

TRANSFERENCIA DEL GEN *Lr14a* DE TRIGOS HARINEROS A TRIGOS CRISTALINOS Y EXPRESIÓN DE LA RESISTENCIA A ROYA DE LA HOJA

TRANSFERRING THE *Lr14a* GENE FROM BREAD WHEAT TO DURUM AND ITS EXPRESSION AGAINST LEAF RUST

Julio Huerta Espino^{1*}, Ravi P. Singh², H. Eduardo Villaseñor Mir¹, Ernesto Solís Moya³, Eduardo Espitia Rangel¹ y S. Gerardo Leyva Mir⁴

¹ Programa de Trigo y Avena, Campo Experimental Valle de México, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP). Apdo. Postal 10. 56230, Chapingo, Estado de México. Tel: 01(595) 9543536 Ext. 127 y Fax (595) 9546528. ²Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT). Apdo. Postal 6-641. 06600 México DF, México. ³INIFAP. Campo Experimental Bajío. Apdo. 112. 38000, Celaya Guanajuato, México. ⁴ Depto. de Parasitología, Universidad Autónoma Chapingo. 56230, Chapingo, Estado de México.

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

RESUMEN

El origen del gen de resistencia *Lr14a* a roya de la hoja causada por *Puccinia triticina* E. es el trigo tetraploide 'Yaroslav emmer' (*Triticum dicoccum* L.). En México, todas las razas de trigo harinero (*T. aestivum*) importantes son virulentas a este gen. Sin embargo, las razas que atacan trigos cristalinos o duros son avirulentas a *Lr14a*. Se ha determinado la presencia de *Lr14a* en trigo harinero y en especies silvestres tetraploides, pero no en trigos cristalinos o trigos duros (*T. turgidum* spp *durum*). El gen *Lr14a* se transfirió a la variedad cristalina 'Altar C84' a partir de la cruce de ésta con la línea monogénica de trigo harinero 'RL6013' (Selkirk/6*Thatcher) y una retrocruza hacia 'Altar C84'. Para determinar la genética de la resistencia de la variedad 'Jupare C2001', resistente a la raza de roya de la hoja que venció la resistencia de 'Altar C84', y determinar si 'Jupare C2001' posee *Lr14a*, se cruzó con 'Altar C84' y con 'Altar C84'+*Lr14a*. La respuesta del gen de resistencia a roya de la hoja *Lr14a* a la infección en plántula a las razas BBG/BN y BCG/BN que son virulentas en 'Altar C84', es de heterogénea con uredinios grandes (X a X⁺) en la escala de 0-4, tanto en trigos harineros como en 'Altar C84', mientras que confiere casi inmunidad en planta adulta a estas mismas razas. La cruce de 'Jupare C2001' con 'Altar C84'+*Lr14a* indicó que 'Jupare C2001' no posee *Lr14a*, y que la resistencia de esta última se basa en dos genes complementarios dominantes. Para el funcionamiento efectivo de la resistencia que el gen *Lr14a* confiere en trigos cristalinos en respuesta a las razas de roya de la hoja que preferentemente atacan trigos harineros, es necesaria la presencia del gen de 'Altar C84'.

Palabras clave: *Triticum* spp., *Puccinia triticina*, genes de resistencia, genes complementarios, cruces inter-específicas.

SUMMARY

The origin of the resistance gene *Lr14a* against leaf rust (*Puccinia triticina* E.) is the tetraploid wheat 'Yaroslav emmer' (*Triticum dicoccum* L.). In Mexico, all the important rust races attacking bread wheat (*T. aestivum* L.) are virulent to this gene. However, races attacking durum wheat are avirulent to *Lr14a*. The presence of *Lr14a* in several bread wheat cultivars and wild tetraploid species

have been determined, but not in durum wheat. The *Lr14a* gene was transferred to the cultivar 'Altar C84' using the monogenic bread wheat line 'RL6013' (Selkirk/6*Thatcher) with the durum wheat 'Altar C84' and a backcross to 'Altar C84'. In order to determine the genetics of the resistance of the durum wheat cultivar 'Jupare C2001' resistant to the leaf rust race that overcome the 'Altar C84' resistance, and to determine if 'Jupare C2001' carries *Lr14a*, 'Jupare C2001' was crossed with 'Altar C84' and 'Altar C84'+*Lr14a*. The response of *Lr14a* to the infection of leaf rust in seedlings to races BBG/BN and BCG/BN which are virulent to 'Altar C84' is heterogeneous whit large uredinidiums (X to X⁺ in the 0-4 scale) in both bread and durum 'Altar C84' background. In adult plant stage to the same races, *Lr14a* confers near immunity. For better and effective expression of the resistance that *Lr14a* gene confers against the leaf rust races preferably attacking bread wheat, is necessary the 'Altar C84' gene.

Index words: *Triticum* spp., *Puccinia triticina*, resistance genes, complementary genes, inter-specific crosses.

