

ANATOMIA DEL FRUTO DE AGUACATE, ¿DRUPA O BAYA?

Barrientos Priego, A.F.¹; E. García Villanueva²; E. Avitia García¹

¹Departamento de Fitotecnia, Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Edo. de México. C.P. 56230. E-mail: abarrien@taurus1.chapingo.mx

²Instituto de Recursos Genéticos y Productividad. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Edo. de México. C.P. 56230

RESUMEN: El fruto de aguacate cuenta con varios aspectos anatómicos que no son muy conocidos. Esto ha llevado a algunos autores a indicar que el fruto de aguacate es una drupa, debido principalmente a la presencia de tejido esclerificado en la testa, la cual es confundida con el endocarpio. El fin de este escrito es presentar los trabajos relacionados con la anatomía del fruto de aguacate para aclarar lo antes indicado.

PALABRAS CLAVE: *Persea americana* Mill., componentes anatómicos del fruto, clasificación del fruto.

AVOCADO FRUIT ANATOMY, ¿DRUPE OR BERRY?

SUMMARY: The fruit of avocado has several anatomical aspects that are not very well-known. This has carried to some authors to indicate that the fruit of avocado is a drupe, due mainly to the presence of sclereids in the testa, which is confused with the endocarp. The aim of this paper is to present the research related with the anatomy of the fruit of avocado in order to clarify the indicated above.

KEY WORDS: *Persea americana* Mill., anatomical components of the fruit, classification of the fruit.

INTRODUCCION

El fruto del aguacate ha sido considerado por algunos autores como una drupa, entre otros están Ruiz (1912) y Cañizares (1973). De acuerdo con Roth (1977) el fruto del aguacatero algunas veces es incorrectamente llamado drupa. Esto es debido a que en la envoltura de la semilla se encuentra un estrato de esclerénquima que se confunde frecuentemente con el endocarpio y que corresponde a la testa, por lo que el aguacate es una baya monosperma. Por otra parte, Schroeder (1985) indicó que algunos investigadores han interpretado la morfología del fruto de aguacate como una drupa; sin embargo, la naturaleza frágil del endocarpio y el hecho de que el fruto sigue una curva de crecimiento simple sigmoide (Schroeder, 1953 y 1958; Blumenfeld y Gazit, 1974) y no la doble sigmoide común de las drupas, sugieren que el aguacate debe ser considerado como una baya.

En este escrito se tratará la anatomía del fruto de aguacate, que es uno de los frutales de mayor importancia económica en nuestro país y que presenta algunas características exclusivas e interesantes, esto con el fin de que se aclaren las dudas acerca del tipo

de fruto de que se trata. Este tema ha sido poco explorado y sólo existen prácticamente dos autores que realizaron estudios a profundidad, Dr. C. A. Schroeder de la Universidad de California en Los Angeles, U.S.A. y Dra. I. Roth de la Universidad Central de Venezuela en Caracas, Venezuela.

COMPONENTES DEL FRUTO

El fruto del aguacate es una baya que deriva de un gineceo unicarpelar y que contiene una sola semilla. El pericarpio consiste de tres capas: el exocarpio que comprende la cáscara, el mesocarpio pulposo que es la porción comestible de la fruta, y una capa interna delgada junto a la cubierta de la semilla que corresponde al endocarpio (Cummings y Schroeder, 1942).

En la Figura 1 se representan las diferentes partes del fruto, así como un esquema de un pistilo para poder entender más sobre el origen de las diferentes partes del fruto.

EXOCARPIO

Cummings y Schroeder (1942) mencionaron que el exocarpio está formado de tejidos epidérmicos, paren-

