



Revisión bibliográfica EL AGUACATERO (*Persea americana* Mill)

Review Avocado (*Persea americana* Mill)

Sandra Pérez Álvarez¹✉, Graciela Ávila Quezada² y Orlando Coto Arbelo³

ABSTRACT. Avocado (*Persea americana* Mill) is the only one commercial important member between edible fruit which belong to *Lauraceae* family, it is originated from Mexico and Central America. It shows a growing value on the international market not only because its nutritional quality but also due to its medicinal uses and in cosmetic industry. This work presents information about the research in this fruit crop and some relevant aspects about germplasm conservation, main diseases affecting avocados and advances in genetic improvement.

Key words: avocado, conservation, diseases, breeding

RESUMEN. El aguacatero (*Persea americana* Mill) es el único representante de importancia económica entre las frutas comestibles de la familia *Lauraceae* y es originario de México y Centro América. Presenta un creciente valor en el mercado internacional no solo por su calidad nutritiva sino también por sus usos medicinales y en la industria cosmética. Este trabajo resume informaciones relacionadas con las investigaciones sobre esta especie y se discuten algunos aspectos relevantes sobre sus vías de conservación de germoplasma, enfermedades así como avances en el mejoramiento genético.

Palabras clave: aguacatero, conservación, enfermedades, mejoramiento

INTRODUCCIÓN

El aguacatero (*Persea americana* Mill) es una especie originaria de México y Centro América y la única de importancia comercial, desde el punto de vista económico, de la familia *Lauraceae*, la cual comprende alrededor de 2 200 especies. Esta familia abarca plantas leñosas productoras de esencias que crecen en regiones cálidas y en la que también se

incluyen el laurel (*Laurus nobilis* L.), el alcanfor (*Cinnamomum camphora* (L.) Siebold) y la canela (*Cinnamomum verum* J. Presl.). Este delicioso fruto es bien conocido por el hombre desde hace milenios, así lo muestran las evidencias más antiguas de su consumo provenientes de una cueva en Coaxatlán, Puebla, México; con una antigüedad de 7000 a 8000 años (1), y más allá de su uso comestible en fresco y procesado tiene amplias aplicaciones como materia prima para la extracción de aceite y en la industria cosmética (2).

México es el principal productor de este fruto ya que produce una tercera parte del total mundial y es el principal exportador con el 40 % (1), mientras Cuba, ocupa el lugar 39 en cuanto a su producción (3).

Los bancos de germoplasma son una de las vías de conservación de los recursos genéticos vegetales. Una variante de estos bancos basada en la conservación *in vitro* es de gran utilidad para la conservación de cultivos tropicales de importancia agrícola y alimenticia. En los mismos se busca maximizar la diversidad de ejemplares recolectados de poblaciones en campo o en su centro de origen (4, 5). En cuanto a los bancos de genes, en la actualidad el número de accesiones supera los seis millones (6), por lo que representan una gran potencialidad para el mejoramiento genético.

Esta especie frutal posee semillas recalcitrantes, que no soportan la deshidratación, por lo que deben ser almacenadas en ambientes húmedos y conservan

¹ Productora Agrícola "El Encanto", Colonia Centro, Guasave, Sinaloa, C.P. 81000.

² Universidad Autónoma de Chihuahua, Facultad de Zootecnia y Ecología, Chihuahua, CP. 31000, México.

³ Instituto de Investigaciones de Fruticultura Tropical (IIFT), 7ma e/ 30 y 32, No. 3005, Apartado Postal 11 300, Miramar, Playa, La Habana, Cuba.

✉ perezalvarezsandra2015@gmail.com; gavilaq@gmail.com; orlando_coto@yahoo.com

su capacidad germinativa únicamente por corto tiempo, por ello se debe prestar atención a las vías de conservación de las mismas (7).

Este cultivo es atacado por múltiples enfermedades, entre las que se encuentran la pudrición de la raíz causada por el oomicete *Phytophthora cinamonni*, aunque se ha informado a otras especies de *Phytophthora* (*Phytophthora heveae* Thompson, *Phytophthora citricola* Sawada y *Phytophthora palmivora*), como agentes causales de esta enfermedad (8, 9). Otras patologías que afectan a este frutal son: la mancha negra (*Cercospora purpurea* Cooke) y la antracnosis (*Colletotrichum gloeosporioides*) (10).

El mejoramiento genético del aguacatero mediante los métodos de hibridación convencionales es en extremo difícil, por lo que han sido limitados los estudios genéticos informados en este sentido (11, 12). Adicionalmente, el extenso período juvenil y las grandes extensiones necesarias para el crecimiento de los árboles encarecen los programas de mejoramiento.

En este trabajo, teniendo en cuenta la importancia del aguacate, se profundizará en su importancia como frutal, las principales formas de conservación de sus cultivares, perspectivas y principales enfermedades de esta especie. Además como problema fundamental, pretende dar una visión actualizada de su mejoramiento genético y conservación.

HISTORIA DEL AGUACATERO

El aguacatero es originario de las regiones tropicales y subtropicales de Centroamérica y México (13). Los arqueólogos encontraron semillas de *Persea* en Perú, las cuales fueron enterradas con momias incas que datan hasta del año 750 a.C. y hay evidencias de que su cultivo en México es tan temprano como en el 1 500 a.C. Después de la llegada de los españoles y de la conquista de

América, la especie se diseminó a otros lugares del mundo (8).

El aguacate posee más de 100 cultivares y clones clasificados en cuatro razas hortícolas: Guatemalteca (*P. americana* var. *Guatemalensis*), Antillana (*P. americana* var. *Drymifolia*), Mexicana (*P. americana* var. *Americana*) (14) y Costarricense (*P. americana* var. *Costaricensis*) (15). Otros aspectos adicionales relacionados con la diversidad y domesticación de los aguacateros en América puede ser revisada en otros estudios realizados (16).

Los ejemplares de *P. americana* originados en las zonas altas del centro y este de México generan la raza Mexicana. Los de las zonas altas de Guatemala generan la raza Guatemalteca, y la raza Antillana proviene de las primeras plantas encontradas en Las Antillas. Respecto al origen de la raza Antillana, existen discrepancias pues cabe la posibilidad de que los primeros ejemplares de esta especie, existentes en Las Antillas, hayan sido introducidos desde México por lo españoles, o los ingleses durante la colonización (17). Las variedades más comercializadas internacionalmente son las de origen Guatemalteca o Mexicana, especialmente 'Hass', 'Fuerte' y 'Nabal' (18).

CARACTERÍSTICAS BOTÁNICAS

Como promedio, el árbol de aguacate puede alcanzar una altura de hasta 20 metros; sin embargo, cuando se cultiva en plantaciones comerciales, no se deja crecer más de 5 m, para facilitar las prácticas de control fitosanitario, cosecha, poda y fertilización foliar. Esta especie vegetal es de tronco grueso y con hojas alargadas, con varias ramificaciones que generan un follaje denso. Se considera un cultivo perenne debido a que se cultiva durante todo el año (10).

El fruto es una drupa, en forma de pera, de color verde claro a verde oscuro y de violeta a negro, cáscara rugosa con una pulpa verde amarillenta y un hueso central muy grande. Existen aproximadamente unas 400 variedades, por lo que podemos encontrar frutos de formas y pesos diferentes, que pueden llegar a pesar de 150 a 350 gr (19).

Algunos de los aspectos de la especie *Persea americana* Mill relacionados con la sistemática son los siguientes (8):

Reino: Plantae
División: Magnoliophyta
Clase: Magnoliopsida
Orden: Laurales
Familia: *Lauraceae*
Género: *Persea*
Especie: *Persea americana* Mill

CARACTERÍSTICAS GENÉTICAS

El número de cromosomas (cariotipo) del aguacatero solo se ha estudiado en algunas especies: *P. americana*, *P. nubigena*, *P. borbonia*, *P. longipes*, *P. floccosa*, *P. palustris*, *P. cinerascen*, *P. schiedeana*, *P. indica*, *P. donnell-smithii* y *P. pachypoda* todos con el número cromosómico de $2n=24$, y solamente se ha identificado una sola especie tetraploide, *P. hintonii* (20), originaria de Temascaltepec y Tejupilco, en México. Sin embargo, el mismo autor identificó algunos tipos de *P. americana* tetraploides y triploides provenientes de San Juan de la Vega, en Guanajuato, México.

