

GENÉTICA DE LA RESISTENCIA A LA ROYA DE LA HOJA DE CUATRO TRIGOS SINTÉTICOS HEXAPLOIDES

GENETICS OF LEAF RUST RESISTANCE IN FOUR SYNTHETIC HEXAPLOID WHEATS

Víctor Heber Aguilar Rincón¹, Ravi Prakash Singh¹ y José Domingo Molina Galán¹

RESUMEN

La variabilidad genética de *Triticum tauschii* ha sido usada en el mejoramiento de *Triticum aestivum* L. mediante la formación de trigos sintéticos hexaploides (SH) (*Triticum tauschii* x *Triticum turgidum*). De *Triticum tauschii* es la resistencia genética a enfermedades la característica más explotada, incluye la resistencia a la roya de la hoja (*Puccinia recondita* f. sp. *tritici*) del trigo. En el presente trabajo se estudió la genética de la resistencia a la roya de la hoja de cuatro SH, desarrollados en el programa de cruza amplias del Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT). El SH 1 fue cruzado con las variedades de trigo hexaploide Morocco, Opata 85 y Sonora 64, y los SH 2, SH 3 y SH 4 restantes únicamente con Morocco. Las generaciones F₂, F₃, y la F₂ de la primera cruce regresiva (F₂CR₁) de la cruce de Morocco con SH 1 y SH 2, la F₃ de la cruce del SH 1 con Opata 85 y Sonora 64, así como las generaciones F₂ y F₃ de Morocco con SH 3 y SH 4 fueron evaluados con diferentes razas de roya de la hoja. Los resultados mostraron que la resistencia expresada por los SH fue inferior a la de su progenitor más resistente. Los sintéticos 1 y 2 presentaron cada uno un gene simple recesivo de resistencia. En los SH 3 y SH 4, la resistencia que mostraron sus progenitores fue suprimida. A nivel de campo la resistencia que mostraron las líneas F₃, de la cruce Morocco con los SH 1 y SH 2 fue inefectiva a la raza MCJ/SP.

PALABRAS CLAVE ADICIONALES

Triticum aestivum, *Triticum turgidum*, *Triticum tauschii*, *Puccinia recondita* f. sp. *tritici*, genes de resistencia, resistencia.

SUMMARY

The genetic variability of *Triticum tauschii* has been used in *Triticum aestivum* L. breeding through the generation of synthetic hexaploid wheats (SH) (*Triticum turgidum* x *Triticum tauschii*). In *Triticum tauschii* the genetic resistance to diseases is the trait most utilized, including resistance to leaf rust (*Puccinia recondita* f. sp. *tritici*) of wheat. The genetics of resistance to leaf rust in four SH, developed by the Wheat Wide Cross Program of the International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT) was studied. The SH 1 was crossed with hexaploid wheats Morocco, Opata 85 and Sonora 64, whereas, SH 2, SH 3 and SH 4 were crossed only with Morocco. The F₂, F₃, and BC₁F₂ generations from the crosses SH 1 x Morocco and SH 2 x Morocco, and the F₃ generations from SH 1 x Opata 85 and Sonora 64 crosses were tested with different leaf rust races. F₂ and F₃ generations of SH 3 x Morocco and SH 4 x Morocco were also tested. The data showed that the degree of seedling resistance, was somewhat less in the synthetic hexaploids than in the diploid or tetraploid parents. Each of the SH 1 and SH 2 carried a single recessive gene for resistance. Resistance was suppressed in SH3, and SH 4. In the field evaluation of the resistant F₃ lines of the crosses Morocco x SH 1 and SH 2 were susceptible to the MCJ/SP race.

ADDITIONAL INDEX WORDS

Triticum aestivum, *Triticum turgidum*, *Triticum tauschii*, *Puccinia recondita* f. sp. *tritici*, resistance genes, resistance.

INTRODUCCIÓN

El rendimiento del trigo harinero (*Triticum aestivum* L.) ha seguido incrementándose a través del mejoramiento genético (Sayre *et al.*,

¹ Instituto de Recursos Genéticos y Productividad del Colegio de Postgraduados. 56230 Montecillo, Estado de México. Tel. y Fax: 01(595) 2-0262.

1997). Sin embargo, las enfermedades, entre ellas la roya de la hoja (*Puccinia recondita* f. sp. *tritici*), siguen siendo un factor que ocasiona pérdidas del rendimiento en este cultivo. Por lo anterior, podría ser de utilidad desarrollar variedades a partir de nuevas fuentes de resistencia a las actuales razas de roya (Byerlee y Moya, 1993).

El pariente silvestre del trigo *T. tauschii* (genomio DD) presenta gran diversidad y ha sido usado principalmente como donador de sus genes de resistencia a diferentes enfermedades (Zohary *et al.*, 1969; Knott y Dvorák, 1976; Cox *et al.*, 1992). Para el caso particular de roya de la hoja, de esta especie se han obtenido genes como *Lr21*, *Lr22a*, *Lr32*, *Lr39*, *Lr40*, *Lr41*, *Lr42* y *Lr43*. No obstante que dichos genes pueden ser transferidos al trigo harinero por cruce directa (Gill y Raupp, 1987), existe la probabilidad de formar sintéticos hexaploides (*T. turgidum* x *T. tauschii*) como primer paso en dicha transferencia (Siddiqui, 1977); ello permitiría, a la vez, aprovechar los genes útiles de *T. turgidum*. En el programa de cruces amplias del Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT), se han producido más de 500 sintéticos hexaploides (Mujeeb-Kazi, 1995) a través de la cruce de diferentes accesiones de *T. tauschii* con variedades y líneas avanzadas de *T. turgidum*.

