

ORIGEN Y DOMESTICACIÓN DEL AGUACATE (*Persea americana* Mill.) EN MESOAMÉRICA

Ma. Elena Galindo Tovar¹
Amaury M. Arzate Fernández²
Nisao Ogata Aguilar³
Joaquín Murguía González¹
Hilda E. Lee Espinosa¹
Ivonne Landero Torres¹

RESUMEN

El aguacate es un importante árbol tropical desarrollado en el Neotrópico desde tiempos antiguos; por lo que representa un modelo interesante para estudiar procesos de domesticación en árboles tropicales y desarrollar estrategias de manejo y conservación de germoplasma en bosques. Con la finalidad de contribuir y ampliar el conocimiento sobre el centro de origen y domesticación de esta especie, se investigaron sus patrones de variación y distribución, integrando datos arqueológicos, histórico-etnobotánicos y moleculares. Con esta información se reconstruyó la historia del aguacate, el uso, manejo y la selección de germoplasma que a través del tiempo han realizado algunos grupos culturales, así como su distribución geográfica. Utilizando iniciadores para microsatélites se exploraron las relaciones genéticas entre dos localidades de gran diversidad genética del aguacate (centro de Veracruz en México y La Antigua en Guatemala). Datos paleoecológicos y la presencia de fósiles de aguacates antiguos, de hace 50 a 10 millones de años en California, sugieren que los primeros aguacates se originaron en esta zona y no en el área de Chiapas-Guatemala-Honduras, como ha sido propuesto. Durante las glaciaciones, estos aguacates migraron hacia el sur y se establecieron en Mesoamérica, donde fueron domesticados por diferentes culturas, con diferentes propósitos y en diferentes condiciones ambientales, originando las tres razas hortícolas: la Mexicana en el centro de México, la Antillana en las tierras bajas Mayas y la Guatemalteca en las partes altas de Chiapas y Guatemala. La presencia de diferentes haplotipos en La Antigua (Guatemala) y centro del estado de Veracruz (México) indica dos domesticaciones diferentes que deben haber originado los tipos Guatemalteco y Mexicano del aguacate respectivamente y la presencia de haplotipos iguales en ambas localidades, indica su cercana relación genética; probablemente debido a los altos grados de migración de la especie y al transporte de semillas por humanos y animales.

Palabras clave: Diversidad genética, dispersión, relación genética, historia del aguacate

INTRODUCCIÓN

Uno de los temas más importantes para el manejo y aprovechamiento de los bosques tropicales del planeta es el estudio de los procesos de domesticación de árboles en el Neotrópico. Los árboles representan el grupo funcional más importante de los bosques y su domesticación, la transformación de un bosque natural en un bosque en el que se ha modificado su estructura y composición para reunir propósitos específicos (Weirsum, 1997). Debido a que el Neotrópico alberga la mayor diversidad biológica del mundo, enfocarse a la domesticación de árboles, puede ser clave para entender los procesos de especiación y patrones de diversificación evolutiva en ecosistemas tropicales.

Dentro del Neotrópico, Mesoamérica es un área de gran diversidad biológica en la que habitó una población más numerosa y densa que la de otros lugares de América. Ésto propició desde épocas muy antiguas el intercambio comercial y cultural entre las diferentes zonas de esta área. Aunque cada una de las más de 200 civilizaciones mesoamericanas tuvo sus rasgos propios; el comercio, las migraciones y las expediciones militares difundieron la influencia de los pueblos más avanzados, dando como resultado que estas culturas hayan compartido creencias religiosas, arte, arquitectura, ciencia y tecnología por miles de años (Wolf, 1967; Toledo *et al.*, 2001). Uno de los rasgos más importantes de esta área ha sido la relación de las culturas con su ambiente, en especial la domesticación de especies vegetales, que las culturas pre-hispánicas realizaron a través de sofisticados métodos para el manejo de bosques tropicales (Gómez-Pompa y Kaus, 1999). Entre las especies de árboles manejadas exitosamente desde épocas pre-hispánicas destacan: *Theobroma cacao* L., *Brosimum alicastrum* Sw., *Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore & Stearn, *Annona muricata* L. y *Persea americana* Mill. Estas especies, aunque han sido domesticadas como parte integral del bosque, poco se conoce en relación con los mecanismos de selección y manejo utilizados. Entre ellas, un modelo de domesticación que

especialmente llama la atención es el del aguacate (*P. americana*). Esta especie, al igual que otros árboles de Mesoamérica, ha sido cultivada desde tiempos muy antiguos y su transformación ha sido tan drástica que sus ancestros han sido difíciles de determinar (Williams, 1976).

