POSTULACIÓN E IDENTIFICACIÓN DE GENES DE RESISTENCIA A ROYA DEL TALLO EN VARIEDADES DE TRIGO

POSTULATION AND IDENTIFICATION OF STEM RUST RESISTANCE GENES IN WHEAT VARIETIES

Julio Huerta-Espino[1], Luis J. Ponce-Molina[2], Yerica Renata Valdez-Rodríguez[3]*, Héctor Eduardo Villaseñor-Mir[1], Rene Hortelano-Santa Rosa[1] y Eliel Martínez-Cruz[1]

[1]Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, Campo Experimental Valle de México, Coatlinchán, Texcoco, México, [2]Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias, Estación Experimental Santa Catalina, Quito, Ecuador. [3]Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, Texcoco, México.

**Autor de correspondencia* (yrvaldezr@gmail.com)

RESUMEN

La identificación de los genes de resistencia a roya del tallo (causada por *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*), presentes en las variedades cultivadas de trigo (*Triticum* spp. L.), permite conocer aquellos que permanecen efectivos contra la enfermedad. El método más eficaz, desde el punto de vista económico y ambiental para proteger al cultivo es el uso de variedades con resistencia genética; por ello, la postulación de genes es una herramienta valiosa para identificar el tipo de resistencia genética más adecuado y eficaz para las condiciones de una determinada región productora. Con el objetivo de postular e identificar genes de resistencia a roya del tallo presentes en 75 variedades mexicanas de trigo liberadas entre 1948 y 2007, se usaron 10 razas de roya del tallo. Se identificaron, en estado de plántula, los genes de resistencia *Sr7a*, *Sr8a*, *Sr11* y *Sr31*, mientras que mediante técnicas moleculares se identificaron los genes *Sr2*, *Sr12*, *Sr31*, *Sr55*, *Sr57* y *Sr58* en combinaciones de dos y hasta seis genes. El estudio permitió encontrar asociación entre los marcadores moleculares y los genes *Sr2*, *Sr55*, *Sr57* y *Sr58*, que confieren resistencia en planta adulta y son de raza no específica. El germoplasma estudiado cuenta con una base genética amplia y efectiva, la cual puede ser usada en programas de mejoramiento para generar variedades con resistencia durable y se puede considerar como un pilar de la resistencia a la roya del tallo en México.

Palabras clave: *Puccinia graminis*, *Triticum aestivum*, genes de resistencia, roya del tallo.

SUMMARY

The identification of stem rust (caused by *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*) resistance genes present in cultivated wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties allows to know those that remain effective against the disease. The most effective method from both, economic and environmental perspectives, to protect the crop is the use of varieties with genetic resistance. Therefore, the postulation of genes is a valuable tool to identify the most appropriate type of genetic resistance for the specific conditions of a given growing region. In order to postulate and identify stem rust resistance genes present in 75 Mexican wheat varieties released between 1948 and 2007, ten different stem rust strains were used. At the seedling stage, the stem rust resistance genes *Sr7a*, *Sr8a*, *Sr11* and *Sr31* were identified, while using molecular techniques the genes *Sr2*, *Sr12*, *Sr31*, *Sr55*, *Sr57* and *Sr58* were identified in combinations of two and up to six genes. This study allowed to find association between molecular markers and the resistance genes *Sr2*, *Sr55*, *Sr57* and *Sr58* that confer resistance in adult plants and are of non-specific race. The germplasm studied has a broad and effective genetic base, which can be used in breeding programs to generate varieties with durable resistance, and can be considered a cornerstone of resistance to wheat stem rust in Mexico.

Index words: *Puccinia graminis*, *Triticum aestivum*, resistance genes, stem rust.

INTRODUCCIÓN

Las royas son las enfermedades más importantes que atacan al cultivo de trigo harinero (*Triticum aestivum* L.), con la roya del tallo como una de las más dañinas a nivel mundial, provocando pérdidas económicas considerables a los productores. La roya del tallo, o roya negra, causada por *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* (Pgt) puede presentarse en cualquier región productora de trigo (Roelfs *et al*., 1992) y puede provocar pérdidas en la producción de grano superiores al 70 % (FAO, 2017). En Estados Unidos de América se han reportado pérdidas de rendimiento superiores al 25 % (Roelfs, 1978), y en los años 50s en el noroeste de México fue una de las enfermedades más destructivas y de mayor importancia económica (Singh *et al*., 2011b). La enfermedad ha causado pérdidas cuantiosas en la producción de trigo en diferentes épocas en Canadá (Kolmer, 2001), América del Sur (Germán *et al*., 2007), Europa continental (Patpour *et al*., 2022), el subcontinente de India y Australia (Park, 2007), Sudáfrica (Pretorius *et al*., 2007), África Oriental (Wanyera *et al*., 2006) y China (Knott, 1989; Roelfs *et al*. 1992).

En 1999 apareció un nuevo grupo de razas en África denominado Ug99, que poseen virulencia para el gen de resistencia *Sr31*, las cuales hicieron que muchas variedades de trigo se mostraran susceptibles (Pretorius *et al*., 2000; Singh *et al*., 2011a). Desde entonces, otras razas han aparecido, como la raza TKTTF, que dio lugar a epifitias en Etiopía en 2013 con pérdidas de rendimiento cercanas al 100 % en la variedad de trigo Digalu (Olivera

Recibido: 23 de julio de 2024
Aceptado: 13 de junio de 2025

DOI: https://doi.org/10.35196/rfm.2025.3.265

et al., 2015). Ese mismo año, la roya del tallo reapareció en algunas variedades de trigo en Alemania (Olivera *et al*., 2017) junto con incidencias esporádicas en el sur de Dinamarca, el este de Suecia y el Reino Unido (Lewis *et al*., 2018). En 2016 se notificó un brote de la enfermedad en Sicilia, Italia, donde afectó miles de hectáreas de trigo duro y harinero y los análisis sugirieron la presencia de una nueva raza en Europa, la TTRTF (denominada TTTTF en 2017) (Bhattacharya, 2017), con virulencia a *Sr13b*, gen de particular relevancia para los trigos cristalinos (Patpour *et al*., 2020). En América, incluyendo a México, no ha habido cambios notables en el estatus de la enfermedad, con excepción de Ecuador donde se reportó la presencia de la raza RRTTF en 2016 (Barnes *et al*., 2016). Actualmente todas las variedades cultivadas en México son resistentes en las razas que prevalecen desde 1960 y la última variedad en la que el patógeno venció la resistencia fue Zaragoza F75 (Luig, 1983).

El uso de variedades con resistencia genética es el método más eficaz, desde el punto de vista económico y ambiental, para evitar pérdidas por roya del tallo; por ello, la postulación de genes es una herramienta muy valiosa en virtud de que permite identificar el tipo de resistencia genética más conveniente para las condiciones de una determinada región productora, tal es el caso de la resistencia parcial o de desarrollo lento de la enfermedad, la cual es de tipo durable, ya que reduce drásticamente las pérdidas de rendimiento, llegando a casi cero, y establece una relación de convivencia hospedante-patógeno (Huerta-Espino *et al*., 2003). Esta resistencia se considera la más efectiva para el control de las royas del trigo. La postulación de genes es el conocer los genes de resistencia que una variedad de trigo posee e identificar aquellos que aún permanecen efectivos contra las poblaciones de royas existentes en ese momento, identificando los genes que podrían ser efectivos cuando la frecuencia de razas cambie o cuando aparezcan nuevas razas (Huerta-Espino *et al*., 2024).