INTRODUCCIÓN

Al inicio del mejoramiento genético del trigo harinero y cristalino para resistencia a roya de la hoja (*Puccinia triticina* E.) se creía que el nivel de resistencia se incrementaría conforme se redujera el nivel de haploidía, porque se consideraba que los trigos diploides eran más resistentes que los tetraploides, y éstos a su vez más resistentes que los hexaploides. En la actualidad se sabe que cada especie de trigo tiene su propia población de roya de la hoja, y que existe especialización fisiológica de esta roya en trigos tetraploides (Huerta-Espino y Roelfs, 1988, 1989) y en otras especies (Anikster *et al.*, 1997).

Se han catalogado 54 genes que confieren resistencia a la roya de la hoja en trigo harinero (McIntosh *et al.*, 1995), de los cuales, solamente *Lr14a*, 23 y 33 se han

identificado en trigos tetraploides; recientemente, el gen *Lr53* fue transferido de *T. dicoccoides* a trigos harineros (Marais *et al.*, 2005). Además, se ha postulado la presencia en los trigos harineros de los genes *Lr16* y *Lr17a* (Zhang y Knott, 1990), por el tipo de infección que causan pero no se han confirmado genéticamente. Otros genes identificados en trigos cristalinos son *Lr10* (Aguilar-Rincón *et al.*, 2001) y *Lr13* (Singh *et al.*, 1992).

La presencia del gen *Lr14a* en trigos harineros es el resultado de la cruce de ‘Yaroslav Emmer’ (*T. dicoccum*) x ‘Marquis’ (trigo harinero de primavera, *T. aestivum*) hecha por McFadden (1930) en 1915, de la cual sólo una planta F1 resultó fértil de modo que la selección en F2 y F3 fue difícil. En la F4 de más de 5000 plantas, fueron resistentes a la roya del tallo (*P. graminis* f. sp. *tritici*). La progenie de estas plantas fue seleccionada con otros criterios de selección además de la roya del tallo, como resistencia a otras enfermedades y contenido de proteína. En la generación F9, una selección fue nombrada ‘Hope’, la cual tenía muchos caracteres del trigo harinero. Las cruces de ‘Hope’ y ‘H-44’ con otros genotipos dieron origen a muchas variedades resistentes a la roya del tallo en América del Norte y otros países (Chester, 1946).

De ‘Hope’ y ‘Spica’ como fuentes del gen *Lr14a*, se han derivado variedades como ‘Regent’, ‘Renown’, ‘Mida’ y ‘Rival’ (Chester, 1946). *Lr14a* también se ha identificado en las variedades ‘Aotea’, ‘Gala’, ‘Glenwari’ y ‘Redman’ (McIntosh *et al.*, 1967); ‘Selkirk’ (Dyck y Samborski, 1970). Las variedades mexicanas que poseen *Lr14a* son ‘Siete Cerros 66’, ‘Pitic 62’, ‘Pénjamo 62’ y ‘Esmeralda 86’ (Singh y Rajaram, 1991). Otros genotipos de trigo harinero donde se ha encontrado el gen *Lr14a* son: ‘Sonalika’, ‘WL711’ (McIntosh *et al.*, 1995), ‘Minter’, ‘Newthatch’ y ‘Scout 66’ (Dyck y Samborski, 1970).

Es probable que los genes *Lr14a* y *Sr17*, éste último confiere resistencia a la roya del tallo y *Pm5* que confiere resistencia a la cenicienta polvorienta (*Blumeria graminis* f. sp. *tritici*), hayan sido transferidos a trigos harineros a partir de ‘Hope’ y de ‘H-44’. *Lr14a* aún se encuentra en la mayoría de trigos harineros que poseen al gen *Sr17* (McIntosh *et al.*, 1995).

En la actualidad, el uso del gen *Lr14a* en trigos harineros ha sido restringido porque la mayoría de aislamientos de *Puccinia triticina* han resultado virulentos a pesar de la presencia de este gen, con algunas excepciones en Estados Unidos (Kolmer *et al.*, 2006), Canadá (McCallum y Seto-Goh, 2002), en varios países de la Comunidad Europea en países nórdicos (Hysing *et al.*, 2006).

Aparte de ‘Yaroslav Emmer’, no existe evidencia de la presencia de *Lr14a* en trigos duros o cristalinos u otras especies tetraploides. Desafortunadamente la variedad ‘Yaroslav Emmer’, donde se supone se identificó este gen (McFadden, 1930), ya no existe, y la variedad ‘Marquis’ no lo posee (McIntosh *et al.*, 1995).

Algunas poblaciones de roya de la hoja han mostrado cierta preferencia por trigos duros o cristalinos, y son diferentes a la roya de la hoja que ataca a trigos harineros, (Huerta-Espino y Roelfs, 1992; Singh, 1991, Singh *et al.*, 2004, Ordóñez y Kolmer, 2007), aun cuando esta última pertenece a la misma forma especial *P. triticina* E., de acuerdo con Anikster *et al.* (1997). En cuanto a su fórmula de virulencia/avirulencia las razas del hongo difieren entre sí; en particular las que atacan trigos cristalinos aparentemente son más avirulentas que las que atacan a trigos harineros, basados en su reacción de plantas diferenciales (Singh, 1991).