El aguacate pertenece a la familia Lauraceae, una familia que se caracteriza por su gran variabilidad morfológica y que incluye 92 géneros y entre 2840 y 3340 especies distribuidas en todas las regiones tropicales y subtropicales del mundo (Renner, 2004; Chanderbali *et al.*, 2001).

Al igual que la mayoría de las especies de la familia Lauraceae, el aguacate es muy variable, presenta gran plasticidad y taxonómicamente es heterogéneo. Para el aguacate, se han considerado tres razas hortícolas o variedades: la Mexicana (*P. americana* var. *drymifolia* (Schlecht. et Cham Blake)), la Guatemalteca (*P. americana* var. *guatemalensis* L. Wms.) y la Antillana (*P. americana* Mill. var. *americana*) (Lavi *et al.*, 2003); sin embargo, Ya'acov *et al.* (2003) han descrito una cuarta variedad: la Costaricensis y por otro lado, van der Werff (2002) considera que las características que identifican a las variedades pueden ser atribuidas al proceso de cultivo y prefiere ignorar las variedades. Es evidente que no existe acuerdo sobre la taxonomía de *P. americana* por lo que es necesario un estudio crítico que permita resolver las relaciones intraespecíficas de esta especie.

Además, la variación de las tres variedades ha sido atribuida principalmente al aislamiento geográfico y como consecuencia a la escasez de intercambio genético, el cual aparentemente ocurrió recientemente (Ashworth y Clegg, 2003). Además, cada una de las variedades ha sido asociada con áreas de distribución que han cambiado dependiendo del autor (Kopp, 1966; Williams, 1976; Storey *et al.*, 1986); por lo que el origen y domesticación de estas variedades es aún oscuro, ya que no está claro cuales y cuantas especies silvestres son los progenitores del aguacate y los límites entre variedades son muy difusos.

Debido a ésto, la diversidad del aguacate debe ser analizada como el resultado de los procesos de su domesticación y desde una perspectiva multidisciplinaria que incluya los aspectos históricos, geográficos, etnobotánicos y moleculares. Este tipo de estudios, abre la oportunidad de abordar desde una perspectiva multidimensional aspectos como los patrones de variación de plantas cultivadas, en donde la interacción planta-hombre es parte fundamental del entendimiento de los patrones de domesticación de árboles tropicales. Por lo que el objetivo de este trabajo es explorar desde una perspectiva histórica-etnobotánica-molecular el origen y proceso de domesticación de *P. americana* Mill. y su importancia como modelo para entender los procesos de domesticación que se practican en Mesoamérica.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para analizar el origen del aguacate se integró información arqueológica, paleobotánica, paleoecológica y geológica. Para ello se consultaron bases de datos de la Universidad Autónoma del Estado de México, Universidad Veracruzana, Universidad de California-Riverside y del Instituto de Ecología Xalapa, se capturó la información en las bases de datos End Note y File Maker y se realizó su análisis.

Para explicar el proceso de domesticación del aguacate se realizó la reconstrucción histórico-etnobotánica del aguacate. Se utilizaron datos arqueológicos, fuentes paleográficas pre-hispánicas e históricas y se incluyeron datos moleculares. Los datos arqueológicos aportaron evidencia de la antigüedad del cultivo de este árbol y de su relación con el hombre; los datos históricos y de distribución geográfica proporcionaron información que explica la influencia de los humanos en la selección y distribución de la especie; la información etnobotánica, como el uso, manejo y selección de germoplasma que a través del tiempo han realizado algunos grupos culturales, proveyó evidencia robusta para la reconstrucción de patrones de domesticación y la relación de datos moleculares con estos eventos que explican la influencia de los humanos en la selección y distribución de la especie contribuyeron a ampliar de manera significativa el conocimiento sobre la domesticación de este árbol. La investigación arqueológica se realizó a través de la búsqueda bibliográfica, captura y análisis de datos. Para realizar la reconstrucción etnohistórica del aguacate se consultaron fuentes históricas pre-hispánicas y posteriores a la llegada de los españoles. Para comparar los patrones de distribución geográfica se desarrollaron tres mapas de distribución del aguacate: uno de tiempos pre-históricos, otro para el tiempo de la colonia y otro de la distribución actual.