Las razas de Pgt causantes de la roya del tallo existentes en México son avirulentas a la mayoría de las variedades liberadas, por lo que no pueden ser usadas en la postulación de genes. El último reporte de razas de Pgt presentes en México fue en 1991, provenientes de viveros inoculados con una mezcla de razas (Singh, 1991), este reporte indicó que debido a que la roya del tallo ha estado bajo control desde 1960 por el uso de variedades resistentes, las razas reportadas fueron probablemente las mismas que prevalecen desde 1960. Dada la importancia de la roya del tallo en el mundo, el objetivo de este estudio fue postular genes de resistencia de raza específica a esta enfermedad e identificar genes de raza no específica mediante marcadores moleculares, en variedades de trigo harinero liberadas en México en diferentes épocas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material genético

El presente estudio incluyó 75 variedades mexicanas pertenecientes a la colección nacional del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) (Cuadro 1); se utilizó semilla proveniente de las colecciones del INIFAP-CEVAMEX (C), del INIFAP-CEBAJ (R), del Rust Genetics de CIMMYT (RG) y del Banco de Germoplasma del CIMMYT (GB). Adicionalmente, se incluyó el genotipo McNair 701 como testigo susceptible a todas las razas de roya utilizadas en este estudio.

Las evaluaciones en plántula se hicieron entre enero y abril de 2017 en el Laboratorio de Enfermedades de Cereales del Departamento de Agricultura de Estados Unidos (CDL-USDA) y en el Laboratorio de Bioseguridad (BSL3) de la Universidad de Minnesota, Estados Unidos, mientras que las pruebas con marcadores moleculares se hicieron en el Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT), El Batán, Texcoco, México.

Evaluación en plántula bajo invernadero para roya del tallo

Se sembraron 10 juegos de las 75 variedades más el testigo susceptible McNair 701, así como 10 juegos de las 20 diferenciales de roya del tallo (que poseen genes de resistencia individuales), para evaluarlos contra 10 razas seleccionadas. Para la siembra se emplearon macetas de plástico con vermiculita como sustrato, en cada maceta se sembraron cuatro genotipos y se emplearon cinco semillas de cada variedad. La inoculación se realizó ocho días después de la siembra. La inoculación con urediniosporas de roya del tallo se realizó como lo describe Rouse *et al*. (2011). Después de la inoculación, las plántulas se colocaron en una cámara de rocío por 16 h; posteriormente se pusieron en invernadero donde la temperatura se mantuvo a 22 ± 2 °C durante el día y a 18 ± 2 °C durante la noche, empleando luz complementaria durante el día y la noche para proveer un fotoperiodo de 16 h. La lectura del tipo de infección (TI) en las hojas primarias se realizó 14 días después de la inoculación, para ello se empleó la escala descrita por Stakman *et al*. (1962) de 0 a 4. En la escala, de 0 a 2 las plantas se consideran resistentes y de 3 a 4, las plantas se consideran susceptibles. La evaluación en plántula se realizó en dos ocasiones para corroborar los datos fenotípicos.

Cuadro 1. Variedades mexicanas de trigo harinero utilizadas en el estudio.

No.	Variedad	No.	Variedad	No.	Variedad
1	Supremo 211	26	Yecorato F77	51	Chapingo 53-GB
2	Frontera-0C	27	Huasteco M81	52	Toluca 53-2C
3	Yaqui 48-1C	28	Victoria M81	53	Lerma Rojo-2C
4	Candeal 48	29	Curinda M87	54	Kentana 54
5	Chapingo 48-1C	30	Mochis T88	55	Lerma Rojo 64
6	Yaqui 50-1C	31	Tepoca M89	56	Chapingo 48-2C
7	Kentana 51	32	Huites F95	57	Yaqui 50-3C
8	Kentana 52	33	Batan F92	58	Yaqui 53-2C
9	Candeal 52	34	Palmerin F2005	59	Constitución-0C
10	Bajío 53-0C	35	MAYA S2007	60	Marroquí 588
11	Yaqui 53-1C	36	Egipto 101	61	Yaqui 50-0RG
12	Chapingo 53-0C	37	Verano Pelón	62	Chapingo 48-0R
13	Toluca 53-1C	38	Nayar	63	Chapingo 53-0R
14	Bajío 53-1C	39	Orizaba	64	Yaqui 50-0GB
15	Lerma Rojo-1C	40	Crespo	65	Yaqui 53-GB
16	Yaktana Tardío	41	Lerma	66	Toluca 53-GB
17	Huamantla Rojo	42	Guarina	67	Mayo 54
18	Nainari 60	43	Frontera-GB	68	Nariño 59
19	Gabo 60	44	Yaqui 48-2C	69	Chapingo 48-GB
20	Jaral F66	45	Chapingo 48-3C	70	Yaqui 50-1GB
21	Tobari F66	46	Kentana 48	71	Constitución-GB
22	Bajio M67	47	Lerma 50	72	Huamantla
23	Norteño M67	48	Yaqui 50-2C	73	Bajío 53-GB
24	Saric F70	49	Bajío 52	74	PBW343
25	Chapingo VF74	50	Yaqui 53-0C	75	Cacuke

C: INIFAP-CEVAMEX, GB: Banco de germoplasma del CIMMYT, R: INIFAP-CEBAJ, RG: Rust Genetics. Los números o letras después del guion indican que son diferentes selecciones de la misma variedad dentro de la colección.

Razas de roya del tallo

Las razas de roya del tallo empleadas fueron MCCFC, QFCSC, QTHJC, RCRSC, RKQQC, TKTTF, TPMKC, TRTTF, TTTTF y TTKSK (todas del grupo Ug99). Los nombres de las razas fueron derivados de la nomenclatura de tres letras propuesta por Roelfs y Martens (1998) utilizando un subconjunto de diferenciales para cada una; adicionalmente, se incluyó un cuarto y quinto juegos de acuerdo con Jin *et al*. (2008). Además de determinar los nombres de las razas, los genotipos diferenciales también se utilizan para postular genes; para ello, se evaluaron los genotipos y las diferenciales frente a las 10 diferentes razas de roya, debido a que cada raza tiene distintas combinaciones de genes de avirulencia/virulencia, los tipos de infección observados en las diferenciales permiten comparar los tipos de infección de los genotipos y así postular los genes de resistencia que poseen (Vanzetti *et al*., 2013).

Análisis molecular

Se probaron marcadores moleculares ligados a los genes *Sr31*, *Sr38*, *Sr2*, *Sr12*, *Sr55*, *Sr57* y *Sr58*, ya que éstos no pueden ser postulados en etapa de plántula, pues son genes de raza no específica.

Se tomaron muestras de tejido de todas las variedades evaluadas y se extrajo ADN empleando el método descrito por Edwards *et al*. (1991). Se emplearon marcadores SSR (Simple Sequence Repeats) para los genes *Sr31* y *Sr38* (Helguera *et al.,* 2003; Mago *et al*., 2002), un marcador CAPS (Cleaved Amplified Polymorphic Sequences) para el gen *Sr2* (Mago *et al*., 2011), y marcadores KASP (Kompetitive Allele Specific PCR) para los genes *Sr12*, *Sr55*, *Sr57* y *Sr58* (Dreisigacker *et al.,* 2016; Hiebert *et al*., 2016; Lagudah *et al*., 2009; Moore *et al*., 2015). Para cada marcador, el resultado se registró como positivo o negativo en cada variedad evaluada.