En el noroeste de México apareció en 2001 una nueva raza de roya de la hoja, BBG/BN (según la nomenclatura de Singh, 1991), la cual venció la resistencia de las variedades de trigo cristalino que incluyen a ‘Altar C85’ que ocupaba más de 85 % de la superficie sembrada de trigo, así como a las variedades ‘Atil C2000’, ‘Nacori C97’ y ‘Aconchi C89’. Esta nueva raza causó pérdidas económicas de más de 35 millones de dólares tanto por la aplicación de fungicidas como por las pérdidas potenciales de 10 % al no poder sembrar la variedad ‘Atil C2000’; además, hubo pérdidas en el mercado internacional por no poder exportar el trigo con la calidad industrial requerida (Singh *et al.*, 2004).

Como consecuencia de la pérdida de la resistencia en las variedades comerciales, se determinó liberar a la línea Stot//Altar C84/Alondra como ‘Jupare C2001’; la cual llegó a ocupar 95 % de la superficie cultivada con trigos cristalinos hasta el ciclo 2007-2008, cuando se volvió susceptible por la aparición de una nueva raza de roya de la hoja (Huerta-Espino *et al.*, 2009). Por la importancia de la resistencia a la roya de la hoja en trigos cristalinos del noroeste de México, se decidió transferir el gen *Lr14a* de trigos harineros a trigos cristalinos así como determinar la genética de la resistencia en ‘Jupare C2001’ y la expresión fenotípica del gen *Lr14a* en trigos cristalinos, y verificar si ‘Jupare C2001’ posee el gen *Lr14a*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material genético

Nueve genotipos de trigo harinero (Cuadro 1) que poseen el gen *Lr14a* (McIntosh *et al.*, 1995) y la variedad

de trigo cristalino ‘Jupare C2001’, en la cual se postuló la presencia de *Lr14a*, fueron sembrados en macetas de plástico y las plantas fueron inoculadas con la raza BBG/BN de roya de la hoja que ataca preferentemente a trigos cristalinos tanto en plántula como en planta adulta.

Cuadro 1. Respuesta a la inoculación de genotipos de trigo harinero en que se ha postulado la presencia del gen de resistencia *Lr14a* en contra de la raza BBG/BN.

Variedad	Tipo de infección†	
	Plántula	Planta adulta
‘Siete Cerros T66’	;	0
‘Comb VII (<i>Sr13+Sr17</i>)’	;,X	0
‘Sr H’	X	0
‘RL 6013’	X	0
‘Spica’	X	0
‘LC/Kenya Hunter (<i>Sr17</i>)’	;	0
‘Renown’	;	0
‘Hope’	;1	0
‘Selkirk’	X	0
‘Jupare C2001’	X	0

†Escala del 0-4, de acuerdo con Roelfs *et al.* (1992): 0 = inmune; ; = casi inmune; 1 = muy resistente; y X = heterogénea.

Transferencia del gen *Lr14a* de trigo harinero a trigo cristalino

El trigo harinero ‘Thatcher *Lr14a*’ (Selkirk/6*Thatcher = RL6013), se usó como progenitor femenino y se cruzó con el trigo cristalino ‘Altar C84’; de la cruce se obtuvieron 40 semillas F1 que fueron sembradas en invernadero en 10 macetas con cuatro plantas por maceta. Todas las plantas F1 se retrocruzaron con ‘Altar C84’ y se obtuvieron 100 semillas de la retrocruza F1RC1, como se ilustra en la Figura 1.

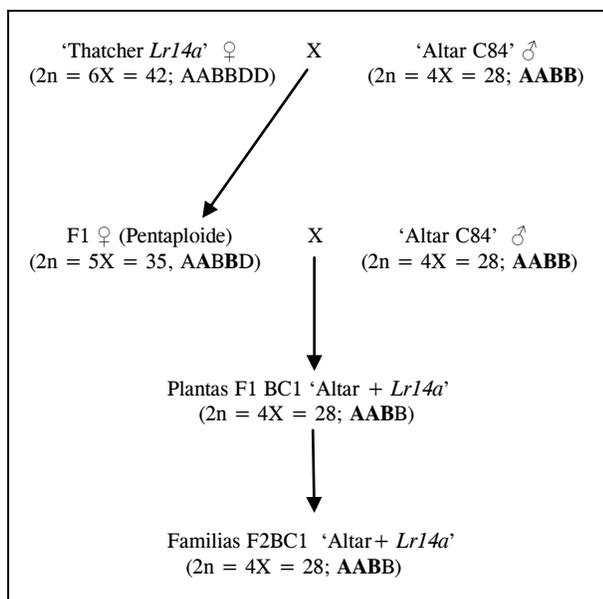


Figura 1. Esquema de cruces para transferir el gen *Lr14a* de resistencia a roya de la hoja de trigos harineros a trigos cristalinos.

En esta generación se esperaba una proporción 1:1 de plantas resistentes y susceptibles. Las 100 plantas resultantes de la F1RC1 fueron inoculadas con la raza BBG/BN, y las plantas resistentes y fértiles con características de trigo cristalino se seleccionaron para avanzar a la siguiente generación. En F2RC1 se seleccionaron 11 plantas con buenas características agronómicas y de tipo cristalino, que luego en las F3RC1 originaron 36 familias que se inocularon en invernadero con la raza BBG/BN de roya de la hoja, tanto en plántula como en planta adulta, además de los testigos ‘Jupare C2001’, ‘Altar C84’, ‘Atil C2000’ y ‘Thatcher *Lr14a*’. Estos estudios se hicieron en invernadero en el Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT), estación experimental El Batán, Estado de México (19° 31’ LN y 99° 53’ LO).

