



Agrociencia

ISSN: 1405-3195

agrocien@colpos.mx

Colegio de Postgraduados

México

Aguilar Rincón, Víctor H.; Singh, P. R.; Molina Galán, José; Huerta Espino, Julio
Herencia de la resistencia a la roya de la hoja en cuatro trigos sintéticos hexaploides
Agrociencia, vol. 34, núm. 2, marzo / abril, 2000, pp. 235-246
Colegio de Postgraduados
Texcoco, México

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=30234213>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

HERENCIA DE LA RESISTENCIA A LA ROYA DE LA HOJA EN CUATRO TRIGOS SINTÉTICOS HEXAPLOIDES

INHERITANCE OF RESISTANCE TO LEAF RUST IN FOUR SYNTHETIC HEXAPLOID WHEATS

Víctor H. Aguilar-Rincón¹, P. R. Singh², José D. Molina-Galán¹ y Julio Huerta-Espino³

¹Especialidad de Postgrado en Genética. IREGEP. Colegio de Postgraduados. 56230, Montecillo, Edo. de México. ²CIMMYT. Lisboa 27. Apartado Postal 6-641. 0660, México, D. F. ³Campo Experimental Valle de México-INIFAP. Apartado Postal 10. 56230, Chapingo, Edo. de México.

RESUMEN

La roya de la hoja (causada por *Puccinia recondita* f. sp. *tritici*) es una enfermedad frecuente del trigo (*Triticum aestivum* L.). *Triticum tauschii* es una especie silvestre útil como fuente importante de nuevos genes de resistencia a enfermedades, que puede utilizarse en el mejoramiento genético de este cultivo. El programa de cruza amplias del Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT) ha desarrollado varios trigos sintéticos hexaploides (SH) mediante cruza interespecíficas entre *T. turgidum* (genomio AABB) y *T. tauschii* (genomio DD). Estos sintéticos se cruzan fácilmente con variedades hexaploides debido a que ambos presentan el mismo genomio. Este trabajo presenta los resultados de la herencia de la resistencia a roya de la hoja de cuatro SH. Los sintéticos fueron cruzados con los progenitores susceptibles Morocco, Chinese Spring, Opata 85, y Sonora 64. La segregación de la resistencia fue evaluada en las generaciones F₂, F₃, y F₂CR₁ de las cruza con Morocco, y en la generación F₃ en las cruza con los otros progenitores susceptibles. También fueron evaluadas poblaciones F₂ de las cruza SH 1 x SH 3, SH 1 x SH 4, y SH 3 x SH 4. La resistencia en SH 1 y SH 4 fue conferida por un mismo gene simple dominante, en el SH 2 por un gen recesivo, y en el SH 3 por un gene dominante. No obstante que los SH mostraron una baja severidad, las líneas F₃ de las cruza con Morocco, que fueron homocigóticas para los genes de resistencia en las pruebas en plántula, fueron susceptibles en la evaluación de campo. Esto indica que los genes de resistencia en las pruebas de plántula probablemente no fueron útiles para el control de la roya.

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

INTRODUCCIÓN

La roya de la hoja del trigo (*Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Rob ex Desm.) es una de las principales enfermedades de este cultivo (Roelfs, 1988), y la resistencia genética es, desde el punto de vista económico y ambiental, uno de los métodos más efectivos para su

ABSTRACT

Leaf rust (caused by *Puccinia recondita* f. sp. *tritici*) is a common disease of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Triticum tauschii*, a wild species, is useful as an important source of new disease resistance genes that can be used in wheat improvement. The Wide Crosses Program of the International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT) has developed several synthetic hexaploid (SH) wheats through interspecific crosses involving *T. turgidum* (AABB genome) and *T. tauschii* (DD genome). These synthetics cross easily with hexaploid cultivars because both have the same genome. This paper presents the results of inheritance of resistance to leaf rust in four SH. These synthetics were crossed with the susceptible parents Morocco, Chinese Spring, Opata 85, and Sonora 64. Segregation of resistance to leaf rust was evaluated in F₂, F₃, and BC₁F₂ populations for crosses involving Morocco, and F₃ for crosses with the other susceptible parents. F₂ populations in SH 1 x SH 3, SH 1 x SH 4, and SH 3 x SH 4 were also evaluated. Resistance was conferred by the same dominant gene in SH 1 and SH 4, one recessive gene in SH 2, and one dominant gene in SH 3. The F₃ lines in Morocco crosses, homozygous for resistance genes in seedling tests, were susceptible in field tests although the SH showed low field severity. This indicates that resistance genes detected in the seedling tests were probably non functional in the adult plant.

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

INTRODUCTION

Leaf rust (*Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Rob. ex Desm.) is one of the most important wheat diseases (Roelfs, 1988), and genetic resistance is one of the most economically and environmentally friendly methods of disease control (Dubin and Rajaram, 1996). Wild relatives of wheat (*Triticum aestivum* L.) have been important sources of new disease resistance genes for breeding (Feldman and Sears, 1981; Cox *et al.*, 1992). *T. tauschii* (DD) is among the wild relatives of wheat from which several specific leaf rust (*Lr*) resistance genes have been obtained (such as *Lr21*, *Lr22a*, *Lr32*, *Lr39*, *Lr40*, *Lr41*, *Lr42* and *Lr43*). *T. tauschii* occurs widely in several ecological areas and has been considered one of the

control (Dubin y Rajaram, 1996). En el mejoramiento genético del trigo (*Triticum aestivum* L.), las especies silvestres emparentadas con éste han sido fuente importante de nuevos genes de resistencia a enfermedades (Feldman y Sears, 1981; Cox *et al.*, 1992). Entre las especies silvestres de donde se han obtenido numerosos genes de resistencia específica *Lr* (como *Lr21*, *Lr22a*, *Lr32*, *Lr39*, *Lr40*, *Lr41*, *Lr42* y *Lr43*) se encuentra *T. tauschii* (DD), la cual tiene una amplia distribución ecológica y ha sido considerada una de las especies diploides más importante del grupo *Triticum-Aegilops* (Zohary *et al.*, 1969; Cox *et al.*, 1992). Además, *T. tauschii* es una especie a la que se le ha puesto particular atención para producir sintéticos hexaploides (AABBDD), obtenidos mediante cruza interespecíficas entre *Triticum turgidum* (AABB) con diferentes accesiones de *T. tauschii* (DD) (Mujeeb-Kazi, 1995).

El objetivo del presente trabajo fue estudiar la herencia de la resistencia a la roya de la hoja de cuatro trigos sintéticos hexaploides (AABBDD) provenientes de las cruza interespecíficas entre *T. turgidum* (AABB) y *T. tauschii* (DD).

MATERIALES Y MÉTODOS

Los cuatro trigos sintéticos hexaploides (SH) utilizados en este estudio fueron obtenidos en el Programa de Cruza Amplias del CIMMYT (Cuadro 1). Estos SH, junto con sus progenitores y cuatro variedades de trigo común, inicialmente fueron evaluados en estado de plántula por su tipo de infección (TI) con las siguientes razas de *Puccinia recondita* f. sp. *tritici*, NCJ/BN, KBB/JP, CBJ/QL, TBB/JP, MCD/SM, NBJ/GL, MCJ/SP, CBJ/QB, TBD/TM, TCB/TD, TCB/TB, LCJ/BN y BBB/BN (Singh, 1991). Las evaluaciones se efectuaron en condiciones de invernadero en El Batán, Edo. de México, entre agosto y septiembre de 1994, donde plántulas de nueve días de edad de cada material fueron inoculadas rociándolas con urediosporas suspendidas en aceite mineral (Soltrol 170; Phillips 66 Co., Bortlesville, OK), colocándolas posteriormente en una cámara de rocío por 12 a 14 h en temperaturas entre 18 y 20 °C. Finalmente, las plántulas fueron transferidas a otro invernadero, bajo un régimen de temperatura entre 18 y 24 °C. El TI fue registrado entre 9 y 11 días después de la inoculación usando una escala de 0 a 4 (Roelfs *et al.*, 1992).

