

Introgresión de la resistencia al deterioro fisiológico poscosecha en yuca

Introgression in cassava of the physiological postharvest deterioration resistance

Elvia Amparo Rosero Alpala¹, Constantino Cuambe¹, Chiedozie Egesi², Teresa Sánchez², Nelson Morante², Hernán Ceballos², Martín Fregene² y Juan Gonzalo Morales Osorio³

¹ Facultad de Ciencias Agropecuarias. Universidad Nacional de Colombia sede Palmira. Palmira Valle del Cauca, Colombia. AA 237
Autor para correspondencia: Amparo Rosero earoseroa@palmira.unal.edu.co

² Centro Internacional de Agricultura Tropical, CIAT. Cali. Colombia. AA 6713.

³ Universidad Nacional de Colombia sede Medellín. Departamento de Ciencias Agronómicas.

Recibido: 18.09.09 Aceptado: 28.04.10

Resumen

Se evaluó una población de medios hermanos (B1PD280) proveniente del cruzamiento del parental resistente al deterioro fisiológico poscosecha (DFP) CW429-1 (*Manihot esculenta* x *M. walkerae*), y ocho genotipos élite utilizados como padres recurrentes susceptibles. Se evaluaron cinco raíces por genotipo, 7 y 14 días después de la cosecha (d.d.c.) mediante una escala (0 - 100%). Los resultados mostraron reducción significativa de DFP (entre 10% y 46% en relación con los parentales recurrentes). Cincuenta y un genotipos tuvieron alto y medio nivel de resistencia (0 - 35%), 22% y 20% de ellos correspondieron a individuos sin síntomas 7 o 14 d.d.c., respectivamente. Se estableció una posible correlación entre DFP (14 d.d.c.) y escopoletina (0.523, $P < 0.001$) y materia seca (0.288, $P < 0.001$).

Palabras clave: *Manihot esculenta*, deterioro, introgresión, *Manihot walkerae*, deterioro fisiológico poscosecha DFP.

Abstract

The accelerated Physiological Postharvest Deterioration (PPD) process limits the potential of cassava crop, diminishing its palatability and commercial value within 24–72 hours after harvest. A source of genes for drastic delay of PPD was identified in an inter-specific hybrid (CW429-1) between *Manihot esculenta* (cultivated cassava) and *Manihot walkerae*. The aim in this study was to evaluate the introgression of the resistance to PPD from the donor parent CW429-1 in cassava. A half-sib (B1PD280) population from resistant parental CW429-1 and 8 elite CIAT genotypes, used as susceptible recurrent parents, was developed and evaluated. The method proposed by Wheatley et al. (1985), with some modifications was used to quantify PPD. Five roots per genotype were evaluated 7 and 14 days after harvest (DAH), following a scale (0 - 100%), other relevant traits were evaluated. Results showed significant reduction of PPD (between 10–46% of PPD in relation to the recurrent parents). About 51% of genotypes were found to have high to medium level of resistance (0–35% PPD) of which 22 and 20% genotypes correspond to individuals without PPD after 7 and 14 DAH, respectively. A positive correlation was found between PPD (14 DAH) and scopoletin (0.523, $p < 0.001$), and with dry matter (0.288, $p < 0.001$). These preliminary results indicated that the scheme for introgressing PPD resistance was successful, that confirm the potential of the wild cassava in the scheme of cassava breeding.

Key words: *Manihot esculenta*, deterioration, introgression, *Manihot walkerae*, physiological postharvest deterioration PPD.

Introducción

La yuca (*Manihot esculenta* Crantz) es un importante cultivo en las regiones tropicales y subtropicales debido a su extraordinaria capacidad para almacenar carbohidratos, tolerancia a sequía y suelos ácidos de baja fertilidad (Best y Henry, 1992; Cock, 1985; Mann, 1997; Ingram y Humphries, 1972; Taylor et al., 2002). No obstante, las posibilidades de producción, transporte y almacenamiento están limitadas por el rápido deterioro fisiológico poscosecha (DFP) debido al daño mecánico causado durante la cosecha. La solución de este problema es un desafío importante para la investigación y mejoramiento en yuca (Huang et al., 2001, Coursey y Booth, 1977; Passam y Noon, 1977; Ceballos et al., 2004).

