



ANÁLISIS MORFOANATOMÍCO FOLIAR EN GRUPOS HORTÍCOLAS DE AGUACATE (*Persea americana*) DEPOSITADOS EN LA COLECCIÓN DEL INIA-CENIAP, VENEZUELA¹

[MORPHOANATOMICAL LEAF ANALYSIS IN HORTICULTURAL GROUPS OF AVOCADO (*Persea americana*) PLACED AT INIA-CENIAP'S COLLECTION, VENEZUELA]

Hernán Ferrer-Pereira^{1,4*}; María B. Raymúndez^{2,4} and Iris Pérez-Almeida³

¹ *Laboratorio de Morfología y Anatomía Vegetal, Centro de Botánica Tropical, Instituto de Biología Experimental, UCV, Caracas, Venezuela.*

² *Laboratorio de Biosistemática y Citogenética Vegetal, Centro de Botánica Tropical, Instituto de Biología Experimental, UCV, Caracas, Venezuela.*

³ *Unidad de Biotecnología Agrícola, INIA-CENIAP, Maracay, Venezuela.*

⁴ *Postgrado en Botánica, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela. Email: hernan.ferrer@ciens.ucv.ve*

**Corresponding author*

RESUMEN

El aguacate (*Persea americana* Mill.) es la especie más importante de Lauraceae en América debido a su explotación como alimento para las culturas precolombinas y modernas. En Venezuela es un importante cultivo estacional, con manejo perenne como frutal. A partir de una selección de 76 accesiones (45 cultivares) de aguacate cultivadas en el Banco de Germoplasma del INIA-CENIAP, se realizó un análisis morfoanatómico para identificar atributos de resolución taxonómica (caracteres diagnósticos) que permitan caracterizar conjuntos y/o cultones. El estudio morfológico se llevó a cabo con muestras herborizadas de cada accesión. La información anatómica se obtuvo de transcortes a mano alzada de la lámina foliar (epidermis, mesofilo y nervio medio) y preparaciones paradérmicas, y los datos observados fueron registrados en el paquete DELTA System. Se identificaron y describieron nuevos caracteres, así como atributos discriminantes entre cultivares, especialmente para el grupo Mexicana, y se observó mayor relación entre Antillana y Guatemalteca por la variabilidad registrada en los cultivares identificados para este último. Los atributos relacionados con indumento resultaron altamente informativos para discriminar entre grupos hortícolas, junto con el contorno, ángulo apical y proyecciones de la base en las láminas foliares, sección transversal de los tallos y presencia de aroma anisado, curso y unión de las ramificaciones secundarias, patrón de la venación terciaria, contorno abaxial y grosor de la vaina esclerenquimática del nervio medio y compactación del floema en el haz vascular, superficie adaxial del nervio medio, y grosor, contorno y uniformidad de las paredes anticlinales de las células epidérmicas adaxiales y abaxiales.

Palabras clave: Aguacate; epidermis; identificación; indumento; venación

SUMMARY

The avocado (*Persea americana* Mill.) is the most important species of Lauraceae in America due to its exploitation as food for pre-Columbian and modern cultures. It is a very important seasonal crop in Venezuela based on a perennial fruit tree management. From a selection of 76 accessions (45 cultivars) of avocados cultivated at the Germplasm Bank of INIA-CENIAP, a morphoanatomical analysis was performed to identify attributes of taxonomic resolution (diagnostic characters) which allow to characterize sets and / or *culta*. Morphological study was carried out from each accession herborized sample. Information was obtained by freehand transverse leaf sections (epidermis, mesophyll and midvein) as well as paradermic preparations, and observed data was recorded in DELTA System. New morphoanatomical characters and discriminating attributes between cultivars were identified and described, especially to discriminate the Mexican group, and a close relationship within West Indian and Guatemalan cultivars was observed due to the variability identified from the latter group. Indument- related attributes were highly informative to discriminate among cultivars, along with the outline, apical angle and projections at the base of the leaf blades, stem cross section and presence of anise odor, progress and joining of the secondary nerve branches, tertiary venation pattern, abaxial contour and thickness of the sclerenchymatous sheath and compaction of the

¹ Submitted April 07, 2017 – Accepted June 27, 2017. This work is licensed under a [Creative Commons Attribution 4.0 International License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)

phloem in the vascular bundle, adaxial contour of the median nerve, and thickness, outline and uniformity of the anticlinal walls of adaxial and abaxial epidermal cells.

Key words: Avocado; epidermis; identification; indumenta; venation

INTRODUCCIÓN

El aguacate (*Persea americana* Mill.) es la especie más importante de Lauraceae en América, en virtud de su explotación como alimento para las culturas precolombinas, quienes llegaron a domesticarla y utilizarla con significados mitológicos y religiosos, e incluso como pago de tributos y con propósitos medicinales (Galindo-Tovar *et al.*, 2008; Smith, 1966). Es una especie altamente variable y sus aspectos taxonómicos no han sido totalmente definidos. Probablemente, su diversidad se originó en gran medida por las diferencias ecológicas, tanto como por el resultado de la diversidad cultural en Mesoamérica (Galindo-Tovar *et al.*, 2008). En Venezuela es un importante cultivo estacional, con manejo perenne como frutal (Avilán y Rodríguez, 1997).

Esta especie puede ser distinguida a través de tres variedades botánicas bien diferenciadas entre sí por caracteres morfológicos y un patrón de distribución particularmente definido en cada una, conocidas como *P. americana* var. *drymifolia*, *P. americana* var. *nubigena* y *P. americana* var. *americana*. Según Kopp (1966), estas variedades se corresponden con los grupos hortícolas denominados Mexicana, Guatemalteca y Antillana, respectivamente. La variedad *drymifolia* se caracteriza agrónomicamente por una buena adaptación a los climas templados, tolerancia al frío, hojas con olor a anís y frutos con epicarpio (cáscara) delgado, de color púrpura a negruzco y mesocarpio con alto contenido de aceites; mientras que *nubigena* presenta una tolerancia intermedia al frío y se distingue conspicuamente por el epicarpio grueso y generalmente rugoso, de color verde, incluso en la madurez. Por último, el grupo o “raza” Antillana (adscrito a *P. americana* var. *americana*) está adaptado a condiciones de alta humedad, es intolerante al frío pero tolerante a la salinidad del suelo; el contenido de aceites en esta “raza” es más bajo que en las anteriores, lo que le confiere un sabor dulce y acuoso (Kopp, 1966; Scora y Bergh, 1990; Avilán y Rodríguez, 1997; Schnell *et al.*, 2003; Ashworth *et al.*, 2004).

Los cambios nomenclaturales y controversias entre autores que han descrito las formas domesticadas y silvestres de aguacate fueron claramente abordadas por Rincón-Hernández *et al.* (2011); sin embargo, vale destacar que la implementación del término “raza” fue desincorporado del manejo taxonómico en plantas, según Bailey (1918) y el mismo sólo aplica

para animales domesticados. En consecuencia, y siguiendo las normativas del Código Internacional de Plantas Cultivadas (Brickell *et al.* 2009), el término adecuado para señalar conjuntos afines de cultivares es el de Grupo Hortícola.

