

ANÁLISIS DE LA RESISTENCIA A LA ROYA DE LA HOJA EN TRIGOS HARINEROS PARA TEMPORAL

LEAF RUST RESISTANCE ANALYSIS IN RAINFED BREAD WHEAT

Julio Huerta Espino^{1*}, Héctor E. Villaseñor Mir¹, Eduardo Espitia Rangel¹, Santos G. Leyva Mir² y Ravi P. Singh³

¹ Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias, Campo Experimental Valle de México, Programa de Trigo de Temporal. Apartado Postal 10, CP. 56230 Chapingo, Estado de México. Tel. 01(595) 954-2877. Correo electrónico: hevmir@mixmail.com ² Universidad Autónoma Chapingo, Departamento de Parasitología Agrícola. Km. 38.5 Carr. México-Texcoco. CP. 56230, Chapingo, Estado de México. ³ Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo, Programa de Trigo. Apartado Postal 6-641, México, D.F.

*Autor responsable

RESUMEN

Con el fin de conocer los genes presentes en plántula y el tipo de resistencia en plántula y en planta adulta de 50 genotipos de trigo (*Triticum aestivum* L.), se hicieron evaluaciones en plántula con 12 razas de roya de la hoja del trigo (*Puccinia triticina* E.) y con la raza MCJ/SP en invernadero y campo respectivamente. Entre los 50 genes designados que confieren resistencia a la roya de la hoja, se identificaron 12 presentes, solos o en combinación. Estos genes fueron Lr1, 2a, 3, 3bg, 10, 13, 16, 17, 23, 26, 27+31, y otros genes aún no identificados. Lr1 fue el más común en plántula. En planta adulta, los 50 genotipos se clasificaron en dos grupos cada uno con dos subgrupos; el primero estuvo formado por genotipos susceptibles en plántula a MCJ/SP, ya sea resistentes y susceptibles en planta adulta; el segundo grupo estuvo formado por genotipos resistentes en plántula a MCJ/SP, y resistentes o susceptibles en planta adulta. De los 50 genotipos evaluados, sólo 50 % mostró un nivel de resistencia adecuado en planta adulta en condiciones de campo; 30 % combinó resistencia específica en plántula y resistencia de planta adulta. En el segundo ensayo 20 % de los genotipos mostraron resistencia parcial que puede ser de tipo durable y que puede ser más estable a través de ambientes, ejemplos de esta resistencia son las variedades Romoga, Tlaxcala y Juchi.

Palabras clave: *Triticum*, *puccinia triticina*, genes de resistencia, plántula, planta adulta.

SUMMARY

In order to know the resistance genes present in both seedling and adult plant stages in 50 genotypes of the second rainfed bread wheat (*Triticum aestivum* L.) several tests were performed. Greenhouse seedlings were challenged with 12 leaf rust races of *P. triticina* E. Race MCJ/SP was used in the field to determine the type of resistance in adult plants. Among the 50 known leaf rust genes identified, in this research Twelve were identified to be present, either alone or in different combinations. Identified genes were: Lr1, 2a, 3, 3bg, 10, 13, 16, 17, 23, 26, 27+31 and others not yet identified. Among these genes, Lr1 was the most common in seedlings. Race MCJ/SP enabled genotypes classification into two groups: susceptible in seedling stage and either resistant or susceptible in adult stage; and resistant in seedling stage and either susceptible or resistant in adult plants. Among the 50 genotypes, 50% showed a good level of resistance in the

field and agronomically accepted; whereas 30% combined seedling with adult plant resistance. In the nursery 20 % of the genotypes showed slow rusting or partial resistance that might be durable and more stable across environments. Cultivars Romoga, Juchi and Tlaxcala showed this type of resistance

Index words: *Triticum aestivum* l., *puccinia triticina*, resistance genes, genetic resistance, seedling stage, adult plant.

INTRODUCCIÓN

La resistencia genética a roya de la hoja de trigo (*Triticum aestivum* L.) causada por el hongo *Puccinia triticina* E. está condicionada por factores genéticos o genes que se heredan en forma Mendeliana como caracteres cualitativos. Estos genes actúan en una relación gene por gene (Flor, 1956), es decir, que por cada gene de resistencia que posee una variedad existe un gene de virulencia correspondiente en las poblaciones del patógeno. En la actualidad se conocen más de 50 genes que confieren resistencia a la roya de la hoja. En su mayoría, provienen de *Triticum aestivum* y algunos más de otras especies de *Triticum* e incluso de otros géneros (McIntosh *et al.*, 1995). Entre los genes de resistencia que aún permanecen efectivos en México se encuentran Lr3ka, 9, 18, 21, 22a, 25, 29, 32, 33, 34, 35, 39, 40, 41, 42 43 y Lr46 (Huerta-Espino y Singh, 1996). De estos genes, sólo Lr34 y Lr46 están presentes en variedades comerciales.

La postulación de genes de resistencia en plántula se ha realizado para la mayoría de la variedades mexicanas por Singh y Rajaram (1991 y 1992) y por Singh (1993). En esas investigaciones se reporta que de los 50 genes conocidos, 14 se han encontrado de manera individual o en combinación; el más común es Lr13, presente en 41 variedades, seguido de Lr1 en 22, Lr3 en cuatro, Lr3bg en dos, Lr10 en 10, Lr14a en siete, Lr16 en seis, Lr17 en 10,

Lr23 en cinco, Lr26 en 10, Lr27+31 en siete y Lr19 solamente en la variedad Oasis. Otros genes de efectos menores aún no identificados estuvieron presentes en 46 variedades. El gene Lr34 estuvo presente en 31 variedades y por lo menos otras 15 no lo poseen. En cuanto a la resistencia de planta adulta, 58 variedades mostraron diferente grado de resistencia cuando se inocularon con aislamientos virulentos a los genes específicos de resistencia en plántula.

