

Capítulo 9

Genética y Mejoramiento de *Centrosema*

J. W. Miles, R. J. Clements, B. Grof y A. Serpa*

Resumen

Hay por lo menos dos números básicos de cromosomas en *Centrosema*: $2n = 18$ (*C. virginianum* y *C. arenicola*) y $2n = 22$ (y quizás también $2n = 20$) para otras especies. Hace falta una rigurosa evaluación del comportamiento reproductivo de *Centrosema* spp. Parece que en algunas especies ocurre un cruzamiento extensivo (por ejemplo, *C. macrocarpum*), aunque la mayoría de las especies son altamente—pero no exclusivamente—auto-polinizadoras. En general, la hibridación artificial dentro de las especies de *Centrosema* es fácil. Además, algunos cruzamientos interespecíficos han sido exitosos.

Hay poca información sobre los aspectos genéticos de los caracteres agronómicos. No se conoce ningún carácter mendeliano de gen único en ninguna especie. Hay una amplia variación genética, documentada en varias especies de *Centrosema*, y se ha logrado un considerable progreso en los proyectos de fitomejoramiento. Los objetivos de este fitomejoramiento han sido

* Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia; Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation (CSIRO), Brisbane, Qld., Australia; Proyecto CIAT-EMBRAPA sobre Pastos Tropicales en los Cerrados, Centro de Pesquisa Agropecuária dos Cerrados (CPAC), Planaltina, DF, Brasil (actualmente en Campo Grande, MS, Brasil); y Empresa de Pesquisa Agropecuária do Estado do Rio de Janeiro (PESAGRO-RIO), Estação Experimental de Itaguaí, Seropédica, RJ, Brasil, respectivamente.

rendimiento de forraje, rendimiento de semilla y hábito de crecimiento estolonífero. El método genealógico convencional de fitomejoramiento ha sido el más usado. Se debe evaluar más a fondo la eficacia de otros métodos, como la selección natural bajo pastoreo o la selección recurrente de poblaciones. En Brasil, Colombia y Australia se han realizado programas de mejoramiento de *Centrosema*; sólo uno de éstos ha dado lugar a la liberación de un cultivar comercial.

Introducción

Centrosema ha recibido probablemente más atención de parte de los fitomejoradores que cualquier otro género de leguminosa forrajera tropical. Esto refleja la importancia comercial del género (y especialmente de *C. pubescens*), y las deficiencias de los cultivares comerciales seleccionados directamente del germoplasma natural.

En este documento se revisa el conocimiento actual de la biología importante para el diseño de programas de mejoramiento de *Centrosema*. Se tratan además los objetivos, métodos y resultados de proyectos de mejoramiento genético, en desarrollo o ya concluidos. Se busca destacar aquellas áreas que necesitan información adicional para mejorar la efectividad y la eficiencia de los futuros proyectos de mejoramiento de *Centrosema*.

Citología y Recuento de Cromosomas

Se han reportado los números cromosómicos de 16 especies de *Centrosema* (Cuadro 1), pero hay serias discrepancias en los registros. Por lo menos dos factores pueden contribuir a esta falta de concordancia. Uno de ellos es que los cromosomas de *Centrosema* son pequeños y difíciles de contar; el otro factor es que, habiéndose confundido la taxonomía de *Centrosema*, pudo haber una incorrecta identificación de especies en algunos casos. Por ejemplo, el material observado por Fritsch (1972) pudo haber sido *C. pubescens* y no el que se informó, es decir, *C. virginianum*.

Se han publicado dos dibujos de cámara lúcida de los cromosomas de *Centrosema*. El primero de éstos (Turner e Irwin, 1961) indicó $n = 11$ para *C. coriaceum*, mientras el segundo (Lewis

Especie	Número de acciones	Número cromosómico (2n)	País de origen del material examinado	Fuentes
<i>C. acutifolium</i>	3	20	Colombia, Brasil	Hutton, 1985
<i>C. angustifolium</i>	1	22	Brasil	Hacker, citado en Clements et al., 1983
<i>C. arenicola</i>	1	18	E.U.	J. B. Hacker, información no publicada
<i>C. bracteosum</i>	1	20	Brasil	Bandel, 1964
	1	20	Brasil	Coleman y de Menezes, 1980
<i>C. brasilianum</i>	1	20	Brasil	Coleman y de Menezes, 1980
	4	22	Brasil	Hacker, citado en Clements et al., 1983
<i>C. coriaceum</i>	1	22	Brasil	Turner e Irwin, 1961
<i>C. grandiflorum</i>	2	22	Brasil	Hacker, citado en Clements et al., 1983
<i>C. grazietiae</i>	3	22	Brasil	Hacker, citado en Clements et al., 1983 ^a
<i>C. macrocarpum</i>	1	22	Colombia	Hacker, citado en Clements et al., 1983
	6	20	Colombia	Hutton, 1985
<i>C. pascuorum</i>	6	22	Brasil, Ecuador	Hacker, citado en Clements et al., 1983
<i>C. plumieri</i>	1	20	Costa de Marfil ^b	Frahm-Leliveld, 1957
	2	22	Rep. Dominicana, Fiji ^b	Hacker, citado en Clements et al., 1983
<i>C. pubescens</i>	2	20	Indonesia ^b	Frahm-Leliveld, 1953
	1	20	Costa de Marfil ^b	Frahm-Leliveld, 1957
	16	22	Brasil, México, Venezuela, Guatemala, Guayana	Hacker, citado en Clements et al., 1983
			Colombia, Venezuela	Hutton, 1985
<i>C. sagittatum</i>	3	22	Brasil, Argentina	L. Nascimento, información no publicada
<i>C. schiedeanum</i>	1	22	Costa Rica	Hacker, citado en Clements et al., 1983
	1	20	Colombia	Hutton, 1985
<i>C. schottii</i>	3	22	Colombia, México	Hacker, citado en Clements et al., 1983
<i>C. virginianum</i>	2	18	E.U.	Lewis et al., 1962
	1	22	Cuba	Fritsch, 1972
	12	18	Brasil, México, Venezuela, Honduras, Bolivia, Paraguay	Hacker, citado en Clements et al., 1983

a. Material antes identificado como *Centrosema* sp. aff. *acutifolium*.

b. Fuente original desconocida.

c. Material antes identificado como *Centrosema* sp. aff. *pubescens*.

et al., 1962) mostró $2n = 18$ para *C. virginianum*. J. B. Hacker fundamenta su información exhaustiva con ayuda de fotografías y dibujos de cámara lúcida de los cromosomas de *C. grazielae*, *C. pubescens* y *C. angustifolium* (todos son $2n = 22$), y de *C. virginianum* ($n = 9$) (Figura 1) (Cuadro 1).

Otro conjunto extenso de datos es el de Hutton (1985), quien informó que *C. pubescens* (3 accesiones), *C. macrocarpum* (6 accesiones), *C. schiedeanum* (1 accesión) y *C. acutifolium* (3 accesiones) tienen $2n = 20$ cromosomas somáticos y emparejamiento normal a la meiosis con la formación de 10 bivalentes. Estos recuentos difieren de los de Hacker, pero concuerdan con los informes dados antes para *C. pubescens* por Frahm-Leliveld (1953 y 1957), así como con un informe inédito de L. Nascimento, de la Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Brasil. Se han observado recuentos de $2n = 20$ para algunas otras especies de *Centrosema* (Cuadro 1).

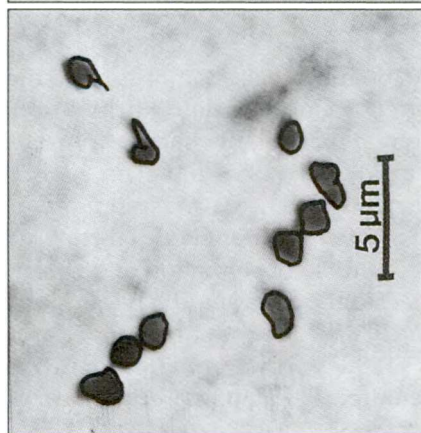
Es difícil resolver estas diferencias. Al parecer, hay por lo menos dos conjuntos cromosómicos básicos en el género. Un grupo de especies (*C. virginianum* y *C. arenicola*) posee 18 cromosomas somáticos (si el recuento de Fritsch de $2n = 22$ se reasigna a *C. pubescens*). El segundo grupo tiene 22 cromosomas, según informó J. B. Hacker, y quizás también 20. Se necesitan fotografías o dibujos que fundamenten los recuentos de $2n = 20$.

