

REVISTA

FACULTAD NACIONAL DE AGRONOMIA

DIRECTOR: EDUARDO MEJIA VELEZ, I. A.

Vol. XVIII — Diciembre de 1956 — N° 50

Apartado aéreo 568 — Dirección postal: Facultad Nal. de Agronomía

BIBLIOTECA — Medellín - Colombia, S. A.

TARIFA POSTAL REDUCIDA. REGISTRO N° 648
DEL MINISTERIO DE COMUNICACIONES.

*Trabajo de Tesis presentado a la Facultad Nacional de
Agronomía de Medellín como requisito parcial para
optar al título de Ingeniero Agrónomo*

I - INTRODUCCION

En todo programa de mejoramiento de plantas es de vital importancia el conocimiento del comportamiento genético del germoplasma, en el cual cifra el experimentador el éxito de sus futuros trabajos.

Es la roya amarilla uno de los parásitos endémicos en los cultivos de trigo del país, que causa más serias pérdidas en el rendimiento y calidad del grano, especialmente en una de las variedades que más, extensamente se cultiva, la denominada Bola Picota.

El propósito del presente estudio es obtener información acerca de la forma de heredarse la reacción a la roya amarilla, en el estado de planta madura, con particular referencia a la naturaleza genética de las variedades progenitoras.

Existen actualmente dentro del germoplasma con el cual trabaja el programa de trigo, numerosas variedades resistentes a la

roya amarilla, listada o de la gluma, nombres con los cuales también se denomina al parásito *Puccinia glumarum* (Schm.) Eriks & Henn. Se ha observado cómo unas variedades transmiten más fácilmente la resistencia a su progenie que otras. La clasificación de este material por genotipos, por caracteres agronómicos deseables y por su habilidad combinatoria, dará más seguridad a la orientación de los futuros cruces, que permitirán la creación de variedades que a más de rendimiento, reúnan resistencia a las royas.

El presente estudio trata exclusivamente de la resistencia de planta adulta, bajo condiciones de campo, debido a la ausencia de invernadero adecuado, en donde se pueda regular la temperatura a las variantes biológicas en cuestión.

La resistencia de planta adulta ha tomado grande importancia últimamente, debido a los trabajos del doctor Louthier (1945), los cuales indican como variedades resistentes a *P.graminis* en estado de plántula en el invernadero, cambian de reacción en el campo en estado adulto a las razas prevalentes, a medida que avanza el desarrollo hacia la madurez, contradiciendo así el concepto hasta hoy sostenido por gran número de experimentadores, de que toda planta resistente en estado de plántula lo será en estado adulto.

Es muy frecuente que la resistencia de algunas variedades a varias enfermedades, se halla ligada a caracteres agronómicos indeseables, haciéndose imperativo el conocimiento de tal comportamiento por el estudio de los híbridos a través de varias generaciones. Estos progenitores no son aconsejables para el mejoramiento, porque producen malas combinaciones agronómicas.

Una de las fases de mayor importancia para un programa de mejoramiento de trigo, es el conocimiento de las razas fisiológicas prevalentes en cada región. No hay datos de invernadero que nos informen acerca de las razas de *Puccinia glumarum* existentes en el país. Se ha presumido que hay más de una en el campo, por las reacciones disímiles que variedades como Menkemén —actualmente en multiplicación comercial— ha presentado a través de varios años de prueba.

Las numerosas introducciones de material foráneo al Programa de Mejoramiento de Trigo, enriquecen cada año el stock de germoplasma útil en la obtención de nuevas variedades comerciales, que permitan al agricultor rendimientos remunerativos y mayor seguridad en el éxito de sus cosechas. Es de gran impor-

tancia el estudio y clasificación de dicho material, por sus caracteres deseables. Es muy frecuente hallar variedades que siendo susceptibles a un grupo de razas, no lo son a otras, indicando con ello la existencia de distintas bases genéticas para la resistencia a las royas. En el control de las royas del trigo no es económico ni práctico el uso de productos químicos, sino el empleo de variedades resistentes al patógeno.

Los primeros estudios se iniciaron en la Granja de La Picota en 1950-B y se terminaron en Tibaitatá-52-B, bajo la dirección y orientación del Dr. Joseph A. Rupert, Director del Programa de Mejoramiento de Trigo en Colombia. Estas dos Granjas aunque distantes unos 26 Km. una de otra, presentan condiciones ambientales muy semejantes por hallarse situadas en la Sabana de Bogotá.

En la revisión de la literatura, no fue posible reportar datos sobre trabajos similares que se hayan realizado en Colombia sobre mejoramiento de trigo. El interés esencial de estos trabajos preliminares, estriba en el hecho de que nos permiten conocer más a fondo el comportamiento genético de la resistencia del mejor material empleado en el Programa de Mejoramiento de Trigo, bajo condiciones ambientales propias, y con la virulencia de nuestras razas fisiológicas de *Puccinia glumarum*. (1).

II - REVISION DE LITERATURA

A - Importancia Económica

Dice Colombia (1949:14) que debido al ataque temprano de la roya amarilla, a la diversidad de órganos del trigo que ataca y a su prevalencia y severidad, es de presumir que esta roya cause muy cuantiosas pérdidas en nuestro medio y sea un factor altamente limitante de la producción de trigo.

Los altos porcentajes de infección de *P.glumarum* observados en hojas y espigas, así como los bajos rendimientos y cantidad de granos chupados obtenidos en la cosecha, muestran sus efectos económicos. La mayor parte de los trigos introducidos son afectados por esta roya, razón por la cual el Programa de Mejoramiento de Trigo da tanta importancia a su control genético.

Los trabajos realizados en Castelar —Argentina— por Martínez en 1948-1949, sobre estimación de los daños causados por las royas de los cereales, permiten deducir que a cada 10% en

(1) P. 1950-A, indica la siembra hecha al principio del año en la Granja La Picota, por los meses de marzo y abril, y P. 1950-B, se refiere a la siembra de los meses de septiembre y octubre del mismo año.

el incremento de la roya había una disminución de 96 Kgs./Ha., por la acción conjunta de *Puccinia glumarum* (75%) y *Puccinia triticina* (25%), lo que corresponde a una disminución de (5%), en el rendimiento de parcelas experimentales (Martínez 1950:34).

Dice Dex (1947), que un lote experimental con una infección de 10% de *P. glumarum* y 5% de *P. graminis*, rindió 21.5 maunds por acre, mientras que otro afectado 40 y 20% respectivamente, rindió solamente 19 maunds por acre.

Las observaciones de Watts (1948) en la India, indican que las enfermedades que más daño causaron en el trigo fueron las royas *P. graminis*, *P. glumarum* y *P. triticina*, durante el año de 1946-7, reduciendo el rendimiento normal aproximadamente en la mitad en algunas localidades; mientras que las pérdidas para toda la India en 1947, se estimaron en 2'000.000 de toneladas.

Dice Armstrong (1922) que en un intento por estimar la reducción en rendimiento debido a la roya amarilla, se alcanzó la conclusión de que una variedad moderadamente susceptible puede suministrar un rendimiento de 25% menos, que el obtenido con la misma variedad si se le preserva del ataque.

Anota Marchionatto (1944:208) que la roya amarilla prepondera en las regiones del centro y sur de la Argentina todos los años, produciendo graves daños. En 1929 y 1931 la roya amarilla se desarrolló con caracteres de verdadera epifitía y redujo en una tercera parte la cosecha de trigo.

Aun cuando experimentalmente no hemos determinado la importancia económica de *P. glumarum* en nuestro medio, las observaciones de campo indican que es la enfermedad más importante como causante de la disminución del rendimiento y la calidad de nuestras variedades comerciales, sembradas en Cundinamarca, Boyacá y Nariño. Dichos trabajos se adelantan en base a variedades isogenéticas.

B - Especialización Fisiológica

Dice Straib (1937:223) que las razas de *Puccinia glumarum* existentes en la América del Sur, determinadas en Alemania, se distribuyen de la siguiente manera:

Chile	Razas	30, 37, 39
Argentina	"	30 y probablemente 37
Uruguay	"	30

Las razas de roya amarilla suramericanas, determinadas hasta ahora, son específicas del trigo, pero son capaces de infectar diversas variedades de cebada y capaces también de transmitirse a varias gramíneas silvestres, especies de *Elymus*, *Hordeum* y *Agropyrum*.

Las razas suramericanas por su agresividad pueden agruparse así:

Grupo I: Raza 37 > 38 > 30

Grupo II: Raza 39

La raza 37 es más agresiva que la 39, frente a las variedades suramericanas.

Escribe Dickson (1939), que la especialización fisiológica ha sido estudiada en los Estados Unidos mas bien extensivamente y se han identificado 3 razas, mientras que en Alemania han sido descritas 20. La evidencia para la especialización es complicada debido a la reacción de los hongos bajo ciertas condiciones ambientales, que hacen dificultoso dar resultados seguros para las razas fisiológicas.

Estas son determinadas por el tipo de reacción que presentan en el estado de plántula a una serie de huéspedes diferenciales. Se dará comienzo posteriormente en la Granja de Tibaitatá, a trabajos que permitan la agrupación de un juego de variedades obtenidas del International Rust Nursery, que sirvan como diferenciales a nuestras colecciones de roya amarilla por su virulencia, una vez hayan sido purificadas.

C. - *Naturaleza de la Resistencia*

Existen numerosos ejemplos en la literatura sobre la genética de la inmunidad y la resistencia a las enfermedades en las plantas, de donde se concluye que la herencia de la resistencia sigue derroteros variables, hasta el punto de que a veces es ella un carácter dominante y a veces, un carácter recesivo; hay casos en que la resistencia para una misma planta y una misma enfermedad, puede ser compleja o simplemente dependiente de un factor unitario. No hay por tanto una regla uniforme que gobierne la resistencia a las enfermedades y es entonces necesario en los programas de mejoramiento para inmunización y resistencia, entrar a estudiar cada caso en particular (Garcés 1950:123).

Como las notas sobre resistencia a *P.glumarum* se registraron durante los 20 días subsiguientes al espigamiento de cada plan-

ta, es decir, cuando ésta se hallaba en estado adulto, queremos dar una idea clara de los distintos tipos de resistencia que pueden presentar los vegetales, haciendo énfasis sobre la resistencia de planta madura. En el programa de mejoramiento de trigo en México, el Dr. Borlaug y sus colaboradores (1951), trabajando con reacciones de invernadero y campo a *P.graminis*, corroboraron las observaciones del Dr. Louther (1945), al determinar resistencia de plántula en el invernadero y susceptibilidad en el campo del mismo material. Estos trabajos indican claramente que los datos de invernadero deben considerarse como complemento de los de campo y no tomarlos como definitivos, en la forma que venía haciéndose antes.

Rupert (1951:12), citando a varios autores, dice que ciertas variedades son susceptibles a una o más razas de *P.graminis* en el estado de plántula, pero se comportan como resistentes a esas razas en el estado adulto y que esa resistencia de planta madura, puede heredarse independientemente de la reacción de las plantas jóvenes. Dicha resistencia puede ser debida a la estructura anatómica del tallo del susceptible, porque se ha demostrado que en los tallos, especialmente en el cuello de plantas de trigo que tienen gran cantidad de tejido esclerenquimatoso son muy resistentes a la roya del tallo, pues el hongo se desarrolla principalmente en los tejidos netamente clorenquimatosos. A medida que la planta envejece, la cantidad de esclerénquima aumenta y este cambio estructural es el responsable de la resistencia a la roya del tallo, desarrollada por las plantas maduras.

Koo y Ausemus (1951:194) dicen que hay un tipo de resistencia que actúa bajo condiciones de campo, desde el espigado hasta la madurez, denominada resistencia de planta madura o adulta, que permite que un trigo susceptible a un grupo de razas de *P.graminis* en estado de plántula, sea resistente a todas o parte de ellas, cuando adultas; debido posiblemente a sus cambios estructurales.

Garcés (1949:337), cataloga a esta resistencia como un caso de klendusidad por defensa estructural. Dice que algunas variedades de trigo susceptibles en estado de plántula, en el invernadero, al ataque de la roya, se vuelven relativamente resistentes en el campo, debido al desarrollo de caracteres morfológicos que dan a la planta una resistencia estructural contra la roya. El desarrollo de esta resistencia, cuando no hay resistencia protoplasmática en la planta, es conocido desde tiempo atrás, debiéndose

no a la incompatibilidad del patógeno para entrar a los tejidos del susceptible sino a caracteres estructurales de la planta. Dice que Stakman y Hart encontraron que en muchos trigos del tipo "durum" como el Marquillo y el Kota, la resistencia general en el campo fue debida a los haces de colénquima en el tallo, porque están en número relativamente escaso y son pequeños y en forma de frasco, en lugar de ser en forma de copa. Ya que la roya solo puede desarrollarse sobre el colénquima clorénquimatoso, cuando estos haces son pocos, las pústulas también son pocas, y si dichos haces son de tamaño pequeño, las pústulas son correspondientemente pequeñas. Por otra parte, si las fibras son numerosas es de esperarse que aparezca un gran número de pústulas cuando el ataque de la roya sea severo.

