

VARIACIÓN GENÉTICA DE LA RESISTENCIA A *Puccinia triticina* E. EN TRIGOS DUROS DE OAXACA, MÉXICO

GENETIC VARIATION OF RESISTANCE AGAINST *Puccinia triticina* E. IN DURUM WHEATS FROM OAXACA, MÉXICO

Julio Huerta Espino^{1*}, Ma. Elsa Rodríguez Contreras², Ma. Florencia Rodríguez García¹, H. Eduardo Villaseñor Mir¹, S. Gerardo Leyva Mir² y Eduardo Espitia Rangel¹

¹ Programa de Trigo Campo Experimental Valle de México, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP). Apdo. Postal 10. 56250, Coatlinchan, Texcoco, Estado de México. Tels: 01(595) 9212627, 9212715 Ext. 163. ²Departamento de Parasitología, Universidad Autónoma Chapingo. 56230, Chapingo, Texcoco, Estado de México.

* Autor para correspondencia (j.huerta@cgiar.org)

RESUMEN

Colectas de trigos duros (*Triticum turgidum* var *durum*) proveniente del Estado de Oaxaca y denominados ‘ventureros’, fueron resistentes a la raza BBG/BN de roya de la hoja (*Puccinia triticina* E.) que preferentemente ataca a trigos duros. Se cruzaron cuatro de estas colectas con los genotipos susceptibles ‘Altar C84’ y ‘Atil C2001’, con el propósito de determinar en su progenie la genética de tal resistencia. Las colectas resultaron genéticamente heterogéneas; en consecuencia, la respuesta a la resistencia dependió de la planta utilizada como progenitor. Así, en las colectas ‘CWI52201’ y ‘CWI52271’ se encontraron dos casos de resistencia: la conferida por un gen dominante y la de dos genes epistáticos recessivos duplicados; en esta última y en la mayoría de las cruzas la resistencia la otorgaron los dos genes en forma dominante, y en las menos fueron dos genes recessivos duplicados. El mismo resultado de la herencia de la resistencia se encontró para las colectas ‘CWI52274’ ‘CWI52345’, excepto la conferida por dos genes duplicados recessivos.

Palabras clave: *Puccinia triticina*, resistencia genética, *Triticum durum*, trigos criollos ventureros.

SUMMARY

Land races of durum wheat (*Triticum turgidum* var *durum*), called ‘ventureros’, collected in the Oaxaca state of México, showed resistance to durum leaf rust (*Puccinia triticina* E.) race BBG/BN that affects mainly durum wheats. Four of these collections were crossed to the susceptible durum wheat cultivars ‘Altar C84’ and ‘Atil C2001’, in order to determine the genetics of the resistance to leaf rust in their offspring. The collections resulted genetically heterogeneous. Consequently, their response to resistance depended on the plant used as parent. In the collections ‘CWI52201’ and ‘CWI52271’ two cases of resistance were found: one conferred by a dominant gene and one conferred by two duplicated epistatic recessive genes; in the last one and in most crosses the resistance was conferred by two dominant genes; in the rest of the crosses resistance was due to two duplicated recessive genes. The same result regarding inheritance of resistance was found in collections

‘CWI52274’ and ‘CWI52345’, except that conferred by two duplicate recessive genes.

Index words: *Puccinia triticina*, genetic resistance, *Triticum durum*, ‘ventureros’ wheat landraces.

INTRODUCCIÓN

En México el trigo duro o cristalino *Triticum durum* es importante en el Noroeste, donde es cultivado en condiciones de riego, específicamente en los Valles del Yaqui y del Mayo, en el Estado de Sonora, y en los Valles del Carrizo y del Fuerte en el Estado de Sinaloa (Singh *et al.*, 2004). En esta región se siembran durante el ciclo otoño-invierno (O-I) cerca de 250 000 ha. Por más de 30 años en que fue cultivado en pequeña escala el trigo duro en el Noroeste de México, las variedades mostraron inmunidad a la roya de la hoja (*Puccinia triticina* E.); sin embargo, cuando la superficie se incrementó se propiciaron condiciones para que en el ciclo O-I 2000-2001, una raza nueva del patógeno, denominada BBG/BN, rompiera la resistencia de la variedad ‘Altar C84’. Esta raza ha causando pérdidas de hasta 320 millones de pesos (Singh *et al.*, 2004). Esta raza fue detectada por primera vez en el Noroeste de México pero ya está presente en casi todas las zonas trigueras del país, en donde se descubrió que más de 90 % de la variabilidad genética disponible en los trigos duros en México es susceptible a la enfermedad (Singh *et al.*, 2004).