Por otra parte, cada uno de los SH fue cruzado con la variedad hexaploide susceptible Morocco; de cada cruza, en los ciclos agrícolas

Cuadro 1. Pedigrí de los cuatro sintéticos hexaploides (*Triticum turgidum* x *T. tauschii*) incluidos en el estudio.

Table 1. Pedigrees of the four synthetic hexaploids (*Triticum turgidum* x *T. tauschii*) used in the study.

Sintético	Pedigrí
1	Croc 1/ <i>T. tauschii</i> CIMMYT accesión-215
2	D67.2/ <i>T. tauschii</i> CIMMYT accesión-220
3	68112/Ward/ <i>T. tauschii</i> CIMMYT accesión-369
4	Sterna/ <i>T. tauschii</i> CIMMYT accesión-358

most valuable diploid species of the *Triticum-Aegilops* group (Zohary *et al.*, 1969; Cox *et al.*, 1992). Besides, the species *T. tauschii* (DD) has received special attention to produce synthetic hexaploids (AABBDD), obtained by interspecific crosses of *T. turgidum* (AABB) to different accessions of *T. tauschii* (Mujeeb-Kazi, 1995). The objective of this research was to determine the inheritance of leaf rust resistance in four synthetic hexaploids (AABBDD) resulting from the interspecific crosses of *T. turgidum* (AABB) and *T. tauschii* (DD).

MATERIALS AND METHODS

The four synthetics used in this study were provided by the Wide Crosses Program of CIMMYT (Table 1). The synthetics, their parents, and four bread wheat varieties were initially tested at seedling stage with the following races of *Puccinia recondita* f. sp. *tritici*: NCJ/BN, KBB/JP, CBJ/QL, TBB/JP, MCD/SM, NBJ/GL, MCJ/SP, CBJ/QB, TBD/TM, TCB/TD, TCB/TB, LCJ/BN and BBB/BN (Singh, 1991) to determine their infection type (IT) responses. The evaluations were made under greenhouse conditions at El Batán, México between August and September 1994. Nine-day seedlings of each genotype were inoculated by spraying with a suspension of leaf rust spores suspended in light mineral oil (Soltrol 170; Phillips 66 Co., Bortlesville, OK). Seedlings were placed in a greenhouse with temperatures between 18 to 24 °C. Infection types were recorded 9 to 11 days after inoculation using a 0 to 4 scale (Roelfs *et al.*, 1992).

Each of the four synthetics was crossed to the highly susceptible bread wheat cultivar Morocco (hexaploid); F₂, individual F₂ plant derived F₃ families, and BC₁F₂ (backcrossed to the susceptible cultivar) generations were obtained between 1994 and 1996 crop cycles. Five additional crosses, made during the 1995-1996 winter season, were as follows: Chinese Spring x SH 3, Opata 85 x SH 2, Opata 85 x SH 3, Opata 85 x SH 4 and Sonora 64 x SH 3. The F₃ generation was obtained for each cross from single F₂ plants during the 1996-1997 growing cycle. Finally, simple crosses were also made between the synthetics, and the F₂ generations were obtained.

Evaluation of F₂, F₃ and BC₁F₂ of the crosses of Morocco and Synthetics

From each of the Morocco and synthetic cross, three F₂ populations derived from three single F₁ plants were evaluated with two rust races in different tests by planting 50 seeds per population per race. Race TCB/TD was common for all F₂ generations, NCJ/BN was used in the F₂ generations of the SH 1 and SH 3 crosses, and CBJ/QL in the F₂ generations of the cross with SH 2. Based on IT, the number of resistant and susceptible seedlings was recorded for each of the population of 50 seedlings and χ^2 analysis was performed.

In the F₃ generation, 98 families per cross were evaluated with races TCB/TD and CBJ/QB; the planting involved 30 seeds of each line per race; the number of homozygous resistant or homozygous susceptible, as well as segregating lines were recorded and χ^2 analysis performed.

1994-1996 se obtuvieron las generaciones F_2 , F_3 derivadas de plantas individuales de F_2 , y F_2CR_1 retrocruzadas por el progenitor susceptible. Además, en el ciclo de invierno de 1995-1996 se hicieron las siguientes cruza entre variedades de trigo y los SH: Chinese Spring x SH 3, Opata 85 x SH 2, Opata 85 x SH 3, Opata 85 x SH 4, y Sonora 64 x SH 3; de cada cruza con estas tres variedades, en el ciclo 1996-1997, se obtuvo la generaciones F_3 derivadas de plantas individuales F_2 . Finalmente se obtuvieron cruza simples entre los diferentes SH, de donde se obtuvo las generaciones F_2 .

Evaluación de las generaciones F_2 , F_3 y F_2CR_1 de las cruza entre Morocco con los SH

De cada cruza entre Morocco y los SH se evaluaron tres poblaciones F_2 , derivadas de tres plantas F_1 , con dos razas de roya por separado; se sembraron 50 semillas de cada población por raza. La raza TCB/TD fue común a todas las generaciones F_2 , NCJ/BN en las dos generaciones F_2 de las cruza con los SH 1 y 3, y CBJ/QL en la F_2 de la cruza con el SH 2. En las 50 plántulas obtenidas de cada población, se registró el número de plántulas resistentes y susceptibles, según el TI, con los cuales se aplicó un análisis de χ^2 .

De la generación F_3 se evaluaron 98 líneas por cruza con las razas TCB/TD y CBJ/QL; se sembró 30 semillas de cada línea por raza y se registró el número de líneas homocigóticas resistentes, homocigóticas susceptibles, y segregantes, con lo cual se efectuaron las pruebas de χ^2 correspondientes.

De cada generación F_2CR_1 también se evaluaron 98 líneas únicamente con la raza TCB/TD, para lo cual se sembraron 15 semillas de cada línea. Se registró el número de líneas segregantes y susceptibles y, dentro de cada línea segregante, se contó el número de plántulas resistentes y susceptibles. Las clases de líneas o de plántulas dentro de líneas segregantes se compararon mediante la prueba de χ^2 .

Prueba multirracial de líneas F_3 en estado de plántula

De cada cruza entre Morocco y los SH 1, 2, 3 y 4 fueron seleccionadas 10 líneas F_3 homogéneas susceptibles y 18, 27, 7 y 17 líneas F_3 homogéneas resistentes, respectivamente. Estas 109 líneas fueron evaluadas en estado de plántula en invernadero con las razas TBD/TM, MCJ/QM, MCJ/SP, TCB/TB, NCJ/BN, LCJ/BN, CCJ/SP, CBJ/QL y MFB/SP; se sembraron 20 semillas por línea por raza.

Estudio de líneas F_3 en planta adulta bajo condiciones de campo

Las 109 líneas F_3 también fueron evaluadas en estado de planta adulta en El Batán, en el ciclo 1997, en parcelas de dos surcos de 1 m de longitud, y una semilla cada 5 cm. La epidemia de roya de la hoja se generó inoculando la raza MCJ/SP en plantas de la variedad susceptible Morocco (sembradas en las cabeceras de las parcelas). La severidad de la enfermedad se evaluó con base en la escala modificada de Cobb (Peterson *et al.*, 1948), en dos ocasiones: la primera cuando la variedad susceptible, Morocco, presentó 100 % de severidad, y la segunda dos semanas después.

From each BC_1F_2 generation, 98 lines were also evaluated with race TCB/TD by planting 15 seeds per line. The number of segregating and susceptible lines and the number of resistant and susceptible seedlings in each of the segregating lines were recorded. The lines as well as the seedlings within the segregating lines were compared using the χ^2 test.

Multi-race seedling tests of selected F_3 lines

Ten homozygous susceptible and 18, 27, 7, and 17 homozygous resistant F_3 lines were selected from each of the crosses between Morocco and SH 1, 2, 3 and 4, respectively. These 109 lines were tested at seedling stage under greenhouse conditions against races TBD/TM, MCJ/QM, MCJ/SP, TCB/TB, NCJ/BN, LCJ/BN, CCJ/SP, CBJ/QL and MFB/SP by planting 20 seeds per line per race.