Garcés (1949:338) trae otros casos de klendusidad debido a defensa estructural, como es el grosor de la laminilla media y la estructura de los estomas.

Sobre "resistencia protoplasmática o fisiológica" dice Garcés (1949:343), que es el verdadero y más importante tipo de resistencia a la enfermedad en las plantas y que es de naturaleza esencialmente protoplasmática y debe considerarse como pasiva, a menos que se demuestre la producción de antitoxinas o algún otro antifactor en un caso dado. La naturaleza de esta resistencia se debe a varios factores o cualidades protoplasmáticas, la mayoría de los cuales son de naturaleza química. En algunos casos el desarrollo del patógeno dentro de los tejidos se imposibilita por la composición inapropiada de los jugos de la planta, y como ejemplo de este caso está la teoría de la acidez del jugo celular que, según consideran varios autores, protege a estas plantas o a partes de ellas contra cualquier hongo. También se ha encontrado que otras sustancias como los aceites, pigmentos, esterres, taninos y compuestos fenólicos, son causas de la resistencia a la enfermedad en ciertas plantas. Tales sustancias actuarían como venenos o agentes inhibidores de los hongos. Otro tipo de resistencia química es aquel en que la composición de la planta es tal que permite un rápido crecimiento del hongo, pero no la secreción de sustancias activas en cantidad apreciable. En ciertos casos esto parece deberse al bajo contenido de nitrógeno del susceptible como ocurre con varios hongos causantes de pudriciones.

Koo y Ausemus (1951:194), hablando sobre "resistencia fisiológica", dicen que ésta consiste en presentar reacción de resistencia a todas las condiciones de la enfermedad a través de to-

da la vida de la planta, a una raza en particular o a un grupo de razas del patógeno.

Sobre la inmunidad, Vavilov (1951:96), dice que ella indica la imposibilidad para un parásito causante de enfermedad, de desarrollarse normalmente dentro de una planta no susceptible; es decir, la carencia de susceptibilidad de los organismos a las enfermedades.

Hay pues, diversos grados de resistencia a la enfermedad y también inmunidad a la misma. La naturaleza de esta resistencia es un fenómeno que ha sido estudiado en numerosas ocasiones, comprobándose que por una parte, hay diversos tipos de resistencia y por otra, que en cada uno de estos tipos la acción defensiva o de resistencia de la planta, es debida a factores diferentes (Garcés 1950:113).

La naturaleza de la resistencia ha sido tratada principalmente en base a trabajos realizados con la roya del tallo, debido a que es la enfermedad más limitante de la producción del trigo en los EE. UU. y Canadá, habiéndose concentrado en ella tales estudios. Es conveniente replicar trabajos similares en nuestras condiciones ambientales, con *P.glumarum*, pues es la roya que más afecta los rendimientos y calidad del trigo.

Garcés (1949:335), resume así la naturaleza de la resistencia a las enfermedades en las plantas:

- I. a) Resistencia protoplasmática o fisiológica, debido a características del protoplasto: 1) Acidez del jugo celular; 2) Antocianinas; 3) Compuestos fenólicos; 4) Proteínas; 5) Enzimas; 6) Fagocitosis.
- b) Hipersensibilidad. Debida a la extrema susceptibilidad del huésped.
- II. Klendusidad o escape a la enfermedad, debida a:
 - a) Defensa mecánica: 1) Cutícula; 2) Epidermis; 3) Estomas; 4) Pelos y pelusa.
 - b) Defensa estructural. Es la resistencia de la cual nos ocupamos. 1) Modificaciones de los tejidos; 2) Estructura celular; 3) Estructura de los estomas.
 - c) Defensa funcional. 1) Variedades tempranas; 2) movimientos funcionales; 3) Hábitos de la planta.

III. Inmunidad Fisiológica Adquirida. 1) Pasiva o estática; 2) Dinámica.

Este resumen sobre la naturaleza de la resistencia, indica que las bases de la resistencia en las plantas son variadas y muy complejas, siendo necesario estudiarlas por separado. Los estudios sobre la resistencia de planta madura en trigo, tienen gran importancia por ser un estado crítico en el cual la planta necesita el máximo de alimento para formar el grano, como también defensas para evitar los daños en la espiga, los cuales se traducen en mala calidad del grano.

D - Influencia de los Factores Ambientales sobre la Resistencia a Puccinia glumarum

Garcés (1949:353), trae una recopilación completa de la influencia que los distintos factores ambientales pueden ejercer sobre la resistencia de las enfermedades en las plantas. Dice que los factores ambientales pueden considerarse desde el punto de vista de los varios tipos de resistencia a la enfermedad, éste es, la klendusidad y los que afectan la resistencia protoplasmática. Agrega que en este caso, como en la naturaleza de la resistencia, no puede establecerse una línea clara de separación entre los dos tipos de factores, por lo cual dicha separación es solo provisional. El agua de precipitación, humedad atmosférica o humedad del suelo, etc., la luz, la temperatura, el PH del suelo, la nutrición y la edad son los factores ambientales más comunmente enumerados. Parece que los 4 primeros actúan con más probabilidad sobre la klendusidad, y los otros dos son más o menos importantes en modificar la resistencia protoplasmática. Citando a Spinks dice que la adición de nitrógeno ayudaba a la susceptibilidad, y que la adición de fósforo aumentaba la resistencia a la enfermedad. Sin embargo, estos resultados fueron registrados con variedades susceptibles, puesto que se vió que en las variedades inmunes no tenía ningún efecto la adición de cantidades aún mayores de nitrógeno. Dice que Stakman y Aamodt (1924), indicaron que no encontraban base para sostener la opinión de que la resistencia genética del trigo a la roya del tallo se pueda alterar por medio de fertilizantes, pero que algunos de sus estudios demostraron que la resistencia morfológica puede ser cambiada en algunos casos, como cuando ella aumenta el tejido mecánico.

Hablando sobre hipersensibilidad Garcés (1949:341) dice que es muy estrecho el grado de especificidad entre las varia-

des de trigo y la raza fisiológica particular del patógeno, pero el tipo de infección puede variar con las condiciones ambientales. Dice que Stakman (1933:255) ha realizado este hecho debido a que la idea general que se tiene es la de que en la reacción del susceptible al patógeno, el primero obedece a condiciones muy limitadas, lo cual no es cierto, según él.

Los diferentes tipos de manchas cloranémicas o hipersensitivas se han clasificado en 1, 2, 3, 4, pero estos diferentes grados o tipos de infección van pasando de uno a otro sin solución de continuidad según el desarrollo del hongo en los tejidos del huésped, por ejemplo: en el caso del tipo 2 de infección, transformándose en el tipo 3, el hongo se muestra como incapaz de crecer normalmente en las células del susceptible, pero no necesariamente mueren estas células; todos los tipos de infección, según los autores citados, se desvían en una u otra dirección por causa de los factores ambientales y la extensión y dirección de las desviaciones dependen de la intensidad y permanencia de los estímulos ambientales, lo mismo que de las razas del hongo y variedades de trigo de que se trate.

Las condiciones climáticas de cultivo en Colombia son muy favorables para producir severas epifitias, debido a las facilidades para la infección, invasión, desarrollo y propagación de las royas, creadas por las lluvias abundantes y persistentes al principio del desarrollo, acompañadas de temperaturas promedias de 14°C., aptas a infecciones primarias y secundarias. Las mañanas de rocío, seguidas por horas de sol, son muy favorables a la propagación de *P.glumarum* en el campo, condiciones muy frecuentes en nuestro medio. El uso de variedades susceptibles, como son las criollas, contribuyen aún más a la diseminación de la enfermedad. La roya amarilla ataca preferencialmente las hojas, glumas y raspas. En la variedad regional Bola Picota, la infección empieza desde el estado de plántula, hasta la formación de granos, inhibiendo gran parte de la superficie foliar para producir fotosíntesis, e interfiriendo la formación normal de numerosos granos en la espiga. Tiene esta variedad que alimentar al parásito durante casi toda su vida.

Dice Dickson (1940), que el desarrollo de la roya amarilla está influenciado por la intensidad de la luz y la duración del período de iluminación.

No obstante la escasa iluminación de la Sabana de Bogotá, las epifitias de *P.glumarum* son siempre intensas. La roya del ta-

llo se desarrolla en forma más severa en la región de Duitama (Boyacá) que en la Sabana, debido a un promedio mayor de temperatura (15°C.) como también a su mayor luminosidad.

Las observaciones de Becker y Hart (1939) indican que ninguna variedad es completamente resistente a todas las condiciones y que el cultivo exclusivo de una variedad resistente, puede facilitar la multiplicación de una raza fisiológica específica, constituyendo hasta cierto punto un riesgo; pero al mismo tiempo la existencia de tales variedades es una salvaguardia valiosa contra la diseminación indiscriminada de la roya.

Manifiesta Straib (1939 a) que la resistencia de verano, (resistencia adquirida que aumenta con la edad de la planta), se desarrolla principalmente bajo la influencia del aumento de las temperaturas de verano. La intensidad de resistencia adquirida por el aumento de temperatura, es naturalmente mayor en los veranos calientes que en los normales. Las primaveras frías y secas restringen la diseminación de *Puccinia glumarum*, aún con la presencia de suficientes focos de infección de plantas que sobrevernaron, en sitios en donde las condiciones de calor y humedad relativa favorecieron la fructificación. Dice que las fuertes y persistentes lluvias impidieron el desarrollo de la roya amarilla en el campo, mientras que días suaves de temperatura y noches con rocíos, pueden proveer mejores condiciones para el desarrollo y diseminación de la roya amarilla, siempre que las temperaturas máximas que afectan la viabilidad del micelio, no excedan por un período considerable. Agrega que estos factores tienen un valor discutible, en cuanto a la reacción varietal de uniformidad, según sean las condiciones prevalentes de temperatura, luz y humedad.

En nuestro medio tropical las condiciones favorables de humedad y temperaturas son permanentes durante los dos períodos de siembra. La roya en variedades susceptibles se desarrolla normalmente durante cualquier época del año.

Los trabajos de Küderling (1937) hechos en campo e invernadero, con variedades de invierno y primavera y varias razas de roya amarilla, establecen las relaciones de temperatura y estado de crecimiento de la planta, con su resistencia al ataque de esta roya. Los resultados indican que la temperatura tiene una influencia importante sobre la infección, debido a sus efectos tanto sobre el huésped como sobre el hongo. Así por ejemplo, algunas variedades presentaron la máxima infección a temperaturas bajas y

otras lo hicieron a temperaturas más altas. La resistencia en el campo de algunas variedades de trigo, estuvo muy estrechamente correlacionada con la temperatura y con el estado de desarrollo de la planta, a través del tiempo del ataque. Es necesario por lo tanto, tener en cuenta la acción recíproca de un gran número de factores interiores y exteriores. Así, tanto la resistencia de planta madura (debido a modificaciones de los tejidos) a la roya del tallo en América, es en parte ayudada por el estado tardío del desarrollo de la planta; como la resistencia de verano a la roya amarilla en Europa, es favorecida o condicionada en parte por las influencias de temperatura. Ambos casos de resistencia pueden ser considerados como casos de la predominancia de un factor limitante, entre un complejo de influencias presentes. Viendo los datos como un todo, se observa la existencia de una gran serie de diferentes combinaciones de los factores que influyen la infección en todos los estados transicionales. Los dos ejemplos citados se hallan en los extremos. El problema de la resistencia de campo a la roya amarilla, es así vista como un conjunto muy complejo de factores, los cuales deben ser estudiados desde el punto de vista de las relaciones fisiológicas, tanto del huésped como del parásito, a cada uno de ellos, cambiando el medio y los diferentes estados de desarrollo.

Nuestro material tuvo la oportunidad de probarse durante varias fechas de siembra en el período de año grande, por los meses de marzo y abril; como también en el segundo período, meses de septiembre y octubre, en dos sitios distanciados 26 kilómetros y en años diferentes.

Dice Newton (1936) que *P. glumarum* se mostró muy sensible a las condiciones ambientales, especialmente a la temperatura. La temperatura óptima para la germinación de las uredosporas, fué de 10°C. a 12°C y para el desarrollo de la roya de 13°C. a 16°C. Las variedades susceptibles prosperaron bien entre 10°C. a 16°C., presentado alta resistencia a 25°C.

Son precisamente las condiciones prevalentes en nuestro medio de la Sabana, temperaturas entre 10°C. y 18°C.