Los signos del DFP son la coloración de los tejidos vasculares y del parénquima de almacenamiento, acompañada por cambios típicos de respuesta a los daños o heridas. Los mecanismos de respuesta a estos daños y ataques por patógenos incluyen incremento de la síntesis de ciertas proteínas, cambios en la membrana lipídica y producción de etileno (Beeching et al., 1994, 1998; Rickard, 1985).

La variabilidad genética para resistencia al daño es limitada en *M. esculenta*; sin embargo se ha encontrado una significativa al DFP en la especie silvestre *M. walkerae* Croizat. A partir de estos hallazgos se sugirió el desarrollo de cruzamientos interespecíficos como mecanismo de introgresión de alelos útiles en el mejoramiento de la yuca (Fregene y Mba, 2004; Ceballos et al., 2004).

El objetivo de este estudio fue la evaluación en una población de hermanos medios de la introgresión en yuca de la resistencia al DFP desde *M. walkerae* Croizat. A partir de cruzamientos extensivos entre la accesión 001 de *M. walkerae* (MWal 001) con variedades elites de yuca se obtuvo el híbrido (CW429-1) cuyas raíces permanecieron intactas después de un mes de cosecha. A partir de este genotipo se obtuvo una población mediante polinización abierta

Materiales y métodos

La investigación se realizó en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) loca-

lizado en Palmira, Valle del Cauca, Colombia, (3° 31' norte, 76°20' oeste). Para producir la población de 252 hermanos medios (BIPD280) se utilizaron el parental resistente CW429-1 y ocho genotipos élite usados como padres recurrentes susceptibles: MTAI8, CM523-7, HMC-1, MCOL1505, MBRA337, MPER183, CM2772-3 y MCOL2279. En las diferentes evaluaciones hechas a este trabajo se utilizó la población BIPD280, el parental resistente CW429-1, y dos parentales susceptibles recurrentes (MTAI 8 y SM909-25). La población fue establecida in vitro mediante técnicas de rescate de embriones y de propagación. Se multiplicaron los genotipos para finalmente establecer entre cinco y diez repeticiones en campo.

La evaluación fenotípica se hizo usando la metodología desarrollada por Wheatley et al. (1985a). En raíces comerciales de tamaño medio (18 cm) sin daños mecánicos ni pudrición precosecha, se descartaron los extremos distal y proximal. El lado distal se cubrió con una película plástica para mantener la humedad y evitar el inicio del deterioro fisiológico poscosecha (DFP). Las raíces se almacenaron en un lugar protegido del sol y la lluvia, pero expuesto al aire ambiental. El área periférica de la superficie proximal se evaluó en siete secciones transversales de 2 cm, cortadas a partir del extremo proximal con un escala entre 0% y 100% con respecto a la superficie, con síntomas de DFP. Se utilizaron cinco raíces por genotipo en cada evaluación.

También se evaluaron las variables materia seca, pérdida de humedad y escopoletina. El porcentaje de MS al comienzo (0 ddc) y 14 ddc se determinó en una sección seleccionada al azar de cada genotipo y se estimó mediante la ecuación sugerida por Brainbrid et al. (1996). La pérdida de humedad se estimó a 14 y 7 ddc.

Para determinar la escopoletina (ESC) se midió la fluorescencia emitida en una cabina oscura con luz u.v. (365 nm) a 14 y 7 ddc (días después de cosecha) mediante una escala cualitativa entre 1 (bajo) y 3 (alto), utilizando como control el nivel de fluorescencia al comienzo (0 ddc).

Los resultados se analizaron mediante estadísticos de tendencia central y varianza

usando las funciones estadísticas del programa Microsoft Excel (Microsoft, Redmond, WA) y el software MINITAB (Minitab, State College, PA). Se hicieron análisis de frecuencia con número de intervalos de amplitud constante. Adicionalmente se clasificaron en relación con los niveles establecidos para deterioro fisiológico, así: 0 - 5% altamente resistente, 5 - 35% medianamente resistente, 35 - 65% intermedio, 65 - 95% susceptible y 95 - 100% altamente susceptible. Además se desarrollaron análisis de correlación entre DFP y escopoletina, MS y pérdida de humedad.

