

HERENCIA DE LA RESISTENCIA A ROYA DE LA HOJA EN VARIEDADES DE TRIGO PARA TEMPORAL

INHERITANCE OF LEAF RUST RESISTANCE IN BREAD WHEAT CULTIVARS FOR RAINFED AREAS

Julio Huerta Espino^{1*}, Ravi P. Singh², Eduardo Espitia Rangel¹, Eduardo Villaseñor Mir¹ y Santos Gerardo Leyva Mir³

¹ Programa de Trigo de Temporal, Campo Experimental Valle de México, Instituto Nacional de investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias. Apartado Postal 10, C.P. 56230. Chapingo, Edo. de México. Tel. 01 (595) 954-2877. Correo electrónico: j.huerta@cgiar.org, ² Programa de Trigo, Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo. Km. 45 Carr. México-Veracruz. El Batán, Texcoco, Edo. de México, ³Departamento de Parasitología Agrícola, Universidad Autónoma Chapingo, Km. 38.5 Carr. México-Texcoco. C.P. 56230, Chapingo, Edo. de México.

* Autor para correspondencia

RESUMEN

Juchi F2000, Náhuatl F2000 y Tlaxcala F2000 son variedades de trigo harinero recientemente liberadas para siembras de temporal o secano en México. La roya de la hoja del trigo causada por *Puccinia triticina* E. afecta la producción de este cereal en forma continua, por lo que; el mejoramiento genético para resistencia a esta enfermedad ha sido el método más eficiente para su control. Con el fin de determinar la genética de la resistencia a la roya de la hoja en Juchi F2000, Náhuatl F2000 y Tlaxcala F2000, éstas se cruzaron con la variedad susceptible Avocet-YrA (AOC-YrA). Ciento cuarenta y ocho familias F₃ por cruza y sus progenitores fueron evaluadas en el Valle del Yaqui, Sonora, por su respuesta a la roya de la hoja, durante el ciclo de cultivo otoño-invierno 2001-2002. Se creó una epifitía artificial mediante la inoculación con urediniosporas de roya de la hoja de la raza MCJ/SP. Las familias se clasificaron en resistentes, susceptibles y segregantes. Con base en el número de familias homocigóticas resistentes y susceptibles, se determinó que Juchi F2000 y Tlaxcala F2000 poseen cuatro genes de efecto aditivo que condicionan el desarrollo lento de la roya. También se determinó que Náhuatl F2000 posee tres genes de efecto aditivo, que incluye el posible efecto del gene *Lr16*. Un gene en común en las tres variedades fue *Lr34*, que confiere resistencia de desarrollo lento de la roya de la hoja. El número de genes se discute de acuerdo con el tamaño de la población y a las frecuencias esperadas.

Palabras clave: *Triticum aestivum*, *Puccinia triticina*, genes de resistencia, desarrollo lento de la roya, *Lr34*.

SUMMARY

Juchi F2000, Náhuatl F2000, and Tlaxcala F2000 are bread wheat varieties recently released for rainfall areas of México. Wheat leaf rust caused by *Puccinia triticina* E. is continuously threatening wheat production. Consequently, breeding for rust resistance has been the most effective mean for disease control. In order to determine the genetics of resistance to leaf rust in Juchi F2000, Náhuatl

F2000, and Tlaxcala F2000, these were crossed with Avocet-YrA (AOC-YrA), a susceptible cultivar. One hundred and forty eight F₃ families per cross, as well as the parents involved in each cross were tested against MCJ/SP rust race in the Yaqui Valley, Sonora during the fall 2001-winter 2002 growing season, under artificial inoculation using urediniospores. Families were classified as resistant, susceptible, and segregating. Based on the number of homozygous susceptible families, it was determined that Juchi F2000 and Tlaxcala F2000 carry four minor additive genes for slow leaf rust resistance. On the other hand, Náhuatl F2000 carries three minor additive genes including the possible effect of *Lr16*. The *Lr34* gene was common in the three varieties and is well known that confers slow rusting resistance to wheat leaf rust. The number of genes is discussed according to the population size and the expected frequencies.

Index words: *Triticum aestivum*, *Puccinia triticina*, resistance genes, slow rusting, *Lr34*.

INTRODUCCIÓN

La resistencia de desarrollo lento de la roya de la hoja (*Puccinia triticina* E.) del trigo (*Triticum aestivum* L.) ha probado ser de tipo durable. En el noroeste de México y El Bajío, variedades con este tipo de resistencia se han cultivado en más de 300 000 hectáreas y su resistencia aún permanece. Un ejemplo es la variedad Rayón F89 liberada en 1989, y que en el sur de Sonora continúa siendo resistente, aún con la aparición de nuevas razas de roya (Huerta-Espino y Singh, 1996); otros ejemplos son la variedad Salamanca S75 liberada para la región de El Bajío donde se ha sembrado exitosamente por más de 25 años (Solís, 2000) y la variedad Zacatecas VF74 liberada para siembras de temporal o secano en 1974 (Villaseñor y Espitia, 2000). Estas variedades poseen el gene *Lr34* que confiere

resistencia de desarrollo lento de la roya a todas las razas de roya de la hoja que han existido y a las que aún existen en México (Huerta *et al.*, 2002), por lo que es la base de la resistencia de muchas variedades mexicanas (Singh y Rajaram, 1992b). La resistencia de desarrollo lento o resistencia durable también se caracteriza por su efecto aditivo, tanto con genes de resistencia de desarrollo lento de la roya (Singh y Rajaram, 1992b), como con genes de resistencia específica (German y Kolmer, 1992). Otro gen de efecto similar al del *Lr34*, es el *Lr46* presente en la variedad Pavón F76 y en la línea avanzada Parula (Singh *et al.*, 1998, 2001, 2003a).

