

HISTORIA Y GENETICA DEL AGUACATE

Alejandro F. Barrientos-Priego¹, Luis López-López²

Algunos aspectos históricos

El origen del aguacate de acuerdo a Williams (1977b) tuvo lugar en las partes altas del centro y este de México, y partes altas de Guatemala. Esta misma región está incluida en lo que se conoce como Mesoamérica, y también es considerada como el área donde se llevó a cabo la domesticación del mismo. Existe evidencia directa de la domesticación en el período Clásico Maya del maíz, calabaza, yuca, algodón, aguacate, camote, y el agave, lo cual está sustentado por restos de planta en el contexto arqueológico y lingüístico que le dan validez a esta lista de cultivos (Turner and Miksicek, 1984).

El aguacate era bien conocido por el hombre desde tiempo atrás, ya que la evidencia más antigua del consumo de aguacate fueron encontrados en una cueva en Coxcatlán, región de Tehuacán, Puebla, México, datados entre los años 8,000-7,000 B.C. (Smith, 1966). Las culturas antiguas también contaban con un buen conocimiento acerca del aguacate y de sus variantes, como se muestra en el Códice Florentino, donde se mencionan tres tipos de aguacate, que de acuerdo a su descripción; “aoacatl” podría tratarse de *Persea americana* var. *drymifolia* (raza Mexicana), “tlacacolaocatl” a *Persea americana* var. *americana* (Raza Antillana) y “quillaoacatl” a *Persea americana* var. *guatemalensis* (raza Guatemateca).

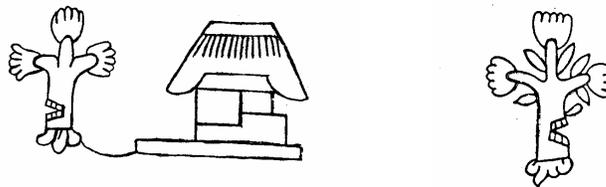


Figura 1. A la izquierda jeroglífico representando al poblado de Ahuacatlan, que significa lugar donde abunda el aguacate y a la derecha matrícula de tributo utilizado por el poblado de Ahuacatlan para diferenciar mercancía enviada al Imperio Azteca como tributo. Dibujado del código Mendocino.

¹ Departamento de Fitotecnia, Universidad Autónoma Chapingo. Km 38.5 carretera México-Texcoco. Chapingo, Edo. de México. 56230. MÉXICO. abarrien@taurus1.chapingo.mx; abarrien@altavista.net

² Fundación Salvador Sánchez Colín-CICTAMEX, S.C. Ignacio Zaragoza No. 6. Coatepec Harinas, Edo. de México. C.P. 51700. Fax: (714)50279. Email:cictamex@prodigy.net.mx

Por otra parte en el Códice Mendocino existen jeroglíficos donde se indica el poblado Ahuacatlan (“lugar donde abunda el aguacate”) que está compuesto por un árbol con dentadura en el tallo (“ahuacacahuitl”) y un “calli” que significa poblado o lugar (Fig. 1). En el caso de la matrícula de tributo que se daba al imperio Azteca y que se utilizaba para identificar la mercancía del poblado de Ahuacatlan era el “ahucacahuitl” solo (Fig. 1).

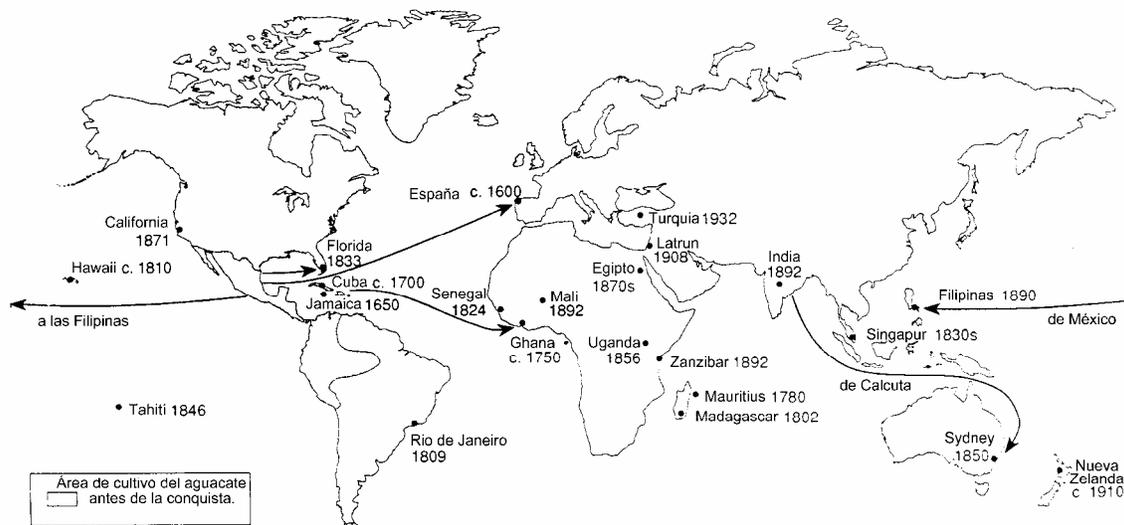


Figura 2. Distribución del aguacate después de la conquista en el mundo hasta antes de 1915 (Modificado de Smith *et al.*, 1992)

Después de la conquista los Españoles llevaron el aguacate a España en 1600 y posteriormente comenzó la distribución del aguacate a nivel mundial (Figura 2)

México es uno de los países con amplia diversidad de tipos de aguacate y existen en el país al menos 20 diferentes especies relacionadas con el aguacate. Esta gran variabilidad puede ser debida a diferentes condiciones ambientales presentes a lo largo y ancho del territorio nacional y a la naturaleza que le ha conferido al aguacate, mecanismos que hacen maximizar el cruzamiento con otros tipos, y por lo tanto incrementa la variabilidad genética y por ende ampliar la adaptación a un mayor número de ambientes (Bergh, 1992).

Los recursos genéticos del aguacate son una fuente única de genes (caracteres) que pueden utilizarse para el mejoramiento genético de cultivares, portainjertos e interinjertos. Estos recursos han estado desapareciendo muy rápido durante las pasadas dos o tres décadas (Ben-Ya’acov *et al.*, 1992), debido a factores como el cambio en el uso del suelo, utilización de la madera, enfermedades del suelo, sequías e incendios, factores que han traído gran devastación en México. La deforestación se ha acelerado dramáticamente en los trópicos. A las tasas actuales, los países en desarrollo perderán cerca del 40 % de su cubierta forestal entre 1978 y la vuelta del siglo (Westoby, 1989). Cerca de 380,000 hectáreas de bosque y selva han sido

destruidas este año (1998 hasta mayo) y solamente en Chiapas 50,000 hectáreas están devastadas por incendios. Todos estos resultados llevan a lo que se conoce como erosión genética, por lo que existe la necesidad urgente de rescatar los recursos genéticos que están en peligro de desaparecer y que puedan utilizarse en el futuro antes que estos recursos se pierdan para siempre.