Es posible que el progenitor salvaje del aguacate cultivado haya sido un árbol polimórfico que abarcó una amplia zona geográfica desde el este y el altiplano central de México a través de Guatemala hasta la costa Pacífica de América Central (21). Pueblos neolíticos seleccionaron descendientes primitivos domesticados (formas salvajes) desde estas poblaciones, reemplazando completamente el ancestro salvaje de la especie *P. americana* por tres ecotipos bien

caracterizados por sus posibles centros de origen, como las razas hortícolas ya mencionadas. Datos etnobotánicos (22) y estudios con marcadores genéticos (23) sugieren que estas tres razas fueron domesticadas de forma independiente y no entraron en contacto hasta el siglo XVI con los europeos.

A finales de los años 1800 la mejora del aguacatero ganó impulso vía hibridaciones interraciales entre cultivares de la raza Guatemalteca y germoplasma mexicano en California y entre germoplasma cubano en Florida (raza Antillana) y la raza Guatemalteca (24). Un largo periodo de polinización abierta e hibridaciones interraciales han resultado en cultivares modernos con mezcla de las tres razas hortícolas que son complejos y con frecuencia erróneamente caracterizados (23). Su filogenia ha sido difícil de estudiar, por lo que las relaciones dentro de la familia aún no se han definido totalmente, y por lo tanto, su taxonomía y nomenclatura están poco claras (25).

La reciente sugerencia de dos poblaciones genéticas basadas en diferencias latitudinales en las tierras altas de México deberá estimular la realización de análisis genéticos futuros en México y América Central. El aguacatero es uno de los primeros árboles domesticados en el Neotrópico y puede ser utilizado como modelo de la domesticación de árboles en áreas con una alta diversidad biológica (26). La habilidad para desentrañar el origen híbrido complejo de varios cultivares debe proveer una guía útil para los que manejan los recursos genéticos (27).

Debido a que, como ya se ha explicado, esta especie presenta un alto grado de hibridación, la evaluación de las relaciones genéticas permite distinguir diferentes taxa e identificar material promisorio para programas de mejoramiento (25).

IMPORTANCIA ECONÓMICA

La producción y el comercio de aguacate en el mundo se basan, principalmente, en su utilización como alimento, pues su pulpa es una valiosa fuente de energía, proteínas y minerales (28).

Este frutal también tiene propiedades medicinales, varios cultivares poseen cualidades antirraquíticas y un alto poder vermífugo. El aceite que se extrae se puede utilizar en fricciones para aliviar la gota y el reumatismo. La infusión de sus hojas se emplea para combatir la fiebre, los cólicos menstruales y la migraña. Adicionalmente, en la cosmetología se utiliza para la piel y el cabello con excelentes resultados (29).

Recientemente se ha comprobado que el aguacate es el vegetal que contiene más carnitina, un ácido aminado que interviene en el metabolismo del músculo cardíaco, por lo que se está usando en el tratamiento de cardiopatías y en la falta de apetito (30).

México es el principal productor de aguacate, superando el millón de toneladas anuales, seguido por Chile y República Dominicana (tabla), mientras el continente americano concentra el 60 % de las plantaciones mundiales de este frutal (3).

El principal país importador es Francia, con el 39 % del total del volumen importado, mientras otros importantes compradores son Estados Unidos (10 %), Reino Unido y Bélgica, estos dos últimos con un 6,5 % cada uno (3).

CONSERVACIÓN

DEL GERMOPLASMA

En la actualidad, la sociedad, entre otras cuestiones, tiene una creciente preocupación por la conservación de la diversidad biológica, la sustentabilidad y la equidad en materia agrícola. La diversidad genética en el acervo vegetal de cada nación, es la herramienta esencial del fitomejorador por lo que recibe una especial atención, incluyendo el establecimiento de los bancos de germoplasma para conservar y aprovechar las cualidades agronómicas de las especies (31). Adicionalmente, los bancos de germoplasma incluyen otras funciones como la documentación, caracterización, evaluación de la variabilidad genética, estudios filogenéticos así como la multiplicación y distribución del germoplasma (32).

Tabla. Principales productores de aguacate 2011 (toneladas x 1000) (3).

Países	Producción (toneladas x 1000)
México	1 264,14
Chile	368,56
República Dominicana	295,08
Indonesia	275,95
Colombia	215,32
Perú	212,85
Estados Unidos	205,43
Kenia	201,47
Brasil	160,37
Ruanda	143,28
China	108,50
Guatemala	91,47
España	83,42
República del Congo	83,21
Venezuela	81,59
Israel	75,28
Sudáfrica	75,23
Camerún	69,53
Total Mundial	(más de) 3 200 00

La conservación de recursos fitogenéticos de un país debe estar orientada en función de los recursos disponibles y del plazo por el cual se desee preservar el germoplasma. Si es por un corto plazo, será conveniente establecer bancos de semillas; si es por un mediano plazo, se recomienda la conservación en campo y la conservación *in vitro*; y si se desea conservar por un largo periodo, lo más adecuado es emplear los métodos de crioconservación. Considerando las ventajas e insuficiencias que presenta cada método, así como las características botánicas y agronómicas de la especie y género a conservar se considera que lo óptimo es utilizar varios de estos métodos que se complementen en el empeño (33).

Debido a la constante pérdida de las especies silvestres de aguacatero (*P. americana*) por efecto de la devastación del hombre en los diferentes sitios de origen en México y Centroamérica, actualmente la diversidad genética de esta especie se encuentra amenazada (34).

La destrucción del bosque tropical con su taxa Lauraceae, incluyendo parientes del aguacate, aumenta cada vez más (35). Durante las últimas tres décadas, los genotipos nativos y semisilvestres de aguacate han estado desapareciendo rápidamente, al igual que otras especies nativas (15). En Ecuador, *Persea theobromifolia* ha sido informada como casi extinta (Gentry, 1979, citado por 36); conforme esos hábitats son alterados, un número desconocido de especies está desapareciendo antes de ser estudiadas y por tanto sin reconocerlas. Por todo lo planteado las vías de conservación de este cultivo, así como el estudio y caracterización de plagas y enfermedades tienen una gran relevancia.

MÉTODOS DE CONSERVACIÓN GENÉTICA DEL AGUACATERO

• Conservación *in situ*

La conservación *in situ* es la conservación de ecosistemas y hábitats naturales y el mantenimiento y recuperación de poblaciones viables de diferentes especies. En el caso de especies cultivadas o domesticadas también abarca la conservación de los alrededores del lugar donde han desarrollado sus propiedades distintivas. Se considera un proceso de conservación dinámico, ya que las plantas continúan evolucionando con los cambios en el ambiente, por lo que resulta muy favorable para los estudios de genética y evolución (33). Esta variante de conservación presenta como inconvenientes que el material vegetal se encuentra vulnerable a desastres naturales y a la devastación humana, además de que no está fácilmente accesible para su uso. Asimismo, requiere de regímenes adecuados de manejo y de elevados niveles de supervisión y monitoreo (37).

La conservación *in situ* incluye la preservación en áreas protegidas, así como en fincas y jardines caseros (37). En México existen zonas protegidas que albergan especies de *Persea*, entre ellas la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, donde crece *Persea hintonii* (38). Sin embargo, se informó que solo las reservas de Los Tuxtlas y El Triunfo incluyen bosques mesófilos de montaña que albergan a *Persea americana* (39). En el siglo pasado se pensaba que la conservación de los parientes silvestres del aguacatero era mejor realizarla *in situ* o como poblaciones naturales en su lugar de origen (15), pero debido a la acelerada destrucción de esos hábitats se ha hecho necesario proceder a su rescate para su preservación mediante la utilización de medios de conservación *ex situ*.

• Conservación *ex situ*

Representa la conservación de la diversidad biológica fuera de su hábitat natural. Implica el muestreo, transferencia y almacenamiento del material vegetal, desde el área de colecta hasta el lugar donde será conservado. Se divide en diferentes técnicas, como: el almacenamiento de semillas, la conservación en el campo, la conservación *in vitro*, la crioconservación, el almacenamiento de polen y el almacenamiento de ADN (37).

El objetivo de la conservación *ex situ* consiste en mantener a las colectas sin cambio en su constitución genética (40). Muchas especies de plantas pueden almacenarse por periodos largos de tiempo a bajas temperaturas y humedad; sin embargo, hay especies cuyas semillas no se pueden conservar de esta manera, ya que producen semillas "recalcitrantes", como es el caso del género *Persea*. Este grupo de especies son mantenidas solamente *ex situ* como colecciones de campo, *in vitro* y en crioconservación, si la especie lo permite.

Existen muchas colecciones *ex situ* que incluyen accesiones de aguacatero silvestres y cultivadas, con las mayores colecciones en Estados Unidos (California y Florida) y en algunos estados de México.