Respecto a los atributos anatómicos, Christophel *et al.* (1996) encontraron diferencias en la ornamentación de las paredes periclinales y el contorno, grosor y uniformidad de las paredes anticlinales de las epidermis adaxiales y abaxiales de la lámina foliar en vista paradérmica, especialmente en la deposición de la cutícula en el cornículo inferior del aparato estomático, dispuesta periclinamente entre las células oclusivas y las subsidiarias, siendo posteriormente explotadas por Nishida (1999) para ahondar en la taxonomía de *Beilschmiedia*, e incluso en la identificación de géneros de Lauraceae (Nishida y Van der Werff, 2007).

Jáuregui *et al.* (1998) describieron la anatomía foliar de tres cultivares de aguacate: Puebla (M), Duke (M) y Ceniap-3 (MxG), cultivados en la colección del INIA-CENIAP, señalando la presencia de epidermis uniestratificada en ambas caras, formada por células rectangulares o cuadrangulares, tricomas unicelulares, abundantes en la cara inferior, mesofilo bifacial con una hilera de células de parénquima en empalizada y hasta cinco hileras de células de parénquima esponjoso, haces vasculares de la lámina foliar rodeados por una vaina de esclerenquima transcurrente y presencia de células oleíferas. El haz vascular del nervio medio se clasificó como colateral cerrado en forma de arco abierto con grupos de células esclerenquimáticas en la superficie abaxial.

Un aspecto muy relevante de la investigación de Jáuregui *et al.* (1998) consiste en la identificación de rasgos de xeromorfismo en las hojas de los cultivares evaluados, lo cual podría estar relacionado con adaptaciones ambientales al déficit de agua disponible y/o pérdida por evapotranspiración.

Durante el período final de los años '60 hasta poco después de los '80, se llevaron a cabo numerosas exploraciones por parte de investigadores norteamericanos hacia Centroamérica para coleccionar nuevas accesiones de aguacate que presentaran mejores características agronómicas, tales como resistencia o tolerancia a enfermedades, mayor tamaño y mejor calidad de fruto (Popenoe, 1951; Zentmyer *et al.*, 1977; Schieber y Zentmyer, 1983; Zentmyer y Schieber, 1973, 1978, 1989).

En la presente investigación se llevó a cabo el análisis morfológico de las ramas, hojas, inflorescencias y flores, así como preparaciones anatómicas de epidermis y nervio medio foliar a fin de identificar caracteres taxonómicamente útiles para la descripción y diagnóstico de los cultivares venezolanos e introducidos de aguacate y realizar la caracterización de los grupos hortícolas propuestos: Mexicana, Antillana y Guatemalteca. Los caracteres morfoanatómicos identificados en este trabajo contienen nueva información disponible para el refuerzo de la propuesta de identificación de Avilán y Rodríguez (1997), han resultado útiles para la identificación de cultivares, especialmente los cultivares Guatemalteca x Antillana nativos venezolanos, así como para la selección de materiales óptimos dentro de programas de mejoramiento genético. Estos caracteres pueden reforzar los programas de certificación de plantas en vivero junto con la implementación de herramientas moleculares.

MATERIALES Y MÉTODOS

Datos descriptivos de la colección de aguacates del INIA-CENIAP

La colección de aguacates del INIA-CENIAP, en adelante referida como BG, está ubicada en la ciudad de Maracay, estado Aragua, en el centro norte del país. Se estableció dentro de un grupo de bancos de germoplasma, en el área que limita con la colección de nísperos por el Este, el cauce del río Guey por el Oeste, parte de la colección de mangos al Norte y la colección de musáceas al Sur, estando caracterizada, de acuerdo con Avilán y Rodríguez (1997), por un promedio anual de temperatura entre 22°C y 29°C, con un promedio anual de precipitación de 1.000 a 1.800 mm, y suelos de origen aluvial, mayormente clasificados como entisoles, registrándose períodos de sequía con duración de cuatro a seis meses (diciembre-mayo). Según las imágenes satelitales capturadas por Google Earth©, el gradiente altitudinal varía de Norte a Sur entre 475 y 470 msnm, aproximadamente.

Unidades taxonómicas operativas (UTO) empleadas en el estudio

Los materiales utilizados en esta investigación provienen de la colección de aguacates del Banco de Germoplasma del INIA-CENIAP (Maracay). La tabla 1 muestra un listado de los grupos hortícolas seleccionados, a saber: Mexicana, Guatemalteca, Antillana y los híbridos entre ellos, descritos en 76 accesiones y 45 cultivares (25 puros y 20 híbridos según Avilán y Rodríguez (1997).

Esta colección de aguacates es rica en cultivares híbridos Guatemalteca x Antillana, introducidos y

nativos, por lo que para este estudio se hizo una selección más discreta de los representantes de este grupo, incluyendo ocho cultivares introducidos y nueve nativos.

Tabla 1. Listado de los cultivares representados en el estudio, según el grupo hortícola asignado por Avilán y Rodríguez (1997).

Grupo Hortícola	Abreviatura	Cultivares representados
Mexicana	M	Duke, Mexicola, Puebla
Guatemalteca	G	Araira-FM, Celia, CENIAP-12, CENIAP-2, Linda, McDonald, Secundino, Taylor, Tonnage, Vargas, Yon
Antillana	A	Alcenio, Araira-2, Barker, Catalina, Catire, Fuchsia, Lawhon, Marty, Moya, Russell, Simmonds, Waldin
Mexicana x Guatemalteca	MxA	Monroe
Mexicana x Antillana	MxG	Ettinger, Fuerte, Lula, Ryan
Guatemalteca x Antillana introducido	GxAi	CENIAP-4, Choquette, Gripiña-5, Hass, Pollock, Winslowson
Guatemalteca x Antillana nativo	GxAn	Araira-1, CENIAP-7, Esparta, Figueroa, Guacara Morada, Lozada, Santa Cruz, Toledo, Zulia-2

Entre octubre de 2009 y marzo de 2010 se realizaron visitas periódicas a la colección para coleccionar muestras de individuos en floración para realizar los estudios morfoanatómico. Se tomaron de dos a cinco ramas apicales en floración en el rango medio inferior de la altura de cada árbol identificado previamente como un cultivar (grupos e híbridos de grupos) según Avilán y Rodríguez (1997) y se herborizaron utilizando procedimientos tradicionales. El número de individuos por cultivar incluidos en esta investigación resultó entre uno y cuatro, debido a la disponibilidad de materiales dentro del banco de germoplasma, eligiendo aquellos en floración durante el período de muestreo.

Revisión de literatura taxonómica

Se revisaron los descriptores de aguacate hasta ahora publicados (Barrientos *et al.*, 1991; Avilán y Rodríguez, 1997) y se condujo una revisión de distintos caracteres de la arquitectura foliar, y características del indumento (Hickey, 1973; Payne, 1978), para complementar la información de los descriptores y conferir mayor objetividad a los caracteres y sus estados de acuerdo con la terminología de rigor botánico existente.

Selección de caracteres morfológicos

Todos los especímenes fueron comparados entre sí para observar las diferencias y similitudes, tanto en el campo como bajo el microscopio estereoscópico, y así determinar la variación morfológica entre y dentro de los taxones, contrastando a su vez lo observado con el reporte de las descripciones originales y revisiones de literatura.

