



Artículo Científico

Estabilidad genética de plantas de yuca propagadas *in vitro* mediante embriogénesis somática

Genetic stability in cassava plants propagated *in vitro* by somatic embryogenesis

José G. Albarrán Rincón^{1*}, Hilda del C. Fernández González², Iselen E. Trujillo Díaz³ , Efraín G. Salazar Yamarte^{2†}, Francia C. Fuenmayor Campos⁴ , Andy A. Díaz-López^{5,6} , María C. Torrealba², Carlos Marín⁴

¹Investigador Independiente. ²Profesional de Investigación, Unidad de Biotecnología Vegetal, Centro Nacional de Investigaciones Agropecuarias – Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas (INIA-CENIAP), Av. Universidad vía El Limón, Recinto Universitario, Código Postal: 2103. Maracay, Venezuela. ³Docente Investigador Instituto de Estudios Científicos y Tecnológicos (IDECYT), Centro de Agroecología Tropical (CEDAT), Universidad Nacional Experimental Simón Rodríguez (UNESR), Altos de la Mariposa, Sector El Cují, Código Postal: 49825. Miranda, Venezuela. ⁴Profesional de Investigación, Unidad de Recursos Fitogenéticos, Centro Nacional de Investigaciones Agropecuarias – Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas (INIA-CENIAP), Av. Universidad vía El Limón, Recinto Universitario, Código Postal: 2103. Maracay, Venezuela. ⁵Personal de Investigación, Laboratorio de Cultivo de Células y Tejidos, Dirección de Agricultura y Soberanía Alimentaria (ASA), Fundación Instituto de Estudios Avanzados (IDEA), Carretera Nacional Hoyo de La Puerta-El Placer, Valle de Sartenejas, Código Postal 1080. Baruta, Venezuela. ⁶Investigador de la Fundación Grupo para la Investigación, Formación y Edición Transdisciplinar (GIFET), Calle Soublette, Sector Centro, Edificio El Faro, Código Postal: 2103. Maracay, Venezuela.

*Correo electrónico: jgalbarran@gmail.com

Recibido: 20-08-2025. Aceptado: 27-11-2025. Publicado: 30-12-2025.

Resumen

La embriogénesis somática (ES) es un método alternativo de propagación *in vitro* que contribuye con la oferta de plantas de calidad, sin embargo, durante su desarrollo pueden ocurrir cambios genéticos, que son necesarios detectar, antes de su trasplante a campo. La caracterización molecular utilizando marcadores tipo microsatélites (SSR) representa una técnica válida para detectar dichos cambios genéticos en las plantas micropropagadas. Con este fin, se evaluó la estabilidad genética en el cultivar PER-183, seleccionado por su alta tasa de propagación *in vitro*, utilizando 15 marcadores SSR. Para el análisis del ADN se tomaron muestras de hojas provenientes de 13 plantas madre establecidas en condiciones de umbráculo

provenientes del cultivo de estacas y 11 de plantas propagadas por embriogénesis somática. El análisis de conglomerados a través del método UPGMA, indica que la estructura de agrupamiento observado en el dendrograma representa aproximadamente el 79,9% de la información de la matriz de distancias genéticas original, permitiendo la separación de las muestras en tres grupos diferentes, así como la obtención de 151 bandas, de los cuales tres SSR no mostraron polimorfismos entre la planta madre y las propagadas *in vitro*. Las bandas polimórficas las produjeron los loci Y63, Y69 y Y171. Los marcadores microsatélites, fueron eficientes al permitir identificar el grado de similitud entre las plantas madres y las obtenidas por ES, por lo que estos marcadores pueden ser recomendados para evaluar la estabilidad genética de las plantas ob-

tenidas.

Palabras clave: Embriogénesis somática; marcadores moleculares; biotecnología, microsatélites, *Manihot esculenta* Crantz

Abstract

Somatic embryogenesis (SE) is an alternative method of *in vitro* propagation that contributes to the supply of quality plants. However, genetic changes can occur during its development, which must be detected before transplanting to the field. Molecular characterization using microsatellite (SSR) markers is a valid technique for detecting such genetic changes in micropropagated plants. To this end, the genetic stability of the PER-183 cultivar, selected for its high rate of *in vitro* propagation, was evaluated using 15 SSR markers. For DNA analysis, leaf samples were taken from 13 mother plants established in shade house conditions from cuttings and 11 from plants propagated by somatic embryogenesis. Cluster analysis using the UPGMA method indicates that the grouping structure observed in the dendrogram represents approximately 79.9% of the information in the original genetic distance matrix, allowing the samples to be separated into three different groups and 151 bands to be obtained, of which three SSRs showed no polymorphisms between the mother plant and those propagated *in vitro*. The polymorphic bands were produced by loci Y63, Y69, and Y171. The microsatellite markers were efficient in identifying the degree of similarity between the mother plants and those obtained by ES, so these markers can be recommended.

Keywords: Somatic embryogenesis; molecular markers; biotechnology; microsatellites; *Manihot esculenta* Crantz.

Introducción

En Venezuela la yuca es un cultivo tradicional, que,

junto con el frijol, maíz y el plátano, conforman la dieta de nuestra población rural (Guzmán, 2004) y ha sido considerado un cultivo marginal, tradicionalmente desarrollado por los agricultores de menores recursos económicos (Montaldo, 1996).

