

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA CHAPINGO
DEPARTAMENTO DE PARASITOLOGÍA AGRÍCOLA
PROTECCIÓN VEGETAL

GENÉTICA DE LA RESISTENCIA A ROYA DE LA HOJA
(*Puccinia triticina* E.) EN TRIGOS DUROS
(*Triticum turgidum* var. *durum* L.)

TESIS
QUE COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS EN PROTECCIÓN VEGETAL

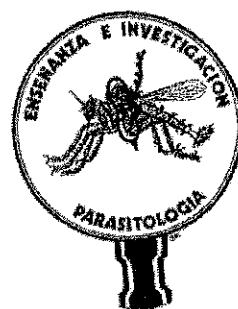
PRESENTA
RODRÍGUEZ CONTRERAS MARÍA ELSA

CHAPINGO, MÉXICO

MAYO DEL 2004



DIRECCIÓN GENERAL ACADÉMICA
DEPTO. DE SERVICIOS ESCOLARES
OFICINA DE EXÁMENES PROFESIONALES



GENETICA DE LA RESISTENCIA A ROYA DE LA HOJA (*Puccinia triticina* E.)
EN TRIGOS DUROS (*Triticum turgidum* var. *durum* L.)

Tesis realizada por María Elsa Rodríguez Contreras, bajo la dirección de los Doctores Héctor E. Villaseñor Mir, Gerardo Leyva Mir y Julio Huerta Espino, revisada por el jurado examinador que se indica y aprobada por el mismo como requisito parcial para obtener el grado de:

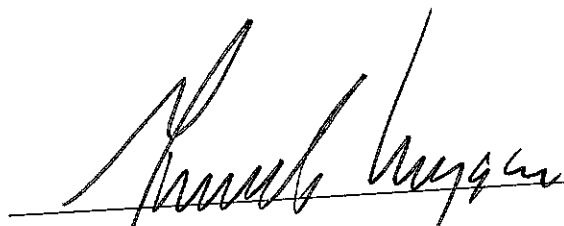
MAESTRO EN CIENCIAS EN PROTECCIÓN VEGETAL

DIRECTOR



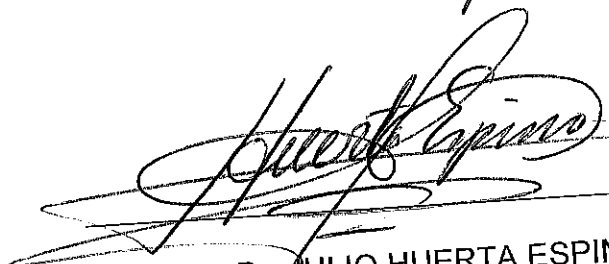
Dr. HECTOR EDUARDO VILLASEÑOR MIR

ASESOR



Dr. SANTOS GERARDO LEYVA MIR

ASESOR



Dr. JULIO HUERTA ESPINO

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de la Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico durante mis estudios de maestría.

A la Universidad Autónoma Chapingo, particularmente al Departamento de Parasitología Agrícola por brindarme la oportunidad de ejercer mis estudios de Postgrado.

Al Campo Agrícola Experimental Valle de México (INIFAP-CEVAMEX), por los materiales proporcionados y por las facilidades prestadas para la realización del trabajo en campo.

Al Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT), por proporcionar espacio y material para la ejecución de las evaluaciones en invernadero de la presente investigación.

Esta tesis fue financiada por los proyectos No. 34715-B de CONACYT y por el proyecto denominado Mejoramiento genético de trigo de temporal mediante selección recurrente y generación de tecnología.

AGRADECIMIENTOS

Por su acertada dirección y apoyo constante en el desarrollo de la presente investigación. Mi respeto y admiración. Dr. Héctor Eduardo Villaseñor Mir.

Por sus valiosas sugerencias y comentarios en la dirección de esta investigación. Gracias por la confianza y el apoyo incondicional que me brindó durante mi formación. Dr. Gerardo Leyva Mir.

Por compartir sus conocimientos y experiencias, y por su paciencia en la dirección y culminación de la presente investigación. Mi respeto y gratitud. Dr. Julio Huerta Espino.

A los profesores del programa de protección vegetal y a quienes contribuyeron en la realización de mis estudios de postgrado.

A la señora Mariana Calzada. Gracias por su apoyo y amistad.

Al personal del programa de trigo del INIFAP-CEVAMEX por su apoyo en la conducción de las diferentes actividades de investigación, gracias.

DEDICATORIA

A Dios, porque en todo momento esta conmigo

A René, por su cariño, paciencia y comprensión.

A mis pequeñas

Mayra y Reny.

*Quienes son el motivo mas grande de mi vida y porque con sus risas y
llantos me ayudan a enfrentar cualquier situación.*

*A mis padres, María Elena y José Santos, por enseñarme los valores
que toda persona debe tener.*

*A mis hermanos (as), cuñados (as) y sobrinos (as), por los momentos de
alegría que disfrutamos juntos.*

DATOS BIOGRÁFICOS

El autor del presente trabajo es originario del estado de Durango. Realizó sus estudios de licenciatura en el departamento de Parasitología Agrícola de la Universidad Autónoma Chapingo. En 1991 obtuvo el grado de Ingeniero Agrónomo especialista en Parasitología Agrícola. De 1992 a 1995 desempeñó actividades como Investigador Auxiliar Adjunto en el Centro de Fitopatología, actualmente Programa de Fitopatología del Instituto de Fitosanidad del Colegio de Postgraduados.

CONTENIDO	PÁGINA
ÍNDICE DE CUADROS	ii
RESUMEN, ABSTRACT.	iv
I. INTRODUCCIÓN	1
II. REVISIÓN DE LITERATURA	4
2.1. Las royas	4
2.2. <i>Puccinia triticina</i> Eriks.	5
2.2.1. Hospedantes de <i>P. triticina</i> E.	5
2.2.2. Sintomatología de <i>P. triticina</i> E.	6
2.2.3. Especialización fisiológica de <i>P. triticina</i> E.	7
2.3. Métodos de control	9
2.3.1. Cultural	10
2.3.2. Químico	10
2.3.3. Genético	11
2.3.3.1. Herencia de la resistencia	11
III. MATERIALES Y MÉTODOS.	18
3.1. Material genético utilizado	18
3.1.1. Variedades	18
3.1.2. Trigos ventureros (colectas)	19
3.1.3. Raza del patógeno	20
3.2. Cruzas y obtención de la F ₂	21
3.3. Evaluación de la F ₂	22
3.3.1. Siembra de los genotipos.	23
3.3.2. Inoculación de plántulas	23
3.3.3. Lectura de en plántulas inoculadas	24
3.3.4. Análisis de datos	24
IV. RESULTADOS	26
V. DISCUSIÓN	44
VI. CONCLUSIONES	52
VII. LITERATURA CITADA	54

ÍNDICE DE CUADROS

NÚMERO DE CUADRO		PÁGINA
1	Variedades y colectas de trigos ventureros duros utilizadas como progenitores.	21
2	Respuestas del hospedante y descripciones de las reacciones de infección usadas para evaluar roya de la hoja. <i>Puccinia triticina</i> E.	25
3	Reacción a la raza BBG/BN de roya de la hoja en estado de plántula de trigos duros. El Batán 2003.	26
4	Cruzas directas y recíprocas seleccionadas para determinar la herencia de la resistencia a roya de la hoja.	27
5	Comportamiento de la resistencia a roya de la hoja en plántulas F ₂ de las cruzas directas y recíprocas entre Altar C84 (susceptible) por CWI52201 (resistente).	29
6	Comportamiento de la resistencia a roya de la hoja en plántulas F ₂ de las cruzas directas y recíprocas entre Atil C2000 (susceptible) por CWI52201 (resistente).	31
7	Comportamiento de la resistencia a roya de la hoja en plántulas F ₂ las cruzas directas y recíprocas entre Altar C84 (susceptible) por CWI52271 (resistente).	32
8	Comportamiento de la resistencia a roya de la hoja en plántulas F ₂ de las cruzas directas y recíprocas entre Atil C2000 (resistente) por CWI52271 (susceptible).	35
9	Comportamiento de la resistencia a roya de la hoja en plántulas F ₂ de la cruza CWI52274 (resistente) y Altar C84 (susceptible). .	36
10	Comportamiento de la resistencia a roya de la hoja en plántulas F ₂ de las cruzas directas y recíprocas entre Atil C2000 (susceptible) y CWI52274 (resistente).	38
11	Comportamiento de la resistencia a roya de la hoja en plántulas F ₂ de la cruza CWI52345 (resistente) y Altar C84 (susceptible). .	40

12	Comportamiento de la resistencia a roya de la hoja en plántulas F_2 de las cruzas directas y recíprocas entre Atil C2000 (susceptible) y CWI52345 (resistente).	41
13	Comportamiento de la resistencia a roya de la hoja en plántulas F_2 de las cruzas directas y recíprocas entre Altar (susceptible) y CWI52264 (resistente).	43

GENETICA DE LA RESISTENCIA A ROYA DE LA HOJA (*Puccinia triticina* E.) EN TRIGOS DUROS (*Triticum turgidum* var. *durum* L.)

GENETICS OF LEAF RUST RESISTANCE (*Puccinia triticina* E.) IN DURUM WHEAT GENOTYPES (*Triticum turgidum* var. *durum* L.)

María Elsa Rodríguez Contreras¹ y Héctor Eduardo Villaseñor Mir²

RESUMEN

Se determinó la genética de la resistencia en cinco genotipos de trigo duro (*Triticum turgidum* var. *durum* L.) resistentes a la raza BBG/BN de roya de la hoja (*Puccinia triticina* E.), provenientes de Oaxaca, México. Se realizaron cruza s directas y recíprocas de estos progenitores con las variedades susceptible s Altar C84 y Atil C2000. La segregación de las progenies en la generación F₂ indicó que los genotipos resistentes CWI52201, y CWI52264 poseen dos genes complementarios (9:7), mientras que la segregación de 3 resistentes 1 susceptible en los cultivares CWI52271 y CWI52274 indicó que la resistencia fue conferida por un gen dominante. En la cruza de CWI52345 x Altar C84 se observó heterogeneidad en la resistencia y se identificaron plantas con un gen dominante y dos complementarios. Al cruzar la variedad atil C2000 con los genotipos resistentes, la segregación de las progenies indicó que los genotipos CWI52274 y CWI52345 basan su resistencia a la presencia de dos genes complementarios. Mientras que en CWI52201 se observó dos genes recesivos duplicados y dos genes complementarios. En la segregación de las progenies de Atil C2000 x CWI52271 la heterogeneidad se observó al identificar un gen dominante y dos complementarios.

Palabras clave: Resistencia Genética, *Triticum turgidum* var. *durum*, *Puccinia triticina*, Altar C84, Atil C2000.

¹ Tesista

² Director

ABSTRACT

Genetic resistance was researched in five durum wheat genotypes (*Triticum turgidum* var. *durum* L.), which are resistant to BBG/BN leaf rust strain (*Puccinia triticina* E.). These durum wheat genotypes were collected in Oaxaca, Mexico. Each genotype was crossed with susceptible Altar C84 and Atil C2000 cultivars. The segregation of the F₂ generation progenies indicated that CWI52201 and CWI52264 resistant genotypes possess two complementary genes (a ratio of 9 resistant seedlings to 7 susceptible seedlings), whereas the ratio of segregation of 3 resistant seedlings to 1 susceptible seedling in the CWI52271 and CWI52274 cultivars indicated that resistance was conferred by a single dominant gene. In the CWI52345 x Altar C84 cross, heterogeneity in resistance was observed. Plants with a single dominant and two complementary genes were identified. When the Atil C2000 cultivar was crossed with the resistant genotypes, the segregation of the progenies indicated that CWI52274 and CWI52345 genotypes based their resistance on two complementary genes, whereas in CWI52201, two duplicate recessive genes and two complementary genes were observed. In the segregation of Atil C2000 x CWI52271, a single dominant gene and two complementary ones were identified.

