

## MEJORAMIENTO POR RENDIMIENTO EN OTRAS LEGUMINOSAS

F.J. Muehlbauer\*

### Introducción

Los rendimientos de leguminosas alimenticias de estación fría (arveja, lenteja, garbanzo y haba) se consideran en general bajos cuando se comparan con los de otros importantes cultivos como el trigo y el maíz. Las explicaciones para los bajos rendimientos crónicos de las leguminosas alimenticias van desde las a menudo citadas "barrera de rendimiento", "estrecha base genética", "falta de investigación en leguminosas alimenticias en general" hasta "limitaciones biológicas". De estas explicaciones tan sucintas para los bajos rendimientos, la última puede ser un factor importante para explicar por qué los rendimientos de las leguminosas alimenticias no se han mantenido a la par de los cereales de grano más importantes. Además, es posible, como dicen algunos, que estas leguminosas simplemente no respondan a la selección por rendimiento o sean indiferentes a la selección (Bunting, 1988). Sin embargo, los programas de investigación han empezado a identificar factores importantes que limitan la productividad y los fitomejoradores han empezado a lograr ciertos progresos en los rendimientos.

Los programas de mejoramiento sobre la mayoría de estos cultivos se han iniciado recientemente y es posible que los sistemas de mejoramiento y la filosofía de mejoramiento desarrollados para los cereales de grano, y que han comprobado su efectividad en éstos, no sean fácilmente transferibles a las leguminosas. Por otra parte, muchos de los primeros

---

\* Genetista de Investigación, Departamento de Agricultura de los EE.UU.,  
Agricultural Research Service, Pullman, WA 99164, EE.UU.

programas de mejoramiento para las leguminosas alimenticias han mostrado tendencia a concentrarse en el mejoramiento por calidad nutricional (generalmente una mayor concentración de proteína) y no en la obtención de mejores rendimientos. En retrospectiva, esta dirección del fitomejoramiento puede haber frenado o reducido los avances en rendimiento que de otro modo se podrían haber hecho. Más recientemente, los programas de fitomejoramiento han empezado a concentrarse en la superación de los estreses bióticos y abióticos, con la esperanza, a menudo satisfecha, de que mejoren los rendimientos.

De acuerdo con el desarrollo de programas de mejoramiento para las demás leguminosas alimenticias, muchos centros e instituciones de investigación han realizado un esfuerzo conjunto para recoger y preservar las razas nativas y formas silvestres de estas leguminosas, y para poner estas colecciones a disposición de los mejoradores.

Los enfoques para el aumento de los rendimientos incluyen una fenología apropiada, tipos arquitectónicos alterados, distribución más favorable de la biomasa en las semillas y una más amplia adaptación así como una mayor estabilidad de los rendimientos, dependiendo de la localidad y de la estación. Los recientes desarrollos en biotecnología hacen posible comprender mejor los mecanismos genéticos que gobiernan el rendimiento y otros rasgos cuantitativos que afectan el rendimiento. En este trabajo se tratan éstos y otros temas que afectan el fitomejoramiento.

#### Germoplasma Disponible

Las razas nativas de leguminosas alimenticias han sido recolectadas y se mantienen en numerosas colecciones mundiales (Cuadro 1). Algunas regiones del mundo no están bien representadas en estas colecciones, incluyendo zonas donde estos cultivos han evolucionado o donde son ahora importantes. Entre los ejemplos básicos se incluyen China para habas, Afganistán para lentejas, y China y Etiopía para arvejas. El número

aparentemente grande de accesiones (Cuadro 1) mantenido para estos cultivos pueden ser desorientador. Los intercambios entre fitomejoradores y encargados del germoplasma han resultado indudablemente en mucha repetición entre las colecciones. En lugar de ser una carga indeseada, ésto debe considerarse probablemente como una buena medida preventiva contra la pérdida de accesiones. En cualquier caso, parece haber una suficiente variación genética en las leguminosas alimenticias para poder basar los programas de mejoramiento.

Las bancos de germoplasma contienen principalmente razas nativas y cultivares autóctonos mejorados recogidos en zonas fácilmente accesibles a los colectores. Desgraciadamente, muchas expediciones iniciales para recolección de germoplasma han ignorado las especies ancestrales silvestres que se podrían haber fácilmente recogido. Los habitats de las especies silvestres de estos cultivos se pueden definir y caracterizar fácilmente al igual que las fechas adecuadas para la recolección de semillas. Afortunadamente, es poco probable que las especies silvestres se pierdan fácilmente dada su naturaleza autóctona y su capacidad para sobrevivir en sus habitats nativos. Algunas expediciones exitosas (Ladizinsky et al., 1984; Muehlbauer et al., 1988) y otras han proporcionado numerosas accesiones de especies silvestres que actualmente se mantienen en la colección de Introducciones Vegetales del Departamento de Agricultura de los EE.UU en Pullman, Washington, y en la colección de ICARDA en Aleppo, Siria.

Los esfuerzos de mejoramiento en garbanzo, frijol, lenteja y haba eran muy limitados hasta que los centros internacionales, ICARDA e ICRISAT, empezaron un trabajo exhaustivo en este grupo de cultivos. Hay germoplasma disponible y parece que se está desarrollando una red de fitomejoradores en los programas nacionales dedicados al mejoramiento de estos cultivos. Los esfuerzos a corto plazo se han dirigido a una adaptación amplia y a ciertos problemas de enfermedades. Las metas a largo plazo se centran en la obtención de un mayor potencial de rendimiento.