Resultados y discusión

Variabilidad fenotípica para DFP

Se encontraron varios niveles de resistencia y susceptibilidad al DFP en la población B1PD280. En las secciones del genotipo 29 no se observó coloración vascular y las raíces permanecieron intactas a 14 ddc (Figura 1a). El nivel de escopoletina –metabolito secundario que se encuentra en mayores cantidades

en raíces con DFP– fue normal (Figura 1b). El genotipo susceptible 69 presentó coloración oscura en la región periférica de la raíz (Figura 1c) y alta acumulación de escopoletina en las regiones adyacentes a las zonas con DFP (Figura 1d). Los factores más importantes en el DFP son la presencia de oxígeno, la hidroxicumarina y la escopoletina. La coloración oscura resulta de la oxidación de la escopoletina (Wheatley y Schwabe, 1985; Reilly et al., 2003). Por esta razón, Wheatley y Schwabe (1985) proponen como método de prevención del DFP la reducción interna de escopoletina, mediante la disminución y/o inhibición completa de su precursor o la inactivación del sistema enzimático, o ausencia de oxígeno, uno de los factores involucrados en la oxidación primaria.

El comportamiento de los genotipos resistentes sugiere la inhibición de algunos procesos fisiológicos y/o bioquímicos que normalmente se presentan después de la cosecha en presencia de oxígeno. Los diferentes niveles de DFP entre genotipos probablemente

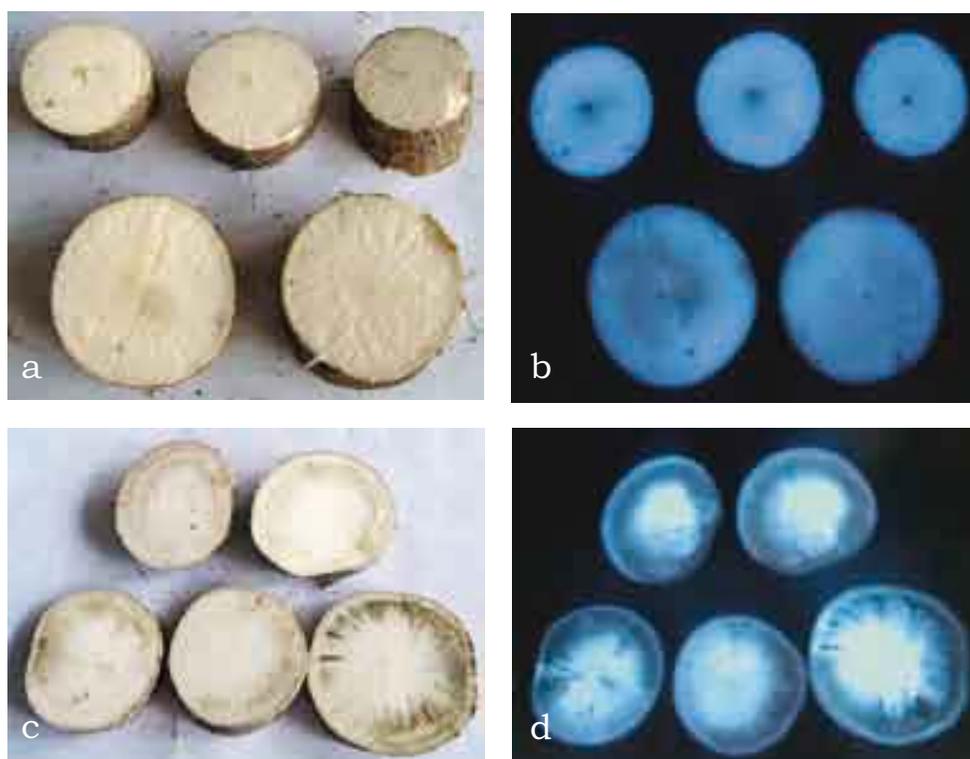


Figura 1. Respuesta de las raíces de la población B1PD280 al DFP en la evaluación a 14 ddc. (a) resistencia del genotipo B1PD280-29 al DFP; (b) raíces del genotipo B1PD280-29 bajo luz ultravioleta; (c) susceptibilidad del genotipo B1PD280-69 al DFP, se observa resquebrajamiento y coloración oscura de la raíz; (d) raíces del genotipo B1PD280-69 bajo luz ultravioleta, se observa el alto nivel de fluorescencia.

se deben a las cantidades de escopoletina sintetizadas (Buschmann et al., 2000a,b). Los parentales resistente CW429-1 y susceptible SM909-25 mostraron valores de DFP similares 7 y 14 ddc, siendo en el primer caso de 0% y en el segundo de 76.7%. Sin embargo, en el parental susceptible MTA18 el DFP pasó de 41.7% a 77.5% en el mismo periodo. El promedio del porcentaje de DFP en la población B1PD280 fue considerablemente menor, en comparación con los dos parentales recurrentes, siendo de 30.5% a los 7 ddc y de 39.1% a los 14 ddc. La variabilidad de la población se reflejó en altos valores de desviación estándar (7 ddc: 25.44 y 14 ddc: 30.64), propios de una población segregante.