Es necesario obtener recuentos cromosómicos confiables para ayudar a resolver algunas dudas en la clasificación taxonómica dentro del género. Estos recuentos también ayudarían a predecir la compatibilidad cruzada interespecífica.

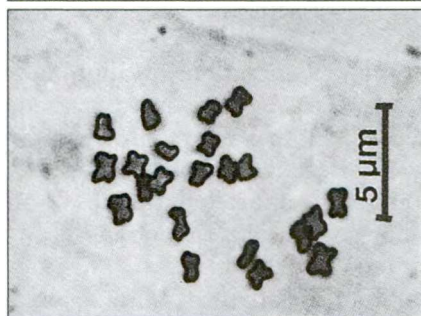
Comportamiento Reproductivo

El conocimiento del comportamiento reproductivo es importante para planear programas de fitomejoramiento eficientes. Desgraciadamente, los datos publicados no contienen una sola medida de la tasa de cruzamiento en ninguna especie de *Centrosema*. Se ha creído siempre que en la mayoría de las especies hay autopolinización.

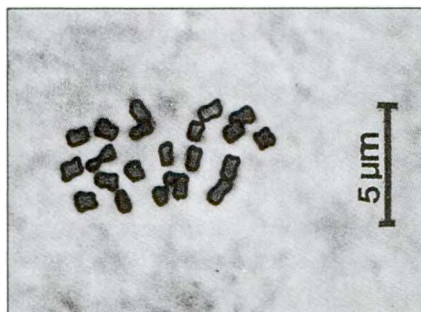
Hutton (1960) ha proporcionado pruebas indirectas del predominio de la autopolinización en *C. pubescens* 'común'. Al



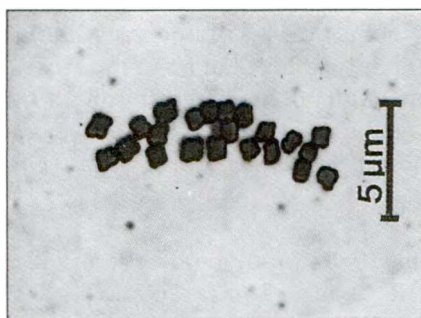
C. virginianum híbrido 835/2;
meiosis, 9 bivalentes



C. angustifolium CPI 73665;
mitosis, $2n = 22$



C. pubescens CPI 73668;
mitosis, $2n = 22$



C. grazielae CPI 40058;
mitosis, $2n = 22$

Figura 1. Cromosomas de algunas especies de *Centrosema* (fotografías de J. B. Hacker, no publicadas).

examinar yemas florales bien desarrolladas y aún no abiertas, recogidas al despuntar el día, se comprobó que la antesis ya había ocurrido: se halló polen en el estigma y se observó crecimiento del tubo polínico. Hutton y otros han observado poca o ninguna variación fenotípica dentro de las líneas comerciales de centro común.

Battistin (1983) también observó un desarrollo cleistógamo de las vainas de *C. pubescens*, así como yemas florales de *C. pascuorum* que nunca se abrieron. Notó, sin embargo, que esto no excluye la existencia de algún grado de cruzamiento, ya que la mayoría de las flores se abren normalmente. La investigadora proporcionó otra prueba de autofertilización en *C. pascuorum* y *C. vexillatum*: las flores de ambas especies forman normalmente sus semillas cuando se cubren con bolsas transparentes de papel. Otra evidencia de autopolinización en *C. pascuorum* fue la ausencia total de visitas de insectos a las flores de *C. pascuorum*, mientras que las flores de *C. pubescens*, *C. brasilianum*, *C. vexillatum* y *C. virginianum* eran frecuentemente visitadas por abejorros (*Bombus* spp.).

Aparentemente, sin embargo, algunas accesiones de varias especies de *Centrosema* no desarrollan semillas cuando no hay manipulación mecánica de la flor que logre la transferencia de polen de las anteras al estigma. Las plantas de *C. macrocarpum* cultivadas en invernadero, por ejemplo, son enteramente incapaces de desarrollar las semillas (Escobar Berón et al., 1985). Sin embargo, no se trata de autoesterilidad, porque la autofertilización se logra fácilmente mediante polinización artificial (Escobar Berón et al., 1985).

La visita de insectos a las flores de la mayoría de las especies de *Centrosema*, por ejemplo, de *C. virginianum* (Buswell, 1919), proporciona un mecanismo para la transferencia del polen. Escobar Berón et al. (1985) hallaron, marcando el polen de *C. macrocarpum*, que éste era fácilmente transportado por los insectos. Se obtuvo evidencia de cierto grado de cruzamiento natural mediante la observación de la variabilidad fenotípica de algunas accesiones cuya semilla había sido producida en el campo (Penteado, 1986a y 1986b, para *C. acutifolium*; Schultze-Kraft y Belalcázar, 1988, para *C. brasilianum*; R. Schultze-Kraft, comunicación personal, para *C. macrocarpum*).

Es altamente deseable poseer estimaciones confiables de la tasa de cruzamiento de todas las especies de *Centrosema* agronómicamente importantes, así como estimaciones del grado en el cual esa tasa depende del genotipo y de las condiciones ambientales. Para hacer dichas estimaciones se requieren marcadores genéticos confiables que todavía no han sido identificados.

Hibridación

Un paso fundamental en cualquier programa de fitomejoramiento es la creación de nuevos genotipos mediante la recombinación de genes de diversos individuos. La hibridación artificial se puede lograr fácilmente en *Centrosema*. Sus flores grandes se manipulan fácilmente. Grof (1970) describe detalladamente algunos procedimientos de polinización. Las flores hermafroditas se emasculan en el estado de yema bien desarrollada durante la tarde y se polinizan de inmediato o (de preferencia) a la mañana siguiente. Se necesita una alta humedad relativa para una polinización exitosa (Grof, 1970; Hutton, 1985). Ciertos genotipos son más difíciles de hibridar que otros. Los cruzamientos que resultan infructuosos en un sentido a menudo se logran fácilmente en el otro (Grof, 1970; Hutton, 1985).

Hutton (1985) y R. J. Clements (información no publicada que resume 1326 cruzamientos intraespecíficos) obtuvieron de 25% a 30% de éxito en la polinización artificial de *Centrosema*, en cruzamientos compatibles. Esta tasa no es inferior en mucho al 39.4% observado por Serpa y Dias (1983) en flores de polinización abierta de plantas de *C. pubescens* cultivadas en el campo. Clements (1977) halló un promedio de formación de vainas de sólo 20% en las plantas de *C. virginianum* de polinización abierta, cultivadas en el campo, en el momento de máxima floración. La formación de vainas en el campo y la tasa de éxito para la polinización artificial pueden variar enormemente a través del año (Clements, 1977; Serpa y Dias, 1983) y según el genotipo (Clements, 1977).

Acervo Disponible de Genes

La compatibilidad en el cruce de individuos define el conjunto de genotipos entre los cuales se pueden recombinar los genes, o sea, el acervo disponible de genes para un programa de fitomejoramiento. Normalmente, ese acervo de genes coincide, más o menos, con los límites de las especies reconocidas. En *Centrosema*, algunos acervos de genes comprenden más de una sola especie taxonómica reconocida, y hay por ello un gran rango de variabilidad genética potencialmente disponible para el mejorador. Sólo en *C. virginianum* se ha observado esterilidad para la hibridación intraespecífica (Clements, 1983b). En el Cuadro 2 se resumen las combinaciones exitosas que han dado híbridos interespecíficos.

Cuadro 2. Algunos híbridos interespecíficos de *Centrosema* logrados mediante técnicas de cruzamiento convencionales.

Progenitor femenino		Progenitor masculino	Fuente
<i>C. pubescens</i>	x	<i>C. macrocarpum</i>	B. Grof, información no publicada; Hutton, 1985
<i>C. pubescens</i>	x	<i>C. acutifolium</i>	Grof, 1970; Hutton, 1985; Serpa, 1974 y 1977
<i>C. acutifolium</i>	x	<i>C. pubescens</i>	M. L. Escandón y J. M. Miles, información no publicada ^a
<i>C. pubescens</i>	x	<i>C. schiedeanum</i>	Hutton, 1985
<i>C. schiedeanum</i>	x	<i>C. pubescens</i>	R. J. Clements, información no publicada; B. Grof, información no publicada
<i>C. schiedeanum</i>	x	<i>C. macrocarpum</i>	R. J. Clements, información no publicada ^b
<i>C. grandiflorum</i>	x	<i>C. macrocarpum</i>	R. J. Clements, información no publicada ^b
<i>C. pubescens</i>	x	<i>C. grandiflorum</i>	R. J. Clements, información no publicada ^b
<i>C. acutifolium</i>	x	<i>C. schiedeanum</i>	M. L. Escandón y J. W. Miles, información no publicada ^a
<i>C. brasilianum</i>	x	<i>C. tetragonolobum</i>	M. L. Escandón y J. W. Miles, información no publicada ^a

a. Preliminar: la identidad de las F_1 putativas no está confirmada.

b. La fertilidad de la F_1 no se conoce.

