

GENES DE RESISTENCIA A LA ROYA DE LA HOJA EN UN TRIGO SINTÉTICO HEXAPLOIDE

GENES OF LEAF RUST RESISTANCE IN A SYNTHETIC HEXAPLOID WHEAT

Victor Heber Aguilar Rincón^{1*}, Ravi Prakash Singh², Fernando Castillo González¹ y Julio Huerta Espino³

¹ Colegio de Postgraduados. Especialidad de Genética. Instituto de Recursos Genéticos y Productividad. Km. 36.5 Carret. México-Texcoco. C.P. 56230, Montecillo, Edo. de México. Correo electrónico: aheber@colpos.colpos.mx Tel y Fax 01 (595) 952-0262 ²CIMMYT, Lisboa 27, Apartado Postal 6-641, 0660 México, D.F. Correo electrónico: r.singh@cgiar.org ³ Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias. Campo Experimental Valle de México. Apdo. Postal No. 10, C.P. 56230 Chapingo, México. Correo electrónico: j.huerta@cgiar.org Tel 01(595) 954-2865.

* Autor responsable

RESUMEN

La roya de la hoja (causada por *Puccinia recondita* f. sp. *tritici*) es una enfermedad que causa daños importantes al trigo (*Triticum aestivum*). Su control es más factible mediante la resistencia genética. *Triticum tauschii* (genoma DD) y *Triticum turgidum* (genoma AABB), parientes silvestre y cultivado del trigo, respectivamente, han sido usados como fuente de resistencia a ciertas enfermedades. Con el objeto de estudiar las bases genéticas de la resistencia a roya de la hoja en un trigo sintético hexaploide (SH) derivado de la cruce de *T. turgidum* variedad Altar 84 y *T. tauschii* accesión-221, el SH fue cruzado con cuatro variedades de trigo, Morocco, Chinese Spring, Opata 85 y Sonora 64, y los estudios de la herencia se realizaron en las generaciones F₂, F₃ y F₂CR₁, dependiendo de la cruce. Los resultados indican que la resistencia a la roya de la hoja en el SH se originó del progenitor duro Altar 84. El SH fue heterogéneo en la resistencia y se pudo detectar la presencia de hasta tres genes de resistencia. Uno de estos tres genes es *Lr10*, el segundo gene confirió resistencia dominante (permitiendo un tipo de infección menor con todas las razas usadas en las pruebas de plántula). El tercer gene fue de naturaleza recesiva, determinando una reacción intermedia de plántula y se heredó con un supresor. Ninguno de los genes confirió suficiente protección contra la raza MCJ/SP en condiciones de campo.

Palabras clave: *Triticum aestivum*, *Triticum turgidum*, *Triticum tauschii*, *Puccinia recondita* f. sp. *tritici*, resistencia genética.

SUMMARY

Leaf rust (caused by *Puccinia recondita* f. sp. *tritici*) is an important disease of wheat (*Triticum aestivum*), and its control has been more feasible through genetic resistance. *Triticum tauschii* (genome DD) and *Triticum turgidum* (genome AABB), the wild and cultivated relatives of wheat, respectively, have been used as sources of resistance to certain diseases. To study the genetic basis of leaf rust resistance, a synthetic hexaploid (SH) wheat was derived from the cross of *T. turgidum* cultivar Altar 84 and *T. tauschii* accession-221. SH was crossed with four susceptible wheat cultivars, viz: Morocco, Chinese Spring, Opata 85, and Sonora 64. Depending on the cross inheritance studies were carried out in F₂, F₃ and BC₁F₂ generations. Results indicate that leaf rust resistance in SH is originated from Altar 84 the durum parent. SH was heterogeneous for resistance and up to three resistance genes could be detected depending on the plant used in the cross. One out of these three genes is *Lr10*, the second dominant gene conferred low infection types. The third gene was recessive in nature, gave intermediate seedling reactions and was inherited with a sup-

pressor. None of the above genes conferred enough protection to race MCJ/SP in the field.

Index words: *Triticum aestivum*, *Triticum turgidum*, *Triticum tauschii*, *Puccinia recondita* f. sp. *tritici*, genetic resistance.

INTRODUCCIÓN

Para el control de las enfermedades de los cultivos, la resistencia genética es el método más seguro y sustentable, tanto desde el punto de vista económico como ambiental (Dubin y Rajaram, 1996). La roya de la hoja del trigo causada por *P. recondita* f. sp. *tritici* es una de las principales enfermedades de este cultivo, debido, entre otros aspectos, a su amplia distribución en el mundo (Roelfs, 1988). Las especies silvestres emparentadas con el trigo (*Triticum aestivum* L.) han sido utilizadas como fuente de resistencia genética (Burdon y Jarosz, 1989; Kerber, 1987). *T. tauschii* (genoma DD) ha sido considerada como una de las especies diploides más importantes del grupo *Triticum-Aegilops*, por su distribución ecológica y por la amplia variación que presenta en caracteres como la resistencia a enfermedades (Zohary *et al.*, 1969); *Triticum turgidum* es otra especie de la que se han transferido genes de resistencia a *Triticum aestivum* (Dyck y Kerber, 1985; Zhang y Knott, 1990).

Se ha tratado de aprovechar la diversidad de las especies silvestres emparentadas con *Triticum aestivum*. *T. tauschii* (genoma DD) se ha utilizado con este fin mediante la producción de sintéticos hexaploides (SH) (genoma AABBDD), mediante su cruzamiento interespecífico con *Triticum turgidum* (genoma AABB) (Mujeeb-Kazi, 1995). Una ventaja de estos sintéticos es su fácil cruzamiento con *T. aestivum*, y con ello la posibilidad de transferir a esta especie la resistencia a roya de la hoja tanto de *T. tauschii* como de *T. turgidum*.