El porcentaje de DFP varió ampliamente con una distribución continua propia de caracteres cuantitativos. La frecuencia de genotipos con DFP < 40% fue mayor a los 7 ddc (Figura 2a) y se redujo a los 14 ddc en 16% de genotipos con niveles intermedios de resistencia al DFP (5 - 35%) (Figura 2b). No obstante, la cantidad de genotipos altamente resistentes se mantuvo constante alrededor de 20%, constituyendo los posibles parentales para el siguiente ciclo de retrocruzamiento F_2RC_2 .

La distribución asimétrica es explicable por la estructura genética de la población, ya que se trata del primer ciclo de retrocruzamiento con presencia de alto porcentaje de genoma del parental donante (CW429-1). El incremento de genotipos con niveles superiores de DFP en la evaluación a 14 ddc aumentó el promedio general de DFP de

30.5% para 39.1%. Esta variación a través del tiempo también fue encontrada por Reilly et al. (2003) y Cuambe (2007).

El 20% de genotipos altamente resistentes (0 - 5% de DFP) permaneció casi constante en ambas evaluaciones (Figura 3). En la evaluación a 14 ddc los genotipos con niveles intermedios de resistencia disminuyeron de 43% para 27%. No obstante, la cantidad de genotipos con alto grado de resistencia se mantuvo, inclusive después de 14 ddc. Los genotipos con nivel medio de resistencia exhibieron mayor porcentaje de DFP a 14 ddc, lo que significa que el nivel medio de resistencia retrasa pero no inhibe el progreso del DFP.

Los resultados muestran la transferencia y/o permanencia de los genes que confieren resistencia al DFP ya que, además de encontrar en la población B1PD280 un porcentaje promedio de DFP inferior con respecto a los parentales recurrentes, se observó asimetría con desplazamiento hacia los menores valores de DFP, tanto en la evaluación a 7 ddc como a 14 ddc. El porcentaje de genotipos resistentes (20%) encontrado en este estudio es significativamente alto si se consideran las dificultades del cultivo asociadas especialmente con alta carga genética y heterocigosidad (Fregney et al., 2001).

Respuesta al DFP a través de la raíz

Los genotipos altamente resistentes (<5% de DFP) aunque mostraron bajo porcentaje de deterioro en las primeras dos secciones (3% de DFP), no presentaron síntomas en las sec-

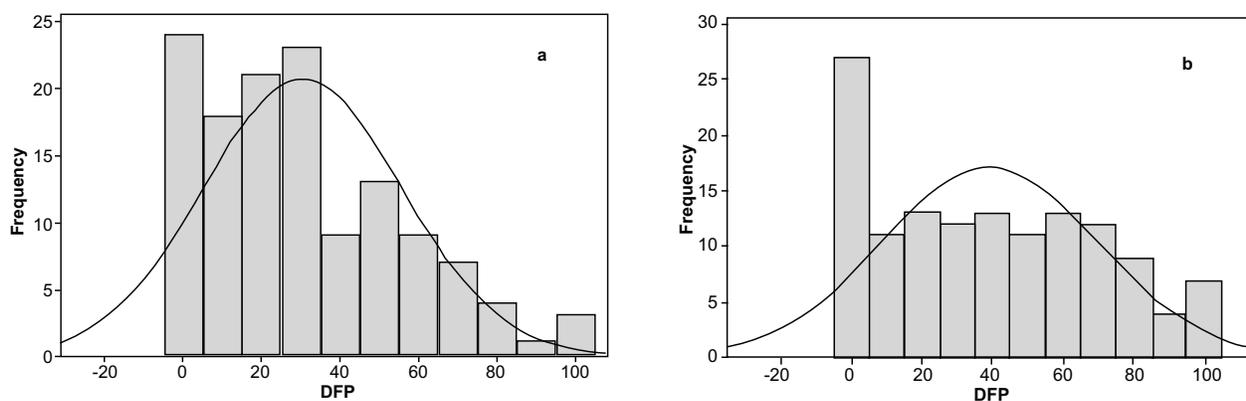


Figura 2. Histograma para el porcentaje promedio de DFP x genotipo de la población B1PD280. (a) distribución asimétrica de la población B1PD280 hacia menor porcentaje de DFP (deterioro fisiológico poscosecha) en la evaluación a 7 ddc. (b) frecuencia de genotipos altamente resistentes (0% de DFP) se conserva en la evaluación 14 ddc.