Experimentalmente Naoumova (1936) encontró que el período de incubación para la roya amarilla varía de 8 a 22 días dentro de una escala de temperatura de 1°C. a 26°C. La infección de roya amarilla en la primavera requiere la presencia de gotas de agua sobre las hojas o una humedad relativa del aire, cerca al punto de saturación.

Las observaciones en el campo de Schilcher (1935) sobre especialización biológica, indicaron que la fecha del ataque de *P.glumarum* varía cada vez, de acuerdo con las condiciones meteorológicas prevalentes. La infección temprana es seguida de un fuerte ataque; mientras que la formación de esporas es relativamente escasa en el caso de infección tardía. Variedades ordinariamente susceptibles, pueden asumir una apariencia de resistencia en los años desfavorables al desarrollo de la roya.

En nuestras lecturas de campo se tuvo el cuidado de tomar las reacciones de la roya amarilla, de acuerdo con el período de desarrollo de cada planta, para evitar que las plantas tardías se registraran como resistentes.

Los trabajos de Gassner y Straib (1934) confirman los resultados de otros experimentadores, de que la mayor parte de las variedades de trigo muestran mayor resistencia a la roya amarilla a altas temperaturas (22°C a 23°C) que a bajas temperaturas. Hallaron considerables diferencias entre las variedades y razas de la roya, en relación a la temperatura crítica en la cual se efectúa la transición de susceptible a resistente. La variedad Crie-wener 104 es altamente susceptible a las razas 2, 4 y 7 a 21°C. de temperatura, a la cual adquiere resistencia a la raza 9. Disparidades similares en reacción a las mismas razas fisiológicas de roya amarilla a diferentes temperaturas, fue observada entre los trigos de verano, en los cuales la variedad Heines Kolben probó ser susceptible a la raza 9, aún a una temperatura de 24,3°C. Las variedades suramericanas fueron altamente susceptibles a la raza 9 a 21°C.; mientras que la mitad de ellas adquirieron resistencia a las razas restantes entre 15°C y 21°C. Otras variedades fueron a 24,3°C. susceptibles a la raza 9. La importancia de una raza fisiológica, desde el punto de vista del cultivo y el mejoramiento para la inmunidad, está en su capacidad para inducir fuerte infección y alcanzar el estado de esporulación bajo condiciones de verano en el campo, las cuales son normalmente adversas a la roya y favorecen al huésped.

Nuestras razas poseen condiciones excepcionales de virulencia en nuestro medio ecológico, pues registramos comunmente el caso de que en siembras tardías del Crossing Block u otros experimentos, el desarrollo de la enfermedad es normal aún en los períodos secos durante los cuales se están cosechando las primeras siembras. Nuestra alta humedad relativa en las mañanas, aún en

aquellos períodos de verano, así como también lluvias ocasionales, ayudan mucho a la infección y desarrollo de la roya amarilla.

Dice Radulescu (1933) que algunas variedades con rata uniforme de apertura estomática fueron resistentes en una estación y en otra no, debido posiblemente a las diferencias de temperatura. Agrega el autor, que los experimentos no indican que el comportamiento de los estomas pueda ser usado como un criterio de resistencia a la roya.

Estudió Riviere (1932) la intensidad de ataque de *P.glumarum*, sobre 11 variedades y durante 5 años. El análisis de los resultados hechos por el autor, indican que mientras ciertas variedades presentan la misma resistencia relativa o susceptibilidad a las royas en diferentes años, otras varían de año en año. La variedad Touzelle, la cual fué severamente atacada en 1928, mostró considerable resistencia en 1930, siendo ambos años malos para las royas, puesto que no hubo diferencia ni en lluvia, ni en cantidad de inóculo, durante el período crítico de la infección.

Sin embargo la variedad susceptible Nöe, fué seriamente atacada por *P.glumarum* en ambos años. El autor cree que una explicación de esta variación en la resistencia relativa de ciertas variedades, pueden encontrarse en las diferencias de temperatura al comienzo de la primavera. Mientras que enero y febrero de 1928 fueron moderados después de un diciembre frío, en 1930 febrero se presentó caliente, afectando la vegetación de las plántulas de trigo en el estado más avanzado del desarrollo y trayendo posiblemente un cambio en la constitución química de las plantas que ofrecieron más resistencia a *P.glumarum*.

Las reacciones de los progenitores a través de todas las generaciones, así como sus segregantes, indican que todas las epifitias fueron severas.

Las observaciones de Mattras (1932), indicaron que *P.glumarum* prospera muy bien a temperaturas de 10°C. a 15°C., *P.triticina* de 15°C. a 22°C. y *P.graminis* de 18°C. a 25°C. De 28°C. a 30°C. *P.glumarum* cesa de diseminarse, pero las otras dos continúan. Encontró que el grado de susceptibilidad de una variedad de trigo dada, a una roya específica, no es constante para todos los estados de crecimiento.

La amplitud de nuestras temperaturas se mantiene entre los 10°C. y los 18°C., durante la mayor parte del tiempo, exceptuan-

do las noches de heladas de enero y febrero, en donde la temperatura puede bajar a 0°C. Aún así, si la planta no muere, la roya amarilla continúa invadiendo el tejido.

Dicen Gassner y Straib (1931) que los factores externos, especialmente temperatura, ejercieron una profunda influencia sobre la reacción de la mayor parte de los trigos standard de Alemania, a los varios biotipos de *P.glumarum*, siendo muy pocos inmunes bajo todas las condiciones. Agregan que debe darse gran cuidado en las investigaciones a la especialización biológica en las royas, para distinguir entre el aspecto puramente sistemático de este problema y sus aplicaciones prácticas en el mejoramiento de plantas.

Una vez tengamos determinadas nuestras razas fisiológicas, podemos estudiar hasta qué punto las temperaturas reinantes influyen en su virulencia o en la resistencia de las variedades. Nuestro complejo de razas de *P.glumarum*, se desarrolla normalmente a todas las temperaturas de las zonas de cultivo y solo se ven limitadas de acuerdo con la resistencia general de la variedad, o por la aparición de razas más virulentas. Las variedades Frontana y Chinese 166, han mostrado resistencia a través de todas las fechas de siembra a la roya amarilla, en todas las zonas de cultivo del país; de ahí la importancia como germoplasma valioso para resistencia.

Observa Marchionatto (1931) que en la Argentina como en Europa y otros países, la roya amarilla del trigo es la primera en aparecer, seguida de la roya parda de la hoja y luego por la roya negra del tallo.

En nuestro medio ocurre generalmente así, pero existen numerosas excepciones de acuerdo con la naturaleza de la resistencia de la variedad estudiada.

Experimentando Gassner y Straib (1929) sobre las condiciones que gobiernan la infección de las royas en los cereales, especialmente la roya amarilla, dicen que los resultados de invernadero indican que algunas variedades resistentes pierden esta resistencia a ciertas temperaturas bajas, clasificándolas como relativamente resistentes, mientras que aquellas que mantenían su reacción original, fueron determinadas como absolutamente resistentes. Los resultados de campo confirmaron ampliamente las pruebas de invernadero, pero en varios casos se presentaron considerables diferencias bajo distintas condiciones. Así, algunas plan-

tas son resistentes en el campo, pero altamente susceptibles en el invernadero, aún a 20°C.; otras son moderadamente susceptibles en el invernadero a 20°C., altamente susceptibles por debajo de 20°C. y escasamente susceptibles en el campo. La variedad Svälöfis Panzer, es altamente susceptible en el campo, casi inmune a altas temperaturas en el invernadero y moderadamente susceptible a temperaturas más bajas. La variedad de verano Grüne Dame, es resistente en el campo y altamente susceptible en el invernadero, aún de 18°C. a 20°C.

Por falta de invernadero adecuado en este tiempo, los trabajos de campo no fueron replicados.

Observa Hege (1927) el ataque de la roya amarilla como una manifestación externa de un disturbio fisiológico del crecimiento en una cierta dirección. Las variedades que no presenten este disturbio, quedarán inmunes. Las diferencias en los grados de infección de las variedades individuales, son explicables por la reacción variante a los disturbios fisiológicos arriba mencionados. Las plantas no son atacadas sino hasta que empieza la formación de la espiga, a menos que los disturbios fisiológicos sean eliminados antes de terminar el período de crecimiento, perdiendo por este tiempo las plantas su poder recuperativo y con esto su resistencia a la roya. Dice que después de un período de tiempo frío en abril, síntomas temporarios de roya amarilla fueron frecuentemente observados, debido al cambio de los disturbios metabólicos.

Dice Zwoboda (1927) que el tiempo de espigamiento es un factor muy crítico en la reacción de las diferentes variedades a la infección de *P.glumarum*. Ha observado que las variedades que maduran rápidamente son frecuentemente atacadas, mientras que aquellas de maduración tardía quedan completamente sanas. Esto confirma las observaciones de Tschermak, de que la precocidad del desarrollo es un factor decisivo en la infección de la roya amarilla, siendo la susceptibilidad varietal de importancia secundaria.

Nuestras lecturas fueron hechas a los 20 días de espigada cada planta, que es el estado de desarrollo más favorable para tomar las reacciones a *P.glumarum*, resultando que tanto las plantas tardías como precoces, eran susceptibles de acuerdo con su naturaleza. No obstante esto, se pudo comprobar escape de la roya amarilla en plantas de distinto período de desarrollo.

En sus trabajos Foëx (1924) manifiesta que la condensación del agua sobre las hojas, es indudablemente un factor im-

portante en el desarrollo de la epidemia. También cree que la invasión de un año puede estar predeterminado hasta cierto grado por la intensidad de la infección en años anteriores, y que el número y localización de los focos de infección juegan un papel importante en la diseminación de las royas.

La existencia permanente de numerosas variedades susceptibles a *P. glumarum* en el Programa de Trigo, hacen que las cantidades de inóculo en el campo sean siempre grandes.

Dice Ducomet (1925) que sus observaciones parecen indicar que las infecciones primarias de *P. glumarum* resultaron de esporas en el suelo, las cuales alcanzaron la parte aérea de la planta a través de la salpicadura producida por la lluvia en el suelo.

Nuestras condiciones de temperatura y humedad permiten que la roya amarilla permanezca en plantas voluntarias de trigo y en pastos.

De las observaciones de Hungerford (1923) se concluye que la roya amarilla puede invernar en la costa del Pacífico, tanto como micelio como con uredosporas, sobre trigo o gramíneas silvestres, especialmente sobre plantas voluntarias de trigo (toya), que servirán de focos de infección en la primavera. Sigue diciendo que las condiciones climáticas, como también la susceptibilidad inherente a la variedad, juegan papel importante en la incidencia de la infección sobre la espiga y los granos. Experimentos sobre transmisión del inóculo a través de la semilla, indicaron que *P. glumarum triticina* se transmite de una cosecha a la próxima por medio de semilla infectada.

Dice Gulrosten (1923) que la variedad Pansar II, resistente en otros años, resultó susceptible en 1923 y cree que contribuyó en esto una primavera fría y un suave verano que ayudaron a la disminución de la enfermedad. Un aspecto curioso del ataque de 1923 fue su irregularidad, habiéndose encontrado parches del cultivo severamente infectados, en medio de campos sanos. La inconsistencia del comportamiento de Pansar II y otras variedades parece ser debido a las diferencias de reacción a la enfermedad bajo condiciones diferentes de tiempo; estos últimos actuando principalmente en el desarrollo del ciclo de la variedad. El ciclo normal del desarrollo de Pansar II y Fulgra, por ejemplo, difieren ampliamente y es posible que en 1923 el ataque tomó a la primera en una fase susceptible de crecimiento. Posible-

mente también, razas fisiológicas diferentes del hongo fueron favorecidas por condiciones meteorológicas particulares y por lo tanto ésto tiene que ver con los hechos observados. Es improbable que la variedad Pansar II hubiera perdido repentinamente su resistencia a *P. glumarum*, pero es evidente que hay cierta inestabilidad en aquellas diferencias varietales, que podrían subsanarse con colecciones y pruebas continuas. El crecimiento exuberante de Pansar II parece haberla predispuesto al ataque de la enfermedad. El invierno fue moderado y la primavera fría y húmeda. El expresa algunos puntos similares en relación a las fluctuaciones de la resistencia varietal a la enfermedad, de los bosquejados por Nilsson-Ehle, y discute la relación de la siembra temprana y tardía a este aspecto del problema de la roya.

