

RELACIONES FILOGENÉTICAS DEL CHONTADURO (*Bactris gasipaes*) CON LAS ESPECIES SILVESTRES DEL GÉNERO *Bactris* (SUBTRIBU BACTRINIDINAE)

María Angélica Buitrago Bitar

Universidad del Valle, Apartado Aéreo 25360, Cali, Colombia.

correo electrónico: maria.buitrago@correounivalle.edu.co

Jaime Eduardo Muñoz Flórez

Universidad Nacional de Colombia, Palmira, Colombia.

correo electrónico: jemunozf@unal.edu.co

Alba Marina Torres González

Universidad del Valle, Apartado Aéreo 25360, Cali, Colombia.

correo electrónico: alba.torres@correounivalle.edu.co

RESUMEN

Bactris es el segundo género más grande de las Arecaceas, están en todas las regiones de Colombia, la mayoría en la costa pacífica y amazonia. Contiene 31 especies, incluida la palma del chontaduro, domesticada desde la época precolombina, es una especie altamente productiva y de gran importancia socioeconómica. Este estudio tuvo como objetivo determinar las relaciones entre especies silvestres del género *Bactris* (subtribu Bactrinidinae) y *Bactris gasipaes*, mediante ampliaciones de espaciadores internos transcritos (ITS) del ADNnr, y regiones de genes de la fosforibuloquinasa (PRK) enzima del ciclo de Calvin. Las relaciones filogenéticas fueron estimadas mediante el método de máxima verosimilitud (ML); máxima parsimonia (MP) y análisis bayesiano. Los nodos fueron soportados por los valores de *bootstrap* (BS). Los resultados de los análisis (MP), (ML) y análisis bayesiano fueron congruentes. Con el análisis de la región ITS se encontró una estrecha relación de algunos individuos de *B. gasipaes* var. *gasipaes* con las especies silvestres *Bactris coloniata* y *Bactris hondurensis*. Mientras que con el análisis de la región PRK, todos los individuos de *B. gasipaes* son más ancestrales que las especies silvestres. *B. gasipaes* var. *chichagui* es el taxón más ancestral. En conclusión, se confirma que los individuos de *B. gasipaes* tienen distintos orígenes, probablemente provenientes de eventos de domesticación independientes. Además, los análisis tanto de la región ITS como PRK confirman la polifilia de *B. gasipaes* var. *gasipaes*.

Palabras clave Arecáceas, domesticación, filogenia, precolombina, ITS, ADN.

ABSTRACT

Bactris is the second largest genus of Arecaceas, they are in all regions of Colombia, mostly in the Pacific Coast and Amazon. It contains 31 species, including Peach palm, domesticated since pre-Columbian times, is a highly productive and species of major socioeconomic importance. This study aimed to determine the relationships among species of the genus *Bactris* (subtribe Bactridinae) and *Bactris gasipaes* by amplifications of Internal Transcribed Spacer (ITS) of ADNnr, and regions of genes phosphoribulokinase (PRK) Calvin cycle enzyme. Phylogenetic relationships were estimated by the method of maximum likelihood (ML), maximum parsimony (MP) and Bayesian analysis. The nodes were supported by *bootstrap* values (BS). The results of the analysis (MP), (ML) and Bayesian analysis were consistent. With the analysis of the ITS region close relationship of some individuals of *B. gasipaes* var. *gasipaes* with specie wild and *Bactris coloniata* and *Bactris hondurensis*. While the analysis of PRK region, all individuals of *B. gasipaes* var. *gasipaes* are ancestral wild species *B. gasipaes* var. *chichagui* is the ancestral taxon. In conclusion, it is confirmed that individuals of *B. gasipaes* have different origins, probably from independent domestication events. Furthermore, analysis of both the ITS region as PRK confirm the polyphyly of *Bactris gasipaes* var. *gasipaes*.