El objetivo del presente trabajo fue estudiar la genética de la resistencia a roya de la hoja de cuatro trigos sintéticos hexaploides (*T. tauschii* x *T. turgidum*), a partir de sus cruces con trigos harineros (*Triticum aestivum* L.) susceptibles.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se estudió cuatro trigos sintéticos hexaploides (SH) obtenidos en el programa de cruces amplias del CIMMYT, cuya genealogía se presenta en el Cuadro 1. La resistencia a roya de la hoja de los cuatro SH, de sus progenitores diploides y tetraploides, y de las variedades de

trigo harinero Morocco, Opata 85 y Sonora 64, fue evaluada por su tipo de infección en estado de plántula. Las razas de roya utilizadas en esta evaluación fueron: NCJ/BN, KBB/JP, CBJ/QL, TBB/JP, MCD/SM, NBJ/GL, MCJ/SP, CBJ/QB, TBD/TM, TCB/TD, TCB/TB, LCJ/BN y BBB/BN (Singh, 1991).

Cuadro 1. Genealogía de los cuatro sintéticos hexaploides (*T. turgidum* x *T. tauschii*)

Sintético	Genealogía
SH 1	Rabi//GS/Cra/3/ <i>T. tauschii</i> accesión-190
SH 2	Altar 84/ <i>T. tauschii</i> accesión-192
SH 3	Sba 81/ <i>T. tauschii</i> accesión-208
SH 4	Gan/ <i>T. tauschii</i> accesión-201

Todas las evaluaciones en plántula se realizaron bajo condiciones de invernadero en el CIMMYT, El Batán, Estado de México. Las plántulas de nueve días de los diferentes materiales se inocularon rociándolas con urediosporas suspendidas en aceite mineral (Soltrol 170; Phillips 66 Co., Bortlesville, OK), y colocadas en una cámara de rocío a una temperatura de 18 a 20°C por 12 a 14 h. Finalmente, las plántulas se transfirieron al invernadero bajo un régimen de 18 a 24°C. El tipo de infección (TI) se registró entre los 9 a 11 días después de la inoculación usando una escala de 0 a 4, donde valores de 3 y 4 son considerados como susceptibles (Roelfs *et al.*, 1992).

Cada uno de los cuatro SH fue cruzado con la variedad de trigo harinero hexaploide susceptible Morocco. En los ciclos agrícolas de 1994 a 1996 se obtuvieron de cada cruce las generaciones F₂ y F₃ derivadas de plantas individuales F₁ al azar. De las cruces de los SH 1 y SH 2 también se obtuvo la generación F₂ de la retrocruzada hacia el padre susceptible (F₂CR₁). El SH 1 también se cruzó con las variedades de

trigo harinero Opata 85 y Sonora 64, obteniéndose de cada cruce la generación F_3 .

Estudios en estado de plántula

Tres poblaciones F_2 derivadas de tres plantas F_1 de cada cruce entre Morocco con cada uno de los diferentes SH se evaluaron, de acuerdo con los resultados observados en el Cuadro 2, con cuatro razas como sigue: TCB/TD en todas las poblaciones F_2 ; NCJ/BN en la F_2 de las cruces con SH 1 y SH 3; CBJ/QL en la F_2 de la cruce con SH 2, y MFB/SP en la F_2 de la cruce con el SH 4 (el SH 4 presentó un TI de 12 con la última raza, resultado no presentado en el Cuadro 2). De cada población fueron sembradas 50 semillas por raza utilizada. Fue registrado, según el TI de las plántulas establecidas, el número de resistentes y susceptibles de las diferentes poblaciones en cada evaluación y con estos datos se realizó el análisis de χ^2 para un gen simple recesivo, o para dos genes complementarios recesivos en el caso particular de la segregación del SH 1 con NCJ/BN.

De la generación F_3 se evaluaron 98 líneas por cruce con las razas TCB/TD y CBJ/QL, sembrando para ello 30 semillas de cada línea por raza. De acuerdo con el TI, se registró el número de líneas homocigóticas resistentes, homocigóticas susceptibles y segregantes, con lo cual se aplicaron las pruebas de χ^2 para la segregación de un gen simple.

La generación F_2CR_1 de las cruces de Morocco con SH 1 y SH 2, fue evaluada con la raza TCB/TD en 15 plántulas de cada una de las 98 familias por cruce. Se registró el número de familias segregantes y susceptibles, y dentro de cada familia segregante el número de plántulas resistentes y susceptibles. Las clases de familias y de plántulas dentro de familias segregantes fueron comparadas mediante una prueba de χ^2 para la segregación de un gen simple.