TAXONOMIA

Especies del Género *Persea*

El aguacate pertenece a la familia Lauraceae y en la actualidad el género *Persea* contiene alrededor de 85 especies, y la mayoría se encuentran desde el sur de los Estados Unidos de Norteamérica (*Persea borbonia*) hasta Chile (*Persea lingue*). Solo son las excepciones *Persea indica* que se encuentra en las Islas Canarias (España) y probablemente otras del sur de Asia que se piensa pertenecen a *Persea*.

El aguacate pertenece al género *Persea*, el cual a su vez se divide en dos subgéneros: *Persea* y *Eriodaphne* (Kopp, 1966), cuya principal forma de distinción es por la pubescencia de la cara interior de los sépalos; *Persea* tiene ambas caras pubescentes y en *Eriodaphne* la cara interna es sin pubescencia, con la excepción de *Persea pallida*, *Persea rigens* y *Persea cinerascens*. El aguacate cuya especie es *Persea americana* Mill. pertenece al subgénero *Persea*, que se conoce como el de los verdaderos aguacates y que son de un tamaño mayor que los del otro subgénero; además del aguacate, se encuentran en este grupo: *Persea nubigena* (aguacate de monte), *Persea steyermarkii* (aguacate de montaña), *Persea schiedeana* (chinini, chinene, chenene, yas, hib), *Persea floccosa* (aguacate cimarrón). Por otra parte en este subgénero Williams (1977a) incluyó a *Persea parvifolia* (aguacatillo de Veracruz, México) y *Persea primatogena* (guaslipe de Nicaragua), este último reclasificado como de otro género diferente al del aguacate llamado *Beischmiedia* (Dr. George Zentmyer, comunicación personal). Recientemente Schieber y Zentmyer (1987) han propuesto la incorporación de *Persea tolimanensis* (aguacate de mico) y *Persea zentmyerii* de Guatemala a este subgénero. Por otra parte se ha encontrado en la región de Motozintla, Chiapas, lo que podría tratarse de una nueva especie que se piensa es más cercana a la raza Guatemalteca que *Persea nubigena* y *Persea steyermarkii* (Barrientos *et al.*, 1992), además de otros tipos como los de la región de Monte Verde, Costa Rica, que al parecer son del subgénero *Persea* (Ben-Ya'acov *et al.*, 1995). Todas estas especies se encuentran localizadas en Mesoamérica, principalmente en México y Guatemala.

Existen dos claves para identificación de miembros del subgénero *Persea*, específicamente. La primera fue realizada por Lucille E. Kopp (1966) y la segunda por Louis O. Williams (1977a), y hasta la fecha no se ha hecho una nueva revisión de este subgénero.

La primera clave no incluye algunas especies de clasificación reciente, así como la no consideración de *Persea americana* var. *guatemalensis* (raza guatemalteca) y *Persea nubigena*, ya que las clasificó dentro de *Persea americana* var. *nubigena*. La clave es la siguiente (*nota de los autores del capítulo):

1. Pedicelos de más de 12 mm de longitud; hojas pubescentes-ferruginosas; ovario con vellos erectos, cortos y densos, persistentes en los frutos jóvenes; brácteas envolviendo la inflorescencia hinchada (en yemas sin brotar*), redondeadas en las puntas, apiculadas, glabras por dentro, con márgenes discontinuos roturados; estaminodio recto.

• ***Persea schiedeana***

1. Pedicelos de menos de 8 mm de largo; hojas con pubescencia amarillo-café o glabras; ovario con vellosidad ligeramente quebrada, no persistente en la etapa de fructificación; brácteas cubriendo a las inflorescencias (yemas sin brotar*) angosta, pubescente, en ambas superficies, márgenes continuos sin roturado ; estaminodio en forma de punta de flecha.

• **2.**

2. Hojas glabras o pubescentes tomentelosa¹ poco densa, las venaciones primarias divergentes a 45-70°; pubescencia escasa en todo; ramillas con corteza blanquesina (en la descripción original del que primero la clasificó indica que es grisáceo*), rugosa, corchosa.

• ***Persea steyermarkii***

2. Hojas con pubescencia escasa o densa lanata³, sub-aracnoidal, o áspera, las venaciones primarias divergentes a 30-50°; pubescencia en su mayoría moderada a densa en todo; las ramillas carecen de corteza blanquesina, rugosa, corchosa.

• **3.**

3. Corteza con esencia a anís, los ápices de las ramillas con pubescencia sub-aracnoidal; la lámina foliar usualmente con secreciones cerosas granuladas en la superficie del envés.

• ***Persea americana var. drymifolia***

3. Corteza no aromática; los ápices de las ramillas con pubescencia tomentosa² o fina áspera; lámina foliar con superficie azul-grisácea por el envés.

• **4.**

4. Superficie del haz de la hoja nítido, finamente reticulado, las venaciones primarias marcadas por encima.

• ***Persea americana var. nubigena***

4. Superficie de las hojas sin sobresalientes, con reticulado obscuro, las venas primarias planas por encima.

• **5.**

5. Ramillas con pubescencia tomentosas²; láminas foliares 6-16 cm de longitud, por lo general ovadas; flores de menos de 4.5 mm de longitud.

• ***Persea floccosa***

6. Ramillas con pubescencia fina áspera, láminas foliares de 6-30 cm de longitud, por lo general elípticas; flores de 4-6 mm de longitud.

• ***Persea americana var. americana***

Clave de pubescencia.

¹ Tomentelosa: Vellos quebrados, erectos, más cortos de 0.1 mm.

² Tomentosa: Vellos quebrados, erectos, de 0.11-0.35 mm de longitud.

³ Lanata: Vellos quebrados, erectos, más largos de 0.36 mm.

Por otra parte la clave de L. O. Williams (1977) no considera tampoco las nuevas especies, incluye a la raza Guatemalteca dentro de *Persea nubigena* e incluye a *Persea primatogena* que recientemente ha sido excluida del género *Persea* y que es clasificada dentro del género *Beilschmiedia*. Dicha clave se basa en gran medida en los frutos de cada especie y se indica a continuación (*nota de los autores del capítulo):

- Frutos redondos a ovoides u obovoides, no más largos que anchos.
 - Frutos con cubierta verde delgada, células pétreas ausentes o no obvias; especie rara del este de México.
 - ◆ Crecimientos jóvenes y hojas con pubescencia floccosa (“lanosa”*).....***Persea floccosa***
 - ◆ Crecimientos jóvenes y hojas glabras.....
.....***Persea parvifolia***