Ducomet y Foëx (1924) observaron casos en donde diferentes parcelas de la misma variedad fueron atacadas con distinta intensidad. Dicen que podría deberse a mezclas accidentales, pero usualmente se debe a las variaciones de fecha de siembra. En los trigos de primavera, las parcelas sembradas tardíamente son aptas a ser menos severamente atacadas que las sembradas tempranamente, a *P. glumarum*, en Francia. Fuerte infección puede también esperarse como resultado de la siembra prematura de trigos de otoño (agosto a septiembre). Los autores creen que la susceptibilidad varietal a la roya, debe ser considerada no solamente en relación a los factores ambientales (Wilhelmina, por ejemplo, fue susceptible en Zealand y resistente en Parisian), sino también en relación a los factores de periodicidad en el ciclo de vida de la planta. Así en Courcelles, las primeras pústulas de *P. glumarum* aparecieron sobre Carlota Strampelli el 23 de marzo, y la variedad Bon Fermier, la cual es eventualmente más susceptible, no mostró signos de infección, sembradas 3 semanas más tarde. En Crignon, la variedad Goldendrop fue severamente infectada al principio de Abril y prácticamente libre de la infección al final de mayo. La susceptibilidad varietal, sin embargo, es casi siempre un factor constante en los diferentes años.

Dice Beauverie (1923) que la precocidad juega papel importante en la susceptibilidad varietal a la roya amarilla. Las variedades tardías escapan a las infecciones primarias y solamente son atacadas si las condiciones son favorables a la enfermedad, en el período en el cual ellas alcanzan el estado de susceptibili-

dad durante el desarrollo; pero ellas son más apropiadas a la infección para las otras dos royas. Esto complica el problema de la selección de líneas de trigo resistentes a la roya. Algunas variedades parecen, sin embargo, poseer grados similares de susceptibilidad o resistencia durante todos los estados de crecimiento, siendo la variedad Bon Fermier una de las más susceptibles y el híbrido de la Paz entre los más resistentes, a través de todo el desarrollo.

Manifiesta Kirchner (1921) que el grado de severidad del ataque sobre las diferentes clases de plantas varía de acuerdo con las condiciones externas, pero el modo como ellas reaccionan, es característico de la variedad. El grado de resistencia a la roya es inherente a la variedad. El tipo de resistencia es transmitido a los descendientes, pero puede modificarse por influencias externas.

Los porcentajes variados de infección en los segregantes y padres susceptibles, comprueban lo anterior.

La revisión de literatura nos dice claramente lo complejo de estos trabajos, ya que son muy disímiles los resultados según el material empleado en cada región. Los datos sobre herencia de la resistencia de campo y condiciones ambientales, son dados en base a medios ecológicos de países templados, generalmente. De allí la importancia de estos trabajos en nuestro medio y el ensanchamiento de los mismos, con el fin de ir esclareciendo el panorama y lograr clasificar perfectamente el germoplasma disponible, en nuestras áreas de cultivo.

E - *Genética de la Resistencia a Puccinia glumarum*

Con el fin de adelantar en el proceso de obtención de variedades inmunes mediante la hibridación, es necesario tener conocimientos de genética y fitomejoramiento. La resistencia y la inmunidad están sujetas a las leyes de la herencia y la forma en que se heredan es compleja y variada. Cuando se trabaja en programas de fitomejoramiento para resistencia o inmunidad, es necesario adquirir un conocimiento previo de cómo funcionan los genes de resistencia y susceptibilidad, cuyo comportamiento es muy diverso (Garcés, 1950).

Hablando sobre la importancia de la genética en el fitomejoramiento, Garcés (1950), dice que la hibridación permite al in-

investigador reunir a voluntad, en una sola planta, todos los caracteres deseables que se hallan repartidos entre distintas plantas y que está llamado a tener grande éxito entre nosotros, debido a que nuestras condiciones son extremadamente desfavorables para la lucha mediante otros métodos de control, ya por las condiciones ambientales y topográficas o por la dificultad en la consecución de los materiales y equipos o por la pobreza e ignorancia del agricultor. La hibridación consiste esencialmente en el cruzamiento de variedades que poseen buenos caracteres comerciales, aunque susceptibles a una o varias enfermedades, con otras que posean dicha resistencia, con el fin de obtener nuevos individuos en los cuales se combinen las buenas cualidades de ambos.

No hay problema en la posibilidad de combinar la inmunidad con otros caracteres varietales, usando la hibridación dentro del límite establecido por las especies y los géneros. Recientemente los fitomejoradores han creado gran número de variedades resistentes, por medio de cruzamientos intergenéricos e interespecíficos. Los resultados positivos indican la posibilidad del cruzamiento para crear nuevas combinaciones que aumen la resistencia a la roya y de otras enfermedades, a excelentes caracteres agronómicos (Vavilov 1951b).

La herencia tanto de la resistencia fisiológica como de la planta madura a la roya del tallo, en trigo, ha sido estudiada por numerosos investigadores. Se ha encontrado que ambos tipos de resistencia se heredan en forma relativamente simple (Koo y Ausermus, 1951).

Dice Vavilov (1951b) que el principio fundamental al cruzar variedades inmunes y susceptibles, es la aplicación de las leyes de Mendel. Los primeros investigadores de la herencia de la inmunidad, determinaron los pormenores de la segregación al cruzar formas resistentes y susceptibles, la posibilidad de combinar la inmunidad con otros caracteres de las variedades susceptibles y demostrar la transmisión de la inmunidad en simples razones de monohíbridos. Tal fué el estudio de Biffen (1905), quien fué el primero en mostrar que la inmunidad de las royas del trigo, seguían las leyes de Mendel. Los primeros investigadores encontraron en sus trabajos con trigo relaciones numéricas de 3:1 y otras más complicadas. La revista Matsuura (1931) trae 15 casos en los cuales la inmunidad es dominante y 11 en los que fue recesiva. Anota un récord del fitomejorador Romer, sobre la inmunidad a *Puccinia glumarum* en trigo.

<i>P. glumarum</i> en tri- gos de invierno.	Dominante, mono y polímera.	Hubert, Isenbeck Isenbeck
<i>P. glumarum</i> en tri- gos de primavera.	Recesiva, monomé- rica.	

Añade que algunos autores distinguen junto con los genes básicos que determinan la inmunidad o susceptibilidad, los llamados genes modificadores, que fortalecen o debilitan la inmunidad, pero actualmente aquellos genes son difíciles de distinguir de los genes básicos, en los casos de polimerismo.

Manifiesta Vavilov (1951b) que en relación con la roya de la hoja y el tallo, se han hallado distintas relaciones que indican la presencia de dos pares de factores. Ellas son: 9:3:3:1; 15:1; 9:7; 3:13; 12:3:1. Dice que Hansen ha dado una lista de combinaciones monohíbridas, entre las cuales figura *Puccinia glumarum* en trigo, en la mayoría de los cuales la inmunidad es claramente dominante.

Dice Vavilov (1951b) que no es necesario tener un completo acuerdo entre los datos de campo e invernadero y que en opinión de Goulden, hay dos posibles razones para aquellas diferencias:

- 1 - Razas fisiológicas adicionales que se presentan en el campo.
- 2 - Falta de correlación entre el tipo de inmunidad de la planta madura que se observa en el campo y las reacciones de las mismas plantas en el estado de plántula.

Garcés (1950) citando a Biffen dice que en el caso de ciertas variedades de trigo que son resistentes a la roya amarilla, causada por el *Puccinia glumarum* (Schm.) Eriks & Henn, la resistencia a la enfermedad es un carácter unitario que en los cruza- mientos entre variedades resistentes y susceptibles se comporta como un carácter mendeliano recesivo siguiendo la proporción 1:3. Armstrong, trabajando con la roya amarilla encontró que la resistencia y la susceptibilidad se comportan como caracteres unitarios y se heredan de acuerdo con la ley mendeliana simple. En la F₂ se segregan individuos susceptibles e inmunes en la proporción de 3 susceptibles a 1 inmune, siendo el 25% de las plantas puras para inmunidad. Entre las plantas susceptibles de esta misma generación, el 25% son homocigotas para susceptibilidad y si-

guen puras, en tanto que las del 50% restantes son heterocigotas para susceptibilidad, dando una progenie en F_3 en la cual las plantas susceptibles y las inmunes están en la proporción de 3:1 como en la generación F_2 .

Straib (1939b) empleó la variedad White Spelt (durum), altamente resistente a *P. glumarum*, en cruces con variedades susceptibles (*T. vulgare*), encontrando la resistencia dominante y controlada por un par de factores, frente a unas variedades; y recesiva monomérica, frente a otras. El carácter recesivo monomérico resultó aleomorfo de la susceptibilidad de los padres. *T. vulgare*. La resistencia en los cruces de *T. vulgare* se comportó como dominante monomérica. Encontró en algunos cruces herencia plurifactorial, dependiendo de alelos múltiples. En dos cruces, las razones de segregación en F_2 , indicaron herencia monohíbrida de la resistencia de verano, mientras que en otros cruces las generaciones segregantes F_3 y F_4 , mostraron relaciones polímeras para este carácter. Los factores que confieren resistencia de verano, posiblemente se correlacionan con los factores de resistencia absoluta. No halló ninguna correlación entre los genes para resistencia a la roya amarilla y los caracteres de la espiga del trigo Spelt (durum).

Los trabajos de Niggemann (1938) indicaron que la resistencia de la variedad Ridit a la roya amarilla en el campo, es aparentemente determinada por dos factores.

Dice Brooks (1921) que la resistencia del Trigo a *Puccinia glumarum*, es un carácter mendeliano recesivo.

En sus trabajos Roemer (1933) encontró que la inmunidad se transmitía por intermedio de factores mendelianos independientes. Pudo hallar datos exactos en los casos en donde la inmunidad o la susceptibilidad se debía a un factor genético. En otros casos sin embargo, apenas hizo un cálculo aproximado, debido a la existencia de dos o más factores genéticos, como lo indicaron las relaciones logradas en las generaciones segregantes F_2 y F_3 . Encontró que la resistencia en los trigos de verano a *P. glumarum*, era recesiva monomérica, y en los trigos de invierno resultaba dominante monomérica y polímera.

Los trabajos de hibridación de Becker (1933) indicaron que la herencia de la resistencia a *P. glumarum* no es consistentemente dominante o recesiva, ni gobernada por un cierto número de factores, sino que varía con las especies originales que sirvieron

de padres en el cruce. La resistencia en los trigos de verano es recesiva, debido a un solo factor y en Chinese 166 es dominante, debido aparentemente a dos factores. La Selección por resistencia entre los híbridos de trigo de verano podría hacerse en la generación F_2 , estado en el cual tipos consistentemente resistentes ya han sido desarrollados, mientras que en los cruces con Chinese 166 el trabajo es mejor continuarlo hasta generaciones subsiguientes cuando los tipos homocigotas dominantes se hayan acumulado.

Rudorf y Job (1934) probaron las variedades Chinese 165, Chinese 166 y otras, que mostraron resistencia a la roya amarilla tanto en el invernadero como en el campo. Los estudios sobre herencia de la resistencia indican que es gobernada por las leyes mendelianas y que las relaciones son fácilmente determinadas, tanto para la resistencia dominante como recesiva.

Roemer (1932) cruzó el trigo de verano Peragis, susceptible a roya amarilla con la variedad resistente Normandie, obteniendo una relación de resistentes en la generación F_3 de 6:10. La herencia de la resistencia fue claramente dependiente de un solo factor. Observó que la variedad Chinese 166 era inmune a *Puccinia glumarum*.

Los estudios de Olah (1937) sobre la herencia de la roya amarilla del trigo, con las razas fisiológicas 9 y 7, indicaron que la segregación era uniformemente polímera, de acuerdo con la teoría de los alelos múltiples. Los tipos transicionales de resistencia pueden surgir genotípicamente y no en respuesta a influencias modificadoras. Dice que las relaciones de resistencia a la roya amarilla son más complejas que lo que indican sus resultados. Las relaciones divergentes obtenidas en la segregación de varios cruces es comprensible debido a que casi todas las variedades difieren en caracteres constitucionales. Encontró híbridos resistentes a ambas razas fisiológicas de *P. glumarum* en la generación F_3 , pero ellos fueron todos heterocigotes. En los cruces recíprocos no encontró diferencias que pudieran referirse a influencia protoplasmática.

De los cruces hechos por Peklo (1932) entre variedades fuerte y débilmente resistentes, y entre dos variedades moderadamente resistentes, obtuvo segregaciones que indicaron alta resistencia a *P. glumarum*, en unión de otras buenas características, como rendimiento y resistencia al acame. Observó que las líneas ca-

si pero no completamente homocigotas, con fuerte resistencia inicial a la roya amarilla, la redujeron ligeramente, debido posiblemente a un severo desarrollo de la roya en las siguientes generaciones. Por el escaso número de factores genéticos que controlan la resistencia, una ligera carencia de resistencia original, bien podría conducir en las próximas dos o tres generaciones segregantes, a una muy pronunciada carencia de resistencia.

Los experimentos de Hubert (1932) especialmente con la raza 2, empleando la variedad inmune Chinese 166 y la altamente resistente Chinese 165, cruzadas luego con variedades muy susceptibles de invierno, halló que la resistencia a la roya amarilla es un carácter dominante, pero no logró analizar los factores que determinan la clase de herencia, debido a la complejidad de las relaciones obtenidas, pero señaló que la dominancia es evidentemente incompleta. La resistencia a *P.glumarum* de las variedades de verano, fue transmitida como un carácter monómero recesivo. En algunas de las progenies de los cruces entre variedades susceptibles y resistentes, la resistencia a *P.glumarum* fue sostenida por cuatro o cinco generaciones.