El objetivo del presente trabajo fue determinar la genética de la resistencia a la roya de la hoja de un trigo sintético hexaploide proveniente de la cruce interespecífica *T. turgidum* x *T. tauschii*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Resistencia a roya de la hoja del SH, sus progenitores y cuatro variedades de trigo común

El trigo sintético hexaploide (SH) utilizado en el presente estudio fue derivado de la cruce interespecífica entre la variedad tetraploide mexicana Altar 84 (*T. turgidum*) y la colecta de *T. tauschii*-221 del Programa de Cruzas Amplias del CIMMYT (Mujeeb-Kazi, 1995). Para determinar genes de resistencia ya conocidos, y las razas de roya de la hoja a utilizar en evaluaciones posteriores, inicialmente se evaluó la resistencia genética a la roya de la hoja de este SH, de sus progenitores y de las variedades de trigo común Morocco, Chinese Spring, Opata 85 y Sonora 64, a las razas de *Puccinia recondita* f. sp. *tritici*, BBB/BN, CBJ/QL, KBB/JP, LCJ/BN, MCD/SM, NCJ/BN, NBJ/GL, TBB/JP, TBD/TM, TCB/TB, TCB/TD, CBJ/QB y MCJ/SP (Singh, 1991). La respuesta se registró en estado de plántula como tipo de infección (TI). Con el fin de comprobar la posible heterogeneidad del SH, se condujo una segunda evaluación del mismo a las razas CBJ/QQ, NCJ/BN, TCB/TD y TBD/TM, utilizando para ello entre 40 y 45 semillas de cada uno de dos orígenes provenientes de los incrementos que se han realizado del SH, los cuales son Batán Verono 1995 (BV95) y Yaqui 1995-1996 (Y95-96).

Las evaluaciones de plántula se condujeron en condiciones de invernadero en el CIMMYT, ubicado en El Batán, Estado de México. Se inoculó a plántulas de nueve días de edad. Éstas se rociaron con una suspensión de urediosporas (de las diferentes razas utilizadas) en aceite mineral de bajo peso (Soltrol 170; Phillips 66 Co., Oklahoma). Una vez inoculadas, las plántulas se colocaron en una cámara de rocío durante un periodo de 12 a 14 h y una temperatura de 18 a 20° C. Para promover el desarrollo de la enfermedad, se transfirió a un invernadero con temperatura que fluctuó entre 18 y 24° C. La respuesta a la enfermedad se registró después de 9 a 11 días de la inoculación sobre la base del tipo de infección (TI), usando la escala de 0 a 4 de Roelfs *et al.* (1992).

Para el estudio de la genética de la resistencia del SH, éste se cruzó con la variedad hexaploide susceptible Morocco. En los ciclos agrícolas del periodo 1994-1996 se obtuvieron las generaciones F₂, F₃ y F₂CR₁ (generación F₂ de la primera retrocruza). Posteriormente se hicieron las

tres cruces simples de las variedades de trigo harinero Chinese Spring, Opata 85 y Sonora 64 con el SH. De cada una de estas cruces se obtuvo la generación F₃.

Evaluación de las generaciones F₂, F₃ y F₂CR₁ de la cruce Morocco x SH

Estudio en estado de plántula

De la cruce Morocco x SH se evaluaron tres poblaciones F₂ (generadas a partir de tres plantas individuales F₁) con las razas TCB/TD y NCJ/BN; de cada población se sembraron 50 semillas por cada raza. Se registró el número de plántulas resistentes y susceptibles de cada población, según el TI; con tales frecuencias se realizó el análisis de χ^2 para una relación 3 plantas resistentes : 1 planta susceptible.

En el caso de la generación F₃ se evaluaron 98 líneas, sembrando 30 semillas de cada una. Las razas de *P. recondita* utilizadas en esta prueba fueron TCB/TD y CBJ/QB. En este caso se registró el número de líneas homocigóticas resistentes, homocigóticas susceptibles y segregantes, y dentro de esta última clase, el número de plantas resistentes y susceptibles. Con estas frecuencias se hicieron las pruebas de χ^2 , de acuerdo con la relación esperada entre los tres tipos de líneas de 1 : 2 : 1, respectivamente, para un gene simple.

La evaluación de la generación F₂CR₁ se condujo inoculando las plántulas con la raza TCB/TD; para ello se sembraron 15 semillas de cada una de las 98 líneas. Se registró el número de líneas segregantes y susceptibles y, a la vez, el número de plantas resistentes y susceptibles dentro de cada línea segregante. En estos datos se aplicó la prueba de χ^2 para comparar la proporción observada con la relación de 1 : 1 esperada, típica de la segregación de un gene, así como la proporción entre plantas resistentes y susceptibles dentro de las líneas segregantes se compararon con la relación esperada de 3 : 1.

Prueba multirracial de líneas F₃ en estado de plántula

Se seleccionaron 10 líneas F₃ homocigóticas susceptibles y 30 líneas F₃ homocigóticas resistentes. Estas líneas se evaluaron en estado de plántula en condiciones de invernadero con las razas CBJ/QL, CCJ/SP, LCJ/BN, MCJ/QM, MCJ/SP, MFB/SP, NCJ/BN, TBD/TM y TCB/TB, registrando el TI de cada combinación línea - inóculo.

Estudio de líneas F₃ en planta adulta en condiciones de campo

Las 40 líneas F₃ homocigóticas resistentes y homocigóticas susceptibles que habían sido evaluadas con 9 razas en estado de plántula, también se evaluaron en estado de planta adulta en El Batán, Estado de México durante el ciclo verano 1997. Las parcelas de campo consistieron de dos surcos de 1 m de largo, en donde se sembró una semilla cada 5 cm. La diseminación de roya de la hoja se provocó inoculando la raza MCJ/SP en plantas de la variedad susceptible Morocco (sembradas en las cabeceras de las parcelas), las cuales sirvieron como fuente de inóculo. La lectura de la severidad de la enfermedad en planta adulta se basó en la escala modificada de Cobb (Peterson *et al.*, 1948). Se tomaron dos lecturas de la severidad; la primera cuando la variedad susceptible, Morocco, presentó 100 % de severidad de la enfermedad y la segunda dos semanas después.

