

251037



**EL COCOTERO EN MEXICO:
HISTORIA, VARIACIÓN MORFOFISIOLÓGICA
Y DIVERSIDAD GENÉTICA.**

DANIEL ZIZUMBO VILLARREAL

**TESIS PRESENTADA PARA OBTENER EL GRADO DE DOCTOR EN
ECOLOGÍA.**



**Instituto
de
Ecología
U N A M**

**INSTITUTO DE ECOLOGÍA-UACPyP/CCH
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

MÉXICO, D.F. 1997



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

A mis padres:
Daniel y Graciela,
ejemplo de perseverancia .

A la compañera de mi vida:
Silvia Patricia,
por su amor y valentía

A mis hijos:
Daniel,
Eduardo y
Jerónimo
por su paciencia y alegría

A la memoria del Dr. Efraím Hernández-Xolocotzi.

CONTENIDO

CAPITULO 1. Introducción.

CAPITULO 2. Variación y recursos genéticos del cocotero en el mundo.

"Zizumbo V., D, d J. Arellano-Morin. 1995. Coconut variation and genetic resources. Pages 123-138
in: C. Oropezo et al (eds). Lethal yellowing: research and practical aspects. Kluwer, Dordrech".

CAPITULO 3. Historia del cocotero (Cocos nucifera L.) en México: 1539-1810.

"Zizumbo V.D. 1996. History of coconut (Cocos nucifera L.) in Mexico. 1539-1810. Genetic
Resources and Crop Evolution 43: 505-515".

CAPITULO 4. Re-evaluación de las observaciones tempranas del cocotero en el Nuevo Mundo.

"Zizumbo V., D. and H. J. Quero. Re-evaluation of early observations on coconut in the New World.
Economic Botany (Submitted)".

CAPITULO 5. Variedades de cocotero en México.

"Zizumbo V, D., F. Hernandez-Roque and H.C. Harries. 1993. Coconut varieties in Mexico.
Economic Botany 47:65-78."

CAPITULO 6. Patrones de variación morfológica y diversidad de (Cocos nucifera L.) en México.

"Zizumbo V., D and D. Piñero. Pattern of Morphological variation and diversity of
Cocos nucifera L. in Mexico. American Journal of Botany (in press)".

CAPITULO 7. Patrones de germinación en poblaciones de cocotero (Cocos nucifera L.) en México.

CAPITULO 8. Patrones de variación morfo-fisiológica y plasticidad fenotípica en poblaciones de cocotero (Cocos nucifera L.) en México.

CAPITULO 9. Diversidad y relaciones filogenéticas en Cocos nucifera L. en México.

CAPITULO 10. Discusión General

AGRADECIMIENTOS

RESUMEN

ABSTRACT

**CAPITULO 1.
INTRODUCCION**

INTRODUCCIÓN

México es uno de los tres centros primarios de origen de agricultura y plantas cultivadas del mundo (Vavilov, 1926), en donde se desarrolló una de las diversidades más grandes de plantas domesticadas de gran trascendencia mundial (Harlan 1975). A México arribaron multitud de plantas cultivadas que fueron introducidas de sus diferentes centros de origen. Las condiciones ecológicas, culturales y sociales en el país favorecieron la incorporación de un alto número de plantas originadas en otros centros de agricultura, a los sistemas de cultivo ya establecidos en Mesoamérica, como el haba (Vicia faba L.) el frijol rastrero (Vigna unguiculata L.), la lenteja de árbol (Cajanus cajan (L.) Millsp.), y el garbanzo (Cicer arietinum L.), que fueron introducidos en el sistema de milpa, así como especies perennes como los plátanos (Musa spp.), los cítricos (Citrus spp.), el cocotero (Cocos nucifera L.), las manzanas (Malus spp.), las peras (Pyrus spp), las ciruelas y duraznos (Prunus spp.), que fueron introducidos en los solares y las huertas. El proceso de introducción y asimilación fue favorecido por los propios agricultores, cuya agricultura estaba basada en buena parte en la selección y el manejo de un alto número de especies (Zizumbo 1986).

El número de introducciones, la cantidad de individuos involucrados, las características reproductivas de la especie, la magnitud de las poblaciones iniciales establecidas, son algunos factores que determinaron la dinámica evolutiva inicial de las especies que fueron introducidas a México.

El establecimiento de nuevas poblaciones con pocos individuos de especies autógamas, conteniendo una

pequeña fracción de la variabilidad de las poblaciones parentales pudo determinar baja variabilidad en las nuevas poblaciones y el cambio en la frecuencia genotípica como producto de deriva génica (Ladizinski 1984). El proceso pudo cambiar la distribución de la variación genética a través de un decremento en la diversidad intrapoblacional (pérdida de heterocigocidad y eventual fijación de alelos), y el incremento de la diferenciación entre poblaciones (Ellstrand y Elan 1993).

Introducciones antiguas y continuas, procedentes de áreas geográficas distintas, el establecimiento de altos números de individuos, de plantas alogamas y su cultivo dentro de sistemas agrícolas tradicionales pudo restablecer el flujo genético entre variantes que por un largo período de tiempo evolucionaron bajo diferentes presiones selectivas ambientales y diferentes presiones antropocéntricas de consumo y manejo agrícola, lo cual a su vez pudo generar una área secundaria de diversidad.

Una amplia gama de especies vegetales cultivadas fueron introducidas durante la época Colonial española. Las características de las poblaciones de donde se obtuvieron los propágulos, la cantidad de propágulos introducidos, la biología reproductiva de las especies, la magnitud de las poblaciones establecidas en el país y su importancia económica, fueron factores que determinaron la diversidad genética que observamos hoy en día de estas plantas.

Las fuentes históricas indican introducciones América, procedentes de sus centros de origen, tanto de plantas anuales como perennes, a través de semillas u otros propágulos. Algunas primero fueron establecidas en las costas del Mediterráneo o en las Islas de África occidental, durando varios siglos su proceso de dispersión hacia

América. Para otras plantas su introducción fue prácticamente simultánea a su introducción a las costas occidentales de África en el siglo dieciséis, cuando los europeos colonizaron este continente. La introducción temprana de plantas a México fue promovida por Hernán Cortés tanto de España como de las Islas caribeñas habitadas por los europeos: Isla La Española (actualmente la República Dominicana y Haití), Jamaica y Cuba. A raíz de la prohibición en 1524 de la salida de ganado y plantas de esas islas hacia Nueva España, para obligar la compra de víveres en ellas, Cortés envió e instruyó expediciones hacia las islas del Pacífico para: (1) ubicar las Islas con mayor cantidad de especies y drogas, (2) ubicar donde había más comercio con las mismas, (3) indagar las prácticas que los naturales tenían para cultivar dichas especies, (4) enviar en los navíos plantas dentro de recipientes, con raíces y tierra u otra forma que asegurara su sobrevivencia, (5) dar ordenes y asignar a algunos tripulantes que les dieran cuidado durante el viaje, (6) enviar naturales que supieran dar cuidado de las plantas y cultivarlas, y (7) enviar relación precisa y detallada sobre el cuidado de dichas plantas y la forma de su cultivo (Cortés 1527).

En México se establecieron dos rutas generales de introducción temprana de plantas cultivadas: una ruta indirecta y otra directa. A las costas del Golfo arribaron plantas por la ruta indirecta. Primero del centro de origen a Europa, o a Mozambique en África de allí a las Islas Canarias, o a las Islas de Cabo Verde, posteriormente a la Isla de La Española, Jamaica o Cuba, para finalmente llegar a los Puertos de Campeche y Veracruz, de donde se difundieron hacia el interior del país. A las costas occidentales arribaron directamente de sus centros de origen, al retomar los navíos de los viajes,

exploratorios primero y comerciales después, procedentes de Filipinas, China y Japón. En la costa occidental se conformó un área de contacto entre variantes que procedieron de las dos rutas, las cuales estuvieron largos periodos de tiempo sujetas a diferentes presiones selectivas y de manejo.

El presente estudio se enmarca dentro de la disciplina científica conocida como etnobotánica, la cual tiene como objetivo central comprender las relaciones causa-efecto entre el humano y las plantas de las cuales obtiene diversos satisfactores, a través de la recolección o el cultivo. El humano, a través de selección, dispersión y manejo agrícola, ha modificado la distribución geográfica y la diversidad genética de las plantas que cultiva, convirtiéndose en un factor evolutivo importante para ellas (Hernández 1970). La domesticación y el cultivo de las plantas, por su parte, han modificado las condiciones sociales, culturales y económicas del humano, influenciado su evolución.

✓ Desde la perspectiva biológica, la etnobotánica indaga sobre cómo el humano ha influenciado la evolución de las plantas, así como los cambios ecológicos que realiza al medio donde se desarrollan, a fin de que los individuos, las poblaciones y las comunidades vegetales bajo cultivo sobrevivan, dejen descendencia y produzcan satisfactores (Colunga y Zizumbo 1993).

ANTECEDENTES

70x
Cocos nucifera L., es la única especie del género Cocos. El género ha sido agrupado en la subtribu Butiinae, tribu Cocoeae, de la subfamilia Arecoideae (Uhl y Dransfield 1987). Es una especie monoica, en la cual se han descrito cuatro patrones de entrecruzamiento: alogamia estricta en

Pan
 poblaciones de cocotero alto distribuidas en África y la India, alogamia mixta en poblaciones de la regiones del Pacífico, alogamia mixta con autogamia indirecta en poblaciones del Sureste de Asia y Malasia, y autogamia en algunas poblaciones de cocoteranos enanos (Rogon 1976).

El cocotero es polinizado principalmente y en más del 90% de las veces por insectos: Hymenopteros y Coleopteros. También ha sido reportada su polinización por el viento, pero en un menor grado (Ashburner 1995).

Origen
 El cocotero es una especie originaria de la región Indo-Pacífica, cultivada en toda la región tropical del mundo (Uhl y Dransfield 1987). No es originario de México, sino que fue introducida durante la época Colonial española. Es utilizado de forma industrial, principalmente para la extracción de aceite, el cual posee un elevado contenido de ácido laurico (48%), de gran demanda para la producción de jabones de alta calidad. Una alta proporción de su aceite es empleada en la industria oleoquímica en la fabricación de surfactantes y espumas estabilizadoras para detergentes, jabones, cosméticos, inhibidores de corrosión, emulsificantes y plastificantes en productos de PVC. 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 para la elaboración de productos lácteos simulados. Adicionalmente otras partes de la planta son utilizadas industrialmente para la obtención de azúcar, alcohol, carbón activado, fibra, madera y combustible (Punchihewa 1995).

El cocotero llegó a ser la especie oleaginosa más importante en el país a mediados del presente siglo. Actualmente es cultivada en ambas costas en una extensión

aproximada de 200,000 hectáreas, siendo México el primer productor de copra en América, con alrededor de 160,000 ton. por año. De su cultivo viven más de 60,000 familias campesinas directamente (Robert y Zizumbo 1990).

Actualmente el cocotero está siendo afectado por una enfermedad epidémica devastadora denominada Amarillamiento Letal (AL), provocada por un fitoplasma y transmitido por al menos un homoptero de la familia Cixiidae: Myndus crudus Van Duzee. El poder destructivo de esta enfermedad radica en su virulencia y en que no puede ser controlada químicamente. La forma más eficiente de combatir a esta enfermedad es con la sustitución de las poblaciones susceptibles con plantas resistentes, producto de largos programas de mejoramiento (Been 1995).

La evaluación de los niveles de resistencia al A.L. realizada en Jamaica en numerosas poblaciones de cocotero con diferente procedencia, indicó la existencia de resistencia en algunas de ellas. La evaluación de híbridos producto de cruces con progenitores con diferente comportamiento a la enfermedad, indicó alta heredabilidad de este carácter y su naturaleza poligénica (Ashburner y Been 1997).

La búsqueda de genotipos resistentes es considerada de primordial importancia para desarrollar programas de mejoramiento y conservación de este cultivo. La enfermedad posiblemente originada en el Caribe, se calcula que matará a cerca de dos terceras partes de los árboles a nivel mundial, si la enfermedad continúa dispersándose (Hamies 1978; 1995).

La enfermedad fue confirmada en México en 1982 en Can Cún e Isla Mujeres

en el estado de Quintana Roo. Se ha esparcido 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, matando cientos de miles de árboles y afectando irreversiblemente la actividad coprera (Oropeza y Zizumbo 1997). Por lo tanto esta enfermedad es considerada una emergencia fitosanitaria tanto en México como en la región de Centroamérica. Su inminente dispersión por las costas del Golfo de México, Caribe y su eventual paso a las costas del Pacífico, pone en riesgo la fuente de empleo y sustento de decenas de miles de familias que viven de este cultivo en la región. Además de la gravedad que significa esta enfermedad, el cultivo presenta otro problema serio como lo es la baja productividad en las plantaciones, debido a que más del 90% de éstas, están conformadas por plantas seniles con baja productividad.

Una posible solución a esta problemática se vislumbra en la generación y manejo de plantas resistentes a la enfermedad, con alta productividad. A través de ello se podrían incrementar los ingresos de los productores, insertivándolos para sustituir las actuales plantaciones. Así mismo, en el futuro inmediato, es necesario instrumentar prácticas de conservación del germoplasma que aseguren la actividad agrícola a largo plazo, ante la presencia de nuevas enfermedades.

→ Ante la problemática generada por la enfermedad, la presente tesis se realizó con el objetivo de aportar conocimientos básicos sobre la variación morfológica, fisiológica y genética de Cocos nucifera L. presente en México, así como el conocer los factores involucrados que han determinado las características y la magnitud de tal variación.

Conocimiento importante para implementar estrategias de conservación y mejoramiento genético en el cultivo.

Esta investigación forma parte de los esfuerzos que el Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY) realiza a fin de definir estrategias que permitan combatir al Amarillamiento Letal. La investigación se ubica dentro de la línea de investigación que sobre "Diversidad y evolución de recursos fitogenéticos", que realiza la Unidad de Recursos Naturales y cuyo objetivo general es realizar investigación básica que genere información necesaria para la conservación y el aprovechamiento del germoplasma de especies útiles al hombre.

OBJETIVOS

1. Aportar evidencias sobre la procedencia, antigüedad, distribución geográfica y las características iniciales de las plantaciones de cocotero en México, así como en tomo a su proceso de difusión.
2. Describir la variación morfológica, fisiológica y genética actual de este cultivo y analizar los posibles factores que la determinaron.
3. Aportar información básica para una estrategia de conservación y mejoramiento del germoplasma disponible, ante la presencia del Amarillamiento Letal.

HIPÓTESIS

1. En México existen grupos poblacionales de cocotero genéticamente diferenciados.
2. La diversidad genética del cocotero en México puede ser alta, debido a diferentes introducciones antiguas, por ser una especie principalmente alogama y porque pudo

haberse favorecido el entrecruzamiento de diferentes ecotipos.

METODOLOGÍA

Se siguió una metodología que en lo general abarcó el análisis de información reciente sobre el cocotero y la recopilación de cuatro tipos de evidencias: (1) etnohistórica y etnobotánica, (2) morfológica in situ, (3) morfofisiológica ex situ, y (4) isoenzimática.

El análisis de las evidencias etnohistóricas y etnobotánicas se centró en la búsqueda de factores que determinaron la diversidad presente en el país. El análisis de las evidencias morfológicas y fisiológicas en estimar las discontinuidades en el patrón de variación, en conocer si la diferenciación entre los grupos poblacionales tiene una base genética. El análisis isoenzimático se centró en estimar la variación genética y su distribución en las poblaciones.

Las preguntas que guiaron la investigación en cada paso metodológico fueron:

I. ANTECEDENTES (Capítulo 2).

Variación y recursos genéticos del cocotero a nivel mundial.

- ¿En donde se originó el cocotero y cuál fue su distribución natural?
- ¿Cómo, cuándo y dónde pudo haberse domesticado?
- ¿Que papel jugó el hombre en la distribución actual del cocotero?
- ¿Qué diversidad se conoce actualmente y cuánta está representada en colecciones?

II. EVIDENCIA ETNOHISTORICA Y ETNOBOTANICA (Capítulos 3 y 4).

(a). Historia del cocotero en México: 1539-1810.

- ¿Cuándo y donde se llevaron a cabo las primeras introducciones a México?
- ¿Cuál fue la diversidad que se reportó?
- ¿Cuál fue la distribución original del cultivo en el país y su importancia económica y social?

(b). Re-evaluación de las observaciones tempranas del cocotero en América.

- ¿Que diversidad pudo estar presente en las poblaciones de la costa occidental de Panamá?
- ¿Como pudo arribar el cocotero a América antes de la llegada de los europeos?

III. EVIDENCIA MORFOLOGICA IN SITU (Capítulos 5 y 6).

(a). Variedades de cocotero en México.

- ¿ Cuales son las principales áreas actuales de cultivo en México?
- ¿ Cuales son los sitios más adecuados para la colecta de germoplasma?
- ¿Que características morfológicas presentan las poblaciones?

(b). Patrones de variación morfológica.

- ¿ Existen discontinuidades en el patrón de variación morfológica de las poblaciones presentes en el país?
- ¿Que nivel de similitud existe entre las poblaciones mexicanas y aquellas de sitios geográficos de donde pudo haber sido introducido el cocotero en el pasado?

IV. EVIDENCIA MORFOFISOLÓGICA EX SITU (Capítulos 7 y 8).

(a). Patrones de germinación.

(b). Patrones de variación morfofisiológica y plasticidad fenotípica.

- ¿ Existen discontinuidades en el patrón de germinación y variación morfofisiológica de las poblaciones presentes en el país?
- ¿Las discontinuidades observadas en los patrones son similares a las observadas in situ mediante caracteres morfológicos de fruto?

V. EVIDENCIA ISOENZIMÁTICA (Capítulo 9).

Diversidad y relaciones filogenéticas.

- ¿Cuáles son los niveles de diversidad genética presente en el país?
- ¿ Como está distribuida la variación genética dentro y entre las poblaciones?
- ¿Cuál es la distancia genética entre las poblaciones mexicanas y entre éstas y las importadas?
- ¿Cuál es la relación entre los resultados obtenidos con la evidencia isoenzimática con los logrados por las evidencias morfológicas y fisiológicas in situ y ex situ?
- ¿Cual es la relación entre los resultados obtenidos y los antecedentes etnohistóricos y etnobotánicos del cultivo?

BIBLIOGRAFÍA

- Ashburner, R.** 1995. Reproductive biology of coconut palm. Pages 187-194. in: C. Oropeza et al. (eds.), Lethal Yellowing: Research and practical aspects. Kluwer, Dordresh.
- Ashburner, R. and B.O. Been.** 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. in: S. Eden-Green (ed). Lethal Yellowing-like diseases of coconut. NRI-CAB, Chatham, Matine, U.K. (in press).
- Been, B.O.** 1995. Production and advantages of coconut hybrids. Pages 187-194. in: C. Oropeza et al. (eds.), Lethal Yellowing: Research and practical aspects. Kluwer, Dordresh.
- Colunga-GarcíaMarín, P. y D. Zizumbo V.** 1993. Evolución bajo agricultura tradicional y desarrollo sustentable. Pags. 123-163. en: E. Leff y J. Carabias (coord.). Cultura y manejo sustentable de los recursos naturales. Vol 1. CIIH-M. Pomua. México.
- Cortés, H.** 1527. Cartas de relación y otros documentos. Pomua. México (1948).
- Ellstrand, N.C and D. R, Elam.** 1993. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. Annual Review Ecology and Systematic 24:217-243.
- Harlan, J. R.** 1975. Crops and man. Crop Science society of America. Madison, WI.
- Harries, H.C.** 1978. The evolution, dissemination and classification of Cocos nucifera L. Botanical Review 44:265-319.
- Harries, H.C.** 1995. Coconut. Pages 351-357. in: J. Smart and D.W. Simmonds. Evolution of crop plants. Second Edition. Logman Scientific & Technical. London.
- Hernández X., E.** 1970. Exploración etnobotánica y su metodología. Colegio de Postgraduados. ENA. Chapíngo, México.
- Ldizinsky, G.** 1984. Founder effect in crop plant evolution. Economic Botany 39(2): 191-199.

Oropeza, C. y D. Zizumbo V. 1997. History of Lethal Yellowing in Mexico. *in*: S. Eden-Green (ed). Lethal Yellowing-like diseases of coconut. NRI-CAB, Chatham, Matine, U.K. (en prensa).

Punchihewa, P.G. 1995. Coconut product diversification. Pages 229-247. *in*: C. Oropeza *et al.* (eds.), Lethal Yellowing: Research and practical aspects. Kluwer, Dordresh.

Robert, M.L., y D. Zizumbo (comp) .1990. La problemática del amarillamiento letal en México. CICY. Mérida, Yucatán México.

Rogon, F. 1976. Biologie florale du cocotier durée et succession des phases males et femelles chez divers types de cocotiers. *Oleagineux* 31:13-18.

Uhl, N. W. y J. Dransfield. 1987. *Genera Palmarum*. Allen Press. Lawrence.

Vavilov, N. 1926. Studies on origins of cultivated plants. *Bulletin of applied botany, genetics and plant breeding* 16:139-248.

Zizumbo-Villarreal, D. 1986. El manejo de alta diversidad de plantas cultivadas: estrategia central de la agricultura mesoamericana. *Bol. ECAUDY* 14(81): 3-34.

CAPITULO 2.
VARIACIÓN Y RECURSOS GENÉTICOS DEL COCOTERO EN EL MUNDO.

Coconut variation and genetic resources

DANIEL ZIZUMBO and JOSÉ ARELLANO

Centro de Investigación Científica de Yucatán, Apartado Postal 87, Cordemex, 97310 Mérida Yuc., México

1. Introduction

Planting genetically resistant material is recognised as the best control method to control lethal yellowing of coconut palms (LY) (Been, this volume). Due to the rapid and devastating spread of LY-type diseases through different African and American coconut-growing regions, this paper focuses on possible ways and limitations on acquiring and maintaining adequate genetic collections.

Considering the available knowledge on coconut genetic diversity world-wide, this paper also analyses the evolutive factors which have contributed to coconut diversification and the patterns of variation that have resulted. Finally, the extent of the total variability which is contained in existing collections is evaluated, focusing on germplasm which is being challenged by LY in experimental trials.

2. Origin and distribution of the coconut palm

The tribe Cocoeae, which includes the coconut palm (*Cocos nucifera* L.), is predominantly distributed in South America. Only two of the nine genera in the subtribe Butiinae are found in other areas: *Jubaeopsis* in South Africa, and *Cocos* in the tropical zone [45]. Recognition of these facts, along with the discovery of fossil remains of *Cocos zeylanica* in New Zealand, led to the hypothesis that *Cocos* originated on the western coast of tropical American [8] and eventually spread by ocean currents to the Pacific Islands.

Uhl and Dransfield [45] proposed that the origin of the tribe Cocoeae was in western Gondwana. The tribe probably differentiated immediately prior to the fragmentation of that super-continent. Some of its members diversified in

America, others radiated to the African and Madagascan shelf where they still survive, and still others radiated to the Indian shelf, but are now extinct. The coconut fruit is capable of migrating in oceans due to its capacity for flotation, and therefore its dispersal became independent of continental drift. The discovery of the fossil remains of *Cocos sahnii* and the related species, *Palmoxyton sundaram*, in northern India, near the Himalayan Ranges, as well as the occurrence of the closely related *Voanioala gerardii* in Madagascar, possibly indicates that the original distribution of *Cocos* comprised the coastline and islands of the ancient Tethys Sea. Natural dissemination is thought to have taken place on emerging islands and the coastlines of the Indian and the Pacific Oceans [20].

The original distribution of coconut is thought to have included the Seychelles Islands to the west, the Line Islands to the east, the islands of Melanesia to the south and the Philippine Islands to the north [14, 16].

Dissemination by floating probably resulted in the presence of small populations in remote places, in such a way that they became geographically isolated. It has been hypothesised that due to the founder effect and genetic drift, the limited gene flow allowed the fixation of a large number of genetic traits, leading to low intrapopulation diversity, high interpopulation diversity and to a wide range of adaptations to environmental factors [2, 10]. However, the extent of genetic migration in these putative populations is unknown. Natural selective pressures favoured morphological traits which increased fruit buoyancy and rooting capacity in habitats with frequent movement and flooding. Long angular fruits with a high mesocarp content and seeds with a slow germination rate were probably selected [16].

3. Domestication and artificial dissemination

Harries [19] believed that the Malaysian floristic region [13] was where humans first interacted with the coconut palm, thus initiating the domestication process. Coconuts are thought to have been growing on coral atolls and would have provided a simply obtained source of potable water, and played an important role in human migration in this area. Additional evidence to support this hypothesis is the discovery of fossil coconut shell and root fragments (5 420 B.P.) in Vanuatu [43], the observation of wild coconuts in northern Borneo [18], and the association of coconut remains, with human settlements in the San Matias Islands, Papua New Guinea and in the Solomon Islands (4 500-2 500 B.P.) [24].

Man became a major evolutive force by deliberate dissemination, cultivation and selection of coconut planting material. Selection pressures under domestication resulted in morphological traits such as fruits with larger seeds (low mesocarp percentage) and seeds with a high endosperm percentage (especially liquid endosperm). A reduction in mesocarp percentage from 70% to 35% result, This leading to a short, less angular fruit with an almost round shape. Fruit exhibiting this morphology are unable to float well and are therefore disadvantageous for natural dispersal. These fruit contain a nearly spherical or oval seed [16]. Selection of fruit with high water contents resulted in fruit with an endosperm proportion of up to 50%, but this modification was not at the expense of endocarp proportion. Based on this array of desirable morphological traits, visual selection could have easily been applied in a conscious way to every generation of coconut palms [19].

It is probable that selected coconut palms were growing near human settlements close to the beach, or were cultivated inland along river watercourses, and remained isolated from wild populations. Selection of planting material may have favoured seednuts with a low mesocarp percentage because they germinate faster and can be placed in an upright position in the seedbed, further increasing the speed of germination. In addition, seedling selection below mother palms could also favour early germination, as those individuals tend to overshadow those seednuts that sprout later giving rise to seedlings that die or remain small [17, 19].

Man overcame previous natural barriers to coconut migration and disseminated the coconut palm world-wide thereby promoting different ecotypes to grow in close association. This, in turn, led to an increase in intrapopulation diversity through hybridisation and introgression [16]. Malay and Arab voyagers are thought to have carried coconuts to Southeast Asia, India and East Africa approximately 2 000 years ago [42]. Similarly, Polynesians are thought to have distributed domesticated coconuts in the South Pacific Islands (1 000 B.P.) and the Portuguese and Spanish to West Africa and America (500 B.P.) [49]. During the 1800s, the Germans and British further disseminated the species among their colonies, and during the past 60 years, many coconut-producing countries have disseminated it within their respective territories [16]. Over the last few decades, extensive cultivation of high yielding ecotypes and hybrids has occurred at the expense of local landraces and wild-types.

The variability of coconut palms has been interpreted by Harries [16] as a product of introgressive hybridisation between coconut populations showing "wild" and "domesticated" characters, which then gave rise to a *continuum* of morphologies

that ranged between the two contrasting populations. The diversity found on a world-wide basis suggests that, after domestication, several secondary centres of diversity arose [29, 30]. These secondary centres include East Africa and India, where coconuts with "wild" characters have been found; the Indo-Malaysian region, where coconuts with "domesticated" characters are widespread; and Melanesia and Polynesia, where both types have been described. For the last region, Ashburner [2] found that the genetic pool is actually formed by populations resembling both types (wild and domesticated). Using morphological and molecular techniques, he identified the original gene pool, composed by wild type populations, broadly distributed from Papua New Guinea through the south Pacific Islands. The domesticated gene pool overlays the wild gene pool and is characterised in intensity by a clinal distribution with the degree of domestication decreasing across the Pacific to the east. However, relatively pure domestic populations also occur in Rennell Island, and the Marquesas and Hawaii Islands.

4. Development of germplasm collections

Over the last century, there has been much germplasm assemblage and maintenance. Initially, coconut germplasm collections were directly related to breeding programs conducted in agricultural experimental stations in Indonesia and Madagascar, from 1901 to 1910. World War I ended those activities in both countries. Breeding schemes started with the production of hybrids in Fiji (1928), India (1932), New Guinea and in Sri Lanka (1938), but were abandoned due to the great depression and World War II [34].

Presumably, the amount of genetic variability contained in those collections was low, and only represented a few accessions which showed desirable agronomic traits. The primary objectives of the breeding programs were to increase copra yields, therefore exploration and collection activities were oriented towards the selection of healthy individual palms with high seednut production. Samples were taken from different bunches on the same palm and then maintained as long-lived plantations in agricultural stations. Unattended plantations, wild populations and individual palms showing undesirable characteristics were usually ignored.

After World War II, coconut germplasm collections registered a noticeable growth in different regions. Presently, due to maintenance requirements, a sufficient amount of gene banks are needed in different countries for breeders to draw on, depending on particular breeding aims: high yields, product quality,

disease tolerance or adaptation to particular habitats. Improvement of breeding and conservation strategies have influenced the activities of the germplasm collections, and there is now a growing concern to adequately sample the variability of the species. Exploration and the methodical collection of wide areas has been accomplished, although little attention has been given to wild populations.

At the present time, several germplasm collections have been established in Africa in the Ivory Coast, Ghana, Nigeria and Tanzania (Table 1). The foremost collection is located in the Ivory Coast, where the Marc Delorme Station maintains a collection which is comprised of a total of 61 populations. These populations are derived from the Pacific Islands, America, South Asia, Southeast Asia and West Africa [31, 39]. Nigeria has concentrated on indigenous germplasm, with 12 local 'West African Tall' (WAT) populations included in the collection [1]. The Ghanaian and Tanzanian collections are oriented towards selecting germplasm resistant to the lethal diseases caused by MLOs. Ghana is currently testing 11 populations and Tanzania 21 populations, many of them were introduced from the Marc Delorme Station [40, 41].

In Southeast Asia, three important collections can be identified in the following countries: Thailand, Indonesia and the Philippines (Table 1). These germplasm collections contain a high number of local ecotypes from South and Southern Asia. There is no material from America and very few accessions have been introduced from Africa, and those simply represent those ecotypes relevant to breeding programs, such as WAT and 'Cameroon Red Dwarf' (CRD) [27, 38, 44].

In southern Asia, India and Sri Lanka have also assembled germplasm collections (Table 1). In India, the Central Plantations Crops Research Institute (CPCRI) established a coconut germplasm collection in two locations: Kasaragod and Sipighat. The collection is comprised of 126 populations, 40 indigenous and 86 exotic from 22 countries, with emphasis on Southeast Asia and the Pacific Islands [26, 36, 37].

In the Pacific region, there are important germplasm collections in Vanuatu, Papua New Guinea and the Solomon Islands (Table 1). Indigenous populations are represented in these collections, as well as some ecotypes from Southeast Asia. Representative material from Africa and America was introduced from the Ivory Coast [6, 11, 32]. Fiji, American Samoa, Cook Islands, French Polynesia, Kiribati, Tonga, Tuvalu and Western Samoa, have established small breeding collections on the basis of imported germplasm and the following populations have been

Table 1. Coconut germplasm collections throughout the world.

Region/ country	Collection	Variety	No pops	No palms	No palms/ pop	< 40 inv/ pop	No populations from the region						Reference	
							East Africa	West Africa	South Asia	Southeast Asia	Pacific	East America		West America
AFRICA														
Ivory Coast	Marc Delorme	Tall	42	6,496	155	4	1	5	7	17	10	0	2	39
		Dwarf	19	3,605	189	1	0	1	1	11	3	1	0	
Tanzania	Zanzibar		13	1,197										35
	Mafia		13	1,194										35
	NCDP	Tall	14	4,113	196	0	3	1	0	4	5	0	1	41
		Dwarf	7	2,957	180	0	0	3	2	2	0	0	0	
Ghana	Ghana	Tall	6	52	9	6	0	1	2	3	0	0	0	40
		Dwarf	5	52	10	5	0	2	1	2	0	0	0	
Nigeria	Nigera	Tall	12	-	-	-	0	12	0	0	0	0	0	1
SOUTHEAST ASIA														
Thailand	Chumphon	Tall	10	4,535	454	1	0	1	1	7	1	0	0	44
		Dwarf	10	2,015	202	3	0	1	0	8	1	0	0	
Indonesia	Mapanget	Tall	30	1,883	63	4	0	1	0	27	2	0	0	27
		Dwarf	9	515	57	2	0	0	0	9	0	0	0	
	Tannes	Tall	1	571	571	0	0	0	0	1	0	0	0	27
	Pakuwon	Tall	13	880	68	3	0	0	0	11	2	0	0	27
		Dwarf	10	429	54	2	0	0		10	0	0	0	
	Bone Bone	Tall	35	1,797	51	10	0	0	0	35	0	0	0	27
	Selakau	Tall	7	830	119	0	0	0	0	7	0	0	0	27
		Dwarf	1	110	110	0	0	0	0	1	0	0	0	
Makariki	Tall	6	360	60	0	0	0	0	6	0	0	0	27	
	Dwarf	1	60	60	0	0	0	0	1	0	0	0		

	Marihat	Tall	23	6,687	278	1	0	1	0	18	4	0	0	38
		Dwarf	12	4,050	162	1	1	1	0	10	0	0	0	
Philippines	Zamboanga	Tall	52	5,589	107	3	0	1	0	45	6	0	0	Santos
		Dwarf	25	4,050	162	2	0	1	1	22	1	0	0	pers com
SOUTH ASIA														
India	Kasaragod/	Tall	99	1,559	16	85	2	3	32	14	42	5	1	26
	Sipighat	Dwarf	27	606	22	21	0	1	1	22	1	0	0	
PACIFIC														
Vanuatu	Saraoutu	Tall	21	3,606	172	0	0	1	0	4	16	0	0	6
		Dwarf	13	1,770	136	1	0	1	0	7	4	1	0	
Papua New Guinea	CCRI	Tall					0	0	0	0	10	0	0	32, 33
		Dwarf					0	0	0	2	8	0	0	
Solomon Islands	Yandina	Tall	14	1,206	86	4	0	0	1	1	12	0	0	9, 11
		Dwarf	7	345	49	4	0	0	0	1	6	0	0	
AMERICA														
Jamaica	CIB	Tall	26	1,581	59	18	1	0	3	5	14	1	2	4
		Dwarf	10	1,230	123	3	0	0	4	3	2	1	0	
México	CICY	Tall	26	2,873	111	1	0	1	0	0	2	4	19	
		Dwarf	5	350	70	1	0	0	0	5	0	0	0	
Brazil	CNPCo	Tall	8	1,520	190	2	0	1	0	1	5	1	0	7
		Dwarf	6	1,964	327	0	0	1	0	5	0	0	0	

introduced: 'West African Tall', 'Rennell Tall', 'Polynesian Tall' and 'Malayan Yellow Dwarf' [2].

In America, there are germplasm collections in Jamaica, Brazil and México (Table 1). The foremost collection was established in Jamaica, between 1962 and 1965, to test the response of different genotypes to lethal yellowing. A total of 36 populations were collected in the Pacific Islands, South and Southeast Asia, Africa and America [3, 46, 48]. During the 1980s, Brazil initiated a breeding collection which includes one indigenous population and seven parental populations imported from the Ivory Coast [6]. México has a collection for the purpose of determining the resistance levels of indigenous germplasm against lethal yellowing. It currently comprises 23 populations collected on the Pacific and the Atlantic coasts of México, as well as some introductions from the Ivory Coast [51].

The present status of coconut germplasm collections in the world is summarised in Table 1. According to the origin of collected material, it can be seen that almost 45% of the populations are from Southeast Asia and 30% from the Pacific region. The remaining 25% are derived from South Asia, Africa and America. This situation indicates that more collection has occurred in areas with seemingly high diversity, resulting from the reputation of some of the ecotypes from Southeast Asia and the Pacific. In addition, some ecotypes derived from Southeast Asia and the Pacific have shown resistance to lethal yellowing (LY) (*e.g.* 'Malayan Red and Yellow Dwarf', 'Rotuma Tall', 'Cambodia Tall', 'Bougainville Tall' and 'Malayan Tall').

It is difficult to assess how well the current germplasm repositories represent the total diversity of the species, as there is a general lack of knowledge of its genetic structure and variability [5]. A study from the Pacific region indicated that interpopulation diversity in that region has been undercollected, with only a limited number of the divergent populations actually represented in established collections [2]. It is likely that a similar situation occurs in South and Southeast Asia. African and American genetic diversity has been considered lower and therefore is also not adequately represented in collections. In summation, interpopulation diversity is not well represented and the low diversity contained in collections is restricted to cultivated populations exhibiting currently desirable traits.

Intrapopulation diversity in most collections consists of more than 100 palms per population (Table 1). Marshall and Brown [25] calculated that 95% of a population genetic variability in most open pollinated crops should be represented in a sample of 50 to 100 individuals selected at random. Using molecular characters, Ashburner [2] estimated that between 7 (for some dwarfs) and 37 individuals would give a good representation of the diversity of coconut palm populations in the Pacific region, depending on the populations sampled. Using these criteria, it appears that most of the collections have adequate intrapopulation diversities, except those cases where most of the accessions consist of a very low number of palms per population (less than 40 palms).

With regards to the genetic diversity which is being tested against LY-type diseases (Tables 2 and 3), it can be seen that 27 tall and 10 dwarf ecotypes, as well as 47 hybrid combinations are currently under evaluation in experimental resistance trials in Jamaica, Tanzania and Ghana. Some resistance has been found in the trials established in Jamaica, this includes the production of the 'Maypan' hybrid as a result of crossing the 'Malayan Dwarf' with 'Panama Tall'. This hybrid is both highly resistant and productive and has been used on a commercial scale to replace local populations of the highly susceptible 'Jamaica Tall' palms thereby resurrecting the domestic coconut industry. Preliminary results derived from experiments conducted in Tanzania and Ghana can be used to contrast current knowledge on the sources of resistance (see also Harries, this volume). Observations made in Jamaica and Ghana coincide to indicate that the 'Malayan Yellow Dwarf', 'Malayan Red Dwarf' and 'Sri Lanka Green Dwarf' varieties are highly resistant to the LY-type diseases. Tall coconut populations from Southeast Asia and from the Pacific are less resistant. Wild-type populations such as the 'Jamaica Tall', 'West African Tall', 'Vanuatu Tall' and 'India Tall', including their hybrid progeny, are highly susceptible. Conversely, observations derived from experimental trials in Tanzania do not confirm this pattern. In Tanzania, the dwarf varieties are not highly resistant and their resistance levels are similar to some less resistant tall ecotypes. The most promising source of resistance has been identified in an indigenous wild-type population of 'East African Tall' (Table 2).

These differential results can be explained in a number of different ways. Discrepancies may arise by differences in the genetic composition of the causal agent of the disease in the different regions [22]. Also, they can be due to the existence of differences in the genetic composition of the coconut populations under evaluation, since most of them have different origins. The 'Malayan Dwarf' populations tested in Jamaica and Tanzania were derived from different and

Table 2. Resistance levels of coconut ecotypes to LY-type diseases [3, 40, 41]. HR = highly resistant, LR = less resistant, LS = less susceptible and HS = highly susceptible.

Form	Source	Ecotype	Trial location and resistance level		
			Jamaica	Tanzania	Ghana
Tall	East Africa	East African Tall (EAT)	-	LR	-
Tall		Seychelles Tall	LS	-	-
Tall	West Africa	West African Tall (WAT)	-	LS	LS
Tall	South Asia	Indian Tall	HS	-	-
Tall		Sri Lanka Tall	LS	-	-
Tall	Southeast Asia	Malayan Tall (MLT)	LR	LS	-
Tall		Thailand Tall	LR	LR	-
Tall		Cambodia Tall	LR	LR	-
Tall		Taganan Tall	-	LR	-
Tall	Pacific	Vanuatu Tall (VTT)	HS	LR	-
Tall		Rennell Tall (RLT)	LS	LS	-
Tall		Polynesian Tall (PYT)	LS	LS	-
Tall		Kar Kar Tall (KKT)	LR	LR	-
Tall		Rotuma Tall	LR	LR	-
Tall		Bougainville Tall	LR	-	-
Tall		Yap Tall	LR	-	-
Tall		Sarawak Tall	LR	-	-
Tall		Fiji Tall	LS	-	-
Tall		Markham Valley Tall	LR	-	-
Tall		Rangiroa Tall	LS	-	-
Tall		Solomon Tall	LS	-	-
Tall		Samoa Tall	LS	-	-
Tall		Tonga Tall	LS	-	-
Tall	East America	Jamaica Tall (JT)	HS	-	-
Tall	West America	Panama Tall	LR	LR	-
Tall		Peru Tall	LR	-	-
Dwarf	East Africa	Pemba Red Dwarf (PRD)	-	LR	-
Dwarf	West Africa	Cameroon Red Dwarf (CRD)	-	LR	LR
Dwarf		Equatorial Green Dwarf (EGD)	-	LS	HR
Dwarf	South Asia	Sri Lanka Green Dwarf (SGD)	HR	LR	HR
Dwarf		Indian Dwarf	HR	-	-
Dwarf	Southeast Asia	Malayan Red Dwarf (MRD)	HR	LR	LR
Dwarf		Malayan Yellow Dwarf (MYD)	HR	LR	HR
Dwarf	Pacific	Niu Leka	LR	-	-
Dwarf		Rangiroa Dwarf	HS	-	-
Semi-dwarf	South Asia	King coconut	HR	LR	-

Table 3. Resistance levels to MLO diseases of hybrids tested in different countries. HR = highly resistant, LR = less resistant, LS = less susceptible and HS = highly susceptible.

Hybrid	Trial location and resistance level			Hybrid	Trial location and resistance level		
	Jamaica	Tanzania	Ghana		Jamaica	Tanzania	Ghana
WAT X RLT	-	LR	-	EGD X VTT	-	LR	LR
MLT X MLT	-	-	LR	SGD X WAT	-	-	LR
VTT X MLT	-	-	LR	MRD X PYT	-	LR	LR
VTT X VTT	-	-	HR	MYD X EAT	-	LR	HR
RLT X WAT	-	-	LR	MYD X MZT	-	LS	-
RLT X RLT	-	-	LS	MYD X WAT	LR	-	-
PYT X PYT	-	-	LR	MYD X MLT	-	LS	LS
JT X MZT	LS	-	-	MYD X CAT	HR	-	-
JT X CT	LS	-	-	MYD X VTT	-	LR	HR
JT X RLT	HS	-	-	MYD X RLT	LR	-	LR
JT X PYT	LS	-	-	MYD X PYT	LR	LS	LR
JT X SLT	LS	-	-	MYD X SLT	LR	-	-
JT X PT	LR	-	-	MYD X JT	LR	-	-
PT X RLT	LR	-	-	MYD X PT	HR	-	-
PT X SLT	LR	-	-	NLD X JT	HR	-	-
PT X JT	LR	-	-	WAT X SGD	-	LS	-
CRD X EAT	-	LS	-	JT X CRD	HR	-	-
CRD X WAT	-	LS	LR	JT X MYD	LR	-	-
CRD X MLT	-	LS	LR	JT X CUD	LR	-	-
CRD X VTT	-	-	LR	PT X CRD	LR	-	-
CRD X RLT	-	LS	HR	PT X MYD	HR	-	-
CRD X PYT	-	-	LR	MYD X CRD	HR	-	-
EGD X EAT	-	LS	-	NLD X NLD	HR	-	-
EGD X WAT	-	LS	LR				

independent introductions from Malaysia [41, 47]. Recent studies using DNA characters have shown that different accessions of Malayan Yellow Dwarfs are distinct at the molecular level (Rohde pers. comm.). The local tall coconut populations found in Tanzania, Ghana and Jamaica display "wild" type characters, but they are not expected to be exactly the same genotypes, since their spread to these areas has been traced back to different periods and was accomplished through different processes [15, 42]. It has also been shown that different wild-type accessions are genetically distinct [2]. If possible, the existence of

discrepancies should be assessed using available developments in LY diagnostic techniques (PCR analysis/DNA probes) and introducing some modifications in the experimental designs, to test materials from a common source in different sites. It is important to consider the need to increase the genetic diversity under evaluation to find alternative sources of resistance. In addition, it is necessary to use molecular or genetic markers which could be applied for variety identity (Ashburner, this volume).

5. Discussion

Morphological and molecular studies on the variation patterns of the "wild" gene pool indicate that it is presently distributed in a great number of small islands, atolls and shorelines corresponding to its natural distribution range, where contact with Man has been scarce [2]. Artificial selection, dissemination and cultivation of domesticated populations in areas where wild populations existed, led to a process of introgressive hybridisation, which, in turn, produced intrapopulation variability and the development of secondary centres of diversity [50]. Development of large commercial plantations at the end of the 19th century brought about selection for large-fruited and high-yielding populations to the detriment of wild populations, some of which are now in danger of disappearing [28]. Little interpopulation diversity of "wild" genotypes is contained in present collections, therefore there is a need to increase the number of accessions from islands and coastal areas in the natural distribution range.

Present collections do not adequately represent the diversity found in secondary centres, where ecotypes with different origins have hybridised, such as with the western coasts of tropical America and the Pacific Islands. Identification of areas such as these is necessary to prospect and to collect available diversity and to maintain it in germplasm collections. Although some work has been done on the effective management of coconut germplasm in a repository [2], further work is required.

Rapid spread of LY-type diseases in Africa and America has facilitated research to determine the relationship between the causal agents in each instance (Harrison *et al.*, this volume; Jones *et al.*, this volume). It is imperative to increase the genetic diversity under evaluation in resistance trials. Available results show that some resistance has been found in tall and dwarf ecotypes from the Malaysian floristic region. However, there are a lot of uncollected populations that require proper

evaluation in the already established experimental trials and priorities must be placed on making them accessible, since there are currently difficulties due to phytosanitary restrictions [12] (Dollet, this volume) and limited financial support.

In both Africa and America, LY-type diseases pose a threat to the indigenous coconut populations with high productivity and agronomic performance. Appropriate methods must be developed to adequately preserve and utilise this germplasm before it is lost.

Strategies are required to strengthen research on biochemical, molecular and genetic markers, to assist genotype identification and recognition of resistant and high yielding material (see Ashburner, this volume). When these markers become available, they could be applied in genetic and progeny trials in improvement programs and to conduct collection of appropriate populations showing desirable traits.

The representation of genotypes from different geographic areas in established collections is very low. Germplasm exchange should be given high priority for both breeding and conservation purposes. Sources of resistance to LY and to other pests and diseases illustrate that it is becoming increasingly important for breeders to have access to all available germplasm for short-term programs. In the past, germplasm exchange has been limited due to the high costs for collection and transportation and to the technical aspects related to phytosanitary restrictions in different countries. Appropriate molecular methods are now available to estimate effective population size, amount of variation, phytosanitary certification for seednuts and pollen (indexing) and *in vitro* embryo culture techniques which can be applied to germplasm movement [2].

Establishing and maintaining a coconut germplasm collection is a complex, expensive and enduring task, mainly due to the long life-cycle and the large areas that must be devoted to experimental trials. Nevertheless, collaboration and co-ordination between existing collections is very important and could be improved through regional programs integrating strategies for *ex situ* and *in situ* conservation and germplasm use.

Ex situ collections have been used to evaluate adaptations to particular environmental conditions, to compare the performance of different ecotypes and are also a basis for germplasm use. They are also important because the materials already collected are being used to understand the behaviour of productivity,

adaptive and resistance markers. However, the recurrent expenditure for the effective maintenance of a germplasm collection is high. Genetic variability can be reduced if regeneration is not properly conducted. Contamination, sampling and genetic drift are all potential risks to diversity if the long-term conservation is not carried out properly. Development of appropriate schemes for *in situ* conservation should solve some of the aforementioned problems. *In situ* conservation is less expensive, plants show adaptations to local environmental conditions and population size is large enough to prevent genetic erosion.

Implementation of both *in situ* and *ex situ* strategies could occur through the efficient exchange of information and germplasm. Monitoring and documenting each collection could be conducted through computerised records and with the use of adequate software, a database can be developed. This could be accomplished using the guidelines available from the International Plant Genetic Resources Institute [23], the International Coconut Cultivar Registration Authority [21] and the Coconut Genetic Resources Network [6].

Acknowledgements

This research was partially funded by CONACyT, through project 0598-N9109. Mr. Hugh Harries, M.C. Patricia Colunga, Dr. Carlos Oropeza and Dr. Roger Ashburner contributed to the revision of early versions of this paper and made important suggestions. The personal communication of Dr. Wolfgang Rohde of the Max Planck Institute is gratefully acknowledged.

References

1. Akpan EEJ 1994 Evaluation of tall coconut (*Cocos nucifera* L.) genotypes within the Nigerian coconut germplasm bank. *Oléagineux* 49:13-20
2. Ashburner GR 1994 Characterisation, collection and conservation of *Cocos nucifera* L. in the south Pacific. PhD thesis, University of Melbourne
3. Been BO 1981 Observations of field resistance to lethal yellowing in coconut varieties and hybrids in Jamaica. *Oléagineux* 36: 9-11
4. Been BO 1992 Status of existing coconut collection in Jamaica. In : CIRAD/IBPGR, eds. Report of a working session for implementation of the International Coconut Database. Montpellier: CIRAD/IBPGR
5. Bourdeux R, N' Cho P, Le Saint J and Sangre A 1990 A coconut (*Cocos nucifera* L.) selection strategy I. Rundown of achievements. *Oléagineux* 45:366-371
6. CIRAD 1992 Report of a working session for implementation of the International Coconut Database. Montpellier: CIRAD/IBPGR

7. CNPCo 1992 Coconut germplasm collection of Brazil. In: CIRAD/IBPGR, eds. Report of a working session for implementation of the International Coconut Database. Montpellier: CIRAD/IBPGR
8. Cook OF 1910 History of the coconut in America. *Contr US Nat Herb* 14:271-342
9. Firman I, Jackson G and Guarino L 1986 Guidelines for the transfer of coconut germplasm and an inventory of South Pacific collections. RAS/83/001 Field Doc 10. Suva: Food and Agriculture Organisation
10. Foale MA 1992 Coconut genetic diversity present knowledge and future research needs. In: IBPGR, ed. Coconut Genetic Resources. Papers of an IBPGR workshop, Cipanas, Indonesia. 8-11 October, 1991. International Network Series No. 8, pp 46-53. Rome: IBPGR
11. Friend D 1975 The Yandina coconut collection. Yandina: Ministry of Agricultural and Rural Economy
12. Frison E.A. 1992. Safe movement of coconut germplasm: Presentation of guidelines. in: IBPGR. Coconut Genetic Resources. Papers of an IBPGR workshop, Cipanas, Indonesia 8-11 October, 1991. International Network Series No. 8. IBPGR, Rome. pp. 43-45.
13. Good R 1974 The geography of the flowering plants. Longman: Longman
14. Gruezo W S and Harries HC 1984 Self-sown wild-type coconuts in the Philippines. *Biotropica* 16:140-147
15. Harries HC 1977 The Cape Verde Region (1499-1549): the key to coconut culture in the Western Hemisphere? *Turrialba* 27:227-231
16. Harries HC 1978 The evolution, dissemination and classification of *Cocos nucifera* Linn. *Bot Rev* 44:265-319
17. Harries HC 1981 Germination and taxonomy of coconut. *Ann Bot* 48:873-883
18. Harries HC 1982 The antiquity of coconut palm in Western Borneo. *Sarawak Mus J* 24:239-242
19. Harries HC 1990 Malesian origin for a domestic *Cocos nucifera*. In: P. Baas *et al.*, eds. The Plant Diversity of Malesia, pp 351-357. Dordrecht: Kluwer
20. Harries HC 1992a Biogeography of coconut (*Cocos nucifera* L). *Principes* 36:155-161
21. Harries HC 1992b The ISHS coconut registration authority. In: IBPGR, ed. Coconut Genetic Resources. Papers of an IBPGR workshop, Cipanas, Indonesia. 8-11 October, 1991. International Network Series No. 8, pp 41-42. Rome: IBPGR
22. Harrison NA, Richardson PA, Jones P, Tymon AM, Eden-Green S and Mpunami AA 1994 Comparative investigation of mycoplastmalike organisms associated with Caribbean and African coconut lethal decline diseases by DNA hybridizations and PCR assays. *Plant Dis* 78:507-511
23. IBPGR 1992. Coconut Genetic Resources. Papers of an IBPGR workshop, Cipanas, Indonesia. 8-11 October, 1991. International Network Series No. 8. Rome: IBPGR
24. Kirch PC 1985 Lapita and oceanic cultural origins. Excavations in Mussau Island, Bismarck Archipelago. Seattle: University of Washington
25. Marshall DR and Brown AHD 1975 Optimum sampling strategies in genetic conservation. In: O.H. Frankel and J.G. Hawkes, eds. *Crop Genetics Resources for Today and Tomorrow*, pp 53-80. Cambridge: Cambridge University Press
26. Nair MK 1992 Coconut Genetic Resources. *Coconut Res Dev* 8:20-35
27. Novarianto HT Rompas and Darwis SN 1994 Coconut breeding programme in Indonesia. Coconut Research Institute. Manado: Central Research Institute for Industrial crops.
28. Nucé de Lamothe M de 1992 Coconut improvement: needs and opportunities. In: IBPGR, ed. Coconut Genetic Resources. Papers of an IBPGR workshop, Cipanas, Indonesia. 8-11 October, 1991. International Network Series No. 8, pp. 31-34. Rome: IBPGR
29. Nucé de Lamothe M de and Wuidart W 1979 Les cocotiers grands à Port-Bouët (Côte-d'Ivoire) 1. *Oléagineux* 34:310-318
30. Nucé de Lamothe M de and Wuidart W 1981 Les cocotiers grands à Port-Bouët (Côte-d'Ivoire) 2. *Oléagineux* 36:353-365

31. Nucé de Lamothe M de L, Sangare A, Meunier J and Le Saint JP 1991 Coconut hybrids. Interest and prospects; IRHO contribution to research and development. In: EG Silas *et al.*, eds. Coconut breeding and management, PP. 26-38. Trichur: Kerala Agricultural University
32. Ovasuru T 1992 Coconut germplasm collection in Papua New Guinea. In: CIRAD/IBPGR, eds. Report of a working session for implementation of the International Coconut Database. Montpellier: CIRAD/IBPGR
33. Ovasuru T 1994 The current status of the coconut industry in Papua New Guinea. In: MA Foale and PW Lynch, eds. Coconut Improvement for the South Pacific. ACIAR proceedings no 53, pp 9-13. Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research
34. Ohler G J 1984 Coconut, tree of life. FAO Plant Production and Protection Paper 57. Rome: FAO
35. Persley GJ 1992 Replanting the tree of life. Oxford: CAB International
36. Pillai RV, Rao EVVB and Kumaran KB 1991 Characterisation of coconut cultivars. In: EG Silas *et al.*, eds. Coconut Breeding and Management, pp. 74-82. Trichur: Kerala Agricultural University
37. Rao MBS and Koshy PK 1981 Coconut germplasm collection in the Pacific Ocean Islands. FAO Consultant Report.
38. Samosir YMS 1993 Coconut collecting in Indonesia. Plant Genet Resour News 191/92:58-59
39. Sangare A 1992 Current status of coconut genetic resources research in the Ivory Coast. In: CIRAD/IBPGR, eds. Report of a working session for implementation of the International Coconut Database. Montpellier: CIRAD/IBPGR
40. Sangare A, Taffin G de, Franqueville H de, Arkhust ED and Pomier M 1992 Coconut lethal yellowing in Ghana: initial results on planting material performance in the field. Oléagineux 47:699-704.
41. Schuiling M, Mpunami A, Kaiza D.A. and Harries HC 1992 Lethal disease of coconut palm in Tanzania III. Low resistance of imported germoplasm. Oléagineux 47 12:693-698.
42. Schuiling M and Harries HC 1994 The coconut palm in East Africa 1. East African Tall. Principes 38:4-11
43. Spriggs MJT 1984 Early coconut remains from the south Pacific. J Polynes Soc 93:71-77
44. Thirakul A, Petchpiroon C and Rattanaprut M 1992 Existing status of coconut genetic resources of Thailand In: CIRAD/IBPGR, ed. Report of a working session for implementation of the International Coconut Database. Montpellier: CIRAD/IBPGR
45. Uhl NW and Dransfield J 1987. Genera Palmarum. Lawrence: Allen Press
46. Whitehead RA 1966a Sample survey and collection of coconut germplasm in the Pacific Island. Overseas Research Publ. No. 16. London: Ministry for Overseas Development
47. Whitehead RA 1966b Some notes on dwarf coconuts palms in Jamaica. Trop Agric 44:277-294
48. Whitehead RA 1968 Collection of coconut germplasm from the Indian/Malaysian Region, Peru and the Seychelles and testing for resistance to lethal yellowing disease in Jamaica. Rome: FAO
49. Zizumbo D 1993 El cultivo del cocotero en el Occidente de México: (Siglos XVI-XVIII). In: Juan de la Fuente *et al.*, eds. Agricultura y agronomía en México: 500 años, pp257-280. Chapingo: Universidad Autónoma de Chapingo
50. Zizumbo D, Hernández F and Harries HC 1993 Coconut varieties in Mexico. Econom Bot 47:65-78
51. Zizumbo D and Arellano J 1993 Establecimiento de germoplasma de cocotero para su evaluación ente el amarillamiento letal. Reporte Técnico No.1. CONACyT 0598-N9109. México

CAPITULO 3.
HISTORIA DEL COCOTERO (Cocos nucifera L.) EN MÉXICO: 1539-1810.

History of coconut (*Cocos nucifera* L.) in Mexico: 1539–1810

Daniel Zizumbo-Villarreal

Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.P. 87, Cordemex, Mérida, Yucatán, CP 97310 México

Received 22 August 1995; accepted in revised form 19 December 1995

Key words: coconut, diversity, genetic resources, history, Mexico

Abstract

The genetic diversity of coconut palm in Mexico has arisen from introductions carried out during the Spanish colonial period (1539–1810). The interest of estimating the extent and origin of the genetic diversity motivated the investigation of sites, dates and origins of the introductions, the initial areas of production, the economic importance of the cultivation and its diffusion during the colonial era. Historical records indicate that the first introductions to the Atlantic coast were through the ports of Veracruz and Campeche around 1549 and originated from Cape Verde (West Africa) and the Caribbean islands. Introductions to the west coast were carried out through the ports of Colima and Acapulco and originated from Panama around 1539, from the Solomon Islands around 1569 and from the Philippines from 1571 onwards. Coconut was present in the west coast of Panama in pre-Columbian times, but its origin and introduction date is unknown. Commercial plantations of economic importance were established on the west coast stimulating further introductions and a wider diffusion of the plant during the 16th and 17th centuries. This diffusion may have brought about genetic flow between ecotypes from different origins. No commercial plantations were established on the east coast during the 16th and 17th centuries. Prohibitions of the cultivation of this plant brought about a halt in development on the west coast during the 18th century. This historical knowledge has enabled us to select key sites in which to gather samples to establish germplasm collections.

Introduction

Mexico is the main producer of copra in America, large areas of production exist on the coastal plains of the Gulf of Mexico and the Pacific, covering an area of almost 200,000 hectares (Zizumbo et al., 1993). The coconut palm is not native to Mexico, the present genetic diversity is a product of introductions carried out during the Spanish colonial period. Earlier reports exist of its introduction to Puerto Rico in the Caribbean Islands from Cape Verde around 1549, to the west coast of Mexico from Panama in 1539 (Bruman, 1947) and from the Philippines between 1571 and 1816, to the Pacific (Smith, 1970; Zizumbo et al., 1993). There are no earlier reports of its introduction to the coasts of the Gulf of Mexico. To estimate the present genetic diversity in the country, and how it was generated, research as carried out on: 1) the exact locations of introductions to Mexico, their dates and origins, 2) the first areas of production in the country, their magnitude and eco-

nomic importance, and 3) the continuity and historical development of the crop. Other aims were to discover the ecotypes introduced that comprised the productive areas on both coasts, their diffusion, the incentives for new plantations, the sites where different ecotypes came into contact with each other, and for what period. This knowledge is essential to interpret the direction of the evolutionary process of the species in Mexico, and to select critical sites for the collection of samples to form germplasm repositories for the evaluation of productivity and resistance to lethal yellowing disease (LY).

Method

The most important historical works concerning coconut introduction and cultivation were analysed, such as: Cortés (1526–1535); Francisco Hernández (1565–1571); Diego de Landa (1565); The 1580

Historical-Geographical Reports of the Dioceses of Antequera, Mexico, Michoacan, Nueva Galicia, Tlaxcala. (Acuña 1984–87), Yucatan (De la Garza et al., 1983); Documents of the History of Colima 16th–18th centuries (Calderón, 1979) and Documents of the Municipality of Colima (1612–1624) (Sevilla del Río, 1977).

An estimate of the production of coconut for the Diocese of Michoacan during the period from 1612 to 1760, was based on the Documents of the Municipality of Colima (1612–1624) (Sevilla del Río, 1977), the Report on the Diocese of Michoacan of 1631 (López, 1973) and the series of tithes of the Diocese of Michoacan of 1636–1810 (Florescano and Espinosa, 1987) which refer to the production tithed or levied by the church. The tithe (or tax) has been found to be an effective means of studying the dynamics and tendencies of the agricultural production during the colonial era (Florescano and Espinosa, 1987).

The absolute values of the production were difficult to estimate due to a lack of knowledge of the units of measurement used, such as the 'botija perulera' and the 'arroba'. The first is a measurement of volume in which an earthenware vessel was used, the vessel had a narrow base, wide centre and a narrow neck, and had its origins in prehispanic Peru (Arreola, 1980). The second, a measurement of weight equivalent to 11.6 Kg, is equated to the 'botija' in the documents, therefore, it can be assumed that the 'botija' is equivalent to approximately 11.6 litres if it carried water or wine. In the series of tithes, the 'botija', the 'botijuela' and the barrel are used as units in relation to wine, oil and vinegar. All the vessels had variable capacities and equivalents (Florescano and Espinosa, 1987), i. e. 1 botija = 5 to 8 litres; 1 botija = 5.04 to 6.04 litres of wine; 1 botija = 3.52 to 4.53 litres of oil; 1 barrel = 50.24 to 81.64 litres. Therefore, only relative comparisons between the different crops within a region were performed, and the production tendencies for the period under study observed. The series of tithes were used to estimate the annual average value per decade of the tithe in pesos for the decades with yearly reports. This information was used to compare the relative importance of the coconut to other crops in the region.

Introductions of the coconut to west coast of Mexico

The first record of the presence of the coconut on the American Pacific coast is 1514–25, when Gonzalo

Fernández de Oviedo y Valdéz (1851–55) observed this plant in the region of Chiman on the west coast of Panama in Punta Burica (on the border between Costa Rica and Panama) and reported its presence on Isla de Cocos (Costa Rica) and diffusion to Nicaragua around 1525 (Peninsula de Nicoya in Costa Rica). The coconut was not present on the Mexican coast in 1539, the year in which Alvaro de Guijo notified Cortés of the shipment of two dozen coconut seeds from the west coast of Panama to be planted on the Mexican coast (Bruman, 1947). The exact site of introduction and the location of the first plantation are not known, however, it could have been the port of Zacatula (Guerrero), Salagua or Santiago (Colima) where an important agricultural area was under development based on the commercial cultivation of cocoa (*Theobroma cacao* L.), around 1540 (Lebrón de Quiñones, 1554; Sauer, 1988) (Fig. 1). Cortés was greatly interested in this region for the strategic location of ports to be used in the exploration and conquest of the Philippines, China, California, and to guard the coasts of New Spain from pirate raids. Therefore, it was vital to provide the Spanish population with a solid economic base. By 1527, he had ordered the navigator Alvaro de Saavedra y Cerón, in his exploratory voyage to the Moluccas Islands, to bring plants in his ships to the port of Aguatlán, now Colima (Cortés, 1925).

The first report on the presence of coconut in New Spain was made by Francisco Hernández in 1573–74: '*... hay dos generos principales de estas palmas, uno bueno para dar fruto y otro para extraer licor de él...*'. The report also specifies the wide use of this plant in making wine, spirits, vinegar, honey, sugar, oil, milk or butter. The use of the fruit and seeds in the manufacture of cups decorated with gold and silver, fibre for making threads, wicks or fuses for gunpowder, cables and filling material used for sealing between planks in the construction of ships. Wood, planks and masts for the ships were obtained from the trunks. He also makes the first report of the existence of dwarf coconuts: '*...hay tambien en las islas Filipinas según testigos fidedignos, palmas enanas que apenas brotan de la tierra y ya dan fruto...*'. He does not specify the site of the observations or the sources of information, although it is likely that this refers to the west coast as his voyages of study were carried out towards the Pacific (Miranda, 1960) and he does mention the Philippines.

Around 1580, the Geographic Reports indicate the presence of coconuts in the area of Motines in Colima. It also specifies the use of this plant in making wine, but does not mention its origin (Alcalde, 1580; Xeres,



Source : Gerhard 1972.

Figure 1. Limits of the Diocese of Michoacan in the 16th century.

1580; Arreola, 1980). In 1580, the presence of adult plants producing tuba (sap) for making wine, in sites relatively distant from the site of introduction, could indicate that the first introduction was, in fact, carried out from Panama to Colima around 1539. There are records of a second introduction to Colima, originating from the Solomon Islands around 1569. The first successful voyages across the Pacific were made during 1565. The first arrived at the port of Navidad on the 9th August, captained by Alonso de Arellano. The second arrived at the port of Acapulco with Andrés de Urdaneta and Felipe Salcedo. It is known that neither transported coconuts (Burman, 1944; 1947). Between 1565 and 1570, only three other voyages were made, that of Juan de la Isla who arrived on the 16th November 1567; Alvaro de Mendaña from the Solomon Islands, arriving at Santiago (Colima) on the 23rd January 1569 and Felipe Salcedo who arrived in June 1569 (Bruman, 1945). There are direct testimonies of the introduction of the coconut to Colima around 1570 (Gorjón, 1612; Herrera, 1612).

Subsequent introductions to the west coast were associated with the commercial route between Aca-

pulco and Manila. Although Cortés opened the port of Acapulco to navigation in 1535, it was not populated until 1550 (Toro, 1859). It was not until López de Legaspi imposed his authority in the Philippines and Urdaneta established the 'tornavuelta' in 1571, that a commercial route was established with Manila (Nao de China), creating two complementary routes, one which connected Manila with China (galleon of Manila) and the other connecting Peru with New Spain (Goleta de Lima). This route favoured active trading between Spain and China, functioning every year between 1571 and 1815. Through this route, Philippine and Chinese immigrants were introduced to New Spain to work in the mines and in agriculture. Plants, such as rice, citrus and other fruits, were also introduced along with the technology for the distillation of liquors, the machete, etc. (West and Augelli, 1966). New introductions of coconut were carried out *via* this route. At the beginning of each trip, coconuts were taken aboard to provide coconut meat and water during the voyage. The coconuts which either germinated or were not consumed, were then planted on arrival (Eleazer, 1981; Gruezo and Harries, 1984). The volcanoes of Colima

were a point of reference for the navigators arriving from the Philippines. The port of Santiago (Colima) was often the first landing point for the ships in America, to obtain provisions and send messages to Mexico City. It was also an alternative port to Acapulco during the war of independence. The absence of customs officials or guards in this port encouraged the smuggling of goods and people. A large number of Philippines entered New Spain through the port of Santiago, forming an important social stratum in the population of Colima by the end of the 16th century (Terriquez, 1984). In this way, Philippine coconuts could have been planted in Colima and Acapulco.