A partir de estas observaciones, se elaboró una lista de caracteres y estados de carácter en DELTA System (Dallwitz y Paine, 1993), considerando la mayor información posible de cada muestra. DELTA System es un paquete de programas de codificación y procesamiento de lenguaje taxonómico creado originalmente por Dallwitz y Paine (1993) en la Universidad de Canberra (Australia) para el estudio y análisis de insectos. El sistema de codificación de datos y sus productos resultaron exitosos para el manejo e identificación de plantas, animales y sistemas no vivos. Este sistema funciona con un editor de lenguaje (codificador) que genera instrucciones y directrices para la salida de claves dicotómicas y politómicas, claves interactivas, matrices triangulares de distancia para análisis multivariante y descripciones en lenguaje natural.

Los patrones de venación foliar fueron descritos utilizando las definiciones de Hickey (1973) y Dilcher (1974), mientras que la forma, dirección y orientación de los tricomas fueron identificados según Payne (1978) y Nishida (1999). Los estados señalados para la cobertura del indumento fueron definidos según Ferrer-Pereira *et al.* (2010).

En el análisis se incluyeron los caracteres relacionados con la inflorescencia y forma de las yemas florales ya que se han reportado como informativos dentro de los atributos diagnósticos de las especies de Lauraceae (Van der Werff, 2002; Ferrer-Pereira, 2012). Éstos fueron referenciados según las observaciones propias y publicaciones anteriores (Weberling, 1985; Ferrer-Pereira, 2012).

Todos los caracteres nuevos identificados en el análisis morfoanatómico fueron ilustrados y descritos.

Los datos referidos al fruto, tales como forma del pedúnculo y de los frutos, se tomaron de acuerdo a lo planteado por Avilán y Rodríguez (1997).

Preparaciones anatómicas

En los estudios epidérmicos se siguió el protocolo estandarizado por Ferrer Pereira *et al.* (2011), utilizando fragmentos de al menos 1 cm², tomados de la zona media de la hoja y aclarados por inmersión en ácido nítrico al 15% durante 20 a 40 min bajo calor constante en una plancha eléctrica. Las epidermis adaxial y abaxial se separaron cuidadosamente, removiéndose los restos adheridos de mesofilo con un pincel fino. La tinción se llevó a cabo con azul de toluidina acuoso al 0,5% p/v durante 15 a 25 min. Una vez teñidas, las epidermis se colocaron en montaje semipermanente con glicerina acuosa al 50%.

Las preparaciones anatómicas del nervio medio provenientes de los materiales cultivados se realizaron a partir de hojas preservadas en alcohol 70%. Se realizaron los cortes transversales del nervio medio a mano alzada a partir de la zona media de las hojas. Los fragmentos se trataron con cloro comercial diluido al 2,5% y se utilizó el protocolo de doble tinción de Kraus *et al.* (1998) con azul de astra y fucsina básica. Las láminas se prepararon con glicerina acuosa al 50% como montajes semipermanentes y se sellaron con acrílico líquido.

Recolección y procesamiento de datos en DELTA System

Se realizó el registro de atributos para todas las accesiones evaluadas y se generó una matriz informativa para la discriminación entre grupos potencialmente taxonómicos a partir del paquete DELTA System. Los caracteres y estados se registraron en el editor DELTA, siguiendo la descripción de atributos cualitativos y cuantitativos del programa, teniendo en cuenta el criterio de mayor independencia (Dallwitz y Paine, 1993).

El ordenamiento de los caracteres en la matriz se planteó en función de los órganos a describir, siguiendo la secuencia tradicional en las descripciones taxonómicas formales, comenzando por el hábito, siguiendo por tallos, ramas, pecíolos, láminas foliares, inflorescencias, flores (tépalos, androceo y gineceo) y frutos. Los caracteres de la relación entre la longitud de las inflorescencias con respecto de la hoja madura que la subtiende, así como la relación largo-ancho de la lámina foliar, fueron codificadas a partir de las mediciones cuantitativas contenidas en la hoja de cálculo (Ferrer-Pereira, 2012). Los atributos anatómicos se describieron de

acuerdo con Christophel *et al.* (1996), Nishida y Christophel (1999) y Nishida (1999).

Cada uno de los especímenes fue ingresado en la matriz del editor DELTA bajo un acrónimo de una a tres letras para identificar los grupos puros e híbridos, más un acrónimo para la identificación de un cultivar, separados entre sí por un guión bajo.

Una vez completo el registro de datos para cada accesión, se procedió a realizar una depuración de la matriz utilizando la herramienta *Summary* del programa *IntKey* (Dallwitz *et al.*, 2008), a fin de identificar los estados no codificados y/o dependientes. Con la matriz revisada y depurada, se ejecutaron las instrucciones para obtener la clave interactiva (*IntKey*) del conjunto de datos y determinar los atributos diagnósticos entre accesiones puras e híbridas, así como entre grupos hortícolas. Por medio de estas herramientas se identificaron los caracteres monomórficos (representados por un solo estado de carácter) y polimórficos (representados por más de un estado de carácter). Aquellos caracteres polimórficos cuya información sea útil para diferenciar entre grupos y/o cultivares serán considerados potencialmente discriminantes.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Análisis de los caracteres morfológicos registrados

Se encontraron 18 caracteres monomórficos y 113 polimórficos (incluyendo 10 caracteres cuantitativos) para un total de 131, de los cuales 71 resultaron potencialmente informativos desde el punto de vista taxonómico. Todas las UTO resultaron monomórficas para los siguientes estados de carácter: hábito arbóreo, sección transversal de los pecíolos siempre acanalada, tricomas simples y unicelulares cuando presentes, presencia de areolas perfectamente desarrolladas de contorno angular, con venación secundaria anastomosada, yemas florales de forma turbinada, tépalos externos e internos subiguales, pubescentes en ambas caras, con nueve estambres fértiles, anteras tetraloculares, glándulas del tercer verticilo estaminal estipitadas, adnatas a la base del

filamento, tres estaminodios sagitados, gineceo de ovario súpero, pubescente, hipanto ausente.

Caracteres morfológicos potencialmente discriminantes

La Tabla 2 muestra un resumen de la selección de atributos polimórficos discriminantes entre grupos hortícolas. Entre estos, se identificó que la presencia de olor anisado en los tallos, la sección transversal y pubescencia de las ramas, el contorno foliar y la presencia de bases cordadas o cuneadas y la ramificación de las venas secundarias pueden emplearse con fines taxonómicos; principalmente para separar entre los cultivares de Mexicana y de Antillana, ya que en los de Guatemalteca se registraron caracteres comunes con Antillana, por lo que su separación resultó incompleta. Esta condición puede estar influida por las afinidades genéticas de ambas variedades agronómicas, las cuales conforman los grupos más representativos de la colección, junto con el número de híbridos GxA.

Los cultivares de Mexicana tienen ramas y tallos pubescentes, con aroma anisado, hojas distribuidas uniformemente en las ramas, láminas de contorno ovado, ápice foliar con ángulo agudo, venas secundarias no ramificadas antes de alcanzar el margen y venación terciaria con patrón reticulado ortogonal; mientras que la mayoría de los cultivares de Antillana se caracterizan por poseer ramas y tallos angulares, glabros, sin aroma anisado, láminas foliares de contorno elíptico a obovado, base ligeramente cordada o cuneada, venación secundaria ramificada antes de alcanzar el margen y venación terciaria con patrón percurrente.