Prueba multirracial de líneas F_3 en estado de plántula

De la cruce entre Morocco con SH 1 y SH 2 se eligieron, con base en los resultados de la evaluación de líneas F_3 con dos razas en estado de plántula, 10 líneas F_3 homocigóticas susceptibles de cada una, y 10 líneas homocigóticas resistentes de SH 1 y a una única línea homocigótica resistente de SH 2. Estas líneas fueron evaluadas en estado de plántula en invernadero con las razas TBD/TM, MCJ/QM, MCJ/SP, TCB/TB, NCJ/BN, LCJ/BN, CCJ/SP, CBJ/QL y MFB/SP, utilizando para ello al momento de la siembra 20 semillas por línea y por raza.

Estudio de líneas F_3 en planta adulta

Las 31 líneas homocigóticas F_3 resistentes y susceptibles de la prueba anterior se evaluaron en condiciones de campo en estado de planta adulta en El Batán, Estado de México en el ciclo Verano-Otoño 1997. La parcela fue de dos surcos de 1m de largo, sembrando 1 semilla cada 5 cm. La epidemia de roya de la hoja se provocó inoculando la raza MCJ/SP en plantas de la variedad susceptible Morocco sembradas en la cabecera de las parcelas. La severidad de la enfermedad se midió con la escala modificada de Cobb (Peterson *et al.*, 1948) en dos ocasiones: la primera cuando la variedad susceptible Morocco, presentó 100% de severidad, y la segunda dos semanas después.

Evaluación en plántula de líneas F_3 de la cruce de SH 1 con Opata 85 y Sonora 64

Se evaluaron 148 líneas F_3 en estado de plántula de cada una de las cruces: Opata 85 x SH 1 y Sonora 64 x SH 1. En ambas cruces se usaron las razas TBD/TM, TCB/TD y CBJ/QL, la raza CBJ/QL se usó en la cruce con Opata 85. Al nivel de líneas, se registró el número de líneas homocigóticas resistentes, homocigóticas susceptibles y segregantes. Sobre esta informa-

ción se aplicaron las pruebas de χ^2 para un gen simple en la cruce con Sonora 64, y de la cruce con Opata 85 cuando se evaluaron con CBJ/QL y TBD/TM; para dos genes complementarios más un gen dominante y uno recesivo en el caso de la cruce con Opata 85 evaluada con TCB/TD; y para dos genes complementarios y uno simple cuando se evaluó con CBJ/QB.

RESULTADOS

La reacción a roya de la hoja de los cuatro sintéticos hexaploides, sus progenitores (*T. turgidum* y *T. tauschii*) y de las variedades de trigo harinero se presenta en el Cuadro 2. La variedad 'Rabi//GS/Cra' presentó un TI ;1⁻ a 1⁺ a las razas BBB/BN, LCJ/BN y MCD/SM, un TI 12 a 2 con TBB/JP, NBJ/GL y TCB/TB, un TI 1⁺3 a 3[°] con CBJ/QL, KBB/JP y TBD/TM, y TI 3 con la raza TCB/TD. Por el contrario, el progenitor diploide de SH 1, *T. tauschii*-190, presentó un TI de ; a ;1⁻ con todas las razas. El SH 1, contrario a lo que se esperaba, segregó con la mayoría de las razas, cuyas plantas resistentes presentaron un TI de 2 y las susceptibles un TI de 3, y sólo con TBB/JP, NBJ/GL y TCB/TD presentó una reacción uniforme (TI de 12).

Altar 84 y *T. tauschii*-192, presentaron una alta resistencia a las diferentes razas (TI de ; a ;2⁻ y TI de ;1⁻ a 3[°], respectivamente) (Cuadro 2). La expresión de esta resistencia en el SH 2 fue suprimida totalmente con las razas BBB/BN, LCJ/BN, KBB/JP, TBB/JP, TCB/TD y NCJ/BN, y sólo parcialmente con las razas restantes.

Los progenitores tetraploides (*T. turgidum*) de SH 3 y SH 4 presentaron resistencia a todas las razas (TI de ;⁺ a 12 y TI de ;1⁻ a 2, respectivamente). La accesión *T. tauschii*-208 (progenitor del SH 3) fue susceptible a todas las razas, en tanto que la accesión *T. tauschii*-201 (progenitor del SH 4) fue altamente resistente a la mayoría de ellas, a excepción de CBJ/QL y LCJ/BN. Para los híbridos sintéticos, a excepción de la reacción del SH 3 y del SH 4 a la

raza TCB/TB (TI de 2⁺ y de 12, respectivamente), con las demás razas la resistencia presentada por los progenitores de los dos sintéticos fue suprimida. Así, la resistencia mostrada por los diferentes SH fue inferior a la mostrada por su progenitor más resistente.

La resistencia en las variedades de trigo harinero a las diferentes razas de roya de la hoja correspondió a los genes de resistencia que ellas presentan. Morocco, que no tiene genes de resistencia, fue susceptible a todas las razas. Opata 85, que tiene los genes de plántula *Lr10* y *Lr27+31* (Sayre *et al.*, 1998), presentó un TI de ;1⁻ a las razas avirulentas a dichos genes, TI de X a X⁺ a las razas avirulentas a *Lr27+31*, y 3⁺ a las razas virulentas a los dos genes. Sonora 64 con el gen *Lr1* (Singh y Rajaram, 1991) presentó un TI de 0; a las razas avirulentas, y un TI de 3⁺ a las razas virulentas.