Uno de los principales problemas que enfrentan los productores de yuca de nuestro país es la carencia de “semilla” y la baja calidad del material de siembra disponible (Romay *et al.*, 2006; Romero y Flores, 2020), debido principalmente a la susceptibilidad del cultivo al ataque por enfermedades virales y bacterianas, efecto de factores abióticos y bajas tasas de multiplicación por estacas. Los programas de mejoramiento genético tradicionales del cultivo, aunque han dado buenos resultados en la selección de cultivares, no han sido efectivos en la oferta de un material sano adaptado a las diferentes condiciones agroclimáticas productoras de yuca del país, y mucho menos a la industrialización del cultivo, como ocurre en países vecinos como Brasil donde la cadena agro-industrial de la yuca muestra que, al menos para la producción de almidón, ha crecido pasando de unas 400000 t en 2000 a 676700 t en 2023 (Centro de Estudios Avanzados en Economía Aplicada [CEPEA], 2023).

La Biotecnología puede contribuir a la oferta de una “semilla” con la calidad requerida por nuestros agricultores, haciendo uso de las técnicas de cultivo de tejidos, como es en este caso la embriogénesis somática. Sin embargo, es importante destacar, que la uniformidad genética es uno de los prerequisites de la micropropagación de especies vegetales.

Una de las consecuencias del proceso de cultivo *in vitro* es la presencia de variación somaclonal en los individuos regenerados, originado por diferentes factores relacionados con el genotipo de la especie e interacción fisicoquímica del sistema de cultivo. La variación somaclonal generalmente es espontánea, y los cambios pueden ser heredables o no. Las he-



redables pueden incluir alteraciones genéticas como mutaciones puntuales, deleciones o reordenamientos cromosómicos, mientras que las no heredables o epigenéticas afectan la expresión génica sin modificar la secuencia del ADN, como ocurre con la metilación o la modificación de histonas (Patiño Torres, 2010). Una de las estrategias utilizadas para identificar las variantes somaclonales son los marcadores moleculares y su detección temprana puede contribuir con la calidad y seguridad de las plantas propagadas (Ramírez-Mosqueda *et al.*, 2024). Estudios sobre la fidelidad e identidad genética de plantas propagadas *in vitro* utilizando marcadores basados en el ADN se han realizado en plantas como plátano (Rout *et al.*, 2009), yuca (Osorio *et al.*, 2012), agave (Chávez Ortiz, 2020); pasturas (Carrodegua-González y Zúñiga-Orozco 2021).

Existen diversas técnicas moleculares para evaluar la uniformidad y variabilidad genética en cultivos *in vitro*. Los RFLP y RAPD fueron ampliamente utilizados en etapas iniciales, aunque presentan limitaciones de reproducibilidad. En contraste, los AFLP y SSR se han consolidado como los métodos más confiables y reproducibles, capaces de detectar variaciones somaclonales incluso en regiones repetitivas o no codificantes. Los SSR, en particular, destacan por su abundancia en el genoma, carácter codominante y alto nivel de polimorfismo, lo que permite identificar heterocigotos y homocigotos con gran precisión (Whankaew *et al.*, 2012; Tiwari *et al.*, 2013). Estudios recientes en agave y especies tropicales confirman esta tendencia, empleando AFLP y SSR junto con la caracterización de genes como SERK, lo que refuerza su papel central en el monitoreo de la fidelidad genética en programas de micropropagación (Paredes-Ulloa *et al.*, 2023; Reyes-Díaz & Arzate-Fernández, 2024).

Los marcadores moleculares tipo microsatélites han permitido detectar diferencias genéticas o similitud en diferentes especies propagadas *in vitro*, tales como: oca (*Oxalis tuberosa*) (Ferro Mauricio, 2021); coco

(*Cocos nucifera* L.) (Bandupriya *et al.*, 2017). En yuca, Raemakers *et al.*, (1993) describen cómo la micropropagación de yuca permite conservar genotipos élite libres de enfermedades, pero puede generar variaciones genéticas. Por eso, se recomienda el uso de marcadores SSR (microsatélites) para verificar la fidelidad genética de las plantas propagadas *in vitro* y detectar posibles mutaciones somaclonales.

En yuca la propagación *in vitro* por embriogénesis somática es dependiente del genotipo (Yelli *et al.*, 2023), en tal sentido, se evaluó el potencial de propagación por ES de los clones: PER-183, cubana y Criolla, obteniéndose mayores tasas de multiplicación en PER-183 (Albarrán *et al.*, 2018), siendo así seleccionado para la evaluación de estabilidad genética por SSR. El PER-183 es un híbrido seleccionado en los valles interandinos de Colombia por su alto rendimiento agronómico, adaptación agroecológica, buena textura y sabor (Rosero Alpala *et al.*, 2023) y también por su tolerancia a la enfermedad viral “Cuero de sapo” (Álvarez, 2015), enfermedad que ingresó en el país desde el año 2001 según reportes de Chaparro-Martínez *et al.* (2001).

Materiales y Métodos

Se utilizaron plantas madre de campo y propagadas *in vitro* por embriogénesis somática del clon PER-183. Para la caracterización molecular se utilizaron 15 marcadores moleculares tipo microsatélites según Chavarriaga *et al.* (1998) y Mba *et al.* (2001) seleccionados por su alto polimorfismo en yuca (Cuadro 1).