A diferencia de estas dos grupos hortícolas, las UTO de Guatemalteca tienen ramas y tallos sin olor anisado, glabros a pubescentes, angulares a teretes, láminas foliares de contorno ovado a elíptico, ápice foliar con ángulo agudo a obtuso, acuminado a redondeado, con base decurrente, desigual, ligeramente cordada o cuneada, venación secundaria ramificada antes de alcanzar el margen y venación terciaria con patrón reticulado a percurrente.

Tabla 2. Resumen de caracteres/estados morfoanatómicos relevantes, taxonómicamente informativos en grupos hortícolas de aguacates del INIA-CENIAP.

	Grupo Hortícola		M	A	G	MxA	MxG	GxAi	GxAn
Ramas	Presencia de aroma		presente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente
	Sección transversal		angular o terete	angular o terete	angular o terete	angular o terete	angular o terete	angular o terete	angular o terete
	Indumento	Presencia	con tricomas o glabros	glabros, muy raras veces con tricomas	glabros, pocas veces con tricomas	con tricomas o glabros	glabros, pocas veces con tricomas	glabros, pocas veces con tricomas	con tricomas o glabros
		Orientación	lisos a ondulados	lisos	lisos	lisos	ondulados	lisos	lisos
		Dirección	erectos o ascendentes	ascendentes	adpresos o ascendentes	adpresos	erectos	adpresos	adpresos
Cobertura		laxa a medianamente densa	muy laxa a laxa	laxa a medianamente densa	muy laxa a laxa	muy laxa a laxa	muy laxa a laxa	muy laxa a laxa	
Pecíolos	Sección transversal		acanalados	acanalados	acanalados	acanalados	acanalados	acanalados	acanalados
	Indumento	Presencia	con tricomas, raramente glabros	glabros, raramente con tricomas	glabros o con tricomas	con tricomas o glabros	con tricomas o glabros	glabros, raramente con tricomas	glabros, raramente con tricomas
		Orientación	lisos u ondulados	raramente lisos u ondulados	raramente lisos u ondulados	lisos	lisos u ondulados	raramente ondulados o lisos	lisos
		Dirección	ascendentes	ascendentes, raramente adpresos	adpresos, raramente ascendentes	adpresos	adpresos o ascendentes	ascendentes	adpresos, raramente ascendentes
Cobertura		laxa, pocas veces medianamente densa	laxa, pocas veces medianamente densa	raras veces, muy laxa a medianamente densa	muy laxa a laxa	muy laxa a laxa	muy laxa a laxa	muy laxa a laxa	
Láminas foliares	Contorno		ovado	ovado a elíptico, raras veces obovado	ovado a elíptico	ovado	ovado a elíptico	elíptico, raras veces ovado	ovado a elíptico, raras veces obovado
	Tamaño		medianamente anchas	anchas, raras veces anchas	medianamente anchas	medianamente anchas	medianamente anchas	anchas, raras veces anchas	anchas, raras veces anchas

Tabla 2. Resumen de caracteres/estados morfoanatómicos relevantes, taxonómicamente informativos en grupos hortícolas de aguacates del INIA-CENIAP (continuación).

		Grupo Hortícola	M	A	G	MxA	MxG	GxAi	GxAn
Láminas foliares	Ápice	Ángulo	agudo	obtuso, raras veces agudo	obtuso, raras veces agudo	agudo	agudo a obtuso	obtuso, raras veces agudo	obtuso, raras veces agudo
		Notas sobre el ápice*	acuminado o redondeado	acuminado	acuminado, raras veces redondeado	acuminado	acuminado, raras veces redondeado	acuminado	acuminado, raras veces redondeado
	Base	Ángulo	obtuso, raras veces agudo	obtuso, raras veces agudo	obtuso, raras veces agudo	obtuso	obtuso, raras veces agudo	obtuso, raras veces agudo	obtuso, raras veces agudo
		Notas sobre la base*	ocasionalmente decurrente	decurrente, ocasionalmente cuneada y desigual, raras veces ligeramente cordada	decurrente	desigual y decurrente, pocas veces ligeramente cordada	desigual y decurrente	desigual, decurrente y ligeramente cordada	desigual y decurrente, pocas veces ligeramente cordada
	Indumento	Presencia	con tricomas	con tricomas	con tricomas	con tricomas o glabras	con tricomas	con tricomas	con tricomas, raras veces glabras
		Orientación	ondulados o lisos	lisos, raras veces ondulados	lisos	lisos	lisos u ondulados	lisos u ondulados	lisos u ondulados
		Dirección	erectos	erectos, raras veces ascendentes o lisos	ascendentes o erectos	ascendentes	erectos	ascendentes	erectos, pocas veces ascendentes
		Cobertura	laxa, raras veces medianamente densa a densa	laxa, raras veces medianamente densa	laxa, raras veces medianamente densa	muy laxa a laxa	laxa a medianamente densa	laxa a medianamente densa	laxa a medianamente densa
	Venación	Ángulo de divergencia en las venas secundarias	agudo, pocas veces recto	agudo, raras veces recto u obtuso	agudo, raras veces recto	recto a obtuso	agudo u obtuso	agudo, raras veces recto u obtuso	agudo, raras veces recto u obtuso
		Curso de la ramificación secundaria	recto	recto o curvo	recto, raras veces curvo	recto o curvo	recto o curvo	curvo	recto, raras veces curvo
		Patrón de venación terciaria	reticulado	percurrente, raras veces reticulado	reticulado, raras veces percurrente	reticulado o percurrente	reticulado o percurrente	percurrente	percurrente
	Inflorescencias	Posición	subterminales	subterminales	subterminales	subterminales	subterminales	subterminales	subterminales
Emergencia de las subterminales		en las yemas apicales	desde la yema apical, raras veces por debajo del brote	en las yemas apicales	en las yemas apicales	por debajo de los nuevos brotes, raras veces en la yema apical	en las yemas apicales	desde la yema apical, raras veces por debajo del brote	

Tabla 2. Resumen de caracteres/estados morfoanatómicos relevantes, taxonómicamente informativos en grupos hortícolas de aguacates del INIA-CENIAP (continuación).