Evaluación de las generaciones F₃ de la cruce entre el SH y las variedades Chinese Spring, Opata 85 y Sonora 64

De las cruces de las variedades Chinese Spring, Opata 85 y Sonora 64 por el SH, de cada cruce se evaluaron 148 líneas F₃ en estado de plántula en condiciones de invernadero con las razas TBD/TM, TCB/TD y CBJ/QL. Se registró el número de líneas homocigóticas resistentes, homocigóticas susceptibles y segregantes. En el caso de las líneas F₃ de la cruce con Chinese Spring y Opata 85, también se realizó el análisis de la segregación en las líneas, según la familia F₂ de donde se originaron (74 líneas F₃ originadas de cada una de dos plantas F₂). Sobre las frecuencias observadas se aplicaron pruebas de χ^2 correspondientes a la segregación de posibles genes presentes.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En el Cuadro 1 se presenta los resultados de la evaluación de la resistencia en plántula a diferentes razas de roya de la hoja del sintético, sus progenitores (*T. tauschii* y *T. turgidum*) y de cuatro variedades de trigo común hexaploide usadas como progenitores susceptibles.

Cuadro 1. Tipos de infección presentada por el SH, sus progenitores y cuatro variedades de trigo común probadas con razas de roya de la hoja.

Raza	<i>T. tauschii</i> 221	Altar 84	SH	Morocco	Chinese Spring	Opata 85	Son. 64
BBB/BN	3	;1 ⁻	12	3 ⁺	3 ⁺	X	0;
CBJ/QL	3	;	;	3 ⁺	3 ⁺	X ⁺	0;
KBB/JP	3	;1 ⁻	12	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	0;
LCJ/BN	3	;1 ⁻	;1	3 ⁺	3 ⁺	XX ⁺	3 ⁺
MCD/SM	3 ⁺	;	12	3 ⁺	3 ⁺	3	3 ⁺
NCJ/BN	-	-	12	3 ⁺	3 ⁺	X ⁺	3 ⁻
NBJ/GL	3	;2 ⁻	12	3 ⁺	3 ⁺	X	3 ⁺
TBB/JP	3	;+	;1	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺
TBD/TM	3	;	12	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺
TCB/TB	3	;2 ⁻	;12 ⁻	3 ⁺	3 ⁺	;1 ⁻	3 ⁺
TCB/TD	3	;1 ⁻	;+	3 ⁺	3 ⁺	;1 ⁻	3 ⁺
CBJ/QB	-	-	;1 ⁻	3 ⁺	3 ⁺	;1 ⁻	0;
MCJ/SP	-	-	-	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺

^a Escala de 0 a 4 (Roelfs *et al.*, 1992).

^b Nomenclatura usada por Singh (1991).

Cuadro 2. Tipo de infección y número de plántulas del SH (dos orígenes) probado con cuatro razas de roya de la hoja.

Origen del SH		CBJ/QQ		NCJ/BN		TCB/TD		TBD/TM	
BV95	Núm. Plántulas	34	5	27	11	39	25	7	
	TI	:	3	22 ⁺	3	:	11 ⁺	3	
Y95-96	Núm. Plántulas	23	12	25	11	46	22	13	
	TI	:	3	22 ⁺	3	:	11 ⁺	3	

Altar 84 expresó en general alta resistencia (TI de ; a; 2⁻) a todas las razas, en tanto que *T. tauschii*-221 progenitor (diploide) fue susceptible (TI de 3 a 3⁺). En general, las plantas del sintético hexaploide fueron resistentes a todas las razas utilizadas en esta prueba. A excepción del resultado con la raza CBJ/QL, donde SH y Altar 84 presentaron el mismo nivel de resistencia (TI de ;), el SH presentó un grado de resistencia inferior a la presentada por suprogenitortetraploide; esta

respuesta pudiera atribuirse, como en otros casos, al efecto del nivel de ploidía, superior en el SH al del tetraploide (Kerber y Dyck, 1973; Kerber, 1987).

Si se considera que el progenitor diploide no presentó resistencia y que tampoco manifestó genes supresores de la resistencia que habrían eliminado esta característica conferida por Altar 84 en el SH (Villareal *et al.*, 1992), entonces el origen de la resistencia a roya que presenta el SH debe ser Altar 84, el cual tiene dos genes de resistencia específicos y algunos genes menores (Singh *et al.*, 1993; Villareal *et al.*, 1992).

El SH presentó alguna planta que expresó un tipo de reacción susceptible a algunas razas. En la comprobación de la posible heterogeneidad genética del SH al probarlo con cuatro razas, donde se utilizó mayor número de semillas, hubo heterogeneidad de la resistencia a las razas CBJ/QQ, NCJ/BN y TBD/TM, y conservó su uniformidad con TCB/TD (Cuadro 2), lo que indica heterogeneidad en la resistencia para algunas razas.