La extracción de ADN se realizó según el protocolo propuesto por Chavarriaga *et al.* (1998) y Mba *et al.* (2001) en muestras de hojas jóvenes. Para el análisis del ADN se tomaron muestras de hojas provenientes de 13 plantas madre establecidas en condiciones de umbráculo provenientes del cultivo de estacas y 11 de plantas propagadas por embriogénesis somática. El ADN se cuantificó en un NANODROP-1000 Es-



Cuadro 1

Secuencia de los primers SSR utilizados para la caracterización molecular del clon PER-183.

Primer	Forward primer	Reverse primer
SSRY21	CCTGCCACAATATTGAAATGG	CAACAATTGGACTAAGCAGCA
SSRY59	GCAATGCAGTGAACCATCTTT	CGTTTGTCTTTCTGATGTTC
SSRY69	CGATCTCAGTCGATACCCAAG	CACTCCGTTGCAGGCATTA
SSRY181	GGAATTCTTTGCTTATGATGCC	TTCCTTTACAATTCTGGACGC
SSRY103	TGAGAAGGAAACTGCTTGAC	CAGCAAGACCATCACCAGTTT
SSRY63	TCAGAATCATCTACCTTGGA	AAGACAATCATTTTGTGCTCCA
SSRY38	GGCTGTTTCGTGATCCTTATTAAC	GTAGTTGAGAAAACCTTGCATGAG
SSRY47	GGAGCACCTTTTGTGAGTT	TCATAAAGCTCGTGATTTCCA
SSRY10	CGTTTGTCTTTCTGATGTTCT	TGCAATGCAGTGAACCATCT
SSRY171	ACTGTGCCAAAATAGCCAAATAGT	TCATGAGTGTGGGATGTTTTTATG
SSRY19	TGTAAGGCATTCCAAGAATTATCA	TCTCCTGTGAAAAGTGCATGA
SSRY100	ATCCTTGCCTGACATTTTGC	TTCCGAGAGTCCAATTGTTG
SSRY183	TGCTGTGATTAAGGAACCAACTT	TTAACTTTTCCAGTTCTACCCA
SSRY64	CGACAAGTCGTATATGTAGTATTCACG	GCAGAGGTGGCTAACGAGAC

pectrophotometer Thermo Scientific y se diluyó a una concentración aproximada de 25 ng.µL⁻¹. La mezcla de reacción fue de 15 µL compuesta por: Buffer 5X, MgCl₂ 25 mM, Taq polimerasa 1U, DNTP 200 uM, 0.1 BSA mg.mL⁻¹, agua destilada estéril. Para las reacciones de PCR se utilizó un termociclador marca TECHNE TC512. Las condiciones de amplificación fueron: 1) 94°C por 1 min, 2) 94°C por 30 s, 3) 55°C por 1 min, 4) 72°C por 2 min, 5) Desde el paso 2, se repitió 29 veces, 6) 72°C por 5 min, 7) 4°C durante tiempo indeterminado. La longitud de los productos de amplificación se estimó por comparación con un marcador de peso molecular de 25 pb (PROMEGA®).

Los productos de PCR se separaron mediante electroforesis en geles de agarosa al 1,5% mezclando en partes iguales agarosa con agarosa para pequeños fragmentos MetaPhor™. Los productos de amplificación se visualizaron con el equipo ChemiDoc-It™, software Quantity One®. Los patrones de bandas obtenidos fueron codificados como cero y uno para fragmentos ausentes y presentes, respectivamente. Luego, se

construyó una matriz binaria que permitió realizar el análisis estadístico mediante el uso del software IN-FOSTAT v.1/profesional. Se determinó el contenido de información polimórfica para evaluar la capacidad discriminatoria de cada marcador del SSR en detectar locus polimórficos.

Para el análisis se empleó el método de agrupamiento UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean), utilizando la matriz de similitud para generar el dendrograma de genotipos. El coeficiente de Jaccard se calculó mediante la fórmula (Rohlf y Sokal, 1981).