Para los mapas de distribución en tiempos prehistóricos y de la colonia se utilizó el programa iMap usando datos arqueológicos y los proporcionados por algunos cronistas de La Nueva España, respectivamente. Para desarrollar el mapa de distribución actual se revisaron datos de ubicación geográfica del árbol del aguacate (latitud y longitud) en 1034 fichas de 12 herbarios y se ubicaron en un mapa utilizando el programa Arcview.

Las investigaciones etnobotánica y molecular se realizaron en dos localidades, que por sus características representan posibles centros de domesticación del aguacate: la parte central del estado de Veracruz y las partes altas de Guatemala en la zona de La Antigua y Lago de Atitlán.

Para la investigación molecular se tomaron muestras foliares de cuatro localidades de las partes altas de Guatemala (San Miguel Dueñas, Acatenango, Zaragoza y San Lucas Tolimán); cinco localidades del área del centro del estado de Veracruz en México (Maltrata, Aquila, Balasterra, Xalapa e Ixtaczoquitlán), y también se tomaron muestras en San Juan del Río, Qro, México (por ser otra área en la que se ha citado la presencia de aguacates); para el grupo externo se tomaron muestras de *Persea nubigena* Wms. en Mataquiscuintla, Guatemala. Además de las muestras foliares, se tomaron especímenes para herbario que se depositaron en el herbario del Instituto de Ecología.

La extracción de ADN se realizó utilizando la técnica del bromuro de hexadeciltrimetilamonio de acuerdo a Zhou, *et al.* (2006). Para la amplificación del ADN se probaron ocho pares de iniciadores para microsatélites reportados para *P. americana* y se escogieron los tres que presentaron mayor polimorfismo y bandas más claras. Se utilizó la técnica de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR), en un volumen de 10 μ L, los productos amplificados se separaron por electroforesis en agarosa tipo II al 1.5 %. Los datos se analizaron utilizando el programa POPGENE 1.31 (Yeh y Boyle, 1997); se realizó una prueba de neutralidad utilizando el protocolo de Ewens-Watterson (Manly, 1985), el flujo genético entre localidades se estimó de acuerdo a Slatkin y Barton (1989), para las distancias genéticas se utilizaron valores F_{st} , el dendrograma se basó en las distancias genéticas para grupos, según Nei.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Con respecto a el origen geográfico del aguacate, han sido multiples los centros de origen que se han propuesto; sin embargo estas propuestas se han basado en datos de distribución, diversidad actual de la especie y presencia de plantas posiblemente silvestres; pero no parecen haber tomado en consideración los datos histórico-geológicos que nos informan acerca de las respuestas ecológicas prehistóricas de esta antigua especie. Actualmente se asume que el centro de origen del aguacate se ubica en la zona de Chiapas-Guatemala-Honduras (Kopp, 1966; Storey *et al.*, 1986; Bergh, 1992) y según Scora y Bergh (1992), la especiación del género *Persea* ocurrió cuando se formó el istmo de Panamá, durante el Mioceno-Plioceno (23 a 2 millones de años). Sin embargo, datos arqueobotánicos e histórico-geológicos sugieren que es muy poco probable que el aguacate se originara en esta área. Pues de acuerdo a Graham (1998) durante el periodo en el que se formó el istmo de Panamá y emergieron las montañas, los bosques lluviosos tropicales no existían es el área de Chiapas-Guatemala-Honduras o estaban muy pobremente representados. También hay datos paleoecológicos que indican que los ambientes de tierras bajas neotropicales no fueron estables de Guatemala al Amazonas hasta finales del Pleistoceno (12,000 a 9,200 a.C.) (Piperno *et al.*, 2007).

Por otro lado, la información arqueológica indica que aguacates antiguos ya se encontraban en las planicies del área que hoy ocupa la Sierra Nevada en California, durante el terciario temprano (Schroeder, 1968) y que al final del terciario, éste era un lugar de gran diversidad vegetal, en el que los aguacates antiguos eran comunes (Millar, 1966). Desde esta perspectiva, es posible que los aguacates antiguos se originaran en la zona de la Sierra Nevada (Figura 1A), y no en la zona de Chiapas-Guatemala-Honduras. Al emerger las montañas, las condiciones climáticas cambiaron, y la zona adaptativa de los aguacates antiguos se restringió dando lugar a un proceso de evolución en el que se originó un nuevo tipo de aguacate, que probablemente represente al ancestro de los aguacates actuales y que cuando ocurrieron las glaciaciones durante el Pleistoceno (1.8-1.6 millones de años) migró hacia el sur ayudado por grandes mamíferos y aves que habitaban la zona en esa época (Bergh, 1992; Barlow, 2002); estableciéndose en el área central de México, donde las condiciones eran adecuadas para su desarrollo (Buckler, 1998). Evidencia de que los aguacates antiguos migraron de la Sierra Nevada hacia el sur es la similitud entre los fósiles de aguacate encontrados en California y los encontrados en el noroeste de México (Schroeder, 1968).

