

Herencia de la resistencia a las razas fisiológicas 1-2 y 15 de *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Rob. ex Desm. en cinco variedades de trigo¹

Patricio Parodi P.² y Ralph M. Caldwell³

INTRODUCCION

La identificación de las razas fisiológicas de *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Rob. ex Desm., polvillo de la hoja, se basa en el tipo de infección observado sobre un grupo de ocho variedades diferenciales seleccionadas empíricamente por Johnston y Mains (6) en 1932. Su constitución genética, en cuanto al número y la relación de los genes que controlan su reacción al polvillo, es conocida sólo en forma parcial.

En este trabajo se estudió un cruzamiento dialelo entre las variedades diferenciales Malakof, Carina, Brevit, Webster y Loros, y Axminster, variedad altamente susceptible. El cruzamiento dialelo se estudió en las generaciones F₁, F₂ y F₃, complementando esta información con datos de la generación F₁ de cruzamientos de prueba con Axminster. Cada población fue inoculada con *Puccinia recondita*, razas fisiológicas 1, 2 y 15, con el objeto de determinar la herencia de la resistencia a estas razas, el número de genes involucrados y las posibles duplicaciones de genes entre las cinco variedades analizadas.

Los resultados de esta investigación procuran una eventual determinación de los genotipos de las ocho variedades diferenciales standard con respecto a resistencia al polvillo de la hoja.

REVISION DE LITERATURA

El polvillo de la hoja *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. se encuentra prácticamente dondequiera que se cultiva trigo. Puede causar mucho daño a ciertas variedades en determinadas regiones, y aunque sólo ocasionalmente arruga los granos, reduce su tamaño y número, como también deteriora la calidad.

Caldwell *et al.* (2) concluyeron que la reducción de rendimiento se debía principalmente a

un menor número de granos, y en menor grado a una disminución en el peso de los granos. Caldwell también encontró al polvillo de la hoja asociado con reducciones de proteína hasta de un 11,5%.

Chester (3) informó que en más de la mitad de la superficie cultivada con trigo en el mundo, el polvillo de la hoja es considerado como el más destructivo de los tres polvillos del trigo, *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Rob. ex Desm., *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* Eriks. y Henn., y *Puccinia striiformis* West., y concluyó que *Puccinia recondita* ocupa la notoria posición de ser el principal patógeno del cultivo más importante del mundo.

Mains, Leighty y Johnston (8) llevaron a efecto los primeros estudios publicados sobre herencia de la resistencia a *Puccinia recondita*. Se emplearon, bajo condiciones de invernadero, cultivos puros de formas fisiológicas del polvillo de la hoja, usando nueve cruzamientos de las variedades diferenciales. Se demostró que la reacción de plántula de Malakof a algunas de estas formas fisiológicas dependía de un solo factor genético dominante. En un cruzamiento entre Malakof y Webster, susceptible y resistente, respectivamente, a la raza 5 al estado de plántula, se encontró que la resistencia dependía de un solo factor. También establecieron que la resistencia de Malakof a la raza 12 y de Brevit a la raza 5, está condicionada por factores heredados independientemente. Estos mismos autores concluyeron que la resistencia a las diversas formas fisiológicas de *Puccinia recondita* se debía a factores heredados independientemente, o a grupos de factores heredados como unidad, y que estos factores genéticos se podían combinar, uniendo así en una sola línea la resistencia a varias formas fisiológicas presentes en diferentes variedades.

Harris, Heyne y Johnston (5) estudiaron las generaciones segregantes de todas las cruas posibles entre las ocho variedades diferenciales y Pawnee. Todas las generaciones segregantes se probaron para su reacción a la raza 9, muchas a la raza 5, algunas a las razas 15 y 126, y otras a las razas 11, 35 y 58. Concluyeron que Mediterranean, Democrat y Pawnee tienen el mismo gene que condiciona su reacción a la raza 9 y a varias otras razas con las que fueron tratadas. Mediterranean y Brevit tienen posiblemente alelos diferentes para su reacción a la raza 9,

¹Este trabajo es parte de la tesis presentada por el autor principal a la Facultad de Purdue University, Indiana, Estados Unidos de Norteamérica, para optar al título de Master of Science.

²Ingeniero Agrónomo M.S., Proyecto Trigo, Estación Experimental La Platina, Instituto de Investigaciones Agropecuarias. Profesor Cátedra Investigación Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad Católica de Valparaíso. Profesor Auxiliar Cátedra Genética y Cátedra Mejoramiento de Plantas, Facultad de Agronomía, Universidad Católica de Chile.