RESULTADOS

Hasta la fecha, más de 60 genes *Sr* que confieren resistencia a roya del tallo (*Sr2*-*Sr63*) han sido designados en trigo (Mago *et al*., 2022). Los genes postulados y los determinados molecularmente se pueden agrupar en genes que confieren resistencia en todas las etapas de crecimiento de la planta (Huerta-Espino *et al*., 2011) y genes de resistencia de raza no específica o de planta adulta de desarrollo lento (slow rusting) (Lagudah, 2011). En el primer grupo se incluyen los genes *Sr12*, *Sr31*, *Sr38* y aquellos presentados en el Cuadro 2, mientras que los genes *Sr2*, *Sr55*, *Sr57* y *Sr58* pertenecen al segundo grupo.

Se identificaron 47 combinaciones de dos o más genes, lo que indica que aun con pocos genes de resistencia existe una variabilidad relativamente alta; por esta razón, los resultados se presentan en el Cuadro 3 ordenados de acuerdo con las combinaciones observadas que van desde dos hasta seis.

Evaluación en plántula bajo invernadero para roya del tallo

La postulación de genes se realizó empleando los datos fenotípicos recolectados en plántula en invernadero; por ejemplo, para postular el gen *Sr7b*, el genotipo tiene que ser resistente a las razas QTHJC y QFCSC, pero susceptible a las razas MCCFC, RCRSC, RKQQC y TPMKC. Para postular el gen *Sr8a* el genotipo tiene que ser resistente a la raza TRTTF y susceptible a la raza TTKSK y se comprueba usando las razas MCCFC (resistente), RCRSC (resistente), RKQQC (susceptible) y TPMKC (susceptible). El gen *Sr11* lo portan los genotipos que son resistentes a la raza TKTTF y susceptibles a la raza TTKSK y se comprueba con las razas RKQQC (resistente), QFCSC (resistente) y MCCFC (resistente). En todos los casos, se usaron como guía los tipos de infección mostrados en las diferenciales (Cuadro 2). De los genes que confieren resistencia en todas las etapas de crecimiento se encontraron más o menos en las mismas proporciones los genes *Sr11* (44 %) y *Sr8a* (40 %) y en menor frecuencia *Sr7a* (19 %) (Cuadro 4).

Análisis molecular

Empleando técnicas moleculares se encontraron los genes *Sr2*, *Sr12*, *Sr31*, *Sr55*, *Sr57* y *Sr58*, solos o en combinación (Cuadro 3). También se corrió el marcador *Ventrium_LN2* ligado al gen *Sr38*; sin embargo, los resultados mostraron que ninguno de los genotipos en estudio fue portador de este gen.

Sr12 estuvo presente en gran parte de los genotipos evaluados (42 %), mientras que *Sr31* sólo en 3 %. Entre los genes que confieren resistencia de raza no específica a la roya del tallo, el más frecuente fue *Sr58* (85 %), seguido por *Sr57* (53 %) y *Sr2* (44 %) y el menos frecuente fue *Sr55* con sólo 29 % (Cuadro 4). De los genotipos evaluados, se encontró sólo un gen (*Sr12*) en el testigo susceptible a Ug99 Cacuke y combinaciones de dos, tres, cuatro, cinco y un máximo de seis genes en las variedades Mochis T88, Tepoca M89 y Yaqui 53(2C).

Entre los cuatro genes identificados que confieren resistencia de raza no específica sólo se encontraron las combinaciones de *Sr2*, *Sr55* y *Sr58* en Yaqui 53 (2C), Mayo 54, Chapingo 48 (GB), Marroquí 588, Chapingo 48 (0R) y Chapingo 53 (0R); sin embargo, la combinación más frecuente fue *Sr2*, *Sr57* y *Sr58* en 17 variedades.

Cuadro 2. Tipos de reacción de las líneas isogénicas usadas como probadores o diferenciales con 10 razas de roya del tallo (*Puccinia graminis* f. sp. *tritici*).

No.	Gen	Razas de roya									
		QTHJC	MCCFC	QFCSC	RCRSC	RKQQC	TPMKC	TTTTF	TKTTF	TTKSK	TRTTF
1	*Sr5*	3	3	3	3+	3	3	3	3+	4	4
2	*Sr21*	3	2	3	3+	3	3	3	33+	33+	4
3	*Sr9e*	2	1-	1	2	12-	3	3	3+	3+	3+
4	*Sr7b*	2	3+	2	3	3	3	3	3+	4	3+
5	*Sr11*	3	1	2	2	12-	3	3	2-	4	4
6	*Sr6*	3	;	13	13-	3	0	3	3+	3+	3+
7	*Sr8a*	3	2	3	2	3	3	3	3+	3+	2
8	*Sr9g*	3+	2+	3+	3+	2+	3	3	4	4	4
9	*Sr36*	0;	0	0	3+	3+	0	3+	4	0	3+
10	*Sr9b*	3+	2	2	3	3	22+	3+	3+	3+	4
11	*Sr30*	2	2	2	2	1	2	3+	3+	3+	4
12	*Sr17+13*	3	22+	2+	3	2+	2+	3	2+	3	3+
13	*Sr9a*	2	2	3	3	3	2	3	4	3+	4
14	*Sr9d*	3	2	3	3	2	3+	3+	3+	3+	4
15	*Sr10*	3	3+	3+	3	1	3	3	3+	2	4
16	*SrTmp*	2	3+	2	22+	1;	3+	3	3+	2+	4
17	*Sr24*	2	2	2	2	2+	2	2-	2-	2-	2
18	*Sr31*	2	2	2	2	2-	0	2	2-	4	2-
19	*Sr38*	1	1	2	X	23	:1	3	3+	3+	4
20	*SrMcN*	3	3+	3+	3	3	3	3	4	4	4

La combinación *Sr2* y *Sr57* sólo se encontró en Bajío 53 (GB), mientras que la combinación *Sr2* y *Sr58* fue encontrada en Jaral F66, Curinda M87, Batán F92, Candeal 48, Egipto 101 y Candeal 52. La combinación *Sr55* con *Sr57* no se encontró en ninguno de los genotipos evaluados. La combinación de los genes *Sr55* y *Sr58* se observó en Chapingo 48 (1C, 2C, 3C) y Yaqui 50 (1C, 2C, 3C, GB), *Sr55* sólo se identificó en Constitución (0C y GB), Chapingo 53 (0C, GB) y Yaqui 53 (0C, 1C, GB). Probablemente la combinación *Sr57* y *Sr58* sea la más común entre los genotipos evaluados, estando en 13 genotipos. *Sr57* se encontró sólo en los genotipos Yecorato F77 y Yaktana tardío, mientras que *Sr58* también sólo en Guarina, Huites y Gabo 60 (Cuadro 3).

DISCUSIÓN

Las combinaciones de genes que confieren resistencia de raza-específica como *Sr7a*, *Sr8a*, *Sr11* y *Sr12* estuvieron presentes en Constitución (0C). Una de las combinaciones de tres genes de raza específica más frecuentes fue *Sr8a*, *Sr11* y *Sr12* en Mochis T88, Yaktana Tardío, Nainari 60, Norteño M67, Lerma, Constitución (GB) y PBW343. Combinaciones de dos genes, *Sr8a* y *Sr11* se encontraron en 12 genotipos. Un solo gen de raza específica, *Sr11*, se identificó en Crespo y Yaqui 50 (0RG), mientras que *Sr12* estuvo en 14 genotipos.