Key words: Arecaceae, domestication, phylogeny, pre-columbian, ITS, DNA

INTRODUCCIÓN

textitBactris es un género muy diverso en formas y tamaños, así como en su ecología. Las especies de *Bactris* son palmas espinosas en mayor o menor grado, dependiendo de la especie, aunque las más pequeñas, son casi completamente. En Colombia se han hallado 31 especies, distribuidas en casi todo el país, creciendo tanto en zonas húmedas como secas, desde las playas marinas, hasta elevaciones usualmente menores de 1000 de altitud (Galeano & Bernal 2010), y ocasionalmente son encontradas por encima de los 1800 m.s.n.m. como es el caso de la región del Cauca (Tambo) Colombia (Graefe 2013). La mayor diversidad de especies se encuentra en los bosques muy húmedos de la Amazonía y del Pacífico. (Galeano & Bernal 2010). La gran diversidad y amplia distribución de este género han sido muy debatidas, por no tener certeza de su origen. (Sanders 1991). Dentro de este género se encuentra la especie *Bactris gasipaes* conocida en Colombia como chontaduro, la cual fue un alimento básico en la dieta de las comunidades amerindias pre-colombianas del neotrópico; Los amerindios lo domesticaron y fue distribuido a lo largo de la Amazonía, el noroeste de la región andina y centro América, produciendo en este proceso un complejo de variedades locales genéticamente ricas. (Mora-Urpí, *et al* 1997). El fruto es uno de los alimentos tropicales de mayor valor nutritivo, por su alto contenido en proteína de alta calidad, por el número y cantidad de aminoácidos esenciales, su fina grasa constituida por aceites no saturados y el alto contenido de Beta-Caroteno, Calcio, Fósforo, Hierro (Piedrahita y Vélez, 1986); el fruto es utilizado en alimentos básicos como: pulpa para consumo directo, harina preparada para los infantes, productos horneados, aceite de cocina y porciones para alimentar a los animales de granja y cultivo de peces entre otros; por otro lado el procesamiento gourmet del corazón de palma para el mercado internacional, ha convertido a esta especie en una importante agroindustria de los países productores. (Mora-Urpí *et al* 1997). En Colombia, el chontaduro es la base económica fundamental de comunidades negras del bajo anchicayá y de extensas regiones del pacífico colombiano, surgiendo un enlace muy fuerte entre productores y consumidores; También se produce en llanos orientales, amazonia y valles andinos (Graefe 2013).

Se estima que en Colombia existen 400 hectáreas sembradas para la producción de palmito, mientras que para fruto es incalculable su área plantada porque las palmas se encuentran distribuidas a lo largo de ríos, veredas y pequeñas parcelas de agricultores (Peña *et al* 2002). En los últimos años, se ha observado en las plantaciones nativas de la

Costa Pacífica y del área continental de los departamentos del Valle del Cauca, Cauca y Nariño, la caída de los frutos de chontaduro en formación, Inicialmente se creía que este disturbio era ocasionado por problemas fisiológicos de origen nutricional; posteriormente se asoció el daño con la presencia de un insecto plaga conocido como picudo (*Coleoptera, Curculionidae*) (Heinrich 1993). Este problema ha llevado a la disminución en la productividad llegando en ocasiones a producción nula en algunos sitios (Heinrich 1993) El chontaduro ubicado en el género: *Bactris* Jacquin (1777) y posteriormente en *Guilielma* Martius (1826). Drude (1887) fue el primero en colocar *Guilielma* como un subgénero dentro de *Bactris*. Sin embargo Burret (1934), aceptó a *Guilielma* como un género y redujo varias especies a sinonimia de *B. gasipaes*, siguiendo a Bailey (1930) y, MacBride (1960) apoyaron la decisión de Drude basados en morfología externa. Sin embargo Tomlinson (1961) soportó la decisión de Burret basados en diferencias en la anatomía de fibras en las hojas. Uhl y Dransfield (1987), coloca a *B. gasipaes* dentro de *Bactris* sin definir una categoría subgenérica. Sanders (1991), sobre la base de un análisis cladístico preliminar, considera a *Bactris* como un género monofilético, y *Guilielma* es reconocido como una sección dentro de un subgénero expandido. La existencia de *Guilielma* ha sido cuestionada y también el número de especies incluidas dentro de este taxón durante los últimos 175 años. Mora-Urpí & Clement (1981) y Clement (1988) revisaron la historia e identificaron el núcleo de un grupo de taxa que tienen remanente dentro de *Guilielma*, pero es cuestionada la validación de muchos de estos. Mora-Urpí (1992) y Mora-Urpí *et al* (1993) numeraron varios taxa que pueden ser nuevas especies dentro de *Guilielma* pero ellas no han sido aún descritas en la literatura (Mora-Urpí *et al* 1997). El acervo genético primario de *B. gasipaes* tuvo unas subespecies domesticadas (*utilis*) que contiene las variedades locales, unas subespecies silvestres (*speciosa*) que contiene aparentemente poblaciones silvestres, el acervo genético secundario contiene el resto de especies de *Bactris*. Hay algunas controversias alrededor de muchos de los taxa. Mora-Urpí (1993) propone que *Guilielma* es un complejo de especies, que conceptualmente es muy similar a la propuesta de acervo genético. Henderson (1995) propone reducir el acervo genético primario a *B. gasipaes* y el acervo genético secundario a *B. macana*, sin comentarios o análisis de la variación. Debido a la incertidumbre sobre el origen del chontaduro cultivado y la potencial importancia de las poblaciones silvestres y especies relacionadas en programas de mejoramiento, la revisión taxonómica debe estar basada