Introductions of the coconut to east coast of Mexico

Oviedo and previous authors do not report the presence of the coconut in the Caribbean Islands (Oviedo, 1535). Neither do they report its cultivation by the Yucatecan Maya or its presence in the Mayan area (Colunga and May, 1992; Landa 1978). The first record of introduction is through the port of Campeche, around 1550 (Piña-Chan, 1977). Around 1550, an introduction of coconuts was made through the port of Veracruz originating from Cape Verde region in West Africa (Patiño, 1580). The narration of Mama and Kantemo, Yucatán in 1580, indicates its introduction from Santo Domingo (Aguilar et al., 1580). No mention was made of the dates of introduction, however, they were probably carried out around 1549 when the coconut was also introduced to Puerto Rico, as it is known that the plant was taken to the Caribbean Islands and the American mainland from Cape Verde around this year (Harries, 1977).

First cultivation and expansion on the west coast

The main area of cultivation at the end of the 16th century was in Colima. This included the valleys of Cihuatlan, Tecoman, Cajitlan, Colima and Alima. In this area, the coconut plants were cultivated within the already existing fields of cocoa, in which also could be found fruit trees such as white zapote (*Manilkara zapota* (L.) van Roy.); black zapote (*Diospyros digyna* Jacq.), mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) Moore et Stearn), avocados (*Persea americana* Mill.), citrus (*Citrus* spp.) and bananas (*Musa* spp). Coconuts were also established in newly cultivated land. Therefore,

the plant was present in both mixed orchards and as monocultures (Gorjón, 1612; Gómez 1612; Alonso, 1612; Muñoz, 1612).

It was common to rent orchards and plantations through the system of 'mediania' between Spaniards, also concessions were given to Philippines for the cultivation, the extraction of tuba, and the manufacture of wine, vinegar and coconut spirits. The Philippines were hired to work and administer the plantations and coconut orchards, their earnings being covered on a share-cropping basis (Terriquez, 1984). The cultural influence of the Philippines in Colima was very important. Even today, a marked influence in relation to the use and management of the coconut in the area can still be observed (Williams, 1988).

By 1602–1603, the commercial coconut groves were located in the Spanish settlements on the coast in the old Diocese of Michoacan (Fig. 1). In the southernmost part of the Diocese, coconuts were recorded on the beaches close to the plantation of Apasagualcos, and on the banks of the River Atoyac in the present day state of Guerrero. In the central area, they were recorded on the delta of the River Balsas, in the alluvial valleys of Zacatula. In the north, they were recorded on the banks of the rivers Coahuayana, Rio Grande and Maravaasco, in the valleys of Alima, Colima and Cihuatlan (Figuroa, 1603). At the end of the 16th century and the beginning of the 17th, there is still no mention of the presence of the coconut around the port of Acapulco (Carlatti, 1594–1606; Vizcaino, 1602).

Cultivation on the east coast during the 17th and 18th centuries

In 1580, coconut was recorded near the port of Veracruz (Patiño, 1580), Mérida (Palomar 1580), Mama, Kantemo (Aguilar et al., 1580) and Oxcutzcab, Yucatan (Muñoz-Zapata, 1580). During the same period, no reports are made of coconut cultivation in Nabalám, Tahcabo and Cozumel, Quintana Roo (Contreras, 1580) or in the province of Tabasco (Rodríguez and Alfaro, 1580; Villegas 1580). Similarly, there are no reports of its presence in the towns of Espiritu Santo (Cuatzacualco) (Suero de Canagas, 1580), Chinantla (Esquivel, 1580), Učila (Quijada, 1580) or in Tlacotalpa, Tuxtla and Cotaxtla (Patiño, 1580), Xalapa (Bravo, 1580), Misantla (Péres-Acuña, 1580) and Papantla, Veracruz (Velázquez, 1580) (Fig. 2).

No commercial plantations were developed on this coast because the Spanish population was evacuated

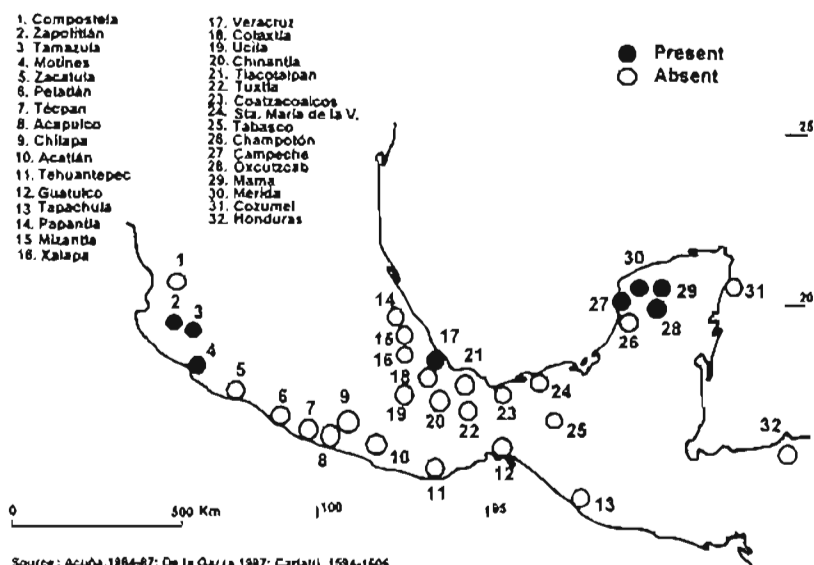


Figure 2. Presence and absence of the cultivation of coconut in 1580 in Mexico.

due to piracy, which was the scourge of the ports and towns close to the coast. Therefore, in this area, coconut palms were found only in the orchards within the towns. Coconut cultivation probably spread to the coastal settlements of Tlacotalpa, Coatzacoalcos, Villahermosa and Champotón after the second half of the 18th century.

Areas of cultivation in the west in the 17th century

The main area of cultivation in the west, during the 17th century, was located in Colima, where approximately 50 large orchards or plantations existed by 1612 (Sevilla del Río, 1977). A similar number is reported for the Diocese of Michoacán, in 1631. Only one coconut plantation is recorded in Zacatlán area, none in Petatlán, three in Tecpan and one in Atoyac (López, 1973). The presence of the coconut is not reported in the coastal settlements of the Diocese of Antequera: Tehuantepec (Arias de Lujan, 1580), Guatulco (Vargas, 1580), Xalapa and Cintla (Maldonado, 1580). Neither is it reported in the Diocese of Tlaxcala: Chilapa (Cabañas, 1580) and Acatlán (Vera 1580).

The expansion of coconut cultivation along the west coast and its intensification in the region of Colima was brought about by the high price commanded by coconut wine in the mining zones of the centre and north of the country, such as Pachuca, Guachinango, Guanajuato and San Luis Potosí (Sevilla del Río,

1977). The commerce of coconut wine affected Spanish Crown's economic interests as it caused a drop in the sales of wine from Castille and therefore orders were dictated which prohibited its production and sale in the province of Colima in 1603 (Figuroa, 1603). However, the order was not sufficient to contain production and commerce of the coconut wine. In 1610, the Viceroy Luis de Velasco signed an order prohibiting the elaboration and sale of coconut wine (Velasco, 1610).

In 1612, the Royal Audience of Mexico ordered that coconut palms be cut down in their totality in the province of Colima in an attempt to eliminate, once and for all, the production and commerce of coconut wine. The manufacture of the wine was carried out in stills, seemingly with techniques introduced by the Philippines (Alarcón 1612; Tello, 1632-36).

In 1612, coconut cultivation was the main agricultural activity in Colima, displacing the cultivation and commerce of the cocoa. The cultivation of the coconut and the elaboration and commerce of the wine sustained, to a great degree, the social development of the area (Vera 1612; Alonso, 1612).

The felling of the palm groves was not carried out, due to their great economic and social importance to Spanish population in the region of Colima. Coconut cultivation, along with the elaboration and commerce of coconut wine, received the support of the colonial government until the second decade of the 18th century. This was not the case in the area of Zacatlán, where the

prohibitions brought about the change to fruit production. There are records of several permits for planted coconut and production wine, granted to the town of Colima. In 1627, the Viceroy Pacheco issued a license (Pacheco, 1627). Later, in 1637, another license for the Viceroy Diez de Armendariz was granted (Diez de Armendariz, 1637). In 1644, 1653, 1664, 1668 and 1671 other permits were granted to the people of Colima (Bruman, 1945). These allowed the production and trade of the wine to continue in the mining zones and continued to favour the development of coconut cultivation.

Dynamics of production in the west: 17th and 18th centuries

In 1612, in the town of Colima, as well as in the valleys of Aguacatitlan, Cajitlan, Tecoman and Alima, a production of more than 20,000 'arrobas' or 'botijas peruleras' of wine per year was reported from 50 existing plantations (230,000 litres, given that the 'arropa' or 'botija' is equivalent to 11.16 litres). The cultivation represented 100 to 200 thousand Castille ducats. With an average yearly rent per plantation of between 1,500 and 2,000 pesos (Monroy 1612, Polonte, 1612).

For Colima, the Diocese of Michoacan, in 1631, reported the production of about 21,500 'botijas peruleras' of wine per year from approximately 50 plantations. For Motines, the Diocese reported five plantations in Maquilí with a production close to 1,000 botijas per year. In the Zacatula area, there was only one plantation, belonging to the church, with only a small annual production. No plantation was reported as producing coconuts in the Petatlan area. In the Tecpan area, three plantations were reported with a production of 210 botijas per year and in Atoyac, a large plantation (Apasagualcos) produced 300 botijas yearly (López, 1973).

One hundred palms produced one botija perulera per day (López, 1973), which indicates that, in the Colima area, there existed approximately 6,000 palms in production (as 21,500 botijas were produced yearly or 60 daily). As the orchards of Colima, at the present time, have a density of 79 palms per ha in mixed cropping (Pelayo, 1984), it may be assumed that there were approximately 76 ha in production with on average of 1.5 ha per plantation (given that the plantations densities were similar to present day ones). The area under coconut palms was probably larger than this since the cultivation was expanding and there would also have

been immature, non-productive palms. Using similar estimates, it can be calculated that there were approximately 275 palms around Maquilí, occupying an area of 3.5 hectares. In the Tecpan area, there would have been 60 palms. In Atoyac there were about 82 palms. In Zacatula there were probably only a few palms in the church orchard.

The dynamics of coconut production in the 17th and 18th centuries can be seen in Figs 3 and 4. In Colima, cocoa was the most important crop during the 16th century (Sauer 1988). The displacement of cocoa cultivation in preference for coconut was evident from the beginning of the 17th century (Fig. 3). Cotton cultivation also lost importance during the first decades. By the middle of century, sugar cane cultivation was introduced and became increasingly economically important towards the end of the century. Maize cultivation remained low throughout the century. Vanilla and beans had little economic importance. During that century, between 70 and 80% of the tithe was derived from coconut cultivation, which reflected its importance in the region's economy.

During the 17th century in Zacatula, cocoa cultivation was not displaced by the coconut, as was the case in Colima, and vanilla production grew in importance. The contribution of these two products to the total value of the tithe remained between 75 and 100% (Fig. 4). The contribution of the coconut remained at very low levels, indicating the secondary importance of this crop in the area during the period. During the 18th century, in Zacatula area, cotton became the most important crop representing 61.1% of levied production in the 90's (Fig. 4). The cultivation of cocoa decreased in importance during this century. Maize was important and cocoa and coconut became of marginal importance.

In the 18th century, new prohibitions on the production and trade of coconut wine drastically affected the development of the crop. In Colima, the structure of agricultural production changed markedly. The area began producing basic grain crops (maize and beans), and sugar for export to the mining zones, all at the expense of coconut wine. The objective of coconut production therefore changed, focusing mainly on the production of fruit, in the form of peeled or stripped coconut. In the valleys of Zacatula, Petatlan, Tecpan and Atoyac, coconut cultivation failed to expand and its economic importance was marginal. In the second decade of the 18th century, the Viceroy of New Spain, Juan de Acuña, tried to prohibit the production and trade of coconut wine (Acuña, 1724). Towards the

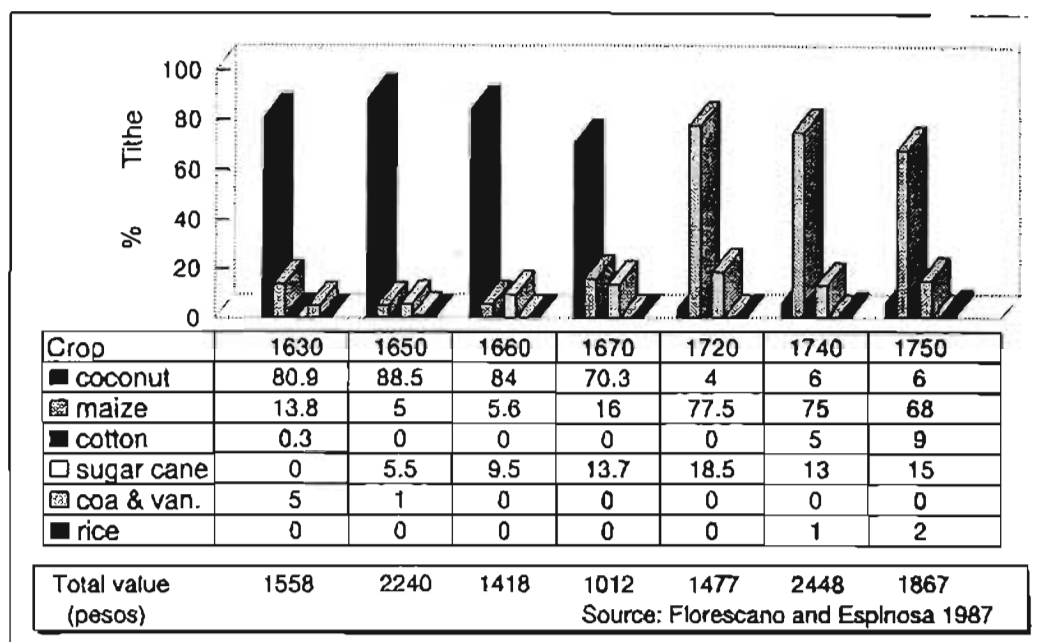


Figure 3. Average annual tithe per decade in Colima between 1630 and 1750.

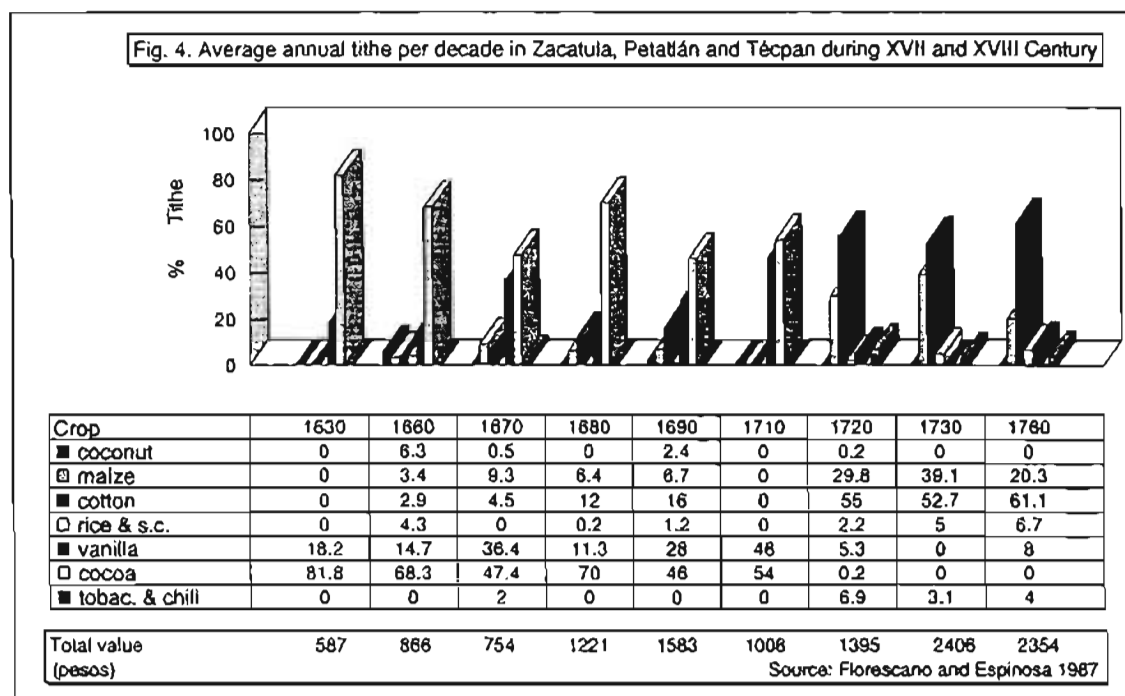


Figure 4. Average annual tithe per decade in Zacatula, Petatlán and Tépán between 1630 and 1760.

middle of the century the Viceroy, Duque de Albuquerque prohibited, once and for all, the production and sale of coconut wine. Mid-century descriptions mention the abandonment of coconut wine production (Villaseñor y Sánchez, 1748; Pérez-Ponce, 1776–77).

Discussion and conclusions

The historical colonial records reveal that the first introductions of coconut took place on the Pacific coast through the ports of Salagua or Santiago in Colima and Acapulco in Guerrero. On the Gulf of Mexico coast, it took place through the ports of Veracruz and Campeche.

The first introduction could have been to the Pacific coast in 1539 from Panama. Later from the Solomon Islands in 1569 and from the Philippines between 1671 and 1815. Introductions to the coast of the Gulf of Mexico were carried out in 1549 from Cape Verde Islands and Santo Domingo. The introductions to the Pacific coast were direct, whereas those of the Gulf of Mexico were indirect, first the Portuguese were thought to have collected seeds from Mozambique and planted them in Cape Verde Islands, from where the Spaniards took them to the Caribbean Islands and Mexico. Colonial records indicate that the coconut germplasm on the west coast of Mexico originated from at least three geographically distinct regions. These regions were the Pacific coast of Panama, the Solomon Islands and the Philippines.

The populations present in Panama on the arrival of the Spaniards could have arrived either naturally, transported by the marine currents from Palmyra atoll (Harries, 1978) or carried by Polynesians from the Pacific Islands or by both means. Oviedo, in 1514–25, noted the presence of two contrasting types of coconut that have been described for the Pacific Islands, *Niu Kafa* or wild type and *Niu vai* or domesticated type (Harries, 1978; Ashburner, 1994). The domestic type would have required the intervention of Man in order to reach America. Man could have transported both types, and in this way, carried out introductions not long before the arrival of the Spaniards in America.

Both wild and domestic coconut types have been registered on the west coast of Central America (Romey, 1969; Richardson et al., 1978), as well as on the coast of Colima (Zizumbo et al., 1993). However, their origins are not clear, as these types could also have originated from coconuts introduced at a later date. In the case of wild type, it could also have originated from the Solomon Islands, as this type is present on the

route followed by Alvaro de Mendaña (Kelly, 1965; Whitehead, 1966; Ashburner, 1994). The domestic type could have been introduced from the Philippines where it is also found (Baliñgasa et al., 1974). Phylogenetic studies involving the populations of these sites may eventually enable us to discover their origin. The introductions from the Philippines may have involved dwarf coconuts, as they already were present there in 1574. A germplasm survey of the Mexican Pacific coast (Zizumbo & Harries, 1990) found specimens of dwarf coconuts in some plantations in Costa Grande in Guerrero and in Matanchen, Nayarit, which originated from plantations dating from the beginning of the century, and therefore do not correspond to the germplasm of the dwarf coconut which was introduced to the country in 1940. Therefore, the possibility of older introductions of the dwarf coconut, or their generation *in situ*, can not be ruled out.

The most important productive area during the period studied was Colima, where the production and trade of coconut wine were the most important economic activities during the 17th century. This favoured the immigration of Philippine people and the further introduction of coconuts. After prohibition of these activities, Colima became a producer of basic grains during the 18th century and the cultivation of the coconut became of secondary importance. In the areas of Zacatula, Petatlan and Tecpan, the production of cocoa and vanilla was of great economic importance during the 16th and 17th centuries but was displaced by the cotton and tobacco production during the 18th century. The economic importance of the coconut was secondary and marginal. On the other hand, on the Gulf coast, the coconut was found only in populated areas and the production was focused on fruit throughout the duration of the period studied.

The economic importance of the coconut in Colima, during the 16th and 17th centuries, its presence during the 18th century and its continuity to present times, allowed this area to become a source of germplasm for the western region. In the same way, the areas of Zacatula, Tecpan and Atoyac, Guerrero became the source of germplasm for the copra-producing regions of the twentieth century, mainly on the coast of Oaxaca and Chiapas. The coconuts present in Veracruz, Campeche and Yucatán were the 'seed base' for the establishment of present day production areas on the Gulf coast. In this way, the initial introductions of the colonial era constitute the genetic base of coconut production in Mexico. A great expansion in the cultivation of the coconut took place at the end of the 19th century

and the beginning of the 20th, when the plant became important on a world level due to increased vegetable oil demand. Mexico became one of the closest and safest suppliers for the United States of America (Harries, 1978; Zizumbo et al., 1993). The main objectives of the production of the coconut have changed; from the elaboration of wine in the 16th and 17th centuries to the fruit production during the 18th century and finally to the production of copra and oil from the end of the 19th century to the present day.

The out-crossing nature of tall coconut palms has permitted the hybridisation of ecotypes of different origins and characteristics. Therefore, the planting of different ecotypes within the same plantations, over many generations, would have favoured their recombination and quite likely increased the initial diversity.

Historical sources indicate the existence of relationships between the genotypes of Mexico and those of Panama and Peru, due to the introductions from Panama to Mexico and introductions to Peru of the Philippine genotypes via Mexico. This is of great importance to this country as the genotypes of Panama and Peru showed high levels of resistance to lethal yellowing disease in Jamaica (Been, 1981). These genotypes have been useful in the selection and genetic improvement programmes of the plant, and have allowed us to combat the disease (Harries and Romney, 1974). In this way the genetic diversity of the coconut palms in the west of Mexico is a product of the contact of genotypes of different origin, over a long period of time. This increases the possibility of finding a differential behaviour of the populations to LY and the possibility of finding resistant genotypes. It also means that this area takes precedence in the collection of germplasm and its testing for response to LY. Populations and individuals may then be selected for resistance to LY and be used to generate hybrids for replacement of susceptible coconut palms.

Acknowledgments

Thanks to Ismael Aguayo F., Gregorio Macedo L., Juan Oseguera V., Ernesto Terriquez S., Patricia Colunga G-M. and Roger Ashburner for their valuable assistance in preparing this paper. The investigation was supported by Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Mexico (CONACyT), grand N9109-0598.

References

- Acuña, J., 1724. Mandamiento. in: F. Sevilla del Rio (ed). Provança de la villa de Colima. Texto paleográfico de F. Sevilla del Rio. 1977. Ed. Jus. México. pp. 173-178.
- Acuña, R. (ed.), 1984-87. Relaciones geográficas del siglo XVI: Antequera. México, Michoacán, Nueva Galicia, Tlaxcala. UNAM, México.
- Aguilar, J. de, A. González and A. Pech, 1580. Relación de Mama y Kantemo. in: Mercedes de la Garza et al. (eds) Relaciones histórico-geográficas de la Gobernación de Yucatán. Vol. I. UNAM, México. 1983. pp. 109-116.
- Alarcón, B.H. de, 1612. Testimonio. in: Sevilla del Rio (ed). Provança de la villa de Colima. Texto paleográfico de F. Sevilla del Rio. 1977. Ed. Jus. México. pp. 79-84.
- Alcalde, de la, R., 1580. Relación de la provincia de Motón. in: R. Acuña (ed). Relaciones geográficas del siglo XVI: Michoacán. UNAM. México. 1987. pp. 156-180.
- Alonso, M., 1612. Testimonio. in: F. Sevilla del Rio (ed.). Provança de la villa de Colima. Texto paleográfico de Sevilla del Rio. 1977. Ed. Jus. México. pp. 38-41.
- Arias, de L.P., 1580. Relación de Teguantepec. in: R. Acuña (ed.). Relaciones geográficas del siglo XVI: Antequera (tomo II). UNAM. México. 1984. pp. 107-125.
- Arreola, C.R., 1980. Coalcoman. Gob. del Edo., Morelia, Michoacán.
- Ashburner, C.R., 1994. Characterisation, collection and conservation of *Cocos nucifera* L. in the south Pacific. PhD. School of agriculture and forestry, Univ. Melbourne.
- Baliágas E.N., C.B. Carpio and G.A. Santos, 1974. Coconut varieties in the Philippines. in: 5th Annual Meeting of crop Science Society of the Philippines. (May 2-4) Nega City, Philippines.
- Been B.O., 1981. Observations on field resistance to lethal yellowing in coconut varieties and hybrids in Jamaica. *Oléagineux* 36: 9-12.
- Bravo L.C., 1580. Relación de Xalapa. in: R. Acuña (ed.). Relaciones geográficas del siglo XVI: Tlaxcala (tomo II). UNAM. México. 1985. pp. 243-271.
- Bruman, H.J., 1944. Some observations on the early history of the coconut in the New World. *Acta Americana* 2 (3): 200-243.
- Bruman, H.J., 1945. Early coconut culture in Western Mexico. *Hispanic American Historical Review*. 25: 301-314.
- Bruman, H.J., 1947. Notes and comment a further note on coconuts in Colima. *Hispanic American Historical Review*. 27: 212-223.
- Cabañas, J. de, 1580. Relación de Chilapa y Minas de Zumpango. in: R. Acuña (ed.). Relaciones geográficas del siglo XVI: Antequera (tomo II). UNAM. México. 1984. pp. 109-119.
- Calderón, A.Q. (ed.). 1979. Documentos para la historia del Estado de Colima, siglos XVI-XIX. Col. Peña Colorada. Ed. Novaro. México.
- Carlatti, F., 1594-1606. Razonamientos de mi viaje alrededor del mundo (1594-1606). UNAM, Mexico, 1983.
- Colunga, G-M.P. and F.P. May, 1992. El sistema milpero y sus recursos genéticos. in: D. Zizumbo et al., (eds) La modernización de la milpa en Yucatán. CICY/DANIDA. Mérida, México. pp. 97-134.
- Contreras, D. de, 1580. Relación de Nabalám, Tahcabo y Cozumel. in: Mercedes de la Garza et al. (ed.) Relaciones histórico-geográficas de la Gobernación de Yucatán. Vol. II. UNAM, México. 1983. pp. 185-190.
- Cortés H., 1526. Cartas de Relación. Ed. Porrúa. México 1970.
- Cortés H., 1535. Cartas y otros documentos. Sevilla 1925.

- Diez de Armendáriz, 1637. Ordenanza. in: F. Sevilla del Rio (ed.). Provança de la villa de Colima. Texto paleográfico de F. Sevilla del Rio. 1977. Ed. Jus. México. pp. 164-165.
- Eleazar, 1981. Coconut production and marketing with small farmers. *Quart. Suppl.* (marzo 1981): 1-10.
- Esquivel D. de, 1580. Relación de Chinantla. in: R. Acuña (ed.). Relaciones geográficas del siglo XVI: Anequera (tomo I). UNAM. México. 1984. pp. 100-109.
- Florescano E. y L. Espinosa. 1987. Fuentes para el estudio de la agricultura colonial en la diócesis de Michoacán: series de diezmos 1636-1810. Col. Fuentes. INAH. México. 2 vols.
- Figueroa E. de. 1603. Mandamiento. in: F. Sevilla del Rio (ed.). Provança de la villa de Colima. Texto paleográfico de Sevilla del Rio. 1977. Ed. Jus. México. p. 13.
- Garza M. de la. A.L. Izquierdo, M. C. León and T. Figueroa. 1983. Relaciones histórico-geográficas de la gobernación de Yucatán. 2 Vols. UNAM. México.
- Gerhard P. 1972. A guide to the historical geography of New Spain. Cambridge Univ. Press. Cambridge. 476p.
- Gómez M.H., 1612. Testimonio. in: Sevilla del Rio (ed.). Provança de la villa de Colima. Texto paleográfico de Sevilla del Rio. 1977. Ed. Jus. México. pp. 45-48.
- Gorjón T. de, 1612. Testimonio. in: Sevilla del Rio (ed.). Provança de la villa de Colima. Texto paleográfico de F. Sevilla del Rio. 1977. Ed. Jus. México. pp. 67-74.
- Gruezo, W.Sn. and H.C. Hames. 1984. Self-sown, wild type coconuts in Philippines. *Biotropica* 16(2): 140-147.
- Harries, H.C., 1977. The Cape Verde region: (1499-1549): the key to coconut in the western hemisphere? *Turrialba* 27: 227-231.
- Harries, H.C., 1978. The evolution, dissemination and classification of *Cocos nucifera* L. *The Botanical Review* 44: 265-319.
- Harries, H.C. and D.H. Romney. 1974. Maypan: an FI hybrid coconut variety for commercial production in Jamaica. *World Crops* 26: 265-319.
- Hernández F., 1571-1573. Historia Natural de Nueva España. 5 Vols. UNAM, México. 1960.
- Herrera C. de, 1612. Testimonio. in: F. Sevilla del Rio (ed.). Provança de la villa de Colima. Texto paleográfico de F. Sevilla del Rio. 1977. Ed. Jus. México. pp. 75-78.
- Kelly Celsus, O.F.M., 1965. Australia Franciscana, Madrid.
- Landa Fray Diego de, 1565. Relación de las cosas de Yucatán. Ed. Porrúa. México. 1978.
- Lebrón de Quiñones, 1554. Relación sumaria de la visita que hizo en Nueva España a doscientos pueblos. in: J. Antonio Calderón Q. (ed.). Documentos para la historia del Estado de Colima, siglos XVI-XIX. Texto paleográfico de Ramón Ma. Serrera. 1979. Col. Peña Colorada. Ed. Novaro, México. pp. 27-106.
- López L.R., 1973. El obispado de Michoacán en el siglo XVII: Informe inedito de beneficios, pueblos y lenguas. *Fimax publicistas*. Morelia, Michoacán. 1631.
- Maldonado J.L., 1580. Relación de Xalapa, Cintla y Acatlán. in: R. Acuña (ed.). Relaciones geográficas del siglo XVI: Antequera (tomo II). UNAM. México. 1984. pp. 277-293.
- Medina J. de, 1580. Tlacotalpa, Tuzila y Cotaxtla. in: R. Acuña (ed.). Relaciones geográficas del siglo XVI. Tlaxcala (tomo II). UNAM. México. 1985. pp. 283-297.
- Miranda, J., 1960. El viaje y la exploración de la Nueva España, in G.D. Somolinos (ed.) Vida y obra de Francisco Hernández. Obras completas Vol. I. UNAM. México. pp. 194-224.
- Monroy Juan D. 1612. Peticiones y autos. in: F. Sevilla del Rio (ed.). Provança de la villa de Colima. Texto paleográfico de Sevilla del Rio. 1977. Ed. Jus. México. pp. 9-31
- Muñoz, G., 1612. Testimonio. in: F. Sevilla del Rio (ed.). Provança de la villa de Colima. Texto paleográfico de F. Sevilla del Rio. 1977. Ed. Jus. México. pp. 62-66.
- Muñoz-Zapata, H., 1580. Relación de Oxcutzcab. in: Mercedes de la Garza et al. (ed.) Relaciones histórico-geográficas de la Gobernación de Yucatán. Vol. I. UNAM, México. 1983. pp. 355-357.
- Oviedo y Valdés, Gonzalo Fernández de, 1535. Historia General y Natural de las Indias, islas y tierra firme del mar oceano. Parte I. Sevilla. Edición y Estudio preliminar de José Amador de los Ríos. 1851-55. Real Academia de la Historia. Madrid.
- Pacheco O.R., 1627. Ordenanza. in: F. Sevilla del Rio (ed.). Provança de la villa de Colima. Edición y Texto paleográfico de Felipe Sevilla del Rio. 1977. Jus. México. pp. 164-165.
- Palomar, M. de, 1580. Relación de la Ciudad de Mérida. in: Mercedes de la Garza et al. (ed.) Relaciones histórico-geográficas de la Gobernación de Yucatán. Vol. I. UNAM, México. 1983. pp. 65-82.
- Patiño, A., 1580. Relación de la Ciudad de Veracruz. in: Acuña (ed.) Relaciones geográficas del siglo XVI: Tlaxcala. UNAM. México. 1985. pp. 321.
- Pedraza C. de, 1544. Relación de la provincia de onduas e igueras in Relaciones y documentos de Yucatán. Documentos ineditos. Univ. Autón de Yucatán. Mérida. 384-409.
- Pelayo H.A., 1984. El cultivo del cocotero en Colima y su rehabilitación. in: Memoria del primer seminario sobre el cultivo del coco en Colima. CONAFRUT/SARH. México. pp. 14-24.
- Pérez de A.A., 1580. Relación de Misanilla. in: R. Acuña (ed.). Relaciones geográficas del siglo XVI; Tlaxcala (tomo II). UNAM. México. 1985. pp. 181-191.
- Pérez Ponce de León, M.J., 1776-1777. Descripción del Distrito de Colima y del corregimiento agregado de San Miguel Xilotlán. in: J. A. Calderón Q. (ed.). Documentos para la historia del Estado de Colima, siglos XVI-XIX. Texto paleográfico de Pablo Emilio Pérez-Mallaia B. 1979. Col. Peña Colorada. Ed. Novaro, México. pp. 176-207.
- Piña-Chan, R., 1977. Campeche durante el periodo Colonial: 1550-1790. INAH. México.
- Polonte, Juan de, 1612. Testimonio. in: F. Sevilla del Rio (ed.). Provança de la villa de Colima. Texto paleográfico de F. Sevilla del Rio. 1977. Ed. Jus. México. pp. 35-38.
- Quijada, H. de la, 1580. Relación de Ueilla; Relación de Coatzacoalco & Relación de Villa del Espíritu Santo. in: R. Acuña (ed.). Relaciones geográficas del siglo XVI: Antequera (tomo I). UNAM. México. 1984.
- Richardson, D.L., H.C. Harries and E. Balseviscus. 1978. Variedades de cocotero en Costa Rica. *Turrialba* 28: 87-90.
- Rodríguez, V. and M. de Alfaro, 1580. Relación de la Provincia de Tabasco. in: Mercedes de la Garza et al. (ed.) Relaciones histórico-geográficas de la Gobernación de Yucatán. Vol. II. UNAM, México. 1983. pp. 367-378.
- Romney, D.H., 1969. Central America, in FAO: Coconut breeding: Yearly Progress Report of the FAO Rome. 6-8.
- Sauer, C., 1988. Colima of New Spain in the sixteenth century. Berkley.
- Sevilla del Rio, F. 1977. Provança de la Villa de Colima: Documentos originales del Archivo Municipal de la Ciudad de Colima 1612-1724. Textos paleográficos de F. Sevilla del Rio. Ed. Jus. Mexico D.F. 189 p.
- Smith R.W., 1970. Mexico y Venezuela, in FAO: Coconut breeding: Yearly Progress Report of the FAO. Rome. 20-21.
- Suero de Cangas Q., 1580. Relación de Coatzacoalco. Villa del Espíritu Santo. in: R. Acuña (ed.). Relaciones geográficas del siglo XVI: Antequera (tomo I). UNAM. México. 1984. pp. 116-127.

- Tello, A., *Crónica Miscelanea de la Sancta Provincia de Xalisco*. Texto paleográfico de J.L. Razo Z. 2 vols. Gobierno del Estado de Jalisco/Universidad de Guadalajara. Guadalajara. 1973.
- Terriquez, S., 1984. La del coco, una cultura transterrada. Segundo Foro Interamericano: Las culturas populares y la educación superior. Univ. de Colima. Colima. pp. 11-17.
- Toro, M.M., 1859. Noticia estadística del Distrito de Acapulco de Tabares. Bol. Soc. Mex. Geogr. y Est. 7: 407-428.
- Vargas, G. de, 1580. Relación de la descripción del Puerto de Guatulco. in: R. Acuña (ed.). Relaciones geográficas del siglo XVI: Antequera (tomo I). UNAM. México. 1984. pp. 187-199.
- Velasco L. de, 1610. Mandamiento de 1610. in: F. Sevilla del Rio (ed.). Provança de la villa de Colima. Texto paleográfico de F. Sevilla del Rio. 1977. Ed. Jus. México. pp. 163-164.
- Velázquez, J., 1580. Relación de Hueytlapa. in: R. Acuña (ed.). Relaciones geográficas del siglo XVI: Tlaxcala (tomo II). UNAM. México. 1985. pp. 151-179.
- Vera, J. de, 1580. Relación de Acatlán. in: R. Acuña (ed.). Relaciones geográficas del siglo XVI: Tlaxcala (tomo II). UNAM. México. 1985. pp. 31-61.
- Vera, S. de, 1612. Testimonio. in: F. Sevilla del Rio (ed.). Provança de la villa de Colima. Texto paleográfico de F. Sevilla del Rio. 1977. Ed. Jus. México. pp. 56-61.
- Villaseñor y Sánchez S.A., 1748. Descripción de Colima. 1748. in: J. Antonio Calderón Q. (ed.). Documentos para la historia del Estado de Colima. Paleografía de José J. Hernández. 1979. Col. Peña Colorada. Ed. Novaro. México. pp. 166-168.
- Villegas, H., de, 1580. Relación de la Villa de Santamaría de la Victoria. in: Mercedes de la Garza et al. (ed.) Relaciones histórico-geográficas de la Gobernación de Yucatán. Vol. II. UNAM. México. 1983. pp. 415-431.
- Vizcaino, S., de, 1602. Descripción de la Costa de Colima. in: J. Antonio Calderón Q. (ed.). Documentos para la historia del Estado de Colima. Texto paleográfico de José J. Hernández P. 1979. Col. Peña Colorada. Ed. Novaro. México. pp. 109-112.
- West, R.C. and J.P. Augelli, 1966. Middle America: Its lands and peoples. Prentice-Hall, New Jersey. 482p.
- Whitehead, R.A., 1966. Sample survey and collection of coconut germplasm in the Pacific Islands. ODA, Overseas Research Publ 16. 77 p.
- Williams G.R., 1988. Colima: Fuego y palmeras: esbozo de una cultura regional. Univ. de Colima. Col. Ameyalli No. 5. 34 p.
- Xerez D., de, 1580. Relación de Tuxpan y su partido. in: R. Acuña (ed.). Relaciones geográficas del siglo XVI: Michoacán. UNAM. México. 1987. pp. 383-403.
- Zizumbo-Villarreal, D., and H.C. Harries, 1990. Variaciones y disponibilidad de germoplasma en México. in: M. Robert y D. Zizumbo. La problemática del Amarillamiento Letal en México. CICY. Mérida. pp. 103-122.
- Zizumbo V.D., F.R. Hernández, and H.C. Harries, 1993. Coconut varieties in Mexico. *Economic Botany* 47(1): 65-78.

**CAPITULO 4.
RE-EVALUACIÓN DE LAS OBSERVACIONES TEMPRANAS
DEL COCOTERO EN EL NUEVO MUNDO.**

RE-EVALUATION OF EARLY OBSERVATIONS ON COCONUT IN THE NEW WORLD.

DANIEL ZIZUMBO-VILLARREAL AND HERMILO J. QUERO.

Daniel Zizumbo-Villarreal (Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C., AP. 87, Cordemex, Merida, Yucatán, CP. 97310 México) and **Hermilo J. Quero**. (Jardín Botánico. Inst. Biología, UNAM. A.P. 70-614, C.P. 04510. Mexico D.F.) RE-EVALUATION OF EARLY OBSERVATIONS ON COCONUT IN THE NEW WORLD. *Economic Botany* 00(0):000-000. Sixteenth century records from the New World, relating to the characteristics, uses, cultivation and geographical distribution on Cocos nucifera L., were analyzed in terms of their veracity and implications on to its evolution. The presence of coconut on the west coast of Costa Rica, Panama and Colombia was confirmed. The variability reported suggests a gene pool which includes the "wild" and "domesticated" morphotypes, in populations similar to those distributed in the south Pacific region, the area of origin of the coconut palm. The diffusion towards America must have involved a large number of propagules, or the arrival of seeds on various occasions. A close association was registered between populations of coconuts and humans, including a variety of uses and its cultivation. Evidence suggests natural diffusion as opposed to diffusion by the intervention of man. Studies of the genetic diversity in the region will identify valuable genotypes for improvement and conservation.

Registros del siglo XVI sobre las características, usos, cultivo y distribución geográfica de Cocos nucifera L. en América, fueron analizados en términos de su veracidad y de las implicaciones para su proceso evolutivo. Se confirma la presencia del cocotero en las costas occidentales de Costa Rica, Panamá y Colombia. La variabilidad reportada indica un acervo genético que incluye a los morfotipos "silvestre" y "domesticado", en poblaciones similares a las distribuidas en la región Pacífico sur que es su área de origen. La difusión hacia América debió involucrar un alto número de propagulos en varias ocasiones. Se registró una estrecha asociación entre poblaciones de cocotero y humanas, variedad de usos y su cultivo. Las evidencias indican mayor probabilidad de difusión natural que con la ayuda del hombre. Estudios sobre la diversidad genética en la región revelaran genotipos valiosos para el mejoramiento y la conservación.

Key Words: Cocos nucifera L. Central America, variability, geographic distribution, genetic resources.

Coconut evolved in the Indo-Pacific Ocean region, where tertiary and quaternary fossils have been found (Sauer 1994). The original distribution of coconut possibly extended from the Seychelles Islands in the west, to the Line Islands in the east (Harries 1995). The natural habitat of coconut is on stable coastlines, in sites with a humid climate and without prolonged dry periods where a

thin layer of fresh water accumulates on the sand and where there exists little competition from other plants. Inland, coconut is only found on the banks of rivers and lakes where fresh water is available (Harries 1978). The pressures of natural selection possibly favored the morphological characteristics of fruit which bestowed an increased ability to float, and to anchor themselves on beaches.

Populations with these characteristics have a relatively slow and heterogeneous germination (Harries 1981). Coconuts are highly polymorphic in the Asia-western Pacific region and may have evolved with the drastic sea-level changes of the Pleistocene, between glacial and interglacial periods (Sauer 1994).

The dissemination by floating probably led to a colonization with few individuals in remote, geographically isolated places. Under these conditions, the populations could have suffered genetic restrictions due to the effect of genetic drift, which would explain the low levels of intra-population diversity found in the South Pacific region (Ashburner *et al.*, 1997a). The reproductive isolation, on the other hand, led to a marked differentiation among populations, which would explain the high percentage of inter-population diversity and the fact that the gene-pool of this species is fragmented and distributed in a multitude of islands, atolls and remote places (Ashburner *et al.*, 1997a).

The polymorphism observed in this species is also a product of selection and cultivation by Man. The selection of fruit with a higher water content (liquid endosperm) is thought to have been involved in the domestication of the coconut (Harries 1990). Studies of the morphological variation have shown a high correlation between a high percentage of water in the seed and a low percentage of mesocarp in the fruit, as well as relatively large, round fruit and seeds (Ashburner 1997b *et al.*, Harries 1978). Studies of germination showed a high correlation between fruit with a high percentage of water and precocious germination. Thus, any selection with a preference for fruit with a higher percentage of liquid endosperm could have had a negative effect on the capacity of coconut to

float and therefore on its capacity to disperse over long distances.

The time during which coconut maintains its viability while floating is not fully known. Edmondson (1941) observed germination after 166 days of flotation, the plants taking between 87 and 238 days to emerge. Ward and Allen (1980) estimated 74 days as the maximum period of viability under flotation and 34 days for emergence after flotation. The difference between these two studies could be due to the fact that, in the first, "wild type" coconuts were used and in the second, "domestic type" coconuts (Ward and Bookfield 1992). Using a stochastic model of simulation with three periods of viability (122, 183 and 245 days), and taking into account the speed and direction of the marine current and the wind, Ward and Bookfield (1992) found that coconut could have reached America between 5° Latitude south and 10° Latitude north if the seeds remained viable for a period of 245 days.

The first reports of coconut in America, written by authors such as Oviedo y Valdéz (1526, 1535), situate it on the west coast of Panama at the beginning of the sixteenth century. These reports formed the basis for the explanation of the American origin of coconut, (Cook 1910), and at a later date, for the discussion of the possible diffusion from the south Pacific region towards America (Bruman 1944, Dennis and Gunn 1971 and Sauer 1977).

Allen (1965a), considered Oviedo's description of coconut to be false. His criticism is derived partly from the fact that the figure in the work (Plate 3, Fig. 15) does not correspond to the description of coconut in the text, and partly because the description of the seed size and water content does not seem to coincide with the true size and water content. If this is the case, it would be necessary to revise Bruman's ideas about the introduction of coconut to Mexico. Bruman

(1944, 1947), using Oviedo's reports and shipment documents, maintained that coconut first came to Mexico from Panama in 1539.

It is of great importance for Mexico's coconut diversity research and for its subsequent conservation and germplasm improvement programs, to establish the accuracy of Allen's analysis of Oviedo's reports. We suggest here, that Allen misread the documents and that there are therefore, no historical grounds for rejecting the notion that part of Mexico's coconut diversity is derived from Panama plantations. The objectives of the present study were: 1) to substantiate the veracity and consistency of the information provided by Oviedo y Valdez relating to the characteristics of the plant, its interaction man-plant and the original geographical distribution of the coconut, and 2) to analyze the implications of the information with regards to the evolutionary process of the species and the improvement and conservation of its germplasm.

METHODOLOGY.

This study is based on information contained in the work: "La Historia General y Natural de Las Indias, Islas y Tierra Firme del mar océano" written by Oviedo y Valdéz. This work was published in 1535 in Seville and re-edited in 1547. It was transcribed from Old Spanish between 1851 and 1855. Don José Amador de los Ríos edited the work which was published in Madrid. Our study, as well as Burman's (1944), Patiño's (1963) and Allen's (1965a) like were based on this edition. We also consulted the "Sumario de la Historia natural de las Indias" written in 1526 and published in Madrid in 1956 under the direction of Enrique de Vedia. Exact copies of the original figures from the "Sumario de la Natural Historia de las Indias" were provided by Schmidt (pers. com.) and were compared

to the figures which appear in the 1851-1855 edition. The information pertaining to the characteristics of the plant and its uses was obtained from the Book IX, titled "Arboles salvajes", Chapter IV, titled "De las palmas que hay en esta Isla Española y en las otras deste golpho y en la Tierra-Firme", from Tome I. The information relating to the cultivation and the geographical distribution was found in the previous chapter and in Book XXXIX, Chapter II and Book XLVI, Chapter XVII from Tome IV of the same work. Information from other early authors, such as, Pedro Mártir de Anglería, Cieza de León, Ruíz de Campos, Francisco Marín, Ordoñez de Ceballos y Raveneau de Lussan was collected by Patiño (1963) and incorporated. The information is presented and analyzed in three sections: (a) characteristics of the plants and their variation; (b) man-plant interactions: name, uses and cultivation, and (c) original geographic distribution of coconut in America.

RESULTS

Characteristics of the plant and its variation.

The plant and the fruit of coconut are described by Oviedo in the following terms: "*...Otras palmas hay que se llaman cocos de fructa dellas é este es un género de palma grande, é la hoja de la misma manera de las palmas de dátiles, excepto que difieren en el nacimiento de las hojas, porque las de los cocos nasçen en la vara de la palma de la manera que estan los dedos de las manos, quando la una con la otra juntadas se entretexen, é assí estan despues mas desparçidas las hojas...Estos árboles o palmas echan un fructa que se llama coco, que es desta manera (Lám. 3, fig.15). Toda junta, como está en el árbol, tiene el bulto mayor mucho que una gran cabeça de hombre; y desde ençima de la corteça hasta*

lo de enmedio, que es la fructa, está rodeada y cubierta de muchas telas de la manera que es aquella estopa...Esta fructa que esta enmedio de aquella estopa, es el coco tan grande como un puño de la mano çerrado, é alguno como dos puños, é mas é menos, é es una manera de nuez redonda, é algunos son prolongados. El casco es duro, é tan grueso como un lebrero de un real de plata castellano. Por de dentro, pegado al casco de aquella nuez ó coco, está pegada una carnosidad de la anchura de la mitad de la grosseça del dedo menor de la mano, ó del grueso de una péñola de escrebir, destas comunes de ansarones...por tuétano o medula desta fructa está en el medio della, en la parte interior çircundado de la dicha carnosidad, un lugar de lo restante ó cantidad toda del coco, lleno de una agua claríssima y exçelente, é tanta quanta cabría en una cascara de un huevo de una gallina, é mas y menos, á proporçión de la grandeça ó tamaño del coco..." (Oviedo 1851, I, 335-336).

Man-plant interactions.

Referring to the name of the plant, Oviedo indicates: "...El nombre que se le dió de coco á esta fructa fué porque aquel lugar por donde prende, quando el coco nasce, tiene un hoyo ó agujero redondo é ençima de aquel otros dos hoyos naturalmente, é todos tres vienien á haçerçe como un gesto de un monillo que parece que coca ; é por esso se diçe coco..." (Oviedo 1851, I, 337). The following reference is made to the consumption of the endosperm: "...Esto es la fructa é lo que se come del coco, y tan blanco como una almendra mondada é de mejor sabor que almendras, é de suave gusto al paladar. Cómese assí como se comieran almendras mondadas, y despues de mascada esta fructa, queda alguna çivera como de la almendra; pero si la quissieren tragar no es

desplaçible, aunque ydo de çumo por la graganta abaxo, antes que esta çivera se trague, paresçe que queda aquello mascado algo áspero; pero no mucho ni para que se deba desechar. Quando el coco es fresco é há poco se quitó del árbol ó él se cayó que es mejor (é señal questá saçonado), esta carnosidad ó fructa, no comiéndola é majandola mucho en almiherez ó mortero, é despues colando la leche en un paño de lino limpio, sale aquella leche muy mejor é mas suave que la de los ganados de vacas é ovejas ú otros animales, y es de mucha substancia é mantenimiento: la qual los chripstianos echan a las maçamoras que haçen de mahiz ó del pan, á manera de puches o poleadas; y por esta causa desta leche de los cocos son las tales maçamoras exçelente manjar, é sin dar empacho en el estomago, dexan tanto contentamiento en el gusto é tan satisfecha la hambre, como si muchos manjares y muy buenos se oviessen comido...En fin, es manjar para hombres que trabaxen é reços mucho, é á los otros poco les basta desta fructa, porque comida á la continua, como allí se hacía, no es para todos estomagos. Puesta la leche del coco al sereno dos o tres horas por la mañana en una escudilla, é bebida assi en ayunas, haçe purgar hasta quatro ó çinco cámaras..." (Oviedo 1851, I, 336-337).

Relating to the consumption of the liquid endosperm, Oviedo indicates: "...la qual agua bebida, de mas de ser claríssima, es muy substancial é presçiosa, quanto se puede encaresçer ó estimar, y al momento que se bebe paresçe que assí como es passada del paladar (de planta pidis usque ad verticem), niguna cosa ni parte queda en el hombre que deje de sentir consolaçión é maravilloso contentamiento..." (Oviedo 1851, I, 336).

The use of the endocarpus as an instrument is described as follows: "...Aquel vaso desta fructa, despues de quitado dél

agua y el manjar que he dicho, queda muy lisa, é le limpian é pulen sotilmente, y queda porde fuera de muy buen lustre que declina á color negro é dentre de muy buena tez.." (Oviedo 1851, I, 336).

As to the medicinal use of the endocarpus, Oviedo indicates: *"... Los que acostumbbran beber en aquellos vasos, y son dolientes de la hijada, dicen que hallan conosciado remedio contra tal enfermedad, é que se les rompe la piedra á los que la tienen, y la haçe hechar por la orina..."* (Oviedo 1851, I, 337).

Referring to the fibers produced from the mesocarp, he indicates that these were not used: *".. no curan los indios destas cuerdas e telas que se puedan haçer de la lana o estopa destes cocos, segund que en Levante, porque acá hay mucho algodón, é henequen é cabuya, con que se suple tal necesidad de cuerdas..."* (Oviedo 1851, I, 336).

Original geographic distribution of coconut.

The information indicates that coconut was distributed between 6° y 9° latitude north (Fig. 1). Oviedo points out that coconut was present in three sites on the Pacific coast, in Isla de Cocos (Costa Rica), in the province of Cacique Chiman, known as Careta, (Panamá) and Burica (the name of the western peninsula of the Gulf of Chiriquí on the present day border between Costa Rica and Panama). Regarding Isla de Cocos he mentioned: *"... é que la isla que llaman de Cocos, porque hay muchas palmas de ellos, é que está docientas é treynta leguas de Panamá é ciento é treynta del puerto de la Posesion de Nicaragua..."* (Oviedo 1851, I, 335) *"...y es muy alta é de muchos palmares é otros árboles....Tienen muchos palmares de cocos á la costa de la mar, que paresçen ser venediços como los de Borica. Allí se*

hallaron çiertos ydolos labrados de piedra." (Oviedo 1851, IV, 219).

At the end of the XVI century, Ordoñez de Ceballos recorded a visit to Cocos Island where he obtained a large cargo of coconuts. In 1685 Wafer visited the island and reported that his men consumed many coconuts and coconut milk and loaded several hundred nuts in their ship (Patiño 1963).

Relating to the province of the Cacique Chimán and Burica he mentioned: *"...Estas palmas ó cocos son altos, é hay muchos dellos en las costas del mar del Sur, en la provincia del caçique Chiman, é muchos mas en la que llaman Borica..."* (Oviedo 1851, I, 335). *"... Esta tierra de Borica es muy fertil é de mucha é buenas pesquerias é ríos, é de mucha montería de puercos é venados é otras salvajinas,...é de muchos cocos de los grandes..."* (Oviedo 1851, IV, 10). *"...Después que escribí el repertorio que he dicho, estuve el la provincia á punta de Borica, é comí algunos destes cocos é llevé muchos adelante á Nicaragua..."* (Oviedo 1851, I, 338).

Ruiz de Campos, in 1630, (cited by Patiño 1963), registered coconuts in Punta Burica, *"...donde se toman los cocos que hay muchos en esta Punta de Burica y así hay de ordinario y muy gran suma dellos caldos i tantos que puedan cargar navíos..."*.

In 1685, Raveneau de Lussan (cited by Patiño 1963), anchored in Burica and mentioned: *"... Este lugar es muy placentero y agradable. Entre otras cosas admiramos aquí una avenida de cinco filas de cocos que se prolongan a lo largo del ancón en más de quince leguas de extensión, con tanta simetría, que aunque no se trate sino de una simple obra de arte de la naturaleza y sin ningún subsidio del arte, parecen haber sido plantados con cuerda ..."*.

Mártir de Anglería reported coconuts in Nata in 1516 (Patiño 1963), near the river

Hato in the Parita Bay, and Isla Rica: "... que en el mar austral hay varias islas al occidente del golfo de San Miguel y de la isla Rica, en la mayor parte de las cuales se crían y cultivan árboles que crían el mismo fruto que en la tierra de Calcut.....Hay allí grandísima abundancia de fruta de cocos, de los cuales hice mención arriba, principalmente donde la región austral, el mar, en su flujo, baña llanuras vecinas, entre las cuales cuentan de una, que en el flujo se riega un espacio de dos leguas y con el reflujó se queda seco. En estas partes dicen nacen y crecen espontáneamente aquellos árboles; en otras de modo ninguno si no los transplantan de tiernos..."

Ruiz de Campos, in 1630, registered coconuts on Parida Island and other nearby islands (Patiño 1963): "...La vuelta del Oeste {del río de San Fenix}, cuatro leguas a la mar están las islas Secas las cuales aunque se llaman islas Secas todas tienen agua dulce en quebradas y algunos palmares de Cocos... en la boca del río Chirquí están diez o doce islas la una grande que bojeará una legua y las otras son pequeñas... y esan alrededor de la grande a cuya causa llaman la Parida y en muchas de ellas hay palmares de cocos y en todas mucha agua dulce..."

In Cieza's narration of Pizarro's voyages to the south in 1522 (cited by Patiño 1963), he mentions coconuts in Puerto de la Candelaria and Pueblo de Hambre on the delta of the río Coqui on the northwest coast of Colombia: "...donde fué Dios servido que hallaron gran cantidad de cocos y vieron ciertos Indios..."

In 1632, Francisco Marín traveled to the Solano Bay to bring back coconuts and was met by indians called Idibaes (Patiño 1963).

Sources indicate that the coconut was found in at least seven sites, with favorable ecological characteristics for natural establishment and colonization: 1) Beaches

of the Coconut island, 2) Burica at the mouth of the river Coto, where it is now a dominant element (Allen, 1965b), 3) Parida Island and Islas Secas, in front of the mouth of the River Chiquiri; 4) Nata at the mouth of the river Hato in the Bay of Parita; 5) Chimán next to the river of the same name near the mouth of the river Chapo or Bayano; 6) Beaches of the Bay of Solano; 7) Beaches of the Bay of the Candelaria, on the delta of the River Coqui (Fig. 1).

DISCUSSION

Veracity and Consistency of the information.

The description by Oviedo undoubtedly refers to coconut. The pinnate leaf, the type of bracts of the leaves, the size of the fruit (similar in size to a human head), the high quantity of fiber in the mesocarp, and the size, shape and thickness of the endocarp, all match *Cocos nucifera* L. While describing the fruit, the author drew attention to figure 15 of plate 3 (Fig. 2). This figure does not correspond to the description of the coconut, as Patiño (1963) and Allen (1965a) previously demonstrated, and they believed that it referred to a species of *Bactris*.

The original drawings contained in the original Summary of 1526 show evidence of having been modified by nineteenth century artists for the 1851-55 edition. The drawings were stylized, as was popular at this time by artists who had no knowledge of the objects or organisms mentioned in the work, so that the meaning of figures was actually changed (Schmidt pers. com.). In those figures, it can be observed how the houses were transformed and the unions or fastenings in the structures were omitted. Items, such as hammocks, were stylized, and plants were added which do not exist in the original drawing (trees with bunches of bananas and a man resting). Plants and animals already

known in Europe in the eighteenth century, such as the pineapple and the manatee, were extremely stylized. Therefore, these drawings must be viewed with caution. It is also important to note that, in the writings of the sixteenth century, the texts did not include references to the figures as in the works of the nineteenth and twentieth centuries. Figures were incorporated in the text or at the end of the text. This practice made the location less precise. This presents the possibility that Don José Amador de los Ríos may have referred to the figures erroneously in the text. It is possible that the text in which the cane palm is described refers to figure 15 of plate 3: "*...É en la cumbre de la caña palma nasce un tallo como este o raçimo grueso, el tallo como un dedo ó menos, é cabo de aque salen siete ú ocho é mas é menos tallos o ramos mas delgados, llenos de dátiles; e hablando mas al proprio de las que paresçen, son como bellotas gruesas, porque cada una tiene un vasillo como la bellota, é destas muchas juntas á par unas de otras*" (Oviedo 1851, I, 335).

The description of coconut is presented immediately after "cañas palmas" and on the same page, which we believe could indicate the possibility of an error. As pointed out by Gerbi (1978), the volume edited by Amador de los Ríos contains serious errors and therefore is not up to canonical standards. Oviedo did not annex any drawings which could be of coconut, or which could indicate an error through some change in the figures.

The second error derives from a careless reading by Allen (1965a), of the original text concerning the presumed water content of the seed associated with the size of the nut. This description says that the water contained in the seed fills the interior completely and is in proportion to the size, in the same way that an egg shell is full of liquid. It does not say that the water content is equal

to that found in an egg shell. The author is indicating that the cavity is filled with very clear water and previously stated that the size of the fruit is similar to the size of a human head and that the seed was the size of one or two closed fists. Therefore, we can affirm that the apparent inconsistencies are due to the posterior editorial work and wrong interpretations of the text.

Man-plant interaction.

It seems that Europeans rather than natives gave coconut its name. It refers to the appearance of the seed which looks like the face of a smiling monkey if the apical portion with the three polar pores is viewed from above. The name is apparently of Malayan origin disseminated by the Portuguese navigators (Patiño 1963).

The information given by the author on the uses of this plant include some present day uses such as: for food, the endosperm consumed fresh, or ground and strained fresh in the form of milk and added to corn bread, the consumption of the water as a fresh drink; the use of the endocarp as a utensil, similar to a cup or goblet and medicinal; the milk being drunk as a purgative. The variety of uses reported indicates a long history of man-plant interaction. They include the use of coconut as food, medicine and utensil. As food it was consumed fresh or incorporated into the culturally important combread. From this information we can conclude that from early time American men and women must have been interested in collecting the fruit of coconut and in cultivating it.

The majority of the early reports mention the presence of humans in the same areas as the coconut populations, suggesting a close association. Mention is made of the sowing and transplanting of young coconuts, which clearly indicates cultivation: "*...en la mayor parte de las cuales*

se crían y cultivan árboles que crían el mismo fruto que en la tierra de Calcut...Hay allí grandísima abundancia de fruta de cocos... En estas partes dicen nacen y crecen espontáneamente aquellos árboles; en otras de modo ninguno si no los transplantan de tiemos..." (Anglería 1516, citado por Patiño 1963). The above quotation shows that, in fact, the cultivation of the coconut had already started, using propagules from the naturally established populations. The archeological and ethnohistorical records of the area emphasize the temporary aspect of the human settlements and the custom of inhabiting, in sequence, different sections of the territory (Stone 1966). The area displays great cultural complexity and represents cultural changes over many centuries before the arrival of the Europeans (Lathrop 1966). The area of Golf Dulce was populated by Cebalos, Coytas, Burucas, Azaguatas and Dorados nations (Las Casas 1951). Oviedo, himself, reported 45 to 50 houses together in the Burica area, which in fact constitutes a village (Stone 1966). The territory of the cacique Chimán and Candelaria Bay were populated and archeological remains have been found on Cocos Island. The human native population was drastically diminished due to the Spanish conquest and the survivors were concentrated in towns or "reducciones" (Las Casas 1951). These factors accentuated the temporary character of the land use or brought about its abandonment. Therefore, it is not surprising that reports after the conquest refer to the structure of coconut groves as simply the work of nature, or as spontaneous regeneration. Patiño (1963) reports that, toward the end of the XIX century the Burica indians of the interior descended to the coast to collect coconuts which were used for coconut milk and to make cups with from the endocarp.

Raveneau de Lussan's observation of an avenue of five rows along the beach of Burica, with trees planted at regular intervals giving the appearance of having been planted with the use of a rope or guideline, describes the typical structure of a coconut plantation. Extensive agriculture was carried out in the area where corn (*Zea mays* L.), and the Yuca (*Manihot esculenta* Crantz) were the most important crops. Important tree species were also cultivated, such as: the pijibaye (*Bactris gasipaes* Kunt.) and cocoa (*Theobroma cacao* L.) (Patiño 1963). Reports indicate that, during the sowing of corn, the cultivators walked in line, depositing the seed and in this way forming many rows (Lathrop 1966). It is important to point out that this arrangement in rows of the coconut plantation is lost in a few decades if neglected by man.

On describing the nut of the coconut, Oviedo indicates: "... *Esta fructa que esta en medio de aquella estopa, es el coco tan grande como un puño de la mano çerrado, e algunos como dos puños, é es una manera de nuez redonda, é algunos son prolongados...*" (Oviedo 1851, I, 335-336).

Burica describes the surroundings thus: "...*Esta tierra de Borica es muy fertil é ... de muchos cocos de los grandes...*" (Oviedo 1851, VI, 10). In the first description, he indicates the presence of two types of coconuts, one with "wild type" characteristics and the other with "domesticated type" characteristics, suggesting coconut populations similar to those found in the South Pacific region, from where the coconut could have reached the American coasts. The second description mentions that populations with "domesticated" characteristics existed in the area of Burica. The pattern of morphological variation found in the south Pacific region was described as a continuum between populations with "wild type" characteristics: low percentage of water in the seed, high percentage of mesocarp,

small and elongated seeds, and populations with "domesticated type" characteristics: high percentage of water in the seed, low percentage of mesocarp, relatively large round seeds (Ashburner *et al* 1997b). This phenomenon was interpreted as a product of the introgression of domesticated populations spread by man in the native populations (Ashburner *et al*, 1997a). The presence, in Central America, of natural populations containing individuals of both morphological types and of cultivated populations of individuals with domestic characters, indicates that the genetic pool of the original populations must have been large enough to contain both morphological types and that, in fact, the process of cultivation had begun. This would also imply that, contrary to what might be thought, a large number of seeds arrived and became established on the American coast. They may have arrived in small quantities, in different time, and possibly from different places or in large numbers, at same time from a single place.

The pattern of morphological variation on the west coast of Mexico reveals the existence of populations with intermediate characteristics, containing individuals of both morphological types, specifically in a relatively isolated area of the state of Colima, where no introductions from the coast of the Gulf of Mexico have been reported (Zizumbo *et al* 1993), but where there exists historical antecedents of a possible introduction from the west coast of Panama in 1539 (Bruman 1947). A study of the pattern of germination indicated individuals with late germination (up to 231 days) in comparison with individuals from domestic populations which took from 81 to 112 days, showing that, in intermediate populations, individuals with a higher capacity to disperse over long distances are present.

Early geographic distribution of the coconut.

Sources indicate that the early distribution of the coconut concurs with the area where it could have arrived, between 5° Latitude south and 10° Latitude north, but they conform to the area where the climatic and ecological conditions exist for a possible natural establishment: warm humid climate without prolonged dry periods, bays with beaches with little movement and the deltas. The ecological conditions do not permit the establishment of the coconut to the south of Cape Corrientes (5° Latitude north) as here there is a dense mangrove and the coastal belt behind it is often flooded and marshy (Patiño 1963). Conditions to the north of 9° Latitude north do not permit the establishment of the coconut either, as a subhumid climate is present with a prolonged dry period (Vivo 1964). Historical records also indicate a strong correspondence between the sites where the populations were located and the sites where the conditions of the beach were favorable to the establishment. The wide distribution of the coconut in the region where it could have arrived and colonized by natural dispersion indicates that the event could have taken place without the help of Man and that together with the evidence of a large gene pool, the event must have taken place on several occasions.

Early ethno-historical evidence presents another possibility in which Man could have been involved. That is, that the coconuts with domestic characteristics had been introduced by Man. However, this hypothesis is very difficult to prove, as the probable routes of the inter-oceanic journeys of the Polynesians towards America indicate the coasts of Ecuador and Peru as possible arrival points, to the south of the area where evidence of the presence of coconut was found. Neither do we have evidence of a possible connection of coconut with pre-Columbian cultures of the west coast of South America. Archeological and

ethnographic registers indicate a cultural relationship between the population of Costa Rica and the mesoamerican cultures, while the population of the Panama coast and northwest Colombia present a relationship with the cultures of the north of Colombia (Lantrop 1966, Stone 1966).

Implications.