El análisis de la resistencia de una variedad permite conocer los genes de resistencia que porta, saber qué gene ha dejado de ser efectivo y qué gene o combinación de genes todavía lo son y aún más, qué genotipos pueden ser utilizados en el mejoramiento. Consecuentemente, el objetivo del presente estudio es analizar el tipo de resistencia a roya de la hoja presente en los genotipos evaluados en el segundo ensayo de rendimiento de trigos harineros para temporal (2^{do}ERTHT), realizado por el Programa de Trigo del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias mediante la postulación de genes de resistencia específica y la frecuencia de otros genes de resistencia en planta adulta.

MATERIALES Y METODOS

Prueba de plántula en invernadero

El 2^{do}ERTHT estuvo compuesto de 50 genotipos; dos fueron tríticales y un trigo macarronero, cuyos nombres o genealogías se presentan en el Cuadro 1. Además de esos genotipos, se incluyó un grupo de probadores que tienen un solo gene de resistencia, también conocidos y usados como diferenciales.

La designación de las razas fisiológicas de roya de la hoja utilizadas en el estudio se basa en la nomenclatura de Long y Kolmer (1989) con dos conjuntos complementarios que muestran la variabilidad y diversidad de las poblaciones de roya de la hoja en México (Singh, 1991).

Doce juegos de los 50 genotipos del 2^{do}ERTHT y las líneas monogénicas o diferenciales, fueron sembrados en charolas de plástico que contenían suelo con el fin de inocularlas con 12 razas de roya. De cada genotipo se sembraron 10 semillas en pequeños orificios marcados con una plancha de acero. Cada charola consistió de ocho hileras y seis columnas, lo que dio capacidad de contener 48 genotipos. Plántulas de 10 días de edad de los genotipos antes indicados fueron inoculadas mediante la aspersión de urediniosporas suspendidas en aceite mineral (Soltrol 170). Una vez inoculadas, las plántulas se colocaron en una cámara de rocío a temperatura de 18 a 20°C, y después de 16 horas

Cuadro 1. Número de variedad (NV) y variedad o genealogía de los 50 genotipos que conformaron 2^{do}ERTHT utilizado en el presente estudio, verano de 1998.

NV	VARIEDAD \ GENEALOGIA
1	ZACATECAS VT74
2	PAVÓN F76
3	GÁLVEZ M87
4	TEMPORALERA M87
5	ARANDAS F90
6	BATÁN F96
7	ROMOGA F96
8	GOB#1//TOL73/CHAT/3/PINO/IMU/4/CETTIA \ TC910133-S-3R-0C-1R-0C-6C-0R
9	(E7408/PAM/HORK/PF73226/3/URES/4/OPATA/5/OPATA/BOW) \ CMVW89Y00804-0TOPM-9R-0C-2R-3C-0R = Náhuatl F2000
10	GOB#1//TOL73/CHAT/3/SPET/4/TIL \ TC910301-S-0C-2R-05C-6R-0C
11	TOPACIO
12	PINO/IMU//SPET/3/PVN/PCI \ TC910355-S-0C-15R-08C-3R-0C
13	GOB#1//TOL73/CHAT/3/TEMP-M87 \ TC900401-3ZCTP-5C-2R-1C-0R
14	PASTOR \ CM-85295-0101TOPY-2M-0Y-0M-3Y-0M-05Y
15	MILÁN \ CM-75113-B-5M-1Y-05M-3Y-1B-0Y-2PZ-0Y-3M
16	CHIL/CHUM18 \ CM-92687-7PS-0Y-030M-7Y-1Y-0Y-2M-010Y-0FUS
17	MILÁN/SHA 7 \ CM-97550-0M-2Y-030M-3Y-3Y-0Y-2M-010Y-0FUS
18	PASTOR \ CM-85295-0101TOPY-2M-0Y-0M-1Y-0M
19	SLM/BAT//CBRD \ TC930119-S-1R-1C-0R-1C-0R
20	TEC/NKT"s" \ TC930015-S-1R-4C-0R-1C-0R
21	TEC//LIRA"s"/SNB \ TC930016-S-10R-5C-0R-4C-0R
22	MON"s"/TAW"s"//ROMOGA \ TC930026-S-3R-6C-0R-1C-0R
23	ROMOGA//BUC"s"/GJO"s" \ TC930035-S-10R-2C-0R-1C-0R
24	ROMOGA//BUC"s"/GJO"s" \ TC930035-S-10R-5C-0R-3C-0R
25	GOV/AZ//MUS"s"/3/KEA"s"/4/TRAP#1/BOW"s" \ TC930039-S-IR-5C-0R-2C-0R
26	GOV/AZ//MUS"s"/3/KEA"s"/4/TRAP#1/BOW"s" \ TC930039-S-IR-11C-0R-2C-0R
27	PIRUL/GUI//TEMP/AGR \ TC930094-S-8R-4C-0R-2C-0R
28	PIRUL/GUI//TEMP/AGR \ TC930094-S-8R-7C-0R-2C-0R
29	PIRUL/GUI//TEMP/AGR \ TC930094-S-8R-8C-0R-2C-0R
30	SLM/BAT//CBRD \ TC930119-S-39R-10C-0R-1C-0R
31	TEC/ARANDAS-F90 \ TC920245-S-21C-04R-1C-0R-1C-0R
32	(ZCT/ROMOGA) \ TC920248-S-34C-06R-1C-0R = Tlaxcala F2000
33	ZCT/ROMOGA \ TC920248-S-48C-04R-4C-0R-1C-0R
34	ZCT/ROMOGA \ TC920248-S-39C-04R-4C-0R-1C-0R
35	UHU"s"/BATÁN \ TC920278-S-10C-02R-1C-0R-1C-0R
36	TAN"s"/TEMP/AGR \ TC920288-S-4C-04R-3C-0R-1C-0R
37	TAN"s"/TEMP/AGR \ TC920288-S-4C-04R-3C-0R-2C-0R
38	TAN"s"/TEMP/AGR \ TC920288-S-4C-04R-3C-0R-5C-0R
39	GOV/AZ//MUS"s"/3/KEA"s"/7/ISR//KOCHUM#14...\ \ TC920304-S-10C-06R-10C-0R-2C-0R
40	TRAP#1/BOW"s"//ARR \ TC920307-S-8C-05R-1C-0R-1C-0R
41	(KITE/BOW"s"//ROMOGA) \ TC920338-S-9C-04R-1C-0R-1C-0R = Juchi F2000
42	SHAA3/SERI//YAN S87-142 \ CMBW91Y01595-S-3Y-010M-010Y-015M-2Y-0M-0PZ
43	BUC/ALUCAN \ CMRG90Y-33-55Y-05M-05Y-02M-2M-0Y-0PZ
44	SHAA3/SERI//SHA4/LIRA \ CMBW-90M2468-9M-010M-010Y-015M-3Y-0M-0PZ
45	CATBIRD \ CM91045-5Y-0M-0Y-4M-4Y-1M-0Y-0PZ
46	PÁTZCUARO
47	ANA//TMPSE2F4/PINO"s"/3/AMSEL \ TC930145-S-4R-1C-0R-5C-0R
48	SIREN
49	SERRANA TCL96
50	SECANO TCL96