En roya de la hoja existe una marcada diferencia entre las poblaciones del patógeno que atacan a trigos harineros (*Triticum aestivum* L.) (Ali *et al.*, 1994; Singh, 1991;

Singh y Dubin, 1997), respecto a las que atacan a los trigos duros (Huerta-Espino y Roelfs, 1989; Ali *et al.*, 1994) y triticale (*Cecale Cereale* L.) (Singh, 1991). La generación de variedades resistentes en los inicios del mejoramiento en México, fue encaminada a usar genes de resistencia específicos que facilitaran la selección al cruzar resistente x susceptible o resistente x resistente, y se heredaban en forma simple (Huerta-Espino y Singh, 2000). Las variedades, por lo general, poseen un gen dominante de resistencia que produce una respuesta de hipersensibilidad. Esta resistencia puede durar muy poco tiempo, dado que se pierde cuando el patógeno evoluciona hacia nuevas formas de virulencia. En México la duración promedio de este tipo de resistencia es de 3 a 5 años (Singh y Dubin, 1997). En dos sintéticos hexaploides Aguilar *et al.* (1999) determinaron la presencia de un gen recesivo que otorga resistencia a la raza TCB/TD de roya de la hoja, mientras que al cruzar trigos sintéticos hexaploides con las variedades susceptibles a roya de la hoja 'Morocco', 'Chinese Spring', 'Opata 85' y 'Sonora 64', Aguilar *et al.* (2000) demostraron que la resistencia fue conferida por un gen dominante.

Al cruzar una variedad susceptible por una resistente, en su progenie es posible determinar tanto el tipo de acción génica como el número de genes que confieren la resistencia. Zhang y Knott (1990) estudiaron ocho cultivares de trigo duro resistentes a roya de la hoja de diversos orígenes; sus resultados mostraron que genes dominantes y recesivos o combinaciones de ellos confirieron resistencia en plántula. También observaron que todas las cruzas entre los progenitores resistentes segregaron plantas susceptibles, lo que indica que cada uno de los ocho cultivares poseen diferentes genes de resistencia.

En el caso en donde ambos genotipos homocigóticos recesivos producen fenotipos idénticos, su progenie se modifica a 9:7. Los genotipos aaB-, A-bb y aabb producen un sólo fenotipo que se expresa como plantas susceptibles. Cuando se presentan juntos ambos alelos dominantes se complementan uno con otro y producen un fenotipo 'AABB' resistente (Stanfield, 1983). Fitzgerald *et al.* (1957) reportaron la presencia de dos genes recesivos duplicados que confieren resistencia a la raza 65; estos genes fueron designados como *Lr7* y *Lr8*.

Statler (1973) encontró que en la variedad de trigo cristalino 'Leeds' la resistencia a la raza 70-1 (Raza 1) de *P. recondita* fue condicionada por dos genes recesivos independientes, mientras que Ortiz *et al.* (1976) determinaron que un gen recesivo condiciona la resistencia a la raza 77 en los genotipos 'Stork' y 'Dwarf-15-Cr', mientras que en la línea 'Crane' existen dos genes

independientes. Rashid *et al.* (1976) estudiaron la herencia de la resistencia de roya de la hoja en la raza 70-I (raza 1) en tres cultivares de trigo duro, 'Ramsey', 'D561' y 'D6733'; encontraron que dos genes recesivos duplicados condicionaron la resistencia en la variedad 'Ramsey', mientras que sólo hay un recesivo en las variedades 'D561' y 'D6733'.

La herencia de la resistencia en planta adulta en la raza 15 de roya de la hoja fue estudiada por Zhang y Knott (1993) en los cultivares duros 'Lloyd', 'Medora', 'Pelissier', 'Quilafen', 'Stewart 63' y 'Wakooma', los cuales habían mostrado tener genes de resistencia en plántula. Realizaron cruzas directas y recíprocas de cada cultivar con la línea susceptible 'RL6089'. Los resultados revelaron que los genes de resistencia en plántula fueron efectivos en planta adulta en evaluaciones en campo, y fue en la segregación de las progenies de BC₁F₂ donde se encontró que 'Lloyd' posee un gen dominante y 'Pelissier' un gen recesivo; en ambos materiales dichos genes sólo se manifiestan en planta adulta.