- Frutos con cubierta de cáscara gruesa conteniendo células pétreas abundantes, por lo general verdes cuando maduran pero en ocasiones negros; especies raras y abundantes representadas.
 - Frutos de menos de 4 cm en diámetro , la pulpa escasa y de menos de 5 mm de grosor; árboles de bosque montañosos.
 - ◆ Venaciones secundarias (Kopp, 1966; la considera como primarias*) de las hojas ampliamente divergentes 45-75 grados; hojas glabras, no glauca (color azul grisáceo; sin embargo Allen, 1945, donde se describe por primera vez esta especie indicó que el envés es de color azul-silverado*); especie rara.....***Persea steyermarkii***
 - ◆ Venaciones secundarias no ampliamente divergentes, en su mayoría de 20-40 grados; hojas glaucas y/o pubescentes amarillo café; especie abundante.....***Persea nubigena***
 - Frutos de más de 4 cm en diámetro, por lo general mucho más, la pulpa abundante y por lo general de 2-3 cm de grosor; cultivados o árboles espontáneos de traspatios y en las orillas de caminos.....***Persea nubigena var. guatemalensis*** (*Persea americana var. guatemalensis* *)

- Frutos obviamente más largos que anchos, la cubierta o cáscara es delgada y sin varias células pétreas, negros, cafés o verdes cuando maduran.
 - Escamas de yemas con márgenes discontinuos y grandes; pulpa de los frutos maduros generalmente de color café (también hay de color gris y color púrpura claro*), pubescencia café persistente en el fruto por lo menos en los jóvenes; árboles grandes nativos o espontáneos.....***Persea schiedeana***
 - Escamas de yemas con márgenes continuos y no grandes; pulpa de los frutos predominantemente verdes; frutos glabros o poco glabros; árboles pequeños a grandes, nativos o espontáneos.

◆ Frutos maduros casi siempre negros (púrpura negro), raramente de más de 5-6 cm de largo; pulpa escasa, por lo regular de menos de 5 mm de grosor.

- Frutos de 3-4 cm de largo, obovado, sin sabor a anís; hojas oblongo - obovada, coriácea, venas laterales divergentes a 40-50 grados; especie rara en bosque montañoso a 40-50 grados; especie rara en bosque montañoso de Nicaragua.....**Persea**

primatogena (excluido del género *Persea* y clasificado en el género *Beilschmiedia**).

- Frutos de más de 5 cm de longitud, sabor a anís; hojas en su mayoría membranosas, venas laterales divergiendo por lo general menos de 40 grados; especie común nativa o cultivada en México, rara en Guatemala como un cultígeno.....**Persea americana**

var. drymifolia

- Frutos maduros siempre verdes (no siempre son verdes, hay negros, rojizos, amarillentos y anaranjados *), comúnmente de 10-15 cm de largo, por lo general piriformes; pulpa abundante, en su mayoría de más de 1 cm de grosor; árboles cultivados o espontáneos en elevaciones relativamente bajas

.....**Persea americana**

var. americana

En el subgénero *Eriodaphne* se encuentran las especies que tienen frutos pequeños cuyo tamaño varía de una aceituna a un chícharo, y cuya distribución va desde el sur de los Estados Unidos de Norteamérica hasta Chile. La importancia que tienen algunas de las especies de este subgénero es su inmunidad a la “tristeza del aguacate”, enfermedad que ataca a la raíz y que es causada por el hongo *Phytophthora cinnamomi* Rands.; sin embargo no son compatibles con el aguacate; pero existe la esperanza de encontrar algún tipo que al usarse como injerto intermedio se supere la incompatibilidad vegetativa; de hecho el Dr. Richard E. Litz de la Universidad de Florida, EUA (comunicación personal) ya obtuvo el primer híbrido intergenérico entre los dos subgéneros, mediante fusión de protoplastos.

El mayor número de especies de *Persea* se encuentran en el territorio de México y Brasil (Cuadro 1). Esto pone a México ante un gran compromiso de conservación de recursos genéticos del aguacate.

Cuadro 1. Países y especies del género *Persea* presentes en su territorio, sin considerar al aguacate *Persea americana* Mill. Realizado en base a datos de Kopp (1966) y otras fuentes indicadas.

País	Especie del subgénero <i>Persea</i>	Especie del subgénero <i>Eriodaphne</i>	Total de especies
México	<i>Persea floccosa</i> (Veracruz*, Puebla, Oaxaca, ¿Chiapas?**) . <i>Persea steyermarkii</i> * (Chiapas). <i>Persea nubigena</i> * (Chiapas) <i>Persea schiedeana</i> (Veracruz, Tabasco*, Chiapas*). <i>Persea</i> sp. (aún no clasificada, Motozintla, Chiapas)*.	<i>Persea cinerascens</i> (Veracruz, Michoacán*). <i>Persea borbonia</i> * (Tamaulipas, México). <i>Persea palustris</i> (Tamaulipas, San Luis Potosí). <i>Persea longipes</i> (Veracruz). <i>Persea standleyi</i> (Chiapas). <i>Persea sessilis</i> * (Oaxaca). <i>Persea podadenia</i> (Sonora, Chihuahua, Durango, Jalisco). <i>Persea hintonii</i> (Sinaloa, Nayarit, Edo. de México, Guerrero). <i>Persea chamissonis</i> (Hidalgo, Puebla). <i>Persea purpusii</i> (San Luis Potosí). <i>Persea vesticula</i> (Chiapas). <i>Persea donnell-smithii</i> (Chiapas). <i>Persea liebmanni</i> (Oaxaca, Chiapas, San Luis Potosí). <i>Persea pachypoda</i> (Tamaulipas, Guanajuato). <i>Persea parvifolia</i> (Veracruz)****	20
Brasil		<i>Persea alba</i> <i>Persea obovata</i> <i>Persea fuliginosa</i> <i>Persea fulva</i> <i>Persea rigida</i> <i>Persea venosa</i> <i>Persea pyrifolia</i> <i>Persea pyrifolia</i> <i>Persea microphylla</i> <i>Persea major</i> <i>Persea pedunculosa</i> <i>Persea rufotomentosa</i> <i>Persea pseudofasciculata</i> <i>Persea caesia</i> <i>Persea splendens</i> <i>Persea aurata</i> <i>Persea punctata</i> <i>Persea fusca</i>	18
Venezuela	<i>Persea steyermarkii</i>	<i>Persea rigens</i> <i>Persea caerulea</i> <i>Persea subcordata</i> <i>Persea jenmani</i> <i>Persea mutisii</i> <i>Persea meridensis</i> <i>Persea hexathera</i> <i>Persea fastigiata</i> <i>Persea grandiflora</i> <i>Persea benthamiana</i> <i>Persea nivea</i> <i>Persea maguirei</i>	13