Adult-plant evaluation of F_3 lines under field conditions

The above 109 F_3 lines were also evaluated at adult plant stage in the field at El Batán during the 1997 season in 2-row 1 m long plots with seed spaced 5 cm apart. The leaf rust epidemic was initiated by inoculating the susceptible spreader rows of Morocco (planted as clumps at both ends of the plots) with race MCJ/SP. The disease severity was recorded twice using the modified Cobb scale (Peterson *et al.*, 1948): the first reading was taken when Morocco reached 100 % severity, and the second reading two weeks after.

Evaluation of F_3 lines from the crosses of SH with Chinese Spring, Opata 85 and Sonora 64

From each cross, 148 F_3 lines were evaluated at seedling stage. Races TBD/TM and TCB/TD were used for crosses involving Chinese Spring and Sonora 64, TBD/TM and CBJ/QL in the crosses of Opata 85 with SH 3 and SH 4, and TBD/TM for Opata 85 x SH 2 cross. As in previous F_3 evaluations, the number of homozygous resistant, homozygous susceptible and segregating lines were recorded and tested for the corresponding χ^2 .

Evaluation of F_2 generation between the SH intercrosses

F_2 generations of the crosses: SH 1 x SH 3, SH 1 x SH 4 and SH 3 x SH 4 were evaluated as described for F_2 in crosses involving SH and Morocco. However, in this case only 30 seeds per population were inoculated with race NCJ/BN. A second evaluation was performed on five F_2 populations in SH 1 x SH 4 cross.

RESULTS AND DISCUSSION

Results of seedling evaluations of the four synthetics, their parents as well as the four susceptible bread wheat cultivars used as susceptible parents are given in Table 2. *T. tauschii* accessions 215, 220, 369 and 358 were highly resistant (IT: 0; to ;1+) to the different rust races. The tetraploid wheat D67.2/P66.270 (parent of

Evaluación de las generaciones F₃ de las cruzas entre los SH y las variedades Chinese Spring, Opata 85 y Sonora 64

De cada craza se evaluaron 148 líneas F₃ en estado de plántula. Las razas TBD/TM y TCB/TD se usaron en las cruzas con Chinese Spring y Sonora 64, TBD/TM y CBJ/QL en las cruza de Opata 85 con los SH 3 y 4, y TBD/TM en la craza Opata 85 x SH 2. Al igual que en la evaluación de líneas F₂ anteriores, se registró el número de líneas homocigóticas resistentes, homocigóticas susceptibles y segregantes, aplicándose las pruebas de χ^2 correspondientes.

Evaluación de la generación F₂ de las cruzas entre los diferentes SH

Las evaluaciones de la generación F₂ de las cruzas SH 1 x SH 3, SH 1 x SH 4, y SH 3 x SH 4 se hicieron de la misma forma que en la generación F₂ de la craza de los SH con Morocco; sin embargo, en este caso se utilizaron 30 semillas por población y la raza fue la NCJ/BN. Además, en la craza SH 1 x SH 4 se efectuó una segunda evaluación en cinco poblaciones F₂.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En el Cuadro 2 se observa los resultados de la evaluación de la resistencia en plántula de los cuatro sintéticos, sus progenitores y las cuatro variedades de trigo usadas

the SH 2) generally had a high level of resistance, whereas IT of the remaining tetraploids showed a higher variation range (*i.e.*, ;+ to 3+ for cultivar Croc1). Moreover, the rust resistance of these synthetics may have come from either of the parents.

SH 2 showed a higher IT than the parents, and SH 3 showed higher IT than the diploid parent. This phenomenon is known as resistance dilution (Kerber, 1987). On the other hand, SH 1 and SH 4 showed IT similar to their diploid parents that had higher level of resistance.

Among the susceptible hexaploid parents used in this study, Morocco and Chinese Spring were highly susceptible to all 13 rust races (Table 2). Sonora 64 carrying the *Lr1* gene (Singh and Rajaram, 1991), was highly susceptible to the races virulent to *Lr1*. Opata 85 carries *Lr10* and *Lr27+31* in seedlings and *Lr34* in adult plants (Singh and Rajaram, 1991; Sayre *et al.*, 1998); hence was susceptible to races virulent to *Lr10* and *Lr27+31* (KBB/JP, TBB/JP, MCD/SM, TBD/TM and MCJ/SP). Opata 85 was highly resistant when the races were avirulent to these genes (TCB/TB, TCB/TD and CBJ/QB) and displayed IT X to XX⁺ with races avirulent to *Lr27+31* (BBB/BN, CBJ/QL, LCJ/BN, NBJ/GL and NCJ/BN) (Table 2).

Resistance in SH 1 was determined by a single, partially dominant gene; and as shown in Table 3 the segregation in the F₃ and BC₁F₂ of Morocco x SH 1 conformed

Cuadro 2. Tipo de infección presentado por *T. durum*, *T. tauschii*, los sintéticos hexaploides y los progenitores, inoculados con 13 patotipos de *Puccinia recondita* f. sp. *tritici*.

Table 2. Infection types displayed by *T. durum*, *T. tauschii*, the synthetic hexaploids and the parents, inoculated with 13 pathotypes of *Puccinia recondita* f. sp. *tritici*.

<i>T. durum</i> , <i>T. tauschii</i> y sintéticos	Razas de <i>P. recondita tritici</i> y tipo de infección [†]												
	BBB/ BN	CBJ/ QL	LCJ/ BN	KBB/ JP	TBB/ JP	NBJ/ GL	MCD/ SM	TBD/ TM	TCB/ TB	TCB/ TD	NCJ/ BN	MCJ/ SP	CBJ/ QB
Croc 1	3	;+	;1 ⁻	3 ^{C3}	2 ^{+3C}	;12 ⁻	;1 ⁺	;23	;1	3 ⁺			
<i>T. tauschii</i> -215	0;	0;	;1 ⁻	0;	0;	0;	0;	0;	0;	0;			
Sintético 1	0;	;1 ⁺	;12	0;	0;	12	0;	0;	0;	0;	12		3
D67.2/P66.270	;1	;12	;1 ⁻	;1 ⁻	;	;1	0;	;	;+	;+			
<i>T. tauschii</i> -220	;1	1 ⁺	;1 ⁻	;	;	;	;	;1	;	;			
Sintético 2	12	12 ⁺	22 ⁺	12	12	12	23	12	12	12	2 ⁺³		33 ⁻
68112/Ward	1 ⁺²	23 ^C	1 ⁺	23 ^C	2	22 ⁺	;1 ⁻	1 ⁺²	23 ^C	12			
<i>T. tauschii</i> -369	;1 ⁻	1 ⁺	;1	;1	;1 ⁻	;1 ⁻	;	;1 ⁻	;1 ⁻	;1			
Sintético 3	12 ⁻	1	;12	12	;1 ⁻	12	;2 ⁻	;12 ⁻	;12 ⁻	;+	12		;1X a 33 ⁻
Sterna	1 ⁺	1 ^{+3C}	1	1 ^{+3C}	2 ^{+3C}	2 ⁺	;1 ⁻	2 ⁺	;12	2 ⁺³			
<i>T. tauschii</i> -358	0;	0;	;1 ⁻	0;	0;	0;	0;	0;	0;	0;			
Sintético 4	;	;	12	0;	0;	;1 ⁺	0;	0;	0;	0;	12		3 ^C
Progenitores utilizados como susceptibles													
Morocco	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺
Chinese Spring	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺
Opata 85	X	X ⁺	XX ⁺	3 ⁺	3 ⁺	X	3	3 ⁺	;1 ⁻	;1 ⁻	X ⁺	3 ⁺	;1 ⁻
Sonora 64	0;	0;	3 ⁺	0;	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	0;

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

como progenitores susceptibles. Las colectas de *T. tauschii* 215, 220, 369 y 358 presentaron una alta resistencia (TI: 0; a ;1⁺) a los patotipos. La variedad tetraploide D67.2/P66.270 (progenitor del SH 2) expresó en general una alta resistencia, y las otras tres variedades tetraploides presentaron una mayor variación en su resistencia (de ;+ a 3⁺ como en el caso de la variedad Croc 1 con la raza TCB/TD). Por lo tanto, el origen de la resistencia a la roya en los diferentes SH, puede provenir de cualquiera de sus dos progenitores.