En México, la Universidad Autónoma de Chapingo mantiene una colección *ex situ* de unas 180 accesiones de *Persea* establecidas en dos localidades a diferentes altitudes (41), mientras otra colección se localiza en el Instituto Nacional de Investigaciones de Silvicultura y Ganadería en Guanajuato. En general, se conservan *ex situ* 500 ejemplares pertenecientes a 12 especies del género *Persea* y cuatro especies afines. La diversidad de esta colección consiste en tipos criollos, silvestres y selecciones regionales; algunas de ellas se iniciaron en

los años 80 y hasta la fecha se conservan accesiones de México, Centro América, Israel y Chile. *Persea americana* constituye la especie conservada más diversa representada por sus cuatro razas botánicas; var. *Drymifolia*, var. *Guatemalensis*, var. *Americana* y var. *Costarricensis* (42).

Otras colecciones *ex situ* que incluyen accesiones de *Persea* existen en Guatemala, Honduras, El Salvador, Nicaragua, Costa Rica y Panamá, que de conjunto con México formaron la Red Mesoamericana de Recursos Genéticos Vegetales. Otros países mantienen colecciones de interés como España en la Estación Experimental "La Mayora" en Málaga (43) y el Centro Volcani en Bet Dagan, Israel (14).

Otros países donde el aguacatero tiene alta demanda han establecido también colecciones *ex situ*. En Cuba, la colección del germoplasma de aguacatero se estableció en 1965 y se nutrió de antiguas colecciones, incluyendo cultivares suministrados por agricultores, hasta completar 210 genotipos, a partir de la cual se publicó un catálogo que ofrece la descripción con 101 descriptores, de 19 cultivares de interés para la producción (44).

La conservación *ex situ* en campo resulta costosa y expuesta a factores climáticos que podrían eliminar los buenos propósitos; como alternativa más segura se ha propuesto la conservación a través de métodos alternativos como el método *in vitro* a corto-mediano plazo y la criopreservación a largo plazo (45).

● Conservación *in vitro*

La mayoría de los bancos de germoplasma *in vitro* especializados en plantas tropicales se encuentran asociados a centros internacionales de investigación o conservación y, en menor grado, a universidades. Un ejemplo es el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), en Costa Rica, donde

se ha trabajado en el desarrollo de protocolos adecuados para el almacenamiento *in vitro* de embriones cigóticos, embriones somáticos, ápices y semillas de diferentes genotipos de café (*Coffea arabica* L.), así como de suspensiones celulares de esta misma especie y de *Musa* spp. Esto, además, ha facilitado el intercambio de recursos fitogenéticos con productores y con organismos internacionales (46).

El grupo Biodiversidad Internacional (Biodiversity International, BI), anteriormente conocido como "The International Board for Plant Genetic Resources" (IBPGR), con sus diferentes sedes en América, Asia, Pacífico, Oceanía, Europa y África, se ha centrado en la conservación *in vitro*, por medio del crecimiento lento, de tallos de cacao (*Theobroma cacao* L.), mango (*Mangifera indica* L.), plátano (*Musa* sp.), aguacate (*P. americana*) y algunas especies forrajeras (*Cynodon* spp. y *Digitaria* spp.) (46).

Se han realizado numerosos estudios en el aguacatero (*P. americana*) para el establecimiento de bancos de germoplasma *in vitro*. Entre éstos se trabajó en la conservación *in vitro* de yemas axilares de la raza Mexicana y se encontró diferencias significativas entre los espacios de crecimiento utilizados para la conservación, siendo los tubos de ensayo (2,0 cm de diámetro x 15 cm de altura) donde la brotación, número de brotes y longitud de éstos fueron mínimos (47). En cuanto a la respuesta a la temperatura se señaló que una temperatura baja (5 °C) resulta adecuada para la óptima conservación de yemas axilares, ya que ocasiona una inhibición en la brotación. Así mismo, se demostró que una intensidad de luz de 80 luxes, logró mantener latentes las yemas, debido a que no hubo prácticamente brotación, aunque las yemas sobrevivieron periodo de cultivo *in vitro*.

En otra investigación, Vargas (48), con yemas axilares de aguacatero criollo de la raza Mexicana, obtuvo crecimiento de las plantas en un medio Murashige y Skoog (MS) (49) que contenía brasinoesteroides (BA), logrando sobrevivir después de ser tratadas a bajas temperaturas. La concentración de 4 mg L⁻¹ fue la que mostró un mayor efecto sobre la sobrevivencia y la concentración de 8 mg L⁻¹ influyó más en el crecimiento; en comparación con los brotes que fueron crecidos en el medio que contenía solamente BA (testigo), los cuales no lograron sobrevivir. Adicionalmente, las pruebas de microscopía electrónica demostraron un claro efecto en la preservación, la fisiología y la integración de los brotes crecidos y mantenidos en Brasinolide (48).

● Crioconservación o criopreservación

La criopreservación es una técnica a largo plazo que se basa en la reducción y paro subsecuente de todas las funciones metabólicas de los explantes, incluyendo la división celular por efecto del nitrógeno líquido (-196 °C); este es un método de conservación a largo plazo, rentable y seguro para especies que tienen semillas recalcitrantes o se propagan vegetativamente, como es el caso del aguacatero (*P. americana*) (50).

Sin embargo, para lograr un protocolo eficiente de crioconservación se requiere, en principio definir las técnicas más adecuadas, como es la deshidratación del tejido y el uso de sustancias crioprotectoras (51).

En estudios con yemas axilares de cultivares Guatemaltecos y Mexicanos (52), se evaluó el tiempo de deshidratación con aire estéril, soluciones crioprotectoras y el procedimiento de congelación y se determinó que el parámetro más importante a medir fue el promedio de supervivencia; adicionalmente se realizaron pruebas de viabilidad química

de las células por observación directa en microscopio de epifluorescencia, previa tinción con diacetato de fluoresceína (prueba FDA). Aunque no se logró tener éxito en la regeneración de brotes, sí se obtuvo información de la prueba de viabilidad, los explantes con menor tiempo de deshidratación mostraron un porcentaje de viabilidad bajo, por lo que es conveniente disminuir el contenido de agua del material vegetal para reducir los efectos de la formación de hielo en la congelación. Los resultados indicaron que el mejor tiempo de deshidratado fue 120 minutos, a partir de que los porcentajes de viabilidad (fluorescencia) fueron los más uniformes.

En otro estudio se evaluaron seis tiempos de deshidratado de yemas axilares de aguacate criollo raza Mexicana producidas *in vitro* (51), con aire estéril en campana de flujo laminar durante 30, 60, 90, 120, 150 y 180 minutos y dos soluciones crioprotectoras PVS2 (30 % de glicerol+15 % de etilenglicol+15 % DMSO+medio con 0,4 M de sacarosa) y PVS4 (35 % de glicerol+ 20 % de etilenglicol + medio con 0,6 M de sacarosa). Los resultados indicaron que con 60 minutos de deshidratación y manteniendo las yemas en una solución PVS4 durante 30 minutos a 0 °C se obtienen plantas con desarrollo normal, con brotes, hojas bien formadas de color verde oscuro y 100 % de sobrevivencia a los 30, 45 y 60 días después de establecer las yemas en medio de brotación.

MEJORAMIENTO GENÉTICO

Los mejoradores de aguacate tienen que enfrentar numerosos retos, por ejemplo, la gran dificultad de disponer de cruces controlados, un largo estado de inmadurez que limita el avance del mejoramiento, las grandes extensiones de tierra necesarias para los experimentos; de hecho, el gran número de

labores en el cultivo hacen que este sea un proceso caro. Desde el punto de vista biológico, de los millones de flores producidas solo una pequeña fracción da lugar a frutos que logran alcanzar la madurez y de éstos, una parte tiende a abortar y caer; por otro lado, la polinización manual no es fiable, mientras que el control de la polinización utilizando jaulas, ha tenido un éxito limitado. Desde el punto de vista genético, como ya se mencionó, el aguacatero es altamente heterocigótico, por ello el comportamiento de las progenies resulta impredecible y las posturas producidas por un solo árbol son extremadamente variables. Entre las pocas ventajas que presenta este cultivo está la habilidad de propagar a los genotipos deseables mediante injerto (53).

La polinización abierta y la hibridación seguida de la selección de materiales promisorios en la progenie ha sido el único método disponible para los mejoradores de aguacate (54). La necesidad de disponer de un rango más amplio de cultivares élitos impulsó a los programas de mejoramiento genético a evaluar miles de posturas en la búsqueda, tanto de patrones tolerantes a la pudrición de la raíz causada por *Phytophthora*, como a la salinidad del suelo y a suelos calcáreos (55).