## T.imitaciones al Rendimiento

Hay numerosas limitaciones al rendimiento en las leguminosas alimenticias de estación fría. El haba tiene un potencial de rendimiento excepcionalmente alto que se ha estimado en 5-6 toneladas/ha; sin embargo, el problema consiste principalmente en la inestabilidad del rendimiento, las infestaciones de Orobanche en la región mediterráneo y en el norte de Africa, particularmente en Egipto, son un grave problema. La mancha chocolate, también se considera un factor limitante grave. Se considera que la inestabilidad del rendimiento es el resultado de un alto porcentaje de aborto de flores y vainas causado por el calor, la sequia y otros estreses. En este último caso, un suministro vascular independiente (Bond et al., 1985) a las vainas en desarrollo puede definitivamente mejorar los rendimientos.

La adaptación de la lenteja a los medios mecánicos de cosecha es actualmente la principal meta del mejoramiento en las zonas áridas del Medio Oriente. El alto costo de la mano de obra necesaria para cosechar el cultivo de lenteja lo está tomando prohibitivo y en realidad ha reducido la zona sembrada con lenteja en muchos países que producían tradicionalmente este cultivo. Se está progresando en el desarrollo de genotipos altos, que no se acaman, los cuales se espera serán más adaptables a la cosecha mecánica.

Otras limitaciones a los rendimientos de lenteja incluyen el rompimiento del grano (Erskine, 1984), la roya de la lenteja (Uromyces habae), el añublo de Ascochyta, el gorgojo Sitona, la susceptibilidad a numerosos virus, y el parasitismo por varias especie de Orobanche.

El añublo de Ascochyta (A. rabiei) es la principal limitación a la producción de garbanzo en casi todas las regiones donde esta leguminosa se cultiva. Se ha identificado resistencia en ICARDA y ésta se está incorporando a los cultivares mejorados. Sin embargo, la variación entre

los biotipos del hongo puede superar las actuales fuentes de resistencia y causar dificultades en el mejoramiento. Los cultivos de garbanzo también pueden ser seriamente afectados por el marchitamiento de Fusarium (Fusarium oxysporum f. sp. ciceri) y diversas pudriciones radicales aunque hay resistencia disponible y se está incorporando a los cultivares mejorados.

La pudrición radical de la arveja causada por el Fusarium solani f sp. bisi y Pvthium ultimum se considera la enfermedad más devastadora de la arveja. Además, Aphanomyces eutechies es una enfermedad de la raíz especialmente devastadora de la arveja en las regiones húmedas frías. El marchitamiento de Fusarium, incitado por Fusarium oxysporum f. sp. psii, los mildes causados por Peronospora viciae y Erysiphe polvaoni, respectivamente, también pueden limitar el rendimiento de la arveja. Las plagas, como el gorgojo de la arveja (Bruchus pisorum) y el gorgojo de la hoja (Sitona lineatus) limitan seriamente los rendimientos. Numerosos virus transmitidos por áfidos también pueden afectar el cultivo de arveja.

#### Métodos de Mejoramiento por Rendimiento

El mejoramiento de los rendimientos de las leguminosas alimenticias por medios diferentes a la reducción de los efectos depresivos que tienen en el rendimiento las enfermedades y plagas ha involucrado cierta combinación de una fenología apropiada para evitar los períodos de estrés, alteración de la arquitectura de la planta, adaptación al ambiente y una mayor biomasa total, y su distribución más favorable hacia las semillas. Los métodos de mejoramiento han variado desde la selección de líneas puras en razas nativas hasta la selección recurrente cíclica para obtener combinaciones favorables de genes.

## Métodos convencionales de mejoramiento de leguminosas alimenticias de estación fría

Los métodos de mejoramiento de leguminosas alimenticias son los mismos utilizados para otros cultivos autógamos. Estos métodos incluyen: selección masal y de líneas puras, mejoramiento de poblaciones másales, selección por pedigrí, descendencia de semillas únicas, y esquemas cíclicos. Estos métodos de mejoramiento de las leguminosas alimenticias han sido bien documentados (Bond et al., 1985; Davies et al., 1985; Hawtin et al., 1980; Muehlbauer y Slinkard, 1985; Muehlbauer et al., 1980; Robertson, 1985; y Singh et al., 1985).

Selección masal y de líneas puras. La selección dentro del germoplasma introducido y de razas nativas autóctonas ha conducido a una mayor uniformidad del cultivo y a una mejor aceptación por los usuarios; sin embargo, el potencial rendimiento en general y la adaptación al ambiente no han cambiado apreciablemente. Este enfoque ha sido seguido por programas recientemente establecidos para proporcionar rápidamente cultivares mejorados, la mayoría de los programas pasan rápidamente a la hibridación y a la selección para recombinar caracteres considerados importantes.