Las segregaciones de la resistencia a la roya de la hoja presente en la cruce de las variedades susceptibles Morocco, Opata 85 y Sonora 64 con SH 1, se muestran en el Cuadro 3. Con la raza TCB/TD, la proporción en plantas resistentes y susceptibles en la generación F₂ de la cruce con Morocco no se ajustó a la relación 1:3 (p<0.05) para un gene simple recesivo, sin embargo la relación presenta esta tendencia. Con la raza NCJ/BN se ajustó a la segregación de dos genes recesivos complementarios, es decir a la proporción 1:15 (p>0.05) entre plantas resistentes y susceptibles. En la generación F₃ la segregación no se ajustó a lo esperado para un gen simple, mientras que en F₂CR₁, las familias segregantes y susceptibles se ajustaron a la proporción 1:1, correspondiendo a la segregación de un gene de resistencia simple (p>0.40). Dentro de las familias segregantes de F₂CR₁, la segregación en plantas resistentes y susceptibles no se ajustó a la relación esperada 1:3 de un gene simple recesivo. En la cruce de SH 1 con Opata 85 se confirma la presencia de un gene de resistencia simple, ya que la generación F₃ evaluada con la raza CBJ/QL presentó

Cuadro 2. Tipo de infección en *T. turgidum*, *T. tauschii*, los sintéticos hexaploides y en las variedades de *T. aestivum* L. probadas con razas de *Puccinia recondita* f. sp. *tritici*.

<i>T. turgidum</i> , <i>T. tauschii</i> , SH y <i>T. aestivum</i> L.	Razas de <i>P. recondita tritici</i> y tipo de infección [†]										
	BBB/ BN	CBJ/ QL	LCJ/ BN	KBB/ JP	TBB/ JP	NBJ/ GL	MC/ SM	TBD/ TM	TCB/ TB	TCB/ TD	NCJ/ BN
Rabi//GS/Cra	1+	1+3c	1	3C	12	2+	;1-	2+3	12	3	
<i>T. tauschii</i> -190	;1-	;1--	;1--	;1-	;1-	;	-	;	;	;1-	
Sintético 1	12,3	12,3	12,3	12,3	12	12	12,3	12,3	;12,3	12	1,3+
Altar 84	;1-	;	;1-	;1-	;+	;2--	;	;	;2--	;1--	
<i>T. tauschii</i> -192	3-c	1+	;1	;1-	;1-	1	-	;1-	;1	;1-	
Sintético 2	3	;1	3	3+	3	23	2+3	22+	2	3	3+
Sba 81	1	1+2	;1	;11+	;+	12	;+	12	;2--	12	
<i>T. tauschii</i> -208	3	3	3	3	3	3-c	-	3c	3c	3	
Sintético 3	-	3	3c	3+	3	3	3	3	2+	3	3+
Gan	1+	;1-	;1-	;12C	12	2	-	;+	;1-	12	
<i>T. tauschii</i> -201	;	3-	3c	;1-	;	;	-	;1-	;	;	
Sintético 4	3	3	3	3	3	3	3	3	12	3+	3
Morocco	3+	3+	3+	3+	3+	3+	3+	3+	3+	3+	3+
Opata 85	X	X+	XX+	3+	3+	X	3	3+	;1-	;1-	X+
Sonora 64	0;	0;	3+	0;	3+	3+	3+	3+	3+	3+	3+

[†] Tipo de infección siguiendo una escala de 0 a 4 (Roelfs *et al.*, 1992).

una proporción 1:2:1 entre líneas homocigóticas resistentes, segregantes y homocigóticas susceptibles ($p > 0.10$), y con TBD/TM sólo hubo una tendencia en el mismo sentido ($p = 0.047$). Cuando estas mismas líneas fueron evaluadas con la raza TCB/TD, las tres clases de líneas se ajustaron a dos diferentes proporciones, la primera 7:8:1 y la segunda 121:128:7 con una $p > 0.77$ y $p > 0.24$, respectivamente. Estas proporciones corresponden a la segregación de dos genes independientes en el primer caso, y de dos genes independientes (uno de ellos recesivo) más dos complementarios en el segundo caso.

A diferencia de los resultados anteriores, con la raza CBJ/QB la relación entre las tres clases de líneas se ajustó a una proporción 19:38:7

($p > 0.10$), típica de la presencia de tres genes, dos de ellos complementarios. Finalmente, en la cruce de la variedad Sonora 64 x SH 1, prácticamente todas las líneas F₃ fueron susceptibles a las razas TBD/TM y TCB/TD, y sólo con la raza CBJ/QB presentó una segregación de 1 línea resistente : 2 líneas segregantes : 1 línea susceptible, representando la presencia de un gene simple de resistencia ($p > 0.60$).

La generación F₂ de la cruce SH 2 x Morocco evaluada con la raza CBJ/QL segregó para un gene simple recesivo ($p > 0.05$) (Cuadro 4); sin embargo, con la raza TCB/TD fue completamente susceptible. De igual forma, las generaciones F₃ y F₂CR₁ evaluadas con las razas TCB/TD y CBJ/QB la primera, y con TCB/TD la segunda, no segregaron para un gene simple,

debido al alto número de líneas y plantas susceptibles; sin embargo, dentro de las líneas segregantes de la generación F₂CR₁, el número de plantas susceptibles fue tal que se ajustó a una relación 1:15 (p>0.05), lo que se parecería a la segregación de dos genes recesivos complementarios.

