'Alto Atlántico', B= 'Alto Pacífico 1', C= 'Alto Pacífico 2', D= 'Alto Pacífico 3', y E= 'Enano Malayo' (modificado de Zizumbo-Villarreal y Colunga García Marin, s.f.)

son resultado de la selección natural en donde la flo-tación constituyó el principal medio de dispersión (Harries 1978). En contraste, las poblaciones distribuidas en las costas del Pacífico presentaron características del síndrome 'domesticado' (frutos redondos, bajo porcentaje de mesocarpo en el fruto, alto contenido de agua, germinación precoz), propuestas como resultado del proceso de domesticación (Harries, 1990). Los estudios evolutivos en la especie sugieren que el proceso de diferenciación asociado a domesticación se desarrolló antes de su posible introducción a México (Harries, 1990). Esto es, que las introducciones de cocotero en ambas costas debieron involucrar propágulos de poblaciones previamente diferenciadas. Por su parte, los altos valores del estadístico $F_{(st)}$ obtenidos en el análisis de la estructura genética, sólo pueden explicarse por una alta diferenciación genética entre las poblaciones de ambas costas.

En cuanto a las costas del Pacífico, el análisis de los patrones de variación morfo-fisiológica sugiere una diferenciación ecotípica en la estructura de la planta y las hojas, relacionada con ofrecer oposición y resistencia al viento. Esta diferenciación pudo ser producto de la adaptación a diferentes condiciones ecológicas en un largo lapso de tiempo. Probablemente ocurrió en diferentes sitios geográficos en la cos-

ta occidental mexicana, ya que en ésta encontramos ecotipos diferenciados en un mismo sitio o, en diferentes sitios con condiciones ecológicas similares, encontramos diferentes ecotipos (figura 5). De tal forma, las introducciones de cocotero en esa costa debieron involucrar propágulos de poblaciones ya diferenciadas.

En cuanto a la procedencia de los diferentes ecotipos, los estudios morfológicos indicaron que existe una alta similitud entre las poblaciones de Yucatán, Campeche y noreste de Tabasco y el ecotipo 'Alto Oeste Africano', recientemente introducido de Costa de Marfil a México. También las poblaciones del ecotipo 'Alto Atlántico' mostraron un patrón de germinación tardío y heterogéneo, similar al reportado para las poblaciones africanas (Harries, 1981). Finalmente se obtuvieron valores menores de distancia genética entre las poblaciones del ecotipo 'Alto Atlántico' y el 'Alto Oeste Africano'. Todo ello sugiere una relación evolutiva entre estos ecotipos. Así mismo, indica que las introducciones por la costa oriental pudieron efectivamente provenir de la región africana.

Los estudios morfológicos del fruto indicaron alta similitud entre las poblaciones distribuidas en las costas occidentales de México y las introducidas recientemente procedentes de las Islas Salomón ('Alto Ren-