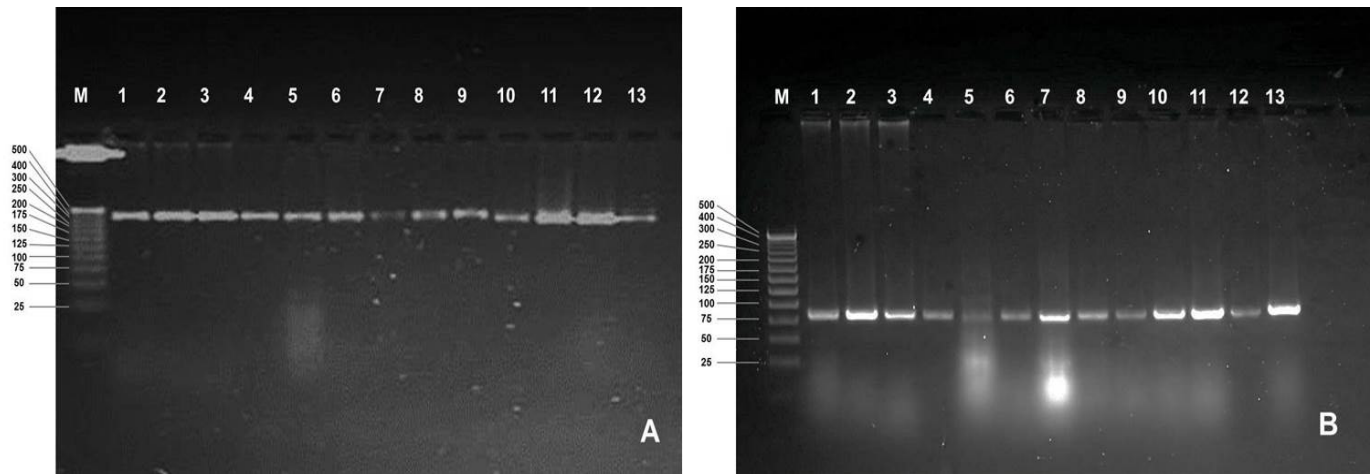
Resultados y Discusión

El análisis molecular permitió obtener un total de 151 bandas, de los cuales Y181, Y64 y Y100 no mostraron polimorfismos entre la planta madre y las propagadas por embriogénesis somática (figura 1). Las bandas polimórficas las produjeron los loci Y63, Y69 y Y171 (figura 2).



Figura 1

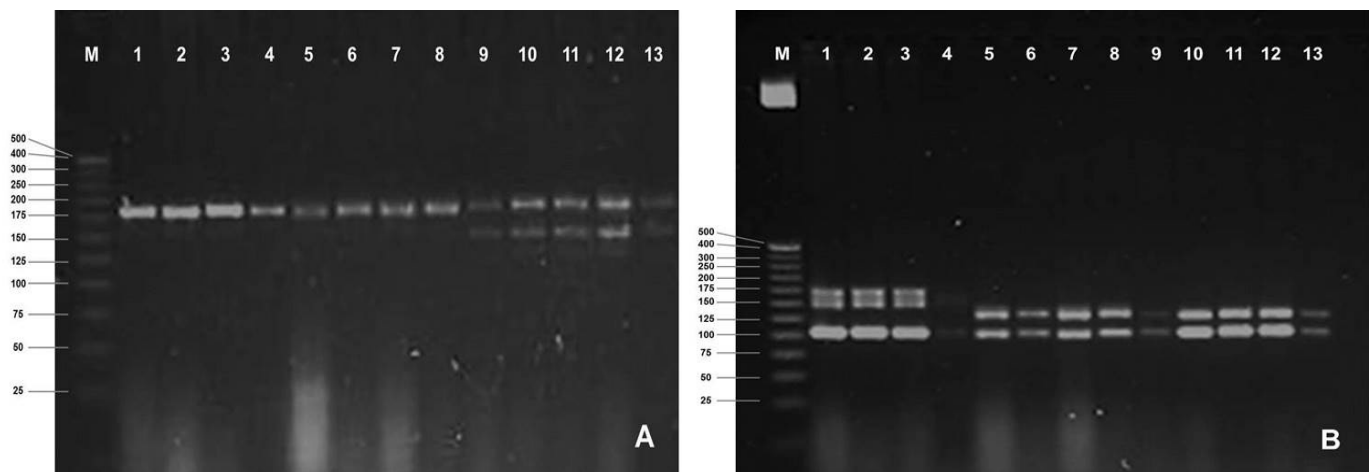
Perfiles electroforéticos en geles de agarosa empleando los iniciadores SSR Y181 (A) y Y64 (B) en vitroplantas de yuca regeneradas por embriogénesis somática y la planta madre.



Nota. Se observa la uniformidad de las bandas entre la planta madre (1) y las propagadas *in vitro* (2-13) con los dos iniciadores utilizados. **M:** Marcador de peso molecular.

Figura 2

Perfiles electroforéticos en geles de agarosa empleando los iniciadores SSR Y63 (A) y Y171 (B) en vitroplantas de yuca regeneradas por embriogénesis somática y la planta madre.



Nota. Se observa el polimorfismo existente entre las plantas 9 a la 13, lo mismo ocurre con Y171 entre las plantas 5 a la 13. **M:** Marcador de peso molecular.