El posible origen de *Sr7a* y su incorporación al germoplasma mexicano pudo ser mediante la introducción de trigos kenianos, por el uso del genotipo Mentana, o la cruza Frontana/Kenya//Newthatch (Hope/*3 Thatcher) (Borlaug *et al*., 1949), confirmando su presencia en Kentana 48 (Kenya 324/Mentana), Kentana 51 y Kentana 52 (Luig, 1983). En el caso de *Sr8a*, también tiene su origen en Mentana, Frontana y Frontana/Kenya//Newthatch (McIntosh *et al*., 1995), confirmándose su presencia en Marroquí 588 (Florence/Aurore) y sus derivados como Chapingo 48 (Newthatch/Marroqui 588), Chapingo 53 (Kentana 48/Yaqui 48) y Constitución (Marroquí 588/Thatcher//Egipto 101/

Cuadro 3. Tipos de reacción de 75 variedades de trigo mexicano (*Triticum aestivum*) y McNair 701 en respuesta a 10 razas de roya del tallo.

No.	Variedad	Razas de roya del tallo										Gen postulado e identificado
		QFCSC	QTHJC	MCCFC	RCRSC	RKQQC	TKTTF	TPMKC	TRTTF	TTKSK	TTTTF	
3	Yaqui 48-1C	0	3	3	3+	2-	3	3	3+	3+	3+	*Sr58, +*
10	Bajío 53-0C	0	0 1	0;	0	X	;1	X=	3	3	3+	*Sr58, +*
35	Maya S2007	2+	2+	2	;	2	3	2	3+	3	2+	*Sr58, +*
44	Yaqui 48-2C	;	2+	3	3+	3-	3+	2+	3+	3+	3	*Sr58, +*
75	Cacuke	2	3	2	X	X=	3+	2-	3+	3+	3	*Sr12*
76	Mcnair	3+	3+	3+	3+	4	3+	4	3+	3+	3+	
14	Bajio 53-1C	0	3	0;	0;	X	X=	X	3	3	3	*Sr57, Sr58, +*
24	Saric F70	0;	2	1	X=	2-	3+	-	3+	3+	3+	*Sr57, Sr58, +*
27	Huasteco M81	;	2+	;	;1	2-	3+	;	3+	3+	3	*Sr57, Sr58, +*
38	Nayar	0	2+	0;	1	1	12	;1	3	3	3	*Sr57, Sr58, +*
47	Lerma 50	1	3+	0;	;	3+	3+	;1-	3+	3+	3+	*Sr57, Sr58, +*
49	Bajío 52	0	2+	0	0	3-	X=	0;	3+	3	3-	*Sr57, Sr58, +*
50	Yaqui 53-0C	0	3+	0	0	X=	12-	0;	0;	2	;	*Sr8a, Sr55*
64	Yaqui 50-0GB	0;	3	1	3+	3-	3+	3	3	3	3	*Sr2, Sr55, +*
73	Bajío 53-GB	0	2	0	1	2	12-	0;	3+	3	3	*Sr2, Sr57, +*
1	Supremo 211	0;	3+	1;	3+	3	3	3	3+	3+	X	*Sr2, Sr57, Sr58, +*
15	Lerma Rojo-1C	0;	2+	;	1	2	3+	0;	3	3	3+	*Sr2, Sr57, Sr58, +*
7	Kentana 51	X	3+	0;	0	X	12-	0	3+	3+	;1-	*Sr7a, Sr57, Sr58*
8	Kentana 52	0;	3+	0	0	3-	2+	0	3+	3+	;1-	*Sr7a, Sr57, Sr58*
9	Candeal 52	2	3+	2	3+	2	3	2	3+	3+	2+	*Sr2, Sr12, Sr58*
11	Yaqui 53-1C	0	3+	0;	0	;1-	12-	X=	0	2	2-	*Sr8a, Sr11, Sr55*
12	Chapingo 53-0C	;1	3	X=	3+	X	3-	3	X	3	2+	*Sr7a, Sr11, Sr55*
19	Gabo 60	0	3+	;1	0	X=	2	2	2-	2	X	*Sr8a, Sr12, Sr58*
20	Jaral F66	0	2	1	0	X=	2	2-	3	3	;1	*Sr2, Sr7a, Sr58*
32	Huites F95	0	2+	0;1-	2	;2-	2+	2-	2-	3+	3+	*Sr8a, Sr11, Sr58*
33	Batán F92	0	2+	;	0	2-;	2	2-	0;	3+	3	*Sr2, Sr8a, Sr58*
42	Guarina	;	2	;1-	0;	1-;	1+	2	3+	3	;1	*Sr7a, Sr11, Sr58*

Cuadro 3. Continuación.

No.	Variedad	Razas de roya del tallo										Gen postulado e identificado
		QFCSC	QTHJC	MCCFC	RCRSC	RKQQC	TKTTF	TPMKC	TRTTF	TTKSK	TTTTF	
5	Chapingo 48	;	2	2+	3+	12	3	3	3+	3	3	*Sr12*, *Sr55*, *Sr58*
6	Yaqui 50	2	2+	3	3	12	3+	3	3+	3+	3+	*Sr12*, *Sr55*, *Sr58*
48	Yaqui 50	2	3	3+	3+	12	3+	3	3+	3+	3+	*Sr12*, *Sr55*, *Sr58*
56	Chapingo 48-1C	;2-	3	X	3+	X	3+	2+	3+	3+	3	*Sr12*, *Sr55*, *Sr58*
57	Yaqui 50-3C	;2-	3	X	3+	X	3+	2+	3+	3+	3	*Sr12*, *Sr55*, *Sr58*
70	Yaqui 50-1GB	2;	3	2+	3+	1	3+	3	3+	3	3	*Sr12*, *Sr55*, *Sr58*
53	Lerma Rojo-2C	;1-	3+	0;	;	3	2-	;1-	3+	3+	3+	*Sr12*, *Sr57*, *Sr58*
54	Kentana 54	;1-	2+	;	;1	2	3+	;	3+	3+	3+	*Sr2*, *Sr57*, *Sr58*, *+*
55	Lerma Rojo 64	;	2+	;	;	2	3+	;	3+	3+	3+	*Sr2*, *Sr57*, *Sr58*, *+*
65	Yaqui 53-GB	0	3+	0	0	X=	12-	0;	0;	2	;2-	*Sr8a*, *Sr11*, *Sr55*
2	Frontera-0C	0	3+	2	2	3-	X=	2+	3	3	3	*S2*, *Sr12*, *Sr57*, *Sr58*
4	Candeal 48	2	2+	2+	3+	1-	2-	2	3+	3+	2	*Sr2*, *Sr11*, *Sr12*, *Sr58*
36	Egipto 101	2	3+	2+	3+	2	2	2	3+	3+	2	*Sr2*, *Sr11*, *Sr12*, *Sr58*
13	Toluca 53-1C	0	X	0;	0	1	X=	X=	3	3	;1-	*Sr7a*, *Sr11*, *Sr57*, *Sr58*
16	Yaktana Tardío	0;	3	;1	0	X=	2	3	2-	3+	2	*Sr8a*, *Sr11*, *Sr12*, *Sr57*
17	Huamantla Rojo	0	3+	1	0	2-	3+	2	2-	3+	3	*Sr8a*, *Sr11*, *Sr57*, *Sr58*
25	Chapingo VF74	0;	3+	0	0	;1-	X-	X	12-	3-	3+	*Sr8a*, *Sr11*, *Sr57*, *Sr58*
34	Palmerin F2005	;	2+	;	0;	;2-	X=	2-	0;	3	3	*Sr8a*, *Sr11*, *Sr57*, *Sr58*
26	Yecorato F77	;1	2	2	0	;1-	2-	2-	3+	3+	1	*Sr7a*, *Sr11*, *Sr12*, *Sr57*
28	Victoria M81	2	2+	12	0	2-	3+	2-	3+	3+	3+	*Sr2*, *Sr12*, *Sr57*, *Sr58*
29	Curinda M87	2	2	2	;	2-	2-	2-	12-	3+	2-	*Sr2*, *Sr8a*, *Sr12*, *Sr58*
37	Verano Pelón	;	3+	X=	X	1	3+	3;	0;	3	X+	*Sr2*, *Sr8a*, *Sr57*, *Sr58*
40	Crespo	;	12	;	;	1	1	;	;	2	2+	*Sr2*, *Sr11*, *Sr57*, *Sr58*
45	Chapingo 48-3C	X=	3	3+	3+	1	3+	3	0;1	3	3	*Sr8a*, *Sr12*, *Sr55*, *Sr58*
46	Kentana 48	1	3+	0;	0	X=	2	0;	3	3+	;	*Sr2*, *Sr7a*, *Sr57*, *Sr58*
51	Chapingo 53-GB	;1	3	X=	2+	X=	3	3	2+	3+	3+	*Sr2*, *Sr8a*, *Sr11*, *Sr55*
52	Toluca 53-2C	0	3	0	0	12	12-	0;	2+	3+	;1	*Sr7a*, *Sr11*, *Sr57*, *Sr58*

Cuadro 3. Continuación.