La resistencia de los SH 2 y 3 presenta lo que se conoce como dilución de la resistencia (Kerber, 1987), dado que el primero presentó un TI mayor a la de sus dos progenitores, y el segundo a la de su progenitor diploide. Los SH 1 y 4 presentaron una resistencia muy similar a la de su progenitor diploide que fue el de mayor resistencia.

Entre las variedades utilizadas como progenitores susceptibles en este trabajo, Morocco y Chinese Spring fueron altamente susceptibles a las 13 razas de roya (Cuadro 2). La variedad Sonora 64, que presenta el gen *Lr1* (Singh y Rajaram, 1991), fue altamente susceptible a las razas virulentas a este gen. La variedad Oyata 85 presenta los genes *Lr10*, *Lr27+31* en plántula y *Lr34* de planta adulta (Singh y Rajaram, 1991; Sayre *et al.*, 1998), por lo que con las razas virulentas a *Lr10* y *Lr27+31* (KBB/JP, TBB/JP, MCD/SM, TBD/TM y MCJ/SP) resultó ser susceptible. Respecto a Oyata 85, con las razas avirulentas a estos genes (TCB/TB, TCB/TD y CBJ/QB) se comportó como altamente resistente, y contra aquellas que son avirulentas a *Lr27+31* (BBB/BN, CBJ/QL, LCJ/BN, NBJ/GL y NCJ/BN) presentó un TI de X a XX⁺ (Cuadro 2).

La resistencia en el SH 1 está controlada por un gen simple y parcialmente dominante, pues en el Cuadro 3 se observa que las segregaciones de las generaciones F₃, y F₂CR₁ de la crucea Morocco x SH 1 se ajustaron a las proporciones 1:2:1 entre líneas homocigóticas resistentes, líneas segregantes y líneas homocigóticas susceptibles en el primer caso, y 1:1 entre líneas segregantes y

to a 1:2:1 ratio among homozygous resistant, segregating and homozygous susceptible lines in the F₃, and to a 1:1 ratio among the segregating and homozygous susceptible lines in the BC₁F₂. Moreover, the ratio of resistant and susceptible plants within the segregating lines also followed the 3:1 ratio. However, segregation of F₂ with TCB/TD and NCJ/BN races did not fit the expected 3:1 ratio among the resistant and susceptible plants. Looking at the IT (1 to 1⁺3^C) that resistant plants showed to race NCJ/BN, it is possible that some plants with intermediate IT were wrongly classified and may have skewed the observed proportion. Another possible explanation could be the irregularities in the chromosome pairing and chiasma formation that have been observed in crosses of wheat with wild relatives (Maan and McCracken, 1969; Reader, 1991).

Results of the resistance segregation in the F₂ and F₃ from Morocco x SH 2 cross, and the F₃ generation results for Oyata 85 x SH 2 cross are presented in Table 4. The number of resistant and susceptible plants in the F₂ from the cross with Morocco conformed to a 1:3 ratio with the two rust races used. Distributions of homozygous resistant, segregating and homozygous susceptible lines in F₃ generation of Morocco x SH 2 when tested with TCB/TD and CBJ/QB; and Oyata 85 x SH 2 tested with TBD/TM, were in a 1:2:1 ratio indicating that the resistance of SH 2 was due to a single recessive gene.

Resistance inheritance results for SH 3 (Table 5) were influenced by the susceptible parent used in the cross. Of the three generations evaluated in Morocco cross, only BC₁F₂ segregated in a proportion that was in accordance with the expected ratio for a single gene (1:1 ratio of segregating and susceptible lines) that was partially dominant based on the proportion of resistant and susceptible plants within the segregating lines. An excess of susceptible plants or lines was present in generations where segregation did not conform to a single gene ratio. Possible explanations could be a difficulty

Cuadro 3. Clasificación de plántulas F₂, líneas F₂CR₁ y F₃ por su resistencia a razas de *P. recondita* en cruces del SH 1 con trigos susceptibles.
Table 3. Classification of seedlings of F₂, BC₁F₂ and F₃ lines according to their resistance to races of *P. recondita* in crosses of SH 1 with susceptible wheats.

SH 1 cruzado con	Generación	Razas de <i>P. recondita</i>	Amplitud del TI [†] resistente	Reacción de plantas/líneas			χ ²	p
				Resistentes	Segregantes	Susceptibles		
Morocco	F ₂	TCB/TD	;1 ⁻	42		53	3:1	<0.0001
	F ₂	NCJ/BN	1 a 1 ⁺ 3 ^C	52		58	3:1	<0.0001
	F ₃	TCB/TD,	0; a 1 ⁻ 2	23	49	26	1:2:1	>0.90
		CBJ/QB	12 a 2 ⁺	23	51	24		
	F ₂ CR ₁	TCB/TD			56	40	1:1	>0.10
Plantas en líneas segregantes F ₂ CR ₁	TCB/TD		;	680		216	3:1	>0.50

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

líneas homocigóticas susceptibles en el segundo caso. Además, la segregación dentro de líneas segregantes de la generación F_2CR_1 fue 3 plantas resistentes: 1 planta susceptible. Sin embargo, la segregación en F_2 evaluada con las razas TCB/TD y NCJ/BN no se ajustó a la relación esperada 3:1 entre plantas resistentes y susceptibles, aunque si se considera los TI presentados en plantas resistentes con la raza NCJ/BN (1 a 1^{+3C}) es posible que algunas plantas con una reacción intermedia hayan sido mal clasificadas ocasionando el sesgo en las proporciones observadas, lo que también puede deberse a posibles irregularidades en la formación de quiasmas que se ha observado que ocurren en cruces de trigo con especies silvestres (Maan y McCracken, 1969; Reader, 1991).

En el Cuadro 4 se presentan los resultados de la segregación de la resistencia en las generaciones F_2 y F_3 de la crucea Morocco x SH 2, y de la generación F_3 de la crucea Opatá 85 x SH 2. En la generación F_2 de la primera crucea, la relación entre plantas resistentes y susceptibles se ajustó a la proporción 1:3 con las dos razas utilizadas. En las generaciones F_3 de las dos cruces, la primera evaluada con TCB/TD y CBJ/QB y la segunda con TBD/TM, el ajuste entre las líneas homocigóticas resistentes, segregantes y homocigóticas susceptibles se adaptaron a una relación 1:2:1, por lo que se puede considerar que en este SH la resistencia es conferida por un gen simple recesivo.

Los resultados de la herencia de la resistencia del SH 3 (Cuadro 5) estuvieron influenciados por el progenitor susceptible utilizado. Por un lado, de las tres generaciones evaluadas de la crucea con Morocco, únicamente la F_2CR_1 presentó una segregación que se ajustó a las proporciones esperadas para un gen simple (1:1 entre líneas segregantes y susceptibles) parcialmente dominante, según las proporciones entre plantas resistentes y susceptibles dentro de las líneas segregantes. En las generaciones donde no hubo un ajuste para un gen simple se presentó un exceso de plantas o líneas susceptibles, lo que podría indicar un mala valoración del TI en plantas que pueden ser heterocigóticas para el gen de resistencia, o algún problema en la formación de

in classifying the heterozygous plants, or abnormalities in the chiasma formation (Maan and McCracken, 1969; Reader, 1991; Kolmer and Dick, 1994).

On the other hand, good conformity occurred when F_3 results of crosses with other susceptible wheats were analyzed. The three types of lines in the F_3 generation of the cross with Chinese Spring and inoculated with the two races were in a 19:38:7 ratio. Chinese Spring is known to carry *Lr12* and *Lr34* which express at adult plant stage, and *Lr31* (complementary to *Lr27*) that expresses at the seedling stage only if *Lr27* is also present (Dyck, 1991; Singh and Rajaram, 1991; Sayre *et al.*, 1998). However, expression of *Lr34* in seedling stage can be influenced by temperature, light intensities and the genetic background (Singh and Gupta, 1992). Chinese Spring also carries leaf rust suppressor genes (Bai and Knott, 1992). Therefore, if we consider that one gene came from SH 3 (as observed in the BC_1F_2 in the Morocco cross) and that the suppressor gene present in Chinese Spring acted against this gene, then the observed 19:38:7 ratio can be explained if *Lr34* is also expressed. The 19:38:7 ratio is typical for segregation of two independent genes where the effect of one of the gene is suppressed.