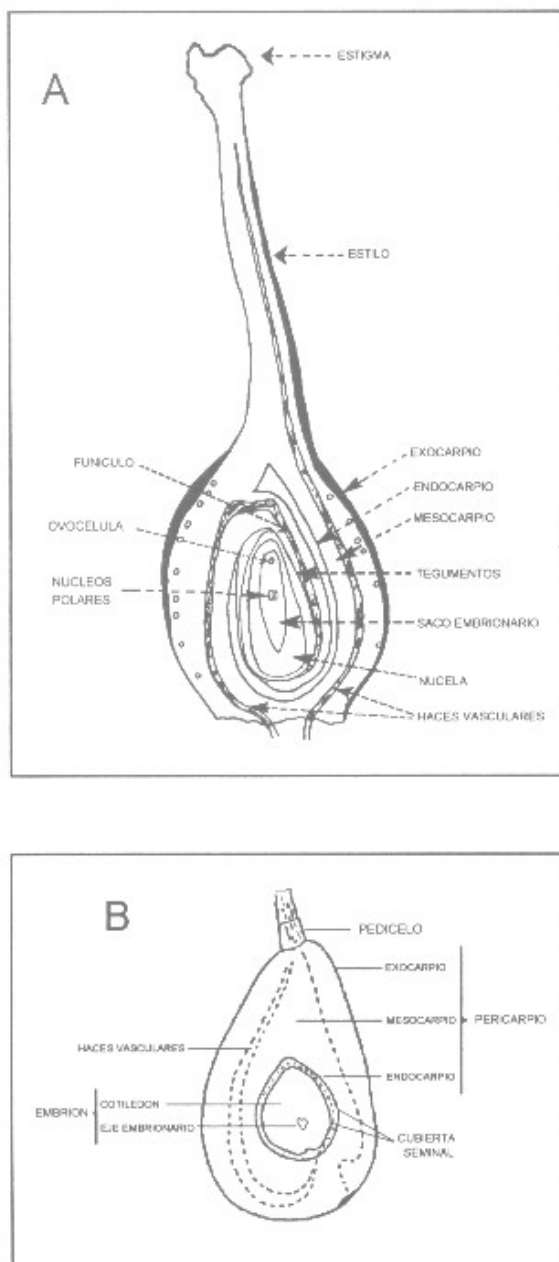


Fig. 1. A) Pistilo de aguacate modificado de Tomer *et al.* (1976) y B) fruto de aguacate modificado de Cummings y Schroeder (1942).

quimatosos y esclerenquimatosos (hipodermis), y es la capa que es removida cuando el fruto se pela, que comúnmente se conoce como cáscara, lo cual coincide con lo que reportó Roth (1977), Schroeder (1950), y León (1987).

El exocarpio (cáscara) puede ser rugoso e irregular como en los cvs. Hass, Pinkerton, y Whitsell, o completamente liso como en el caso de varios tipos de la raza Mexicana. No se sabe si dicha irregularidad en los frutos es determinada completamente por

cuestiones anatómicas. Lo que si se sabe es que está influida fuertemente por el ambiente: bajo condiciones de clima más fresco se pierde a cierto nivel esta rugosidad y en climas más cálidos es más rugoso el exocarpio.

El grosor del exocarpio en las tres razas de aguacate es de la siguiente manera: raza Guatemalteca > raza Antillana > raza Mexicana, en la raza Guatemalteca hemos registrado hasta un grosor de 0.5 cm y en donde el estado de madurez de consumo de tales frutos es difícil de determinar al tacto y la única manera de saberlo es presionando en la base de la unión del fruto al pedicelo que es la parte más blanda del fruto.

Cera y Cutina

Sobre la superficie de la epidermis, por fuera de la cutícula, está descansando una capa densa, gruesa y uniforme de cera que cubre la superficie epidérmica sin interrupción (Figura 2), tal capa primaria de cera mide aproximadamente 6 μm de grosor y es más o menos continua y homogénea, frecuentemente se distingue una segunda capa externa de cera que está sobre la primera capa y es más irregular en apariencia, ya que es caracterizada por parches irregulares de cera y por fisuras (Figura 3), además es muy fácil de removerse al frotarse (Schroeder, 1950; Cummings y Schroeder, 1942).

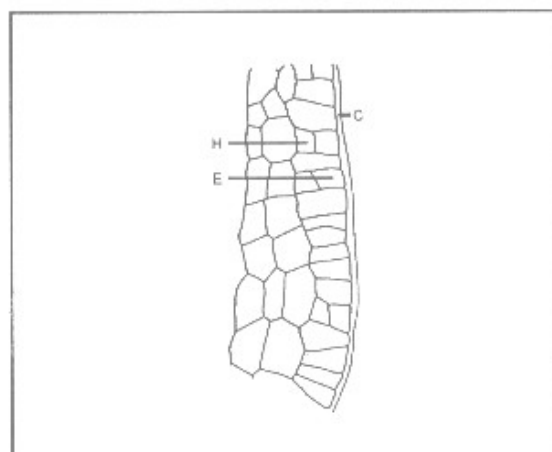


Fig. 2. Sección transversal del exocarpio de un fruto de aguacate. C = cutícula; E = epidermis; H = hipodermis (Cummings y Schroeder, 1942).

Schroeder (1950) describió que la pared celulósica tangencial externa de una célula típica epidérmica está fuertemente cutinizada, y puede extenderse lateralmente a lo largo de las paredes radiales e incluso pueden continuar hasta las paredes tangenciales y ra-

diales de la segunda o tercera capa de células debajo de la epidermis, y ésta es más evidente en frutos más maduros.

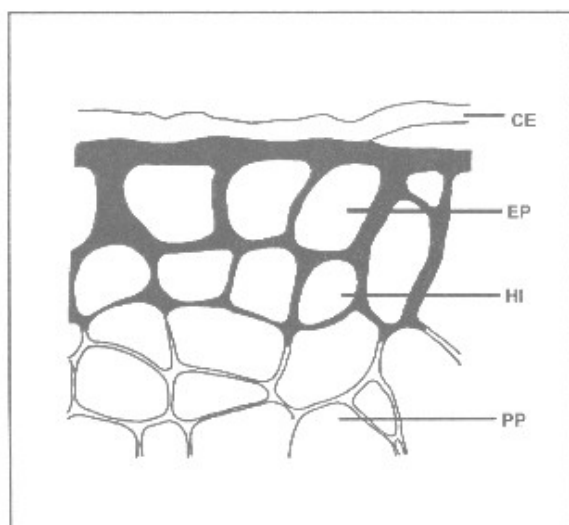


Fig. 3. Sección a través de una epidermis e hipodermis de aguacate 'Anaheim' mostrando la extensión de la cutinización y capa de cera. CE = cera; EP = epidermis; HI = hipodermis; PP = parénquima del pericarpio (Schroeder, 1950).