		Grupo Hortícola	M	A	G	MxA	MxG	GxAi	GxAn
Nervio Medio	Forma de las células		rectangulares	rectangulares	rectangulares	rectangulares	rectangulares	rectangulares	rectangulares
	Hipodermis		ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente
	Células oleíferas		presentes en PEmp	presentes en PEmp, raras veces en PEsp	presentes en PEmp, raras veces en ambos parénquimas	presentes en PEmp	presentes en PEmp o en PEsp	presentes en PEmp	presentes en PEmp
	Atributos del haz vascular	Forma del haz	forma de media luna	forma de media luna	forma de media luna	forma de media luna	forma de media luna	forma de media luna	forma de media luna
		Contorno abaxial	ondulado	ondulado	ondulado, raras veces liso	ondulado	ondulado	ondulado	ondulado
		Continuidad del haz	continuo, raras veces segmentado	segmentado	continuo o segmentado	segmentado	segmentado	segmentado	segmentado, raras veces continuo
Superficie adaxial del nervio		cóncava a plana	plana, raras veces convexa	convexa, raras veces plana	convexa	convexa, raras veces plana	convexa, raras veces plana	convexa, raras veces plana	
Epidermis	Ornato de paredes periclinales	Adaxiales	lisas	lisas	lisas	lisas	lisas	lisas	lisas
		Abaxiales	raras veces granulosas	lisas	lisas	lisas	lisas	lisas	lisas
		Presencia de superficies papilosas en la cara abaxial	siempre ausentes	siempre ausentes	siempre ausentes	siempre ausentes	siempre ausentes	raras veces presentes	siempre ausentes
	Grosor de las paredes anticlinales	Adaxiales	delgadas o gruesas	delgadas	delgadas, raras veces gruesas	delgadas	delgadas, ocasionalmente gruesas	delgadas, raras veces gruesas	delgadas, raras veces gruesas
		Abaxiales	delgadas, ocasionalmente gruesas	delgadas, ocasionalmente gruesas	delgadas o gruesas	delgadas	delgadas	delgadas, ocasionalmente gruesas	delgadas, raras veces gruesas
	Uniformidad de las paredes anticlinales	Adaxiales	regulares, ocasionalmente irregulares	regulares, ocasionalmente irregulares	regulares, raras veces irregulares	regulares	regulares	regulares, raras veces irregulares	regulares
		Abaxiales	irregulares, ocasionalmente regulares	regulares, ocasionalmente irregulares	regulares e irregulares	irregulares	regulares e irregulares	regulares, ocasionalmente irregulares	irregulares, raras veces regulares
	Contorno de las paredes anticlinales	Adaxiales	rectas, raras veces sinuosas	sinuosas, raras veces rectas	rectas u onduladas, raras veces sinuosas	rectas	rectas	rectas u onduladas	onduladas o sinuosas, raras veces rectas
		Abaxiales	rectas u onduladas, raras veces sinuosas	rectas, onduladas o sinuosas	onduladas, raras veces rectas	rectas	rectas u onduladas	onduladas, raras veces rectas	onduladas, raras veces sinuosas
	Forma del reborde inferior del aparato estomático		de labio grueso	de labio grueso	de labio grueso	de labio grueso	de labio grueso	de labio grueso	de labio grueso

Aunado a estos atributos, el indumento resultó variable y potencialmente informativo para la caracterización de grupos hortícolas y cultivares híbridos. Los tricomas pueden variar sobre las ramas, pecíolos, láminas foliares y tépalos en su dirección (de lisos a ondulados), orientación (adpresos hasta erectos) y cobertura (desde muy laxa a medianamente densa). Los atributos relacionados con las inflorescencias no resultaron discriminantes entre grupos hortícolas ni cultivares.

Consecuentemente, se identificó la utilidad taxonómica de algunas combinaciones de atributos de la manera siguiente: los cultivares de Mexicana tienen pecíolos siempre cubiertos de tricomas lisos u ondulados con dirección ascendente y cobertura muy laxa hasta medianamente densa, y láminas foliares con tricomas erectos; mientras que en Guatemalteca, los pecíolos pueden ser glabros o cubiertos de tricomas generalmente lisos, comúnmente adpresos, con cobertura laxa a medianamente densa, y láminas foliares siempre pubescentes, con tricomas lisos, erectos o ascendentes. Los materiales de Antillana tienen mayor variabilidad respecto al indumento, encontrándose todos los estados antes descritos.

Respecto al indumento en los cultivares híbridos, se distingue que los MxA tienen ramas con tricomas lisos, adpresos, de cobertura laxa, pecíolos glabros o pubescentes, láminas foliares con pubescencia ascendente y tépalos cubiertos de tricomas ondulados, adpresos a ascendentes. En los ejemplares de MxG, el indumento de las ramas y yemas está formado por tricomas ondulados, erectos, con cobertura muy laxa, pecíolos generalmente pubescentes, láminas foliares cubiertas de tricomas erectos en la superficie abaxial y tépalos con pubescencia ondulada y adpresa. En el caso de los híbridos GxA, se registraron similitudes con respecto al indumento de las ramas, pecíolos, láminas foliares y tépalos con los MxA, pero difieren en la cobertura, la cual varía desde muy laxa a medianamente densa. No se reportan diferencias resaltantes a partir del indumento entre los ejemplares de GxA nativos e introducidos.

Análisis de los caracteres anatómicos registrados:

Se registraron 64 caracteres a partir de los cortes transversales de nervio medio y lámina adyacente, así como de las preparaciones epidérmicas adaxiales y abaxiales. De este conjunto de caracteres, se encontraron 5 monomórficos y 30 polimórficos con potencialidad informativa en la discriminación de grupos.

Los atributos monomórficos son: presencia de haces vasculares recubiertos por una vaina esclerenquimática transcurrente de epidermis a epidermis, hipodermis ausente, epidermis

uniestratificada, haz vascular del nervio medio cóncavo-convexo (en forma de media luna), colénquima subepidérmico en la región abaxial del nervio medio, epidermis adaxial y abaxial formada por células poligonales con paredes periclinales lisas.

En la mayoría de las UTO, se encontraron variaciones en los estados de los caracteres analizados, como se describen a continuación:

En vista paradérmica, la epidermis adaxial y abaxial de las UTO están formadas por células poligonales, frecuentemente elongadas anticlinalmente y de paredes periclinales lisas. Las variaciones se reportan en el grosor (delgadas a gruesas), uniformidad (regulares a irregulares en grosor) y contorno (desde rectas hasta sinuosas) de las paredes anticlinales de ambas epidermis. Se registró la presencia de proyecciones papilosas sólo en unos pocos individuos de GxAi y todos los ejemplares presentaron los mismos atributos para el aparato estomático: deposición de la cutícula en el cuerno posterior con forma de labio delgado y células subsidiarias de tamaño y forma diferente.

Todos los ejemplares en transcurso presentaron una lámina foliar con capa cuticular de grosor variable, entre la mitad y menos de un cuarto de la altura de las células epidérmicas, seguida de una hilera de células epidérmicas rectangulares (con el eje mayor orientado periclinalmente), raras veces cuadrangulares (M_Duke3), pero siempre con paredes anticlinales más delgadas que la capa cuticular, raramente tanto o más ancha que la cutícula. El parénquima en empalizada está generalmente formado por dos hileras de células tabulares (con el eje mayor orientado anticlinalmente); a menudo las células de la hilera subepidérmica son más elongadas que las de la hilera interna, mientras que el parénquima esponjoso está formado por cuatro o cinco estratos, raras veces seis, laxo a compacto, formado por células lobuladas (Fig. 1a).

A excepción de los individuos del cultivar Ettinger (MxG), se encontraron células oleíferas entre el parénquima en empalizada, raras veces entre el parénquima esponjoso (Fig. 1).

Todas las UTO analizadas presentan haces vasculares rodeados por una vaina de esclerenquima transcurrente en el mesofilo y el haz vascular en el nervio medio con forma de media luna, rodeado por una vaina de esclerenquima de grosor variable, a menudo con contorno abaxial ondulado o sinuoso (ligeramente ondulado en G_Lind2). En los ejemplares de Lozada y Figueroa (GxAn) no se observó la formación de esclerenquima alrededor del haz vascular, pero se identificaron grupos de células

parenquimáticas formando proyecciones sinuosas que penetran hacia el floema y el parénquima del nervio medio (Fig. 1b, 1h).