País	Especie del subgénero <i>Persea</i>	Especie del subgénero <i>Eriodaphne</i>	Total de especies
Colombia	<i>Persea schiedeana</i>	<i>Persea caerulea</i> <i>Persea cuneata</i> <i>Persea chrysophyla</i> <i>Persea subcordata</i> <i>Persea costata</i> <i>Persea mutisii</i> <i>Persea sericea</i> <i>Persea ferruginea</i> <i>Persea hexathera</i> <i>Persea fastigiata</i> <i>Persea cuatrecasaii</i> <i>Persea bernardii</i>	13
Perú		<i>Persea caerulea</i> <i>Persea stricta</i> <i>Persea haenkeana</i> <i>Persea hirta</i> <i>Persea subcordata</i> <i>Persea boldufoia</i> <i>Persea corymbosa</i> <i>Persea ruizii</i> <i>Persea ferruginea</i> <i>Persea peruviana</i> <i>Persea hexathera</i> <i>Persea raimondii</i> <i>Persea weberbaueri</i>	13
Guatemala	<i>Persea nubigena</i> <i>Persea steyermarkii</i> <i>Persea tolimanensis</i> *** <i>Persea zentmyerii</i> *** <i>Persea schiedeana</i>	<i>Persea rigens</i> <i>Persea standleyi</i> <i>Persea sessilis</i> <i>Persea vesticula</i> <i>Persea donnell-smithii</i>	10
Costa Rica	<i>Persea schiedeana</i> <i>Persea</i> sp. (aún no clasificada, Monte Verde)*	<i>Persea povedae</i> * <i>Persea pallida</i> <i>Persea caerulea</i> <i>Persea longipes</i> <i>Persea veraguasensis</i> <i>Persea brenesii</i> <i>Persea silvatica</i> **** <i>Persea albida</i> ****	10
Ecuador		<i>Persea rigens</i> <i>Persea bullata</i> <i>Persea subcordata</i> <i>Persea mutisii</i> <i>Persea brevipes</i> <i>Persea sericea</i> <i>Persea conferta</i> <i>Persea ferruginea</i> <i>Persea campii</i>	9
Bolivia		<i>Persea buchtienii</i> <i>Persea caerulea</i> <i>Persea bilocularis</i> <i>Persea haenkeana</i> <i>Persea subcordata</i> <i>Persea peruviana</i> <i>Persea pseudofasciculata</i> <i>Persea trollii</i>	8
Honduras	<i>Persea schiedeana</i>	<i>Persea caerulea</i> <i>Persea longipes</i> <i>Persea vesticula</i> <i>Persea donnell-smithii</i>	5

País	Especie del subgénero <i>Persea</i>	Especie del subgénero <i>Eriodaphne</i>	Total de especies
Panamá	<i>Persea schiedeana</i>	<i>Persea rigens</i> <i>Persea veraguasensis</i> <i>Persea obtusifolia</i>	4
Puerto Rico		<i>Persea krugii</i> <i>Persea urbaniana</i>	2
Haití		<i>Persea anomala</i> <i>persea krugii</i>	2
Cuba		<i>Persea hypoleuca</i> <i>Persea anomala</i>	2
Guyana Británica		<i>Persea jenmani</i> <i>Persea nivea</i>	2
El Salvador	<i>Persea steyermarkii</i> <i>Persea schiedeana</i>		2
Estados Unidos de Norteamérica		<i>Persea borbonia</i> <i>Persea palustris</i>	2
Chile		<i>Persea lingue</i> <i>Persea meyeniana</i>	
República Dominicana		<i>Persea krugii</i>	1
Santo Domingo		<i>Persea oblongifolia</i>	1
Dominica		<i>Persea urbaniana</i>	1
Isla de Guadalupe		<i>Persea urbaniana</i>	1
Montserrat		<i>Persea urbaniana</i>	1
Santa Lucía		<i>Persea urbaniana</i>	1
Martinica		<i>Persea urbaniana</i>	1
Nicaragua		<i>Persea caerulea</i>	1
Guyana Francesa		<i>Persea nivea</i>	1
Surinam		<i>Persea nivea</i>	1
Jamaica		<i>Persea alpigena</i>	1
Sin definir		<i>Persea angustifolia</i> <i>Persea ayui-y</i> <i>Persea intermedia</i> <i>Persea nitens</i> <i>Persea racemosa</i> <i>Persea sylvestris</i> <i>Persea yacupeti</i>	7

*Observaciones personales de los autores, **puesto en cuestión por el autor, ya que al parecer es una confusión con *Persea nubigena* y *Persea steyermarkii*; ***Schieber y Zentmyer (1987) y Zentmyer y Schieber (1989); ****Williams (1977a);.Burger y van der Werff (1990).

Se ha encontrado compatibilidad para injertar (compatibilidad vegetativa) entre el aguacate (*Persea americana* Mill.) y las especies siguientes: *Persea nubigena*, *Persea steyermarkii*, *Persea schiedeana*, *Persea floccosa*, *Persea longipes* (subgénero *Eriodaphne*). También se ha demostrado la compatibilidad para cruzarse (compatibilidad gamética) del aguacate con *Persea schiedeana* (Ellstrand *et al.*, 1986), *Persea floccosa* (Bergh, 1967) y *Persea nubigena* (Bringhurst, 1954).

El número de cromosomas (cariotipo) que tiene el aguacate solo se ha estudiado en algunas especies: aguacate (*Persea americana*, Schroeder, 1952), *Persea nubigena*, *Persea borbonia*, *Persea longipes*, *Persea floccosa* (Bringhurst, 1954), *Persea palustris* (Bowden, 1954; citado por Darlington y Wylie, 1956), *Persea cinerascens* (García, 1970), *Persea schiedeana* (García, 1972), *Persea indica*, *Persea donnell-smithii* y *Persea pachypoda* (García, 1975); todos con el número cromosómico de $2n=24$, y solamente se ha identificado una sola especie tetraploide (doble número de cromosomas) que se denomina *Persea hintonii* (García 1975) y que es nativa de Temascaltepec y Tejupilco, Estado de México, México. Sin embargo, este último autor identificó algunos tipos de aguacate (*Persea americana*) tetraploides y triploides provenientes de San Juan de la Vega, Guanajuato, México. Las relación entre las diferentes especies del género *Persea* son complejas y la única propuesta es la de Kopp (1966) que se muestra en la Fig. 4.

Razas de aguacate

Se reconocen tres razas de aguacate; Mexicana, Guatemalteca y Antillana. La clasificación botánica de estas tres razas a sido variada, algunos indicsan a la raza Mexicana como una especie por separado; *Persea drymifolia* (Kopp, 1966), otros como Williams (1977a) clasificó a la raza Guatemalteca como *Persea nubigena* var. *guatemalensis*, sin embargo actualmente se consideran a las tres razas dentro de la especie *Persea americana* Mill. El posible lugar de origen de estas razas se muestra en la Figura 5.