Adicionalmente, el comportamiento industrial del aguacatero se ha basado en pocos cultivares, lo que ha sugerido que solo una parte de los recursos genéticos del género *Persea* se han desarrollado, por lo que resulta muy importante proteger y desarrollar el germoplasma silvestre de este cultivo. El desarrollo de nuevos cultivares y patrones deben contribuir a este propósito. En este sentido, los mejoradores se han interesado en seleccionar cultivares con rendimientos altos y estables, pero también con resistencia a estreses bióticos y abióticos (53).

MARCADORES MOLECULARES, DIVERSIDAD, MAPEO GENÉTICO Y SELECCIÓN ASISTIDA EN AGUACATERO

Las tecnologías de marcadores moleculares pueden asistir como herramientas útiles a los programas de mejoramiento convencionales para el análisis de las relaciones genéticas, la identificación y selección de genotipos de interés, así como la conservación del germoplasma. En aguacatero los primeros marcadores moleculares utilizados fueron las isoenzimas para conocer aspectos relacionados con su perennidad y sistemas de cultivo, así como con la identificación de variedades. En Cuba se utilizaron a inicios de este siglo en un estudio de diversidad en cultivares de origen antillano y guatemalteco, así como sus híbridos (56).

Debido a la importancia de la hibridación en el aguacate y a su evolución reticulada, las relaciones genéticas deben ser estudiadas con métodos que capten la diversidad genética y que incluyan los de inferencia histórica.

El desarrollo de los marcadores basados en el ADN ha tenido impacto en las investigaciones con aguacatero. Los marcadores basados en el polimorfismo de la longitud de los fragmentos de restricción (Restriction Fragment Length Polymorphism, RFLP) se utilizaron en estudios evolutivos, filogenéticos (57) y genealógicos (58). Otros tipos de marcadores como los minisatélites fueron utilizados para estudios similares y con los mismos resultados en relación con la identificación de las tres razas hortícolas ya descritas (59), lo que también fue corroborado mediante marcadores basados en el ADN polimórfico amplificado al azar (Random Amplified Polymorphic DNA, RAPD) y microsátélites (54).

Otros marcadores utilizados con éxito han sido los microsatélites (SSR). Algunos autores (60) estimaron en 45 000 el número de éstos presentes en el genoma de este cultivo y marcadores de este tipo se desarrollaron para estudios de relaciones genéticas entre cultivares (61). Asimismo, marcadores como los basados en el polimorfismo de la longitud de los fragmentos amplificados (Amplified Fragment Length Polymorphism, AFLP) también son útiles, debido a su alto poder discriminatorio y a pesar de sus bajos niveles de heterocigosidad. Se utilizaron con éxito 12 combinaciones de cebadores de AFLP y 16 de los SSR desarrollados para aguacatero para determinar estimados de distancia genética e identificar inequívocamente 23 cultivares de interés comercial en Cuba (62), mientras que, al utilizar AFLPs se indicó la necesidad de usar marcadores más específicos como SSRs para diferenciar cultivares de aguacate de raza mexicana (63).

En este sentido se emplearon marcadores ISSRs o inter secuencias simples repetidas (Inter Simple Sequence Repeats) en 77 colectas (231 individuos) de *Persea americana* Mill. raza Mexicana, existentes en el banco de germoplasma del INIFAP-CFAP_Uruapan, Michoacán (64) y se encontraron entre 82,28-95,39% de polimorfismo que permitió formar dos grandes grupos de diversidad, sin materiales duplicados, por lo que se sugiere mantener intacta esta colección con fines de mejoramiento genético.

Para profundizar en la relación genética de las tres primeras razas identificadas Gross-German y Viruel (65) se emplearon 25 microsatélites y 15 cebadores correspondientes a secuencias marcadas expresadas de SSRs (Expressed Sequences Tag, ESTs-SSRs) en un grupo de 42 accesiones y se confirmó la existencia de tres grupos o subpoblaciones sobre

la base de las razas botánicas: Mexicana, híbridos Guatemalteca-Mexicana y Antillana (65), mientras las subpoblaciones Guatemaltecas x Mexicanas fueron las únicas que mostraron más individuos heterocigóticos que los esperados por el equilibrio Hardy-Weinberg ($F = -0,114$), apuntando a su naturaleza híbrida. Finalmente, los resultados indicaron que las razas Mexicana y Guatemalteca están más cercanas entre sí que la Antillana.

Se desarrollaron 25 marcadores microsatélites para diferenciar 35 cultivares de aguacate y dos especies silvestres relacionadas (23). El promedio de heterocigosidad fue alto (60,7 %) y llegaron a la conclusión de la existencia de la antigua hibridación o que las razas botánicas se originaron más recientemente de lo que se pensaba anteriormente. Siguiendo esta misma línea de investigación se caracterizaron 75 accesiones de aguacate utilizando 16 microsatélites previamente desarrollados en estas especies (43), obteniendo 156 fragmentos amplificados diferentes con un promedio de 9,75 alelos por locus y desarrollaron un dendograma donde los genotipos analizados clasificaron dentro de tres grandes grupos, encontrándose las mayores diferencias en el origen de las razas.

También los retrotransposones se han utilizado con éxito en las investigaciones en aguacatero. En un estudio más detallado de una colección de 17 cultivares de aguacatero de la colección de Cuba, utilizando el polimorfismo basado en secuencias repetidas marcadas e inversas (Inverse Sequences Tagged Repeats, ISTR), se compararon los niveles de polimorfismo, capacidad de discriminación e informatividad de caracteres morfoagronómicos y de los marcadores AFLP, ISTR, SSR e isoenzimas (66). Los resultados mostraron que el poder de discriminación

(*D*) utilizado para caracteres morfoagronómicos, fue útil para la identificación de genotipos. Sólo cuatro variables fueron necesarias para distinguirlos: forma del fruto, época de cosecha, color y espesor de la corteza del fruto. De esta forma los marcadores utilizados constituyeron técnicas poderosas para la discriminación y certificación varietal, pero los marcadores dominantes resultaron los más eficientes. Se demostró además, que con una simple combinación de cebadores AFLP o ISTR se identificaron todos los individuos. Por otra parte, los niveles más elevados de heterocigosidad esperada se detectaron con marcadores codominantes, pero el valor determinado con los microsatélites superó en dos veces o más los obtenidos con isoenzimas y marcadores dominantes. El índice de diversidad morfológica resultó un buen estimador de la diversidad de las accesiones de aguacatero cuando se utilizaron variables de gran heredabilidad, y a su vez, comparable con la heterocigosidad esperada determinada con las isoenzimas y los marcadores basados en el ADN.

El valor de este índice fue similar a los obtenidos con ISTR y AFLP.

Los índices de eficiencia del ensayo (*A_i*) y del marcador (*M_i*) tuvieron el mismo patrón de variación que *D*, el número promedio de patrones de bandas o estados por unidad de ensayo (*I*), el número promedio de patrones de bandas únicas por unidad de ensayo (*I_u*) y el número efectivo de patrones por unidad de ensayo (*P*) para todos los marcadores moleculares, lo que sugiere que ambos índices probablemente son indicadores de la capacidad de discriminación en el aguacatero.

La secuenciación del transcriptoma de este cultivo, el mapeo genómico y la secuenciación parcial del genoma representan un gran paso dirigido

al objetivo que es secuenciar el genoma completo, con lo cual se espera ayudar en la mejora de los cultivares y la producción. Además, la continuidad de estudios comparativos y de evolución en flores y frutos de aguacate en diferentes cultivares, puede fortalecerse con la expresión de genes, incluyendo comparaciones con parientes del aguacate. Esto deberá proveer informaciones importantes relacionadas con la regulación genética del desarrollo del fruto en angiospermas (67). Este gran avance de investigaciones en aguacatero acaba de ser informado por investigadores que completaron la secuenciación del genoma del aguacatero (68); en este sentido los estimados sugieren que el genoma de aguacatero contiene cerca de 34 000 genes, 29 345 de ellos con evidencia de actividad transcripcional. Este resultado, unido a la demostrada amplia diversidad genética de este cultivo, puede utilizarse para la identificación de genes involucrados en caracteres relacionados con la calidad de los frutos y el tamaño de las plantas, entre otros, mediante el enfoque basado en mapeo por asociación.

MEJORAMIENTO POR INDUCCIÓN DE MUTACIONES, SELECCIÓN *IN VITRO* Y ESTRÉS ABIÓTICO

Las técnicas de inducción de mutaciones son métodos alternativos del mejoramiento que han sido utilizadas ampliamente en los principales cultivos de interés económico, los ornamentales y, eventualmente, en los cultivos frutícolas perennes (69); sin embargo, los intentos de su uso en aguacatero han sido escasos y se limitaron a modificar la arquitectura de la planta, a influir en el desarrollo vegetativo, la floración, el cuajado de los frutos y en inducir ciertos cambios en la fructificación (70).