Key words: Resistance Genetics, *Triticum turgidum* var. *durum*, *Puccinia triticina*, Altar C84, Atil C2000.

I. INTRODUCCIÓN

El trigo es un cultivo que se siembra en grandes extensiones de las zonas templadas del mundo y es utilizado en gran escala en la alimentación humana. Se clasifica dentro del género *Triticum*, que tuvo su origen en las tierras fértiles de la mesopotamia. La especie *Triticum turgidum* var. *durum* Desf. ($2n=4X=28$), conocida como trigo duro o macarronero o cristalino, es el resultado del cruzamiento natural de dos especies diploides. Esta especie probablemente se originó en Egipto o cualquier otro país del mediterráneo. Las principales variedades de trigos tetraploides son cultivadas en las áreas semiáridas del mundo (Huerta y Skovmand, 2000).

El trigo duro es sembrado en aproximadamente 17 millones de hectáreas en el mundo, representando el 8% del área sembrada con las especies del género *Triticum*. Su producción está concentrada en el Oriente Medio, Norte de África, Continente Asiático y Europa (Mediterráneo). Otras áreas productoras incluyen parte de Etiopía, Argentina, Chile, México, Estados Unidos y Canadá (De Oliveira y Penteado, 2000).

En México el trigo duro es importante en el Noroeste, donde es cultivado bajo 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 cerca de 250,000 hectáreas. En el período 1999-2000 el consumo

nacional industrial fue de 370,000 toneladas, para la exportación se dedicaron 530,000 y la industria porcina demandó 490,000 toneladas, mientras que en el período 2000-2003 el consumo nacional aumentó a 420,000 toneladas, se exportaron 360,000 y para la industria porcina fueron destinadas 220,000 toneladas (AOASS, 2003).

El área cosechada en México de trigos harineros es superior a la de trigos duros, debido a que la demanda de los primeros es alrededor del 85% del consumo nacional, puesto que su harina es utilizada para la elaboración de pan, tortillas, galletas, pasteles, etc., mientras que los macarroneros sólo se utilizan para la fabricación de pastas (Villaseñor, 2000). La producción de trigos harineros en el sur de Sonora fue importante hasta la década de los ochenta, ya que por la aparición de la enfermedad conocida como carbón parcial (*Tilletia indica* Mit.) (Romero, 1988), este cultivo fue cuarentenado en esa región mediante la norma oficial fitosanitaria NOM-001-FITO-2001 (SAGARPA, 2002), dando paso a la siembra de trigos duros, especie que es resistente a este patógeno. Durante el período 1990-1991 se reporta una producción de trigo para el estado de Sonora de 1,175,000 toneladas, de las cuales el 10% fueron trigos duros, mientras que para el período 2001-2002 la producción fue de 1,670,000 toneladas, de las cuales el 78% correspondió a trigos duros. Por otra parte, los productores que siembran este trigo en el sur de Sonora han encontrado un mercado importante para su producto en las exportaciones hacia otros países, lo que explica el incremento en su área sembrada en esta región (AOASS, 2003).

Por más de 30 años que fue cultivado en pequeña escala el trigo duro en el Noroeste de México, las variedades mostraron inmunidad a la roya de la hoja. Sin embargo, cuando la superficie se incrementó, se propiciaron condiciones para que en el ciclo O-I 2000-2001, una raza nueva, denominada BBG/BN, rompiera la resistencia de la variedad Altar C84; esta raza ha causando pérdidas de hasta 320 millones de pesos durante los últimos tres ciclos de cultivo (Singh *et al.*, 2004; Herrera-Foessel *et al.*, 2003).

Esta nueva raza fisiológica que fue detectada en el Noroeste de México, ya está presente en casi todas las zonas trigueras del país, dando como resultado que más del 90% de la variabilidad genética disponible en los trigos duros en México sea susceptible (Herrera-Foessel *et al.*, 2003). Por lo que se considera necesario diversificar y aumentar las fuentes de resistencia.

Debido a la importancia económica que representa la raza BBG/BN en la producción nacional de trigos duros, el objetivo del presente estudio es determinar la herencia de la resistencia en plántula a la infección causada por la roya de la hoja *P. triticina* E. en trigos duros ventureros colectados en la región de la Mixteca Oaxaqueña, como una fuente de resistencia diferente a la disponible.

2. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1. Las royas

La producción de trigo se ve afectada por la presencia de enfermedades; sin duda, aquellas causadas por hongos son las más comunes, y dentro de éstas, las royas son las de mayor distribución e importancia. Se conocen tres tipos de roya, la roya del tallo (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici*) también llamada roya negra, la roya lineal o amarilla (*Puccinia striiformis* West. f. sp. *tritici*) y la roya de la hoja (*Puccinia triticina* Eriks) conocida también como roya café. Esta última es considerada la más común, ya que se encuentra en todos los lugares donde se siembra trigo (Huerta y Singh, 2000). Las pérdidas ocasionadas por las royas son muy variadas, pueden ser menores del 10%, pueden incrementarse al 30% o pueden causar graves epifitias, por lo que las investigaciones sobre este patógeno se han intensificado para controlar genéticamente la enfermedad y para estudiar sus razas fisiológicas. El hospedante primario de la roya de la hoja del trigo es *Triticum aestivum* L., sin embargo, *Triticum turgidum* var. *Durum* L. no queda exento de ser atacado por este patógeno. Huerta-Espino y Roelfs (1989) indican que en Europa, Asia, África y América del Norte y del Sur existen poblaciones de roya de la hoja que son patógenos de trigo duro, diferentes de las poblaciones que afectan al trigo harinero.

El daño fisiológico que provoca la roya de la hoja en la planta es sobre el desarrollo y crecimiento, llegando a ocasionar su muerte, ya que reduce el área

fotosintética y causa pérdidas de agua y nutrientes. Al reducir la fotosíntesis se debilita el sistema radical, los granos se arrugan, la formación de florecillas disminuye y esto provoca la baja en el rendimiento de grano (Roelfs, 1978).

2.2. *Puccinia triticina* Eriks.

La roya de la hoja pertenece al género *Puccinia*, familia Pucciniaceae, orden Uredinales y clase Basidiomycetes. Comúnmente es llamada roya de la hoja o roya café y es causada por *Puccinia triticina* E. (Chéster, 1946; Romero, 1988).

2.2.1. Hospedantes de *Puccinia triticina* Eriks.

La roya de la hoja ataca a diversas gramíneas, sin embargo, puede existir una especialización en cuanto a la gama de hospedantes de las diferentes formas especiales del hongo. *Puccinia triticina*, es un patógeno que ataca al trigo, sus antepasados inmediatos y al triticale (Huerta-Espino y Singh, 2000).

Anikster *et al.* (1997) y Huerta-Espino y Singh (2000) reportan a la especie *Thalictrum speciosissimum* Loebl de la familia Ranunculaceae como hospedante alternativo de la roya de la hoja.

La roya de la hoja se encuentra en casi todas las zonas productoras de trigo en el mundo, ya que puede sobrevivir bajo las mismas condiciones ambientales que la hoja del trigo. Para causar infección, el hongo requiere de períodos de rocío de tres horas o menos y temperaturas de alrededor de 20° C. Cuando existen condiciones favorables, la diseminación de la enfermedad puede ser

muy rápida; un solo uredinio puede producir unas 3,000 esporas al día durante un período de 20 días (Roelfs *et al.*, 1992).

Según Chester (1946), la mayoría de las epifitias graves en Oklahoma, E.U.A., se presentan cuando los uredinios y/o las infecciones latentes sobreviven el invierno, o cuando el trigo sembrado en primavera recibe inóculo exógeno temprano generalmente antes del espigamiento. También menciona que cuando la hoja bandera se infecta antes de la antesis, normalmente es cuando se producen pérdidas graves.

2.2.2. Sintomatología de *P. triticina* E.

En una planta de trigo infectada, los síntomas pueden presentarse en cualquier momento después del establecimiento del cultivo. En general, todas las partes aéreas son susceptibles. Al iniciar se presentan manchas cloróticas de forma redonda u ovalada, después se desarrollan los uredinios o pústulas de color café rojizo-naranja, los cuales contienen masas de urediniosporas que se observan como un polvillo de color rojo-naranja sobre las láminas de las hojas, como si estuviesen oxidadas o enmohecidas. Las pústulas o lesiones se distribuyen en el haz de las láminas de las hojas, pero en variedades susceptibles se les puede encontrar en vainas, pedúnculos, glumas y aristas. Se ha observado que cuando una raza ataca a trigos duros, un alto porcentaje de pústulas también se pueden encontrar en el envés de la lámina (Singh *et al.*, 2002).

2.2.3. Especialización fisiológica de *P. triticina* E.

Roelfs *et al.* (1992), definen como raza fisiológica al conjunto aleatorio de virulencias y avirulencias que se determinan mediante el uso de plantas diferenciales. Las razas se clasifican taxonómicamente abajo de las formas especiales, las cuales son nombradas de acuerdo al género que atacan (Roelfs, 1984). Stakman y Piemeisel (1917) indican que existen razas fisiológicas morfológicamente idénticas, pero que se diferencian por su comportamiento y la capacidad que tienen para infectar a una serie de variedades diferentes de un mismo hospedante.

En el caso de la roya de la hoja la especialización fisiológica fue establecida en 1926 por Mains and Jackson, quienes utilizando 11 diferenciales de cultivares de trigo lograron identificar 12 razas fisiológicas (Mains and Jackson, 1926). Actualmente se sabe que las diferenciales poseen un gen o combinaciones de más de un gen (Roelfs and Martens, 1988). Esta separación fue realizada en base con la habilidad del hongo para infectar a los cultivares Kanred y Malakof. Después se usó un grupo de diferenciales conocido como serie internacional: Malakof (*Lr1*), Webster (2a), Carina (2b), Mediterranean (*Lr3*), Hussar (*Lr11*) y Democrat (*Lr3*). Se han hecho varias revisiones y el sistema ha sido modificado para satisfacer las necesidades propias de cada país y/o región.

Long y Kolmer (1989) propusieron el sistema de nomenclatura para designar las razas fisiológicas, donde a las combinaciones de virulencia se le designa un código de tres letras, la virulencia de los genotipos en la escala de 0-4 se

determina por los altos tipos de infección (susceptible) y la avirulencia se determina por los bajos tipos de infección (resistente). Los genes empleados en la determinación de razas fisiológicas son *Lr1*, 2a, 2c, 3, 3bg, 3ka, 9, 10, 11, 13, 15, 16, 17, 18, 19, 23, 24, 26, 27+31 y 30. Se toman para la evaluación dos reacciones de infección: susceptible (3 y 4) y resistente (0, 1, 2, X, Y, Z). Singh (1991), agregó dos sets para satisfacer la variabilidad en la población del patógeno para las condiciones de México (Villaseñor *et al.*, 2003).

En roya de la hoja existe una diferencia marcada entre las poblaciones del patógeno que atacan a trigos harineros (Ali *et al.*, 1994; Singh, 1991; Singh y Dubin, 1997), trigos duros (Huerta y Roelfs, 1989; Ali *et al.*, 1994) y triticale (Singh, 1991), a diferencia de la roya del tallo *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*, que ataca indistintamente a trigos harineros, trigos duros y triticale (Singh, 1991; Huerta y Singh, 2000).

Existe gran variabilidad patogénica en las diferentes regiones productoras de trigo en México. Singh (1991), identificó 23 razas de *Puccinia recondita* en diferentes zonas del país. Actualmente el número se ha incrementado hasta cerca de 50 razas. La presencia de éstas puede provocar niveles epifíticos severos, dependiendo del año y la variedad. Dubin y Torres (1981), mencionan la epidemia causada por roya de la hoja en trigos harineros en 1977 en el sur de Sonora. Otro cambio drástico en las poblaciones del patógeno en México ocurrió en 1994 también en esa región, siendo MCJ/SP la raza más dominante (Singh y Dubin, 1997), y que eventualmente se hizo presente en los Valles Altos

de México. En 1996, en Oaxaca se detectó por primera vez la raza M(B)J/SP, que sólo difiere de la anterior en la avirulencia para *Lr26* (Huerta y Singh, 2000; Villaseñor *et al.*, 2003). Recientemente, durante el ciclo O-I 2000-2001 una nueva raza de roya designada como BBG/BN (Herrera-Foessel *et al.*, 2003) se presentó en el Noroeste de México en trigos duros, que hasta entonces habían mostrado inmunidad, ocasionando una fuerte epidemia (Figueroa *et al.*, 2001; Herrera-Foessel *et al.*, 2003).