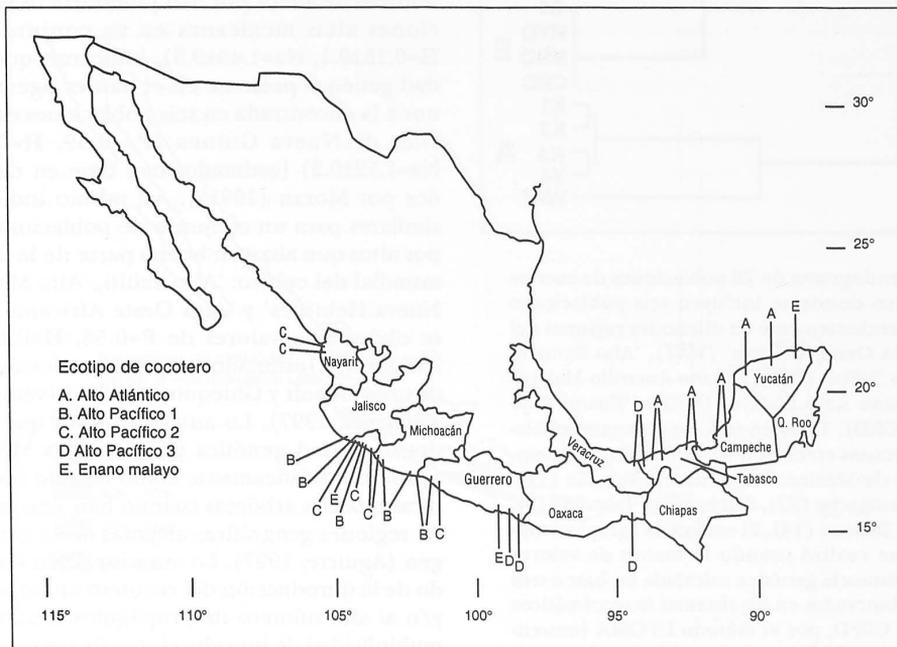


Figura 5. Distribución geográfica de cinco ecotipos de cocotero en las costas mexicanas (modificado de Zizumbo-Villarreal y Colunga García Marin, s.f.)

nell') y Tahití ('Alto Tahiti'), lo cual se vio reforzado por la menor distancia genética existente entre ellas. Esto sugiere, por una parte, que existe una mayor relación evolutiva entre estos ecotipos, y por otra, que las introducciones de cocotero por la costa occidental pudieron provenir de la región del Pacífico. La similitud morfológica del fruto entre las poblaciones

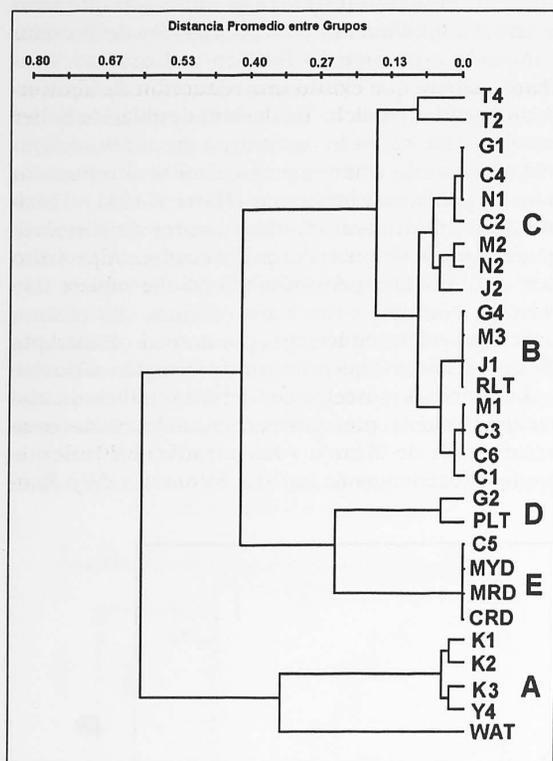


Figura 6. Dendrograma de 28 poblaciones de cocotero en México donde se incluyen seis poblaciones importadas recientemente de diferentes regiones del mundo: 'Alto Oeste Africano' (WAT), 'Alto Rennell' (RLT), 'Alto Tahiti' (PLT), 'Enano Amarillo Malayo' (MYD), 'Enano Rojo Malayo' (MRD), 'Enano Rojo Camerún' (CRD). También se incluyen cuatro poblaciones mexicanas creciendo naturalmente en la costa del Golfo de México: San Crisanto, Yucatán (Y1), Sabancuy, Campeche (K3), San Laquito, Tabasco (T2), y Dos bocas, Tabasco (T4). El análisis de agrupamiento jerárquico se realizó usando la matriz de valores medios de distancia genética calculada en base a tres genotipos observados en los sistemas iso-enzimáticos PER, ENP y G6PD, por el método UPGMA (unweighted pair group). Los grupos poblacionales resultantes son: A= 'Alto Atlántico', B= 'Alto Pacífico 1', C= 'Alto Pacífico 2', D= Alto Pacífico 3, y E= 'Enano Malayo'.

del ecotipo 'Alto Pacífico 2', distribuidas en Colima, y las poblaciones de la costa occidental de Panamá referidas en las fuentes históricas, sugiere que pudo existir una introducción al área de Colima, procedente de la costa panameña tal como lo señaló Bruman (1945, 1947).