Cuando los primeros grupos humanos de recolectores-cazadores llegaron a Mesoamérica (18,000 a 10,000 a.C.); en la parte central de México el clima era adecuado para el desarrollo del aguacate (Buckler, 1998); por lo que probablemente estos grupos humanos colectaban el aguacate, entre otras plantas del bosque, y de esta manera a través de cuidar y proteger los mejores árboles, se inició su manejo *in situ* (Casas *et al.*, 2007) y con ello, de acuerdo a Pickersgill (2007) su domesticación. Los fósiles de semillas de aguacate encontrados en la cueva de Coaxcatlán, Puebla, (valle de Tehuacán) muestran que este fruto ya era consumido por los

pobladores del área, alrededor de 8,000 a.C. (Smith, 1966; 1969); lo que sugiere que los primeros grupos humanos que se establecieron cerca de los bosques y selvas colectaban el aguacate, probablemente de manera sistemática y selectiva, rotando las áreas de colecta, como ha sido documentado por Mac Neish (1964). Ésto, propició que estos grupos humanos empezaran a cuidar y seleccionar los árboles con mejores frutos, iniciándose, de manera no intencional y aún antes que otras plantas de ciclo corto, la domesticación del aguacate.

Cuando el clima se volvió seco y variable en esta zona (8,000 a 2,000 a.C.), fue necesario cultivar el aguacate, para conservar un árbol que seguramente ya era valorado (Buckler, 1998).

Debido a la antigua interacción del hombre con el árbol del aguacate es probable que las diferentes variedades de esta especie sean el resultado de diferentes domesticaciones a las que ha estado sujeto el aguacate por las culturas que han habitado su área de dispersión y a las diferentes condiciones ecológicas a las que ha estado expuesto.

El aguacate tipo Mexicano ha sido propuesto como el más antiguo, debido a que los fósiles de aguacates encontrados en Coaxcatlán parecen ser de este tipo (Smith, 1966). Además, este autor sugiere que estos aguacates fueron llevados desde la Sierra de Zongolica al valle de Tehuacán y que la progresión en tamaño de los fósiles de las semillas indica que desde entonces ya se seleccionaba el fruto. Por otro lado, datos moleculares indican que, de los diferentes tipos de aguacate, el Mexicano es el que presenta mayor variabilidad genética (Mhameed *et al.*, 1997; Schnell *et al.*, 2003). Es difícil determinar cuales fueron las primeras características seleccionadas; pues además de las características del fruto hay datos etnobotánicos obtenidos en los municipios de Zongolica, Ixhuatlancillo, Aquila y Maltrata, que indican que las hojas de aguacate con olor a anís (característica de este tipo de aguacate) han sido utilizadas desde tiempos antiguos como condimento en diversos alimentos.

Todos estos datos, el hecho de que en el área central de Veracruz, hasta la fecha el aguacate tipo Mexicano se distribuya de manera natural y sea cultivado de manera tradicional, indican que la domesticación del aguacate pudo haberse iniciado en el área central de Veracruz y que el aguacate tipo Mexicano es resultado de esta domesticación (Figura 1B).

Por otro lado, Colunga y Zizumbo (2004) han propuesto que aguacates ya domesticados fueron llevados a las tierras bajas Mayas (Yucatán y Belice) al menos 3,400 a.C., cuando los primeros grupos provenientes de otras áreas (centro de México o Chiapas) llegaron al lugar. Esto sugiere que en esta área el aguacate también fue domesticado y que esta domesticación fue iniciada por los primeros pobladores que arribaron al área y fue continuada por la cultura Maya, que ha sido reconocida como una de las principales domesticadoras del aguacate (Gama y Gómez, 1992). No es difícil suponer que el aguacate tipo Antillano que se caracteriza por su adaptación a condiciones tropicales y por su resistencia a la salinidad y clorosis, haya adquirido estas características al adaptarse al clima y suelos calcáreos, característicos de la Península de Yucatán y que el propósito de la domesticación se haya enfocado al tamaño del fruto (Figura 1C).