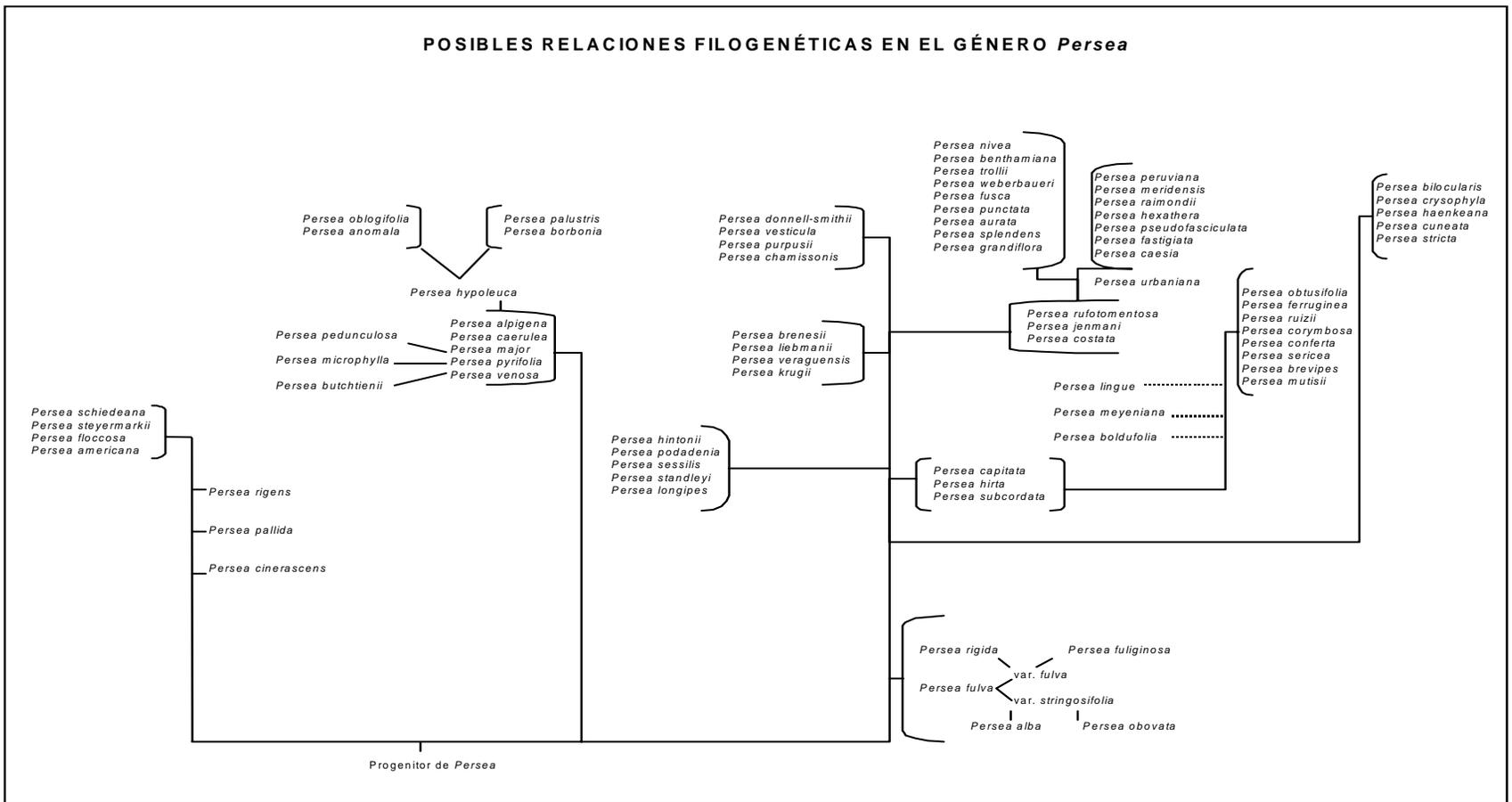


Figura 4. Especies de *Persea* agrupadas para mostrar las posibles relaciones filogenéticas. Tomado de Kopp (1966).



Figura 5. Posibles lugares de origen de las tres razas de aguacate.

Bergh y Ellstrand (1987) hicieron una clasificación muy acertada de las razas de aguacate, agrupando a la raza Mexicana como la variedad botánica *drymifolia* (*Persea americana* var. *drymifolia*), la raza Guatemalteca como var. *guatemalensis* (*Persea americana* var. *guatemalensis*) y a la raza Antillana como var. *americana* (*Persea americana* var. *americana*). Por otra parte Bergh (1995) indicó que las tres razas de aguacate son genéticamente equidistantes. Dicha afirmación fue corroborada con análisis de marcadores genéticos de ADN (Cuadro 2) mediante la técnica de RAPD (Amplificación al Azar de ADN Genómico) por Bufler y Fiedler (1996).

Cuadro 2. Porcentaje de parentesco (similitud) dentro y entre razas de aguacate y *Persea schiedeana* ("Hib"). Valores basados en análisis mediante RAPD.

	raza Mexicana	raza Antillana	raza Guatemalteca	¿raza Costaricensis?	Persea schiedeana
raza Mexicana	75.4±5.6	52.7±4.1	57.5±4.6	58.6±2.3	27.0±1.6
raza Antillana		71.1±5.2	58.1±5.4	58.4±3.2	22.8±0.8
raza Guatemalteca			73.2±6.0	59.2±4.7	24.3±2.1
¿raza Costaricensis?					27.0
Persea schiedeana					

Recientemente Ben-Ya'acov *et al.* (1995) indicó que en Costa Rica no hay aguacate de la raza Mexicana y Guatemalteca, y la raza Antillana se encuentra en formas comunes en las partes bajas. Sin embargo existe un tipo endémico del país que se conoce como "Aguacate de Monte" que se trata de una variante de la especie *Persea americana* pero que es muy primitivo, y se sugiere que se le considere como una variedad botánica aparte y se propone como var. *costaricensis*. La afirmación de dicho autor se basa también en los análisis de 5S ADNr (secuencias de ADN ribosomal) que separan a estos tipos de aguacate de la raza Antillana y Guatemalteca, que son a los que se parecen más y además mediante RAPD también son equidistantes genéticamente con las otras tres razas de aguacate (Cuadro 2) (Bufler y Fiedler, 1996).

La raza Mexicana tiene como principal ventaja la resistencia a frío, así como su alto contenido de aceite. Otras características distintivas se indican en el Cuadro 3, como es el olor a anís de sus hojas en casi todos los individuos.

La raza Guatemalteca presenta una cáscara bastante gruesa si se compara con las otras tres razas, lo que le permite resistencia del fruto al transporte, sin embargo, como está formada por tejidos esclerificados son bastante duros y no permite saber con el tacto si los frutos ya están en madurez de consumo. Otra característica favorable es el tamaño pequeño y forma redonda de la semilla en varios individuos de esta raza. Otras características se pueden apreciar en el Cuadro 3.

La raza Antillana se adapta a clima tropical y como portainjerto es más tolerante a la salinidad, también tiene un lapso de flor a fruto bastante corto, entre otras características (Cuadro 3).