Hibridación y selección. Los programas de mejoramiento para las leguminosas alimenticias producen normalmente grandes números de cruzamientos diseñados para recombinar caracteres deseados. Los procedimientos para hibridación se han descrito en detalle (Bond et al., 1980; Gritton, 1980; Muehlbauer et al., 1980; Auckland et al., 1980). Después de la hibridación, las poblaciones se manejan generalmente con técnicas convencionales. El método de población masal parece ser el más popular. La siguiente es una descripción de estos métodos y cómo se emplean en las leguminosas alimenticias:

Población masal. El método de mejoramiento masal se ha convertido en

el método preferido para el mejoramiento de la lenteja y del garbanzo por su facilidad de aplicación y las dificultades que a menudo se encuentran con otros métodos. Su sencillez y el costo relativamente bajo lo hacen un método atractivo para los programas que intentan producir cultivares con adaptación amplia. Con el método masal, se dispone de grandes poblaciones para evaluación y selección multi-locacional. Sin embargo, hay una posibilidad de que la variación genética se pierda debido a cambios genéticos dentro de generaciones sucesivas de poblaciones másales. Esto es especialmente cierto en los cruzamientos amplios en los cuales los progenitores difieren enormemente en caracteres tales como altura de la planta, tiempo de floración y tamaño de la semilla. Los segregantes altos, de floración tardía que producen numerosas semillas pequeñas se pueden convertir rápidamente en predominantes durante el avance de las generaciones. Los genotipos deseados fácilmente pueden encontrarse a una frecuencia tan baja en la población, en las generaciones posteriores, que su selección puede ser difícil.

El programa de mejoramiento de leguminosas alimenticias en Pullman, Washington, EE.UU. ha adaptado una modificación del método de población masal que combina ciertos aspectos de la selección masal. Las poblaciones híbridas son seleccionadas en masa en cada generación por sus caracteres altamente hereditarios. La selección entonces se practica en  $F_1$  y generaciones posteriores.

Una modificación del método masal, la descendencia de semillas únicas, se conoce por mantener la variación genética en el mejoramiento de poblaciones durante generaciones sucesivas de autofecundación (Haddad y Muehlbauer, 1981). Sin embargo, el método no se usa ampliamente para el mejoramiento de leguminosas de granos porque tiende a ser tedioso y ocasionalmente se ha perdido un alto porcentaje de plantas, reduciendo por lo tanto la variación disponible para la selección.

ICARDÁ usa una combinación de los métodos de población masal y de

pedigrí. Las poblaciones generalmente se dejan avanzar hasta  $F_4$  por el método masal después de lo cual se emplea el método de pedigrí. Con esta modificación, se pueden identificar poblaciones másales promisorias para una posterior selección de plantas individuales. Después de la selección de plantas individuales, generalmente en  $F_4$ , se manejan las progenies mediante procedimientos de selección de pedigrí. Una desventaja posible de este procedimiento es la excesiva confianza en la selección de plantas  $F^4$  y la suposición de que habrá alguna correlación con el comportamiento posterior de una generación más avanzada. Slinkard, en Saskatoon, Canadá, usa poblaciones másales derivadas de  $F_2$  y selecciona principalmente para capacidad de rendimiento (Muehlbauer y Slinkard, 1985).

El método de pedigrí no se usa generalmente en las leguminosas de grano posiblemente por la plasticidad presentada por las plantas individuales y por su tendencia a ampliarse y a ocupar el espacio disponible. El comportamiento de las plantas individuales, con base en el cual se practica generalmente la selección, puede ser en consecuencia muy diferente de aquel de poblaciones más densamente sembradas, como el utilizado en la evaluación final de un nuevo cultivar potencial. También, puede haber un alto grado de efectos genéticos no-aditivos en las generaciones tempranas de poblaciones híbridas, especialmente en las de cruzamientos amplios, que pueden conducir a prejuicio por parte del selector.

Método de retrocruzamiento. El retrocruzamiento ha sido especialmente útil en las leguminosas de granos para transferir determinados genes a genotipos de otro modo aceptables. El método se ha usado con éxito en la transferencia de genes por resistencia a las enfermedades y para la incorporación de genes que afectan el hábito de la planta, la estructura de la hoja, el tiempo de floración y otros caracteres simplemente heredados. El método de retrocruzamiento impone una limitación en los avances que se pueden lograr con el mejoramiento, ya que generalmente no se hacen cambios adicionales en el progenitor recurrente.

los denominados cultivares semi-deshojados (af) de arveja para cosecha mecánica. las arvejas se destinan para el uso como suplemento proteínico en la alimentación animal y en consecuencia un alto rendimiento constituye el principal objetivo del mejoramiento.

La dehiscencia de las vainas de arvejas destinadas a la cosecha de semillas secas puede ser un problema serio que puede reducir significativamente los rendimientos. Hay genes disponibles que pueden reducir el problema y esto incluye a los genes p y y para reducir la fibra de la vaina. Algunos cultivares como 'Colt' y 'Umatilla' tienen uno de estos genes, y ya se han liberado.

Como resultado del trabajo de Murfet (1977) sobre los principales genes que controlan la floración en las arvejas es ahora claro que este carácter, alguna vez considerado de herencia cuantitativa, puede ahora ser explicado por la acción de varios genes principales. Como resultado de este trabajo, el tiempo de floración y por lo tanto la fenología de la arveja se puede predecir con precisión con base en el genotipo. Una apropiada fenología para los cultivares de arveja es esencial si se desea que la leguminosa aproveche al máximo el ambiente en el cuál se cultiva.