Epidermis

La capa epidérmica, del grosor de un estrato celular, se extiende completamente sobre la superficie del fruto y es interrumpido solamente por las lenticelas que eventualmente se pueden desarrollar en áreas corchosas algo extensivas (Figura 4) (Schroeder, 1950). Roth (1977) mencionó que las capas que se localizan más hacia la periferia son ricas en cloroplastos y dan un color verde a la cáscara. Al menos en la mayoría de los frutos en desarrollo la coloración verde predomina, aunque debemos indicar, que existen coloraciones amarillentas y rojizas de frutos en desarrollo. Como se mencionó anteriormente la epidermis está fuertemente cutinizada.

Estomas

Los estomas están presentes sólo en la epidermis externa de los frutos jóvenes, pero son frecuentemente reemplazados por lenticelas que aparecen dispersas sobre la superficie como puntos blanquecinos o grises (Roth, 1977). De acuerdo con Cummings y Schroeder (1942) todos los estomas se pueden observar a nivel de la superficie en los frutos jóvenes (Figura 5), y en los frutos más viejos varios de los estomas se les forza a sobresalir debido a la formación de lenticelas por debajo de éstos y después no son visibles.

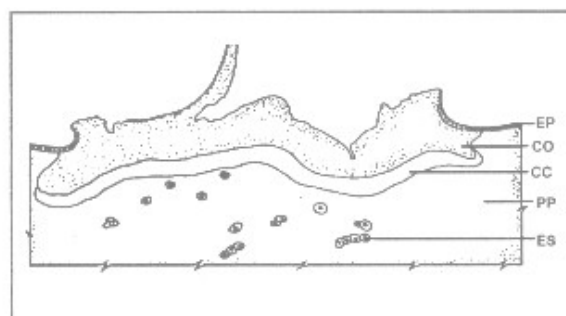


Fig. 4. Sección a través de una cáscara de aguacate mostrando el origen y extensión de la formación corchosa que está por abajo de la epidermis. EP = epidermis; CO = corcho; CC = felógeno; PP = parénquima del pericarpio; ES = esclereidas (Schroeder, 1950).

De acuerdo a Schroeder (1950) los estomas consisten de un poro rodeado por dos células oclusivas simples que tienen una cutícula engrosada en las superficies radiales internas (Figura 5), miden $21 \mu\text{m} \times 14 \mu\text{m}$ con una apertura del poro de $10 \mu\text{m}$. La densidad estomática varía considerablemente dentro del fruto (Haas, 1936), entre frutos de diferente forma, cultivares y razas hortícolas, por ejemplo, en 'Sharpless'

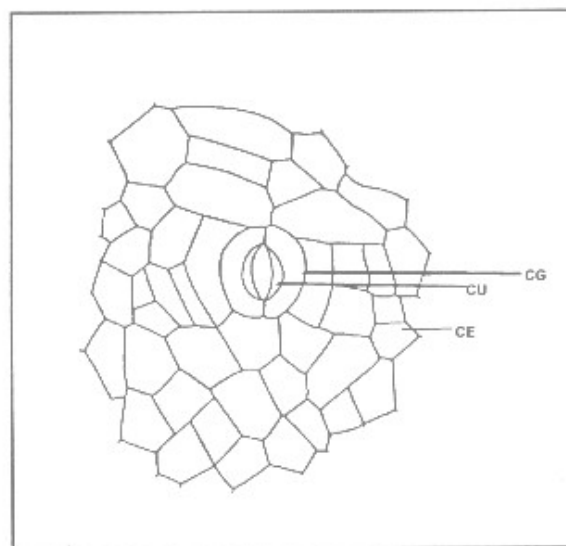


Fig. 5. Vista superficial de la epidermis y estoma. CE = célula normal de la epidermis; CG = célula oclusiva; CU = pestaña de cutina; (Cummings y Schroeder, 1942).

se encontraron 23.3 estomas por cm^2 y en 'Topa Topa' 442.6 por cm^2 . Blanke (1992) indicó que el fruto del aguacate 'Fuerte' en desarrollo cuenta entre 20 000 y 30 000 estomas por fruto, comparado con frutos como la manzana que cuenta con 3 000 estomas por fruto, este número de estomas por fruto se mantiene sin cambio durante la vida del mismo, asumiendo que no existe división celular durante la ontogenia de la

cáscaras (Figura 8). La mayoría de estas células pétreas permanecen adheridas a la cáscara cuando el