La raza Costaricensis se adapta a condiciones subtropical de Costa Rica y no se conocen caracteres de interés hasta ahora. Observaciones personales de los autores en Costa Rica a nivel de campo, indican que la semilla es redonda como la raza Guatemalteca, la cáscara como la raza Antillana y las hojas son medianas a pequeñas similares a las de la raza Mexicana pero sin olor a anís (Cuadro 3). En la Figura 6 se muestran frutos típicos de cada raza, los cuales no son de ningún cultivar o variedad específica, si no de tipos puros de cada raza colectados por el autor principal.

Relaciones filogenéticas entre razas de aguacate y posibles antecesores:

En un estudio de taxonomía numérica de 67 características en cultivares de aguacate, se encontró una mayor relación filogenética entre los aguacates de la raza Antillana y Guatemalteca, que entre Antillanos y Mexicanos (Rhodes *et al.*, 1971); de igual manera García e Ichikawa (1978) estudiando diagramas de dispersión de 15 características morfológicas encontraron esta misma relación, al igual que con isoenzimas (García y Tsunewaki, 1977). Por otra parte Scora *et al.* (1975) analizaron alcanos de las hojas de aguacate y encontraron que la raza Guatemalteca y Mexicana se separan bien de la raza Antillana. En forma similar, se ha encontrado con la técnica de electroforesis de isoenzimas que la raza Antillana es más distante filogenéticamente que la raza Guatemalteca y la Mexicana (Bergh *et al.*, 1989). Sin embargo, Bufler y Ben-Ya'acov (1992), analizaron la variación en la repetición de longitud y sitios de restricción de ADN ribosomal en hojas de las tres razas de aguacate, encontrando que existe una ligera mayor relación filogenética entre la raza Guatemalteca y Antillana, aunque las tres razas son prácticamente equidistantes entre sí de acuerdo a análisis mediante RAPD en ADN (Bufler y Fiedler, 1996).

Cuadro 3. Diferencias entre las razas de aguacate (*Persea americana* Mill.).

Caracter	raza Mexicana	raza Guatemalteca	raza Costaricensis	raza Antillana
<i>Clima</i>	"semitropical" a templado	subtropical	subtropical	tropical
<i>Altitud sobre el nivel del mar</i>	Sobre 2000 m	entre 1000 y 2000 m	entre 800 y 1500 m	menos de 1000
<i>Resistencia a salinidad</i>	Menor	menor	¿?	mayor
<i>Resistencia a frío</i>	Mayor	intermedia	menor	menor
Hojas:				
<i>tamaño</i>	Menor	intermedio	menor	mayor
<i>color</i>	Verse oscuro	verde oscuro	verde oscuro	verde pálido
<i>olor</i>	olor a anís	sin olor a anís	sin olor a anís	sin olor a anís
Flor:				
<i>pubescencia</i>	Más	menos	¿?	menos
Tallo:				
<i>brotos jóvenes</i>	Verde pálido	rojizos	verde pálido	verde pálido
<i>corteza del tronco</i>	no acanalada	no acanalada	no acanalada	acanalada
Fruto:				
<i>Tamaño</i>	Variable, tendiente a pequeños	intermedios	pequeños	variable, tendientes a grandes
<i>pedicelo</i>	Cilíndricos y grosor mediano	cónico y grosor voluminoso	cilíndrico y grosor regular	forma de cabeza de clavo y poco grosor, y también existen tipos con mayor grosor.
<i>persistencia del perianto en el fruto</i>	Mayor	menor	menor	menor

<i>cáscara</i>	Delgada, lisa y suave	gruesa, quebradiza y rugosa	grosor mediano, flexible y suave	grosor mediano, flexible y suave
<i>semilla</i>	Adherida o suelta, cotiledones lisos o ligeramente rugosos	adherida y cotiledones lisos	adherida y cotiledones lisos	suelta y cotiledones rugosos
<i>cubiertas de la semilla</i>	Delgada	delgada	delgada	mediana o gruesa y membranosa
<i>aceite</i>	alto contenido	mediano contenido	¿?	bajo contenido
<i>sabor</i>	a especia y por lo general a anís	ligero, en ocasiones nogado	ligero, sin sabor específico	ligero y frecuentemente dulce, con un ligero amargor al final.
<i>fibra en la pulpa</i>	Común	no común	no común	no común
<i>tiempo de flor a fruto</i>	6-9 meses	10-16 meses	¿?	5 a 9 meses
<i>Tamaño relativo del árbol y hábito de crecimiento general:</i>	Medianos abiertos	altos y erectos	medianos y abiertos	altos y medianos, abiertos y erectos



Figura 6. Frutos representativos de las razas de aguacate. De izquierda a derecha la raza Antillana, raza Guatemalteca y raza Mexicana. A parte raza Costaricensis. Tomadas por el autor principal.

Se han propuesto como antecesores de la raza Guatemalteca a *Persea nubigena* (Williams, 1977a), *Persea steyermarkii* (Schieber y Zentmyer, 1977), *Persea zentmyerii* y *Persea tolimanensis* (Schieber y Zentmyer, 1991); hay evidencias que soportan esto para algunas especies, por ejemplo, Bergh *et al.* (1973) indicaron que existe afinidad filogenética entre *Persea nubigena* y la raza Guatemalteca de acuerdo a análisis de aceite esencial en hojas. También mediante análisis de ADN ribosomal se ha encontrado que *Persea steyermarkii* (Dr. Gebhard Bufler, comunicación personal) y *Persea nubigena* (Furnier *et al.*, 1990) están muy relacionados con la raza Guatemalteca. Barrientos *et al.* (1995) mencionó que en la zona de Motozintla, Chiapas, México se ha encontrado un tipo primitivo parecido al aguacate que tiene similitud con la raza Guatemalteca, pero con características vegetativas muy distantes de dicha raza y se piensa que se trata de una nueva especie del subgénero *Persea*,

ya que presenta una alta pubescencia en hojas y brotes jóvenes de color café-amarillento claro. Dicho genotipo podría ser un eslabón entre las especies *Persea nubigena* y *Persea steyermarkii* con el aguacate de la raza Guatemalteca o sea ser su antecesor directo. En la Figura 7 se pueden apreciar estos últimos posibles antecesores.

En el caso de la raza Mexicana solamente se ha considerado un probable antecesor, *Persea floccosa* (Scora y Bergh, 1990), no se ha encontrado otra especie cercana a la raza Mexicana y que esté filogenéticamente relacionada con ella.

La raza Antillana se considera como la de más reciente aparición, sin embargo, no se ha podido encontrar una sola especie que sea parecida o similar a esta raza. Williams (1977b) mencionó que él asume, que el aguacate Antillano se originó en algún lugar entre las montañas y tierras bajas del Este-Central de México, y que le dio origen por selección el aguacate de la raza Mexicana. Por otra parte, el Dr. Armando García (comunicación personal) considera que la raza Antillana pudo originarse de la raza Mexicana y *Persea schiedeana* ("chinini").



Figura 7. De izquierda a derecha frutos de *Persea nubigena*, *Persea steyermarkii* y *Persea* sp. (Motozintla, Chiapas, México). Tomada por el autor principal.