En cuanto a la difusión del cultivo, las evidencias iso-enzimáticas indican que en las costas del Golfo de México, se estableció un proceso de infiltración genética entre poblaciones procedentes de la costa del Pacífico y las presentes en las costas del Golfo de México. Las dos poblaciones estudiadas en la porción noroeste de Tabasco mostraron menor distancia genética con las poblaciones del Pacífico que con el ecotipo 'Alto Atlántico', y además presentaron mayor diversidad genética que las poblaciones del Pacífico, indicando efectivamente tanto su introducción a la costa del Golfo, como la infiltración genética a poblaciones de esa costa. Los registros históricos, por otra parte, indican que efectivamente hubo introducciones de cocoteros procedentes del estado de Guerrero a Tabasco a principios del presente siglo.

Las evidencias obtenidas indican que en México confluyeron las dos rutas generales de dispersión del cocotero a nivel mundial y que en el país se pusieron en contacto genomas de distinto origen.

Los niveles de polimorfismo, heterocigosidad y número de alelos por loci polimórficos en las poblaciones altas mexicanas en su conjunto ($P=0.45$, $H=0.15\pm 0.1$, $N_a=1.43\pm 0.3$), indicaron que la diversidad genética presente en el país es ligeramente menor a la encontrada en seis poblaciones de diferentes Islas de Nueva Guinea ($P=0.59$, $H=0.2\pm 0.09$, y $N_a=1.72\pm 0.2$) [estimados con base en datos obtenidos por Moran (1991)]. Así mismo indican valores similares para un conjunto de poblaciones de ecotipos altos que abarcan buena parte de la distribución mundial del cultivo: 'Alto Tahití', 'Alto Malayo', 'Alto Nueva Hebrides' y 'Alto Oeste Africano', en donde se obtuvieron valores de $P=0.56$, $H=0.18\pm 0.065$, y $N_a=1.8\pm 1.5$ [estimados con base en los datos obtenidos por Benoit y Ghiequire (1984)] (véase Zizumbo-Villarreal, 1997). Lo anterior indica que los niveles de diversidad genética presentes en México no se abatieron drásticamente como ha sido observado en otras especies arbóreas cuando han sido introducidas en regiones geográficas alejadas de su centro de origen (Aguirre, 1997). Lo anterior pudo ser el resultado de la introducción del cocotero en varias ocasiones y/o al alto número de propágulos involucrados. La multiplicidad de introducciones de cocotero pudo ser motivada por gran la importancia económica del cultivo durante la primera fase del período Colonial (véase Zizumbo-Villarreal, 1993, 1996).

Los bajos niveles de diversidad genética dentro de las poblaciones de los ecotipos 'Alto Pacífico', así como los altos valores positivos de fijación, indicaron la existencia en ellas de un mayor número de individuos homocigos de los que se esperarían si hubiera apareamiento al azar. También registramos valores altos en el estadístico $F_{(is)}$, lo cual implica una alta endogamia local en las poblaciones, a pesar de que se trata de una especie predominantemente alogama. Estos bajos niveles de diversidad genética intrapoblacional pueden ser producto de introducciones con baja variación y/o introducciones con bajos números de semillas que provocaron efecto fundador. Los resultados obtenidos por Ashbuner *et al.* (1997), indican por su parte niveles relativamente bajos de diversidad genética intrapoblacional en las poblaciones altas en la región del Pacífico Sur, y por tanto sugieren que en México se registró un alto número de introducciones de cocotero conteniendo baja diversidad genética.

Se encontró mayor diversidad genética en las poblaciones del ecotipo 'Alto Atlántico' que en los ecotipos 'Alto Pacífico'. En las primeras se registraron valores dos veces mayores de polimorfismo y tres veces mayores de heterocigosidad. Estos datos sugieren o una mayor diversidad en las poblaciones de origen, o bien un mayor número de plantas introducidas y

establecidas en la costa del Golfo que evitaron una reducción en la base genética.

El ecotipo 'Alto Oeste Africano' no mostró variación genética intra-poblacional, lo cual ya había sido señalado por Benoit y Ghiequiere (1984). Los registros históricos indican que tanto las introducciones de cocotero ocurridas en las costas orientales de América como las ocurridas en costas occidentales de África, provinieron de poblaciones de Mozambique en el África del este, vía Cabo Verde, el hecho de no encontrar variación en la población 'Alto Oeste Africano', sugiere que existió una reducción de la diversidad genética en dicha población, después de haber sido introducida en la costa occidental africana.