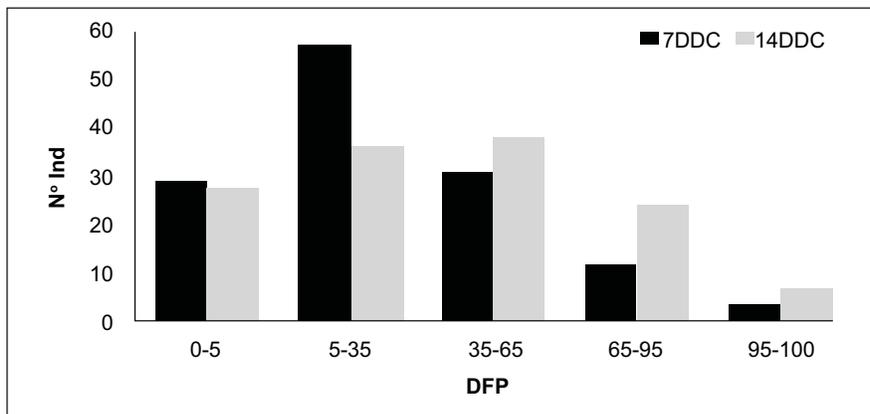


Figura 3. Frecuencia de genotipos de la población B1PD280 usando niveles de DFP (deterioro fisiológico poscosecha) establecidos en yuca poscosecha en las evaluaciones a 7 y 14 ddc. 0 - 5%: Altamente resistente, 5 - 35%: Medianamente resistente, 35 - 65%: Intermedio, 65 - 95%: Susceptible, 95 - 100%: Altamente susceptible.

ciones subsiguientes (Figura 4), al igual que el parental resistente CW429-1. Las raíces de genotipos con nivel intermedio de DFP mostraron síntomas típicos en el extremo expuesto al aire y reducción progresiva de los síntomas, a medida que se desplaza hacia el extremo distal; comportamiento similar al de los parentales susceptibles SM909-25 y MTA18. Los genotipos altamente susceptibles presentaron valores homogéneos (100% de DFP) a lo largo de la raíz. Una posible explicación de estos resultados es la existencia de un mecanismo de reparación rápida de tejidos, como respuesta a la lesión en genotipos con resistencia al DFP. La pronta cicatrización de tejidos expuestos a oxígeno evita que el proceso continúe a

través de la raíz, al tiempo que puede iniciar un estado de latencia que probablemente estaría controlado por los genes presentes en *M. walkerae*. Aunque se desconoce la información relacionada con los genes involucrados, el fenómeno de resistencia en la especie silvestre fue descrito por Rogers y Appan (1973). Beeching et al. (1999) afirman que en los genotipos susceptibles no ocurren procesos de reparación, aunque todos los elementos metabólicos para la respuesta están presentes no hay adecuada regeneración de los tejidos lesionados. Por tanto, una cascada de respuestas bioquímicas a la lesión resulta finalmente en el deterioro fisiológico poscosecha de tales susceptibles SM909-25 y MTA18.

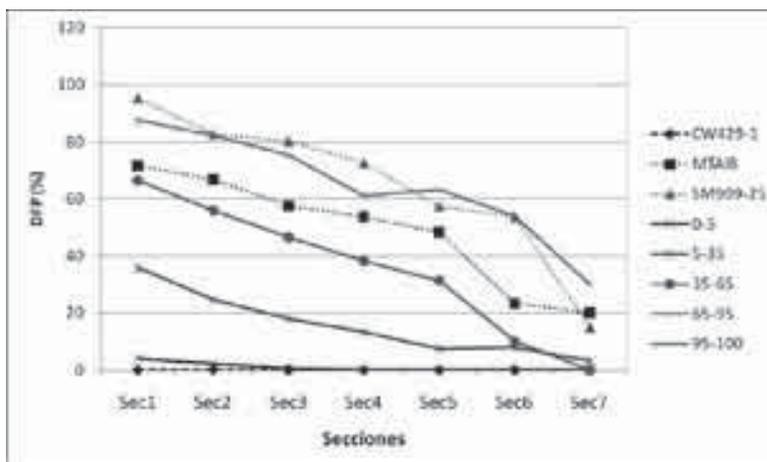


Figura 4. Comportamiento del porcentaje promedio de DFP (deterioro fisiológico poscosecha) a través de las secciones evaluadas de la población B1PD280 según niveles de DFP establecidos, parental resistente CW429-1 y parentales susceptibles SM909-25 y MTA18.