en un análisis exhaustivo de la variación dentro del complejo *Guilielma* y la división de esta variación entre y dentro de las especies que han sido finalmente aceptadas. La distribución geográfica del chontaduro hoy implica un complejo de patrones de variedades locales (Mora-Urpí 1984; Clement 1988; Mora-Urpí y Clement 1988; Mora-Urpí 1992), que han sido divididas dentro de subcomplejos occidental y orientales basados en diferencias vegetativas (Mora-Urpí 1984), además divididos en cultivares basados en el tamaño de los frutos (Mora-Urpí y Clement 1988; Mora-Urpí 1992; Mora-Urpí *et al.* 1993): la microcarpa de variedades locales de fruto pequeño tienen (<20g) de peso, el mesocarpa de variedades locales de fruto intermedio tienen un peso de (20-70g), y la macrocarpa de variedades locales de frutos muy grandes tienen un peso de (70-250g). Mora-Urpí y Clement 1997). El acervo genético del chontaduro cultivado y sus parientes silvestres son ricos en diversidad, esta considerable variabilidad en rasgos importantes pueden servir para programas de mejoramiento genético dirigido a la producción de frutos y a su utilización para palmito (Clement y Mora-Urpí 1987; Mora-Urpí *et al.* 1993). El objetivo de esta investigación fue la construcción de la filogenia con caracteres moleculares, de *Bactris gasipaes* y las especies silvestres.

Además, conocer como es la relación filogenética de los diferentes individuos de la especie cultivada, *Bactris gasipaes* var. *gasipaes*, y *Bactris gasipaes* var. *chichagui* se inició muestreando los individuos que se encuentran en la Costa Pacífica del Valle del Cauca, de manera que contribuya a un estudio futuro más amplio en el territorio colombiano con una contribución al entendimiento de la gran diversidad y la domesticación del chontaduro.

MÉTODOS

Material vegetal

Se utilizaron un total de 26 muestras representando seis especies del género *Bactris*, de la subtribu Bactridinae. La especie principal fue *Bactris gasipaes* para la cual se colectaron individuos de diferentes lugares, del pacífico vallecaucano, para un total de 11 individuos de *Bactris gasipaes* var. *gasipaes* y un individuo de *Bactris gasipaes* var. *chichagui*. Las especies silvestres de *Bactris* fueron colectadas basada en morfología externa. Algunos individuos de *Bactris gasipaes* se colectaron en el municipio de Buenaventura y otros provienen de la colección viva de CORPOICA Palmira, los cuales estaban catalogadas de acuerdo al color del fruto. Tabla 2.

Tabla 1. Determinación de individuos de *Bactris gasipaes* colectados

Denominación	Descripción
<i>Bactris gasipaes</i> ROY	Planta de chontaduro, color de fruto rojo rayado
<i>Bactris gasipaes</i> BUEN1	Planta de chontaduro, individuo 1 procedente de Buenaventura
<i>Bactris gasipaes</i> BUE2	Planta de chontaduro, individuo 2 procedente de Buenaventura
<i>Bactris gasipaes</i> CAL	Planta de chontaduro, individuo 1 procedente de Cali
<i>Bactris gasipaes</i> ROJ	Planta de chontaduro, color de fruto rojo
<i>Bactris gasipaes</i> ANR	Planta de chontaduro, color de fruto anaranjado
<i>Bactris gasipaes</i> VENAR	Planta de chontaduro, color de fruto verde-naranja
<i>Bactris gasipaes</i> var <i>chichagui</i>	Planta de chontaduro, individuo de especie silvestre

Extracción de ADN

Se colectaron fragmentos de hojas jóvenes las cuales fueron almacenadas y transportadas en bolsas selladas que contenían sílica gel, marcador cobalto, para asegurar la conservación de las muestras en seco (Chase & Hills, 1991). El ADN genómico se obtuvo siguiendo el protocolo de extracción de ADN Doyle & Doyle (1990); las muestras se almacenaron en tubos eppendorf de 1.5ml a una temperatura de -20°C. se hicieron mediciones de la concentración y pureza del ADN obtenido, con NanoDrop 2000.