El floema está formado por haces compactos o segmentados y, en la mayoría de las UTO, se reportó la presencia de agrupamientos de células parenquimáticas de menor tamaño que las regulares, ubicadas justo por debajo de la vaina de esclerenquima en posición abaxial, lo cual indica dimorfismo en el parénquima del nervio medio. El borde abaxial del nervio medio está conformado por hasta 11 hileras de colénquima lagunar en posición subepidérmica, mientras que la superficie adaxial presentó un contorno variable, plana o convexa, generalmente formada por colénquima lagunar, raramente por esclerenquima. En Duke (M), Ryan (MxG) y CENIAP-4 (GxAi) se reportó la presencia de células oleíferas en la región adaxial o abaxial del haz vascular del nervio medio.

En la figura 2 se ilustra la presencia de fibras de esclerenquima en el arco adaxial del haz vascular del nervio medio, y/o por debajo del floema (Fig. 2a, b, c y d), encontradas en Duke (M), Barker, Catalina y Catire (A), CENIAP-12 (G), Hass y Pollock (GxAi), Monroe (MxA) y Zulia-2 (GxAñ); esclerenquima subepidérmica en la superficie abaxial (Fig. 2c) y células parenquimáticas dimórficas (Fig. 2d, e y f), donde las de tamaño menor se encuentran asociadas al floema. No parecen presentar ninguna función específica, pues no presentan inclusiones, ni cloroplastos, sólo acompañan al floema como soporte y relleno. Este dimorfismo podría estar asociado al desarrollo del nervio medio a partir de los meristemos foliares que lo originan, siendo que estas células de menor tamaño asemejan células de relleno entre la vaina de esclerenquima y el parénquima; sin embargo, es necesario realizar un estudio ontogenético de la hoja para confirmar esta presunción.

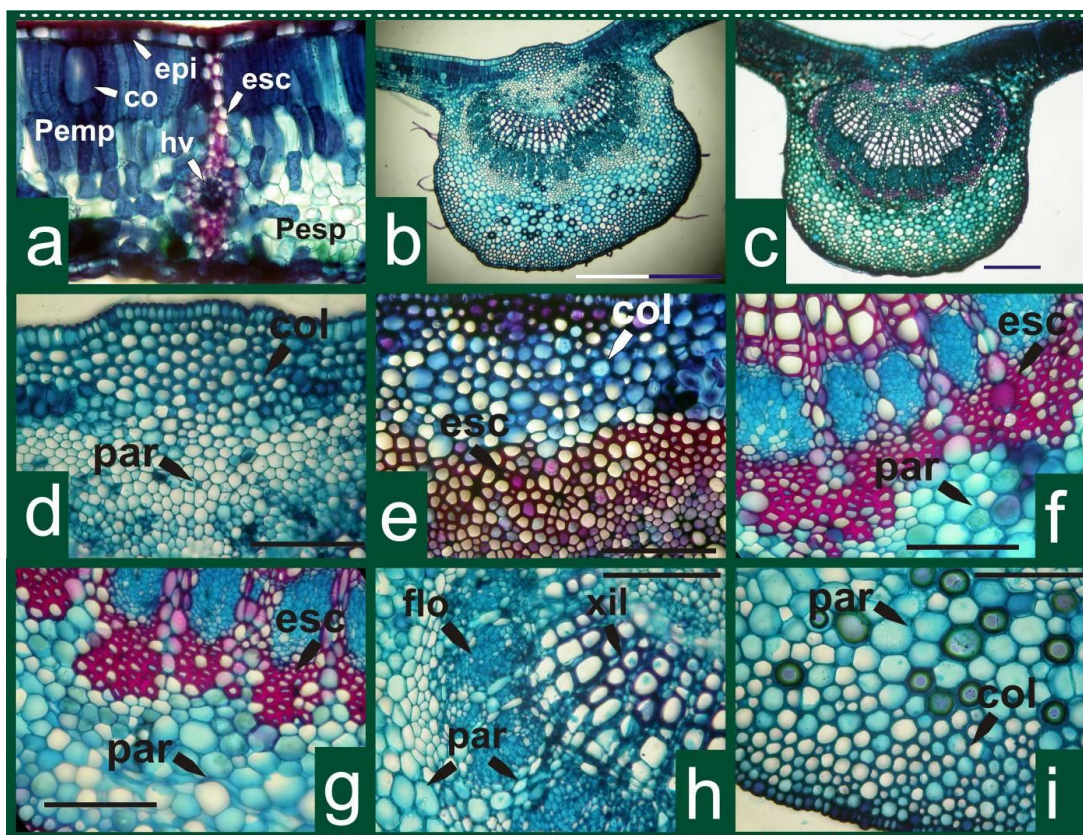


Figura 1. Corte transversal de mesofilo y nervio medio en ejemplares de aguacate, mostrando la variación descrita para la superficie adaxial, vaina esclerenquimática y presencia de los tejidos relativos al haz vascular en cultivares de aguacate. Leyenda: célula oleífera (co), colénquima (col), epidermis (epi), esclerenquima (esc), floema (flo), haz vascular (hv), parénquima (par), parénquima en empalizada (Pemp), parénquima esponjoso (Pesp) y xilema (xil). Barra en b y c equivale 500 μ m; barra en a, d, e, f, g, h e i equivale 100 μ m. Duke (a), Lozada (b, d, h e i), Catire (c), CENIAP-12 (e) y Choquette (f, g).

Hasta la fecha, se ha publicado muy poca información sobre las características anatómicas de materiales venezolanos de aguacate por lo que el contenido de esta investigación reviste gran importancia para la comunidad científica agrícola de Venezuela. Algunos caracteres relativos a la epidermis y mesofilo foliar reportados por Jáuregui *et al.* (1998) (cutícula y epidermis adaxial con paredes gruesas y rectas y haces vasculares transcurrentes en el mesofilo) coinciden con los resultados descritos para los cultivares mexicanos incluidos en esta investigación; sin embargo, se amplió el conjunto de atributos relacionados con la anatomía del nervio medio. La identificación de rasgos xeromorfos en la anatomía foliar descrita por Jáuregui *et al.* (1998), y confirmada en esta investigación para las accesiones de Mexicana, podría explicarse por la adaptación genotípica y fenotípica derivada de la domesticación de los cultivares mexicanos, ya que los asentamientos de civilizaciones mesoamericanas asociados a este grupo hortícola están relacionados con ambientes de baja precipitación en altitudes elevadas en México (Smith, 1966, Chen *et al.* 2008).

Caracteres anatómicos potencialmente discriminantes

El análisis y estudio de los atributos anatómicos seleccionados y registrados indicó variabilidad potencialmente efectiva para la identificación de grupos afines a las variedades Mexicana,

Guatemalteca y Antillana. Un conjunto de caracteres relativos a la estructura del haz vascular en el nervio medio y las células epidérmicas resultaron discriminantes.

Los cultivares de Mexicana pueden diferenciarse por la presencia de una vaina esclerenquimática uniforme alrededor del haz vascular, superficie plana en la cara adaxial del nervio medio, células epidérmicas adaxiales con paredes anticlinales gruesas, irregulares en grosor y de contorno recto. Los cultivares híbridos MxG y MxA se distinguen de los cultivares puros de Mexicana por las interrupciones del floema en el haz (haces floemáticos segmentados); sin embargo, pueden diferenciarse de otras razas por la ausencia de células parenquimáticas de menor tamaño por debajo del haz vascular (parénquima del nervio medio con células uniformes), superficie adaxial del nervio medio convexa, formada por esclerénquima y células epidérmicas adaxiales con paredes anticlinales gruesas, de contorno recto.