The above information, together with that contributed by the early European writers, leads us to believe that it is much more probable that the coconut reached America by natural diffusion than with the help of man, and that the process of diffusion resulted in a gene pool worthy of being collected and studied. Although some collections have been made from populations originating from the Panama Canal zone, no studies of variability and genetic diversity have been carried out in the region of the Isthmus of Panama and the northwest of Colombia (Zizumbo and Arellano 1995). These studies are important because the level of genetic diversity is low in the south Pacific region, where the highest percentage of the diversity is presented between populations. The discovery of high genetic diversity within the populations, or populations genetically differentiated to the populations of the south Pacific region would have a relevance in the interpretation of the evolutionary history of the species, and in the use of the germoplasm in programs of improvement and conservation of the coconut. Coconuts from the Panama Canal zone, on being evaluated for lethal yellowing in Jamaica, indicated a level of resistance which has been useful in the programs of improvement (Been 1981). The formation and planting of the hybrid Maypan (Malayan Dwarf x Panama Tall) has become the best tool in the fight against this disease (Been 1995). The evaluation of the genetic diversity

present in the Costa Rica, Panama and the northwest of Colombia could lead to the discovery of better genotypes to combat the disease.

ACKNOWLEDGMENTS

This paper forms part of the doctoral thesis that first author is developing at the Institute of Ecology, Universidad Autónoma de México (UNAM). We thank Peter Schmidt (Director of Anthropology Museum of Merida, Yucatán, INAH) for allowing us to view Oviedo's original drawings that were contained in the 1526 Summary; Patricia Colunga G-M, Roger Orellana L., Amarella Eastmond and Roger Ashburner for their valuable assistance. The research was partially funded by CONACyT, through grant 0598-N9109.

LITERATURE CITED

- Allen, P. H.** 1965a. Oviedo, on Cocos. *Principes* 9:62-66.
- Allen, P. H.** 1965b. Rain forest palms of Golfo Dulce. *Principes* 9:48-62.
- Ashburner, C. R., W.K. Thompson and G. M. Halloran.** 1997a. RAPD analysis of south Pacific coconut palm populations. *Crop Science* (in press).
- _____, **W.K. Thompson, G.M. Halloran and M.A. Foale.** 1997b. Fruit component analysis of South Pacific coconut palm populations. *Genetic Resources and Crop Evolution* (in press).
- Been, B.O.** 1981. Observations on field resistance to lethal yellowing in coconut varieties and hybrids in Jamaica. *Oleagineux* 36:9-11.
- _____, 1995. Integrated pest management for the control of lethal yellowing: quarantine,

cultural practices and optimal use of hybrids. Pages 123-138 *in*: C. Oropeza *et al.* Lethal yellowing and practical aspects. Kluwer, Dordrech.

Bruman, H.J. 1944. Some observations on early history of coconut in the New World. *Acta Americana* 2 (3): 200-243.

_____, 1947. Notes and comment a further note on coconuts in Colima. *The Hispanic American Historical Review* 27:212-223.

Cook, O.F. 1910. History of coconut palm in America. *Contributions from the United States national herbarium*. 7: 257-293.

Dennis, J.V. and R. Gunn. 1971. Case against trans-Pacific dispersal of coconut by ocean currents. *Economic Botany* 25:407-413.

Edmondson, C.H. 1941. Viability of coconut seeds after floating in sea. *Bernice P. Bishop Museum Occasional papers* 16:293-304.

Gerbi, A. 1978. *La Naturaleza de las Indias: de Cristobal Colón a Gonzalo Fernández de Oviedo*. Fondo de Cultura Económica. México.

Harries, H.C. 1978. The evolution, dissemination and classification of *Cocos nucifera* L. *The Botanical Review*. 44:265-319.

_____, 1981. Germination and taxonomy of the coconut. *Annals of Botany* 48:873-883.

_____, 1990. Malesian origin for a domestic *Cocos nucifera* L. Pages 351-357 *in*: P. Baas *et al.*, eds. *The plant diversity of Malesia*. Kluwer, Dordrech.

_____, 1995. Coconut *in*: J. Smart and D. W. Simmonds. *Evolution of crop plants*. Longman Scientific & Technical. London.

Lathrop, S.K. 1966. Archaeology of lower Central America. Vol. 4, Pages 180-208. *in*: Wauchope R. ed. *Handbook of Middle American Indians*. University of Texas, Austin.

Las Casas, Fray Bartolome de. 1951. *Historia de las Indias*. Fondo de Cultura Económica. 3 Tomos. México.

Oviedo y Valdéz, G. F. de. (1851-1855). *Historia General y Natural de las Indias, Islas y Tierra-Firme del mar oceano*. Amador de los Ríos ed., Real Academia de la Historia, Madrid. IV Tomos. Reprint of a work first published in 1536.

_____, 1956. Sumario de la Natural Historia de las Indias. *in*: Enrique de Vedia (ed). *Autores españoles primitivos: desde la formación del lenguaje hasta nuestros días*. Tomo I. Real Academia Española. Madrid, Reprint of a work first published in 1526.

Patiño, V. M. 1963. *Plantas cultivadas y animales domésticos en América Equinoccial*. Vol. 1. Frutales. Imprenta departamental, Cali, Colombia.

Sauer, J. D. 1977. A reevaluation of coconut as an indicator of human dispersal. Pages 309-319 *in*: C.L. Riley *et al.*, eds. *Man across the sea*. University of Texas, Austin.

Sauer, D. J. 1994. *Historical geography of crop plants*. CRC. London.

Stone, D. 1966. Synthesis of lower Central America Ethnohistory. Vol 4, Pages 209-233 *in*: R. Wauchope (ed). *Handbook of Middle American Indians*. University Texas, Austin.

Vivó E., J. A. 1964. Weather and climate of Mexico and Central America. Vol. 1 Pages 187- 215 in: R. Wauchope (ed). Handbook of Middle American Indians. University of Texas, Austin.

Ward, G. and B. J. Allen. 1980. The viability of floating coconuts. Science in New Guinea 7:69-72.

_____, **G. and M. Brookfield.** 1992. The dispersal of the coconut: did it float or was it carried to Panama? Journal of Biogeography 19:467- 480.

Zizumbo V, D., F. Hernandez-Roque and H.C. Hamies. 1993. Coconut varieties in Mexico. Economic Botany 47:65-78.

_____, and **J. Arellano-Morín.** 1995. Coconut variation and genetic resources. Pages 123-138 in: C. Oropeza et al (eds). Lethal yellowing: research and practical aspects. Kluwer, Dordrech.

_____, 1996. History of coconut (Cocos nucifera L.) in Mexico. 1539-1810. Genetic Resources and Crop Evolution 43: 505-515.

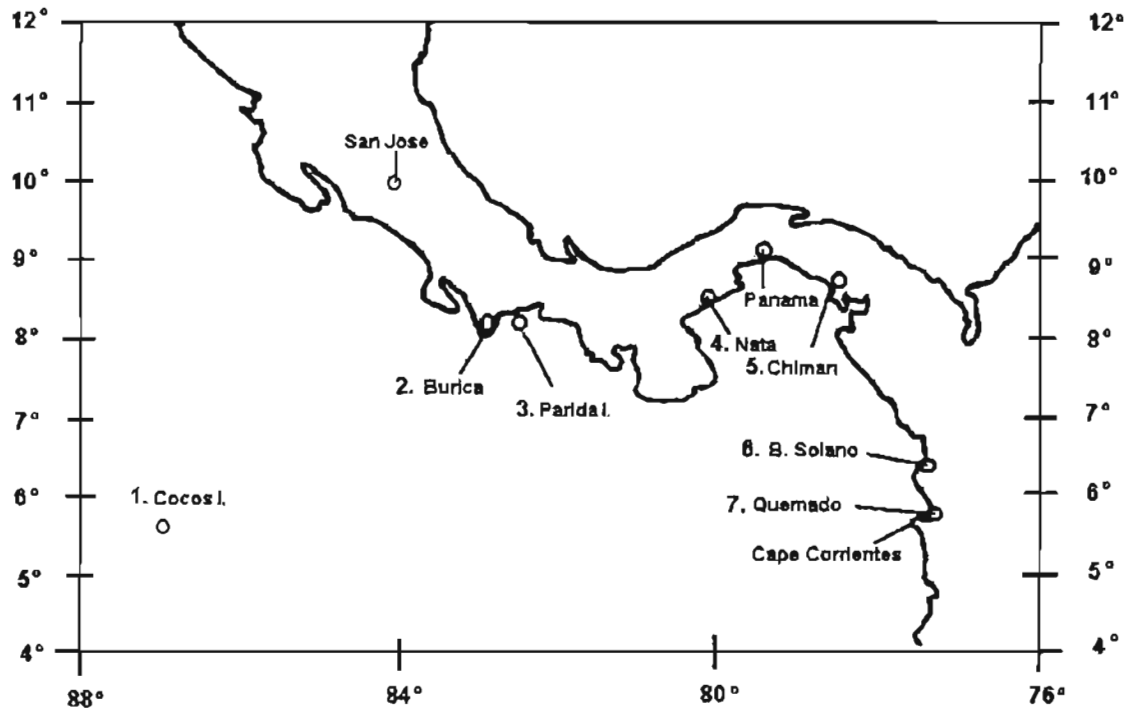


Fig. 1. Early records of *Cocos nucifera* L. in the sixteenth century, on the west coast of America.

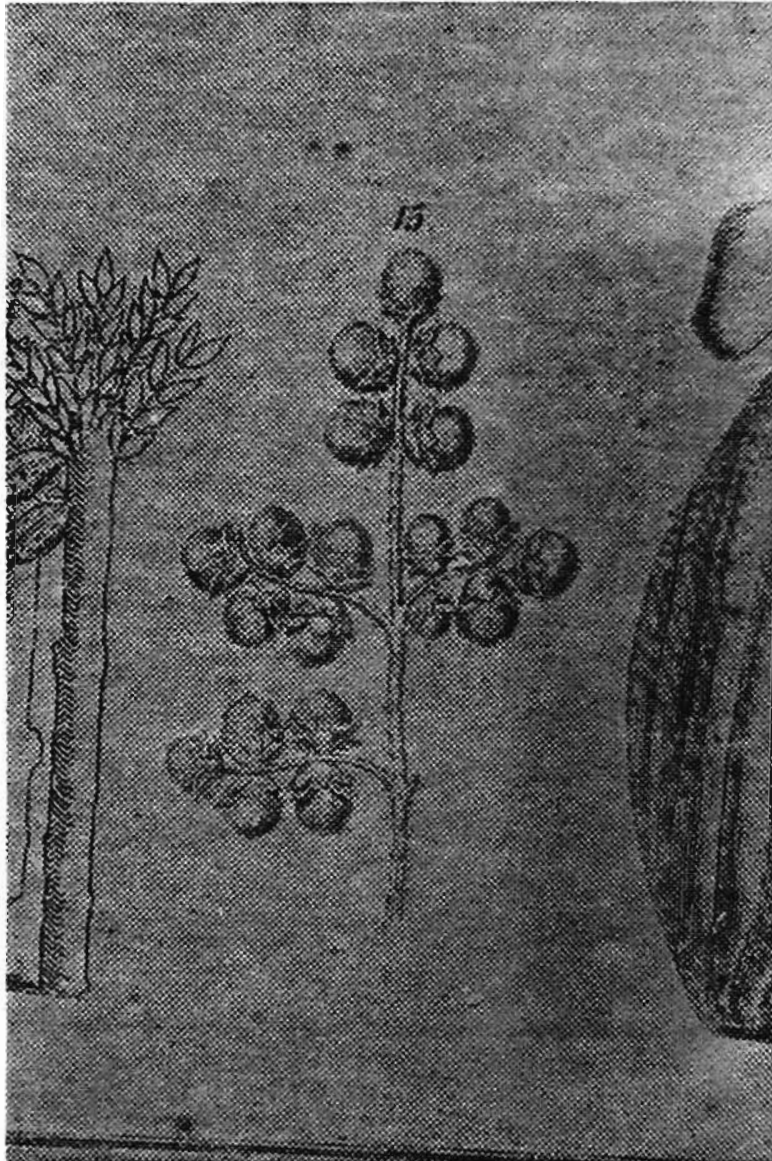


Fig. 2. Photograph of figure 15 in plate 3 of the 1851-1855 Oviedo's edition, that is possibly a species of Bactris rather than Cocos nucifera L.

**CAPITULO 5.
VARIEDADES DE COCOTERO EN MÉXICO**

COCONUT VARIETIES IN MEXICO¹

D. ZIZUMBO VILLARREAL, F. HERNÁNDEZ ROQUE, AND H. C. HARRIES

Zizumbo V., D. (Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.P. 87 Cordemex, Mérida, Yucatán, 97310, México), F. Hernández R. (Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias, A.P. 3, San Marcos, Guerrero, México), and H. C. Harries (National Coconut Development Programme, P.O. Box 6226, Dar es Salaam, Tanzania). COCONUT VARIETIES IN MEXICO. *Economic Botany* 47(1):65-78, 1993. *Cocos nucifera* Linn. was introduced to Mexico by Spanish navigators in the middle of the 16th century, from Cape Verde and Santo Domingo to the Atlantic coast, and from the Solomon Islands and the Philippines to the Pacific coast. These populations remained isolated from one another for almost 500 years. Morphological studies on fruit characteristics show that coconuts from the two populations are contrasting forms. The Atlantic coast populations show a wild type fruit, with angular shape, thick husk, thick shell, thick endosperm and low water content. The Pacific populations have a domesticated type fruit, with fruit and nut more spherical, with a much thinner husk and shell, and higher water content. The higher variability observed in the Pacific coast raises the possibility of later introductions, also from the Philippines or other Pacific islands.

Variedades de cocotero en México. *Cocos nucifera* Linn. fue introducido a México por los españoles hacia la primera mitad del siglo XVI, de Cabo Verde y Santo Domingo a las costas del Golfo de México, mientras que a las costas del Pacífico fue introducido de las Islas Salomón y las Islas Filipinas. Las poblaciones de ambas costas permanecieron aisladas por casi 500 años. Estudios morfológicos de fruto, mostraron que ambas poblaciones presentan características contrastadas. Las del Golfo tienen un fruto tipo "silvestre," de forma angulosa; con mesocarpo grueso; semilla con endocarpo y endospermo grueso y bajo contenido de agua, características consideradas como amiguis. En cambio las poblaciones del Pacífico presentan fruto y semilla esféricos; fruto con mesocarpo delgado; semilla con endocarpo delgado y alto contenido de agua, características consideradas modernas relacionadas a su proceso de domesticación. La alta variabilidad observada en el Pacífico, plantea la posibilidad de otras introducciones, de las Filipinas o de otras islas del Pacífico.

Key Words: coconut; *Cocos nucifera*; germplasm; lethal yellowing; México; plantation agriculture.

Two distinct tall varieties of coconut (*Cocos nucifera* L.) occur in Central and South America (Harries 1971). They were first introduced to the Western Hemisphere by the Portuguese and Spanish in the 16th century (Harries 1977). Investigations in Costa Rica (Richardson et al. 1978) showed that these two contrasting tall varieties have remained isolated from one another for almost 500 years. It was not until the late 19th and early 20th centuries that trans-continental travel (stimulated by the Californian gold rush and the opening of the Panama Canal) made it relatively easy to move coconut germplasm from one side of the Continental Divide to the other.

Evaluation of worldwide coconut germplasm collections held by the Research Department of the Coconut Industry Board, Jamaica, led to a general theory of coconut evolution and domestication (Harries 1978a). This theory has been used to identify coconut germplasm in various parts of the world (Harries 1981a). The theory suggests that the original wild type of coconut which evolved by natural selection was independent of human activities for its dissemination and survival. Coconuts with "wild type" characteristics can still be found today even though they may be in cultivation and are no longer truly wild. A second type of coconut arose from domestication, probably in the Malesian region (Harries 1990).

Dwarf coconut varieties are also found in Mex-

¹ Received 8 July 1991; accepted 24 August 1992.

ico. These resemble the common dwarf varieties considered to have arisen from domestic populations in Southeast Asia and have domestic type characteristics. Another dwarf (the 'Niu Leka' of Fiji and Samoa), which has a different plant habit and presumably a different ancestry, has not been reported from Mexico. Wild or domestic, tall or dwarf, all coconuts are one species and cross-pollination is possible.

Very easily observed differences between the wild and domestic types are seen in fruit characteristics. The wild type fruit has an angular shape, thick husk, thick shell and slow germination. In contrast, the domestic type has a much thinner husk, but higher water content. These cause the shape of the fruit and nut to be much more spherical and, coincidentally, quicker to germinate (Harries 1981b). There are many other differences between the extreme forms of the two contrasting types. The most striking of these differences is the response to lethal yellowing, a disease recently epidemic in Mexico (Robert et al. 1991). The wild type is highly susceptible, the domestic dwarf form shows high resistance and the domestic tall forms have a lower, but useful degree of resistance (Harries 1978b).

The most important point to bear in mind is that the coconut is naturally open pollinated and wherever the different types have come into contact there has been an opportunity for introgressive hybridization among them. Introgression implies that characters from the two parental populations may reveal combination or re-segregation in subsequent generations. This applies to all characters, not just fruit characteristics. The resulting populations may appear to show almost the entire range of characteristics inherited from the original parents but analysis can show whether wild or domestic characteristics predominate. Even the dwarf, which is commonly thought to be self-pollinating, has as much as a 20% chance of outcrossing under some circumstances, which is more than enough to allow a considerable amount of introgression to take place.

BACKGROUND

INTRODUCTION OF COCONUT PALMS TO THE PACIFIC COAST

In México, coconut palms could have been introduced from the Pacific coast of Panamá to the state of Colima as early as 1539 (Bruman

1944, 1945, 1947). Currently there is historical evidence that Alvaro de Mendaña introduced coconut palms to Colima in 1569 from the Solomon Islands (Sevilla del Rio 1977). There were probably several introductions from the Philippines between 1571 and 1816 destined for Acapulco, Guerrero or Colima. During that period there was a well established trade route between the Philippines and New Spain (De la Peña 1949; Hernández 1978).

INTRODUCTION OF COCONUT PALMS TO THE GULF OF MEXICO

The coconut palm was brought to Veracruz around 1550, from Cape Verde (Relación Geográfica de Veracruz 1580, edited by Acuña (1985)). At about the same time it was shipped to Campeche from Santo Domingo (Piña-Chan 1977), probably also from Cape Verde (Harries 1977) and was disseminated towards Yucatan before 1580 (De la Garza 1983a&b).

FIRST COMMERCIAL PLANTATIONS IN COLIMA

The first commercial plantations on the Pacific Coast were established in Colima towards the end of the 16th century. They were located on the banks of the Rio Grande, Rio Coahuayana and Rio Maravasco, covering an area of 75–100 ha in the Cihuatlan, Tecoman, Colima and Alima valleys (Fig. 1). The purpose of the plantations was to produce coconut wine. Philippine workers, who entered New Spain via the port of Santiago in Colima, were responsible for the management of the plantations and the production of wine (Terríquez 1984).

The expansion of coconut plantations was legally stopped in 1612 when the New Spain High Court (Audiencia) issued a decree to fell all of Colima's coconut palms and to forbid the manufacture and sale of coconut wine. The reason for this was that coconut wine competed with Castilian wine and therefore represented a loss of tax revenues for the Spanish crown. The citizens of Colima reacted to the decree by preparing a defense to revoke it. They argued, amongst other things, that coconut production had great social and economic importance in the region at that time. The mandate was finally revoked and coconut cultivation continues in Colima to this day (Sevilla del Rio 1977).

Documents from the colonial archives in the

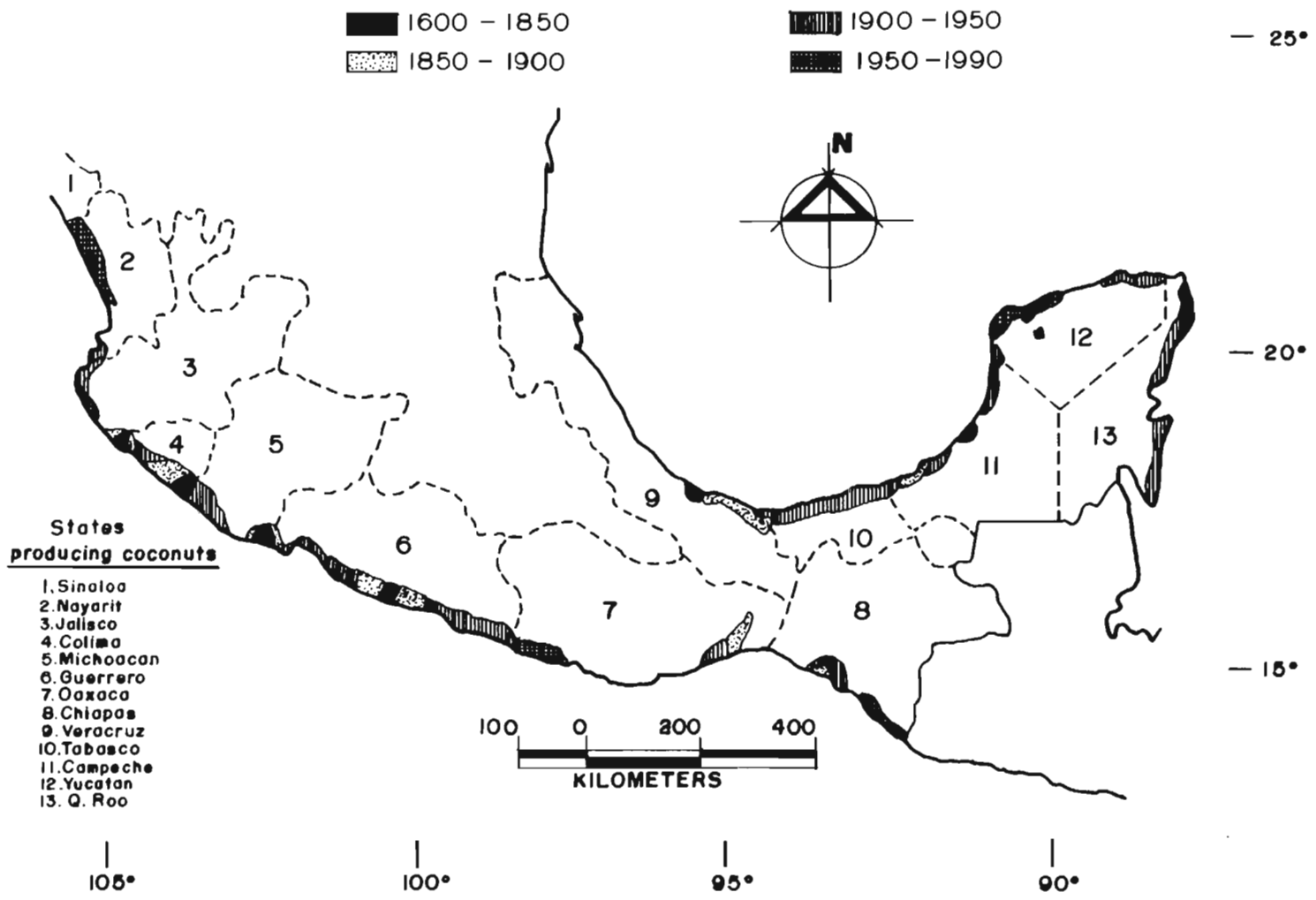


Fig. 1. History of the establishment of coconut plantations in Mexico.

17th century (cited by Terríquez 1984) and the reports of several travellers in the 18th and 19th century testify to the importance of coconut palms in the regional landscape (Ortoll 1987). Coconut cultivation began to spread again in 1840. Between 1867 and 1897 the registered value of coconut production in Colima rose 2.5 times (Muench et al. 1987). Between 1889 and 1914 the principal haciendas where coconuts were being sown were: Santa Rosa, where 4000 seedlings were planted in 1889; Las Humedades, La Gloria and Cuyutlan where in 1890, 3500, 2000 and 1500 were planted respectively (Oseguera 1973); and Periquillo which boasted the planting of 10000 coconut palms in 1914 (Nuñez 1973).

FIRST PLANTATIONS IN MICHOACAN AND GUERRERO

At the turn of the 17th century plantations were established on the banks of the Maquili, Balsas, Tecpan and Atoyac rivers, extending over an area of approximately 20 ha. Further expansion was temporarily stopped by the previously described ban on coconut wine. The first important plantation in what is now the state of Guerrero was established in the middle of the 18th century at San Jose Ixtapa (Zihuatanejo). A century later 1000 palms were planted in Los Barrios (Cahuatán, Espinalillo y San Nicolas) in the Municipio of Coyuca de Benitez. By 1894 coconut production covered 44 ha, 40 of which were used to produce 400000 coconuts, consumed as fresh fruit and the remaining 4 ha for the production of 4025 kg of copra for oil. At the end of the last century and the beginning of this, 5000 palms were planted on 34 ha in San Jeronimo de Juarez.

FIRST PLANTATIONS ON THE COAST OF THE GULF OF MEXICO

Coconut cultivation in the Gulf area was limited to orchards in the Spanish coastal settlements, mainly due to a lack of population, piracy and the ban on coconut wine during the Colonial period. Toward the end of the 19th century, commercial plantations were established on the Island of Carmen in Campeche. By 1910 the state of Campeche had become the chief producer on the Gulf coast with 200 ha for the production of copra. Between 1901 and 1915, 150 ha of coconut palms were planted in Tonalá, Coatzacoalcos, Bajo Papaloapan, Catemaco and Tecolutla in the state of Veracruz. At that time the plan-

tations of Tabasco, Yucatan and Quintana Roo were of no economic importance. In order to increase the production in the state of Tabasco during the 1930s seed was brought from Campeche, Veracruz and the Pacific coast (Salcedo 1986).

THE CHANGING USES OF COCONUT

From 1590 to 1650, coconut was primarily used for the production of wine and only secondarily consumed as fresh fruit. From the second half of the 17th century until the second decade of the 20th century, fresh fruit consumption took over as the principal market. Then, during the 1920s, copra became the chief product (Bruman 1944; De la Peña 1949; Sevilla del Rio 1977). From 1927 to 1950 the production of copra represented 85% to 88% of the total coconut harvest and from 1951 to 1979, 91% to 94% (SARH 1983). Beginning in the 1980s copra production decreased and the percentage fell to 71% in 1989. The remaining 29% was sold as fresh fruit.

NATIONAL PRODUCTION (1900-1989)

Between 1900 and 1914, an annual average of 1150 ha of producing coconut palms was registered of which 500 ha were located in the state of Guerrero; 250 ha in Colima; 200 ha in Campeche; 150 ha in Veracruz; and the rest in Michoacan, Jalisco, Yucatan and Quintana Roo (De la Peña 1949; González 1962) (Table 1).

Very poor statistical data are available for the period 1915 to 1924, probably because of the Civil War. Between 1925 and 1939 the average area harvested was 12900 ha, out of which 6250 ha were in the state of Guerrero, 3520 ha in Campeche, 1380 ha in Veracruz, 1300 ha in Colima, and the rest shared by Michoacan, Jalisco, Tabasco, Yucatan and Quintana Roo. The average gross production in this period was approximately 122273 ton per year (ton/yr), and 21500 ton of copra per year (De la Peña 1949, González 1962; SARH 1983).

Between 1940 and 1946 there was a very significant increase in the area planted with oil seed crops such as sesame, peanut, linseed, castor oil and coconut. The reasons for the rapid increase in coconut were: 1) a greater acceptance of vegetable oil for cooking; 2) an increase in the use of the oil for soap and the residual meal for animal feed; 3) an improvement in the price of coconut oil, and 4) land reform programs be-

TABLE 1. AVERAGE CHANGES IN AREAS WITH COCONUT CULTIVATION AND AVERAGE GROSS PRODUCTION IN MÉXICO, 1900–1989.

Years	Total harvested surface (ha)	Gross prod. of fresh fruit (ton)	Fresh fruit for copra prod. (ton)	Gross copra production (ton)
1900–1914 ¹	1150	?	?	?
1925–1929 ²	12 212	113 441	99 267	19 853
1930–1934 ²	12 700	117 270	103 468	20 694
1935–1939 ²	13 978	136 109	120 129	24 292
1940–1944 ²	13 183	124 096	105 596	21 119
1945–1949 ²	18 812	161 157	140 024	28 005
1950–1954 ²	32 995	309 896	279 799	55 960
1955–1959 ²	63 883	790 927	743 705	148 741
1960–1964 ²	79 185	983 855	922 492	183 502
1965–1969 ²	89 254	991 301	904 955	180 991
1970–1974 ²	127 915	807 373	728 396	145 679
1975–1979 ²	150 646	871 490	759 619	152 619
1980–1984 ^{2,3}	160 060	1 064 380	908 681	172 140
1989 ⁴	169 359	1 185 551	869 555	142 467

Sources: 1. De la Peña 1949; González 1962. 2. SARH 1963. 3. SARH 1987. 4. Hernández 1990.

tween 1929 and 1941 which encouraged their cultivation by means of credits. Even in 1947, when there was a reduction in the combined area of all oil seed crops, coconut increased while other oil seed crops declined (De la Peña 1949). The reason given for the increase is that coconut gives an assured income, higher than that from maize or sesame, with minimal effort after the plantations are established. Another reason for the increase after 1942, that De la Peña does not mention, is the influence of the Second World War. The increase in the planted area and also in the price of coconut oil coincides with the war period in which the principal producing countries, such as the Philippines and Indonesia, were unable to export copra or oil to the United States. Nor could South and Central American countries ship these products across the Atlantic to Europe. Mexico was ideally situated to ship them overland to North America by road, rail or via safe coastal shipping routes to the Gulf ports and the Pacific coast.

The expansion of the area under coconuts at the beginning of the 1940s resulted in a rapid increase in the coconut area harvested towards the beginning of the 1950s: the 13 183 ha registered in 1940–1944 rose to 32 995 ha by 1950–1954 and average production went up from 124 096 ton/yr to 309 896 ton/yr during the same period (Table 1). In 1950, the total harvested area (28 246 ha) was divided among: Guerrero 10 948 ha; Campeche 7470 ha; Tabasco 2520 ha; Colima 2500 ha; Veracruz 1089 ha and Quintana

Roo 1000 ha, leaving Jalisco, Nayarit, Michoacan, Oaxaca, and Yucatan to share the remaining area (De la Peña 1949; González 1962). In the early 1950s the harvested area increased by 2000 ha in the state of Oaxaca (Rodríguez et al. 1989).

An increase in irrigated land together with mechanization and the introduction of chemical fertilizers in the 1950s and 1960s led to a further expansion of the cultivated area and higher yields. The harvested area rose from 32 995 ha in 1950 to 89 254 ha in 1969. The annual production in this period increased by almost 30%, while the total production went up from an average of 309 896 ton/yr in 1950–1954 to an average of 991 301 ton/yr in 1965–1969 (SARH 1983).

In the 1970s, the harvested area continued to expand. In the period 1970–1974 an average of 127 915 ha was cropped, while in 1979 it rose to 150 646 ha on average. Nonetheless the average annual production of the decade experienced a drastic fall of almost 50% in relation to the previous one (Table 1). The causes for this are related to a gradual abandonment of certain cultivation practices, such as fertilization, and weed, pest and disease control. The decrease in yields may also be attributed to the fact that other fruit crops such as lemon, banana and mango could fetch much higher prices and could be grown in association with coconut palms.

In the period 1980 to 1984 a continuous expansion of the cropped area was still apparent, reaching 167 635 ha (SARH 1983) and including two more producer states: Sinaloa and Chiapas.

TABLE 2. MEXICAN COCONUT PRODUCTION BY STATE, 1989.

State	Area planted (ha)	Area harvested (ha)	Area copra (ha)	Copra produced (ton)
Sinaloa	7000	4000	1000	370
Nayarit	1420	1290	50	30
Jalisco	6542	5562	4912	5403
Colima	34 121	30 711	25 591	32 268
Michoacan	10 546	9496	7916	14 248
Guerrero	76 344	68 714	57 264	48 674
Oaxaca	10 500	9450	7875	8820
Chiapas	3140	2830	2360	2124
Veracruz	1515	1365	1135	1135
Tabasco	27 521	24 771	23 395	22 225
Campeche	7688	6918	6534	5554
Yucatán	3732	1870	0	0
Quintana Roo	4300	2060	800	616
Total	194 369	169 359	138 832	142 467

Source: Hernández 1990

In 1989 the cropped area reached 169 359 ha from which approximately 1 185 551 ton of fresh fruit and 142 467 ton of copra were produced. That year 194 369 ha were under cultivation, but they included a high percentage of exhausted or damaged plants due to pests and diseases; 25 000 ha were reported as unproductive (see Table 2).

The upward trend of the previous decades stagnated in the 1980s and productivity decreased, too, because of lower copra prices. Consequently profits fell and the plantations began to be neglected or abandoned. In 1982, the presence of lethal yellowing (LY) of coconut palms was confirmed in Cancun. The disease has spread along the Caribbean and Gulf coastlines of Mexico in the states of Quintana Roo, Yucatan and Campeche, where it has killed almost 500 000 coconut palms (Robert et al. 1991). It is expected that in the near future, LY will invade all the coconut-producing areas along Gulf coasts and jump spread across the Tehuantepec Isthmus towards the Pacific, thus affecting the entire production of copra in Mexico.

GERMPLASM SURVEY AND COLLECTION

Prior to this investigation there was comparatively little information specifically about coconut varieties in Mexico (Smith 1970; Hernández 1978). Fruit component analysis carried out on the Pacific coast by Hernández in 1984 and four samples analyzed in Yucatan and Tabasco in 1988 by Harries are included here together

with results from a major survey and collection of germplasm made by Zizumbo in 1989 at 47 sites (Fig. 2).

The difficulties of obtaining samples in the field must be mentioned as well as the limitations of the information obtained in order to have representative results. The critical point of the methodology is always to obtain fruit of the same degree of physiological ripeness in order to be able to compare the results among different populations in this study and the results of other studies. Ideally, the fruits should be harvested from the palm, taking only those that are in the process of changing from the fresh to the dry colour. This occurs in a comparatively short period and once a fruit is completely dry it is difficult to know if it has been harvested for a week or a month. Such sampling was not always possible due to different plantation management practices in each of the regions studied.

In some locations the fruit is harvested before physiological ripening and sold for drinking. This makes it difficult to find a sufficient number of mature fruits. In other regions harvesters wait until the fruit dries and falls naturally and samples therefore tend to be overmature. There is no upper limit to the number of fruits per sample. A reasonable minimum is 10 nuts, but it was not always possible to get that many. Nor is there a fixed number of sample sites needed to represent any given region. Some regions are unavoidably under-represented, particularly those on the Atlantic coast. More field surveys are needed to ensure a representative study, but we think that

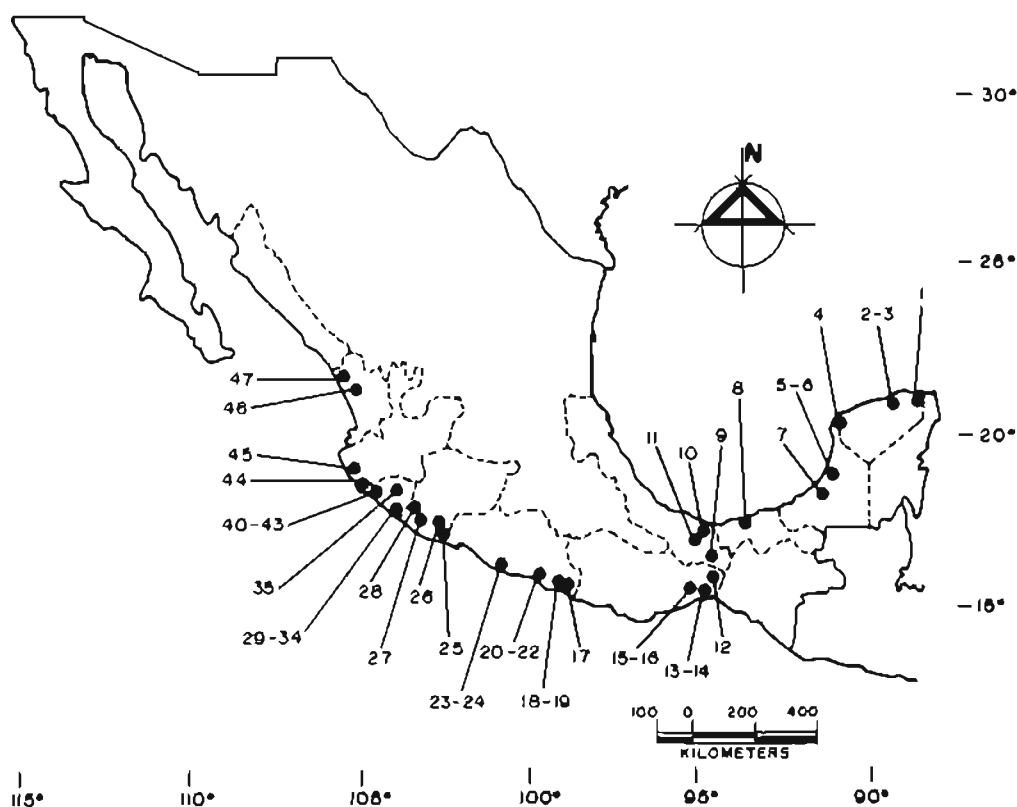


Fig. 2. Location of populations sampled for fruit componential analysis.

in general terms it is possible to make an account of Mexican germplasm.

In the first survey each sample had 50 fruits. In the most recent survey each sample had between 4 and 25 fruits (mean of 14.3, mode of 20). Each fruit was harvested at a physiologically uniform stage of ripeness and was taken from one palm chosen at random. The fruit was weighed, the husk removed and the nut weighed. The nut was cracked to empty all the water and the two halves (shell plus endosperm) were weighed. The meat (endosperm) was removed and weighed. It was noted if a fruit was unusually dry, germinated or remarkable for any other reason. The fruit proportions were calculated from the four weighings (percentage husk in the fresh fruit; percentage water in the nut without husk; percentage shell in the nut; and percentage meat in the nut) and the results are presented in scatter diagrams (Fig. 4-9). Simultaneously with data collection during the third survey, seednuts were taken for germplasm collection from 19 localities on the Pacific and Atlantic coasts (Fig. 3).

At each site at least 20 individual palms were

sampled per population, taking between 25 and 300 fruits (mean = 151 per site) and a total of 2870. These seednuts were brought to Yucatan for germination and planting in germplasm trials for further study.

RESULTS

In general terms the wild type has a lower total fresh fruit weight and a higher proportion of husk than the domestic type. Values for shell and meat are higher in the wild type than the domestic type. Value for water is higher in the domestic type. The data are presented graphically in two different scatter diagrams in which the points marked "W" and "D" indicate the general areas in which wild and domestic data will fall. The first diagram simply displays the fresh weight of the whole fruit against the proportion, by weight, of husk (even-numbered Fig. 4-8). This, seemingly simple, measurement has been shown to distinguish geographically isolated coconut populations (Hammes 1978a). A valid criticism is that both the components are strongly influenced by the maturity of the nut at the time of sampling.

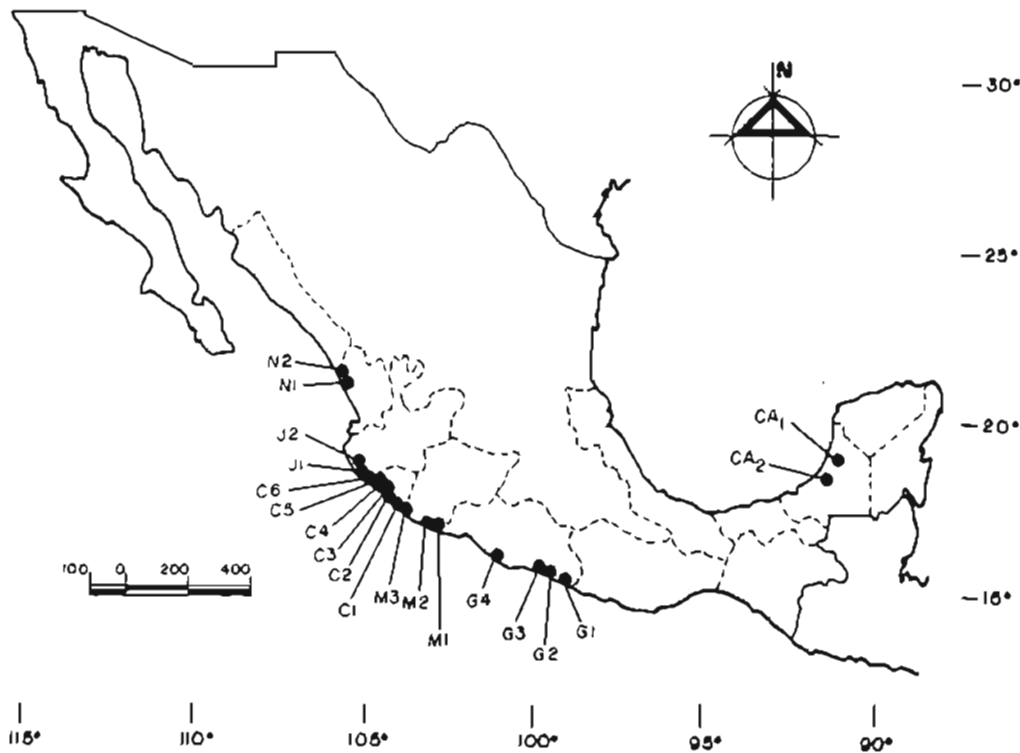


Fig. 3. Collection sites for coconut germplasm.

The husk dries out most quickly, thereby reducing both the vertical and horizontal components of the scatter diagram.

Removing the husk and using only the three components of the nut reduces, but cannot eliminate, the effects of fruit maturity at time of analysis. The diagram of proportions of water, shell and meat (endosperm) in the dehusked nut (odd-numbered Fig. 5-9) may appear to be more complicated because each component is located on one side of a triangle. This type of graph is familiar to soil scientists who classify soils on the proportion of sand, silt and clay. With the coconut, no single component can be one hundred percent. Therefore the extreme values are excluded from each end of each range (water 20-45%; shell 20-45%; meat 35-60%).

The use of proportions, rather than actual weights, gives equal importance to each of the components, including the free water in the nut cavity, and minimizes weight differences due to cultural or seasonal effects. It also emphasizes the differences that result from natural evolution, human selection and introgression.

The highest proportion of husk in the fruit and

a high proportion of endosperm in the nut are characteristics of the wild type which aid dissemination and successful establishment. A low proportion of husk and a high proportion of water in the nut are characteristics of the domestic coconut selected for drinking. Intermediate component proportions are a clear indication of introgression for, although this combination of characteristics is neither ideal for floating or drinking, it is desirable for copra production.

The values shown in Fig. 4-9 are averages but each individual from the population sample can be plotted in this manner. Using a computerized graph plotting program such as Lotus 123, the results can be visually displayed and unusual values quickly become apparent, allowing the original data to be inspected for accuracy. High variability for fruit components is likely to be a sign of introgression.

GULF OF MEXICO COAST

The samples taken in Yucatan in 1988 and 1989 show fruit weight and husk proportion that are predominantly wild type (Table 3a-d, Fig. 4, 5) and the shell proportions exceed the cor-

TABLE 3. WHOLE FRUIT WEIGHT (WFW), PROPORTION OF HUSK IN FRUIT (% H), PROPORTION OF WATER IN NUT (% W), PROPORTION OF SHELL IN NUT (% SH) AND PROPORTION OF MEAT IN NUT (% M) IN ELEVEN POPULATIONS FROM THE GULF COAST OF MEXICO: YUCATAN (A TO D), CAMPECHE (E TO G), TABASCO (H) AND VERACRUZ (I TO K); FIVE POPULATIONS FROM THE PACIFIC COAST OF OAXACA (L TO P) AND ONE FROM GUERRERO INTRODUCED FROM IVORY COAST (Q).

	Population	WFW (g)	% H	% W	% SH	% M
a	Telchac 1	1524	50.9	28.6	26.5	44.9
b	Telchac 2	1332	60.8	23.8	33.7	42.5
c	Celestun	1220	55.6	15.7	34.0	50.3
d	San Crisanto	1182	47.8	20.7	32.7	46.6
e	Champoton	1632	52.2	23.7	28.7	47.6
f	Sabancuy	1543	51.5	22.7	30.2	47.1
g	La Joya	1486	56.9	19.6	31.7	48.6
h	Paraíso	1500	54.7	21.5	30.9	46.6
i	Acayucan	1432	35.9	36.6	21.3	42.1
j	Agua Dulce	1307	43.4	23.3	28.7	48.0
k	Tonala	1278	38.7	38.6	20.2	41.1
l	Santiago Astata	1274	34.9	30.1	19.6	50.3
m	San Diego Astata	1382	44.9	28.1	21.9	50.1
n	San Blas Atempa	1466	43.0	28.4	22.4	49.2
o	Tehuantepec	1232	40.4	29.3	22.7	48.0
p	Matias Romero	1311	36.6	17.3	28.8	54.0
q	El Medano	1421	48.5	21.6	27.1	51.2

responding water values, another wild type characteristic. The meat proportions are lower than would be expected, but this may have been because the samples were immature. More samples need to be taken in Yucatan and in Quintana Roo, which would be expected to be similar, before they are eliminated by Lethal Yellowing Disease.

The three samples taken in Campeche show wild type characteristics (Table 3e-g, Fig. 4, 5). In Tabasco the one sample, taken in Paraíso in 1988, can be identified as a wild type. Further samples will have to be taken to determine whether this sample is representative (Table 3h, Fig. 2, 3). In Veracruz it would appear that the sample from Agua Dulce (Table 3j) is a wild type, but, as the nuts were picked up from the ground, they were slightly overmature, and this is reflected in the lower husk proportion (Fig. 2, 3) due to drying. The other two samples from the state of Veracruz show strong domestic type characters. However, these samples were not collected by the survey team, but purchased in the town of Acayucan. The original plantings were not seen and it is essential to re-sample the source locations to validate this very interesting possibility that domestic type material may already be present on the Gulf Coast.

In the state of Guerrero at El Medano there exists a collection of germplasm of the coconut West African Tall (WAT), introduced from Ivory Coast in 1977. The sample (q) shows strong wild type characteristics similar to samples from Tabasco, Campeche and Yucatan (Table 3q, Fig. 4, 5).

For about 100 km inland on the Atlantic coast side of the Tehuantepec Isthmus, the coconut palms appear to be the wild type, by visual appraisal. This observation needs to be followed up by fruit component analysis. There are considerable areas where no coconuts grow, but where they are found it is always in association with settlements, and alongside the railway where there are older palms, or alongside the road where there are younger plantings.

PACIFIC COAST

All the Pacific coast states are expected to show the domestic type. A considerable length of coastline is included and more locations need to be sampled before any final, definitive statements can be made. Once across the isthmus, in the Oaxaca region through to Tehuantepec, the domestic tall type is evident (Table 3l-p; Fig. 4, 5). However, good samples were difficult to obtain because most fruit is harvested for drink-

ing. The sample taken at Matias Romero (p), was from the ground and very mature, leading to an apparent reversal of shell and water proportions. The unexpectedly high endosperm proportions suggest that further surveys will be needed to see if any wild type populations can be identified.

Guerrero is fairly well represented from samples by two of the authors. The fruit component analysis data from the Pacific coast were collected by Hernández in 5 populations (Table 4a-e), and the samples collected in 1989 by Zizumbo were from seven populations (Table 4f-l). All populations sampled show domestic characteristics (Fig. 6, 7). The samples collected by Hernández generally show low fruit weight, low husk proportion and high meat proportion, accounted for by the maturity and/or storage of the samples at or before the time of analysis.

In Michoacan, seven samples were collected by Hernández (Table 4m-s) and six by Zizumbo (Table 4t-z). There is no difficulty in recognizing all samples as domestic types (Figs. 6, 7). However, those collected by Hernández were dryer than those collected by Zizumbo.

In Colima, the material sampled appears to be more variable than that from Michoacan or Jalisco (Table 5, Figs. 8, 9). All samples were collected by Zizumbo.

One sample was collected by Hernández (n) in Jalisco and two by Zizumbo (o, p). It is not difficult to recognise all samples as domestic type (Table 5, Figs. 8, 9). In Nayarit the two populations sampled (q, r) cannot be easily assigned to either domestic or wild type. Perhaps this represents introgression. The historical information suggests that coconuts were introduced from the Atlantic coast in the second decade of the twentieth century to the port of San Blas. The apparently atypical populations require re-sampling and a closer examination of other plant habit characteristics (fruit shape and colour, trunk and leaf size and form, rate of germination, copra oil content, etc.) to aid in diagnoses.

DISCUSSION

The opportunity has now been taken to examine the coconut germplasm in Mexico and determine whether the two types "wild" and "domestic" occur within the tall populations; to determine whether they are isolated on the two coasts; to investigate the concept of the central mountain range as a barrier to germplasm move-

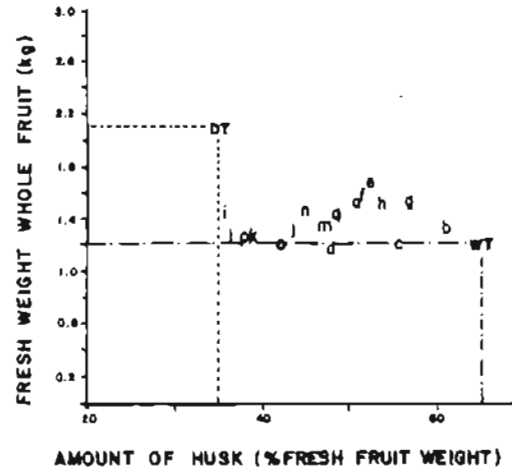


Fig. 4. Fruit component analysis in Gulf Coast, Oaxaca, and Guerrero coconut populations. Gulf Coast: Yucatan—(a) Telchac 1, (b) Telchac 2, (c) Celestun, (d) San Crisanto; Campeche—(e) Champoton, (f) Sabancuy, (g) La Joya; Tabasco—(h) Paraiso; Veracruz—(i) Acayucan, (j) Agua Dulce, (k) Tonala. Oaxaca—(l) Santiago Astata, (m) San Diego Astata, (n) San Blas Atempa, (o) Tehuantepec, (p) Matias Romero. Guerrero—(q) El Medano (introduced from the Ivory Coast).

ment; to discover what dwarf varieties are present; and to search for signs of introgression. The threat posed within the last decade by the occurrence of LY disease on the Mexican coast at

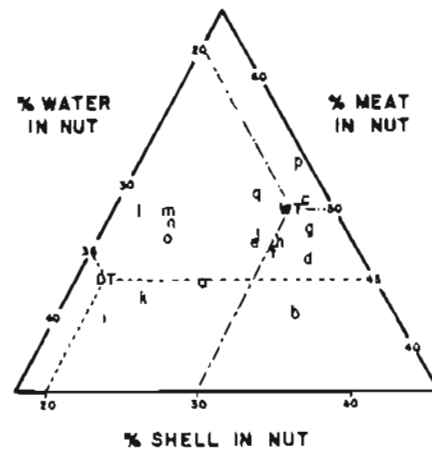


Fig. 5. Water, shell and meat proportions in Gulf Coast, Oaxaca, and Guerrero coconut populations. Gulf Coast: Yucatan—(a) Telchac 1, (b) Telchac 2, (c) Celestun, (d) San Crisanto; Campeche—(e) Champoton, (f) Sabancuy, (g) La Joya; Tabasco—(h) Paraiso; Veracruz—(i) Acayucan, (j) Agua Dulce, (k) Tonala. Oaxaca—(l) Santiago Astata, (m) San Diego Astata, (n) San Blas Atempa, (o) Tehuantepec, (p) Matias Romero. Guerrero—(q) El Medano (introduced from the Ivory Coast).

TABLE 4. WHOLE FRUIT WEIGHT (WFW); PROPORTION OF HUSK IN FRUIT (% H); PROPORTION OF WATER IN NUT (% W); PROPORTION OF SHELL IN NUT (% SH) AND PROPORTION OF MEAT IN NUT (% M) OF TWELVE POPULATIONS FROM GUERRERO, MEXICO (A TO L) AND THIRTEEN POPULATIONS FROM MICHOACAN, MEXICO (M TO Z).

	Population	WFW lg	% H	% W	% SH	% M
a	Playa Larga	1042	35.1	26.8	25.6	47.6
b	Nexpa 1	1167	33.4	26.8	29.1	44.1
c	Nexpa 2	1437	29.0	34.3	20.8	44.9
d	Acapulco	1319	27.4	31.8	22.3	45.8
e	Tecpan	1308	29.1	29.4	22.9	47.6
f	Marquelia	2128	42.9	32.8	22.9	44.3
g	El Carrizo 1	1440	35.7	30.0	25.0	45.1
h	El Carrizo 2	1329	31.1	32.7	23.6	43.7
i	Copala 1	1450	32.3	34.9	21.6	43.5
j	Copala 2	1607	30.3	32.3	21.8	45.9
k	Nuxco 1	1463	38.1	32.7	22.9	44.4
l	Nuxco 2	1573	44.8	31.5	25.2	43.3
m	La Guadalupe	1716	29.0	35.7	21.7	42.6
n	Calabazas	1735	31.7	38.0	20.6	41.4
o	San Gabriel	1847	30.0	37.7	20.6	41.7
p	Santa Anna	1792	30.1	39.6	19.3	41.1
q	El Caiman	1792	29.9	38.7	19.9	41.4
r	La Ilusion	1657	27.2	37.1	19.7	43.1
s	C. de Campos	1514	28.9	31.0	23.3	45.7
t	El Caiman 1	1989	37.8	33.7	23.7	42.5
u	El Caiman 2	2111	42.9	35.2	22.2	42.7
w	Playa Arena	2125	39.9	35.0	23.6	41.5
x	Coahuayana	1427	38.0	30.6	25.5	44.0
y	El Ticuiz Playa	2042	27.1	39.7	19.8	40.5
z	El Ticuiz	1759	37.7	32.9	24.0	43.1

Cancun and its subsequent spread to Yucatan makes it essential for full knowledge of the coconut germplasm of Mexico to be obtained. With the knowledge of the two contrasting types of tall coconut, the possibility of comparing these both directly and as parent material by making and testing possible hybrid combinations, and testing these against imported varieties and hybrids becomes an important and practical result of this survey.

It seems certain that no coconuts were present on the Gulf (Atlantic/Caribbean) coast of Mexico before the arrival of the Spanish in the 16th century. It is considered unlikely, but not impossible, that coconuts were present on the Pacific coast of Mexico at that time as well. If coconuts had been present there, they might have originated in one of two ways. One way might have been for the wild type to float from Pacific islands to the west coast of the Americas. The alternative way would be for the domestic type to be distributed by human action, being taken on board

Polynesian seagoing vessels as a source of fresh water. The reason for rejecting both these hypotheses is simply that, if coconut had arrived, then the Pacific coastal communities could not have failed to take this important resource plant into cultivation to the same extent as did the Asian and Pacific islanders. There was no evidence of this at the time of Spanish colonization.

Reports by European explorers did not mention finding the same extensive coconut groves that they had found in the Far East. A possible exception could be the information found by Bruman (1947) which appears to show that two dozen fruit from a palm there known as cocos were sent from Panama by Alvaro de Guiso to Hernan Cortes, apparently at Colima in 1539. Since the Manila-Acapulco galleon route was not established at that time, Bruman considered that they might represent a pre-Spanish source of coconuts on the Pacific coast. If so, there would still be no way of knowing whether they were wild or domestic type. But the possibility also

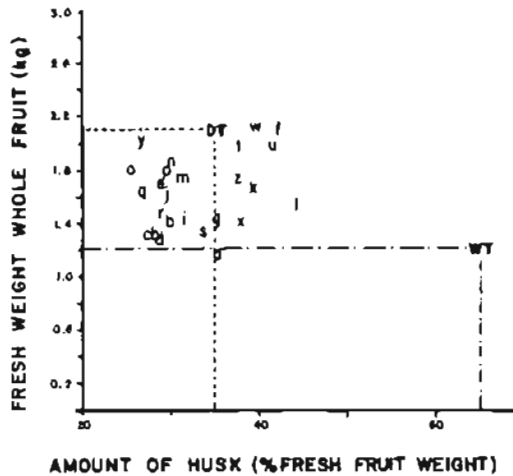


Fig. 6. Fruit component analysis in Guerrero and Michoacan coconut populations. Guerrero—(a) Playa Larga, (b) Nexpa 1, (c) Nexpa 2, (d) Acapulco, (e) Tecpan, (f) Marquelia, (g) El Carrizo 1, (h) El Carrizo 2, (i) Copala 1, (j) Copala 2, (k) Nuxco 1, (l) Nuxco 2, (m) La Guadalupe, (n) Calabazas, (o) San Gabriel, (p) Santa Ana, (q) El Caiman 1, (r) La Ilusion, (s) Caleta de Campos, (t) El Caiman 2, (u) El Caiman 3, (w) Playa Arena, (x) Coahuayana, (y) El Ticuiz playa, (z) El Ticuiz.

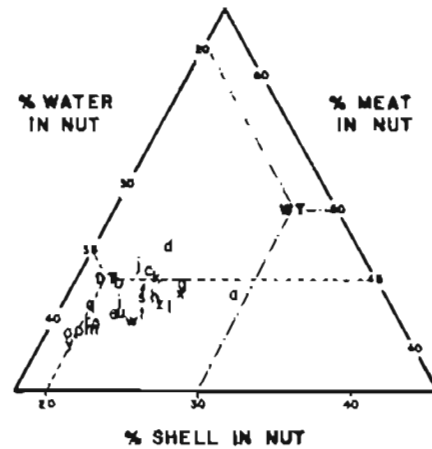


Fig. 7. Water, shell and meat proportions in Guerrero and Michoacan coconut populations. Guerrero—(a) Playa Larga, (b) Nexpa 1, (c) Nexpa 2, (d) Acapulco, (e) Tecpan, (f) Marquelia, (g) El Carrizo 1, (h) El Carrizo 2, (i) Copala 1, (j) Copala 2, (k) Nuxco 1, (l) Nuxco 2, (m) La Guadalupe, (n) Calabazas, (o) San Gabriel, (p) Santa Ana, (q) El Caiman 1, (r) La Ilusion, (s) Caleta de Campos, (t) El Caiman 2, (u) El Caiman 3, (w) Playa Arena, (x) Coahuayana, (y) El Ticuiz playa, (z) El Ticuiz.

TABLE 5. WHOLE FRUIT WEIGHT (WFW); PROPORTION OF HUSK IN FRUIT (% H); PROPORTION OF WATER IN NUT (% W); PROPORTION OF SHELL IN NUT (% SH) AND PROPORTION OF MEAT IN NUT (% M) OF THIRTEEN POPULATIONS FROM COLIMA, MEXICO (A TO M); THREE FROM JALISCO, MEXICO (N TO P) AND TWO FROM NAYARIT, MEXICO (Q AND R).

	Population	WFW (g)	% H	% W	% SH	% M
a	Callejones 1	1224	33.3	30.1	23.4	46.5
b	Callejones 2	1204	35.5	28.1	25.3	46.6
c	Coquimatlan	1330	40.5	28.3	24.1	47.6
d	Tecoman	1668	39.4	31.2	22.8	46.0
e	Periquillo 1	1063	38.9	28.7	26.1	45.2
f	Periquillo 2	1083	35.8	25.8	27.8	46.5
g	Santa Rosa	1489	38.3	30.6	27.7	41.7
h	Paraíso	1263	44.7	26.2	26.8	47.0
i	Cuyutlan	1288	36.4	30.2	23.7	46.1
j	El Colomo	1412	40.9	29.1	24.8	46.1
k	Campos	1809	37.4	34.1	22.8	43.2
l	Chavarin	1330	37.7	29.9	22.3	47.7
m	Centinela	1457	44.6	29.9	23.9	46.2
n	Cihuatlán 1	1388	34.9	33.2	23.2	45.6
o	Barra de Navidad	1585	38.8	30.2	24.3	45.5
p	Cihuatlán 2	1683	35.7	32.7	20.7	46.7
q	San Blas	1117	44.2	22.3	28.6	49.0
r	Matanchen	1361	34.6	28.6	22.7	49.0

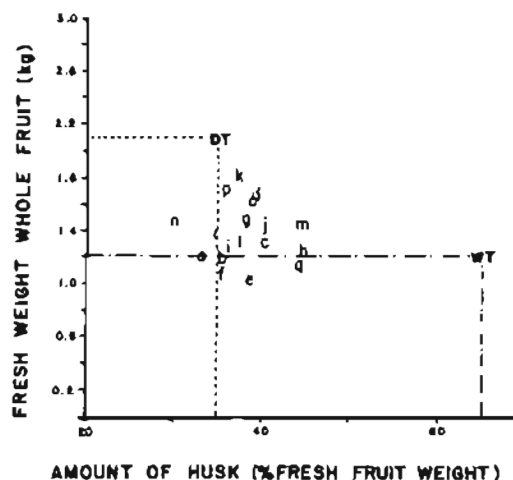


Fig. 8. Fruit component analysis in Colima, Jalisco, and Nayarit coconut populations. Colima—(a) Callejones 1, (b) Callejones 2, (c) Coquimatlan, (d) Tecoman, (e) Periquillo 1, (f) Periquillo 2, (g) Santa Rosa, (h) Paraiso, (i) Cuyutlan, (j) El Colomo, (k) Campos, (l) Chavarin, (m) Centinela, Jalisco—(n) Cihuatlan 1, (o) Barra de Navidad, (p) Cihuatlan 2, Nayarit—(q) San Blas, (r) Matanchen.

exists that they might have been fruit from another, misidentified, palm (Merrill 1946). Where "coquos" palms are mentioned, the accounts can be taken either as over-optimism by explorers, starting with Columbus, who wished to believe

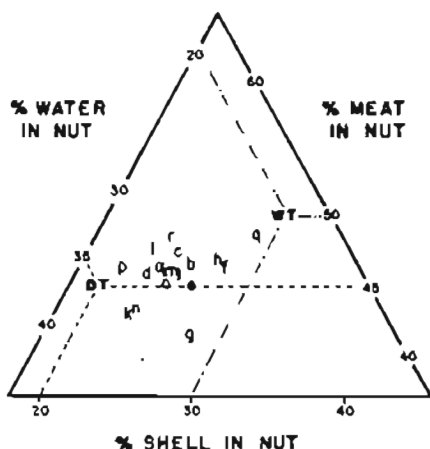


Fig. 9. Water, shell and meat proportions in Colima, Jalisco, and Nayarit coconut populations. Colima—(a) Callejones 1, (b) Callejones 2, (c) Coquimatlan, (d) Tecoman, (e) Periquillo 1, (f) Periquillo 2, (g) Santa Rosa, (h) Paraiso, (i) Cuyutlan, (j) El Colomo, (k) Campos, (l) Chavann, (m) Centinela, Jalisco—(n) Cihuatlan 1, (o) Barra de Navidad, (p) Cihuatlan 2, Nayarit—(q) San Blas, (r) Matanchen.

that they had reached the Far East, or as simple cases of misidentification. During that period any hard shelled nuts might be called cocos. As was found in Costa Rica (Richardson et al. 1978) the coconut populations on the Pacific and Caribbean coasts of Mexico are distinct. This agrees with evidence for separate and distinct sources although they both date back less than 500 years. The Pacific coconuts came almost directly from the Solomon Islands and the Philippines whereas the Caribbean coconuts came indirectly from West Africa, via the Cape Verde Islands (Harries 1978a). However, the possibility of later introductions from the Philippines or other Pacific island countries cannot be disregarded.

CONCLUSIONS

Finally, although the original distinction between Atlantic Tall and Pacific Tall types is supported by this survey, there is variability within and among populations. This is only to be expected from an open pollinated plant such as the coconut palm. Until the germplasm collections made at the time of this sample survey are in production (from 5 to 7 years in the future) the results of fruit component analysis will be the only method of distinguishing varieties. Although not done here, there is no reason why the fruit component analysis data should not be subjected to suitable statistical procedures. Other methods such as isozyme analysis and leaf polyphenol analysis should be investigated to see if they can shed further light on the distribution of coconut varieties between the two coasts of Mexico.

ACKNOWLEDGMENTS

This paper is based on two separate reports which were presented at the seminar entitled "Análisis sobre la problemática del Amanillamiento Letal del Cocotero" which was held at the Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C. (CICY) from 14-16th June 1984. "Variedades y disponibilidad de germoplasmas de coco en México" by Daniel Zizumbo V. and Hugh C. Harries and "Variabilidad de la palma de coco en el Tropicó Mexicano" by Felicitas Hernández R. Grateful thanks are due to Dr. Manuel Robert, CICY's Chairman, for permission to use the meeting papers, and to CICY, INIFAP and CONACYT for permission to publish. To Amarella Eastmond and Ingrid Olmsted, thanks, for their invaluable help with translation.

LITERATURE CITED

- Acuña R., ed. 1985. Relaciones geográficas del siglo XVI: Tlaxcala Tomo II. UNAM, México, D.F.
 Bruman, H. J. 1944. Some observations on the early history of the coconut in the New World. *Acta Americana* 2:220-243.

- . 1945. Early coconut culture in western Mexico. *Hisp. Am. Historical Rev.* 25:212-223.
- . 1947. A further note on coconuts in Colima. *Hisp. Am. Historical Rev.* 27:572-573.
- De la Garza, M., ed. 1983a. Relaciones historico-geográficas de la Gobernación de Yucatán. UNAM, México, D.F.
- , ed. 1983b. Relaciones historico-geográficas de Mérida, Mama, y Oxcutzcap, UNAM, México, D.F.
- De la Peña, M. T. 1949. Guerrero Economico II. Gobierno del Estado de Guerrero. Chilpancingo, Gro., México.
- González, A. 1962. Land utilization of southwestern coastal Mexico: Colima and Michoacan. Ph.D. Thesis. Univ. of Texas, Austin, Texas.
- Harries, H. C. 1971. Coconut varieties in America. *Oleagineux* 26:235-242.
- . 1977. The Cape Verde region (1499 to 1549): the key to coconut culture in the Western Hemisphere? *Turrialba* 27:227-231.
- . 1978a. The evolution, dissemination and classification of *Cocos nucifera* L. *Botanical Review* 44:265-320.
- . 1978b. Lethal yellowing disease of coconuts in global perspective. *Phil. J. Coconut Studies* 3:1-4.
- . 1981a. Practical identification of coconut varieties. *Oleagineux* 36:63-72.
- . 1981b. Germination and taxonomy of the coconut palm. *Ann. Bot.* 48:873-883.
- . 1990. Malesian origin for a domestic *Cocos nucifera*, Pages 351-357 in P. Baas et al., eds., *The plant diversity of Malesia*. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands.
- Hernández R., F. 1978. Cocotero. Pages 235-238 in Tarcicio Cervantes-Santana, ed., *Los recursos genéticos disponibles a México*. Soc. Mex. de Fito-genética. Chapingo, México.
- . 1984. Investigación del germoplasma de palma de coco. Pages 48-60 in Conafrut, ed., *Memorias del primer seminario sobre el cultivo del coco en el Estado de Colima*. Conafrut, México.
- . 1990. Variabilidad del germoplasma de palma de coco *Cocos nucifera* L. en el tropico mexicano. Pages 123-137 in M. L. Robert and D. Zizumbo, comp., *La problemática del Amarillamiento Letal del cocotero en México*. CICY, Mérida, Yucatán, México.
- Merrill, E. H. D. 1946. On the significance of certain oriental plant names in relation to introduced species. *Chronica Botanica* 10:295-315.
- Muench N, P. E., J. Romero P, C. A. Ramirez M, C. M. Hernández S, I. Covarrubias G, V. Sanchez P, L. García R, y V. H Santoyo C. 1987. La producción agrícola en el Estado de Colima. Tomos I-IV. Univ. Auton., Chapingo, México.
- Núñez, B. R. 1973. La revolución en el Estado de Colima. Inst. Nal. de Estudios de la Revolución Mexicana. Talleres Gráficos de la Nación, México.
- Ortoll, S., ed. 1987. Por tierra de cocos y palmeras: apuntes de viajeros a Colima, siglos XVIII y XIX. Colección testimonio. Offset. México.
- Oseguera, V. J. 1973. Tecoman: ejemplo de desarrollo regional. Ediciones Monroy Padilla, México.
- Piña-Chan, R. 1977. Campeche durante el período Colonial. INAH, México.
- Richardson, D. L., H. C. Harries, and E. Balseviscus. 1978. Variedades de cocoteros en Costa Rica. *Turrialba* 28:87-90.
- Robert D, M. L., V. M. Loyola-Vargas, y D. Zizumbo V. 1991. Lethal yellowing in Mexico. *Bulletin Biotrop*. 1:13-14.
- Rodríguez C, R., G. Narvaez C, J. Romero P, C. Solano S, F. Anaya A, N. Dillanez R, J. De los Santos C, y A. Hernández M. 1989. Caracterización de la producción agrícola de la Región Costa de Oaxaca. Univ. Autón., Chapingo, México.
- Salcedo G., J. G. 1986. El cultivo del cocotero en Tabasco. Univ. Autón., Chapingo, México.
- SARH. 1983. Consumos aparentes de productos agrícolas 1925-1982. *Ecotecnia Agrícola* 7(9):74-76.
- . 1987. Agenda de información estadística agropecuaria y forestal 1983\1984. Sub Secretaría de Planeación, México.
- Sevilla del Río, F. 1977. Provanca de la villa de Colima en su defensa ante un mandato real que ordenaba la tala total de los palmares Colimenses año 1612. Ed. Jus, México.
- Smith, R. W. 1970. México. Pages 20-21 in FAO. *Yearly progress report on coconut breeding 1970*. FAO, Rome.
- Terriquez, S. E. 1984. La del coco, una cultura trans-terrada. Pages 11-17 in *II foro interamericano: las culturas populares y la educación superior*. Univ. de Colima, México.