La corta distancia genética encontrada entre los cocoteros enanos y los ecotipos 'Alto Pacífico', 'Alto Rennell' y 'Alto Tahití', indicó una relación evolutiva más cercana con ellos que con el ecotipo 'Alto Atlántico', como sugieren otros estudios genéticos (Lebrun *et al.*, 1998).

La evaluación de los ecotipos ante el AL durante siete años, indicó que el ecotipo 'Alto Atlántico' resultó altamente susceptible mientras que el ecotipo 'Enano Malayo', fue resistente, este resultado es similar al observado en Jamaica por más de 30 años de evaluación. En cuanto a los ecotipos altos del Pacífico

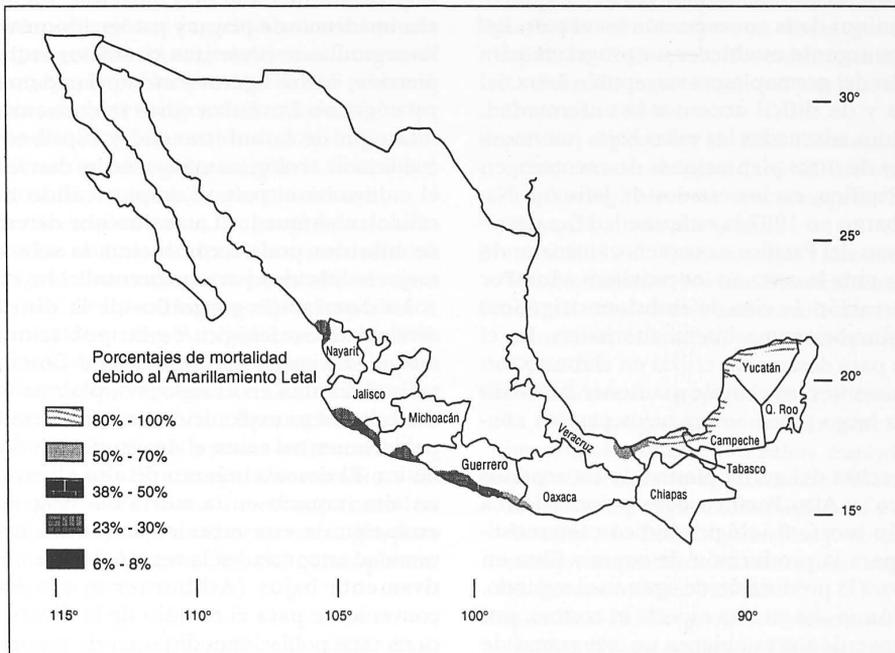


Figura 7. Mortalidad esperada debido al amarillamiento letal del cocotero en las áreas productoras de copra en México (modificado de Zizumbo-Villarreal *et al.*, en prensa).

co, se observa que el 'Alto Pacífico 3' presentó una susceptibilidad media no diferente al 'Alto Atlántico', mientras que el 'Alto Pacífico 2' presentó los mayores valores de resistencia entre los ecotipos altos, y no diferente al encontrado en el 'Enano Malayo'. Estos resultados indican que al difundirse la enfermedad, ésta afectará a las poblaciones de cocotero en el país de manera diferencial lo que estará en función de la distribución geográfica de los ecotipos y la composición poblacional de las áreas productivas (figura 7). La enfermedad se constituirá en una presión de selección de gran importancia, que influirá de manera determinante en la estructura genética de las poblaciones al cambiar las frecuencias alélicas y, por lo tanto, la evolución local del cocotero. En las poblaciones del ecotipo 'Alto Atlántico', donde se registró la mayor diversidad genética, casi el 100% de los individuos morirán, mientras que en las poblaciones distribuidas en el Pacífico, morirán entre el 30% y 70%, de tal forma que la enfermedad se comportará como un marcador genético eliminando los genotipos susceptibles.

Perspectivas

Conservación de la diversidad genética

El AL constituye el problema más grave para el cocotero en términos de la conservación en el país. Resulta entonces urgente establecer un programa para la conservación del germoplasma susceptible fuera del área afectada y de difícil acceso a la enfermedad. Podrían ser sitios adecuados los valles bajos intermontanos, aislados de otras plantaciones de cocotero, en la costa del Pacífico, en los estados de Jalisco o Nayarit. Sin embargo en 1997 la enfermedad fue detectada en las costas del Pacífico oaxaqueño, amenazando difundirse por toda la costa en los próximos años. Por ello, la conservación *in vitro* de embriones cigóticos y polen se vislumbra como buena alternativa. En el caso de polen para desarrollar cruza en el futuro con genotipos resistentes, es posible mantener la viabilidad de éste a largo plazo costos bajos para su conservación.