Cruzas resistente x susceptible

Altar+*Lr14a*/Altar C84. Una vez que se obtuvieron familias homocigóticas resistentes, dos de ellas (Altar 2*/*TcLr14a* 9.3.3 y Altar 2*/*TcLr14a* 9.3.4) se cruzaron con la variedad susceptible ‘Altar C84’ con el fin de determinar si la resistencia presente en ‘Altar+*Lr14a*’ era debida a la acción de uno o más genes.

Altar C84/Jupare C2001. Esta cruce se hizo para determinar la genética de la resistencia de ‘Jupare C2001’. En esta cruce ‘Altar C84’ se usó como progenitor femenino y ‘Jupare C2001’ como progenitor masculino.

Cruzas resistente x resistente

Altar+*Lr14a*/Jupare C2001. Las líneas Altar 2*/*TcLr14a* 9.3.3 y Altar 2*/*TcLr14a* 9.3.4 se cruzaron con la variedad ‘Jupare C2001’, debido al tipo de infección mostrado por esta variedad, que es del tipo mesotético (X) en la escala del 0 al 4 donde: 0 (inmune), ; (casi inmune), 1 (muy resistente), 2 (moderadamente resistente), X (heterogénea o mesotética), 3 (moderadamente susceptible) y 4 (susceptible) según Roelfs *et al.*, (1992), muy similar al tipo de infección mostrado por el gen *Lr14a*. Esta cruce se hizo para determinar si la resistencia en ‘Jupare C2001’ es condicionada por *Lr14a*.

En todas las cruces la F1 se sembró a una distancia entre planta de 30 cm, y la progenie de tres plantas se avanzó hasta obtener familias F3. La F1 se sembró en los invernaderos del CIMMYT ubicados en El Batán, Estado de México, y la progenie de las tres plantas F1 se sembraron en Celaya Gto. en el Campo Experimental Bajío (CEBAJ) del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) (20° 32’ LN

y 100° 48' LO) durante el ciclo Otoño-Invierno 2003-2004 para obtener la semilla F3.

Evaluación de la enfermedad y pruebas de resistencia

Plántula en invernadero. En otoño del 2004, se evaluó en invernadero la F3 en estado de plántula con la raza BBG/BN de roya de la hoja con virulencia para la variedad 'Altar C84', que posee la siguiente fórmula de avirulencia/virulencia: *Lr1, 2a, 2b, 2c, 3, 3ka, 3bg, 9, 13, 14a, 15, 16, 17, 18, 19, 21, 24, 26, 27+31, 29, 32, 35, 36/ 10, 11, 20, 23, y 33*, de acuerdo con Singh *et al.* (2004).

Planta adulta en campo. Las familias F3 de cada cruce fueron sembradas en campo durante el verano del 2005 en el Batán, Texcoco, Estado de México, en un surco doble de 1 m de longitud por familia. Las parcelas se rodearon con bordos de la variedad susceptible 'Atil C2000'. Las plantas de los bordos susceptibles se inocularon con la raza BBG/BN a los 28 d de edad. Con base en los niveles de infección, las familias F3 se clasificaron en: Homocigóticas resistentes, Segregantes y Homocigóticas susceptibles, tanto en las pruebas de plántula en invernadero como en planta adulta en el campo, cuando la severidad de la roya de la hoja en el progenitor susceptible 'Altar C84' alcanzó entre 70 y 80 % de infección, de acuerdo con Roelfs *et al.* (1992). Las proporciones de familias se sometieron a una prueba de χ^2 para comparar las frecuencias observadas con las frecuencias teóricas esperadas, y así determinar el número de genes involucrados en cada cruce.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Transferencia del gen *Lr14a* de trigo harinero a trigo cristalino. En la generación F2RC1 se identificaron tres plantas resistentes (8R, 9R y 11R) con buen tipo agronómico y con todas las características de trigos cristalinos. Los niveles de infección en planta adulta en 8R y 9R fueron de casi inmune (5) a inmune (0); y para la 11R de casi inmune (5) a muy resistente (1). Todas las progenies F3RC1 de 8R y 9R fueron resistentes en plántula, mientras que en 11R segregaron nueve de sus 23 progenies, 13 fueron resistentes y una susceptible (Cuadro 2). Por el contrario, en planta adulta únicamente las progenies de 9R fueron todas resistentes.

La introgresión del gen *Lr14a* fue posible debido a que la variedad 'Thatcher' (*ne1.ne1,ne2.ne2*) que es el fondo genético del gen *Lr14a*, carece de los dos genes dominantes *Ne1.Ne1*, o *Ne2.Ne2* (Hermesen, 1963). Cuando estos genes se encuentran en forma dominante en

un genotipo, causa lo que se conoce como necrosis híbrida que ocasiona la muerte de la F1. Es posible que 'Thatcher' combine bien con trigos cristalinos debido a que esta variedad es producto de una cruce del trigo cristalino 'Iumillo' con los trigos harineros 'Marquis' y 'Kanred' (Luig, 1983).