Amplificación de ADN

El ADN genómico fue amplificado de forma selectiva, utilizando los cebadores prk717f y prk969r, diseñados específicamente para palmas (Lewis & Martínez, 2000); (Lewis & Doyle, 2002) y los cebadores ITS4, ITS5A (White *et al.* 1990). Tabla 1. Las reacciones de amplificación se realizaron utilizando un termociclador PTC-100. En el laboratorio de Biología Molecular de la Universidad Nacional de Colombia Sede Palmira. En el caso de los cebadores correspondientes a la región ITS se preparó el coctel de PCR ajustando un volumen final para cada muestra de 50µl, con las siguientes

proporciones: 23.5 μ l de agua desionizada, 2 μ l de cada cebador (10 μ M), 0.5 μ l de Taq polimerasa (0.05 u/ μ l; Fermentas), 2 μ l de ADN (10ng-50ng), 5 μ l Taq Buffer 10X, 6 μ l de $MgCl_2$ (25mM), 8 μ l dNTPS (1,25 mM) y 2 μ g/ml de BSA; para los cebadores PRK se ajustó un volumen final para cada muestra de 50 μ l, con las siguientes proporciones: 20.5 μ l de agua desionizada, 1.3 μ l de cada cebador (10 μ M), 0.5 μ l de Taq polimerasa (0.05 u/ μ l; Fermentas), 2 μ l de ADN (10ng-50ng), 5 μ l Taq Buffer 10X, 6 μ l de $MgCl_2$ (25mM), 8 μ l dNTPS (1,25 mM) y 2 μ g/ml de BSA. Las reacciones para ITS estuvieron sujetas a las siguientes temperaturas: desnaturalización inicial de 80°C

por 5 min, 30 ciclos de 95°C por 1 min, 50°C por 1 min y 65°C por 4 min, y una extensión fina de 65°C por 5 min. Y las reacciones para cebadores PRK estuvieron sujetas a las siguientes temperaturas: desnaturalización inicial de 94°C por 4 min, 32 ciclos de 94°C por 1 min, 55°C por 1 min y 72°C por 1 min, y una extensión final de 72°C por 7 min. Los productos de PCR fueron visualizados en geles de agarosa (1.2 %) y teñidos con 1 μ g/ml de bromuro de etidio; se determinó la secuencia de los amplificados mediante procedimiento estándar del servicio suministrado por la compañía Macrogen [®]

Tabla 2. Cebadores:ITS y PRK utilizados para secuenciar el ADN de *Bactris*

Region	Secuencia	Especificidad
ITS4	TCCTCCCGCTTATTGATATGC	Plantas, Hongos
ITS5A	CCTTATCATTTAGAGGAAGGAG	Plantas, Hongos
Prk717f	GTGATAGGAAGAACGTGG	Palmas
Prk969R	ATTCCAGGGTATGAGCAGC	Palmas

Análisis filogenético

Los resultados de las secuencias obtenidas espacios intergénicos nucleares ITS4/ITS5A y de la fosforibulokinasa prk717/prk969 fueron editadas de manera independiente, con el programa Chromas Pro versión 1.7, las secuencias se alinearon con el programa *Bioedit Sequence Alignment Editor* (Hall 1999). La reconstrucción de la historia filogenética fue inferida mediante el método de máxima verosimilitud (ML) y máxima parsimonia (MP) utilizando el software PAUP versión 4.0b10, se realizó una búsqueda heurística con diez repeticiones, el algoritmo de TBR (*Tree-Bisection-Reconnection*) fue usado para reajustar la topología (*Branch-swapping*), el modelo de sustitución nucleotídica fue seleccionado por el criterio de Akaike en Model-Test versión 2.1.3 (Darriba *et al.* 2012). El soporte estadístico de los nodos de los árboles filogenéticos fue evaluado usando los *bootstrap* (BS) de (MP), (ML) y análisis de inferencia bayesiana; el (BS) de MP fue realizado con 10000 re-muestreos, en el caso de ML fueron 100; los análisis de inferencia bayesiana se realizaron con el software MrBayes versión 3.1.2 (Huelsenbeck & Ronquist 2001, Ronquist & Huelsenbeck 2003), utilizando el algoritmo de Cadena de Markov-Monte Carlo, con 1 millón de generaciones, muestreando cada 100 generaciones. El árbol consenso mayoritario para todos los métodos fue construido usando los últimos 5000 árboles.

RESULTADOS

Análisis de secuencias ITS y PRK

Las secuencias ITS variaron desde 630pb (*Bactris barronis*) hasta 1030pb (*Bactris hondurensis*) con una longitud media de 753pb (total: 20 secuencias). Las secuencias de PRK variaron desde 620pb (*Aiphanes Aculeatum*) hasta 1207pb (*Bactris gasipaesROY*) con una longitud media de 940pb (total: 16 secuencias). La matriz de datos para ITS contenía 729 caracteres de los cuales, 115 (15.78 %) fueron parsimoniosamente informativos y 473 sitios variables. La matriz de datos de PRK que contenía 824 caracteres los cuales 184 (22.33 %) fueron parsimoniosamente informativos y 620 sitios variables.