El mejoramiento genético del aguacatero en Cuba dispone hoy de las curvas de radiosensibilidad

de dos cultivares utilizados como portainjertos, 'Duke-7' y 'Hass'; los valores de dosis letales medias, definidas como las dosis, a las cuales se obtiene el 50 % de los brotes completos se estimó en 28 y 27 grays (Gy) para los dos cultivares anteriores respectivamente. Aunque los resultados mostrados por algunos autores (71) sugirieron una sensibilidad similar a las radiaciones Gamma en ambos genotipos, se demostró que 'Hass' se comporta como más sensible a altas dosis de radiación. Estos resultados tienen utilidad inmediata en la generación de posibles poblaciones de mutantes que pueden resultar de utilidad en el mejoramiento por inducción de mutaciones de cultivares de aguacatero.

En cuanto al estrés abiótico se puede afirmar que la salinidad afecta casi todos los aspectos fisiológicos y bioquímicos de las plantas y reduce significativamente los rendimientos. El estrés por salinidad es uno de los estrés ambientales que induce cambios en el crecimiento y la morfología de las plantas y se conoce que el aguacatero es el árbol frutal más sensible a este estrés (72), sensibilidad que ha limitado su producción intensiva.

Se han observado diferentes niveles de tolerancia a la sal entre las tres principales razas hortícolas de aguacatero, donde los miembros de la raza mexicana son los más sensibles, los patrones guatemaltecos muestran una tolerancia intermedia y los antillanos son los más resistentes, mientras varios estudios han incursionado en evaluar los cambios en las concentraciones de iones como el magnesio, calcio, potasio, sodio y cloro (73).

En este sentido, la combinación de métodos *in vitro* y de inducción de mutaciones puede aportar valiosos resultados. Adicionalmente, estos protocolos son relativamente fáciles de usar, baratos y se convierten en métodos de gran aplicabilidad.

ENFERMEDADES QUE MÁS AFECTAN AL AGUACATERO

La producción de aguacate a nivel mundial es afectada por varias enfermedades las cuales pueden limitar económicamente la producción y reducir la calidad de los frutos (74). Entre las más comunes se encuentra el 'sunblotch viroid', que afecta frutos y hojas, muchas veces los árboles enfermos no muestran síntomas pero producen semillas que al utilizarse como patrones transmiten la enfermedad.

La antracnosis causada por *Colletotrichum gloeosporioides* afecta tallos, hojas, flores y frutos, es la enfermedad que más afecta durante la poscosecha (75,76); sin embargo, también se identificó a *C. acutatum* como agente causal de antracnosis en frutos, el cual fue aislado e identificado mediante morfología y análisis filogenético con el gen ITS (75). Otra enfermedad poscosecha es causada por *Lasiodiplodia theobromae* e identificado por morfología y secuenciación del gen ITS (77).

Otras especies de hongos también provocan afectaciones, por ejemplo, especies de *Botryosphaeria* (*Botryosphaeria parva*, *Botryosphaeria dothidea* y *Dothiorella aromatica* (= *F. luteum*) así como otras especies, incluso informadas por primera vez, que causan cáncer de ramas y marchitez en árboles de aguacate en California (78).

Algunos autores informan a *Neofusicoccum luteum* como un patógeno más agresivo que *Colletotrichum gloeosporioides* o *Phomopsis* sp. pero con la misma patogenicidad que *N. parvum* para causar marchitez de puntas en aguacate (78); se informó además a *N. parvum* causando el mismo daño en árboles en España (79) y México (80); mientras se informa a *Neofusicoccum australe* (*Botryosphaeria australis*) provocando la misma enfermedad en Chile (81).

La marchitez del laurel se ha observado afectando árboles de aguacatero (82), es causada por el nuevo patógeno vascular conocido como *Raffaelea lauricola*. Esta enfermedad estaba documentada en Lauraceae en la costa de Carolina del Sur, Georgia, y noroeste de Florida, desde el 2003 (83).

Entre otras enfermedades informadas están la marchitez por *Verticillium*, causada por el hongo del suelo *Verticillium dahliae* que afecta las hojas, también las enfermedades causadas por especies de *Erwinia* asociadas con la antracnosis y que afectan los frutos (84).

Entre las enfermedades bacterianas se informó de afectaciones por *Xylella fastidiosa*, causando moteado clorótico, quemadura marginal, deformación de hojas, defoliación, acortamiento de los entrenudos y marchitez de ramas (85). También se ha identificado a *Xanthomonas axonopodis* causando manchas pequeñas, negras y angulares en las hojas y se considera la enfermedad bacteriana más importante en hojas de aguacate (86).

Asimismo, se han detectado afectaciones por fitoplasma como el Stolbur causando enrollamiento foliar, clorosis venial foliar, seguido de un color rojizo anormal y un enanismo irregular (86). Mientras entre los viroides se identificó el viroide de la mancha de sol (Avocado Sunblotch Viroid, ASBVd) provocando en el fruto vetas amarillas y profundas, que se tornan necróticas o rojizas (87).

Sin embargo, la enfermedad que más daño provoca en el aguacatero es la pudrición causada por especies de *Phytophthora*. Varias especies de *Phytophthora* causan el cancro del tronco y las ramas *P. cinnamomi* Rands ha sido descrita como causa ocasional de canchros en Australia, Brasil, California, Camerún y Sudáfrica. *P. heveae* Thompson, causante de la raya negra del caucho en

Malasia, fue encontrada como la causa del cancro y del tronco sangrante en los árboles de aguacate de Guatemala (88) y *P. citricola* Sawada, cuyo daño se incrementa en las plantaciones de aguacate en California (89). También se ha detectado *Phytophthora palmivora* Butler (Butler) (8, 9) y *Phytophthora nicotianae* (90) causando pudrición de la raíz en aguacatero.

La identificación de los agentes causales de enfermedades cobra especial importancia en la actualidad, el cambio climático puede afectar la interacción de las comunidades de patógenos como las relaciones de mutualismo, competencia, predadores y la cadena alimenticia, mientras algunas especies se pueden adaptar más rápido que otras al cambio climático y modificar sus hábitos (90). Por ello, el empleo de herramientas basadas en marcadores moleculares permite realizar la identificación certera de muchas de las especies de patógenos mencionadas anteriormente, esto permite trazar estrategias adecuadas para el manejo y control de las enfermedades que afectan al aguacatero.

CONCLUSIONES

La combinación de la inducción de mutaciones y la selección en poblaciones de polinización abierta como vía de generar variabilidad, de conjunto con la aplicación de otros avances biotecnológicos como la selección in vitro y la aplicación de enfoques genómicos y proteómicos, a partir de la generación de la secuencia completa del genoma de este cultivo, sienta las bases para la implementación del mejoramiento asistido por marcadores en aguacatero.

El desarrollo alcanzado por los marcadores moleculares en la identificación rápida y certera de los patógenos que afectan este

cultivo permite trazar estrategias eficientes para el manejo y control de las enfermedades por ellos causadas en aguacatero.

AGRADECIMIENTOS

La Academia de Ciencias del Tercer Mundo (TWAS) apoyó la consolidación de este trabajo financiando una estancia posdoctoral en el Centro de Alimentación y Desarrollo (CIAD) de Delicias, estado de Chihuahua, México.

BIBLIOGRAFÍA

1. Agenda de innovación Guerrero. Aguacate. Fundación produce de Guerrero. [en línea]. 2012. pp. 169-186. Disponible en: <<http://fundacionproduceagro.org.mx/wp-content/uploads/2013/09/Agenda+2012-2015.pdf>>.
2. Fajardo, L. R.; Freire, M. S.; García, Y. R. y Argente, L. M. Formación de embriones somáticos en *Persea americana* Mill var. Catalina a partir de embriones cigóticos inmaduros. *Biología Vegetal*, 2005, vol. 5, no. 2, pp. 103-107. ISSN: 2074-8647.
3. FAOSTAT. [en línea]. [Consultado: 25/06/2013]. Disponible en: <<http://faostat.fao.org/site/340/default.aspx>>.
4. Wang, Y. L.; Fan, M. J. y Liaw, S. L. Cryopreservation of in vitro-grown shoot tips of papaya (*Carica papaya* L.) by vitrification. *Botanical Bulletin of the Academia Sinica*, 2005, vol. 46, pp. 29-34. ISSN: 0006-8063.
5. Tyagi, R. K.; Agrawal, A.; Mahalakshmi, C.; Hussain, Z. y Tyagi, H. Low-cost media for in vitro conservation of turmeric (*Curcuma longa* L.) and genetic stability assessment using RAPD markers. *In Vitro Cellular and Developmental Biology Plant*, 2007, vol. 43, pp. 51-58. ISSN: 1054-5476.
6. Borokini, T. I. The state of *ex-situ* conservation in Nigeria. *International Journal of Conservation Science*, 2013, vol. 4, no. 2, pp. 197-212. ISSN: 2067-8223.