Entre las variedades utilizadas como progenitores susceptibles, Morocco y Chinese Spring fueron altamente susceptibles a las diferentes razas de roya de la hoja (Cuadro 1). La variedad Sonora 64, que posee el gene *Lr1* (Singh y Rajaram, 1991), fue altamente susceptible a las razas virulentas a este gene (TI 3⁺), y altamente resistente a las razas avirulentas (TI 0;). La variedad Opata 85 posee los genes *Lr10*, *Lr27+31* de plántula y el gene de planta adulta *Lr34* (Singh y Rajaram, 1991; Sayre *et al.*, 1998); por ello manifestó susceptibilidad a las razas virulentas a *Lr10* y *Lr27+31* (KBB/JP, TBB/JP, MCD/SM, TBD/TM y MCJ/SP, con TI de 3 a 3⁺). Con las razas avirulentas a estos genes (TCB/TB, TCB/TD y CBJ/QB) se observó el tipo de infección típico de *Lr10* por ser éste el gene de mayor efecto (TI ;1⁻); con las razas que sólo son avirulen-

tas a *Lr27+31* (BBB/BN, CBJ/QL, LCJ/BN, NBJ/GL y NCJ/BN) presentó un TI X-XX⁺ (X representa una mezcla de TI), típico de *Lr27+31*.

Las frecuencias de segregación para plántulas resistentes y susceptibles en la generación F₂ de la crucea Morocco x SH evaluada con la raza TCB/TD (Cuadro 3), no se ajustaron a una proporción 3:1; la frecuencia de plantas susceptibles fue mayor que lo esperado. Sin embargo, según la tendencia observada, cabe la posibilidad de que sea un gene simple el causante de la resistencia, y que algunas de las plántulas consideradas como susceptibles pudieron ser valoradas de manera imprecisa, por la difícil distinción entre los TI, sobre todo cuando éstas eran heterocigóticas. También pudo influir el fondo genético altamente susceptible como es el de Morocco (Kolmer y Dick, 1994; Reader, 1991). Todas las plantas F₂ resultaron susceptibles, a la raza NCJ/BN lo cual puede deberse a la posible utilización en la crucea con Morocco de plantas del SH susceptibles a esta raza (Cuadro 2), las que no se observaron en el Cuadro 1 por el tamaño de muestra pequeño (5 a 6 plántulas). En la generación F₃ de esta crucea, con las razas TCB/TD y CBJ/QB, la frecuencia de líneas homocigóticas resistentes, segregantes y homocigóticas susceptibles se ajustó a la proporción esperada para un gene simple (P > 0.60). En la generación F₂CR₁ evaluada con la raza TCB/TD sólo hubo una tendencia hacia el ajuste de la segregación a un gene simple (P = 0.03, probabilidad no presentada en el Cuadro 3), por lo que pudiera considerarse la presencia de un gene simple, tanto por la tendencia anterior como por el ajuste de 3 plantas resistentes : 1 planta susceptible, dentro de las líneas segregantes de esta generación (Cuadro 3).

En el Cuadro 4 se muestran los resultados de la prueba multirracial de las 30 y 10 líneas F₃ de la crucea Morocco x SH, que previamente en pruebas con TCB/TD y CBJ/QB se comportaron como homocigóticas resistentes y susceptibles, respectivamente. En esta evaluación todas las líneas resistentes reaccionaron como tales con la raza TCB/TB y como susceptibles a las razas CBJ/QL, CCJ/SP, LCJ/BN, MCJ/QM, MCJ/SP, MFB/SP, NCJ/BN y TBD/TM, con lo cual podría postularse (Singh *et al.*, 1995; Dubin *et al.*, 1989), que el gene simple observado en esta crucea puede ser *Lr10*. Esto explicaría las segregaciones de la crucea con Morocco, dado que TCB/TD y CBJ/QB son avirulentas a este gene, y NCJ/BN es virulenta (Cuadro 2). Por tanto,

Cuadro 3. Prueba de significancia de la segregación de plántulas F₂, líneas CR₁F₂ y líneas F₃ por su resistencia a *P. recondita* en cruzas del SH con trigos susceptibles.

Cruza	Generación	Razas de <i>P. recondita</i>	Amplitud en los TI resistentes	Reacción de plantas/líneas			Frecuencias esperadas	P(χ^2)
				Resistentes	Segregantes	Susceptibles		
SH x Morocco	F ₂	TCB/TD	;1-X	71		41	3:1	<0.01
	F ₂	NCJ/BN		0		112	3:1	<0.001
	F ₃	TCB/TD, CBJ/QB	;-;12	28	48	22	1:2:1	>0.60
	F ₂ CR ₁	TCB/TD			53	33	1:1	<0.05
	Plantas en líneas F ₂ CR ₁ segregando	TCB/TD	;-1	692		258	3:1	>0.10
SH x Sonora 64	F ₃	TBD/TM		0	0	148	1:2:1	<0.001
	F ₃	TCB/TD	0;-;1	41	79	28	1:2:1	>0.20
SH x Chinese Spring	F ₃	TBD/TM	;-X	30	69	46	1:2:1	>0.10
	F ₃	TCB/TD	;-X	86	51	9	1:2:1	
SH x Opata 85	F ₃	TBD/TM	;-23	31	78	36	1:2:1	>0.50
	F ₃	TCB/TD	;	148	0	0	-	-
	F ₃	CBJ/QL	;-1	48	76	24	19:38:7	>0.05

Cuadro 4. Reacciones en plántula de líneas F₃ homocigóticas resistentes y susceptibles de la cruzada Morocco x SH probadas con 9 razas de *P. recondita* f. sp. tritici.

Líneas homocigóticas	No. de líneas F ₃	Razas y tipo de infección ^a								
		CBJ/QL	CCJ/SP	LCJ/BN	MCJ/QM	MCJ/SP	MPB/SP	NCJ/BN	TBD/TM	TCB/TB
Resistentes	30	3 ⁺ -3 ⁺	3 ⁻	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	23-3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	;-;12
Susceptibles	10	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3-3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺

^a Escala de 0 a 4 (Roelfs *et al.*, 1992).

según estos resultados es posible que el SH y por ello la variedad Altar 84 posean el gene *Lr10*.