se pasaron a un invernadero a una temperatura de 20 °C durante la noche y 25 °C durante el día.

Los tipos de infección (TI) se registraron 10 días después de la inoculación, con una escala de 0 a 4 similar a la descrita por Roelfs *et al.* (1992). En la escala, 0 a 2 es resistente e indica la presencia o funcionamiento del gene, mientras que 3-4 indica que el gene no está siendo efectivo (susceptible). Las pruebas de plántula se repitieron dos veces, y para algunos genotipos fue necesario hacer una tercera inoculación.

Pruebas de campo

Los genotipos fueron sembrados en varias localidades de los Valles Altos de México durante el verano de 1998. Para su evaluación por roya de la hoja en el campo se usaron los datos obtenidos en Tecamac, Méx. debido a que no estuvo presente otra enfermedad que limitara la expresión de la resistencia. La parcela de cada genotipo fue de cuatro surcos de 4 m de largo separados a 30 cm. Alrededor del experimento se sembró un bordo de la variedad Temporalera. Debido a la presencia de esta enfermedad al espigamiento y la pureza con que se presentó (solamente la raza MCJ/SP), no fue necesario inocular artificialmente.

La severidad de la enfermedad y la respuesta de cada genotipo fue registrada dos veces. Sin embargo, para fines del estudio se usó la lectura más alta. La estimación de la enfermedad se realizó con la escala modificada de Cobb (Peterson *et al.*, 1948)

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Pruebas de plántula en invernadero

Los resultados de la postulación de genes se resumen en el Cuadro 2. De los 50 genes conocidos, 12 estuvieron presentes en forma individual o en combinación. Estos genes fueron Lr1, 2a, 3, 3bg, 10, 13, 16, 17, 23, 26, 27+31, y otros genes aún no identificados que se representan con el signo +. Se encontraron 32 combinaciones que contenían desde un gene hasta cinco.

El gene más común fue Lr1, que estuvo presente en 27 de 47 genotipos (Cuadro 2). Cuando es efectivo, Lr1 confiere inmunidad a la enfermedad tanto en plántula como en planta adulta. Sin embargo, la mayoría de las razas presentes en México son virulentas a este gene, incluyendo las más recientes que son TCB/TD, TBD/TM (Singh, 1991), MCJ/SP, MCJ/QM y MBJ/SP (Huerta-Espino y Singh, 1996). Lr1 fue muy común en las variedades liberadas en los 60's y 70's (Singh y Rajaram, 1992); en este estudio el gene se detectó en variedades como Temporalera, Ba-

tán, Romoga, Rebeca F2000, Tlaxcala F2000, y en genotipos derivados de la crusa de éstas.

Después de Lr1, los genes más comunes fueron Lr3 y Lr23. Lr3 está ampliamente distribuido en trigos de primavera y de invierno (McIntosh *et al.*, 1995), y se ha reportado en las variedades Ahome 70, Zacatecas 74, Victoria 81 (Singh, 1993), y Gálvez 86 (Singh y Rajaram, 1991 y 1992). En el presente estudio no se detectó la presencia de Lr3 en Zacatecas 74, lo que indica que la variedad puede ser heterogénea para Lr3 o que la semilla usada en otros estudios sí posea el gene Lr3, mientras que la empleada en el presente estudio no lo posea.

Lr23 fue detectado en Chapingo 74, México 82 (Singh y Rajaram, 1992), Glenson 81, Seri 82 y Curinda 87 (Singh y Rajaram, 1991). Este gene es inefectivo a las razas más comunes en la actualidad en México, pero es efectivo contra MCJ/QM. Lr23 pudo haberse introducido a México con la variedad Gabo. Este gene también está en la mayoría de los genotipos derivados de la crusa Kvz/Buho//Kal/Bb ("Veery") (Skovmand *et al.*, 1997). En el presente estudio fue detectado en los genotipos Shangai-3/seri//Shangai-4/lira, Pastor y Rebeca F2000 proveniente de Seri, mientras que en las cruzas Tec/Nkt y Mon/Taw/Romoga proviene de Gaboto (Gto). En la crusa Pirul/Gui//Temp/Agr proviene de Bobwhite a través de su progenitor Pirul. Lr23 posiblemente se encuentra en estado homocigótico en la crusa Tec//Lira/SNB (Cuadro 2) por sus progenitores Temporalera y Kavkas. Las variedades Glenson y Genaro, aunque derivadas de Veery, no poseen al Lr23 (Singh y Rajaram, 1991).