³P. D., Proyecto Cereales, Purdue University, Profesor Cátedra Patología Vegetal, Departamento de Botánica y Patología Vegetal, Purdue University, West Lafayette, Indiana, Estados Unidos de Norteamérica.

ya que la generación F_3 segregó con reacción de 0f a 2. Hussar tiene un gene probablemente no alélico al de Mediterranean y Democrat. Brevit y Carina parecen tener genes diferentes para resistencia a la raza 9, mientras que Loros y Webster son susceptibles a esa raza. En la mayoría de los casos parece que en cualquier variedad hay sólo un gene para resistencia a la raza 9, a pesar de que en algunos cruzamientos con Pawnee y Democrat puede haber estado actuando más de un factor.

Brevit, Carina, Webster y Loros tienen posiblemente genes alélicos para resistencia a la raza 5, ya que dentro de las poblaciones segregantes se encontraron dos tipos de alta resistencia. En el cruzamiento Mediterranean x Webster, apareció la resistencia dominante total de Webster a la raza 5. En algunos cruzamientos Hussar pareció poseer por lo menos dos factores de resistencia a la raza 5, y en otros sólo uno. Las cruces en que entraba Carina no pudieron, en algunos casos, ser analizadas satisfactoriamente.

Brevit y Carina tienen aparentemente alelos para resistencia a la raza 126. Webster, resistente a la raza 126, tiene probablemente dos factores no alélicos diferentes a aquellos de Brevit y Carina. Estos dos factores pueden estar ligados.

En algunos cruzamientos, Malakof pareció tener dos factores para resistencia a la raza 15, y en otros sólo uno.

Datos obtenidos por Soliman y otros (9) indican que las variedades diferenciales Webster, Loros, Carina, Brevit y Malakof llevan un gene dominante para resistencia a la raza fisiológica 15 de *Puccinia recondita*, localizado en el cromosoma 1B. Hussar lleva un gene dominante para resistencia a la raza 15 en el cromosoma 2B. Mediterranean y Democrat llevan en el cromosoma 6B un gene dominante para resistencia a la raza 9, el que es probablemente el mismo gene en ambas variedades. Los símbolos dados a estos genes fueron: Malakof, Lr 1; Mediterranean y Democrat, Lr 3; Webster, Lr 2. Estos símbolos habían sido asignados con anterioridad a las otras cuatro variedades y se les conocía como Carina Lr 2², Brevit Lr 2³, Loros Lr 2⁴ y Hussar Lr 11.

MATERIAL Y METODO

Se conformó un cruzamiento dialélico entre las variedades diferenciales para el polvillo de la hoja Malakof, Carina, Brevit, Webster y Loros y la variedad susceptible Axminster. Las progenies de cada cruzamiento se multiplicaron para poder trabajar en forma simultánea con las generaciones F_1 , F_2 y F_3 . Para algunos cruzamientos se hizo también una cruz de prueba con Axminster.

Las plantas F_1 y F_2 de cada cruzamiento se probaron para su reacción al polvillo en experimentos separados. Cada experimento incluía las variedades progenitoras, 2 a 5 plantas F_1 , y por lo menos 125 plantas F_2 . Cuando hubo disponibilidad se incluyó también un cierto número de plantas F_1 de la cruz de prueba triple con Axminster. Al trabajar con cruzamientos entre progenitores resistentes se incorporó un testigo de infección, generalmente Michigan Amber, Axminster o M1, para estimar la eficiencia de la infección.

Se estudió la generación F_3 de cuatro de los cruzamientos, usando un mínimo de 75 familias F_3 junto con los progenitores y un testigo de infección cuando era necesario.

Todas las plántulas se cultivaron hasta el estado de primera hoja en compartimentos de invernadero libres de polvillo, o en una cámara de ambiente controlado, a una temperatura de 20°C, con un fotoperíodo de 20 horas.

Se utilizaron tres razas fisiológicas de polvillo de la hoja, 1, 2 y 15, seleccionadas por su comportamiento similar sobre las variedades diferenciales empleadas en este trabajo. Estas razas representan clones distintos, como lo demuestra su capacidad diferente para atacar a tres de los diferenciales invernales, Mediterranean, Hussar y Democrat.

Las razas 1 y 15 se originaron de colecciones del campo. La raza 2 es una progenie S_1 de la raza 104 derivada de inóculo aecial proveniente de *Thalictrum speciosissimum*.

Las tres razas fisiológicas fueron mantenidas e incrementadas inicialmente en plántulas de Michigan Amber. Esta variedad fue posteriormente reemplazada por M1 que siendo tan susceptible como Michigan Amber a *Puccinia recondita*, es altamente resistente a *Erysiphe graminis*.