Según Singh *et al.* (2000), cuatro es el número mínimo de genes de resistencia de efectos menores o de desarrollo lento de la roya para alcanzar casi inmunidad a la roya de la hoja; dentro de estos genes, *Lr34* juega un papel importante (Singh *et al.*, 1999, 2001, 2003a), aunque existen genotipos que poseen cuatro genes y alcanzan los mismos niveles de resistencia, aún en ausencias del *Lr34* (Singh *et al.*, 1999).

La vida útil a nivel comercial de una variedad de trigo depende, entre otras características, de la durabilidad de su resistencia a la roya de la hoja (Singh, 1992; McIntosh, 1992), de tal manera que si una variedad basa su resistencia en un gene de efectos mayores que condiciona hipersensibilidad o es de raza específica, su durabilidad promedio es de tres años en México (Singh *et al.*, 2001). Se espera que una variedad con varios genes de resistencia de desarrollo lento de la roya tenga un promedio de vida más largo en siembras comerciales; pero este tipo de resistencia no promoverá la aparición de nuevas razas del hongo. Por consiguiente, una de las formas de controlar esta enfermedad en trigos de temporal es mediante el uso de variedades con resistencia de desarrollo lento de la roya o resistencia durable, no sólo por ser un control eficiente, sino también por ser ambientalmente más seguro y ecológicamente más sano.

El Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), por medio del Programa de Mejoramiento de Trigo, liberó las variedades Juchi F2000, Náhuatl F2000, Tlaxcala F2000 y Rebeca F2000 (Villaseñor y Espitia, 2000), con un nivel aceptable de resistencia a la roya de la hoja en planta adulta (Huerta *et al.*, 2002). Ya que se desconoce el número de genes y la naturaleza de la resistencia que poseen, el objetivo del presente estudio fue determinar la herencia de la resistencia de planta adulta a la roya de la hoja en las variedades Juchi F2000, Náhuatl F2000 y Tlaxcala F2000.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material genético

Las variedades Juchi F2000, Náhuatl F2000 y Tlaxcala F2000 se cruzaron con la variedad Avocet-YrA, que es susceptible a la mayoría de las razas fisiológicas de la roya de la hoja que existen en México. En el Cuadro 1 se muestran los genotipos y sus progenitores.

Cuadro 1. Cruza e historia de selección de los progenitores de las cuatro variedades de trigo.

v Variedad	Cruza y genealogía
Avocet -YrA	WW119/WW151//EGRET YrA-30Y
Juchi F2000	KITE/BOW//ROMOGA TC920338-S-9C-04R-1C-0R-1C-0R
Náhuatl F2000	E7408/PAM//HORK/PF73226/3/URES/4/OPATA/5/OPATA /BOW CMBW89Y00804-0TOPM-9R-0C-2R-3C-0R
Tlaxcala F2000	ZACATECAS/ROMOGA TC920248-S-34C-06R-1C-0R-1C-0R

Las cruza se hicieron durante el verano del 2000 en la estación del Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT), con Avocet-YrA como progenitor femenino y las variedades resistentes como progenitores masculinos, con el propósito de eliminar en la F₁ las plantas susceptibles producto de autofecundaciones. La F₁ se sembró durante el ciclo 2000-2001 en Ciudad Obregón, Sonora en forma mateada, y de cada una de las tres cruza se cosecharon cinco plantas al azar. De estas cinco plantas se usaron tres para avanzar a la siguiente generación, y las otras dos se mantuvieron como reserva. La semilla de cada una de las tres plantas F₁ se sembró en dos surcos dobles de 11 m de largo y a una distancia entre surcos de 80 cm, durante el verano del 2001 en la estación del CIMMYT. Las hileras sobre el surco estuvieron separadas a 20 cm. De la progenie de cada una de las tres plantas, se cosecharon 50 plantas F₂ al azar que dieron origen a 150 familias F₃ por cada cruza. Durante el desarrollo de las poblaciones en todas las cruza y en cada una de las generaciones se aplicó el fungicida Folicur® (Tebuconazole) durante el desarrollo del cultivo a una dosis de 0.5 L ha⁻¹ en dos ocasiones, para controlar la enfermedad y así evitar la eliminación de plantas susceptibles.