Lr26 también fue un gene común en este estudio; proviene de la translocación 1B.1R del centeno (*Secale cereale* L.) presente en la variedad Kavkas y en la mayoría de los trigos mexicanos derivados de Veery. Lr 26 se identificó en 14 genotipos en combinación con otros genes, siendo la combinación más común Lr23 y Lr26 (Cuadro 2).

Las razas de roya de la hoja más comunes en México son virulentas a Lr26; sin embargo, existe una raza que es heterocigótica para avirulencia, por lo que el tipo de infección en plántula es intermedio, mientras que en planta adulta las variedades con Lr26 sólo alcanzan 40 % de infección. La raza MBJ/SP sólo difiere de la raza MCJ/SP, porque es avirulenta a Lr26.

Lr13 fue otro de los genes postulados en el estudio (Cuadro 2); este gene se encontró sólo o en combinación con otros de raza específica o que confiere resistencia parcial; es específico a ciertas razas y en general es más efectivo en planta adulta a las razas que no poseen virulencia

Cuadro 2. Número de variedad (NV) y tipos de infección (TI) de 50 genotipos de trigo a doce razas fisiológicas de roya de la hoja usadas para la postulación de genes en estado de plántula, verano de 1998.

NV	CBJ/QB	Razas fisiológicas de roya de la hoja											Genes postulados
		CBJ/QL	CBJ/QQ	CCJ/SP	TBD/TM	TCB/TD	MFB/SP	MCJ/QM	MCJ/SP	LCJ/BN	NCJ/BN	NCJ/SD	
1	3	3+	3	X	3+	3+	3+	3	3	X	X	3+	Lr13
2	;	0	0	0	3	;	3	3	3	X	X	;	Lr1,10,13
3	0;	3+	1	3	3+	;	3C3	3+	3	0	;	;	Lr3,10
4	;	0	0	0	11+	;	;	;	3+	1	X=	3	Lr1,10,17,23
5	0	3+	3	;	3+	;1	3+	3+	3	;	XCN	;	Lr10,13
6	;	0;	0;	3+	;	;C	3+	;	11+	X	;1	X	1,3,23,26,27+31
7	;	0	0	3	0	X	3+	11+	3+	3	X	3	Lr1,3,10,13
8	;	11+	;1	X	;	;1	;1	;	11+	X	1	;1	Lr16
9	;	;1	1	1	1	;1	1	;	1	1+	1	;1	Lr16
10	0	0	0	0	;	;	;	0;	3,;	;1-	;1	;	+
11	0	0;	;	0;	;	;	;	0;	;	0;	;1	;	+
12	#	X=	1	11+	;1,11+	1	;1	1	11+	12=	11+	3C3	Lr16
13	0;	0	0;	;	0	X	3+	3	3	;	X=	X	Lr1,3,13,27+31
14	;	0;	1	3+	3C3	0;	3+	;	11+	0;	;	0;	Lr3,10,23
15	;	0	0	3	X	3+	3	3	3	3	3	3	Lr1,26,+
16	;	0;	0	3+	;	3	3	3+	3	0	0;	3+	Lr3bg,26
17	1	1	1	1	1	;	;	1	1	1	11+	11+	Lr16
18	0;	;	0;	0;	12-	;	3+	;	12	0;	;	;	Lr1,3,10,23
19	;	0	0	0	0	3+	3+	0;	3+	0	0;	3+	Lr1,3,10,23
20	0	0	0	0	X	X	3C3	;	3	0	0	3+	Lr1,3,23
21	0	0	0	0	0	3+	3C3	;	;1	0	0;	2=	Lr1,3,23,26
22	0	0	0	0;	0;	;	;1	0;	12	0	0	;1	Lr1,3,17,23
23	#	1	;	1	;	X	;	;	11+	;1=	;1-	11+	+
24	;	0	0	X=	;1	;	;	;	12	X=	X=	3C3	Lr3,13,17,23
25	;	0	0	X	;1	X+3	3+	0;	3	X	X	3+	Lr1,13,23,26
26	0;	0;	0	11+	0	1	;	;	1	;1	;1	1	+
27	0	0	0;	0	0;	3+	1	;	12	0	1	3+	Lr1,3,17,23
28	;	0	0	0;	12	;	3+	;	3	0	;	;	Lr1,3,10,23
29	0	0	0	0	;	0;	0;	12	12	0	;1	;1	+
30	;	0	0;	1	0;	X	;1	;	1	1	;	;1	+
31	0	0	0	0	3+	;	3+	11+	3+	X	X	X	Lr1,27+31,+
32	;	0	0	0	3+	3+	3+	3+	3	X+	X	3+	Lr1,13
33	;	0	0	X	3+	;	3+	3	3	X	X=	X	Lr1,13,27+31
34	0;	0	0;	X	0	X	3+	3	3+	X	;	X	Lr1,3,27+31
35	;	0	0	0	3+	X	3+	23C	3	X+	X	3+	Lr1,13,27+31 ^z
36	0	3	0	0	3+	;	;	3+	3	X	0;	X	Lr1,3bg,17,27+31
37	0	0	0	0	3	0;	0;	3	3	0;	XCN	X	Lr1,17,27+31
38	0	0	0	3	3+	0;	;	3+	3	3	1	3+	Lr1,17,23
39	0;	0	0	0	0;	3	12	;	;	0	0;	;1	Lr1,2C,23,26
40	;	0	0	0;	0;	3	3+	;	X	0;	0	3+	Lr1,3,23,26,+
41	0;	0	0	0	3+	;	3+	3C3	3+	X-	X	3+	Lr1,13
42	;	0;	0;	1	0;	1	;1	;	1	1	1	11+	+
43	;	0	0	3+	;	3+	3+	3	3	X+	X	3+	Lr13,26
44	;	0;	1	3	0;	3+	11+	1	3	3	3	3+	Lr1,23,26?
45	;	0;	0;	;1	0	0;	;1	0	;1=	;1	;1	;1	+
46	1	;1	;	X	X=(12)	X	3+	;	1	X	X=	;1	Lr1,10,13,23,26
47	0;	0	0	0	;	3	3+	3	1+2	0	0	3+	Lr1,3,26
48	;	0	0	3	;	3+	3C3	3+	3	3+	3+	3	Lr26,27+31(het.)
49	;C	;	1	;	1	1	1	;	1	X	;	+	
50	3+	x	3	X	;1	X	3+	;	X=	X	3+	3+	+