CAPITULO 6.
PATRONES DE VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y DIVERSIDAD
DE Cocos nucifera L. EN MÉXICO.

PATTERN OF MORPHOLOGICAL VARIATION AND DIVERSITY OF Cocos nucifera L. IN MEXICO.

DANIEL ZIZUMBO-VILLARREAL¹ AND DANIEL PIÑERO².

¹Unidad de Recursos Naturales, Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Apartado Postal 87 Cordemex 97310 Mérida, Yucatán, México and ²Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, UNAM. Apartado Postal 70-275. Ciudad Universitaria. 04510, México D.F.

A statistical and numerical analysis was conducted on the pattern of morphological variation of Cocos nucifera L. in Mexico. Forty-one populations were analyzed, using 17 fruit morphological characters. Principal component and cluster analysis indicated the presence of four main groups of coconut populations: one corresponding to the morphotype "Malayan Dwarf" and three morphotypes of tall coconut. The analysis indicated that populations of tall coconuts, similar to an introduced morphotype "West African Tall," were distributed on the east coast. On the west coast, some populations were highly similar to another introduced "Polynesian Tall" morphotype, while others showed a similarity to an introduced "Rennell Tall" morphotype. An analysis of correlation between morphological and geographical distance showed a high positive correlation in the three groups of tall coconuts, indicating introductions of different morphotypes and their diffusion over short and long distances on both coasts. Dwarf coconut populations were generally less variable. Historical evidence indicates previous introductions of coconut from different regions, which concurs with the present pattern of morphological variation. These results suggest that the impact of the lethal yellowing disease on coconut production will vary depending on the specific area.

Key words: Cocos nucifera; coconut; morphological variation; gemplasm; lethal yellowing disease.

The original distribution of coconut palm is a matter for debate. The most recent suggestion favors the ancient Thethys Sea where natural dispersion by flotation and continental separation during the Tertiary and Quaternary periods extended the distribution along the coastlines and throughout the volcanic islands of the present day Indian and Pacific Oceans (Harries, 1978; Sauer, 1994). Distribution of the coconut palm possibly extended from the Seychelles Islands in the west, to the Line Islands in the east (Harries, 1992). Natural selection favored the morphological characteristics of fruit with a thick mesocarp (husk) that increased its ability to float. The

present day polymorphism that is apparent in the coconut fruit is a product, in part, of human intervention, as some forms have characteristics suggestive of anthropocentric use (relatively large size, lower proportion of mesocarp and higher content of immature endosperm), and of agricultural manipulation (early germination, homogenous germination and precocity of flowering and production). These characteristics diminish their capacity to survive in a natural environment (Harries, 1990).

It is believed that the Southeast Asian-Melanesian region was where the domestication of the coconut took place (Harries, 1990). From that time, humans have

been the main evolutionary force for the species through its selection, cultivation and deliberate dispersion (Harries, 1995).

Through planting and the modification of the coconut's natural habitat, man was also able to favor variants with precocious fruiting and inadvertently diminish the capacity of natural dispersion whilst increasing human dispersal. Their dissemination to isolated areas or habitats permitted the maintenance of variants with anthropocentric characteristics. One such variant is the dwarf type, which apparently originated from recent natural mutations in tall coconut populations or is the product of segregations which were isolated and cultivated by man (Swaminathan and Nambiar, 1961). This variant presents is more susceptible to plagues, some diseases (except lethal yellowing) and hurricanes (Harries, 1978).

Man also broke the natural barriers of long distance migration and dissemination of coconut palms, thereby promoting the isolation or the contact of different ecotypes. Through this dissemination, three centers of secondary diversity have been generated: a) East Africa and western India, where populations of the "wild-type" are mainly found b) Indo-Malayan region, where populations of the "domestic-type" are found, and c) South Pacific where both types exist (Harries, 1995).

The coconut palm was introduced to Mexico during the 16th century. The populations on the coast of the Gulf of Mexico have characteristics similar to the "wild-type," believed to be introduced from the Cape Verde Islands, and those on the west coast have the characteristics of the "domestic-type" believed to be introduced from the western coast of Panama, the Solomon Islands and the Philippine Islands (Zizumbo-Villarreal, 1996). Mexico is presently the largest coconut producing country in the Americas, and one of the top

ten producing countries in the world, with covering an area of almost 200,000 hectares planted with coconuts. However, the lethal yellowing disease which arrived in 1981 has devastated the cultivated areas of the Yucatan Peninsula and is spreading along the coast of the Gulf of Mexico, towards the Isthmus of Tehuantepec and down the Caribbean coast to Central America (Oropeza and Zizumbo, 1997). Faced with the imminent dispersion of this disease to all coconut-growing areas of Mexico, we initiated studies to investigate the genetic diversity currently present in the country.

In an early study, based on five characters of fruit in populations of tall coconut, the variation pattern was analyzed using scatter diagrams. The study indicated two areas of tall coconuts with contrasting characteristics of fruit: one group on the west coast and the other on the east coast. Both probably have different geographical origins (Zizumbo-Villarreal, *et al.* 1993). In the present study, it was considered important to carry out a new analysis of the variation pattern, incorporating more populations in order to permit a better representation of the state of Tabasco and also to include populations of dwarf coconuts and morphotypes recently imported to Mexico. Also it was considered important to increase to 17 the fruit characters used in the study and to carry out a numerical and statistical analysis of the variation. Thus, the objectives of the present study are: a) identify any statistical differences in the profiles of variability among the populations; b) detect discontinuities in the pattern of variation, analyze the grouping pattern and establish the relationships of morphological similarity within and among Mexican populations as well as the five morphotypes from areas which could have been sources of the current germplasm; c) establish which morphological characteristics are most importantly in

differentiate groups; d) investigate the existence of a correlation between geographical and morphological distance among populations in the known groups; and e) estimate the differences in the levels of variability or diversity among populations.

MATERIALS AND METHODS

Fruit morphological measurements were used to estimate the genetic diversity and pattern variation of coconut palms in Mexico. Fruit characteristics have a reasonably high heritability (Whitehead, 1966a, Harries, 1978), they have been subject to strong natural and artificial selection pressures, and they are characteristics relatively easy to measure in the field. (Foale, 1987; Ashburner, *et al.* 1997).

Data Collection: The main coconut growing areas of Mexico were surveyed between 1989 and 1995. Forty-one populations were measured, the majority aged between 25 and 50 years, all under cultivation and in full production. Included in the study, were plantations situated close to ports, where the original introduction of coconuts may have occurred, and where different morphotypes could have come into contact with each other (Figure 1, Appendix 1). Also included were the populations imported in 1977 identified as originating from Africa (WAT), the Solomon Islands (RLT), French Polynesia (PLT), and dwarfs populations from Malaysia (MYD and MRD).

In each plantation, approximately 20 plants were sampled in a systematic manner, traversing the plantation diagonally. One fruit per plant was studied giving a total of 806 fruit measured (an average of 19.7 fruit per population). The size of the plantations varied from 0.5 to 3 hectares and were generally owned by small or communal holders. The collection of information was carried out

following the method described by Harries (1978). In the study, only those fruit with a similar maturation stage were included in the study; that is, when the fruit color turned from fresh (green, yellow or red) to dry (brown), but fresh color remained at least on the calyx. In that way, it was possible to reduce the error brought about by using fresh weight (Harries, 1978). The fruit selected was weighed and measured. Eleven characters were evaluated: total weight of the fruit, weight of the mesocarp, weight of the endocarp, weight of the seed, weight of the water or liquid endosperm, weight of the meat or solid endosperm, length and width of the fruit, the length and width of the endocarp, and thickness of the mesocarp. Based on this information, 6 proportions were obtained: percentage of mesocarp in fruit; percentage of water in fruit; percentage of meat in fruit; length/width ratio of fruit and the length/width ratio of the endocarp.

Numerical and statistical analysis. The analysis was performed using the Statistical Analysis System Release 6.04 (SAS Institute Inc, 1988). A normality test was performed on the data. The following characteristics became normal after a logarithmic transformation: weight of mesocarp, length of fruit, width of fruit, length of seed, percentage of endocarp, length and width of fruit, length and width of the seed. After a square root transformation the following became normal: total weight, weight of endocarp, seed, water, meat, width of the endocarp, thickness of the mesocarp and percentage of endocarp and the water.

One way ANOVA with general linear method was performed to test for significant differences among populations in each one of the 17 variables.

The analysis of the pattern of discontinuity of the total variation was carried out by multivariate methods following Colunga Garcia-Marín, *et al.* (1996): a)

Principal Component Analysis was performed and the first three principal components were obtained. The PCA scores were tested by analysis of variance. Comparison of means was done with the Tukey's studentized range method ($p=0.05$). The analysis was then carried out with the matrix of the average populational values; b) Cluster analysis (UPGMA) was then performed using the matrix of average population values based on the population's matrix of means. The elements of the matrix were standardized. The matrix was constructed using the square of the Euclidean distance as indicators of similarity. The groups were then represented in a dendrogram.

Stepwise discriminant analysis was then performed using a significance level as entrance and permanence of r^2 partial of 0.15, to establish which morphological characters contribute most in the differentiation of the groups.

Discriminant analysis was performed on the pairwise generalized square distance between the populations where: $D^2(i/j) = (X_i - X_j)' \text{COV}^{-1} (X_i - X_j)$. With the information on morphological and geographical distance, and using the model of linear regression, the parameters of correlation and the slopes for these two variables were established in each one of the groups.

Finally, a comparison was made of the levels of variability among populations (Sokal and Braumann, 1980), using the coefficients of variation for the 17 variables using randomized block design. The tests of media separation for each path was carried out using Tukey's method ($p=0.05$).

RESULTS

Patterns of variation. Means and coefficients of variation of data are presented in Appendix 2. The analysis of variance indicated the existence of significant

differences between populations for all the 17 characters used ($p<0.05$). The first three principal components, accounted for 80% of variation. The first accounted for 44% and the characteristics which contributed most to the model (with a coefficient of the highest function or equal to the absolute value of 0.30), were: weight of the seed (0.35), total weight of the fruit (0.34), weight of the meat (0.33), weight of the water (0.33), width of the endocarp (0.32). The second component accounted for 26% of the variation and the characteristics which contributed most to the model were: percentage of mesocarp (0.44), percentage of meat (0.39), weight of mesocarp (0.39), and the ratio of length/width of the endocarp (0.33). The third component accounted for 10% of the variation (ratio length/ width of the fruit (0.63), thickness of the mesocarp (0.46) and width of the fruit (0.33).

The one way analysis of variance on the first principal component indicated significant differences between populations ($p < 0.0001$). Tukey's test for the comparison of means ($p=0.05$), indicated that the populations RLT, M1, G1, M2, C6, M4, C3, J1 are equal and significantly higher than the populations T2, K2, Y2, Y4, N2, T1, T5, N1, WAT, PLT, Y1, Y3, MGD, MYD, MRD, C5, which are all equal. The remaining group of populations G5, G3, G4, M3, G2, C4, V2, C2, C7, K1, V1, C1, C8, T3, T4, K3, did not have values significantly different from the two previous groups. The analysis of variance for the second component also showed differences between the populations ($p < 0.0001$). Tukey's test for the comparison of means ($p < 0.05$) showed that the following populations are equal: Y4, Y1, K2, K3, T1, Y2, G1, T5, WAT, M2, and that they were significantly higher than G3, C4, V2, C1, N2, MGD, G2, G5, MRD, MYD, C5. The remaining populations did not show significant differences in comparison with the

two previous groups: C8, M1, C7, C3, G3, C2, V1, O1, J1, T4, T2, M4, C6, N1, PLT, M3, T3, RLT. Therefore, in the multivariate space four groups were differentiated: a) populations with low values in the first component and high in the second component: K2, Y2, Y4, T1, WAT, PLT, Y1, Y3, K3, T5; b) populations with low values in both axes: MYD, C5, MRD, MGD; c) populations with high values in both the first and second component: M2, G1 or intermediate values in the second component: RLT, M1, M4, C3, C6, J1; and d) populations with intermediate values in the first and second components: T2, N1, C8, C7, G3, M3, O1, C2, V1, T3, T4, or low values in the second component: G4, G5, N2, G2, V2, C1, C4.

In the model created by principal component analysis using average population values, the first component accounted for 49%, the second 31% and the third 9% of the variation, respectively. The characteristics which contributed the most to the analysis were the same as in the previous analysis. The graphic analysis showed the same four groups as previously identified (Fig. 2). Morphotype A or "Atlantic Tall", whose populations are distributed on the east coast, mainly in the states of Yucatan and Campeche, although some are also found in the states of Tabasco and south of Veracruz. Morphotype B or "Pacific Tall 1" which are distributed only on the west coast. Morphotype C or "Pacific Tall 2" whose populations are distributed mainly on the Pacific coast, and some on the east coast, in Tabasco and south of Veracruz. Morphotype D or "Malayan Dwarf" which are found in plantations on both coasts, in the states of Guerrero, Colima, Tabasco and Yucatan.

The results of the cluster analysis were consistent with the previous results (Fig. 3). In the first step the analysis separated all the dwarf populations MYD, C5, MRD, MGD,

from the rest of the tall populations. The second step separated the tall populations in two groups: The first group included the populations with "domestic-type" characteristics (G1, M1, M2, M4, C3, J1, C4 and RLT), separating them from the rest of the tall populations. The next step separated the populations with "wild-type" characteristics (T1, T5, K1, K2, K3, Y1, Y2, Y3 and WAT), from the rest of the populations (V1, V2, T2, T3, T4, M3, O1, C1, C2, C4, C8, C7, N1, G2, G5, G4, G3 and PLT).

Differences between dwarf and tall coconuts. The analysis of variance indicated that the tall coconuts had significantly higher values in all fruit and seed characters measured (Table 1). On the other hand, the dwarfs had a higher percentage of endocarp and meat. This indicates that while the dwarf coconuts contain a lower quantity of mesocarp they also have a higher percentage of meat and seed. The dwarf coconuts also displayed a lower width to length ratio, which means that they are rounder. The stepwise discriminant analysis, showed that mesocarp weight was the most important variable differentiating the dwarf coconuts from the tall coconuts ($r^2 = 0.27$; $F = 309$).

Differences between the morphotypes "Atlantic Tall" and "Pacific Tall 1". Of the 17 characters evaluated, only 3 showed no significant difference between these groups: mesocarp weight, mesocarp thickness and percentage of endocarp (Table 1). The coconuts of the "Pacific Tall 1" had significantly greater weight and size. The "Atlantic Tall" had a higher percentage of mesocarp and a lower percentage of water and meat. The "Pacific Tall 1" displayed a lower width to length ratio in fruit and endocarp, which means that they are rounder. The stepwise discriminant analysis, selected the width of the endocarp ($r^2 = 0.62$;

F = 603) and the percentage of water in the fruit ($r^2 = 0.15$; F = 63) as the most important differentiating characteristics between the two morphotypes.

Differences between the morphotypes "Atlantic Tall" and "Pacific Tall 2". The analysis indicated that the populations of the "Atlantic Tall" differ significantly from the "Pacific Tall 2" in 16 of the 17 characteristics studied, with only endocarp weight not showing significant differences (Table 1). The "Atlantic Tall" had significantly higher total weight of the fruit and the weight and percentage of the mesocarp, and lower weight and percentage of seed, water and meat. The mesocarp was correspondingly thicker. Higher values in the "Atlantic Tall" were apparent in the length of the fruit and endocarp and lower in width of fruit and endocarp, thereby giving high values in the length/width ratio in both structures, which showed an elongated form. The stepwise discriminant analysis, selected only the percentage of mesocarp in the fruit ($r^2 = 0.41$; F=339), as the major differentiating characteristic between the two groups.

The main differences between the Pacific Tall and Atlantic Tall coconuts were in the mesocarp percentage, the endosperm percentage and the fruit weight. The first two characteristics had high negative correlations; mesocarp percentage: solid endosperm percentage ($r^2=0.87$), mesocarp percentage: liquid endosperm ($r^2=0.85$). The weight of the whole fruit was highly positively correlated with the mesocarp percentage ($r^2=0.82$), and weakly positively correlated with the liquid endosperm percentage ($r^2=0.30$) and the solid endosperm percentage ($r^2=0.49$).

Differences between "Pacific Tall 1" and "Pacific Tall 2". The analysis of variance indicated that significant differences existed between these groups in 14 characters (Table 1). Only the percentage of mesocarp and length/width ratio of the fruit and

length/width ratio of the endocarp were not significantly different indicating that they have the same mesocarp content and the same shape of fruit and endocarp. The "Pacific Tall 2" had significantly lower values in all the characteristics of size, indicating that the fruit and seeds were smaller. However, they had significantly higher endocarp percentage and solid endosperm percentage and significantly lower water percentage. The stepwise discriminant analysis, selected only the total weight of the fruit as the most important differentiating characteristic between these two groups ($r^2 = 0.41$; F = 373).

Correlation between geographical and morphological distance. A high positive correlation was found between the geographical distance and morphological distance for the populations in the "Atlantic Tall" ($r^2 = 0.65$; F = 66.2; $m = 0.021$, $p < 0.0001$). However, there are populations with a high similarity (low values in morphological distance) but which are geographically far from each other (Fig 4a), such as with T1 and Y4, and probably indicates an introduction from Yucatan to Tabasco. The existence of populations in close geographical proximity but very different morphologically was also observed, as in the case of Y1 with T5 and V1 with T5. In both cases this may indicate the introduction of two distinct morphotypes to neighboring sites. A high positive correlation was found between "Pacific Tall 2" populations that were distributed along the Atlantic coast ($r^2 = 0.96$; F = 117.7; $m = 0.14$, $p < 0.0001$), (Fig. 4b). A positive correlation was also found between the two distances for the populations of the "Pacific Tall 2" morphotype distributed on the west coast, ($r^2 = 0.75$; F = 227.5; $m = 0.009$, $p < 0.0001$). There exist populations with high similarity (low values in morphological distances), but geographically far from each other, such as with G2 with N1 and N2; C4 with N1 and G5; O1 with N2 (Fig. 4c). This could indicate

long-distance introductions from Costa Chica (Acapulco) to Nayarit (San Blas), Colima (Manzanillo) and Oaxaca (Huatulco). There are also populations which are geographically close but morphologically distant, such as in G3 with G4, M3, C1, C2 and N2, indicating the introduction of two different morphotypes in Guerrero. The population G3 corresponds to a form known as "agta" in the Philippines, while G2 and G5 corresponds to a form known as Laguna (Baliñgasa, *et al.* 1974). For the populations of the "Pacific Tall 1", a high positive correlation was found between both distances ($r^2 = 0.96$; $F = 118$; $m = 0.14$, $p < 0.0001$) (Fig. 4d).

Variation among populations. The two ways analysis of variance using the coefficients of variation, indicated significant differences between populations ($p=0.05$). The Tukey test of media separation, indicated the presence of two populational groups with a significantly different profile of variability ($p < 0.05$): a) populations with a profile of low variability: MYD, M3, MGD, T4, MRD., corresponding to dwarf coconuts and to two local populations of tall coconuts: M3 and T4; b) populations with a profile of high variability: J1, PLT, Y1, C7, G4, C8, located in the state of Colima and on the border with Jalisco, one in the state of Guerrero and one in Yucatan. Between both groups there exists a gradient from lower to higher variability composed of all the other populations studied: C6, T5, C1, C5, M1, M3, K1, O2, G5, T1, K3, V2, C4, M2, WAT, C3, Y2, G2, T2, N2, V1, N1, RLT, Y3, G1, K2, C2, T3, Y4, and G3, which did not present a significantly different profile of variation from the others.

DISCUSSION

The variation pattern found by ordination and classification analysis indicate the existence of four groups of coconut populations in Mexico: one group of dwarf

coconuts and three of tall coconuts. The majority of the populations of tall coconuts, distributed on the east coast, showed a higher similarity to the morphotype WAT, which suggests that they possibly have a common origin. They display the characteristics of the "wild-type" described by Harries (1978). Historical records indicate that the introduction of coconut palm to the Atlantic coasts of America originated from the Cape Verde Islands, where they had been previously introduced from Mozambique by Portuguese sailors after 1499. Introductions were also made to the coasts of West Africa during the 16th century (Harries, 1977; Schulling and Harries, 1994). The introductions to Mexico were carried out through the port of Campeche (1549) from where the coconut palm first spread to Yucatan (1580) and subsequently to Tabasco (possibly in the middle of the 18th century). In the area of southern Veracruz and in Tabasco, there is an overlap of populations of this group with populations from the "Pacific 2" morphotype. Historical records indicate introductions to this zone from Acapulco in the 1930s, and more recently, from the areas surrounding the Tehuantepec River on the Isthmus of Tehuantepec.

The two populations distributed on the west coast are similar to two morphotypes of coconuts from the area of the south Pacific (Foale, 1978; Ashburner, *et al.* 1997). One group of populations showed a marked similarity to the Polynesian Tall (PLT), whose distribution extends to the east Polynesian Islands. These populations present intermediate characteristics between the wild and domestic types. They are found all along the west coast as well as in southern Veracruz and Tabasco, on the east coast. This group of populations may be descended from the Panama introduction, although they could correspond to introductions originating from the Philippines, where similar

populations can be found (Baliñgasa, *et al.* 1974). Historical sources indicate introductions from the Philippines over a long period of time.

The "Pacific Tall 1" morphotype display "domestic type" characteristics and grouped with the morphotype Rennell Tall (RLT) with domesticated characteristics, present on a isolated island in the Solomon Islands (Ashburner, *et al.* 1997). This group of populations may be descended from the Solomon Islands introduction. The populations of this group also show morphological similarities to the "San Ramon" form described by Baliñgasa, *et al.* (1974) in the Philippines. This group included the population G1, which is similar to that described by Baliñgasa, *et al.* (1974) as the "Balun-balunan" or "Oongoten" form. These authors mention that it is similar to the "San Ramon" form but that it produces only 3 to 4 larger fruit per bunch. The distribution of the two groups overlaps, mainly in the areas of Colima and Guerrero (Fig. 5). Although the historical records indicate older introductions from the Philippine Islands to Acapulco and Colima between 1571 and 1810, there are no recent introductions from the Philippines with which to carry out direct comparisons.

The populations of dwarf coconuts that were collected on commercial plantations in Colima and Yucatan (C5 and MGD) showed a strong similarity to the Malayan dwarf coconuts that were introduced from the Marc Delome Experimental Station, Ivory Coast, in 1977 and that are now cultivated in an experimental field in the state of Guerrero. The populations of dwarf coconuts in Yucatan (MGD) descend from the introduction from Jamaica in the 1970s to Tabasco *via* Belize. Although there are records in Mexico of the presence of dwarf coconuts on the Philippine Islands around 1578 (Zizumbo-Villarreal, 1996), no evidence of introductions has been found before 1940, when they were

introduced to Colima from Jamaica *via* Miami and Veracruz.

Compared to the tall coconuts, the dwarf coconuts have lower weight and size of fruit and seed. However, they had a higher percentage of meat or solid endosperm in the fruit, indicating a higher production of copra per fruit weighted. This characteristic, added to higher rate in the emission of bunches, a larger quantity of fruit per bunch, better standing plants which are more precocious in their production, could favor the possible establishment of commercial plantations. However their copra has less oil and it is of inferior quality (Whitehead, 1966b; Harries, 1970).

The "Atlantic Tall " morphotype, in comparison to the "Pacific Tall 2", showed characteristics more favorable to the production of fiber and the "Pacific Tall 2" showed characteristics more suitable to the production of copra or for fresh consumption as "coco fresco." The percentage of mesocarp was the major differentiating characters between the two. In comparison to the "Pacific Tall 1", the "Atlantic Tall" group had lower total weight, but with a higher weight of mesocarp. As with the "Pacific Tall 2" group, it presented a lower weight of meat and water and a lower percentage of both. The width of the mesocarp and percentage of water were the two main differentiating characters.

The comparison between "Pacific Tall 1" and "Pacific Tall 2" indicated that the "Pacific Tall 2" is more suitable to the production of solid endosperm, meat or copra and "Pacific Tall 1" is more appropriate for the production of fruit, as it contains a higher percentage of liquid endosperm or water. The total weight of fruit was the main differentiating character.

The high negative correlation between the mesocarp percentage and the endosperm percentage in all the studied populations,

indicates that artificial selection for fruits with a higher water or copra content could negatively affect the amount of mesocarp, which would, in turn, diminish the protection of the seed when it falls from the palm, as well as reducing its floating capacity. The weak correlations between fruit size and endosperm percentage indicate that artificial selection for fruit size does not necessarily result in increased endosperm (water and copra). Furthermore, the strong correlations between total weight and mesocarp percentage suggest that selection for large fruit could only result in increased mesocarp. Given that, it is probable that domestication has been centered on the selection of higher endosperm contents and not on increased fruit size. This process has, therefore, reduced the adaptive capacity of coconut palms, as suggested by Harries (1990).

The high correlation between geographical and morphological distance in three populational groups of tall coconuts indicate that, in general, a pattern exists of diffusion over short distances after introduction. However populations were found which do not conform to this pattern. On one hand, populations with high morphological similarities occur in sites very distant from each other, which indicates the introduction of the same morphotype to distant sites, and on the other hand, populations with low morphological similarity occur in sites in close proximity, which indicates introductions of different morphotypes to the same site. These two situations indicate that diffusion was also carried out over long distances or by leaps and bounds. Both types of diffusion would be consistent with introductions by sailing ships during the historical Manila galleon period. These results indicate consistency in the presence of three populational groups of tall coconuts on the Mexican coasts. The groups may correspond to different introductions.

The dwarf coconuts showed the lowest levels of variation. This result concurs with the observations reported by Whitehead (1966b) and Harries (1978). The low levels of variability of the dwarf coconuts can be attributed to the pre-selection carried out in the experimental station before being imported to the country and their high characteristic level of autogamy. The yellow dwarf coconuts collected in Colima (C5) showed a higher profile of variability compared to other dwarf coconuts, possibly due to the presence of natural hybrid individuals dwarf for tall, as these plantations belong to a cultivated area where they are not isolated from the tall coconut populations.

In the case of the tall coconuts, the populations of the "Pacific Tall 1" were relatively less variable (M4, C6, M1, M3 and M2) with the exception of J1. The populations with a high relative level of variation on the west coast are located in areas where both "Pacific 2" and "Pacific 1" groups are found, in the state of Colima, on the border with Jalisco and in the state of Guerrero (C8, C7, J1, G4). The variation found in these populations may be due to some introgressive hybridization between the two groups.

The results suggest that the impact of lethal yellowing on coconut growing areas of Mexico, will be variable as these areas are composed of diverse morphotypes some of which have a marked similarity to the susceptible morphotypes. The populations of coconuts distributed on the east coasts of the states of Quintana Roo, Yucatan and Campeche have been severely affected by lethal yellowing in a proportion approaching 100% (Oropeza and Zizumbo 1997), thus behaving in a similar way to the tall coconut population of Jamaica "Jamaica Tall" or "Atlantic Tall" (Been, 1981). We may hope to see a decrease in the level of impact on the coasts of Tabasco where some plantations of the "Pacific 1" group are located. On the west

coast a differential impact is also expected as the existing population could register mortality levels similar to the ecotypes which showed a high morphological similarity. "Polynesian Tall" which, in Jamaica, registered 77% mortality and "Rennell Tall" which registered 68% mortality, while one population from the western Panama coast "Panama Tall", had 51% mortality (Been, 1981; Ashburner and Been, 1997). The field exposure trials in Jamaica were based on small trial plots of material collected from a variety of original sources. The Pacific coast material will be more resistant because a large area of resistant palms will reduce infection and dispersion rates. However, no precise information is available on the expected magnitude of the impact. On the other hand the populations of dwarf coconuts established on the coast of Yucatan have been behaving in a similar way to the Malayan dwarf coconuts established in Jamaica, showing low mortality levels.

The previously mentioned results indicate the importance of evaluating the mortality levels of the Mexican germplasm in the face of the disease in order to estimate the levels of impact and to define the genotypes, populations and individuals with adequate levels of resistance on which a genetic improvement program can be based.

ACKNOWLEDGMENTS

This paper forms part of the doctoral thesis that the first author is developing at the Institute of Ecology, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). This research was partially funded by CONACYT, through project 0598-N9109. The authors thank Patricia Colunga G-M, Roger Ashburner, H.C. Harries and Megan Hill for their comments to previous versions of the manuscript.

LITERATURE CITED

- Ashburner, G. R., W.K. Tompson, G.M. Halloran and M.A. Foale.** 1997. Fruit component analysis of South Pacific coconut palm populations. Genetic Resources and Crop Evolution (in press).
- _____, and Been B.O. 1997. Characterization of resistance to lethal yellowing in Cocos nucifera L. and implications for the genetic improvement of this species in the Caribbean region. In: S. Eden Green (ed). Lethal Yellowing-like diseases of coconut. NRI-CAB. U.K. (in press).
- Baligñasa, N. E., C. B. Carpio and G.A. Santos.** 1974. Coconut varieties in the Philippines. 5th annual Meeting of Crop Science Society of the Philippines. Naga City.
- Been, B. O.** 1981. Observations of field resistance to lethal yellowing in coconut varieties and hybrids in Jamaica. Oleagineux 36:9-11.
- Colunga G-M, P., E. Estrada-Loera and F. May-Pat.** 1996. Patterns of morphological variation, diversity and domestication of wild and cultivated populations of Agave in Yucatan, Mexico. American Journal of Botany 83 (8): 126- 140.
- Foale, M. A.** 1987. Coconut germoplasm in the South Pacific Islands. ACIAR. Technical Report 4. Canberra. Australia.
- García, E.** 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. UNAM. México.
- Harries, H.C.** 1970. The Malayan dwarf supersedes the Jamaica tall coconut. Oleagineux 25 (10): 527-531.

- _____, 1977. The Cape Verde Region (1499-1549); the key to coconut culture in the Western Hemisphere? Turrialba 27:227-231.
- _____, 1978. The evolution, dissemination and classification of Cocos nucifera L. The Botanical Review 44:265-319.
- _____, 1990. Malesian origin for a domestic Cocos nucifera. In: P. Baas et al. eds. The plant diversity of Malesia. pp. 351- 357. Dordrecht. Kluwer.
- _____, 1992. Biogeography of coconut (Cocos nucifera L.) Principes 36: 155- 161.
- _____, 1995. Coconut. In: Evolution of crop plants. J. Smart and N.W. Simmonds. Longman. London-New York. pp. 389-394.
- Oropeza, C. and D. Zizumbo.** 1997. History of lethal yellowing in Mexico. In: S. Eden Green (ed). Lethal Yellowing-like diseases of coconut. NRI/CAB, U.K. (in press).
- SAS.** Institute Inc. 1988. SAS/STAT. User's guide, release 6.03. Edition. Cary, NC.
- Sauer, J. D.** 1994. Historical geography of crop plants. CRC Press. Boca Raton.
- Shuiling, M. and H.C. Harries.** 1994. The coconut palm in East Africa I. East African Tall. Principes 38:4-11.
- Sokal, R., R and C. A. Braumann.** 1980. Significance tests for coefficients of variation and variability profiles. Systematic Zoology 29:50-65.
- Swaminathan, M.S. and M.C. Nambiar.** 1961. Cytology and origin of the dwarf palm. Nature 192:85-86.
- Whitehead, R. A. W.** 1966a. Sample survey and collections of coconut germplasm in the Pacific Islands. H.M.S.O., London.
- _____, 1966b. Some notes on dwarf coconuts in Jamaica. Tropical Agriculture, Trin. 43:227-294.
- _____, 1968. Collection of coconut germplasm from the Indian/Malayan region, Peru and Seychelles Islands and testing for resistance to lethal yellowing disease in Jamaica. FAO. Rome.
- Zizumbo-Villarreal, D.** 1996. History of coconut in Mexico: 1549-1810. Genetic Resources and Crop Evolution. 43:505– 515.
- _____, F. Hernandez-Roque and H. C. Harries. 1993. Coconut varieties in Mexico. Economic Botany 47(1):65-78.

TABLE 1. The R-squared (r^2) and F values from a one-way Anova for the 17 characters between Tall/Dwarf (T/D); Atlantic/Pacific1(A/P1); Atlantic/Pacific2 (A/P2); Pacific1/Pacific 2 (P1/P2) coconuts from Mexico.

Character	T/D			A/P1			A/P2			P1/P2		
	r^2	F	p	r^2	F	p	r^2	F	p	r^2	F	p
Fruit weight	0.25	271	***	0.28	148	***	0.03	19	***	0.41	373	***
Mesocarp weight	0.27	309	***	0.00	0.88	ns	0.28	222	***	0.24	174	***
Endocarp weight	0.19	194	***	0.33	180	***	0.00	0.5	ns	0.3	210	***
Seed weight	0.1	92	***	0.57	493	***	0.16	109	***	0.33	263	***
Water weight	0.08	71	***	0.58	513	***	0.19	136	***	0.29	224	***
Meat weight	0.11	103	***	0.5	367	***	0.09	56	***	0.31	238	***
Fruit length	0.22	232	***	0.09	35.6	***	0.04	26	***	0.18	122	***
Fruit width	0.11	101	***	0.36	207	***	0.04	26	***	0.24	174	***
Endocarp length	0.24	256	***	0.15	63.7	***	0.08	48	***	0.33	269	***
Endocarp width	0.07	58	***	0.62	603	***	0.24	177	***	0.3	232	***
Mesocarp thickness	0.03	25	***	0.01	1.8	ns	0.03	19	***	0.01	5.2	*
% Mesocarp	0.04	36	***	0.46	310	***	0.41	339	***	0.00	0.1	ns
% Endocarp fruit	0.02	16	***	0.01	2.1	ns	0.06	35	***	0.03	17	***
% water in fruit	0.00	0.8	ns	0.61	567	***	0.36	325	***	0.08	45	***
% meat in fruit	0.12	111	***	0.17	77.9	***	0.28	218	***	0.03	19	***
Length/width fruit	0.01	8.8	**	0.16	70.6	***	0.12	76	***	0.01	3.5	ns
Length/width endocarp	0.02	17	***	0.38	229	***	0.35	306	***	0.00	2.3	ns

* $p < 0.05$; ** $p > 0.001$; *** $p < 0.0001$, ns indicate that are not statistically significant

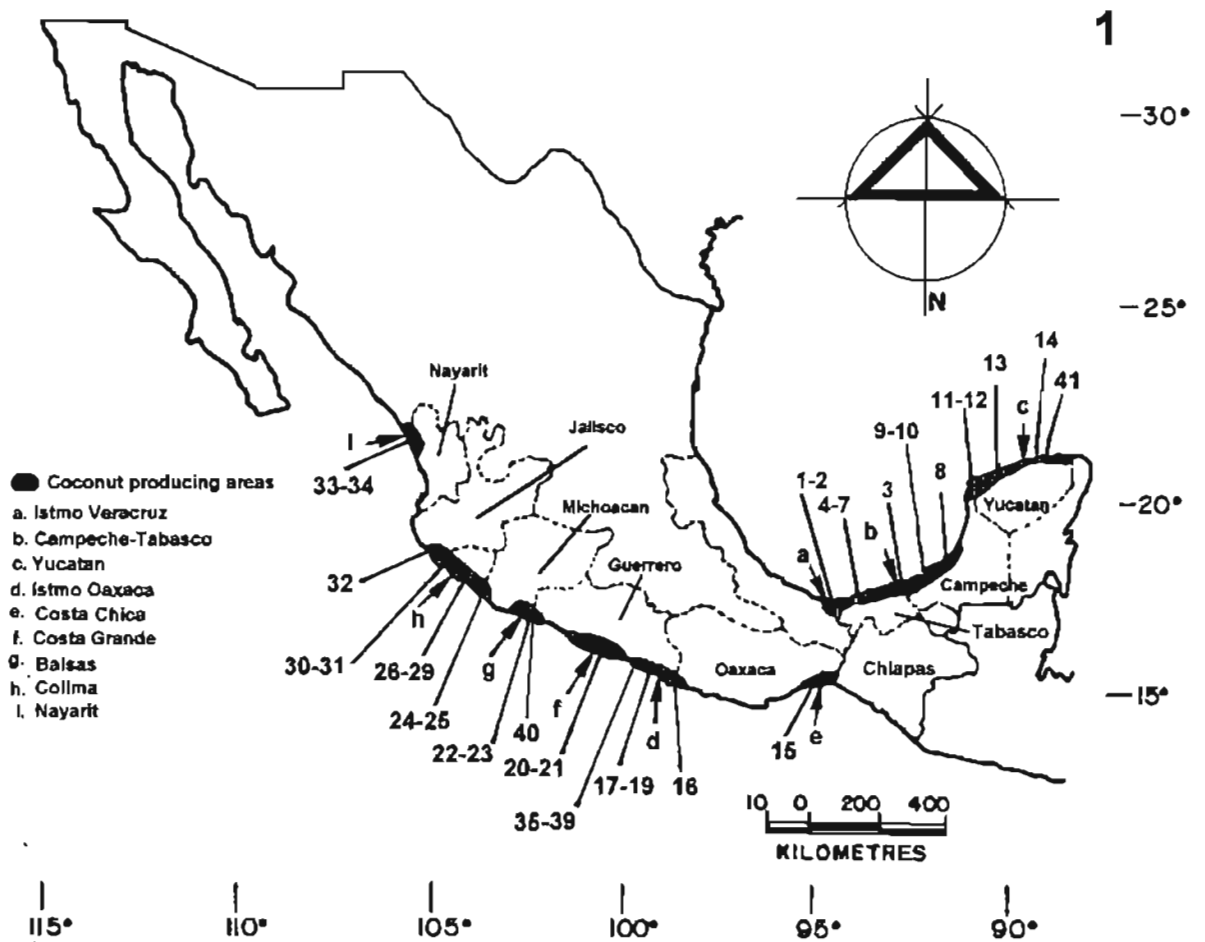


Fig. 1. Areas and sites sampled for the morphological variation analysis of 41 coconut populations studied in Mexico.

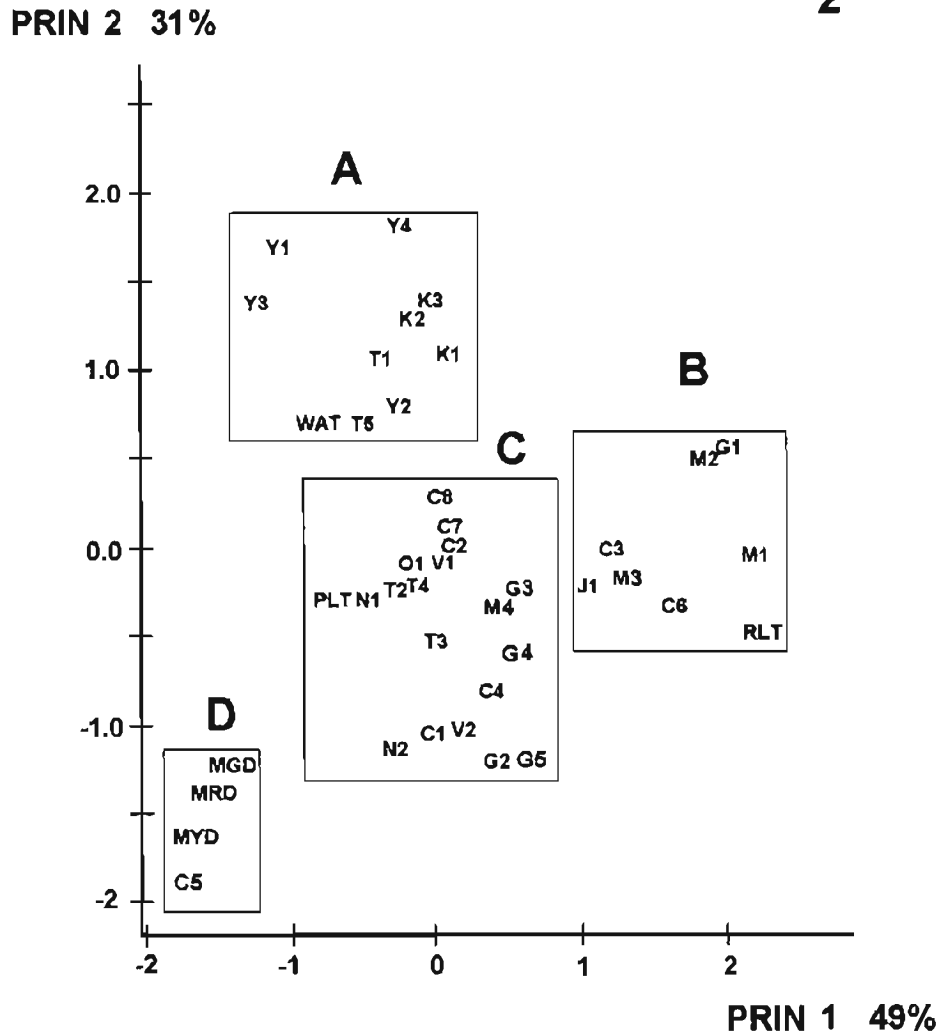


Fig. 2. First and second principal components of the analysis of 41 coconut populations in Mexico. Analysis using mean values from 17 characters of fruit. The first and second principal components account for 49% and 31% of the total variation, respectively. A=Atlantic Tall; B=Pacific Tall 1; C=Pacific Tall 2 and D= Malayan Dwarf morphotype.

Average Linkage Cluster Analysis
Average Distance Between Clusters

3

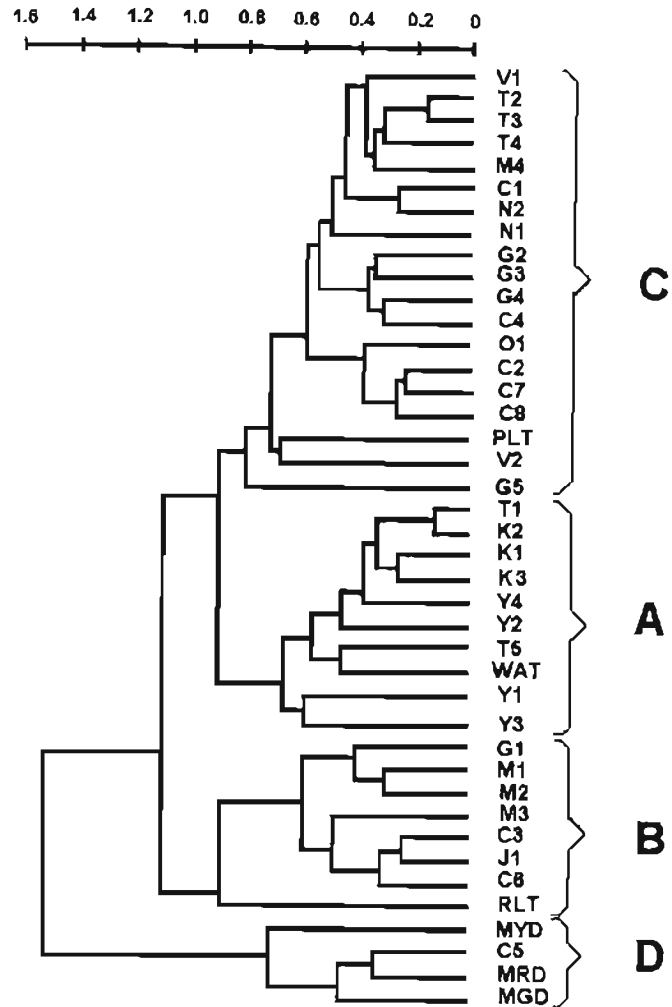


Fig. 3. Dendrogram of 41 coconut populations in Mexico. Average linkage cluster analysis based on 17 characters of fruit. A=Atlantic Tall; B=Pacific Tall 1; C=Pacific Tall 2 and D=Malayan Dwarf morphotype.

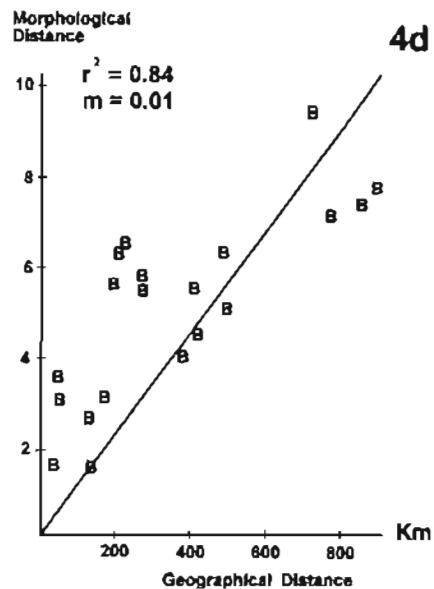
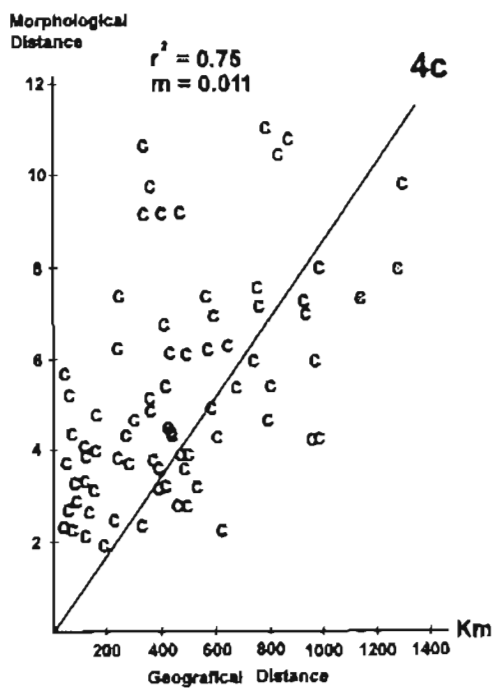
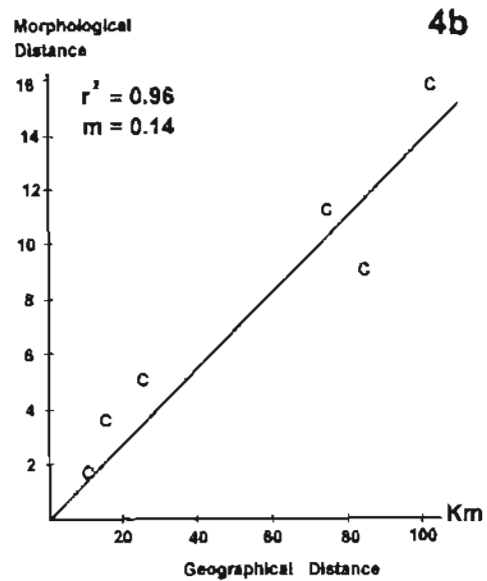
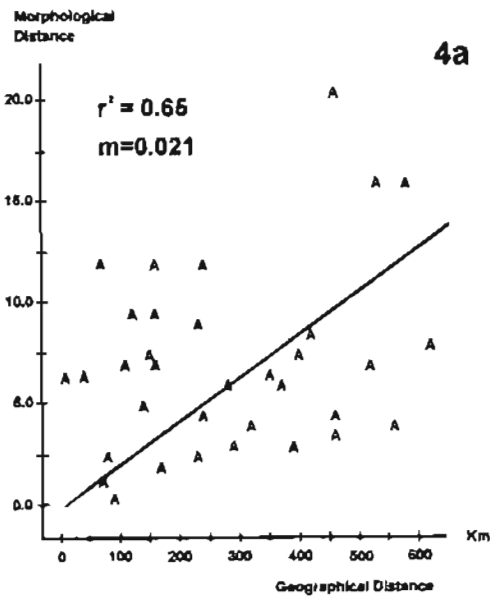


Fig. 4. Relationship between geographical and morphological distance based on 17 characters of fruit. a) at populations of Atlantic Tall morphotype on east coast of Mexico; b) at populations of Pacific Tall 2 morphotype on east coast of Mexico; c) at populations of Pacific Tall 2 morphotype on west coast of Mexico; and d) at populations of Pacific Tall 1 morphotype on west coast of Mexico.

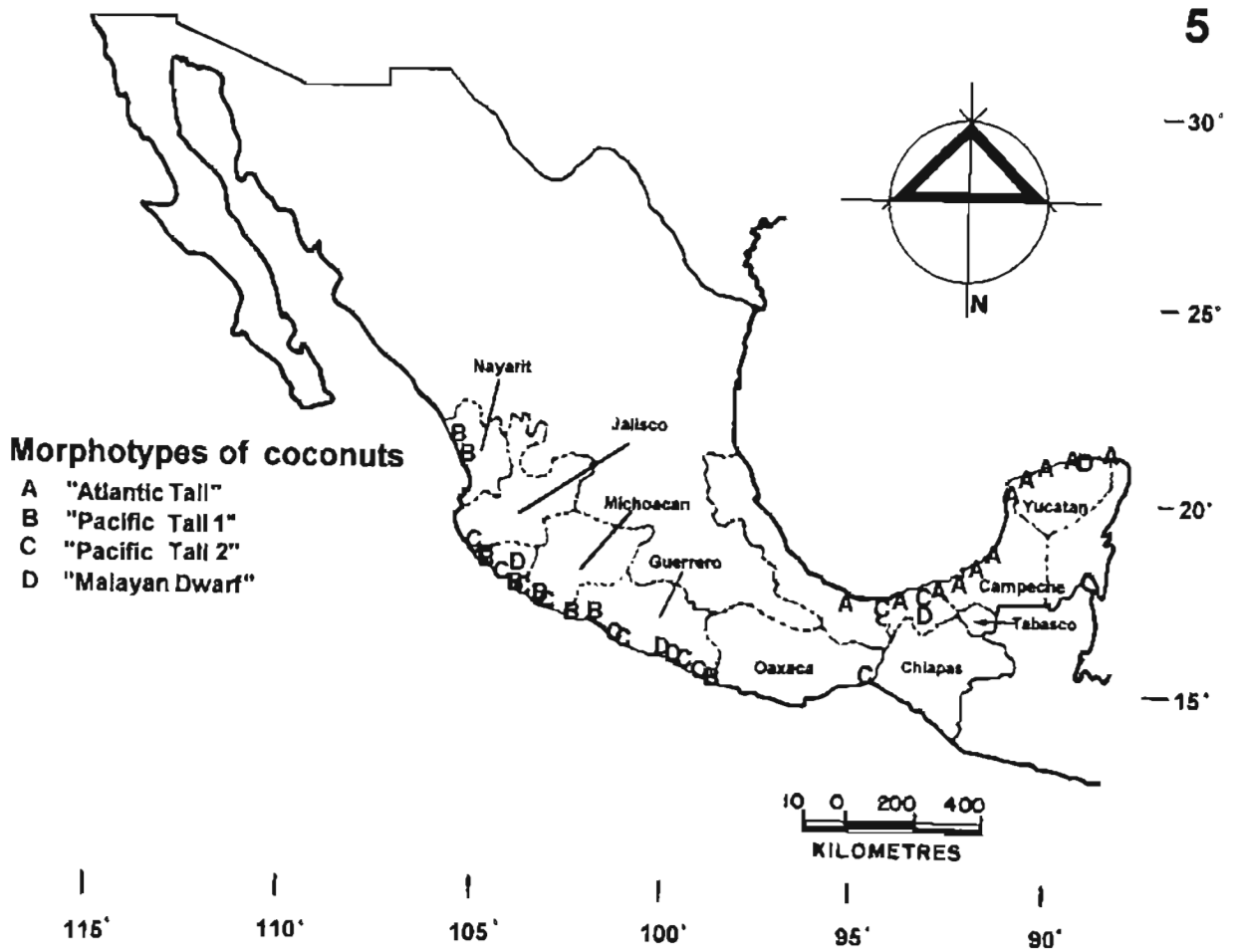


Fig. 5. Distribution of four morphotypes of tall coconuts in Mexico. A=AtlanticTall; B=Pacific Tall 1 and C=Pacific Tall 2; D=Malayan Dwarf.

APPENDIX 1. Code, name of population, location (municipality, state, latitude, longitude), altitude (Alt), annual mean temperature in °C (Temp), annual mean precipitation (Pres), and climate* of 41 coconut populations sampled from Mexico.

Code	Population	Municipality	State	Latitude	Longitude	Alt	Temp	Pres.	Climate*
V1	Agua Dulce	A. Dulce	Veracruz	18° 13'	94° 08'	6	26	1700	Aw"2ig
V2	Tonala	Tonala	Veracruz	18° 13'	94° 08'	9	26	1712	Aw"2ig
T1	Miramar	Frontera	Tabasco	18° 32'	92° 39'	0	26	1421	A)w"1(x')ig
T2	San Laquito	Paraiso	Tabasco	18° 24'	93° 12'	0	26.5	1760.7	Am(f)w"(i')g
T3	El Amatillo	Paraiso	Tabasco	18° 24'	93° 12'	0	26.5	1760.7	Am(f)w"(i')g
T4	Dos Bocas	Paraiso	Tabasco	18° 24'	93° 12'	0	26.5	1760.7	Am(f)w"(i')g
T5	La Union	Paraiso	Tabasco	18° 24'	93° 12'	0	26.5	1760.7	Am(f)w"(i')g
K1	Chapontón	Champotón	Campeche	19° 20'	90° 43'	3	26.4	1132.2	Awo"(i')g
K2	Cd. Carmen	El Carmen	Campeche	18° 39'	91° 50'	2	26.7	1681.4	Am w" ig
K3	Sabancuy	Escarcega	Campeche	19° 00'	91° 00'	3	27.1	1888.5	Amw" (i')g
Y1	Celestun1	Celestun	Yucatan	20° 51'	90° 24'	1	26.9	854.5	A(w'o)(i') g
Y2	Celestun 2	Celestun	Yucatan	20° 51'	90° 24'	0	26.9	854.5	A(w'o)(i') g
Y3	San Bruno	Dzemul	Yucatan	21° 20'	89° 16'	0	26	677.3	BS1(h')w"ig
Y4	Sancri Santo	Sinache	Yucatan	21° 20'	89° 16'	0	25.9	720.2	BS1(h')w"i
O1	Astata	Santiago	Oaxaca	15° 58'	95° 39'	20	26	855	Awo"(w)
G1	Marquelia	Azoyu	Guerrero	16° 45'	98° 35'	20	25	800.9	Awo"(w)ig
G2	El Carrizo	Copala	Guerrero	16° 50'	98° 35'	20	25	801	Awo"(w)ig
G3	Nuxco	Tecpan	Guerrero	17° 31'	101° 13'	30	27.4	1235	Aw"1(w)ig
G4	Tecpan	Tecpan	Guerrero	17° 31'	101° 13'	30	27.4	1235	Aw"1(w)ig
G5	Copala	Copala	Guerrero	16° 50'	98° 35'	20	25	801	Awo"(w)ig
M1	El Caimán	L. Cardenas	Michoacan	18° 15'	101° 55'	20	29.2	733	BS1(h')w"ig
M2	El Manglar	L. Cardenas	Michoacan	18° 15'	101° 55'	20	29.2	733	BS1(h')w"ig
M3	Coahuayana	Coahuayana	Michoacan	18° 19'	103° 30'	10	27.5	884.4	Aw"o(w)i
M4	El Ticuiz	Coahuayana	Michoacan	18° 19'	103° 30'	0	27.5	884.4	Aw"o(w)i
C1	Callejones	C. Ortega	Colima	18° 56'	103° 58'	28	27.6	710	BS1(h')w"(w)i
C2	C. de Ortega	C. Ortega	Colima	18° 52'	103° 58'	28	27.6	710	BS1(h')w"(w)i
C3	Tecomán	Tecomán	Colima	18° 54'	103° 52'	40	26.5	660.4	BS1(h')w(w)i
C4	Cuyutlán	Cuyutlán	Colima	18° 55'	104° 05'	20	26.5	1120.5	Awo(w)i
C6	Centinela	Manzanillo	Colima	19° 10'	104° 30'	20	26.5	1048	Awo(w)i
C7	Campos	Manzanillo	Colima	19° 03'	104° 19'	3	26.6	1070	Awo(w)i
C8	El Colomo	Manzanillo	Colima	18° 54'	104° 10'	10	26.6	1070	Awo(w)i
J1	Cihuatlán	Cihuatlán	Jalisco	19° 15'	104° 35'	145	26.7	1048	Awo(w)i
N1	San Blas	San Blas	Nayarit	21° 33'	105° 17'	2	24.7	1396.3	Aw2(w)(i')
N2	Matanchén	San Blas	Nayarit	21° 33'	105° 17'	2	24.7	1396.3	Aw2(w)(i')
WAT	African Tall	San Marcos	Guerrero	16° 50'	99° 56'	3	27.5	1412.9	Aw"1(w)i
RLT	Rennel Tall	San Marcos	Guerrero	16° 50'	99° 56'	3	27.5	1413	Aw"1(w)i
PLT	Polynesian T	San Marcos	Guerrero	16° 50'	99° 56'	3	27.5	1413	Aw"1(w)i
MYD	Yellow MD	San Marcos	Guerrero	16° 50'	99° 56'	3	27.5	1413	Aw"1(w)i
MRD	Red MD	San Marcos	Guerrero	16° 50'	99° 56'	3	27.5	1413	Aw"1(w)i
C5	Yellow MD	Tecomán	Colima	18° 54'	103° 52'	40	26.5	660.4	BS1(h')w(w)i
MGD	Green MD	Sinache	Yucatan	21° 20'	89° 16'	0	25.9	720.2	BS1(h')w"i

* García 1973.

APPENDIX 2. Number of plants (PI), Mean and Coefficient of Variation (CV) of 17 characters of fruit in 41 coconut populations.