Grof (1970) y Serpa (1974 y 1977) lograron una exitosa hibridación interespecífica con paternales identificados como *C. pubescens*, *C. brasilianum* y *C. virginianum*. Posteriormente se halló que la accesión Q 8216, identificada como *C. brasilianum* (Grof, 1970), era una forma común de *C. pubescens*. La accesión IRI 1534 (syn. Q 8998), identificada como *C. virginianum* (Grof, 1970), tiene plantas de características poco usuales: tiene flores blancas, un cáliz verde-rojo con dientes muy reducidos, semillas pálidas sin manchas, hábito de crecimiento fuertemente estolonífero, y folíolos brillantes y oscuros con ápices agudos (R. J. Clements, información no publicada). Se asemeja más en su forma a *C. acutifolium*, pero es un mal productor de semilla; puede tratarse quizás de un híbrido interespecífico con cierta ascendencia de *C. pubescens*. Se recogió en 1962 en Araraquara, estado de São Paulo, Brasil, pero en una visita reciente al sitio de recolección, R. Schultze-Kraft (comunicación personal) no pudo hallarlo nuevamente. Hasta lograr una identificación más definitiva, IRI 1534 se considera una forma poco usual de *C. acutifolium*, y los híbridos obtenidos por Grof y Serpa, que contienen a IRI 1534 como progenitor, se consideran cruces de *C. pubescens* x *C. acutifolium*.

Hutton (1983 y 1985) usó *C. macrocarpum*, *C. acutifolium* y *C. schiedeanum* como progenitores masculinos en cruzamientos con *C. pubescens*. Se emplearon varias accesiones de cada especie en esta serie de cruzamientos. Las progenies fueron plenamente fértiles en las generaciones F_1 , F_2 y F_3 . B. Grof (información no publicada) también ha producido híbridos entre *C. schiedeanum* cv. Belalto y *C. pubescens*, entre *C. pubescens* y *C. macrocarpum*, y también entre *C. pubescens* y *C. acutifolium*. M. L. Escandón y J. W. Miles (información no publicada) han empleado con éxito *C. acutifolium* como progenitor femenino en cruzamientos con *C. pubescens*, y también han cruzado *C. acutifolium* con *C. schiedeanum*. R. J. Clements (información no publicada) ha cruzado *C. pubescens* CPI 93039 con *C. grandiflorum* CPI 78358: el híbrido parece estéril.

Partiendo de los datos anteriores, parece que, desde el punto de vista del fitomejoramiento, *C. pubescens*, *C. acutifolium*, *C. macrocarpum*, *C. schiedeanum* y quizás *C. grandiflorum* se pueden tomar como un solo acervo de genes cuyos componentes son completamente compatibles. R. J. Clements (información no publicada) no halló, en 332 cruzamientos interespecíficos intentados, otra hibridación exitosa diferente de las obtenidas en el

grupo de especies cercanas a *C. pubescens* antes indicado. M. L. Escandón y J. W. Miles (información no publicada) han intentado más de 1200 cruzamientos interespecíficos; aparte de los cruzamientos dentro del mismo grupo de *C. pubescens*, los únicos que tuvieron éxito fueron *C. brasilianum* x *C. tetragonolobum* y, quizás, *C. brasilianum* x *C. angustifolium*.

Es conveniente delimitar claramente los acervos de genes fácilmente accesibles a un proyecto de mejoramiento de *Centrosema*. Recientemente se ha iniciado un proyecto con este objetivo en el CIAT. Además de su valor práctico, los resultados de este trabajo ayudarán a resolver interrogantes taxonómicos.

Genética, Heredabilidad e Interacciones Genotipo-Ambiente

El fitomejoramiento se basa en las diferencias genéticas que hay entre los individuos dentro de un acervo de genes. Los proyectos de mejoramiento con *Centrosema* se han diseñado para generar nuevos cultivares y no para obtener información genética básica. Sin embargo, todo proyecto de mejoramiento proporciona alguna información sobre la herencia de los caracteres de las plantas.

No se dispone de informes sobre un carácter fenotípico heredado en manera mendeliana sencilla en ninguna especie de *Centrosema*. Hay, sin embargo, muchas evidencias de la variación genética intraespecífica relativa a los caracteres cuantitativos de importancia agronómica, como el rendimiento de materia seca, la precocidad de la floración, el rendimiento de semilla, los componentes de rendimiento de semilla, la reacción a las enfermedades, el tamaño de la semilla, la dureza de la semilla y la especificidad de *Rhizobium* (Clements, 1977, 1983a y 1983b; Clements et al., 1984; Clements y Williams, 1980; Franco et al., 1973; Kretschmer, 1977; Mogrovejo J., 1981; Monteiro y Martins, 1983; Schultze-Kraft, 1986; Schultze-Kraft y Belalcázar, 1988; Schultze-Kraft et al., 1987; Schultze-Kraft y Keller-Grein, 1985; Serpa, 1976; Serpa y da Silva, 1984; Serpa y De-Polli, 1975).

Los lotes de semilla comercial de *C. pubescens* común son genéticamente variables. Bowen y Kennedy (1961) hallaron líneas, dentro de centro común, con diferencias heredables en su reacción

a cepas específicas de *Rhizobium*. Serpa (1966) halló grandes diferencias en el porcentaje y en la tasa de germinación entre líneas seleccionadas del cultivar comercial brasileño Deodoro. Serpa y Cunha Filho (1970) detectaron diferencias en la longitud de la raíz principal y en el número de nódulos, entre líneas hermanas de *C. pubescens* después de tres generaciones de autofecundación y de selección por vigor y alto rendimiento de la semilla, en líneas derivadas directamente del cv. Deodoro sin hibridación artificial. También se ha demostrado que la reacción a la inoculación artificial con antracnosis (*Colletotrichum* sp.) difiere entre las líneas derivadas del cv. Deodoro (Serpa et al., 1977). En ninguno de estos ejemplos se ha investigado la naturaleza genética de la variación dentro de las poblaciones de *C. pubescens*.

Clements (1983b) caracterizó la variación genética en el rendimiento de forraje de *C. virginianum* mediante el análisis de dos cruzamientos dialélicos separados de seis progenitores en las generaciones F_1 y F_2 . Se hizo un conjunto dialélico de un grupo aleatorio de accesiones, y un segundo dialélico de accesiones seleccionadas por su rendimiento de forraje y semilla. Se halló más variación genética entre los progenitores no seleccionados que entre los seleccionados. La mayor parte de la variación en el conjunto no seleccionado se atribuyó a efectos de aptitud combinatoria general, y no se detectó ningún efecto importante de la interacción entre genotipo y ambiente (sitio o año). El dialélico formado con el conjunto seleccionado de progenitores produjo resultados contrastantes: menos variación genética total, un importante efecto de aptitud combinatoria específica (lo que indica una mayor proporción de varianza genética no aditiva) y un considerable efecto genotipo-ambiente. Clements señaló que estos resultados concuerdan con una tendencia común observada en los análisis genéticos cuantitativos, a saber, que la selección disminuye la varianza genética aditiva y reduce la uniformidad de comportamiento de los genotipos a través de diferentes ambientes. El resultado contrastante provino de la selección por rendimiento y no de alguna otra peculiaridad en las accesiones seleccionadas, como lo sugiere el hecho de que un 95% de la variación genética total en la altura del cotiledón (un atributo no seleccionado) fue resultado de los efectos genéticos aditivos (Clements y Ludlow, 1977).

Tanto Grof (1970) (para *C. pubescens* y *C. pubescens* x *C. acutifolium*) como Clements (1983b) (para *C. virginianum*) observaron efectos heteróticos en las primeras generaciones después de la hibridación. Algo de esta heterosis se pudo recuperar en líneas de generación avanzada.