^z heterogénea para la combinación Lr27+31

para este gene. En estado de plántula se le puede identificar en la segunda hoja con aislamientos avirulentos; en esta etapa se expresa como una reacción mesotética (X), especialmente en la punta de la hoja. En el presente estudio se le postula en 12 genotipos, que incluyen a las variedades Zacatecas, Arandas, Pavón, Romoga y Batán (Cuadro 2). Lr13 es uno de los genes más ampliamente distribuidos que confieren resistencia a roya de la hoja. Su origen en los trigos mexicanos es por la variedad Frontana y sus de-

rivados. Se considera que Lr13 jugó un papel importante en la durabilidad de la resistencia y que asociado con Lr34 confiere la resistencia de patogenia lenta, y se cree que realza la expresión de otros genes (Kolmer 1992). Se ha demostrado que este gene es de raza específica, por lo que su durabilidad en México no ha sido larga (Huerta-Espino y Singh, 1996). En México existe virulencia para Lr13, posiblemente a partir de los años 70's en los aislamientos más comunes; sin embargo, aún es efectivo a ciertas razas

e incluso juega un papel importante en los Estados Unidos y Canadá. En el presente estudio, el origen de Lr13 en la variedad 41 (Juchi F2000) proviene de Romoga, en la 32 (Tlaxcala F2000) es de ambos progenitores y en la 35 (UHU/Batan) de Batán.

Lr10 estuvo presente en nueve genotipos de los cincuenta estudiados. Este gene es muy común en muchos genotipos alrededor del mundo y posiblemente mucho antes de que existieran programas de mejoramiento para resistencia a royas. Está presente en variedades antiguas como Baart y Federation y en variedades más recientes como Lee y Gabo (McIntosh *et al.*, 1995). Lr10 fue introducido a México posiblemente por medio de las variedades Gabo y Lee; se le encuentra presente en variedades como Pavón, Gálvez y Opata (Singh y Rajaram, 1991 y 1992). En este ensayo se pudo detectar en Gálvez, Pavón, Arandas, Rebeca F2000 (var18=Pastor) y la variedad 14 (Cuadro 2), y también se postuló en Romoga, Temporalera, Pátzcuaro y la variedad 28. El origen de Lr10 en Rebeca F2000 y la línea hermana (variedad 14) proviene del progenitor Pfau, que a su vez lo adquirió de "Hork", que ha sido liberada como la variedad Huasteco 81 y donde se postuló la presencia de este gene (Singh y Rajaram, 1991 y 1992).

Otro de los genes presentes en el estudio fue la combinación Lr27+Lr31. Estos son genes complementarios; es decir, cuando están separados no existe una expresión fenotípica, porque deben estar juntos para que en presencia de aislamientos avirulentos exista una expresión de resistencia (Singh y McIntosh, 1984). Esta combinación se postuló en la crusa Zacatecas/Romoga (Var33 y 34), en Batán y su derivado UHU/Batán, así como en las variedades 13, 31, 36 y 37 (Cuadro 2). Estos genes cuando son efectivos en plántula se caracterizan por la reacción mesotética (X o X+) que da diferentes tipos de infección en la misma hoja, desde pequeñas manchas necróticas (Flecks ";") hasta toda la variación de la escala 0-4, lo que da la impresión de haber sido inoculado con una mezcla de aislamientos. Lr27+31 ha sido postulado en Jupateco 73, Zaragoza 75, Anáhuac 75, Cocoraque 75, Tonichi 81, Ocoroni 86 (Singh y Rajaram, 1992), Delicias 81 (Singh y Rajaram, 1991) y recientemente en la variedad Bavíacora 92 (Huerta-Espino y Singh, 1996). Es conveniente indicar que las razas de roya de la hoja predominantes en la actualidad en México son virulentas a esta combinación.

Otro gene de resistencia específica postulado en este trabajo es Lr17, el cual por corto tiempo confirió resistencia a roya de la hoja en la variedad Jupateco 73, y aún es efectivo a la raza TCB/TD muy común en México de 1989 a 1994 (Singh, 1991; Huerta-Espino y Singh, 1996). En el presente estudio, Lr17 se postuló en Temporalera y en cruzas donde intervino ésta como progenitor

(Tan/Temp/Agr), así como en la crusa Milan/Sh 7 (Cuadro 2).

Lr16 también fue postulado en el presente estudio. Este gene se había postulado y analizado genéticamente en variedades como Ciano 79, Imuris 79, Huasteco 81, Mahome 81, Papago 86 y Tepoca 89 (Singh y Rajaram, 1992; Singh y Huerta-Espino, 1995). Aquí se le encontró en combinación con otros genes en las variedades: 11, proveniente de Hork; 8 y 12, provenientes de Imuris; 36, 37 y 38, que posiblemente proviene de Olesen en el progenitor AGR (Agrito); y en la variedad 17 (Milan/Sh 7), quizás de Shanghai 7 (Cuadro 2). Lr16 es muy común en genotipos de origen Chino con resistencia a *Fusarium* y carbón parcial (*Tilletia indica* M.). No es muy efectivo cuando se encuentra solo en un genotipo, pero de acuerdo con algunos autores puede interactuar con otros genes para ampliar su nivel de resistencia (Samborski y Dyck, 1982; Kolmer, 1992). En México se ha observado que genotipos con este gene fueron resistentes a las razas TCB/TD y TBD/TM en planta adulta. Con la aparición de la raza MCJ/SP, se rompió la resistencia de Tepoca (Huerta-Espino y Singh, 1996). En pruebas de invernadero en plántula este gene es muy efectivo a todas las razas con excepción de MGB/SM (Singh, 1991). El tipo de infección va de 11⁺ a 3c. En planta adulta, Lr16 alcanza niveles de infección de 40MS en presencia de MCJ/SP, de acuerdo con la escala modificada de Cobb (Peterson *et al.*, 1948).