Code	PI	Fruit weight in (g)		Mesocarp weight (g)		Endocarp weight (g)		Seed weight in (g)		Water weight in (g)		Meat weight in (g)	
		Mean	CV	Mean	CV	Mean	CV	Mean	CV	Mean	CV	Mean	CV
V1	21	1346.9	18.7	589.1	26.7	210.9	21.1	534.7	25.8	177.6	36.7	369.3	20.1
V2	11	1362.3	20.1	505.4	25.2	179.1	25.9	677.8	20.2	320.5	22.4	357.3	22.2
T1	20	1459	17.5	783.2	19.6	194.4	20.5	481.3	21.2	138	38.9	343.3	17.3
T2	25	1304.3	18.9	560.4	22.3	187.8	19.5	556.2	25.3	208.7	37.7	347.4	20.1
T3	25	1330	19.7	535.4	29.4	200.7	24.4	594	23	228.6	37.3	365.2	18
T4	25	1357	14.4	563	26.2	212	13.3	582	15.1	221	26.3	361.2	12.6
T5	18	1394.7	14.3	696.8	29.1	195.7	14	502.3	16.6	199	22.6	303.3	15.6
K1	25	1632	20.8	852.5	27.4	223.8	16.2	555.6	20.3	185	33.8	370.7	16.4
K2	20	1546.8	20.6	852.7	27.7	201.8	20.7	492.4	22.8	143.9	40.3	348.5	17.9
K3	15	1543.1	22.1	794.7	24.8	225.8	19.3	522.6	24	170.1	39.7	252.5	19.3
Y1	13	1220.3	22.1	794.7	24.8	225.8	19.3	522.6	24	170.1	39.7	252.5	19.3
Y2	17	1220.3	23.8	678.8	31.5	184.1	20.1	357.4	25.5	84.8	58.4	272.6	19.1
Y3	21	1244	20.1	722.6	20	166.8	21.8	354.5	29.7	102.6	47.6	252	23.7
Y4	14	1614.1	25.1	905.8	31.7	204.3	18.5	504	28.2	178	38.1	326	24.1
O1	8	1419.5	26.5	636.5	34.8	184.8	17.7	610.8	23.2	225.7	29.2	372.5	20.7
G1	12	2183.9	21.7	980.5	19.2	284.6	21.5	918.8	30.5	392.4	39.1	526.4	25.3
G2	25	1369	16.6	468.3	26.3	229.8	25.8	670.9	23.2	269	33.8	401.9	18.7
G3	4	1573.2	9	704.7	28.6	218.6	22.7	649.9	29.1	273.9	40.9	376.2	20.8
G4	21	1463.3	22.9	565.2	33.6	208.1	21	689.9	30.2	292.7	48.4	397.3	21.6
G5	15	1450.8	15.5	465.9	25.3	212.1	18.7	772.8	25.2	341.2	29.7	431.3	22.4
M1	37	2055.2	17	798.3	25.4	297.3	18	959.7	21.7	431.7	30.3	527.9	16.1
M2	18	2114	19.6	909.2	25.1	268.3	21.6	936.6	26.6	422.7	32.6	513.9	22.9
M3	21	1427.2	15	542.5	18.5	225.2	17.9	659.5	21.8	270.4	31.6	389.1	16.6
M4	21	1758.6	22.5	663.6	25.8	272.8	21.4	822.2	31.5	360	37.2	462.2	27.9
C1	38	1214.2	16	416.7	19.2	193	16.1	603.8	22.5	232.7	31	371.1	18.6
C2	18	1329	16.6	543.9	25.8	188.5	19.7	596.6	23.2	222.3	42.6	374.3	12.8
C3	20	1668.2	16.5	655.7	19.5	230.6	16.6	781.9	22.4	316.5	26	465.4	21.8
C4	18	1350	17.8	478.7	32.3	205.5	16.3	665.8	20.4	269.3	30	396.6	18
C6	19	1828.6	15.4	683.1	22.2	246.8	13.2	898.7	24	402.6	34.1	496.1	17
C7	28	1348.7	22.3	590	31.5	177	19.8	581.7	29.9	221	46.5	360.6	21.2
C8	13	1383.9	28.2	625.9	35.3	200.4	19.4	557.6	31.5	210.3	44.2	347.3	25.3
J1	20	1589.5	22.5	665.6	40.2	223.9	32.9	745.4	30.7	301.9	44.7	443.5	23.1
N1	22	1174.2	19.5	514	24.5	188.7	19.7	471.3	26	161.5	43.1	309.8	20
N2	22	1118.2	19.2	385.5	31.8	175.9	23.9	556.8	21.2	188.6	23.5	368.3	24.7
WAT	20	1316	24.3	627	38.2	183.9	18.9	505.3	17.3	158.5	30.1	346.8	17.4
RLT	22	2050.5	22	665.2	33	278	18.9	1107	23.9	534.8	40.5	572.4	15.7
PLT	14	1133.6	24.4	460.1	16.4	136.1	34.2	536.8	36.3	188.9	43.6	347.9	37.6
MYD	20	827.8	12.1	300.2	15.2	100	9.7	427.6	17.6	164.1	30.7	263.5	11.3
MRD	20	805.2	19.2	288.5	31.8	130.5	15.5	386.3	17.2	116.4	31.5	269.8	15.1
C5	20	746.1	15.3	243.6	17.1	117.7	9.7	384.7	20.9	123.8	48.3	260.9	11.9
MGD	20	876.5	11.1	329.5	17.5	159.3	11.9	387.6	22.4	109.1	33.9	278.5	21.8

APPENDIX 2. Continued

Fruit length in (cm)		Fruit width in (cm)		Endocarp length (g)		Endocarp width (cm)		Mesocarp thickness (cm)		% Mesocarp	
Mean	CV	Mean	CV	Mean	CV	Mean	CV	Mean	CV	Mean	CV
23.6	9.8	18.1	6.9	12.1	6.4	13.2	10.3	5.9	20.6	0.43	15.4
20.4	11.2	16.6	13.9	11.9	5.9	12.2	9.6	4.5	32.4	0.37	13.8
23.1	9	17.1	10	12.6	7.5	11.1	8.3	6	22.9	0.53	7.6
22.2	9.8	16.1	7.2	11.7	8.4	11.6	9.7	5.3	22.2	0.43	16.1
21.8	7.7	17.2	9.6	11.9	8.8	11.9	7.4	5.4	24.3	0.4	16.7
23.2	8.3	16.5	6.5	11.8	6	11.4	6.3	5	18.1	0.41	16.3
23	7.2	16.7	7.4	11.6	7.8	10.6	6.5	5.4	18.7	0.49	17.5
22.9	7.5	17.7	10.5	12.8	6	11.2	7.1	6.5	23.3	0.51	9.2
24	9.3	17.5	9.8	12.5	8	11.3	10.8	6.2	25.5	0.54	10.6
23.5	8.8	17.5	9.8	13.4	11.8	10.7	9.1	6.8	21.2	0.51	7.6
23.8	7.3	16.4	16.2	13.4	7.6	9.93	7.6	6.5	35.7	0.55	12.8
22.1	9.4	18.1	11.7	13.1	11.4	10.9	6.6	7.2	26.1	0.49	11.1
21.3	7.8	16.4	10.2	11.6	7.4	9.6	10.8	6.9	16.3	0.58	8.3
24.6	6.5	17	11.6	12.7	10.2	10.5	11	6.5	22.2	0.55	12.4
21.7	7.4	17.6	11.8	11.3	7.5	11.2	6.2	6.4	26.6	0.44	10
26	7.9	21.4	8.5	13.5	8.9	14.6	16.7	6.9	29.4	0.45	12.1
20.9	8.7	17.9	7.1	11.8	6.1	12.6	8.8	5.3	21.3	0.34	21.4
21.1	6.1	19.2	7.3	11.4	8.1	12.1	5.1	6.1	30.9	0.44	28.3
22.9	9.5	18.4	12.9	11.6	7.4	12.4	9.9	5.9	30.3	0.38	21.2
21.8	8.7	18.3	6.4	12.1	5.8	12.9	10.1	5.4	21.9	0.32	25.7
24.1	7.9	20.9	7.6	14.2	6.5	14.1	7	6.7	21.5	0.38	17
24.4	8.3	20.7	9.2	14.2	9.9	13.6	9.3	7.1	20.3	0.43	17.5
23.4	9.6	17.8	9.2	12.6	6.5	12.2	9.8	5.5	23.9	0.38	16.1
24.8	13.1	18.6	10.1	13.1	9.3	13.4	11.4	5.1	32.6	0.38	16.9
22	11.7	17.1	7	12.4	9.3	12.2	7.2	5.2	20	0.34	15.5
23.5	7.8	18.3	10	12.3	8.9	11.6	9	6.7	29.5	0.4	17.1
24.7	11.4	19.4	14.5	13	9.7	12.9	10.2	6.5	34.6	0.39	14.2
21.8	8.5	18.5	8.1	12.1	10.8	12	9	6.5	17.8	0.35	23.2
24.1	6.1	19.7	5.8	13.1	7.1	13.6	7.2	6.1	19.7	0.37	18.7
22.7	11.6	18.7	8.6	12.2	9.6	11.7	9.4	7	21.5	0.43	20.9
22.9	7.1	18.3	12.2	12.4	7.5	12.3	10.2	7	27.1	0.44	14.6
23.3	8.4	19.6	8.8	12.8	5.9	13.1	11.6	6.4	23.8	0.42	32.8
20.7	5.7	17.1	7.9	11.6	4.5	11.2	9.7	5.9	26.8	0.43	16
21.1	7.9	17	9	11.8	7.1	11.5	11.8	5.5	20.6	0.34	21.2
22.9	8.6	15.7	8.8	13	8.1	10.4	6	5.4	29.5	0.47	14
25.3	8.6	18.5	6.1	15	10.1	14.5	7.7	4	18.3	0.32	18
21.6	13.6	15.8	10.4	12.2	11.5	11.1	16.1	4.7	27	0.41	18.8
19.2	4.4	15.3	2.3	10.1	6.6	10.7	5	4.6	11.4	0.36	13.3
19.2	6.8	15.2	5.5	10.2	5.1	10.4	5.4	4.7	12.3	0.35	15.6
18.6	2.8	15.6	9.2	10.1	5.4	10.3	5.5	5.2	30.9	0.32	11.2
19	2.1	15.5	2.7	11.1	5.9	10.3	5.3	5.3	7.6	0.37	16.3

APPENDIX 2. Continued

% Endocarp		% Water		% Meat		Lenght/width fruit		Lenght/width endocarp	
Mean	CV	Mean	CV	Mean	CV	Mean	CV	Mean	CV
0.15	16.9	0.12	24.5	0.27	18	1.3	12.7	0.99	8.7
0.13	10.9	0.23	13.7	0.26	14.1	1.2	10.3	0.98	7.4
0.13	16.1	0.09	26.6	0.23	12.2	1.3	11.1	1.1	10.2
0.14	14.8	0.15	27.1	0.26	14	1.3	8.6	1	9.9
0.15	26	0.16	30.1	0.27	13.8	1.3	8.1	1	9
0.15	10.5	0.16	22.9	0.26	13.9	1.4	9.2	1	9.7
0.14	14.6	0.14	22	0.22	19.7	1.4	9.3	1.1	7.8
0.13	13.8	0.11	19.9	0.23	14	1.3	9.1	1.1	8
0.13	17.3	0.9	27.9	0.22	17.6	1.4	11.2	1.1	12.1
0.14	14.3	0.1	23.4	0.23	9.3	1.3	9.8	1.3	6.3
0.15	19	0.06	42.1	0.22	17.9	1.5	13.5	1.3	7.5
0.15	12.2	0.11	24.1	0.24	14.4	1.2	9.5	1.2	13.3
0.13	14.4	0.07	29.7	0.2	14.4	1.3	12.3	1.2	11.7
0.12	16.5	0.1	26.6	0.2	15.1	1.5	10.3	1.2	12.9
0.12	11.2	0.15	12.7	0.27	10.4	1.2	8.5	1	8.6
0.13	11	0.17	20.9	0.24	13	1.2	8.3	0.94	13.6
0.16	21	0.19	24.8	0.29	10.8	1.2	9.2	0.94	8.4
0.13	18.7	0.17	35.1	0.23	17.9	1.1	11.9	0.93	4.8
0.14	13.6	0.19	34.7	0.27	12.5	1.3	7.1	0.94	5.8
0.14	7.3	0.23	19.5	0.29	12.8	1.2	10.3	0.94	8.5
0.14	15.5	0.2	20	0.25	12.5	1.2	8.2	1	9.2
0.12	12.2	0.19	19.8	0.24	13.2	1.2	5.9	1	8.8
0.15	12.2	0.18	20	0.27	11	1.3	11.6	1	11.4
0.15	20.4	0.19	20	0.26	11.5	1.3	13.2	0.98	12.6
0.16	9.2	0.18	19.6	0.3	9.7	1.3	11.8	1	8.8
0.14	16.6	0.16	33.3	0.28	11.2	1.3	12.2	1.1	14.7
0.13	10	0.18	16.3	0.27	11.3	1.3	19.7	1	16.1
0.15	9.9	0.19	27.9	0.29	12	1.2	11.2	1	8.1
0.13	12.1	0.21	23.3	0.27	11.3	1.2	6.8	0.96	6.5
0.13	17.3	0.15	31.8	0.27	17.7	1.2	11.6	1.1	12.9
0.14	14.2	0.14	24.7	0.25	15.7	1.3	7.1	1.1	11.6
0.13	23.4	0.18	26.6	0.28	16.9	1.2	9.2	0.98	12.3
0.16	10.3	0.13	30.3	0.26	16.7	1.2	9	1	10.6
0.15	18.6	0.26	18.7	0.32	18.2	1.2	8.9	1	11.3
0.14	12.9	0.12	18.8	0.27	18.7	1.5	7.3	1.3	9.5
0.13	19.2	0.25	25.4	0.28	18.2	1.4	9.1	1	9
0.11	16	0.16	20.7	0.29	19.9	1.4	13.3	1.1	12.5
0.12	5.4	0.19	21.4	0.32	8.9	1.2	5	0.94	5.7
0.16	10.4	0.14	27.9	0.33	6.8	1.3	6.3	0.98	6.3
0.15	11.3	0.16	36.2	0.35	7.3	1.2	7.6	0.97	5.7
0.18	9.6	0.12	35.3	0.31	14.3	1.2	4.3	1.1	7.4

**CAPITULO 7.
PATRONES DE GERMINACIÓN EN POBLACIONES
DE COCOTERO DE MÉXICO.**

PATRONES DE GERMINACION EN POBLACIONES DE COCOTERO (Cocos nucifera L.) EN MÉXICO

DANIEL ZIZUMBO-VILLARREAL Y JOSE ARELLANO-MORÍN

Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C. AP. 87. Cordemex, Mérida, Yucatán, México. CP. 97030

Se describen los patrones de germinación en 20 poblaciones de cocotero. Se utilizaron 90 nueces por población, en tres parcelas bajo condiciones similares. Se registró semanalmente la emergencia de la hoja a través de la endidura plumular. Se calcularon: (1) Porcentajes totales de germinación, emergencia y mortalidad; (2) Tiempos requeridos para alcanzar el 25%, 50%, 75% y 100% de germinación; (3) Coeficientes de velocidad, tiempo promedio y uniformidad germinativa; (4) Parametros de la curva de germinación acumulada, ajustada a un modelo de regresión no lineal, sigmoide-logarítmico. Los índices identificaron: (1) Poblaciones precoces, que requieren, entre 49-75, 65-93, y 79-114 días, para alcanzar el 25%, 50% y 75% de germinación; (2) Poblaciones tardías que requirieron entre 142-154, 173-175 y 191-193 días para alcanzar los mismos porcentajes. Los análisis estadísticos utilizando los coeficientes y parámetros de las curvas indicaron tres patrones de germinación: (1) Precoz uniforme; (2) Precoz heterogeneo, y (3) Tardío heterogeneo. Se observó un patrón de agrupamiento similar el observado en el patrón de variación morfológica, lo cual sugiere la presencia en México de tres de grupos poblacionales genéticamente diferenciados de cocotero alto.

Palabras clave. Cocos nucifera, cocotero, germinación, variación, germoplasma, México.

El fruto de Cocos nucifera L. es una drupa fibrosa, cuya semilla presenta un embrión incluido en el endospermo, el cual muestra dos regiones separadas por una constricción. El primer signo morfológico del inicio de la germinación lo constituye la elongación de la región apical del embrión, la cual sale por el poro del endocarpo. En la región apical quedan incluidas la plumula y la radícula. La región distal basal del embrión, por su parte se expande formando un haustorio en forma de pera dentro de la cavidad central de la semilla.

Durante el desarrollo posterior de la porción apical, emerge la plúmula, semejando una joroba cónica y en dirección opuesta la raíz primaria ó radícula. Al avanzar el crecimiento, la plúmula se diferencia en una estructura tubular llamada

coleoptilo, derivando en una hoja que emerge por la hendidura plumular, al atravesar el mesocarpo y el pericarpo, cuando se pone en contacto con la atmósfera.

La radícula deriva en coleoriza brotando hacia el suelo. El coleoptilo y la coleoriza están conectadas por el mesocotilo.

El haustorio por su parte crece gradualmente incrementando substancialmente su tamaño, mientras el endospermo circundante es digerido y reemplazado por el haustorio en desarrollo (Sugimura y Murakami 1990). Así el cotiledón del embrión del cocotero queda conformado por el coleoptilo, la coleoriza, el haustorio y el mesocotilo (Kantha 1981).

El mesocarpo juega un papel muy importante en el mantenimiento de las

condiciones favorables de humedad y aireación que permiten la germinación y la eventual emisión de la hoja. Es por tanto importante mantener el mesocarpo durante el proceso de germinación y utilizar la emergencia de la hoja como indicador en los estudios del proceso germinativo.

Se ha planteado a la flotación como el principal medio de dispersión del cocotero bajo condiciones naturales (Sauer 1994; Harries 1995). Se piensa que el cocotero evolucionó en un hábitat conformado por la delgada línea de costa en la región del Pacífico sur-este, dispersándose por islas y arrecifes, estableciéndose en playas con bajo movimiento, en climas húmedos sin periodos de sequía prolongados, y con agua dulce disponible (Harries 1978).

La selección natural pudo favorecer características del fruto que incrementaron su habilidad de flotación y capacidad de colonizar sitios distantes, como frutos con alto contenido de mesocarpo y germinación tardía (Harries 1978).

Se ha planteado, que la selección de frutos con alto contenido de agua, por parte del hombre, durante el proceso de domesticación, condujo a un incremento en el porcentaje de endospermo líquido en el fruto. Esto pudo afectar negativamente el porcentaje del mesocarpo en el fruto, al existir una correlación negativa entre estas dos características (Harries 1990, Zizumbo Villarreal y Piñero sometido), estos cambios desembocaron en un incremento en la densidad del fruto, lo que a su vez pudo afectar negativamente su capacidad de flotación.

Los estudios sobre los patrones de variación morfológica y del comportamiento germinativo sugieren una correlación positiva entre el contenido de endospermo líquido en el fruto y una germinación precoz, por lo cual el proceso de domesticación pudo afectar negativamente la capacidad de dispersión

del cocotero a largas distancias (Harries 1990).

Cambios importantes pudieron producirse cuando el hombre inició el cultivo de los frutos silvestres, debido a las diferentes presiones de selección que operan en condiciones naturales y bajo cultivo. Dos características responden inmediatamente a la selección en las plantas silvestres que son cultivadas por semilla, como resultado del cultivo: (1) cambios en el modo de dispersión y (2) reducción en la dormancia de la semilla (Ladizinsky 1984).

Los estudios sobre el proceso germinativo en poblaciones de diversas partes del mundo, indicaron que pueden distinguirse dos grupos poblacionales de cocotero. Las tardías que requieren más de 75 días para alcanzar el 25% de germinación, más de 90 días para alcanzar el 50% y más de 105 días para alcanzar el 75%, en contraste a las poblaciones precoces que requieren menos días para alcanzar estos porcentajes (Harries 1981).

El patrón de germinación ha sido utilizado para la caracterización botánica de las variedades de cocotero y se ha señalado como una herramienta útil para el estudio de la variabilidad intraespecífica (Whitehead, 1965; 1968; Harries, 1981b).

En los programas de mejoramiento genético se ha utilizado la tasa de germinación como marcador para la selección en vivero de individuos híbridos producto del cruzamiento de dos progenitores con diferente patrón de germinación (Rognon 1972; Whidart 1981).

Estudios agronómicos, han demostrado que caracteres como alto porcentaje de germinación y precocidad presentan una correlación positiva con producción, así como alta heredabilidad. Mostrando que la selección de semillas precoces da como resultado plantas superiores (Mathew y Gopimony 1991).

La capacidad de germinación del cocotero mientras flota en el mar no se conoce con exactitud. Edmonson (1941), observó germinación del embrión después de que el fruto flotó por 116 días y la emergencia de las plántulas entre los 87 y 238 días, después de flotar. Ward y Allen (1980) estimaron como el período máximo de viabilidad del embrión bajo flotación 74 días y de emergencia de la plántula 30 días después de flotar. La diferencia en el tiempo entre estos dos estudios, se pudo deber a que en el primero se utilizaron cocoterios tardíos de las Islas Hawai, y en el segundo, cocoterios precoces de Nueva Guinea (Ward y Brookfield 1992).

Ward y Brookfield (1992) utilizando un modelo estocástico de simulación, con tres periodos de duración de la viabilidad (122, 183 y 245 días) y tomando en cuenta la velocidad de las corrientes marinas y el viento, encontraron que el cocotero pudo llegar a las costas de América, procedente de las Islas Christmas o Palmira, sin la ayuda del hombre, si el embrión permaneció viable por 245 días. Mostraron que el cocotero pudo llegar a América entre los 5° Latitud sur y los 10° Latitud norte. Bajo las actuales condiciones ambientales de corrientes y vientos se considera baja la probabilidad del cruzamiento por difusión natural, sin embargo la alta variación morfológica de frutos originalmente reportada en las costas occidentales de América, sugiere que el arribo pudo acontecer en varias ocasiones y que la difusión se pudo realizar sin la ayuda del hombre, dado que la distribución original del cocotero esta restringida al área donde se presentan condiciones ecológicas favorables para su establecimiento natural, entre los 6° y 9° Latitud norte y no existen evidencias de relaciones culturales entre los pobladores centroamericanos y los polinesios, que sugieran la intervención del

hombre en el proceso de difusión (Zizumbo y Quero sometido).

La evaluación en Jamaica de diversas poblaciones de cocotero del mundo, ante el Amarillamiento Letal (AL), sugiere una correlación positiva entre precocidad de germinación y sobrevivencia, señalando que la precocidad puede ser un marcador útil para la selección de plantas resistentes al AL (Whitehead 1966; Harries 1977).

El AL ingresó a México por la costa caribeña en 1980, dispersándose por las costas del Golfo de México y el Caribe, amenazando con invadir todas las áreas productoras de México y Centro-América (Oropeza y Zizumbo 1997).

Con la finalidad de conocer la variación morfológica y la diversidad genética del cocotero en el país, estudiamos en primer término el patrón de variación morfológica en 41 poblaciones *in situ*. En ese estudio se definieron cuatro morfotipos de cocoterios en México: "Enano Malayo", "Alto Atlántico", "Alto Pacífico 1", y "Alto Pacífico 2" (Zizumbo y Piñero sometido).

En el presente estudio los objetivos fueron: (1) Identificar los patrones de germinación en 20 poblaciones de cocoterios, que formaron parte del estudio morfológico, (2) Comparar los patrones de germinación con el patrón de variación morfológica y (3) Comparar el comportamiento germinativo de las poblaciones mexicanas con el reportado para poblaciones evaluadas ante el Amarillamiento Letal.

Una alta correspondencia del patrón de germinación con el patrón morfológico fortalecerá la hipótesis acerca de la presencia de poblaciones genéticamente diferenciadas en México. Una alta similitud entre las poblaciones mexicanas con aquellas evaluadas al AL, aportará indicios sobre su comportamiento ante la enfermedad.

MATERIALES Y MÉTODOS

Colecta de semillas. En 1989 definimos nueve áreas productoras importantes de cocotero en el país, los posibles sitios de introducción y las principales plantaciones.

En 41 poblaciones describimos el patrón de variación morfológica in situ basado en los componentes del fruto (Zizumbo *et al.* 1993, Zizumbo y Piñero sometido). Seleccionamos de esas poblaciones, 19 de cocotero alto, representativas de las áreas productoras ubicadas en los estados de Nayarit, Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero, Tabasco y Campeche. Se incluyó además una población de cocotero enano amarillo (C5) del estado de Colima (Figura 1).

De cada población se obtuvo una muestra de 90 frutos producidos por polinización abierta, en estado de madurez fisiológica. La colecta se desarrolló entre abril y mayo de 1989. El período entre la colecta y la siembra duró aproximadamente entre 21 y 28 días para los frutos colectados en el estado de Guerrero, 14 y 21 días para los del estado de Michoacán, entre 7 y 14 días para los de los estados de Colima, Jalisco, Nayarit y Tabasco, y entre 2 a 7 días para los del estado de Campeche.

Colección de datos y diseño experimental. Se estudiaron 1,800 frutos, 90 por población, en tres lotes con 30 frutos. Todos los lotes se sembraron bajo condiciones ambientales similares, en almácigos preparados con una capa de suelo de 0.25 metros de altura, compuesta de 50 % de arena y 50 % de suelo tipo cambisol (FAO/UNESCO, 1970). Se proporcionaron riego y deshierbes en forma homogénea para todas las plantas. La siembra se realizó el 16 de junio de 1989 en condiciones de vivero en Mérida, Yucatán, México (Figura 1).

Los registros de germinación se tomaron con base en la emergencia de la hoja por la hendidura plumular, después de que atraviesa el mesocarpio. Los conteos de los frutos germinados se efectuaron en forma semanal por 40 semanas a partir de la siembra. Al final se partieron las nueces que no mostraron signos de haber germinado, a fin de observar las condiciones en las que se encontraban los embriones.

Análisis de los datos. Siguiendo a González-Zertuche y Orozco-Segovia (1996), utilizamos para comparar el comportamiento germinativo entre poblaciones:

(1) Métodos descriptivos. Calculamos los porcentajes de germinación, emergencia de la primer hoja y la mortalidad entre germinación y emergencia, así como los tiempos requeridos para alcanzar el 25%, 50%, 75% y 100% de germinación.

(2) Métodos analíticos. Calculamos los coeficientes:

(a) Coeficiente de velocidad (CV), (Kotowski, 1926) o tasa de germinación media (Bewley y Black 1985) bajo la fórmula:

$$CV = \frac{\sum n_i}{\sum (n_i \times t_i)} \times 100$$

Donde CV= Coeficiente de velocidad, n_i = número de semillas germinadas el día i , y t_i = número de días después de la siembra.

(b) Tiempo Promedio de Germinación (Come 1968) o inverso del coeficiente de velocidad, utilizando la fórmula:

$$T = \frac{\sum (n_i \times t_i)}{\sum n_i}$$

n_i = número de semillas germinadas el día i .

(c) Coeficiente de Uniformidad Germinativa (como estimador de la varianza en el tiempo de germinación) (Nickols y Heydecker 1968) con la fórmula:

$$\text{CUG} = \frac{\sum n_i}{\sum [(g - \sum t_i) 2 n_i]}$$

Donde: CUG= Coeficiente de uniformidad germinativa, g =tiempo promedio de germinación, t_i = número de días después de la siembra, n_i =número de semillas.

(3) Ajuste de curvas. Se calcularon los parámetros de las curvas con los valores de germinación acumulada, ajustada a un modelo de regresión no lineal sigmoide en escala logarítmica, utilizando el paquete estadístico INPLOT (1992). Calculamos cuatro parámetros: A (base de la curva), B (techo de la curva), C (número de días transcurridos al punto medio de la curva) y D (pendiente de la curva).

Para cada índice, coeficiente y parámetro de la curva se obtuvieron los valores promedio de las tres repeticiones y la desviación standard. Las diferencias entre poblaciones se estimaron mediante análisis de varianza (ANOVA) utilizando el paquete estadístico SAS (1988). La comparación de los valores medios se realizaron con la prueba Bonferroni para comparaciones múltiples ($p=0.05$).

Para conocer el efecto del tiempo transcurrido de colecta a siembra, sobre el proceso germinativo, se realizaron análisis de regresión lineal entre este y los coeficientes y parámetros de la curva. Una alta correlación indicaría un efecto alto.

RESULTADOS

Los valores promedio y la desviación standard de los porcentajes de germinación, emergencia, y mortalidad entre germinación y emergencia se presentan en la Tabla 1.

Registramos el 87.3% de germinación general. Sin embargo solo el 83.4% germinó y emergió, muriendo durante este período el 3.9%, debido al ataque de un hongo, presumiblemente *Phytophthora* sp. Las poblaciones procedentes de la costa del Golfo de México (T2, T4, K1 y K2) no registraron mortalidad.

Las poblaciones G1, M1, M2 y M3 presentaron una mortalidad entre el 11.1% y el 13.3%, significativamente mayor a la mortalidad presentada en el resto de las poblaciones. Poblaciones como C5, C3, y G2 presentaron una mortalidad entre el 4.4% y 6.7%, no significativa al resto de las poblaciones.

Los valores promedio y desviación standard del número de días necesarios para alcanzar el 25%, 50%, 75% y 100% de germinación, se presentan en la Tabla 1. Se encontraron diferencias significativas entre dos grupos de poblaciones para los cuatro índices (Tabla 3):

(1) Precoces que requirieron entre 49 y 75 días para alcanzar el 25% de germinación; entre 65 y 98 días para alcanzar el 50%, entre 81 y 102 días para alcanzar el 75% y entre 129 días y 159 días para lograr el 100% de germinación. Este grupo está conformado por todas las poblaciones distribuidas en la costa occidental y dos en la costa oriental (T2 y T4).

(2) Tardías, aquellas que requirieron entre 142 y 154 días para alcanzar el 25% de germinación, entre 172 y 175 días para lograr 50%, entre 191 y 193 días para alcanzar el 75%, y entre 229 y 238 días para alcanzar el 100% de germinación. Este grupo está constituido por las poblaciones de la costa oriental K1 y K2.

Los promedios y la desviación standard de los parámetros: Coeficiente de velocidad (CV), Tiempo promedio (T), y Coeficiente de Uniformidad Germinativa (CUG) se presentan en la Tabla 2.

Existieron diferencias significativas entre poblaciones en cuanto al coeficiente de velocidad ($F= 27.0$, $p < 0.05$), las poblaciones K1 y K2 presentaron valores significativamente menores (entre 0.58 y 0.59) al resto de las poblaciones que presentaron valores entre 1.1 y 1.5.

También existieron diferencias significativas en tiempo promedio de germinación ($F= 83.1$ $p < 0.05$), las poblaciones de la costa oriental K1 y K2 presentaron un tiempo promedio mayor (entre 170-172 días) en relación a las poblaciones distribuidas en la costa occidental, que presentaron un tiempo promedio entre 67 y 83 días.

En cuanto al coeficiente de uniformidad germinativa también se encontraron diferencias significativas entre dos grupos poblacionales ($F= 3.4$ $p < 0.05$):

(1) Poblaciones con valores altos entre 0.0035 y 0.0039, lo cual indica germinación relativamente uniforme, conformado por M2, M3, C3, C4, C5, y J1.

(2) poblaciones con valores bajos entre 0.0007 y 0.00016, indicando germinación relativamente heterogénea, conformado por G1, G4, C1, C2, J2, T2, T4, K1 y K2. Las poblaciones G3, G2, M1, N2 y C6 no presentaron diferencias significativas a los dos grupos.

Al relacionar gráficamente el tiempo promedio con el coeficiente de uniformidad en un análisis gráfico, se observan en el espacio bi-dimencional tres grupos poblacionales con patrón de germinación diferente (Figura 2):

(1) Poblaciones con germinación precoz y uniforme: C3, C4, C5, J1, M2, M3, M1 y C6.

(2) Poblaciones con germinación precoz y heterogénea: G1, G4, C1, C2, J2, T2 y T4.

(3) Poblaciones germinación tardía y heterogénea: K1 y K2.

Las curvas de germinación acumulada para cada repetición por población mostraron un buen ajuste con la función sigmoide escala logarítmica, ya que todas registraron valores R^2 mayores a 0.98. Los promedios y la desviación standard para los cuatro parámetros de la curva se presentan en la Tabla 2.

No se encontraron diferencias significativas entre las poblaciones para el parámetro A. Para el parámetro B las diferencias encontradas fueron significativas ($F= 8.1$ $p < 0.05$), entre poblaciones que mostraron el 100% de germinación, con aquellas que mostraron alta mortalidad entre germinación y emergencia: M1, M2, M3, G1.

En cuanto al parámetro C, se registraron diferencias significativas entre las poblaciones de la costa oriental K1 y K2 ($F= 70.8$, $p < 0.05$), las cuales mostraron promedios entre 169.4 y 172.2 días, con respecto al resto de las poblaciones del Pacífico que mostraron promedios entre 64.4 y 88.2 días.

En cuanto al parámetro D, el ANOVA mostró diferencias significativas entre dos grupos de poblaciones ($F=6.1$; $p < 0.05$):

(1) Poblaciones con una tasa mayor, (entre 0.042 y 0.049): M2, M3, C3, C4, C5 y J1.

(2) Poblaciones con tasa menor, (entre 0.018 y 0.031): G1, G4, C2, J2, N2, T2, T4, K1, K2.

Las poblaciones G2, N2, C6, M1, C1 y J2 no mostraron diferencias significativas con los dos grupos.

La relación gráfica del tiempo transcurrido al punto medio de la curva, con la pendiente de la curva en ese punto, indica en el espacio bi-dimencional, estos tres

patrones generales de germinación (Figura 3):

(1) Poblaciones con germinación precoz y tasa alta de germinación: C3, C4, C5, J1, M2 y M4.

(2) Poblaciones con germinación precoz y tasa baja de germinación: G1, G4, C2, T1 y T2.

(3) Poblaciones con germinación tardía y tasa baja de germinación: K1 y K2.

Los grupos poblacionales detectados son los mismos en los dos análisis gráficos.

En la figura 4 se presentan las curvas de germinación acumulada ajustadas al modelo de regresión no lineal, sigmoide en escala logarítmica para los tres patrones de germinación encontrados. La visualización gráfica de las curvas indica tres patrones generales de germinación (Figura 4).

Encontramos una correlación positiva muy baja entre el tiempo transcurrido entre la colecta y la siembra con los parámetros de velocidad ($R^2=0.31$), tiempo promedio ($R^2=0.31$) y tiempo transcurrido al punto medio de la curva ($R^2=0.30$) y aún más bajas con el coeficiente de la homogeneidad ($R^2=0.005$) y la pendiente de la curva ($R^2=0.02$). Indicando que el tiempo transcurrido entre colecta y siembra no tuvo efecto importante en el comportamiento germinativo.

DISCUSIÓN

La capacidad germinativa de las poblaciones fue alta. Un conjunto de poblaciones compuesto por G1, M1, M2 y M4 presentó alta mortalidad entre germinación y emergencia, provocada por el mismo patógeno, este hecho indicó que estas poblaciones presentaron una menor adaptación al medio al que fueron introducidas, en relación a las poblaciones del Pacífico y a las poblaciones distribuidas en las costas del Golfo, las cuales no mostraron mortalidad.

Patrón de germinación. El patrón de germinación resultante al utilizar tiempo requerido para alcanzar el 25, 50 y 75% de germinación indicaron que en México se presentan los dos grupos poblacionales que corresponden a los síndromes "doméstico" y "silvestre" descritos por Harries (1981a).

El patrón de germinación resultante de los análisis gráficos utilizando los coeficiente: Velocidad/ Uniformidad Germinativa, y los parámetros: tiempo a alcanzar el punto medio de la curva/pendiente de la curva, indica tres grupos poblacionales diferenciados:

(1) Poblaciones con germinación tardía y heterogénea: K1 y K2.

(2) Poblaciones con germinación precoz y uniforme C3, C4, C5, J1, M2, M3, M1 y C6.

(3) Poblaciones con germinación precoz y heterogénea: G1, C1, C2, J2, T2, T4.

Comparación entre el patrón de germinación y el de variación morfológica. Obtuvimos en general los mismos agrupamientos poblacionales en ambos estudios, lo cual sugiere la existencia de una correlación entre el comportamiento germinativo y caracteres morfológicos del fruto.

Las poblaciones con germinación tardía heterogénea, pertenecieron al morfotipo "Alto Atlántico", al presentar frutos con alto contenido de mesocarpo, bajo contenido de endospermo líquido, forma alargada de fruto y semilla y fruto con aristas pronunciadas, características consideradas del síndrome "silvestre" (Harries 1990).

Las poblaciones con germinación precoz y uniforme, pertenecieron al morfotipo "Alto Pacífico 1" al presentar frutos relativamente grandes, con bajo contenido de mesocarpo, alto contenido de endospermo líquido, y frutos y semillas redondas,

características consideradas del síndrome "doméstico" (Harries 1990).

Las poblaciones con germinación precoz y heterogénea, pertenecieron al morfotipo "Alto Pacífico 2", al presentar frutos de tamaño medio, con bajo porcentaje de mesocarpo, alto contenido de endospermo sólido y redondos, características consideradas del síndrome "doméstico". En estas poblaciones también se presentaron individuos con características del síndrome "silvestre".

La población de cocoteros enanos malayos, presentó una germinación precoz y uniforme, agrupándose junto a poblaciones del morfotipo "Alto Pacífico 1".

En cuanto a la variación intra-poblacional, tanto la población de cocoteros enanos, como las poblaciones altas M2, M3, C4, C6, mostraron los valores más altos de homogeneidad y los perfiles más bajos de variabilidad morfológica, mientras que poblaciones como G4, G2, G3, N2, del morfotipo "Alto Pacífico 2" mostraron los valores más bajos de uniformidad germinativa y los perfiles más altos de variabilidad morfológica (Zizumbo-Villarreal y Piñero sometido).

Los grupos poblacionales obtenidos en patrón de variación morfológica y en el presente fueron similares, lo que sugiere una diferenciación genética entre ellos.

Distribución geográfica y procedencia del germoplasma. Las poblaciones con germinación tardía no uniforme, del morfotipo "Alto Atlántico", se distribuyen en la costa del Golfo de México, en los estados de Yucatán, Campeche y Tabasco.

Las poblaciones precoces homogéneas del morfotipo "Pacífico 1", se distribuyen principalmente en el área de Lázaro Cárdenas en Michoacán, en el Valle de Tecomán en Colima y en la desembocadura

del río Marabasco en los límites del estado de Colima y el estado de Jalisco.

Las Poblaciones precoces heterogéneas del morfotipo "Pacífico 2" se distribuyen en la desembocadura del río Coahuayana en los límites del estado de Colima y el estado de Michoacán, en las regiones de Costa Chica y Costa Grande en el Estado de Guerrero (Figura 5).

Las evidencias históricas indican que las introducciones de cocotero a México por las costas del Golfo de México, procedieron de África occidental (Zizumbo 1996). Las evidencias aportadas en este estudio junto con las aportadas por el estudio morfológico, refuerzan esta hipótesis, ya que las poblaciones K1 y K2 mostraron una germinación tardía y heterogénea similar a la reportada para las variedades Alto Oeste Africano y Alto Este Africano (Harries 1981a). Así mismo mostraron alta similitud morfológica con la variedad importada Alto Oeste Africano (Zizumbo-Villarreal y Piñero 1997).

Las poblaciones distribuidas en las costas del Pacífico, según los registros históricos, proceden de introducciones independientes de Panamá, de las Islas Salomón y de las Islas Filipinas (Zizumbo 1996). Las evidencias aportadas por este estudio tanto como por el estudio de variación morfológica refuerzan esta hipótesis, ya que las poblaciones distribuidas en las costas occidentales de México presentaron germinación precoz, similar a la reportada para poblaciones de la región del Pacífico sur (Harries 1981a).

Las poblaciones con germinación uniforme del morfotipo "Alto Pacífico 1" mostraron por su parte alta similitud morfológica con la población importada "Alto Rennell", mientras que las poblaciones con germinación no uniforme del morfotipo "Alto Pacífico 2", mostraron alta similitud

morfológica con la población importada "Alto Polinesio".

Las poblaciones precoces heterogéneas del morfotipo "Alto Pacífico 2" (G1, G2, C1, C2), presentaron frutos tardíos que requirieron hasta 210 y 231 días para germinar, un tiempo similar que tardaron algunos frutos de poblaciones tardías de la costa del Golfo (K1 y K2), en comparación a los frutos de las poblaciones "Alto Pacífico 1", en donde el que mas tardó lo hizo en 160 días.

Lo anterior indica, que algunos frutos de poblaciones del morfotipo "Alto Pacífico 2", estas poblaciones disponen de un tiempo similar para germinar, a individuos de poblaciones tardías heterogéneas, lo cual sugiere la posibilidad de que estos frutos pudieran haberse difundido naturalmente hasta las costas americanas. Los registros históricos sobre la diversidad morfológica presente en América hacia 1514, indican precisamente la existencia de frutos similares al morfotipo "Alto Pacífico 2" en la costa occidental de Panamá (Zizumbo y Quero sometido).

Las poblaciones con germinación heterogénea, distribuidas en las costas del Golfo T2 y T4, parecen proceder de introducciones de las costas occidentales, en las cercanías de Acapulco en la costa de Guerrero, o de las márgenes del río de Tehuantepec, en la costa de Oaxaca, ya que registró un comportamiento germinativo y similitud morfológica con las poblaciones G2 y G1. Registros históricos de principios de del presente siglo así lo indican.

Posible impacto del Amarillamiento Letal en México. Las poblaciones del morfotipo "Alto Atlántico", distribuidas en la costa del Golfo de México, presentaron una germinación similar a la reportada para poblaciones "Alto de Jamaica" o "Alto Atlántico" las cuales resultaron muy

susceptibles al AL en Jamaica (Whitehead 1965, Harries 1981a, Been 1981).

Las poblaciones de los morfotipos "Alto Pacífico 1" y "Alto Pacífico 2" distribuidas en la costa occidental de México, presentaron una germinación precoz, similar a cocoteros altos de la región de las islas del Pacífico sur. Poblaciones que mostraron niveles medios de resistencia, mientras que poblaciones de cocoteros enanos malayos de germinación precoz mostraron niveles altos de resistencia a la enfermedad (Been 1981).

Con el arribo y la dispersión por las costas orientales de México, el AL ha venido provocando la muerte y desaparición de las plantaciones de cocoteros conformadas por poblaciones "Alto Atlántico", de germinación tardía heterogénea. Mientras que poblaciones de cocoteros enanos malayos, han mostrado niveles muy bajos de mortalidad (Oropeza y Zizumbo 1997).

Lo anterior sugiere una correlación entre precocidad y resistencia, por lo que podríamos esperar un comportamiento diferencial del germoplasma alto mexicano, al ser atacado por la enfermedad. En las áreas productoras del Golfo de México, esperaríamos un decremento en los niveles de mortalidad en el estado de Tabasco, en donde se distribuyen algunas poblaciones heterogéneas.

En las áreas productoras de la costa occidental, esperaríamos menores niveles de mortalidad que en la costa del Golfo, al estar conformadas, por poblaciones precoces, tanto uniformes como heterogéneas. También podríamos esperar los niveles mas bajos de mortalidad en el grupo de poblaciones que mostraron un patrón de germinación similar a los cocoteros enanos M2, M3, C3, C4, J1, estas poblaciones que podrían ser seleccionadas para iniciar programas de mejoramiento genético. Sin embargo la existencia de una

para iniciar programas de mejoramiento genético. Sin embargo la existencia de una correlación directa entre precocidad y resistencia no ha sido demostrada experimentalmente. La evaluación de resistencia a la enfermedad en las poblaciones aquí estudiadas podrá demostrar en el futuro esta hipótesis.

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo forma parte de la tesis Doctoral que el primer autor desarrolla en el Instituto de Ecología, UACPyP/UNAM. La investigación fue financiada parcialmente por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) a través del apoyo 9109-0598. A los Drs. Roger Ashburner, Alma Orozco Segovia, Luis Eguiarte, Alberto Ken, Carlos Oropeza, Patricia Colunga por la revisión crítica del trabajo y sus aportes a la discusión del mismo. A la Biol. Lourdes González Zertuche por su ayuda en el análisis de los datos

BIBLIOGRAFÍA

- Bewley, J. D. and M. Black,** 1985. Seeds physiology of development and germination. Plenum press. New York.
- Come, D.** 1968. Problemes de terminologie poses par la germination et ses obstacles. Bull. Soc. Fran. Physiol Veget 14 (1): 3-9
- Edmondson, H. Ch.** 1941. Viability of coconut seeds after floating in Sea. Berenice P. Bishop Museum Occasional Papers 16(12): 293-304.
- FAO/UNESCO.** 1970. Sistema de clasificación de suelos. Roma.
- González-Zertuche, L. y A. Orozco-Segovia.** 1996. Métodos de análisis en la germinación de semillas, un ejemplo: Manfreda brachystachya. Bol. Soc. Bot. México. 58: 37-52
- Harries, H.C.** 1973. Selection and breeding of coconuts for resistance to diseases such as Lethal Yellowing. Oleagineux 28(8-9): 395-398.
- Harries, H.C.** 1978. The evolution, dissemination and classification of Cocos nucifera L. Botanical Review 44: 265-320.
- Harries, H.C.** 1981a. Germination and taxonomy of the coconut. Annals of Botany 48:873-883
- Harries, H.C.** 1981b. Practical identification of coconuts varieties. Oleagineux 36: 63-72.
- Harries, H.C.** 1990. Malenesian origin for a domestic Cocos nucifera L. Pages 351-357. in: P. Baas et al. (eds). The plant diversity of Malesia. Kluwer, Dordrecht.
- Harries, 1995.** Coconut. Pages 389-394. in: J. Smartt and N.W. Simmonds. Evolution of Crop Plants. Longman Scientific & Technical.
- INPLOT.** 1994. GraphPad Software. version 4.03. San Diego CA.
- Kartha, S.** 1981. Embryo of coconut and its germination. Journal Plantation Crops 9: 125-127.
- Kotowski, W.** 1926. Temperature relations to germination of vegetable seed. Proc. Am. Soc. Hort. Sci. 23:176-184.
- Ladizinsky, G.** 1984. Founder effect in crop plant evolution. Economic Botany 39 (2):191-199.

- Mathew, T. and R. Gopimony** 1991. Heritability and correlations in West Coast Tall coconut palms. in: Salas et al. Coconut breeding and management. Kerala Univ. India. pp. 103-105.
- Nickols, M. and W. Heydecker.** 1968. Two approaches to the study of germination data. Proc. int. Seed Test. Ass. 33:531-540.
- Oropeza, C. and D. Zizumbo-Villarreal.** 1997. History of lethal yellowing in Mexico. in: S. Eden-Green (ed). Lethal Yellowing-like diseases of coconut, understanding the disease. NRI. Chaphman, Maritime. U.K. (in press).
- Rognon, F.** 1972. Production du material vegetal cocotier. Oleagineux 27(4): 203-204.
- SAS, Institute.** 1988. SAS/STAT. User's guide, release 6.03. Edition. Cary, NC.
- Sauer, J.D.** 1994. Historical Geography of Crop Plants. CRC Press. Boca Raton.
- Sugimura, Y. and T. Murakami.** 1990. Structure and function of the hastorium in germinating coconut palm seed. JARQ 24, 1-4.
- Ward, R.G. and B. J. Allen** 1980. The viability of floating coconuts. Science in New Guinea 7:69-72.
- Ward, R.G. and M. Brookfield** 1992. The dispersal of the coconut: did it float or was it carried to Panama? Journal of Biogeography 19: 467-480.
- Whitehead, R.A.** 1965. Speed of germination, a characteristic of possible taxonomic significance in Cocos nucifera L. Trop. Agric., Trin. 42:369-372.
- Whitehead, R.A.** 1968a. Selecting and breeding coconuts palms. Euphytica 17:81-101.
- Whitehead, R.A.** 1968b. Collection of coconut gemplam from the Indian/Malayan region, Peru, and Seychelles Islands and testing for resistance to lethal yellowing disease in Jamaica. FAO. Rome.
- Wuidard, W.** 1981. Production de material vegetal cocotier. Oleagineux 36 (10) : 497 - 498.
- Zizumbo V., D, F. Hernandez R. y H.C. Harries** 1993. Coconut varieties in Mexico. Economic Botany 47:65-78.
- Zizumbo V., D.** 1996. History of coconut in Mexico. Resources Genetic and Crop Evolution. 45 (6):505-515.
- Zizumbo V., D. and D. Piñero D.** Patten of morphological variation and diversity of Cocos nucifera L. in Mexico. American Journal of Botany (sometido).
- Zizumbo V., D. and H. J. Quero.** Re-evaluation of early observations on coconut in the new world. Economic Botany (sometido).

TABLA 1. Valores medios y desviación típica del porcentaje de germinación (G); emergencia de primer hoja (E), mortalidad (M); días a presentar el 25%; 50%; 75% y 100% de germinación en 20 poblaciones de cocotero en México.

Clave	Población	Estado	G		E		M		25%		50%		75%		100%	
			\bar{x}	std	\bar{x}	std	\bar{x}	std	\bar{x}	std	\bar{x}	std	\bar{x}	std	\bar{x}	std
G1	Marquelia	Guerrero	75.56	5.1	63.33	10	12.22	7.7	70	0	86.33	4	98	0	179.7	36
G2	El Carrizo	Guerrero	83.33	10	76.67	10	6.667	0	49	7	70	0	88.67	4	151.7	75
G3	Nuxco	Guerrero	100	0	100	0	0	0	60.67	8.1	77	0	91	7	147	48
G4	Técpan	Guerrero	93.33	3.3	90	3.3	3.333	0	49	12	67.67	4	81.67	4	147	14
M1	El Caimán	Michoacán	86.67	3.3	75.56	6.9	11.11	8.4	70	7	79.33	8.1	91	7	128.3	4
M2	El Manglar	Michoacán	81.11	6.9	67.78	9.6	13.33	3.3	63	0	77	0	86.33	4	126	37
M3	Coahuayana	Michoacán	80	8.8	68.89	10	11.11	5.1	60.67	4	72.33	4	84	7	123.7	8.1
C1	Callejones	Colima	84.44	5.1	78.89	6.9	5.556	3.8	65.33	8.1	79.33	4	93.33	4	158.7	32
C2	C. Ortega	Colima	88.89	1.9	88.89	1.9	0	0	56	0	74.67	4	88.67	4	156.3	36
C3	Tecomán	Colima	94.44	3.8	90	3.3	4.444	5.1	58.33	4	65.33	4	79.33	4	98	14
C4	Cuyutlán	Colima	84.44	6.9	82.22	5.1	2.222	1.9	60.67	4	74.67	8.1	81.67	8.1	116.7	21
C6	Centinela	Colima	91.11	3.8	91.11	3.8	0	0	72.33	4	79.33	4	95.67	4	144.7	47
J1	Cihuatlán	Jalisco	93.33	3.3	91.11	1.9	2.222	1.9	74.67	4	86.33	4	98	0	137.7	11
J2	B. Navidad	Jalisco	87.78	1.9	86.67	3.3	1.111	1.9	74.67	8.1	93.33	4	105	7	161	14
N2	Matanchen	Nayarit	80	8.8	78.89	7.7	1.111	1.9	58.33	27	84	7	102.7	11	128.3	21
T2	San Laquito	Tabasco	95.56	1.9	95.56	1.9	0	0	65.33	4	98	0	114.3	4	158.7	16
T4	Dos Bocas	Tabasco	94.44	3.8	94.44	3.8	0	0	53.67	11	77	14	95.67	4	135.3	4
K1	Champotón	Campeche	91.11	6.9	91.11	6.9	0	0	142.3	4	175	12	193.7	11	228.7	.1
K2	Cd. Carmen	Campeche	72.22	3.8	72.22	3.8	0	0	154	0	172.7	16	191.3	8.1	238	12
C5	Tecomán	Colima	88.89	6.9	84.44	6.9	4.444	3.8	67.67	4	72.33	4	88.67	8.1	114.3	8.1

TABLA 2. Valores medios y desviaciones estandard del Coeficiente de velocidad (CV); Tiempo promedio (T); Coeficiente de uniformidad germinativa (CUG); Parámetros de la curva : Base (A); Techo (B); Distancia al punto medio (C) y pendiente (D) en 20 poblaciones de cocotero en México.

Clave	C V		T		C U G		A		B		C		D	
	\bar{x}	std	\bar{x}	std	\bar{x}	std	\bar{x}	std	\bar{x}	std	\bar{x}	std	\bar{x}	std
G1	1.13	0.03	88.8	2.2	0.0011	0.0004	-0.1	0.31	18.7	2.7	80.4	1.05	0.0275	0.0073
G2	1.36	0.13	74.3	7.56	0.0015	0.0009	-0.6	0.56	22.2	3.6	72.2	7.79	0.0306	0.0079
G3	1.28	0.08	78	4.53	0.0024	0.0016	0.64	0.46	29.7	0.46	74.7	2.46	0.0486	0.0151
G4	1.47	0.07	67.9	3.32	0.0014	0.0001	0.34	0.28	26.6	1.44	64.2	2.83	0.031	0.0022
M1	1.22	0.01	82.4	6.7	0.0029	0.0004	-0.3	0.07	22.6	2.1	77.2	6.9	0.04	0.002
M2	1.27	0.06	77.9	3.11	0.0035	0.0014	-0.1	0.08	20.3	2.8	73.2	1.42	0.046	0.006
M3	1.31	0.03	76.5	1.59	0.0037	0.001	0.52	0.13	20.6	3.2	70.5	3.29	0.0439	0.0024
C1	1.23	0.02	81.5	1.52	0.0013	0.0003	0.11	0.9	23.4	1.9	76.3	3.05	0.0359	0.0096
C2	1.28	0.08	78.2	4.71	0.0014	0.0002	-0.9	0.06	26.5	0.68	68.6	5.5	0.0312	0.0029
C3	1.49	0.13	67.6	5.87	0.0039	0.001	0.11	1.2	27	0.95	64.3	3.16	0.0491	0.0049
C4	1.36	0.08	73.6	4.25	0.0036	0.002	0.06	1	24.5	1.4	67.2	9.15	0.0587	0.0206
C6	1.21	0.07	83.1	4.4	0.0027	0.0014	0.15	0.79	27.2	0.96	78.8	3.4	0.0419	0.0033
J1	1.15	0.02	87.1	1.17	0.0037	0.0006	-0.1	0.28	27.3	0.6	82.6	1.4	0.0508	0.002
J2	1.07	0.05	93.6	4.55	0.0018	0.0002	-0.3	0.22	25.8	1	87.7	3.51	0.0357	0.0043
N2	1.27	0.14	79.2	9.32	0.0011	0.0004	0.7	1.8	23.9	2.4	79.5	12.7	0.0303	0.015
T2	1.08	0.02	92.8	1.32	0.0012	0.0002	-0.7	0.75	28.9	0.51	88.2	1.21	0.0221	0.0026
T4	1.27	0.09	78.8	5.82	0.0013	0	-1.9	1.9	28.4	1.1	70	8.49	0.0216	0.0021
K1	0.58	0.03	172	9.22	0.0009	0.0002	-0.3	0.21	28.7	2.7	172	11	0.0179	0.0033
K2	0.59	0.03	171	8.21	0.0008	0.0002	0.33	0.52	21.7	0.91	170	7.48	0.0267	0.0059
C5	1.28	0.06	78.5	3.42	0.0039	0.0009	-0.5	0.3	25.3	2.1	73.5	3.05	0.0438	0.0059

TABLA 3. ANOVA para 11 índices y coeficientes del patrón de germinación en 20 poblaciones de cocotero en México. (Prueba de comparaciones múltiples de Bonferroni).

Índices y coeficientes	F	p
Semillas germinadas (G)	5	0.0001
Plantas emergidas (E)	8	0.0001
Mortalidad (M)	5	0.0001
Días para 25%	28	0.0001
Días para 50%	56	0.0001
Días para 75%	77.3	0.0001
Días para 100%	3.6	0.0001
Tiempo promedio (T)	83.1	0.0001
C. de velocidad (CV)	27	0.0001
C. de Uniformidad (CUG)	3.4	0.0002
Base de la curva (A)	1.5	ns
Techo de la curva (B)	8.1	0.0001
Punto medio curva (C)	70.8	0.0001
Pendiente curva (D)	6.1	0.0001

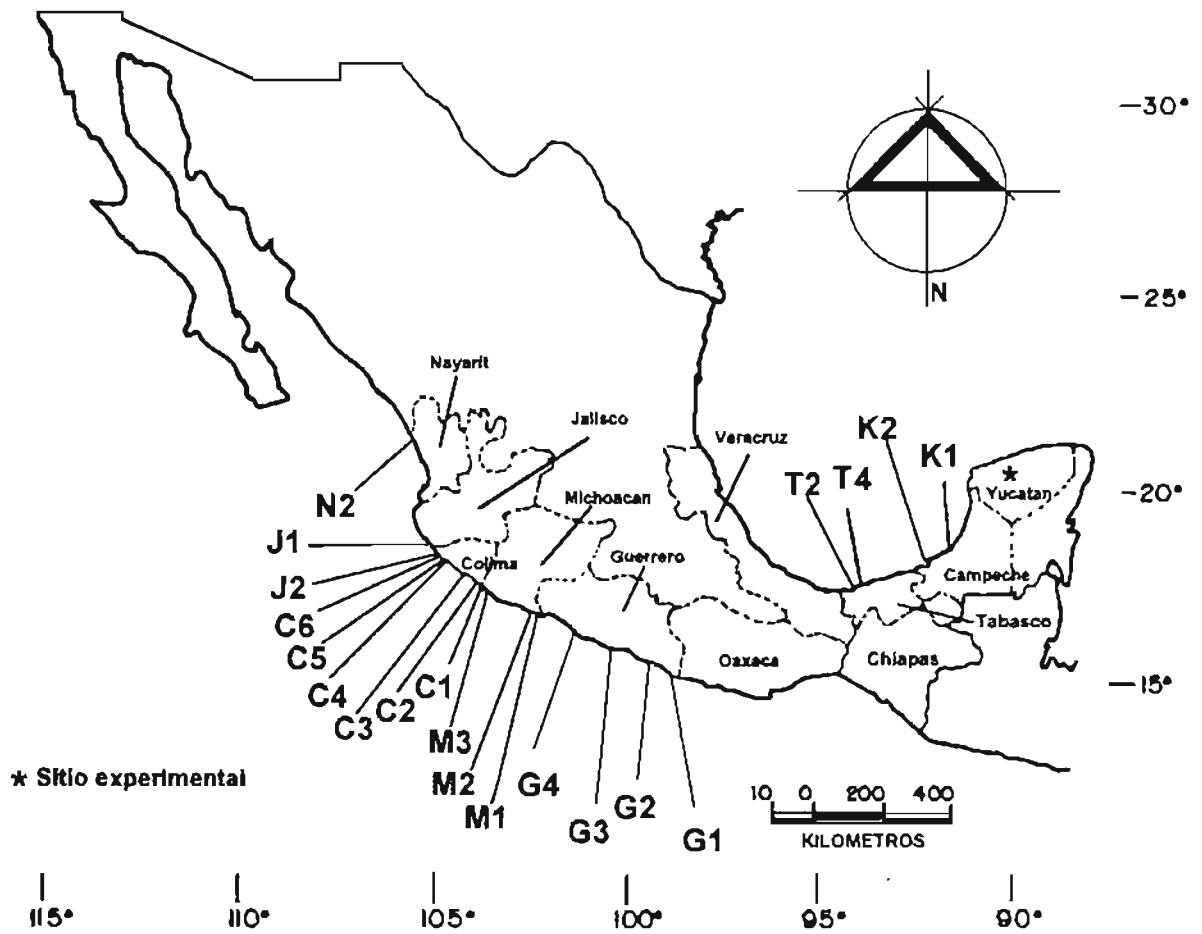


Figura 1. Sitios de procedencia de las 20 poblaciones de cocotero estudiadas ex situ bajo condiciones experimentales en el norte de Yucatán, Mexico.

Coefficiente de Uniformidad germinativa

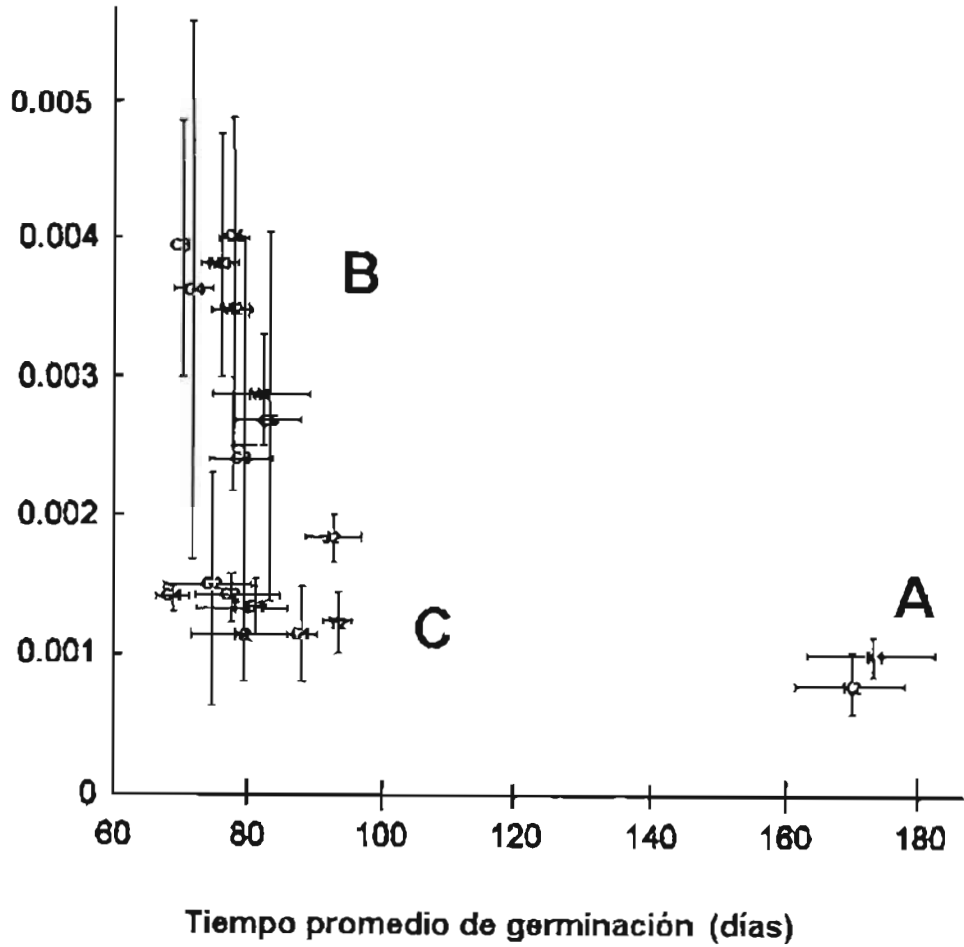


Figura 2. Relación Tiempo promedio - Uniformidad germinativa en 20 poblaciones de cocotero en México. Morfotipos: A= "Alto Atlántico"; B= "Alto Pacífico 1"; C= "Alto Pacífico 2".

**Pendiente de la curva
de germinación**

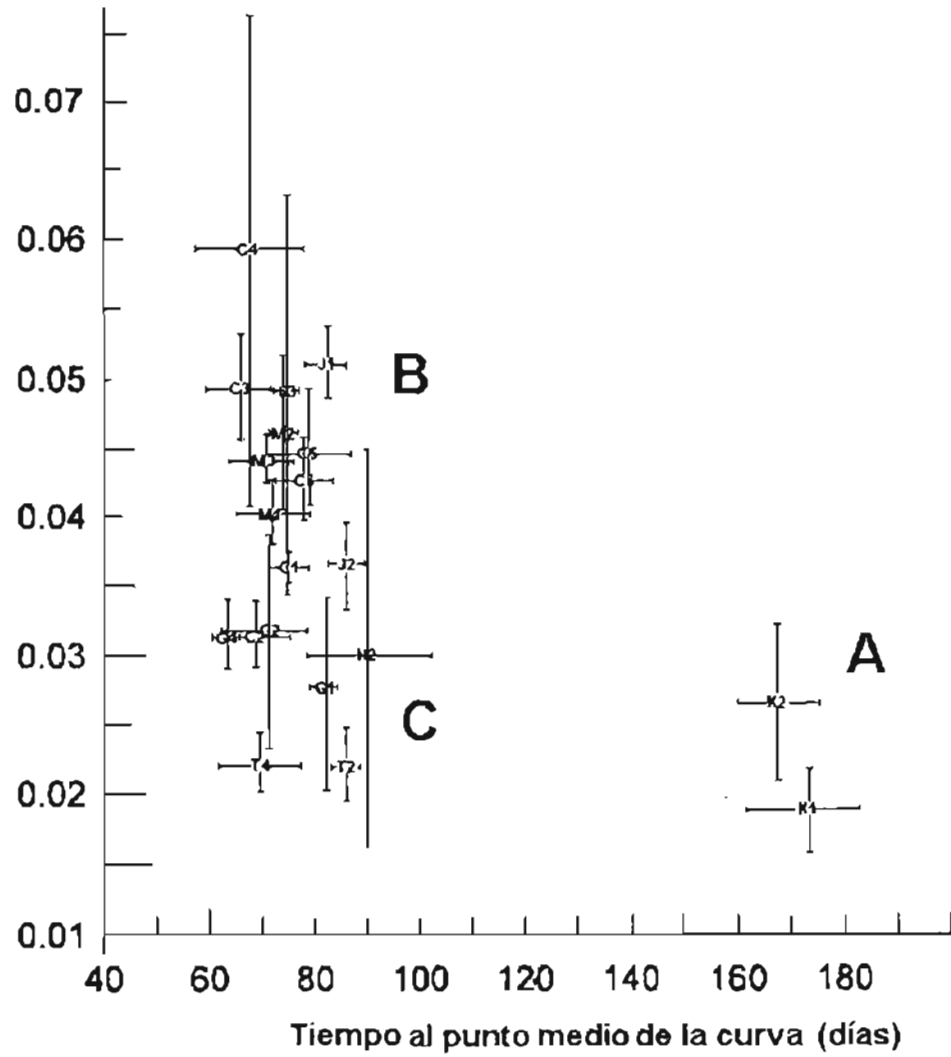


Figura 3. Relación Días al punto medio de la curva - Pendiente de la curva en el punto medio, en 20 poblaciones de cocotero en México. Morfotipos: A= "Alto Atlántico"; B= "Alto Pacífico 1"; C= "Alto Pacífico 2".

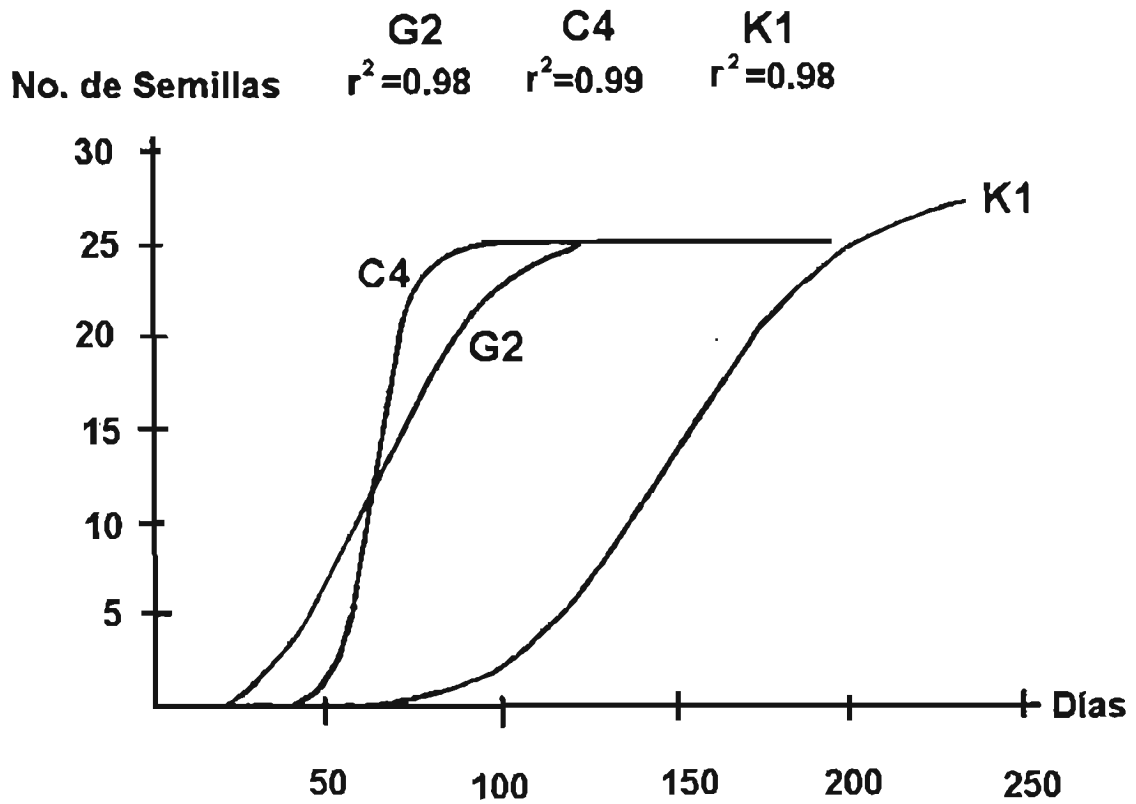


Figura 4. Curvas de germinación acumulada ajustada a un modelo de regresión no lineal, logarítmico, en tres poblaciones representando los patrones de germinación en los morfotipos encontrados en México: "Alto Atlántico": Población K1; "Alto Pacífico 1": Población C4; "Alto Pacífico 2": Población G2.

CAPÍTULO 8.
PATRONES DE VARIACION MORFOFISIOLÓGICA Y PLATICIDAD
FENOTIPICA EN POBLACIONES DE COCOTERO EN MEXICO.

VARIACIÓN MORFO-FISIOLOGICA Y PLASTICIDAD FENOTÍPICA EN POBLACIONES DE COCOTERO (Cocos nucifera L.) EN MÉXICO.



DANIEL ZIZUMBO-VILLARREAL

BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
UNAM

Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C. AP. 87. Cordemex, Mérida, Yucatán, México. CP. 97030

El amarillamiento letal del cocotero ha afectado drásticamente e irreversiblemente a las poblaciones de cocotero en las costas del Caribe y Península de Yucatán, en México. Con los objetivos de: (1) definir la existencia en México de poblaciones de cocotero diferenciadas genéticamente, (2) describir el patrón de variación morfofisiológica, (3) definir las características que mejor discriminan a los grupos poblacionales detectados, y (4) comparar los agrupamientos poblacionales observados *ex situ*, con los observados con caracteres morfo-lógicos de fruto *in situ*, estudiamos 19 caracteres morfo-fisiológicos en 18 poblaciones de cocotero que se establecieron en parcelas, bajo un diseño de bloques al azar, siguiendo un ligero gradiente ambiental. Los resultados indicaron: (1) que existen poblaciones de cocotero diferenciadas tanto por sus caracteres medios como por su plasticidad fenotípica, (2) que el patrón de variación está conformado por cinco ecotipos: "Alto Atlántico"; "Alto Pacífico 1"; "Alto Pacífico 2"; "Alto Pacífico 3"; y "Enano Malayo"; (3) que los caracteres que contribuyen más en diferenciar los ecotipos son: la longitud de la hoja, el porcentaje de raquis proximal, el número de hojas producidas y la relación largo/ancho del foliolo; (4) que los grupos poblacionales encontrados en este estudio corresponden a los encontrados en el estudio de caracterización morfológica de fruto *in situ*, (5) que es esperable un comportamiento diferencial de las poblaciones de cocotero ante el amarillamiento letal.

Palabras clave. Cocos nucifera, cocotero, ecotipos, plasticidad fenotípica, distribución geográfica, México.

El cocotero, Cocos nucifera L. es una palma monóica con tronco no ramificado, solitaria (Uhl y Dransfield 1987), que no es originaria de México, sino que fue introducida durante el siglo dieciséis por los españoles de diferentes partes del mundo (Zizumbo 1996). Es cultivada ampliamente en México para la obtención de aceite, cubriendo una extensión de aproximadamente 200,000 ha, siendo uno de los principales cultivos de oleaginosas (Robert y Zizumbo 1990).

Las plantaciones de cocotero en la actualidad están siendo afectadas por una enfermedad epidémica conocida como amarillamiento letal, que ha desbastado a las plantaciones en los estados de Quintana

Roo, Yucatán y Campeche y se espera que invada todas las áreas productoras del país (Robert y Zizumbo 1990). La única alternativa efectiva para combatir a la enfermedad en otros países ha sido la replantación con plantas resistentes. Sin embargo, no se conoce la diversidad genética presente en el país, ni los posibles niveles de resistencia a la enfermedad de las diferentes poblaciones.

Consideramos importante indagar en primer instancia, la existencia en México de poblaciones de cocotero genéticamente diferenciadas o ecotipos, y si esta diferenciación también se observa a nivel de plasticidad fenotípica. La presencia de diferentes poblaciones diferenciadas genéti-

camente con diferentes niveles de plasticidad fenotípica abriría la posibilidad de encontrar poblaciones que se comporten diferencialmente al amarillamiento letal, dando oportunidad de seleccionar genotipos resistentes. El conocimiento acerca de qué poblaciones conforman o pertenecen a un ecotipo y cuáles caracteres los discriminan, permitiría una mejor identificación de ellas en el campo.

Las poblaciones genéticamente diferenciadas están adaptadas a diferentes conjuntos de condiciones (Sultán 1987). Ante cambios ambientales los individuos que las componen, pueden tener la habilidad de alterar su morfo-fisiología. Estos ajustes pueden operar a través de la variación genética y la plasticidad fenotípica (Oyama 1994), la cual representa un medio genético de adecuación al ambiente, determinado por sistemas genéticos que controlan el desarrollo, siendo un fenómeno epigenético (Bachmann 1983).

La plasticidad en un carácter, es un carácter en sí mismo, que está bajo control genético, y que ha evolucionado en algunos casos en relación a la influencia ambiental (Bradshaw 1974). Estudios evolutivos han demostrado que los caracteres medios y los caracteres plásticos pueden evolucionar independientemente (Schlichting y Levin 1986, Oyama 1994).

Los experimentos para conocer las diferencias genéticas y la plasticidad fenotípica, consisten en probar varios taxa (clones, familias, poblaciones) creciendo en una serie de ambientes en el campo.

El cálculo de la variabilidad a través de los diferentes ambientes o tratamientos incluye la desviación estándar, la varianza o el coeficiente de variación del carácter medio entre los tratamientos. El ANOVA de dos vías es un método poderoso para conocer las diferencias genotípicas de los taxa, y para comparar las respuestas de plasticidad

fenotípica de los mismos al crecer en una serie de ambientes. A partir del análisis se obtienen tres componentes de la variación: la varianza debida a los genotipos; la varianza debida al ambiente; y la varianza debida a la interacción de los genotipos con el ambiente.