La lenteja. La obtención de mayores y más estables rendimientos de grano es el principal objetivo de los programas de mejoramiento de lentejas a nivel mundial. La adaptación a los ambientes de estrés, especialmente en regiones de baja precipitación, es también un objetivo primario. Como los cereales de mayores rendimientos y más fáciles de producir ocupan las mejores superficies terrestres, las lentejas han sido desplazadas a zonas progresivamente más marginales, generalmente con menos precipitación, suelos más pobres y en zonas generalmente pedregosas. Esta situación presenta un reto difícil para los mejoradores que tienen que mantener o mejorar los rendimientos para zonas de producción generalmente más pobres. Lo que hace el problema especialmente difícil es la ausencia de métodos eficientes de cosecha mecánica.

Actualmente, la mayoría de los cultivos de lenteja en el Medio Oriente y norte de Africa se cosechan a mano, mediante un tirón, porque la poca altura de la guía y la áspera superficie del suelo excluyen la cosecha mecánica. Una meta principal para la mayoría de los programas de mejoramiento en esa región es aumentar la altura de la cubierta vegetal para acomodar la cosecha mecánica. Un mayor rendimiento de paja y de residuos es también importante debido al valor que tiene la paja de la lenteja como forraje. En algunos casos, la paja y los residuos de la operación de trilla han obtenido precios mayores que los granos. El rendimiento biológico total de los cultivos de lenteja es por lo tanto un criterio importante en la selección. La correlación entre los rendimientos de semilla y los de paja es fuerte y positiva y es posible seleccionar simultáneamente por estos caracteres.

Varios caracteres se consideran importantes para el éxito de la cosecha mecánica, incluyendo una mayor altura de la planta, vainas bien elevadas por encima de la superficie del suelo, hábito de crecimiento erecto, mejor capacidad de establecimiento, menor dehiscencia de la vaina y reducción de la caída de vainas.

Una distancia de aproximadamente 15 cm entre la superficie del suelo y la vaina más baja se requiere para lograr éxito en el corte o el tirón mecánico de las plantas de lenteja (Khayrallah, 1981; Diekmann y Papazian, 1985). Esto lleva a considerar que la cosecha mecánica de la lenteja se facilitaría por la introducción de cultivares altos con las vainas inferiores a mucha distancia de la superficie del suelo. La variación genética para altura de la planta y para altura de las vainas más bajas varía en la colección de ICAREEA desde 10 a 45 cm y desde 6 a 30 cm, (Solh y Erskine, 1981). También se halló que los dos caracteres se correlacionan positivamente lo que señala que la selección por ambos caracteres es posible. Sin embargo, las plantas altas muestran tendencia al volcamiento y ambos caracteres son altamente afectados por el ambiente (Saxena y Hawtin, 1981).

Se ha identificado indehiscencia relativa de la vaina en la lenteja, y la selección por este rasgo es factible simplemente por el retardo de la cosecha. Sin embargo, una significativa variabilidad para la caída de las vainas, que representa casi dos veces la pérdida causada por la dehiscencia de las vainas, no parece estar disponible (Erskine, 1985).

Los cultivares de lenteja que no se acaman podrían significar un logro importante para el éxito de la cosecha mecánica en zonas pedregosas y también para reducir las pérdidas en aquellas zonas donde la lenteja ya se cosecha mecánicamente. El grosor del tallo, la lignificación del tallo, y la mayor producción y actividad de los zarcillos pueden ser importantes contribuciones para obtener resistencia al acame en la lenteja. Se está progresando en la obtención de tipos que retengan la estructura de la cubierta vegetal en la madurez.

Los tipos de lenteja altos y erectos, como aquellos considerados importantes para una exitosa cosecha mecanizada, pueden tener un potencial de rendimiento reducido. Con base en la experiencia, parece que los genotipos erectos con ángulos de ramificación agudos tienden a rendir relativamente poco y no compiten bien con las malezas. Su baja capacidad competitiva es el resultado de una menor capacidad para llenar el espacio disponible. Por no cubrir la superficie de suelo tan rápidamente como los tipos de mayor propagación, puede haber pérdidas de la limitada humedad del suelo. Además, las tasas más lentas de cierre de la cubierta vegetal en los tipos erectos tienden a proporcionar una ventaja a las malezas, que entonces agotan aún más el agua. Los genotipos que cubren rápidamente la superficie del suelo y desarrollan una cubierta vegetal total deben permitir una cosecha mecánica exitosa, con rendimientos aceptables de semilla y paja. Parece que existe en el germoplasma de lenteja suficiente variabilidad para los caracteres que contribuirían al éxito de la cosecha mecánica.

En ausencia de mejoras básicas en el potencial de rendimiento, la

reducción de las pérdidas debida a la dehiscencia o caída de vainas podría mejorar los rendimientos de cosecha significativamente. Tales pérdidas han alcanzado un promedio de 15% en los EE.UU. y Erskine (1985) ha informado sobre pérdidas similares por esta causa. Erskine informó que la caída de vainas era el más serio de los dos tipos de pérdidas. Algunas lentejas de semilla pequeña tienen vainas que retienen su integridad durante la trilla. El rasgo de vaina firmemente indehisciente, portado por algunos genotipos de lenteja de semilla pequeña, debe ser transferido a los cultivares de semilla grande para reducir pérdidas por dehiscencia de las vainas.