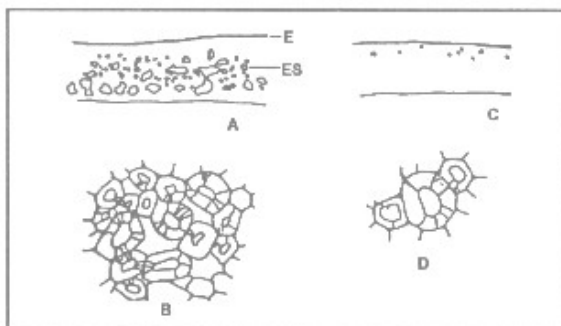


Fig. 8. Comparación de tejido de esclerénquima en exocarpios de frutos de aguacate con cáscara gruesa y delgada. A) sección transversal a través de un exocarpio del cv. Nabal; B) detalle de grupos de esclereidas como se ve en A; C) sección transversal a través del exocarpio y parte del mesocarpio del cv. Fuerte; D) detalle de un grupo de células pétreas como se ve en C. E = epidermis; ES = esclerénquima o células pétreas (Cummings y Schroeder, 1942).

fruto es pelado y forman una línea divisoria entre la cáscara y la pulpa. Al respecto León (1987) reportó que en la raza Mexicana (*Persea americana* var. *drymifolia*), la capa de esclerénquima está compuesta en la madurez por grupos aislados de esclereidas; en la raza Antillana (*Persea americana* var. *americana*) aparecen desde que se inicia el desarrollo del fruto aisladas por masas de parénquima, lo que determina la consistencia coria-cea o correosa de la cáscara; y en la raza Guatemalteca (*Persea americana* var. *guatemalensis*) las esclereidas, son de paredes muy gruesas y forman una banda continua que hace muy quebradiza a la cáscara. En la Figura 9 se representan las tres razas de aguacate donde se puede apreciar estas características

MESOCARPIO

Características de células

De acuerdo con Cummings y Schroeder (1942) la pulpa de todos los cultivares de aguacate exhibe una estructura celular de considerable uniformidad. Lo grueso del mesocarpio está compuesto de células isodiamétricas de parénquima. Se tienen evidencias de división celular, aún en fruta completamente madura, lo que indica que el incremento en volumen del fruto resulta de la división celular a través de la vida del fruto. La célula típica de parénquima mide alrededor de 60 μm de diámetro, tiene también una pared delgada de celulosa y contiene aceite que aparece en forma de pequeñas gotas, lo cual también fue confirmado por Blumenfeld y Gazit (1974). Además, existen cloro-

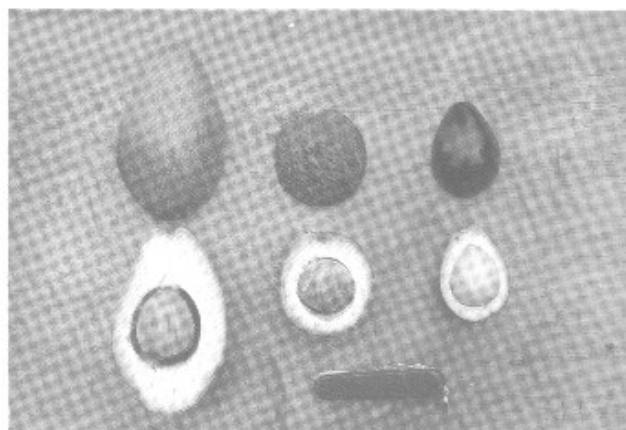


Fig. 9. Frutos de aguacate de las tres razas. De izquierda a derecha: raza Antillana, raza Guatemalteca y raza Mexicana (Foto. Alejandro F. Barrientos Priego).

plastos en todas estas células, cristales de oxalato de calcio en algunas (Figura 10), y puede presentarse una pequeña cantidad de almidón. Al respecto Roth (1977) mencionó que las células de parénquima contienen gotas de aceite de diferente tamaño; las gotitas de aceite de la parte periférica de la fruta son generalmente pequeñas y no tan abundantes como en las regiones más internas. Schroeder (1953) mencionó que existen células más pequeñas debajo de la epidermis, y que hay un gradiente creciente en tamaño celular en el pericarpio, hasta que un tamaño máximo se alcance que se mantiene constante a través del resto del pericarpio, excepto en las capas más internas donde el tamaño de las celular se disminuye abruptamente. De igual forma, también existe un gradiente creciente de contenido de aceite hacia el interior del fruto (Schroeder, 1987).

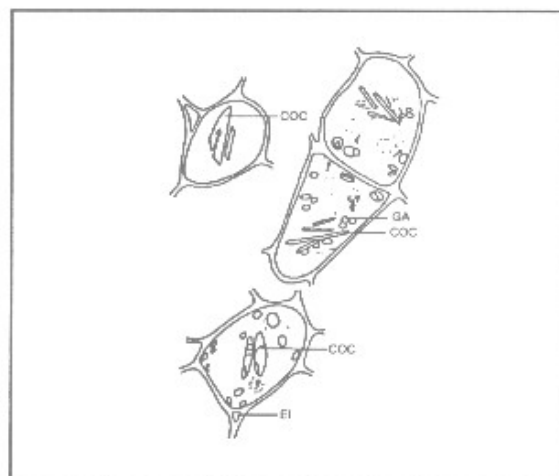


Fig. 10. Células de parénquima del mesocarpio conteniendo granos de almidón y cristales de oxalato de calcio. COC = cristales de oxalato de calcio; GA = granos de almidón; EI = espacio intercelular (Cummings y Schroeder, 1942).