En ninguna cruce de Thatcher *Lr14a*/Altar C84 fue necesario hacer rescate de embriones y cultivos para inducir la formación de raíces y tallos, pero la cruce recíproca no produjo semilla. En este tipo de cruzamientos donde existe un desbalance en el número cromosómico, es frecuente que la F1 sea androestéril, como ocurrió en este caso. Por tanto, para poder obtener progenie fértil es necesario que la F1 sea retrocruzada con el progenitor de trigo cristalino, que en este caso es la variedad 'Altar C84'.

Cruzas resistente x susceptible. La cruce Altar+*Lr14a*/Altar C84 mostró una herencia monogénica de 1:2:1 de familias F3 resistentes, segregantes y susceptibles, respectivamente, tanto en plántula como en planta adulta (Cuadro 3). El gen de resistencia implicado en esta cruce, *Lr14a*, fue confirmado por Herrera-Foessel *et al.* (2008) mediante análisis con marcadores moleculares SST *Xwgm344-7B* y *Xgwm146-7B* que claramente discriminan a la variedad 'Thatcher' de Thatcher+*Lr14a* (RL6013), así como distinguen a la variedad 'Altar C84' de Altar+*Lr14a*. El tipo de infección de *Lr14a* en trigos cristalinos no difiere del que se expresa en trigos harineros (RL6013) en estado de plántula. También en planta adulta la respuesta de las plantas que contienen el gen *Lr14a* es de inmunidad (sin signos visibles de infección), tanto en trigos cristalinos como en trigos harineros.

En México es fácil distinguir dos poblaciones de roya de la hoja; una tiene como hospedantes primarios a trigos harineros, pero son avirulentos a la mayoría de los trigos cristalinos, y la otra preferentemente ataca a trigos cristalinos pero es avirulenta a la mayoría de las variedades de trigo harinero (Huerta-Espino y Roelfs, 1992; Singh, 1991, Singh *et al.*, 2004). Con excepción de la raza BBB/BB, todas las razas de trigo harinero identificadas son virulentas a *Lr14a*, por lo que el uso de este gen en trigos harineros es limitado. Sin embargo, *Lr14a* es muy efectivo en contra de poblaciones de roya de la hoja en trigos cristalinos. Por tanto, *Lr14a* debe estar en un fondo genético que contenga además el gen de 'Altar C84' (aún no catalogado) entre otros, para que sea efectivo en contra de las razas de roya de la hoja provenientes de trigos harineros.

Cuadro 2. Familias F3RC1 de trigo portadoras del gen *Lr14a* provenientes de tres plantas F2RC1 resistentes a roya de la hoja, con todas las características agronómicas de trigos cristalinos, y su respuesta en plántula y planta adulta en invernadero a la raza BBG/BN de roya de la hoja.

Núm. de Fam.	Cruza o variedad	Origen	Plántula [†]	Planta adulta ^{††}
1	Altar 2*/TcLr14a	8.1.1	R	R
2	Altar 2*/TcLr14a	8.1.2	R	R
3	Altar 2*/TcLr14a	8.1.3	R	R
4	Altar 2*/TcLr14a	8.1.4	R	R
5	Altar 2*/TcLr14a	8.2.1	R	SEG
6	Altar 2*/TcLr14a	8.2.2	R	SEG
7	Altar 2*/TcLr14a	8.2.3	R	R
8	Altar 2*/TcLr14a	8.2.4	R	R
9	Altar 2*/TcLr14a	8.2.5	R	R
10	Altar 2*/TcLr14a	9.3.1	R	R ^{†††}
11	Altar 2*/TcLr14a	9.3.2	R	R ^{†††}
12	Altar 2*/TcLr14a	9.3.3	R	R [†]
13	Altar 2*/TcLr14a	9.3.4	R	R [†]
14	Altar 2*/TcLr14a	11.4.1	SEG	SEG
15	Altar 2*/TcLr14a	11.4.2	SEG	SEG
16	Altar 2*/TcLr14a	11.4.3	R	R
17	Altar 2*/TcLr14a	11.4.4	SEG	S
18	Altar 2*/TcLr14a	11.5.1	SEG	S
19	Altar 2*/TcLr14a	11.5.2	R	R
20	Altar 2*/TcLr14a	11.5.3	R	R
21	Altar 2*/TcLr14a	11.5.4	R	SEG
22	Altar 2*/TcLr14a	11.5.5	R	SEG
23	Altar 2*/TcLr14a	11.6.1	SEG	R
24	Altar 2*/TcLr14a	11.6.2	R	R
25	Altar 2*/TcLr14a	11.6.3	SEG	SEG
26	Altar 2*/TcLr14a	11.6.4	R	SEG
27	Altar 2*/TcLr14a	11.6.5	R	R
28	Altar 2*/TcLr14a	11.7.1	SEG	SEG
29	Altar 2*/TcLr14a	11.7.2	SEG	S
30	Altar 2*/TcLr14a	11.7.3	R	R
31	Altar 2*/TcLr14a	11.7.4	S	S
32	Altar 2*/TcLr14a	11.7.5	R	R
33	Altar 2*/TcLr14a	11.8.1	R	R
34	Altar 2*/TcLr14a	11.8.2	R	R
35	Altar 2*/TcLr14a	11.8.3	SEG	R
36	Altar 2*/TcLr14a	11.8.4	R	SEG
37	Jupare C2001		R	R
38	Altar C84		S	S
39	Atil C2001		S	S
40	Thatcher <i>Lr14a</i>		R	R

[‡] Inoculadas cuando la tercera hoja estuvo completamente desarrollada; R = resistente; SEG = segregante; S = susceptible.