Las pruebas de Crépin (1925) indican que las plantas F_1 de cruces entre variedades resistentes y susceptibles, mostraron un grado de infección intermedia a la de los padres; mientras que en un cruce entre dos variedades resistentes, las plantas F_1 fueron más susceptibles que los padres.

Dice Arthur (1929) que la resistencia a *P.glumarum* es recesiva y es debida a un solo factor genético o a un grupo de factores muy estrechamente ligados. Algunas veces el factor o factores responsables a la resistencia son dominantes, otras veces son recesivos, aún a las mismas especies de royas, indicando con esto que tales factores difieren en su naturaleza.

Los resultados de varios cruces hechos por Rudorf (1929), entre las variedades Chinese 166 x Strube's Dickkopf y Chinese 165 x Panzer 11, indican que la resistencia se hereda sobre una base mendeliana. El grado de infección 1 (sin uredosporos o manchas, únicamente puntos pálidos ocasionales) de Chin.166, fue heredado como un carácter dominante en varios cruces, siendo mantenida la resistencia en las generaciones F_1 y F_2 . El tipo 0 de infección de Chinese 165 es heredado en forma similar, pero las plantas F_1 tuvieron en parte el tipo 1. La generación F_1 de un cruce entre la variedad semi-resistente Bon Fermier y la susceptible Carsten's V, fue parcialmente resistente. Las observaciones en la generación F_2 de varios cruces indicaron que era menos pronun-

ciada la resistencia del padre resistente y que es mayor el número de plantas susceptibles en la progenie.

Dice Armstrong (1922) que la resistencia a la roya amarilla es heredada como un simple carácter mendeliano recesivo, pero que debido a la alta mortalidad de plantas en la progenie F_3 , el trabajo tuvo que ser repetido. El material empleado fue la variedad American Club, normalmente inmune, mientras que la Wilhelmina es moderadamente susceptible. Las plantas F_1 fueron moderadamente atacadas por la roya. Con relación a la generación F_2 (1918), de 829 plantas en la siembra de otoño, 202 quedaron libres de roya, mientras que 627 quedaron más o menos susceptibles. Estos resultados se aproximan a la relación mendeliana 3:1. Las plantas F_3 fueron, casi sin excepción, más severamente atacadas que sus padres en años anteriores. Se observó en el verano, que las variedades más susceptibles estaban propensas a un ataque más precoz que las resistentes y también que sobre las variedades susceptibles, la roya amarilla puede hacer más rápidos progresos en los tejidos del huésped durante el período de mayor calor, bajo las experiencias de Inglaterra. La conclusión final que se alcanzó, indica que la susceptibilidad y la inmunidad se comportan como caracteres únicos, y que se heredan de acuerdo a una simple ley mendeliana. La susceptibilidad o resistencia al ataque está sujeto a modificaciones de los factores ambientales, tales como las condiciones climatéricas anormales y la aplicación de ciertos fertilizantes, como nitrato de sodio, el cual aumenta el número de plantas infectadas y el grado de infestación. Sin embargo, el éxito del parásito fue limitado y no se justifica la conclusión de que la resistencia podría ser destruída o seriamente rota, por la acción de tales condiciones. El autor cree, que una recombinación de otros caracteres heredados en una línea homocigota para resistencia a la roya, puede modificar el grado de esta resistencia. Dichos factores pueden obviamente modificar el metabolismo de la planta y en ciertas combinaciones parece que aumenta o reduce la susceptibilidad, o estabiliza la herencia de la resistencia. Agrega el autor, que hay casos detallados en donde factores de esta clase que entran en juego, son observados como una promesa definida de la posibilidad de un mejoramiento estable, con líneas altamente inmunes.

Dice Kirchner (1921) que la resistencia a la roya es heredada de acuerdo con las leyes mendelianas como lo demostró Biffen en 1907 y 1912, pero que Nilsson-Ehle y Von Tschermak, han llegado a la conclusión de que en este caso particular, las con-

diciones de herencia son menos simples que lo aseverado por Biffen.

El autor Straib (1934) estudió la manera de heredarse la resistencia a 18 razas fisiológicas de la roya amarilla —*P.glumarum*— incluyendo las prevalentes en Alemania. Encontró absoluta inmunidad en un cruce en donde este carácter dominante dependía de un solo factor. Dice que la reacción tipo i, debe ser claramente diferenciada de todos los otros tipos de infección, en contradicción a los resultados obtenidos por Stakman y Levine y otros investigadores americanos con varias royas, en los cuales no hay una línea de demarcación bien definida entre la inmunidad absoluta, inmunidad relativa y resistencia pronunciada. Anota el autor que sus estudios sobre herencia de la reacción a *P.glumarum*, la inmunidad fue interpretada como relativa y no absoluta de donde concluye que el carácter es heredado en forma dominante, pero no consistentemente por segregación monofactorial. La resistencia relativa puede ser transmitida por uno o más factores, de acuerdo con las variedades usadas como padres y de acuerdo con las razas fisiológicas de *P.glumarum* empleadas como inóculo; y puede ser dominante, intermedia o recesiva, hasta altamente susceptible. Desde el punto de vista genético, es practicable trabajar con grados variantes de susceptibilidad, como con resistencia y susceptibilidad. De acuerdo con lo anterior, es importante anotar que las razones de dominancia varían aún en donde las variedades progenitoras son completamente consistentes en su reacción a las diferentes razas fisiológicas de *P.glumarum*. En un cruce dado, la reacción hacia un grupo de razas fisiológicas puede ser heredado completamente independiente de la resistencia a otro grupo de formas fisiológicas. La transgresión hacia aumento de la susceptibilidad, fué demostrado en el cruce de las variedades Rümkers Sommerdickkopf por Heines Kolben. Dice que la importancia de estos resultados sobre el mejoramiento práctico para la resistencia a la roya amarilla, consiste en que las razas fisiológicas pueden ser clasificadas en grupos que reaccionen similarmente a la infección y por lo tanto las variedades rendirán los mismos factores para resistencia y susceptibilidad, introduciendo así una considerable simplificación, al reducir el número de razas individuales de la roya para ser usado en pruebas de reacción varietal. Bajo condiciones de invernadero, es posible seleccionar líneas de trigo de 42 cromosomas que posean resistencia o inmunidad, a todas las razas fisiológicas conocidas de *P.glumarum*.

Muestra la literatura sobre la genética de la resistencia, que los factores genéticos que la controlan varían de acuerdo con las variedades empleadas, siendo en unas dominante y en otras recesiva. Que una variedad puede tener su resistencia a *P. glumarum* dominante frente a unas variedades y susceptible frente a otras. Que obedece a las leyes Mendelianas para dominancia o recesividad, controladas por 1 o 2 pares de factores independientes, en la primera y segunda generación segregante. Que las condiciones ambientales, como temperatura y fechas de siembra, influyen en los porcentajes de infección, pero que las reacciones a la roya amarilla dependen de la naturaleza de la variedad. Que los resultados, están influenciados por la virulencia de las razas fisiológicas de *P. glumarum* empleadas. Todos estos factores serán analizados de acuerdo con el método y materiales empleados, y principalmente con los resultados experimentales logrados.

III - MATERIALES Y METODOS

El material inicial que sirvió como base para los cruzamientos, se formó de 4 variedades, combinadas en dos cruces y con las cuales podríamos observar la herencia de la resistencia a *P. glumarum*.

En la tabla 1 se presentan los pedigrees, lugares de origen y creadores de las variedades consideradas.

TABLA 1 Pedigree, procedencia y creador de 4 variedades empleadas en el Programa de Mejoramiento de Trigo en Colombia.

Nombre de la Variedad	Pedigree	Lugar de procedencia	Creador	Año	Abreviatura
Chinesa 166	Desconocido	China	—	—	Chia. 166
Frontana (1)	Fronteira x Mentana	Brasil	Beckman	1936	Fr.
Supremo "211" (2)	Supreza x (Hope - Mediterraneo)	Texas *	McFadden	1947	S. "211"
Timstein (3)	T. timopheevi x Steinwedel	Australia	Pridham	1925	T.

* Cruza hecha por McFadden - Seleccionada en México.

- (1) Frontana = Fronteira x Mentana
 Fronteira = Polyssu x Alfredo Chávez
 Mentana = Rieti y Wilhelmina Tarwex Akagomughi
- (2) Supreza = Polyssu x Alfredo Chávez
 Hope = Yaroslav Eminer x Marquis
 Mediterranean = Introducción de Italia
- (3) T. timopheevi = (14 cromosomas)
 Steinwedel = T. vulgare

La tabla 1, nos muestra material muy variado, procedente de países distantes, con los cuales han venido trabajando asiduamente numerosos investigadores tratando de mejorar las variedades comerciales de sus respectivos lugares.

La variedad Frontana lleva el factor de resistencia de Mentana, la cual fue obtenida en Italia por el fitomejorador N. Strampelli, de un cruce de 3 variedades: Rieti de Italia, Wilhelmina Tarwe de Holanda y Akagomughi del Japón. El Timstein es de tipo *Triticum vulgare*, seleccionado de un cruce de *Triticum timopheevi* Zhuk, con una variedad de *T. vulgare* Vill, llamada Steinwedel, hecha por Pridham de Australia en 1925. El Chinese 166 es una variedad de tipo semi-invernal de China, muy utilizada por su alta resistencia a la roya amarilla. El Supremo 211 hereda dos factores del cruce Yaroslav Emmer x Marquis, que constituyen al Hope; del Mediterranean, introducido de Italia, y del Supreza.

El germoplasma anterior se clasificó por su reacción a *Puccinia glumarum*, bajo condiciones de campo, antes de procederse a efectuar los cruces que servirán en generaciones sucesivas, para el análisis del genotipo de la resistencia a la roya amarilla.

La tabla 2, nos ilustra la reacción del material en el campo, la fuente de resistencia o susceptibilidad, y el tipo de cruce en el que sirvió de progenitor.

TABLA 2. Clasificación de 4 variedades por su reacción en el campo a *Puccinia glumarum*, y cruces entre variedades resistentes y susceptibles

Nº de Cruce P. 50-B	Nombre del Cruce		Fuente de Resist. a	Fuente de Suscept. a	Reacción	Reacción
	Prog. Femn.	Prog. Masc.	<i>P. glumarum</i>	<i>P. glumarum</i>	Prog. ♀	Prog. ♂
II-469	Chinese 166 x Timstein		Chinese 166	Timstein	Inmune	S.65
II-488	Frontana x Supremo 211		Frontana	Supremo 211	AR	S.40

AR = Altamente resistente; S = Susceptible

Prog. ♀ = Progenitor Femenino; Prog. ♂ = Progenitor Masculino.

La tabla 2 nos indica principalmente el objeto de cada cruce. La primera columna es el número de orden que se da en la oficina de Investigaciones Especiales a los cruces que progresivamente se hacen durante cada siembra. La segunda columna muestra a los progenitores que toman parte en la hibridación. La tercera y cuarta columnas indican las fuentes de germoplasma resis-

tente y susceptible a *Puccinia glumarum*, en base a los datos de campo del año 1950, primera siembra de observación en Colombia. Las columnas quinta y sexta, presentan el tipo de reacción del progenitor femenino y masculino de cada cruce, siendo el padre femenino el que figura a la izquierda de la segunda columna. Los datos de estas dos columnas fueron tomados durante la época de siembra 1950 a 1951, en la entonces Estación Central de La Picota, 7 kilómetros al sur de Bogotá.

Se procuró en cada cruce emplear progenitores que presentarían tipos de reacción extremos, francamente susceptibles y altamente resistentes o resistentes, comprendiendo entre los segundos aquellos que ofrecieron reacción nítida o inmunidad frente al patógeno causante de la roya amarilla. Por lo anteriormente dicho, son los cruces con reacción cero por parte del padre resistente, y susceptible con 65% por el femenino, los que podrían ofrecer mayor nitidez de segregación en las generaciones subsiguientes. Entre estos progenitores tenemos los siguientes como susceptibles: Timstein y Supremo 211. El Chinese 166 no presentó síntoma de la enfermedad y el Frontana se comportó como altamente resistente.