La segregación en la generación F₃ de la cruzada Sonora 64 x SH con la raza TCB/TD se ajustó a la proporción esperada para un gene simple. Sin embargo, todas las líneas fueron susceptibles a TBD/TM (Cuadro 3). Puesto que estas dos razas son virulentas al gene *Lr1* presente en Sonora 64 (Singh, 1991; Singh y Rajaram, 1991) y TCB/TD es avirulenta y TBD/TM virulenta a *Lr10*, la respuesta en la segregación puede atribuirse a *Lr10*. Por otro lado, es posible que la susceptibilidad observada con

TBD/TM haya sido ocasionada por la utilización de plantas susceptibles del SH a esta raza (Cuadro 2) en la cruzada con Sonora 64.

La segregación de la resistencia en la generación F₃ de la cruzada Chinese Spring x SH se muestra en el Cuadro 3.

Cuadro 5. Prueba de significancia de la segregación de líneas F₃ de la primera familia de la cruce Chinese Spring x SH por su resistencia a *P. recondita*.

Raza	Genotipo de líneas	TI	Número de líneas	Frecuencia Esperada	P(χ^2)
TCB/TD	<i>Lr10Lr10</i>	(;)	22		>0.30
	<i>Lr10lr10</i>	(;/12 o X o 3)	35	1:2:1	
	<i>lr10lr10</i>	(3)	13		
TBD/TM	<i>LrCLrC</i>	(2 a X)	5		>0.70
	<i>LrClrC</i>	(2 a X/3 ⁺)	32	1:8:7	
	<i>lrClrC</i>	(3 ⁺)	34		

Con la raza TBD/TM hubo una relación 1:2:1 entre las líneas homocigóticas resistentes, segregantes y homocigóticas susceptibles ($P > 0.10$), consistente con la presencia de un gene simple de resistencia. Con TCB/TD, la segregación no presentó una relación clara como en las dos cruces anteriores; las líneas homocigóticas resistentes fueron las de mayor número. Según estos resultados, podría pensarse en la presencia de un segundo gene, además del *Lr 10* para el que la primera raza es avirulenta, y dado que con TCB/TD hay un número mayor de líneas homocigóticas resistentes, posiblemente esté actuando otro gene. Estos resultados se aprecian más claramente cuando se clasifican por separado las líneas F₃ de acuerdo con las dos plantas F₂ de donde fueron originadas dichas líneas (Cuadros 5, 6 y 7).

Las líneas homocigóticas resistentes de la primera familia evaluadas con TCB/TD presentaron dos clases de reacción: TI de (;) y TI de 12 a X. Con TBD/TM, estas mismas líneas presentaron sólo un TI de 2 a X. Estos resultados sugieren la presencia de dos genes, uno que presenta un TI de (;) con TCB/TD (*Lr10*), y el segundo un TI de 2 a X, efectivo a las dos razas, el cual es posible que sea un gene recesivo según la relación en plantas resistentes y susceptibles en las líneas segregantes con TBD/TM (información no presentada). Lo anterior se comprueba cuando se analiza la segregación de las líneas de la primera familia evaluada con TCB/TD, considerando el TI (;) como reacción de *Lr10* y la segregación del segundo gene (*LrC*) cuando se evaluó con TBD/TM al presentar un TI de 2 a X. En el primer caso, la segregación en líneas homocigóticas resistentes (TI ;), segregantes (TI ;/12 o X/3) y homocigóticas susceptibles (TI de 12 o X o 3⁺) presentó una relación 1 : 2 : 1 ($P > 0.30$), confirmando la presencia de un gene simple (*Lr10*).

Cuando estas líneas se probaron con TBD/TM, la relación entre homocigóticas resistentes (TI de 12 o X), segregantes (TI de 2 a X/3) y homocigóticas susceptibles (3⁺) resultó una proporción 1 : 8 : 7 ($P > 0.70$), lo que puede

indicar la presencia de dos genes complementarios o un gene simple de resistencia más un supresor. La segunda explicación es la más probable, puesto que la presencia de estos genes ha sido común en los SH y en Chinese Spring (Singh *et al.*, 1996; Bai y Knott, 1992). El gene supresor pudiera tener su origen en Chinese Spring, en cuyo caso las plantas del SH que se cruzaron con éste eran resistentes a TBD/TM (Cuadro 2), o en el caso que se hayan utilizado plantas susceptibles, la variedad debe presentar un alelo no supresor del gene supresor. Esta segunda suposición indicaría que la variedad Sonora 64 no presenta el gene no supresor, por lo que todas las líneas en esta cruce resultaron susceptibles con TBD/TM (Cuadro 3).

Las líneas de la segunda familia de la cruce Chinese Spring x SH (Cuadros 6 y 7), también presentan los dos genes detectados en las líneas de la primera familia; en adición, en el grupo de líneas de la segunda familia se detectó un tercer gene, el cual presentó resistencia (TI de ;1) a TBD/TM, y fue efectivo contra la raza TCB/TD, pero con una reacción TI de (0;) a (;). Así, todas las líneas homocigóticas resistentes a TBD/TM también lo fueron a TCB/TD, lo que indica que este gene no es *Lr10*, y sólo fue detectado en cinco líneas homocigóticas susceptibles a TBD/TM.

Designando al tercer gene como *LrB*, en el Cuadro 6 se muestran los resultados de la segregación de la segunda familia de la cruce Chinese Spring x SH cuando se inoculó con TBD/TM. La relación en este caso de plantas homocigóticas resistentes (TI ;1), segregantes (TI de ;1/2 a X/3⁺) y homocigóticas susceptibles (TI de 2 ó X ó 3), se ajustó a la proporción 1 : 2 : 1 ($P > 0.90$), mostrando así la presencia del gene *LrB*. En estas mismas líneas con TBD/TM, también fue posible determinar la segregación del gene *LrC* más su supresor, en las 17 líneas cuyo genotipo fue *lrBlrB* (TI de 2 ó X/3) al no presentar líneas homocigóticas resistentes, 9 segregantes (TI de 2 ó X/3) y ocho homocigóticas susceptibles (TI 3), las cuales se ajustaron a la proporción 1:8:7 ($P > 0.50$).