Los atributos son menos discriminantes entre los ejemplares de Guatemalteca y Antillana, así como en los híbridos GxA. El grosor y el contorno de las paredes anticlinales de las células epidérmicas adaxiales funcionaron para diferenciar parcialmente los dos grupos, siendo delgado y sinuoso en Antillana y delgado a grueso, recto a ondulado en Guatemalteca.

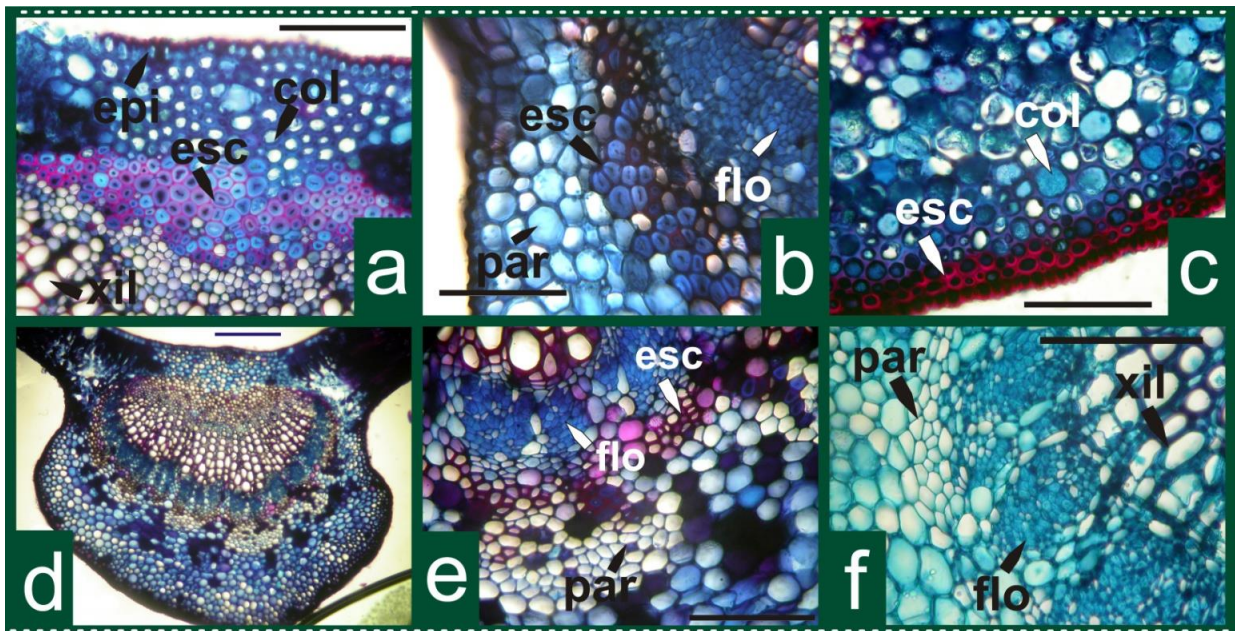


Fig. 2. Grupos de fibras esclerenquimáticas asociadas al haz vascular en posición adaxial (a) y abaxial (b), esclerénquima subepidérmico en posición abaxial del nervio medio (c), parénquima dimórfico (d) con grupo de células parenquimáticas de tamaño desigual por debajo del esclerénquima que protege abaxialmente al floema (e) y parénquima uniforme (f). Leyenda: colénquima (col), epidermis (epi), esclerénquima (esc), floema (flo), parénquima (par) y xilema (xil). Barra en a, b, c, e y f equivale 100 μm ; barra en d equivale 500 μm .

Aporte a los descriptores de cultivares de aguacate para Venezuela de los caracteres-estados evaluados

Al comparar los caracteres potencialmente descriptivos y taxonómicos entre grupos hortícolas, antes reconocidos como variedades agronómicas, junto con los atributos empleados en los descriptores de aguacate (*Persea* spp.) de Avilán y Rodríguez (1997) e IPGRI (1995) se encontraron diferencias notorias en la importancia relativa de las características de los frutos. En el descriptor del IPGRI (1995), sólo 34 atributos describen la morfología general de la planta, de las hojas, las inflorescencias y las flores; mientras que el fruto y sus aspectos agronómicos se extienden hasta 68 caracteres. De forma similar ocurre con el descriptor de Avilán y Rodríguez (1997) y Barrientos *et al.* (1991), donde la importancia mayor recae en atributos altamente variables como el fruto. La importancia dirigida al aprovechamiento del producto comercial del cultivo influye sobre la implementación de los descriptores, y más aún, sobre la identificación de los materiales depositados en cualquier banco de germoplasma, especialmente si los individuos no han alcanzado la madurez reproductiva. Algunos avezados autores han realizado propuestas taxonómicas para el subgénero *Persea* bajo estas consideraciones (Bergh *et al.*, 1973; Scora y Bergh, 1990; Zentmyer, 1991).

CONCLUSIONES

Los siguientes caracteres resultaron taxonómicamente discriminantes entre los cultivares de la colección de aguacates del INIA-CENIAP: presencia, dirección, orientación y cobertura del indumento en ramas, yemas, pecíolos, láminas foliares y tépalos, el contorno, ángulo apical y proyecciones de la base en las láminas foliares, sección transversal de los tallos y presencia de aroma anisado, curso y unión de las ramificaciones secundarias, patrón de la venación terciaria, contorno abaxial y grosor de la vaina esclerenquimática, compactación del floema en el haz vascular, superficie adaxial del nervio medio, y grosor, contorno y uniformidad de las paredes anticlinales de las células epidérmicas adaxiales y abaxiales.

Los cultivares de Mexicana se distinguen morfoanatómicamente del resto de la muestra, observándose mayor relación entre Antillana y Guatemalteca por la variabilidad registrada en los cultivares identificados. Los atributos relacionados con indumento resultaron altamente informativos para discriminar entre variedades agronómicas.

Se identificaron diferencias morfológicas entre los híbridos GxA introducidos respecto a los GxA

nativos basadas en la cobertura, dirección y orientación del indumento en ramas, láminas foliares y tépalos, contorno de las láminas foliares, venación secundaria y terciaria.

Una novedad derivada de esta investigación consiste en la inclusión de atributos morfológicos y anatómicos para la identificación de los materiales, tales como el indumento en las ramas y hojas, la venación foliar, la variación de las paredes anticlinales en las epidermis así como el tejido esclerenquimático en el nervio medio. Esta ampliación de los descriptores fortalece la certificación de plantas dentro del Banco de Germoplasma del INIA-CENIAP junto con los planes de mejoramiento genético para el cultivo.