Esta nueva raza se detectó en la variedad Altar C84, que había sido resistente desde el momento de su liberación, es decir, durante 17 años. Otras variedades también se tornaron susceptibles. Esta raza también fue detectada en Chapingo y Santa Lucía, Texcoco, Estado de México durante el verano 2002, mientras que en la región de El Bajío se observó por primera vez durante el ciclo 2002-2003 (Huerta, 2003 comunicación personal). La presencia de la nueva raza BBG/BN de la roya de la hoja (*P. triticina*) en el Noroeste de México ha ocasionado pérdidas de hasta 320 millones de pesos durante los últimos tres ciclos del cultivo (Singh *et al.*, 2004).

2.3. Métodos de control

Antes de iniciar cualquier estrategia de control, es importante conocer la epidemiología de la enfermedad, en especial cuando se trate de aplicaciones químicas o prácticas de cultivo. Los métodos más utilizados para combatir las royas de los cereales implican las prácticas de cultivo o cultural, el uso de variedades mejoradas y la aplicación de funguicidas (Roelfs *et al.*, 1992). El

método más económico y efectivo para su control es a través del uso de variedades resistentes (Bechere *et al.*, 1994), las que se obtienen a través de programas de mejoramiento genético a largo plazo (Huerta-Espino y Singh, 2000).

2.3.1. Cultural

Las prácticas de cultivo constituyen un método para lograr al menos un control parcial de las epifitias de royas de trigo. Antes de la utilización de variedades resistentes, los agricultores mexicanos habían aprendido a sembrar temprano para evitar el daño de la roya tallo (Borlaug, 1954; Roelfs *et al.*, 1992).

La eliminación del rastrojo mediante la labranza o los herbicidas es una medida de control eficaz contra epifitias producidas por inóculo endógeno. En algunas zonas es preciso eliminar las plantas voluntarias varias veces durante el ciclo en que se cultiva el trigo (Roelfs *et al.*, 1992). El manejo de las fechas de siembra, la frecuencia y la cantidad de riegos y de las aplicaciones de fertilizantes pueden ayudar a combatir la enfermedad.

2.3.2. Químico

El cultivo del trigo responde favorablemente a la aplicación de funguicidas. En 1977 se usaron productos químicos para combatir la epifitia de roya de la hoja en los Valles del Yaqui y del Mayo en Sonora. Actualmente existen funguicidas eficaces para controlar la roya, como por ejemplo el Epoxiconazole y

Tebuconazole (Salazar *et al.*, 1993; Álvarez *et al.*, 2001; Huerta-Espino y Singh, 2000).

2.3.3. Genético

El principal mecanismo para controlar las royas es el uso de variedades resistentes. Estas variedades se obtienen a través de los programas de mejoramiento genético.

2.3.3.1. Herencia de la resistencia

La generación de variedades resistentes en los inicios del mejoramiento en México, fue encaminada a usar genes de resistencia específica que facilitaba la selección al cruzar resistente por susceptible o resistente por resistente. Estos factores de resistencia se heredan en forma mendeliana (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 (Singh y Dubin, 1997).

Bechere *et al.* (1994) mencionan que en Etiopía algunas variedades de trigo desarrolladas mediante el mejoramiento genético han permanecido resistentes a la roya de la hoja y roya del tallo por un período de 12 a 18 años. En México en promedio, la duración de este tipo de resistencia es de 3-5 años (Singh y Dubin, 1997).

La herencia condicionada por uno o más genes de resistencia específica también es conocida como herencia cualitativa o de genes mayores. Varios autores han reportado este tipo de resistencia, como por ejemplo Fitzgerald *et al.* (1957) después de cruzar plantas resistentes y susceptibles de la selección 3369-61-1-1-10, determinaron que la resistencia a la roya de la hoja estaba controlada por un gen dominante a la raza 65; por otro lado, Bolat y Roelfs (1991) al estudiar el comportamiento de la roya de tallo en cultivares de trigos duros, determinaron la presencia de un gen dominante en la variedad Kubanka a las razas Pgt-QBB (identificada por Roelfs y Martens, 1988) y Pgt-QTH, mientras que en la variedad Golden Ball se encontró un gen dominante a las razas Pgt-TPM y Pgt-QBB. También determinaron que las variedades Mindum y Spelmar poseen un gen recesivo para la raza Pgt-QTH y un gen dominante para la raza Pgt-MCC. Aguilar *et al.* (1999) determinaron en dos sintéticos hexaploides la presencia de un gen recesivo a la raza TCB/TD de roya de la hoja, mientras que Aguilar *et al.* (2000) al cruzar trigos sintéticos hexaploides con las variedades susceptibles a roya de la hoja Morocco, Chinese Spring, Opata 85 y Sonora 64, demostraron que la resistencia fue conferida por un gen dominante. Statler (1972) determinó la presencia de dos genes dominantes confiriendo resistencia a la raza 70-1 y un gen dominante a la raza 70-15 de roya de la hoja en la variedad de trigo harinero Red River 68. Bolat y Roelfs (1991) identificaron dos genes recesivos confiriendo resistencia en la variedad Entrelargo de Montijo (*T. turgidum*) a la raza Pgt-QTH de roya del tallo.

Al recombinar una variedad susceptible por una resistente es posible determinar el tipo de acción génica que se presenta, ya que se puede observar si los genes actúan en forma dominante o en forma recesiva. Zhang y Knott (1990), estudiaron ocho cultivares resistentes a roya de la hoja de diversos orígenes. Estos cultivares fueron cruzados de manera directa y recíproca con la línea susceptible RL6089. Se probaron plántulas de las generaciones F_1 , F_2 y BCF_2 con la raza 15 de roya de la hoja en invernadero. Los resultados mostraron que genes dominantes y recesivos o combinaciones de genes dominantes y recesivos confirieron resistencia en plántulas en los ocho trigos duros. También observaron que todas las cruas dialélicas entre los progenitores resistentes segregaron plantas susceptibles, indicando que los progenitores poseen genes de resistencia diferentes.

La interacción génica puede incluir casos en los que no aparece un nuevo fenotipo sino que el efecto causado por un par de genes "enmascara" o interfiere con el efecto producido por otro par de genes. A este tipo de interacción se le denomina epistasia o epistasis. La epistasia puede producirse por la presencia de genes en homocigosis recesiva en un par génico (es decir, aa enmascara el efecto del gen B) o por la presencia de un alelo dominante en un par génico (A enmascara el efecto del gen B). El efecto episático puede ser sólo unidireccional, de un par génico hacia otro (el efecto de A enmascara a B , o viceversa), o bidireccional, cuando cada par de genes es mutuamente epistático sobre el otro (Strickberger, 1988).

Stanfield (1983) menciona que cuando un gene o locus suprime o enmascara la acción de un gene en otro locus es llamado epistático y que el gene o locus suprimido era hipostático. Menciona también que ambos loci pueden ser mutuamente epistáticos. Por lo que el término epistasis se ha convertido en sinónimo de casi cualquier tipo de interacción génica.

Un tipo de interacción epistática es cuando se presentan genes recesivos duplicados, es decir una relación 7:9 en el dihíbrido. En el caso en donde ambos genotipos homocigóticos recesivos producen fenotipos idénticos, la proporción en la F_2 se modifica a 9:7. Los genotipos $aaB-$, $A-bb$ y $aabb$ producen un solo fenotipo. Cuando se presentan juntos ambos alelos dominantes se complementan uno con otro y producen un fenotipo diferente (Stanfield, 1983).

Por otro lado, Strickberger (1988) describe el término acción de genes complementarios como la relación de dos o más genes que son necesarios para la expresión completa de la resistencia. Un fenotipo puede estar influido por un solo gen pero no es el resultado de la acción de ese gen individual, más bien el fenotipo se presenta por procesos en los cuales los genes se complementan para manifestar la resistencia. Esta dependencia de una acción génica complementaria puede hacer que un fenotipo esté sometido a varios tipos de efectos epistáticos.

A continuación se presentan resultados de algunas de las investigaciones realizadas sobre genética de la resistencia a roya de la hoja en trigos duros.

Fitzgerald *et al.* (1957) estudiaron la genética de la resistencia de las cruas entre la selección resistente 3369-61-1-1-10 y las variedades susceptibles Séneca y American Banner, en donde encontraron que las razas 9, 15 y 76 de roya de la hoja fueron controladas, cada una, por un solo gen dominante; estos genes identificados se designaron *Lr4*, *Lr5* y *Lr6*, respectivamente. También reportaron la presencia de dos genes recesivos duplicados confiriendo resistencia en la raza 65; estos genes fueron designados como *Lr7* y *Lr8*, que son heredados de forma independiente.

Statler (1973) en su investigación reportó que la resistencia en la variedad Leeds a la raza 70-1 de *P. recondita* fue condicionada por dos genes recesivos, mientras que Ortiz *et al.* (1976) determinaron que un gen recesivo está condicionando la resistencia en los genotipos Cocorit-71, Stork y Dwarf - 15- Cr en contra de la raza 77 de roya de la hoja, y que en la línea Crane se detectó la presencia de dos genes recesivos confiriendo resistencia también en este patógeno. Rashid *et al.* (1976) estudiaron la herencia de la resistencia de roya de la hoja, 70-I (raza 1) en tres trigos duros; los cultivares Ramsey, D561 y D6733 fueron cruzados con D6618, que es susceptible a la roya; estos autores encontraron que la resistencia fue recesiva en las tres cruas y que la relación de segregación indicó que dos genes recesivos complementarios condicionaron

la resistencia en la variedad Ramsey, mientras que un gen recesivo condicionó la resistencia 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 LLoyd, Medora, Pelissier, Quilafen, Stewart 63 y Wakooma de *Triticum turgidum* var. *Durum*, que habían mostrado tener genes de resistencia en plántula. Realizaron cruza directas y recíprocas de cada cultivar con la línea susceptible RL6089. Los resultados mostraron que los genes de resistencia en plántula fueron efectivos en planta adulta en evaluaciones en campo. Además, la segregación de las progenies de BC₁F₂ indicó que LLoyd posee un gen dominante y Pelissier un gen recesivo que se manifiestan sólo en planta adulta.

Singh *et al.* (1993), realizaron cruza de nueve trigos duros derivados de CIMMYT por el genótipo DW7276 susceptible a la raza BBB/BN de roya de la hoja *Puccinia recondita* f. sp. *tritici*. Estos autores estudiaron la herencia de la resistencia en plántula y/o planta adulta en híbridos F₁, poblaciones F₂ y Líneas F₃, donde encontraron que un gen dominante confiere resistencia en planta adulta en las variedades Altar 84, Carcomun, Morus y Totanos. Este gen no confiere un nivel aceptable de resistencia en planta adulta, sin embargo, interactúa de manera aditiva con dos genes adicionales parcialmente efectivos en planta adulta. Además, esos dos genes aditivos confieren resistencia en planta adulta en las variedades Mexicali 75, Yavaros 79, Diver, Kingfisher y Somorguho.