En las generaciones F₂ y F₃ de la craza Morocco x SH 3 y Morocco x SH 4, no hubo expresión de la resistencia a la roya de la hoja (Cuadro 5).

Las líneas F₃ de las cruzas entre Morocco x SH 1 y Morocco x SH 2 que se comportaron como homocigóticas resistentes (Cuadros 3 y 4), y que fueron seleccionadas para realizar una evaluación con nueve razas de roya, presentaron una resistencia moderada (TI de 1⁺3^c) a la mayoría de estas razas (Cuadro 6). En cuanto a las líneas susceptibles F₃ de estas mismas cruzas, conservaron su característica con un TI de 3⁺ en todos los casos.

Cuadro 3. Clasificación por resistencia a *P. recondita* de plántulas F₂ y líneas de las generaciones F₂CR₁ y F₃ de las cruzas de SH 1 con tres variedades de trigo harinero.

Cruza	Generación	Raza de <i>P. recondita</i>	Amplitud del TI [†] resistente	Reacción de plantas/líneas [‡]			Proporción esperada	P
				Res.	Seg.	Susc.		
Morocco/ SH 1	F ₂	TCB/TD	1, 1 ⁺	21		104	1:3	<0.05>0.03
	F ₂	NCJ/BN	X, X ⁺	13		111	1:15	>0.05
	F ₃	TCB/TD	;;, 2	10	50	32	1:2:1	<0.01
	F ₃	CBJ/QB	;1, 1 ⁺ 2	14	70	14	1:2:1	<0.001
	F ₂ CR ₁	TCB/TD	;1, 2 ⁺		45	53	1:1	>0.40
	Líneas seg. F ₂ CR ₁	TCB/TD	;1, 2 ⁺	126		750	1:3	<0.001
Opata 85/ SH 1	F ₃	CBJ/QL	;1, 22 ⁺	23	75	30	1:2:1	0.1
	F ₃	TBD/TM	;;, 12X	24	77	44	1:2:1	<0.05
	F ₃	TCB/TD	;;, 12 ⁺ X	63	74	7	7:8:1 121:128:7	>0.77 >0.24
	F ₃	CBJ/QB	;;;, 1X	54	77	17	19:38:7	>0.10
Son. 64/SH 1	F ₃	TBD/TM		0	0	142	1:2:1	<0.001
	F ₃	TCB/TD		0	3	145	1:2:1	<0.001
	F ₃	CBJ/QB	;;;, 1	32	79	37	1:2:1	>0.60

[†]Tipo de infección siguiendo una escala de 0 a 4 (Roelfs *et al.*, 1992). [‡]Res.=Núm. de líneas o plántulas resistentes; Seg.= Núm. de líneas segregantes; Susc.=Núm. de plántulas o líneas susceptibles.

Cuadro 4. Clasificación por resistencia a *P. recondita* de plántulas F₂, líneas de las generaciones F₂CR₁ y F₃ de la cruce SH 2 x Morocco.

Generación	Razas de <i>P. recondita</i>	Amplitud del TI [†] resistente	Reacción de plantas/líneas [‡]			Proporción esperada	
			Res.	Seg.	Susc.	P	
F ₂	TCB/TD		0		49	-	-
F ₂	CBJ/QL	; 1 ⁺ , X	9		52	1:3	>0.05
F ₃	TCB/TD	12	1	35	56	1:2:1	<0.0001
F ₃	CBJ/QB	; 1 ⁺ , 11 ⁺	4	64	23	1:2:1	<0.0001
F ₂ CR ₁	TCB/TD	; 1, 2 ⁺		11	71	1:1	<0.0001
Líneas seg. F ₂ CR ₁	TCB/TD	; 1, 2 ⁺	18		173	1:15	>0.05

[†]Tipo de infección siguiendo una escala de 0 a 4 (Roelfs *et al.*, 1992). [‡]Res.=Núm. de líneas o plántulas resistentes; Seg.= Núm. de líneas segregantes; Susc.=Núm. de plántulas o líneas susceptibles.

Cuadro 5. Clasificación por resistencia a *P. recondita* de plántulas F₂ y líneas de la generación F₃ de las cruces Morocco x SH 3 y Morocco x SH 4.

Cruza de Morocco con	Generación	Razas de <i>P. recondita</i>	Amplitud del TI [†] resistente	Reacción de plantas/líneas [‡]			Proporción esperada	
				Res.	Seg.	Susc.	p	
SH 3	F ₂	TCB/TD		0		106	1:3	<0.001
	F ₂	NCJ/BN		0		107	1:3	<0.001
	F ₃	TCB/TD	0;	0	11	85	1:2:1	<0.001
	F ₃	CBJ/QB		2	5	91	1:2:1	<0.001
SH 4	F ₂	TCB/TD	1	3		93	1:3	<0.001
	F ₂	MFB/SP	; 1, 3 ^c	3		103	1:3	<0.001
	F ₃	TCB/TD	; 1	3	5	90	1:2:1	<0.001
		CBJ/QB	; 1 ⁺	3	5	78	1:2:1	<0.001

[†]Tipo de infección siguiendo una escala de 0 a 4 (Roelfs *et al.*, 1992). [‡]Res.=Núm. de líneas o plántulas resistentes; Seg.= Núm. de líneas segregantes; Susc.=Núm. de plántulas o líneas susceptibles.