No.	Variedad	Razas de roya del tallo										Gen postulado e identificado
		QFCSC	QTHJC	MCCFC	RCRSC	RKQQC	TKTTF	TPMKC	TRTTF	TTKSK	TTTTF	
60	Marroquí 588	3+	3+	3+	3+	3	3+	3+	3+	3+	3	*Sr2*, *Sr12*, *Sr55*, *Sr58*
62	Chapingo 48-0R	2	2+	X	3	3-	3+	3	3+	3+	3	*Sr2*, *Sr12*, *Sr55*, *Sr58*
63	Chapingo 53-0R	2	3	3	3+	3-	3	3	3+	3+	3+	*Sr2*, *Sr12*, *Sr55*, *Sr58*
61	Yaqui 50-0RG	;	3	;	;1	X=	X=	X	3	3	X	*Sr2*, *Sr11*, *Sr57*, *Sr58*
71	Constitución-GB	0;	3+	0;	0;	;2-	3+	3	0;	3+	X	*Sr8a*, *Sr11*, *Sr12*, *Sr55*
72	Huamantla	0	3+	1	0	X=	3+	2	12-	3+	;1	*Sr8a*, *Sr11*, *Sr57*, *Sr58*
74	PBW343	0	2+	0	2	;	1	2-	12-	3+	2-	*Sr8a*, *Sr11*, *Sr12*, *Sr31*
18	Nainari 60	0;	3	;1-	0;	X=	2	2-	2-	3+	3+	*Sr8a*, *Sr11*, *Sr12*, *Sr57*, *Sr58*
21	Tobari 66	0	2+	0	0	;1-	12	2-	0;	3	3	*Sr2*, *Sr8a*, *Sr11*, *Sr57*, *Sr58*
22	Bajío M67	0	2+	0	0	;1-	12	2-	12-	3	3	*Sr2*, *Sr8a*, *Sr11*, *Sr57*, *Sr58*
39	Orizaba	0	2	X=	0	12	X=	;1	0	3	;	*Sr2*, *Sr8a*, *Sr11*, *Sr57*, *Sr58*
23	Norteño M67	0;	2+	1-	0	;2-	3	2-	2-	3+	X	*Sr8a*, *Sr11*, *Sr12*, *Sr57*, *Sr58*
41	Lerma	0;	3+	1	0	2-	3+	2	0;	3+	;1	*Sr8a*, *Sr11*, *Sr12*, *Sr57*, *Sr58*
43	Frontera-GB	2	3+	12	2	3-	X=	2	3	3	3	*Sr2*, *Sr11*, *Sr12*, *Sr57*, *Sr58*
59	Constitución-0C	0;	3+	;1-	1	X=	2+	3	;1	3+	X+	*Sr7a*, *Sr8a*, *Sr11*, *Sr12*, *Sr55*
66	Toluca 53-GB	0	3	0	0	13-	12-	;1-	2	3	;1	*Sr7a*, *Sr8a*, *Sr11*, *Sr57*, *Sr58*
67	Mayo 54	;	3	0	;	3-	2+	;1	3+	3	X=	*Sr2*, *Sr7a*, *Sr11*, *Sr55*, *Sr58*
68	Nariño 59	;	2	0	;	11+	0;	;	1+	3	X	*Sr2*, *Sr8a*, *Sr11*, *Sr57*, *Sr58*
69	Chapingo 48-GB	2	3	2+	3+	21	3+	2+	3	3	3	*Sr2*, *Sr8a*, *Sr12*, *Sr55*, *Sr58*
30	Mochis T88	2	2	0;	0	2-	X=	2-	0;	3+	2-	*Sr2*, *Sr8a*, *Sr11*, *Sr12*, *Sr57*, *Sr58*
31	Tepoca M89	0;	3	0;	0;	;2-	2+	2-	12-	3+	2+	*Sr2*, *Sr7a*, *Sr8a*, *Sr12*, *Sr57*, *Sr58*
58	Yaqui 53-2C	0	3+	0	0	X=	2	;1-	;1	2	X=	*Sr2*, *Sr7a*, *Sr8a*, *Sr11*, *Sr55*, *Sr58*

Gabo). Por otro lado, *Sr12* también tiene su origen en *T. turgidum* var *durum* cv. Iumillo, transferido a Marquillo y eventualmente a Thatcher y sus derivados, confirmándose en los genotipos Frontera (Fronteira//Hope/Mediterranean), Marroquí 588 (Florence/Aurore), Chapingo 48, Yaqui 50, (Newthatch/Marroqui) y Candeal 52 (Newthatch/Torreon).

Los genes *Sr2*, *Sr55*, *Sr57* y *Sr58* fueron introducidos al germoplasma mexicano desde los inicios de los programas de mejoramiento de trigo en México; por ejemplo, los genes de resistencia de planta adulta o 'slow rusting' *Sr2*, *Sr57* y *Sr58* fueron introducidos en las dos primeras variedades liberadas por el Dr. Norman Borlaug, Frontera y Supremo 211, obtenidas por selección de cruzamientos realizados por McFadden (Borlaug *et al*., 1949). Una fuente adicional de *Sr2* se introdujo a través de Egipto 101 (Kenya Governor). Los genes *Sr55* y *Sr58* se introdujeron a través de Marroquí 588 en 1945 (Borlaug *et al*., 1949). Otras fuentes adicionales de *Sr57* llegaron a México a través de Mentana y Frontana (Huerta-Espino *et al*., 2020). Una de las razones por la cual no se ha hecho una postulación de genes usando las razas de Pgt existentes en México es que muestran poca variabilidad; además, no se ha reportado virulencia para la combinación *Sr7a* + *Sr8a*. La raza MCC es avirulenta a *Sr8a*, pero virulenta a *Sr7a*, mientras que las razas GFC, RKQ, RTQ y RTR son avirulentas a *Sr7a*, aunque virulentas a *Sr8a* (Singh, 1991); sin embargo, Luig (1983) estudió las fuentes de genes de roya del tallo en trigo procedente de diferentes partes del mundo y reportó que en el trigo de origen mexicano se encontraron los genes *Sr2*, *Sr5*, *Sr6*, *Sr7a*, *Sr8*, *Sr9a*, *Sr9b*, *Sr11*, *Sr12*, *Sr15* y *Sr17*, coincidiendo parcialmente con los resultados del presente estudio, aunque reporta la presencia de *Sr6* en Bajío 53, Cajeme 54, Gabo 54, 54A y 55, Kentana 48, Yaqui 53 y Pénjamo 62. Con las razas utilizadas en el estudio, en particular MCCFC y TPMKC, se podría postular la presencia de *Sr6* (Cuadros 2 y 3) en Bajío 53, Lerma Rojo-1C, Kentana 48, Kentana 51, Kentana 52, Kentana 54, Yaqui 53-1C, Yaqui 53-2C y Lerma Rojo 64, pero la respuesta con otras razas no es concluyente por la presencia de otros genes; sin embargo, con marcadores moleculares se ha confirmado la presencia de *Sr6* en Lerma Rojo 64 (Tsilo *et al*., 2009).