Cuadro 6. Prueba de significancia de la segregación de líneas F₃ de la segunda familia de la cruce Chinese spring x SH por su resistencia a P. recondita raza TBD/TM

Genotipos	T1	Número de líneas	Frecuencia esperada	P (χ^2)
LrBLrB	(;1)	19		
LrBlrB	(;1/2 ó X/3 ⁺)	38	1:2:1	>0.90
lrBlrB	(2 O x/3 ⁺)	17		
LrCLrC	(2 a X)	0		
LrClrC	(2 a X/3 ⁺)	9	1:8:7	>0.50
lrClrC	3 ⁺	8		

Cuadro 7. Prueba de significancia de la segregación de líneas F₃ de la segunda familia de la cruce Chinese Spring x SH por su resistencia a P. recondita razas TBD/TM y TCB/TD.

Genotipos	T1	Genotipos	T1	Frecuencia esperada	P(χ^2)
Lr10Lr10	(0;a;)	LrBLrB	(;1)		
Lr10lr10	(0;a;)	LrBLrB	(;1)	19	
lr10lr10	(0;a;)	LrBLrB	(;1)		
Lr10Lr10	(0;a;)	LrBlrB	(;1/Xo3)		
Lr10lr10	(;/Xo3)	LrBlrB	(;1/Xo3)	38	4:8:1:2:1
lr10lr10	(;/Xo3)	LrBlrB	(;1/X o 3)		
Lr10Lr10	(;)	lrBlrB	(X o 3)	5	
Lr10lr10	(;/Xo3)	lrBlrB	(X o 3)	6	
lr10lr10	(X o 3)	lrBlrB	(X o 3)	6	

No fue posible clasificar las líneas de la segunda familia con la evaluación con TCB/TD, dado que sólo podían distinguirse los genotipos del gene *Lr10* en presencia de *lrBlrB*, o en el caso particular de *Lr10Lr10* en presencia de *LrBlrB*; de aquí que la clasificación de las líneas con *Lr10* y *LrB* (evaluadas con TCB/TD y TBD/TM, respectivamente) se realizó en forma conjunta, tal como se muestra en el Cuadro 7. De esta forma, la relación de líneas homocigóticas resistentes a las dos razas : segregantes con la raza TBD/TM + homocigóticas resistentes, segregantes u homocigóticas susceptibles con TCB/TD : susceptibles con TBD/TM + homocigóticas resistentes con TCB/TD: susceptibles con TBD/TM + segregantes con TCB/TD : susceptibles con las dos razas, presentaron una proporción 4:8:1:2:1, lo que confirman la segregación de dos genes independientes de resistencia (*Lr10* + *LrB*).

Las líneas de la generación F₃ de la cruce Opata 85 x SH se comportaron como homocigóticas resistentes con TCB/TD; este resultado confirma la presencia del gene *Lr10* en el SH, ya que Opata 85 presenta también este gene (Nelson *et al.*, 1997; Sayre *et al.*, 1998), de tal forma que al presentarse en forma homocigótica (*Lr10Lr10*) no hay segregación.

La determinación de *LrB* y *LrC* observada en la cruce anterior también fue detectada en este caso, ya que no obstante que al considerar en forma conjunta las dos familias de líneas, la segregación cuando se probó con

TBD/TM se ajustó sólo a la presencia de un gene simple (Cuadro 3). Cuando el análisis fue realizado por familia de líneas (Cuadros 8 y 9), fue posible observar a *LrB* y *LrC*. En la primera familia sólo se detectó *LrC*, ya que la relación entre líneas homocigóticas resistentes (TI de ;1 a X), segregantes (TI de ;1 a X/3) y homocigóticas susceptibles (TI de 3), se ajustó a la proporción esperada 1:8:7 (P>0.30), mostrando, como en la cruce anterior, la presencia de un gene de resistencia más un gene supresor de ésta (Cuadro 8).

Cuadro 8. Prueba de significancia de la segregación de líneas F₃ de la primera familia de la cruce Opata 85 x SH por su resistencia a la raza TBD/TM de Puccinia recondita.

Genotipo	T1	No. de líneas	Frecuencia esperada	P(χ^2)
LrCLrC	(;1,X)	5		
LrClrC	(;1,X/3)	42	1:8:7	>0.30
lrClrC	(3)	26		

En cuanto a la segunda familia, debido a que el TI observado puede representar diferentes combinaciones de los genes *LrB* y *LrC* + el gene supresor, el análisis se realizó en forma conjunta (Cuadro 9). Así, al considerar una segregación de 1:2:1 en el gene *LrB* y de 1:8:7 en el gene *LrC* + el gene supresor, se observaron 19 líneas homocigóticas resistentes con un TI de (;) a ;1 (debido a *LrB*), 4 líneas homocigóticas resistentes con un TI de 2 a X (debido a *LrC*), 41 líneas segregantes y 9 líneas homocigóticas susceptibles; estas cuatro clases de líneas presentaron una relación entre ellas de 16:3:38:7 que es la relación que se espera para dos genes independientes de resistencia más el supresor de uno de ellos (P>0.90).

En condiciones de campo, el SH y las 30 líneas F₃ de la cruce con Morocco, que en plántula se comportaron como uniformemente resistentes, fueron susceptibles a MCJ/SP, presentando una severidad de roya superior a 80 %. Por tanto, esta raza además de ser virulenta a *Lr10* lo es a *LrB* y *LrC*. Las 10 líneas susceptibles de esta cruce se comportaron como tales en esta prueba de campo, con una severidad también superior a 80 %.