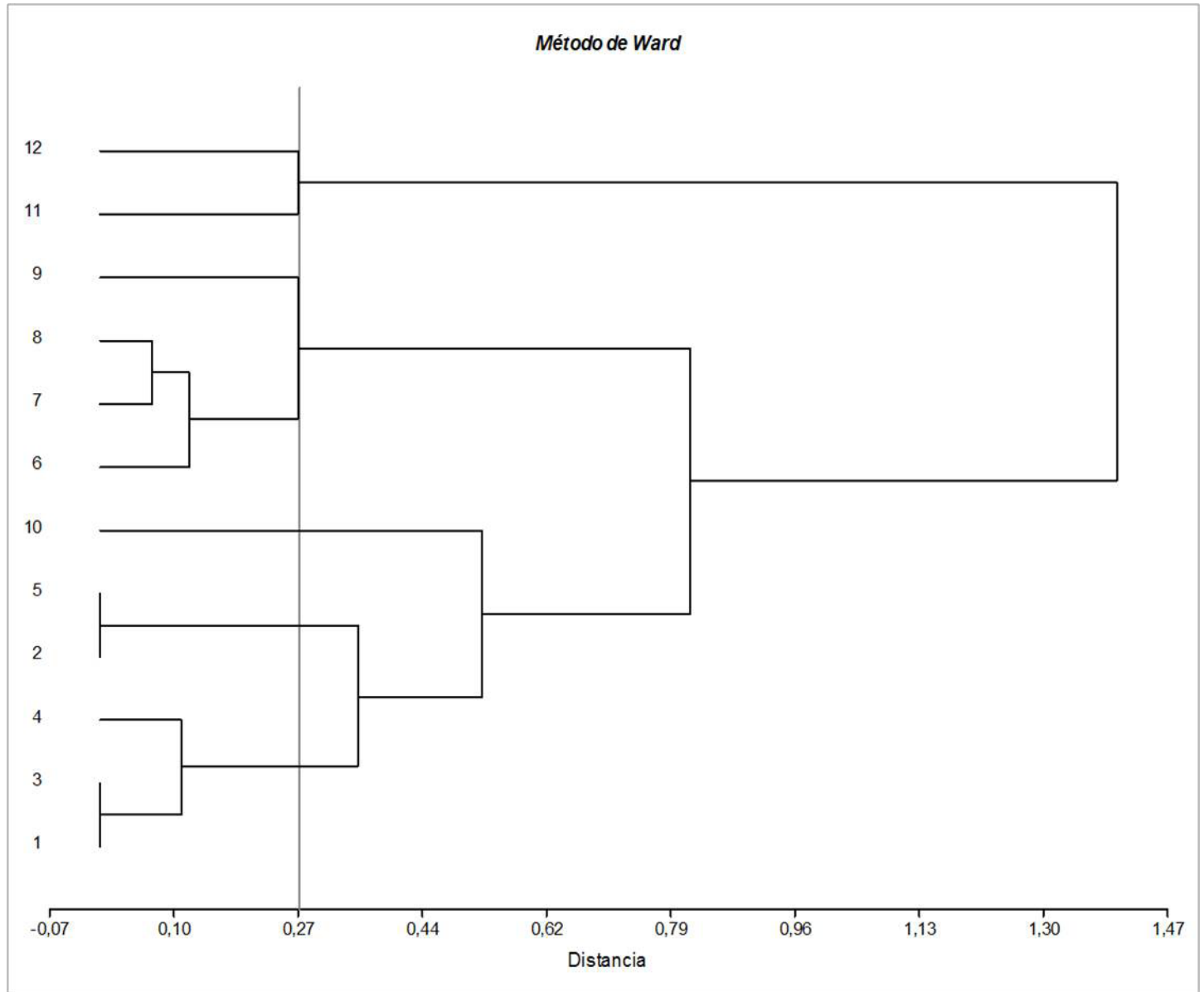
El análisis de conglomerados a través del método UPGMA, indica que la estructura de agrupamiento observado en el dendrograma (figura 3) representa aproximadamente el 79,9% de la información de la matriz

de distancias genéticas original, sugiriendo una buena representación de las relaciones y correspondencia entre el modelo propuesto y los datos analizados. El coeficiente de correlación cofenética (**CCC**) es una



Figura 3

Dendrograma SSR obtenido del análisis de agrupamiento UPGMA basado en el índice de similitud Jaccard para los 12 genotipos estudiados del clon PER-183.



medida de fidelidad del agrupamiento, por lo que el valor obtenido indica que el dendrograma (árbol genético) representa de forma adecuada y confiable las distancias genéticas originales calculadas entre las muestras.

El análisis de agrupamiento arrojó 3 grupos (figura 3), el primero conformado por las plantas 1, 2, 3, 4, 5 y

10, el segundo grupo por 6, 7, 8 y 9. Un tercer grupo formado por los individuos 11 y 12. Se escogió 0,27 como el nivel de similitud o distancia para definir los grupos o cluster.

La variabilidad observada durante la embriogénesis somática de yuca puede atribuirse a cambios genéticos y epigenéticos inducidos por el cultivo *in vitro*. Es-



tudios recientes confirman que, aunque la frecuencia de polimorfismos es generalmente baja, se han detectado modificaciones en la metilación del ADN y ligeros cambios genómicos en regenerantes obtenidos por embriogénesis somática indirecta (Yelli *et al.*, 2023; Majumder *et al.*, 2025). Estos hallazgos indican que la propagación clonal mantiene una alta estabilidad genética, pero requiere el uso de marcadores moleculares y epigenéticos para garantizar la fidelidad clonal y aprovechar la variación somaclonal como fuente de diversidad en programas de mejoramiento.

Aunque se ha considerado que las especies propagadas asexualmente son clones genéticamente idénticos, Osorio *et al.* (2012) demostraron que existe variabilidad genética localizada en regiones no codificantes o repetitivas, generalmente sin impacto fenotípico. Investigaciones recientes en agave confirman este fenómeno, y muestran que la embriogénesis somática puede inducir variaciones somaclonales detectables mediante marcadores AFLP y SSR, además de la caracterización de genes como SERK, lo que subraya la importancia de monitorear la fidelidad genética en programas de micropropagación (Paredes-Ulloa *et al.*, 2023; Reyes-Díaz & Arzate-Fernández, 2024).