Singh *et al.* (1993) hicieron cruzas de nueve trigos duros con el genotipo 'DW7276' susceptible a la raza BBB/BN, y encontraron que un gen parcialmente dominante confiere resistencia en plántula en las variedades 'Altar 84', 'Carcomun', 'Morus' y 'Totanos'. Este gen en forma individual no confiere un nivel aceptable de resistencia en planta adulta; sin embargo, interactúa de manera aditiva con otros genes de efecto aditivo, los que confieren resistencia en planta adulta a las variedades 'Mexicali 75', 'Yavaros 79', 'Diver', 'Kingfisher' y 'Somorguho'.

En la Mixteca alta del Estado de Oaxaca se cultivan los trigos ventureros, donde Legoria y Muñoz (1992) hicieron 65 colectas. Se supone que éstos fueron introducidos a Oaxaca durante la colonia y su origen puede ser la Península Ibérica (DeLacy *et al.*, 2000). Su cultivo es predominantemente en suelos volcánicos y su estación de crecimiento abarca los meses de octubre a abril, para aprovechar las últimas lluvias de verano, y de ahí su nombre de trigos ventureros. Estos trigos constituyen cultivares que los productores han seleccionado a través del tiempo y que poseen mecanismos de resistencia a sequía (Legoria y Muñoz, 1992). DeLacy *et al.* (2000) obtuvieron más de 10 000 colectas de éstos, en alrededor de 219 sitios.

Debido a la importancia económica que representa el daño de la roya de la hoja en la producción nacional de trigos duros, y a la necesidad de identificar nuevas fuentes de resistencia, el objetivo del presente estudio fue determinar la herencia de la resistencia en plántula a la

roya de la hoja en trigos duros ventureros colectados en la región de la Mixteca Oaxaqueña.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para el presente estudio se compararon cuatro trigos criollos ventureros de un grupo de 330 genotipos colectados por el Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT) y por el Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) durante 1990, bajo un proyecto apoyado por la Comisión Nacional de Biodiversidad (CONABIO); estos trigos se caracterizan por su resistencia a la raza BBG/BN, de roya de la hoja en plántula y en planta adulta.

Para la inoculación de plantas se utilizó la raza BBG/BN, cuya fórmula de avirulencia/virulencia es: *Lr1, 2a, 2b, 2c, 3, 3bg, 3ka, 9 12, 13, 14a, 15, 16, 17, 18, 19, 21, 24, 25, 27+31, 28, 29, 30, 32, 34, 35, 36, 37/10, 11, 14b, 20, 23, 33* (Singh *et al.*, 2004).

Cruzas y obtención de progenies F₂

Se realizaron cruzas directas y recíprocas entre los progenitores susceptibles 'Altar C84' y 'Atil C2000' con los ventureros resistentes 'CWI52201', 'CWI52271', 'CWI52274' y 'CWI52345' (Cuadro 1). Se sembraron seis semillas de cada crusa en tubos de PVC de 10 cm de diámetro y de 50 cm de longitud, que se mantuvieron en condiciones de invernadero hasta la germinación en F₂. Se colocaron dos semillas por tubo y durante el amacollamiento se aclareó a una planta por tubo. De esta manera se cosecharon tres plantas F₁ por crusa, las cuales se cultivaron por separado para su evaluación como progenies F₂ provenientes de una sola planta F₁.

Cuadro 1. Cruzas directas (D) y recíprocas (R) de colectas de trigos ventureros duros resistentes a la roya de la hoja, raza BBG/BN, con las variedades susceptible 'Altar C84' y 'Atil C2000', para determinar la herencia de la resistencia.

Progenitor	'CWI52201'	'CWI52271'	'CWI52274'	'CWI52345'
'Altar C84'	D, R	D, R	R	R
'Atil C2000'	D, R	D, R	D, R	D, R

Evaluación de progenies F₂

La semilla cosechada de cada planta F₁ de cada crusa directa y recíproca, se sembró en condiciones de invernadero en El Batán, Texcoco, Estado de México, para su evaluación en estado de plántula. Debido a que no se obtuvo igual número de semillas F₂ de cada una de las plantas F₁ en estudio, el número de plántulas F₂ evaluadas varió para cada progenie, así como varió el número de progenies de cada crusa. Cuando no se observó variación entre las progenies de las plantas F₁ de una misma crusa, se sumó el total de todas las plantas.

Siembra de materiales. La siembra se hizo en charolas de plástico de 20 x 30 cm con capacidad para 100 semillas (plántulas). Con una plancha de acero se formaron orificios de 1 cm de diámetro por 2 cm de profundidad, en suelo previamente desinfectado; luego se colocaron las semillas, una por cada hoyo; enseguida se cubrieron con suelo y se les proporcionó riego. Las charolas fueron mantenidas en el invernadero a una temperatura de 18 °C durante la noche y 20 °C durante el día. Las plántulas se fertilizaron con la fórmula 17N - 17P - 17K soluble en agua, aplicando 12.5 mL por charola.