Las varianzas debidas al ambiente y a la interacción, indican la respuesta plástica de los genotipos. La significación en los tratamientos indica que algunos de los genotipos son plásticos al responder a los diferentes ambientes. La significación en la interacción indica que no solo hay respuesta plástica de los genotipos, sino también hay diferencias significativas entre los genotipos en cuanto a sus respuestas plásticas. La interacción puede ser significativa mientras que el término ambiental puede no serlo (Schlichting 1986). El producto de estos dos términos de la varianza, representa la variación disponible de la población para responder al ambiente (Scheiner y Goodnight 1984).

Con el fin de clarificar e ilustrar los grados de relación o similitud entre las diferentes poblaciones dentro de una especie, se han utilizado métodos multivariados de ordenación y clasificación en un gran número de plantas tanto silvestres como cultivadas, analizando sus caracteres morfológicos (Sing 1991; Porter 1992; Jordan *et al.* 1993; Solieri y Smith 1995; Colunga *et al.* 1996). Con base en estos estudios, se han detectado discontinuidades en los patrones de variación, y se han podido caracterizar a los diferentes grupos poblacionales.

Diversos estudios sobre el patrón de variación morfológica en el cocotero se ha realizado en diferentes áreas del mundo, utilizando tanto caracteres vegetativos, como del fruto, con diversos métodos estadísticos multivariados (Whitehead 1966; 1968; Harries 1978; Zizumbo *et al.* 1993; Ashburner

1994; Ovasuru 1994). El patrón de variación encontrado en México, indicó la existencia de cuatro morfotipos, sugiriendo la existencia de diferenciación genética entre ellos (Zizumbo y Piñero sometido).

En el presente estudio analizamos el comportamiento morfo-fisiológico de 18 poblaciones de cocotero, incluidas también en la investigación anterior, ahora bajo condiciones ambientales similares, a fin de establecer: (1) la existencia en México de poblaciones de cocotero diferenciadas genéticamente, (2) describir el patrón de variación morfofisiológica, (3) las características que mejor discriminan a los grupos poblacionales detectados, y (4) comparar los agrupamientos poblacionales obtenidos en el presente estudio con los observados en el estudio con caracteres morfológicos de fruto *in situ*.

METODOLOGÍA

El estudio incluyó a 18 poblaciones de cocotero mexicano, 17 de cocotero alto y una de enano (C5). Las poblaciones fueron colectadas intentando representar la variabilidad que se presenta en las principales áreas productoras de copra, con base en un estudio de caracterización morfológica *in situ* en las costas de México entre mayo y junio de 1989 (Zizumbo *et al.* 1993). Las semillas fueron sembradas en julio de 1989 en condiciones de vivero, embolsadas y finalmente establecidas en condiciones experimentales en la costa norte de la Península de Yucatán en enero de 1991 (Figura 1, Tabla 1).

El experimento se montó en una franja arenosa de duna costera, que separa a un sistema lagunar interno del mar, en suelos de regosol calcáreo (INEGI, 1984). Esta franja arenosa presenta ligeros cambios topográficos en el sentido sur-norte, y un cambio continuo en la profundidad del manto friático en ese sentido, que va de 1.0 m a 0.5

m. El diseño fue el de bloques al azar, cuatro bloques en el sentido norte-sur siguiendo la pendiente y profundidad de manto friático. En cada bloque o "micro-ambiente" o "tratamiento", se estableció al azar una parcela de cada población. Cada parcela consistió de 6 plantas sembradas a un distanciamiento de 9 m. en triángulo. Cada planta se ubicó en una poceta, de 1 m a 0.5 m de profundidad, quedando las raíces cercanas al manto friático, procurando con ello que la planta no tuviera restricciones de disponibilidad de agua durante su desarrollo y tratando de disminuir el efecto ambiental provocado por la micro-topografía sobre las condiciones de humedad.

El número de hojas emitidas se registró entre enero de 1993 y agosto de 1995. En agosto de 1994 se marcó a la primer hoja abierta de cada planta, y al año siguiente, en agosto de 1995, al inicio de la etapa adulta de las plantas (cuando aproximadamente el 20% de las plantas en promedio ya presentaban floración), registramos 11 caracteres en las hojas con la misma edad: largo total de la hoja (desde su inserción en el tallo hasta la terminación del raquis); largo del peciolo (desde su inserción en el tallo hasta el primer par de folíolos); largo de la lámina (desde el primer par de folíolos hasta el último par), largo de raquis proximal o porción de raquis con superficie superior cóncava (desde el primer par de folíolos a la quilla); largo del raquis distal o porción de raquis plano (de la quilla al último par de folíolos); ancho y grueso del raquis a la altura del primer par de folíolos (el ancho se utilizó después para estimar la relación largo/ancho de peciolo); número de folíolos (de un solo lado), largo y ancho de los folíolos en su base (los valores corresponden a valores medios de cuatro folíolos localizados en la parte media de la lámina). Con estos registros, se calcularon ocho proporciones entre caracteres para disminuir los efectos

del tamaño de la planta: peciolo/lámina de la hoja; raquis proximal/raquis distal; largo/ancho raquis; largo/ancho foliolo; porcentaje de raquis proximal en hoja, porcentaje de raquis distal en la hoja. Se estimó la densidad de foliolos en lámina (número de foliolos/largo de lámina). Finalmente se obtuvo el producto del largo de lámina por largo de foliolo, como un estimador indirecto de área foliar.

Análisis numérico y estadístico. Los análisis fueron realizados utilizando el sistema de análisis estadístico SAS versión 6.04 (SAS Institute 1988). Se probó la normalidad en los datos, sobre los residuales, resultando todos normales. Para estimar las varianzas debidas a los genotipos, a los bloques y a las interacciones, se realizó un ANOVA de dos vías. Las diferencias entre poblaciones en cuanto a los valores medios para cada carácter se realizaron con la prueba de Bonferroni para comparaciones múltiples ($p=0.05$).

Las diferencias entre poblaciones para todos los caracteres a la vez lo realizamos a través de un análisis de componentes principales. Se calcularon los tres primeros y en cada uno se realizó un análisis de varianza de una vía, las comparaciones de sus valores medios se realizaron con la prueba Bonferroni.

Las diferencias entre poblaciones y entre caracteres, en cuanto a sus niveles de variabilidad o plasticidad fenotípica, se analizaron mediante un ANOVA de dos vías, utilizando los valores de sus coeficientes de variación bajo diseño de bloques al azar con un modelo sin interacción (Sokal y Brauman 1980), en el cual cada carácter representa un bloque. Se probó sobre los residuales, la normalidad en coeficientes de variación, solo la relación peciolo lámina y largo/ancho del foliolo no resultaron normales, lograndose la normalidad con una transformación

arcoseno. Las pruebas de separación de medias se realizaron utilizando la prueba Bonferroni para comparaciones múltiples ($p=0.05$).

Para visualizar los agrupamientos poblacionales y clarificar los grados de relación o similitud entre las poblaciones, analizamos el patrón de variación mediante: (1) Componentes Principales utilizando la matriz con los valores medios poblacionales. (2) Conglomerados jerárquicos (UPGMA), utilizando como índice de similitud, el cuadrado de la distancia euclidiana. Los grupos entonces fueron representados en un dendrograma.

Para precisar las características morfo-fisiológicas que más contribuyen en la diferenciación de los grupos se realizó un análisis de discriminantes canónicos por pasos, con un nivel de significancia de entrada y permanencia de R^2 parcial de 0.15.

RESULTADOS.

Los valores medios y la desviación estándar de los 19 caracteres estudiados se presentan en la Tabla 2. La distribución de los datos en todas las variables resultaron normales, debido a lo cual no realizamos transformaciones. Los análisis de varianza de dos vías mostraron diferencias significativas entre las poblaciones para los 19 caracteres estudiados (Tabla 3). En 14 caracteres se registraron diferencias significativas por bloque y en nueve debidas a la interacción población-bloque. Ello indicó que dentro del lote experimental no se presentaron condiciones ambientales homogéneas, sino que los bloques se comportaron como tratamientos o micro-ambientes diferentes.

Diferencias debidas al genotipo. La población de cocoteros enanos presentó los valores más altos en cuanto a número de hojas emitidas, significativamente mayor a las

poblaciones altas M1, J1, J2, C6, G4, G2, K1, G1 y K2, distribuidas en ambas costas. La población K1 de Campeche, emitió un número menor de hojas que las poblaciones del Pacífico C3, C1, M3, y M2.

Los cocoteros enanos mostraron valores bajos en cuanto a largo de la hoja. Las poblaciones altas del Golfo K1 y K2 mostraron valores significativamente más bajos en relación a las poblaciones distribuidas en la costa del Pacífico: C4, N1, G2, N2, C3, C2 y C1.

Los cocoteros enanos presentaron peciolo más cortos a los cocoteros altos. Las poblaciones altas G2, M3, C6, J2, M1, G1, K2 y K1, presentaron valores menores en longitud de peciolo a las poblaciones altas de Colima y Nayarit C2, C1 y N2.

Los cocoteros enanos también mostraron valores menores en cuanto a largo de lámina. Las poblaciones altas del Golfo K1 y K2 presentaron valores significativamente mayores a los enanos pero menores a las poblaciones altas del Pacífico. Entre las poblaciones del Pacífico solo existieron diferencias significativas entre C1 y C3, que presentaron valores mayores a J1.

Con respecto a los valores relativos de peciolo/lámina foliar en hoja, se registraron diferencias significativas entre las poblaciones altas del Golfo K1, K2 y las poblaciones de Guerrero G1, G2.

Las poblaciones altas del Golfo K1 y K2 presentaron los valores más bajos en la relación largo/ancho del raquis, indicando que son relativamente más gruesos que el resto de las poblaciones altas, pero similares a los enanos.

Los cocoteros enanos al igual que las poblaciones altas del Golfo K1 y K2, mostraron valores menores de longitud proximal del raquis, en relación al resto de las poblaciones.

La población de cocoteros enanos también presentó valores menores en

longitud distal del raquis que las poblaciones altas. Dentro de las altas, K2, K1 y G4 presentaron valores menores en relación a la población C1.

Las poblaciones altas del Golfo K1 y K2 presentaron los menores valores de porcentaje de raquis proximal en hoja. Mientras que la población G4 presentó valores mayores a C1.

Los cocoteros enanos junto con el alto del Golfo K1, presentaron los valores más bajos en ancho y grueso de raquis en relación a los altos.

Los cocoteros enanos presentaron un menor número de foliolos junto con las poblaciones altas K1, K2, G1, J1 y N1, en comparación a C2, C3.

Los cocoteros enanos presentaron los foliolos de menor tamaño, al igual que las poblaciones J1, G1, M3, M1 y G4, en comparación a las poblaciones K1, K2 y N1. También los cocoteros enanos registraron los foliolos menos anchos, junto con las poblaciones K1, K2, N2 y M3.

En relación al largo/ancho de foliolos, se registró que las poblaciones K1 y K2 presentaron valores significativamente más altos que las poblaciones G4, G2, G1, M1. Los cocoteros enanos presentaron valores iguales a C1, C2, C4, N1, N2, y mayores a G2, G1, G4 y M1.

Con respecto a la densidad de foliolos en lámina, encontramos que los cocoteros enanos junto con K1 y K2, presentaron valores significativamente mayores a todos los cocoteros altos. Entre las poblaciones del Pacífico, C6, M3 y M2, presentaron mayor densidad a G2, N1 y G1.

En cuanto al área foliar, se encontró que los cocoteros enanos presentaron valores menores en relación con los altos. Entre los cocoteros altos solo la población C1 mostró mayor área que C6 y K1.

Diferencias entre las poblaciones con todos los caracteres. El análisis de componentes principales explicó en los tres primeros componentes el 69% de la variación total (Apéndices 1 y 2). El primer componente explicó el 42% de la variación, y las características que más aportaron al modelo (con un coeficiente de la función igual o mayor al valor absoluto de 0.30) fueron: largo de lámina; largo total de hoja; largo de raquis distal y área foliar. El segundo componente explicó el 16% de la variación y las características que más aportaron al modelo fueron: relación raquis proximal /raquis distal; porcentaje de raquis proximal en la hoja; y porcentaje de raquis distal. El tercer componente explicó el 11% de la variación. Las características más importantes fueron: relación pecíolo/lámina; número de hojas emitidas; porcentaje de raquis distal en la hoja y largo/ancho foliolo (Apéndices 1 y 2).

El ANOVA de una vía mostró diferencias significativas entre las poblaciones para el primer componente ($F=8.2$; $p < 0.0001$). La población de cocoteros enanos presentó valores menores a los cocoteros altos. En las poblaciones de cocoteros altos, K1 y K2 mostraron valores significativamente menores a las poblaciones altas del Pacífico.

El ANOVA de una vía para el segundo componente también mostró diferencias entre las poblaciones ($F= 7.7$; $p < 0.0001$). La población de cocoteros enanos presentó valores significativamente más bajos a los cocoteros altos, mientras que las poblaciones K1 y K2 junto con las poblaciones del Pacífico C1, C2 y C4, presentaron valores significativamente mayores al resto de las poblaciones altas del Pacífico.

El ANOVA para el tercer componente también mostró diferencias significativas entre las poblaciones ($F=4.4$; $p < 0.0001$). La población de cocoteros enanos junto con las poblaciones del Pacífico C1, C3, N2 y N1

mostraron valores significativamente más bajos a un grupo de cocoteros altos conformado por G1, M3, C6, M1, G2 y C4.

Diferencias entre poblaciones en cuanto a plasticidad fenotípica. Los coeficientes de variación por población para cada carácter (Tabla 4), indicaron que los cocoteros enanos y las poblaciones altas G2, M2 y G4 mostraron valores menores en la mayoría de los caracteres, mientras que las poblaciones K1 y C1 registraron los valores más altos (Tabla 4). El ANOVA de dos vías indicó la existencia de diferencias significativas entre poblaciones en cuanto a su perfil de variabilidad o plasticidad, al considerar el coeficiente de variación promedio ($F=4.03$, $p < 0.0001$). Los cocoteros enanos mostraron el perfil más bajo, al presentar un coeficiente de variación promedio de 11.5%. Solo seis poblaciones altas mostraron un perfil significativamente mayor: C4, M1, C6, M3, C1 y K2, las cuales presentaron coeficientes de variación promedio entre 14.4% y 15.5%. El resto de las poblaciones mostraron un perfil de variabilidad no diferente a ambos grupos (entre 12.1% y 13.9%). Estas poblaciones fueron de menor a mayor plasticidad: G2, M2, G4, C3, J1, N1, J2, K1, C2, N2, G1. Entre los cocoteros altos, solo existieron diferencias entre las poblaciones C1 y K2 que mostraron un perfil significativamente mayor (entre 15.3% y 15.5%), a las poblaciones G2, M2 y G4 (entre 12.1% y 12.6%).

Diferencias entre caracteres en cuanto a plasticidad fenotípica. El ANOVA por la segunda vía mostró diferencias significativas en cuanto al perfil de plasticidad entre caracteres al tomar en cuenta todas las poblaciones ($F=68.04$, $p < 0.0001$). El número de hojas emitidas, el área foliar y el grueso del raquis presentaron mayor plasticidad (entre 19.2% y 21.9% en promedio). Longitud de raquis distal, largo/ancho del foliolo, ancho

de raquis, raquis proximal/distal, largo foliolo, largo peciolo, peciolo/lámina, largo de lámina, mostraron una menor plasticidad que el grupo anterior (entre 16.6% y 12%), pero mayor a los caracteres: número de foliolos, densidad de foliolos, porcentaje de raquis proximal y porcentaje de raquis distal, los cuales mostraron una plasticidad entre 10.6% y 6.9%. Los caracteres largo/ancho raquis, longitud raquis proximal, el largo de la hoja y el ancho del foliolo no mostraron diferencia a los dos conjuntos anteriores, al mostrar una plasticidad entre el 11.1% y el 11.9%.

Patrón de variación. El análisis de componentes principales utilizando los valores medios poblacionales, explicó en los tres primeros componentes, el 88% de la variación. El primer componente explicó el 51% (largo lámina, largo raquis distal y longitud total de hoja), el segundo el 25% (Largo foliolo, raquis distal/raquis proximal, porcentaje de raquis en hoja, porcentaje raquis distal en hoja y largo/ancho foliolo) y el tercero el 12% (número de hojas emitidas, peciolo/ lámina foliar, largo del peciolo y porcentaje raquis distal). Los análisis gráficos para el primer y segundo componente; primer y tercer componente y segundo y tercer componente, indicaron discontinuidad en el patrón de variación, formándose cinco grupos poblacionales (Figuras 2, 3 y 4).

El fenograma obtenido con el análisis de conglomerados jerárquicos también indicó la existencia de cinco grupos poblacionales (Figura 5). Una rama principal la conforma la población de cocoteros enanos, la otra todas las poblaciones de cocoteros altos, lo cual indica que las poblaciones de ambas ramas mostraron la mayor diferenciación morfo-fisiológica. La rama principal de los cocoteros altos, se subdividió en dos ramas secundarias, en la primera se agruparon las poblaciones distribuidas en la costa del Golfo de México (K1 y K2), y en la segunda rama

secundaria se agruparon todas con las poblaciones distribuidas en las costas del Pacífico. Esto indica que las poblaciones presentes en cada costa muestran una alta diferenciación. La rama secundaria se subdividió en dos ramas. En la primera se agruparon a las poblaciones distribuidas en la costa Chica de Guerrero (G1 y G2), en la segunda rama terciaria se agruparon del resto de las poblaciones del Pacífico. La rama terciaria se subdividió en dos ramas cuaternarias, en la primer rama se agruparon las poblaciones distribuidas en los estados de Colima y Nayarit (C1, C2, C3, N1 y N2), mientras que en la segunda rama se agrupó un conjunto de poblaciones distribuidas en los estados de Guerrero, Michoacán, Colima y Jalisco (G4, M1, M2, M3, C4, C6, J1 y J2). Lo anterior indica que existe diferenciación entre las poblaciones distribuidas en las costas del Pacífico, aunque esta es mayor con respecto a las poblaciones altas del Golfo.

Caracteres que discriminan mejor a los grupos poblacionales. El análisis de discriminantes canónicos por pasos indicó que los caracteres que más contribuyen en la diferenciación de los grupos son: largo total de la hoja ($R^2=0.27$; $F=40.3$); porcentaje de raquis proximal en hoja ($R^2=0.22$; $F=31.3$); número de hojas producidas ($R^2=2.0$; $F=26.1$) y relación largo/ancho de los foliolos ($R^2=0.19$; $F=24.5$).

DISCUSIÓN

A pesar de que aparentemente no existían diferencias ambientales dentro del lote experimental, y a que se trató de colocar a las plantas en condiciones similares de humedad, se registraron diferencias significativas entre bloques, manifestándose una respuesta plástica de las poblaciones a los diferentes micro-ambientes.

Existieron diferencias significativas entre poblaciones en cuanto a todos los caracteres medios, así como diferencias en cuanto a la respuesta plástica en nueve caracteres, de tal forma que podemos concluir que en efecto existen en México poblaciones genéticamente diferenciadas y esa diferenciación se da tanto a nivel de caracteres medios como en plasticidad fenotípica.

Diferenciación en cuanto a los caracteres medios. Las diferencias entre poblaciones en cuanto a valores medios se dieron en todos los caracteres. Tanto el análisis de componentes principales como el de agrupamientos jerárquicos, con la matriz de los valores medios indicaron que la diferenciación se presentó entre cinco grupos poblacionales o ecotipos: "Enano malayo", conformado por la población C5; "Alto Atlántico" conformado por las poblaciones K1 y K2; "Alto Pacífico 1", por M1, M2, M3, G4, C4, C6, J1 y J2; "Alto Pacífico 2", por C1, C2, N1 y N2; y "Alto Pacífico 3" por G1 y G2.

Cada ecotipo presentó características morfo-fisiológicas diferenciales. El ecotipo "Enano Malayo", produjo la mayor cantidad de hojas, hoja corta, con peciolo y una lámina foliar cortos, peciolo relativamente grande y grueso en relación a lámina foliar, lámina foliar corta, raquis proximal largo y distal corto, menor número de folíolos, cortos, anchos, relativamente gruesos y la mayor densidad de folíolos. Estas características sugieren una alta tasa de crecimiento, peciolo largo y fuertes, lámina foliar pequeña y fuerte, pero con alta resistencia al viento.

El "Alto Atlántico" presentó la menor tasa de emisión de hojas, hoja corta con alto porcentaje de peciolo grueso, que sugiere mayor fortaleza e indica mayor asignación de recursos a esta estructura, lámina foliar corta con raquis proximal corto y ancho, menor

número de folíolos al resto de cocoteros altos, folíolos largos y delgados, mayor densidad de folíolos en relación a todas las poblaciones altas, área foliar similar a los cocoteros "Alto Pacífico 1" a pesar de una lámina corta. Sus características sugieren hojas fuertes que ofrecen poca resistencia al viento.

El "Alto Pacífico 1" presentó la mayor tasa de emisión de hojas en relación a los ecotipos altos, hoja corta en relación a los otros ecotipos del Pacífico, menor porcentaje de peciolo y mayor de lámina foliar. Peciolo delgado que sugiere diferente asignación de recursos hacia lámina foliar, alto porcentaje de raquis proximal fuerte que sugiere una compensación por presentar peciolo corto y delgado, mayor número de folíolos en comparación a los enanos y al "Alto Atlántico", pero en menor densidad, folíolos cortos y anchos en mayor densidad que en los cocoteros "Altos Pacífico", área foliar similar al "Alto Atlántico" y menor al resto de los ecotipos "Alto Pacífico". Sus características sugieren un peciolo menos fuerte y una lámina foliar que ofrece mayor resistencia al viento.

El ecotipo "Alto Pacífico 2" mostró una tasa media de emisión foliar, hoja más larga al "Alto Pacífico 1", con una lámina relativamente corta en relación a los otras poblaciones altas, raquis proximal relativamente corto y angosto, folíolos largos y anchos, relativamente gruesos, similares a los cocoteros enanos y al "Alto Pacífico 1", pero en menor densidad a ambos, área foliar mayor a todas las poblaciones altas, a pesar de tener la lámina más corta. Sus características sugieren una hoja con resistencia baja al viento.

El "Alto Pacífico 3" mostró una tasa media de emisión foliar, hoja larga y peciolo corto, lámina grande, folíolo corto y ancho, en menor densidad. El área foliar fue menor al "Alto Pacífico 2" por sus folíolos cortos, pero

mayor al "Alto Pacífico 1". Sus características sugieren resistencia media al viento.

Diferenciación en cuanto a plasticidad fenotípica entre poblaciones. Existieron diferencias entre poblaciones en cuanto a plasticidad en nueve caracteres. Los cocoteros enanos presentaron los niveles más bajos de plasticidad fenotípica de todas las poblaciones, y un amplio grupo de poblaciones altas presentaron niveles similares a ellos. Solo seis poblaciones registraron niveles significativamente más altos que los cocoteros enanos: C4, M1, C6, M3, C1 y K2. Solo las poblaciones K2 y C1 mostraron mayor plasticidad que otras poblaciones altas: G2, M2 y G4.

Estudios sobre la variación genética utilizando isoenzimas, reportaron para los cocoteros enanos homocigosis en todos los sistemas estudiados (Benoit y Ghiequire 1984, White *et al.* 1987). El estudio conducido en México también con poblaciones de cocoteros enanos reportaron homocigosis en todos los sistemas estudiados (Cardeña *et al.* sometido). Estos bajos niveles de variación genética, ha sido atribuida a la autogamia y a la selección por parte del hombre para utilizarlos en programas de mejoramiento (Nucé y Rogonon 1977; Harries 1978).

Los resultados obtenidos en el presente estudio, sugieren una correlación positiva entre plasticidad fenotípica y variación isoenzimática en los cocoteros enanos.

La mayor respuesta plástica en las poblaciones C4, M1, C6, M3, C1 y K2, sugiere que ellas responderán mejor a tratamientos bajo cultivo, como el riego y la fertilización.

Diferenciación en cuanto a plasticidad fenotípica entre caracteres. El número de hojas producidas fue el carácter que mostró

mayor plasticidad. Esto indica que el cocotero presenta una plasticidad fisiológica sustancial, adecuándose al medio a través de alterar su tasa de crecimiento. El área foliar fue el segundo carácter que mostró mayor plasticidad, lo cual indica que el patrón de desarrollo es alterado a través de cambios marcados en la morfología de la hoja, lo cual seguramente afecta la producción y distribución de los recursos, dado que una mayor área foliar implica por una parte mayor gasto y demanda de recursos y por otra mayor producción de productos elaborados. Así las respuestas plásticas fisiológicas en el cocotero son de primordial importancia.

La tasa de emisión foliar presenta una alta correlación positiva con la productividad, debido a que plantas con una tasa más alta presentan mayor precocidad, mayor producción de inflorescencias y de frutos, dado que cada hoja producida genera una inflorescencia, posteriormente un racimo de frutos y finalmente un determinado número de descendientes. El área foliar también presenta una alta correlación positiva con la productividad en el cocotero (Narayanan y Gopalakrishnan 1991; Pillai *et al.* 1991).

Una alta respuesta plástica tanto en tasa de emisión de hojas como en área foliar indica la posibilidad de selección de plantas que respondan mejor productivamente a tratamientos agrícolas como fertilización y riego, o a condiciones ambientales limitantes.

Características que discriminan mejor a los grupos. Encontramos que las características que discriminan mejor a los ecotipos están asociadas tanto al crecimiento de la planta (número de hojas producidas), como al tamaño que alcanza la hoja (largo de hoja), a la asignación de recursos (porcentaje de raquis proximal en lámina) y a la forma de los folíolos (relación largo/ancho de folíolo).

El contar con características que discriminan a los diferentes ecotipos es relevante dado que es posible que resulten con niveles diferenciales de resistencia al amarillamiento letal, lo cual permitiría la selección de poblaciones y plantas en campo.

Comparación con el patrón de variación morfológica in situ. En términos generales, el patrón de variación morfo-fisiológico fue similar al obtenido con caracteres morfológicos de fruto y realizado in situ, ya que encontramos los mismos grupos poblacionales. Sin embargo en el presente estudio se detectó un nuevo grupo. Cada ecotipo por lo tanto, presenta características diferenciales de fruto. El "Alto Atlántico" presenta frutos con alto contenido de mesocarpo, bajo contenido de endospermo inmaduro, forma alargada y aristas pronunciadas. El "Alto Pacífico 1" frutos grandes, con bajo contenido de mesocarpo, alto contenido de endospermo líquido, y redondos. El "Alto Pacífico 2" y el "Alto Pacífico 3", frutos de tamaño medio, con bajo porcentaje de mesocarpo, alto contenido de endospermo sólido, y redondos. El "Enano Malayo", fruto pequeño con alto porcentaje de mesocarpo y endospermo sólido (Zizumbo y Piñero sometido).

A pesar de que en ambos estudios se obtuvieron patrones similares de variación, existieron algunas inconsistencias. Las poblaciones C4 y G4 que en este estudio se agruparon en el "Alto Pacífico 1", mientras que en el estudio morfológico de fruto in situ se agruparon con el "Alto Pacífico 2". Caso contrario aconteció con la población C3, ya que en el morfológico de fruto in situ formó parte del grupo "Alto Pacífico 1", en este estudio se agrupó con el "Alto Pacífico 2". Estas inconsistencias para el caso de las poblaciones C4 y C3, sugieren la infiltración genética entre poblaciones de diferente

ecotipo que conviven en la misma área. En el estado de Colima, encontramos tanto poblaciones "Pacífico 1" y Pacífico 2", en Cuyutlán y en Tecomán.

En el presente estudio las poblaciones G1 y G2 se comportaron de manera similar, conformando un grupo independiente, mientras que en el estudio morfológico de fruto in situ, la población G1 se agrupó en el "Alto Pacífico 1", y la población G2 en el "Alto Pacífico 2". Esta inconsistencia sugiere también la infiltración genética entre poblaciones de diferente ecotipo, ya que la población G1 corresponde a una introducción de la región de Lázaro Cárdenas a principios del presente siglo a la región de Costa Chica. En la región de Lázaro Cárdenas predominan poblaciones del ecotipo "Alto Pacífico 1", y en la región de Costa Chica del ecotipo "Alto Pacífico 3". La población estudiada mostró caracteres morfológicos de fruto similares al grupo donde procede y su progenie presentó características similares a las poblaciones vecinas como G2.

La alta similitud entre los resultados obtenidos mediante en los dos estudios indica que la metodología para la caracterización in situ utilizando los frutos, es útil para describir el patrón general de variación, detectando la variación infraespecífica. Esta metodología es de alto valor por ser práctica y de bajo costo. Sin embargo la caracterización morfo-fisiológica en condiciones similares es más poderosa y permite precisar las diferencias genéticas entre las poblaciones.

Distribución geográfica y procedencia de ecotipos. La distribución geográfica de las poblaciones señala tres áreas en donde se desarrollan diferentes ecotipos: Yucatán y Campeche donde se distribuyen poblaciones del "Alto Atlántico", Costa Chica, Guerrero donde encontramos poblaciones

"Alto Pacífico 3", Colima (Coahuayana-Tecomán) donde se presentan poblaciones "Alto Pacífico 2". Lo anterior sugiere que fueron introducidos distintos ecotipos en cada sitio, de manera independiente. Los resultados también señalan a un ecotipo ampliamente distribuido en las costas del Pacífico, el "Alto Pacífico 1", ya que lo encontramos tanto en Costa Grande, Guerrero, Lázaro Cárdenas, Michoacán, como en Manzanillo, Colima, y Cihuatlán, Barra de Navidad, en Jalisco, lo cual sugiere la introducción de este ecotipo se realizó en diferentes sitios de la costa del Pacífico.

La distribución geográfica de los ecotipos estudiados también indica que existen áreas donde están en contacto diferentes ecotipos, con la posibilidad de entrecruzarse, principalmente en los estados de Colima y Tabasco (Figura 5).

La distribución geográfica de los ecotipos concuerda con los registros históricos que señalan introducciones antiguas e independientes de cocoteros a México en el siglo dieciséis. En las costas del Golfo, procedentes de África, similares al ecotipo "Alto Africano". En las costas del Pacífico, procedentes de las Costas occidentales de Panamá, de las Islas Salomón y de las Islas Filipinas (Zizumbo 1996).

El ecotipo "Alto Pacífico 1" parece corresponder a las introducciones procedentes de Filipinas, mientras que los ecotipos "Alto Pacífico 2" y "Alto Pacífico 3", podrían derivarse de las introducciones procedentes de la costa occidental de Panamá o de las Islas Salomón (Zizumbo 1996). La información histórica indica que las poblaciones de Nayarit proceden del área de Colima, de donde fueron introducidas durante las primeras décadas del presente siglo, hecho que es confirmado por este estudio, dado que las poblaciones de ambos estados conformaron un mismo grupo.

El estudio indica una diferenciación genética entre poblaciones, involucra además una diferenciación en cuanto a su respuesta plástica. De tal forma que es de esperar una mortalidad diferencial provocada por el amarillamiento letal en las áreas productoras cuando éstas sean afectadas. A la fecha las plantaciones distribuidas en las costas del Caribe y Golfo de México, en los estados de Quintana Roo, Yucatán y Campeche, en donde se desarrollan poblaciones del ecotipo "Alto Atlántico", han sido eliminadas casi en su totalidad por la enfermedad, al resultar altamente susceptible las poblaciones de este ecotipo. En cambio los cocoteros enanos han mostrado niveles muy bajos de mortalidad. Esperamos por tanto que los niveles de mortalidad provocados por la enfermedad sean diferentes al ingresar ésta en la costa del Pacífico. Registros preliminares (Zizumbo y Lira 1995), indican un comportamiento diferencial ante la enfermedad de las poblaciones procedentes de la costa del Pacífico a seis años de ser expuestas a la enfermedad. Este comportamiento diferencial, de mantenerse, indicará genotipos útiles para enfrentar a la enfermedad. La caracterización morfo-fisiológica podrá constituirse en una herramienta útil para la selección de poblaciones y plantas.

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo forma parte de la tesis Doctoral que el autor desarrolla en el Instituto de Ecología, UACPyP/UNAM. La investigación fue financiada parcialmente por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) a través del apoyo 9109-0598. Al Ing. José Lira V., al Técnico Nelson Torres por su ayuda en la obtención de los datos en campo. A los Drs. Luis Eguiarte, Alberto Ken, Alma Orozco y Patricia Colunga por la revisión crítica del trabajo y sus aportes a la discusión del mismo.

BIBLIOGRAFÍA

- Ashburner, R.** 1994. Characterization, collection and conservation of Cocos nucifera L. in the south Pacific. School of agriculture and Forestry. Univ. of Melbourne. Australia.
- Benoit, H. and M. Ghiequiere.** 1984. Electrophorese, compte-rendu cocotier. Repport Interne, Laboratoire d'electrophorese mesures biochimiques, IROH-CIRAD, Montpellier. (no publicado).
- Bachmann, K.** 1983. Evolutionary genetics and de control of morpho- genesis in flowering plants. *Evolutionary Biology* 16:157-208.
- Bradshaw, A.D.** 1974. Environment and phenotypic plasticity. *Brookhaven Symp, Biol.* 25:75-94.
- Cardeña-López, R., C. Oropeza S., and D. Zizumbo-Villarreal.** Leaf proteins as markers in coconut palm (Cocos nucifera L.) (sometido).
- Colunga G-M, P., E. Estrada and F. May.** 1996. Patterns of morphological variation, diversity and domestication of wild and cultivated populations of Agave in Yucatán, Mexico. *American Journal of Botany* 83(8): 1069-1082.
- Harries, H.C.** 1978. The evolution, dissemination and classification of Cocos nucifera L. *Botanical Review* 44:265-319.
- INEGI.** 1984. Carta edafológica. Instituto Nacional de Geografía y estadística. México.
- Jordan, G. J., B. M. Potts, J. B. Kirkpatric and G. Gardiner.** 1993. Variation in the Eucalyptus alobulus complex. *Australian Journal of Botany* 41 :763-785.
- Narayanan, K. and P.K. Gopala.** 1991. Yield components in coconut palms. Pages 94-98. in: E. G. Silas et al. (eds). Coconut breeding and management. Kerala University, Trichur, India.
- Nucé, de Lamothe and F. Rogonon.** 1977. The dwarf coconuts at Port Bouet. *Oleagineux* 32:321-324.
- Ovasuru, T.** 1994. Preliminary analysis of Coconut (Cocos nucifera L.) germplasm in Papua New Guinea. in: M. A Foale and P. W. Linch (eds.). Coconut improvement in south pacific. ACIAR Proceedings No. 53: 33-40.
- Oyama, K.** 1994. Differentiation in phenotypic plasticity among populations of Arabis serrata Fr. & Sav. (Brassicaceae). *Biological Journal of the Linnean Society* 51:417-432.
- Pillai, R. V., E. Rao and P. M. Kumaran.** 1991. Characterization of coconut cultivars. Pages 75-82. in: E. G. Silas et al. (eds). Coconut breeding and management. Kerala University. Trichur, India.
- Porter, D. and Doyle J.J.** 1992. Origins of the African yam beans (Sphenoctylis stenocarsa, Leguminosae): evidence from morphology, isoenzymes, chloroplast DNA, and linguistics. *Economic Botany* 46(3):276-292.
- Robert, M. and D. Zizumbo (comp).** 1990. La problemática del Amarillamiento Letal en Mexico. CICY. Mérida, México.
- Singh, P.S.** 1991. Genetic diversity in cultivated common bean II. Marker-based analysis of morphological and agronomic traits. *Crop Science* 31 (1):23-28.
- SAS, Institute.** 1988. SAS/STAT. User's guide, release 6.03. Edition. Cary, NC.

- Schlichting, C.D. and D.A. Levin.** 1986. Phenotypic plasticity: an evolving character. *Biological Journal of the Linnean Society* 29:37-47.
- Schlichting, C.D.** 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 17:667-693.
- Scheiner, S.M. and C.J. Goodnight.** 1984. The comparison of phenotypic plasticity and genetic variation in populations of the grass *Dantonia spicata*. *Evolution* 38:845-855.
- Sokal, R. and C. A. Brahuman.** 1980. Significance tests for coefficients of variation and variability profiles. *Systematic Zoology* 29:50-65.
- Soleri, D. y E. Smith.** 1995. Morphological and phenological comparisons of two Hopi maize varieties conserved in situ and ex situ. *Economic Botany* 49(1):56-77.
- Sultan, S.E.** 1987. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. *Evolutionary Biology* 21:127-178.
- Uhl, N. W. y J. Dransfield.** 1987. *Genera Palmarum*. Allen Press. Lawrence.
- White, T., G. Moran and R.B. Knox.** 1987. Estimation of genetic distance in coconut. ACIAR project: Coconut improvement. Report 1. School of Botany. The University of Melbourne. Australia (no publicado).
- Whitehead, R. A. W.** 1966. Sample survey and collections of coconut germplasm in the Pacific Islands. H.M.S.O. London.
- Whitehead, R. A. W.** 1968. Collection of coconut germplasm from the indian/malayan region, Peru and Seychelles Islands and testing for resistance to Lethal Yellowing disease in Jamaica. FAO, Rome.
- Zizumbo V, D., F. Hernández R. and H. C. Harries.** 1993. Coconut varieties in Mexico. *Economic Botany* 47(1):65-78.
- Zizumbo V, D.** 1996. History of coconut in Mexico. 1549-1810. *Genetic Resources and Crop Evolution* 43(6):505-515.
- Zizumbo V, D. y J. Lira.** 1995. Colección de germoplasma para su evaluación ante el Amarillamiento Letal. Informe Final Proyecto CONACyT 0598-N9109. (no publicado).
- Zizumbo V, D. and D. Piñero.** Pattern of morphological variation and diversity of *Cocos nucifera* L. in Mexico. *American Journal of Botany* (sometido).

TABLA 1. Clave, nombre y localización (municipio, estado, latitud, longitud) de 18 poblaciones de cocotero estudiadas ex situ en Yucatán, México.

Clave	Población	Municipio	Estado	Latitud	Longitud
K1	Champotón	Champotón	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'

Tabla 2. Valores medios y desviación típica de 22 caracteres de planta y hoja en 18 poblaciones de cocotero mexicano

CI	Altura en (m)		Perimetro tallo (m)		Numero hojas		Largo peciolo (m)		L. raquis proximal (m)		L. raquis distal (m)		Largo lamina (m)		Largo total (m)		Número foliols		Largo foliolos (m)		Ancho foliolos (m)	
	\bar{x}	std	\bar{x}	std	\bar{x}	std	\bar{x}	std	\bar{x}	std	\bar{x}	std	\bar{x}	std	\bar{x}	std	\bar{x}	std	\bar{x}	std	\bar{x}	std
K1	3.13	0.53	0.67	0.15	12.8	2.6	1.13	0.14	1.09	0.24	1.71	0.28	2.8	0.48	3.93	0.59	90.3	12	0.92	0.14	0.05	0.00
K2	3.09	0.35	0.63	0.11	11.8	2.52	1.16	0.16	1.05	0.16	1.66	0.16	2.72	0.28	3.88	0.39	84.9	6.82	0.9	0.15	0.05	0.01
G1	3.48	0.64	0.68	0.21	12.5	2.57	1.06	0.23	1.47	0.23	1.77	0.18	3.23	0.37	4.3	0.52	88.5	9.63	0.81	0.13	0.05	0.01
G2	3.71	0.67	0.69	0.14	13.3	2.37	1.19	0.18	1.51	0.19	1.85	0.17	3.36	0.29	4.55	0.35	94	8.87	0.86	0.1	0.05	0.01
G4	3.65	0.62	0.73	0.2	13.4	2.79	1.24	0.14	1.42	0.23	1.68	0.2	3.1	0.39	4.33	0.47	93.1	8.92	0.78	0.08	0.05	0.01
M1	3.38	0.59	0.69	0.2	14	2.9	1.16	0.14	1.38	0.26	1.76	0.21	3.14	0.42	4.31	0.48	96.8	11.4	0.79	0.14	0.05	0.01
M2	3.55	0.47	0.73	0.15	14.8	3.63	1.23	0.17	1.39	0.19	1.77	0.18	3.17	0.33	4.4	0.47	93.4	8.84	0.86	0.1	0.05	0.01
M3	3.73	0.66	0.75	0.21	15	5.36	1.19	0.19	1.33	0.25	1.77	0.19	3.1	0.41	4.29	0.55	96.3	12.5	0.8	0.1	0.05	0.01
C1	3.73	0.66	0.77	0.18	14.8	3.67	1.38	0.21	1.42	0.28	1.97	0.23	3.38	0.47	4.76	0.63	98	10.2	0.89	0.15	0.05	0.01
C2	3.59	0.63	0.71	0.2	14.5	4.53	1.39	0.19	1.4	0.21	1.9	0.19	3.3	0.33	4.69	0.43	99.5	10.9	0.87	0.1	0.05	0.01
C3	3.61	0.52	0.75	0.15	16	3.54	1.33	0.16	1.55	0.22	1.85	0.19	3.4	0.37	4.72	0.48	102	9.98	0.86	0.11	0.05	0.01
C4	3.49	0.66	0.71	0.19	14.5	2.73	1.24	0.15	1.39	0.28	1.83	0.21	3.22	0.41	4.46	0.49	96.3	13	0.86	0.13	0.05	0.01
C6	3.47	0.6	0.71	0.17	13.5	2.87	1.17	0.16	1.37	0.25	1.76	0.22	3.13	0.4	4.31	0.52	97.9	11.6	0.84	0.12	0.05	0.01
J1	3.33	0.61	0.68	0.16	13.8	2.79	1.23	0.13	1.27	0.17	1.73	0.22	3	0.33	4.23	0.4	88.4	9.07	0.83	0.13	0.05	0.01
J2	3.27	0.58	0.68	0.17	13.7	2.81	1.17	0.19	1.34	0.21	1.76	0.2	3.1	0.37	4.28	0.52	92	8.23	0.82	0.13	0.05	0.01
N1	3.5	0.6	0.72	0.19	14.3	2.9	1.32	0.18	1.41	0.22	1.74	0.26	3.19	0.39	4.51	0.49	88.2	9.61	0.9	0.1	0.05	0.00
N2	3.52	0.67	0.72	0.2	14.6	2.89	1.33	0.18	1.45	0.28	1.82	0.2	3.27	0.39	4.6	0.53	95.9	10.7	0.84	0.11	0.05	0.00
C5	2.84	0.29	0.74	0.08	17	2.24	0.96	0.09	1.05	0.13	1.31	0.17	2.36	0.28	3.31	0.35	80.2	5.37	0.73	0.09	0.04	0.00

Tabla 2 cont...

Ancho raquis (m)		Grueso raquis (m)		Pecíolo/lámina		R. distal / R. proximal		Largo/Ancho pecíolo		Largo/ancho foliolo		Densidad foliolos		L. lamina por L. foliolo		Altura/ L. hoja		% raquis proximal		% raquis distal	
\bar{x}	std	\bar{x}	std	\bar{x}	std	\bar{x}	std	\bar{x}	std	\bar{x}	std	\bar{x}	std	\bar{x}	std	\bar{x}	std	\bar{x}	std	\bar{x}	std
0.06	0.01	0.04	0.01	0.41	0.06	0.63	0.09	19.4	2.92	19.8	3.17	32.6	3.8	2.62	0.75	0.8	0.1	27.4	3.12	43.5	2.52
0.05	0.01	0.04	0.01	0.43	0.05	0.64	0.08	20	2.54	19	3.17	31.5	3.37	2.46	0.6	0.8	0.1	27.1	2.7	42.9	2.3
0.06	0.01	0.04	0.01	0.33	0.07	0.83	0.1	24.6	1.89	15.5	2.01	27.5	2.85	2.64	0.61	0.81	0.1	34	2.37	41.4	3.66
0.06	0.01	0.04	0.01	0.36	0.06	0.82	0.12	25.3	2.91	15.9	1.99	28	2.04	2.89	0.47	0.82	0.13	33.2	3.12	40.6	3.02
0.06	0.01	0.04	0.01	0.4	0.05	0.84	0.1	24.5	2.96	16	1.51	30.2	2.49	2.44	0.43	0.84	0.08	32.5	2.51	38.8	2.46
0.06	0.01	0.04	0.01	0.37	0.05	0.79	0.13	24.6	3.02	15.3	3.13	31.1	3.34	2.5	0.57	0.79	0.12	31.9	3.24	40.9	3.53
0.06	0.01	0.04	0.01	0.39	0.03	0.79	0.09	23.2	2.53	16.9	3.17	29.6	2.33	2.73	0.47	0.81	0.09	31.7	2.17	40.3	2.31
0.06	0.01	0.04	0.01	0.38	0.05	0.75	0.11	23.1	2.97	16.6	2.88	31.2	2.47	2.48	0.5	0.87	0.11	30.9	2.92	41.4	2.56
0.06	0.01	0.04	0.01	0.41	0.06	0.72	0.11	23.4	2.77	17.5	3.5	29.3	3.21	3.05	0.85	0.78	0.08	29.5	3.26	41.5	2.88
0.06	0.01	0.04	0.01	0.42	0.06	0.74	0.1	24.8	3.39	17.3	2.98	30.2	2.22	2.89	0.51	0.76	0.09	29.8	3.08	40.7	2.56
0.06	0.01	0.04	0.01	0.39	0.04	0.84	0.09	24.9	3.25	18	3.12	30.3	2.68	2.95	0.58	0.77	0.12	32.7	2.46	39.2	2.08
0.06	0.01	0.04	0.01	0.39	0.05	0.76	0.14	22.4	2.61	17.2	3.27	29.9	1.58	2.78	0.62	0.78	0.12	31	3.62	41.1	3.24
0.06	0.01	0.04	0.01	0.38	0.04	0.78	0.14	23.2	2.62	16.8	3.17	31.4	3.11	2.64	0.59	0.81	0.12	31.6	3.18	41.1	3.34
0.05	0.01	0.04	0.01	0.41	0.05	0.74	0.1	23.4	2.68	16.9	3.28	29.6	2.92	2.52	0.6	0.79	0.12	30.1	2.8	40.7	2.48
0.06	0.01	0.04	0.01	0.38	0.04	0.76	0.09	23.5	2.51	16.7	2.7	29.8	2.57	2.58	0.65	0.77	0.11	31.3	2.55	41.3	2.26
0.06	0.01	0.04	0.01	0.42	0.06	0.8	0.11	24.6	2.78	18.1	2.67	27.9	3.84	2.88	0.59	0.78	0.12	31.2	2.68	39.5	2.76
0.06	0.01	0.04	0.01	0.41	0.04	0.8	0.15	24.9	3.62	17.4	2.67	29.5	2.87	2.76	0.58	0.76	0.12	31.4	3.48	39.7	3.65
0.05	0.01	0.03	0.00	0.41	0.04	0.81	0.11	21.7	2.05	17.8	1.86	34.3	3.11	1.74	0.38	0.86	0.11	31.6	2.13	39.5	2.74

TABLA 3. ANOVA de dos vías para 19 caracteres morfofisiológicos, en 18 poblaciones de cocotero mexicano.

Caracter	Poblaciones		Bloques		Interacción	
	F	p	F	p	F	p
Número de hojas	4.6	0.0001	14	0.0001	2.5	0.0001
Largo del peciolo	10.6	0.0001	0.95	0.5	1.6	0.008
L. raquis proximal	10.7	0.0001	8.7	0.0001	1.26	0.12
l. raquis distal	12.3	0.0001	16.3	0.0001	1.71	0.003
Largo de lámina	13.5	0.0001	16.5	0.0001	1.6	0.008
Largo total	14.2	0.0001	11.9	0.0001	1.68	0.004
Número de folíolos	8.6	0.0001	10.7	0.0001	1.71	0.003
Largo de folíolos	4	0.0001	2.9	0.03	1	0.48
Ancho de folíolos	6.3	0.0001	1.8	0.15	1.1	0.3
Ancho raquis	4.6	0.0001	9.2	0.0001	1.97	0.0002
Grueso de raquis	9.4	0.0001	21.5	0.0001	1.72	0.003
Peciolo/Lamina	6.4	0.0001	7.3	0.0001	1.36	0.06
R. proximal/R. distal	7.2	0.0001	2.4	0.0001	1.08	0.33
Largo/Ancho raquis	8.4	0.0001	1.35	0.25	1.09	0.33
Largo/Ancho folíolo	4	0.0001	5.26	0.002	1.16	0.2
Densidad folíolos	7.96	0.0001	1.9	0.13	0.91	0.65
Area foliar	6.22	0.0001	4.78	0.003	1.1	0.3
% raquis proximal	9.11	0.0001	2.52	0.06	0.91	0.65
% raquis distal	4.67	0.0001	4.6	0.005	1.41	0.04

TABLA 4. Coeficientes de variación en 19 caracteres de planta y hoja en 18 poblaciones de cocotero mexicano.

Pobl.	No. hojas	Largo peciolo	L. raquis proximal	L. raquis distal	Largo lámina	Largo total	Número foliolos	Largo foliolos	Ancho foliolos	Grueso raquis	Grueso raquis	Peciolo/lámina
K1	21.364	13.534	15.416	9.8191	10.487	9.975	8.031	16.275	10.951	13.967	18.626	12.001
K2	20.25	12.497	22.276	16.444	17.272	14.893	13.28	14.683	9.9827	18.291	17.484	13.49
G1	20.566	21.43	15.738	10.271	11.425	12.037	10.884	15.701	12.512	14.656	16.922	19.947
G2	17.785	14.811	12.643	9.4661	8.6653	7.76	9.4388	11.595	9.5269	10.558	21.712	16.725
G4	20.894	11.691	16.28	11.697	12.607	10.836	9.5875	10.394	10.822	15.645	22.249	12.759
M1	20.751	11.809	19.143	11.837	13.282	11.215	11.82	11.4	13.2	14.128	17.97	13.598
M2	24.587	13.606	13.69	10.384	10.478	10.771	9.46	12.5	13.21	12.77	20.94	8.62
M3	35.712	15.923	19.023	10.794	13.188	12.844	13.015	17.1	11.39	15.85	17.521	12.258
C1	24.818	15.226	20.084	11.855	13.921	13.153	10.408	17.076	9.864	16.169	19.721	13.862
C2	31.331	13.922	14.901	10.106	10.144	9.2122	10.946	11.14	12.378	15.081	18.857	14.555
C3	22.211	12.339	14.316	10.167	10.923	10.08	9.743	12.109	13.877	14.78	21.855	10.805
C4	18.86	12.498	19.821	11.596	12.754	11.006	13.523	14.599	10.122	16.907	21.966	13.525
C5	13.119	9.7845	12.877	13.341	11.774	10.596	6.699	12.192	9.0127	13.901	18.182	8.673
C6	21.29	13.867	18.525	12.413	12.876	12.087	11.891	14.514	12.718	17.245	18.276	11.84
J1	20.186	10.468	13.212	12.559	10.893	9.5468	10.267	16.156	12.813	12.669	15.784	11.61
J2	20.545	16.007	15.635	11.174	12.019	12.264	8.9529	15.459	10.835	12.694	20.132	10.8
N1	20.228	13.796	15.687	14.916	12.2	10.969	10.889	11.607	9.7247	11.082	17.494	14.717
N2	19.803	13.58	19.455	10.744	11.925	11.42	11.201	13.175	8.2159	11.354	19.499	10.395

TABLA 4. Continuación

R. distal/ R. prox	L/A peciolo	L/A foliolo	Den. foliolos	Area foliar	% R proximal	%R distal
1.026	12.689	16.687	10.708	24.602	9.9429	5.57
14.945	15.029	16.04	11.654	28.492	11.76	5.8008
12.2	7.6861	12.965	10.64	2.186	6.9622	8.882
14.42	11.49	12.511	7.2718	16.41	9.4081	7.4254
11.899	12.072	9.4685	8.218	17.801	7.720	6.62
16.17	12.264	20.91	10.757	22.71	10.148	8.6211
11.82	11.82	20.048	10.97	27.98	11.046	6.95
14.41	12.844	17.88	7.9112	20.25	9.4611	6.1794
15.528	11.825	20.048	10.971	27.989	11.046	6.952
1.458	1.69	17.277	7.686	17.592	10.9	6.299
11.062	1.068	17.11	8.829	19.566	7.5412	5.05
18.078	11.67	19.04	5.2745	22.241	11.681	7.8764
1.99	9.4529	10.464	9.055	21.99	6.7249	6.9527
17.759	11.298	18.888	9.8825	22.212	10.058	8.1281
14.064	11.485	19.8	9.84	24.006	9.214	6.0808
11.98	10.692	16.151	8.609	25.284	8.1644	5.241
1.219	11.02	14.767	1.758	20.91	8.590	6.994
18.572	14.551	15.27	9.728	20.86	11.101	9.1988

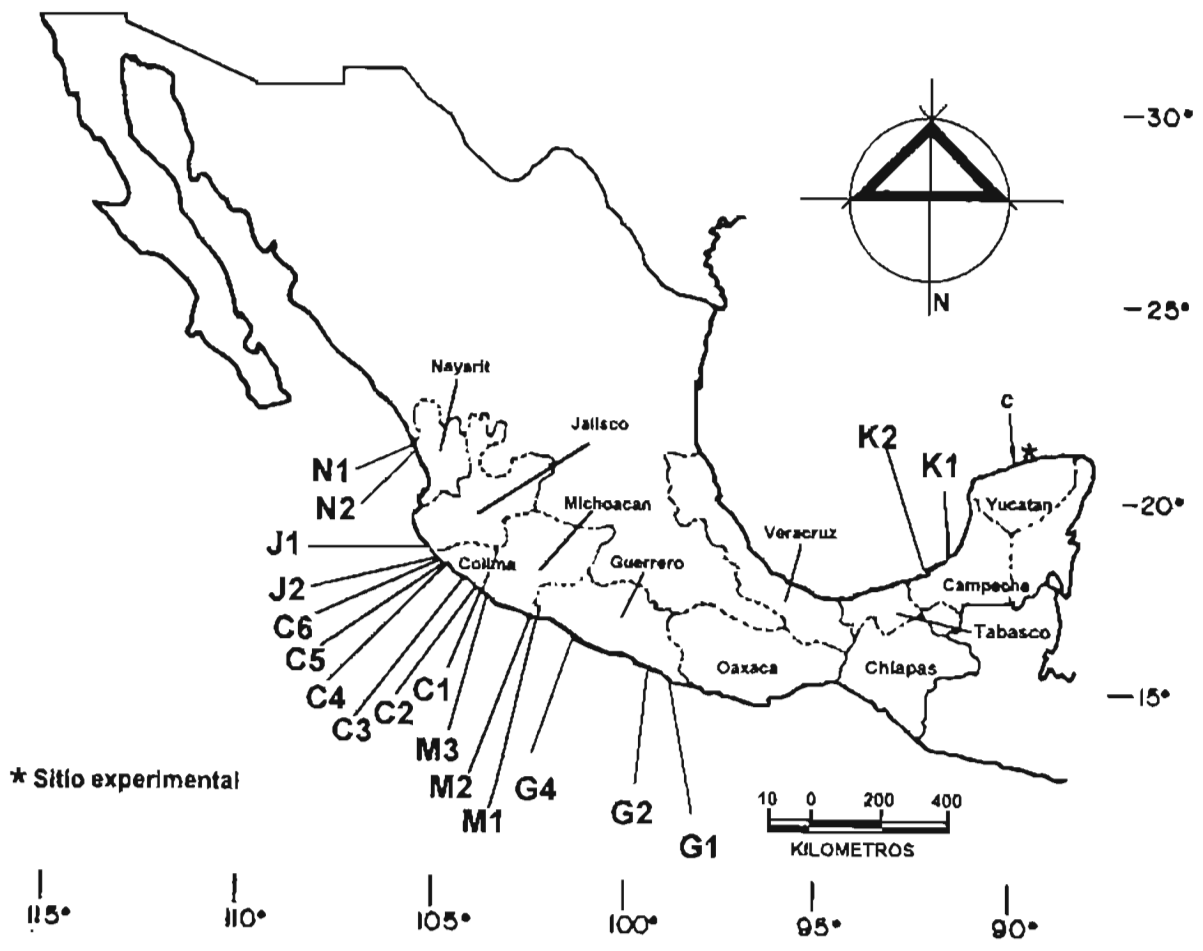


Figura 1. Sitios de colecta de 18 poblaciones de cocotero estudiadas ex situ bajo condiciones experimentales en Yucatán, México.

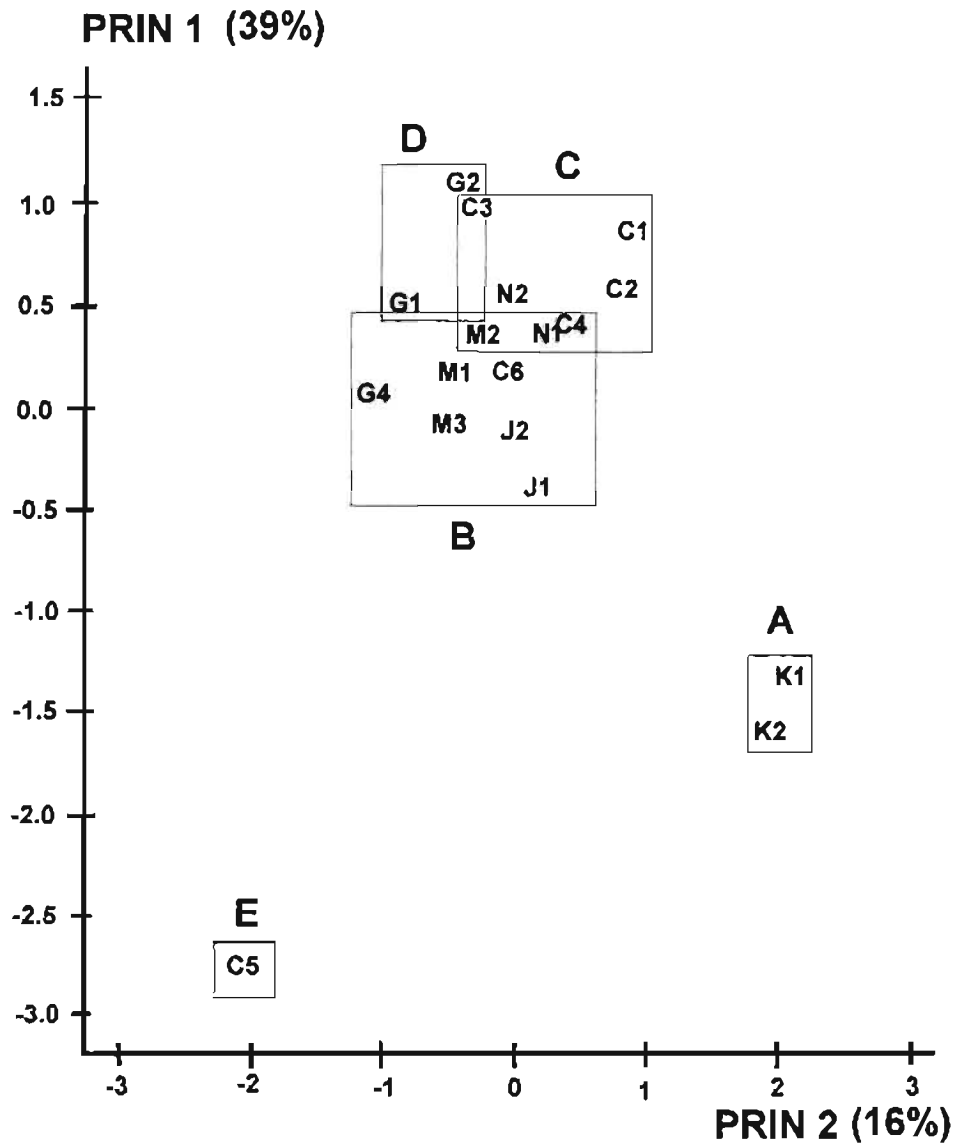


Figura 2. Primer y segundo componente principal del análisis de la variación morfo-fisiológica en 18 poblaciones de cocotero en México. Análisis utilizando los valores medios de 19 caracteres. El primer componente explica el 51% de la variación total, mientras que el segundo explica el 25%. Ecotipos: A= "Alto Atlántico"; B= "Alto Pacífico 1"; C= "Alto Pacífico 2"; D="Alto Pacífico 3"; E= "Enano Malayo".

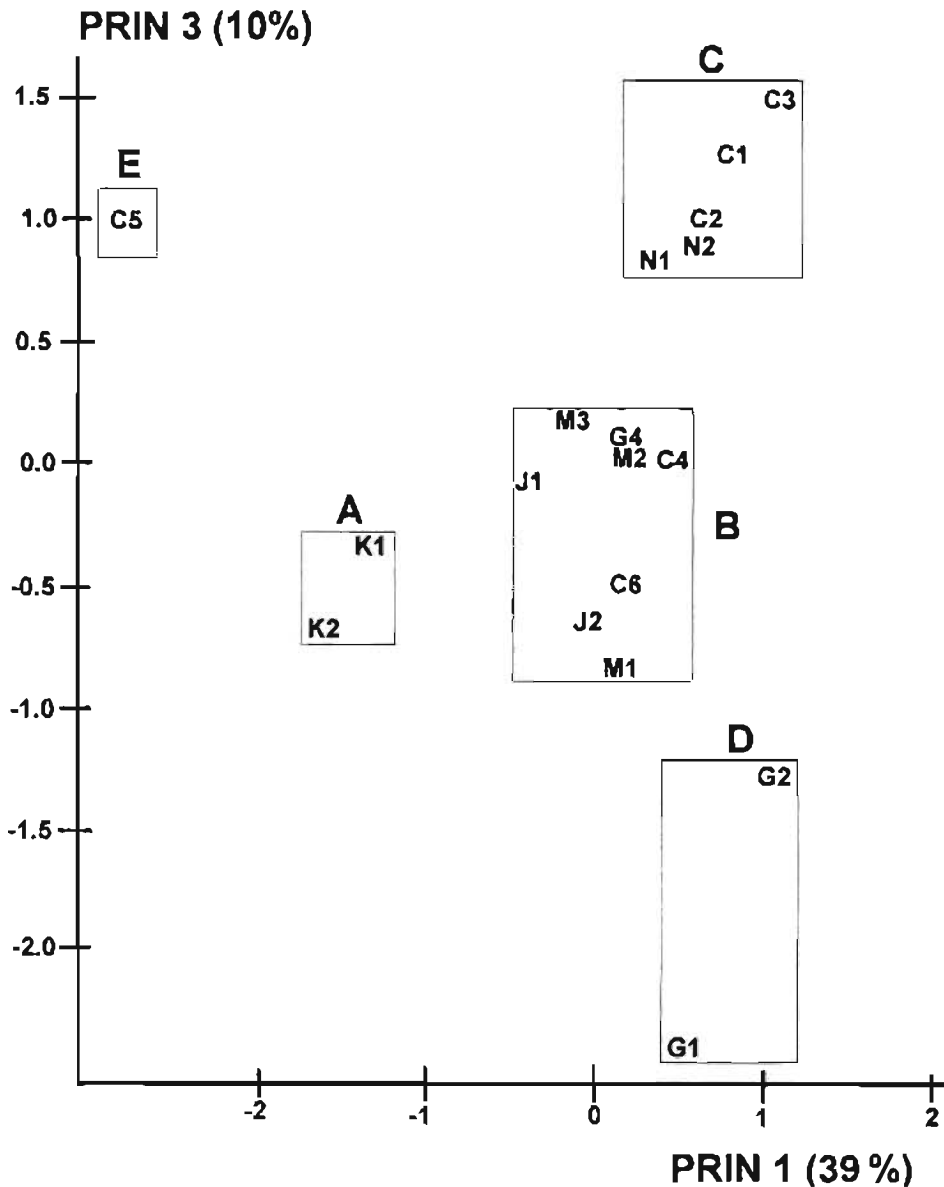


Figura 3. Primer y tercer componente principal del análisis de la variación morfo-fisiológica en 18 poblaciones de cocotero en México. Análisis utilizando los valores medios de 19 caracteres. El primer componente explica el 51% de la variación total, mientras que el tercero explica el 11%. Ecotipos: A= "Alto Atlántico"; B= "Alto Pacífico 1"; C= "Alto Pacífico 2"; D= "Alto Pacífico 3"; E= "Enano Malayo".

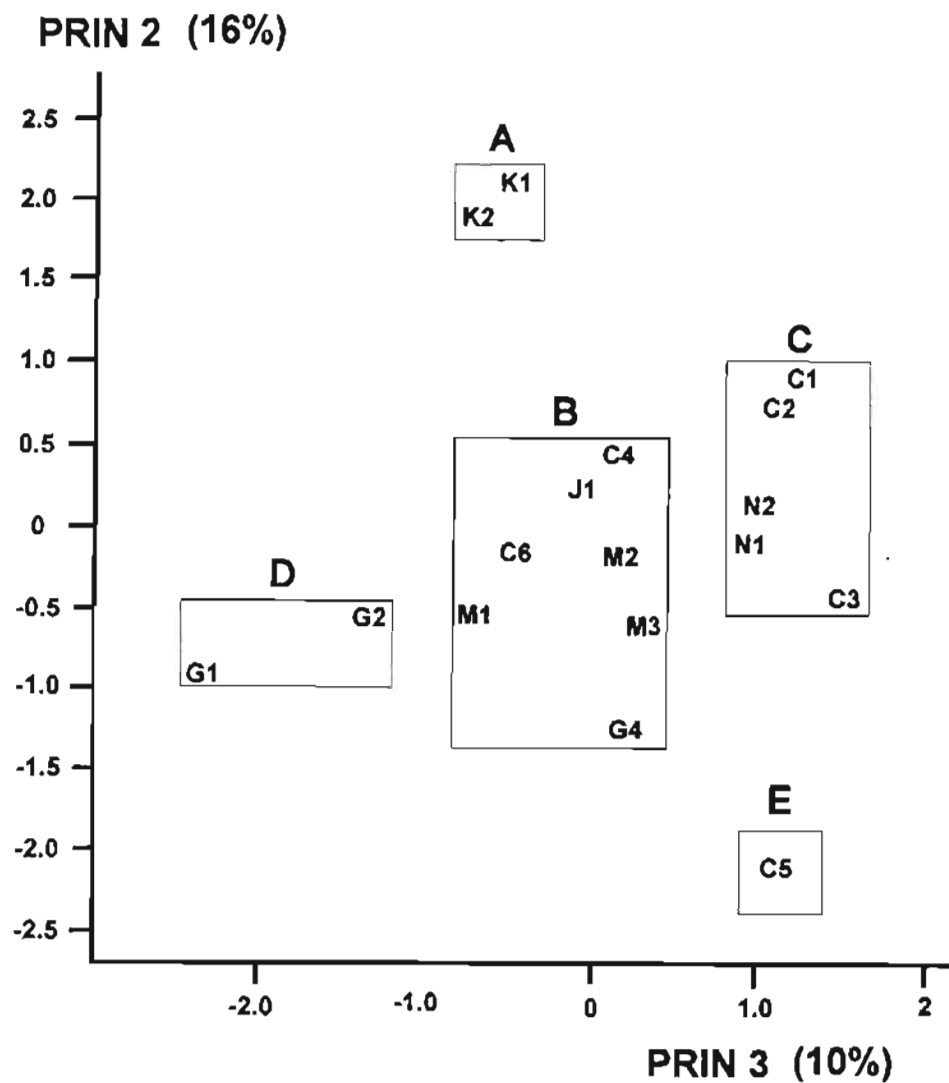


Figura 4. Segundo y tercer componente principal del análisis de la variación morfo-fisiológica en 18 poblaciones de cocotero en México. Análisis utilizando los valores medios de 19 caracteres. El segundo componente explica el 25% de la variación total, mientras que el tercero explica el 11%. Ecotipos: A= "Alto Atlántico"; B= "Alto Pacífico 1"; C= "Alto Pacífico 2"; D= "Alto Pacífico 3"; E= "Enano Malayo".