La conservación del germoplasma de los ecotipos 'Alto Atlántico' y Alto Pacífico 3' es prioritaria. La caracterización morfo-fisiológica indicó características notables para la producción de copra y fibra en el primero y para la producción de agua en el segundo. La conservación *in situ* en esta especie es costosa, por lo cual es conveniente establecer un programa de conservación en colaboración con productores. La posibilidad del uso, tanto de polen como de semillas, para programas de mejoramiento y selección para

replantación, puede convertirse en un incentivo económico adicional para los productores involucrados.

Mejoramiento genético.

Históricamente, el mejoramiento genético en esta especie ha estado centrado en la generación de híbridos Enano X Alto. Con éstos, se han logrado incrementar significativamente los rendimientos aprovechando la habilidad combinatoria entre estas dos variedades diferenciadas. Utilizando progenitores femeninos enanos resistentes a la enfermedad y masculinos medianamente resistentes, se ha logrado obtener plantas que han permitido revertir los efectos del Amarillamiento Letal en países como Jamaica (Been 1995).

El ecotipo 'Alto Pacífico 2' mostró niveles mayores de resistencia. Por lo tanto, es conveniente seleccionar individuos de poblaciones de este ecotipo para la formación de híbridos con mayores niveles de resistencia. La existencia de otros dos grupos poblacionales diferenciados fenotípicamente posibilita la formación de varios tipos de híbridos que pueden ser evaluados en cuanto a resistencia, productividad y adaptación a diferentes condiciones ecológicas. Sería conveniente realizar estas evaluaciones en las costas de los estados de Tabasco y Yucatán, en las primeras se presenta una alta precipitación, suelos pesados y alta incidencia de plagas y patógenos, mientras que en las segundas se presentan condiciones de baja precipitación, suelos ligeros y menor incidencia de plagas y patógenos. En ambos sitios se encuentran focos de infección de la enfermedad y representan las dos condiciones ecológicas más generales donde se desarrolla el cultivo en el país: el trópico cálido húmedo y el cálido sub-húmedo. La evaluación de este conjunto de híbridos podría conducir a la selección de los mejores híbridos para cada condición ecológica.

La descripción geográfica de la distribución y la diversidad morfológica de las poblaciones de cocotero en las costas occidentales de Costa Rica, Panamá y Colombia en el siglo XVI, plantea la necesidad de realizar una exploración y colecta detallada en esas poblaciones, así como el de estudiar su diversidad genética. El descubrimiento de alta diversidad tendría un alto impacto en la teoría del origen, difusión y evolución de esta especie, ya que los niveles de diversidad encontrados la región del Pacífico son relativamente bajos (Ashburner *et al.*, 1997). Sería conveniente para el estudio de la diversidad genética en estas poblaciones disponer de un mayor número de sistemas iso-enzimáticos polimórficos, así como utilizar otros marcadores moleculares tales como RAPD's (ADN polimórfico amplificado al azar), RFLP's (po-

limorfismo en fragmentos de longitud variable del ADN) o AFLP's (Amplificación de fragmentos de longitud variable del ADN).

La búsqueda de correlación entre caracteres morfológicos, fisiológicos y genéticos con la resistencia y la productividad, podría conducir al descubrimiento de marcadores genéticos para el desarrollo de programas de mejoramiento y conservación en el cocotero. Estos marcadores serían particularmente relevantes, debido a que es una especie de ciclo de vida largo, y a la enorme dificultad para realizar las evaluaciones de resistencia en el campo, ante la imposibilidad de aislar y transmitir el patógeno artificialmente. La utilización de marcadores genéticos de variedad, resistencia y productividad, podría permitir eventualmente la selección de plantas resistentes élite en lapsos de tiempo substancialmente más cortos. El desarrollo de protocolos biotecnológicos de propagación clonal, por otra parte, podrá permitir la propagación masiva de estas plantas. Al conjugar las dos vías en el mejoramiento: la agronómica y la biotecnológica, se podrían incrementar substancialmente los rendimientos del cultivo y acortar los tiempos de la propagación, y con ello ayudar a revertir el impacto de la enfermedad (Oropeza-Salin *et al.*, 1996).