Inoculación de plántulas. Cuando habían transcurrido 16 d después de la siembra, las plántulas fueron inoculadas artificialmente mediante aspersión de la hoja con una suspensión de urediniosporas en aceite mineral (Sotrol 170®), cuya concentración de esporas fue de 2 a 3 mg mL⁻¹ de aceite (Herrera-Foessel *et al.*, 2005). Una vez que las plantas se inocularon, se dejaron reposar por 20 min.; luego se colocaron por 16 h dentro de una cámara humidificadora a 100 % de humedad relativa. Posteriormente, las charolas se trasladaron al invernadero donde se mantuvieron entre 20 a 24 °C, hasta la aparición de los signos de la enfermedad.

Evaluación. Las lecturas se llevaron a cabo 12 d después de la inoculación, una vez que los signos fueron visibles. La evaluación de las plántulas se hizo de manera visual, de acuerdo con el tipo de infección producida por el patógeno en la hoja inoculada, mediante la escala de Roelfs *et al.* (1992), como se muestra en el Cuadro 2. Posteriormente se contabilizó el número de plántulas resistentes, el número de plántulas intermedias o segregantes, y el número de plántulas susceptibles. Para los análisis de datos sólo se consideraron dos grupos de fenotipos: susceptibles (3 a 3⁺ ó 4), y resistentes que involucraron plantas con reacción intermedia o segregantes (0, 1 y 2).

Cuadro 2. Respuestas del hospedante y descripciones de las reacciones de infección usadas para evaluar roya de la hoja, *Puccinia triticina* E. (Modificado de Roelfs *et al.*, 1992).

Respuesta del hospedante (clase)	Reacción de infección [†]	Síntomas de la enfermedad
Inmune	0	Ningún uredinio presente.
Casi inmune	;	No uredinios, pecas cloróticas o necróticas presentes que indican hipersensibilidad.
Muy resistente	1	Uredinios pequeños rodeados por necrosis.
Moderadamente resistente	2	Uredinios pequeños o de tamaño mediano a menudo rodeados por clorosis o necrosis; puede haber una isla verde rodeada por un borde clorótico o necrótico.
Heterogénea	X	Uredinios de tamaño variable (todos los tipos de infección en la misma hoja)
Moderadamente susceptible	3	Uredinios de tamaño mediano que está asociado con cierta clorosis.
Susceptible	4	Uredinios grandes sin clorosis.

[†] Las reacciones de infección se detallan a continuación: = uredinios muy pequeños en la reacción de infección; - uredinios algo pequeños en la reacción de infección; + uredinios grandes en la reacción de infección; ++ uredinios muy grandes en la reacción de infección; C, clorosis mayor de la normal; N, presencia de necrosis en la reacción de infección.

Análisis de datos. Mediante la frecuencia de plántulas susceptibles y resistentes con la prueba de Ji-cuadrada (χ^2) se determinó la bondad del ajuste de los datos obtenidos con los esperados en cada cruce (Gardner *et al.*, 1998). Cuando los datos obtenidos de progenies de plantas individuales de una misma cruce diferían en las proporciones observadas, se mantuvieron separadas; cuando no diferían, se analizaron en forma conjunta.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los resultados revelaron que en las cuatro cruzas (Cuadros 3, 4, 5 y 6) hubo progenies F_2 , cuya segregación se ajustó a la relación fenotípica 9 resistentes por 7 susceptibles, lo que indica la presencia de epistasia de dos genes recesivos duplicados, donde la combinación dominante-dominante es la que otorga la resistencia. En tres cruzas se identificaron progenies que también segregaron en epistasia de genes recesivos duplicados, con 7 resistentes por 9 susceptibles; pero en estos casos la combinación dominante-dominante fue la susceptible, mientras que las combinaciones dominante-recesivas, recesivo-dominante y doble recesivas fueron las resistentes. En los mismos cuadros se muestran progenies cuya segregación observada se ajustó a la relación de 3 resistentes por 1 susceptible, lo que indica que es un gen dominante el que otorga la resistencia. Estos resultados permiten inferir que dentro de cada una de las cuatro colectas de trigos cristalinos ventureros, aunque fenotípicamente homogéneas entre sí, hay variabilidad genética en su resistencia a la roya de la hoja.