Relación del DFP vs. contenido de MS y pérdida de humedad

La relación del porcentaje DFP y contenido de MS (Cuadro 1) presentó coeficientes de correlación de 0.288 y 0.521 a 0 y 14 ddc, respectivamente ($P < 0.001$). Resultados similares encontraron Ojulong et al. (2007) entre el contenido de MS y la respuesta al DFP (0.19, $P < 0.001$). El estudio del valor nutritivo y las características agronómicas –contenido de MS, intensidad del color y DFP– realizados por Chávez et al. (2005) mostró igualmente correlación positiva (0.348, $P < 0.01$). Esta es una desafortunada situación por cuanto los procesos de mejoramiento no solamente están enfocados a la búsqueda de genotipos con una característica deseable, sino con varias características que puedan satisfacer las necesidades de los productores, la industria y/o los consumidores.

Observaron correlaciones ($P < 0.01$) entre MS a 0 y 14 ddc vs. pérdida del contenido de humedad (DIFAGU), ya que son características estrechamente asociadas. La posible explicación para el valor negativo y altamente significativo entre MS a 14 ddc y DIFAGU (-0.673) es el hecho que las raíces con deshidratación acelerada muestran normalmente mayor contenido de MS a 14 ddc. Aunque con

menor valor de significancia, también se halló correlación negativa entre DFP y DIFAGU (-0.264, $P < 0.01$). La correlación negativa entre DFP y DIFAGU sugiere que los genotipos que presentaron mayor pérdida de humedad (expresada en valores negativos) muestran mayor susceptibilidad al DFP, lo que concuerda con la correlación entre MS y DFP.

Utilizando los niveles de DFP establecidos y los datos de DFP, MS y DIFAGU se observaron diferencias significativas ($P < 0.001$) en los contenidos MS al comienzo (0 ddc) y 14 ddc entre los diversos niveles de DFP; igualmente, aunque con menor significancia ($P < 0.05$) entre valores promedio de DIFAGU y los niveles establecidos de DFP (Cuadro 2). Los genotipos susceptibles presentaron un contenido de MS a 0 ddc similar al del parental susceptible SM909-25, siendo la pérdida de humedad mayor que 4%. Los genotipos resistentes y altamente resistentes revelaron valores de MS a 0 ddc cercanos a la variedad CW429-1 y pérdida de humedad inferior que ésta. En todos los niveles de DFP se observaron incrementos en el porcentaje de MS desde 0 hasta 14 ddc, variando desde 1.4% de MS en genotipos altamente resistentes ($< 5\%$ de DFP), alrededor de 5% de MS en genotipos con respuesta intermedia al

Cuadro 1. Correlación entre DFP 14 ddc y otras características relacionadas en yuca poscosecha

Característica	DFP	ESC	MS0	MS14
ESC	0.523**			
MS0	0.288**	0.114*		
MS14	0.521**	0.262*	0.446**	
DIFAGU	-0.264**	-0.149*	0.366**	-0.673**

** $P < 0.001$, * $P < 0.01$. DFP: deterioro fisiológico poscosecha, ESC: escopoletina, MS0: materia seca 0 ddc, MS14: materia seca 14 ddc, DIFAGU: pérdida del contenido de humedad.

Cuadro 2. Promedios de características asociadas significativamente con DFP (14 ddc), contenido de MS y pérdida de humedad en yuca poscosecha.

Nivel DFP	DFP** (%)	MS0** (%)	MS14** (%)	DIFAGU* (%)
< 5	0.4	35.9	37.2	-1.2
5 – 35	20.0	38.8	42.1	-3.3
35 – 65	50.5	40.9	45.9	-4.3
65 – 95	75.6	42.8	48.5	-5.7
> 95	99.5	38.1	52.9	-12.9
Var. de yuca:				
TAI8	77.5	39.8	-	-
SM909-25	77.3	41.0	46.0	-5.0
CW429-1	0	35.3	39.3	-4.0

** DFP: deterioro fisiológico poscosecha, MS0: materia seca 0 ddc, MS14: materia seca 14 ddc, DIFAGU: pérdida del contenido de humedad.