^{††} Inoculadas en la hoja bandera.

^{†††} Seleccionada para cruzar con ‘Jupare C2001’.

[†] Seleccionada para cruzar con ‘Altar C84’.

Al estudiar las familias F3 de la cruza de Altar C84/Jupare C2001 fue difícil clasificar las familias en resistentes, segregantes y susceptibles, debido al tipo de infección (mesotético o heterogénea “X” = todos los tipos de infección ocurren en la misma hoja) que el progenitor resistente muestra, es casi similar al del progenitor susceptible, particularmente cuando la temperatura está por debajo de 20 °C, por ello aquí se optó por usar los datos de campo en planta adulta. Los resultados indicaron una herencia para dos genes dominantes complementarios 1:8:7 de familias F3 (homocigóticas resistentes, segregantes y homocigóticas susceptibles, respectivamente). En otro estudio (Herrera-Foessel *et al.*, 2005) en que ‘Jupare C2001’ fue cruzado

con la variedad ‘Atil C2001’, se encontró que la resistencia a la roya de la hoja raza BBG/BN en ‘Jupare C2001’ también está condicionada por dos genes complementario dominantes, mismo resultado que en la cruza ‘Jupare C2001’ x ‘Altar C84’. Lo anterior permite deducir que *Lr14a* no es el responsable de la resistencia a la roya de la hoja en ‘Jupare C2001’, aun cuando los tipos de infección en plántula y planta adulta sean muy similares. La base de la resistencia genética a la roya de la hoja tanto en ‘Atil C2001’ como en ‘Altar C84’, parece ser la misma porque no se observó segregación en la F2 de la cruza de éstas (Huerta-Espino, datos sin publicar).

Cruzas resistente x resistente. Si la resistencia en ‘Jupare C2001’ no es condicionada por *Lr14a*, de acuerdo con lo descrito en el párrafo anterior, la proporción de familias F3 de la craza Altar+*Lr14a*/Jupare C2001 debería mostrar una segregación 19:38:7 de familias homocigóticas resistentes: familias segregando: familias homocigóticas susceptibles, respectivamente. Ello correspondería a una segregación para tres genes de resistencia; dos genes complementarios dominantes provenientes de ‘Jupare C2001’ y uno dominante (*Lr14a*) proveniente de Altar+ *Lr14a*.

La proporción esperada 19:38:7 de familias resistentes, familias segregando y familias susceptibles, respectiva-

mente con respecto a las proporciones observadas, no fueron significativas (Cuadro 3). Este resultado indica la presencia de tres genes de resistencia en la craza Altar+*Lr14a*/Jupare C2001, los dos genes complementarios provenientes de ‘Jupare C2001’ y el gen *Lr14a* transferido a la variedad ‘Altar C84’. El par de genes complementarios conocidos en trigo son *Lr27+31* (Singh y McIntosh, 1984), y se ha indicado que *Lr31* está fuertemente ligado a *Lr12*, o que *Lr31* es el mismo gen que *Lr12* (Singh *et al.*, 1999), conocido como un gen que confiere resistencia específica en planta adulta y que es efectivo en algunas ciertas razas de trigo harinero en México (Huerta-Espino y Singh 1996).

Cuadro 3. Cruza, número de familias F3 resistentes, segregantes y susceptibles, observadas y esperadas; relación fenotípica y prueba de X² de las diferentes cruza de trigos cristalinos en respuesta a la roya de la hoja, en plántula y en planta adulta.

Cruza	Número de familias						Relación ^{††}	X ²	Prob.	
	Total	Resistentes		Segregantes		Susceptibles				
	Obs.	Obs.	Esp.	Obs.	Esp.	Obs.				Esp.
Altar+ <i>Lr14a</i> /Altar C84 [†]	184	48	46	94	92	42	46	1:2:1	0.478	0.80 – 0.70
Altar+ <i>Lr14a</i> /Altar C84	184	50	46	100	92	34	46	1:2:1	4.174	0.20 – 0.05
Altar+ <i>Lr14a</i> /Jupare C2001	198	50	58.78	126	117.56	22	21.65	19:38:7	1.923	0.70 – 0.50
Altar C84/Jupare C2001	148	11	9.25	72	74	65	64.75	1:8:7	0.386	0.95 – 0.80

[†] Numerador, Plántula-invernadero; Denominador, Planta adulta-Campo.

^{††} Relación 1:2:1 = segregación esperada para un gen de resistencia con dominancia completa.

Relación 1:8:7 = segregación esperada para dos genes complementarios dominantes.

Relación 19:38:7 = segregación esperada para tres genes; dos dominantes complementarios y un tercer gen con dominancia completa.

Cuadro 4. Genotipos F3 con características agronómicas deseables de trigos cristalinos portadoras del gen *Lr14a* y resistentes en plántula en invernadero y en planta adulta en campo.