When tested with race TBD/TM, segregation of the three types of lines in the F_3 generation in Opatá 85 x SH 3 conformed to 1:2:1 (single gene inheritance) ratio in χ^2 test; however, with CBJ/QL the proportion of lines was in agreement to the 19:38:7 ratio. Both evaluations show that the resistance in SH 3 is determined by a single gene since the TBD/TM race is virulent on Opatá 85 seedlings that carry genes *Lr10*, *Lr27+31* and *Lr34* (Singh and Rajaram, 1991; Sayre *et al.*, 1998). Therefore, the 1:2:1 ratio of the F_3 lines corresponds to the gene inherited from the synthetic. On the other hand, when evaluated with race CBJ/QL, the complementary genes *Lr27+31* were also expressed together with the single gene from synthetic because this race is avirulent to *Lr27+31* but virulent to other genes present in Opatá 85 (Singh and Rajaram, 1991; Sayre *et al.*, 1998). The 19:38:7 ratio is derived for segregation of an independent gene

Cuadro 4. Clasificación de plántulas F_2 y líneas F_3 por su resistencia a razas de *P. recondita* en cruces del SH 2 con trigos susceptibles.
Table 4. Classification of seedlings of F_2 and F_3 lines according to their resistance to races of *P. recondita* in crosses of SH 2 with susceptible wheats.

SH 2 cruzado con	Generación	Razas de <i>P. recondita</i>	Amplitud del TI [†] resistente	Reacción de plantas/líneas			χ^2	p
				Resistentes	Segregantes	Susceptibles		
Morocco	F_2	TCB/TD	1 ⁺² a X	35		76	1:3	>0.10
	F_2	CBJ/QL	1 ⁺² a X	29		98	1:3	>0.50
	F_3	TCB/TD, CBJ/QB	;12 a 22 ⁺	27	56	15	1:2:1	>0.05
Opatá 85	F_3	CBJ/QB		15	59	24		
		TBD/TM	; a 3 ^{-C}	36	84	28	1:2:1	>0.10

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

Cuadro 5. Clasificación de plántulas F₂, líneas F₂CR₁ y F₃ por su resistencia a razas de *P. recondita* en cruza del SH 3 con trigos susceptibles.**Table 5. Classification of seedlings of F₂, BC₁F₂ and F₃ lines according to their resistance to races of *P. recondita* in crosses of SH 3 with susceptible wheats.**

SH 3 cruzado con	Generación	Razas de <i>P. recondita</i>	Amplitud del TI [†] resistente	Reacción de plantas/líneas			χ^2	p
				Resistentes	Segregantes	Susceptibles		
Morocco	F ₂	TCB/TD	1+2 a X	45		55	3:1	<0.0001
	F ₂	NCJ/BN	;1 a X	41		58	3:1	<0.0001
	F ₃	TCB/TD, CBJ/QB	;1 a ;1+	13	50	35	1:2:1	<0.01
	F ₂ CR ₁	TCB/TD	;1 a 2		50	48	1:1	>0.80
Chinese Spring	Plantas en líneas segregantes							
	F ₂ CR ₁	TCB/TD	;1 a 2	546		279	3:1	<0.0001
	F ₃	TBD/TM	; a 23 ^C	44	88	16	19:38:7	>0.90
	F ₃	TCB/TD		46	90	10		>0.20
Opata 85	F ₃	TBD/TM	; a 3 ^C	43	77	26	1:2:1	>0.10
		CBJ/QL		46	86	12	19:38:7	>0.20
Sonora 64	F ₃	TBD/TM TCB/TD	; a ;1+	34	88	26	1:2:1	<0.05

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

quiasmas (Maan y McCracken, 1969; Reader, 1991; Kolmer y Dick, 1994).

Por otro lado, en las segregaciones F₃ de las cruza con las otras variedades de trigo sí hubo un buen ajuste. Con Chinese Spring la segregación de la generación F₃ inoculadas con las dos razas utilizadas se ajustó a una proporción de 19:38:7 entre los tres tipos de líneas registradas. La variedad Chinese Spring presenta los genes de resistencia de planta adulta *Lr12*, *Lr34* y el gen de plántula *Lr31* (complementario de *Lr27*) (Dyck, 1991; Singh y Rajaram, 1991; Sayre *et al.*, 1998); de éstos, *Lr34* puede expresarse en estado de plántula ante condiciones específicas de temperatura, intensidad luminosa y fondo genético (Singh y Gupta, 1992); además, Bai y Knott (1992) mencionan que esta variedad presenta diversos genes supresores de la resistencia a roya de la hoja. Por lo tanto, si se considera que un gen es el que proviene del SH 3 (tal como se observó en F₂CR₁ de la cruza con Morocco), y que en Chinese Spring existe algún gen que suprime su expresión, entonces la proporción observada se explicaría si el gen *Lr34* estuviera expresándose en plántula, ya que la relación 19:38:7 es típica de la segregación de dos genes independientes y el efecto de un supresor de la expresión de uno de ellos.

Según las pruebas de χ^2 , la segregación en los tres tipos de líneas en la generación F₃ de la cruza Opata 85 x SH 3 fue de 1:2:1 (resistencia monofactorial) cuando se utilizó la raza TBD/TM; sin embargo, con CBJ/QL la relación entre líneas se ajustó a la proporción 19:38:7. Las dos evaluaciones muestran que la resistencia que proviene del SH 3 está determinada por un gen simple, ya que

(from the SH 3) and the complementary genes *Lr27+31* (from Opata 85).

In the F₃ generation of Sonora 64 X SH 3, the observed ratios did not agree to the typical 1:2:1 ratio expected for segregation of a single gene for resistance. However, the χ^2 value was very close ($p = 0.05$) to being nonsignificant. These results do not exclude the possibility of the presence of a single resistance gene in the SH 3.

Results of the inheritance of resistance when SH 4 crossed to Morocco and Opata 85 and F₂ tested with race TCB/TD show that seedlings segregated in a 3 resistant: 1 susceptible ratio (Table 6), indicating that the resistance in SH 4 was based on a single dominant gene. Further evidences are results of F₃ and BC₁F₂ of the same cross that segregated 1 resistant: 2 segregating: 1 susceptible in F₃, and 1 segregating: 1 susceptible in BC₁F₂. Due to a slight excess of susceptible plants within the segregating BC₁F₂ lines, the distribution did not fit the 3:1 ratio expected for a single dominant gene. However, data show some tendency towards it.

Segregation of F₃ lines in Opata 85 x SH 4 cross, reinforced the previous results when tested with race TBD/TM and 1 resistant: 2 segregating: 1 susceptible ratio was found. With race CBJ/QL, segregation ratio conformed to 19 resistant: 38 segregating: 7 susceptible. Because race CBJ/QL is avirulent on *Lr27+31* present in Opata 85, the above ratio was probably due to the segregation of the complementary genes *Lr27+31* from Opata 85 (Singh and Rajaram, 1991; Sayre *et al.*, 1998) and a single gene from SH 4.

la raza TBD/TM es virulenta a los genes *Lr10*, *Lr27+31*, y *Lr34* en plántula presentes en Opata 85 (Singh y Rajaram, 1991; Sayre *et al.*, 1998); por lo tanto, las proporciones 1:2:1 entre las diferentes líneas F₃ corresponden a la expresión del gene que proviene del sintético. Por otro lado, en la evaluación con la raza CBJ/QL, junto con el gen de resistencia del SH 3, están expresándose los genes complementarios *Lr27+Lr31* ya que esta raza es virulenta sólo a los otros dos genes presentes en Opata 85 (Singh y Rajaram, 1991; Sayre *et al.*, 1998), y la relación 19:38:7 se ajusta a la segregación de un gen independiente (del SH 3) y los genes complementarios *Lr27+Lr31* (de Opata 85).

Si bien la segregación en la generación F₃ de la cruzada Sonora 64 x SH 3 no se ajustó a la relación 1:2:1 típica de la herencia monogénica, la prueba de χ^2 tuvo una probabilidad de 0.05 próxima al valor de no significancia. Este resultado no elimina la consideración de un gen simple de resistencia en el SH 3.