Cuadro 6. Reacción en estado de plántula de líneas F₃ homocigóticas resistentes y homocigóticas susceptibles seleccionadas en cruza de Morocco con los SH 1 y SH 2 probadas con 9 razas de *P. recondita*.

Morocco cruzado con	No. de líneas F ₃	Raza y tipo de infección [†]								
		CBJ/QL	CCJ/SP	LCJ/B N	NCJ/BN	TCB/TB	TBD/TM	MFB/SP	MCJ/QM	MCJ/SP
Líneas homocigóticas resistentes:										
SH 1	9	1 ⁺	1 ^{+3c}	1 ⁺	1 ^{+3c}	1 ^{+3c}	1 ⁺²	1 ^{+3c}	12	1 ^{+3c}
SH 2	1	1 ^{+3c}	2 ^{+3c}	1 ^{+3c}	1 ^{+3c}	1 ^{+3c}	1 ^{+3c}	1 ^{+3c}	12	1 ^{+3c}
Líneas homocigóticas susceptibles.										
SH 1	10	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺
SH 2	10	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺

[†]Tipo de infección siguiendo una escala de 0 a 4 (Roelfs *et al.*, 1992)

En la evaluación de campo de las líneas del Cuadro 6 con la raza MCJ/SP, una sola de ellas presentó una severidad de la enfermedad menor a 10%. Las líneas restantes presentaron una severidad entre 60-100%. Bajo estas mismas condiciones, la severidad de los cuatro sintéticos fue: SH 2, 5-30% (la menor severidad); SH 1 20-40%, y SH 3 y SH 4 fueron altamente susceptibles alcanzando una severidad entre 40-100%.

DISCUSIÓN

Las especies emparentadas con *T. aestivum* presentaron diversidad en cuanto a su resistencia a la roya de la hoja (Cuadro 2) tal y como lo señalan Cox y Gill (1992) y Antonov y Marais (1996), la cual puede usarse en el mejoramiento genético del trigo. De los resultados todas las variedades de *T. turgidum* y tres accesiones de *T. tauschii* presentaron resistencia a esta enfermedad.

Si bien en el SH 1 se detectó un gene de resistencia, que de acuerdo a la tendencia en las generaciones F₂ es recesivo (Cuadro 3), su pre-

sencia no fue clara en todas las generaciones evaluadas. Existen diferentes factores que pueden producir sesgos en la clasificación de las plantas y familias en la segregación de la resistencia de un trigo SH; por ejemplo, en las generaciones F₂ y F₃ de la cruza con Morocco, de presentarse un gen simple, hubo mayor frecuencia de plantas o líneas susceptibles de lo esperado, causando una alteración en las posibles proporciones; este posible exceso de plantas y líneas susceptibles puede deberse a TI como 2, 2⁺ y X en las plantas resistentes, de tal forma que esta reacción intermedia, bajo ciertas condiciones pueden llegar a considerarse como susceptibles. En la generación F₂ evaluada con la raza NCJ/BN (Cuadro 3) las plantas resistentes presentaron un TI de X a X⁺, algunas de las cuales pudieron haberse considerado como susceptibles si es que hubo una imprecisión en la valoración de la infección, sesgándose el resultado al extremo de parecer presentar dos genes recesivos complementarios. Esta misma generación evaluada con la raza TCB/TD, presentó plantas resistentes con un TI de 1 a 1⁺, y por lo tanto menos factibles de una mala valoración, por lo que las frecuencias de la segrega-

ción presentan una tendencia ajustada a la de un gen recesivo. Los genes *Lr10* y *Lr27+31*, contenidos en Opata 85 (Sayre *et al.*, 1998), más el gen recesivo del SH 1, segregaron en la generación F₃ de la cruce de esta variedad con el sintético cuando fue evaluada con la raza TCB/TD, avirulenta a estos genes, presentando una $p > 0.24$ (Cuadro 3).

Con la raza CBJ/QB, también avirulenta a los mismos genes, únicamente se observó la segregación de los genes complementarios más un gene independiente, que por su TI más bajo, debe ser el *Lr10*. Se ha observado que el genoma donde está contenido el gene de resistencia (fondo genético) es un factor que puede influir en la expresión de la resistencia de este gen (Knott y Dvorák, 1976; Dyck y Kerber, 1970); si se considera que la variedad Morocco es altamente susceptible, entonces es posible que su genoma tenga influencia y altere las proporciones observadas de las diferentes líneas en la generación F₃.

La susceptibilidad que presentaron las líneas F₃ de la cruce Sonora 64 x SH 1, pudo haberse ocasionado por la heterogeneidad del carácter de resistencia que presentó este sintético (Cuadro 2), de tal forma que las plantas del SH 1 que fueron cruzadas con Sonora 64, posiblemente eran plantas susceptibles, y por lo tanto no hubo resistencia en la generación F₃ de esta cruce. La respuesta heterogénea de resistencia en SH 1 no es explicable, ya que puede ser una característica propia o motivada por contaminación en campo, durante el incremento. Para asegurarse deberían cubrirse las espigas cuando se incrementan los SH. Otra posible explicación de los resultados de la cruce con Sonora 64 es el posible efecto del genoma de esta variedad (fondo genético), el cual puede en diferentes ocasiones alterar el resultado (Bai y Knott, 1994). El gene de resistencia que se observó en la evaluación de estas últimas familias con CBJ/QB debe ser *Lr1*, el cual está presente en Sonora 64 y confiere resistencia a esta raza.