Gupta *et al.* (1995), realizaron análisis genéticos de la resistencia de la roya de la hoja en trigos duros, utilizando los cultivares resistentes PBW34 y DWL5023 que se recombinaron con la variedad susceptible Malvi. Las generaciones F₁, F₂ y F₃ fueron probadas con las razas 1, 77A y 108 de roya de la hoja. Los resultados indicaron que en PBW34 un gen dominante fue efectivo para cada una de las razas 1 y 108, y dos genes dominantes heredados de forma independiente fueron efectivos para la raza 77A. En DWL5023 dos genes dominantes heredados de manera independiente fueron operativos para las razas 77A, mientras que un gen dominante fue efectivo para la raza 108. Estos mismos autores reportaron que PBW34 posee los genes *Lrd1* y *Lrd2*, mientras que los genes *Lrd1* y *Lrd3* están presentes en DWL5023.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

Con el propósito de realizar cruzamientos de materiales de trigo resistentes y susceptibles a la raza BBG/BN de roya de la hoja, durante el ciclo O-I/2001-2002, en el Campo Agrícola Experimental Valle de México (CEVAMEX), perteneciente al Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) se realizó la siembra de las variedades de trigo duro Altar C84 y Atil C2000, susceptibles a la raza de roya antes mencionada, con el objetivo de recombinarlas con diez cultivares de trigos duros ventureros recolectados en la Mixteca Oaxaqueña resistente a la raza objeto de estudio. La siembra se realizó en enero del 2002, en dos fechas de siembra (10 y 30 de enero) con la finalidad de que coincidieran los dos grupos en sus floraciones para poder realizar el plan de cruzamientos.

3.1. Material genético utilizado

3.1.1. Variedades

Altar C84 es una variedad de trigo duro o tetraploide que fue liberada en 1984 por el INIA; dentro de sus cualidades destacan su alto rendimiento, su calidad industrial y la resistencia a las razas de roya de la hoja presentes en el Noroeste de México durante los tiempos de su liberación (Martínez, 1985). Esta variedad en años recientes ocupaba cerca del 80% del área sembrada en el sur de Sonora, sin embargo, en la actualidad es susceptible a la raza BBG/BN de roya de la hoja, que le causa pérdidas importantes en el rendimiento.

Atil C2000 es una variedad de trigo duro o cristalino de hábito de crecimiento primaveral que fue liberada por el INIFAP en el año 2000 para siembras en el noroeste de México. Durante el ciclo 1999-2000 se realizó una evaluación en esta variedad a nivel campo e invernadero, misma que mostró resistencia, casi inmunidad, a las razas de roya de la hoja (*Puccinia triticina* E.) prevalecientes en el sur de Sonora (Camacho *et al.*, 2001). Sin embargo, para el ciclo 2000-2001 la aparición de la raza fisiológica BBG/BN venció la resistencia de esta nueva variedad (Camacho *et al.*, 2001; Herrera-Foessel *et al.*, 2003).

3.1.2. Trigos ventureros (colectas)

Existen reportes de colecciones de trigos realizados en la Mixteca Alta en Oaxaca. Se mencionan las colectas realizadas por Legaria y Muñoz (1992) en esta zona, de las cuales lograron reunir 65 trigos llamados ventureros. Rodríguez (1991) menciona que el ciclo de estos trigos se inicia en el mes de octubre con la finalidad de aprovechar las últimas lluvias del temporal de verano y concluye en abril del siguiente año. De acuerdo con Osorio (1992), estos trigos son cultivares que los productores han seleccionado a través del tiempo y que poseen mecanismos de resistencia a sequía.

Los trigos utilizados en la presente investigación fueron seleccionados de un grupo de 330 genotipos colectados por CIMMYT e INIFAP durante 1990 bajo un proyecto apoyado por CONABIO (Comisión Nacional de Biodiversidad). Se tiene conocimiento de que estos trigos se introdujeron a Oaxaca durante el tiempo de la colonización y desde entonces han sido cultivados en los suelos

volcánicos de la Mixteca Alta en el estado de Oaxaca (Skovmand *et al.*, 2002). Los diez trigos criollos ventureros seleccionados para el presente estudio se caracterizan por su resistencia a la raza BBG/BN de roya de la hoja en plántula y en planta adulta (Huerta-Espino, comunicación personal).

3.1.3. Raza del patógeno

En 2001 la nueva raza, identificada como BBG/BN (Herrera-Foessel *et al.*, 2003), fue detectada en el Noroeste de México. La fórmula de avirulencia/virulencia es: *Lr1*, 2*a*, 2*b*, 2*c*, 3, 3*bg*, 3*ka*, 9 12, 13, 14*a*, 15, 16, 17, 18, 19, 21, 24, 25, 27+31, 28, 29, 30, 32, 34, 35, 36, 37/10, 11, 14*b*, 20, 23, 33. Esta raza rompió la resistencia de las variedades mexicanas de trigo duro, incluyendo a la variedad Altar C84 que hasta entonces había mostrado inmunidad ante las razas de roya de la hoja presentes (Herrera-Foessel *et al.*, 2003; Singh *et al.*, 2004).

El Cuadro 1 presenta la relación del material genético utilizado en la presente investigación, en donde se indican las dos variedades susceptibles y las cinco colectas de trigos resistentes.

Cuadro 1. Variedades y colectas de trigos ventureros duros utilizadas como progenitores.

Progenitor	Cruza e historia de selección o de colecta
Altar C84	CD223 44-A-8M-1M-1Y-2Y-1M-0Y
Atil C2000	CD91B1938- 6M-030Y-030M-4Y-0M
CWI52201	Oaxaca 93.16.5
CWI52271	Oaxaca 93.18.14
CWI52274	Oaxaca 93.18.17
CWI52345	Oaxaca 93.20.29
CWI52264	Oaxaca 93.18.7

3.2. Cruzas y obtención de la F₂

Se realizaron cruzas directas y recíprocas entre los materiales susceptibles y resistentes. Las cruzas se efectuaron como a continuación se indica. Manualmente se hizo la emasculación sobre los genotipos susceptibles; cinco días después se polinizaron con los cultivares resistentes. El número de cruzas estuvo en función con la cantidad de progenitores masculinos que coincidieron con la floración de las variedades susceptibles. Al realizar la craza recíproca, la emasculación se hizo en los genotipos resistentes y fueron polinizados con las variedades susceptibles. Por la diferencia en la fenología de los trigos ventureros (algunos facultativos) con las variedades Altar C84 y Atil C2000, se complicó obtener todas las combinaciones planeadas, motivo por el cual se procedió a elegir solamente cinco colectas (Cuadro 1) que facilitaron la recombinación y que se tuviera suficiente semilla F₁. Se tomaron seis semillas

de cada cruza, las cuales se sembraron en tubos de PVC de 4 pulgadas de diámetro y de 50 cm de longitud. Se establecieron bajo condiciones de invernadero para avanzar a la F_2 . Se colocaron dos semillas por tubo y durante el amacollamiento se aclaró para dejar una planta en cada tubo.

Se cosecharon las plantas F_1 y de acuerdo con la semilla F_2 obtenida de cada planta, se procedió a agruparlas como a continuación se indica: siete cruzas fueron directas entre progenitor susceptible por progenitor resistente, siete más fueron las recíprocas entre los anteriores progenitores y las dos cruzas restantes fueron recíprocas entre progenitor resistente (♀) por progenitor susceptible (♂).

3.3. Evaluación en F_2

La semilla F_2 de las cruzas seleccionadas se sembró bajo condiciones de invernadero en el Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT), ubicado en El Batán, Texcoco, Estado de México, para evaluarlas por su resistencia o susceptibilidad en estado de plántula. Se tomó semilla de diferentes plantas de cada una de las cruzas. Además de evaluar cruzas directas, se evaluaron también algunas cruzas recíprocas. Debido a que no se obtuvo igual número de semillas de cada una de las plantas en estudio, el número varió de 34 a 126 plántulas evaluadas; el tamaño de muestra se incrementó por cruza, al realizar la suma de los totales de cada una de las plántulas provenientes de las diferentes plantas individuales F_1 .

3.3.1. Siembra de los genotipos

La siembra se realizó 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 20° C durante la noche y a 24° C durante el día.

3.3.2. Inoculación de plántulas

Cuando transcurrieron 16 días después de la siembra, las plántulas fueron inoculadas con una suspensión de urediniosporas de roya de la hoja de la raza BBG/BN. Las esporas fueron suspendidas en aceite mineral (sotrol 170). La concentración de esporas utilizada fue de 2-3 mg/ml de aceite (Herrera-Foessel *et al.*, 2003). El momento adecuado de la inoculación fue cuando las plántulas presentaron la hoja primaria bien extendida. Se asperjaron de manera uniforme, tratando de cubrir toda la plántula, usando un atomizador conectado a un compresor de aire. Una vez que las plantas se inocularon, se dejaron reposar por 20 minutos; luego se colocaron por 16 horas dentro de una cámara con humidificador a 100% de humedad relativa; posteriormente se trasladaron al invernadero donde se mantuvieron a una temperatura entre 20 a 24° C, hasta la aparición de pústulas.

3.3.3. Lectura de plántulas inoculadas

Las lecturas se llevaron a cabo 12 días después de la inoculación, una vez que se presentó la infección. La evaluación de las plántulas se realizó de manera visual, tomando en cuenta las reacciones de infección producida por el patógeno en la hoja inoculada. Para realizar la evaluación se uso la escala de 0 - 4 (Roelfs *et al.*, 1992), en donde 0 = inmune y 4 = susceptible, con lecturas intermedias tal y como se observa en el Cuadro 2, evaluándose mediante el conteo total de plántulas inoculadas; posteriormente se contabilizó el número de plántulas resistentes, el número de plántulas intermedias o segregantes y el número de plántulas susceptibles. Para el propósito del análisis, sólo se consideraron dos grupos de fenotipos, los susceptibles (3 a 3⁺ ó 4) y los resistentes (0, “;”, 1 a 2).

3.3.4. Análisis de datos.

Mediante la frecuencia de plántulas infectadas se evaluó el comportamiento de la genética de la resistencia en las diferentes progenies F₂ de cruzas directas y recíprocas. Los análisis se realizaron empleando la prueba de Ji-cuadrada (χ^2), con lo cual se logró determinar la bondad del ajuste de los datos obtenidos con los esperados en cada una de las cruzas (Gardner *et al.*, 1998; Strickberger, 1988).

Con el propósito de confirmar los resultados obtenidos de las plantas individuales provenientes de las cruzas realizadas y de observar el comportamiento de los resultados al incrementar el tamaño de muestra, se

realizó el análisis de la suma total de plántulas de cada cruza. Posteriormente se realizó el mismo procedimiento para el caso de las cruzas recíprocas, cuando éstas lo permitieron.

Cuadro 2. Respuestas del hospedante y descripciones de las reacciones de infección usadas para evaluar roya de la hoja. *Puccinia triticina* E.

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 distribuidos al azar en una sola hoja.
Moderadamente susceptible	3	Uredinios de tamaño mediano que esta asociado con cierta clorosis.
Susceptible	4	Uredinios grandes sin clorosis.

Las reacciones de infección se detallan de la siguiente manera: = 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 indica más clorosis de lo normal; N presencia de necrosis en la reacción de infección.
Modificado de Roelfs *et al.*, 1992.

IV. RESULTADOS

En el Cuadro 3 se presentan los resultados de la evaluación de la reacción a la roya de la hoja de las variedades Altar C84 y Atil C2000 y las cinco colectas de trigos ventureros. Se muestra que las variedades Altar C84 y Atil C2000 resultaron ser susceptibles, de acuerdo a la escala propuesta por Roelfs *et al.* (1992) (Cuadro 2). Se observa también que los cinco trigos ventureros utilizados en el presente estudio fueron resistentes a la raza de la roya BBG/BN.

Cuadro 3. Reacción a la raza BBG/BN de roya de la hoja en estado de plántula de trigos duros. El Batán 2003.

Genotipo	Reacción
Altar C84	4
Atil C2000	4
CWI52201	X
CWI52271	;1
CWI52274	;
CWI52345	;
CWI52264	;1

X = Uredinios de tamaño variable distribuidos al azar en una sola hoja (Heterogénea).
;= Ningún uredinio, pero hay pecas cloróticas o necróticas que indican hipersensibilidad.
1 = Uredinios pequeños rodeados por necrosis.