Evaluación de las familias F₃

Siembra e inoculación

El experimento se estableció en el bloque 710 del Valle del Yaqui, ubicado en Ciudad. Obregón, Sonora, durante el ciclo agrícola otoño-invierno del 2001-2002. De cada una de las tres cruza se sembraron 148 familias F₃ y los dos progenitores, resistente y susceptible, en surcos

dobles de 1 m de largo y de 80 cm de distancia entre surcos. Se sembraron aproximadamente 60 semillas por familia. Para lograr una alta incidencia de la enfermedad, el lote experimental se rodeó por dos surcos dobles de la variedad susceptible Morocco; además, se sembró esta misma variedad en las calles alternas para diseminar la enfermedad, una vez que se inoculó durante la etapa del amallamiento al encañe.

Para hacer una eficiente evaluación y clasificación de las Familias F₃ por su reacción a la roya de la hoja, fue necesario crear una epifita artificial mediante tres inoculaciones con urediniosporas de la raza MCJ/SP, que es una de las más importantes en México (Huerta-Espino y Singh, 1996). Las urediniosporas de esta raza, que se mantienen en refrigeración a -55 °C, se incrementaron en plántulas de la variedad susceptible Morocco en los invernaderos del CIMMYT. Se colectaron urediniosporas frescas con una aspiradora y se mantuvieron a 4 °C hasta 1 d antes de la inoculación. En el campo, se suspendieron las urediniosporas en aceite mineral de bajo peso molecular Soltrol 170® sin medir la concentración, pero hasta que la suspensión adquirió una coloración café oscuro se hizo la inoculación con atomizadores manuales, al asperjar la superficie de las hojas directamente sobre las plantas del bordo o sobre las plantas de la variedad susceptible Morocco. Tal inoculación se realizó el 20 de enero del 2002. Para que este método de inoculación sea efectivo se requiere la presencia de rocío durante varias horas después de la inoculación. Aunque la presencia de rocío en la mañana siguiente fue adecuada, para asegurar la epifitía se hizo una segunda inoculación el 21 de enero y hasta una tercera el 22 de enero.

Toma de datos y clasificación de las familias F₃

Se realizó de acuerdo con la escala modificada de Cobb (Peterson *et al.*, 1948) que mide de 0 a 100 % de la superficie de la hoja cubierta por la enfermedad, cuando el progenitor susceptible alcanzó 80 % de infección en la hoja bandera. Una vez cuantificado el porcentaje de infección, las familias F₃ se clasificaron en cuatro categorías (Singh y Rajaram, 1994; Singh *et al.*, 2000):

Categoría 1. Familias homocigóticas resistentes; igual de resistentes o más que el progenitor resistente involucrado en cada cruce.

Categoría 2. Familias homocigóticas susceptibles; igual de susceptibles o más que el progenitor susceptible.

Categoría 3. Familias heterocigóticas; con segregación de tipo intermedio; no tiene plantas completamente susceptibles.

Categoría 4. Familias heterocigóticas; con segregación amplia, en donde se pueden encontrar plantas completamente resistentes, plantas con infección intermedia y plantas completamente susceptibles.

El porcentaje de infección se midió dos veces, el 8 y 19 de marzo del 2002. Con las frecuencias observadas y esperadas, se hizo una prueba de χ^2 entre los datos observados y esperados para un número determinado de genes.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La infección de la roya de la hoja alcanzó niveles epidémicos durante el espigamiento, lo que permitió que el progenitor susceptible mostrara 100 % de infección en la hoja bandera, de acuerdo con la escala utilizada, y también permitió clasificar las familias F₃. La primera toma de notas fue la más importante porque permitió identificar las familias homocigóticas susceptibles, que estuvieron segregando, y las homocigóticas resistentes. En la segunda se detectaron las familias homocigóticas resistentes, que con frecuencia se reclasifican en la categoría número tres, ya que en algunas los niveles de infección en la hoja bandera se pueden incrementar, y si el progenitor resistente mantiene niveles más bajos entonces las familias se reclasifican en esta categoría. Si la enfermedad en el progenitor resistente se incrementa en la misma proporción entonces no es necesaria la reclasificación, y en general se toman los datos de la primera lectura.

En el Cuadro 2 se presentan los resultados de las proporciones esperadas de las familias F₃ en las cuatro categorías descritas, bajo el supuesto de que la resistencia está condicionada por 2, 3, 4, y 5 genes menores de efecto aditivo (frecuencia de familias homocigóticas susceptibles de 1/16, 1/64, 1/256 y 1/1024, respectivamente). A medida que la resistencia la condicionan mayor número de genes, se incrementa la presencia de familias que están segregando, pero sin plantas completamente susceptibles (Categoría 3); es decir, aún existen plantas heterocigóticas para uno o más pares de genes. Por el contrario, las familias que segregan desde plantas completamente resistentes hasta completamente susceptibles (Categoría 4) disminuyen en frecuencia.

Cuadro 2. Frecuencias esperadas de líneas en las cuatro categorías en que se clasifica la F₃ en cruza susceptible por resistente.

No. de genes	Categoría			
	1	2	3	4
	LHRPR	LHSPS	Seg 1	Seg S
2	6.3	6.3	37.5	50.0
3	1.6	4.6	56.3	40.6
4	0.4	0.4	68.0	31.3
5	0.1	0.1	76.2	23.6

LHRPR = Líneas homocigóticas como el progenitor resistente.