Haces vasculares

En la zona de adherencia del fruto y en su continuación a la base del fruto, el sistema vascular forma una red a través del mesocarpio, este sistema consiste de un cilindro el cual se divide en 6 ramales principales; los cuales se dividen y redividen (Figura 13) (Cummings y Schroeder, 1942). Por otra parte Bumenfeld y Gazit (1974) observaron la distribución del colorante eosina azul (1%) aplicado a través del pedúnculo a frutos intactos y cosechados, encontrando que casi todos los haces vasculares en el pericarpio se juntan para entrar a la cubierta de la semilla.

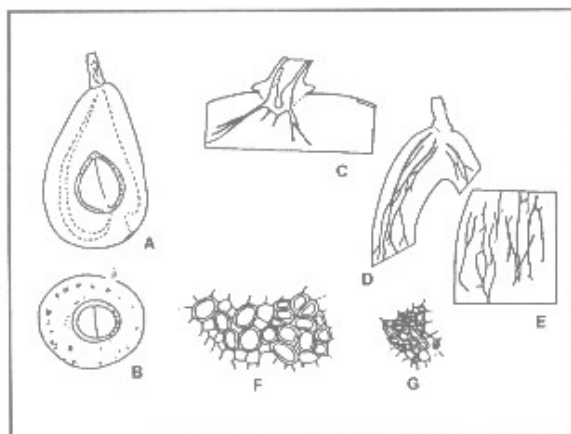


Fig. 13. Sistema vascular del pericarpio y cubierta de la semilla. A) diagrama de la red que entra de la base del fruto de aguacate y continúa en el interior de la cubierta de la semilla; B) sección transversal de un fruto mostrando distribución desigual de la red vascular; C) tejido vascular en la región de inserción con el pedicelo; D) sección longitudinal de una parte media; E) sección transversal de elementos de xilema en una parte gruesa del fruto; G) sección transversal de elementos de xilema en la parte delgada del fruto, de la misma escala de F (Cummings y Schroeder, 1942).

ENDOCARPIO

Schroeder (1985) indicó que el endocarpio del aguacate consiste en una capa frágil que es difícil de identificar en el fruto maduro, ya que este tejido está fuertemente asociado con la envoltura de la semilla.

Roth (1977) mencionó que la epidermis más interna al pericarpio consiste de células muy pequeñas y no parecen estar cutinizadas (Figura 14). De acuerdo a Cummings y Schroeder (1942) el endocarpio consiste en unas pocas hileras de células de parénquima que son más pequeñas y algo más aplanadas que las células adyacentes del mesocarpio (Fig. 15), e indicaron que éstas están directamente en contacto con la

cubierta seminal más externa y que se puede adherir cuando la semilla se remueve. Por su parte Bumenfeld y Gazit (1974) mencionaron que el endocarpio consiste de 2 ó 3 estratos de células pequeñas. Al respecto, León (1987) indicó que el endocarpio se compone de unas pocas capas de parénquima de células aplanadas tangencialmente, que a menudo se adhieren a la testa.

Cummings y Schroeder (1942) indican que las células del endocarpio contienen menos cloroplastos, granos de almidón, menos gotas de aceite y cristales, que las células del mesocarpio.

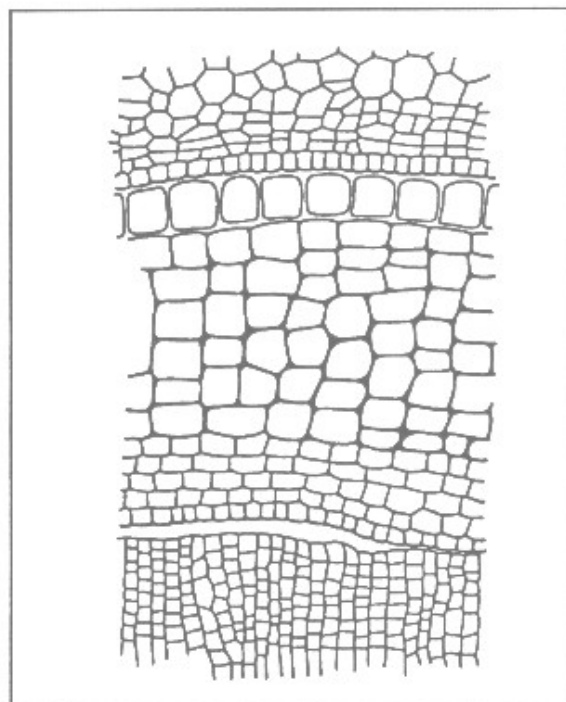


Fig. 14. Sección transversal de un fruto de 4 mm de longitud, mostrando la parte más interna del pericarpio con células pequeñas de la epidermis interna, el tegumento externo con células grandes de epidermis externa, y parte del tegumento interno con células en hileras con arreglo radial (Roth y López-Naranjo citados por Roth, 1977).