En siete genotipos, además de los triticales y el trigo macarronero, no se postuló la presencia de algún gene conocido, ya que fueron resistentes a todas las razas de roya de la hoja usadas en este estudio. Estos genotipos se identifican en el Cuadro 2 con el signo +. En los siete trigos harineros, de acuerdo con los tipos de infección, parece que Lr16 está presente; por ejemplo, en la variedad 23 éste proviene de Buc, en la 29 de Agrito (Agr) y Temporalera (Temp), en la 10 de Tilapo, en la 42 de Shanghai-3 y en Catbird puede provenir de Chumai-18. En la variedad 26 ninguno de los progenitores posee el Lr16, pero el tipo de infección correspondería a la presencia de este gene en las razas TCB/TD, MCJ/SP, NCJ/BN y NCJ/SD (Cuadro 2). La explicación a este comportamiento puede ser algún error en el pedigrí, o que otro gene con el mismo tipo de infección, como Lr15, pudiese estar presente, o bien al efecto de otros genes como Lr3. Esta resistencia a todas las razas de estos genotipos se puede deber a que otros genes de plántula y de efectos superiores al de Lr16 estén implicados, que incluso confieren resistencia contra la raza MCJ/SP (Cuadro 2).

Finalmente, Lr3bg se postuló en sólo dos genotipos, y Lr2a en uno. Lr3bg solamente se ha podido postular en la variedad Zaragoza 75, ya que en otros genotipos ha sido

difícil separarlo de su alelo Lr3. Es posible que Lr3bg esté presente en la variedad Mentana y sus derivados (McIntosh *et al.*, 1995). En el caso de los dos genotipos donde se postuló este gene, no se dispone de mayor información en su genealogía para confirmar su relación con Mentana.

Lr2a postulado en la variedad 39 (Cuadro 2) puede proceder de Israel, de Kochum 14 o de otro progenitor no conocido. Este gene es de valor limitado cuando se encuentra solo, pero parece que ha jugado un papel importante en presencia de otros genes. De acuerdo con el tipo de infección, lo mismo se podría postular para Lr2b o Lr2c, aunque Lr2a confiere la infección más baja (0;).

Como se puede observar, en México existe virulencia para casi todos los genes en forma individual, y también para todas las combinaciones de genes que se postularon en el estudio.

Estudios de planta adulta

En la localidad de Tecamac, Méx., la roya de la hoja alcanzó niveles epidémicos elevados antes del espigamiento. Los datos de campo se registraron cuando la variedad Temporalera presentó 100 % de infección (16 de Octubre de 1998, cuando el estado fenológico era de grano lechoso). En el Cuadro 3 se presenta la severidad máxima para cada genotipo. En este caso no hubo diferencias entre repeticiones y tampoco hubo diferencias cuando un genotipo determinado estuvo más cerca o más lejos del bordo susceptible.

La raza presente en Tecamac fue MCJ/SP, que es la más común en todas las áreas trigueras de México desde su aparición en 1994 (Huerta y Singh, 1996). De muestras colectadas en Tecamac, se hicieron más de 50 aislamientos monopustulares para hacer la identificación de razas fisiológicas y en todos los casos, indistintamente del genotipo en que se colectó la roya, sólo se identificó MCJ/SP. Por lo que la respuesta a esta raza en estado de plántula se usó para clasificar el tipo de resistencia en cada uno de los genotipos del ensayo (Cuadro 3). Con base en la respuesta a esta raza, los genotipos se clasificaron en dos grupos, susceptibles y resistentes a MCJ/SP en plántula.

En el primer grupo, que corresponde a los genotipos susceptibles, también se clasificaron en dos subgrupos en base en su respuesta de planta adulta en el campo. El primero estuvo formado por los genotipos susceptibles en plántula, pero resistentes en planta adulta, mientras que el segundo subgrupo estuvo constituido por genotipos susceptibles en plántula a MCJ/SP y con niveles moderados de

resistencia en planta adulta, nivel que no es el más adecuado desde el punto de vista agronómico (Cuadro 3).

En el primer subgrupo se encuentran los genotipos Arandas, Romoga, Sal/Bat/Cbrd, Tec/NKT, Pir/Gui//Temp/Agr, Zct/Romoga, Tan/Temp/Agr (selecciones 1C, 2C y 5C) y Kite/Bow//Romoga (Cuadro 3). En todos los casos se encuentran por lo menos tres genes que confieren resistencia parcial o resistencia de patogenia lenta. Lr34 se pudo identificar en los genotipos Romoga, Slm/Bat//Cbrd, Tec/NKT, Tlaxcala F2000 (variedad 32) y en Juchi F2000 (variedad 41), además de otros genes de efectos aditivos que hacen que bajen los niveles de infección a menos de 30 % (Cuadro 3). Lr34 por sí solo alcanzó 80 % de infección como lectura final en la variedad Zacatecas. Los niveles de infección en este ciclo fueron altos para este gene, ya que las condiciones fueron extremadamente favorables para el desarrollo de la enfermedad que se inició en las primeras etapas de crecimiento y así prevalecieron durante todo el ciclo del cultivo. Esto pone en evidencia, una vez más, que es necesario disponer de más de un gene de efecto aditivo o de resistencia parcial para alcanzar mayor nivel de resistencia (Singh *et al.*, 1999).