Las plántulas de M1 en que se incrementó el inóculo se trataron con aproximadamente 200 ml. de una solución al 1% de cloruro 2-cloroetil-trimetil amonio (CCC), aplicada al suelo al momento de la siembra. Esto resultó en el desarrollo de plantas más bajas, con hojas más pequeñas, anchas y verdes. Con este tratamiento fue posible preservar los cultivos de polvillo más del doble de tiempo que en plantas normales; la susceptibilidad al polvillo de la hoja permaneció inalterada.

Todas las poblaciones F_1 y F_2 se inocularon raspando esporas de pústulas de las plantas M1 con un bisturí húmedo y aplicándolas en la hoja correspondiente de las plántulas en prueba. Cada una de las tres primeras hojas de cada planta fue inoculada con un raza diferente de polvillo. Las inoculaciones en las tres hojas se efectuaron a intervalos de 2 a 4 días, determinados por el índice de desarrollo de la

segunda y tercera hoja. Si la tercera hoja se demoraba en exceso, las primeras hojas se cortaban inmediatamente después de leídas sus reacciones para impedir contaminación de la tercera hoja. Las plantas inoculadas se mantenían durante la noche en una cámara húmeda, después de haberlas humedecido con agua nebulizada.

Las reacciones eran registradas 10 a 13 días después de la inoculación, de acuerdo con la clasificación de Mains y Jackson (7).

Para el análisis, las plantas se clasificaron como resistentes, intermedias y susceptibles. Reacciones del huésped de 0 a 2 —, se consideraron resistentes; 2 a 3, intermedias, y 3 + a 4, susceptibles. La clase intermedia, tal como se designa aquí, incluye la reacción 2, habitualmente clasificada como resistente, y reacción 3, clasificada como susceptible. Estas reacciones se observaron sólo en los cruzamientos de Brevit x Axminster, y en las cruces de prueba que incluían a Brevit. El grado de interacción 2 a 3 se consideró indicado para definir aquellas porciones de las poblaciones que se apartaban tanto de alta resistencia como de alta susceptibilidad.

Cuando se estudiaron progenies F_2 y F_3 provenientes de más de una planta F_1 de un de-

terminado cruzamiento, se hizo una prueba de Ji cuadrado para homogeneidad para determinar si las progenies de diferentes individuos F_1 , mostraban un comportamiento similar. Dado que no se encontraron desviaciones significantes de la homogeneidad, se combinaron las progenies de dos o más plantas F_1 .

RESULTADOS

La reacción de las variedades diferenciales para el polvillo de la hoja Malakof, Carina, Brevit, Webster y Loros a las razas fisiológicas 1, 2 y 15 de *Puccinia recondita* es esencialmente idéntica. Las diferencias en el tipo de reacción conciernen sólo al grado de hipersensibilidad de Malakof, Carina, Webster y Loros, mientras que Brevit, aunque altamente resistente, presenta algunas pequeñas uredias, siempre en puntos necróticos, y también áreas necróticas sin formación de uredias. Sin embargo, estas tres razas del polvillo de la hoja difieren en su capacidad para atacar a Mediterranean, Hussar y Democrat, las restantes variedades del grupo de diferenciales.

La reacción observada en las ocho variedades diferenciales a las razas 1, 2 y 15 del polvillo de la hoja, se indica en el Cuadro 1.

Cuadro 1 — Reacciones observadas en las variedades diferenciales de polvillo de la hoja, a las razas fisiológicas 1, 2 y 15 de *Puccinia recondita* f. sp. *tritici*.

RAZA FISIOLOGICA	MALAKOF CI 4898	CARINA CI 3756	BREVIT CI 3778	WEBSTER CI 3780	LOROS CI 3779	MEDITERRANEAN CI 3332	HUSSAR CI 4843	DEMOCRAT CI 3384
1	Oi ^a	Of ^b	Of	Oi	Of	1	1	Of
2	Of	Of	Of a 1-	Ofi ^c	Of	4	4	4
15	Oi	Of	Of a 1-	Ofi	Of	4	1	4

^a: Oi = Inmune, no hay lesiones visibles.

^b: Of = Puntos cloróticos o necróticos; no hay esporulación.

^c: Ofi = Escasos puntos cloróticos o necróticos, no hay esporulación.

Axminster, el progenitor susceptible en este estudio, da una reacción de tipo 4 con éstas y otras razas de polvillo de la hoja con las que ha sido inoculado.