Debido a que se ha propuesto que el aguacate tipo Antillano se originó en la costa Pacífico de América Central (Storey *et al.*, 1986) y a que existen evidencias arqueológicas de su presencia en el norte de América del Sur desde 2,800 a.C. (Pozorski, 1979), surge la pregunta ¿Sí el aguacate tipo Antillano se originó en Yucatán y Belice, entonces como llegó a la costa Pacífico del norte de Sudamérica y a América Central? A este respecto, Pope *et al.* (2001) ha reportado contacto indirecto de los pobladores del área de Tabasco con los del Amazonas desde 4,600 a.C., lo que indica que el aguacate domesticado en Yucatán y Belice fue llevado vía marítima a Colombia, donde fue descrito por Fernández de Enciso ([1519] 1546) cuando los españoles llegaron a Colombia y de ahí fue llevado a Ecuador, donde fue descrito por Juan y Ulloa en 1735. Posteriormente la cultura Valdivia que habitó en las costas de Ecuador y viajaba en bote a Perú desde 2,200 a.C. y a América Central y Sur de México desde 1450 a.C. llevó el aguacate, entre otras plantas, a América Central (Wolters, 1999).

Otra área en la que la presencia de diversidad de aguacates y su cultivo aún en forma tradicional sugiere su domesticación, son las partes altas de Chiapas (México) y Guatemala, en las que habitó la cultura Maya. Seguramente los Mayas que habitaron esta zona, heredaron conocimientos de otras culturas como la Mokaya y con propósitos diferentes y clima diferente a las tierras bajas Mayas, domesticaron otro tipo de aguacate: el tipo Guatemalteco (Figura 1D). Sin embargo, con respecto al origen del aguacate del que se origina el tipo Guatemalteco, hay dos posibilidades. La primera de ellas es que los aguacates hayan sido llevados a Chiapas y Guatemala por otros grupos humanos, vía Oaxaca, desde la parte central del estado de Veracruz; ya que existen evidencias arqueológicas de la presencia de aguacates provenientes de Coaxcatlán, Puebla en los

valles centrales de Oaxaca (Smith, 1969). La otra posibilidad es que el aguacate creciera de manera natural desde tiempos antiguos en esta zona, como ha sido reportado por Fedick (1995).

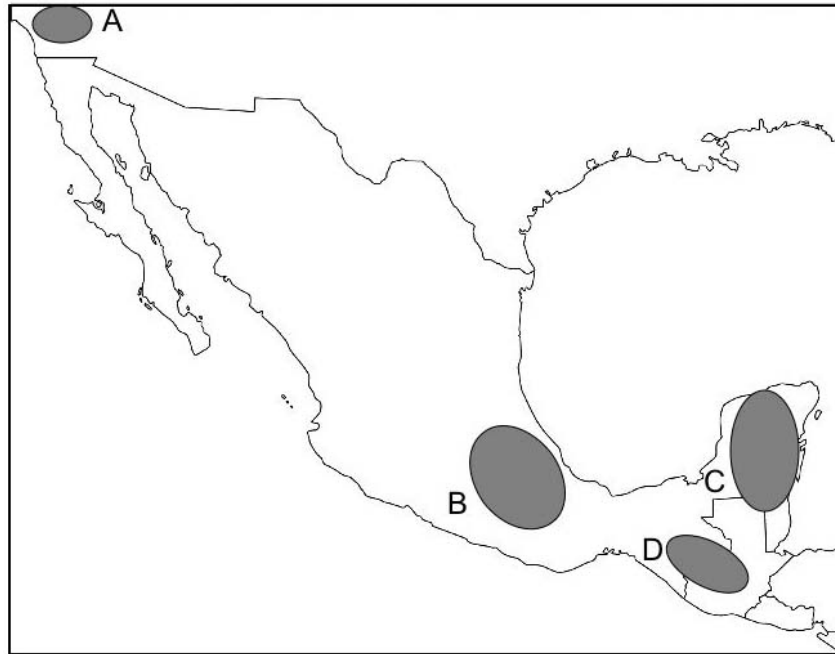


Figura 1. Origen del aguacate (*Persea americana* Mill.) y sus razas hortícolas. (A) Área de origen de los aguacates antiguos en el área de la Sierra Nevada en California. (B) Área de origen de la raza hortícola Mexicana. (C) Área de origen de la raza hortícola Antillana. (D) Área de origen de la raza hortícola Guatemalteca.