También hay evidencias de variación genética dentro de los acervos de genes de *Centrosema*, como lo indica la respuesta a la selección. Lo sorprendente es que haya poca documentación confiable acerca de los resultados de los proyectos de selección o de mejoramiento. Se han obtenido líneas de *Centrosema pascuorum* superiores a sus progenitores en rendimiento de forraje y de semilla (Clements et al., 1986). Dos líneas de *C. virginianum*, seleccionadas por su rendimiento de forraje y su supervivencia invernal de una serie de cruzamientos biparentales, resultaron superiores a otras líneas o introducciones mejoradas (incluyendo las accesiones progenitoras originales) con respecto al rendimiento de forraje en el segundo año, y superiores a sus progenitores con respecto a la supervivencia invernal (Clements y Thomson, 1983).

Hutton (1985) comparó líneas F_3 seleccionadas con sus progenitores originales *C. pubescens* y *C. macrocarpum* en un ensayo de campo en parcelas pequeñas hecho en un Oxisol altamente ácido. Sus datos sugieren que un pequeño porcentaje de la generación F_3 retiene la alta adaptación a las condiciones de suelos ácidos del progenitor *C. macrocarpum*.

En los programas de Grof (1982) y de Serpa y da Silva (1984), el grado de progreso en el mejoramiento resulta incierto, porque las líneas mejoradas no han sido directamente comparadas con los genotipos paternos originales.

Objetivos del Mejoramiento

Un mayor rendimiento de forraje, la distribución de éste durante el año y su persistencia con el trascurso del tiempo son, probablemente, los objetivos más comunes de los anteriores programas de mejoramiento de *Centrosema* (Cuadro 3) a menudo combinados con uno o más atributos adicionales.

El programa de selección y mejoramiento que desarrolló Serpa para *C. pubescens* y *C. pubescens* x *C. acutifolium*, en las

Cuadro 3. Resumen de los objetivos de cinco proyectos de mejoramiento de Centrosema.

Especie	País	Objetivos	Fuentes
<i>C. pubescens</i> ^a	Brasil	Rend. de forraje Rend. de semilla Baja dureza de semilla Compatibilidad de <i>Rhizobium</i> y fijación de N ₂ Vigor de plántulas	Serpa, 1966, 1974 y 1976 Serpa y Cunha Filho, 1970 Serpa y De-Polli, 1975 y 1980 Serpa et al., 1977
<i>C. pubescens</i> ^a	Australia Colombia	Rend. de forraje Rend. de semilla Rend. estación fría Hábito estolonífero	Grof, 1970 y 1982
<i>C. virginianum</i>	Australia	Rend. de forraje Rend. de semilla Supervivencia invernal	Clements y Thomson, 1983 Clements y Ludlow, 1977
<i>C. pascuorum</i>	Australia	Rend. de forraje Rend. de semilla Fecha de floración	Clements et al., 1986
<i>C. pubescens</i> x <i>C. macrocarpum</i>	Colombia Brasil	Rend. de forraje Rend. de semilla Tolera suelos ácidos Resistente a enfermedades	Hutton, 1983 y 1985

a. Estos programas utilizaron híbridos de *C. pubescens* x *C. acutifolium*, al menos en parte.

condiciones de Brasil, ha buscado caracteres tales como menores tasas de dureza de la semilla, mayor compatibilidad con *Rhizobium*, alta tasa de fijación de N₂, resistencia a la antracnosis y altos rendimientos de forraje y de semilla.

El programa de selección de Grof en *C. pubescens* x *C. acutifolium* buscó genotipos con mayor producción, especialmente en la época de temperatura moderada, y con un crecimiento firmemente estolonífero que, se supone, conferiría una mayor persistencia bajo pastoreo.

Hutton (1983 y 1985) buscó una combinación de atributos ausentes en las accesiones de *C. pubescens* que estaban disponibles cuando el programa se inició, a saber: adaptación a los suelos ácidos e infértiles, alta producción de forraje y alto rendimiento de semilla; y hábito de crecimiento firmemente estolonífero.

El alto rendimiento de semilla, a menudo señalado como una meta del mejoramiento de *Centrosema* (Clements, 1977; Clements et al., 1986; Clements y Thomson, 1983; Hutton, 1983 y 1985), es importante para la persistencia de las plantas y para reducir el precio de la semilla comercial.

Los proyectos de mejoramiento de Clements se iniciaron con especies de las cuales no existía ningún cultivar comercial. Como Clements y Thomson (1983) observaron, la experiencia con los cultivares comerciales ya existentes habría facilitado la fijación de objetivos y, por lo tanto, habría aumentado enormemente las oportunidades de éxito. Durante la evaluación de las accesiones de germoplasma, a menudo se formulan objetivos de mejoramiento aun en ausencia de un cultivar comercial estándar. Tal sería el caso de *C. brasilianum* en las regiones de sabana de América del Sur, donde la susceptibilidad de la mayoría de las accesiones al añublo foliar (causado por *Rhizoctonia solani*) y a los insectos chupadores son limitaciones críticas. Se han registrado pérdidas de rendimiento de forraje de 30% a 50% a causa del añublo foliar (CIAT, 1986).

Elección de Progenitores

La elección de progenitores es crítica en cualquier programa de mejoramiento. Ningún esfuerzo invertido en la evaluación y en la selección de la progenie de un cruzamiento podrá producir nuevas combinaciones de genes que no estuvieran ya presentes en los progenitores originales.

Cuanto más temprano se haga en el programa de mejoramiento una evaluación confiable del poder de mejoramiento de los potenciales progenitores, menos recursos se desperdiciarán evaluando cruzamientos inferiores. Sin embargo, cuanto más temprano se haga dicha evaluación, menos confiable será ella. No hay una solución completamente satisfactoria para este dilema (Baker, 1984; Simmonds, 1979).

La selección paterna se complica además en *Centrosema*, por la posibilidad de aprovechar los híbridos interespecíficos. Donde los cruzamientos fértiles se obtienen fácilmente, como ocurre con *C. pubescens* x *C. macrocarpum* o con *C. pubescens* x *C. acutifolium*, y donde cada especie ofrece atributos deseables no disponibles en la otra, no hay razón para tratar las combinaciones de cruces interespecíficos de modo diferente al de los cruzamientos intraespecíficos.

Cuando existen barreras de fertilidad, los intentos de recombinar caracteres de diferentes especies se deben hacer con cuidado. La experiencia hecha con otros géneros sugiere que los esfuerzos hechos en los cruzamientos interespecíficos no son generalmente productivos, por lo menos a corto plazo; un ejemplo es *Trifolium* spp. (Williams, 1983). La mayoría de las especies de *Centrosema* es variable en sus caracteres cuantitativos. En muchos casos, las especies estrechamente compatibles expanden aún más el rango de variación genética fácilmente accesible. Sólo en casos muy excepcionales, el mejorador necesitará recurrir a cruzamientos interespecíficos difíciles para lograr sus objetivos.

Métodos de Mejoramiento

Comúnmente se han aplicado a *Centrosema* spp. el método genealógico de mejoramiento (Clements y Thomson, 1983; Grof, 1982; Hutton, 1983 y 1985; A. Serpa, información no publicada). En el programa de Clements para *C. pascuorum* (Clements et al., 1986), el método genealógico fue modificado para incluir dos generaciones de descendencia por semilla única. Este fue un importante factor en el rápido progreso hacia la obtención de líneas seleccionadas altamente autóгамas.

Clements ha intentado varios procedimientos de mejoramiento menos convencionales en su programa con *C. virginianum* (Clements, 1976). Además del enfoque tradicional de la selección genealógica, formó dos cruzamientos compuestos, uno de 16 progenitores (CC16) y otro de un subconjunto seleccionado de 7 progenitores (CC7: uno de los progenitores se incluyó dos veces para obtener un conjunto equilibrado de 8 de ellos), con el fin de combinar genes de más de un par simple de líneas paternas antes de iniciar la selección. Ambos compuestos estaban formados por un diseño de apareamiento jerárquico que se iniciaba con

cruzamientos entre pares de accesiones para formar generaciones F_1 , formar cruzamientos dobles de cruzamientos entre pares de F_1 , formar cruzamientos cuádruples, y así en adelante. El número de individuos usados fue suficiente para asegurar que la población final compuesta incluyera, con 95% de probabilidad, todos los genes presentes en el conjunto original de progenitores.