Hay factores externos, propios del cultivo *in vitro*, que pueden inducir acumulación de variaciones genéticas y epigenéticas, que se manifiestan en el fenotipo. Algunos factores externos son: (1) método de cultivo *in vitro* y patrón de desarrollo, (2) edad del cultivo y subcultivos, y (3) algunos componentes del medio de cultivo (Sánchez-Chang y Jiménez, 2009). En este caso, el uso de 2,4-D y Picloram pudo inducir cierta variación somaclonal, lo cual coincide con lo descrito por García *et al.* (2019), donde concentraciones elevadas de 2,4-D y Picloram generaron mutaciones y cambios epigenéticos en especies como *Glycine max*, *Carica papaya* y *Bactris gasipaes* demostrados mediante marcadores moleculares. Nuestros resultados mostraron una variabilidad baja, confirmada por el coeficiente de

similitud de Jaccard; lo que indica que, aunque existe riesgo de variación, la propagación masiva por embriogénesis somática sigue siendo un proceso confiable en nuestro sistema.

Estudios recientes sobre la estabilidad genética de plantas regeneradas por embriogénesis somática en yuca han confirmado que los clones obtenidos presentan una alta fidelidad genética, con variaciones somaclonales detectadas a muy baja frecuencia mediante marcadores moleculares como AFLP y SSR. Estas variaciones, cuando ocurren, suelen estar asociadas a cambios epigenéticos inducidos por condiciones de cultivo, y tienden a desaparecer una vez que las plantas retornan a un desarrollo fisiológico normal (Ochoa *et al.*, 2012). De manera similar, en caña de azúcar y otros cultivos propagados *in vitro* se ha reportado la presencia de variabilidad genética, aunque en niveles bajos, lo que confirma que la embriogénesis somática sigue siendo un método confiable para la propagación masiva y la conservación de germoplasma (Majumder *et al.*, 2025).

La inestabilidad genética en cultivos de tejidos *in vitro* suele estar asociada a respuestas de estrés y pérdida del control celular, manifestándose principalmente en procesos de metilación del ADN y mutaciones. El uso de auxinas sintéticas como 2,4-D y Picloram ha sido vinculado con alteraciones en los niveles de citosina metilada y con la aparición de variación somaclonal, fenómeno confirmado en estudios recientes que destacan el papel de los reguladores de crecimiento y las condiciones de cultivo en la generación de cambios genéticos y epigenéticos (Zavattieri *et al.*, 2010; Linacero & Ballesteros, 2024).

En tal sentido, la aceleración de la división celular en la formación de callos embriogénicos friables y posteriores subcultivos en yuca influye en un aumento de la variación somaclonal (Ma *et al.*, 2015). Plantas con tasas de metilación disminuidas pueden desencadenar



anormalidades fenotípicas como enanismo, alteraciones en hojas, fertilidad reducida y cambios en la floración (Finnegan *et al.*, 2000). La regulación epigenética juega un papel clave en la formación del callo embriogénico, afectando la expresión genética mediante modificaciones en la metilación del ADN y en las histonas, fenómeno confirmado en estudios recientes que muestran cómo la exposición a auxinas sintéticas y el tiempo de cultivo pueden inducir cambios epigenéticos en yuca y otros cultivos (Cardone, Olmos & Echenique, 2023; Ochoa *et al.*, 2012; Linacero & Ballesteros, 2024).

Osorio *et al.* (2012) evaluaron plantas generadas por embriogénesis somática en diferentes estados de desarrollo usando marcadores ISTR, AFLP y SSR, encontrando polimorfismo con ISTR y AFLP, pero no con SSR. Estos resultados mostraron que los perfiles genéticos cambian durante el desarrollo y que la variabilidad se introduce en todos los estados del proceso, aunque puede revertirse cuando las plantas son llevadas al campo. Investigaciones recientes en *Agave tequilana* y otras especies, confirman este fenómeno, señalando que la embriogénesis somática puede generar variación somaclonal detectable mediante AFLP, pero que la integridad genética se mantiene en gran medida, incluso tras criopreservación, lo que refuerza la confiabilidad del proceso para propagación masiva (Delgado-Aceves y Portillo, 2025).

La micropropagación mediante embriogénesis somática representa una alternativa altamente eficiente para la producción de plantas de yuca. Es fundamental evaluar en campo las plantas obtenidas *in vitro*, con el fin de identificar posibles variaciones morfológicas o de rendimiento. Esta técnica permite generar un gran número de plantas sanas en un periodo aproximado de seis meses, lo que ofrece a los productores una ventaja significativa frente a la propagación tradicional por estacas. A diferencia del método convencional, donde la disponibilidad de material es limitada y el riesgo

de contaminación y transmisión de enfermedades es elevado, la embriogénesis somática asegura mayor uniformidad, rapidez y calidad en la producción, contribuyendo al fortalecimiento y sostenibilidad del cultivo.

Conclusiones

El uso de marcadores moleculares SSR ofrece una alternativa de evaluación de la estabilidad y diversidad genética en cultivares de yuca. De esta manera, se demostró en el clon PER-183 una alta uniformidad genética con un coeficiente de correlación cofenética de 0,799.