Es evidente que el proceso de domesticación del aguacate ha ocurrido varias veces a través de un proceso largo y complejo. Sin embargo, la información obtenida sugiere al menos cuatro fases:

Fase inicial, que ocurrió cuando los primeros pobladores de Mesoamérica empezaron a coleccionar los frutos de los árboles de aguacate que se encontraban en los bosques cercanos a los lugares en los que se asentaron. Después, seleccionaron los árboles con mejores frutos, los cuidaron y protegieron, iniciando así el proceso de domesticación *in situ*, a nivel de agro-ecosistema y probablemente induciendo los primeros cambios morfológicos en el árbol.

La segunda fase ocurrió cuando el clima cambió. Para entonces, los grupos humanos ya habían observado el proceso de germinación de las semillas (Mac Neish, 1964); así, debido a la variabilidad del clima, estos primeros grupos humanos empezaron a sembrar las semillas de los mejores frutos como una forma de conservar el aguacate cuando este fruto comenzó a escasear. De esta forma se inició la modificación no intencional del ambiente biofísico y se estrechó la interacción hombre-planta.

En la tercera fase, el cultivo y selección son intencionales, los árboles más valiosos son llevados a hábitats más favorables, se incrementa la adaptación del árbol para usos específicos y en algunos casos, como en la cultura Maya el árbol se incorpora a las creencias religiosas y culturales.

En la cuarta fase el aguacate se cultiva en condiciones establecidas que promueven su productividad. Se mejoran los factores que estimulan su crecimiento y producción y se obtienen árboles con características genéticas diferentes a sus ancestros silvestres.

Debido a que algunos autores reportan una cercana relación entre las razas hortícolas Mexicana y Guatemalteca del aguacate (Mhameed *et al.*, 1997) y a que la relación genética entre estos tipos de aguacate no ha sido explicada, se exploró la relación genética entre aguacates del Centro del estado de Veracruz y las partes altas de La Antigua y Lago de Atitlán en Guatemala, utilizando microsatélites como marcadores moleculares. Se observaron 25 haplotipos que se separaron en el análisis por distancia genética en dos grupos

principales (Figura 2). El grupo 1 está compuesto por dos subgrupos: el grupo a incluye dos localidades de Guatemala (Acatenango y San Miguel Dueñas) y el grupo b incluye a tres localidades de Veracruz (Maltrata-Aquila, Ixtaczoquitlán y Balastrea) y a San Juan del Río. El grupo 2 incluye al subgrupo c con dos localidades de Veracruz (Tlazolo y Xalapa) y una de Guatemala (Zaragoza), separada de este subgrupo se encuentra la localidad de San Lucas Tolimán (Guatemala). Este mosaico sugiere diferentes historias evolutivas fuertemente ligadas a los procesos de selección y migración que han moldeado la estructura geográfica del aguacate y su diversidad.

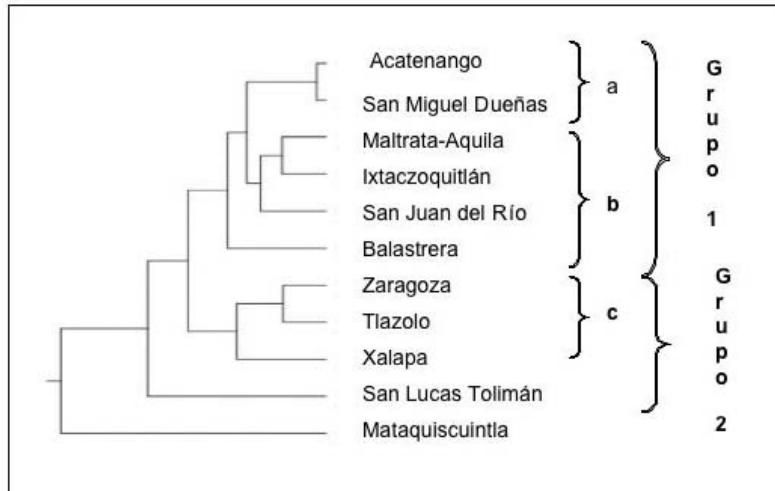


Figura 2. Dendrograma que muestra las relaciones entre 10 localidades de *Persea americana* Mill. y una población de *P. nubigena* Wms. como grupo externo.