T. turgidum es una fuente importante de genes diferentes para resistencia a roya de la hoja, (Singh *et al.*, 1993; Zhang y Knott, 1990). Según los resultados de este trabajo, la resistencia del SH a la roya de la hoja está controlada por tres genes que provienen del progenitor tetraploide Altar 84, donde se ha determinado la presencia de al menos dos genes de resistencia específica y algunos genes menores (Singh *et al.*, 1993; Villareal *et al.*, 1992).

El gene *LrB* fue diferente al gene *Lr23* detectado en la variedad Altar 84 (Nelson *et al.*, 1997), ya que en la cruce Chinese Spring x SH, *LrB* fue efectivo a TBD/TM y

Cuadro 9. Prueba de significancia de la segregación de líneas F₃ de la segunda familia de la crucea Opata 85 x SH por su resistencia a la raza TBD/TM de *Puccinia recondita*

Frecuencia de genotipos LrB	Frecuencia de fenotipos del gene LrC + supresor	TI	Clases de líneas	Núm. de líneas observadas	Frecuencia esperada	P(χ^2)
1 <i>LrBLrB</i>	1 HR ^a	(:)	HR (LrB)	19 (LrB)	16HR(LrB)	>0.90
1 <i>LrBLrB</i>	8 Seg	(:)				
1 <i>LrBLrB</i>	7 HS	(:)				
2 <i>LrBlrB</i>	1 HR	(:,X)	HR (LrC)	4 (LrC)	3HR(LrC)	
2 <i>LrBlrB</i>	8 Seg	(: ó X/3)	Seg	41 (Seg)	38Seg	
2 <i>LrBlrB</i>	7 HS	(:/3)	Seg			
1 <i>lrBlrB</i>	1 HR	(X)	HR (LrC)			
1 <i>lrBlrB</i>	8 Seg	(X/3)	Seg			
1 <i>lrBlrB</i>	7 HS	3	HS	9 (HS)	7HS	

^aHR: homocigote resistente; Seg: segregante; HS: homocigote susceptible.

a TCB/TD. Por lo anterior, si Nelson *et al.* (1997) detectaron *Lr23* en Altar 84, la variedad Altar 84 utilizada en este estudio difiere de la usada por dichos investigadores al no presentar el gene *Lr23*. Esta diferencia podría deberse a heterogeneidad en este carácter en dicha variedad.

Otro gene observado fue uno simple recesivo que confiere resistencia a TCB/TD y TBD/TM, y que segregó junto con un gene supresor; este último puede estar presente en las variedades usadas como progenitores susceptibles o en el mismo sintético. En el segundo caso, las variedades Chinese Spring y Opata 85 deben presentar el alelo no supresor del gene supresor. El gene *Lr34* ha sido considerado por Dyck (1987) como un alelo no supresor de un gene supresor de resistencia a roya del tallo; por ello es posible que *Lr34* pudiera ser el no supresor en este estudio, ya que tanto Chinese Spring como Opata 85 lo presentan (Dyck, 1991; Sayre *et al.*, 1998). Según los resultados de la prueba con diferentes razas de las líneas F₃ resistentes homocigóticas de la crucea con Morocco, otro gene que presenta Altar 84 es *Lr10*. Esta postulación es confirmada en los resultados de diferentes segregaciones en el presente estudio cuando se utilizó la raza TCB/TD. Por ejemplo, todas las líneas F₃ de la crucea con Opata 85 fueron resistentes a esta raza, debido a la presencia del gene en forma homocigótica dominante. Con

TCB/TD también segregó este gene en la crucea con Sonora 64, Chinese Spring y Morocco. El gene *Lr10* tiene una larga historia en *Triticum aestivum*, pues se presenta en variedades antiguas como Federation y Baart (Roelfs, A. P., comunicación personal)⁽¹⁾ Huerta-Espino y Roelfs (1989) afirman que las poblaciones de royas de trigos duros (las que pueden separarse de las poblaciones de harineros) son frecuentemente virulentas a *Lr10*, lo cual puede apoyar la presencia de este gene en trigos duros.

La presencia de *Lr10* en esta especie también puede ser inferida si se considera que en la variedad de trigo común 'Lee' originalmente fue detectado este gene; esta variedad proviene de la crucea entre la variedad Timstein y la variedad Hope, presentando esta última únicamente el gene *Lr14a*; por ello *Lr10* debe venir de Timstein. Por otro lado, Timstein fue derivada de la crucea entre la variedad Bobin y la variedad de duros Gaza (McIntosh *et al.*, 1995; Ausemus y Reitz, 1962). Según lo anterior, es posible que de esta última variedad de duros haya sido transmitido el gene *Lr10* a Lee. En este trabajo se detectó otro gene con dominancia. Finalmente, al menos un gene de resistencia recesivo también está presente en el sintético estudiado, el cual presentó efectividad a las razas TBD/TM y TCB/TD.

CONCLUSIONES

De acuerdo con los resultados de la presente investigación, se puede concluir que el trigo sintético hexaploide (Altar 84 x *Triticum tauschii*-221) tiene al menos tres

(1) alanr@puccini.umn.edu

genes específicos de resistencia a roya de la hoja, que provienen de la variedad Altar 84, ya que la accesión 221 de *T. tauschii* fue susceptible a todas las razas de roya con las que fue evaluada. En cambio, la variedad de duros presentó una alta resistencia a todas ellas. Uno de los genes de resistencia observados, y que antes no había sido consignado en trigos duros, es *Lr10*. El segundo gene presentó dominancia y fue diferente a *Lr23*. El tercer gene fue de naturaleza recesiva y se hereda junto con un supresor.