También al parecer el Dr. Eugenio Schieber pensó que el chinini (*Persea schiedeana*) le dio origen a la raza Antillana (Bergh *et al.*, 1989), pero estudios de electroforesis de isoenzimas con un solo chinini y varios cultivares de aguacate de la raza Antillana indicaron que no hay relación filogenética entre ellos, aunque aclaran que con una sola muestra de chinini no es suficiente para afirmarlo. Por otro lado el Dr. Gebhard Bufler de la Universidad de Hoenheim, Alemania (comunicación personal) encontró ciertos patrones de ADN ribosomal de chinini en algunos aguacates de la raza Antillana, lo cual indica que es posible que el chinini estuvo involucrado en el origen de la raza Antillana. El chinini se adapta a las condiciones tropicales igual que la raza Antillana además existen algunas similitudes como, la cubierta membranosa de las semillas. Es probable que si el aguacate Antillano proviene del chinini este proceso tomó cientos de años o inclusive miles para llegar a estabilizarse, actualmente se sabe que no hay barreras para que el chinini y el aguacate se crucen, e inclusive existen

híbridos naturales como la serie de portainjertos G-755 o 'Martín Grande' (Ellstrand *et al.*, 1986). Por otra parte Schieber y Zentmyer (1977) han reportado la existencia de aguacates Antillanos primitivos en la parte oeste de El Salvador, y en Costa Rica el botánico Paul Allen también lo ha reportado, éstos son los únicos reportes de formas primitivas. Otra opinión acerca del probable origen del aguacate de la raza Antillana es el expresado por el Dr. Ben-Ya'acov (comunicación personal) quién afirma que otro posible antecesor de dicha raza podría ser los que se conocen en Costa Rica como "aguacate de monte", que tiene ciertas características en fruto similares a la raza Antillana, tipo que él propone como una cuarta raza o variedad botánica denominada *Costaricensis* (Ben-Ya'acov *et al.*, 1995).

Resumiendo la posibles relaciones filogenéticas se ha propuesto el esquema que se presenta en la Figura 8 (Barrientos y Ben-Ya'acov, 1995). Donde se representan las tres razas de aguacate, la nueva raza de aguacate y sus posibles antecesores.

Otro género de la misma familia del aguacate es *Beilschmiedia*, cuyos frutos son muy parecidos al aguacate y particularmente *Beilschmiedia anay* conocido en México como anayo o escalán en Puebla y Veracruz. Los frutos de esta especie se consumen entre la población indígena (Borys *et al.*, 1993) y contienen un gran valor nutricional para el hombre.

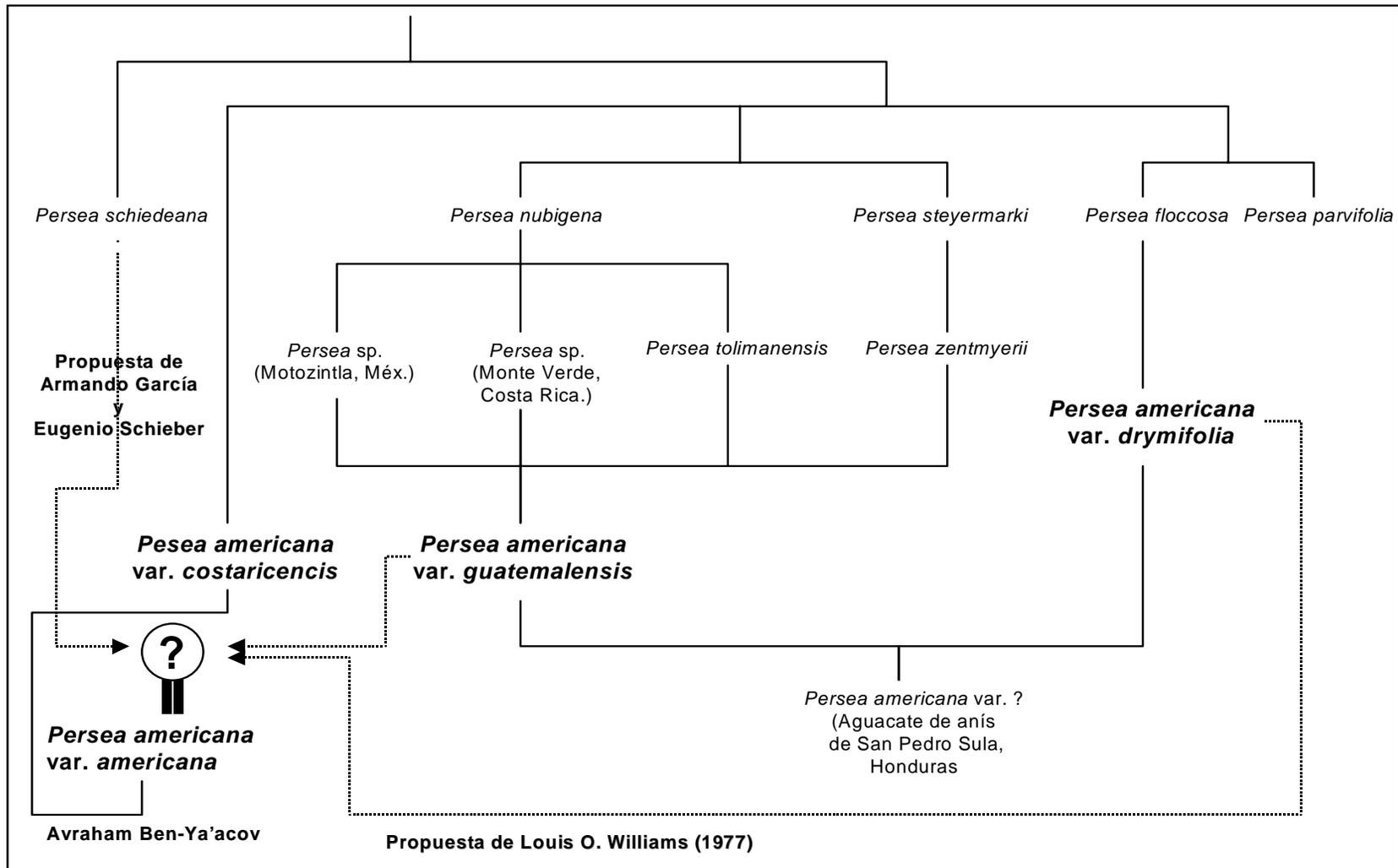


Figura 8. Posibles relaciones filogenéticas de *Persea* subgénero *Persea* (Barrientos y Ben-Ya'acov, 1995).