LHSPS = Líneas homocigóticas como el progenitor susceptible.

Seg 1 = Líneas segregando o intermedias pero sin plantas completamente susceptibles.

Seg S = Líneas segregando desde completamente resistentes hasta completamente susceptibles.

En el Cuadro 3 se presenta la distribución de las familias F₃ en las cuatro categorías, para cada una de las tres cruza (AOC-YrA/Juchi, AOC-YrA/Náhuatl AOC-YrA/Tlaxcala), el número de genes que condicionan la resistencia en cada variedad y la prueba de χ^2 ; las distribuciones observadas se ajustan a la segregación de tres o cuatro genes de efectos menores, según la cruza.

La distribución de las familias en las tres cruza se muestra en la Figura 1. Las familias F₃ homocigóticas similares al progenitor resistente o susceptible fueron raras, y la distribución de las familias en más de dos fenotipos indicó que la resistencia fue compleja y no se basa en genes de efectos mayores, aunque la clasificación en cuatro grupos y el número de familias evaluadas no permiten inferir sobre mayor número de genes.

Avocet-YrA/Juchi F2000

Juchi F2000 es susceptible en plántula a la raza MCJ/SP (Huerta *et al.*, 2002), por lo que el grado de resistencia mostrada en campo es el nivel conferido por genes de resistencia de desarrollo lento de la roya en planta adulta, que en este caso fue alta. El nivel de infección de esta enfermedad está en relación al número de genes de

efecto aditivo (Singh y Rajaram, 1992a; Singh *et al.*, 1999, 2000, 2001, 2003a). Por tanto, de acuerdo con el grado de resistencia observada se podría postular la presencia de 3 a 4 genes, entre los cuales *Lr34* se detectó por la presencia de la necrosis de la punta de la hoja, carácter morfológico que está ligado a este gene (Dick, 1987, 1991; Singh, 1992).

En las familias clasificadas en la categoría 2, la resistencia en Juchi F2000 está condicionada por más de un par de genes (Cuadro 3). En la primera clasificación de esta cruza, cuando el progenitor susceptible alcanzó 80 % de infección, se detectó un número alto de familias resistentes similares al progenitor resistente; sin embargo, en la segunda evaluación, cuando el progenitor susceptible alcanzó 100 % de infección, la frecuencia de familias resistentes se redujo a la mitad, pero aún fue alta comparada con el número o frecuencia de familias tan susceptibles como el progenitor susceptible. Es importante mencionar que la frecuencia de familias susceptibles similares al progenitor susceptible, es la que se toma como base para determinar el número de genes de acuerdo con la proporción esperada (Singh y Huerta-Espino, 2001). Algunas de las familias que se clasificaron inicialmente como homocigóticas resistentes Categoría 1), en la segunda evaluación se reclasificaron como heterocigóticas; con segregación de tipo intermedio (Categoría 3). La frecuencia de familias homocigóticas susceptibles (una entre las 148 evaluadas) corresponde a la frecuencia esperada en la generación F₃ de 3 a 4 genes, por lo que se concluye que la resistencia en Juchi F2000 es controlada por 4 genes de resistencia de desarrollo lento de la roya de efectos menores a intermedios, pero de efectos aditivos en los niveles de infección de la enfermedad, uno de los cuales es el gene *Lr34*. Esta es la característica de la resistencia de desarrollo lento de la roya (Caldwell, 1968), que se expresa en planta adulta, de herencia cuantitativa y basada en genes de efectos menores a intermedios, pero aditivos (Bjarko y Line, 1988; Singh y Huerta-Espino, 1995; Knott, 1988; Milus y Line 1986; Suenaga *et al.*, 2003)

Cuadro 3. Distribución de familias F₃ de las cruza entre el progenitor susceptible (Avocet-YrA) por los progenitores resistentes (Juchi F2000, Náhuatl F2000 y Tlaxcala F 2000).

Cruza	Categoría				Núm. de genes	Prueba de χ^2
	LHRPR	LHSPS	Seg 1	Seg S		
AOC-YrA/Juchi	6	1	90	51	3	5.6
					4	34.5
AOC-YrA/náhuatl	5	4	80	59	3	2.9
AOC-YrA/Tlaxcala	1	1	86	61	4	4.9
					3	1.1

LHRPR = Líneas homocigóticas como el progenitor resistente.

LHSPS = Líneas homocigóticas como el progenitor susceptible.

Seg 1 = Líneas segregando o intermedias pero sin plantas completamente susceptibles.

Seg S = Líneas segregando desde completamente resistentes hasta completamente susceptibles.