Num. de Familia	Cruza	Plántula [†]	Campo [†]	Color de grano	Tipo
105	Altar+ <i>Lr14a</i> /Altar C84	R	R	Rojo	**
115	Altar+ <i>Lr14a</i> /Altar C84	R	R	Rojo	**
116	Altar+ <i>Lr14a</i> /Altar C84	R	R	Rojo	**
139	Altar+ <i>Lr14a</i> /Altar C84	R	R	Amarillo	**
153	Altar+ <i>Lr14a</i> /Altar C84	R	R	Amarillo	**
170	Altar+ <i>Lr14a</i> /Altar C84	R	R	Rojo	**
171	Altar+ <i>Lr14a</i> /Altar C84	R	R	Rojo	**
192	Altar+ <i>Lr14a</i> /Altar C84	R	R	Seg. color	**
201	Altar+ <i>Lr14a</i> /Jupare C2001	R	R	Amarillo	
209	Altar+ <i>Lr14a</i> /Jupare C2001	SEG	R	Amarillo	
214	Altar+ <i>Lr14a</i> /Jupare C2001	R	R	Amarillo	
215	Altar+ <i>Lr14a</i> /Jupare C2001	R	R	Amarillo	
216	Altar+ <i>Lr14a</i> /Jupare C2001	R	R	Amarillo	
218	Altar+ <i>Lr14a</i> /Jupare C2001	R	R	Amarillo	
228	Altar+ <i>Lr14a</i> /Jupare C2001	R	R	Amarillo	
238	Altar+ <i>Lr14a</i> /Jupare C2001	R	R	Rojo	
244	Altar+ <i>Lr14a</i> /Jupare C2001	R	R	Amarillo	
249	Altar+ <i>Lr14a</i> /Jupare C2001	R	R	Amarillo	
259	Altar+ <i>Lr14a</i> /Jupare C2001	R	R	Rojo	
269	Altar+ <i>Lr14a</i> /Jupare C2001	R	R	Rojo	
270	Altar+ <i>Lr14a</i> /Jupare C2001	R	R	Seg. color	
273	Altar+ <i>Lr14a</i> /Jupare C2001	R	R	Rojo	
276	Altar+ <i>Lr14a</i> /Jupare C2001	R	R	Rojo	
285	Altar+ <i>Lr14a</i> /Jupare C2001	R	R	Amarillo	

[†] Genotipos resistentes a la nueva raza BBG/BP presente en el sur de Sonora y Nuevo León durante el ciclo OI 2007/2008 (Huerta-Espino *et al.*, 2009). R = resistente; SEG = segregante, ** Seleccionadas por su tipo agronómico y utilidad en un programa de mejoramiento.

El progenitor donador de *Lr14a* es un trigo harinero rojo, con una característica importante en la calidad del grano de trigos cristalinos que es la presencia del pigmento amarillo. Algunas familias identificadas como resistentes son de color de grano amarillo, otras segregaron los colores rojo y amarillo, y otras sólo fueron de color rojo, este último indeseable en trigos cristalinos. Dentro de las familias F3 resistentes de la crucea Altar+*Lr14a*/Altar C84, se identificaron ocho familias con buen tipo agronómico y dos en particular con buen pigmento amarillo y alto potencial de rendimiento (Cuadro 4). En las cruces de Altar+*Lr14a*/Jupare C2001 se identificaron 10 familias resistentes en planta adulta y con grano amarillo (Cuadro 4). Algunas de estas líneas poseen los genes complementarios dominantes de 'Jupare C2001' además del gen *Lr14a*, combinación que puede ser más efectiva que cuando se encuentran separados como en 'Altar *Lr14a*' o en 'Jupare C2001'.

El comportamiento del gen *Lr14a* en 'Altar C84' en contra de la raza BBG/BN identificada en el 2001 (Singh *et al.*, 2004), es similar al comportamiento en los trigos harineros, donde "X" es el tipo de infección en la escala del 0 al 4 (Roelfs *et al.*, 1992) y también en el fondo genético de trigos cristalinos.

En planta adulta *Lr14a* confiere inmunidad tanto en trigos cristalinos como en trigos harineros en presencia de la raza BBG/BN. El gen de resistencia *Lr14a* puede ser usado en combinación con otros genes de efectos mayores y con genes de resistencia no específica, en un programa de mejoramiento de trigo cristalino para obtener resistencia durable a la roya de la hoja.