Se usaron varios procedimientos diferentes para manejar la amplia variación genética que resultaba de estos cruzamientos compuestos. CC16 se sembró en una asociación gramínea-leguminosa y se dejó pastorear hasta que la población inicial de la leguminosa estaba casi agotada. Las plantas sobrevivientes fueron extraídas y trasplantadas a macetas en el invernadero para la multiplicación de semilla, sin recombinación. La semilla resultante se juntó masalmente y se sembró de nuevo en una pastura, y las plantas que produjo fueron pastoreadas en un segundo 'ciclo' de selección natural. Se han completado ya dos ciclos de selección. Aunque todavía no se ha hecho una evaluación rigurosa de los resultados de este procedimiento de selección natural, parece que la supervivencia ha mejorado en las generaciones subsiguientes a medida que los genotipos menos adaptados han sido eliminados de la población.

El compuesto formado por los siete progenitores seleccionados de *C. virginianum* (CC7) se sembró como una de las siete poblaciones de *C. virginianum* que se evaluó bajo pastoreo. Parece haber mejorado después de 8 años, en comparación con las introducciones genéticamente homogéneas (Clements, esta obra; Jones y Clements, 1987).

La población CC16 también avanzó por descendencia por semilla única a la generación F_5 (R. J. Clements, información no publicada). Las 1054 líneas resultantes no han sido evaluadas todavía.

Como Cameron et al. (1984) señalaron, la selección recurrente puede ser más eficiente y más efectiva que la selección genealógica para lograr la combinación de caracteres cuantitativos complejos, como los requeridos para obtener un cultivar exitoso de leguminosa forrajera. Aun con especies de *Centrosema* altamente autopolinizadas, debería ser factible realizar efectivos programas de selección recurrente. Uno de tales programas se puede basar en la evaluación de 200 a 500 familias (por ejemplo, familias S_1) en

cada ciclo con una proporción global seleccionada de 0.10 a 0.20 (Baker, 1984). Usando polen masal, esto requeriría de 67 a 167 polinizaciones manuales por ciclo (asumiendo un éxito de 30%, y 10 semillas por polinización exitosa).

Cuando se sospecha la ocurrencia de un cruzamiento natural (por ejemplo, en *C. macrocarpum*), el mejoramiento de poblaciones recurrentes puede ser aún más apropiado. Si el cruzamiento no está completo, la fase de recombinación requiere un carácter marcador de plántulas que sea confiable, para que éstas se puedan identificar fácilmente en progenies de polinización abierta.

Donde se buscan rasgos específicos que no se pueden hallar en los bancos de germoplasma disponibles, el mejorador puede recurrir a la inducción artificial de mutaciones. Penteado (1982) informó que un conjunto diverso de accesiones de *C. pubescens* respondió en forma similar a la radiación gama y que la dosis aguda apropiada para inducir la mutación se encuentra en el rango de 20 a 25 krad.

Las nuevas biotecnologías, como la selección in vitro, el cultivo de anteras, o la fusión de protoplastos, pueden mejorar la eficiencia y la efectividad de los programas de mejoramiento. Sin embargo, hasta el presente estas tecnologías se han usado escasamente en el mejoramiento de las principales especies cultivadas. Su aplicación al mejoramiento de *Centrosema* es improbable a corto plazo.

Técnicas de Evaluación

Un cuello de botella de los programas de mejoramiento es la evaluación confiable de genotipos en el rango de variabilidad del ambiente que se estudia. La evaluación es especialmente compleja cuando se trata de plantas concebidas para pasturas asociadas de gramínea-leguminosa cuyo objetivo es ser pastoreadas; aquí el criterio final de mérito es el desempeño del animal, en lugar del comportamiento de la planta (Jones y Walker, 1983).

El gran número de genotipos que genera un programa de mejoramiento deben reducirse drásticamente antes de probarlos en el pastoreo. Generalmente, esta selección se hace según el comportamiento de los individuos (plantas espaciadas) de las primeras generaciones y familias (parcelas pequeñas), en las

generaciones más avanzadas. Las especies de *Centrosema* requieren parcelas grandes con bordes amplios. Aunque se ha hallado una significativa interacción, respecto al rendimiento de forraje, entre genotipos y condiciones de evaluación—como espaciamento, método de establecimiento, método de defoliación, y asociación—en muchas especies de pastura, se han encontrado también altas correlaciones genéticas (England, 1975; Sedcole y Clements, 1973).

Las ganancias genéticas se logran, aun con caracteres complejos como el rendimiento, haciendo selección en las generaciones tempranas en condiciones artificiales. Esto es especialmente cierto, al parecer, en las primeras etapas de un programa de mejoramiento cuando el rango de variación genética es grande. En cualquier caso, el mejorador tiene poca capacidad de elección para hacer selección indirecta, ya que rara vez posee el suficiente conocimiento previo acerca de la importancia de las interacciones del genotipo con las condiciones de evaluación en sus poblaciones genéticas específicas. Tampoco posee los recursos para evaluar cientos o miles de líneas mejoradas en las condiciones ‘reales’ de una pastura sometida a pastoreo.

La interacción del genotipo con el sitio o el año de cultivo puede disminuir aún más la precisión de la evaluación y de la selección. Clements (1983b) halló grandes interacciones del genotipo con la localidad y el año, en progenies de accesiones altamente seleccionadas de *C. virginianum*, pero no las halló en progenies de progenitores no seleccionados. Este investigador concluyó que dichas interacciones serían más importantes a medida que el programa de mejoramiento avanzara del estado de accesiones no seleccionadas de germoplasma al de poblaciones seleccionadas y altamente adaptadas. Varios autores han propuesto métodos para elegir un conjunto eficaz de sitios de prueba donde las interacciones de genotipo x localidad sean importantes (Abou-El-Fittouh et al., 1969; Byth et al., 1976; Horner y Frey, 1957; Shorter et al., 1977). Una limitación obvia de todos esos métodos es que la identificación de sitios eficaces de prueba exige obtener muchos datos previos sobre la respuesta de los genotipos a un número grande de sitios. Un método práctico para tratar las interacciones genotipo x localidad y genotipo x año es hacer tantas pruebas como sea posible a través de un ambiente objetivo bien definido, limitando el rango de los ambientes objetivo si la excesiva interacción genotipo x localidad detiene el progreso del mejoramiento.

Las técnicas de laboratorio o de invernadero pueden disminuir el tiempo requerido para la evaluación de genotipos, o refinar la precisión de esta evaluación, siempre que los resultados logrados se correlacionen bien con el comportamiento en el campo. Clements y Ludlow (1977) hallaron que la altura del nudo cotiledonar de las plántulas de *C. virginianum*, medida en el invernadero, se correlacionaba bien con las diferencias en la supervivencia invernal y proporcionaba, por tanto, un método de evaluación rápido y confiable. Por su parte, Serpa et al. (1977) no hallaron ninguna correlación entre la reacción a la antracnosis, medida en plántulas artificialmente inoculadas en el invernadero, y la reacción observada en plantas cultivadas en el campo.

Hutton (1983 y 1985) intentó evaluar la tolerancia a las condiciones de suelos ácidos de baja fertilidad evaluando el comportamiento de plántulas que se desarrollaban en solución nutritiva en arena estéril. Sin embargo, halló escasa correlación entre el comportamiento en solución nutritiva y el comportamiento en suelo, ya sea en macetas o en el campo. La selección de plántulas en el invernadero en bandejas hondas (17 cm de profundidad) que contengan un Oxisol ácido e infértil, se consideró un medio confiable y rápido para identificar genotipos tolerantes a suelos ácidos en poblaciones segregantes (Hutton, 1985).

Resultados de Proyectos de Mejoramiento de *Centrosema*, Actualmente en Curso o Concluidos

Cinco proyectos de mejoramiento de *Centrosema* están documentados en la literatura; se describen además en esta sección otras actividades de mejoramiento no documentadas. Intentaremos analizar cada proyecto, no sólo en función de la efectividad con que ha logrado los objetivos declarados inicialmente, sino también considerando si el mismo objetivo habría podido obtenerse simplemente mediante la recolección de germoplasma y los procedimientos ordinarios de evaluación.

Hasta el momento, de todos los proyectos de mejoramiento de *Centrosema*, sólo el programa de mejoramiento de *C. pascuorum* de Clements ha dado como resultado la liberación formal de un cultivar denominado Cavalcade (New releases..., 1985). El

proyecto se inició con lo que, en general, se consideraría una base de germoplasma pasmosamente inadecuada. Sin embargo, algunas de las seis accesiones disponibles se mostraron suficientemente promisorias en pruebas hechas en muchas localidades, y se inició con ellas el mejoramiento, sin germoplasma adicional. Aunque era un programa relativamente pequeño, que involucraba sólo 13 cruzamientos biparentales y pruebas en las generaciones F_2 , F_4 y F_6 solamente, en uno o dos sitios, produjo siete familias F_6 promisorias, las cuales posteriormente se sometieron a pruebas agronómicas más amplias. Puesto que se usó concienzudamente la descendencia por semilla única, el programa total de mejoramiento sólo tomó 6 años. Una de las líneas resultantes demostró ser muy superior a cualquiera de sus progenitores en cuanto a su rendimiento de forraje (22% mejor) y, especialmente, en rendimiento de semilla (118% mejor).