Las frecuencias de los genotipos que distinguieron a las localidades de México y Guatemala son muy bajas y no permiten distinguir claramente a estas localidades; sin embargo, la presencia de loci diferentes en las dos regiones y las diferentes frecuencias de los loci compartidos sugieren diferentes domesticaciones. Además, la presencia de los mismos haplotipos en las localidades de México y Guatemala indica el alto grado de migración entre las dos localidades y su hibridación, debido principalmente a que desde tiempos antiguos el aguacate ha sido intercambiado y dispersado por las diferentes culturas que han habitado su área de dispersión; lo que se refleja, de acuerdo a los datos de ubicación obtenidos en las fichas de herbario, en la amplia distribución reticulada de la especie.

CONCLUSIONES

El análisis de datos geológicos, paleoecológicos e históricos indican que los aguacates antiguos de los que se originó el aguacate actual tuvieron su centro de origen en el área de la Sierra Nevada, cuando emergieron las montañas (8 a 5 millones de años).

La integración de datos arqueológicos y etnohistóricos permitió desarrollar un modelo de domesticación para el aguacate, que puede ser aplicado a otros árboles tropicales mesoamericanos. Además, estos datos indican que la domesticación del aguacate se inició aún antes de que se iniciara la domesticación de las plantas anuales.

Datos paleoecológicos, arqueológicos y etnohistóricos sugieren que la variedad Mexicana se originó en el área central de Veracruz, la variedad Antillana en las tierras bajas Mayas de Yucatán y Belice y la Guatemalteca y en las tierras altas de Guatemala.

La integración de datos etnobotánicos y moleculares mostraron ser útiles en el estudio del proceso de domesticación del aguacate; por lo que pueden ser usados para entender los procesos de domesticación que se han usado en Mesoamérica, especialmente para árboles tropicales.

Datos moleculares indican una cercana relación genética entre las localidades del centro de Veracruz y zona altas de Guatemala, debido principalmente a la migración y flujo genético; lo que ha resultado en un proceso de hibridación.

La presencia de diferentes haplotipos en las localidades del centro de Veracruz y zona altas de Guatemala sugieren diferentes domesticaciones para esta especie.

LITERATURA CITADA

Ashworth, V. E. T. M. y M. T. Clegg. 2003. Microsatellite markers in Avocado (*Persea americana* Mill.): Genealogical relationships among cultivated Avocado genotypes. *Journal of Heredity*. 94: 407-415.

Bergh, B. O. 1992. The origin, nature and genetic improvement of avocado. *California Avocado Society Yearbook*. 76: 61-75.

Buckler IV, E. S., D. M. Pearsall y T. P. Holtsford. 1998. Climate, plant ecology, and Central Mexican archaic subsistence. *Current Anthropology*. 39: 152-164.

Casas, A., A. Otero-Arnaiz, E. Pérez-Negrón y A. Valiente-Banuet. 2007. *In situ* management and domestication of plants in Mesoamerica. *Annals of Botany*. 100: 1101-1115.

Chanderbali, A. S., H. van der Werff y S. S. Renner. 2001. Phylogeny and historical biogeography of Lauraceae: evidence from chloroplast and nuclear genomes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 88: 104-134.

Colunga-García Marín, P. y D. Zizumbo-Villareal. 2004. Domestication of plants in Maya lowlands. *Economic Botany*. 58 (Supplement): S101-S110.

Fedick, S. L. 1995. Indigenous agriculture in the Americas. *Journal of Arch. Research*. 3: 257-303.

Fernández de Enciso, M. [1519] 1546. Suma de Geografía que trata de todas las partidas y provincias del mundo, en especial de las indias y trata largam ete del arte del marear ju tamente. Biblioteca virtual de Andalucía. <http://www.juntadeandalucia.es/cultura/bibliotecavirtualandalucia/consulta/registro.cmd?id=100034>

Gama-Campillo, L. M. y Gomez-Pompa A. 1992. An ethnoecological approach for the study of *Persea*: a case study in the Maya area. *Proceedings of Second World Avocado Congress*: 11-17.

Gómez-Pompa, A. y A. Kaus. 1999. From the pre-hispanic to the future conservation alternatives: Lessons from Mexico. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 96: 5982-5986.

Graham, A. 1998. Studies in neotropical paleobotany. XI. Late Tertiary vegetation and environments of southeastern Guatemala: palynofloras from the Mio-Pliocene Padre Miguel group and the Pliocene Herreria Formation. *American Journal of Botany*. 85: 1409-1425.