Las variedades Altar C84 y Atil C2000, susceptibles a la raza BBG/BN, se lograron cruzar solamente con cinco trigos ventureros resistentes (CWI52201, CWI52271, CWI52274, CWI52345 y CWI52264). Los cruzamientos realizados

se presentan en el Cuadro 4, en donde se observa que no se efectuaron todas las cruzas directas debido a la variación en tiempo de floración entre los grupos de genotipos.

Cuadro 4. Cruzas directas y recíprocas seleccionadas para determinar la herencia de la resistencia a roya de la hoja.

CRUZAS DIRECTAS	CRUZAS RECÍPROCAS
AltarXCWI52201 TCD02001	CWI52201XAltar TCD02002
AtilXCWI52201 TCD02003	CWI52201XAtil TCD02004
AltarXCWI52271 TCD02005	CWI52271XAltar TCD02006
AtilXCWI52271 TCD02007	CWI52271XAtil TCD02008
	CWI52274XAltar TCD02009
AtilXCWI52274 TCD02010	CWI52274XAtil TCD02011
	CWI52345XAltar TCD02012
AtilXCWI52345 TCD02014	CWI52345XAtil TCD02013
AltarXCWI52264 TCD2016	CWI52264XAltar TCD02015

A continuación se presentan los resultados de cada una de las cruzas en F₂. En cada cuadro se presenta una craza directa, con su recíproca correspondiente; es decir, la craza de un progenitor susceptible por un resistente y la craza del

mismo progenitor resistente por el susceptible. En dos casos sólo se presenta la cruce del progenitor resistente por susceptible debido a que los cultivares ventureros CWI52274 y CWI52345 fueron muy tardíos y no se contó con suficientes espigas para cruzarse con la variedad Altar C84.

Los resultados obtenidos en la cruce AltarXCWI52201 se presentan en el Cuadro 5, en donde se observa de acuerdo con la frecuencia de plántulas susceptibles y resistentes de las tres plantas diferentes evaluadas lo siguiente: En la progenie de la primera planta se observó una proporción fenotípica 3:1 de resistentes y susceptibles, lo que indica la presencia de un gen dominante; en la segunda planta la proporción fenotípica de 9:7 señala la presencia de dos genes complementarios, mientras que la tercera planta presentó una proporción fenotípica de 7:9, indicando que la resistencia es conferida por dos genes recesivos duplicados. Al realizar la suma de la progenie de las tres plantas, se determinó la relación 9:7, indicando que la resistencia es conferida por dos genes complementarios. En la cruce recíproca se observó en cada una de las progenies de las dos plantas evaluadas, así como en el total de las plántulas de la cruce, que la proporción fenotípica también se ajustó a la relación 9:7.

Por lo que se concluye que la resistencia de plántula en el genotipo CWI52201 a la roya de la hoja está condicionada por dos genes complementarios.

Cuadro 5. Comportamiento de la resistencia a roya de la hoja en plántulas F₂ de las cruzas directas y recíprocas entre Altar C84 (susceptible) por CWI52201 (resistente).

CRUZA Y GENEALOGÍA	TOTAL	RO	RE	SO	SE	REL FEN.	X ²	PROBABILIDAD 1GL
Cruza directa								
AltarxCWI52201 TCD02001-1F ₁	89	70	66.8	19	22.2	3:1	0.615	0.50-0.20
AltarXCWI52201 TCD02001-2F ₁	109	55	61.3	54	47.7	9:7	1.486	0.50-0.20
AltarXCWI52201 TCD02001-3F ₁	111	52	48.6	59	62.4	7:9	0.433	0.80-0.50
Total	309	177	174	132	135	9:7	0.134	0.80-0.50
Cruza recíproca								
CWI52201XAltar TCD02002-1F ₁	99	64	55.7	35	43.3	9:7	2.836	0.20-0.05
CWI52201XAltar TCD02002-2F ₁	112	59	63	53	49	9:7	0.58	0.50-0.20
Total	211	123	119	88	92.3	9:7	0.358	0.80-0.50

RO = Resistentes observados; **RE** = Resistentes esperados; **SO** = Susceptibles observados; **SE** = Susceptibles esperados; **Rel fen.** = Relación fenotípica; **GL** = Grados de libertad.

Los resultados obtenidos en la craza Atil/CWI52201 se presentan en el Cuadro 6. De acuerdo a la frecuencia de plántulas susceptibles y resistentes derivadas de las dos plantas evaluadas, se indica lo siguiente: en la progenie de la primera planta se observa una proporción fenotípica de 9:7, lo que denota que

la resistencia puede ser conferida por dos genes complementarios; en la segregación de esta misma planta la relación fenotípica 7:9 también se ajustó a los datos, señalando que la resistencia también puede ser conferida por dos genes recesivos duplicados. En la segunda planta se observa una proporción de 7:9, que muestra que la resistencia está gobernada por dos genes recesivos duplicados. Al realizar la suma de los resultados de las progenies de las dos plantas, estos también se ajustaron a la relación 7:9, indicando la presencia de dos genes recesivos duplicados.

Al analizar la crucea recíproca se observó claramente la relación fenotípica 9:7 en la progenie de las dos plantas evaluadas, lo mismo al realizar la evaluación del total de plántulas de la crucea recíproca. Este resultado indica que la resistencia se debe a la presencia de dos genes complementarios.

En la crucea directa no hubo una consistencia en los resultados, lo que puede deberse a que al momento de realizar las lecturas en la evaluación, no fue claro el grado de infección, y seguramente la separación de plántulas resistentes y susceptibles no fue correcta. Sin embargo, en la crucea recíproca la relación fenotípica observada fue muy clara de 9 resistentes por 7 susceptibles, lo cual ayudó a deducir que la resistencia en las cruces directa y recíproca del genotipo CWI52201 por Altar C84 y/o Atil C2000 está conferida por dos genes complementarios.

Cuadro 6. Comportamiento de la resistencia a roya de la hoja en plántulas F₂ de las cruza directas y recíprocas entre Atil C2000 (susceptible) por CWI52201 (resistente).

CRUZAS Y GENEALOGÍA TOTAL RO RE SO SE Rel Fen. X² PROBABILIDAD 1GL

Cruza directa

AtilXCWI52201	58	31	32.6	27	25.4	9:7	0.185	0.80-0.50
TCD02003-1F ₁			25.4	32.6	7:9	2.217		0.20-0.05

AtilXCWI52201	71	30	31.1	41	39.9	7:9	0.065	0.80-0.50
TCD02003-2F ₁								

Total	129	61	56.4	68	72.6	7:9	0.656	0.50-0.20
-------	-----	----	------	----	------	-----	-------	-----------

Cruza recíproca

CWI52201XAtil	38	24	21.4	14	16.6	9:7	0.737	0.50-0.20
TCD02004-1F ₁								

CWI52201XAtil	34	19	19.1	15	14.9	9:7	0.002	0.99-0.95
TCD02004-2F ₁								

Total	72	43	40.5	29	31.5	9:7	0.353	0.80-0.50
-------	----	----	------	----	------	-----	-------	-----------

RO = Resistentes observados; **RE** = Resistentes esperados; **SO** = Susceptibles observados; **SE** = Susceptibles esperados; **Rel fen.** = Relación fenotípica; **GL** = Grados de libertad.

En la crusa de la variedad Altar C84 por el genotipo CWI52271 se observa en el Cuadro 7, de acuerdo con la frecuencia de plántulas susceptibles y resistentes derivadas de tres plantas en la crusa directa y dos plantas en la crusa recíproca, que se obtuvo consistentemente una proporción fenotípica 3:1 de resistentes y susceptibles, lo cual indica que en cada una de las plantas

evaluadas la resistencia es conferida por un gen dominante. También en el análisis general de las plántulas de la crusa directa y recíproca se obtuvo la misma relación.

Cuadro 7. Comportamiento de la resistencia a roya de la hoja en plántulas F₂ de las cruza directas y recíprocas entre Altar C84 (susceptible) por CWI52271 (resistente).

CRUZA Y GENEALOGÍA	TOTAL	RO	RE	SO	SE	REL FEN.	X ²	PROBABILIDAD 1GL
Cruza directa								
AltarXCWI52271 TCD02005-1F ₁	126	88	94.5	38	31.5	3:1	1.788	0.20-0.05
AltarXCWI52271 TCD02005-2F ₁	69	47	51.8	22	17.3	3:1	1.744	0.20-0.05
AltarXCWI52271 TCD02005-3F ₁	62	42	46.5	20	15.5	3:1	1.742	0.20-0.05
Total	257	177	193	80	64.3	3:1	5.148	0.05-0.01
Cruza recíproca								
CWI52271XAltar TCD02006-1F ₁	112	88	84	24	28	3:1	0.762	0.50-0.20
CWI52271XAltar TCD02006-2F ₁	115	80	86.3	35	28.8	3:1	1.812	0.20-0.05
Total	227	168	170	59	56.8	3:1	0.119	0.80-0.50

RO = Resistentes observados; RE = Resistentes esperados; SO = Susceptibles observados; SE = Susceptibles esperados; Rel fen. = Relación fenotípica; GL = Grados de libertad.

En el Cuadro 8 se presenta la frecuencia de plántulas susceptibles y resistentes de la cruza AtilXCWI52271, en donde se observa que en la progenie de las dos plantas evaluadas se obtuvieron relaciones fenotípicas diferentes; en la primera se presenta una frecuencia fenotípica de 9:7, señalando que la resistencia es conferida por dos genes complementarios, mientras que en la segunda se observa una frecuencia fenotípica de 3:1. Al realizar la suma de ambas plantas, la relación es de tres resistentes y una susceptible (3:1), lo cual indica que la resistencia es conferida por un gen dominante.

En la segregación de cada una de las tres plantas de la cruza recíproca del genotipo CWI52271 por Atil C2000, se observó (Cuadro 8) que en la primera planta se obtuvo una relación fenotípica de 9:7, lo que indica la presencia de dos genes complementarios confiriendo la resistencia. En la segunda planta se observa una proporción fenotípica de tres resistentes y una susceptible, denotando que la resistencia está condicionada por un gen dominante. En la última planta los datos obtenidos se ajustaron a las frecuencias fenotípicas 9:7 y 7:9, indicando la presencia de dos genes complementarios y la presencia de dos genes recesivos duplicados, respectivamente, que confieren la resistencia. Al sumar el total de las tres diferentes plantas, la información se ajusta a la relación fenotípica de 9:7, por lo que se determina que en este trigo venturero la resistencia a roya de la hoja se debe a la presencia de dos genes complementarios.

En las cruzas entre Atil C2000 por CWI52271, las segregaciones de plantas dentro de la craza directa y la craza recíproca y entre el total de las progenies de las cruzas directas y recíprocas reportadas en el Cuadro 8 indican poca consistencia en cuanto al número de genes que confieren la resistencia en este genotipo. Una explicación de las relaciones fenotípicas 3:1 y 9:7 observadas, es que posiblemente este cultivar no sea 100% homocigoto o que es una población heterogénea de individuos homocigotos, lo que explicaría esas diferentes relaciones fenotípicas, incluso entre las plantas de la craza recíproca.

Cuadro 8. Comportamiento de la resistencia a roya de la hoja en plántulas F₂ de las cruza directas y recíprocas entre Atil C2000 (resistente) por CWI52271 (susceptible).

CRUZA Y GENEALOGÍA	TOTAL	RO	RE	SO	SE	REL FEN.	X ²	PROBABILIDAD 1GL
Cruza directa								
AtilXCWI52271 TCD02007-1F ₁	47	28	26.4	19	20.6	9:7	0.211	0.80-0.50
AtilXCWI52271 TCD02007-2F ₁	109	78	81.8	31	27.3	3:1	0.688	0.50-0.20
Total	156	106	117	50	39	3:1	4.137	0.05-0.01
Cruza recíproca								
CWI52271XAtil TCD02008-1F ₁	42	25	23.6	17	18.4	9:7	0.183	0.80-0.50
CWI52271XAtil TCD02008-2F ₁	69	51	51.8	18	17.3	3:1	0.043	0.95-0.80
CWI52271XAtil TCD02008-3F ₁	49	23	21.4	26	27.6	7:9	0.202	0.80-0.50
			27.6		21.4	9:7	1.726	0.20-0.05
Total	160	99	90	61	70	9:7	2.057	0.20-0.05

RO = Resistentes observados; RE = Resistentes esperados; SO = Susceptibles observados; SE = Susceptibles esperados; Rel fen. = Relación fenotípica; GL = Grados de libertad.