La introgresión de tipos microsperma (de semilla pequeña) con tipos de macrosperma (de semilla grande) se considera como una estrategia potencialmente productiva para la hibridación porque los dos tipos evolucionaron y se tomaron importantes en diferentes regiones ecológicas y en consecuencia probablemente poseen diferentes genes y complejos adaptativos. ICARDA ha utilizado accesiones de Lens orientalis, que se considera progenitor de la forma cultivada, en su programa de hibridación y se han hecho selecciones que han aparecido recientemente en pruebas internacionales de rendimiento.

Garbanzo. El objetivo principal de los programas de mejoramiento de garbanzos en las principales zonas productoras es superar los efectos devastadores del añublo de *Ascochyta*. El mejoramiento del potencial de rendimiento no se puede considerar cuando se enfrenta con esta enfermedad. Para evitar pérdidas por la enfermedad, el cultivo se siembra en la primavera cuando las condiciones secas inhiben la propagación de la enfermedad. En consecuencia, el potencial de rendimiento se reduce enormemente.

Se podría lograr un mejor rendimiento potencial si fuera posible sembrar el cultivo en el otoño o a principios del invierno y permitir que el cultivo aproveche la estación invernal húmeda y fresca para el crecimiento de las plantas. La siembra en otoño o invierno produce un

rendimiento de garbanzos sustancialmente mayor cuando se compara con los cultivos sembrados en primavera; sin embargo, una epidemia del añublo de *Ascochyta* puede destruir completamente el cultivo. La resistencia a la enfermedad permitirá la siembra invernal y la obtención de mayores rendimientos. Esto es un ejemplo básico de cómo la resistencia a una enfermedad puede permitir obtener una mayor eficiencia en el uso del agua mejor. Las fases reproductiva y vegetativa temprana se presentan en condiciones frías y húmedas, en tanto que los períodos de alta demanda evaporativa vienen posteriormente.

El hábito de planta alta y erecta para el garbanzo es también un criterio importante en la selección para los mejoradores de garbanzo quienes están intentando adaptar el cultivo a la cosecha mecánica. Los cultivares más altos y erectos se pueden cultivar con mayores poblaciones de plantas, lo que, dependiendo de la humedad disponible, podría mejorar el potencial de rendimiento.

Haba. Los rendimientos del haba son erráticos entre estaciones y sitios donde se cultiva. El excesivo aborto de flores y vainas es generalmente considerado como la causa más probable para esto.

Un suministro vascular independiente para las flores individuales y para el desarrollo de frutos podría ser de gran importancia para el desarrollo de cultivares con estabilidad en el llenado de vainas y en los rendimientos de semilla (Bond et al., 1985).

Los cultivares con tallos fuertes, pocas ramas y un llenado de vainas concentrado son muy solicitados por los mejoradores. El menor crecimiento vegetativo después de la formación final de los frutos también puede ser beneficioso para obtener un alto rendimiento.

Se han aislado tipos verdaderamente determinados de haba, los cuales pueden ser promisorios para el futuro mejoramiento por su mayor estabilidad

de rendimiento. los mejoradores han centrado sus esfuerzos en el hábito de planta determinado, pero los cultivares determinados de alto rendimiento todavía no están disponibles.

En zonas de poca actividad de insectos, los cultivares de haba autofértiles son útiles. El carácter de autofertilidad se está usando para el mejoramiento de cultivares de alto rendimiento para tales zonas. Tas líneas autofértiles requerirán una alteración de los enfoques al mejoramiento (Bond et al., 1985).

#### Distribución de Asimilados

Se considera en general que, para todas las leguminosas, los rendimientos de granos se pueden mejorar a través de la obtención de una mayor biomasa y una distribución de asimilados más favorable hacia las semillas. Los tipos altos y erectos que son relativamente compactos y no competitivos con las plantas vecinas en una población podrían permitir una mayor densidad de plantas y un mayor rendimiento biológico total. Con una distribución comparable hacia las semillas, los rendimientos aumentarían mientras que los residuos de cultivo adicionales proporcionarían un forraje muy necesario para el ganado.

#### Mejoramiento por Adaptación y Rendimiento

##### Pruebas multi-locacionales

los resultados de las pruebas por potencial de rendimiento son en general menos consistentes que los resultados de las pruebas con otros caracteres. Los grandes efectos ambientales pueden ser estimados mediante pruebas multi-locacionales proyectadas hacia las principales zonas productoras. Los grandes efectos de genotipo x ambiente no son generalmente deseados pero a menudo causan complicaciones en la selección. A menudo es necesario decidir entre el desarrollo de cultivares por

adaptación amplia o por adaptación específica. los centros internacionales, con su mandato para el mejoramiento de cultivos para una zona amplia, han usado con mucho éxito las pruebas multi-locacionales para identificar genotipos de amplia adaptación. A medida que estos programas han avanzado, ha habido un mayor énfasis en la adaptación y en la selección específica de genotipos para usos más especializados.

#### Análisis de regresión

Se ha sugerido hacer la regresión de los rendimientos de los genotipos obtenidos en localidades específicas sobre los promedios de todos los genotipos en localidades específicas (Finlay y Wilkinson, 1963) como un medio de identificar selecciones con adaptación amplia. El método no se usa ampliamente, posiblemente por la necesidad de un gran número de genotipos y localidades de prueba para obtener estimaciones confiables. También, es probable que el comportamiento de los genotipos, incluyendo su adaptación, se pueda estimar directamente sin tener que usar métodos de regresión.