Respecto a la herencia de la resistencia de las diferentes generaciones de las cruzadas de Morocco x SH 4 y de Opata 85 x SH 4 (Cuadro 6), se observa que la generación F₂ inoculada con la raza TCB/TD segregó 3 resistentes : 1 susceptible lo que refleja la presencia de un gen simple dominante proveniente del SH 4. Otras evidencias que confirman la segregación anterior son los resultados de las evaluaciones de las poblaciones F₃ y F₂CR₁ de la misma cruzada que segregó 1 resistente: 2 segregantes: 1 susceptible en el primer caso, y 1 segregante: 1 susceptible en el segundo. Debido a un ligero exceso de plantas susceptibles dentro de las líneas segregantes de la generación F₂CR₁, la segregación no se ajustó a la relación 3:1 esperada para un gen simple; sin embargo, los resultados señalan esta tendencia.

Las segregaciones de la generación F₃ de la cruzada Opata 85 x SH 4 apoyan los resultados anteriores, ya que

Table 7 shows the results when seedlings of homozygous resistant and susceptible F₃ lines, selected from the crosses of Morocco with the four synthetics, were evaluated with 9 races. Lines resistant and susceptible to TCB/TD and CBJ/QB responded similarly. However, some resistant lines showed small differences in tests with other races.

Infection type of the F₃ lines from SH 2 cross was the same as in the previous test (Table 4). Lines derived from SH 3 showed slightly higher IT than the IT recorded in the first test (Table 5). A similar tendency was observed for plants in F₃ lines of the crosses of Morocco with SH 1 and SH 4. Although a similar low IT was observed with some races (Table 3 and 6), races CCJ/SP, LCJ/BN, NCJ/BN and MCJ/SP definitely showed higher IT (Table 7) than those observed in the initial test. This indicates that no additional resistance gene is present besides those already detected because the resistant lines maintained the low or intermediate infection types with all races. Small differences in IT of lines in some crosses could be due to the presence of either homozygous or heterozygous avirulence in the pathogen population, which is known to result in different IT in host-pathogen interaction (Kolmer and Dick, 1994).

The response under field conditions of synthetics and the homozygous F₃ lines for seedling resistance was different (Table 8). Synthetics 2 and 3 showed 0 % severity and SH 4 only 20 to 30 %, but the expression of resistance of the F₃ lines was lost since all derived lines from the SH 1 and SH 4 and a majority of lines from SH 2 and 3 were highly susceptible with severities ranging between 60 to 100 %.

Resistance showed by 10 lines derived from SH 2 and SH 3 (5 lines < 10 % and 5 lines < 60 % severities) could be due to different adult plant resistance genes. The specific resistance genes observed in this study were

Cuadro 6. Clasificación de plántulas F₂, líneas F₂CR₁ y F₃ por su resistencia a razas de *P. recondita* en cruzadas del SH 4 con trigos susceptibles.

Table 6. Classification of seedlings of F₂, BC₁F₂ and F₃ lines according to their resistance to races of *P. recondita* in crosses of SH 4 with susceptible wheats.

SH 4 cruzado con	Generación	Razas de <i>P. recondita</i>	Amplitud del TI [†] resistente	Reacción de plantas/líneas			χ^2	p
				Resistentes	Segregantes	Susceptibles		
Morocco	F ₂	TCB/TD	; a ;1 ⁻	90		37	3:1	>0.20
	F ₃	TCB/TD, CBJ/QB	0; a 1 0; a ;1 ⁺	19	51	28	1:2:1	>0.40
	F ₂ CR ₁	TCB/TD			48	50	1:1	>0.80
	Plantas en líneas segregantes F ₂ CR ₁	TCB/TD	0; a ;	571		229	3:1	<0.05
Opata 85	F ₃	TBD/TM	; a 23	42	81	25	1:2:1	>0.50
		CBJ/QL		33	92	17	19:38:7	>0.20

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

con la raza TBD/TM segregó en una relación 1 resistente: 2 segregantes: 1 susceptible, y con la raza CBJ/QL, la segregación se ajustó a 19 resistentes: 38 segregantes: 7 susceptibles, donde nuevamente se puede observar la segregación de *Lr27+Lr31* de Opata 85 (Singh y Rajaram, 1991; Sayre *et al.*, 1998) junto con el gen del SH 4, puesto que CBJ/QL es una raza avirulenta a los genes *Lr27+Lr31* presentes en Opata 85.

En el Cuadro 7 se presentan los resultados de las evaluaciones multirraciales en plántula de las líneas F₃, resistentes y susceptibles, seleccionadas de las cruza de Morocco con los diferentes SH. Las líneas que mostraron susceptibilidad o resistencia en las pruebas con TCB/TD y CBJ/QB, conservaron su característica. Sin embargo algunas líneas resistentes presentaron una reacción algo diferente en esta prueba.

El TI de las líneas F₃ de las cruza con el SH 2 fue similar al de la valoración anterior (Cuadro 4). Las líneas derivadas de la cruza con el SH 3 mostraron un TI ligeramente superior al que presentó en la prueba inicial (Cuadro 5). Las plantas de las líneas F₃ de las cruza con los SH 1 y 4 presentaron el mismo patrón de resistencia, y no obstante que con algunas razas mostraron un TI similar al observado en los Cuadros 3 y 6, con las razas CCJ/SP, LCJ/BN, NCJ/BN y MCJ/SP presentaron un TI mayor que en la prueba inicial. Estos resultados indican que no existen genes extras de resistencia a los ya detectados, dado que las líneas evaluadas conservaron su tipo de reacción con las diferentes razas, y las diferencias en TI que presentaron algunas líneas posiblemente fueron originadas del uso de razas heterocigóticas u homocigóticas para el carácter de avirulencia, ya que pueden producir diferente TI (Kolmer y Dick, 1994).

effective only in seedlings but not in adult plants (McIntosh, 1988) because resistance expressed in seedlings of F₃ lines as well as their synthetic parents. However, in adult plants, resistance expressed only in the synthetic parents but not in the derived F₃ lines (Table 8). Therefore, expression in the field may have been influenced by the genetic background that may or may not favor the resistance expression as observed in other studies also (May and Lagudah, 1992; Singh and Gupta, 1992).

Results of the evaluation of F₂ plants derived by intercrossing SH 3 and SH 4 are shown in Table 9. The crosses SH 1 x SH 3 and SH 3 x SH 4 segregated in a 15 resistant: 1 susceptible ratio, indicating the presence of two independent dominant genes that determine the resistance in each cross. This also confirms the presence of a single dominant gene in SH 1, 3 and 4 (Tables 3, 5 and 6). Cross SH 1 x SH 4 failed to segregate. Lack of segregation was again observed in a further evaluation. The first evaluation included two F₂ populations whereas five F₂ populations were used the second time. Therefore, the single dominant gene that conditions rust resistance in Synthetic 1 is same as in Synthetic 4. A comparison of the IT displayed by SH 1 and SH 4, as well as their diploid parents, can be made to support the similarity. The IT of accessions 215 and 358 of *Triticum tauschii* were similar when evaluated with different races (Table 2). Similar pattern was also observed when homozygous resistant F₃ lines derived from the crosses of Morocco with SH 1 and SH 4 were tested with 9 races (Table 7). Therefore, SH 1 and SH 4 should carry the same leaf rust resistance gene according to Dubin *et al.* (1989).

The use of genetic variability of wild relatives in breeding crops such as wheat continues to be important

Cuadro 7. Reacción en plántula de líneas F₃ homocigóticas resistentes y homocigóticas susceptibles en cruza de Morocco x SH evaluadas con 9 patotipos de *P. recondita* f. sp. *tritici*.

Table 7. Seedling reactions of homozygous resistant and homozygous susceptible F₃ lines from Morocco x SH crosses tested against 9 pathotypes of *P. recondita* f. sp. *tritici*.