En el segundo subgrupo algunos genotipos pueden poseer uno o hasta dos genes de efectos aditivos, pero los niveles de resistencia no son los deseables en una variedad comercial. Entre éstos se encuentran genotipos que manifestaron infecciones desde 30 hasta 80 %, incluyendo variedades comerciales importantes en la producción de temporal como Pavón con 60 %, Gálvez con 70 % y Zacatecas con 80 % (Cuadro 3). Se sabe que Pavón posee dos genes de resistencia parcial en planta adulta; uno de ellos es Lr46 (Singh *et al.*, 1998), pero con alta presión de la enfermedad y condiciones climáticas favorables, el efecto de estos genes en las lecturas finales se hace reducido. Existen otros genotipos como Milán, que poseen el gene Lr37 que es de raza específica inefectivo en plántula y en planta adulta ante la raza MCJ/SP (Huerta-Espino y Singh, 1996), en donde están actuando por lo menos uno o dos genes de efectos menores que manifiestan sólo 40 % de infección. En el caso de la crusa Zacatecas/Romoga, existieron tres líneas hermanas; la var-32 mostró sólo 5 % de infección, tiene la presencia de Lr34 y se puede inferir la presencia de por lo menos tres genes de efectos aditivos, mientras que la var-33 segregó para Lr34, lo mismo que la var-34, que tuvieron una infección de 30 %. Estas diferencias se pueden deber al efecto de Lr34 u otro gene que no estuvo presente, las mismas que permitieron decidir cuál de las tres líneas hermanas liberar como variedad. Debido a que el genotipo 32 fue el más resistente, se liberó como Tlaxcala F2000, y pone de manifiesto la importancia del gene Lr34 en el complejo de resistencia a roya de la hoja.

Cuadro 3. Número de variedad, genotipo y respuesta a la raza MCJ/SP en invernadero en estado de plántula y en campo en estado de planta adulta, verano de 1998.

NV	VARIEDAD\LINEA	Plántula	Planta adulta ¹	No. de genes
		MCJ/SP	MCJ/SP	
1	ZACATECAS VT74	3	80S	+
2	PAVÓN F76	3	60S	++
3	GÁLVEZ M87	3	70S	+
4	TEMPORALERA M87	3+	100S	
5	ARANDAS F90	3	15MS	++
6	BATÁN F96	11+	40S	++
7	ROMOGA F96	3+	20MS	+++
8	GOB#1//TOL73/CHAT/3/PINO/IMU/4/CETTIA	11+	20MS	
9	E7408/PAM/HORK/PF73226/3/URES...	1	10MS	
10	GOB#1//TOL73/CHAT/3/SPET/4/TIL	3,;	60S	++
11	TOPACIO	;	0	
12	PINO/IMU//SPET/3/PVN/PCI	11+	20MS	+
13	GOB#1//TOL73/CHAT/3/TEMP M87	3	60S	++
14	PASTOR	11+	10MS	+++
15	MILÁN	3	40MS	+
16	CHIL/CHUM18	3	60S	+
17	MILÁN/SHA 7	1	30S	++
18	PASTOR	12	20MS	+++
19	SLM/BAT//CBRD	3+	5MS	+++
20	TEC/NKT	3	20MS	+++
21	TEC//LIRA/SNB	;1	15MS	
22	MON/TAW//ROMOGA	12	20MS	
23	ROMOGA//BUC/GJO	11+	30MS	
24	ROMOGA//BUC/GJO	12	10MS	
25	GOV/AZ//MUS/3/KEA/4/TRAP#1/BOW	3	40S	++
26	GOV/AZ//MUS/3/KEA/4/TRAP#1/BOW	1	40S	+
27	PIRUL/GUI//TEMP/AGR	12	10MR	
28	PIRUL/GUI//TEMP/AGR	3	10MS	+++
29	PIRUL/GUI//TEMP/AGR	12	15-60MS	
30	SLM/BAT//CBRD	1	1MS	
31	TEC/ARANDAS F90	3+	60S	+
32	ZCT/ROMOGA	3	5MS	+++
33	ZCT/ROMOGA	3	30S	++
34	ZCT/ROMOGA	3+	30MS	++
35	UHU/BATÁN	3	40S	++
36	TAN//TEMP/AGR	3	0	++++
37	TAN//TEMP/AGR	3	15MS	+++
38	TAN//TEMP/AGR	3	1MS	++++
39	GOV/AZ//MUS/3/KEA/7/ISR//KOCHUM#14\...	;	10MS	
40	TRAP#1/BOW//ARR	X	60S	+
41	KITE/BOW//ROMOGA	3+	1MS	++++
42	SHA3/SERI//YAN S87-142	1	40S	
43	BUC/ALUCAN	3	40S	++
44	SHA3/SERI//SHA4/LIRA	3	50S	++
45	CATBIRD	;1=	60S	
46	PÁTZCUARO	1	50S	
47	ANA//TMPSE2F4/PINO/3/AMSEL	1+2	20MS	
48	SIREN	3	40S	++
49	SERRANA TCL96	;	0	
50	SECANO TCL96	X=	0	

¹ Escala modificada de Cobb (Peterson *et al.*, 1948)

La variedad testigo Temporalera fue susceptible en plántula y tuvo 100 % de infección en planta adulta, por lo que es evidente que no posee ningún gene de resis-

tencia de planta adulta. En su tiempo de liberación, la raza que predominaba en México fue TCB/TD y se asume que era resistente a ella, por la presencia del gene Lr10. Entonces,

cuando MCJ/SP apareció en 1994 y rompió la resistencia del Lr10, Temporalera se tornó susceptible.