#### Enfoques Moleculares al Mejoramiento de Cultivos

Hasta hace poco, sólo se disponía de marcadores morfológicos para los estudios genéticos en especies vegetales. Su uso en fitomejoramiento estaba limitado por el relativamente bajo número disponible en la mayoría de los cruzamientos, por sus efectos a menudo nocivos, y por sus efectos epistáticos sobre otros caracteres. Por estas razones el uso de marcadores morfológicos en mejoramiento ha sido muy limitado. los marcadores moleculares parecen tener una utilidad mayor para el mejoramiento aplicado. Es posible hallar numerosos alelos en los loci de los marcadores moleculares. Se pueden determinar fácilmente genotipos de plantas individuales debido a la expresión codominante de los marcadores moleculares. Los marcadores moleculares son generalmente neutrales y no ejercen efectos nocivos.

Isozima es un término acuñado para resumir "isoenzima" y se refiere a las enzimas que catalizan la misma reacción. Las isozimas pueden ser distinguidas por su movilidad diferencial en cierto tipo de estratos; generalmente geles de almidón o geles de poliacrilamida. Los patrones de isozimas de plantas individuales se pueden determinar en muestras relativamente pequeñas de hojas, semillas, o raíces. En consecuencia, se pueden usar ampliamente en estudios genéticos y de mejoramiento similares al uso de marcadores morfológicos. Weeden et al. (1988) recientemente revisaron la aplicación de análisis de isozimas en leguminosas.

El análisis de isozimas está limitado por el número de enzimas disponibles que se pueden detectar y el grado de polimorfismo disponible en la especie de interés. Afortunadamente, se dispone de otro tipo de marcador molecular denominado "Polimorfismos de Longitud de Fragmento de Restricción" (RFLPs). Los RFLPs se detectan directamente a nivel de ADN y fueron posibles por el uso de una amplia variedad de endonucleasas de restricción, utilizadas para aislar secuencias de ADN únicas del genoma vegetal. Dichas secuencias únicas pueden ser clonadas y utilizadas como sondas para identificar secuencias específicas en geles que contengan ADN nuclear digerido. El polimorfismo de ADN digerido se puede identificar de la misma manera que otros marcadores moleculares o morfológicos. Virtualmente no hay ningún límite al número de RFLPs que se pueden detectar en un genoma y en consecuencia es posible desarrollar mapas de "alta saturación" de genes que pueden ser empleado en análisis genéticos detallados y en fitomejoramiento. los usos posibles pueden incluir la identificación de marcadores de para genes importantes, el estudio de la variación genética cuantitativa y el seguimiento de la introgresión de genes de fuentes exóticas.

#### Marcadores de genes importantes

Se conocen algunos ligamientos útiles entre los marcadores de isozima y los genes de resistencia a las enfermedades en la arveja. El ligamiento

de una esterasa de semilla (Est-s) con el gen para la resistencia a la raza silvestre de *Fusarium 1* (Fw) fue demostrada por Hunt y Bames (1982). El estrecho ligamiento mencionado permite seleccionar plantas con resistencia a esta raza silvestre al elegir plantas con el alelo Est-s asociado con el gen dominante para resistencia. En forma similar, una alozima de fosfo-gluco-mutasa (Pgm-p) se puede usar como un marcador para el gen que controla la resistencia al virus del mosaico amarillo del frijol en la arveja (Weeden et al., 1984). Otros ligamientos estrechos, podrían permitir el mejoramiento y la selección por resistencia a ciertas enfermedades sin tener en realidad la enfermedad presente.

#### Estudio de la variación cuantitativa

Los mapas de genes de alta saturación han sido propuestos y usados con éxito para el estudio de la variación genética cuantitativa en plantas cultivadas (Stuber et al., 1982; Stuber et al., 1987). Recientemente, Havey y Muehlbauer (en imprenta), desarrollaron un mapa de ligamiento genético para la lenteja que contiene 37 marcadores morfológicos, de isozima y de ADN. Se estimó que un 50% del genoma de lenteja estaría ligado dentro de 10 cM de uno o más de los loci proyectados. En consecuencia, se pueden realizar los estudios de variación cuantitativa.

#### Introgresión de genes de fuentes exóticas

Los marcadores moleculares pueden ser muy útiles para demostrar la introgresión de genes de fuentes amplias en el banco genético usado por los mejoradores. Se considera que muchas de las leguminosas alimenticias carecen de la suficiente variación genética para obtener un mejoramiento significativo. La transferencia de marcadores moleculares alélicos hallados en fuentes de germoplasma silvestres o exóticos a parientes cultivados facilitaría la introgresión de loci estrechamente ligados que pueden ser difíciles de identificar en poblaciones de mejoramiento.

## Resumen

Casi todos los programas de mejoramiento para las leguminosas alimenticias han tenido como meta el aumento del rendimiento de granos y una mayor estabilidad del rendimiento por estaciones y localidades. El progreso en la resistencia a enfermedades comunes de éstos cultivares, incluyendo el añublo de *Ascochyta*, el moho gris de *Botritis*, la pudrición radical y el marchitamiento, entre otros, ha hecho a estos cultivos generalmente más estables en función del rendimiento y, en algunos casos, ha permitido su cultivo en estaciones más favorable para el crecimiento y los rendimientos. La resistencia al añublo de *Ascochyta* en el garbanzo es un ejemplo clásico de cómo el cultivo finalmente puede aprovechar totalmente la estación invernal húmeda y fría en la región mediterránea y en el Medio Oriente.