El fenómeno denominado comúnmente como supresión de la resistencia (Singh *et al.*, 1996), fue observado en los SH 2, SH 3, y SH 4 (Cuadro 2). Villareal *et al.* (1992) indican que en el sintético Altar 84 x *T. tauschii-192* (SH 2), se suprime un gene de resistencia de cada progenitor, expresándose sólo uno de los genes de Altar 84 con las razas CBJ/QL y TBD/TM. En el presente estudio se comprobaron estos resultados (Cuadros 2 y 4), de tal forma que en la generación F₂ de la cruce de Morocco con el SH 2 evaluada con la raza CBJ/QL, segregó para un gene simple recesivo. Si esta resistencia proviene de Altar 84, el gene no puede ser ni *Lr10* ni *Lr23*, presentes en esta variedad (Nelson *et al.*, 1997; Aguilar *et al.*, 1999), dado que de las razas utilizadas hay algunas avirulentas a los dos genes, contra las cuales se comportaron como susceptibles; sin embargo, puede ser un gene recesivo que está presente en esta variedad y que ya ha sido citado por Aguilar *et al.* (1999).

Los genes supresores de la resistencia observados en el SH 3 (Cuadro 2) deben tener su origen en su progenitor diploide, dado que éste fue susceptible a todas las razas, en tanto que su progenitor tetraploide fue resistente. En el SH 4, del cual existen genes de resistencia en sus dos progenitores, los supresores deben estar presentes en las dos especies. La presencia de supresores en los SH 3 y SH 4 causaron que en las generaciones F₂ y F₃ de las cruces de éstos con la variedad Morocco (Cuadro 5), no haya habido expresión de la resistencia. En el caso del SH 4, el cual presentó resistencia a la raza MFB/SP (TI de 12) (dato no presentado en el Cuadro 2), en la generación F₂ de la cruce con Morocco, 14 de las 17 plantas resistentes presentaron un TI de 3°; este tipo de reacción posiblemente ocasionó que algunas plantas resistentes hayan sido consideradas como susceptibles, ocasionando un sesgo en las proporciones entre plantas resistentes y susceptibles.

La resistencia mostrada por las líneas F₃ de las cruces de Morocco con SH 1 y SH 2 a nue-

ve razas de roya (TI de $1^{+3}c$ en la mayoría de las razas) (Cuadro 6), bajo condiciones de campo mostraron susceptibilidad, a excepción de una línea de la cruce de Morocco con el SH 1, la cual presentó una severidad de la enfermedad menor a 10%. Dicha resistencia, sin embargo, puede ser atribuida a la presencia de algún gene de resistencia de planta adulta. En el mismo sentido puede ser considerada la respuesta bajo estas mismas condiciones de los SH 1 y SH 2, ya que presentaron severidad inferior a 40%.

La variabilidad de *T. tauschii* ha sido utilizada a través del desarrollo de trigos sintéticos hexaploides (Mujeeb-Kazi, 1995), permitiendo con ello disponer de un trigo sintético de fácil manejo en cualquier programa de mejoramiento. Los SH presentan un genoma DD afín al genoma DD de *T. aestivum* (Kimber, 1993); no obstante, existen diferencias entre los genomas DD de las dos especies, tal como lo demuestran los diferentes patrones de bandeo de *T. tauschii* y la variedad de trigo harinero Chinese Spring obtenidos por Deng-Cai *et al.* (1997). Estas diferencias pueden ser suficientes para ocasionar alteraciones como el bajo nivel de asociación de cromosomas en meiosis (Thomas y Conner, 1986; Lange y Jochemsen, 1992), lo cual puede ser un factor de perturbación en la segregación en las subsecuentes generaciones.

El fenómeno denominado supresión de la resistencia es otro tipo de interacción que se presenta entre genes del genoma D de *T. tauschii* y genes presentes en el genoma A y B de *T. turgidum*. Según Bai y Knott (1992), esto ha sido la causa de algunas fallas en la transferencia de genes de resistencia de especies silvestres. En el presente trabajo fue detectado este tipo de interacción en los SH 2, SH 3 y SH 4, por lo que la genética de la resistencia no fue determinada en los SH 3 y SH 4, y sólo parcialmente en el SH 2.

Para realizar el estudio de la genética de la resistencia de los SH, es necesario entonces seleccionar las variedades de trigo común que

vayan a ser utilizadas en este tipo de estudios para evitar los desordenes genéticos ya mencionados, y en las situaciones donde se presente la supresión de la resistencia es necesario buscar combinaciones entre variedades de *T. turgidum* y accesiones de *T. tauschii* que no supriman la expresión de la resistencia; y en el caso de que se busque transferir los genes de resistencia de los SH suprimidos a una variedad de trigo, es posible también utilizar la cruce directa de *T. tauschii* con una variedad de trigo harinero sin tener que formar previamente el SH (Gill y Raupp, 1987).