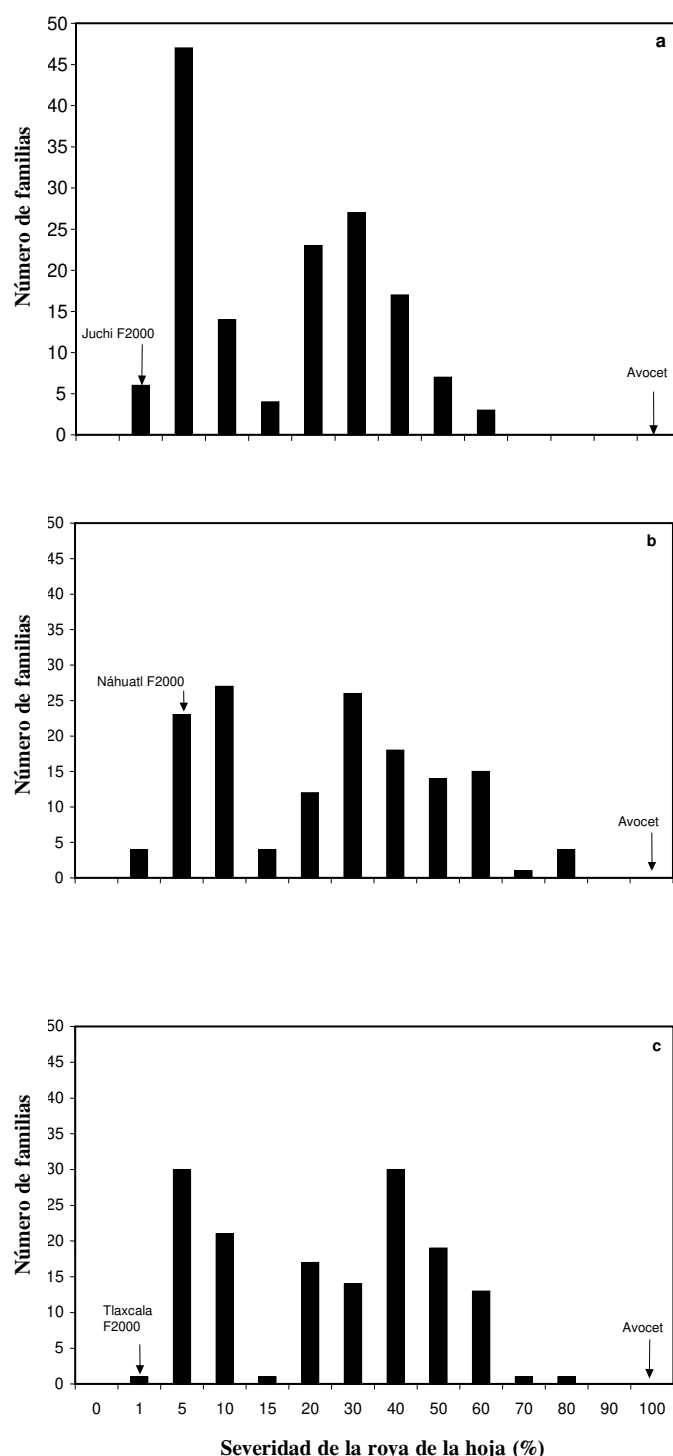


Figura 1. Distribución de familias F₃ de las cruces del progenitor susceptible Avocet-YrA con las variedades resistentes Juchi F2000 (a), Náhuatl F2000 (b) y Tlaxcala F2000 (c).

La distribución continua de las familias F₃, en cuanto al nivel promedio de la enfermedad, muestra que la frecuencia de las familias homocigóticas resistentes y homocigóticas susceptibles fue baja (Figura 1a) y que la resistencia en Juchi F2000 es compleja y no se basa en genes de efectos mayores. Por ejemplo, cuando la resistencia está condicionada por un gen con dominancia completa, se esperaría una proporción de tres familias resistentes por una susceptible, mientras que cuando la resistencia está condicionada por dos genes dominantes, se observaría una proporción de 15 resistentes por una susceptible, en ausencia de ligamiento (Singh *et al.*, Com. personal), y presencia de genes supresores (Villareal *et al.*, 1992; Nelson *et al.*, 1997) entre otros. En algunos casos las familias heterocigóticas no se pueden distinguir de las homocigóticas resistentes, pero sí de las homocigóticas susceptibles, las cuales se toman como base para determinar el número de genes. También, en el caso de resistencia condicionada por genes de efectos menores, el número de familias homocigóticas susceptibles se usan para determinar el número de genes, y es la base para calcular las frecuencias esperadas (Cuadro 2) cuando la resistencia es controlada por genes que tienen un efecto pequeño a intermedio, pero de efectos aditivos en la severidad de la enfermedad.

Avocet-YrA/Náhuatl F2000

En la evaluación de la resistencia en plántula de Náhuatl F2000 se postuló la posible presencia del gen *Lr16* (Huerta *et al.*, 2002), el cual ante la presencia de las razas de roya de la hoja MCJ/SP y MBJ/SP en planta adulta en campo no confiere protección total. En la presente evaluación las hojas inferiores de esta variedad mostraron reacción de hipersensibilidad (de 5RMR), mientras que la hoja bandera mostró un máximo de infección de 5 %. La reacción en las hojas inferiores confirmó la presencia de *Lr16*, ya que en plántulas este gen es efectivo a la mayoría de las razas presentes en México, con excepción de la raza MGB/SM (Singh, 1991).