Por cuanto las tres razas fueron inoculadas consecutivamente en la primera, segunda y tercera hoja de las plántulas, cualquier cambio en el grado relativo de resistencia de la primera a la tercera hoja indicaría diferencias en la virulencia de las tres razas. Las tres hojas reaccionaron esencialmente igual, como lo indica el hecho que individualmente las razas demostraron virulencia similar cuando se alteró entre experimentos el orden de la hoja inoculada con una determinada raza.

Los datos experimentales se presentan en dos grupos principales. El grupo 1 incluye los cruzamientos de cada una de las variedades resistentes con Axminster susceptible, para determinar el número y el grado de dominancia de los genes que gobiernan la resistencia entre estas variedades. El grupo 2 incluye los cruzamientos entre las variedades resistentes para determinar si los genes para resistencia están en un locus común, o si genes diferentes condicionan en cada variedad la resistencia al polvillo de la hoja. El grupo 2 fue separado en dos subgrupos: a) cruzamientos de Malakof con Carina, Brevit, Webster y Loros, y b) los seis cruzamientos posibles entre Carina, Brevit, Webster y Loros.

La reacción de cada planta de las variedades progenitoras y de la progenie de los cruzamientos fue idéntica para cada raza usada. En todos los casos las plantas susceptibles a una raza eran también susceptibles a las otras dos, y las plantas resistentes lo eran para cada uno de los tres biotipos del patógeno.

En consecuencia, las progenies F_3 fueron inoculadas con sólo una de las tres razas elegida al azar y la reacción a esta raza puede interpretarse como representativa de las otras dos, como lo indican los resultados de las progenies F_2 .

1. CRUZAMIENTOS DE LAS VARIETADES RESISTENTES CON AXMINSTER SUSCEPTIBLE.

La información presentada en el Cuadro 2 indica una diferencia de un par de factores entre Axminster susceptible y cada uno de los progenitores resistentes Malakof, Carina, Bre-

vit, Webster y Loros. Las relaciones de segregación encontradas en cada cruzamiento indican buena aproximación a las proporciones teóricas de 3:1 o 1:2:1 esperadas en casos de herencia monogénica. La resistencia fue altamente dominante en los cruzamientos con Malakof, Carina, Webster y Loros, como lo indica la reacción del F_1 y la relación de reacción en el F_2 . Sin embargo, el cruzamiento Brevit x Axminster mostró una reacción intermedia en el F_1 y una segregación aproximada de 1:2:1 en el F_2 , sugiriendo dominancia incompleta del gene para resistencia de Brevit. La generación F_3 de este cruzamiento segregó con una proporción de 1 familia resistente:2 familias segregantes:1 familia susceptible, mostrando las familias segregantes una distribución muy cercana a la relación 1 resistente:2 intermedia:1 susceptible, estando en consecuencia en completo acuerdo con los datos del F_2 .

Cuadro 2 — Reacción de plántula a las razas fisiológicas 1, 2 y 15 de *Puccinia recondita* Rob. ex. Desm. de las variedades progenitoras y generaciones F_1 , F_2 , F_3 en los cruzamientos de Malakof x Axminster, Carina x Axminster, Brevit x Axminster, Webster x Axminster y Loros x Axminster.

PROGENITORES O HIBRIDOS	NUMERO TOTAL DE PLANTAS	PLANTAS O FAMILIAS F_3			P 3:1 ^c 1:2:1 ^d
		RESISTENTES Nº	INTERMEDIAS ^a O SEGREGANTES ^b	SUSCEPTIBLES Nº	
Malakof	35	35	0	0	
Axminster	29	0	0	29	
Malakof x Axminster F_1	3	3	0	0	
Malakof x Axminster F_2	153	112	0	41	.75 — .50
Carina	29	29	0	0	
Axminster	28	0	0	28	
Carina x Axminster F_1	2	2	0	0	
Carina x Axminster F_2	309	231	0	78	.95 — .90
Brevit	36	36	0	0	
Axminster	43	0	0	43	
Brevit x Axminster F_1	5	0	5	0	
Brevit x Axminster F_2	200	51	103	41	.50 — .25
Brevit x Axminster F_3	75	18	36	21	.90 — .75
Webster	23	23	0	0	
Axminster	22	0	0	22	
Webster x Axminster F_1	3	3	0	0	
Webster x Axminster F_2	280	216	0	64	.75 — .50
Loros	45	45	0	0	
Axminster	43	0	0	43	
Loros x Axminster F_1	3	3	0	0	
Loros x Axminster F_2	311	229	0	82	.75 — .50

^aLa reacción intermedia se aplica a plantas F_1 y F_2 .