En las progenies de las cruzas directas y recíprocas del progenitor 'CWI52201' con la variedad 'Altar C84', se encontraron los dos casos de herencia de la resistencia detectados: la de un gen dominante y la de epistasia de dos genes recesivos duplicados en su forma de acción dominante y también recesiva. En la cruce directa y recíproca del mismo progenitor 'CWI52201' con la variedad 'Atil C2001', la herencia de la resistencia fue de tipo epistática en los dos casos (Cuadro 3).

Para el caso de las cruzas directa y recíproca del progenitor 'CWI52271' con la variedad 'Altar C84', la resistencia fue conferida por un gen dominante (Cuadro 4), pero no así cuando se cruzó con la variedad 'Atil C2001', donde la resistencia fue resultado de las tres situaciones de acción génica antes descritas.

En la cruce de la colección 'CWI52274' se detectó variación en las progenies de las diferentes plantas F_1 analizadas; por un lado se identificó la acción de un gen dominante en tres plantas de la cruce con 'Altar C84' y en una planta de la cruce con 'Atil C2001'. En la cruce tanto con 'Altar C84' como con 'Atil C2001' también se identificó la acción de dos genes complementarios dominantes (Cuadro 5). En la cruce de 'CWI52345' con 'Altar C84' se detectó la presencia de un gen dominante, y en la progenie de la cruce recíproca se encontraron dos genes complementarios dominantes, mientras que en la progenie de plantas provenientes de cruzas directas y recíprocas con la variedad 'Atil C2001' sólo se encontró la presencia de dos genes complementarios dominantes (Cuadro 6).

Cuadro 3. Número de plantas totales (TT), resistentes (R) y susceptibles (S) observadas (O) y esperadas (E), relaciones fenotípicas, valor de χ^2 y su probabilidad (Prob.), en las cruzas directas y recíprocas de la colección 'CWI52201' con los progenitores susceptibles 'Altar C84' y 'Atil C2000.'

Cruza [†]	Número de plantas						χ^2	Prob.
	TT	RO	RE	SO	SE	REL		
Altar x CWI52201 TCD02001-1F1	89	70	66.8	19	22.2	3:1	0.615	0.50-0.20
Altar x CWI52201 TCD02001-2F1	109	55	61.3	54	47.7	9:7	1.486	0.50-0.20
Altar x CWI52201 TCD02001-3F1	111	52	48.6	59	62.4	7:9	0.433	0.80-0.50
C. recíproca								
CWI52201 x Altar TCD02002	211	123	119	88	92.3	9:7	0.358	0.80-0.50
Atil x CWI52201 TCD02003-1F1	58	31	32.6	27	25.4	9:7	0.185	0.80-0.50
Atil x CWI52201 TCD02003-2F1	71	30	31.1	41	39.9	7:9	0.065	0.80-0.50
C. recíproca								
CWI52201 X Atil TCD02004	72	43	40.5	29	31.5	9:7	0.353	0.80-0.50

[†]= cuando no se especifica el número de planta F₁, los datos son el resultado de dos o más plantas F₁, REL = relación fenotípica.

Cuadro 4. Número de plantas totales (TT), resistentes (R) y susceptibles (S) observadas (O) y esperadas (E), relaciones fenotípicas, valor de χ^2 y su probabilidad (Prob.), en las cruzas directas y recíprocas de la colección 'CWI52271' con los progenitores susceptibles 'Altar C84' y 'Atil C2000'.

Cruza [†]	Número de plantas						χ^2	Prob.
	TOT	RO	RE	SO	SE	REL		
Altar x CWI52271 TCD02005	257	177	193	80	64.3	3:1	5.148	0.05-0.01
C. recíproca								
CWI52271 x Altar TCD02006	227	168	170	59	56.8	3:1	0.119	0.80-0.50
Atil x CWI52271 TCD02007-2F1	109	78	81.8	31	27.3	3:1	0.688	0.50-0.20
C. recíproca								
CWI52271 x Atil TCD02008-2F1	69	51	51.8	18	17.3	3:1	0.043	0.95-0.80
Atil x CWI52271 TCD02007-1F1	47	28	26.4	19	20.6	9:7	0.211	0.80-0.50
C. recíproca								
CWI52271 x Atil TCD02008-1F1	42	25	23.6	17	18.4	9:7	0.183	0.80-0.50
CWI52271 x Atil TCD02008-3F1	49	23	21.4	26	27.6	7:9	0.202	0.80-0.50

[†]= cuando no se especifica el número de planta F₁, los datos son el resultado de dos o más plantas F₁, REL = relación fenotípica.