7. Sánchez-Chiang, N. y Jiménez, V. M. Técnicas de conservación in vitro para el establecimiento de bancos de germoplasma en cultivos tropicales. Revisión Bibliográfica. *Agronomía Mesoamericana*, 2010, vol. 21, no. 1, pp. 193-205. ISSN: 1659-1321.
8. Teliz-Ortíz, D.; Mora-Aguilera, G. y Morales-García, L. Importancia histórica y socioeconómica del aguacate. En: El aguacate y su manejo integrado. Téliz-Ortíz, D. (coord.). Mundi Prensa. México, 2000.
9. Machado, M. C.; Collazo, M.; Renaud, M. A.; López, M. O.; Coto, O.; Zamora, V. y Cabrera, R. I.; Boland, G. J. First report of *Phytophthora palmivora* Butler causing root rot on avocado (*Persea americana* Mill.) in Cuba. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 2012, vol. 34, no. 2, pp. 323-348. ISSN: 1918-1833.
10. Monografía de cultivos. Aguacate. Subsecretaría de Fomento de Agronegocios, 2011, pp. 1-10.
11. Lavi, U.; Lahav, E.; Degani, C.; Gazit, S. y Hillel, J. Genetic variance components and heritabilities of several avocado traits. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1993, vol. 118, pp. 400-404. ISSN: 2327-9788.
12. Pliego-Alfaro, F. y Bergh, B. O. Avocado. En: Biotechnology of Perennial Fruit Crops. Hammerschlag, F. A. and Litz, R. E. (eds), C.A.B., International, Wallingford, UK, 1992, pp. 323-333.
13. Garbanzo, M. S. Manual de aguacate. Buenas prácticas de cultivo variedad Hass. Ministerio de agricultura y ganadería. 2 ed. San José, C. R. 2010, 19 pp.
14. Lavi, U.; Sa'ada, D.; Ragev, I. y Lahav, E. Avocado genetics and breeding-present and future. *World Avocado Congr VA*, 2003, vol. 42, pp.134-135.
15. Ben-Ya'acov, A.; Solis-Molin, A. y Bufler, G. The mountain avocado of Costa Rica *Persea americana* var. costarricense, a new subspecies. En: Proceeding of the 5th world avocado congress. Granada, 2003. pp. 19-24. Spain, pp. 27-33.
16. Galindo-Tovar, M. E.; Ogata-Aguilar, N. y Arzate-Fernández, A. M. Some aspects of avocado (*Persea americana* Mill.) diversity and domestication in Mesoamerica. *Genet Resour Crop Evol*, 2008, vol. 55, pp. 441-450. ISSN: 1573-5109.
17. Méndez, C. H. y Rodríguez, L. H. Manejo de plantaciones nuevas de aguacate. Información Técnica. Agro Cabildo, 2011, pp. 1-11.
18. Díaz, S. D. A. y Arango, C. B. Manual Técnico del Cultivo del Aguacate. Bogotá, Colombia: Aproare SAT - Instituto Colombiano Agropecuario ICA, 2010.
19. Rodríguez, A. N. y Sánchez, P. P. Especies de frutales cultivadas en Cuba en la Agricultura Urbana. 3ra Edición, La Habana 2005.
20. García, A. Cytogenetical studies in the genus *Persea* (Lauraceae). I. Karyology of seven species. *Can. J. Genet. Cytol*, 1975, vol. 17, pp. 173-180. ISSN: 0008-4093.
21. Smith, C. E. Archaeological evidence for selection in avocado. *Econ Bot.* 1966, vol. 20, pp. 169-175. ISSN: 0013-0001.
22. Storey, W. B.; Bergh, B. O. y Zentmyer, G. A. The origin, indigenous range and dissemination of the avocado. *Calif Avocado Soc Yearb*, 1986, vol. 70, pp. 127-133. ISSN: 0886-7690.
23. Ashworth, V. E. T. M. y Clegg, M. T. Microsatellite markers in avocado (*Persea americana* Mill.). Genealogical relationships among cultivated avocado genotypes. *Journal of Heredity*, 2003, vol. 94, pp. 404-415. ISSN: 0022-1503.
24. Davenport, T. L. Avocado flowering. *Hortic Rev.* 1986, vol. 8, pp. 257-289. ISSN: 1027-152X.
25. Galindo-Tovar, M. E.; Milagro-Pérez, P. A.; Alejandre-Rosas, J. A.; Leyva-Ovalle, O. R.; Landero-Torres, I.; Lee-Espinosa, H.; y Murguía-González, J. Relaciones genéticas del aguacate (*Persea americana* Mill.) en siete municipios del centro de Veracruz, caracterizadas con microsatélites. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 2011, vol. 13, pp. 339-346. ISSN: 1870-0462.
26. Galindo-Tovar, M. E.; Ogata-Aguilar, N.; Arzate-Fernández, A. M. Some aspects of avocado (*Persea americana* Mill.) diversity and domestication in Mesoamerica. *Genet Resour Crop Evol.* 2007, doi: 10.1007/s10722-007-9250-5.
27. Chen, H.; Morrell, P. L.; Ashworth, V. E.; De La Cruz, M. y Clegg, M. T. Tracing the Geographic Origins of Major Avocado Cultivars. *Journal of Heredity*, 2009, vol. 100, no. 1, pp. 56-65. ISSN: 0022-1503.
28. Belén, M. P. El aguacate y sus diferentes aplicaciones en 25 recetas. Universidad de Cuenca, Ecuador, 2010, pp. 19-26.
29. Santillán, M. E.; Meza, M. G.; Navarro, R. I.; Gómez, H. P. y Rodríguez, E. S. Fabricación de productos cosméticos y de consumo humano a base de bagazo de aguacate (*Persea americana*). Avances en la investigación científica en el CUCBA. XIX Jornada Nacional de la Investigación Científica, 2008. ISBN: 978-607-00-2083-4.
30. Viikari, J.; Niinikoski, H.; Raitakari, O. y Simell, O. The initiatives and outcomes for cardiovascular risks that can be achieved through pediatric counselling. *Curr Opin in Lipidol*, 2009, vol. 20, no. 1, pp. 17-23. ISSN: 1473-6535.
31. López-López, L.; Barrientos-Priego, A. F. y Ben-Ya'acov, A. D. Variabilidad genética de los bancos de germoplasma de aguacate preservados en el estado de México. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 1999, vol. 5, pp. 19-23. ISSN: 2007-4034.
32. Graur, D. y Wen-Hsiung, R. I. Fundamentals of Molecular Evolution. Sinauer Associates Inc. USA, 2000, 481 pp.
33. Castilla, Y. V. Conservación de recursos fitogenéticos de café (*Coffea* spp.) por métodos biotecnológicos: una alternativa para su preservación. *Cultivos Tropicales*, 2012, vol. 33, no. 4, pp. 29-39. ISSN: 1819-4087.
34. Barrientos-Priego, A.; Reyes-Alemán, J. C. y Aguilar-Melchor, J. J. Manual Gráfico para la Descripción Varietal de Aguacate. Red Aguacate, Sinarefi, Snics-Sagarpa, 2010, 176 pp.