Los resultados de la progenie de la cruce recíproca entre el trigo oaxaqueño CWI52274 por la variedad Altar C84 se presentan en el Cuadro 9, en donde se muestra la relación fenotípica de las cinco diferentes plantas evaluadas. En cuatro de las cinco plantas se observa una proporción fenotípica de 3:1 de resistentes y susceptibles, lo cual indica que la resistencia en éstas es conferida

por un gen dominante. En la segunda planta, la segregación se ajustó a la relación 9:7, señalando que la resistencia es debida a la presencia de dos genes complementarios. Al realizar la suma de las plántulas evaluadas en esta cruza, los resultados obtenidos confirman que la proporción fenotípica es 3:1 de resistentes y susceptibles, por lo que se determina que la resistencia en este cultivar se debe a la presencia de un gen dominante.

Cuadro 9. Comportamiento de la resistencia a roya de la hoja en plántulas F₂ de la cruza CWI52274 (resistente) y Altar C84 (susceptible).

CRUZA Y GENEALOGÍA	TOTAL	RO	RE	SO	SE	REL FEN.	X ²	PROBABILIDAD 1GL
Cruza R X S								
CWI52274XAltar TCD02009-1F ₁	76	57	57	19	19	3:1	0	
CWI52274XAltar TCD02009-2F ₁	46	25	25.9	21	20.1	9:7	0.068	0.80-0.50
CWI52274XAltar TCD02009-3F ₁	47	32	35.3	15	11.8	3:1	1.199	0.50-0.20
CWI52274XAltar TCD02009-4F ₁	105	75	78.8	30	26.3	3:1	0.714	0.50-0.20
CWI52274XAltar TCD02009-5F ₁	119	93	89.3	26	29.8	3:1	0.63	0.50-0.20
Total	393	282	295	111	98.3	3:1	2.206	0.20-0.05

S X R = Susceptible por Resistente; **RO** = Resistentes observados; **RE** = Resistentes esperados; **SO** = Susceptibles observados; **SE** = Susceptibles esperados; **Rel fen.** = Relación fenotípica; **GL** = Grados de libertad.

El Cuadro 10 muestra los resultados obtenidos en la cruce entre Atil C2000 y el venturero CWI52274. Se observa que en la cruce directa se evaluó una sola planta que ajustó su proporción fenotípica a 9:7, lo que indica que la resistencia es conferida por dos genes complementarios. Por otra parte, en la cruce recíproca se evaluaron cuatro plantas, de las cuales en la progenie de tres de éstas se determinó la relación fenotípica de 9:7 (resistentes y susceptibles), en donde la resistencia es conferida por dos genes complementarios, mientras que en la otra planta se observó una relación de 3:1. Al realizar la suma del total de plántulas evaluadas de la cruce recíproca se observó una proporción fenotípica de 9:7.

Cuadro 10. Comportamiento de la resistencia a roya de la hoja en plántulas F₂ de las cruza directas y recíprocas entre Atil C2000 (susceptible) y CWI52274, (resistente).

CRUZA Y GENEALOGÍA	TOTAL	RO	RE	SO	SE	REL FEN.	X ²	PROBABILIDAD 1GL
Cruza directa								
AtilXCWI52274 TCD02010-1F ₁	121	71	68.1	50	52.9	9:7	0.29	0.80-0.50
Cruza recíproca								
CWI52274XAtil TCD02011-1F ₁	103	65	57.9	38	45.1	9:7	1.968	0.20-0.05
CWI52274XAtil TCD02011-2F ₁	117	70	65.8	47	51.2	9:7	0.609	0.50-0.20
CWI52274XAtil TCD02011-3F ₁	54	39	40.5	15	13.5	3:1	0.222	0.80-0.50
CWI52274XAtil TCD02011-4F ₁	48	31	27	17	21	9:7	1.354	0.50-0.20
Total	322	205	181	117	141	9:7	7.193	0.01-

RO = Resistentes observados; **RE** = Resistentes esperados; **SO** = Susceptibles observados; **SE** = Susceptibles esperados; **Rel fen.** = Relación fenotípica; **GL** = Grados de libertad.

Las relaciones fenotípicas de la cruce recíproca entre Altar C84 y el genotipo CWI52345 se muestran en el Cuadro 11. En él se presenta la información de cuatro plantas F₁ diferentes, las mismas que se identifican como plantas 1F₁, 2F₁, 3F₁ y 4F₁. En las plantas 1F₁ y 3F₁ los datos se ajustaron a la frecuencia fenotípica 3:1 de resistentes y susceptibles, así como la segregación del total de

plántulas evaluadas de estas dos (subtotal $1F_1+3F_1$), indicando que la resistencia se debe a un gen dominante. La planta $2F_1$ segregó para una relación de 9 resistentes y 7 susceptibles, mientras que en la planta $4F_1$ la segregación se ajustó a las proporciones 7:9 y 9:7. Al sumar los resultados de estas dos plantas la relación fenotípica fue de 9:7 (subtotal $2F_1+4F_1$), lo que determina que dos genes complementarios controlaron la resistencia.

Al realizar la suma de los resultados de las cuatro plantas de esta cruce, la segregación se ajustó a la relación fenotípica de 3:1, aunque por el valor de la Ji-cuadrada, no fue un ajuste confiable. La discrepancia en la segregación de las diferentes plantas se puede deber, entre otras causas, a una mala lectura en el momento de la evaluación, a la agrupación de plántulas resistentes y susceptibles o tal vez a la heterogeneidad del genotipo resistente.

Cuadro 11. Comportamiento de la resistencia a roya de la hoja en plántulas F₂ de la cruz CWI52345 (resistente) y Altar C84 (susceptible).

CRUZA Y GENEALOGÍA		TOTAL	RO	RE	SO	SE	REL FEN.	X ²	PROBABILIDAD 1GL
Cruza R X S									
CWI52345XAltar	131	98	98.2	33	32.8	3:1	0.002	0.99-0.95	
TCD02012-1F ₁									
CWI52345XAltar	116	85	87	31	29	3:1	0.184	0.80-0.50	
TCD02012-3F ₁									
Subtotal	247	183	185	64	61.8	3:1	0.109	0.80-0.50	
1F ₁ +3F ₁									
CWI52345XAltar	107	69	60.2	38	46.8	9:7	2.949	0.20-0.05	
TCD02012-2F ₁									
CWI52345XAltar	42	19	18.4	23	23.6	7:9	0.038	0.95-0.80	
TCD02012-4F ₁			23.6	18.4	18.4	9:7	2.07	0.20-0.05	
Subtotal	149	88	83.8	61	65.2	9:7	0.478	0.80-0.50	
2F ₁ +4F ₁									
Total	396	271	297	125	99	3:1	9.104	0.01	

S X R = Susceptible por Resistente; **RO** = Resistentes observados; **RE** = Resistentes esperados; **SO** = Susceptibles observados; **SE** = Susceptibles esperados; **Rel fen.** = Relación fenotípica; **GL** = Grados de libertad.

El Cuadro 12 presenta los resultados de las cruzas directas y recíprocas de Atil C2000 por el genotipo CWI52345. La progenie de la primera planta de la cruz directa se ajusta a las proporciones 3:1 y 9:7, mientras que la segunda segrega para la relación 9:7; al sumar la segregación de las dos plantas los resultados se adaptan a la relación fenotípica de 9:7 de resistentes y susceptibles, lo que

indica que la resistencia está gobernada por dos genes complementarios. Al analizar la crucea recíproca se observa una relación fenotípica de 9:7, indicando también la presencia de genes complementarios.

Cuadro 12. Comportamiento de la resistencia a roya de la hoja en plántulas F₂ de las cruza directas y recíprocas entre Atil C2000 (susceptible) y CWI52345 (resistente).

CRUZA Y GENEALOGÍA		TOTAL	RO	RE	SO	SE	REL FEN.	X ²	PROBABILIDAD 1GL
Cruza directa									
AtilXCWI52345	51	34	38.3	17	12.8	3:1	1.889	0.20-0.05	
TCD02014-1F ₁			28.7	22.3	9:7	2.249	0.20-0.05		
AtilXCWI52345	124	76	69.8	48	54.3	9:7	1.28	0.95-0.80	
TCD02014-2F ₁									
Total	175	110	98.4	65	76.6	9:7	3.104	0.20-0.05	
Cruza recíproca									
CWI52345XAtil	64	39	36	25	28	9:7	0.571	0.50-0.20	
TCD02013-1F ₁									
CWI52345XAtil	118	76	66.4	42	51.6	9:7	3.19	0.80-0.50	
TCD02013-2F ₁									
Total	182	115	102	67	79.6	9:7	3.559	0.20-0.05	

RO = Resistentes observados; **RE** = Resistentes esperados; **SO** = Susceptibles observados; **SE** = Susceptibles esperados; **Rel fen.** = Relación fenotípica; **GL** = Grados de libertad.

Las cruza directa y recíproca de la variedad Altar C84 por el genotipo CWI52264 se muestran en el Cuadro 13. Se observa que en la cruza directa dos plantas se ajustaron a la relación fenotípica de 9:7, una planta más segregó para la relación 7:9, mientras que en la otra planta sus resultados se adaptaron a las dos relaciones anteriores; al sumar los valores de las progenies de las cuatro plantas se observa que la segregación se ajustó a la relación fenotípica de 9:7, lo que indica que la resistencia es conferida por dos genes complementarios. En la cruza recíproca se evaluaron dos plantas que mostraron proporciones fenotípicas de 9:7 y 3:1; al realizar la suma de las segregaciones de estas dos plantas, la proporción observada fue de 9:7, por lo que se determina que también dos genes complementarios están involucrados en la resistencia de este progenitor.

Cuadro 13. Comportamiento de la resistencia a roya de la hoja en plántulas F₂ de las cruzas directas y recíprocas entre Altar (susceptible) y CWI52264 (resistente).

CRUZA Y GENEALOGÍA	TOTAL	RO	RE	SO	SE	REL FEN.	X²	PROBABILIDAD 1GL
Cruza directa								
AltarXCWI52264 TCD02016-1F ₁	90	37	39.4	53	50.6	7:9	0.26	0.80-0.50
AltarXCWI52264 TCD02016-2F ₁	104	63	58.5	41	45.5	9:7	0.791	0.50-0.20
AltarXCWI52264 TCD2016-3F ₁	62	36	34.9	26	27.1	9:7	0.083	0.80-0.50
AltarXCWI52264 TCD2016-4F ₁	55	25	24.1	30	30.9	7:9	0.065	0.80-0.50
			30.9		24.1	9:7	2.605	0.20-0.05
Total	311	161	175	150	136	9:7	2.538	0.20-0.05
Cruza Recíproca								
CWI52264XAltar TCD02015-1F ₁	96	51	54	45	42	9:7	0.381	0.80-0.50
CWI52264XAltar TCD02015-2F ₁	69	47	51.8	22	17.3	3:1	1.744	0.20-0.05
Total	165	98	92.8	67	72.2	9:7	0.663	0.50-0.20

RO = Resistentes observados; **RE** = Resistentes esperados; **SO** = Susceptibles observados; **SE** = Susceptibles esperados; **Rel fen.** = Relación fenotípica; **GL** = Grados de libertad.

V. DISCUSIÓN

Para realizar el estudio de la resistencia a royas que un genotipo tiene, éste generalmente se cruza con un genotipo susceptible. En la generación F_2 de esta cruce se espera la máxima segregación de caracteres. Mediante la separación de clases o fenotipos en resistentes y susceptibles, se determina el número de genes que están controlando la resistencia. Además permite hacer inferencia de la acción génica, por ejemplo un gen puede ser dominante o recesivo, también puede determinar que la resistencia está controlada por 1, 2 o más genes.