Dentro del segundo grupo, que corresponde a los genotipos resistentes a MCJ/SP en plántula, también se pudieron distinguir dos subgrupos. El primero representa 30 % de los 50 genotipos evaluados, y corresponde a germoplasma resistente en planta adulta a MCJ/SP, debido no sólo al efecto del gene expresado en plántula, sino también por la acción de otros genes de resistencia parcial. Estos incluyen al trigo duro y a los dos tríticales (Variedades 9, 49 y 50). En los genotipos 14, 18, 24 y 27 su resistencia en plántula puede ser debida a la interacción de Lr3 con otro gene, mientras que en los genotipos 8, 9, 12, 30 y 47 se debe al efecto del Lr16, entre otros. El segundo subgrupo de genotipos resistentes a MCJ/SP en plántula se caracterizó por el nivel de susceptibilidad mayor y que agronómicamente es aceptable; en éste encontramos las variedades 16, 17, 23, 26, 40, 42, 45 y 46 (Cuadro 3), cuyos niveles de resistencia fueron de 30 a 60 % de infección, y por lo menos en los genotipos 16, 23, 42, 45 y 46 se muestra que si bien Lr16 protege a estos genotipos en estado de plántula, en planta adulta Lr16 no resultó efectivo, por lo que los niveles de infección fueron de 30 a 40 %. En el caso de la variedad 29, resistente en plántula debido principalmente al gene Lr3, estuvo segregando en planta adulta mostrando un grupo resistente (15MS) y uno susceptible (60MS). La diferencia de 15MS a 60MS puede ser el efecto de uno o dos genes de resistencia.

De los cincuenta genotipos evaluados, sólo 50 % mostró un nivel de resistencia adecuado en planta adulta bajo condiciones de campo. Sólo 30 % combinó resistencia en plántula y de planta adulta en campo y no específica, y sólo la variedad 27 mostró síntomas de hipersensibilidad debido a un gene de raza específica efectivo tanto en plántula como en planta adulta.

Un aspecto importante en la presente investigación, es que alrededor de 20 % del germoplasma mostró resistencia parcial que puede ser de tipo durable y que puede ser más estable a través de ambientes. Los resultados de este análisis de la resistencia a roya de la hoja, ayudará a tomar decisiones en cuanto al tipo de resistencia que conviene utilizar en el futuro, pues se ha probado que no existe una reducción en el rendimiento cuando se obtienen genotipos resistentes, independientemente del método de selección y del esquema de cruzamiento que se utilice (Singh *et al.*, 1998; Singh *et al.*, 1999). Por otro lado, es importante realizar el análisis genético de la resistencia en líneas avanzadas candidatas a ser variedades en un programa de mejoramiento genético, ya que constituye una herramienta valiosa para la toma

de decisiones y selección de progenitores para la obtención de variedades mejoradas que permitan el control genético de la roya de la hoja, tal es el caso de la variedad Tlaxcala y sus líneas hermanas (variedades 33 y 34).

CONCLUSIONES

En el estudio se detectó variabilidad genética para resistencia a roya de la hoja tanto en estado de plántula como en estado de planta adulta.

Se postuló la presencia de 12 genes que se encontraron en forma individual o en combinación.

Fue posible identificar genotipos que combinaron resistencia de plántula y varios genes de planta adulta.

BIBLIOGRAFÍA

- Flor H H (1956)** The complementary genic systems in flax and flax rust. Adv. Genet. 8:29-54.
- Huerta Espino J, R P Singh (1996)** Misconceptions on the durability of some adult leaf rust resistance genes in wheat. In: G. H. J. Kema, R. E. Niks, and R. A. Daamen (eds.). Proc. 9th European and Mediterranean Cereal Rust and Powdery Mildews Conf. Sept. 2-6, 1996. Lunteren, The Netherlands. pp: 109-111.
- Kolmer J A (1992)** Enhanced leaf rust resistance in wheat conditioned by resistance gene pairs with Lr13. Euphytica 61: 123-130.
- Long D L, J A Kolmer (1989)** A North American system of nomenclature for *Puccinia recondita* f. sp. *tritici*. Phytopathology 79:525-529.
- McIntosh R A, C R Wellings, R F Park (1995)** Wheat Rusts: An atlas of resistance genes. CSIRO. Kluwer Academic Publishers. 200 p.
- Peterson R F, A B Campbell, A E Hannah (1948)** A diagramatic scale for estimating rust intensity of leaf and stems of cereals. Can. J. Res. Sect. C. 26:496-500.
- Roelfs A P, R P Singh, E E Saari (1992)** Las Royas del Trigo: Conceptos y Métodos para el Manejo de esas Enfermedades. México, D. F. CIMMYT. 81 p.
- Samborski D J, P L Dyck (1982)** Enhancement of resistance to *Puccinia recondita* by interaction of resistance genes in wheat. Can. J. Plant Pathol. 4:152-156.
- 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 (1993)** Resistance to leaf rust in 26 Mexican wheat cultivars. Crop Sci. 33:633-637.
- 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 (1991)** Resistance to *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* in 50 Mexican bread wheat cultivars. Crop Sci. 31:1372-1479.
- 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, R A McIntosh (1984)** Complementary genes for resistance to *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* in *Triticum aestivum* L. Genetic and linkage studies. Can. J. Gen. Citol. 26:723-735.
- Singh R P, S Rajaram (1992)** Genes for resistance to *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* in 73 Mexican Bread wheat (*Triticum aestivum*) cultivars In: F.J. Zeller and G. Fischbeck (eds.). Cereal Rusts and Mildews. Proc. 8th European and Mediterranean Cereal Rusts and Mildews

Conf.. Sept. 8-11, 1992. Weihenstephan/Germany. Vortr,
Pflanzenzuechtg 24: 211-213
Singh R P, S Rajaram, J Huerta-Espino (1999) Combining additive
genes for slow rusting type of resistance to leaf and stripe
rusts 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, S Rajaram, A Miranda, J Huerta-Espino, E Autrique (1998)
Comparison of two crossing and four selection schemes for yield,
Yield-trait, and slow rusting resistance to leaf rust in wheat.
Euphytica 100:35-43.
Skovmand B, R Villareal, M Van Ginkel, S Rajaram, G Ortiz-Ferrara
(1997) Semidwarf Bread wheats: Names, Parentages, Pedigrees,
and Origins. Mexico, D. F. CIMMYT 80 p.