35. Acosta, S. C. Plantas vasculares raras, amenazadas, o en peligro de extinción del estado de Oaxaca, un panorama preliminar. *Polibotánica*, 2002, no. 13, pp. 47-82. ISSN: 1405-2768.
36. Barrientos Priego, A. F.; Borys, M. W.; Escamilla-Prado, E.; Ben-Ya'acov, A. D.; De La Cruz-Torres, E. y López-López, L. Study of the avocado germplasm resources, 1988-1990. IV. Findings in the Mexican Gulf region. Proc. of Second World Avocado Congress, 1992, pp. 551-558.
37. Engelman, F. y Dulloo, E. M. Introduction. En: Engelman, F.; Dulloo, M. E.; Astorga, C.; Dussert, S. y Anthony, F. Conserving coffee genetic resources. Roma: Biodiversity International, 2007, pp. 1-11.
38. Figueroa-Rangel, B. L. y Olvera-Vargas, M. Regeneration patterns in relation to canopy species composition and site variables in mixed oak forests in the Sierra de Manatlán Biosphere Reserve, Mexico. *Ecological Research*, 2000, vol. 15, pp. 249-261. ISSN: 0912-3814.
39. Lorea-Hernández, F. G. La familia Lauraceae en el sur de México: diversidad, distribución y estado de conservación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 2002, vol. 71, pp. 59-70.
40. Karp, A.; Kresovich, S.; Bhat, K. V.; Ayad, W. G. y Hodgkin, T. Molecular Tools in Plant Genetic Resources Conservation: a Guide to the Technologies. IPGRI Technical Bulletin No. 2. 47 pp. *Molecular Ecology Notes* 1, 1997, pp. 205-208.
41. Aguilar-Gallegos, N.; Barrientos-Priego, A.; Núñez-Colin, C. y Nieto-Ángel, R. Distribution and potential areas for collecting of *Persea americana* Mill. Germplasm in Mexico. En: Proceeding of 6th world avocado congress: 2007, 12-16 November: Viña del Mar. Sect Varieties (Abstract).
42. Reyes, J. C. A.; de la Cruz, M. E. B.; Barrientos, A. P.; Aguilar, J. J. M. y Bernal, B. V. Conservación ex situ de Ejemplares del Género *Persea* Correspondientes a 12 Especies y 4 Genotipos Afines. Proceedings VII World Avocado Congress 2011 (Actas VII Congreso Mundial del Aguacate 2011). Cairns, Australia, pp. 5-9.
43. Alcaraz, M. L. y Hormaza, J. I. Molecular characterization and genetic diversity in an avocado collection of cultivars and local Spanish genotypes using SSR. *Hereditas*, 2008, vol. 144, pp. 244-253. ISSN: 0018-0661.
44. Rodríguez, N. N.; Fuentes, V. R.; Velásquez, J. B.; González, G. L.; Sourd, D. G.; Rodríguez, J. A. y Ramirez, I. M. Catálogo de cultivares de aguacatero en Cuba. Instituto de Investigaciones en Fruticultura Tropical (IIFT), 2010, ISBN: 978959296022-0.
45. Vidales-Fernández, I.; Larios-Guzmán, A.; Tapia Vargas, L. M.; Guillén-Andrade, H. y Villaseñor-Ramírez, F. Criopreservación de germoplasma de aguacate. VII World Avocado Congress 2011 (Actas VII Congreso Mundial del Aguacate 2011). Cairns, Australia, pp. 5-9.
46. García-Águila, L.; de Feria, M. y Acosta, K. Aspectos básicos de la conservación *in vitro* de germoplasma vegetal. *Biotecnología Vegetal*, 2007, vol. 7, no. 2, pp. 67-79. ISSN: 2074-8647.
47. Ángel, P. M. E. Influencia de medios mínimos, inhibidores del crecimiento y temperatura en la conservación *in vitro* del germoplasma de aguacate (*Persea americana* Mill. var. *drymifolia*). Universidad de Colima. Tesis de Doctorado en Ciencias del área ciencias agrícolas y forestales. 2003, 123 pp.
48. Vargas, V. M. Efecto fisiológico de brasinoesteroides y crioprotectores sobre yemas axilares de aguacate criollo producidas *in vitro*. Tesis de Doctor en Ciencias. Universidad Autónoma de Nayarit. 2008, 157 pp.
49. Murashige, T. y Skoog, F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures. *Physiol. Plant*, 1962, vol. 15, pp. 473-497.
50. Panis, B. Crioconservación de germoplasma de *Musa*. 2a edición. Guías técnicas No. 9. Bioversity International, Montpellier, Francia. 2009.
51. Vidales-Fernández, I.; Rodríguez-Jiménez, J.; Salgado-Garciglia, R.; López-Gómez, R. y Angel-Palomares, E.; Guillén-Andrade, H. Deshidratación y soluciones crioprotectoras de aguacate criollo (*Persea americana* Mill. var. *drymifolia*) producidas *in vitro*. Resumen en la memoria del VI Congreso Mundial de la Palta, celebrado en Viña del Mar, 2007. Chile. 59 pp.
52. Vargas, V. M. Efecto fisiológico de brasinoesteroides y crioprotectores sobre yemas axilares de aguacate criollo producidas *in vitro*. Avances de investigación. Universidad Autónoma de Nayarit, 2006. ISBN: 978-607-7868-53-8.
53. Rincón-Hernández, C. A.; Sánchez-Pérez, J. de la L. y Espinosa-García, F. J. Caracterización química foliar de los árboles de aguacate criollo (*Persea americana* var. *drymifolia*) en los bancos de germoplasma de Michoacán, México. *Rev. Mex. Biodiversidad*, 2011, vol. 82, no. 2, pp. 395-412. ISSN: 1870-3453.
54. Ashworth, E. T.; Cheng, H. y Cleg, M. T. *Persea*. En: Genomic and Breeding Resources. Tropical and Subtropical Fruits. Chapter 8. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. 2011. DOI:10.1007/978-3-642-20447-0_8.55.
55. Lahav, E. y Lavi, U. Genetic and Breeding. En: The Avocado. Botany, production and uses. 2nd Edition. Edited by Schaffer, B.; Nigel Wolstenholme, B. and Anthony, W. Wiley. CABI. ISBN: 978 1 84593 701 0.
56. González, C.; Román, M. I.; Xiquez, X.; Dueñas, J.; Jiménez, R. y Rodríguez, N. N. Caracterización genética-bioquímica de 20 cultivares de aguacate (*Persea americana* Mill.) en Cuba. *Revista Biología*, 2002, vol. 6, pp. 49-55. ISSN: 2215-2075.