^bLa denominación "segregante" se refiere a familias F_3 .

^cValor de P para 3:1 en los cruzamientos de Malakof, Carina, Webster y Loros x Axminster.

^dValor de P para 1:2:1 en el cruzamiento de Brevit x Axminster.

2. CRUZAMIENTOS ENTRE VARIETADES DIFERENCIALES RESISTENTES

Las reacciones individuales de Malakof, Carina, Brevit, Webster y Loros a las razas 1,

2 y 15 de polvillo de la hoja, son del tipo altamente resistente. Esta resistencia, sin embargo, puede estar condicionada por genes no alélicos, o por genes en loci comunes. Se estudiaron los diez cruzamientos posibles entre

estas variedades con el propósito de encontrar las relaciones genéticas existentes.

Se distinguieron dos tipos de herencia entre las progenies de estos cruzamientos. En aquellos donde aparecía Malakof como progenitor, aparecieron en la población segregantes F_2 susceptibles. En los cruzamientos entre Carina, Brevit, Webster y Loros, las progenies F_2 y las familias F_3 estudiadas fueron uniformemente resistentes.

a) CRUZAMIENTOS DE MALAKOF CON CARINA, BREVIT, WEBSTER Y LOROS. Las progenies F_1 de estos cruzamientos dieron un tipo de reacción resistente para las tres razas estudiadas, indicando que la resistencia era dominante. En las progenies F_2 , se observó en cada cruzamiento una proporción de aproximadamente 15 plantas resistentes por 1 susceptible. La aproximación de las proporciones observadas

a la proporción teórica de 15 : 1 esperada en herencia bifactorial, estimada con Ji cuadrado, es estadísticamente aceptable en cada cruzamiento (Cuadro 3). Esto indica que dos genes, heredados independientemente, controlan la resistencia al polvillo en las progenies de estos cruzamientos. Un gene se deriva de Malakof, y el segundo del otro progenitor del cruzamiento. Cada uno de estos dos genes tiene un efecto similar en condicionar la resistencia a las razas 1, 2 y 15 de *Puccinia recondita*, siendo ambos dominantes.

La generación F_1 de la cruce de prueba (Malakof x Loro) x Axminster, segregó en una proporción de aproximadamente 3 resistentes a 1 susceptible con un valor de P de .90 - .75 (Cuadro 3). Esto confirma la presencia de los genes dominantes condicionando la resistencia al polvillo de la hoja, como lo indican los datos del F_2 .

Cuadro 3 — Reacción de plántula a las razas fisiológicas 1, 2 y 15 de *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Rob. ex Desm. de las variedades progenitores, generaciones F_1 y F_2 , de los cruzamientos de Malakof con Carina, Brevit, Webster y Loros, y generación F_1 del cruzamiento de prueba de (Malakof x Loros) x Axminster.

PROGENITORES O HIBRIDOS	NUMERO TOTAL DE PLANTAS	PLANTAS		P 15 : 1 ^a 3 : 1 ^b
		RESISTENTES Nº	SUSCEPTIBLES Nº	
Malakof	35	35	0	
Carina	38	38	0	
Malakof x Carina F_1	3	3	0	
Malakof x Carina F_2	272	252	20	.50 - .25
Malakof	33	33	0	
Brevit	32	32	0	
Malakof x Brevit F_1	3	3	0	
Malakof x Brevit F_2	261	240	21	.25 - .10
Malakof	11	11	0	
Webster	15	15	0	
Malakof x Webster F_1	2	2	0	
Malakof x Webster F_2	115	104	11	.25 - .10
Malakof	39	39	0	
Loros	41	41	0	
Axminster	30	0	30	
Malakof x Loros F_1	2	2	0	
Malakof x Loros F_2	143	129	14	.10 - .05
(Malakof x Loros) x Axminster F_1	22	17	5	.90 - .75

^a15 : 1 se aplica al F_2 .

^b3 : 1 se aplica al cruzamiento de prueba.