CONCLUSIONES

Se logró la transferencia del gen de resistencia *Lr14a* de trigos harineros a trigos cristalinos, cuya expresión fenotípica en estos últimos es la misma que en los trigos harineros en respuesta a la infección causada por la roya de la hoja del trigo. La variedad 'Jupare C2001' no posee el gen de resistencia *Lr14a*, sino dos genes dominantes complementarios. El gen *Lr14a* todavía es efectivo en contra de las razas BBG/BN y BBG/BP de roya de la hoja.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguilar-Rincón V H, R P Singh, G F Castillo, J Huerta-Espino (2001) Genes de resistencia a la roya de la hoja en un trigo sintético hexaploide. *Rev. Fitotec. Mex.* 24:161-169.
- Anikster Y, W R Bushnell, T Eilam, J Manisterski, A P Roelfs (1997) *Puccinia recondita* causing leaf rust on cultivated wheats, wild wheats, and rye. *Can. J. Bot.* 75:2082-2096.
- Chester K S (1946) The nature and prevention of the cereal rusts as exemplified in the leaf rust of wheat. *Chronica Botanica*, Waltham, Mass. 269 p.
- Dyck P L, D J Samborski (1970) The genetics of two alleles for leaf rust resistance at the *Lr14* locus in wheat. *Can. J. Genet. Cytol.* 12:689-694.
- 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.
- Herrera-Foessel S A, R P Singh, J Huerta-Espino, H M William, V Garcia, A Djurle, J Yuen (2008). Identification and molecular characterization of leaf rust resistance gene *Lr14a* in durum wheat. *Plant Dis.* 92:469-473.
- Hermesen J G (1963) Hybrid necrosis as a problem for the wheat breeder. *Euphytica* 12:1-16.
- Huerta-Espino J, A P Roelfs (1988) *Puccinia recondita* avirulent on wheat cultivar Thatcher. *Phytopathology* 78:1596.
- Huerta-Espino J, A P Roelfs (1989) Physiological specialization of leaf rust on durum wheat. *Phytopathology* 79:1218.
- Huerta-Espino J, A P Roelfs (1992) Leaf rust on durum wheats. *Vortr. Pflanzenzuechtg* 24:100-102.
- Huerta-Espino J, R P Singh (1996) Misconceptions on the durability of some adult leaf rust resistance genes in wheat. *In: Proc. 9th European and Mediterranean Cereal Rust and Powdery Mildews Conference.* G H J Kema, R E Niks, R A Daamen (eds). September 2-6, 1996. Lunteren, The Netherlands. pp:109-111.
- Huerta-Espino J, R P Singh, Herrera-Foessel S A, J B Perez-Lopez, P Figueroa-Lopez (2009) First Detection of virulence in *Puccinia triticina* to resistance genes *Lr27+31* present in durum wheat in Mexico. *Plant Dis.* 93:110.
- Hysing S, R P Singh, J Huerta-Espino, A Merker, E Liljeroth, O Diaz (2006) Leaf rust (*Puccinia triticina*) resistance in wheat (*Triticum aestivum*) cultivars grown in Northern Europe 1992 - 2002. *Hereditas* 143:1-14.
- Kolmer J A, D L Long, M E Hughes (2006) Physiologic specialization of *Puccinia triticina* on wheat in the United States in 2004. *Plant Dis.* 90:1219-1224.
- Marais G F, Z A Pretorius, C R Wellings, B McCallum, A S Marais (2005) Leaf rust and stripe rust resistance genes transferred to common wheat from *Triticum dicoccoides*. *Euphytica* 143:115-123.
- McCallum B D, P Seto-Goh (2002) Physiologic specialization of wheat leaf rust (*Puccinia triticina*) in Canada in 1999. *Can. J. Plant Pathol.* 24: 205-210.
- McFadden E S (1930) A successful transfer of emmer characters to vulgare wheat. *J. Am. Soc. Agron.* 22:1020-1034.
- McIntosh R A, N H Luig, E P Baker (1967) Genetic and Cytogenetic studies of stem rust, leaf rust, and powdery mildew resistance in hope and related wheat cultivars. *Austr. J. Biol. Sci.* 20:1181-1192.
- McIntosh R A, C R Wellings, R F Park (1995) Wheat rusts: An Atlas of Resistance Genes. CSIRO. Australia. 200 p.
- Luig N H (1983) A Survey of Virulence Genes in Wheat Stem Rust, *Puccinia graminis* f.sp.*tritici*. *Advances in Plant Breeding.* Supplement 11 to Journal of Plant Breeding. 199 p.
- Ordóñez M E, J A Kolmer (2007) Virulence phenotypes of a worldwide collection of *Puccinia triticina* from durum wheat. *Phytopathology* 97:344-351.
- Roelfs A P, R P Singh, E E Saari (1992) Rust Diseases of Wheat: Concepts and Methods of Disease Management. CIMMYT, Mexico, DF. 81 p.
- Singh D, R F Park, R A McIntosh (1999) Genetic relationship between the adult plant resistance gene *Lr12* and the complementary gene *Lr31* for seedling resistance to leaf rust in common wheat. *Plant Pathol.* 48:567-573.

- Singh H, H S Dhaliwal, K S Gill (1992)** Diversity for leaf rust resistance in *Triticum durum* germplasm. Cer. Rus. Pow. Mil. Bull. 20:62-67.
- 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, S Rajaram (1991)** Resistance to *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* in 50 Mexican bread wheat cultivars. Crop Sci. 31:1472-1479.
- Singh R P, R A McIntosh (1984)** Complementary genes for reaction to *Puccinia recondita tritici* in *Triticum aestivum* L. Genetic and linkage studies. Can. J. Gen. Cytol. 26:723-735.
- Singh R P, J Huerta-Espino, W Pfeiffer, P Figueroa-Lopez (2004)** Occurrence and impact of a new leaf rust race on durum wheat in Northwestern Mexico from 2001 to 2003. Plant Dis. 88:703-708.
- Zhang H, D R Knott (1990)** Inheritance of leaf rust resistance in durum wheat. Crop Sci. 30:1218-1222.