Análisis filogenético

La reconstrucción filogenética de las secuencias de ITS y PRK encontradas como base al mejor árbol generado por el método de máxima verosimilitud se muestran en la Figura 1 y 2, respectivamente. El modelo de sustitución nucleotídica utilizado para ITS fue GTR+G con 3.265 como parámetro alfa de la distribución gamma, las frecuencias nucleotídicas fueron T= 0.2040, C= 0.3128, A= 0.1935, G= 0.2897. El modelo de sustitución nucleotídica utilizado para PRK fue F81+G con 0.829 como parámetro alfa de la distribución gamma, las frecuencias nucleotídicas fueron T= 0.27850,

C= 0.2074, A= 0.3104, G= 0.20370. Los resultados de los análisis MP, ML y análisis bayesiano fueron congruentes, con un mediano grado de correspondencia entre porcentajes de *bootstrap*. No

pudo realizarse un análisis combinado de las dos regiones ya que no fue posible amplificar algunas especies para PRK.

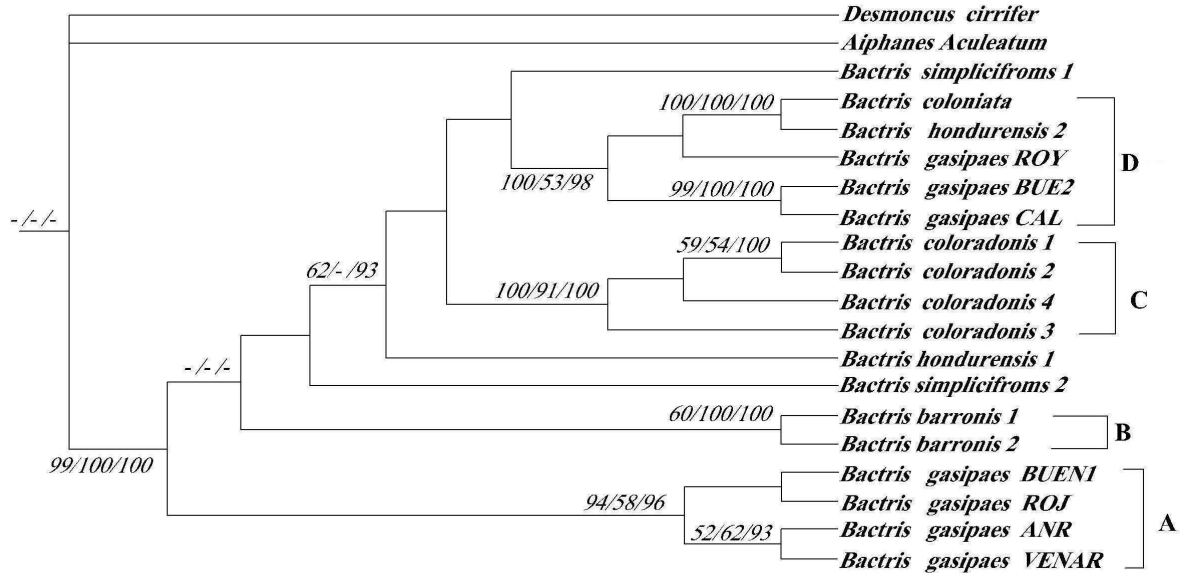


Figura 1. Reconstrucción de la filogenia de *Bactris* para las secuencias de espaciadores internos transcritos (ITS), con el método de máxima verosimilitud; los números encima de las ramas son valores *bootstrap* de máxima parsimonia, máxima verosimilitud y de inferencia bayesiana, respectivamente; si el análisis no soporta el clado, se representa con el símbolo (-).