BIBLIOGRAFÍA

- Ausemus, E. R. and L. P. Reitz. 1962. Hard red Spring and Durum wheats. Culture and Varieties. USDA. Agric. Inf. Bull. 249.
- Bai, D. and D. R. Knott. 1992. Suppression of rust resistance in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) by D-genome chromosomes. *Genome* 35: 276-282.
- Burdon, J. J. and A. M. Jarosz. 1989. Wild relatives as sources of disease resistance. *In: The Use of Plant Genetic Resources*. A. H. Brown, O. H. Frankel, D. R. Marshall, and J. T. Williams (eds.). Cambridge University Press. Cambridge. pp: 281-296.
- Dubin, H. J., R. Johnson, and R. W. Stubbs. 1989. Postulated genes for resistance to stripe rust in selected CIMMYT and related wheats. *Plant Disease* 73: 472-474.
- Dubin, H. J. and S. Rajaram. 1996. Breeding disease-resistant wheat for tropical highlands and lowlands. *Annu. Rev. Phytopath.* 34:503-26.
- Dyck, P. L. and E. R. Kerber. 1985. Resistance of the race-specific type. *In: The Cereal Rust, Vol. II. Disease, Distribution, Epidemiology, and Control*. A. P. Roelfs and W. R. Bushnell (eds.). Academic Press, Orlando. pp: 469-500.
- 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.
- Dyck, P.L. 1991. Genetics of adult-plant leaf rust resistance in 'Chinese Spring' and 'Sturdy' wheats. *Crop Sci.* 31: 309-311.
- Huerta-Espino, J. and A. P. Roelfs. 1989. Physiological specialization of leaf rust on durum wheat. *Phytopathology* 79: 1218 (abstr.).
- Kerber, E. R. and P. L. Dyck. 1973. Inheritance of stem rust resistance transferred from diploid wheat (*Triticum monococcum*) to tetraploid and hexaploid wheat and chromosome location of the gene involved. *Can. J. Genet. Cytol.* 15: 397-409.
- Kerber, E. R. 1987. Resistance to leaf rust in hexaploid wheat: *Lr32*, a third gene derived from *Triticum tauschii*. *Crop Sci.* 27:204-206.
- Kolmer, J. A. and P. L. Dick. 1994. Gene expression in the *Triticum aestivum* - *Puccinia recondita* f.sp. *tritici* gene - for - gene system. *Phytopathology* 84: 437-440.
- McIntosh, R. A., C. R. Wellings, and R. F. Park. (eds.). 1995. *Wheat Rusts: an Atlas of Resistance Genes*. CSIRO Australia, Melbourne, and Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. 200 p.
- Mujeeb-Kazi, A. 1995. Interspecific crosses: hybrid production and utilization. *In: Utilizing Wild Grass Biodiversity in Wheat Improvement: 15 Years of Wide Cross Research at CIMMYT*. A. Mujeeb-Kazi and G. P. Hettel (eds.). CIMMYT Research Report No. 2. Mexico, D. F. CIMMYT. pp: 14-21.
- Nelson, J.C., R.P. Singh, J.E. Autrique, and 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, and A.E. Hannah. 1948. A diagrammatic scale for estimating rust severity on leaves and stems of cereals. *Can. J. Res. Sect. C* 26: 496-500.
- Reader, S. M. 1991. The introduction into bread wheat of a major gene for resistance to powdery mildew from wild common wheat. *Euphytica* 53: 57-60.
- Roelfs, A.P. 1988. Resistance to leaf and stem rusts in wheat. *In: Breeding Strategies for Resistance to the Rusts of Wheat*. N.W. Simmonds and S. Rajaram (eds.). CIMMYT, México. pp: 10-22.
- Roelfs, A.P., R.P. Singh, y E.E. Saari. 1992. *Las Royas del Trigo: Conceptos y Métodos para el Manejo de esas Enfermedades*. México, D.F. CIMMYT. 81 p.
- Sayre, K.D., R.P. Singh, J. Huerta-Espino, and S. Rajaram. 1998. Genetic progress in reducing losses to leaf rust in CIMMYT-derived Mexican spring wheat cultivars. *Crop Sci.* 38:654-659.
- Singh, P.R. 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, P.R. and S. Rajaram. 1991. Resistance to *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* in 50 Mexican bread wheat cultivars. *Crop Sci.* 31:1472-1479.
- Singh, R.P., E. Bechere, and O. Abdalla. 1993. Genetic analysis of resistance to leaf rust in nine durum wheats. *Plant Dis.* 77:460-463.
- Singh, R. P., A. Morgunov, and J. Huerta-Espino. 1995. Genes conferring low seedling reaction to Mexican pathotypes of *Puccinia recondita* f. sp. *tritici*, and adult-plant responses of recent wheat cultivars from the USSR. *Euphytica* 81: 225-234.
- Singh, R. P., H. Ma and E. Autrique. 1996. Suppressors for leaf rust and stripe rust resistance in interspecific crosses. *In: Proc. of the 9th European and Mediterranean Cereal Rusts & Powdery Mildews Conference*. 2-6 September 1996. G. H. J. Kema, R. E. Niks, and R. A. Daamen (eds.). Lunteren, The Netherlands. pp: 176-178.
- Villareal R., L., R. P. Singh, and A. Kazi-Mujeeb. 1992. Expression of resistance to *Puccinia recondita* f.sp. *tritici* in synthetic hexaploid wheats. *Vortr. Pflanzenzüchtg* 24: 253-255.
- Zhang, H. and D. R. Knott. 1990. Inheritance of leaf rust resistance in durum wheat. *Crop Sci.* 30: 1218-1222.
- Zohary, D., J. R. Harlan, and A. Vardi. 1969. The wild diploid progenitors of wheat and their breeding value. *Euphytica* 18: 58-65.