CONCLUSIONES

Los trigos sintéticos hexaploides 1 y 2 presentaron cada uno un gene recesivo de resistencia a la roya de la hoja. En el SH 2 se presentó la supresión total de uno de los factores de resistencia presente en su progenitor tetraploide, y una supresión parcial de un segundo factor de resistencia. La resistencia presentada en las variedades de *T. turgidum* Sba 81 y Gan, al igual que la presentada por la accesión *T. tauschii*-201 fue suprimida a nivel de SH, imposibilitando con ello la determinación de los genes de resistencia presentes en dichos sintéticos.

La resistencia intermedia que mostraron las líneas F₃ de la cruce Morocco con SH 1 y SH 2 a la mayoría de las razas con las que se valoró en plántula, quedó suprimida a nivel de planta adulta cuando se evaluó con la raza MCJ/SP.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguilar R., V. H., R. P. Singh, J. D. Molina G. y J. Huerta E. 2000. Herencia de la resistencia a la roya de la hoja en cuatro trigos sintéticos hexaploides. *Agrociencia* 34 (2) (en prensa).
- Antonov, A. I. and G. F. Marais. 1996. Identification of leaf rust resistance genes in *Triticum* species for transfer to common wheat. *S. Afr. J. Plant Soil* 13(2): 55-56.
- Bai, D. and D. R. Knott. 1994. Genetic studies of leaf and stem rust resistance in six accesions of *Triti-*

- cum turgidum* var. *dicoccoides*. Genome 37:405-409.
- 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.
- Byerlee, D. and P. Moya. 1993. Impact of International Wheat Breeding Research in the Developing World, 1966-90. Mexico, D.F.: CIMMYT. 87p.
- Cox, T. S. and B. S. Gill. 1992. Use of diploid progenitors to improve leaf rust resistance in hexaploid wheat. Vortr. Pflanzenzuchtg 24: 185-187.
- Cox, T. S., W. J. Raupp, D. L. Wilson, B. S. Gill, S. Leath, W. W. Bockus, and L. E. Browder. 1992. Resistance to foliar diseases in a collection of *Triticum tauschii* germ plasm. Plant Dis. 76: 1061-1064.
- Deng-Cai, L., Y. Chi and Y. Jun-Liang. 1997. C-banding analysis of D-genome chromosome in Chinese landrace of *Triticum tauschii* (Coss.) Schmalh. and *Triticum aestivum* L. cv. Chinese Spring. Wheat Information Service No. 84: 33-39.
- Dyck, P. L. and E. R. Kerber 1970. Inheritance in hexaploid wheat of adult-plant leaf rust resistance derived from *Aegilops squarrosa*. Can. J. Genet. Cytol. 12: 175-180.
- Gill, B. S. and W. J. Raupp. 1987. Direct genetic transfers from *Aegilops squarrosa* L. to hexaploid wheat. Crop Sci. 27: 445-450.
- Kimber, G. 1993. Genomic relationships in *Triticum* and the availability of alien germplasm. In: A. B. Damania (ed.) Biodiversity and Wheat Improvement. ICARDA pp. 9-15.
- Knott, D. R. and J. Dvorák. 1976. Alien germplasm as a source of resistance to disease. Ann. Rev. Phytopathology 14: 211-235.
- Lange, W. and G. Jochemsen 1992. Use of the gene pools of *Triticum turgidum* ssp. *dicoccoides* and *Aegilops squarrosa* for the breeding of common wheat (*T. aestivum*), through chromosome-doubled hybrids. Euphytica 59: 213-220.
- Mujeeb-Kazi, A. 1995. Interspecific Crosses: Hybrid Production and Utilization. In: A. Mujeeb-Kazi, and G. P. Hettel (eds.). Utilizing Wild Grass Biodiversity in Wheat Improvement: 15 Years of Wi-
de Crosses Research at CIMMYT. 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.
- 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., S. Rajaram, and R.A. Fischer. 1997. Yield potential progress in short bread wheats in Northwest Mexico. Crop Sci. 37:36-42.
- 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.
- Siddiqui, K. A. 1977. Synthetic amphiploids in breeding genetic and evolutionary studies in wheat. p. 97-102. In: A. Muhammed, R. Aksel, and R. C. Von Barstel (eds.). Genetic Diversity in Plants. Plenum Press, New York. pp. 97-102.
- 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. 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., H. Ma, and E. Autrique. 1996. Suppressors for leaf rust and stripe rust resistance in interspecific crosses. In: G. H. J. Kema, R. E. Niks and R. A. Daamen (eds.). Proc. of the 9th European and Mediterranean Cereal Rusts & Powdery Mildews Conference pp. 176-178.
- Thomas, J. B. and R. L. Conner. 1986. Resistance to colonization by wheat curl mite in *Aegilops squarrosa* and its inheritance after transfer to common wheat. Crop Sci. 26: 527-530.
- Villareal, R. L., R. P. Singh, and A. Mujeeb-Kazi. 1992. Expression of resistance to *Puccinia recondita*

dita f.sp. *tritici* in synthetic hexaploid wheats.
Votr. Pflanzenzüchtg 24: 253-255.

Zohary, D., J. R. Harlan, and A. Vardi. 1969. The wild
diploid progenitors of wheat and their breeding
value. Euphytica 18: 58-65.