El grupo de genotipos en el estudio también se podría clasificar de acuerdo con la presencia o ausencia de los genes de enanismo. Al hacer esto se encontró que las frecuencias (%) de los genes de resistencia *Sr7a*, *Sr8a*, *Sr11*, *Sr12*, *Sr57* y *Sr58*, tanto en los genotipos altos como en los semi-enanos, se mantuvieron más o menos en la misma frecuencia con respecto al comportamiento general; sin embargo, el gen *Sr55* no se observó en ninguno de los trigos semi-enanos, y *Sr31*, de reciente introgresión, no se identificó entre los genotipos altos (Cuadro 4).

Los genotipos en estudio incluyeron más de una fuente de semilla, observándose diferencias en el cultivar Frontera para *Sr11* presente en Frontera-GB y ausente en Frontera-0C. No se observaron diferencias entre Yaqui 48 (1C y 2C). En el caso de Chapingo 48, se identificaron los genes *Sr12*, *Sr55* y *Sr58* en las cuatro fuentes diferentes de semilla, pero adicionalmente se identificó la presencia de *Sr8a* en Chapingo 48-3C y Chapingo 48-GB. En las fuentes Chapingo 48-0R y Chapingo 48-GB se identificó la presencia de *Sr2* (Cuadro 5). En el caso de Yaqui 50, en las fuentes identificadas como 1C, 2C, 3C y 1GB no se encontraron diferencias, identificándose los genes de resistencia *Sr12*, *Sr55* y *Sr58*; sin embargo, en Yaqui 50-0RG no se identificó la presencia de *Sr55*, pero sí de *Sr2* y *Sr57*, mientras que en Yaqui 50-0GB se identificaron, aparte de *Sr2* y *Sr55*, otro gen de plántula aún no catalogado (Cuadro 5). En el caso de Yaqui 53, se usaron cuatro fuentes de semilla y los genes identificados fueron distintos, pero tuvieron en común a *Sr8a* y *Sr55*. Yaqui 53-1C y GB fueron similares, encontrándose adicionalmente a *Sr11*. Yaqui 53-2C, además de los genes de resistencia ya mencionados, fue positivo para *Sr2* y *Sr7a* (Cuadro 5). En el caso de Chapingo 53, las tres fuentes de semilla reportaron genes de resistencia diferentes, siendo en común *Sr55*, pero diferentes en otros genes; por ejemplo, en Chapingo 53-0C se encontró a *Sr7a* y *Sr11*, en Chapingo 53-GB a *Sr8a*, *Sr11* y *Sr2* y Chapingo 53-0R fue positivo para *Sr2*, *Sr12* y *Sr58*, mientras que Toluca 53-1C y Toluca 53-2C fueron similares en cuanto a sus genes de resistencia, pero fueron diferentes de Toluca 53-GB, donde además se encontró a *Sr8a*.

Las tres fuentes de Bajío 53 fueron diferentes, aunque el gen no catalogado encontrado en las tres pudiera ser el mismo; sin embargo, los genotipos Bajío 53-0C y 1C fueron positivos para *Sr58*. El gen *Sr57* fue común en Bajío 53-1C y Bajío 53-GB (Cuadro 5) y *Sr2* fue sólo identificado en Bajío 53-GB (Cuadro 5). En Constitución, la fuente Chapingo (0C) fue diferente de la de CIMMYT (GB) por la presencia de *Sr7a* en Constitución-0C. Finalmente, Lerma Rojo 1C y Lerma Rojo 2C poseen *Sr57* y *Sr58*, pero Lerma Rojo 1C también posee *Sr2* y un gen aún no catalogado en plántula, mientras que Lerma Rojo 2C posee *Sr12* (Cuadro 6). Las variaciones observadas en las fuentes de semilla se podrían atribuir a la heterogeneidad de los genotipos cuando se cosecharon en masa, ya que al realizar selección de espigas y manteniendo el tipo agronómico, indirectamente se hace selección para los diferentes alelos en caso de que exista variación en el genotipo original (Huerta-Espino *et al*., 2020); por lo tanto, es importante mantener el número de entrada de los diferentes genotipos en estudio que servirán como referencia para investigaciones posteriores.

Cuadro 4. Frecuencia (%) de los genes de resistencia postulados y confirmados con marcadores moleculares en 75 variedades de trigo harinero.

Grupo	Gen de resistencia								
	Sr7a	*Sr8a*	*Sr11*	*Sr12*	*Sr31*	*Sr2*	*Sr55*	*Sr57*	*Sr58*
General	19	42	45	42	3	44	29	53	85
Altos	18	31	41	41	0	41	38	48	74
Semienanos	21	52	58	47	3	53	0	68	68

Cuadro 5. Número, variedad y genes de resistencia identificados cuando se usaron fuentes de semilla diferentes.

No.	Variedad	Genes de resistencia identificados
2	Frontera-0C	*Sr2*, *Sr12*, *Sr57*, *Sr58*
43	Frontera-GB	*Sr2*, *Sr11*, *Sr12*, *Sr57*, *Sr58*
5	Chapingo 48-1C	*Sr12*, *Sr55*, *Sr58*
45	Chapingo 48-3C	*Sr8a*, *Sr12*, *Sr55*, *Sr58*
56	Chapingo 48-2C	*Sr12*, *Sr55*, *Sr58*
62	Chapingo 48-0R	*Sr2*, *Sr12*, *Sr55, Sr58*
69	Chapingo 48-GB	*Sr2*, *Sr8a, Sr12*, *Sr55*, *Sr58*
3	Yaqui 48-1C	*Sr58*, *+*
44	Yaqui 48-2C	*Sr58*, *+*
6	Yaqui 50-1C	*Sr12*, *Sr55*, *Sr58*
48	Yaqui 50-2C	*Sr12*, *Sr55*, *Sr58*
57	Yaqui 50-3C	*Sr12*, *Sr55*, *Sr58*
61	Yaqui 50-0RG	*Sr2*, *Sr11*, *Sr57*, *Sr58*
64	Yaqui 50-0GB	*Sr2*, *Sr55*, *+*
70	Yaqui 50-1GB	*Sr12*, *Sr55*, *Sr58*
11	Yaqui 53-1C	*Sr8a*, *Sr11*, *Sr55*
50	Yaqui 53-0C	*Sr8a*, *Sr55*
58	Yaqui 53-2C	*Sr2*, *Sr7a*, *Sr8a*, *Sr11*, *Sr55*, *Sr58*
65	Yaqui 53-GB	*Sr8a*, *Sr11*, *Sr55*
12	Chapingo 53-0C	*Sr7a*, *Sr11*, *Sr55*
51	Chapingo 53-GB	*Sr2*, *Sr8a*, *Sr11*, *Sr55*
63	Chapingo 53-0R	*Sr2*, *Sr12*, *Sr55*, *Sr58*
13	Toluca 53-1C	*Sr7a*, *Sr11*, *Sr57*, *Sr58*
52	Toluca 53-2C	*Sr7a*, *Sr11*, *Sr57*, *Sr58*
66	Toluca 53-GB	*Sr7a*, *Sr8a*, *Sr11*, *Sr57*, *Sr58*
10	Bajío 53-0C	*Sr58*, *+*
14	Bajío 53-1C	*Sr57*, *Sr58, +*
73	Bajío 53-GB	*Sr2*, *Sr57*, *+*
59	Constitución-0C	*Sr7a*, *Sr8a*, *Sr11*, *Sr12*, *Sr55*
71	Constitución-GB	*Sr8a*, *Sr11*, *Sr12*, *Sr55*
15	Lerma Rojo-1C	*Sr2*, *Sr57*, *Sr58*, *+*
53	Lerma Rojo-2C	*Sr12*, *Sr57*, *Sr58*