Morocco cruzado con	Número de líneas F ₃	Raza y tipo de infección [†]								
		CBJ/QL	CCJ/SP	LCJ/BN	NCJ/BN	TCB/TB	TBD/TM	MFB/SP	MCJ/QM	MCJ/SP
Líneas homocigóticas resistentes										
SH 1	18	;12 ⁻ a 12	12 a 3 ^C	1*3 ^C	1*3 ^C a 3 ^C	; a ;1 ⁻	;	0;	;	1*3 ^C
SH 2	27	;12 a 23 ^C	;12 a 3 ^C	12 a 3 ^C 3	;12 a 12	; a ;12	; a 12	; a ;12	;12 ⁻ a 12	;12 ⁻ a 12
SH 3	7	12	;23 ⁻	12	;12 a 12	;12 ⁻ a 12	; a 12	;12 ⁻	;12 a 12	;12
SH 4	17	12	;23 ⁻	12 a 23 ^C	2 a 3 ^C	;	;	0; a ;	;	12
Líneas homocigóticas susceptibles										
SH 1	10	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺
SH 2	10	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺
SH 3	10	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 a 3 ⁺	3 a 3 ⁺
SH 4	10	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 a 3 ⁺	3 ⁺	3 a 3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺

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

La respuesta en condiciones de campo de los SH y las líneas F₃ homocigóticas para resistencia en plántula fue diferente (Cuadro 8). Los SH 2 y 3 presentaron 0 % de severidad y el SH 4 sólo entre 20 y 30 %; sin embargo, la expresión de la resistencia de las líneas F₃ quedó eliminada puesto que todas las líneas derivadas de las cruzas con los SH 1 y 4 junto con la mayoría de las líneas de las cruzas con los otros dos SH fueron altamente susceptibles con una severidad entre 60 y 100 %.

La resistencia que presentaron diez líneas de los SH 2 y 3 (5 líneas <10 % y 5 líneas <60 % de severidad) puede ser considerada como resistencia de planta adulta. Los genes de resistencia específica observados en el presente estudio no pueden ser considerados como genes que en plántula son efectivos y en planta adulta no confieren una adecuada resistencia (McIntosh, 1988), puesto que en plántula (líneas F₃ y SH) se expresaron de manera efectiva, y en planta adulta se expresaron en los SH originales y no en las líneas F₃ (Cuadro 8); por lo tanto, en los resultados de campo debe estar influyendo el fondo genético donde están expresándose los genes de resistencia, tal como ha sido observado en otros trabajos (May y Lagudah, 1992; Singh y Gupta, 1992).

En el Cuadro 9 se encuentran los resultados de la evaluación de la generación F₂ de la cruce entre los diferentes SH. Las cruzas SH 1 x SH 3 y SH3 x SH 4 segregaron en una relación 15 resistentes: 1 susceptible, determinando así la presencia de dos genes dominantes independientes controlando la resistencia en cada cruce, confirmando con ello la presencia de un gen simple dominante en los SH 1, 3, y 4 (Cuadros 3, 5, y 6).

Por otro lado, no obstante que en la evaluación de la generación F₂ de la cruce SH 1 x SH 4 se hicieron dos evaluaciones, la primera con dos poblaciones y la segunda con cinco poblaciones F₂, no hubo segregación de la resistencia, lo cual estaría indicando que el gene que presenta el SH 1 y el que presenta el SH 4 es el mismo gen. En apoyo a esta aseveración puede observarse que el patrón en el tipo de reacción que presentaron el SH 1, el SH 4 y sus progenitores diploides (accesiones 215 y 358 de *Triticum tauschii*) fue prácticamente el mismo cuando

(Feldman and Sears, 1981; Cox *et al.*, 1992). Generation of synthetic hexaploids has been the most effective way to transfer this variability from *T. tauschii* to hexaploid wheat (Mujeeb-Kazi, 1995). Use of synthetics, however, frequently brings problems. For example, the studied synthetics were initially crossed with bread wheat varieties Siete Cerros 66, Yecora 70, and Jupateco 73. However, F₁ from the crosses with the first two parents did not grow due to hybrid necrosis, and the F₁ in crosses with the Jupateco 73 showed an abnormal development or genetic disorder (grass clump). Therefore, it became necessary to cross them with other wheat varieties.

Difficulties in clearly classifying the infection types of progenies can be due to the inadequate expression of resistance genes, or may be caused by the genetic makeup of the rust pathogen. Homozygosity or heterozygosity of pathogens' avirulence can affect resistance expression and thus could lead to a misclassification of F₂ plants and may cause a skew in expected ratios (Kolmer and Dick, 1994). Therefore, the use of F₃ lines (families) is more accurate because it is always easier to distinguish homozygous or segregating lines, as we observed in the SH 1. It is also important to mention that the use of F₃ lines is not only more dependable in the study of resistance but they can also be used in genotyping or the construction of genetic linkage maps.

Genetic background where a resistance gene is present can influence the expression of the gene (May and Lagudah, 1992; Singh and Gupta, 1992). This was observed for resistance gene in SH 3 when the highly susceptible cultivar Morocco was the genetic background. Another phenomenon that can limit or modify the expression of resistance factors is the presence of suppressor or modifier genes, as inferred to have occurred in the Chinese Spring x SH 3 cross. Presence of suppressors can inhibit the transfer and expression of genes from wild relatives (Bai and Knott, 1992).

A further factor to be considered when introducing genes from wild relatives to cultivated species is the similarity between genomes, as in *T. tauschii* and *T. aestivum* (DD genome). Although genomes may be the same, there

Cuadro 8. Tipo de infección en plántula y respuesta de planta adulta en campo de líneas F₃ homocigóticas para resistencia en plántula en cruces de Morocco x SH evaluadas con *P. recondita* f. sp. *tritici* raza MCJ/SP.

Table 8. Seedling infection types and adult plant response in the field of F₃ lines, homozygous resistant at seedling stage, derived from Morocco x SH crosses tested with race MCJ/SP of *P. recondita* f. sp. *tritici*.

Morocco cruzado con	Núm. de líneas F ₃	Tipo de infección de plántula	Número de líneas F ₃ con severidad de roya de la hoja [‡]				Severidad de roya de la hoja en SH
			<10	20 a 30	40 a 60	60 a 100	
SH 1	18	1*3 ^C	0	0	0	18	—
SH 2	27	;12 ⁻ a 12	5	1	1	20	0
SH 3	7	;12	0	1	2	4	0
SH 4	17	12	0	0	0	17	20 a 30MS

[‡] Severidad de roya de la hoja con base en la escala modificada de Cobb (Peterson *et al.*, 1948).

fueron evaluados con diferentes razas (Cuadro 2). De igual forma, en la prueba con nueve razas (Cuadro 7) las líneas F₃ homocigóticas resistentes derivadas de las cruza entre los SH 1 y 4 con Morocco, también presentaron un patrón de reacción muy similar; por lo tanto, estas evidencias confirman, según Dubin *et al.* (1989) que los dos SH presentan el mismo gen de resistencia a roya de la hoja.

El uso de la variabilidad de las especies silvestres en el mejoramiento de cultivos como el trigo sigue siendo muy importante (Feldman y Sears, 1981; Cox *et al.*, 1992). En el caso de *T. tauschii* una forma efectiva de transmitir la variabilidad que se presenta es a través de la formación de trigos sintéticos hexaploides (Mujeeb-Kazi, 1995). No obstante, frecuentemente existen problemas en el uso de estos sintéticos, por ejemplo, en el caso de los SH estudiados aquí, se cruzaron inicialmente con las variedades de trigo Siete Cerros 66, Yecora 70, y Jupateco 73; sin embargo, con las dos primeras variedades las plantas F₁ murieron al desarrollar necrosis híbrida, y en la cruza con la tercera variedad hubo un desarrollo anormal ("grass clump"); de esta forma fue necesario usar otras variedades.

Una expresión confusa en el tipo de reacción puede ser causada, entre otros factores, por emplear genotipos de roya avirulentos homocigóticos o heterocigóticos (Kolmer y Dick, 1994), de tal forma que la clasificación de plantas en F₂ puede resultar sesgada; por ello, la prueba en F₃ es más confiable por evaluarse líneas homocigóticas o segregantes, tal como ocurrió con el SH 1. Es importante mencionar que las líneas F₃, además de ser más confiables en las pruebas de la herencia de la resistencia, pueden a la vez utilizarse en otras investigaciones como es el caso de la construcción de mapas genéticos.