Incremento de diversidad

A la fecha, las poblaciones importadas no han sido utilizadas en programas de mejoramiento. Los resultados indicaron que la población 'Alto Tahití' presentó valores mayores de heterocigosidad en relación a los ecotipos 'Alto Pacífico', lo cual indica la importancia de su utilización para incrementar la diversidad genética dentro de las poblaciones mexicanas.

Es importante implementar un programa de cruza utilizando los cuatro ecotipos altos encontrados en el país, dirigido a incrementar la heterosis, así como la incorporación de los otros genotipos importados en los programas de cruza. Adicionalmente también sería conveniente desarrollar un programa de importación de polen de las regiones de Centro América, Nueva Guinea y Filipinas, a fin de ampliar la base genética disponible en el país y poder enfrentar mejor nuevas enfermedades. El manejo, intercambio y almacenamiento de polen, tanto a mediano como largo plazo, se vislumbra como una buena estrategia, para el mejoramiento y la conservación del germoplasma disponible en el país.

Agradecimientos

A los cultivadores mexicanos de coco, principalmente a los de Unidad de Producción Coprera Número

1 del Ejido San Crisanto, Sinanché Yucatán. A los Drs. Patricia Colunga G-M, Daniel Piñero, Hugh Harries, Roger Ashburner, Carlos Oropeza, Rolando Cardaña y Efraím Hernández X.^(*) por su asesoría. A José Arellano, José Lira, Oswaldo Pech, Miguel Fernández y Nelson Torres por su apoyo en el trabajo de campo. El estudio ha contado con financiamientos parciales de CONAFRUT, CONACyT (O598-N9108), (Cátedras patrimoniales), Gobierno del Estado de Yucatán, Fundación Yucatán Produce, y CONACyT/SISIERRA.

Literatura citada

- Aguirre P. E. 1997. Análisis comparativo de la estructura genética de poblaciones nativas de Perú e introducidas a México y España de *Schinus mole* L. (Anacardiaceae). Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Ashburner R., Thompson W. y Halloran G. 1997. RAPD analysis of South Pacific coconut palm populations. *Crop Science* 37:992-997.
- Ashburner y Been B. 1997. Characterization of resistance to Lethal Yellowing disease in *Cocos nucifera* L. and implications for the genetic improvement of this species in the Caribbean region. En: Eden-Green S. y Ofori F. (eds). International Workshop on Lethal Yellowing-like diseases of coconut, Elmina, Ghana. Chathan, U.K. Natural Resources Institute. 173-183.
- Been B. 1995. Production and advantages of coconut hybrids. En: C. Oropeza, Howard F. y Ashburner R. (eds). Lethal yellowing: research and practical aspects. Kluwer, Dordrech. 187-194.
- Benoit H. y Ghiequiere M. 1984. Electrophorese, compte-rendu cocotier. Repport Interne. Laborarytoire d'electrophorése. Mesures biochimiques, IRHO- CIRAD. Montpellier. (no publicado).
- Bruman H. 1945. Early coconut culture in Western of Mexico. *Hispanic American Historical Review* 25:301-314.
- Bruman H. 1947. Notes and comment a further note on coconuts in Colima. *Hispanic American Historical Review* 27:212-223.
- Cardaña-López R., Oropeza-Salin C. y Zizumbo-Villarreal D. 1998. Leaf proteins as markers useful in the genetic improvement of coconuts palms. *Euphytica* 102:81-86
- Colunga-GarcíaMarín P. y Zizumbo-Villarreal. D. 1993. Evolución bajo agricultura tradicional y desarrollo sustentable. En: Leff E. y Carabias J. (coord.) Cultura y manejo sustentable de los recursos naturales. Vol 1. CIIH-M. Porrua. México. 123-163.
- Harries H. 1978. The evolution, dissemination and classification of *Cocos nucifera* L. *The Botanical Review* 44: 265-319.
- Harries H. 1981. Germination and taxonomy of the coconut. *Annals of Botany* 48:873-883