Los genes identificados en el presente estudio siguen siendo efectivos contra las razas presentes en México y otros países; sin embargo, ninguno de los genes de raza específica identificados en el estudio es efectivo contra Ug99, pero si los genes de raza no-específica y sus efectos pleiotrópicos *Sr2* (*Lr27*/*Yr30*), *Sr55* (*Lr67*/*Yr46*/*Pm46*), *Sr57* (*Lr34*/*Yr18*/*Pm38*) y *Sr58* (*Lr46*/*Yr29*/*Pm39*) (Aktar-Uz-Zaman *et al*., 2017). Además de estos genes, otros no catalogados presentes en los genotipos Frontera, Supremo 211, Chapingo 48, Yaqui 50, Kentana 52, Bajío 52, Bajío 53, Yaqui 53, Chapingo 53, Toluca 53, Yaktana Tardío 54 y Mayo 54, además de Verano Pelón, Nariño 59, Crespo 63, Saric F70, Guarina y Maya S2007 permanecen efectivos contra Ug99 (Huerta-Espino *et al*., 2020) y razas similares presentes en África y otros países.

CONCLUSIONES

Las variedades mexicanas de trigo liberadas en las décadas de los 1940s a los 1960s poseen una base genética amplia, la cual puede ser usada a través de programas de mejoramiento genético para desarrollar germoplasma con resistencia durable o de desarrollo lento necesarias en campos de agricultores.

BIBLIOGRAFÍA

Aktar-Uz-Zaman M., M. Tuhina-Khatun, M. M. Hanafi and M. Sahebi (2017) Genetic analysis of rust resistance genes in global wheat cultivars: an overview. *Biotechnology and Biotechnological Equipment* 31:431-445, https://doi.org/10.1080/13102818.2017.1304180

Barnes C. W., M. E. Ordóñez, S. Hambleton, K. Dadej, L. J. Szabo and T. Fetch (2016) Detection of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* race RRTTF in Ecuador in 2016. *Plant Disease* 102:448, https://doi.org/10.1094/PDIS-08-17-1161-PDN

Bhattacharya S. (2017) Deadly new wheat disease threatens Europe's crops. *Nature* 542:145-146, https://doi.org/10.1038/nature.2017.21424

Borlaug N. E., J. A. Rupert and J. G. Harrar (1949) Nuevos trigos para México. Folleto de divulgación, Vol. No. 5. Oficina de Estudios Especiales, Secretaría de Agricultura y Ganadería. México, D. F. 29 p.

Dreisigacker S., D. Sehgal, A. E. Reyes-Jaimez, B. Luna-Garrido, S. Muñoz-Zavala, C. Núñez-Ríos, … and S. Mall (2016) CIMMYT Wheat Molecular Genetics: Laboratory Protocols and Applications to Wheat Breeding. CIMMYT. México, D. F. 142 p.

Edwards K., C. Johnstone and C. Thompson (1991) A simple and rapid method for the preparation of plant genomic DNA for PCR analysis. *Nucleic Acids Research* 19:1349, https://doi.org/10.1093/nar/19.6.1349

FAO, Food and Agriculture Organization (2017) Rust spore. A global rust spore monitoring system. Wheat stem rust - Ug99 (Race TTKSK). Food and Agriculture Organization. Rome, Italy. http://www.fao.org/agriculture/crops/rust/stem/rust-report/stem-ug99racettksk/es/ (July 2024).

Germán S. E., A. Barcellos, M. Chaves, M. Kohli, P. Campos and L. de Viedma (2007) The situation of common wheat rusts in the Southern Cone of America and perspectives for control. *Australian Journal of Agricultural Research* 58:620-630, https://doi.org/10.1071/AR06149

Helguera M., I. A. Khan, J. Kolmer, D. Lijavetzky, L. Zhongqi and J. Dubcovsky (2003) PCR assays for the *Lr37 Yr17 Sr38* cluster of rust resistance genes and their use to develop isogenic hard red spring wheat lines. *Crop Science* 43:1839-1847. https://doi.org/10.2135/cropsci2003.1839

Hiebert C. W., J. A. Kolmer, C. A. McCartney, J. Briggs, T. Fetch, H. Bariana, … and W. Spielmeyer (2016) Major gene for field stem rust resistance co-locates with resistance gene *Sr12* in 'Thatcher' wheat. *PLoS ONE* 11:e0157029, https://doi.org/10.1371/journal.pone.0157029

Huerta-Espino, J., R. P. Singh, H. E. Villaseñor-Mir, E. Espitia-Rangel y S. G. Leyva-Mir (2003) Postulación de genes de resistencia a la roya de la hoja (*Puccinia triticina* Ericks.) en plántula y planta adulta en genotipos élite de trigo harinero (*Triticum aestivum* L.). *Revista Mexicana de Fitopatología* 21:239-247.

Huerta-Espino J., R. P. Singh, S. Germán, B. D. McCallum, R. F. Park, W. Q. Chen, … and H. Goyeau (2011) Global status of wheat leaf rust caused by *Puccinia triticina*. *Euphytica* 179:143-160, https://doi.org/10.1007/s10681-011-0361-x

Huerta-Espino J., R. Singh, L. A. Crespo-Herrera, H. E. Villaseñor-Mir, M. F. Rodriguez-García, S. Dreisigacker, … and E. Lagudah (2020) Adult plant slow rusting genes confer high levels of resistance to rusts in bread wheat cultivars from Mexico. *Frontiers in Plant Science,* 11:824, https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00824

Huerta-Espino J., B. Pérez-López, L. A. Crespo-Herrera, H. E. Villaseñor-Mir, R. Hortelano-Santa Rosa, R. P. Singh y K. Ammar (2024) Evolución de *Puccinia triticina* Eriksson, causante de roya de la hoja del trigo cristalino en México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 47:3-10, https://doi.org/10.35196/rfm.2024.1.3

Jin Y., L. J. Szabo, Z. A. Pretorius, R. P. Singh, R. Ward and T. Fetch Jr. (2008) Detection of virulence to resistance genes *Sr24* within race TTKS of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. *Plant Disease* 92:923-926, https://doi.org/10.1094/PDIS-92-6-0923

Knott D. R. (1989) The Wheat Rusts Breeding for Resistance. Monographs on Theoretical and Applied Genetics, Vol. 12. Springer-Verlag. Berlin, Germany. 201 p. https://doi.org/10.1007/978-3-642-83641-1

Kolmer J. A. (2001) Early research on the genetics of *Puccinia graminis* stem rust resistance in wheat in Canada and the United States. *In*: Stem Rust of Wheat: From Ancient Enemy to Modern Foe. P. D. Peterson (ed.). APS Press. St. Paul, Minnesota, USA, pp:51-82.