DFP y 14.8% de MS en genotipos altamente susceptibles (> 95% de DFP), fenómeno que se traduce en mayor pérdida de humedad en estos genotipos.

Relación del DFP vs. contenido de escopoletina

Se hallaron correlaciones positivas de 0.389 (7 ddc) y 0.523 (14 ddc) ($P < 0.001$) entre la respuesta al DFP y el contenido de escopoletina. Este fue mayor en los genotipos moderada y altamente susceptibles. Estudios previos han confirmado que la presencia de escopoletina así como el oxígeno son factores indispensables para que se dé el proceso de DFP (Wheatley y Schwabe, 1985). A pesar de que el compuesto se encuentra normalmente en raíces frescas de yuca, con el DFP se incrementa a concentraciones elevadas y hace posible su observación bajo luz ultravioleta. Las raíces resistentes al DFP acumulan menos escopoletina que las susceptibles (Buschmann et al., 2000a,b; Rickard, 1982; Wheatley, 1982).

Entre las características de interés agrícola, la población segregante presentó valores intermedios entre los parentales susceptibles cultivados y el híbrido interespecífico, características como tamaño y forma de raíz, y pudrición mostraron valores intermedios; sin embargo, se observaron cambios importantes en la producción y el tipo de planta. La mayoría de la población reveló vigor entre intermedio y bajo, y presencia de características silvestres como baja altura de la primera ramificación; ramificaciones escasas, largas y débiles, características comunes en *M. walkerae* (Rogers y Appan, 1973), y baja producción de raíces por planta.

Los resultados en este estudio se ajustan a lo hallado en introgresión desde especies silvestres en otros cultivos, por cuanto siempre hay ligamiento entre regiones del genoma que se refleja en efectos positivos y/o negativos para determinadas características, además de la característica de interés. Por esta razón, adicional a la investigación que se desarrolla en torno a los genes asociados con esta última, es importante el conocimiento de las regiones del genoma asociadas con efectos negativos durante el proceso de obtención

de variedades mejoradas. Estudios de mapeo y detección de QTLs con marcadores moleculares contribuyen al conocimiento de la característica y su genética, al tiempo que son herramientas útiles para aumentar la eficiencia de la introgresión, ya que permiten detectar la presencia de genes con efectos indeseables.

Conclusiones

- 20% de los genotipos presentaron alta resistencia al DFP.
- Se encontró una correlación positiva entre el DFP y el contenido de materia seca (0.288, $P < 0.001$).
- Existe correlación entre DFP y la pérdida del contenido de humedad (-0.264, $P < 0.01$).
- Se identificaron genotipos con alto potencial para ser usados como parentales en el siguiente ciclo de retrocruzamiento.

Agradecimientos

Al Programa de Mejoramiento Genético de Yuca del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), a los programas GCP (Generation Challenge Programme) y Biocassava Plus por la financiación de esta investigación.

Referencias

- Beeching, J. R.; Dodge, A. D.; Phillips, H. M.; y Wenham, J. E. 1994. Physiological deterioration in cassava: possibilities for control. *Trop. Sci.* 34:335 - 343.
- Beeching, J. R.; Han, Y.; Gómez-Vásquez, R.; Day, R. C.; y Cooper, R. M. 1998. Wound and defense responses in cassava as related to post-harvest physiological deterioration. *Recent Adv. Phytochem.* 32:231 - 248.
- Beeching, J. R.; Han, Y.; Li, H.; Reilly, K.; Buschmann, H.; Gómez-Vásquez, R.; Rodríguez, M. X.; Cortes, D. F.; Tzimas, G.; Cooper, R.M.; y Thome, J. 1999. Improving a tropical crop: cassava. Poster presentado en: *Molecular Biology's Role in Enhancing Agricultural Productivity*. Amsterdam, Marzo 14-16.