La resistencia mostrada por Náhuatl F2000 en evaluaciones de campo en diferentes localidades y años, antes del presente estudio genético se atribuía al efecto residual de *Lr16* y a otros dos genes postulados; la baja infección observada en la hoja bandera en la presente investigación confirma la presencia de esos genes. Destaca que uno de los genes postulados que no se habían identificado, probablemente sea *Lr34*, debido a la necrosis manifestada en la punta de la hoja bandera (Huerta *et al.*, 2002).

En la progenie de la cruce Avocet-YrA/Náhuatl F2000 se detectó segregación transgresiva para resistencia, manifestada a través de familias homocigóticas resistentes con un nivel máximo de infección de 1 % en la hoja bandera.

La identificación de este germoplasma se podría explicar por la presencia de un gen de efectos muy pequeños provenientes del progenitor susceptible. Recientemente, entre los locus que determinan la resistencia cuantitativa (QTL) a la roya de la hoja del trigo, se ha encontrado un marcador molecular (*WMS356*) que indica que un gene proveniente de Avocet puede reducir hasta en 14 % la severidad de la enfermedad (Singh *et al.*, 2001, 2003a), o debido al efecto de la interacción de los otros genes presentes en Náhuatl F2000, como es *Lr34*.

De acuerdo con el número de familias homocigóticas susceptibles, la frecuencia esperada y la distribución de familias F_3 (Cuadro 3 y Figura 1b), son tres los genes de efecto aditivo que están condicionando la resistencia de desarrollo lento de la roya en planta adulta en Náhuatl F2000. Se sabe que un gen puede ser *Lr16*, se confirma que el segundo es *Lr34*, mientras que el tercer gen identificado en las progenies parece provenir de Avocet-*YrA* u otro gen de efectos muy pequeños, que al interactuar con *Lr34* le permite ser más efectivo e incrementar su nivel de control (German y Kolmer, 1992).

Avocet-*YrA*/Tlaxcala F2000

La postulación de genes que en plántulas de Tlaxcala F2000 indicó la presencia de *Lr1* y *Lr13* (Huerta *et al.*, 2002), no tienen efecto alguno en planta adulta a las razas de roya de la hoja que predominan actualmente en México. En planta adulta se pudo identificar el gen *Lr34* por la presencia de la necrosis de la punta de la hoja bandera. Tlaxcala F2000 es susceptible en plántula, pero resistente en planta adulta a las razas MCJ/SP y MBJ/SP (Huerta *et al.*, 2002). En el presente estudio, el máximo grado de infección fue de 1 % en la hoja bandera, lo que indica que un gen mayor de resistencia de planta adulta está confiriendo este bajo nivel de infección, o bien que varios genes de resistencia de desarrollo lento de la roya y de efecto aditivo están condicionando el nivel bajo de infección.

En la progenie de la cruce Avocet-*YrA*/Tlaxcala F2000, se detectó que el número de familias homocigóticas susceptibles fue reducido (Cuadro 2), al identificarse solamente una, lo que indica que la resistencia en Tlaxcala F2000 está siendo condicionada por 3 ó 4 genes de resistencia de efecto aditivo. En esta cruce no se observó segregación transgresiva hacia cualquiera de los progenitores, como fue el caso de Juchi F2000 y Náhuatl F2000. Se observó una distribución de las familias F_3 en forma continua, desde familias resistentes como Tlaxcala F2000 hasta familias tan susceptibles como "Avocet-*YrA*", lo que indica lo complejo de la resistencia y que no está bajo el control de genes de efectos mayores. (Figura 1c).

En un estudio realizado para postular los genes de resistencia en Tlaxcala F2000, la ausencia de genes mayores efectivos en contra de las razas MCJ/SP y MBJ/SP en planta adulta, permitió determinar que esta variedad podría poseer tres genes (Huerta *et al.*, 2002), uno menos de los detectados en la presente investigación; sin embargo, las frecuencias observadas y esperadas de familias homocigóticas susceptibles y resistentes, se podría ajustar a una segregación entre 3 y 4 genes (Cuadro 2 y Figura 1c).

Los resultados de este trabajo confirman que una de las características en las tres variedades resistentes es la presencia del gene *Lr34*, que es la base de la resistencia de desarrollo lento de la roya y que en ocasiones se le ha denominado complejo *Lr34* (Singh *et al.*, 1999). De acuerdo con la información presentada en el Cuadro 1, se puede inferir que en la variedad Juchi F2000 el gene *Lr34* puede provenir de la variedad Romoga F96, mientras que en Náhuatl F2000 de Opata M85 (Singh y Rajaram, 1992b) y en Tlaxcala F2000 de ambos progenitores, ya que en este último caso los dos lo poseen en estado homocigótico.