Lagudah E. S., S. G. Krattinger, S. Herrera-Foessel, R. P. Singh, J. Huerta-Espino, W. Spielmeyer, … and B. Keller (2009) Gene-specific markers for the wheat gene *Lr34/Yr18/Pm38* which confers resistance to multiple fungal pathogens. *Theoretical and Applied Genetics* 119:889-898, https://doi.org/10.1007/s00122-009-1097-z

Lagudah E. S. (2011) Molecular genetics of race non-specific rust resistance in wheat. *Euphytica* 179:81-91, https://doi.org/10.1007/s10681-010-0336-3

Lewis C. M., A. Persoons, D. P. Bebber, R. N. Kigathi, J. Maintz, K. Findlay, … and D. G. O. Saunders (2018) Potential for re-emergence of wheat stem rust in the United Kingdom. *Communications Biology* 1:13, https://doi.org/10.1038/s42003-018-0013-y

Luig N. H. (1983) A survey of virulence genes in wheat stem rust, *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. *In*: Advances in Plant Breeding. Supplements 11 to Plant Breeding. W. H. Freising and G. R. Göttingen (eds.). Verlag Paul Parley. Berlin, Germany. pp:184-198.

Mago R., W. Spielmeyer, G. J. Lawrence, E. S. Lagudah, J. G. Ellis and A. Pryor (2002) Identification and mapping of molecular markers linked to rust resistance genes located on chromosome 1RS of rye using wheat-rye translocation lines. *Theoretical and Applied Genetics* 104:1317-1324, https://doi.org/10.1007/s00122-002-0879-3

Mago R., G. Brown-Guedira, S. Dreisigacker, J. Breen, Y. Jin, R. Singh, … and W. Spielmeyer (2011) An accurate DNA marker assay for stem rust resistance gene *Sr2* in wheat. *Theoretical and Applied Genetics* 122:735-744, https://doi.org/10.1007/s00122-010-1482-7

Mago R., C. Chen, X. Xia, A. Whan, K. Forrest, B. R. Basnet, … and E. Lagudah (2022) Adult plant stem rust resistance in durum wheat Glossy Huguenot: mapping, marker development and validation. *Theoretical and Applied Genetics* 135:1541-1550, https://doi.org/10.1007/s00122-022-04052-9

McIntosh R. A., C. R. Wellings and R. F. Park (1995) Wheat Rusts: An Atlas of Resistance Genes. Springer. Dordrecht, The Netherlands. 200 p.

Moore J. W., S. Herrera-Foessel, C. Lan, W. Schnippenkoetter, M. Ayliffe, J. Huerta-Espino, ... and E. Lagudah (2015) A recently evolved hexose transporter variant confers resistance to multiple pathogens in wheat. *Nature Genetics* 47:1494-1498, https://doi.org/10.1038/ng.3439

Olivera P., M. Newcomb, L. J. Szabo, M. Rouse, J. Johnson, S. Gale, ... and Y. Jin (2015) Phenotypic and genotypic characterization of race TKTTF of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* that caused a wheat stem rust epidemic in Southern Ethiopia in 2013-14. *Phytopathology* 105:917-928. https://doi.org/10.1094/PHYTO-11-14-0302-FI

Olivera P., M. Newcomb, K. Flath, N. SommerfeldtImpe, L. J. Szabo, M. Carter, ... and Y. Jin (2017) Characterization of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* isolates derived from an unusual wheat stem rust outbreak in Germany in 2013. *Plant Pathology* 66:1258-1266. https://doi.org/10.1111/ppa.12674

Park R. F. (2007) Stem rust of wheat in Australia. *Australian Journal of Agricultural Research* 58:558-566, https://doi.org/10.1071/AR07117

Patpour M., A. F. Justesen, A. W. Tecle, M. Yazdani, M. Yasaie and M. S. Hovmøller (2020) First report of race TTRTF of wheat stem rust (*Puccinia graminis* f. sp. *tritici*) in Eritrea and Iran. *Plant Disease* 104:973, https://doi.org/10.1094/pdis-10-19-2133-pdn

Patpour M., M. S. Hovmøller, J. Rodriguez-Algaba, B. Randazzo, D. Villegas, V. P. Shamanin, ... and A. F. Justesen (2022) Wheat stem rust back in Europe: diversity, prevalence, and impact on host resistance. *Frontiers in Plant Science* 13:882440, https://doi.org/10.3389/fpls.2022.882440

Pretorius Z. A., R. P. Singh, W. W. Wagoire and T. S. Payne (2000) Detection of virulence to wheat stem rust resistance gene *Sr31* in *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* in Uganda. *Plant Disease* 84:203, https://doi.org/10.1094/PDIS.2000.84.2.203B

Pretorius Z. A., K. W. Pakendorf, G. F. Marais, R. Prins and J. S. Komen (2007) Challenges for sustainable cereal rust control in South Africa. *Australian Journal of Agricultural Research* 58:593-601, https://doi.org/10.1071/AR06144

Roelfs A. P. (1978) Estimated losses caused by rust in small grain cereals in the United States 1918-76. USDA Miscellaneous Publication 1363. Washington, D. C., USA. 85 p.

Roelfs A. P. and J. W. Martens (1998) An international system of nomenclature for *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. *Phytopathology* 78:526-533, https://doi.org/10.1094/Phyto-78-526

Roelfs A. P., R. P. Singh and E. E. Saari (1992) Rust Diseases of Wheat: Concepts and Methods of Disease Management. CIMMYT. Mexico, D. F. 81 p.

Rouse M. N., R. Wanyera P. Njau and Y. Jin (2011) Sources of resistance to stem rust race Ug99 in spring wheat germplasm. *Plant Disease* 95:762-766, https://doi.org/10.1094/PDIS-12-10-0940

Singh R. P. (1991) Pathogenicity variations of *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* and *P. graminis* f. sp. *tritici* in wheat-growing areas of Mexico during 1988 and 1989. *Plant Disease* 75:790-794, https://doi.org/10.1094/PD-75-0790

Singh R. P., D. P. Hodson, J. Huerta-Espino, Y. Jin, S. Bhavani, P. Njau, ... and V. Govindan (2011a) The emergence of Ug99 races of the stem rust fungus is a threat to world wheat production. *Annual Review of Phytopathology* 49:465-481, https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-072910-095423

Singh R. P., J. Huerta-Espino, S. Bhavani, S. A. Herrera-Foessel, D. Singh, P. K. Singh, ... and J. Crossa (2011b) Race non-specific resistance to rust diseases in CIMMYT spring wheats. *Euphytica* 179:175-186, https://doi.org/10.1007/s10681-010-0322-9

Stakman E. C., D. M. Steward, and W. Q. Loegering (1962) Identification of Physiologic Races of *Puccinia graminis* var. *tritici*. Agricultural Research Service E-617. USDA. Washington, D. C., USA. 53 p.

Tsilo T. J., S. Chao, Y. Jin and J. A. Anderson (2009) Identification and validation of SSR markers linked to the stem rust resistance gene *Sr6* on the short arm of chromosome 2D in wheat. *Theoretical and Applied Genetics* 118:515-524, https://doi.org/10.1007/s00122-008-0917-x

Vanzetti L. S., P. Campos, M. Demichelis, L. A. Lombardo, P. R. Aurelia, L. M. Vaschetto, ... and M. Helguera (2013) Identification of leaf rust resistance genes in selected Argentinean bread wheat cultivars by gene postulation and molecular markers. *Electronic Journal of Biotechnology* 14:1-17, https://doi.org/10.2225/vol14-issue3-fulltext-14

Wanyera R., M. G. Kinyua, Y. Jin and R. P. Singh (2006) The spread of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*, with virulence on *Sr31* in wheat in Eastern Africa. *Plant Disease* 90:113, https://doi.org/10.1094/PD-90-0113A