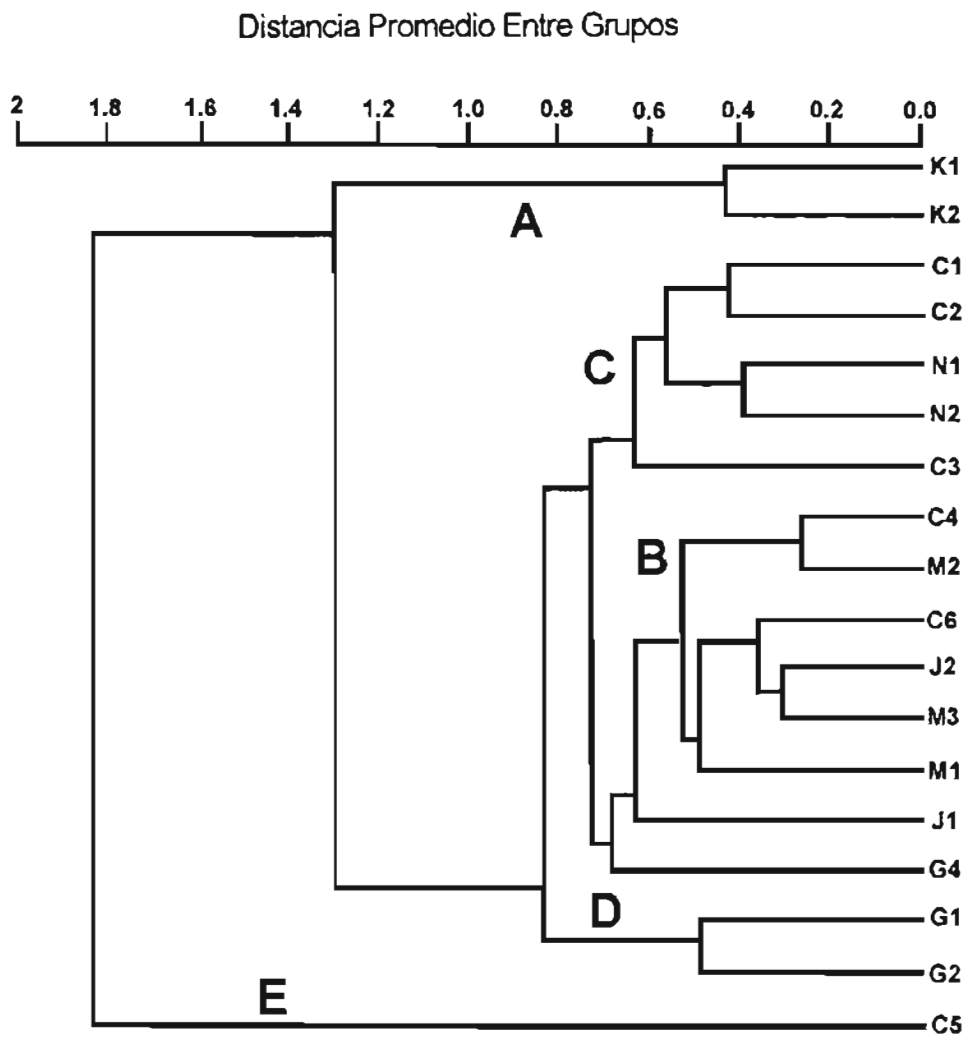


Figura 5. Dendrograma de 18 poblaciones de cocotero en México. Análisis de agrupamiento jerárquico basado en 22 características morfo-fisiológicas. Ecotipos: A= "Alto Atlántico"; B= "Alto Pacífico 1"; C= "Alto Pacífico 2"; D= "Alto Pacífico 3"; E= "Enano Malayo".



Figura 6. Distribución de cinco ecotipos de cocoteros en México. A= "Alto Atlántico"; B= "Alto Pacífico 1"; C= "Alto Pacífico 2"; D=" Alto Pacífico 3"; E= "Enano Malayo".

APENDICE 1. Matriz de correlación para 19 caracteres de planta y hoja en 18 poblaciones de cocotero mexicano.

	No. hojas	Largo peciolo	L. raquis proximal	L. raquis distal	Largo lámina	Largo total	Número foliolos	Largo foliolos	Ancho foliolos	Ancho raquis
No. hojas	1	0.42	0.46	0.24	0.4	0.45	0.41	0.19	0.09	0.6
Largo peciolo	0.42	1	0.5	0.51	0.58	0.78	0.37	0.4	0.23	0.44
L. raquis proximal	0.46	0.5	1	0.58	0.9	0.86	0.68	0.3	0.17	0.73
L. raquis distal	0.24	0.51	0.58	1	0.86	0.83	0.57	0.46	0.3	0.58
Largo lámina	0.4	0.58	0.9	0.86	1	0.96	0.7	0.42	0.26	0.75
Largo total	0.45	0.78	0.86	0.83	0.96	1	0.67	0.45	0.28	0.72
Número foliolos	0.41	0.37	0.68	0.57	0.7	0.67	1	0.17	0.09	0.69
Largo foliolos	0.19	0.4	0.3	0.46	0.42	0.45	0.17	1	0.18	0.42
Ancho foliolos	0.09	0.23	0.17	0.3	0.26	0.28	0.09	0.18	1	0.32
Ancho foliolos	0.6	0.44	0.73	0.58	0.75	0.72	0.69	0.42	0.32	1
Grueso raquis	0.3	0.24	0.49	0.53	0.58	0.53	0.52	0.25	0.36	0.68
Peciolo/lámina	0.055	0.51	-0.37	-0.32	-0.39	-0.12	-0.33	0.01	-0.01	-0.27
R. distal/R proximal	0.34	0.16	0.7	-0.12	0.35	0.32	-0.34	-0.02	-0.55	0.4
L/A peciolo	-0.03	0.22	0.6	0.2	0.47	0.43	0.22	-0.03	0.12	-0.05
L/A foliolo	0.1	0.17	0.13	0.18	0.17	0.19	0.09	0.72	-0.55	0.12
Densidad foliolos	-0.08	0.4	-0.48	-0.57	-0.6	-0.59	0.12	-0.4	-0.28	0.28
Area foliar	0.36	0.57	0.69	0.77	0.82	0.8	0.5	0.85	0.24	0.68
% R. proximal	0.28	-0.05	0.76	0.02	0.46	0.33	0.42	-0.03	-0.04	0.45
%R. distal	-0.377	-0.44	-0.48	0.27	-0.14	-0.26	-0.16	0.02	0.06	-0.24

APENDICE 1. Continuación

Grueso raquis	Pecíolo/lámina	R. distal/R. prox	L/A pecíolo	L/A foliolo	Den. foliolos	Area foliar	% R proximal	%R distal
0.3	0.055	0.34	-0.03	0.1	-0.08	0.36	0.28	-0.377
0.24	0.51	0.16	0.22	0.17	0.4	0.57	-0.05	-0.44
0.49	-0.37	0.7	0.6	0.13	-0.48	0.69	0.76	-0.48
0.53	-0.32	-0.12	0.2	0.18	-0.57	0.77	0.02	0.27
0.58	-0.39	0.35	0.47	0.17	-0.6	0.82	0.46	-0.14
0.53	-0.12	0.32	0.43	0.19	-0.59	0.8	0.33	-0.26
0.52	-0.33	-0.34	0.22	0.09	0.12	0.5	0.42	-0.16
0.25	0.01	-0.02	-0.03	0.72	-0.4	0.85	-0.03	0.02
0.36	-0.01	-0.55	0.12	-0.55	-0.28	0.24	-0.04	0.06
0.68	-0.27	0.4	-0.05	0.12	0.28	0.68	0.45	-0.24
1	-0.31	0.12	-0.05	-0.04	-0.23	0.47	0.23	0.04
-0.31	1	-0.18	-0.25	0.008	0.17	-0.21	-0.53	-0.36
0.12	-0.18	1	0.59	0.02	-0.1	0.2	0.9	-0.85
-0.05	-0.25	0.59	1	0.06	-0.4	0.26	0.61	-0.43
-0.04	0.008	0.02	0.06	1	-0.14	0.54	0.009	-0.02
-0.23	0.17	-0.1	-0.4	-0.14	1	-0.58	-0.16	0.004
0.47	-0.21	0.2	0.26	0.54	-0.58	1	0.25	-0.08
0.23	-0.53	0.9	0.61	0.009	-0.16	0.25	1	-0.59
0.04	-0.36	-0.85	-0.43	-0.02	0.004	-0.08	-0.59	1

APENDICE 2. Vectores característicos de los tres primeros componentes principales en 18 poblaciones de cocotero mexicano

	PRIN 1	PRIN 2	PRIN 3
No. hojas	0.186	-0.06	0.132
Largo peciolo	0.222	0.108	0.399
L. raquis proximal	0.335	-0.175	-0.044
L. raquis distal	0.269	0.293	-0.131
Largo lámina	0.342	0.055	-0.094
Largo total	0.337	0.078	0.062
Número foliolos	0.252	-0.042	-0.156
Largo foliolos	0.184	0.278	0.255
Ancho foliolos	0.096	0.16	-0.196
Ancho foliolos	0.294	0.038	-0.086
Grueso raquis	0.215	0.124	-0.261
Peciolo/lámina	-0.105	0.062	0.548
R. distal/R proximal	0.179	-0.47	0.065
L/A peciolo	0.158	-0.298	0.027
L/A foliolo	0.089	0.123	0.349
Densidad foliolos	-0.195	-0.135	-0.036
Area foliar	0.308	0.196	0.109
% R. proximal	0.195	-0.428	-0.155
%R. distal	-0.117	0.412	-0.353

CAPITULO 9.
DIVERSIDAD Y RELACIONES FILOGENÉTICAS
EN Cocos nucifera L. DE MÉXICO.

DIVERSIDAD Y RELACIONES FILOGENÉTICAS EN Cocos nucifera L. DE MÉXICO.

DANIEL ZIZUMBO V¹; ROLANDO CARDEÑA L¹. Y DANIEL PIÑERO².

¹Centro de Investigación Científica de Yucatán. A.P. 87, 97310, Mérida, Yucatán, México.

²Instituto de Ecología. UNAM. A.P. 70-275. Cd. Universitaria. México D.F.

Se estudió la variación genética en 22 poblaciones de cocotero mexicano y seis importadas. Quince sistemas isoenzimáticos se establecieron en tejidos foliares, geles de almidón y poliácridamida. Tres loci resultaron polimórficos donde se estimaron frecuencias alélicas: PRX catódica, ENDO, G6PD. Para los dos primeros se demostró segregación mendeliana. Todas las poblaciones mexicanas resultaron polimórficas, en al menos un loci. El polimorfismo, la heterocigosidad esperada y el número de alelos en loci polimórficos fue de 0.43, 0.15 y 1.43. Las poblaciones distribuidas en las costas del Golfo de México presentaron valores más altos de polimorfismo y heterocigosidad. El 71%, de las poblaciones polimórficas para G6PD se encontraron en equilibrio Hardy-Weinberg, el 67% para PRX catódica y el 50% para ENDO, el resto mostraron déficit de heterocigos. Se encontraron altos valores en los estadísticos F de Wright: $F_{(R)}=0.62$, $F_{(IS)}=0.40$, y $F_{(ST)}=0.36$, sugiriendo endogamia y deriva génica. Los valores de distancia, identidad genética y el fenograma, indicaron en la costa del Pacífico tres grupos poblacionales y dos en la del Golfo de México. Los cocoteranos enanos resultaron monomórficos, al igual que el Alto Oeste Africano. El "Alto Polinesio" y el "Alto Rennell" registraron menor distancia genética con poblaciones de la costa Pacífico, agrupándose con ellas. El "Alto Oeste Africano" se agrupó con las del Golfo. Poblaciones de Tabasco mostraron menor distancia genética con las del Pacífico. No se registró diferencia genética entre los cocoteranos enanos locales y los importados.

Palabras clave. Cocotero, Cocos nucifera, diversidad genética, germoplasma, mejoramiento genético, México.

El cocotero (Cocos nucifera L.), es una especie de palma solitaria, monoica, en la cual se han descrito cuatro diferentes patrones de entrecruzamiento, tanto poblaciones alogamas distribuidas en África y la India, como autogamas como los cocoteranos enanos, y con sistemas mixtos en la región del Pacífico y en el Sureste de Asia y Malasia (Rogon 1976). El cocotero es polinizado principalmente por insectos de las Ordenes de Hymenopteros y Coleopteros, aunque también ha sido reportada por el viento en un menor grado (Ashburner 1995).

El cocotero evolucionó en la región Indo-Pacífico, donde fósiles del terciario y el cuaternario han sido encontrados (Sauer

1994), y en donde existen antecedentes de su presencia hace 28,000 años (Loy *et al.* 1992). La distribución original posiblemente se extendió desde la Isla Seychelles en el oeste a las Islas en Linea e Islas Marquesas en el Este (Harries 1995). El hábitat natural de esta especie lo constituye una delgada línea de costa, en sitios con clima húmedo sin sequía prolongada, en playas con muy poco movimiento, donde existe la posibilidad de que una capa de agua dulce se acumule sobre la arena. Invade tierra adentro solo en los bordes de los ríos o deltas con agua dulce disponible y donde la competencia por luz es baja (Harries 1978, Ashburner 1994). Se ha planteado que bajo estas condiciones

naturales, las presiones selectivas favorecieron frutos que incrementaron la posibilidad de colonizar sitios distantes mediante la dispersión por flotación, como frutos con alto contenido de mesocarpo, bajo contenido de endospermo líquido, alto contenido de endospermo sólido y germinación tardía (Harries 1995).

La diseminación por flotación probablemente resultó en la presencia de pequeñas poblaciones en sitios remotos, aisladas geográficamente. Se ha hipotetizado que debido al efecto fundador, a la deriva génica, y al limitado flujo genético, se redujo la variación genética, provocando niveles bajos de diversidad dentro de las poblaciones y diferenciación genética entre poblaciones distribuidas en multitud de islas y sitios remotos en la región del océano Pacífico (Frison 1992; Ashburner 1994)

El humano a través de selección, cultivo y dispersión deliberada, pasó a ser un agente más en la evolución del cocotero. El humano rompió las barreras geográficas a través de la diseminación a grandes distancias, promoviendo aislamientos y provocando contacto de poblaciones diferenciadas. El cocotero acompañó a melanesios y polinesios en la exploración y colonización de las islas del Pacífico y quizás hasta las costas occidentales de América (Ward y Brookfield 1992), marinos malayos y Arabes lo llevaron al sureste de Asia, India y este de África hace aproximadamente (1,000 A.C.) (Shuiling y Harries 1994), portugueses y españoles al Oeste de África y costas orientales y occidentales de América en el siglo dieciséis. Durante los últimos dos siglos, alemanes, ingleses y franceses lo diseminaron por sus Colonias (Harries 1995).

Los registros históricos indican que el cocotero no estaba presente en México antes de 1539. A partir de esta fecha se registran varias introducciones procedentes de diferentes regiones del mundo. De las

costas occidentales de Panamá a las costas del Pacífico (Zizumbo 1996). Posteriormente de las Islas Salomón e islas Filipinas también a las costas del Pacífico y de las Islas de Cabo Verde en África occidental a las costas del Golfo de México (Zizumbo 1996). El cultivo del cocotero en México, durante este siglo llegó a ser el más importante para la producción de aceite, llegando a cubrir una extensión aproximada de 200,000 ha.

Estudios sobre la variación genética se han abordado con la técnica de electroforesis. Benoit and Ghesquiere (1984), probaron 17 sistemas enzimáticos en geles de almidón y poliácridamida, utilizando 6 diferentes tejidos: polen, hoja, raíz, haustorio, embrión y tallo. El polen resultó ser el tejido más conveniente. Solo en ACPH, GOT, PGI y LAP observaron polimorfismo. El estudio incluyó a cuatro poblaciones altas y cuatro enanas, en las primeras se encontraron valores de polimorfismo ($P=0.14$), Heterocigosidad esperada en Hardy Weinberg ($H=0.043$) y número de alelos por loci polimórficos ($N_a=1.77$) (Apéndice 1). No encontraron ningún marcador genético que pudiera diferenciar variedades ni híbridos comerciales.

White *et al.* (1987) con 15 sistemas realizaron un estudio de la diversidad genética incluyendo 6 poblaciones de cocotero de Papua Nueva Guinea e Islas Salomón. Encontraron polimorfismo en cuatro sistemas enzimáticos: PGI, G6PD, MR-2 y AP-2. El polimorfismo reportado fue ($P=0.16$), la heterocigosidad ($H=0.053$) y número de alelos por loci polimórficos ($N_a=1.72$) (Apéndice 1) No encontraron loci que pudieran ser utilizados para identificar cultivares (Morán 1991). Ambos estudios indicaron niveles bajos de variación genética dentro de las poblaciones. El estudio emprendido con marcadores moleculares (RAPD's) en las poblaciones del área del Pacífico sur también reveló una baja

diversidad genética dentro de las poblaciones (Ashburner 1994), sugiriendo efectos de cuello de botella en la historia de la especie.

De tal forma que los antecedentes sugieren varias introducciones en México, con baja variación genética.

En la actualidad las poblaciones de cocotero distribuidas en las costas de la Península de Yucatán y del Golfo de México, están siendo afectadas por una enfermedad epidémica denominada Amarillamiento Letal provocada por un micro organismo (fitoplasma), que es transmitido por al menos el insecto Myndus crudus Van Duzee (Homoptera: Cixiidae). Esta enfermedad ha sido considerada una emergencia sanitaria debido a su virulencia, a que no puede ser controlada por medios químicos y a que invadirá en los próximos años todas las áreas productoras (Robert y Zizumbo 1990). La única forma exitosa para combatirla en los países donde se ha presentado la enfermedad ha sido mediante la generación y el cultivo de plantas resistentes y altamente productoras, obtenidas a partir de plantas que mostraron resistencia natural heredable (Benn 1995).

Ante esta problemática el presente estudio tuvo como objetivos: (1) Estimar los niveles de variación genética presente en las poblaciones de cocotero en México; (2) Estimar la variación genética dentro y entre las poblaciones mexicanas; (3) Aportar evidencias genéticas sobre las relaciones filogenéticas entre las poblaciones mexicanas y poblaciones importadas, que provienen de áreas de donde pudo haberse introducido el cocotero; (4) Aportar evidencias sobre los sitios de contacto entre diferentes ecotipos y (5) Detectar posibles marcadores genéticos útiles a los estudios de entrecruzamiento y al mejoramiento genético, adaptando técnicas electroforéticas que utilicen como tejido de estudio la lámina foliar.

MATERIALES Y MÉTODOS.

Exploración etnobotánica. Las principales áreas productoras de cocotero en México fueron exploradas entre 1989 y 1995 (Figura 1), en ellas se realizó una amplia colecta de 21 poblaciones de cocoteritos altos y una de enanos (Zizumbo y Harries 1990). Entre 1991-95 se establecieron en una colección bajo condiciones experimentales en la costa de Yucatán (Zizumbo y Arellano 1993; Zizumbo y Lira 1995)). Se localizó un campo experimental en la costa de Guerrero donde se concentra el germoplasma importado de Costa de Marfil en África Occidental entre 1977 y 1979. Se localizaron las plantas en el campo experimental siguiendo los reportes técnicos de Maniciot (1978) y Meunier (1982).

Material vegetal. El material incluyó 21 poblaciones locales de cocotero alto y una de cocotero enano amarillo (C5); 6 variedades importadas, tres altas: Alto Oeste Africano (WAT), Alto Polinesio (PLT), Alto Rennell (RLT) y tres enanas: Enano Amarillo Malayo (MYD), Enano Rojo Malayo (MRD) y Enano Rojo Camerúm (CRD). Dos híbridos: PB121 (MYD x WAT) y PB111 (CRD x WAT) y dos poblaciones segregantes de los híbridos PB121 y PB111. En total se estudiaron 32 poblaciones y 20 individuos de cada una (Tabla 1).

Colecta: Las muestras de las poblaciones locales se obtuvieron de plantas de tres a cuatro años, en la colección de germoplasma, bajo condiciones ambientales similares, a excepción de Tabasco 2 y Tabasco 4, que fueron plantas entre uno y dos años durante su desarrollo en vivero. Las muestras de las variedades importadas e híbridos se obtuvieron directamente en la plantación experimental en las costas del estado de Guerrero, en plantas de 16 años.

Semillas producto de entrecruzamiento de los híbridos PB121 y PB 111 sembradas en Guerrero, fueron germinadas en condiciones de vivero y analizadas entre uno y un año y medio. Todas las muestras fueron obtenidas de la parte basal de un foliolo de la primer hoja abierta. La extracción de proteínas se llevó a cabo inmediatamente después de la colecta.

Técnicas de extracción, separación y tinción proteica en hoja. Se montó la extracción proteica en hoja para estudiar plantas en diferentes estadios de desarrollo y para contar eventualmente con una herramienta para identificar plantas producto de polinización controlada en vivero. Se probaron varios buffers de extracción proteica, la mejor visualización se logró con una modificación a Bennaceur *et al.* (1991), ajustando el pH a 5.5. Se utilizó 0.1 gr. de lamina foliar, 70 mg. de polivinilpolipirrolidona (PVPP), y 1 ml. de buffer de extracción (ácido ascorbico 0.1M, L-cisteína 0.05M, thiourea 0.005M). El pH se ajustó con NaOH. La maceración de la hoja se realizó hasta obtener una pasta homogénea. El homogeneizado se filtró y el filtrado se colectó en tubos de crio-conservación y se transfirieron a termos y tanques de nitrógeno líquido.

Se probó una serie de sistemas de separación, el mejor en almidón resultó ser uno discontinuo de hidróxido de litio-borato pH 8.0/ Tris-citratos pH 7.6 (May 1992). En poliacrilamida, uno discontinuo no disociante (Davis 1964; Omstein 1964). Este último fue el más utilizado en todo el estudio, por la alta resolución lograda. Se usaron geles con 4% y 7.5% de acrilamida para la fase de apilamiento y separación respectivamente, con 1.5 mm. de espesor, a 13 mA/cm² de corriente constante durante la corrida y a 4°C. Para las tres enzimas se utilizó el sistema alcalino para la separación de las proteínas anódicas descrito por Davis (1964).

Se utilizaron 19 sistemas de tinción enzimática, reportadas por May (1992). La mejor visualización de los patrones de separación para los sistemas polimórficos encontrados se lograron mediante ligeras modificaciones a protocolos descritos para PRX catódica, G6PD por Arulsekar y Parfit (1986), para ENDO por la Association of Official Seed Analysts (1991).

Interpretación genética de los polimorfismos. La variabilidad observada fue interpretada en términos de alelos tentativos, basados en el determinismo genético descrito para un alto número de sistemas enzimáticos de plantas (Gottlieb 1981; Torres y Tisserat 1980). Para interpretar los resultados, incluimos en cada gel de corrida, tres individuos testigos, cada uno con diferente genotipo en el sistema isoenzimático estudiado (homócigo rápido, homócigo lento y heterocigo), además de los 20 individuos de cada población estudiada.

Análisis de segregación. Se realizaron estudios para demostrar la segregación mendeliana en los sistemas PRX catódica y ENDO. En el estudio se utilizaron individuos de la progenie de los híbridos PB121 y PB111 (Cardeña, Oropeza y Zizumbo sometido). Las plantas híbridas se generaron en el programa de mejoramiento del IROH, en Costa de Marfil, mediante polinización controlada. Las plantas híbridas fueron importadas a México en 1977 y establecidas en lotes experimentales en la costa del estado de Guerrero (Manciot 1978; Meunier 1982). Las semillas de estos individuos híbridos producidos naturalmente fueron colectadas y germinadas. Las plantas híbridas presentan un sistema mixto de entrecruzamiento (Ashburner 1995).

Análisis de la variación genética. Se utilizó el paquete estadístico Biosys (Swofford

1989). Primero se obtuvieron las frecuencias alélicas, para los seis loci (tres enzimas) en 28 poblaciones. Se estimó la variación genética en las poblaciones mexicanas con los siguientes índices:

(1) Proporción de loci polimórficos (P): tomando en cuenta los 15 sistemas estudiados (P1), y tomado en cuenta sólo los 3 loci polimórficos (P2).

(2) Heterocigosis promedio esperada no sesgada (H), de Nei (1977): Tomando en cuenta los 15 loci estudiados (H1), y tomando en cuenta solo los tres polimórficos (H2). Este índice se obtuvo a partir del promedio de la heterocigosis suponiendo equilibrio Hardy-Weinberg para los genes polimórficos presentes en la población (Hedrick 1983).

(3) Número promedio de alelos por locus para cada población (Na) (Hedrick 1983).

La descripción de la estructura genética dentro y entre las poblaciones se realizó mediante el índice de fijación F y los estadísticos de Wright (1978): $F_{(ts)}$, $F_{(st)}$ y $F_{(it)}$.

El índice de fijación examina si las frecuencias alélicas de un locus se desvían de las esperadas. Esto se hace calculando la desviación de la frecuencia observada de los heterocigos esperados por la Ley de Hardy-Weinberg (Hedrick 1983)

El índice F de fijación es definido como: $F=1-(\text{proporción de heterocigos observados}/\text{proporción de heterocigos esperados})$, los heterocigos esperados son $2pq$, dado que solo existieron como máximo dos alelos por locus.

Los estadísticos F de Wright describen el arreglo de la variación genética en una población subdividida. La estimación de estos estadísticos se realizó eliminando a las poblaciones que resultaron idénticas o con

distancia genética cero, con la finalidad de no subestimar los resultados.

$F_{(st)}$, (F subpoblación-total) es una medida de la diferenciación genética entre subpoblaciones. Se obtuvo mediante la fórmula:

$$F_{(st)} = (Ht - Hs)/Ht.$$

Donde Hs es la proporción de heterocigos esperada promedio a nivel subpoblación y Ht es la proporción de heterocigos esperada promedio a nivel global (Nei 1977).

$F_{(ts)}$ y $F_{(it)}$ son medidas de la desviación de las proporciones de Hardy-Weinberg dentro de las subpoblaciones y en la población total respectivamente. Los valores positivos de estos índices indican una deficiencia de heterocigos y valores negativos indican un exceso (Hedrick 1983).

$F_{(ts)}$, se obtuvo mediante la fórmula:

$$F_{(ts)} = (Hs - Ho)/Hs.$$

Donde Ho es la heterocigosis promedio observada sobre todos los loci, a nivel de la subpoblación; Hs es la heterocigosis promedio esperada sobre todos los loci a nivel de subpoblación (Nei 1977).

$F_{(it)}$ Mide la diferenciación total debida tanto por la endogamia como a la deriva génica. Se obtiene mediante la fórmula (Nei 1977):

$$F_{(it)} = (Ht - Ho)/Ht.$$

Donde Ht es la heterocigosis promedio esperada sobre todos los loci a nivel de toda la subpoblación.

Los tres estadísticos se relacionan mediante la fórmula:

$$(1 - F_{(it)}) = (1 - F_{(ts)}) (1 - F_{(st)}).$$

Para conocer la probabilidad de que $F_{(ts)}$ y $F_{(it)}$, fueran estadísticamente diferentes de

cero, se aproximaron a una chi cuadrada: chi cuadrada = $F^2 N (k-1)/2$ grados de libertad, donde N es el tamaño de muestra y k el número de alelos (Eguiarte 1990). Para saber la significancia de $F_{(st)}$ fue: chi cuadrada $2N F_{st} (k-1)$ con $(k-1)(s-1)$ grados de libertad donde N es el tamaño de muestra, k el número de alelos y s el número de subpoblaciones (Eguiarte 1990).

El parámetro de identidad genética (I) entre poblaciones se calculó utilizando el modelo de Nei (1977). La identidad genética es definida como la probabilidad de identidad de un gene en el mismo locus:

$$I = J_{xy} / (J_x J_y)^{1/2}$$

donde $J_{xy} = \sum p_i x p_i y$, que es la probabilidad de escoger un par de alelos idénticos, uno en la población x y otro en la población y, donde: $J_x = \sum p_i^2 x$, y $J_y = \sum p_i^2 y$, que son las probabilidades de escoger un par idéntico dentro de cada población (Eguiarte 1990).

La distancia genética (D) entre poblaciones se calculó utilizando el modelo desarrollado por Rogers modificado por Wright (1978), donde:

$$D = -\ln(I).$$

El parámetro de identidad genética (I) toma valores entre cero cuando las dos poblaciones comparadas no comparten alelos, hasta uno cuando comparten todos los alelos. El parámetro distancia genética (D) toma valores de cero cuando las dos poblaciones tienen los mismos alelos y en las mismas frecuencias y de infinito cuando no comparten ningún alelo (Hedrick 1983). Para el cálculo de los parámetros de distancia e identidad genética se incluyeron las poblaciones importadas.

Se hizo un árbol filogenético para observar las relaciones filogenéticas entre las poblaciones mexicanas y las importadas. El fenograma se construyó con datos de

distancias genéticas entre poblaciones, con el modelo de Rogers modificado por Wright (1978), con el método de UPGMA (un-weighted pair group method).

RESULTADOS

Actividad enzimática. De los diecinueve sistemas enzimáticos probados, en dos de ellos no se logró visualizar actividad: HEX, GLUD. En dos la resolución no permitió distinguir el patrón de separación: ALD y AK. De 15 sistemas enzimáticos: ACPH, ADH, EST, GDH, GOT, IDH; MDH, PGI, PGM, SDH, APX, RUB, G6PD; PRX catódica y ENDO, solo en los tres últimos encontramos polimorfismo y fue posible interpretar los alelos. En cada uno de estos tres loci, se encontraron dos alelos (Figura 2).

El patrón de separación encontrado para G-6PD mostró tres fenotipos, uno consistente en un triplete lento, el segundo en un triplete rápido y un tercero en un quinteto. Esto indica que se trata de una enzima trimérica. En PRX catódica el patrón de separación mostró tres fenotipos: Uno consistente en una banda lenta, el segundo en una banda rápida y el tercero en tres bandas. Esto indica que se trata de una enzima dímica. En ENDO el patrón de separación mostró tres fenotipos. Uno consistente en una banda rápida, el segundo en una banda lenta y el tercero en una banda doble. Lo cual indica que se trata de una enzima monomérica (Figura 2). La segregación para los loci PRX catódica, ENDO resultó ser mendeliana (Cardeña, Oropeza y Zizumbo sometido).

Niveles de variación genética. Las frecuencias alélicas se presentan en la tabla 2. Todas las poblaciones mexicanas de cocotero alto resultaron polimórficas. Las poblaciones distribuidas en las costas del Golfo mostraron polimorfismo en los loci PRX

catódica y ENDO, mientras que en G6PD resultaron monomórficas. Caso contrario a las poblaciones distribuidas en las costas del Pacífico, las cuales resultaron monomórficas en los sistemas CPX y ENDO, y polimórficas para G6PD.

En el conjunto de las poblaciones encontramos un polimorfismo en loci polimórficos al 95% de 0.43, una heterosis en loci polimórficos esperada promedio de 0.15, y un promedio de loci polimórficos efectivos de 1.43 (Tabla 3).

El mayor número de alelos por locus se encontró en las poblaciones distribuidas en la costa del Golfo (1.67), así como mayor índice de polimorfismo al 95%, de 0.67 y mayor heterocigosis promedio esperada (0.27) (Tabla 3). En las poblaciones de la costa del Pacífico se encontró un número de alelos por locus de 1.33, un índice de polimorfismo al 95% de 0.33, una heterocigosis promedio esperada de 0.11. Mientras que en las tres poblaciones de cocoteros altos importados se encontró un número de alelos por locus de 0.92, un polimorfismo al 95% de 0.22, una heterocigosis media esperada de 0.11. Así las poblaciones del Golfo mostraron valores más de dos veces mayor de polimorfismo y heterocigosis a las poblaciones del Pacífico y a las importadas (Tabla 3).

Los cocoteros enanos tanto el local como los importados (C5, MYD, MRD y CRD), no presentaron variación genética ya que resultaron monomórficos en todos los loci estudiados, al igual que WAT. El Alto Rennel (RLT) y el Alto Polinesio (PLT) resultaron polimórficos solo en G6PD.

Índices de Fijación F. Los índices F de Fijación por locus se muestran en la tabla 4. Solo 8 resultaron negativos y 21 positivos. La mayoría se encontraron en equilibrio Hardy-Weinberg. El 70% de las poblaciones polimórficas para el sistema G6PD se

encontraron en equilibrio Hardy-Weinberg, el 67% para el sistema PRX catódica y el 50% para el sistema ENDO. Todos los índices que resultaron significativos fueron positivos. Esto resultó para las poblaciones T1 en los loci PRX catódica y ENDO, la población T4 en el locus ENDO, Las poblaciones K2 y K3 en el locus ENDO, Las poblaciones G2, M1, M2, C6 y RLT para el locus G6PD.

Variación dentro y entre de las poblaciones. El valor promedio encontrado del parámetro $F_{(t)}$ (individuo-total) fue alto y significativo, (0.62). Este valor puede deberse tanto a una alta endogamia, como a efectos de la deriva génica (Tabla 5).

El valor promedio del parámetro $F_{(s)}$ (individuo-subpoblación), resultó alto y positivo de manera similar que los índices de Fijación. El alto valor positivo y significativo (0.40) nos indica exceso de individuos homocigos en relación a los esperados, debido posiblemente a la endogamia local.

Los valores encontrados de $F_{(st)}$ (sub población total), encontramos también un valor promedio alto y significativo (0.36), lo cual indica alta variación genética entre poblaciones.

Distancias e identidades genéticas. Registramos valores más altos de distancia y menores de identidad genética entre las poblaciones del Golfo (Campeche y Yucatán) y las del Pacífico, que entre poblaciones de una misma costa (Tabla 6). Entre Golfo-Pacífico la distancia fue entre 0.48 y 0.51, y la identidad entre 0.64 y 0.75 (Tabla 6). Entre poblaciones Golfo y Golfo la distancia fue entre 0.03 y 0.05, mientras que la identidad fue de 1.

Entre las poblaciones del Pacífico la distancia fue entre 0 y 0.16, mientras que la identidad fue entre 0.92 y 1. Las poblaciones estudiadas del estado de Tabasco mostraron menor distancia y mayor identidad genética

con las poblaciones distribuidas en las costas del Pacífico (D entre 0.14 y 0.34; I entre 0.86 y 0.99), en comparación con las distribuidas en Campeche y Yucatán (D entre 0.33 y 0.37; I entre 0.83 y 0.86).

En cuanto a los valores de distancia e identidad genética entre las poblaciones mexicanas y las importadas registramos que las poblaciones de la costa del Golfo mostraron menor distancia y mayor identidad genética con el WAT (D entre 0.32 y 0.36); I (entre 0.86 y 0.90), que con RLT (D entre 0.47 y 0.51); I (entre 0.70 y 0.75) y con PLT (D entre 0.59 y 0.62); I (entre 0.51 y 0.55). Las poblaciones del Pacífico sin embargo mostraron mayor distancia y menor identidad genética con el WAT (D=0.82 y 0.88); I (entre 0.17 y 0.32), que con el RLT (D entre 0 y 0.13); I (entre 0.92 y 1) y con el PLT (D entre 0.04 y 0.118); I (entre 0.89 y 1). Esto indica que las poblaciones distribuidas en el Golfo de México se parecen más a la población africana, a excepción de las poblaciones estudiadas de Tabasco, y que las poblaciones distribuidas en las costas del Pacífico incluyendo a las de Tabasco, se parecen más a las importadas de las islas del Pacífico. Los cocoteros importados, "Enanos Malayos" y "Alto Oeste Africano", no compartieron ningún locus y resultaron monomórficas. Entre los cocoteros enanos y los altos importados de las Islas del Pacífico registramos valores bajos de distancia y altos de identidad genética. Con RLT (D = 0.53), (I= 0.71), con PLT (D= 0.22), (I= 0.96). Esto indica que los cocoteros enanos son genéticamente más parecidos y seguramente emparentados a los cocoteros de las islas del Pacífico, como ha sido propuesto.

Relaciones filogenéticas. El fenograma construido con los datos de distancia genética, indicó dos grandes ramas (Figura 3). Una conformada por las poblaciones de Golfo de México: K1, K2, K3, Y4, y en la cual

se agrupó la población importada de cocoteros altos africanos WAT. En la otra rama principal, se agruparon el resto de poblaciones. En una primera subdivisión de esta segunda rama, se separaron las poblaciones de los cocoteros enanos importados con la población mexicana de cocoteros enanos (C5), quedando incluidas dos poblaciones altas: G2 y el cocotero importado PLT, las cuales se separaron posteriormente del grupo Enano. Por la otra vía, la rama secundaria se separó en dos grupos, por una parte las poblaciones del estado de Tabasco T2 y T4 del resto de los cocoteros altos del Pacífico. Este último grupo se separó en dos sub-grupos G1, M1, C2, G4, M3, C1, J1, C3, de otro grupo de poblaciones: M2, J2, y N2, el cual incluyó a la población importada RLT.

DISCUSIÓN.

Extracción y actividad enzimática. Los problemas reportados para la extracción y visualización de actividad enzimática a partir de muestras de hoja fueron superadas. Esto permitirá realizar en el futuro estudios genéticos con plántulas jóvenes en condiciones de vivero, abriendo la posibilidad de identificar plantas híbridas generadas por cruza de cocoteros enanos con altos (Cardeña *et al.* sometido).

Niveles de variación genética. Encontramos que todas las poblaciones altas mexicanas de cocotero alto fueron polimórficas, aunque con valores bajos de polimorfismo, heterocigosidad ($P1= 0.09; H1= 0.023$), así como polimorfismo, heterocigosidad y número de alelos por loci polimórficos ($P2=0.43; H2=0.150$ y $N_a=1.43$). Estos valores son menores a los que se obtuvieron con los datos reportados por Benoit y Ghesquiere (1984) para el promedio de cuatro poblaciones altas de diferentes regiones

geográficas del mundo (Apéndice 1): ($P1=0.14$; $P2= 0.56$, $H1=0.43$; $H2=0.187$; $N_a=1.77$). También obtuvimos valores menores para cinco poblaciones altas de Nueva Guinea e Islas Salomón ($P2= 0.58$; $H2=0.200$ y $N_a=1.72$) Moran (1991) para (Apéndice 1).

Lo anterior indica que a pesar de haberse registrado varias introducciones al país los niveles de variación genética son bajos, particularmente en las costas del Pacífico.

En relación a la variación genética reportada para una sola población, de la palma silvestre *Astrocaryum mexicum* Liebm. (Palmae: Coccoidea) distribuida en la costa del Golfo de México: ($P1=0.32$; $H1=0.150$; $N_a= 2.14$) (Eguarte 1990), también los valores obtenidos para todas las poblaciones mexicanas de cocotero fueron bajas, como también lo son los valores reportados para la región del Pacífico sur.

Ninguna de las cuatro poblaciones de cocoteros enanos en México, presentó variación (tres de enanos Malayos y una de Rojo Camerún), resultando monomórficas para todos los sistemas estudiados. Los resultados reportados por Benoit y Ghesquiere (1984) indicaron al Enano Amarillo Malayo como monomórfico, mientras que los otros tres (Rojo Camerún, Niu Leka y Verde Sri Lanka), resultaron polimórficas (Apéndice 1).

En nuestro estudio, la población importada "Alto Oeste Africano" resultó también monomórfico, como fue reportada por Benoit y Ghesquiere (1984). Sin embargo nosotros encontramos que no compartieron ningún alelo en los tres loci con los Enanos Malayos. Esto permite utilizar los tres alelos como marcadores genéticos en las cruza entre ellos. Lo anterior es particularmente importante debido a que el mejoramiento genético en la especie se ha centrado en aprovechar la habilidad

combinatoria entre cocoteros enanos y altos, y los híbridos comerciales más importantes, el PB121 y el PB 111, que han sido producidos mediante la cruza "Enano Amarillo Malayo" por "Alto Oeste Africano" y el "Enano Rojo Camerún" por "Alto Oeste Africano" respectivamente. Estos dos híbridos han sido introducidos a los principales países productores del mundo, incluyendo a México (Lamothe *et al.* 1991).

Tanto el Alto Rennell como el Alto Polinesio resultaron polimórficos, encontramos que para la enzima G6PD, el Alto Rennell presentó mayoritariamente el alelo opuesto al que presentaron los cocoteros enanos, por lo cual eventualmente podría ser utilizado como marcador genético para la cruza entre estos dos variedades, conocido comercialmente como PB 123. El PLT resultó polimórfico para G6PD, con valores altos de heterocigosidad esperada en ese alelo ($H2= 0.48$).

Índices de Fijación. Se registraron valores altos, positivos y significativos en los índices de Fijación para las poblaciones del Pacífico: G2, M1, M2 y C6, y para las poblaciones del Golfo: T2, T4, K2 y K4. Lo anterior indica que existen más homócigos de los que se esperan si hubiera apareamiento al azar e indica efecto de endogamia en la población. El resto de las poblaciones se encontraron en equilibrio Hardy-Weimberg. Solo las poblaciones K3, Y4, M3, N1 y PLT mostraron valores negativos, pero no significativos que indicaran exceso de individuos heterocigos.

Variación dentro y entre poblaciones. Los valores de $F_{(ts)}$ resultaron todos positivos y significativos, indicando exceso de homócigos sugiriendo alta endogamia local. Los altos valores encontrados para la $F_{(st)}$, junto con los altos valores de distancia genética entre poblaciones de ambas costas

indicaron que estas poblaciones están altamente diferenciadas. Los altos valores F_{ST} se deben posiblemente tanto a la baja variación poblacional como a la alta diferenciación entre poblaciones.

Los bajos valores de variación dentro de las poblaciones sugiere que en el proceso de difusión y colonización del cocotero a México, pudieron estar involucrados tanto un fenómeno de cuello de botella en la historia evolutiva de la especie, como un efecto fundador al ser introducido.

Los estudios de variabilidad genética detectada mediante el uso de marcadores moleculares RAPD's, en el área del Pacífico sur, de donde pudieron proceder las poblaciones a la costa occidental de México, indicaron una baja diversidad promedio en las poblaciones altas de la región. Calcularon el porcentaje de diversidad de marcadores RAPD para las poblaciones altas de la región (H_{PAC}) de 0.35. El promedio de diversidad dentro de las poblaciones de 0.21, que representa el 60% de la variación genética, y el 40% entre poblaciones (Ashburner *et al.* 1997). La baja diversidad intrapoblacional sugiere que el cocotero se comporta como una especie autopolinizada en la región del Pacífico sur, a pesar de que tengan un sistema mixto de entrecruzamiento (Ashburner 1995). La baja diversidad encontrada en esa área sugiere en efecto, un cuello de botella en el pasado de la especie, producto de difusión natural con pocos individuos, en sitios aislados, remotos, y la presencia de desastres naturales como ciclones, fluctuaciones en los niveles de las aguas del mar. Adicionalmente con el re-emplazamiento de las poblaciones originales por palmas con características antropocéntricas, como lo sugiere el modelo de Harries (1978).

Las evidencias históricas señalan introducciones a México de bajos números de semillas, como la ocurrida de Panamá,

que sólo incluyó a 24 propágulos, procedentes de pocas plantas (Zizumbo 1996). Introducciones con bajo número de propágulos y primeras generaciones con pocos individuos, y un largo período de tiempo para alcanzar grandes números, pudieron provocar deriva génica.

La alta diferenciación entre las poblaciones que se desarrollan en ambas costas, indica que seguramente proceden de distintas regiones geográficas, como lo indican las fuentes históricas.

Distancia, identidad y relaciones filogenéticas. Las distancias e identidades genéticas mostraron que las poblaciones de distribuidas en Yucatán y Campeche, están más cercanas a la población africana que el resto de poblaciones, de tal forma que constituyeron una de las dos ramas principales del fenograma. El grupo de cocoteritos enanos mostró menor distanciamiento a poblaciones altas del Pacífico que a las poblaciones del Golfo y a la población africana. Incluso conformó una rama secundaria con las poblaciones altas G2 y RLT.

Las poblaciones T2 y T4, presentaron distanciamientos menores con las poblaciones del Pacífico que con las del Golfo, indicando una posible procedencia de la costa Pacífico. Finalmente, el resto de las poblaciones en el Pacífico mostraron distancias genéticas muy bajas entre sí. Un primer grupo quedó conformado por las poblaciones GU, C4, N1, C2, M2, N2, J2. El segundo grupo por G4, J1, RLT, M1, C3, C6 y C1.

Estudios realizados en estas mismas poblaciones utilizando caracteres morfológicos y fisiológicos indicaron un patrón general de variación similar al obtenido en el fenograma de este estudio. Los grupos poblacionales de cocoteritos altos más diferenciados fueron precisamente entre poblaciones localizadas en cada costa. Los

cocoteros enanos por su parte mostraron alta diferenciación morfológica y fisiológicamente en relación a los cocoteros altos, pero el estudio genético reveló que están más cercanos genéticamente a los cocoteros altos del Pacífico que a los del Golfo.

El patrón de variación con características morfofisiológicas mostró que las poblaciones distribuidas en las costas occidentales se formaron tres grupos poblacionales o ecotipos: Un grupo conformado por poblaciones que se distribuyen en costa Chica en el estado de Guerrero (G1 y G2), denominado "Alto Pacífico 3", con mayor similitud genética con la población importada PLT. Otro grupo formado por poblaciones de los estados de Colima y Nayarit (C1, C2, C3, N1, N2), denominado "Alto Pacífico 1". El tercero conformado por poblaciones con distribución en varios Estados de la costa del Pacífico (M1, M2, M3, C4, C6, J1 y J2).

Al comparar los agrupamientos resultantes de los dos estudios, se observan inconsistencias importantes, aunque el patrón general fue similar. Las poblaciones C1, C3, C4 y J2 cambiaron de agrupamientos. Esta discordancia pensamos es producto a la corta distancia genética entre los dos grupos generales, por lo cual errores en el muestreo debido al tamaño de muestra pequeño en este estudio pudo ser la causa de esta inconsistencia.

Procedencia de las poblaciones mexicanas. Las evidencias aportadas por este estudio indican una procedencia africana para las poblaciones de la costa del Golfo. Mientras que para las poblaciones distribuidas en la costa occidental, indican una procedencia del área del Pacífico. También las evidencias aportadas por los estudios morfológicos y fisiológicos así lo indicaron (Zizumbo y Piñero sometido; Zizumbo en prep.).

La distancia genética observada entre las poblaciones mexicanas la africana entre y la mayor variación genética en las poblaciones mexicanas, indican una diferenciación importante entre ellas. Dado que las poblaciones tanto de México como del oeste de África fueron introducidas de las Islas de Cabo Verde, prácticamente al mismo tiempo, nos podemos plantear varias hipótesis. En primer término, que en la introducción en África occidental se produjo un efecto fundador por un número reducido de semillas lo que condujo a la fijación, mientras que en México pudieron ser introducidas un alto número de semillas. En segundo lugar que las introducciones originales a las costas del Golfo de México fueron similares a las producidas en África occidental, pero que en México existió infiltración genética con poblaciones procedentes del Pacífico. Las evidencias etno-históricas y etnobotánicas indican sin embargo, que el contacto entre poblaciones del Golfo y el Pacífico se pudo desarrollar en el área de Tabasco hasta principios de este siglo, a donde fueron introducidas poblaciones procedentes del Pacífico y Campeche. En esta región las poblaciones T2 y T4 presentaron valores mayores polimorfismo y heterocigosidad en relación a las poblaciones del Pacífico de donde procedieron. Así la diversidad de estas poblaciones se incrementó al hibridarse con poblaciones del Golfo procedentes de Campeche. Por tal razón pensamos que la primer hipótesis puede ser la más factible. Las poblaciones T2 y T4 mostraron mayor similitud con las poblaciones del Pacífico, lo cual concuerda con los resultados de la caracterización morfológica de fruto *in situ*, germinativa y morfo-fisiológica *ex situ*.

Perspectivas. No registramos diferencias genéticas entre las poblaciones de la costa del Golfo K2, K3 y Y4, lo cual sugiere flujo genético entre ellas, lo cual está de

acuerdo con su comportamiento alogamo. Estas poblaciones están siendo eliminadas por el Amarillamiento Letal, ya que están registrando niveles de susceptibilidad cercanos al 100%, lo cual plantea la urgente necesidad de establecer estrategias de conservación de este germoplasma.

La presencia de esta enfermedad devastadora y la eventual presencia de otras enfermedades o plagas, plantean la urgente necesidad de incorporar diversidad genética al país. Sería de primordial importancia implementar un programa de hibridación de cocoteros altos del Golfo con el Pacífico en áreas libres a la enfermedad, así como conservar *in vitro* polen a largo plazo.

Es importante incorporar germoplasma procedente de las costas occidentales de América, de los cinco sitios donde fue reportada la presencia del cocoteros en América hacia 1514 (Zizumbo y Quero sometido), así como de la región del Pacífico sur, particularmente del área Nueva Guinea donde se ha registrado mayor diversidad genética. Una estrategia de importación de polen y el desarrollo de un programa de hibridación con los cocoteros altos mexicanos incrementaría la heterosis. Esta estrategia se vislumbra como la más viable, ante las restricciones cuarentenarias actuales para importar semillas y embriones.

A nivel mundial el reto es enorme, ya que el proceso evolutivo en la especie ha determinado que el acervo genético se encuentre fragmentado en multitud de sitios por lo que su colecta involucraría la exploración de multitud sitios remotos, dispersos en un área enorme. El intercambio de germoplasma entre colecciones podría jugar un papel importante si se intercambian poblaciones locales. Sin embargo, en las colecciones se concentran principalmente las mismas poblaciones importadas con baja variación genética (Zizumbo y Arellano 1994).

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación forma parte de la tesis doctoral que el primer autor desarrolla en el Instituto de Ecología/UACPyP de la Universidad Autónoma de México. La investigación fué parcialmente financiada por CONACyT, a través del proyecto 0598-N9109. Los autores expresan sus agradecimientos a Nidia Perez N. y Mario Sumano por su apoyo en el trabajo de laboratorio. A Patricia Colunga G-M, Roger Ashburner y Luis Eguarte por sus sugerencias al escrito y proporcionar literatura del tema. Al Dr. Gavin Moran por su amabilidad al proporcionar sus reportes técnicos. A los productores de la Unidad Coprera No. 1 de San Crisanto, Sinaché Yucatán por la facilidades otorgadas para el establecimiento y mantenimiento de las plantaciones experimentales.

BIBLIOGRAFÍA

- Arulsekhar, S. and D.E. Parfitt.** 1986. Isozyme analysis procedures for stone fruits, almond, grape, walnut, pistachio and fig. *HortScience* 21:928-933.
- Ashburner, G.R.** 1994. Characterization, collection and conservation of *Cocos nucifera* L. in the south Pacific. Ph. D. thesis, Univ. of Melbourne, Australia.
- Ashburner, G.R.** 1995. Reproductive biology of coconut palms. Pages 11-122. in: C. Orpeza *et al.* Lethal Yellowing: research and practical aspects. Kluwer Academic Publishers.
- Ashburner, G. R., W.K. Thompson and G.M. Halloran.** Genetic resources of coconut palm (*Cocos nucifera* L.) in the south Pacific region. RAPD's analysis. *Crop Science* (in press).

- Association of Official Seed Analysts.** 1991. Cultivar Purity testing Handbook. Contribution No. 33 to the handbook of seed testing. USA.
- Been, B.O.** 1995. Production and advantages of coconut hybrids. Pages 187-194. In: C. Oropeza et al. (eds.). Lethal Yellowing: Research and practical aspects. Kluwer, Dordrech.
- Bennaceur M., C. Lanaud M., H. Chevallier and N. Bounaga.** 1991. Genetic diversity of the date palm. (*Phoenix dactylifera* L.). from Algeria revealed by enzyme markers. *Plant Breeding* 107:56-69.
- Benoit, H. and M. Ghiequiere.** 1984. Electrophorese, compte-rendu cocotier. Repport Interne. Laborarytoire d'electrophorése. Mesures biochimiques, IRHO-CIRAD. Montpellier. (no publicado).
- Cardena-Lopez, R., C. Oropeza S. and D. Zizumbo-Villarreal.** Leaf proteins as markers in coconut palm (*Cocos nucifera* L.). (Sometido).
- Davis, B. J.** 1964. Disc electrophoresis II. Method and application to human serum proteins. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 121:404-427.
- Eguiarte F., L. E.** 1990. Genética de poblaciones de *Astrocaryum mexicanum* Liebm. en los Tuxtlas, Veracruz. Tesis Doctoral. Centro de Ecología/UACPyP. UNAM. México.
- Frison, E. A.** 1992. Safe movement of coconut germplasm. Presentation of guidelines. Pages 46-53. in: IBPGR. Coconut Genetic Resources. Papers of an IBPGR workshop, Cipanas, Indonesia. Internatuonal Network series No. 8. Rome.
- Gottlieb, L. D.** 1981. Electrophorese evidence and plant population. *Prog. Phytochem* 7: 1-46.
- Harries, H. C.** 1978. The evolution, dissemination and classification of *Cocos nucifera* L. *The Botanical Review* 44: 265-319.
- Harries, H. C.** 1995. Coconut. Pages 351-357. in J. Smart and D.W. Simmonds. Evolution of crop plants. Second Edition. Logman Scientific & Technical. London.
- Hedrick, P. W.** 1983. Genetis of populations. Science Books Int., Boston.
- Lamothe, de N., A. Sangre, J. Meunier and J. P. Le Saint.** 1991. Coconut hybrids: interest and prospects. Pages 26-38. in: E. G. Silas et al. (eds). Coconut breeding and management. Kerala University. Trichur, India.
- Loy, T. H., M. Spriggs and S. Wickler.** 1992. Direct evidence for human use of plants 28,000 years ago: starch residues on stone artefacts from the northern Solomon Islands. *Antiquity* 66:898-912.
- Manciot, R.** 1978. Programme de recherches pour la regeneration et l'intensification de la production de la cocoteraie du Guerrero (Mexico). Doc. No. 1394. IRHO. 11 Squire Petrarque 75016. (no publicado).
- May, B.** 1992. Starc gel electrophoresis of allozymes. Pages 1-26. in: A.R. Hoelzel. Molecular genetic analysis of populations: a practical approach. Oxford Univ. Press. Oxford.
- Meunier, J.** 1982. Visit to impulsora Guerre-rene del cocotero. Internal Report, IROH. 11 Square Petrarque 75016, Paris. (no publicado).

- Moran, G.** 1991. Report of isozyme research of coconuts. CSIRO. Div. of forest research Canberra. School of Botany. Univ. Melbourne. Australia. (no publicado)
- Nei, M.** 1977. F statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations *Ann. Human Genet.* 41: 225-233.
- Omstein, L.** 1964. Disc electrophoresis I. Background and theory. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 121:321-349.
- Robert, M. y D. Zizumbo V.** (comp). 1990. La problemática del Amarillamiento Letal del cocotero en México. CICY. Mérida, México.
- Rogon, F.** 1976. Biologie florale du cocotier. Durée et succession des phases mâles et femelles chez divers types de cocotiers. *Oleagineux* 31:13-18.
- Sauer, D. J.** 1994. Historical geography of crop plants. CRC Press. London.
- Shuiling, M. and H. C. Harries.** 1994. The coconut palm in East Africa I. *East African Tall. Principes* 38:4-11.
- Swofford, D.L.** 1989. Biosys-1. Users manual. Release 1.7. The University of Illinois.
- Torres, A. M. and B. Tisserat.** 1980. Leaf isoenzymes as genetic markers in date palms. *American Journal of Botany* 67:162-167.
- Ward, G. and M. Brookfield.** 1992. The dispersal of coconut: did it float or was it carried to Panama? *Journal of Biogeography* 19: 467-480.
- White, T., G. Moran and R.B. Knox.** 1987. Estimation of genetic distance in Coconut. ACIAR Project: Coconut improvement. Report 1. School of Botany, The Univ. of Melbourne. Australia (no publicado).
- White, T., G. Moran and R.B. Knox.** 1988. Estimation of genetic distance in Coconut. ACIAR Project: Coconut improvement. Report 2. School of Botany, The Univ. of Melbourne. Australia. (no publicado).
- Wright, S.** 1978. Evolution and genetics of populations, vol. 4: Variability within and among natural natural populations. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Zizumbo V., D. y H. C. Harries.** 1990. Variedades y disponibilidad de germoplasma de cocotero en México. Pags. 103-122. *in*: M.L. Robert y D. Zizumbo. La problemática del amarillamiento letal del cocotero en México. CICY. Mérida, México.
- Zizumbo V, D., F.Hernandez R. and H. C. Harries.** 1993. Coconut varieties in Mexico. *Economic Botany* 47: 65-78
- Zizumbo V., D. and J. Arellano M.** 1995. Coconut variation and genetic resources. Pages 123-138. *in*: Orpeza *et al.* Lethal Yellowing: research and practical aspects. Kluwer Academic Publishers.
- Zizumbo V., D.** 1996. Coconut History in Mexico, Genetic Resources and Crop Evolution. 43:505-515.
- Zizumbo V., D. and D. Piñero.** Pattern of morphological variation and diversity of *Cocos nucifera* L. in Mexico (in press).
- Zizumbo V., D. and H. J. Quero.** Re-evaluation of early observations on coconut in the new world. (sometido).
- Zizumbo V., D.** Patrones de variación morfo-fisiológica y plasticidad fenotípica en

poblaciones de cocotero (Cocos nucifera L.) en México. (en prep).

Zizumbo V., D. y J. Arellano. 1993. Establecimiento de una colección de germoplasma de cocotero para su evaluación ante el Amarillamiento Letal. Primer Informe Técnico. Conacyt 0598-N91090. México. (no publicado).

Zizumbo V., D. y J. Lira. 1995. Establecimiento de una colección de germoplasma de cocotero para su evaluación ante el Amarillamiento Letal. Informe Técnico Final. Conacyt 0598- N91090. México. (no publicado).

TABLA 1. Clave (CI), nombre, localización original (municipio, estado, latitud y longitud) de 32 poblaciones de cocotero estudiadas en México.

CI	Población	Municipio	Estado	Latitud	Longitud
T2	San Laquito	Paraíso	Tabasco	18° 24'	93° 12'
T4	Dos Bocas	Paraíso	Tabasco	18° 24'	93° 12'
K1	Chapontón	Champotón	Campeche	19° 20'	90° 43'
K2	Cd. Carmen	El Carmen	Campeche	18° 39'	91° 50'
K3	Sabancuy	Escarcega	Campeche	19° 00'	91° 00'
Y4	Sancrisanto	Sinaché	Yucatán	21° 20'	89° 16'
G1	Marqueña	Azoyú	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	El 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	18° 52'	103° 58'
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	Matanchén	San Blas	Nayarit	21° 33'	105° 17'
WAT	Alto Africano	San Marcos	Guerrero	16° 50'	99° 56'
RLT	Alto Rennell	San Marcos	Guerrero	16° 50'	99° 56'
PLT	Alto Polinesio	San Marcos	Guerrero	16° 50'	99° 56'
MYD1	E. Amarillo M.	San Marcos	Guerrero	16° 50'	99° 56'
C5	Tecomán	Tecomán	Colima	18° 54'	103° 52'
MRD	E. Rojo M.	San Marcos	Guerrero	16° 50'	99° 56'
CRD	E. Rojo C.	San Marcos	Guerrero	16° 50'	99° 56'
PB121	MYDxWAT	San Marcos	Guerrero	16° 50'	99° 56'
PB111	CRDxWAT	San Marcos	Guerrero	16° 50'	99° 56'
SEG1		San Marcos	Guerrero	16° 50'	99° 56'
SEG2		San Marcos	Guerrero	16° 50'	99° 56'

TABLA 2. Frecuencias alélicas observadas en 22 poblaciones de cocotero mexicano y seis importadas (2 alelos por loci: R=rápido, L=lento).