Si bien la resistencia de cualquier variedad o línea puede estudiarse, con frecuencia cuando está condicionada por pocos genes y es efectiva tanto en plántula como en planta adulta, su estudio es sencillo. El análisis de genes mayores que condicionan la resistencia de plántula es más fácil de evaluar y requiere de menos trabajo y espacio, pues se puede realizar en la generación F_2 y en invernadero. Este tipo de resistencia, sin embargo, es poco durable (Singh *et al.*, 2001) y no ha sido la más efectiva en el control de la roya de la hoja. Por otro lado, la resistencia que ha permanecido efectiva por largos periodos bajo cultivo intensivo ha sido la parcial o la de desarrollo lento de la roya (Singh y Rajaram, 1992a). Varios estudios han indicado que la resistencia conferida por varios genes de desarrollo lento de la roya y de efecto aditivo ha sido más durable. Una variedad de trigo que posea un sólo gen de resistencia de desarrollo lento de la roya, muestra niveles de resistencia moderados. Sin embargo, cuando el número de genes se incrementa los niveles de resistencia también se incrementan, e inclusive son más estables a través de ambientes donde la roya de la hoja es endémica.

La resistencia determinada en estas tres variedades de trigo para temporal conferida por 3 a 4 genes de efecto aditivo, se espera les permita tener una vida comercial prolongada, y que cuando se tenga que dejar de recomendar para su siembra no sea porque se tornaron susceptibles a roya de la hoja, sino porque las nuevas variedades poseen mayor rendimiento o mejor calidad.

Al tener bajo control a la roya de la hoja del trigo, los esfuerzos del fitomejorador estarán encaminados a

incrementar el rendimiento *per se* y otras características agronómicas deseables en las futuras variedades. Es posible conjuntar resistencia de desarrollo lento de la roya con alto potencial de rendimiento y buena calidad industrial, mediante los esquemas convencionales de mejoramiento, como lo demuestran los niveles de resistencia obtenidos en Juchi, Náhuatl y Tlaxcala liberadas en el año 2000.

CONCLUSIONES

El gen *Lr34*, también conocido como complejo *Lr34*, que confiere resistencia parcial o de desarrollo lento de la roya en planta adulta, se encuentra presente en las nuevas variedades liberadas por INIFAP, Juchi F2000, Náhuatl F2000 y Tlaxcala F2000.

La resistencia de Juchi F2000 y Tlaxcala F2000 se basa en el efecto aditivo de 4 genes de desarrollo lento de la roya de efectos menores a intermedios, entre los cuales se encuentra el gen *Lr34*, mientras que en Náhuatl F2000 la resistencia se basa en los genes *Lr34*, *Lr16* y otro más no identificado en este estudio.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue financiada por el CONACYT y el INIFAP, a través de los proyectos claves 34715-B, y 268035 A, denominados “Efecto de Sequía y las Royas sobre el Rendimiento de Trigo de Temporal y Generación de Tecnología” y “Mejoramiento Genético de Trigo Mediante Selección Recurrente y Liberación de Variedades para Temporal”, respectivamente.