Una fenología apropiada, para aprovechar el tiempo disponible para el crecimiento de los cultivos, es un concepto importante que los mejoradores deben considerar en sus programas de hibridación y selección. En forma similar, una mejor morfología de la planta para la obtención de resistencia al acame en tipos altos y erectos que se adapten a la cosecha mecánica es también una consideración importante de la selección, ya que reduce las pérdidas a causa de dehiscencia y calda de vainas.

Los mejoradores todavía dependen de las pruebas multi-locacionales de materiales mejorados para identificar selecciones con adaptación amplia y rendimientos estables.

El mejoramiento de poblaciones que involucra formas de selección recurrente no ha sido ampliamente utilizado en el mejoramiento de leguminosas alimenticias con excepción del haba. La falta de un sistema eficiente de esterilidad masculina para facilitar el intercruzamiento es la razón primaria de que el método no se haya usado ampliamente. El uso de parientes silvestres de las leguminosas de grano es factible en Cicer y

Lens.

El uso de mapas de genes de alta saturación para estudiar los caracteres cuantitativamente heredados puede proporcionar una comprensión más clara de dichos caracteres y además una base para la selección paterna.

### Bibliografía

- Auckland, A.K. and L.J.G. van der Maesen. 1980. Chickpea. In: W.R. Fehr and H.H. Hadley (eds.), Hybridization of Crop Plants. American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin, U.S.A. p. 249-259.
- Bond, D.A., D.A. Lawes and M.H. Poulsen. 1980. Broadbean. In: W.R. Fehr and H.H. Hadley (eds.). Hybridization of Crop Plants. American Society of Agronomy. Madison, Wisconsin, U.S.A. p. 203-213.
- Bond, D.A., D.A. Lawes, G.C. Hawtin, M.C. Saxena and J.H. Stephens. 1985. Faba bean (Vicia faba L.). In: R.J. Summerfield and E.H. Roberts (eds.), Grain Legume Crops. Collins. London. p. 199-265.
- Bunting, A.H. 1988. A personal review of the International Food legume Research Conference. In: R.J. Summerfield (ed.), World Crops: Cool Season Food Legumes. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. p. 1155-1167.
- Davies, D.R., G.J. Berry, M.C. Heath and T.C.K. Dawkins. 1985. Pea (Pisum sativum L.). In: R.J. Summerfield and E.H. Roberts (eds.), Grain legume Crops. Collins. London. p. 147-198.
- Diekmann, J. and J. Papazian. 1985. Mechanization of production of faba beans, chickpeas and lentils. In: M.C. Saxena and S. Varma (eds.). Proceedings, Faba Beans, Kabuli Chickpeas and Lentils for the 1980's. An International Workshop 16-20 May, 1983. ICARDA. Aleppo, Syria. p. 281-290.
- Erskine, W. 1984. Selection for pod retention and pod indehiscence in lentils. Euphytica 34:105-112.
- Findlay, K.W. and G.N. Wilkinson. 1963. The analysis of adaptation in a plant breeding programme. Aust. J. Agric. Res. 14:742-754.

- Goldenburg, José B. 1965. "Afila" a new mutation in pea (Pisum sativum L.) Boletín Genético, Instituto de Fitotecnia, Castelar, Argentina, p. 27-28.
- Gritton, E.T. 1980. Field Pea. In: W.R. Fehr and H.H. Hadley (eds.), Hybridization of Crop Plants. American Society of Agronomy. Madison, Wisconsin, U.S.A. p. 347-356.
- Haddad, N.I. and F.J. Muehlbauer. 1981. Comparison of random bulk population and single-seed-descent methods for lentil breeding. Euphytica 30: 643-651.
- Hawtin, G.C., K.B. Singh and M.C. Saxena. 1980. Some recent developments in the understanding and improvement of Cicer and Lens. In: R.J. Summerfield and A.H. Bunting (eds.), Advances in legume Science. HMSO. London. p. 613-624.
- Hunt, J.S. and M.F. Bames. 1982. Molecular diversity and plant disease resistance: An electrophoretic comparison of near-isogenic lines of wilt resistant or susceptible Pisum sativum L. cv. William Massey. Euphytica 31:341-348.
- Jensen, N.F. 1978. Composite breeding methods and the DSM system in cereals. Crop Science 18:622-626.
- Khayrallah, W.A. 1981. The mechanization of lentil harvesting. In: C. Webb and G.C. Hawtin (eds.). Lentils. Commonwealth Agricultural Bureaux. Farnham Royal. England. p. 131-141.
- Ladizinsky, G., D. Braun, D. Goshen and F.J. Muehlbauer. 1984. The biological species of the genus Lens L. Bot. Gaz. 145:253-261.
- Muehlbauer, F.J. and A.E. Slinkard. 1985. Lentil Improvement in the Americas. In: M.C. Saxena and S. Varma (eds.), Proceedings, Faba Beans, Kabuli Chickpeas and Lentils in the 1980's, An International Workshop 16-20 May, 1983. Aleppo, Syria. pp. 351-366.
- Muehlbauer, F.J., W.J. Kaiser and Z. Kutlu. 1988. Collection of food legume germplasm in Turkey. Plant Genetic Resources Newsletter (in press).