Se observó un desacuerdo en el comportamiento del gene de Brevit en el cruzamiento de Malakof x Brevit, con respecto a la dominancia incompleta exhibida en el cruzamiento de Brevit x Axminster. Con dominancia incompleta se habría esperado una proporción de 13 resistentes : 2 intermedias : 1 susceptible. Sin embargo, en la progenie F_2 del cruzamiento Malakof x Brevit no aparecieron individuos

intermedios, sino una proporción de 15 resistentes : 1 susceptible con un valor de P de .25 - .10.

b) CRUZAMIENTOS ENTRE CARINA, BREVIT, WEBSTER Y LOROS. Las progenies de estos cruzamientos en las generaciones F_1 , F_2 y F_3 , fueron uniformemente resistentes a las tres razas usadas. La generación F_1 de las cruces de prueba

con Axminster produjeron sólo individuos resistentes en los cruzamientos de Carina x Webster, Carina x Loros y Loros x Webster (Cuadro 4). Sin embargo, en aquellos cruzamientos donde Brevit aparecía como progenitor, Carina x Brevit, Brevit x Webster y Brevit x Loros, los cruzamientos de prueba segregaron en una proporción aproximada de 1 resistente : 1 intermedio.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

La reacción de Malakof a las razas fisiológicas 1, 2 y 15 de *Puccinia recondita* f. sp. *tritici*, es del tipo altamente resistente, caracterizada por pequeñas áreas necróticas (0f) para la raza 2, y por total inmunidad sin lesiones visibles para las razas 1 y 15. Se encontró que un gene dominante, que parece ser Lr1, gobernaba la reacción resistente de Malakof a estas razas.

Cuadro 4 — Reacción de plántula a las razas fisiológicas 1, 2 y 15 de *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Rob. ex Desm. de las variedades progenitoras, generaciones F₁, F₂ y F₃ y generación F₁ del cruzamiento de prueba en los cruzamientos de Carina x Webster, Carina x Loros, Loros x Webster, Carina x Brevit, Brevit x Webster y Brevit x Loros.

PROGENITORES O HIBRIDOS	NUMERO TOTAL DE PLANTAS	PLANTAS O FAMILIAS F ₃			P 1 : 1
		RESISTENTES Nº	INTERMEDIAS Nº	SUSCEPTIBLES Nº	
Carina	37	37	0	0	
Webster	40	40	0	0	
Axminster	27	0	0	27	
Carina x Webster F ₁	2	2	0	0	
Carina x Webster F ₂	217	217	0	0	
Carina x Webster F ₃	94	94	0	0	
(Car. x Web.) x Axminster F ₁	23	23	0	0	
Carina	41	41	0	0	
Loros	44	44	0	0	
Axminster	32	0	0	32	
Carina x Loros F ₁	3	3	0	0	
Carina x Loros F ₂	229	229	0	0	
Carina x Loros F ₃	97	97	0	0	
(Car. x Lor.) x Axminster F ₁	17	17	0	0	
Loros	25	25	0	0	
Webster	24	24	0	0	
Axminster	22	0	0	22	
Loros x Webster F ₁	3	3	0	0	
Loros x Webster F ₂	252	252	0	0	
(Lor. x Web.) x Axminster F ₁	25	25	0	0	
Carina	35	35	0	0	
Brevit	31	31	0	0	
Axminster	25	0	0	25	
Carina x Brevit F ₁	2	2	0	0	
Carina x Brevit F ₂	232	232	0	0	
Carina x Brevit F ₃	87	87	0	0	
(Car. x Brev.) x Axminster F ₁	23	13	10	0	.75 — .50
Brevit	40	40	0	0	
Webster	38	38	0	0	
Axminster	32	0	0	32	
Brevit x Webster F ₁	2	2	0	0	
Brevit x Webster F ₂	227	227	0	0	
(Brev. x Web.) x Axminster F ₁	19	11	8	0	.50 — .25
Brevit	21	21	0	0	
Loros	25	25	0	0	
Axminster	25	0	0	25	
Brevit x Loros F ₁	4	4	0	0	
Brevit x Loros F ₂	179	179	0	0	
(Brev. x Lor.) x Axminster F ₁	22	13	9	0	.50 — .25

Las variedades Carina, Webster y Loros son también altamente resistentes a estas tres formas fisiológicas del polvillo de la hoja. Webster es inmune a las tres razas, dando una

reacción del tipo (0i), mientras que Carina y Loros presentan clorosis y necrosis (0f) sin esporulación visible. La reacción resistente de estas tres variedades a las razas 1, 2 y 15 se

encontró condicionada por un gene dominante en un locus común, diferente al del gene de Malakof.