Los cruces fueron hechos en la Granja de La Picota en el año de 1950-B. La generación F_1 creció en el campo durante el año de 1951-A. Tanto los padres como la primera generación segregante (F_2) se estudiaron en La Picota 1951-B; en 1952-A, se observó la segunda generación segregante (F_3) y se probó de nuevo la generación F_2 , usando semilla de reserva en la Granja de Tibaitatá, 19 kilómetros al Nor-oeste de Bogotá. Debido a exceso de lluvia en las parcelas, fue necesario durante esta misma fecha, hacer nuevas siembras con semilla F_2 , tanto en la Granja de La Picota como en Tibaitatá, utilizando la misma semilla de reserva, al tiempo que se aumentaba considerablemente el número de plantas por cruce y se permitía el estudio simultáneo en dos sitios, con distintas fechas de siembra. Se tuvo el cuidado de situar las parcelas cerca del Crossing Block general del Programa, para facilitar la rápida inoculación de *P. glumarum* naturalmente, por ser fuente permanente de inóculo, al tiempo que servía como chequeo, de los tipos de reacción que presentarían los progenitores utilizados en los cruces. Fue posible así, analizar estadísticamente la generación F_2 y F_3 , en igual período de siembra.

El manejo de la semilla se hizo así: la semilla producida por las plantas de la primera generación filial (plantas F_1), se cosechó en masa (semilla F_2 masa), por presentar uniformidad de

reacción. Esta semilla se sembró en el campo, grano a grano, en surcos dobles de 5 mts., para su primera observación en La Picota 1951-B. Las plantas quedaban 10 cms. distanciadas una de otra, facilitando así el estudio individual de cada una. En los surcos se colocaron 72 semillas como promedio, previendo las pérdidas por incapacidad de algunas semillas para germinar. Las lecturas de reacción a *P. glumarum*, se hicieron en forma individual sobre plantas F₂, que producen semilla F₃. Para distinguir cada planta dentro del surco, se usó una etiqueta con la siguiente descripción:

a) N ^o del Experimento	Exp. I
b) N ^o del Surco	S. 5
c) Nombre y N ^o del Cruce	Ejemplo: Chin. 166 x T
d) N ^o de la planta	II-469
e) Año y lugar de Siembra	Planta N ^o 10 1.951 - Picota

Con los datos anteriores cada planta queda claramente determinada, y en cualquier momento puede chequearse su historia a través de los libros de campo. En estos se anotan los siguientes datos:

- N^o del Surco - Año
- Nombre del Cruce
- N^o del Cruce
- Reacción a *P. glumarum*: 1^a lectura; 2^a lectura; fecha de lectura
- Procedencia: 1) Exp.; 2) Surco; 3) N^o de la planta
- Reacción año anterior
- Fecha del espigamiento del surco
- Observaciones generales.

Con el conocimiento preliminar de la segregación del material en F₂, 1951-B, se aumentó el número de plantas por cruce en la próxima siembra de replicación (1952-A).

La técnica del cruzamiento estuvo de acuerdo con el método citado por Hayes e Immer (1947), para plantas autógamias.

Las epidemias de roya amarilla en el campo fueron creadas naturalmente, debido a la gran cantidad de variedades susceptibles con que trabaja el Programa, y que se siembran a dis-

tancias relativamente cercanas del material segregante. Además, el parásito *P.glumarum* puede considerarse como endémico en toda la Sabana de Bogotá, debido a la susceptibilidad de las variedades criollas y pastos, que permiten el franco desarrollo de la roya a través de todo el año. Debido al cambio de reacción de algunas variedades a través de varias siembras, es de suponer que se trabaja con más de una raza de *P.glumarum*.

Los progenitores que sirvieron de base a los cruces eran estudiados en el Crossing Block del respectivo año, durante las distintas fechas de siembra, por su reacción a la roya amarilla.

Las condiciones ambientales reinantes durante cada siembra, favorecen positivamente la infección natural de la roya listada.

Días de sol y lloviznas ocasionales, rocío persistente todas las mañanas, nubosidad intensa y alta humedad relativa, ayudan a favorecer la creación de severas epifitias. La temperatura promedio de 14°C. es condición excepcional para el desarrollo del patógeno. Debido a la susceptibilidad de las variedades criollas, es frecuente encontrar uredosporas y telioesporas de *P.glumarum* localizados inmediatamente debajo de la cutícula del grano, especialmente cuando la infección es intensa sobre las espigas y glumas, causando con ello mermas en el rendimiento y calidad del grano. Es la roya amarilla la que se propaga más fácilmente bajo las condiciones de la Sabana, apareciendo en el campo desde muy temprana edad, frecuentemente cuando las plantas se encuentran en estado de formación de nudos, y muchas veces antes, teniendo así que soportar la acción del parásito a través de la mayor parte de su vida.

Los resultados obtenidos en La Picota y en Tibaitatá son comparables, por encontrarse dentro de un área ecológica semejante, relativamente muy cercanas desde el punto de vista de intercambio de razas. La precipitación pluvial es mayor en Tibaitatá, pero La Picota por su cercanía al páramo de Calderitas, sostiene una permanente y elevada humedad relativa.

Clasificación de las Reacciones de Campo a la Roya Amarilla.

El sistema para anotar el ataque de especies de royas sobre las hojas de plantas adultas en el período de maduración, bajo condiciones óptimas de ataque, es como sigue:

4. - *Plantas severamente atacadas por la roya.* La superficie de las hojas está uniformemente cubierta con grandes pús-

tulas. No se presentan manchas amarillas en los tejidos de la hoja, en vía de secarse; a lo sumo una débil clorosis de la superficie foliar. Indica plantas con franca susceptibilidad - (S).

3. *Plantas moderadamente atacadas por la roya.* Las superficies de las hojas se hallan parcialmente libres de la roya. Las pústulas fungosas van desde pequeños hasta medianos, y por lo general se encuentran más esparcidas y más pequeñas que las del tipo precedente, y están delimitadas por un tejido ligeramente amarillo a marrón (manchas cloróticonecróticas o de coloraciones de la hoja) Son plantas moderadamente susceptibles - (MS).
2. - *Plantas débilmente atacadas.* Pústulas fungosas, pequeñas y aisladas, diseminadas sobre las hojas. Tejido amarillo marrón (necrótico), muy marcado, indicando los sitios de la infección del hongo. A menudo las pústulas son incapaces de romperse a través de la epidermis. Son plantas moderadamente resistentes - (MR).
1. - *Plantas muy débilmente atacadas.* Pústulas fungosas muy pequeñas y separadas sobre las hojas. Casi siempre las pústulas son incapaces de romperse a través de la epidermis. Tejido amarillo marrón (necrótico) delimitando marcadamente los puntos de infección más o menos extensos, de forma longitudinal. Son plantas Resistentes - (R).
0. - *Completa ausencia del desarrollo de pústulas fungosas.* Son plantas con inmunidad de campo. No se forman pústulas, a lo sumo decoloraciones de la superficie foliar - (Flecks).

	Intensidad	5
Ej. Tipo de Infección	100	MR. ———
	100	100

La escala anterior fué tomada de Vavilov (1951b) y complementada con Straib (1937).

Se considera que esta escala cualitativa-cuantitativa es la más útil para discriminar las diferencias varietales de la inmunidad y la resistencia, porque combina la cantidad y cualidad de las reacciones.

Algunos investigadores usan la escala de Melchers y Parker, la cual considera únicamente la cantidad de pústulas, y la clasificación se dá de acuerdo con la superficie de hoja cubierta con la roya. El valor máximo de 100% corresponde a 37% de superficie de hoja cubierta con pústulas. Los valores inferiores a este son 65, 40, 25 y 10%. Esta escala ha sido justamente criticada por N. A. Naumov (1924), y modificada posteriormente por L. F. Rusakov (1927). De lo anteriormente observado sobre la naturaleza de la inmunidad, resulta claro que la cantidad de pústulas (% de infección), no es un factor decisivo. Variedades que tienen un pequeño número de pústulas pueden posteriormente sufrir más del ataque del hongo, que variedades que están cubiertas con un mayor número de pústulas, debido a que toleran el desarrollo del patógeno en sus tejidos. Para las condiciones de campo de la escala cualitativa-cuantitativa es la más apropiada. Los métodos fraccionales de estimación usados por algunos investigadores son muy laboriosos, por lo tanto ellos deben de usarse en forma limitada en estudios detallados de pocas plantas.

Las notas sobre la reacción a *P.glumarum* de las plantas adultas en el campo, se tomaron de acuerdo con la escala arriba enunciada. Los primeros datos (1951-1952) leídos sobre la generación F_2 en Picota, se tomaron en plantas que habían espigado justamente. La segunda lectura se realizaba entre los 15 y 20 días después de la primera. Estas primeras reacciones indicaron que era suficiente una lectura entre los 15 y 20 días, pasado el espigamiento de la planta. El estado de desarrollo de la planta tiene casi tanta importancia para la aparición de los síntomas de la enfermedad, como las condiciones ambientales favorables a la infección.

Los resultados de las segregantes (generación F_2 replicada y primera F_3), durante la fecha de siembra de 1952-A, provinieron de una sola lectura, de acuerdo con lo anteriormente dicho.

Una vez que se tomaron las notas sobre *P.glumarum*, las plantas F_2 fueron cosechadas individualmente como semilla F_3 , la cual daría en la próxima siembra plantas F_3 que nos servirían para corroborar los datos obtenidos en la primera generación segregante (F_2). De la F_2 de estos cruces se tomó semilla procedente de 4 plantas francamente susceptibles y de 6 con reacción cero a *P.glumarum*, y se sembraron en surcos dobles de 5 metros en Tibaitatá (1952-A), con una densidad de 70 granos por surco entre las resistencias y toda la semilla por las susceptibles. Las

selecciones en la generación F_2 , se hicieron individualmente y como tales se llevaron a la generación F_3 . En la generación F_3 se leyó la reacción a *P.glumarum* y se hizo un análisis visual por caracteres agronómicos deseables, con la tentativa de obtener datos preliminares sobre la habilidad combinatoria, la cual se acentúa a medida que la planta se torna más homocigota (generaciones avanzadas F_4 - F_5 y F_6). Una siembra más amplia se efectuó en Tibaitatá-52-B, con material F_2 masa de reserva y F_3 procedente de plantas F_2 resistentes y susceptibles, de la resiembra 52-A. y que serviría como dato concluyente de los anteriores.

Para llegar a una interpretación genética, fue necesario agrupar los tipos de reacción dentro de las clases "resistente" o "susceptible". Esto no fue siempre fácil, especialmente cuando se presentaron tipos indefinidos entre grados de reacción, lo que hizo necesario primero el conocimiento del material por su nitidez de reacción entre los híbridos, con el consiguiente aumento de líneas entre los mismos, asegurando con ello mayor precisión en la interpretación genética basada en análisis estadístico.

El análisis estadístico usado, es el acostumbrado para esta clase de trabajos; el denominado Ji al cuadrado (X^2), del cual daremos una ligera información sobre su valor práctico.

Ji al cuadrado (X^2). Es un índice de dispersión, que testimonia sobre la veracidad de una hipótesis establecida. Permite evaluar la posibilidad de que las desviaciones obtenidas en una muestra pequeña, respecto de la población hipotética, sean posibles. Si el Ji al cuadrado es grande, el investigador se halla sobre aviso de que la muestra es improbable de acuerdo a su hipótesis. Es un testimonio que debe ser agregado a los que ya se posee, todos los cuales han de constituir la base de sus decisiones. Es costumbre considerar "significativo" todo Ji cuadrado cuyo valor exceda de 3,841, debiéndose rechazar la hipótesis. Si el valor se halla por debajo de 3,841, se considera "no significativo", y la hipótesis puede ser aceptada.

El Ji al cuadrado es un testimonio que ayuda a establecer la veracidad de una hipótesis, con probabilidad, quizás alta de que sea correcta, pero no existe análisis alguno capaz de evaluar tal probabilidad.

Fórmula empleada en la determinación del Ji al cuadrado

$$X^2 = \frac{(X_1 - m_1)^2}{m_1} + \frac{(X_2 - m_2)^2}{m_2}$$

X_1, X_2 = número de individuos de la muestra que poseen y no poseen, respectivamente, el atributo que se está estudiando - (datos de campo).

m_1, m_2 = son los valores correspondientes, pero calculados de acuerdo con la hipótesis establecida.

Nota. No se usó la fórmula del X^2 corregido, para dar más flexibilidad a los resultados, ya que la reducción del valor aritmético en estas muestras, está a la altura de las centésimas. (Snedecor 1948).

IV - RESULTADOS EXPERIMENTALES

A - Primera Siembra. Picota 1951-A.

Las primeras pruebas para la reacción a la roya amarilla fueron efectuadas en los campos de La Picota, sobre plantas espigadas —adultas— en la generación F_1 .

Herencia de la reacción a *P. glumarum* en el campo. La tabla 2 nos ilustra la reacción que ofrecieron los progenitores en el momento de efectuar el cruce en Picota - 1950-B. La semilla F_1 fue sembrada en Picota 1951-A. El comportamiento de este material, en relación a la roya amarilla, queda registrado en la Tabla 3.