- Muehlbauer, F.J., A.E. Slinkard and V.E. Wilson. 1980. Lentil. In: W.R. Fehr and H.H. Hadley (eds.), Hybridization of Crop Plants. American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin U.S.A. p. 417-426.
- Muehlbauer, F.J., R.J. Redden, A.M. Nassib, L.D. Robertson and J.B. Smithson. 1988. Population improvement in pulse crops: an assessment of methods and techniques. In: R.J. Summerfield (ed.), World Crops: Cool Season Food legumes. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. p. 943-966.
- Murfet, I.C. 1977. The physiological genetics of flowering. In Sutcliffe, J.F. and Pate, J.S. (eds.), The Physiology of the Garden Pea, London: Academic Press, p. 385-430.
- Robertson, L.D. 1985. Genetic improvement of faba beans for increased yield and yield stability. In: M.C. Saxena and S. Varma (eds.). In: Proceedings, Faba Beans, Kabuli Chickpeas and Lentils in the 1980's. An International Workshop 16-20 May, 1983. ICARDA. Aleppo, Syria. p. 35-53.
- Saxena, M.C. and G.C. Hawtin. 1981. Morphology and growth patterns. In: C. Webb and G.C. Hawtin (eds.) Lentils. Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal. England. p. 39-52.
- Singh, K.B., M.V. Reddy and R.S. Malhotra. 1985. Breeding kabuli chickpea for high yield, stability and adaptation. In: M.C. Saxena and S. Varma (eds.). Proceedings, Faba Beans, Kabuli Chickpeas and Lentils in the 1980's. An International Workshop 16-20 May, 1983. ICARDA. Aleppo, Syria. p. 71-90.
- Solh, M. and W. Erskine. 1981. Genetic Resources. In: C. Webb and G.C. Hawtin (eds.) Lentils. Commonwealth Agricultural Bureaux. Farnham Royal. England. p. 53-67.
- Stuber, C., M. Goodman and R. Moli. 1982. Improvement of yield and ear number resulting from selection at allozyme loci in a maize population. Crop Science 22:737-740.
- Stuber, C., M. Edwards and J. Wendel. 1987. Molecular marker-facilitated investigations of quantitative trait loci in maize. II. Factors influencing yield and its component traits. Crop Science 27:639-648.

van der Maesen, L.J.G., W.J. Kaiser, G.A. Marx and W. Worede. 1988.

Genetic basis for pulse crop improvement: collection preservation and genetic variation in relation to needed traits. In: R.J. Summerfield (ed.), World Crops: Cool Season Food Legumes. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. p. 55-66.

Weeden, N.F., R. Prowidenti and G.A. Marx. 1984. An isozyme marker for resistance to bean yellow mosaic virus in Pisum sativum. Journal of Heredity 75:411.412.

Weeden, H.F., D. Zamir and Y. Tadmar. 1988. Application of isozyme analysis in pulse crops. In: R.J. Summerfield (ed.), World Crops: Cool Season Food Legumes. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

**Cuadro 1. Accesiones de leguminosas alimenticias de estación fría en importantes colecciones de germoplasma. (Tomado de van der Maesen et al., 1988).**

| Instituto y Localidad                                   | Especies conservadas |      |       |                   |
|---|----------------------|------|-------|-------------------|
|   | Cicer                | Lens | Pisum | Vicia sect. faba  |
| 1. Ege Agrie.Res.Introd.Centre<br>Menemen, Turkey       |                      |      | 2000  |                   |
| 2. Ethiopian Genebank<br>Addis Ababa, Ethiopia          | 717                  | 413  | 1860  | 1298              |
| 3. Geneva Pisum Collection<br>Geneva, NY, USA           |                      |      | >5000 |                   |
| 4. Germplasm Laboratory<br>Bari, Italy                  |                      |      | 5000  | 2000 <sup>a</sup> |
| 5. ICARDA<br>Aleppo, Syria                              | 4500                 | 6000 |       | 5000              |
| 6. ICRISAT<br>Patancheru, India                         | 14400                |      |       |                   |
| 7. INIA<br>México City, México                          | 1600                 |      |       |                   |
| 8. John Innes Institute<br>Norwich, England             |                      |      | 2000  |                   |
| 9. NBPGR<br>NewDelhi, India                             |                      |      | 1400  |                   |
| 10. Netherlands Genebank<br>Wageningen, The Netherlands |                      |      | 800   | 700               |
| 11. Nordic Genebank<br>Lund, Sweden                     |                      |      | 5000  |                   |
| 12. NSSL<br>Fort Collins, CO, USA                       | 2698                 | 702  | 2213  | 18                |
| 13. Pakistán Agr.Res.Council<br>Islamabad, Pakistán     | 626                  | 144  | 10    | 13                |
| 14. USDA NE Reg. Station<br>Geneva, NY, USA             |                      |      | 2800  |                   |
| 15. USDA NU Reg. Station<br>Pullman, WA, USA            | 3431                 | 1973 |       | 295               |
| 16. Vavilov Inst.Pl.Industry<br>Leningrad, USSR         | 1685                 | 2470 | 5550  | 2525 <sup>a</sup> |
| 17. ZG Kulturpfl.<br>Gatersleben, DDR                   | 40                   | 160  | 2000  | 1300              |

<sup>a</sup> También se incluyen otras secciones.