Cuadro 5. Número de plantas totales (TT), resistentes (R) y susceptibles (S) observadas (O) y esperadas (E), relaciones fenotípicas, valor de χ^2 y su probabilidad (Prob.), en las cruzas directas y recíprocas de la colección 'CWI52274' con los progenitores susceptibles 'Altar C84' y 'Atil C2000'.

Cruza [†]	Número de plantas						χ^2	Prob.
	TOT	RO	RE	SO	SE	REL		
CWI52274 x Altar TCD02009	347	257	260	90	87	3:1	0.162	
CWI52274 x Altar TCD02009-2F1	46	25	25.9	21	20.1	9:7	0.068	0.80-0.50
Atil x CWI52274 TCD02010-1F1	121	71	68.1	50	52.9	9:7	0.29	0.80-0.50
C. recíproca								
CWI52274 x Atil TCD02011	268	166	151	102	117	9:7	3.52	0.10-0.05
CWI52274 x Atil TCD02011-3F1	54	39	40.5	15	13.5	3:1	0.222	0.80-0.50

[†]= cuando no se especifica el número de planta F₁, los datos son el resultado de dos o más plantas F₁, REL = relación fenotípica.

Cuadro 6. Número de plantas totales (TT), resistentes (R) y susceptibles (S) observadas (O) y esperadas (E), relaciones fenotípicas, valor de χ^2 y su probabilidad (Prob.), en las cruzas directas y recíprocas de la colección 'CWI52345' con los progenitores susceptibles 'Altar C84' y Atil C2000'.

Cruza [†]	Número de plantas						χ^2	Prob.
	TOT	RO	RE	SO	SE	REL		
CWI52345 x Altar TCD02012	247	183	185	64	61.8	3:1	0.109	0.80-0.50
CWI52345 x Altar TCD02012	149	88	83.8	61	65.2	9:7	0.478	0.80-0.50
Atil x CWI52345 TCD02014	175	110	98.4	65	76.6	9:7	3.104	0.20-0.05
C. recíproca								
CWI52345 x Atil TCD02013	182	115	102	67	79.6	9:7	3.559	0.20-0.05

[†]= los datos son el resultado de dos o más plantas F₁, REL = relación fenotípica.

Los estudios de la herencia de la resistencia a roya de la hoja en trigo duro ha sido limitada, primero por la falta de variación en las poblaciones de roya de la hoja que preferentemente atacan trigos duros, segundo por el desconocimiento de un genotipo susceptible de trigo duro y tercero debido a la poca importancia que esta enfermedad tenía en trigos duros, ya que la variedad 'Altar C84' había permanecido resistente en México por más de 17 años. Ante las limitaciones señaladas y la presencia de variedades resistentes en trigos duros, varios investigadores han tomado como modelo para sus estudios de la herencia de la resistencia, a la roya de la hoja que ataca preferentemente al trigo harinero; en la mayoría de casos los resultados revelaron que la herencia de la resistencia es predominantemente cualitativa, otorgada por genes simples o acaso dos pares de genes independientes o epistáticos. Así, por ejemplo, Ortiz *et al.* (1976) encontraron en la variedad 'Crane' la resistencia está condicionada por dos genes recesivos independientes, mientras que en 'Cocorit 71' se detectó un gen con dominancia incompleta. Por su parte, Zhang y Knott (1990) reportaron la posible presencia de un gen dominante (*Lr17*) en la variedad 'Quilafen'.

La acción de genes complementarios dominantes (AABB) encontrada en las colectas de trigos ventureros y que les otorgan resistencia a la roya de la hoja, también se ha detectado en la variedad 'Jupare C2001' (Herrera-Foessel *et al.*, 2005); sin embargo, según Huerta-Espino *et al.* (2009), los genes dominantes presentes en 'Jupare C2001' ya no son efectivos en las razas del patógeno identificadas en el 2008. Lo más probable es que este par de genes complementarios sean *Lr27+31*, previamente identificados en trigos harineros (Sing y McIntosh, 1984a y 1984b). Existe una alta probabilidad de que este mismo par de genes esté presente en la variedad 'Banamichi C2004', pues también fue susceptible cuando la raza BBG/BN evolucionó en virulencia para vencer la resistencia de los genes *Lr27+31* en la raza BBG/BP (Huerta-Espino *et al.*, 2009).

La presencia de dos genes recesivos complementarios (aabb) fueron reportados en la variedad 'Ramsey' (Rashid *et al.*, 1976). Por definición, los genes complementarios se refieren a la acción conjunta de dos genes dominantes independientes. Por tanto, para que se exprese la resistencia ambos alelos deben estar presentes en forma de homocigótica (AABB). El primer caso de este tipo de resistencia fue documentado por Baker (1966), quién determinó la presencia de dos genes dominantes complementarios que condicionan la resistencia en la variedad 'Bond' de avena (*Avena sativa L.*), para roya de la corona (*Puccinia coronata*).