La variabilidad genética observada puede atribuirse a variación epigenética producto del proceso de propagación *in vitro*, entre otros factores.

Por las razones mencionadas anteriormente, el uso de esta técnica puede ser recomendado como alternativa para el análisis de uniformidad y variabilidad genética en plantas propagadas *in vitro*.

Literatura Citada

- Albarrán R., J. G., Trujillo, I. E., Fuenmayor, F., Fernández González, H. d. C., Torrealba, M. C., Marín, C. A., & Díaz López, A. A. (2018). Embriogénesis somática en tres cultivares de yuca (*Manihot esculenta* Crantz) a partir de diferentes explantes. *Revista Pittieria*, 42(1), 32–51. www.saber.ula.ve
- Álvarez, E., Pardo, J. M., Mejía, J. F., Santos de Oliveira, S. A., Zacher, M., Cardozo, L., y Gómez, Y. (2015). *Manejo del “cuero de sapo”, enfermedad limitante de la yuca* (Publicación CIAT No. 405). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). <https://hdl.handle.net/10568/70086>
- Bandupriya, H. D. D., Iroshini, W. W. M. A., Perera, S.



- A. C. N., Vidhanaarachchi, V. R. M., Fernando, S. C., Santha, E. S., & Gunathilake, T. R. (2017). Genetic fidelity testing using SSR marker assay confirms trueness to type of micropropagated coconut (*Cocos nucifera* L.) plantlets derived from unfertilized ovaries. *The Open Plant Science Journal*, 10(1), 46–54. <https://benthamopenarchives.com/abstract.php?ArticleCode=TOPSJ-10-46>
- Carrodegua-González, A., Zúñiga-Orozco, A. (2021). Aplicación de herramientas moleculares para el mejoramiento genético de pasturas. *Pastos y Forrajes*, 44(1), 115. http://scielo.sld.cu/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0864-03942021000100021
- Centro de Estudios Avançados em Economia Aplicada. (2023). *Produção de fécula de mandioca no Brasil*. Centro de Estudos Avançados em Economia Aplicada, ESALQ/USP. <http://cepea.cepea.esalq.usp.br>
- Chaparro-Martinez, E. I., & Trujillo-Pinto, G. (2001). First report of frog skin disease in cassava (*Manihot esculenta*) in Venezuela. *Plant Disease*, 85(12), 1285. <https://doi.org/10.1094/pdis.2001.85.12.1285d>
- Chavarriaga-Aguirre, P. P., Maya, M. M., Bonierbale, M. W., Kresovich, S., Fregene, M. A., Tohme, J., Kochert, G. 1998. Microsatellites in cassava (*Manihot esculenta* Crantz): discovery, inheritance and variability. *Theoretical and Applied Genetics*, 97(3), 493-501. <https://doi.org/10.1007/s001220050922>
- Chávez Ortiz, L. I. (2020). *Micropropagación de agaves empleando biorreactores de inmersión temporal y evaluación de la fidelidad genética de las plantas generadas* [Tesis de maestría, Universidad Autónoma de Aguascalientes]. <http://hdl.handle.net/11317/2590>
- Ferro Mauricio, R. D. (2021). *Conservación de oca (Oxalis tuberosa) bajo condiciones in vitro y corroboración de la estabilidad genética* [Tesis de Grado, Universidad Nacional Mayor de San Marcos]. <https://hdl.handle.net/20.500.12672/16003>
- Finnegan, E. J., Peacock, W. J., Dennis, E. S. (2000). DNA methylation, a key regulator of plant development and other processes. *Current Opinion in Genetics & Development*, 10(1), 217–223. [https://doi.org/10.1016/s0959-437x\(00\)00061-7](https://doi.org/10.1016/s0959-437x(00)00061-7)
- García, C., Furtado de Almeida, A. A., Costa, M., Britto, D., Valle, R., Royaert, S., & Marelli, J. P. (2019). Abnormalities in somatic embryogenesis caused by 2,4-D: An overview. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 137(2), 193–212. <https://doi.org/10.1007/s11240-019-01569-8>
- Guzmán, J. (2004). *El Cultivo de la Yuca* (2° ed.). Serie Agrícola Vegetal N° 7. Espasande SRL.
- InfoStat. (2011e). Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Linacero, R., & Ballesteros, I. (2024). Genetic basis of somaclonal variation. In Sánchez-Romero, C. (Eds) *Somaclonal Variation: Basic and Practical Aspects* (pp. 15–34). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-031-51626-9_1
- Majumder, S., Igamberdiev, A. U., & Debnath, S. C. (2025). Somaclonal variation and clonal fidelity in commercial micropropagation: Challenges and perspectives. *Agronomy*, 15(6), 1489. <https://doi.org/10.3390/agronomy15061489>