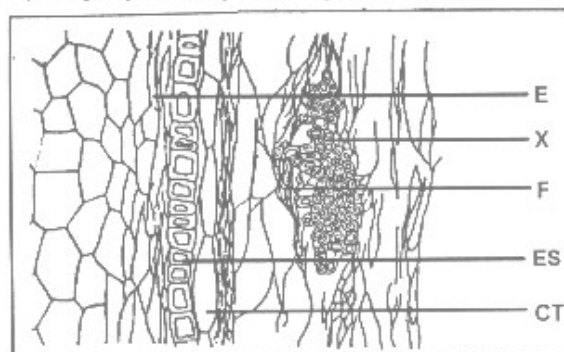


Fig. 15. Sección transversal a través del endocarpio y cubierta seminal. E = endocarpio; X = xilema; F = floema; ES = esclerénquima; CT = células de tanino (Cummings y Schroeder, 1942).

SEMILLA

León (1987) indica que la semilla de aguacate está compuesta por cubierta seminal y embrión, carente de endospermo en la madurez. Por su parte, Cummings y Schroeder (1942) mencionaron que la semilla de aguacate está formada por dos cotiledones pulposos y de una plúmula, hipocotilo y radícula que están adheridas centralmente a los cotiledones, rodeadas por dos cubiertas seminales adheridas estrechamente, no existiendo endospermo en la madurez del fruto

Cubiertas seminales

En frutos inmaduros la futura cubierta seminal es blanca, gruesa y carmosa, en la cual incluye la nucela inicialmente y su grosor en 'Fuerte' puede alcanzar 2 mm (Blumenfeld Y Gazit, 1974), en el caso de la raza Antillana cubierta seminal puede ser muy gruesa y de consistencia membranosa. Cuando las cubiertas seminales se marchitan o fruncen de color café, dejan de crecer ya que es el indicativo de que se corta el abastecimiento de nutrimentos hacia la semilla (Blumenfeld y Gazit, 1974), esto también es utilizado como indicativo de madurez del fruto de aguacate. De acuerdo a León (1987) el color lo dan taninos que se encuentran en la cubierta seminal.

Roth (1977) ilustró con cortes en frutos jóvenes la futura cubierta seminal que se deriva del tegumento interno y externo, indicando que el tegumento externo

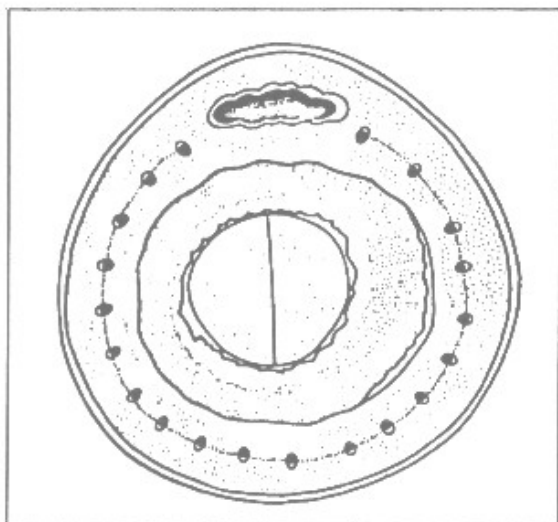


Fig. 16. Sección transversal de una futura semilla de un fruto joven de 44 mm de longitud; en el centro los dos cotiledones en desarrollo, rodeados por tegumento interno; el tegumento externo con un círculo de ramal vascular y el grupo de paquetes vasculares, provenientes del funículo (Roth, 1977).

forma una epidermis externa gruesa y esclerosada (Figuras 14 y 16). Cummings y Schroeder (1942) indicaron que el estrato más exterior de la cubierta seminal externa (testa) consiste de una a cinco capas de esclerénquima que son irregulares en forma, con pared celular fuertemente punteada y lignificada, y con suberina en la lamina media (Figuras 17 y 18). Por abajo del esclerénquima hay una capa de células irregulares que están llenas de taninos (Figura 15), por abajo de éstas, hay algunas capas de células pequeñas de parénquima.

Blumenfeld y Gazit (1974) reportaron que los haces vasculares se juntan y entran a la cubierta de la semilla, de donde se separan y forman una red ramificada de haces, esto fue ilustrado por Cummings y Schroeder (1942) en la Figura 19. Acerca de esto Sedgley (1979) indicó que los haces vasculares entran por la rafe y continúan por el tegumento exterior del óvulo, por lo que la red de haces vasculares se extiende, ya en una semilla dentro de lo que es la testa.