Posteriormente, Singh y McIntosh (1984a) determinaron la presencia de dos genes complementarios en la variedad 'Gatcher', que confieren resistencia a *P. triticina*. Singh y McIntosh (1984b) designaron a estos mismos genes como *Lr27* y *Lr31* y los ubicaron en los cromosomas 4AB y 3BS, respectivamente; según estos autores ambos genes deben estar presentes para la expresión de la resistencia en trigos como CS ('Hope' 3B) y 'Gatcher'. Con base en estos resultados, el par de genes complementarios en los trigos ventureros que son resistentes a la raza BBG/BP, deben ser entonces diferentes al par formado por *Lr27+Lr31*, que ya no muestran resistencia a la misma raza (Huerta-Espino *et al.*, 2009).

Existe una serie de factores que puede producir sesgos en la evaluación de plántulas resistentes y susceptibles, y de ahí la importancia de evaluar progenies que provengan de plantas individuales F₁, y así contabilizar el total para confirmar resultados. Las frecuencias de plantas resistentes y susceptibles o de familias resistentes y susceptibles, en la proporción 9:7, no permiten distinguir la presencia de un gen supresor para uno de los genes. Se ha encontrado que los genes supresores en el caso de la resistencia son específicos y generalmente se encuentran en el cromosoma homólogo del genoma, aparentemente en la misma posición (Nelson *et al.*, 1997; Villarreal *et al.*, 1992; Kema y Lange, 1992). Si las frecuencias observadas son resultado del gen supresor *Lr23*, éste debería estar presente en el progenitor susceptible (Nelson *et al.*, 1997; Aguilar *et al.*, 1999).

Los resultados obtenidos de segregaciones de plantas F₂ podrían corroborarse mediante estudios en familias F₃, con el fin de fortalecer los resultados encontrados. Es importante considerar que, dado el origen de los trigos ventureros los cuales no han estado sujetos a mejoramiento genético, no era de esperarse que se determinaran relaciones fenotípicas que involucraran a más de dos genes. El gen dominante encontrado en la segregación de las cruzas entre los trigos ventureros con los progenitores susceptibles 'Altar C84' y 'Atil C2001', puede ser el gen *Lr1*, mientras que los genes recesivos duplicados podrían ser genes no reportados aún. El uso de la resistencia mostrada por estos trigos ventureros en un programa de mejoramiento genético para resistencia a la roya de la hoja, debe ser en combinación con otros genes, que incluyan al gen presente en 'Altar C84' y sus derivados, para asegurar su efectividad por un tiempo más largo.

Estas fuentes de resistencia, por su origen deben ser diferentes a las antes identificadas, por lo que deben combinarse con otros genes en un programa de

mejoramiento genético a corto y mediano plazo en las nuevas variedades de trigos cristalinos, lo que permitiría controlar genéticamente a la roya de la hoja.

CONCLUSIONES

Los trigos ventureros no son genotipos genéticamente homocigotos-homogéneos para la resistencia a la raza BBG/BN de roya de la hoja, y su resistencia es de herencia simple condicionada por uno o dos pares de genes. Según la progenie F₂ evaluada, la resistencia a la roya de la hoja en los trigos 'CWI52201' y 'CWI52271' es conferida por la presencia de un gen dominante (3:1), dos genes complementarios dominantes (9:7), o dos genes recesivos duplicados (7:9); mientras que en las colectas 'CWI52274' y 'CWI52345' la resistencia es determinada por un gen dominante y dos genes complementarios dominantes.

AGRADECIMIENTOS

Al Proyecto Fiscal de trigo del INIFAP, Número PRECI 2056029a.