TABLA 3. F_1 de Cruces hechos en Picota 1950-B, sembrados en Picota 1951-A para estudiar su reacción a *Puccinia glumarum*, bajo condiciones de campo.

Nº de Cruce P. 150-B	Nombre Cruce	<i>P. glumarum</i> 1ª lectura	<i>P. glumarum</i> 2ª lectura	Nº granos Sembrados	Nº plantas Germinadas	Reacción a <i>P. glumarum</i> Picota 51-A.	
						Prog. ♀	Prog. ♂
II-488	FnxS. 211	AR (1)	AR	6	4	0	S (2)
II-469	Chin. 166xT	0	0	8	5	0	S

(1) AR = Altamente resistente.

(2) S = Susceptible.

La tabla 3 nos indica que la resistencia es dominante en forma completa, en la primera generación F_1 , heredando el mismo tipo de reacción del padre resistente.

Aunque la reacción de la F_1 no es suficiente para deducir sobre la composición genética de una variedad, sí da una idea sobre la dominancia o recesividad de la resistencia.

B - Segunda siembra. Picota 1951-B.

El análisis estadístico se hace en base a las relaciones de resistencia y susceptibilidad, que presentan las lecturas de la primera generación segregante (Planta F_2).

A la generación F_2 se llevaron los cruces, resultados de los cuales figuran en la tabla 4.

TABLA 4. Clasificación de la reacción a *Puccinia glumarum*, de - cruce en F_2 , y de sus progenitores respectivos. Análisis del Ji al cuadrado. Picota 1951-B.

Cruce Nº de P. 50-B.	Nombre Cruce	Tipo Reacc. y Nº Plants. en F_2				Total Plants.	Relación esperada R(1) : S	Ji al cua- drado (1) X^2	Reacción a <i>P. glum</i> P. 51-B	
		R(1)	MR(2)	MS	S				♀	♂
II-469	Chin. 166xT	54	—	2	20	76	3 : 1	0.6316	0	8

- (1) En la columna resistentes, se incorporaron plantas que presentaban tipos de reacción desde cero a resistentes.
- (2) MR = Plantas moderadamente resistentes; MS = moderadamente susceptibles
S = plantas susceptibles.
- (3) R:S Relación esperada de plantas resistentes a plantas susceptibles
- (4) Ji al cuadrado (X^2). Índice de dispersión.

Los resultados del cruce que figura en la tabla 4, sirve para formar una ligera idea del comportamiento genético de la resistencia. El cruce de Chin. 166 x T, acusa la presencia definida de la relación genotípica 1 : 2 : 1, que corresponde a la fenotípica 3 : 1 (3 resistencia por 1 susceptible). Debido al número reducido de plantas dentro del cruce, los datos analizados estadísticamente, solo reflejan conclusiones tentativas sobre la herencia de la resistencia de campo.

Los valores del Ji al cuadrado (índice de dispersión), del cruce II-469,, indican que no hay significación a la relación esperada de 3 plantas resistentes por 1 susceptible, en la primera

generación segregante, y por lo tanto la hipótesis de que “un solo factor dominante condiciona la reacción a la roya amarilla bajo condiciones de campo”, es cierta.

Los datos suministrados por el cruce Fn x S. 211, no fueron satisfactorios, debido posiblemente al escaso número de plantas obtenidas durante esta primera generación segregante F₂. Se procedió a resembrar la semilla F₂ masa de reserva, en mayor población.

El análisis del Ji al cuadrado se hizo en base a plantas resistentes y susceptibles, teniendo que reunir entre las primeras todos los tipos de reacción que fluctuaron entre cero y moderadamente resistentes, sin dar valor alguno al porcentaje de infección. Entre las segundas quedaron comprendidas las reacciones moderadamente susceptibles y susceptibles. Esto se hizo con la finalidad de ayudar a la interpretación genética, en base a datos aritméticos analizados.

La infección natural se produjo normalmente a través de todo el campo. Las condiciones ambientales fueron favorables al desarrollo del patógeno, aumentando el % de infección durante la segunda lectura a *P. glumarum*, tanto en las plantas susceptibles como en las moderadamente susceptibles. Un número reducido de plantas no presentaron reacción en la primera lectura, cuando en la segunda indicaron susceptibilidad. Las plantas tardías fueron observadas de acuerdo con su estado de desarrollo, porque la infección podría hacerse más tarde.

Las condiciones ambientales favorecieron ampliamente el desarrollo de la infección de la roya de la hoja —*P. triticina*— en la mayor parte de las plantas, a medida que éstas se tornaban más adultas.

C - Tercera siembra. Picota 1952-A y Tibaitatá 1952-A.

En la replicación de la F₂ se emplearon surcos de 5 metros, en número variable de 6 a 10, con una densidad de 75 granos por surco. Esto permitió el aumento considerable del material, creándose así una muestra más representativa de la población. En esta siembra entró de nuevo el cruce Fn x S.211 con mayor número de plantas.

Las reacciones en F₂ a *Puccinia glumarum* y su respectivo análisis del Ji al cuadrado, aparecen en la tabla 5, que se cita a continuación.

TABLA 5. Clasificación de la reacción a *Puccinia glumarum* de 2 cruces, y de sus respectivos progenitores. Análisis del Ji al cuadrado. Picota - 1952-A.

Nº de Cruce P. 50-B	Nombre Cruce	Tipo Reacc. y Nº Plants. en F				Total Plants.	Relación esperada R : S	Ji al cuadrado X ²	Reacción a <i>P. glum.</i> P. 25-A.	
		R	MR	MS	S				♀	♂
II-469	Chin.166xT	142	—	—	55	197	3 : 1	0.8951	O	S
II-488	FnXS.211	128	1	7	33	169	3 : 1	0.1599	AR	S

REPLICACION EN TIBAITATA 1952-A

II-469	Chin.166xT	142	1	—	62	205	3 : 1	3.0065	0	S
II-488	FnXS.211	299	5	15	53	302	3 : 1	0.9934	AR	S

AR = Altamente Resistente

S = Susceptible

Observamos en la tabla 5 datos de resistencia a *P. glumarum* en dos sitios, Picota y Tibaitatá. El cruce Fn x S. 211, analizado estadísticamente, acusa la presencia de un par de factores independientes, controlando la resistencia en la generación segregante F₂, de ambos sitios.

Los resultados numéricos sobre tipos de reacción muestran a la resistencia como dominante en ambos cruces.

El tamaño de la muestra aumenta considerablemente dentro de cada cruce, permitiendo con ello mayor seguridad en la interpretación genética del material.

Los valores de Ji al cuadrado analizados separadamente acusan la presencia de 1 factor dominante, condicionando la resistencia de campo en la relación de 3:1, en los cruces citados:

Nombre del Cruce	Nº del Cruce	Relación esperada	X ² - P.52-A	X ² - T.52-A	X ² - P.51-B.
Chin. 166 x T	II-469	3 : 1	0.8951	3.0065	0.6316
Fn x S. 211	II-488	3 : 1	0.1598	0.9934	—

El tipo de reacción más nítido en los segregantes lo presenta el cruce Fn x S. 211. La interpretación estadística es igual en cada una de las siembras replicadas.

D - Cuarta siembra. Tibaitatá 1952-B.

En la fecha de siembra de Tibaitatá 52-B. se probó el siguiente material:

- Parcelas grandes con semilla F₂ masa de reserva, de los cruces Chin. 166 x T y Fn x S. 211. Del primero germinaron 1773 plantas y del segundo 208.
- Semilla F₃ resistente a *Puccinia glumarum*, procedente de plantas individuales resistentes, en F₂ de los cruces citados. Así, de Chin. 166 x T, 22 plantas y de Fn x S. 211, 19 plantas.
- Semilla F₃ susceptible a *Puccinia glumarum*, procedentes de plantas individuales F₂ susceptibles, cosechadas en Picota 52-A. Así, de Chin. 166 x T, 5 plantas; y de Fn x S. 211, 11 plantas.

El análisis estadístico de las segregaciones a la roya amarilla de estos híbridos, figuran en la Tabla 6.

TABLA 6. Clasificación de la reacción a *Puccinia glumarum*, de 2 cruces en las generaciones F₂ y F₃, y de sus respectivos progenitores. Análisis del Ji al cuadrado. Tibaitatá 1952-B.

Nº de Cruce T.50-B	Nombre Cruce	Tipo Reacc. y Nº Plants. en F				Total Plants.	Relación esperada R : S	Ji al cuadrado X ²	Reacción a <i>P. glum.</i> , T.52-B.	
		R	MR	MS	S				♀	♂
II-469	Chin 166xT	1151	172	51	399	1773	3 : 1	0.1371	○	S
II-488	Fn x S.211	160	5	14	29	208	3 : 1	2.1176	○	S

RESULTADO DEL JI AL CUADRADO (X^2) EN F_3

Pedigree T. 52-B.	Nombre Cruce	Tipo Reacc. y N° Plants. en F_2				Total plants.	Relación esperada	Ji al cua- drado X^2	Reacción a <i>P. glum.</i> T. 52-B.	
		R	MR	MS	S				♀	♂
II-469- 1P	Chin.166xT	47	—	—	8	55	3 : 1	3.2061	O	S
II-469- 5P	Chin.166xT	54	4	2	20	80	3 : 1	0.2667	O	S
II-469- 6P	Chin.166xT	71	2	1	23	97	3 : 1	0.0034	O	S
II-469- 7P	Chin.166xT	37	—	3	8	48	3 : 1	0.1111	O	S
II-469- 8P	Chin.166xT	85	1	2	35	123	3 : 1	1.6938	O	S
II-469-14P	Chin.166xT	45	2	—	13	60	3 : 1	0.3556	O	S
II-469-15P	Chin.166xT	51	—	—	11	62	3 : 1	1.7419	O	S
II-469-20P	Chin.166xT	82	3	—	29	114	3 : 1	0.0117	O	S
II-469-22P	Chin.166xT	51	—	1	10	62	3 : 1	1.7419	O	S
II-469-23P	Chin.166xT	38	—	1	6	45	3 : 1	2.1407	O	S
II-469-28P	Chin.166xT	62	—	—	11	73	3 : 1	3.8402	O	S
II-469-29P	Chin.166xT	99	—	—	15	114	3 : 1	8.5263+	O	S
II-469-30P	Chin.166xT	85	—	2	24	111	3 : 1	0.1472	O	S
II-469-31P	Chin.166xT	71	2	—	18	91	3 : 1	1.3223	O	S
II-469-32P	Chin.166xT	39	14	13	40	106	3 : 1	35.3333+	O	S
II-469-33P	Chin.166xT	112	2	3	33	150	3 : 1	0.0800	O	S

Pedigree T.52-B.	Nombre Cruce	Tipo Reacc. y N° Plants. en F ₂				Total Plants.	esperada R : S	Ji al cua- drado X ²	Reacción a <i>P. glum.</i> T.52-B.	
		R	MR	MS	S				♀	♂
II-488- 5P	FnxS.211	44	1	2	3	50	3 : 1	6.0000+	AR	S
II-488- 6P	FnxS.211	44	2	4	9	59	3 : 1	0.2768	AR	S
II-488- 8P	FnxS.211	18	—	1	7	26	3 : 1	0.4615	AR	S
II-488-11P	FnxS.211	62	—	3	8	73	3 : 1	3.8402	AR	S
II-488-13P	FnxS.211	35	1	3	6	45	3 : 1	0.6000	AR	S
II-488-14P	FnxS.211	34	1	6	13	54	3 : 1	2.9877	AR	S
II-488-16P	FnxS.211	44	—	7	9	60	3 : 1	0.0889	AR	S
II-488-18P	FnxS.211	29	1	2	6	38	3 : 1	0.3159	AR	S
II-488-21P	FnxS.211	80	—	4	15	99	3 : 1	1.7811	AR	S
II-488-33P	FnxS.211	39	1	—	8	48	3 : 1	1.7778	AR	S
II-488-34P	FnxS.211	26	—	—	5	31	3 : 1	1.3011	AR	S
II-488-36P	FnxS.211	34	—	—	5	39	3 : 1	3.0855	AR	S
II-488-37P	FnxS.211	36	1	1	1	39	3 : 1	8.2137+	AR	S

Las líneas F₂ homocigotas para resistencia y susceptibilidad a *P. glumarum*, figuran en la tabla N° 7.

TABLA 7. Líneas F₃ homocigotas para resistencia y susceptibilidad a *P. glumarum*, en los cruces Chin.166xT y FnxS.211. Tibaitatá 1952-B.