Las líneas mejoradas de *C. pascuorum* se compararon favorablemente, en pruebas hechas en muchas localidades, con otros dos cultivares exitosos de leguminosas forrajeras (*Macroptilium atropurpureum* cv. Siratro y *Stylosanthes hamata* cv. Verano). Estos resultados demuestran que es posible obtener considerables ganancias genéticas, en los estadios más tempranos de los programas de fitomejoramiento, con especies que, básicamente, no están domesticadas. Falta por comprobar aún si el cv. Cavalcade puede convertirse en una leguminosa forrajera exitosa y ampliamente usada. Después de terminado el programa, el rango de la colección disponible se extendió; algunas de estas nuevas accesiones se han comparado favorablemente con el cv. Cavalcade (Thomson et al., 1997).

El proyecto de *C. virginianum* de Clements es probablemente el mejor documentado en el mejoramiento de *Centrosema* (Clements y Thomson, 1983). Como sucedió con el proyecto de *C. pascuorum*, el mejoramiento de *C. virginianum* se inició prematuramente, ya que sólo se disponía de un pequeño banco de germoplasma en esa época. Aunque no se ha lanzado, hasta ahora, ningún cultivar comercial de este programa, el proyecto ha producido, en el principal sitio de prueba, líneas superiores a cualquier accesión disponible de germoplasma, en una colección que aumentó de 21 a más de 170 accesiones durante ese período de 10 años. Parece improbable que, si se hubiera invertido en aumentar la colección de germoplasma natural, los recursos dedicados al mejoramiento hubieran dado el mismo resultado positivo que se obtuvo. Un

beneficio adicional de este programa, que no se habría logrado con un programa igualmente grande de colección y evaluación de germoplasma, ha sido la creación de un considerable cuerpo de información sobre la genética y el mejoramiento de *C. virginianum*; gran parte de esta información servirá para otras especies de *Centrosema*.

La eficacia de la selección natural bajo pastoreo se hace evidente en los resultados de una comparación entre dos accesiones de *C. virginianum*, seis líneas derivadas de la selección genealógica y una población de cruzamiento compuesta en que intervenían siete progenitores (Jones y Clements, 1987). Durante 9 años, la población compuesta mejoró, comparada con todas las otras líneas de *C. virginianum*, en su contribución a la materia seca total del forraje en oferta, en la longitud del estolón, en el número de puntos enraizados y en el número de raíces.

Hutton (1983 y 1985) se centró en la producción de híbridos interespecíficos que combinaran el rendimiento alto de forraje y de semilla, y el hábito de crecimiento estolonífero de *C. pubescens*, con la adaptación a las condiciones de suelos ácidos de baja fertilidad de *C. macrocarpum* y *C. acutifolium*. Se ha hecho un buen progreso, dentro de las limitaciones impuestas por el germoplasma disponible en el momento en que se inició el proyecto. Problemas imprevistos de enfermedades pueden haber reducido la intensidad de la selección que se hacía según los caracteres agronómicos deseados. Este material se debe probar ahora frente a nuevas, y superiores, colecciones de *C. macrocarpum*, *C. acutifolium* y *C. brasilianum*.

Grof (1970) trabajó principalmente dentro de una población de *C. acutifolium* x *C. pubescens* con la intención de producir un cultivar estable, con vigoroso crecimiento inicial, alto rendimiento durante la época menos cálida, hábito de crecimiento estolonífero y una considerable resistencia a las enfermedades y a los insectos; un cultivar con estas características podría remplazar a centro comercial. La selección genealógica entre plantas espaciadas desde la generación F_2 hasta la F_5 se realizó en la estación de investigaciones del CIAT en Palmira, Colombia. Una línea F_5 , designada CIAT 438 en 1973, ha demostrado buena adaptación a la región donde se seleccionó y en Perú (Grof, 1982; Reátegui et al., 1985). CIAT 438, del cruzamiento de *C. pubescens* Q 8216 x *C. acutifolium* IRI 1534 (syn. Q 8998), se denomina en esta obra

Centrosema híbrido CIAT 438. Sin embargo, morfológicamente es casi indistinguible de *C. pubescens*. Es difícil evaluar, partiendo de los datos publicados, la ganancia genética lograda en este programa de mejoramiento, porque ninguna de las líneas mejoradas se comparó directamente con los progenitores originales. CIAT 438 es ciertamente una línea muy exitosa, y es superior en varios aspectos a centro comercial (CIAT, 1979). Sin embargo, los progenitores son también superiores a centro comercial (Grof, 1970; Grof y Harding, 1970).

El programa de mejoramiento de *Centrosema* de Serpa empezó con la selección de semillas permeables dentro de una población heterogénea de *C. pubescens* identificada como 'Deodoro', que se originó en la estación experimental Deodoro del antes llamado Instituto de Pesquisa Agropecuária do Centro-Sul (IPEACS) de Brasil. Una selección adicional dentro de esta población, respecto a rendimiento de forraje y de semilla, resistencia a la antracnosis, fijación de nitrógeno y vigor de las plántulas, produjo tres líneas muy superiores a la población original. La selección genealógica hecha en los cruzamientos entre estas líneas y un cruzamiento registrado, como *C. pubescens* x *C. virginianum* (Serpa, 1977) —probablemente *C. pubescens* x *C. acutifolium*— produjo más material promisorio. En 1980, se formó una población denominada *Centrosema* Itaguaí Sintético 80 (CIS-80) al mezclar la semilla de 37 plantas seleccionadas de la población original Deodoro o de los cruzamientos intraespecíficos o interespecíficos hechos en ella. En ensayos de pequeñas parcelas, CIS-80 fue notoriamente superior a las accesiones de control estándar en cuanto al vigor de las plántulas y al rendimiento de forraje (Serpa y da Silva, 1984). Esta población se está multiplicando actualmente para ser probada en condiciones comerciales.

Además de estos proyectos de mejoramiento, más o menos concluidos, hay varias actividades actualmente en curso para mejorar especies de *Centrosema*.

Después de la evaluación agronómica de una colección de 350 accesiones de *C. pubescens* y de especies relacionadas en Queensland (zona subtropical australiana), Clements inició un programa de cruzamiento con el objetivo de combinar la tolerancia a la sequía y al frío con la floración temprana. Se han hecho dos cruzamientos simples que incluyen a cuatro progenitores. La

intención es formar el cruzamiento doble y luego retrocruzar con la accesión más tolerante a la sequía antes de iniciar la selección.

Grof ha iniciado varios cruzamientos interespecíficos exploratorios, en los cuales participan accesiones de *C. pubescens*, de *C. macrocarpum* y de *C. acutifolium*.

Un proyecto de mejoramiento para desarrollar líneas de *C. brasilianum* resistentes a *Rhizoctonia* ha empezado en el CIAT, donde se han evaluado ya accesiones parentales potencialmente útiles. Se están formando dos cruzamientos dialélicos de siete progenitores para estudiar la herencia de la resistencia.

Actualmente está en curso un programa de hibridación interespecífica en el CIAT para estudiar las relaciones de compatibilidad cruzada entre algunas especies de *Centrosema*. Se han intentado más de 1200 cruzamientos interespecíficos hasta el momento (febrero de 1987). Sólo 27 de estos cruzamientos (2.2%) han producido semilla, y sólo una fracción de esta semilla era de origen híbrido; el resto de autofecundación accidental. Esto es menos de un tercio de la tasa de éxito (7.5%) de 790 cruzamientos intraespecíficos hechos bajo las mismas condiciones, y es mucho menor que las tasas de éxito observadas por Hutton (1985) y R. J. Clements (información no publicada) en sus programas de hibridación intraespecífica. Una evidencia adicional de la incompatibilidad interespecífica es el promedio mucho más bajo de formación de semilla en los cruzamientos interespecíficos (7.8 semillas por vaina) que en los cruzamientos intraespecíficos (13.9 semillas por vaina).