Brevit es altamente resistente a la raza 1, (0f), pero es habitualmente menos resistente a las razas 2 y 15, las que producen en esta variedad algunas pequeñas pústulas y áreas necróticas (1-). Se determinó que un gene controla la reacción de Brevit a estas tres razas, el que es diferente al gene de Malakof, pero es alélico al gene que controla la resistencia en Carina, Webster y Loros. Sin embargo, este gene parece diferir del gene que poseen en común Carina, Webster y Loros, porque muestra falta de dominancia en cruzamientos con la variedad susceptible Axminster. En este caso la generación F_1 y los heterocigotas F_2 fueron intermedios en su reacción a las razas 1, 2 y 15 de polvillo de la hoja. Todas las cruces de prueba con Axminster, que incluían a Brevit como progenitor, segregaron en la proporción de 1 resistente : 1 intermedia, mostrando la falta de dominancia de Brevit en la base genética de Axminster.

Cuando Brevit se cruzó con la variedad resistente Malakof, la resistencia en el F_1 fue completamente dominante, y el F_2 segregó en una proporción de 15 resistentes : 1 susceptible. Los cruzamientos de Brevit con Carina, Webster y Loros dieron sólo individuos resistentes en las generaciones F_1 , F_2 y F_3 . En consecuencia, el gene de Brevit para resistencia a las razas 1, 2 y 15 de polvillo de la hoja, parece diferir de su alelo en Carina, Webster y Loros. Esta diferencia, notoria en los cruzamientos con Axminster susceptible, no se expresó en cruzamientos con Malakof resistente.

La diferencia aparente de dominancia entre el alelo resistente de Brevit, y el de Carina, Webster y Loros, puede deberse de hecho a una diferencia entre los alelos. Un factor modificante, ligado al gene de Brevit, puede ser también responsable de la dominancia incompleta expresada por este gene. Sin embargo, no se observó en el presente estudio evidencia de ruptura de este ligamiento.

La no aparición de la reacción intermedia en los recombinantes heterocigotas para el gene de Brevit solo, en la progenie F_2 del cruzamiento Brevit x Malakof, no puede ser explicada con los datos de este trabajo. No se observó evidencia de segregación de un gene modificador de Malakof en las poblaciones F_2 . Lamentablemente no se contó con la cruce de prueba (Brevit x Malakof) x Axminster para observar esta posibilidad.

El gene para resistencia a las razas 1, 2 y 15, en Carina, Webster y Loros, se expresó en este estudio como dominante. El gene de Brevit mostró dominancia incompleta en un caso, y dominancia completa en el otro. Sin embargo,

Mains y otros (8) encontraron un gene o genes recesivos tanto en Brevit como en Webster para resistencia a la raza 5, en cruzamientos con Malakof. La raza 5 está estrechamente relacionada con las razas 1, 2 y 15 en cuanto a su avirulencia sobre Carina, Brevit, Webster y Loros. Esto deja en duda la identidad del que condiciona la resistencia a la raza 5 en 1, 2 y 15 en estas variedades con la del gene que condiciona la resistencia a la raza 5 en el trabajo de Mains (8) y designado como Lr_2 por Ausemus (1).

Otros estudios utilizando la raza 5 pueden aclarar este aspecto. Sin embargo, en este momento se le asignará sólo un símbolo provisorio, Lr_A , al gene dominante de Carina, Webster y Loros, que condiciona la resistencia a las razas 1, 2 y 15. Se le asigna el símbolo Lr_{A1} al alelo con dominancia incompleta de Brevit.

En consecuencia, con la identificación de un gene en Malakof que controla la resistencia a las razas 1, 2 y 15 del polvillo de la hoja, diferente al gene de Carina, Brevit, Webster y Loros, el genotipo de Malakof para este carácter puede ser definido como $Lr_1 Lr_1/Lr_A Lr_A$; el genotipo de Carina, Webster y Loros como $l_r_1 l_r_1/Lr_A Lr_A$, y el genotipo de Brevit como $l_r_1 l_r_1/Lr_{A1} Lr_{A1}$.

Bajo la suposición que Carina, Brevit, Webster y Loros tienen en común este gene que gobierna la resistencia a *Puccinia recondita*, razas fisiológicas 1, 2 y 15, puede concluirse que cualquiera de estas cuatro variedades, junto con Malakof, Mediterranean, Hussar y Democrat, daría la información necesaria para la identificación de las tres razas en consideración.

Sin embargo, como lo indica el Registro Internacional de Razas Fisiológicas de *Puccinia recondita*, Carina, Brevit, Webster y Loros poseen genes para resistencia a otras razas además de las utilizadas en este estudio. La eliminación de cualquiera de estas variedades del grupo standard de diferenciales no es posible si no existe mayor información respecto a sus genotipos para reacción al polvillo de la hoja.