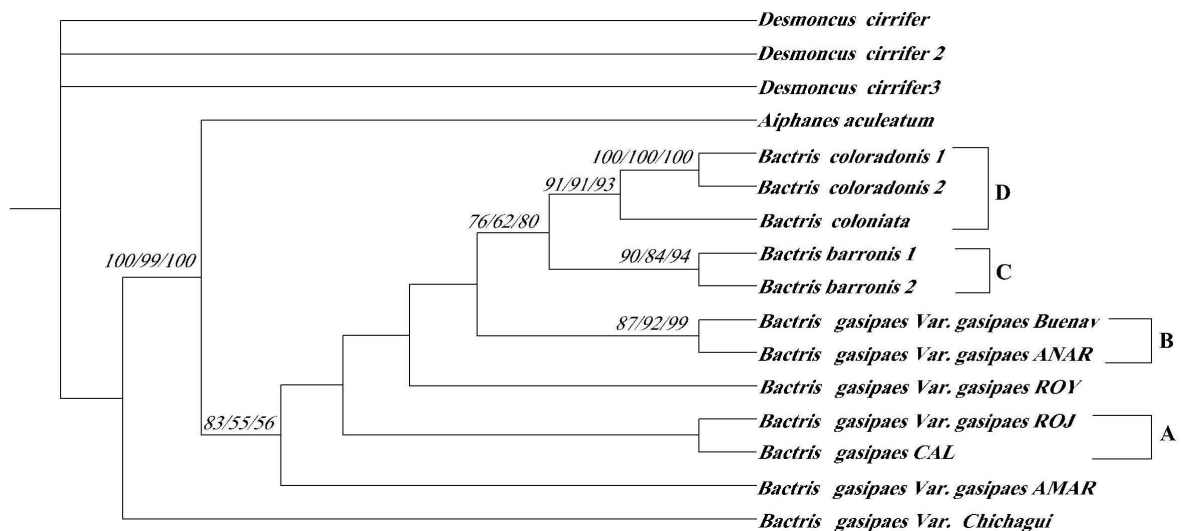


Figura 2. Reconstrucción de la filogenia de *Bactris* para las secuencias de regiones de la fosforibuloquinasa (PRK), con el método de máxima verosimilitud; los números encima de las ramas son valores *bootstrap* de máxima parsimonia, máxima verosimilitud y de inferencia bayesiana, respectivamente; si el análisis no soporta el clado, se representa con el símbolo (-).

DISCUSIÓN

En las dos regiones utilizadas ITS y PRK, las especies como grupo externo tuvieron coincidencia, se ubicaron por fuera.

El árbol de la Figura 1 del gen ITS, muestra que en grupo A se encuentra gran parte de los individuos de *Bactris gasipaes* var. *gasipaes*, todos provenientes de la misma localidad (Buenaventura), y fueron catalogados de acuerdo al color de fruto: rojo (ROJ), rojo rayado (ROY), anaranjado (ANR) y verde-naranja (VENAR). El soporte de BS indica que es un grupo estable de *Bactris gasipaes* var. *gasipaes*. En el grupo D se encuentran otros individuos *Bactris gasipaes* var. *gasipaes* estrechamente relacionados con dos especies silvestres *Bactris coloniata* y *Bactris hondurensis*, y con un soporte alto de BS. Este tipo de relaciones confirma la diversidad que puede ser encontrada en *Bactris gasipaes* var. *gasipaes* o variedad cultivada. Se confirman los distintos orígenes que pudieron darse a lo largo de ambos lados de la cordillera de los andes, ocurriendo domesticación independiente en varias localidades a lo largo de Colombia a partir de poblaciones de microcarpas silvestres genéticamente diferentes. Además confirma la polifilia de *Bactris gasipaes* var. *gasipaes*. *Bactris gasipaes* es considerado como resultante de un proceso de síntesis, todavía en progreso, de todos estos genotipos y se sugiere que ese nombre científico sea conservado exclusivamente para las poblaciones cultivadas. Como explicación al origen y domesticación del chontaduro se consideran tres hipótesis: 1. Tuvo origen en el centro andino de plantas cultivadas y/o en la región occidental de la cuenca amazónica (Huber, 1904; Vavilov, 1951; Burret, 1933-1934; Seibert, 1950; Prance, 1982; Clement *et al.*, 1987), domesticado una vez y luego difundido; 2. Su origen fue el occidente de Colombia, en donde tuvo como uso primario la madera y luego fue utilizado el fruto; 3. Tuvo origen sobre una extensa área, que es la misma de su distribución natural, abarcando desde Bolivia-Brasil, luego extendiéndose por el occidente de la cuenca amazónica en Colombia, oriente de los andes, y por el occidente de los andes extendiéndose entre ambos océanos: pacífico y caribe en Panamá-Colombia – Venezuela. (Mora-Urpí. 1993).

En el siguiente grupo C de la Figura 1, comprende todos los individuos de *Bactris coloradonis* con BS superiores al 90 %. Igualmente sucede con los individuos del grupo E en el cual se encuentran los individuos de *Bactris barronis*, valores de BS superiores a 60 %.

En el árbol filogenético resultante para la región de PRK evidencia la gran variación en los diferentes individuos de *Bactris gasipaes* var. *gasipaes*, con-

gregándose en los diferentes grupos, confirmando la polifilia en la especie encontrada en los análisis de la región ITS (Figura 2).

El grupo A y el grupo B relaciona dos individuos de *Bactris gasipaes* var. *gasipaes*, muy similar a la relación encontrada con la región ITS en donde se encuentran agrupaciones entre estos individuos. En esta región todos individuos de *Bactris gasipaes* son más ancestrales que las especies silvestres. Los individuos de *Bactris barronis* se agrupan entre ellos con soportes de BS altos. Lo mismo sucede con los individuos de *Bactris coloradonis*, que se agrupan entre ellos y están estrechamente relacionados con *Bactris barronis*.