Conclusiones

Varios proyectos de mejoramiento de *Centrosema* han tenido un éxito notable. Hay, sin embargo, una urgente necesidad de delinear claramente los acervos genéticos disponibles. Algunos cruzamientos interespecíficos han sido exitosos y varios programas de mejoramiento se han basado en la hibridación interespecífica. Sin embargo, sólo ahora se inicia la evaluación sistemática de la compatibilidad entre las especies. Un examen citológico minucioso del género sería útil para despejar las inconsistencias pasadas.

Sabemos muy poco acerca de la biología reproductiva de las especies de *Centrosema* y la relación que ésta tendría con los factores ambientales. El progreso en esta área depende de la identificación de un marcador genético confiable. La demostración del cruzamiento natural en *Centrosema* spp., además de un buen marcador, permitirían la implementación de esquemas de mejoramiento no convencionales que incluirían una recombinación genética masiva; así se ha propuesto para *Stylosanthes* spp. (Miles, 1985).

El conocimiento de la respuesta esperada a la selección que se haga respecto a cualquier atributo específico sería extremadamente útil para el diseño de futuros proyectos de mejoramiento. Se duda, sin embargo, que se justifique realizar estudios especiales diseñados exclusivamente para obtener estimaciones de parámetros genéticos. Los programas de mejoramiento aplicados pueden proporcionar información sobre la heredabilidad, la correlación entre los caracteres y la interacción entre el genotipo y las condiciones ambientales. Con frecuencia, los programas de mejoramiento se diseñan deliberadamente para que generen esa información con poco costo adicional.

Es probable que aumente la importancia de la resistencia a las enfermedades en los programas de mejoramiento de *Centrosema*, especialmente en América tropical. Se necesitará información sobre fuentes de resistencia, su herencia, y las interacciones que ocurran entre los organismos patógenos y el hospedante *Centrosema*.

Una limitante crítica en el mejoramiento de *Centrosema* es la comprensión clara de los atributos de la planta que contribuyen a mejorar el crecimiento y la persistencia de ésta, y a hacer el desempeño animal más eficiente. También es crucial la disponibilidad de técnicas sencillas para evaluar estos atributos. Sólo con objetivos de mejoramiento bien definidos y relevantes, puede un programa de mejoramiento tener una probabilidad razonable de crear nuevos cultivares útiles. Si se pueden evaluar, en forma confiable y económica, grandes poblaciones de plantas, se logrará un progreso genético sustancial en el camino hacia las metas de mejoramiento descritas.

Referencias

- Abou-El-Fittouh, H. A.; Rawlings, J. O.; y Miller, P. A. 1969. Classification of environments to control genotype by environment interactions with an application to cotton. *Crop Sci.* 9(2):135-140.
- Baker, R. J. 1984. Quantitative genetic principles in plant breeding. En: Gustafson, J. P. (ed.). *Gene manipulation in plant improvement: 16th Stadler Genetics Symposium*. Plenum Press, Nueva York, NY, E.U. p. 147-176.
- Bandel, G. 1964. Chromosome numbers and evolution in the Leguminosae. *Caryologia* 27:17-32.
- Battistin, A. 1983. Morfologia floral e biologia da reprodução de cinco especies de *Centrosema* (DC.) Benth. (Leguminosae-Papilionoideae). Tesis (Dr. Agr.). Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" da Universidade de São Paulo (ESALQ), Piracicaba, SP, Brasil. 138 p.
- Bowen, G. D. y Kennedy, M. M. 1961. Heritable variation in nodulation of *Centrosema pubescens* Benth. *Queensl. J. Agric. Sci.* 18:161-170.
- Buswell, W. M. 1919. Spurred butterfly pea. *Am. Bot.* 25:112-113.
- Byth, D. E.; Eisemann, R. L.; y de Lacy, I. H. 1976. Two-way pattern analysis of a large data set to evaluate genotypic adaptation. *Heredity* 37(2):215-230.
- Cameron, D. F.; Hutton, E. M.; Miles, J. W.; y Brolmann, J. B. 1984. Plant breeding in *Stylosanthes*. En: Stace, H. M. y Edye, L. A. (eds.). *The biology and agronomy of Stylosanthes*. Academic Press, North Ryde, N.S.W., Australia. p. 589-606.
- CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical). 1979. Programa de Ganado de Carne. En: Informe anual 1978. Cali, Colombia. p. B-31.
- . 1986. Informe anual 1985: Pastos Tropicales. Documento de trabajo no. 17. Cali, Colombia. p. 198.
- Clements, R. J. 1976. Plant breeding strategies for *Centrosema virginianum*. En: CSIRO (Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation), *Tropical Crops and Pastures*. Divisional report 1975-76. St. Lucia, Qld., Australia. p. 95-99.

- _____. 1977. Agronomic variation in *Centrosema virginianum* in relation to its use as a sub-tropical pasture plant. *Aust. J. Exp. Agric. Anim. Husb.* 17(86):435-444.
- _____. 1983a. Preliminary evaluation of accessions of *Centrosema virginianum* in sub-humid south-east Queensland. Genetic resources communication no. 4. Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation (CSIRO), St. Lucia, Qld., Australia. 8 p.
- _____. 1983b. Quantitative genetic analysis of herbage yield in *Centrosema virginianum*. *Trop. Agric. (Trinidad)* 60(4):257-261.
- _____ y Ludlow, M. M. 1977. Frost avoidance and frost resistance in *Centrosema virginianum*. *J. Appl. Ecol.* 14(2):551-566.
- _____ y Thomson, C. J. 1983. Breeding *Centrosema virginianum* in subtropical Queensland. Technical paper no. 26. Division of Tropical Crops and Pastures, Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation (CSIRO), Melbourne, Vic., Australia. 25 p.
- _____ y Williams, R. J. 1980. Genetic diversity in *Centrosema*. En: Summerfield, R. J. y Bunting, A. H. (eds.). *Advances in legume science: Proceedings of the International Legume Conference, Kew, julio-agosto 1978*. 2 vols. Royal Botanic Gardens, Kew, Surrey, Inglaterra. Vol. 1, p. 559-567.
- _____ ; _____ ; Grof, B.; y Hacker, J. B. 1983. *Centrosema*. En: Burt, R. L.; Rotar, P. P.; Walker, J. L.; y Silvey, M. W. (eds.). *The role of Centrosema, Desmodium and Stylosanthes in improving tropical pastures*. Westview tropical agriculture series no. 6. Westview Press, Boulder, CO, E.U. p. 69-96.
- _____ ; Winter, W. H.; y Reid, R. 1984. Evaluation of some *Centrosema* species in small plots in northern Australia. *Trop. Grassl.* 18(2): 83-91.
- _____ ; _____ ; y Thomson, C. J. 1986. Breeding *Centrosema pascuorum* for northern Australia. *Trop. Grassl.* 20(2):59-65.
- Coleman, J. R. y de Menezes, E. M. 1980. Chromosome numbers in Leguminosae from the state of São Paulo, Brasil. *Rhodora* 82(831):475-481.
- England, F. 1975. Heritabilities and genetic correlations for yield in Italian ryegrass (*Lolium multiflorum* Lam.) grown at different densities. *J. Agric. Sci.* 84(parte 1):153-158.

- Escobar Berón, G.; Schultze-Kraft, R.; y González, R. 1985. Aspectos coevolutivos en la polinización de *Centrosema macrocarpum* Benth. (Leguminosae, Fabaceae). Trabajo presentado en el XII Congreso de la Sociedad Colombiana de Entomología (SOCOLEN), julio 1985, Medellín, Colombia.
- Frahm-Leliveld, J. A. 1953. Some chromosome numbers in tropical leguminous plants. *Euphytica* 2(1):46-48.
- . 1957. Observations cytologiques sur quelques légumineuses tropicales et subtropicales. *Rev. Cytol. Biol. Vég.* 8:273-287.
- Franco, A. A.; Serpa, A.; y Souto, S. M. 1973. Simbiose de estirpes homólogas com linhagens de *Centrosema pubescens*. *Pesqui. Agropecu. Bras.* 8(2):13-17.
- Fritsch, R. 1972. Chromosome numbers of plants from Cuba. Part 2. *Kulturpflanze* 19:305-313.
- Grof, B. 1970. Interspecific hybridization in *Centrosema*: hybrids between *C. brasilianum*, *C. virginianum* and *C. pubescens*. *Queensl. J. Agric. Anim. Sci.* 27(4):385-390.
- . 1982. Breeding *Centrosema pubescens* in tropical South America. *Trop. Grassl.* 16(2):80-83.
- y Harding, W. A. T. 1970. Yield attributes of some species and ecotypes of *Centrosema* in north Queensland. *Queensl. J. Agric. Anim. Sci.* 27(2):237-243.
- Horner, T. W. y Frey, K. J. 1957. Methods for determining natural areas for oat varietal recommendations. *Agron. J.* 49(6):313-315.
- Hutton, E. M. 1960. Flowering and pollination in *Indigofera spicata*, *Phaseolus lathyroides*, *Desmodium uncinatum*, and some other tropical pasture legumes. *Emp. J. Exp. Agric.* 28(111):235-243.
- . 1983. Breeding *Centrosema pubescens* better adapted to the acid infertile soils of South America. En: Smith, J. A. y Hays, V. W. (eds.). *Proceedings of the XIV International Grasslands Congress*, Lexington, Kentucky, junio 1981. Westview Press, Boulder, CO, E.U. p. 215-218.
- . 1985. *Centrosema* breeding for acid tropical soils, with emphasis on efficient Ca absorption. *Trop. Agric. (Trinidad)* 62(4):273-280.