Pbl.	PRX		G6PD		ENDO	
	R	L	R	L	R	L
T1	0.825	0.175	1	0	0.05	0.95
T2	0.85	0.15	1	0	0.175	0.825
K1	0.5	0.5	1	0	0.7	0.3
K2	0.475	0.525	1	0	0.6	0.4
K4	0.45	0.55	1	0	0.675	0.325
Y1	0.525	0.475	1	0	0.65	0.35
G1	1	0	0.775	0.225	0	1
G2	1	0	0.45	0.55	0	1
G4	1	0	0.925	0.075	0	1
M1	1	0	0.85	0.15	0	1
M2	1	0	0.7	0.3	0	1
M4	1	0	0.925	0.075	0	1
C1	1	0	0.875	0.125	0	1
C2	1	0	0.8	0.2	0	1
C3	1	0	0.85	0.15	0	1
C4	1	0	0.775	0.225	0	1
C5	1	0	0	1	0	1
C6	1	0	0.85	0.15	0	1
J1	1	0	0.925	0.075	0	1
J2	1	0	0.65	0.35	0	1
N1	1	0	0.725	0.275	0	1
N2	1	0	0.725	0.275	0	1
WAT	0	1	1	0	1	0
RLT	1	0	0.925	0.175	0	1
PYT	1	0	0.375	0.625	0	1
MYD	1	0	0	1	0	1
MRD	1	0	0	1	0	1
CRD	1	0	0	1	0	0

TABLA 3. Variación genética de 21 poblaciones de cocotero mexicano y tres importados. (P1) Polimorfismo al 95% en 15 loci; (P2) Polimorfismo al 95% en tres loci polimórficos; (Na) Número promedio de alelos por locus; y (ES) Error esperado.

	n	P1	P2	H1	ES	H2	ES	Na	ES
T1	20	0.13	0.667	0.026	0.017	0.131	0.087	1.67	0.33
T2	20	0.13	0.667	0.037	0.019	0.186	0.093	1.67	0.33
K1	20	0.13	0.667	0.063	0.032	0.315	0.159	1.67	0.33
K2	20	0.13	0.667	0.066	0.033	0.331	0.166	1.67	0.33
K4	20	0.13	0.667	0.064	0.032	0.319	0.16	1.67	0.33
Y1	20	0.13	0.667	0.065	0.033	0.326	0.164	1.67	0.33
Promedio									
Golfo		0.13	0.67	0.055	0.028	0.27	0.138	1.67	0.22
Promedio									
G1	20	0.07	0.333	0.024	0.024	0.119	0.119	1.33	0.33
G2	20	0.07	0.333	0.034	0.034	0.169	0.169	1.33	0.33
G4	20	0.07	0.333	0.009	0.009	0.047	0.047	1.33	0.33
M1	20	0.07	0.333	0.017	0.017	0.087	0.087	1.33	0.33
M2	20	0.07	0.333	0.029	0.029	0.144	0.144	1.33	0.33
M4	20	0.07	0.333	0.009	0.009	0.047	0.047	1.33	0.33
C1	20	0.07	0.333	0.015	0.015	0.075	0.075	1.33	0.33
C2	20	0.07	0.333	0.022	0.022	0.109	0.109	1.33	0.33
C3	20	0.07	0.333	0.017	0.017	0.087	0.087	1.33	0.33
C4	20	0.07	0.333	0.024	0.024	0.119	0.119	1.33	0.33
C6	20	0.07	0.333	0.017	0.017	0.087	0.087	1.33	0.33
J1	20	0.07	0.333	0.009	0.009	0.047	0.047	1.33	0.33
J2	20	0.07	0.333	0.031	0.031	0.156	0.156	1.33	0.33
N1	20	0.07	0.333	0.024	0.024	0.119	0.119	1.33	0.33
N2	20	0.07	0.333	0.027	0.027	0.136	0.136	1.33	0.33
Promedio									
Pacífico		0.07	0.33	0.021	0.021	0.105	0.109	1.33	0.33
Promedio									
México		0.087	0.43	0.034	0.023	0.15	0.118	1.43	0.33
Promedio									
RLT	20	0.07	0.333	0.009	0.009	0.047	0.047	1.33	0.33
PYT	20	0.07	0.333	0.032	0.032	0.16	0.16	1.33	0.33
WAT	20	0	0	0	0	0	0	0	0
Promedio									
importados		0.13	0.67	0.055	0.028	0.27	0.138	1.67	0.22

TABLA 4. Índice de Fijación de Cocotero para tres loci en 21 poblaciones de cocotero mexicano y dos importadas

Población	CPX	Locus		G6PD	
		ENDO			
T2	0.608	**	0.827	***	
T4	0.481	*	-0.05	—	
K1	0.0		0.286	—	
K2	0.1		0.68	**	
K3	-0.01		0.43	*	
Y4	-0.1		0.341	—	
G1	—	—	—	0.283	
G2	—	—	—	0.798	***
G4	—	—	—	-0.08	
M1	—	—	—	0.608	**
M2	—	—	—	0.524	*
M3	—	—	—	-0.08	
C1	—	—	—	0.314	
C2	—	—	—	0.375	
C3	—	—	—	0.216	
C4	—	—	—	0.283	
C6	—	—	—	0.608	**
J1	—	—	—	-0.08	
J2	—	—	—	0.341	
N1	—	—	—	-0.00	
N2	—	—	—	0.122	
RLT	—	—	—	0.64	***
PLT	—	—	—	-0.39	
chi-cuadrada		***	p < .001		
		**	p < .01		
		*	p < .05		

TABLA 5. Estadísticos F de Wright (1978) para locus individuales en las poblaciones de cocotero mexicano

ENZIMA	F(IS)	F(IT)	F(ST)
PRX	0.281 *	0.473 *	0.267 *
G6PD	0.491 *	0.697 *	0.327 *
ENDO	0.44 *	0.712 *	0.486 *
Promedio	0.399 *	0.618 *	0.364 *

* $p < 0.01$

TABLA 6. Matriz de coeficientes de similitud y distancia genética, diagonal inferior : distancia modificada modificada de Rogers (Wright 1978). Diagonal superior identidad genética no sesgada de Nei (1977) en 21 poblaciones de cocotero mexicano y siete importados

	T2	T4	K1	K2	K3	Y4	G1	G2	G4	M1	M2	M3	C1	C2
T2	*	1	0.83	0.856	0.826	0.86	0.964	0.861	0.984	0.976	0.948	0.984	0.979	0.969
T4	0.02	*	0.834	0.859	0.829	0.864	0.964	0.861	0.984	0.976	0.948	0.984	0.979	0.969
K1	0.369	0.364	*	1	1	1	0.676	0.552	0.712	0.695	0.656	0.712	0.701	0.683
4	0.341	0.338	0.046	*	1	1	0.706	0.581	0.741	0.725	0.682	0.741	0.731	0.712
5	0.372	0.37	0.32	0.032	*	1	0.667	0.543	0.704	0.687	0.644	0.704	0.693	0.674
Y4	0.337	0.332	0.032	0.032	0.046	*	0.714	0.59	0.749	0.733	0.691	0.749	0.739	0.721
G1	0.186	0.186	0.513	0.489	0.519	0.483	*	0.963	0.995	1	1	0.995	0.999	1
G2	0.344	0.344	0.589	0.568	0.595	0.563	0.188	*	0.921	0.944	0.98	0.921	0.936	0.957
G4	0.14	0.14	0.499	0.473	0.505	0.467	0.087	0.274	*	1	0.995	1	1	0.997
M1	0.559	0.159	0.504	0.479	0.51	0.473	0.043	0.231	0.043	*	0.995	1	1	1
M2	0.218	0.218	0.526	0.502	0.532	0.496	0.043	0.144	0.13	0.087	*	0.985	0.992	1
M3	0.14	0.14	0.499	0.473	0.505	0.567	0.087	0.274	0	0.043	0.13	*	1	0.997
C1	0.151	0.151	0.502	0.477	0.508	0.47	0.058	0.245	0.029	0.014	0.101	0.029	*	1
C2	0.176	0.176	0.51	0.485	0.516	0.479	0.014	0.202	0.072	0.29	0.58	0.072	0.043	*
C3	0.159	0.159	0.502	0.479	0.51	0.473	0.043	0.231	0.043	0	0.087	0.43	0.14	0.29
C4	0.186	0.186	0.513	0.489	0.519	0.483	0	0.188	0.087	0.043	0.043	0.087	0.58	0.014
C6	0.159	0.159	0.504	0.479	0.51	0.473	0.043	0.231	0.043	0	0.087	0.043	0.014	0.29
J1	0.14	0.14	0.499	0.473	0.505	0.467	0.087	0.274	0	0.043	0.13	0	0.029	0.072
J2	0.242	0.242	0.536	0.513	0.542	0.507	0.072	0.115	0.159	0.115	0.029	0.159	0.13	0.087
N1	0.186	0.186	0.513	0.489	0.519	0.483	0	0.188	0.87	0.043	0.043	0.087	0.058	0.014
N2	0.207	0.207	0.521	0.497	0.527	0.491	0.029	0.159	0.115	0.072	0.014	0.115	0.087	0.043
WAT	0.684	0.684	0.137	0.349	0.32	0.364	0.827	0.873	0.818	0.821	0.835	0.818	0.82	0.825
RLT	0.14	0.14	0.499	0.473	0.505	0.467	0.087	0.274	0	0.043	0.13	0	0.029	0.072
PLT	0.385	0.385	0.614	0.594	0.619	0.588	0.231	0.043	0.318	0.274	0.188	0.318	0.289	0.245
C5	0.592	0.592	0.762	0.745	0.766	0.741	0.447	0.26	0.534	0.491	0.404	0.534	0.505	0.462
MYD	0.592	0.592	0.762	0.745	0.766	0.741	0.447	0.26	0.534	0.491	0.404	0.534	0.505	0.462
MRD	0.592	0.592	0.762	0.745	0.766	0.741	0.447	0.26	0.534	0.491	0.404	0.534	0.505	0.462
CRD	0.592	0.592	0.762	0.745	0.766	0.741	0.447	0.26	0.534	0.491	0.404	0.534	0.505	0.462

TABLA 6. Continuación

C3	C4	C6	J1	J2	N1	N2	WAT	RLT	PLT	C5	MYD	MRD	CRD
0.976	0.964	0.976	0.984	0.935	0.964	0.954	0.49	0.984	0.826	0.619	0.619	0.619	0.619
0.976	0.964	0.976	0.984	0.935	0.964	0.954	0.49	0.984	0.826	0.619	0.619	0.619	0.619
0.695	0.676	0.695	0.712	0.635	0.676	0.661	0.886	0.712	0.516	0.322	0.322	0.322	0.322
0.725	0.706	0.725	0.741	0.665	0.706	0.691	0.876	0.741	0.545	0.346	0.346	0.346	0.346
0.687	0.687	0.687	0.704	0.628	0.667	0.632	0.899	0.704	0.507	0.313	0.313	0.313	0.313
0.733	0.714	0.733	0.749	0.674	0.714	0.699	0.863	0.749	0.554	0.365	0.355	0.355	0.355
1	1	1	0.995	0.998	1	1	0.275	0.995	0.942	0.79	0.79	0.79	0.79
0.944	0.953	0.944	0.921	0.989	0.963	0.975	0.165	0.921	1	0.933	0.933	0.933	0.933
1	0.995	1	1	0.977	0.995	0.989	0.316	1	0.982	0.709	0.709	0.709	0.709
1	1	1	1	0.989	1	0.998	0.297	1	0.919	0.75	0.75	0.75	0.75
0.995	1	0.995	0.985	1	1	1	0.252	0.985	0.963	0.828	0.828	0.828	0.828
1	0.995	1	1	0.977	0.995	0.989	0.316	1	0.892	0.709	0.709	0.709	0.709
1	0.999	1	1	0.985	0.999	0.995	0.303	1	0.91	0.736	0.736	0.736	0.736
1	1	1	0.997	0.996	1	1	0.283	0.997	0.935	0.777	0.707	0.707	0.707
*	1	1	1	0.989	1	0.999	0.297	1	0.919	0.75	0.75	0.75	0.75
0.043	*	1	0.995	0.998	1	1	0.275	0.995	0.942	0.79	0.79	0.79	0.79
0	0.043	*	1	0.989	1	0.998	0.297	1	0.917	0.491	0.75	0.75	0.75
0.43	0.87	0.043	*	0.977	0.995	0.989	0.316	1	0.892	0.534	0.709	0.709	0.709
0.115	0.072	0.115	0.159	*	0.998	1	0.236	0.977	0.975	0.375	0.852	0.852	0.852
0.043	0	0.043	0.87	0.072	*	1	0.275	0.995	0.942	0.447	0.79	0.79	0.79
0.072	0.29	0.072	0.115	0.043	0.029	*	0.26	0.989	0.957	0.419	0.816	0.816	0.816
0.821	0.827	0.821	0.818	0.841	0.827	0.832	*	0.316	0.136	1	0	0	0
0.043	0.087	0.043	0	0.159	0.087	0.115	0.818	*	0.892	0.534	0.709	0.709	0.709
0.274	0.231	0.274	0.318	0.159	0.231	0.202	0.893	0.318	*	0.217	955	955	955
0.491	0.447	0.75	0.709	0.852	0.79	0.816	0	0.709	0.955	*	1	1	1
0.491	0.447	0.491	0.534	0.375	0.447	0.419	1	0.534	917	0	*	1	1
0.491	0.447	0.491	0.534	0.375	0.447	0.419	1	0.514	0.217	0	0	*	1
0.491	0.447	0.491	0.534	0.375	0.447	0.419	1	0.514	0.217	0	0	0	*

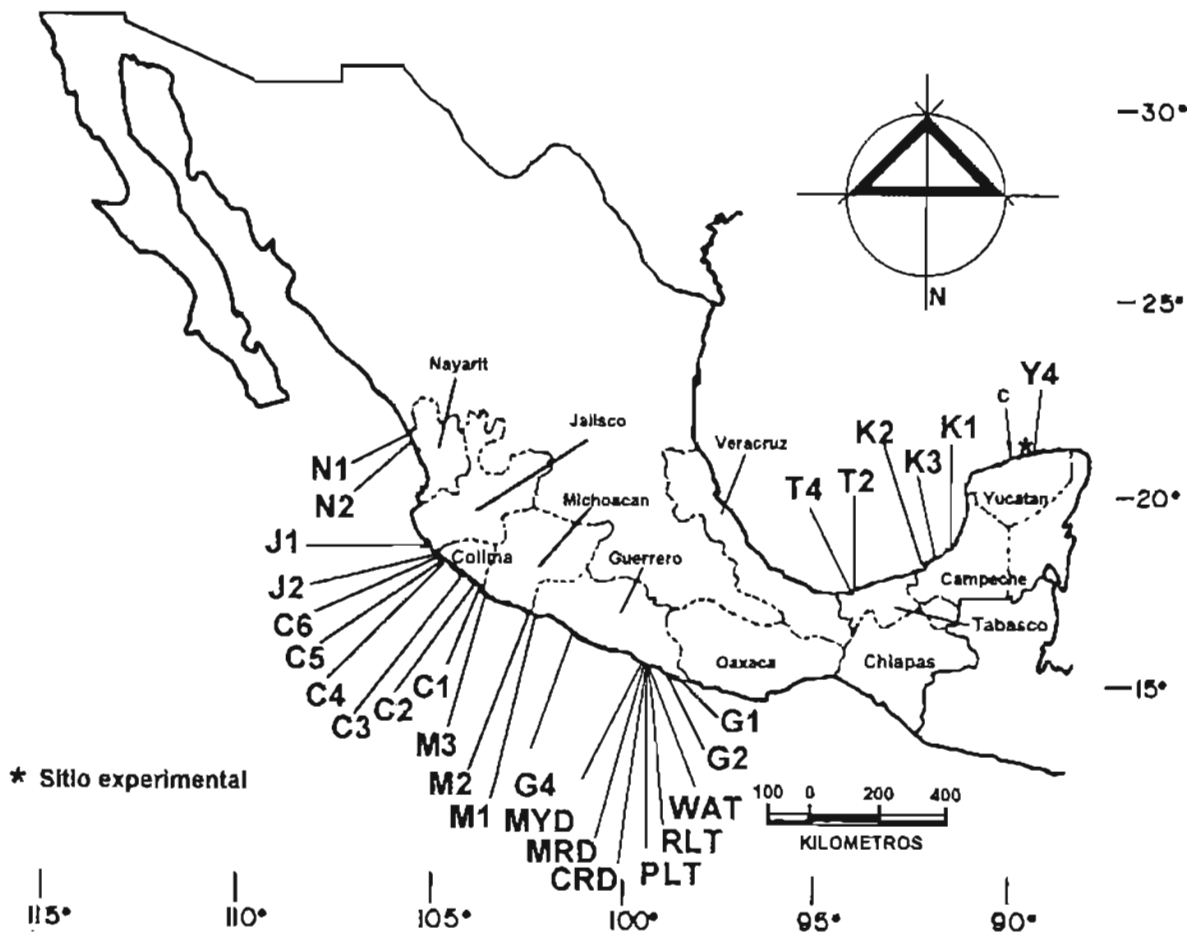


Figura 1. Areas productoras de cocotero y sitios de procedencia de 28 poblaciones estudiadas en Yucatán, México.

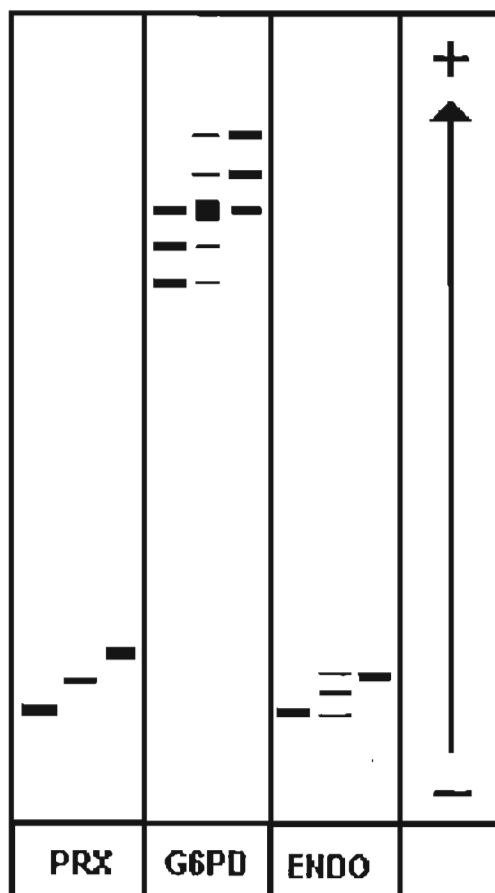


Figura 2. Patrón de bandeo o zimogramas para las enzimas: Peroxidasa catódica (PRX), Glucosa 6 fosfato-deshidrogenasa (G6PD) y endopeptidasa (ENDO).

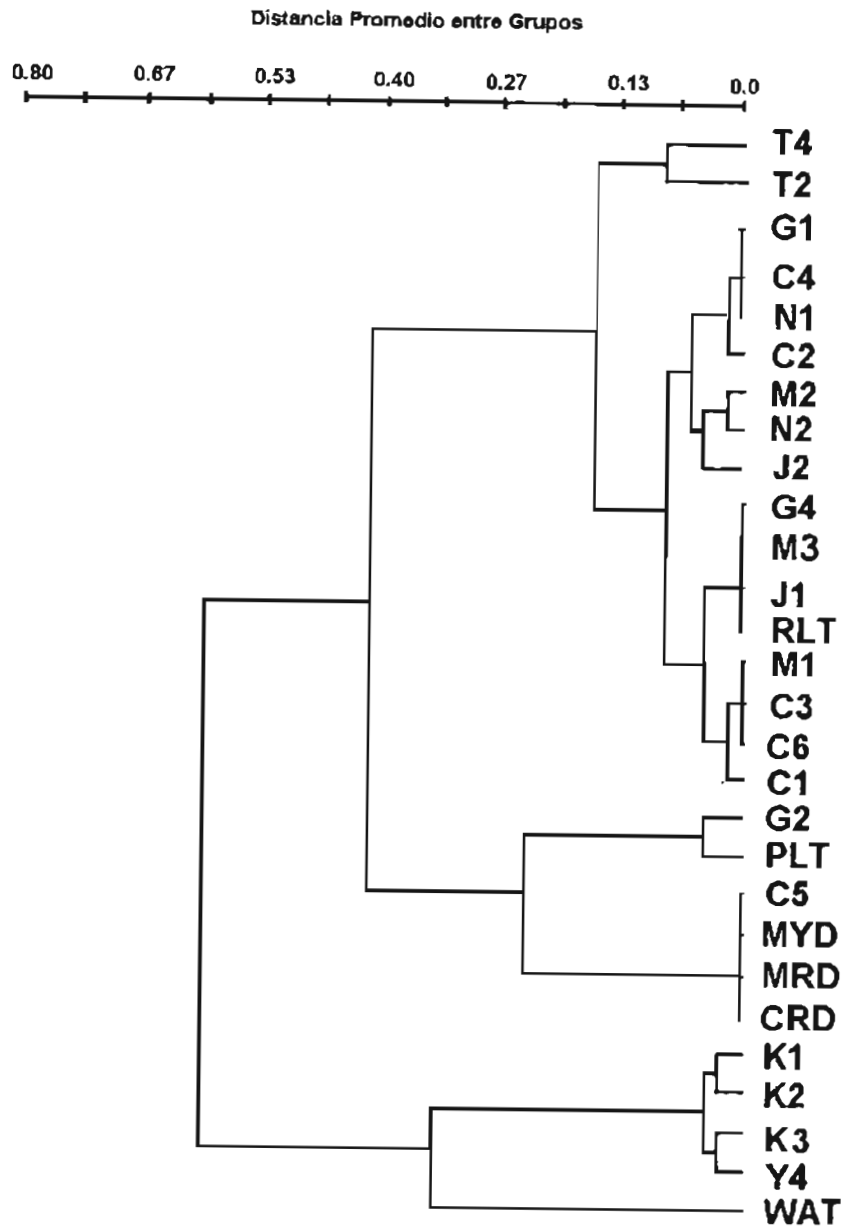


Figura 3. Dendrograma de 28 poblaciones de cocotero en México. Análisis de agrupamiento jerárquico, utilizando el método "un weighted pair group", utilizando distancia genética (Wright, 1978), calculada en base a genotipos observados en tres sistemas iso-enzimáticos (PRX, G6PD y ENDO).

APÉNDICE 1.

Variabilidad genética en cocoteros Altos y Enanos en la colecciones de Costa de Marfil y Nueva Guinea. Polimorfismo total al 95% (P1); Polimorfismo en loci polimorficos al 95%(P2); Heterocigocidad media total esperada (H1) y media esperada en loci polimorficos (H2), Media de; alelos por loci polimorficos (Na); Error estandard (ES). Datos tomados de Benoit y Ghiequiere 1984 y Moran 1991.

Costa de Marfil

Clave	Población	n	P1	P2	H1	ES	H2	ES	Na	ES
PYT	Alto Polinesio	30	0.24	1	0.09	0.015	0.382	0.062	2	0
MLT	Alto Malayo	20	0.12	0.5	0.035	0.023	0.148	0.097	1.5	0.3
HLT	Alto de Nueva Hebrides	30	0.18	0.75	0.048	0.024	0.205	0.102	1.8	0.3
WAT	Alto de Oeste de Africa	30	0	0	0	0	0	0	0	0
Promedio Altos			0.14	0.56	0.043	0.016	0.187	0.065	1.77	1.5
MYD	Enano Malayo	20	0	0	0.003	0.003	0.012	0.012	1.3	0.3
CRD	Enano Camerún	20	0.06	0.25	0.008	0.008	0.036	0.036	1.3	0.3
NLD	Enano Niu Leka	20	0.06	0.25	0.072	0.024	0.304	0.103	1.8	0.3
VRD	Enano Sri Lanka	20	0.06	0.25	0.017	0.017	0.074	0.074	1.3	0.3
Promedio enanos			0.05	0.19	0.025	0.013	0.107	0.056	1.43	0.3
Nueva Guinea										
KKT	Alto kar kar	25	0.13	0.5	0.03	0.018	0.114	0.067	1.8	0.3
MKT	Alto Markahan	16	0.13	0.5	0.055	0.032	0.208	0.12	1.5	0.3
GZT	Alto Gazelle	23	0.27	1	0.092	0.014	0.345	0.053	2	0
BUT	Alto Bougambilae	18	0.2	0.75	0.043	0.015	0.161	0.058	2	0
RLT	Alto Rennell	35	0.07	0.25	0.018	0.016	0.069	0.06	1.5	0.3
PPT	Alto Pila Pila	3	0.13	0.5	0.082	0.047	0.308	0.178	1.5	0.3
Promedio locales			0.16	0.58	0.053	0.024	0.2	0.089	1.72	0.2
MM	Mezcla	25	0.13	0.5	0.045	0.026	0.168	0.098	1.5	0.3

**CAPITULO 10.
DISCUSIÓN GENERAL**

DISCUSIÓN GENERAL

En el presente capítulo se discuten las hipótesis y los aportes logrados en torno a las preguntas centrales que guiaron la presente tesis. Se mencionan antecedentes sobre las mismas para situar las aportaciones y discutir su trascendencia. Finalmente se plantean algunas perspectivas que se vislumbran a partir de los aportes logrados.

Origen y distribución de *Cocos nucifera* L. El registro fósil, la diversidad morfológica y la riqueza de las interacciones con la fauna y el hombre, indican que la especie es originaria del área Indo-Pacífico (Harries 1978, Sauer 1994). La distribución original posiblemente abarcaba, hacia el este, hasta las Islas en Línea (Palmyra y Christmas) en el Pacífico norte y las Islas Marquesas en el Pacífico sur. Al oeste hasta las Islas Seychelles en el océano Índico (Harries 1995).

La presencia del cocotero en las costas de América antes de la llegada de los europeos ha dado pie a una fuerte controversia relacionada con el origen y la dispersión de la especie. Como se sabe, *Cocos nucifera* L. es la única especie de la subtribu Butiinae de la tribu Cocoeae que no se encontraba originalmente en América tropical (Uhl y Dransfield 1987). Esta fue la razón básica para que Cook (1910) planteara su origen americano y su posterior difusión hacia las Islas del Pacífico.

En el presente trabajo se presentan evidencias histórico-geográficas aportadas por Pedro Martir de Algieria y Fernández de Oviedo hacia 1514-18 que sugieren la dispersión y el establecimiento natural del cocotero en las costas americanas, sin la ayuda del hombre. Estas evidencias indican la presencia de poblaciones de cocotero en las costas occidentales del norte de Sudamérica y Centroamérica, restringidas

solo al área y en sitios donde se presentan condiciones ambientales que permiten su establecimiento natural. Así mismo indican que las características morfológicas de los frutos en esas poblaciones corresponden a plantas del síndrome "silvestre" (descrito por Harries 1978), de tal forma que la difusión natural pudo realizarse a partir de las Islas de Palmyra y Christmas, como lo sugieren Ward y Brookfield (1992).

La antigüedad del arribo del cocotero a América es desconocida con precisión. Las evidencias aportadas por Oviedo (1521) sobre la presencia de poblaciones de cocotero con características de fruto del síndrome "domesticado" en América, indican por su parte que los polinesios pudieron también estar involucrados en su difusión. Sin embargo este hecho no pudo ser demostrado, dado que las evidencias arqueológicas en la región no indican la presencia de restos de la planta asociados con los asentamientos humanos. Tampoco las evidencias etnohistóricas y antropológicas indican relaciones culturales entre los pobladores americanos de esa región con las culturas polinesias.

Los registros históricos reportados indican amplia utilización de la especie por los pobladores. Los registros sobre la obtención y trasplante de propágulos obtenidos en las poblaciones naturales por los pobladores muestran que la selección de plantas y el cultivo de cocotero por parte del hombre americano había iniciado un proceso de evolución por selección del hombre independiente al que se desarrolló en el sudeste de Asia y que fue descrito por Harries (1990).

No se conoce el lapso de tiempo en el cual había operado el proceso evolutivo bajo selección del hombre en América, antes de la llegada de los europeos, los antecedentes históricos sugieren un proceso incipiente y reciente a la llegada de los europeos en la

costa occidental de Panamá y norte de Colombia.

Procedencia e introducciones de cocotero en México. Los estudios previos al presente trabajo indicaban que antes de 1539, el cocotero no estaba presente en el territorio actual de México (Burman 1944, 1945). La procedencia de las introducciones estaba pobremente documentada. La presente investigación precisó que ocurrieron cuatro introducciones independientes de cocotero alto durante la época Colonial temprana, procedentes de cuatro regiones geográficas distintas.

La posibilidad de que la primera introducción a México en 1539 proviniera de la costa occidental de Panamá y que ésta hubiese ocurrido en Colima (Bruman 1947), estaba en duda según los señalamientos de Allen (1965) y Hernández (1990). Las evidencias históricas proporcionadas, sobre la distribución de poblaciones de cocotero en siete sitios entre los 5° y 10° de Latitud norte en la costa occidental de Panamá y norte de Colombia, sugieren que efectivamente la primera introducción a México pudo provenir de la costa occidental de Panamá.

Los estudios previos a este tampoco daban cuenta de introducciones procedentes de las Islas Salomón a las costas occidentales de México. Con las evidencias históricas aportadas en los informes de la municipalidad de Colima y los documentos de los siglos dieciséis y diecisiete del Obispado de Michoacán, quedó plenamente comprobada esta introducción en 1569.

Como los antecedentes lo indicaban (Smith 1970, Hernández 1990), otras introducciones de cocotero a las costas occidentales de México se realizaron desde las Islas Filipinas, a través de la ruta comercial del Galeón de Manila. Introducciones que pudieron llevarse a cabo en varias ocasiones entre 1571 y 1815.

Las introducciones en las costas orientales de México no estaban documentadas. Las evidencias históricas aportadas en este estudio, indican que las introducciones procedieron de las Islas de Cabo Verde y se llevaron a cabo por los puertos de Campeche y Veracruz hacia 1549, durante los mismos años que fue introducido a otras Islas del Caribe, como lo documentó Harries (1977).

En México, el cocotero fue incorporado dentro de los sistemas agrícolas ya existentes, en las huertas y asociado al cacao en la región occidental, en los solares o huertos familiares de la Península de Yucatán. En la costa occidental se establecieron plantaciones que desplazaron a principios del siglo diecisiete a las antiguas huertas de cacao. Pasando a ser el principal cultivo comercial en el área de Colima.

Se encontró que el objetivo principal del cultivo del cocotero en México, inicialmente fue la elaboración de licor, instalándose destiladoras para la obtención de alcohol. Llegó a tener una alta importancia económica en la costa occidental de México, principalmente en Colima, durante los siglos dieciséis y diecisiete. En la costa oriental, el cultivo permaneció en los huertos familiares sin constituirse en un cultivo comercial. Fue un cultivo prohibido a partir de la segunda mitad del siglo diecisiete y permaneció relegado hasta mediados del siglo diecinueve. A finales del siglo diecinueve y principios del actual se incrementó rápidamente el área cultivada, conformándose las actuales áreas productoras, con el objetivo central de producir aceite para la industria del jabón.

La diversidad reportada inicialmente incluía cocoteros productores de vino y productores de fruta. Sin embargo estos dos tipos mencionados en las fuentes históricas no pudieron ser localizados. La información histórica también incluyó noticias de

cocoteros enanos en las Islas Filipinas hacia 1574. Este registro es el reporte más antiguo para este ecotipo, cuyo origen se había planteado en el siglo diecinueve en la región del Sudeste de Asia (Harries 1978). No se encontraron registros de la introducción de cocoteros enanos a México durante la época Colonial.

Las plantaciones establecidas en la época Colonial, sirvieron como fuente de semilla para el establecimiento y desarrollo de las áreas productoras actuales, por lo cual la diversidad genética que se encuentra en las plantaciones se deriva de las introducciones realizadas durante la época Colonial.

Las principales áreas productoras actuales se localizan en ambas costas del país, en los estados de Guerrero, Colima y Michoacán en el Pacífico y Tabasco, Campeche y Veracruz en el Golfo. En México también encontramos poblaciones de cocoteros enanos que fueron importados con fines de iniciar programas de mejoramiento genético. Estas poblaciones corresponden a cocoteros enanos malayos amarillos, rojos y verdes, cuyos ancestros fueron poblaciones domesticadas del sudeste de Asia (Harries 1978). La primeras introducciones aparentemente proceden de Santa Lucía o Jamaica a Colima, vía Miami-Veracruz hacia 1940 (Smith 1970). Posteriormente fueron introducidos de Costa de Marfil en África occidental en 1977 y establecidas en un campo experimental en la Costa Chica del estado de Guerrero. En ese año también fueron introducidos cocoteros enanos de Belice y establecidos en el estado de Tabasco. Otras variedades de cocoteros enanos como el "Niu leka" de Fidji y Somoa, con ancestro diferente, no se encuentran en México.

Ecotipos presentes en México. Con base en los antecedentes históricos que indicaban introducciones antiguas en México

de diferentes regiones del mundo, planteamos como primera hipótesis la presencia en México de poblaciones diferenciadas genéticamente, las cuales estarían conformando las actuales plantaciones en las diferentes áreas bajo cultivo.

Los análisis de los patrones de variación morfológica de fruto, germinativa, morfofisiológica de la planta e isoenzimática, indicaron la presencia de cinco diferentes complejos poblacionales diferenciados genéticamente, cuatro de cocotero alto y uno de cocotero enano:

(1) Ecotipo "Alto Atlántico" conformado por plantaciones distribuidas en los estados de Yucatán, Campeche y Tabasco en la costa del Golfo. Presentaron frutos de tamaño medio, alargados con aristas pronunciadas, con alto porcentaje de mesocarpo, bajo contenido de endospermo líquido y alto de endospermo sólido, cualidades favorables para la producción de fibra y copra. Exhibieron una germinación tardía y heterogénea, un crecimiento lento al presentar la menor tasa de emisión foliar en comparación a todos los demás ecotipos. Presentaron una hoja con pecíolo largo y ancho, lámina foliar corta, raquis proximal corto y ancho, raquis distal largo; foliolos delgados, densidad de foliolos alta, área foliar baja. La estructura de la hoja sugiere un pecíolo fuerte y una lámina foliar que ofrece poca oposición al viento. Los caracteres encontrados para este ecotipo han sido considerados del síndrome "silvestre" en la especie (Harries 1978). En cuanto a características isoenzimáticas, las poblaciones resultaron polimórficas para los loci PRX catódica y ENDO y monomórficas para G6PD (alelo rápido).

(2) Ecotipo "Alto Pacífico 1" conformado por poblaciones distribuidas en los estados de Guerrero, Michoacán, Colima y Jalisco. Este ecotipo está caracterizado por frutos grandes, mayores al resto de los

ecotipos, frutos redondos, bajo porcentaje de mesocarpo y alto contenido de endospermo líquido, características favorables para la producción de agua o fruta. Presentó una germinación precoz y homogénea, alta tasa de emisión foliar, hoja con pecíolo corto y lámina foliar larga, raquis proximal largo y distal corto, mayor número de folíolos, folíolos gruesos, en alta densidad, área foliar baja similar al "Alto Atlántico". Hoja que sugiere pecíolo con menor fortaleza y lámina foliar que ofrece mayor oposición al viento. Sus características han sido consideradas del síndrome "domesticado" en la especie (Harries 1990). Resultaron monomórficas para PRX catódica (alelo rápido) y ENDO (alelo lento), y polimórficas para G6PD.

(3) Ecotipo "Alto Pacífico 2", conformado por poblaciones que se distribuyen en los estados de Colima y Nayarit. Está caracterizado por frutos de tamaño medio, redondos, con bajo contenido de mesocarpo, alto contenido de endospermo líquido y sólido, cualidades favorables para la producción de copra y agua. Presentaron una germinación precoz y heterogénea, una tasa media de emisión foliar, 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 en mismo patrón isoenzimático al ecotipo anterior.

(4) Ecotipo "Alto Pacífico 3" conformado por poblaciones que se distribuyen en el estado de Guerrero y Oaxaca. Presenta características morfológicas de fruto, germinativas y patrón isoenzimático similar al ecotipo anterior, pero con hojas con 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 pecíolo con menor fortaleza y la lámina foliar que ofrece alta oposición al viento.

(5) Ecotipo "Enano Malayo" 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, hoja pequeña, con pecíolo largo y lámina foliar corta, bajo número de folíolos, con densidad media y área foliar pequeña. Resultaron monomórficos para los tres loci: PRX catódica (alelo rápido), ENDO (alelo lento) y G6PD (alelo rápido).

El estudio morfofisiológico indicó además una diferenciación entre poblaciones en cuanto a sus niveles de plasticidad fenotípica, señalando que las poblaciones de los ecotipos "Enano Malayo" y "Alto Pacífico 3" presentan un nivel de plasticidad fenotípica menor a poblaciones de los ecotipos "Alto Pacífico 1", "Alto Pacífico 2" y "Alto Atlántico".

Consistencia entre evidencias históricas, morfofisiológicas e isoenzimáticas. Tanto las evidencias morfofisiológicas como las isoenzimáticas coincidieron con las evidencias históricas en cuanto a la procedencia de las poblaciones actuales.

La similitud morfológica encontrada entre los frutos de las poblaciones del ecotipo "Alto Pacífico 2" distribuidas en Colima, con la descripción reportada en las fuentes históricas acerca de las características de los frutos de las poblaciones presentes en la costa occidental de Panamá, sugieren que la introducción en efecto pudo haberse llevado a cabo en el área de Colima.

Los estudios morfológicos de fruto indicaron alta similitud entre las poblaciones distribuidas en las costas occidentales de México y aquellas introducidas recientemente procedentes de las Islas Salomón ("Alto Rennell") y Tahití ("Alto Polinesio"). Por otro

lado, los estudios morfológicos realizados en la región del Pacífico sur por Ashburner (1994), indicaron un patrón de variación morfológica similar al que encontramos en la costa occidental de México. Finalmente, el estudio isoenzimático señaló también una alta identidad genética entre las poblaciones de la costa occidental de México y las poblaciones "Alto Polinesio" y "Alto Rennell". Así, todas las evidencias sugieren que las introducciones de cocotero acontecidas en México por la costa occidental provinieron de la región del Pacífico.

Los estudios morfológicos indicaron alta similitud entre las poblaciones de Yucatán, Campeche y Tabasco con el ecotipo "Alto Oeste Africano" recientemente introducido a México de las costas occidentales de África. También presentan una alta similitud morfológica con las características reportadas para las poblaciones "Alto Este Africano" de Mozambique (Shuiling y Harries 1994). Además, las poblaciones mexicanas distribuidas en las costas del Golfo mostraron un patrón de germinación tardío y heterogéneo, similar al reportado en poblaciones africanas (Harries 1981). Finalmente el análisis genético indicó una alta identidad genética entre las poblaciones estudiadas de Yucatán y Campeche y la población "Alto Oeste Africano". Todo ello apunta hacia una procedencia africana de las poblaciones mexicanas distribuidas en la costa del Golfo de México.

Todas las evidencias aportadas indican por tanto que en México confluyeron las dos rutas generales de dispersión del cocotero a nivel mundial. Las evidencias isoenzimáticas indicaron además que en las costas del Golfo de México se estableció un proceso de infiltración genética entre poblaciones procedentes de las dos rutas de dispersión. Los registros históricos por su

parte indicaron que dicho proceso se inició hacia la tercera década del presente siglo.

Diversidad genética. Como segunda hipótesis planteamos que era posible encontrar una alta variación genética en el cocotero de México, dados los antecedentes de diferentes introducciones antiguas, las cuales provinieron de diferentes áreas geográficas, con la posibilidad de que se hubiesen introducido y establecido altos números de plantas. Todo ello aunado a que el cocotero es una especie principalmente alógama y a la posibilidad de que se hubiese llevado a cabo infiltración genética entre poblaciones diferenciadas en varios sitios del país.

También esperábamos encontrar mayor diversidad en las poblaciones distribuidas en las costas del Pacífico que en las distribuidas en las costas del Golfo, debido a que en las primeras se registraron varias introducciones directas desde sus áreas de origen, mientras que las acontecidas en las segundas, fueron indirectas y en las cuales se pudo presentar un doble efecto fundador.

Si bien los resultados indicaron que todas las poblaciones altas mexicanas fueron polimórficas, los niveles de polimorfismo, heterocigosidad y número de alelos por loci polimórficos fueron bajos, y menores en su conjunto a los reportados para la colección de Costa de Marfil y para poblaciones del área de Nueva Guinea. Menores aún a una sola población natural de *Astrocaryum mexicanum* (Liebm.), distribuida en Veracruz, México. (Eguiarte 1990). Lo anterior indicó, que a pesar de haberse registrado varias introducciones, los niveles de variación genética presentes en las introducciones debieron ser bajos, ya sea porque existía una baja variación presente en las poblaciones originales, producto de un cuello de botella en la especie, o por un bajo número de

plantas establecidas en México, lo que pudo provocar un efecto fundador.

Encontramos evidencias que sugieren que ambos procesos pudieron llevarse a cabo en las introducciones acontecidas por las costas occidentales, ya que por una parte, las semillas pudieron ser tomadas de poblaciones con baja variación genética. En efecto, los análisis de la variación genética actual en las poblaciones del área de las Islas del Pacífico sur (Ashburner en prensa), y los análisis realizados en el área de Nueva Guinea e Islas Salomón (Morán 1991), indicaron una pobre variación genética en las poblaciones de cocotero del área. Los registros históricos por otra parte indican el bajo número de semillas que fueron enviadas desde Panamá para ser sembradas en México, aproximadamente 24 semillas. En relación a las introducciones a través de los viajes del Galeón de Manila, solo un bajo número de semillas pudieron ser establecidas, ya que el cocotero era transportado para ser consumido durante el viaje, por lo que solo algunas semillas germinadas o no consumidas pudieron ser sembradas al llegar a América (Gruezo y Harries 1984).

Registramos valores altos y positivos del índice de fijación, indicando un mayor número de individuos homocigos de los que se esperaban si hubiera cruzamiento al azar. También registramos valores altos del estadístico $F_{(st)}$, lo cual sugiere alta endogamia local en las poblaciones, a pesar de que se trata de una especie predominantemente alógama. Esto puede ser producto en efecto de introducciones con baja variación y efecto fundador, de tal forma que los entrecruzamientos en las poblaciones actuales se realizan entre individuos casi idénticos.

Encontramos mayor variación genética en la costa oriental, contrariamente a como esperábamos, ya que en estas

poblaciones registramos valores de polimorfismo y heterocigosidad dos o más veces mayores a las poblaciones del Pacífico, lo cual sugiere una mayor variación en las poblaciones de origen y/o un mayor número de plantas establecidas en esa región que evitaron una reducción drástica.

Los valores altos de $F_{(st)}$ y de distancia genética indicaron que las poblaciones entre ambas costas están altamente diferenciadas genéticamente sugiriendo efectivamente introducciones independientes con diferentes ecotipos.

Registramos valores bajos de distancia genética entre las poblaciones de cada costa, indicando una baja diferenciación. Entre los tres ecotipos del Pacífico, la diferenciación genética fue muy pequeña, ya que las poblaciones resultaron polimórficas en solo un sistema isoenzimático y en él detectamos baja heterocigosidad.

Las poblaciones del ecotipo "Alto Atlántico" mostraron alta diversidad intra-poblacional, alta identidad y baja distancia genética con la población importada de África. Sin embargo, la población africana no mostró variación genética intra-poblacional, lo cual ya había sido señalado por Benoit y Ghiequiere (1984) y Moran (1991).

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 su diversidad genética en dicha población, después de haber sido introducida.

Las poblaciones mexicanas distribuidas en la costa occidental, mostraron un nivel muy bajo de variación genética, el cual fue similar a la población "Alto Rennell". Resultó más bajo en relación a la población

"Alto Polinesio", indicando que es importante utilizar esta última población para incrementar la variabilidad en las poblaciones mexicanas.

Comparación de los diferentes métodos utilizados. Encontramos consistencia en los grupos poblacionales encontrados en los diferentes estudios, lo cual indica por una parte que los caracteres utilizados son útiles para describir el patrón de variación, y por otra que la diferenciación entre los grupos se da tanto a nivel morfológico, como fisiológico, bioquímico y genético.

Los ecotipos o grupos poblacionales estuvieron conformados en general por las mismas poblaciones. En todos los estudios, los ecotipos "Alto Atlántico" y "Enano Malayo" incluyeron las mismas poblaciones.

El ecotipo "Alto Pacífico 1", estuvo conformado en todos los estudios por las poblaciones M1, M3, J1, C6. Las poblaciones C3, M2, J2 y C4, que también pertenecen a este grupo, no se agruparon en él en todos los estudios, la población C3 no se agrupó en el estudio morfofisiológico, mientras que las poblaciones M2 y J2 no se agruparon en el estudio isoenzimático, y la C4 no se agrupó en el estudio de morfología de fruto ni en el de isoenzimas. Algunas de las inconsistencias pudieran ser explicadas por la infiltración genética entre los diferentes ecotipos, como en el caso de las poblaciones C3, C4, las cuales crecen en áreas donde confluyen tanto poblaciones del ecotipo "Alto Pacífico 2" (en el área de Cerro de Ortega) como del ecotipo "Alto Pacífico 1" (en el área Manzanillo-Centinela). Sin embargo, los bajos niveles de diversidad genética detectada tanto dentro de estas poblaciones como entre las poblaciones de los ecotipos del Pacífico no permitieron detectar directamente el fenómeno de infiltración genética.

Para las poblaciones M2, y J2, la inconsistencia parece ser más bien producto del insuficiente número de individuos

estudiados en el estudio isoenzimático, en donde los niveles de variabilidad detectada fue muy baja, y sólo en el estudio isoenzimático no se comportaron como de los ecotipos "Pacífico 2" y "Pacífico 1" respectivamente.

El ecotipo "Alto Pacífico 2" estuvo conformado por las poblaciones C2, N1 y N2 en todos los estudios, la población C1 que también pertenece a este ecotipo, no se agrupó en el estudio isoenzimático en él. De nueva cuenta, el bajo número de individuos en el estudio isoenzimático, parece ser la causa de esta inconsistencia.

El ecotipo "Alto Pacífico 3" fue definido por los estudios morfofisiológico e isoenzimático, en el estudio morfológico, la población G1 se agrupó con las poblaciones del "Alto Pacífico 1" y la población G2 con las del "Alto Pacífico 2". Ambas se comportaron como "Alto Pacífico 2" en el estudio germinativo. La población G1, corresponde a una introducción proveniente del área de Michoacán (donde se distribuyen poblaciones del ecotipo "Alto Pacífico 1"), que fue cultivada en la costa Chica en el estado de Guerrero (donde se distribuyen poblaciones del ecotipo "Alto Pacífico 3"). Así en el estudio morfológico de fruto, G1 se comportó como una población del área de donde proviene y en el germinativo y morfofisiológico como una población del área a donde fue introducida.

Las poblaciones T2 y T4 se agruparon con las poblaciones "Alto Pacífico 2", en los estudios morfológicos y germinativos, sin embargo en el isoenzimático conformaron un grupo independiente, intermedio entre poblaciones "Alto Pacífico 2" y "Alto Atlántico", mostrado que es producto de infiltración entre poblaciones de ambos ecotipos. Las poblaciones T2 y T4, del estado de Tabasco según los registros históricos corresponden a introducciones de los años treinta del presente siglo provenientes de las costas del Pacífico, de tal

forma que morfológicamente se comportaron como esas poblaciones. Por sus características isoenzimáticas mostraron características que indican infiltración genética entre estas poblaciones provenientes de la costa del Pacífico, y las poblaciones "Alto Atlántico" del área donde fueron introducidas.

CONCLUSIONES

1. En México existen cinco ecotipos o grupos poblacionales de cocotero diferenciados genéticamente, esta diferenciación fue registrada a nivel de caracteres morfológicos y fisiológicos medios, a nivel de su plasticidad fenotípica y a nivel isoenzimático.
2. La variación genética presente en las poblaciones mexicanas es baja y existe una alta diferenciación genética entre las poblaciones de las dos costas.
3. La diferenciación genética entre las poblaciones de ambas costas es producto de introducciones independientes de áreas geográficas distintas. La diferenciación entre las poblaciones distribuidas en el Pacífico aparentemente también es producto de introducciones independientes, sin embargo no puede descartarse la posibilidad de una diferenciación local.

PERSPECTIVAS.

Con base en el conocimiento generado, en primer término se plantea un modelo para el estudio de recursos genéticos de plantas cultivadas introducidas a México. En segundo término se adelantan algunas ideas en torno a tres aspectos importantes: (a) estrategias para la conservación de germoplasma, (b) estrategias para el mejoramiento genético en el cocotero, y (c) aspectos de investigación a realizar en el

futuro en torno a los recursos genéticos del cocotero.

Modelo de estudio. La metodología realizada en esta investigación y los resultados logrados permiten proponer un modelo para estudios similares en recursos genéticos de plantas introducidas, cuyo enfoque sea la conservación y el mejoramiento de los mismos. Para lograrlo es necesario desarrollar estudios que precisen: (a) los factores que determinan la diversidad genética, (b) los patrones de variación morfofisiológica de la diversidad encontrada, estudios conducidos tanto in situ como ex situ, (c) la estructura genética; a través de estudios moleculares, (d) la biología reproductiva de la especie, (e) la evaluación de la diversidad genética ante factores limitativos, como el caso del cocotero ante el Amarillamiento Letal y (f) los factores económicos y sociales que definen la relevancia de la conservación y el mejoramiento.

En el caso de plantas introducidas, los estudios históricos son la base para conocer dónde encontrar los sitios y las poblaciones importantes para su colecta, así como para localizar los sitios para desarrollar los estudios morfológicos in situ. La investigación etnobotánica, por su parte, permite entender los móviles de selección y el manejo a los cuales ha estado sujeta la especie y permite dirigir los estudios en la búsqueda de genotipos especiales. La investigación botánica junto con la experimentación permiten, por una parte, la caracterización de los patrones de variación, su estructura y su distribución geográfica. Por otra parte, evaluar la productividad y conocer los caracteres morfofisiológicos correlacionados con ella. El conocimiento de la variación genética dentro y entre poblaciones permite definir las necesidades y las estrategias para incrementar y conservar la diversidad

existente. El entendimiento de la biología reproductiva de las especie permite establecer los métodos posibles de cruzamiento. La evaluación experimental ante un factor ambiental permite definir genotipos adecuados para el mejoramiento, así como aquellos importantes de conservar a largo plazo. Finalmente la investigación etno-botánica de nueva cuenta, permite definir las posibles estrategias para el mejoramiento y la conservación, según las expectativas económicas y culturales de la sociedad.

(a) Conservación. El problema más grave en términos de conservación para el cocotero lo constituye el Amarillamiento Letal, el cual ha eliminado las poblaciones de cocoteros altos de los estados de Yucatán y Campeche (Oropeza y Zizumbo en prensa), de tal forma que es urgente la necesidad de establecer un programa para la conservación del germoplasma susceptible fuera del área afectada y de difícil acceso a la enfermedad. Valles bajos intermontanos, aislados de otras plantaciones de cocotero, en la costa del Pacífico, en los estados de Jalisco o Nayarit, podrían ser sitios adecuados.

La conservación in vitro de polen de este germoplasma se vislumbra como buena alternativa a fin de desarrollar hibridación en el futuro con genotipos resistentes, dado que es posible mantener la viabilidad del polen a largo plazo y a bajos costos para su mantenimiento.

La conservación de germoplasma de los tres ecotipos encontrados en el Pacífico es de suma importancia para el desarrollo del cultivo en el país. La baja diversidad intra-poblacional detectada en plantaciones indica la necesidad de un alto número de individuos a fin de poder representar genotipos raros dentro de ella. Sin embargo la conservación en esta especie es sumamente costosa, por lo cual es necesario establecer un programa de conservación in situ con la colaboración

de los productores. La evaluación ex situ ante el Amarillamiento Letal y la caracterización de la productividad de las mismas poblaciones permitirá definir genotipos altamente valiosos. La posibilidad de su uso, tanto de polen como de semillas, para los programas de mejoramiento y selección para replantación, puede convertirse en un incentivo económico adicional para los productores involucrados en los programas de conservación in situ.

(b) Mejoramiento genético. El cultivo del cocotero en México presenta como principales problemas el Amarillamiento Letal y la baja productividad de las plantaciones.

Por una parte es de primordial importancia acrecentar la base genética, dados los bajos niveles de variación intra poblacional detectada en las poblaciones del Pacífico. Un programa para el establecimiento de huertas madres con los cuatro ecotipos altos y el inicio de cruas entre ellos dirigidas a incrementar heterosis debe ser el primer paso. Esto puede llevarse a cabo en el campo experimental de "El Médano" en la Costa Chica del estado de Guerrero. En este programa deberán incorporarse cruas con las poblaciones "Alto Rennell", pero principalmente con el "Alto Polinesio", dado que éste presentó mayor variabilidad a las poblaciones mexicanas de la costa del Pacífico. El polen de estas dos poblaciones importadas está disponible en el mismo campo experimental. A la fecha estos genotipos no han sido utilizados y se encuentran en grave riesgo de perderse por su descuido.

Adicionalmente es de suma importancia implementar un programa de importación de polen de cocotero de la regiones de América Central, Nueva Guinea, Malasia y Filipinas, dado los bajos niveles de variabilidad presente en el país.

Las restricciones cuarentenarias existentes en México limitan la introducción de semillas y plantas, un programa de importación de polen seguro permitiría a corto plazo incorporar mayor variación genética.

Por otra parte es imprescindible dirigir los programas de mejoramiento a la generación de plantas resistentes con alta productividad, ya que el cultivo de este tipo de plantas es la mejor arma para enfrentar a la enfermedad y fomentar cultivo. La baja productividad en las plantaciones en el país está dada por el uso de plantas no seleccionadas o mejoradas, las cuales en cerca del 90% muestran una edad avanzada más allá de la edad de mayor productividad (Oropeza y Zizumbo en prensa).

Históricamente el mejoramiento genético en la especie ha estado centrado en la generación de híbridos enano por alto, con los cuales se han logrado incrementar significativamente los rendimientos, a través de aprovechar la habilidad combinatoria entre estas dos variedades diferenciadas. Utilizando progenitores femeninos enanos resistentes a la enfermedad y masculinos medianamente resistentes, se han logrado plantas que han permitido revertir los efectos del Amarillamiento Letal en países como Jamaica.

La existencia de tres ecotipos en el Pacífico mexicano y el ecotipo "Enano Malayo", posibilita la generación de nuevos híbridos a ser evaluados ante la enfermedad y por su productividad. Estos híbridos pueden ser la base para un programa de combate efectivo a la enfermedad. Con este objetivo, a partir de 1996 iniciamos la formación de híbridos enano por alto utilizando como progenitores femeninos plantas de cocotero enano amarillo y rojo. Como progenitores masculinos utilizamos individuos de las poblaciones de cada ecotipo del Pacífico, que han sobrevivido en los experimentos

conducidos en el área afectada por seis años, poblaciones que han mostrado bajos niveles de mortalidad ante el Amarillamiento Letal en una área afectada (Zizumbo y Lira 1995).

El siguiente paso es el evaluar estos híbridos en cuanto a resistencia y productividad en dos áreas ecológicas contrastantes del trópico mexicano afectadas por el Amarillamiento Letal, en el estado de Tabasco donde se presenta alta precipitación, suelos pesados y alta incidencia de patógenos, y en la costa norte del estado de Yucatán donde se presentan condiciones de baja precipitación, suelos ligeros y menor incidencia de patógenos. A partir de dicha evaluación podrán definirse los mejores híbridos para las áreas productivas del país.

(c) Investigación. El conocimiento generado plantea la necesidad de realizar una exploración y colecta detallada en los siete sitios de Costa Rica, Panamá y Colombia, donde se reportaron plantaciones de cocotero a la llegada de los europeos a América. Posteriormente será necesaria la caracterización genética de la diversidad encontrada. El descubrimiento de alta diversidad en ellas tendría un alto impacto en la teoría del origen, dispersión y evolución de esta especie, ya que los niveles de diversidad encontrada en la región del Pacífico es baja. La metodología de isoenzimas aquí utilizada podría aplicarse, sin embargo sería conveniente utilizar RFLP's (Polimorfismo de la longitud de fragmentos de restricción), dado que en el presente estudio solo pudimos encontrar tres sistemas enzimáticos y la metodología de RAPD's (ADN polimórfico amplificado al azar) muestra serios problemas de consistencia (Ashburner *et al.* en prensa).

La evaluación de la diversidad genética presente en México y Centroamérica ante el Amarillamiento Letal

es de vital importancia para definir poblaciones e individuos a ser usados en el mejoramiento de la especie. Desde 1991 hemos estado registrando experimentalmente la mortalidad dentro de las poblaciones estudiadas en el presente trabajo. Los resultados iniciales indican un comportamiento diferencial a la enfermedad (Zizumbo y Lira 1995). Caracteres morfológicos, fisiológicos y genéticos asociados a la enfermedad podrán ser descubiertos conforme la enfermedad seleccione el germoplasma. Esto abrirá nuevas expectativas para el desarrollo de los programas de mejoramiento. La investigación bioquímica y molecular se ha convertido en una herramienta importante en la búsqueda y utilización de los marcadores genéticos de variedad, resistencia y productividad, los cuales podrían permitir eventualmente para la selección de plantas resistentes elite. El desarrollo de protocolos biotecnológicos de propagación clonal, por su parte, podrían permitir la propagación masiva de estas plantas. El mejoramiento por las vías agronómica y biotecnológica podrá incrementar substancialmente los rendimientos del cultivo y con ello ayudar a revertir el impacto de la enfermedad (Oropeza *et al.* 1996).

El conocimiento sobre el manejo y la conservación de polen a largo plazo se vislumbra estratégico, tanto para la conservación como para el mejoramiento del germoplasma disponible de esta especie.

BIBLIOGRAFÍA

Allen, P.H. 1965. Oviedo on Cocos. *Principes* 9:62-66.

Ashburner, G.R. 1994. Characterization, collection and conservation of Cocos nucifera L. in the south Pacific. Ph. D. thesis, Univ. of Melbourne, Australia.

Ashburner, G. R., W.K. Thompson and G.M. Halloran. Genetic resources of coconut palm (Cocos nucifera L.) in the south Pacific region. RAPD's analysis. *Crop Science* (in press).

Benoit, H. and M. Ghiequiere. 1984. Electrophorese, compte-rendu cocotier. Repport Interne. Laboratoire d'electrophorése. Mesures biochimiques, IRHO-CIRAD. Montpellier. (no publicado).

Bruman, H. J. 1944. Some observations on the early history of the coconut in the New World. *Acta Americana* 2(3):200-243.

Bruman, H. J. 1945. Early coconut culture in Western of Mexico. *Hispanic American Historical Review* 25:301-314.

Bruman, H.J. 1947. Notes and comment a further note on coconuts in Colima. *Hispanic American Historical Review* 27:212-223.

Cook, O.F. 1910. History of coconut palm in America. *Contributions from the United States national herbarium.* 7: 257-293.

Eguiarte F, L. E. 1990. Genética de poblaciones de Astrocaryum mexicanum Liebm. en los Tuxtlas, Veracruz. Tesis Doctoral. Centro de Ecología/UACPyP. UNAM. México.

Gruezo, W. Sn. y H.C. Harries. 1984. Self-sown, wild type coconuts in Philippines. *Biotropica* 16(2): 27:227-231.

Harries, H.C. 1977. The Cape Verde Region (1499-1549); the key to coconut culture in the Western Hemisphere? *Turrialba* 27: 227-231.

Harries, H.C. 1978. The evolution, dissemination and classification of Cocos

nucifera L. The Botanical Review 44: 265-319.

Harries, H.C. 1981. Germination and taxonomy of the coconut. Annals of Botany 48:873-883

Harries, H.C. 1990. Malesian origin for domestic Cocos nucifera L. Pages 351-357. in: P. Baas et al. (eds). The plant diversity of Malesia. Kluwer, Dordrech.

Harries, H. C. 1995. Coconut. Pages 351-357. in J. Smart and D.W. Simmonds. Evolution of crop plants. Second Edition. Logman Scientific & Technical. London.

Hernández R., F. 1990. Variabilidad de la palma de coco, Cocos nucifera L. en el trópico mexicano. Pags. 103-122. in: M. Robert y D. Zizumbo (comp). La problemática del amarillamiento letal en México. CICY. Mérida. México.

Moran, G. 1991. Report of isozyme research of coconuts. CSIRO. Div. of forest research Camberra. School of Botany. Univ. Melbourne. Australia. (no publicado)

Oropeza, C., Cardeña, D. Zizumbo, J. Ch. Chan y R. Ashburner. 1996. Pags. 163-168. en: Biotecnología aplicada en la producción de plantas de cocotero. IX Reunión Científico-técnica forestal y agropecuaria Tabasco 96. Publicación especial No. 6. Gob. del Edo. de Tabasco. Villahermosa.

Oropeza, C y D. Zizumbo V. History of Lethal Yellowing in Mexico. in: S. Eden-Green. Lethal Yelowing-like disease of coconut. NRI/CAB. Chathan Maritime, U.K. (en prensa).

Sauer , J.D. 1994. Historical geography of crop plants. CRC Press. Boca Ratón.

Smith, R.W. 1970. Mexico. Pages 20-21. in: FAO. Yearly progress report on coconut breeding 1970. FAO, Rome.

Shuiling, M. y H.C. Harries. 1994. The coconut palm in East Africa I. East African Tall. Principes 38: 4-11.

Uhl, N. W. y J. Dransfield. 1987. Genera Palmarum. Allen Press. Lawrence.

Ward G. y M. Brookfield. 1992. The dispersal of coconut : did it float o was it carried to Panama? Journal of Biogeography 19:469-480.

Zizumbo V., D y J. Lira. 1995. Colección de germoplasma de cocotero (Cocos nucifera L.) para su evaluación ante el Amarillamiento Letal. Informe Final del proyecto CONACyT 0598-N9109. México (no publicado).

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) y al Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY), por su apoyo para la realización de mis estudios de doctorado y para el proyecto de investigación. Especialmente al Dr. Manuel L. Robert, Director General del CICY, al Dr. Víctor Loyola V. Director de la Unidad de Biología experimental, a la Dra. Ingrid Olmsted Directora de la Unidad de Recursos Naturales y al Dr. Carlos Oropeza coordinador del programa cocotero, por su estímulo y apoyo.

Al Instituto de Ecología de la UNAM especialmente a su Director el Dr. Daniel Piñero por su asesoría y facilidades brindadas. Al mi comité tutorial Dr. Daniel Piñero, Dr. Robert Bye, Dr. Hermilo Quero por su guía y valiosos consejos. A los Drs. Alma Orozco, Carlos Oropeza, Jorge Santamaría, Alberto Ken Oyama, Luis Eguiarte por la revisión crítica de la tesis y sus sugerencias para mejorarla. A los Drs. Roger Ashburner, Hugh C. Harries y Patricia Colunga por su asesoría, revisión y sus valiosas sugerencias.

De numerosas personas conté con el valioso apoyo y con el cual fue posible desarrollar las diferentes fases de la investigación. Al Dr. Alfonso Delgado S. quien me proporcionó material bibliográfico valioso. Durante la revisión histórica, en la Ciudad de Colima, recibí asesoría y el estímulo del Lic. Ismael Aguayo, del Mrto. Gregorio Macedo, del Mrto. Juan Oseguera (qpd.), del Sr. Ernesto Terriques y del Sr. Antonio Estrada (qpd.).

Al M. en C. Ignacio Collí Fernández, y a los Ings. Juan Carmona C., Imelda Monreal R., Carlos Tinoco, Héctor M. Caraballo, José Guadalupe Osorio, Jesús Beguinez, José López E., Cesar Villaseñor, Rigoberto Cervera, Rubén Michel, Luis Castellón, personal técnico de CONA-FRUT, quienes me apoyaron en la exploración y colecta. Al Técnico Cástulo Chan del CICY quien me acompañó por todas las áreas productoras del país y gracias a él pude desarrollar el estudio de morfología de fruto.

Al Téc. José Sabido y al Biol. José Arellano quienes me auxiliaron en la implementación y en el seguimiento de los experimentos de germinación. A la Biol. Lourdes González Z. quien me proporcionó literatura y asesoría para el análisis de los datos de germinación.

A los productores del Ejido San Crisanto, Sinanche, Yucatán, quienes mostraron gran interés en las investigaciones desarrolladas y dedicaron tanto terrenos como su trabajo para el cuidado de las plantas. Especialmente al Lic. José Inés Loría, los hermanos Puc Gamboa, Tach Sánchez y Julio Sánchez.

Al Biol. José Arellano y los Ings: José Lira y Oswaldo Pech. por su ayuda en el establecimiento de los experimentos, al Téc. Nelson Torres por su apoyo en el seguimiento de los mismos.

A la M. en C. Nidia Pérez de quien recibí entrenamiento para los análisis de electroforesis. Al M. en C. Mario Sumano y al M. en C. Rolando Cardeña L. por apoyo y asesoría durante todo el trabajo de laboratorio. Al Biol. Jorge Saldívar por las facilidades brindadas para la impresión de la versión final. A la Sra. Alicia Cervantes por las facilidades otorgadas.

A mis suegros Magdalena García Marín y Mario Colunga quien con su apoyo y compañía hicieron posible que terminara la tesis. A mis hermanos Aída, Lilia, Edith, Emma y Rogelio. A mis cuñadas Yolanda y Magdalena por su cariño y apoyo.

Durante todo el trabajo recibí el apoyo y estímulo de la Dra. Patricia Colunga que fue fundamental para que concluyera la investigación. A todos mi más sincero agradecimiento.

En diferentes fases de la investigación recibí apoyo financiero y logístico complementario del CONACyT, CONA-FRUT, de la Sociedad Cooperativa Coprera No.1, Ejido San Crisanto, Sinaché, Yucatán, del Gobierno del Estado de Yucatán y de la Secretaría de Desarrollo Social (SEDESOL).

RESUMEN

Se recopilaron evidencias etnohistóricas, morfológicas *in situ*, morfofisiológicas *ex situ* e isoenzimáticas con los objetivos de: (a) discutir sobre la procedencia, antigüedad, distribución geográfica, características de las plantaciones iniciales de cocotero en México, y su proceso de difusión, (b) describir la variación morfológica, fisiológica y genética actual de este cultivo y analizar los posibles factores que la determinaron, (c) aportar información básica para una estrategia de conservación y mejoramiento del germoplasma disponible, ante la presencia del Amarillamiento Letal. Los registros históricos indican que el cocotero no es originario de México, fue introducido en el siglo dieciséis de Panamá, Islas Salomón, Islas Filipinas y África. Los análisis de los patrones de variación indicaron la presencia de cinco ecotipos: (1) "Alto Atlántico", distribuido en los estados de Yucatán, Campeche y Tabasco. Presenta frutos alargados y con aristas pronunciadas, con cualidades favorables para la producción de fibra y copra, germinación tardía y heterogénea, crecimiento lento, hoja con peciolo fuerte y lámina que ofrece baja oposición al viento. Polimórfico para PRX catódica y ENDO, monomórfico para G6PD (alelo rápido); (2) "Alto Pacífico 1" distribuido en los estados de Guerrero, Michoacán, Colima y Jalisco. Presenta frutos grandes, redondos, con cualidades favorables para la producción de agua, germinación precoz y homogénea, crecimiento rápido, hoja con peciolo que sugiere menor fortaleza y lámina que ofrece alta oposición al viento. Polimórfico para G6PD, monomórfico para PRX catódica (alelo rápido) y ENDO (alelo lento); (3) "Alto Pacífico 2" distribuido en los estados de Colima y Nayarit. Presenta frutos redondos de menor tamaño, con cualidades favorables para producción de agua y copra, germinación precoz y heterogénea, crecimiento lento, hoja con peciolo fuerte con lámina que ofrece baja oposición al viento. Patrón isoenzimático similar al anterior; (4) "Alto Pacífico 3" distribuido en los estados de Guerrero y Oaxaca. Presenta fruto, germinación y patrón isoenzimático igual al anterior, pero hoja con peciolo que sugiere menor fortaleza y lámina que ofrece alta oposición al viento; (5) "Enano Malayo" que presenta frutos pequeños con cualidades favorables para la producción de agua, germinación precoz y homogénea, crecimiento rápido, hoja pequeña. Monomórfico para los tres loci: PRX catódica (alelo rápido), ENDO (alelo lento) y G6PD (alelo rápido). Las poblaciones de los ecotipos "Enano Malayo" y "Alto Pacífico 3" mostraron niveles bajos de plasticidad fenotípica en comparación a los demás. El polimorfismo, la heterocigosidad esperada y el número de alelos en loci polimórficos fueron de 0.43, 0.15 y 1.43, indicando que a pesar de haberse registrado varias introducciones antiguas de diferentes regiones, el nivel de variación genética presente en las poblaciones de cocotero en México es bajo. Los valores altos y positivos de fijación y de los estadísticos F de Wright: $F_{(i)}=0.62$, $F_{(is)}=0.40$, y $F_{(st)}=0.36$, sugieren entrecruzamiento no azaroso y deriva génica. Los valores de distancia, identidad genética y el fenograma, indicaron alta diferenciación entre las poblaciones de las costas Golfo-Pacífico, y dentro de cada costa baja diferenciación. El ecotipo "Alto Atlántico" baja distancia genética con la población importada de África, sugiriendo su procedencia africana, mientras que las poblaciones del ecotipo "Alto Pacífico" mostraron baja distancia genética con las importadas "Alto Polinesio" y "Alto Rennell" sugiriendo que provienen de las Islas del Pacífico. Algunas poblaciones del Estado de Tabasco mostraron alta identidad genética con poblaciones de la costa occidental, sugiriendo su introducción de dicha área. Tanto las evidencias morfofisiológicas como las poblaciones actuales. Ante el peligro que representa el Amarillamiento Letal y el eventual arribo de nuevas enfermedades es necesario implementar un programa para incrementar y conservar la variación genética de este cultivo, a través de cruces controladas entre los diferentes ecotipos presentes en México y la incorporación de germoplasma de áreas con mayor variación genética, como Nueva Guinea, Sudeste de Asia y Filipinas, a través de la importación de polen.

SUMMARY

Ethnohistorical, *in situ* morphological, *ex situ* morphophysiological and isoenzymatic evidence were compiled with the view to: (a) discuss the origin, antiquity, geographical distribution, characteristics of the first coconut plantations in Mexico and their diffusion process, (b) describe the current morphological, physiological and genetic variations of this crop and analyze the possible causative factors, (c) supply basic information for a strategy of conservation and improvement of available germplasm in the presence of Lethal Yellowing. Coconut palms are not native to Mexico; as historical records show, they were introduced in the XVI Century from Panama, the Solomon Islands, the Philippines and Africa. Analyses of the variation patterns revealed the presence of five ecotypes: (1) "Atlantic Tall" distributed in the states of Yucatán, Campeche and Tabasco. It produces longish fruits with pronounced ridges and characteristics which are favorable for the production of fiber and copra, late and heterogeneous germination, slow growth, leaf with a strong stem and sheath that offers little opposition to the wind. Polymorphic for cathodic PRX and ENDO, monomorphic for G6PD (fast allele); (2) "Pacific Tall 1" distributed in the states of Guerrero, Michoacán, Colima and Jalisco. It produces large, round fruits, with characteristics which are favorable for the production of water, early and homogeneous germination, fast growth, leaf with a stem that suggests less strength and a sheath that offers strong opposition to the wind. Polymorphic for G6PD, monomorphic for cathodic PRX (fast allele) and ENDO (slow allele); (3) "Pacific Tall 2" distributed in the states of Colima and Nayarit. It produces smaller, round fruit with characteristics which are favorable for the production of water and copra, early and heterogeneous germination, slow growth, leaf with a strong stem with sheath that offers little opposition to the wind. Isoenzymatic pattern similar to the above mentioned; (4) "Pacific Tall 3" distributed in the states of Guerrero and Oaxaca. Its fruit, germination and isoenzymatic pattern are the same as the above, except that the leaf has a petiole that is less strong and leaf blade which offers great opposition to the wind; (5) "Malaysian Dwarf" which produces small fruit with characteristics which are favorable for the production of water, early and homogeneous germination, fast growth, and small leaf. Monomorphic for the three loci: cathodic PRX (fast allele), ENDO (slow allele), and G6PD (fast allele). Ecotypes "Malaysian Dwarf" and "Pacific Tall 3" populations showed a low level of phenotypic plasticity in relation to the others. Polymorphism and expected heterozygosity and the number of alleles in polymorphic loci were 0.43, 0.15 and 1.43 indicating that although there had been several introductions in the past from different regions, the level of genetic variation existing in the Mexican coconut palm population is low. High, positive fixation values and Wright's F-statistics: $F_{(T)} = 0.62$, $F_{(U)} = 0.40$ and $F_{(S)} = 0.36$ suggest non-random mating and genetic drift. The values of distance, genetic identity and phenogram revealed a high differentiation among the populations of the Coasts of the Gulf and the Pacific and low differentiation within each coast. Ecotype "Atlantic Tall" showed low genetic distance with the population imported from Africa, suggesting its African origin, while populations from the ecotype "Pacific Tall" showed high identity and low genetic distance with imported "Polynesian Tall" and "Rennell Tall" suggesting an origin from the Pacific Islands. Some populations from the state of Tabasco showed high genetic identity with populations from the West Coast suggesting their introduction from this area. Morphophysiological and isoenzymatic evidence agree with historical evidence regarding the origin of modern species. Due to the danger that Lethal Yellowing represents and the eventual arrival of new diseases, it is imperative to implement a program to increase and conserve the genetic variation of this crop through controlled breeding among the different ecotypes existing in Mexico and the integration of germplasm from areas of greater genetic variation such as New Guinea, Southeast Asia and the Philippines by means of imported pollen.