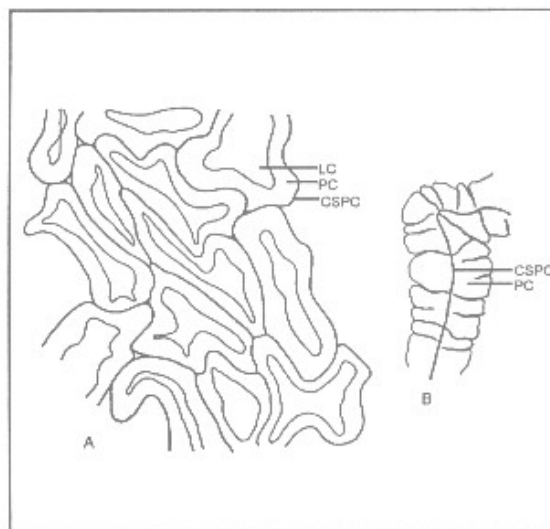


Fig. 17. A) Vista superficial de una célula pétrea de la cubierta seminal más externa de la semilla de aguacate. B) Sección transversal de una porción de dos células pétreas de la capa externa de la cubierta de la semilla, que muestra canales en las paredes y capas de suberina. LC = lumen celular; PC = pared de la célula; CSCPC = capa de suberina de la pared celular (Cummings y Schroeder, 1942).

Endospermo

En etapas tempranas el endospermo gelatinoso envuelve al embrión en desarrollo y desaparece completamente más o menos a los 3 meses del amarrado de fruto, en el caso de 'Fuerte' (Blumenfeld y Gazit, 1974).

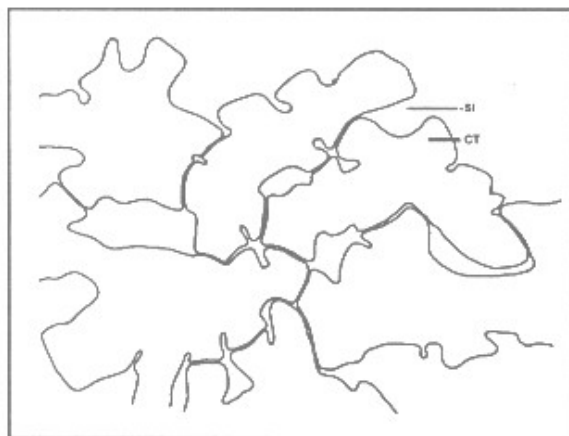


Fig. 18. Vista superficial de células de taninos (CT) de la capa externa de la cubierta de la semilla y sus espacios intercelulares (SI) (Cummings y Schroeder, 1942).

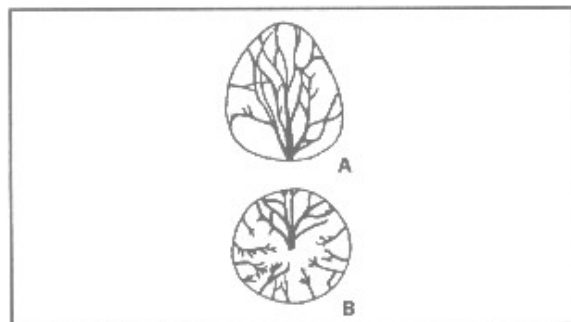


Fig. 19. A) Vista superficial y lateral del sistema vascular de la cubierta de la semilla; B) vista polar en la base (Cummings y Schroeder, 1942).

En la raza Antillana y en la Mexicana, es frecuente que se encuentren espacios grandes entre embrión y las cubiertas seminales, esto probablemente se deba a varias causas, y que pueden estar relacionadas con el tiempo en que alcanza madurez fisiológica el fruto, ya que en estas dos razas el desarrollo del fruto varía alrededor de los 6 meses, inclusive en la raza Antillana existen frutos que tardan sólo 4 meses para alcanzar madurez. Se piensa que debido al crecimiento rápido del fruto las cubiertas seminales crecen a la par de éste, debido a que son partes maternas, y que el embrión tiene un desarrollo menor y más lento que las partes antes mencionadas y que esto deja un lóculo de mayores dimensiones que el embrión. Esto no sucede en frutos de la raza Guatemalteca, ya que su desarrollo tarda alrededor de 12 meses o más, siendo más lento el crecimiento tanto de las partes maternas como las del embrión.

Embrión

Sedgley (1980) mencionó que a los 14 días después de la polinización el embrión es multicelular y esférico, a los 21 días comienza el desarrollo de cotiledones y a los 28 días ya comienza a formarse el eje embrionario. Este eje embrionario al madurar está formado por plúmula, hipocotilo y radícula.

Los cotiledones contienen parénquima no diferenciado de tamaño grande y plasmodesmos muy visibles (Figura 20), donde el principal material de reserva es el almidón (Cummings y Schroeder, 1942). Normalmente la semilla de aguacate está compuesta por dos cotiledones grandes, hemisféricos unidos por un nudo cotiledonar; sin embargo, pueden encontrarse 3 ó 4 cotiledones por semilla, que pueden dar origen hasta 3 plántulas independientes o sea poliembriónia, la cual no es de origen nucelar de acuerdo a (Schroeder, 1944). Sin embargo, también hemos encontrado embriones de aguacate con un solo cotiledón.