En la presente investigación, en general se observó cierta variación en las relaciones fenotípicas obtenidas en plantas individuales de cada cruce. Al realizar el conteo del total de plántulas evaluadas por cada cruce, los resultados indicaron que en la mayoría de las cruces la segregación se ajustó a la relación fenotípica 9:7, mientras que en la cruce que involucra el cultivar CWI52271 con Altar C84 segregó hacia un gen simple dominante (3:1), al igual que CWI52274 con Altar C84, información que puede evidenciar que al menos estos dos trigos basan su resistencia a la roya de la hoja en un fondo genético diferente a los demás.

Aun cuando el resultado final de la segregación de las cruces directas y recíprocas de los progenitores CWI52201 por Altar C84 fue de dos genes complementarios, en los resultados observados en la progenie de plantas

individuales de la cruce directa, se determinó la presencia de un gen dominante en una planta y dos genes recesivos duplicados en otra. En la cruce recíproca no se detectó variación en la relación fenotípica, dos genes complementarios controlaron la resistencia. Al cruzar el mismo progenitor resistente CWI52201 por el progenitor susceptible Atil C2000, se observó cierta discrepancia en el resultado final con respecto al obtenido en cada una de las progenies de las plantas individuales de la cruce directa, este resultado indicó la presencia de dos genes recesivos duplicados. En la primera planta se determinó una relación fenotípica significativa que señaló la presencia de dos genes recesivos duplicados y dos genes complementarios, en la segunda planta, se detectó a dos genes recesivos duplicados. Al observar el resultado final en la cruce recíproca, se deja ver que no existió diferencia con respecto al logrado en las plantas individuales, pero si confirma la presencia de dos genes complementarios involucrados en la resistencia.

Las diferencias en las frecuencias de 7:9 y 9:7 son mínimas, por lo que cualquier error en la clasificación de plantas intermedias y susceptibles puede desviar la proporción hacia uno u otro lado. Sin embargo, al aumentar el tamaño de muestra mediante la suma de los resultados de las plantas individuales se clarifica la discrepancia, lo que indica que el tamaño de muestra es muy importante.

Poco se ha reportado en la literatura respecto a la presencia de dos genes recesivos duplicados, Fitzgerald *et al.* (1957), al observar la relación fenotípica

7:9 en estudios de la herencia reportaron la presencia de dos genes recesivos duplicados. Estos genes fueron designados *Lr7* y *Lr8* que controlaron la resistencia en la raza 65 de roya de la hoja. Otro autor que reportó recesividad en la herencia fue Statler (1973), quién observó una relación fenotípica de 1:15, que indica la presencia de dos genes recesivos presentes en la variedad Leeds de trigos duros. De igual manera, Ortiz *et al.* (1976) encontraron resistencia condicionada por dos genes recesivos en la variedad Crane 'S'. La diferencia entre dos genes recesivos duplicados y dos genes recesivos se logra observar al determinar las relaciones fenotípicas que son 7:9 y 1:15, respectivamente.

En el conteo total de las progenies de las cruzas directas y recíprocas de los progenitores CWI52271 por Altar C84, se determinó una relación fenotípica consistente de 3:1, que señala la presencia de un gen simple dominante.

En las cruzas realizadas en el presente estudio, los resultados se ajustaron a diferentes relaciones fenotípicas, una de las cuales es la gobernada por un gen dominante (3:1), lo que significa que este resultado fue determinado por una relación fenotípica de 3 resistentes y 1 susceptible y que las cruzas de los progenitores segregaron un 75% de plantas resistentes y solo un 25% de plantas susceptibles. Zhang y Knott, (1990) reportaron la presencia del gen dominante (*Lr17*) en la variedad Quilafen. De la misma manera, Ortiz *et al.* (1976) determinaron que en la variedad Cocorit 71 de trigos duros la resistencia fue conferida por un gen dominante.

Al cruzar el progenitor CWI52271 con Atil C2000 se observó variación en los resultados. Así al analizar el total de las progenies de las plantas de la cruce directa el resultado indicó la presencia de un gen simple dominante. En la primer planta individual se detectó a dos genes complementarios confiriendo resistencia, la segunda presentó un gen dominante. En la cruce recíproca se observó nuevamente variación en el resultado del total con respecto al obtenido en la cruce directa. El resultado final señaló la presencia de dos genes complementarios, al igual que la primer planta. La diferencia se observó en las otras dos plantas, ya que la segunda denota la existencia de un gen simple dominante y en la tercera los datos se ajustaron para dos genes recesivos duplicados y dos genes complementarios.

Existe una serie de factores que pueden producir sesgos en la evaluación de plántulas resistentes y susceptibles, de ahí la importancia de evaluar plantas individuales y finalmente contabilizar el total para confirmar resultados.

Al analizar el total de la progenie de plántulas de la cruce del progenitor resistente CWI52274 por Altar C84, donde se observa la presencia de un gen dominante permitió constatar lo observado en la mayoría de las plantas individuales. Es decir, la presencia de un gen dominante, controlando la resistencia, en la mayoría de las plantas evaluadas por separado, a excepción de una sola donde se observó la presencia de dos genes complementarios.

Cuando el progenitor Atil C2000 fue cruzado con CWI52274 la relación fenotípica observada en la cruce directa no fue diferente a la que se detectó en la cruce recíproca.

Al realizar el conteo total de cuatro plantas analizadas en la cruce recíproca fue clara la presencia de dos genes complementarios, sólo en una planta un gen dominante controló la resistencia.

La relación fenotípica obtenida en el total de la cruce de los progenitores CWI52345 por Altar C84, no fue muy significativa para determinar el número de genes involucrados en la resistencia. Los resultados obtenidos en la progenie de plantas individuales presentaron cierta discrepancia. Al obtener la suma del total de dos de las cuatro plantas evaluadas se detectó un gen dominante, de igual manera al analizarlas por separado. Por otro lado, al sumar los resultados de las otras dos plantas la determinación fue de dos genes complementarios. Aunque en una de ellas, la relación fenotípica 7:9 y 9:7 determinaron la presencia de dos genes recesivos duplicados y dos genes complementarios; en la última planta dos genes complementarios gobernaron la resistencia.

Al sumar el total de la progenie de la cruce directa de Atil C2000 por CWI52345 se detectó la presencia de dos genes complementarios (9:7), aunque en la primera de las dos plantas individuales los resultados se ajustaron a las relaciones fenotípicas 3:1 y 9:7, mientras que en la segunda planta la segregación indicó la presencia de dos genes complementarios. Al analizar el total de las progenies de las plantas de la cruce recíproca la relación fenotípica

se ajustó para dos genes complementarios involucrados en la resistencia, resultado que no varía con respecto al obtenido en las plantas individuales.

Las observaciones en la progenie de la cruza Altar C84 por CWI52264 indican la presencia de dos genes complementarios (9:7) en la evaluación total de las plantas. Este resultado muestra cierta discrepancia con relación al obtenido en las plantas individuales. En una de las cuatro plantas se detectó la presencia de dos genes recesivos duplicados (7:9), a diferencia de dos plantas más en donde existen dos genes complementarios, mientras que en la planta restante el resultado indicó ser significativo para 7:9 y 9:7. Los resultados del total de plantas de la cruce recíproca entre estos dos progenitores indican también la presencia de dos genes complementarios. Esta misma relación fenotípica se observó en la primer planta a diferencia de la segunda planta, en donde se detectó un gen dominante condicionando la resistencia.

Las frecuencias de plantas resistentes y susceptibles y/o familias resistentes y susceptibles de 9:7, no se pueden distinguir de la presencia de un gen supresor para uno de los genes. Se ha encontrado que los genes supresores en este 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, 1992). Si las frecuencias observadas son el resultado del gen supresor *Lr23*, éste debería estar presente en el progenitor susceptible (Nelson *et al.*, 1997; Aguilar *et al.*, 1999).

Los resultados en la mayoría de las cruzas indicaron la interacción complementaria de dos genes (9:7). La expresión fenotípica de resistencia está condicionada a que los dos genes complementarios estén presentes en forma homocigota, por ejemplo (AABB). La acción de genes complementarios dominantes no se ha detectado en ninguno de los estudios anteriores en trigos duros a roya de la hoja, aunque dos genes recesivos complementarios (*aabb*) fueron encontrados en la variedad Ramsey (Rashid *et al.*, 1976).

Por definición, genes complementarios es la acción conjunta de dos genes dominantes independientes. Por lo tanto, para que se exprese la resistencia ambos alelos en forma homocigotica (AABB) deben estar presentes en la planta. El primer caso de genes complementarios fue documentado por Baker (1966), quién determinó la presencia de dos genes dominantes complementarios condicionando la resistencia en la variedad Bond de avena, para roya de la corona. Posteriormente, Singh y McIntosh (1984a) determinaron la presencia de dos genes complementarios en la variedad Gatcher confiriendo resistencia para *Puccinia triticina* E. Singh y McIntosh (1984b) designaron a los genes *A* y *B* como responsables de la resistencia a *Puccinia recondita tritici* localizados en los cromosomas 4A β y 3BS respectivamente. Al gen *B* lo designaron *Lr27* y al gen *A* *Lr31*. Estos autores mencionan también que ambos genes deben estar presentes para la expresión de la resistencia en trigos como CS ('Hope' 3B) y Gatcher.

Una manera de comprobar la acción de genes complementarios es entrecruzando progenies susceptibles (Baker, 1966; Singh y McIntosh, 1984a).

Los resultados obtenidos de segregaciones de plantas F_2 podrían en determinado momento corroborarse al realizar estudios en familias F_3 , lo cual ayudaría para obtener una mayor precisión en los resultados. 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 más de dos genes.

VI. CONCLUSIONES

De acuerdo con los resultados obtenidos se concluye lo siguiente:

Los trigos ventureros no son genotipos genéticamente homogéneos para la resistencia a la raza BBG/BN de roya de la hoja.

La genética de la resistencia a la roya de la hoja en los diferentes genotipos evaluados es de herencia simple y está condicionada por un número reducido de genes (1 a 2).

El tipo de acción génica que opera en la resistencia de los trigos ventureros fue dominante.

La resistencia de la roya de la hoja en los trigos CWI52201, CWI52345 y CWI52264 fue determinada por la presencia de dos genes complementarios, mientras que la resistencia en los cultivares CWI52271 y CWI52274, al cruzarse con Altar C84 se debió a la presencia de un gen dominante. Al cruzar CWI52271 y CWI52274 con Atil C2000 se determinó la presencia de dos genes complementarios.

Existe la necesidad de continuar con investigaciones que permitan la identificación de genes así como evaluar mayor número de colectas de trigos

aventureros, ya que seguramente existe variación entre estas que podrán ayudar a identificar más genes.

Estas fuentes de resistencia por su origen deben combinarse con otros genes en un programa de mejoramiento genético a corto y mediano plazo, con el objetivo de conjuntarlos en las nuevas variedades de trigos duros lo que permitirá controlar genéticamente a la roya de la hoja.