- Mba, R. E. C., Stephenson, P., Edwards, K., Melzer, S., Nkumbira, J., Gullberg, U., Fregene, M. (2001). Simple sequence repeat (SSR) markers survey of the cassava (*Manihot esculenta* Crantz) genome: towards an SSR-based molecular genetic map of cassava. *Theoretical and Applied Genetics*, 102(1), 21-31. <https://doi.org/10.1007/s001220051614>
- Montaldo, A. (1996). *La yuca frente al hambre del mundo tropical*. Universidad Central de Venezuela.
- Ochoa, J. C., Chavarriaga, P., & López, C. (2012). Embriogénesis somática y producción de callo embriogénico friable en dos cultivares de yuca (*Manihot esculenta* Crantz). *Revista Colombiana de Biotecnología*, 14(2), 20–27. http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0123-34752012000200003
- Osorio, M., Gámez, E., Molina, S., Infante, D. (2012). Evaluation of cassava plants generated by somatic embryogenesis at different stages of development using molecular markers. *Electronic Journal of Biotechnology*, 15(4), 3. https://www.scielo.cl/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0717-34582012000400003
- Paredes-Ulloa, C. O., Machado-Cuzco, J. A., Sucos-hanay Villalba, D. J., & Viafara, D. (2023). Propagación mediante embriogénesis somática de especies arbóreas tropicales: un análisis del estado actual del conocimiento. *Revista Ciencia Latina*, 8(2), 1–20. https://doi.org/10.37811/cl_rcm.v8i2.10392
- Patiño Torres, C. (2010). Variación somaclonal y selección in vitro con toxinas como herramienta en la búsqueda de resistencia a enfermedades en plantas: Revisión. *Revista de Investigación Agraria y Ambiental*, 1(1), 7-15. <https://dialnet.unirioja.es/descarga/articulo/3908505.pdf>
- Raemakers, C. J. J., Bessembinder, J. J. E., Staritsky, G., Jacobsen, E., Visser, R. G. F. (1993). Induction, germination and shoot development of somatic embryos in cassava. *Plant Cell Tissue and Organ Culture*, 33 (2), 151-156. <https://doi.org/10.1007/BF01983228>
- Ramírez-Mosqueda, M. A., López-Aguilar, R., Orduño-Cruz, A. (2020). Rescate, propagación y conservación de germoplasma de cultivos valiosos de la península de Baja California a través de la biotecnología. *Recursos Naturales y Sociedad*, 10 (1), 63-72. <https://doi.org/10.18846/renaysoc.2024.10.10.01.0006>
- Reyes-Díaz, J. I., & Arzate-Fernández, A. M. (2024). Molecular insights into somatic embryogenesis in *Agave angustifolia*: characterization of the AaSERK gene. *Polibotánica*, (58), 123–138. <https://doi.org/10.18387/polibotanica.58.14>
- Rohlf, F. J., & Sokal, R. R. (1981). Comparing numerical taxonomic studies. *Systematic Biology*, 30(4), 459-490. <https://doi.org/10.1093/sysbio/30.4.459>
- Romay, G., Matehus, J., Gerstl, A., Rueda, R., Santana, M. (2006). Almidón modificado de yuca como sustituto económico del agente solidificante para medios de cultivo de tejidos vegetales. *Interciencia*, 31 (9), 686-689. https://ve.scielo.org/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0378-18442006000900012
- Romero, A., Flores, Y. (2020). La producción de yuca y la resiliencia al cambio climático en el Estado Cojedes, Venezuela. *Revista Ambientes Occidentales*, 1, 39-46. <http://revistas.unellez.edu.ve/index.php/ambientis/article/view/1017>



- Rosero Alpala, E. A., Ceballos Liscano, H., y Rodríguez Henao, E. (2023). *Aportes y perspectivas del mejoramiento genético de yuca para el fortalecimiento de su red de valor en Colombia*. AGROSAVIA. <https://editorial.agrosavia.co/index.php/publicaciones/catalog/download/315/308/1875-1?inline=1>
- Rout, G. R., Senapati, S. K., Aparajita, S., y Palai, S. K. (2009). Studies on genetic identification and genetic fidelity of cultivated banana using ISSR markers. *Plant Omics*, 2(6), 250. http://www.pomics.com/rout_2_6_2009_250_258.pdf
- Sánchez-Chiang, N., Jiménez, V. (2009). Técnicas moleculares para la detección de variantes somaclonales. *Agronomía Mesoamericana*, 20(1), 135-151. <https://www.redalyc.org/pdf/437/43711514015.pdf>
- Tiwari, J. K., Chandel, P., Gupta, S., Gopal, J., Singh, B. P., Bhardwaj, V. (2013). Analysis of genetic stability of in vitro propagated potato microtubers using DNA markers. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 19(4), 587-595. <https://doi.org/10.1007/s12298-013-0190-6>
- Whankaew, S.; Sraphet, R.; Thaikert, D.; Smith, D.; Triwitayakorn, K. (2012). Characterization of microsatellite markers in cassava based on microsatellite-AFLP technique. *Genetic and Molecular Research*, 11 (2), 1319-1326. <https://doi.org/10.4238/2012.may.15.2>
- Yelli, F., Titin, A., Utomo, S. D., & Pathak, A. (2023). Somatic embryogenesis in two cassava (*Manihot esculenta* Crantz) genotypes. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 51(1), 13039. <https://www.notulaeobotanicae.ro/index.php/nbha/article/view/13039>
- Zavattieri, M. A., Frederico, A. M., Lima, M., Sabino, R., Amholdt-Schmitt, B. (2010). Induction of somatic embryogenesis as an example of stress-related plants reactions. *Electronic Journal of Biotechnology*, 13(1), 12-13. <https://dx.doi.org/10.4067/S0717-34582010000100012>