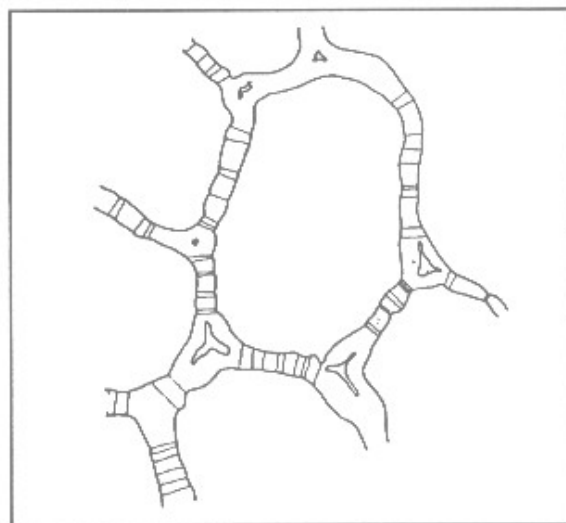


Fig. 20. Célula de parénquima del cotiledón presentando plasmodesmos (Cummings y Schroeder, 1942).

LITERATURA CITADA

- BLANKE, M. M. 1992. Photosynthesis of avocado fruit. Proceedings of Second World Avocado Congress I: 179-189.
- BLANKE, M. M.; J. BOWER. 1990. Surface features of avocado fruit. Tropical Agriculture 67: 379-381.
- BLUMENFELD, A.; S. GAZIT. 1974. Development of seeded and seedless avocado fruits. Journal of the American Society for Horticultural Science 99(5): 442-448.
- CAÑIZALES ZAYAS, J. 1973. Los Aguacateros. Edición Revolucionaria, Instituto Cubano del Libro, La Habana, Cuba.
- COLINAS-LEON, MA. T.; R. E. YOUNG. 1981. The cell wall in ripening avocados. California Avocado Society Yearbook 65: 113-117.

- CUMMINGS, K.; C. A. SCHROEDER. 1942. Anatomy of the avocado fruit. *California Avocado Society Yearbook* 26: 56-64.
- HAAS, A. R. C. 1936. Growth and water relations of the avocado fruit. *Plant Physiology* 11(2): 383-400.
- LEÓN, J. 1987. *Botánica de los Cultivos Tropicales*. Instituto Interamericano de Cooperación Agrícola (IICA). San José, Costa Rica.
- PLATT-ALOIA, K. A.; W. W. THOMSON. 1981. Ultrastructure of the mesocarp of mature fruit and changes associated with ripening. *Annals of Botany* 48:451-465.
- PLATT-ALOIA, K. A.; J. W. OROSS; W. W. THOMPSON. 1983. Ultrastructural study of the development of oil cells in the mesocarp of avocado fruit. *Botanical Gazette* 144(1): 49-55.
- ROTH, I. 1977. *Fruits of Angiosperms*. Gebrüder Borntraeger. Berlin, Germany.
- RUIZ VALENCIA, G. 1912. Cultivo y explotación del aguacate. Secretaría de Fomento, Dirección General de Agricultura, Estación Agrícola Central. San Jacinto, D.F. México. Boletín Núm. 71.
- SCHROEDER, C. A. 1944. Multiple embryos in the avocado. *Journal of Heredity* 35(1): 208-210.
- SCHROEDER, C. A. 1950. The structure of the skin or rind of the avocado. *California Avocado Society Yearbook* 34: 169-176.
- SCHROEDER, C. A. 1953. Growth and development of the Fuerte avocado fruit. *Proceedings of the American Society for Horticultural Science* 61: 103-109.
- SCHROEDER, C. A. 1958. Growth and development of the avocado fruit. *California Avocado Society Yearbook* 42: 114-118.
- SCHROEDER, C. A. 1966. Cytology of the avocado pericarp cell. *California Avocado Society Yearbook* 50: 107-110.
- SCHROEDER, C. A. 1985. Aberrant fruit development in avocado. *South African Avocado Grower's Association Yearbook* 8: 27-28.
- SCHROEDER, C. A. 1987. Physiological gradients in fleshy pericarp of avocado. *South African Avocado Grower's Association Yearbook* 10: 32-34.
- SCHROEDER, C. A.; J. BRIGGS; E. KAY. 1959. Fruit graft in avocado. *California Avocado Society Yearbook* 45: 108-109.
- SEDGLEY, M. 1979. Light microscope study of pollen tube growth, fertilization and early embryo and endosperm development in the avocado varieties Fuerte and Hass. *Annals of Botany* 44: 353-359.
- SEDGLEY, M. 1980. Anatomical investigation of abscised avocado flowers and fruitlets. *Annals of Botany* 46: 771-777.
- TOMER, E.; M. GOTTFREICH; S. GAZIT. 1976. Defective ovules in avocado cultivars. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 101(5): 620-623.