- Harries H. 1990. Malesian origin for domestic *Cocos nucifera* L. En: Baas P. et al. The plant diversity of Malesia. Kluwer, Dordrech. 351-357.
- Harries H. 1995. Coconut. En Smart J. y Simmonds D.W. (eds). Evolution of crop plants. Second Edition. Logman Scientific & Technical. London. 351-357.
- Hendrick P. 1983. *Genetics of populations*. Science Books Int., Boston.
- Lebrun P., N'cho P.Y., Seguin M., Grivert L y Baudoin L. (1998). Genetic diversity in coconut (*Cocos nucifera* L.) revealed by restriction fragment length polymorphism (RFLP) markers. *Euphytica* 101:103-108
- Moran G. 1991. Report of isozyme research of coconuts. CSIRO. Div. of forest research Camberra. School of Botany. Univ. Melbourne. Australia. (no publicado)
- Nei M. 1977. F statistics and analysis of gene diversity in subdivides populations *Annals of Human Genetics* 41:225-233.
- Oropeza-Salin C, Cardeña-López R, Zizumbo-Villarreal D, Chan J. L. y Ashburner R. 1996. En: Biotecnología aplicada en la producción de plantas de cocotero. IX Reunión Científico-técnica forestal y agropecuaria Tabasco 96. Publicación especial No. 6. Gobierno del Estado de Tabasco. Villahermosa. 163-168.
- Oropeza-Salin C. y Zizumbo-Villarreal D. 1997. History of Lethal Yellowing in Mexico. En: Eden-Green S. y Ofori F. (eds). International Workshop on Lethal Yellowing-like diseases of coconut, Elmina, Ghana. Chathan, U.K. Natural Resources Institute. 69-76.
- Punchihewa P. 1995. Coconut product diversification. En: C. Oropeza, Howard F. y Ashburner R. (eds). Lethal yellowing: research and practical aspects. Kluwer, Dordrech. 229-247.
- Robert-Díaz M. y Zizumbo Villarreal D. (comp). 1990. *La problemática del amarillamiento letal del cocotero en México*. CICY. Mérida, México.
- Sauer J. 1994. Historical geography of crop plants. CRC Press. Boca Ratón.
- Smith R. W. 1970. Mexico. En: FAO. Yearly progress report on coconut breeding. FAO, Rome. 20-21.
- Wright S. 1978. *Evolution and genetics of populations*, Vol. 4: Variability within and among natural populations. University Chicago Press, Chicago.
- Zizumbo-Villarreal D. 1986. El manejo de alta diversidad de plantas cultivadas: estrategia central de la agricultura mesoamericana. *Boletín de la Escuela de Ciencias Antropológicas de la Universidad de Yucatán*. 14:3-34.
- Zizumbo-Villarreal D. 1993. El cultivo del cocotero en el occidente de México, siglos XVI-XVIII. En: De la Fuente, et al., (coords). Agricultura y agronomía en México: 500 años. Universidad Autónoma Chapingo, México. pp 257-280.
- Zizumbo-Villarreal D. 1996. History of coconut (*Cocos nucifera* L.) in Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* 43:505-515.
- Zizumbo-Villarreal D. 1997. El cocotero en México: Historia, variación morfo-fisiológica y diversidad genética. Tesis doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Zizumbo-Villarreal D., Hernández-Roque F. y Harries H. 1993. Coconut varieties in Mexico. *Economic Botany* 47:65-78.
- Zizumbo-Villarreal D. y Quero H. J. 1998. Re-evaluation of early observations on coconut in the new world. *Economic Botany* 52:68-77.
- Zizumbo-Villarreal D. y Piñero D. 1998. Patterns of morphological variation and diversity in *Cocos nucifera* L. in Mexico (Arecaceae). *American Journal of Botany* 85 (6):855-865.
- Zizumbo-Villarreal D., Fernández-Barrera M. y Cardeña-López R. (en prensa). Lethal yellowing resistance in coconut germoplasm from Mexico. En Oropeza-Salin, et al. (eds). Recently Advances in Coconut Biotechnology. Kluwer, Dordrech.
- Zizumbo-Villarreal D. y Arellano-Morín J. (s.f.). Germination patterns in coconut populations (*Cocos nucifera* L.) in Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution*.
- Zizumbo-Villarreal D. y Colunga-GarcíaMarín P. (s.f.). Morpho-physiological variation and phenotypic plasticity in Mexican populations of *Cocos nucifera* (Arecaceae) *American Journal of Botany*.