Juan, J. y A. de Ulloa. [1748] 1970. Relación histórica del viaje a la América Meridional, hecho de orden de S. Mag. Para medir algunos grados de meridiano terrestre, y venir por ellos en conocimiento de la verdadera figura, y magnitud de la Tierra, con otras observaciones astronómicas, y físicas. Fundación Universitaria Española. Madrid.

Kopp, L. E. 1966. A taxonomic revision of the genus *Persea* in the Western hemisphere (*Persea*-Lauraceae). *Memoirs of the New York Botanical Garden*. 14: 1-120.

Mac Neish, R. S. 1964. Ancient Mesoamerican Civilization. *Science*. 143: 531-537.

Mhameed, S., D. Sharon, D. Kaufman, E. Lahav, J. Hillel, C. Degani, U. Lavi. 1997. Genetic relationships within avocado (*Persea americana* Mill.) cultivars and between *Persea* species. *Theoretical Applied Genetics*. 94: 279-286.

Millar, C. I. 1996. Tertiary vegetation history. En: Sierra Nevada Ecosystem Project: Final report. University of California. 71-122.

Pickersgill, B. 2007. Domestication of plants in the Americas: Insights from mendelian and molecular genetics. *Annals of Botany*. 100: 925-940.

Pope, K. O., M. E. D. Pohl, J. G. Jones, D. L. Lentz, C. von Nagy, F. J. Vega, I. R. Quitmyer. 2001. Ancient Agriculture in the Lowlands of Mesoamerica. *Science*. 292: 1370-1373.

Pozorski, S. 1979. Prehistoric diet and subsistence of the Moche Valley, Peru. *World Archaeology*. II: 163-185.

Renner S. 2004. Variation in diversity among Laurales, Early Cretaceous to present. *Biol. Skr.* 55: 441-458.

Schnell, R. J., J. S. Brown, C. T. Olano, E. J. Power y C. A. Krol. 2003. Evaluation of avocado germplasm using microsatellites markers. *Journal of the American Society of Horticultural Science*. 128: 881-889.

Schroeder, C. A. 1968. Prehistoric avocados in California. *California Avocado Society 1968 Yearbook*. 52: 29-34.

Scora, R. W. y B. O. Bergh. 1992. Origin of and taxonomic relationships within the genus *Persea*. *Proceedings of Second World Avocado Congress*. 505-514.

Slatkin, M. y N. H. Barton. 1989. A comparison of three indirect methods for estimating average levels of gene flow. *Evolution*. 43: 1349-1368.

Smith, C. E. J. 1966. Archeological evidence for selection in avocado. *Economic Botany*. 20: 169-175.

----- 1969. Additional notes on pre-conquest avocados in Mexico. *Economic Botany*. 23: 135-140.

Storey, W. B., B. Bergh y G. A. Zentmyer. 1986. The origin, Indigenous range, and dissemination of the avocado. *California Avocado Society 1986 Yearbook*. 70: 127-133.

Toledo, V. M., P. Alarcón-Chaires, P. Moguer, M. Olivo, E. Leyquien, A. Cabrera y A. Rodríguez-Aldabe. 2001. Atlas etnoecológico de México y Centroamérica: fundamentos, métodos y resultados. *Etnoecológica*. VI: 1-41.

Van der Werff, H. 2002. A synopsis of *Persea* (Lauraceae) in Central America. *Novon*. 12: 575-586.

Weirsum, K. F. 1997. From natural forest to tree crops, co-domestication of forests and tree species, an overview. *Netherlands Journal of Agricultural Science*. 45: 425-438.

Wolf, E. R. 1967. *Pueblos y culturas de Mesoamérica*. Traducción de Felipe Sarabia. Editorial Era. México.

Wolters, B. 1999. Dispersion and ethnobotany of the cacao tree and other Amerindian crop plants. *Angewandte Botanik*. 73: 128-137.

Ya'acov, B. A., A. Solis-Molina and G. Bufler. 2003. The mountain avocado of Costa-Rica. *Persea americana* var. *costaricensis*, a new sub-species. *Proceedings V World Avocado Congress*. 27-33.

Yeh, F. C. y Boyle, T. J. B. 1997. Population genetic analysis of co-dominant and dominant markers and quantitative traits. *Belgian Journal of Botany*. 129: 157.

Zhou, Z., M. Miwa, T. Hogetsu. 1999. Análisis of genetic structure of a *Suillus grevillei* population in a *Larix kaempferi* stand by polymorphism of inter-simple sequence repeat (ISSR). *New Phytologist*. 144: 55-63.