BIBLIOGRAFÍA

- Bjarko M E, R F Line (1988) Heritability and number of genes controlling leaf rust resistance in four cultivars of wheat. *Phytopathology* 78:457-461.
- Caldwell R M (1968) Breeding for general and/or specific plant disease resistance. In: Proc. 3rd International Wheat Genetics Symposium. K W Finlay, K W Sheperd (eds). Australian Academy of Science, Canberra, Australia. pp:263-272
- Dick P L (1987) The association of a gene for leaf rust resistance with the chromosome 7D suppressor of stem rust resistance in common wheat. *Genome* 29:467- 469.
- Dick P L (1991) Genetics of adult-plant leaf rust resistance in ‘Chinesse Spring’ and ‘Sturdy’ wheats. *Crop Sci.* 31:309-311.
- German S E, J A Kolmer (1992) Effect of gene *Lr34* in the enhancement of resistance to leaf rust of wheat. *Theor. Appl. Gen.* 84:97-105.
- Huerta-Espino J, R P Singh (1996) Misconceptions on the durability of some adult leaf rust resistance genes in wheat. In: Proc. 9th European and Mediterranean Cereal Rust and Powdery Mildews Conference. G H J Kema, R E Niks, R A Daamen (eds). Sept. 2-6, 1996. Lunteren, The Netherlands. pp:109-111.
- Huerta E J, H E M Villaseñor, E R Espitia, S G M Leyva, R P Singh (2002) Análisis de la resistencia a la roya de la hoja en trigos harineros para temporal. *Rev. Fitotec. Mex.* 25 (2):161-169.
- Knott D R (1988) Using polygenic resistance to breed for stem rust in wheat. In: Breeding Strategies for Resistance to the Rust of Wheat. N W Simonds, S Rajaram (eds). CIMMYT, México, D.F., México. pp:39-47
- McIntosh R A (1992) Close genetic linkage of genes conferring adult-plant resistance to leaf rust and stripe rust in wheat. *Plant Pathol.* 41:523-527.
- Milus E A, R F Line (1986) Gene action for inheritance of durable, high-temperature, adult plant resistance to stripe rust in wheat. *Phytopathology* 76:435-441.
- Nelson J C, R P Singh, J E Autrique, M E Sorrells (1997) Mapping genes conferring and suppressing leaf rust resistance in wheat. *Crop Sci.* 37:1928-1935.
- Peterson R F, A B Campbell, A E Hannah (1948) A diagramatic scale for estimating rust intensity of leaves and stem of cereals. *Can. J. Res. Section C* 26:496-500.
- Singh R P (1991) Pathogenicity variations of *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* and *P. graminis* f. sp. *tritici* in wheat growing areas of Mexico during 1988 and 1989. *Plant Dis.* 75:790-794.
- Singh R P (1992) Association between gene *Lr34* for leaf rust resistance and leaf tip necrosis in wheat. *Crop Sci.* 32:874-878.
- Singh R P, S Rajaram (1992a) Genetics of adult-plant resistance to leaf rust in ‘Frontana’ and three CIMMYT wheats. *Genome* 35:24-31.
- Singh R P, S Rajaram (1992b) Genes for resistance to *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* in 73 Mexican bread wheat (*Triticum aestivum*) cultivars. In: Cereal Rusts and Mildews. Proc. 8th European and Mediterranean Cereal Rust and Mildew Conf. F J Zeller, G Fischbeck (eds). Sept. 8-11, 1992. Weihenstephan/Germany. *Vorträge für Pflanzenzüchtung* 24:211-213.
- Singh R P, S Rajaram (1994) Genetics of adult plant resistance to stripe rust in ten spring bread wheats. *Euphytica* 72:1-7.
- Singh R P, A Mujeeb-Kazi, J Huerta-Espino (1998) *Lr46*: A gene conferring slow rusting resistance to leaf rust in wheat. *Phytopathology* 88:890-894.
- Singh R P, S Rajaram, J Huerta-Espino (1999) Combining additive genes for slow rusting type of resistance to leaf and stripe rust in wheat. In: CIMMYT 1999. The 10th Regional Wheat Workshop for Eastern Central and Southern Africa. Addis Ababa, Ethiopia: CIMMYT. pp:394-403.
- Singh R P, J Huerta-Espino, S Rajaram (2000) Achieving near-immunity to leaf and stripe rust in wheat by combining slow rusting resistance genes. *Acta Phytopathol. Entomol. Hungarica* 35:133-139.
- Singh R P, J Huerta-Espino (1995) Inheritance of seedling and adult-plant resistance to leaf rust in bread wheat cultivars Ciano 79 and Papago 86. *Plant Dis.* 79:35-38
- Singh R P, J Huerta-Espino (2001) Sources and genetic basis of variability of major and minor genes for yellow rust resistance in CIMMYT wheats. In: CIMMYT 2000. The 11th Regional Wheat Workshop for Eastern, Central and Southern Africa. Addis Ababa, Ethiopia: CIMMYT. pp:144-151.
- Singh R P, J Huerta-Espino, M William (2001) Slow rusting genes based resistance to leaf and yellow rust in wheat: Genetics and breeding at CIMMYT. In: Wheat Breeding Society of Australia Inc. 10th Assembly Proc. R Eastwood, G Hollamby, T Rathjen, N Gororo (eds). 16-21 Sept. 2001. Mildura, Australia. pp:103-108.
- Singh R P, J Huerta-Espino, M William (2003a) Resistencia durable a roya de la hoja y roya amarilla del trigo: genética y mejoramiento en el CIMMYT. In: Estrategias y Metodologías Utilizadas en el Mejoramiento de Trigo. M M Kohli, M Díaz, M Castro (eds). 2003. Seminario internacional, La Estanzuela, Uruguay. CIMMYT-INIA. pp:109-118.
- Singh R P, H M William, J Huerta-Espino, M Crosby (2003b) Identification and mapping of gene *Yr31* for resistance to stripe rust in *Triticum aestivum* cultivar Pastor. In: Proc. 10th International

- Wheat Genetics Symposium. Volume 1 (Oral Presentations). Paestum, Italy 1- 6 September 2003. pp:411-413.
- Solís M E (2000)** Antecedentes de Investigación. *In:* Trigo de Riego: Origen, Variedades, Manejo del Cultivo, Calidad Industrial. M E Solís, G A Rodríguez (comps.). Celaya, Gto., Mexico. SAGAR, INIFAP, Campo Experimental Bajío. Libro Técnico Núm. 2. pp:21-24
- Suenaga K, R P Singh, J Huerta-Espino, H M William (2003)** Microsatellite markers for genes *Lr34/Yr18* and other quantitative trait loci for leaf rust and stripe rust resistance in bread wheat. *Phytopathology* 93:881-890.
- Villareal R L, R P Singh, A Mujeeb-Kazi (1992)** Expresión of resistance to *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* in synthetic hexaploid wheats. *In:* Cereal Rusts and Mildews. Proc. 8th European and Mediterranean Cereal Rust and Mildew Conf. F J Zeller, G Fischbeck (eds). Sept. 8-11, 1992. Weihenstephan/Germany. Vorträge für Pflanzenzüchtung 24:253-255
- Villaseñor M H E, E R Espitia (2000)** Variedades de trigo recomendadas para siembras de temporal en México. *In:* El Trigo de Temporal en México. H E Villaseñor Mir, E Espitia (eds). Chapin-go, Estado de Méx., México, SAGAR, INIFAP, CIRCE, Campo Experimental Valle de México. Libro Técnico Núm. 1. pp:151-176.