- Best, R. y Henry, G. 1992. p. 3-11. Cassava: towards the year 2000. En: Roca, W. M.; Thro, A. M. (eds.). Report of the First Meeting of the International Network for Cassava Genetic Resources. Cali, Colombia: Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT).
- Brainbrid G. E.; Tomlins, K.; y Wellings, K. 1996. Methods for assessing quality characteristics of non-grain starch samples. Chatham, Reino Unido. Natural Resources Institute.
- Buschmann, H.; Rodríguez, M. X.; Tohme, J.; y Beeching, J. R. 2000a. Accumulation of Hydroxycoumarins during post-harvest deterioration of tuberous roots of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). *Ann. Bot.* 86:1153 - 1160.
- Buschmann, H.; Reilly, K.; Rodríguez, M. X.; Tohme, J.; y Beeching, J. R. 2000b. Hydrogen peroxide and flavan-3-ols in storage roots of cassava *Manihot esculenta* Crantz during postharvest deterioration. *J. Agric. Food Chem.* 48:5522 - 5529.
- Ceballos, H.; Iglesias, C. A.; Perez, J. C.; y Dixon, A. G. O. 2004. Cassava breeding: opportunities and challenges. *Plant Mol. Biol.* 56:503 - 516.
- Cock, J. H. 1985. Cassava: New potential for a neglected crop. 191. Boulder, Colorado. Westview Press.
- Coursey, D. G. y Booth, R. H. 1977. Post-harvest problems of non-grain staples. *Acta Hort.* 53: 23-33.
- Cuambe, C. E. 2007. Evaluación del deterioro fisiológico poscosecha y mapeo preliminar de QTLs en el primer retrocruzamiento derivado del híbrido interespecífico (CW429-1) entre *Manihot esculenta* Crantz y la especie silvestre *Manihot walkerae* Croizat. Tesis de Grado. Universidad Nacional de Colombia sede Palmira. 86 p.
- Chávez. A. L.; Sánchez, T.; Jaramillo, G.; Bedoya, J. M.; Echeverry, J.; Bolaños, E. A.; Ceballos, H.; e Iglesias, C. A. 2005. Variation of quality traits in cassava roots evaluated in landraces and improved clones. *Euphytica.* 143:125 - 133.
- Fregene, M. y Mba, C. 2004. Marker-assisted selection (MAS). En: Hershey, C. (ed.). Cassava Breeding. Roma-Italia. FAO.
- Huang, J.; Bachem, C.; Jacobsen, E.; y Visser, R. 2001. Molecular analysis of differentially expressed genes during posharvest deterioration in cassava (*Manihot esculenta* Crantz) tuberous roots. *Euphytica.* 120:85-93.
- Ingram, J. S. y Humphries, J. R. O. 1972. Cassava storage: A review. *Trop. Sci.* 14:131 - 148.
- Mann, C. 1997. Reseeding the green revolution. *Science* 277:1038 - 1043.
- Ojulong, H.; Labuschangne, M. T.; Fregene, M.; y Herselman, L. 2007. A cassava clonal evaluation trial based on a new cassava breeding scheme. *Euphytica.* **Published online:** 16 October.
- Passam, H. C. y Noon, R. A. 1977. Deterioration of yams and cassava during storage. *Ann. Appl. Biol.* 85: 436-440.
- Reilly, K.; Gómez-Vásquez, R.; Buschmann, H.; Tohme, J.; y Beeching, J. 2003. Oxidative stress responses during cassava post-harvest physiological deterioration. *Plant Mol. Biol.* 53: 669-685.
- Rickard, J. E. 1985. Physiological deterioration of cassava roots. *J. Sci. Food Agric.* 36:167 - 176.
- Rogers, D. J. y Appan, S. G. 1973. *Manihot, manihotoides, euphorbiaceae.* Flora Neotropica. Nueva York, Hafner Press. 272 p.
- Taylor, N. J.; Masona, M. V.; Schopke, C.; y Fauquet, C. M. 2002. Transgenic cassava for food security and economic development. En: Khachatourians, G. G.; McHughen, A.; Scorza, R.; Nip, W. K.; y Hui, Y.H. (eds.). Transgenic plants and crops. Nueva York, Marcel-Dekker. p. 523-546.
- Wheatley, C. y Schwabe, W. 1985a. Scopoletina involvement in post-harvest physiological deterioration of cassava root (*Manihot esculenta* Crantz). *J. Exp. Bot.* 36 (5):783 - 791.
- Wheatley, C.; Lozano, C.; y Gómez, G. 1985b. Post-harvest deterioration of cassava roots.. En: Cock, J. H. y Reyes, J. A. (eds.). Cassava: Research, production and utilization. Cali: UNDP-CIAT. p. 655-671.
- Wheatley, C. 1982. Studies on cassava (*Manihot esculenta* Crantz) root post-harvest deterioration. Ph.D. Thesis. University of London. 246 p.