VII. LITERATURA CITADA

- Ali I., A. P. Roelfs, and J. Huerta-Espino. 1994. Inheritance of Leaf Rust Resistance in Wheat Cultivars Morocco and Little club. *Plant Disease*. 78:383-384.
- Aguilar R., V. H., R. P. Singh y J. D. Molina G. 1999. Genética de la resistencia a la roya de la hoja de cuatro trigos sintéticos hexaploides. *Revista. Fitotecnia Mexicana*. Vol. 22:215-226.
- Aguilar R., V. H., R. P. Singh, J. D. Molina G. y J. Huerta-Espino. 2000. Herencia de la resistencia a la roya de la hoja en cuatro trigos sintéticos hexaploides. *Agrociencia*. 34: 235-245.
- Álvarez Z., R., C. M. Armenta-Castro y P. Figueroa-López. 2001. Opciones de control químico de la roya de la hoja del trigo (*Puccinia recondita* f. sp. *Tritici*). in G. Fuentes Dávila, Ed. *Memorias del XXVIII Congreso Nacional de Fitopatología*, A. C. 15-18 Julio 2001, Santiago de Queretaro, Qro., México. F-119 pp.
- Anikster, Y., W. R. Bushnell, T. Eilam, J. Manisterski, and A. P. Roelfs. 1997. *Puccinia recondita* causing leaf rust on cultivated wheats and rye. *Canadian Journal Botany*. 75: 2082-2096.
- AOASS. 2003. La producción de trigo cristalino en México. En Primera Reunión Nacional del Consejo Mexicano del trigo. Cd. Obregón, Son. México. 4 de diciembre del 2003. (3ª. Ponencia magistral)
<http://www.aoass.com/comercialización.html>.
- Baker, E. P. 1966. Isolation of complementary genes conditioning crown rust resistance in the oat variety Bond. *Euphytica*, 15:313-318.

- Bechere, E., T. Tessema, M. Hulluka, and Y. Andenow. 1994. Breeding durum wheat for resistance to leaf and stem rusts in Ethiopia.. Breeding for resistance with emphasis on durability. Proceedings of regional workshop for eastern, central and southern Africa, held at Njoro, Kenya, October 2-4, 1994. pp: 125-132.
- Bolat, N., and A. P. Roelfs. 1991. Resistance of durum wheats used as differential hosts for stem rust. *Plant Disease*. 75: 563-568.
- Borlaug, N. E. 1954. Mexican wheat production and its role in the epidemiology of stem rust in North America. *Phytopathology* 44:398-404.
- Camacho-Casas, M., P. Figueroa-López, J. Huerta-Espino, J. Martínez-Santana, y P. Felix-Valencia. 2001. Tarachi F2000 y Atil C2000, nuevas variedades de trigo para el noroeste de México. SAGARPA-INIFAP-Centro de Investigación Regional del Noroeste, Campo Experimental Valle del Yaqui. Ciudad Obregón, Sonora, México, Folleto Técnico Número 43. p. 24.
- Chester, K. S. 1946. The nature and prevention of the cereal rusts as exemplified in the leaf rust of wheat. *Chronica Botanica*, Waltham, Mass. U.S.A. department of botany and plant pathology. Oklahoma Agricultural and Mechanical College. 269 pp.
- De Oliveira C., C. E. y A. W. Penteado Ferreira Filho. 2000. Cultivo de trigo duro no Brasil. IAC-Centro de plantas graníferas. *O Agronomico*. Campinas 52(1):13-18.
- Dubin, H. J. and E. Torres. 1981. Causes and consequences of the 1976-1977 whet leaf rust epidemic on the northwest México. *Annual Review Phytopathology*. 19:41-49.

- Figueroa L., P., L. A. Gaxiola-Verdugo., A. Suárez-Beltrán., R. Álvarez-Zamorano, y M. Camacho-Casas. 2001. Monitoreo de la epidemia de la roya de la hoja en trigo cristalino en el Valle del Yaqui, Son. En el ciclo 2000-2001. *In: Memorias XXVIII Congreso Nacional de Fitopatología*, Queretaro, Qro. p. F-148.
- Fitzgerald, P. J., R. M. Caldwell, and O. E. Nelson Jr. 1957. Inheritance of resistance to certain races of leaf rust of wheat. *Agronomy Journal* 49: 539-543.
- Gardner, E. J., M. J. Simons, y D. P. Snustad. 1998. *Principios de Genética*. Limusa Wiley México, D. F. 149 pp.
- Gupta, S. R. G. Saini, y A. K Gupta. 1995. Genetic analysis of resistance of leaf-rust (*Puccinia recondita* f. sp. *tritici*) pathotypes in the durum wheats 'BW34' y 'DWL5023. *Plant Breeding*. 2: 176-178.
- Herrera-Foessel, S. A., R. P. Singh, J. Huerta-Espino, J. Yuen, and A. Djurle. 2003. Diversity of resistance to leaf rust in five CIMMYT germoplasm derived durum wheats. *In: Proceedings of the Tenth International Wheat Genetics Symposium* 1-6 september 2003. Paesetum, Italy. Volume 1: 361-363.
- Huerta-Espino, J. and A. P. Roelfs. 1989. Physiological specialization on leaf rust on durum wheat. *Phytopathology* 79:1218.
- Huerta-Espino J. y B. Skovmand. 2000. Origen, Botánica y taxonomía del trigo. *In: El trigo de temporal en México*. Villaseñor M., H. E. y E. Espitia R. (Eds.) SAGAR, INIFAP. CIR-CENTRO y CEVAMEX, México. pp: 25-38.

- Huerta-Espino, J. y R. P. Singh. 2000. Las royas del trigo. *In*: El trigo de temporal en México. Villaseñor M., H. E. y E. Espitia. R. (Eds.) SAGAR, INIFAP, CIR-CENTRO y CEVAMEX. México. pp: 231-251.
- Kema, G. H. J., and W. Lange. 1992. Race-specific suppression of resistance to yellow rust in synthetic hexaploids of wheat. *Vortr. Pflanzenzuchtg.* 24: 206.
- Legaria S., J. P. y A. Muñoz O. 1992. Interacción de variedades de trigo con ambientes críticos de la Mixteca Alta Oaxaqueña. *Revista Fitotecnia Mexicana.* 15: 40-50.
- Long, D. L., and J. A. Kolmer. 1989. A North American system of nomenclature for *Puccinia recondita* f. sp. *Tritici*. *Phytopathology.* 79:525-529.
- Mains, E. B. y H. S. Jackson. 1926. Physiologic specialization in the leaf rust of wheat, *Puccinia triticina* Erikss. *Phytopathology.* 16:89-120.
- Martínez-Santana J. De J. 1985. Álamos TCI83 y Altar C84 nuevas variedades de triticale y trigo duro. SARH-INIA- Centro de Investigaciones Agrícolas del Noroeste, Campo Experimental Valle del Yaqui. Ciudad Obregón, Sonora, México, Folleto Técnico Número 5 p.16.
- 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 Science.* 37: 1928-1936.
- Ortiz F., G., V. A. Rodríguez y M. A. Quiñónez. 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.

- Osorio A., L. 1992. Resistencia a sequía en trigos ventureros (*Triticum aestivum* L.). Tesis de maestría en Ciencias. Centro de Genética. Colegio de Postgraduados. Montecillo, México. 130 pp.
- Rashid, G., J. S. Quick, and G. D. Statler. 1976. Inheritance of leaf rust resistance in three durum wheats. *Crop Science*. 16: 294-296.
- Rodríguez P. J. E. 1991. Comparación de trigos (*Triticum aestivum* L.) de riego y seco bajo deficits hídricos. Tesis Centro de Genética. Colegio de Postgraduados, Montecillo, México. 139 pp.
- Roelfs, A. P. 1978. Estimated losses caused by rust in small grain cereals in the United States. 1918-1976. *Misc. Publ. U. S. Dept. Agric.* 1363: 1-85.
- Roelfs, A. P. 1984. Race specificity and methods of study *In: The cereal rusts* Vol. I Origins, specificity, structure and physiology. W. R. Bushnell y A. P. Roelfs (eds.) Academic Press, Orlando, Florida pp: 131-134.
- 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. pp. 81.
- Roelfs, A. P., and J. W. Martens. 1988. An international system of nomenclature for *Puccinia recondita* f. sp. *Tritici* *Phytopathology*. 78: 526-533.
- Romero C., S. 1988. Hongos fitopatógenos. Universidad Autónoma Chapingo, Dirección General del Patronato Universitario. México. pp. 347.

- Salazar H., F. J., P. Figueroa L., y R. P. Singh. 1993. Estimación de pérdidas potenciales por roya de la hoja (*Puccinia recondita* Rob. Ex Desm.) en trigo en el Sur de Sonora. *Revista Mexicana de Fitopatología*. 11 (1): 41-46.
- Secretaría de agricultura, Ganadería, Desarrollo rural, Pesca y Alimentación. Norma Oficial Mexicana NOM-001-FITO-2001, Por la que se establece la campaña contra el carbón parcial del trigo. México. Viernes 8 de febrero del 2002. *Diario Oficial*.
- 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 Disease*. 75:790-794.
- Singh, R. P., E. Bechere and O. Abdalla. 1993. Genetic analysis of resistance to leaf rust in nine durum wheats. *Plant Disease*. 77(5): 460-463.
- Singh, R. P. and H. J. Dubin. 1997. Sustainable control of wheat diseases Mexico. In: Primer Simposio internacional de trigo Memorias. 7-9 de abril de 1997. Cd. Obregón, Sonora. pp: 93-102.
- Singh, R. P., J. Huerta-Espino y A. P. Roelfs. 2002. The wheat rusts. In: Bread wheat improvement and production. Series No. 30 B.C. Curtis, S. Rajaram y H. Gómez Macpherson. (Eds.). FAO Rome, Italy pp: 227-249.
- Singh, R. P., J. Huerta-Espino, P. Figueroa, L., and W. Pfeiffer. 2004. Occurrence and impact of a new leaf rust race on durum wheat in the Northwestern Mexico during 2001-2002. *Plant Disease*. 87: En prensa.
- Singh, R. P. and R. A McIntosh. 1984a. Complementary genes for reaction to *Puccinia recondita tritici* in *Triticum aestivum*. I. Genetic and linkage studies. *Canadian Journal of Genetics and Cytology*. 26 (6): 723-735.

- Singh, R. P. and R. A. McIntosh 1984b. Complementary genes for reaction to *Puccinia recondita tritici* in *Triticum aestivum*. II. Cytogenetic studies. Canadian Journal of Genetics and Cytology. 26 (6): 736-742.
- Skovmand, B., J. Huerta- Espino, C. Velásquez, and R. P Singh. 2002. Rust resistance from Missionary wheats to fields of modern farmers. (C08-Skovmand 173318-oral). American Society of Agronomy. Crop Science Society of America. Soil Science Society of America. 2002 Annual meetings November 10-14 Indianapolis, IN.
- Stakman, E. C. y F. S. Piemeisel. 1917. Biologic forms of *Puccinia graminis* on cereals and grasses. Journal Agriculture Research. 4: 193-200.
- Stanfield, W. D. 1983. Shaum's Outline series theory and problems of Genetics 2/ed. Mc Grow-Hill Inc., U. S. A. 574 pp.
- Statler, G. D. 1972. A genetic analysis of leaf rust resistance in Red River 68. Phytopathology. 62: 866-869.
- Statler, G. D. 1973. Inheritance of leaf rust resistance in Leeds durum wheat. Crop Science. 13: 116-117.
- Strickberger, M. W. 1988. Genética. Traducción De Genetics de la 3 ed. 1985. Barcelona: Omega. 869 pp.
- Villareal, R. L., R. P. Singh and A. Kazi-Mujeeb. 1992. Expression of resistance to *Puccinia recondita* f. sp. *Tritici* in synthetic hexaploide wheats. Vortr. Planzenzucctg. 24: 253-255.

- Villaseñor E., O. M., J. Huerta-Espino, S. G. Leyva M., E. Villaseñor M., y E. Espitia R. 2003. Análisis de virulencia de la roya de la hoja (*Puccinia triticina* Eriks.) del trigo (*Triticum aestivum* L.) en los valles altos de México. *Revista Mexicana de Fitopatología*. 21: 56-62.
- Villaseñor M., H. E. 2000. Importancia del trigo. *In*: El trigo de temporal en México. Villaseñor M., H. E. y E. Espitia R. (Eds.). SAGAR, INIFAP. CIR-CENTRO y CEVAMEX, México. pp: 7-24.
- Zhang, H. and D. R. Knott. 1990. Inheritance of leaf rust resistance in durum wheat. *Crop Science*. 30:1218-1222.
- Zhang, H. and D. R. Knott. 1993. Inheritance of adult plant resistance to leaf rust in six durum wheat cultivars. *Crop Science*. 33: 694-697.