LITERATURA CITADA

- Barrientos-Priego, A.F., M.W. Borys, E. Escamilla-Prado, A. Ben-Ya'acov, E. de la Cruz-Torres, and L. López-López. 1992. Study of avocado germplasm resources, 1988-1990. IV. findings in the Mexican Gulf region. Proc. of Second World Avocado Congress II: 551-558.
- Barrientos-Priego, A.F., M.W. Borys, A. Ben-Ya'acov, L. López-López, M. Rubí-Arriaga, G. Bufler, and A. Solis-Molina. 1995. Progress of the study of the avocado genetic resources. III. findings in the Mexican Gulf region. Program and book of abstracts of the World Avocado Congress III. October 22-27, Tel Aviv, Israel. p. 107.
- Ben-Ya'acov, A., G. Bufler, A.F. Barrientos-Priego, E. de la Cruz-Torres, and L. López-López. 1992. A study of avocado germplasm resources, 1988-1990. I. General description of the international project and its findings. Proc. of Second World Avocado Congress II: 535-541.
- Ben-Ya'acov, A., A. Solis M. and E. Peri. 1995. Progress of the study of avocado genetic resources. II. The avocado genetic resources in Costa Rica. Program and Book of Abstracts of the World Avocado Congress III. October 22-27, Tel Aviv, Israel. p.109.
- Bergh, B. O. 1967. Some late maturing avocado seedlings of various parentage. California Avocado Society Yearbook 51: 131-158.
- Bergh, B. 1992. The origin, nature and genetic improvement of the avocado. California Avocado society yearbook 76: 61-75.
- Bergh, B., and Ellstrand. 1987. Taxonomy of the avocado. California Avocado Society Yearbook 70: 135-145.
- Bergh, B. O., R. W. Scora, and W. B. Storey. 1973. A comparison of leaf terpenes in *Persea* subgenus *Persea*. Bot. Gazette. 134: 130-134.
- Bergh, B. O., A. M. Torres, G. A. Zentmyer, and N. C. Ellstrand. 1989. Allozyme variation in relation to the systematics of *Persea americana* (Lauraceae). Publicación inédita.
- Bringhurst, R. 1954. Interspecific hybridization and chromosome numbers in *Persea*. Proceedings of the American Society for Horticultural Science 63: 239-242.
- Borys, M. W., H. Leszczyńska-Borys, S. Ramírez-Marañón, and L. Castro. 1993. An avocado relative: *Beilschmiedia anay* (Blake) Kosterm. fruit source. California Avocado Society Yearbook 79: 125-136.
- Bufler, G., and A. Ben-Ya'acov. 1992. Study of avocado germplasm resources, 1988-1990. II. Ribosomal DNA repeat unit polymorphism in avocado. Proc. of Second World Avocado Congress II: 545-550.
- Bufler, G., and J. Fiedler. 1996. Avocado Genetic Resources: Final Repot. GIARA B-14. July, 1996. 50 p.
- Burger, W., and H. van der Werff. 1990. Flora costaricensis. Fieldiana 23:102-107.
- Darlington, C. D., and A. P. Wylie. 1956. Chromosome Atlas of Flowering Plants. 2^a Ed. London. George Allen & Uniwin Ltd. p. 16.
- Ellstrand, C., J. M. E. Lee, B. O. Bergh, M. D. Coffey, and G. A. Zentmyer. 1986. Isozymes confirm hybrid parentage for 'G 755' selections. California Avocado Society Yearbook 70: 199-203.

- Furnier, G. R., M. P. Cummings, and M. T. Clegg. 1990. Evolution of the avocados as related by DNA restriction fragment variation. *Journal of Heredity* 81: 183-188.
- García, A. 1970. Estudio botánico-citológico del "Canelillo" (*Persea* af. *cinerascens*, Blake) su posible utilización. *Agrociencia* 5(1): 119-127.
- García, A. 1972. Estudio citológico del "chinini" (*Persea schiedeana*). *Agrociencia* 8: 67-72.
- García, A. 1975. Cytogenetical studies in the genus *Persea* (Lauraceae). I. Karyology of seven species. *Can. J. Genet. Cytol.* 17: 173-180.
- García, A., and K. Tsunewaki. 1977. Cytogenetical studies in the genus *Persea* (Lauraceae). II. Electrophoretical studies on peroxidase isozymes. *Japan Journal of Genetics* 52(5): 379-386.
- García, A., and S. Ichikawa. 1979. Cytogenetical studies in the genus *Persea* (Lauraceae). III. Comparative morphological study on 61 avocado strains. *Japan Journal of Breeding* 29(1): 66-76.
- Kopp, L. E. 1966. A taxonomic revision of the genus *Persea* in the Western Hemisphere (Perseae-Lauraceae). *Memoirs of the New York Botanical Garden* 14(1): 1-120.
- Rhodes, A. M., S. E. Malo, C. W. Campbell, and S. G. Carmer. 1971. A numerical taxonomic study of the avocado (*Persea americana* Mill.). *Journal of the American Society for Horticultural Science* 96: 391-395.
- Schieber, E., and G. A. Zentmyer. 1977. Exploring for *Persea* in Latin America. Proc. 1st international Tropical fruit Short Course, The Avocado. University of Florida, Gainesville, Florida. USA. pp. 16-20.
- Schieber, E., and G. A. Zentmyer. 1987. *Persea zentmyerii*: a new species from Guatemala. *California Avocado Society Yearbook* 76: 199-203.
- Schieber, E., and G. A. Zentmyer. 1992. Ancestors of the Guatemalan "criollo" (*Persea americana* var. *guatemalensis*). as studied in the Guatemalan Highlands. Proc. of Second World Avocado Congress II: 535-541.
- Schroeder, C. A. 1952. Floral development, sporogenesis and embryology in avocado, *Persea americana*. *Botanical Gazette* 113(3): 270-278.
- Scora, R. W., B. O. Bergh, and J. A. Hopfinger. 1975. Leaf alkanes in *Persea* and related taxa. *Biochemical Systematic and Ecology* 3: 215-218.
- Scora, R. W., and B. O. Bergh. 1990. The origin and taxonomy of avocado (*Persea americana* Mill.). Lauraceae. *Acta Horticulturae* 275: 387-394.
- Smith, C.E. Jr. 1966. Archeological evidence for selection in avocado. *Economic Botany* 20: 169-175.
- Smith, N. J.; J. Williams; D. L. Plunknett; and J. P. Talbot. 1992. *Tropical Forest and their Crops*. Comstock Publishin Associates, Cornell University Press. New York. USA. 568 p.
- Turner, B. L. II, and C.H. Miksieck. 1984. Economic plant species associated with prehistoric agriculture in the Maya lowlands. *Economic Botany* 38(2): 179-173.
- Westoby, J., 1989. *Introduction to World Forestry*. Basil Blackwell. Oxford, England.
- Williams, L.O. 1977a. The botany of the avocado and its relatives. Proc. 1st international Tropical fruit Short Course, The Avocado. University of Florida, Gainesville, Florida. USA. pp.9-15.

- Williams, L.O. 1977b. The avocados, a synopsis of the genus *Persea*, subg. *Persea*.
Economic Botany 31: 315-320.
- Zentmyer, G. A., and E. Schieber. 1989. Aguacate de mico. California Avocado
Society Yearbook 73: 167-172.