57. Furnier, G. R.; Cummings, M. P. y Clegg M. T. Evolution of the avocados as revealed by DNA restriction fragment variation. *Journal of Heredity*, 1990, vol. 81, pp. 183-188. ISSN: 0022-1503.
58. Davis, J.; Henderson, D.; Kobayashi, M. y Clegg, M. T. Genealogical relationships among cultivated avocado as revealed through RFLP analysis. *Journal of Heredity*, 1998, vol. 89, pp. 319-323. ISSN: 0022-1503.
59. Mhameed, S.; Sharon, D.; Kaufman, D.; Lahav, E.; Hillel, J.; Degani, C. y Lavi, U. Genetic relationship within avocado (*Persea americana* Mill.) cultivars and between *Persea* species. *Theor Appl Genet*, 1997, vol. 94, pp. 279-286. ISSN: 1432-2242.
60. Lavi, U.; Akkaya, M.; Bhagwat, A.; Lahav, E. y Cregan, P. B. Methodology of generation and characteristics of single sequence repeat DNA markers in avocado (*Persea americana* Mill.). *Euphytica*, 1994, vol. 80, pp. 171-177. ISSN: 0014-2336.
61. Ashworth, V. E. T. M.; Kobayashi, M. C.; De La Cruz, M.; Clegg, M. T. Microsatellite markers in avocado (*Persea americana* Mill.) development of dinucleotide and trinucleotide markers. *Scientia Horticulturae*, 2004, vol. 101, pp. 255-267. ISSN: 0304-4238.
62. Ramírez, I. M.; Fuentes, J. L.; Rodríguez, N. N.; Coto, O.; Cueto, J.; Becker, D. y Rhode, W. Diversity analysis of Cuban avocado varieties based on agromorphological traits and DNA polymorphisms. *Journal of Genet and Breeding*, 2005, vol. 59, pp. 241-252. ISSN: 1805-9325.
63. Gutiérrez-Díez, A.; Martínez-de la Cerda, J.; García Zambrano, E. A.; Iracheta-Donjuan, L.; Ocampo-Morales, J. D. y Cerda-Hurtado, I. M. Estudio de la diversidad genética del aguacate nativo en Nuevo León, México. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 2009, vol. 32, pp. 9-18. ISSN: 0187-7380.
64. Cuiris-Pérez, H.; Guillén-Andrade, H.; Pedraza-Santos, M. E.; López-Medina, J. y Vidales-Fernández, I. Genetic variability within Mexican race avocado (*Persea americana* Mill.) Germplasm collection determined by ISSRs. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 2009, vol. 15, pp. 169-175. ISSN: 2007-4034.
65. Gross-German, E. y Viruel, M. A. Molecular characterization of avocado germplasm with a new set of SSR and EST-SSR markers: genetic diversity, population structure, and identification of race-specific markers in a group of cultivated genotypes. *Tree Genetics and Genomes*, 2013, vol. 9, pp. 539-555. ISSN: 1614-2942.
66. Rodríguez, N. N.; Fuentes, J. L.; Coto, O.; Fuentes, V. R.; Ramírez, I. M.; Becker, D.; Rodríguez, I.; González, C.; Xiqués, X.; Román, M. I.; Velázquez, B. y Rhode, W. Agromorphologic traits, isoenzyme and DNA markers for estimating the polymorphism levels, discriminating capacity and informativeness in avocado. *Revista CENIC Ciencias Biológicas*, 2009, vol. 40, no. 1, pp. 63-74. ISSN: 0253-5688.
67. Chanderali, A. S.; Albert, V. A.; Ashworth, V. E.; Litz, R. E.; Soltis, D. E. y Soltis, P. S. *Persea americana* (avocado): bringing ancient flowers to fruit in the genomics era. *Bioessays*, 2008, vol. 30, no. 4, pp. 386-396. ISSN: 0265-9247.
68. Ibarra-Laclette, E.; Chamala, S.; Barbazuk, B.; Pérez-Torres, C-A.; Méndez-Bravo, A.; Hernández, G.; Albert, V. A. y Herrera, E. Avocado Genome Sequencing Project. Plant and Animal Genome XXI: 2013, January 12-16, San Diego, CA, USA.
69. Maluszynski, K. N.; Zanten, L. V. y Ahlowalia, B. S. Officially released mutant varieties. The FAO/IAEA Databse. *Mut. Breed. Rev.*, 2000, vol. 12, pp. 1-12. ISSN: 0212-5730.
70. De la Cruz, E.; Hernández, M.; Rubí, M. y Saavedra, C. Radiosensitivity study on 'Hass' avocado for breeding purposes. Proceeding of Salvador Sánchez Colín foundation meeting, CICTAMEX, S. C, Coatepec Harinas, México, 1993, pp. 121-128.
71. Fuentes, J. L.; Rodríguez, N. N.; Santiago, L.; Valdés, Y.; Ramírez, I. M.; Verhe, M.; Guerra, M.; Altanez, S.; Prieto, E. F.; Velázquez, B.; Rodríguez, J. A.; Fuentes, V. R.; Coto, O.; Cueto, J. y Becker, D.; Rhode, W. Advances in avocado mutation breeding programs in Cuba. 2005, IAEA Report, Research contract No.116711/RO-R1.
72. Bernstein, N.; Meiri, A. y Zilberstaine, M. Root growth of avocado is more sensitive to salinity than shoot growth. *J. Amer. Soc. Hort. Science*, 2004, vol. 129, no. 2, pp. 188-192. ISSN: 2327-9788.
73. Mickelbart, M. V.; Melser, S. y Arpaia, M. L. Salinity-Induced Changes in Ion Concentrations of 'Hass' Avocado Trees on Three Rootstocks. *Journal of Plant Nutrition*, 2007, vol. 30, pp. 105-122. ISSN: 0190-4167.
74. Pérez-Jiménez, R. M. Significant Avocado Diseases Caused by Fungi and Oomycetes. *Eur. J. Plant Sci. Biotech.* 2008, pp. 1-24, ISSN: 1752-3842.
75. Avila-Quezada, G.; Silva-Rojas, H. V. y Teliz-Ortiz, D. First Report of the Anamorph of *Glomerella acutata* Causing Anthracnose on Avocado Fruits in Mexico. *Plant Disease*, 2007, vol. 91, pp. 1200. ISSN: 0191-2917.
76. Garibaldi, A.; Bertetti, D.; Amatulli, M. T.; Cardinale, J. y Gullino, M. L. First Report of Postharvest Fruit Rot in Avocado (*Persea americana*) Caused by *Lasiodiplodia theobromae* in Italy. *Plant Disease*, 2012, vol. 96, 460 pp. ISSN: 0191-2917.
77. McDonald, V. y Eskalen A. Botryosphaeriaceae species associated with avocado branch canker in California. *Plant Disease*, 2011, vol. 95, pp.1465-1473. ISSN: 0191-2917.
78. Twizeyimana, M.; Forster, H.; McDonald, V.; Wang, D. H.; Adaskaveg, J. y Eskalen, A. Identification and Pathogenicity of Fungal Pathogens Associated with Stem-End Rot of Avocado in California. *Plant Disease*. 2013, vol. 97. ISSN: 0191-2917. Disponible en: <<http://dx.doi.org/10.1094/PDIS-03-13-0230-RE>>.

79. Zea-Bonilla, T.; González-Sánchez, M. A.; Martín-Sánchez, P. M. y Pérez-Jiménez, R. M. Avocado Dieback Caused by *Neofusicoccum parvum* in the Andalucía Region, Spain. *Plant Disease*, 2007, vol. 91, 1052 pp. ISSN: 0191-2917.
80. Molina-Gayosso, E.; Silva-Rojas, H.V.; García-Morales, S. y Avila-Quezada, G. First Report of Black Spots on Avocado Fruit Caused by *Neofusicoccum parvum* in Mexico. *Plant Disease*, 2012, vol. 96, 287 pp. ISSN: 0191-2917.
81. Auger, J.; Palma, F.; Pérez, I. y Esterio, M. First Report of *Neofusicoccum australe* (*Botryosphaeria australis*), as a Branch Dieback Pathogen of Avocado Trees in Chile. *Plant Disease*, 2013, vol. 97, 842 pp. ISSN: 0191-2917.
82. Mayfield, A. E.; Smith, J. A.; Hughes, M. y Dreaden, T. J. First Report of Laurel Wilt Disease Caused by a *Raffaelea* sp. on Avocado in Florida. *Plant Disease*, 2008, vol. 92, 976 pp. ISSN: 0191-2917.
83. Fraedrich, S. W.; Harrington, T. C.; Rabaglia, R. J.; Ulyshen, M. D.; Mayfield, A. E.; Hanula, J. L.; Eickwort, J. M. y Miller, D. R. A Fungal Symbiont of the Redbay Ambrosia Beetle Causes a Lethal Wilt in Redbay and Other Lauraceae in the Southeastern United States. *Plant Disease*, 2008, vol. 92, pp. 215-224. ISSN: 0191-2917.
84. Montero-Astúa, M.; Saborío-R, G.; Chacón-Díaz, C.; Garita, L.; Villalobos, W.; Moreira, L.; Hartung, J. S. y Rivera, C. First Report of *Xylella fastidiosa* in Avocado in Costa Rica. *Plant Disease*, 2008, vol. 92, 175 pp. ISSN: 0191-2917.
85. Pruvost, O.; Robène-Soustrade, I.; Ah-You, N.; Jouen, E.; Boyer, C.; Wuster, G.; Hostachy, B.; Napoles, C. y Dogley, W. First Report in the Seychelles of *Xanthomonas axonopodis* Genetic Cluster 9.2 Causing Bacterial Leaf Spot of Avocado. *Plant Disease*, 2009, vol. 93, 672 pp. ISSN: 0191-2917.
86. Laviña, A.; Batlle, A.; García Faraco, J. y López Herrera, C. J. First Report of Stolbur Phytoplasma in Avocado in Spain. *Plant Disease*, 2002, vol. 86, 692 pp. ISSN: 0191-2917.
87. Zentmyer, G. A. *Phytophthora cinnamomi* and the disease it causes. Monogr. No. 10. *American Phytopathological Society, St. Paul, Minn.* 1980, 392 pp. ISSN: 0191-2917.
88. Pegg, K. G.; Coates, L. M.; Korsten, L. y Harding, R. M. Foliar, Fruit and Soilborne Diseases. The Avocado. Botany, Production and Uses. En: Whyte, A. W., Schaffer, B. y Wolstenholme, B. N. (Eds.), 2002. CABI publishing, 416 pp.
89. Zamora, V. y Casín, J. C. Caracterización de dos cepas de *Phytophthora* aisladas de aguacatero. Resultados de Investigación RI-72. Acta #6. Consejo Científico IIFT. 1989.
90. Garret, K. A.; Forbes, G. A.; Savary, S.; Skelsey, P.; Sparks, A. H.; Valdivia, C.; van Bruggen, A. H. C.; Willcoquet, L.; Djurle, A.; Duveiller, E.; Eckersten, H.; Pande, S.; Vera Cruz, C. y Yuen, J. Complexity in climate-change impacts: an analytical framework for effects mediated by plant disease. *Plant Pathology*, 2011, vol. 60, pp. 15-30. ISSN: 0032-0862.

Recibido: 2 de septiembre de 2013

Aceptado: 21 de enero de 2014

¿Cómo citar?

Pérez Álvarez, Sandra; Ávila Quezada, Graciela y Coto Arbelo, Orlando. El aguacatero (*Persea americana* Mill). [en línea]. *Cultivos Tropicales*, 2015, vol. 36, no. 2, pp. 111-123. ISSN 1819-4087. [Consultado: ____]. Disponible en: <----->.