Bactris gasipaes var. *chichagui*, es el taxón más ancestral de todas las especies el cual es considerado el pariente silvestre de la variedad cultivada. La separación de la *B. var. Chichagui* está acorde con Henderson (2002), quien propone reunir varias poblaciones tanto silvestres como cultivadas, designadas originalmente como especies diferentes bajo un solo taxón, *Bactris gasipaes*. Este mismo autor también propone reunir varias poblaciones tanto silvestres como cultivadas, designadas originalmente como especies diferentes bajo un solo taxón, *Bactris gasipaes*. El mismo autor también propone subdividir esta especie en dos variedades, *Bactris gasipaes* var. *chichagui* (silvestre) y *Bactris gasipaes* var. *gasipaes* (cultivada), lo cual es aún motivo de controversia. (Ugalde *et al.* 2007). Las poblaciones, tanto silvestres como cultivadas, presentan gran diversidad genética entre y dentro de ellas; y en algunas de ellas el alto grado de variabilidad acusa su condición híbrida (Clement 1986, Mattos 1992, Mora-Urpí *et al.* 1993).

Esta investigación es preliminar al usar regiones de ADN en las especies silvestres relacionadas con *Bactris gasipaes* var. *gasipaes*. Para un posterior análisis se sugiere más especies del género, que pertenezcan a varias subtribus y mayor cantidad de individuos de la variedad cultivada (*Bactris gasipaes* var. *gasipaes*) y (*Bactris gasipaes* var. *chichagui*) de la variedad silvestre.

En conclusión, se confirma que los individuos de *Bactris gasipaes* tienen distintos orígenes, probablemente provenientes de eventos de domesticación independientes. Además, los análisis tanto de la región ITS como PRK, confirman la polifilia de *Bactris gasipaes* var. *gasipaes*.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue realizado en el Laboratorio de Biología Molecular de la Universidad Nacional de Colombia sede Palmira, quien fue la fuente financiadora. Se agradece a las personas e instituciones

por la ayuda en los diferentes estados de la investigación: Biólogo Robert Tulio González, Agrónomo Wilson Anchico, CORPOICA Palmira, Biólogo Alexander Mora Collazos del Laboratorio de In-

vestigaciones Microbiológicas (LIM), Laboratorio de Genética Molecular Humana de la Universidad del Valle.

LITERATURA CITADA

- Bayley, L.H. (1930). Binomials of certain palms. *gentes herbarum* (l.h.bailey hortorium, ithaca) 2: 182-199.
- Burret, M. (1934). *Bactris* und verwandte palmengattungen. *feddes repertorium specerium novrum regni vegetabilis* 34: 167-263.
- Chase, M. W. & Hills, H. H. (1991): Silica gel: An ideal material for field preservation of leaf samples for DNA studies. - *Taxon* 40: 215-220.
- Clement, C. R. (1988). Domestication of the pejibaye palm (*Bactris gasipaes*): past and present. *advances in economic botany* 6: 155-174.
- Clement, C. R. & M. Habte. (1995). Genotypic variation in vesicular-arbuscular mycorrhizal dependence of the pejibaye palm. *J.Plant Nutrition* 18(9):1907-1916.
- Doyle, J. & Doyle, J. (1990). Isolation of plant DNA from fresh tissue. *Focus*, 12(1), Pp.13-15.
- Drude, O. (1887). *Palmae*. in *die naturlichen pflanzenfamilien*, vol.2, part 2 (a. engler and k. prant,eds.). engelmann, leipzig. pp. 1-93
- Darriba, D taboada, Gl Doallo, R & Posada, D (2012), 'jmodeltest 2: more models, new heuristics and parallelcomputing', *nature methods*,9,8, pp.772.
- Galeano, G & Bernal R. (2010). *Palmas de Colombia: guía de campo*. Universidad Nacional de Colombia. 688p.
- Graefe, S. Dominique D. Maarten van Zonneveld, Rodriguez, F. & Gonzalez a. (2013). Peach palm (*Bactris gasipaes*) in tropical latin america:implications for biodiversity conservation, natural resource management and human nutrition. *biodiversity and conservation* 22(1) : 269-300.
- Gunn, F. B. (2004). The phylogeny of the cocoeae (arecaceae) with emphasis on (*Cocos nucifera*. *annals of the missourim botanical garden* 91: 505-522.
- Hall, T.A (1999). 'Bioedit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for windows95/98/nt', *nucleic acids symposium series*,41,95-88.
- Harlan, J.R & J.M.J. de Wet. (1971). Toward a rational classification of cultivated plants. *Taxon* 20: 509-517.
- Heinrich, L. (1993). Caída de los frutos del chontaduro (*Bactris gasipaes*) en el pacífico Central de colombia: identificación y control de los insectos responsables. *buenaventura: institut fuer pflanzenpathologie und pflanzenschutz*, universidad de goettingen.
- Henderson, A. (1995). *Palms of the amazon*. new york: oxford university press. 2000. *flora neotropica monograph* 79: *Bactris* (palmae).bronx: the new york botanical garden.
- Henderson, A. (2000). *Flora Neotropica Monograph 79: Bactris* (Palmae). Bronx: The New York Botanical Garden.
- Huber, J. (1904). A origem da pupunha Bol Mus Para. Hist. Nat. Emilio Goeldi 4: 474-476.
- Huelsenbeck, JP & Ronquist, F. (2001). mrbayes : bayesian inference of phylogenetic', *bioinformatics*,17,754-755.
- Lewis, C.E., Doyle, J.J. (2002). A phylogenetic analysis of tribe Areceae (Arecaceae) using two low-copy nuclear genes. *Plant Syst. Evol.* 236, 1-17.
- Lewis, C.E., Martinez, N. (2000). Identity of the Hyophorbe palms at the botanical garden of Cienfuegos, Cuba. *Palms* 44, 93-97.
- Macbride, J.F.(1960). *Bactris jacquin*.pp.403-416 in *flora of peru*, vol.13 university of chicago field museum of natural history, botanical series, chicago.
- Mora Urpí, J. & Clement, C. R. (1981). Aspectos taxonómicos relativos al pejibaye (*Bactris gasipaes* H.B.K.). *Rev. Biología Trop.* 29(1):139-142.