- Jones, R. J. y Walker, B. 1983. Strategies for evaluating forage plants. En: McIvor, J. G. y Bray, R. A. (eds.). Genetic resources of forage plants. Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation (CSIRO), East Melbourne, Vic., Australia. p. 185-201.
- Jones, R. M. y Clements, R. J. 1987. Persistence and productivity of *Centrosema virginianum* and *Vigna parkeri* cv. Shaw under grazing on the coastal lowlands of south-east Queensland. Trop. Grassl. 21(2):55-64.
- Kretschmer, A. E., Jr. 1977. Growth and adaptability of *Centrosema* species in south Florida. Soil Crop Sci. Soc. Fla. Proc. 36:164-168.
- Lewis, W. H.; Stripling, H. L.; y Ross, R. G. 1962. Chromosome numbers for some angiosperms of the southern United States and Mexico. Rhodora 64:147-161.
- Miles, J. W. 1985. Evaluation of potential genetic marker traits and estimation of outcrossing rate in *Stylosanthes guianensis*. Aust. J. Agric. Res. 36(2):259-265.
- Mogrovejo J., E. A. 1981. Comportamento e variabilidade de caracteres agronômicos em populações de *Centrosema pubescens* Benth. (Leguminosae). Tesis (M.Sc.). Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" da Universidade de São Paulo (ESALQ), Piracicaba, SP, Brasil. 132 p.
- Monteiro, W. R. y Martins, P. S. 1983. Variabilidade e correlações entre caracteres em *Centrosema pubescens*. Pesqui. Agropecu. Bras. 18(2):187-193.
- New releases of pasture plants; Legumes: *Centrosema pascuorum* Mart. ex Benth. (centurion) cv. Cavalcade (Reg. No. B-15b-1). 1985. Trop. Grassl. 19(3):141-142.
- Penteado, M. I. de O. 1982. Estudos sobre radiosensitividade em populações de *Centrosema pubescens* Benth. Tesis (M.Sc.). Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" da Universidade de São Paulo, Piracicaba (ESALQ), SP, Brasil. 153 p.
- _____. 1986a. Introdução, avaliação e melhoramento do gênero *Centrosema*: Situação atual e perspectivas. Anais da XXIII reunião anual da Sociedade Brasileira de Zootecnia.

- _____. 1986b. Seleção e melhoramento genético em *Centrosema*. Projeto de Pesquisa 006-80-0023. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA), Centro Nacional de Pesquisa de Gado de Corte (CNPGC), Campo Grande, MS, Brasil. 20 p.
- Reátegui, K.; Ara, M.; y Schaus, R. 1985. Evaluación bajo pastoreo de asociaciones de gramíneas y leguminosas forrajeras en Yurimaguas, Perú. *Pasturas Trop. Bol.* 7(3):11-14.
- Schultze-Kraft, R. 1986. Natural distribution and germplasm collection of the tropical pasture legume *Centrosema macrocarpum* Benth. *Angew. Bot.* 60:407-419.
- _____. y Belalcázar, J. 1988. Germplasm collection and preliminary evaluation of the pasture legume *Centrosema brasilianum* (L.) Benth. *Trop. Agric. (Trinidad)* 65(2):137-144.
- _____. ; Benavides, G.; y Arias, A. 1987. Recolección de germoplasma y evaluación preliminar de *Centrosema acutifolium* Benth. *Pasturas Trop. Bol.* 9(1):12-20.
- _____. y Keller-Grein, G. 1985. Testing new *Centrosema* germplasm for acid soils. *Trop. Grassl.* 19(4):171-180.
- Sedcole, R. J. y Clements, R. J. 1973. Studies on genotype x spacing interactions for herbage yield, using a modified diallel analysis. *J. Agric. Sci.* 80(Parte 1, feb.):97-104.
- Serpa, A. 1966. Improvement of *Centrosema pubescens*; 1: Obtaining varieties with permeable seeds. En: Proceedings of the IX International Grassland Congress, São Paulo, Brasil, 1965. 2 vols. Departamento de Produção Animal da Secretaria da Agricultura do Estado de São Paulo, São Paulo, SP, Brasil. Vol. 1, p. 171-174.
- _____. 1974. Novas perspectivas no melhoramento genético de *Centrosema* spp. En: Anais da XI reunião da Sociedade Brasileira de Zootecnia. p. 224-225.
- _____. 1976. Alguns fatores que afetam a velocidade inicial de crescimento em *Centrosema* spp. En: Anais da XIII reunião da Sociedade Brasileira de Zootecnia, Salvador, BA, Brasil. p. 316-318.
- _____. 1977. Hibridação interespecífica entre *Centrosema pubescens* e *Centrosema virginianum*. *Pesqui. Agropecu. Bras.* 12(1):35-40.

- _____ y Cunha Filho, L. A. 1970. Variação hereditária e ambiente dos caracteres número de nódulos e comprimento da raiz principal em *Centrosema pubescens* Benth. En: Anais da V Reunião Latinoamericana sobre *Rhizobium*. Instituto de Pesquisas e Experimentação Agropecuárias do Centro-Sul (IPEACS), Rio de Janeiro, Brasil. p. 1-10.
- _____ y da Silva, J. F. 1984. Competição de *Centrosema* spp. no município de Araruama, RJ. Comunicação técnica no. 140. Empresa de Pesquisa Agropecuária do Estado do Rio de Janeiro, Estação Experimental de Itaguaí, Itaguaí, RJ, Brasil. 3 p.
- _____ y De-Polli, H. 1975. Considerações sobre genética da simbiose *Centrosema* x *Rhizobium*. En: Anais da XII reunião da Sociedade Brasileira de Zootecnia. p. 10-13.
- _____ y _____. 1980. Heredabilidade e repetibilidade da simbiose *Centrosema* spp. x *Rhizobium* sp. En: Anais do I Congresso Brasileiro de Zootecnia (XVII reunião anual da SBZ). Fortaleza, CE, Brasil. Parte 17, p. 557-558.
- _____ y Dias, P. F. 1983. Observações sobre a fecundação natural em *Centrosema pubescens* Benth. Pesquisa em andamento no. 22. Estação Experimental de Itaguaí, Empresa de Pesquisa Agropecuária do Estado do Rio de Janeiro, Itaguaí, RJ, Brasil. 3 p.
- _____ ; Kimura, O.; y de Almeida, O. C. 1977. Resistencia genética a "antracnose" (*Colletotrichum* sp.) em *Centrosema* sp. En: Anais da XIV reunião anual da Sociedade Brasileira de Zootecnia. Recife, PE, Brasil. p. 335-336.
- Shorter, R.; Byth, D. E.; y Mungomery, V. E. 1977. Genotype x environment interactions and environmental adaptation; II: Assessment of environmental contributions. Aust. J. Agric. Res. 28(2):223-235.
- Simmonds, N. W. 1979. Principles of crop improvement. Longman Group, Londres, Inglaterra. p. 132.
- Thomson, C. J.; Clements, R. J.; y Schultze-Kraft, R. 1997. An evaluation of seventy-one accessions of *Centrosema pascuorum* at Katherine, Northern Australia. Genetic Resources Communication No. 25, Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation (CSIRO) Tropical Agriculture, St. Lucia, Qld., Australia. 14 p.

Turner, B. L. e Irwin, H. S. 1961. Chromosome numbers in some Brazilian Leguminosae. *Rhodora* 63:16-19.

Willams, W. M. 1983. Exploitation of the genetic resource through breeding: *Trifolium repens*. En: McIvor, J. G. y Bray, R. A. (eds.). Genetic resources of forage plants. Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation (CSIRO), East Melbourne, Vic., Australia. p. 261-274.