REFERENCIAS

- Ashworth, V.E.T.M., Kobayashi, M.C., De la Cruz, M., Clegg M.T. 2004. Microsatellite markers in avocado (*Persea americana* Mill.): development of dinucleotide and trinucleotide markers. *Scientia Horticulturae*, 101: 255-267, <http://scihub.cc/10.1016/j.scienta.2003.11.008>.
- Avilán, L., Rodríguez, M. 1997. Descripción y evaluación de la colección de aguacates (*Persea* spp.) del CENIAP (Serie A N° 12). Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias, Centro Nacional de Investigaciones Agropecuarias, IICA/CRéA/PROCIANDINO/FRUTEX, Venezuela.
- Bailey, L.H. 1918. The indigen and cultigen. *Science*, 47: 306-308.
- Barrientos, A.F., Ben Ya'acov, A.D., De La Cruz, E., López, T.L., Bufler, G., Borys M.W. 1991. Descriptores para aguacate. Descriptors for avocado. Fundación Salvador Sánchez Colín, CICTAMEX S.C. Folleto 1. México.
- Bergh, B.O., Scora, R.W., Storey W.R. 1973. A comparison of the leaf terpenes in *Persea* subgenus *Persea*. *Botanical Gazette*, 134: 130-134.
- Brickell, C.D., Alexander, C., David, J.C., Hettterscheid, W.L.A., Leslie, A.C., Malecot, V., Jin X., member of the Editorial Committee, Cubey, J.J. 2009. International Code of Nomenclature for Cultivated Plants (ICNCP or Cultivated Plant Code), incorporating the Rules and Recommendations for naming plants in cultivation. 8th edn. Adopted by the International Union of Biological Sciences International Commission for the

- Nomenclature of Cultivated Plants. International Society of Horticultural Science. Acta Horticulturae, 10: 1-184, <http://sci-hub.cc/10.17660/ActaHortic.2004.647.13>.
- Chen, H., Morrell, P., Ashworth, V., De la Cruz, M., Clegg M. 2008. Tracing the geographic origin of major avocado cultivars. Journal of Heredity, 100: 56-65, <http://sci-hub.cc/10.1093/jhered/esn068>.
- Christophel, D.C., Kerrigan, R., Rowett, A.I. 1996. The use of cuticular features in the taxonomy of the Lauraceae. Annals of the Missouri Botanical Garden, 83: 419-432, <http://sci-hub.cc/10.2307/2399871>.
- Dallwitz, M.J., Paine, T.A. 1993 onwards. Definition of the DELTA format. [<http://delta-intkey.com>].
- Dallwitz, M.J., Paine, T.A., Zurcher, E.J. 2008. IntKey - The interactive key program. Version 5.11 (for Windows). CSIRO. Division of Entomology. Canberra. <http://delta-intkey.com/>.
- Dilcher, D.L. 1974. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. Botanical Review, 40: 1-157.
- Ferrer-Pereira, H., Vivas-Arroyo, Y., Nozawa, S., Hokche, O., Pérez-Cortéz, S., Rodríguez, L., Mostacero, J., Estrada, J. 2010. Aplicación de herramientas computacionales en el estudio morfológico del género *Merremia*. Rodriguésia, 61: 661-668.
- Ferrer-Pereira, H., Raymúndez, M.B., Pérez-Almeida, I. 2011. Caracterización anatómica del nervio medio de los aguacates mexicanos depositados en el INIA-CENIAP. XIX Congreso Venezolano de Botánica, Maracay, Estado Aragua.
- Ferrer-Pereira, H. 2012. Aportes al conocimiento taxonómico del género *Persea* (Lauraceae) en Venezuela. Hoehnea, 39: 435-478.
- Galindo-Tovar, M.E., N. Ogata-Aguilar y A.M. Arzate-Fernández. 2008. Some aspects of avocado (*Persea americana* Mill.) diversity and domestication in Mesoamerica. Genetic Resources and Crop Evolution, 55: 441-150.
- Hickey, L. 1973. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. American Journal of Botany, 60: 17-33.
- IPGRI. 1995. Descriptores para aguacate (*Persea* spp.). Instituto Internacional de Recursos Fitogenéticos, Italia.
- Jáuregui, D.; García, M., Avilán, L. 1998. Anatomía foliar de dos cultivares y un híbrido de la colección de aguacates del Centro Nacional de Investigaciones Agropecuarias. Proceedings of the Interamerican Society of Tropical Horticulture, 42: 284-291.
- Kopp, L. 1966. A taxonomic revision of the genus *Persea* in the western hemisphere (Perseeae-Lauraceae). Memoires of the New York Botanical Garden, 14: 1-117.
- Kraus, J.E., de Sousa, H.C., Rezende, M.H., Castro, N.M., Vecchi, C., Luque R. 1998. Astra Blue and Basic Fuchsin Double Staining of Plant Materials. Biotechnic and Histochemistry, 73: 235-243.
- Nishida, S. 1999. Revision of *Beilschmiedia* (Lauraceae) in the Neotropics. Annals of the Missouri Botanical Garden, 86: 657-701, <http://sci-hub.cc/10.2307/2666150>.
- Nishida, S., Christophel D.C. 1999. Leaf anatomy of *Beilschmiedia* (Lauraceae) in Neotropics. Nature and Human Activities 4: 9-43.
- Nishida, S., Van der Werff H. 2007. Are cuticular characters useful in solving generic relationships of problematic species of Lauraceae?. Taxon, 56: 1229-1237, <http://sci-hub.cc/10.2307/25065914>.
- Payne, W.W. 1978. A glossary of plant hair terminology. Brittonia, 30: 239-255.
- Popenoe, W. 1951. Notes from Honduras. Proceedings of the Florida State Horticulture Society, 64: 255-257.
- Rincón-Hernández, C., Sánchez Pérez, J.L., Espinosa-García, F.J. 2011. Caracterización química foliar de los árboles de aguacate criollo (*Persea americana* var. *drymifolia*) en los bancos de germoplasma de Michoacán, México. Revista Mexicana de Biodiversidad, 82: 395-412.
- Schieber, E., Zentmyer, G. 1983. *Persea* exploration in Central America: An Interview and Discussion. California Avocado Society Yearbook, 67: 93-103.
- Schnell, R.J., Brown, J.S., Otano, C.T., Power, E.J., Krol, C.A. 2003. Evaluation of avocado germplasm using microsatellite markers. Journal of the American Society for Horticultural Science, 128: 881-889.
- Scora, R.W., Bergh, B.O. 1990. The origin and taxonomy of avocado *Persea americana* Mill. Lauraceae. Acta Horticulturae, 275: 387-394.

- Smith, C.E. 1966. Archeological evidence for selection in avocado. *Economic Botany*, 20: 169-175.
- Van der Werff, H. 2002. A synopsis of *Persea* (Lauraceae) in Central America. *Novon*, 12: 575-586.
- Weberling, F. 1985. Zur Infloreszenzmorphologie der Lauraceae. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, 107: 395-414.
- Zentmyer, G.A. 1991. The Genus *Persea*. *California Avocado Society Yearbook*, 75: 119-123.
- Zentmyer, G.A., Schieber, E. 1973. Collecting *Perseas* in Central America and Mexico. *California Avocado Society Yearbook*, 56: 94-101.
- Zentmyer, G.A., Schieber, E. 1978. Exploring for *Persea* in Latin America. *California Avocado Society Yearbook*, 62: 60-65.
- Zentmyer, G.A., Schieber, E. 1989. Aguacate de Mico. *California Avocado Society Yearbook*, 73: 167-172.
- Zentmyer, G.A., Guillemet, F.B., Harjung, M.K., Zaki, A.I. 1977. Resistance to *Phytophthora* root rot. *California Avocado Society Yearbook*, 61: 76-80.