Cuando esa información esté disponible, podrá desarrollarse un nuevo grupo de variedades diferenciales. Idealmente, cada variedad dentro de ese grupo deberá poseer un gene conocido para resistencia al polvillo de la hoja, diferente a los genes de las otras variedades. En consecuencia, cada gene escogido para diferenciar razas de polvillo de la hoja deberá ser incorporado individualmente en una línea de trigo susceptible.

En base a la determinación de dos genes dominantes que condicionan resistencia al polvillo de la hoja en las cinco variedades estudiadas, se puede derivar una suposición acerca del genotipo de las razas fisiológicas 1, 2 y 15.

Estas razas han demostrado ser similares en su capacidad para atacar a Malakof, Carina, Brevit, Webster y Loros. Tomando como base la hipótesis de Flor (4) de gene por gene, puede

pensarse que estas tres razas fisiológicas tienen en común, por lo menos, dos genes que condicionan su avirulencia sobre las cinco variedades estudiadas.

RESUMEN

Un cruzamiento dialélico entre las variedades diferenciales resistentes de *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Rob. ex Desm., Malakof, Carina, Brevit, Webster y Loros con Axminster susceptible, fue estudiado en las generaciones F_1 , F_2 y F_3 y en el F_1 de cruzamientos de prueba con Axminster, para conocer su reacción de plántula a las razas fisiológicas 1, 2 y 15 de polvillo de la hoja.

El comportamiento de la progenie indicó que dos genes heredados independientemente gobiernan la resistencia a estas tres razas de *Puccinia recondita*. Malakof posee uno de estos genes, el cual es completamente dominante. El segundo gene es común para Carina, Brevit, Webster y Loros, siendo dominante en Carina, Webster y Loros, e incompletamente dominante en Brevit.

El gene de Malakof parece ser Lr_1 . Se asignó el símbolo provisorio de Lr_A al gene de Carina, Webster y Loros. Se asignó también en forma provisorio el símbolo Lr_{A_1} al alelo no idéntico de Brevit.

SUMMARY

A diallel cross between the resistant leaf rust differential varieties Malakof, Carina, Brevit, Webster and Loros, and susceptible Axminster, was tested in the F_1 , F_2 and F_3 generations and in the F_1 of test-crosses to Axminster, for their seedling reaction to *Puccinia recondita* f. sp. *tritici*, Rob. ex Desm., races 1, 2 and 15.

Progeny behavior indicated that two independently inherited genes govern resistance to these three races of leaf rust. One of these genes is carried by Malakof, and is completely dominant. The second gene is common to Carina, Brevit, Webster and Loros, being dominant in Carina, Webster and Loros, and incompletely dominant in Brevit.

The gene in Malakof seems to be Lr_1 . The tentative symbol Lr_A is assigned to the gene in Carina, Webster and Loros. The symbol Lr_{A_1} is also tentatively assigned to the non-identical allele in Brevit.

LITERATURA CITADA

1. AUSEMUS, E. R. *et. al.* A summary of genetic studies in hexaploid wheat. *Journal of the American Society of Agronomy* 38: 1082-1099. 1946.
2. CALDWELL, R. M. *et. al.* Effect of leaf rust (*Puccinia triticea*) on yield, physical characters and composition of winter wheats. *Journal of Agricultural Research* 48: 1049-1071. 1934.
3. CHESTER, K. S. The nature and prevention of the cereal rust as exemplified in the leaf rust of wheat. Philadelphia, Chronica Botanica Co., 1946. 584 p.
4. FLOR, H. H. The complementary genic system in flax and flax rust. *Advances Genetics* 8: 29-54. 1956.
5. HARRIS, W., HEYNE, E. G. and JOHNSTON, C. O. The inheritance of leaf rust reaction in crosses among the eight differential varieties and Pawnee. *Agronomy Abstract*. 1954-69. 1954.
6. JOHNSTON, C. O. and MAINS, E. B. Studies on physiologic specialization in *Puccinia triticea*. U. S. Department of Agriculture. Technical Bulletin No 313. 1932.
7. MAINS, E. B. and JACKSON, H. S. Physiologic specialization in the leaf rust of wheat, *Puccinia triticea* Eriks. *Phytopathology* 16 (2): 89-20. 1926.
8. ———, LEIGHTY, C. E. and JOHNSTON, C. O. Inheritance of resistance to leaf rust. *Puccinia triticea*, in crosses of common wheat, *Triticum vulgare*. *Journal of Agricultural Research* 33: 931-1926.
9. SOLIMAN, A. S., HEYNE, E. G. and JOHNSTON, C. O. Genetic analysis for leaf rust resistance in the eight differential varieties of wheat. *Crop Science* 4: 246-248. 1964.