- Mora Urpí, J. (1984). El pejibaye (*Bactris gasipaes* H.B.K.): Origen, biología floral y manejo agronómico. Pp118-160 in palmeras Poco utilizadas de América Tropical. Food and Agriculture Organization /Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. CATIE, Turrialba, Costa Rica.
- Mora Urpí, J. (1992). Pejibaye (*Bactris gasipaes*). Pp. 211-221 in Cultivos Marginados: Otra Perspectiva de 1492 (J.E. Hernández and J. León, eds.). Food and Agriculture Organization, Producción y Protección Vegetal, No.26. FAO, Rome.
- Mora Urpí, J. (1993). Diversidad genética en pejibaye ii. origen y domesticación. pp. 21-29 in iv congreso internacional sobre biología, agronomía e industrialización del pijuayo (j. mora urpí, l.t. szott, m. murillo y v.m. patio, eds.) editorial Universidad de Costa Rica, San Jose
- Mora Urpí, J., J. Weber, J. C. & Clement, C. R., (1997). Peach Palm. *Bactris gasipaes* Kunth. Promoting the conservation and use of underutilized and neglected crops. 20 Roma:International Plant Genetic Resources Institute. pp. 7-65
- Prance, G.T. (1982). The pejibaye, *Guillieima gasipaes* (H.B.K.) Bailey and the papaya, *Carica papaya* L. In Stone, d. (ed.) Pre-Columbian plant migration. Paper Peabody Mus. Arch. Ethno., Vol. 76: 87-104
- Peña, R; Reyes C, & Bastidas, P. (2002), Reconocimiento del daño y manejo del insecto *Palmelampus heinrichi* (antes *Geraeus* sp). Corpoica. Boletín Divulgativo No. 16.
- Piedrahita, C. Y Vélez, C. (1986), Métodos de obtención y conservación de las harinas del chontaduro, *Bactris gasipaes* H.B.K. En: Universidad Nacional de Colombia, Seminario sobre recursos vegetales promisorios 3, Medellín. Memorias. pp. 142-157.
- Ronquist, F & Huelsenbeck, JP (2003), 'MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models" Bioinformatics, 19, 1572-1574.
- Sanders, R. W. (1991), Cladistics of *Bactris* (Palmae): Survey of characters and refutation of Burret's classification. Selbyana, 12:, 105-133.
- Seibert, R.J. (1950). The importance of palms to Latin America; pejibaye a notable example. Ceiba 1:63-74.
- Ugalde, J.A, Mora-Urpí, J, Rocha, O. (2007). Diversidad genética y relaciones de parentesco de las poblaciones silvestres y cultivadas de pejibaye (*Bactris gasipaes*, Palmae), utilizando marcadores microsatelitales. Rev. biol. trop vol.56 no.1
- Uhl, N. W. & J. Dransfield. (1987). Genera Palmarum. Lawrence, Kansas: Allen Press.
- Vavilov, N.I. (1951). The origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants. Chronica Botanica 13:42.
- White, TJ, Bruns T, LEE S y Taylor, J. (1990). PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications, Academic, San Diego, 315-322.