BIBLIOGRAFÍA

- Ali I, A P Roelfs, J Huerta-Espino (1994)** Inheritance of leaf rust resistance in wheat cultivars Morocco and Little club. Plant Dis. 78:383-384.
- Aguilar R V H, R P Singh, J D Molina (1999)** Genética de la resistencia a la roya de la hoja de cuatro trigos sintéticos hexaploides. Rev. Fitotec. Mex. 22:215-226.
- Aguilar R V H, R P Singh, J D Molina, J Huerta-Espino (2000)** Herencia de la resistencia a la roya de la hoja en cuatro trigos sintéticos hexaploides. Agrociencia 34: 235-245.
- Baker E P (1966)** Isolation of complementary genes conditioning crown rust resistance in the oat variety Bond. Euphytica 15:313-318.
- DeLacy I H, B Skovmand, J Huerta-Espino (2000)** Characterization of Mexican wheat landraces using agronomically useful attributes. Genet. Resour. Crop Evol. 47:591-602.
- Fitzgerald P J, R M Caldwell, O E Nelson Jr (1957)** Inheritance of resistance to certain races of leaf rust of wheat. Agron. J. 49:539-543.
- Gardner E J, M J Simons, D P Snustad (1998)** Principios de Genética. Editorial Limusa Wiley. México, D. F. 149 p.
- Herrera-Foessel S A, R P Singh, J Huerta-Espino, J Yuen, A Djurle (2005)** New genes for leaf rust resistance in CIMMYT durum wheats. Plant Dis. 89:809-814.
- Huerta-Espino J, A P Roelfs (1989)** Physiological specialization on leaf rust on durum wheat. Phytopathology 79:1218.
- Huerta-Espino J, R P Singh (2000)** Las royas del trigo. In: El Trigo de Temporal en México. Villaseñor M, E Espitia R (eds). SAGAR, INIFAP, CIR-CENTRO CEVAMEX. México. pp: 231-251.
- Huerta-Espino J, R P Singh, S A Herrera-Foessel, B Pérez-López, P Figueroa-López (2009)** First detection of virulence in *Puccinia triticina* to resistance genes *Lr27+* *Lr31* present in durum wheat in Mexico. Plant Dis. 93:110.
- Kema G H J, W Lange (1992)** Race-specific suppression of resistance to yellow rust in synthetic hexaploids of wheat. Vortr. Pflanzenzuchtg. 24:206.
- Legaria S J P, A Muñoz O (1992)** Interacción de variedades de trigo con ambientes críticos de la Mixteca Alta Oaxaqueña. Fitotecnia 15:40-50.
- Nelson J C, R P Singh, J E Autrique, M E Sorrells (1997)** Mapping genes conferring and suppressing leaf rust resistance in wheat. Crop Sci. 37:1928-1936.
- Ortiz F G, V A Rodríguez, M A Quiñonez (1976)** Herencia de la resistencia en trigos duros (*Triticum durum* Desf.) a *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* Erickss. y Henn. y *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Erickss. y Henn. Agrociencia 25:89-99.
- Rashid G, J S Quick, G D Statler (1976)** Inheritance of leaf rust resistance in three durum wheats. Crop Sci. 16:294-296.
- Roelfs A P, R P Singh, E Saari (1992)** Las Royas del Trigo: Conceptos y Métodos para el Manejo de esas Enfermedades. México, D. F. CIMMYT. 81 p.
- 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, E Bechere, O Abdalla (1993)** Genetic analysis of resistance to leaf rust in nine durum wheats. Plant Dis. 77:460-463.
- Singh R P, H J Dubin (1997)** Sustainable control of wheat diseases Mexico. In: Memorias del Primer Simposio Internacional de Trigo. 7-9 de abril de 1997, Cd. Obregón, Sonora. pp:93-102.
- Singh R P, J Huerta-Espino, P Figueroa L, W Pfeiffer (2004)** Occurrence and impact of a new leaf rust race on durum wheat in the Northwestern Mexico from 2001-2003. Plant Dis. 88:703-708.
- Singh R P, R A McIntosh (1984a)** Complementary genes for reaction to *Puccinia recondita* *tritici* in *Triticum aestivum*. I. Genetic and linkage studies. Can. J. Genet. Cytol. 26:723-735.
- Singh R P, R A McIntosh (1984b)** Complementary genes for reaction to *Puccinia recondita* *tritici* in *Triticum aestivum*. II. Cytogenetic studies. Can. J. Genet. Cytol. 26:736-742.
- Stanfield W D (1983)** Shaum's Outline Series, Theory and Problems of Genetics. 2nd ed. McGraw, Inc. U.S.A. 574 p.
- Statler G D (1973)** Inheritance of leaf rust resistance in Leeds durum wheat. Crop Sci. 13:116-117.
- Villareal R L, R P Singh, A Kazi-Mujeeb (1992)** Expression of resistance to *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* in synthetic hexaploid wheats. Vortr. Pflanzenzuechtg. 24:253-255.
- Zhang H, D R Knott (1990)** Inheritance of leaf rust resistance in durum wheat. Crop Sci. 30:1218-1222.
- Zhang H, D R Knott (1993)** Inheritance of adult plant resistance to leaf rust in six durum wheat cultivars. Crop Sci. 33:694-69.