El fondo genético donde actúan los genes de resistencia puede influir en la expresión del factor de resistencia (May y Lagudah, 1992; Singh y Gupta, 1992), tal como se observó en la resistencia del SH 3 bajo el fondo genético de la variedad altamente susceptible Morocco; o también influye en el caso de presentar genes supresores, tal como se infiere que ocurrió en la cruza del SH 3 con Chinese Spring, puesto que puede impedir la expresión de genes de especies silvestres (Bai y Knott, 1992).

Otro aspecto que debe considerarse al introducir genes de fuentes silvestres a especies cultivadas, es que a pesar de presentar genotipos similares, como en el caso de *T. tauschii* y *T. aestivum* (genomio DD), estas especies pueden presentar diferencias (Deng-Cai *et al.*, 1997) que podrían causar alteraciones en el grado de recombinación génica (Maan y McCracken, 1969).

CONCLUSIONES

Cada uno de los cuatro sintéticos hexaploides (SH) estudiados presentó un gen de resistencia a roya de la

Cuadro 9. Clasificación de plántulas F₂ por su resistencia a *Puccinia recondita* en cruza entre los diferentes SH evaluados con la raza NCJ/BN.

Table 9. Classification of F₂ seedlings from intercrosses of different synthetics for their resistance to race NCJ/BN of *Puccinia recondita*.

Cruza	Reacción de plantas		$\chi^2_{15:1}$	p
	Resistente	Susceptible		
SH 1 x SH 3	59	6	0.98	>0.30
SH 1 x SH 4	166	0	11.06	<0.0001
SH 3 x SH 4	67	2	1.32	>0.20

are still many differences within each species (Deng-Cai *et al.*, 1997) that can cause alterations in the degree of genetic recombination (Maan and McCracken, 1969).

CONCLUSIONS

Each of the four synthetic hexaploids (SH) carry a single gene for leaf rust resistance. Resistance was dominant in SH 1, SH 3 and SH 4, and recessive in SH 2. Lack of segregation in the F₂ generation of the cross SH 1 x SH 4 indicated that these synthetics carry a common resistance gene. This finding was further supported by the infection types displayed by these SH and their diploid parents when tested with twelve *P. recondita* races; as well as the IT against nine races of the homozygous resistant F₃ lines from the crosses of these synthetics with susceptible wheat cultivar Morocco. Although SH were resistant as adult plants in the field, the resistance did not express when homozygous seedling resistant F₃ lines derived from crosses of SH with highly susceptible cultivar Morocco were evaluated under similar field conditions.

—End of the English version—



hoja; de éstos, los genes de los SH 1, 3, y 4 presentaron dominancia y el gen del SH 2 fue recesivo. En la generación F₂ de la cruza SH 1 x 4 no hubo segregación de la resistencia, lo que indica que los dos sintéticos presentan el mismo gen de resistencia. Las evidencias que apoyan esta aseveración fueron los patrones del tipo de infección que expresaron los SH 1 y 4 y sus progenitores diploides a doce razas de roya de la hoja, y los patrones, en la misma característica, que presentaron las líneas F₃ homocigóticas resistentes de la cruza de estos sintéticos con la variedad Morocco ante nueve razas de roya. Los SH conservaron la expresión de la resistencia en planta adulta bajo condiciones de campo; sin embargo, en las líneas F₃ de la cruza de estos sintéticos con la variedad

altamente susceptible Morocco no se expresó la resistencia bajo estas condiciones.

LITERATURA CITADA

- Bai, D., and D. R. Knott. 1992. Suppression of rust resistance in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) by D-genome chromosomes. *Genome* 35: 276-282.
- Cox, T. S., W. J. Raupp, D. L. Wilson, B. S. Gill, S. Leath, W. W. Bockus, and L. E. Browder. 1992. Resistance to foliar diseases in a collection of *Triticum tauschii* germoplasm. *Plant Dis.* 76: 1061-1064.
- Deng-Cai, L., Y. Chi, and Y. Jun-Liang. 1997. C-banding analysis of D-genome chromosome in Chinese landrace of *Triticum tauschii* (Coss.) Schmalh. and *Triticum aestivum* L. cv. Chinese Spring. *Wheat Information Service* 84: 33-39.
- Dubin, H. J., R. Johnson, and R. W. Stubbs. 1989. Postulated genes for resistance to stripe rust in selected CIMMYT and related wheats. *Plant Dis.* 73: 472-474.
- Dubin, H. J., and S. Rajaram. 1996. Breeding disease-resistant wheat for tropical highlands and lowlands. *Annu. Rev. Phytopathol.* 34: 503-526.
- Dyck, P. L. 1991. Genetics of adult-plant leaf rust resistance in 'Chinese Spring' and 'Sturdy' wheats. *Crop Sci.* 31: 309-311.
- Feldman, M. y E. R. Sears. 1981. Los recursos genéticos del trigo silvestre. *Investigación y Ciencia* 54: 50-61.
- Kerber, E. R. 1987. Resistance to leaf rust in hexaploid wheat: Lr32, a third gene derived from *Triticum tauschii*. *Crop Sci.* 27: 204-206.
- Kolmer, J. A., and P. L. Dick. 1994. Gene expression in the *Triticum aestivum* - *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* gene-for-gene system. *Phytopathology* 84: 437-440.
- Maan, S. S., and E. U. McCracken. 1969. Cytological stability of common wheats with leaf rust resistance derived from *Triticum timopheevi* Zhuk. *Euphytica* 18: 211-216.
- May, C. E., and E. S. Lagudah. 1992. Inheritance in hexaploid wheat of *Septoria tritici* blotch resistance and other characteristics derived from *Triticum tauschii*. *Aust. J. Agric. Res.* 43: 433-442.
- McIntosh, R. A. 1988. The role of specific genes in breeding for durable stem rust resistance in wheat and triticale. *In: Breeding Strategies for Resistance to the Rusts of Wheat*. Simmonds, N. W., and S. Rajaram (eds.). CIMMYT. México. pp: 1-9.
- Mujeeb-Kazi, A. 1995. Interspecific crosses: Hybrid production and utilization. *In: Utilizing Wild Grass Biodiversity in Wheat Improvement: 15 Years of Wide Cross Research at CIMMYT*. Mujeeb-Kazi, A., and G. P. Hettel (eds.). CIMMYT Research Report No. 2. México, D. F.: pp: 14-21.
- Peterson, R. F., A. B. Campbell, and A. E. Hannah. 1948. A diagrammatic scale for estimating rust severity on leaves and stems of cereals. *Can. J. Res. Sect. C* 26: 496-500.
- Reader, S. M. 1991. The introduction into bread wheat of a major gene for resistance to powdery mildew from wild emmer wheat. *Euphytica* 53: 57-60.
- Roelfs, A. P. 1988. Resistance to leaf and stem rusts in wheat. *In: Breeding Strategies for Resistance to the Rusts of Wheat*. Simmonds N. W., and S. Rajaram (eds.). CIMMYT. México. pp: 10-22.
- Roelfs, A. P., R. P. Singh y E. E. Saari. 1992. Las Royas del Trigo: Conceptos y Métodos para el Manejo de esas Enfermedades. CIMMYT. México, D.F. 81 p.
- Sayre, K. D., R. P. Singh, J. Huerta-Espino, and S. Rajaram. 1998. Genetic progress in reducing losses to leaf rust in CIMMYT-derived mexican spring wheat cultivars. *Crop Sci.* 38: 654-659.
- Singh, P. R. 1991. Pathogenicity variations of *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* and *P. graminis* f. sp. *tritici* in wheat-growing areas of Mexico during 1988 and 1989. *Plant Dis.* 75: 790-794.
- Singh, P. R., and S. Rajaram. 1991. Resistance to *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* in 50 mexican bread wheat cultivars. *Crop. Sci.* 31: 1472-1479.
- Singh, P. R., and A. K. Gupta. 1992. Expression of wheat leaf rust resistance gene *Lr34* in seedlings and adult plants. *Plant Dis.* 76: 489-491.
- Zohary, D., J. R. Harlan, and A. Vardi. 1969. The wild diploid progenitors of wheat and their breeding value. *Euphytica* 18: 58-65.