HOMOCIGOTAS RESISTENTES			Reacción a <i>P. glum.</i> T.52-B		HOMOCIGOTAS SUSCEPTIBLES			Reacción a <i>P. glum.</i> T.52-B	
Pedigree T.52-B	Nombre Cruce	Nº Plan- tas			Pedigree T. 52-B	Nombre Cruce	Nº plan- tas	♀	♂
II-469- 2P	Chin.166xT	96	O	S	II-469-101P	Chin.166xT	43	O	S
II-469- 4P	Chin.166xT	89	O	S	II-469-102P	Chin.166xT	32	O	S
II-469-16P	Chin.166xT	61	O	S	II-469-104P	Chin.166xT	43	O	S
II-469-18P	Chin.166xT	30	O	S	II-469-106P	Chin.166xT	30	O	S
II-469-27P	Chin.166xT	64	O	S	II-469-108P	Chin.166xT	37	O	S
II-469-36P	Chin.166xT	118	O	S	II-488- 20P	FnxS.211	29	O	S
II-488- 3P	FnxS.211	74	AR	S	II-488- 32P	FnxS.211	21	O	S
II-483- 4P	FnxS.211	59	AR	S	II-488-101P	FnxS.211	75	AR	S
II-488- 7P	FnxS.211	67	AR	S	II-488-105P	FnxS.211	32	AR	S
II-488- 9P	FnxS.211	41	AR	S	II-488-106P	FnxS.211	61	AR	S
II-488-12P	FnxS.211	92	AR	S	II-488-107P	FnxS.211	36	AR	S
II-488-17P	FnxS.211	61	AR	S	II-488-108P	FnxS.211	94	AR	S
					II-488-112P	FnxS.211	83	AR	S
					II-488-113P	FnxS.211	34	AR	S
					II-488-114P	FnxS.211	88	AR	S
					II-488-115P	FnxS.211	29	AR	S

El análisis estadístico de la tabla 6, nos indica que la segregación en la F_2 tanto para el cruce Chin. 166 x T como para Fn x S. 211, en muestras considerablemente grandes, obedecen a la relación esperada de 3:1, con un Ji al cuadrado de 0.1371 y 2.1176 respectivamente. Por lo tanto la resistencia a las razas colombianas de *Puccinia glumarum* actúan como dominante en Chin.166 y Frontana, y es controlada por un solo par de factores. La constitución genética para resistencia a la roya amarilla, sería la siguiente:

$$\begin{array}{lcl} \text{Chinese 166} & = & \boxed{\begin{array}{c} \text{RR} \\ \text{--} \end{array}} & \text{Timstein} & = & \boxed{\begin{array}{c} \text{rr} \\ \text{--} \end{array}} \\ \text{Frontana} & = & \boxed{\begin{array}{c} \text{RR} \\ \text{--} \end{array}} & \text{Supremo 211} & = & \boxed{\begin{array}{c} \text{rr} \\ \text{--} \end{array}} \end{array}$$

R = Factor de Resistencia a *P.glumarum*, r = Factor de Susceptibilidad a *P.glumarum*.

Las relaciones fenotípicas obtenidas en F_2 , son corroboradas por las segregaciones de la segunda generación segregante F_3 ; en donde el valor del Ji al cuadrado, nos muestra que la relación 3:1 se sostiene con un valor "no significativo", es decir, menor que 3.841. En el cruce Chin. 166 x T, 14 plantas segregan en F_3 de acuerdo con la relación esperada de 3:1; mientras que del cruce Fn x S. 211, 11 plantas presentan la misma proporción en F_3 .

El valor "significativo" del Ji al cuadrado 8.5263, en la progenie de la planta II-469-29P, puede explicarse como escape de algunas plantas susceptibles al ataque de *Puccinia glumarum*, de acuerdo con las limitaciones de estos trabajos, bajo condiciones de campo. Razones similares actuaron en las plantas II-488-5P, y II-488-37P, del cruce Fn x S. 211, que presentaron valores significativos de X^2 , de 6.0000 y 8.2137 respectivamente.

La segregación en F_3 de la planta II-469-32P de Chin. 166 x T, presenta un valor extremadamente alto de $X^2=35.3333$ que rechaza notoriamente la hipótesis, de que solo un par de factores controla resistencia de Chinese 166 a las razas de *P.glumarum* en Colombia. Los resultados numéricos de segregación para esta planta, fueron de 53 plantas resistentes por 53 susceptibles, con una relación justa de 1:1. Esta relación sería posible con un libre entrecruzamiento en el campo, de una planta heterocigota para resistencia de Chin.166xT, con una homocigota susceptible de

Chin 166 x T u otra cualquiera del campo, durante la generación F₂.
Así:

Chin. 166 x T	Genotipo en F ₂	Rr	Resistente a <i>P.glumarum</i>
Chin. 166 x T	" " "	rr	Susceptible a <i>P.glumarum</i>

otra planta susceptible

P Rr x rr Genes del progenitor femenino = R y r
♀ ♂ Genes del progenitor masculino = r y r

F₁ Rr Heterocigota

F₂ Rr + Rr + rr + rr = 2Rr + 2rr
Relación: 1:1

R = Gene de resistencia a *P.glumarum*; r = Gene de susceptibilidad a *P.glumarum*.

En la tabla 7 observamos que del cruce Chin. 166 x T se obtuvo en F₃ 6 líneas homocigotas para resistencia en F₃, y que no presentaron dentro de su población reacción alguna a la roya amarilla, a semejanza de su padre resistente Chinese 166. Estas segregantes procedían de plantas individuales F₂, que no habían presentado reacción a la roya amarilla en P.52-A. Por lo tanto heredaron el genotipo completo de este, a saber — RR.

El cruce Fn x S. 211 dió 6 líneas homocigotas en F₃, heredando la resistencia del padre Frontana, en condición homocigota dominante, RR.

Estas líneas homocigotas en la generación segregante F₃, atestiguan una vez más que la resistencia a *Puccinia glumarum* de las variedades Chinese 166 y Frontana, es controlada por un par de factores, al combinarse con las variedades susceptibles de Timstein y Supremo 211.

Las líneas segregantes F₃ del cruce Fn x S. 211, a saber: II-488-20P y II-488-32P, que procedían de plantas F₂ con reacción cero en P.1952-A, presentaron toda su progenie F₃ susceptible, en T.52-B, indicando con ello la posibilidad de escape al patógeno de algunas plantas, de acuerdo con las limitaciones de trabajos de campo.

Las plantas F₂ susceptibles de ambos cruces, cosechadas en Picota 1952-A, dieron plantas completamente susceptibles en la

generación F₃, sembradas en Tibaitatá 1952-B, indicando con ello homocigosis de susceptibilidad, heredada de los padres Timstein y Supremo 211. Esta susceptibilidad es controlada por un par de factores en condición homocigota, en esas variedades, para nuestras razas de *P.glumarum*.

La tabla 8 contiene el análisis estadístico parcial y global de los cruces Chin. 166 x T y Fn x S. 211 a través de todas las generaciones segregantes F₂, durante cada año.

TABLA 8. Análisis parcial y global del Ji al cuadrado X², de los cruces Chin. 166 x T y Fn x S. 211, a través de 3 generaciones consecutivas de F₂.

Nº Cruce	Nombre	Tipo Reac. y Nº plantas en F				Plantas Total	Rel. esper R:S	Ji al cuadro X ²	Año
		R	MR	MS	S				
II-469	Chin.166xT	54	—	2	20	76	3 : 1	0.6316	P.51-B.
II-469	Chin.166xT	142	—	—	55	197	3 : 1	0.8951	P.52-A.
II-469	Chin.166xT	142	1	—	62	205	3 : 1	3.0065	T.52-A.
II-469	Chin.166xT	1151	172	51	399	1773	3 : 1	0.1371	T.52-B.
II-469	Chin.166xT	1489	173	53	536	2251	3 : 1	1.6326	Global
II-488	FnxS.211	128	1	7	33	169	3 : 1	0.1598	P.52-A.
II-488	FnxS.211	229	5	15	53	302	3 : 1	0.9934	T.52-A.
II-488	FnxS.211	160	5	14	29	208	3 : 1	2.1176	T.52-B.
II-488	FnxS.211	517	11	36	115	679	3 : 1	2.7614	Global

Los datos suministrados por la tabla 8, nos dice que la relación de 3 resistentes por 1 susceptible, se conserva en ambos cruces, a través de todas las siembras, hechas en Picota y Tibaitatá durante 3 fechas, con valores significativos del X², aseveran-

do con ello la hipótesis formulada, de que un par de factores controla la resistencia a la roya amarilla, en las variedades Chinese 166 y Frontana, a las razas existentes en nuestro medio. El X^2 global para Chin. 166 x T, es de 1.6326, con una población total de 2251 plantas. En el cruce Fu x S. 211, el valor correspondiente es de 2.7614, con una población de 679 plantas. Ambos datos están de acuerdo con las deducciones de los valores parciales, ya anotados. En el cálculo global de este último valor, no se tuvo en cuenta la siembra de Picota 1951-B, porque el escaso número de plantas al ataque de *P.glumarum*, fue muy notorio, haciendo variar considerablemente los resultados en esa siembra.

V - DISCUSION

El objetivo de este trabajo ha sido el de probar la herencia de la resistencia a dos de las variedades que más se utilizan en Colombia por su resistencia a la roya amarilla, cruzándolas con variedades susceptibles, y analizando luego su descendencia, individualmente, con el fin de determinar cuántos pares de factores genéticos condicionan dicho carácter.

Las variedades resistentes a *Puccinia glumarum*, que se emplearon, fueron Frontana y Chinese 166. La primera procede del Brasil y la segunda de China. El germoplasma de la variedad Frontana es de importancia al programa de mejoramiento de trigo en Colombia, porque transmite fácilmente su resistencia, acompañada de buen porte agronómico. Esta variedad figura dentro del pedigree de numerosas y buenas líneas del programa, algunas de las cuales se hallan en multiplicación preliminar, como futuras variedades que pueden reemplazar a las ya existentes en escala comercial, como son las variedades Menkemén y Bonza. Sus factores de resistencia provienen de las variedades Fronteira y Mentana. Los factores de resistencia de Chin.166 se desconocen, pero es de suponerse que sean fuentes primarias, o muy cercanas a ellas, por ser variedad de China, zona cercana al centro geográfico del origen de los trigos *T. vulgare*, según Vavilov (1951a). Esta variedad es resistente a 36 razas parásitas de *P.glumarum*, bajo condiciones de invernadero, y es una fuente muy valiosa de resistencia para el programa de mejoramiento, igual que el Frontana, aunque no posee la habilidad combinatoria de ésta. Se halla dentro de cruces valiosos como Menkemén sib x Chin. 166.

Las notas sobre resistencia y susceptibilidad en los híbridos, se registraron después del espigamiento de cada planta. Es decir,

se consideró la resistencia de planta adulta, debida a defensa estructural de sus tejidos. No obstante esto, las observaciones generales durante todo el período de desarrollo, indicaron que las plantas resistentes se conservaban como tales durante el estado de plántulas. La progenie completamente susceptible, lo era a través de todo su período vegetativo, y otras plantas presentaban reacción de susceptibilidad una vez espigada la planta, alcanzando el máximo de ataque durante los 20 días subsiguientes al espigado. Las observaciones preliminares de campo indicaron que una planta sostenida resistente hasta este período, no sería afectada posteriormente por la roya, salvo casos especiales, que aún no se han observado en el material estudiado. Fué este el período óptimo para considerar la resistencia de planta adulta, bajo nuestras condiciones ambientales. Cada planta fue estudiada individualmente, y observada su reacción a la roya amarilla, de acuerdo con su período de desarrollo.

Uno de los factores que procuraron interferir la lectura de *Puccinia glumarum*, en los segregantes de Chin. 166 x T, fué el ataque de *Puccinia triticina*, que trató de ocultar ataques leves de roya amarilla, debido a que sus pústulas son mayores y se superponen sobre las franjas de *Puccinia glumarum*. Esto se observó más claramente durante una siembra de repetición hecha en fecha algo avanzada, creándose condiciones de humedad y temperatura muy favorables a *Puccinia triticina*. Es aconsejable para futuros trabajos de resistencia de roya amarilla, emplear variedades como Frontana y Supremo 211, que presentan resistencia a la roya de la hoja, *P. triticina*; u obviarse hasta donde sea posible con siembras en fechas oportunas, para facilitar las lecturas.

Por los datos de campo hasta ahora obtenidos, se puede considerar como muestra adecuada para interpretar estadísticamente la resistencia de campo, controlada por un par de factores en variedades de reacción definida, la que fluctúe a niveles de 100 datos individuales para la F_2 , y toda la semilla para la generación F_3 resistente o susceptible; siendo siempre conveniente la replicación del material en distintas fechas de siembra, y el aumento paulatino de la muestra, según la naturaleza de la resistencia de los progenitores empleados en los cruces.

El tipo de reacción no guarda relación con el porcentaje de infección. Es frecuente hallar plantas con resistencia trazas o resistencia 15 a 20% de infección; plantas moderadamente suscep-

tibles con una infección de 10%, y plantas moderadamente resistentes con 25%.

La reacción obedece a condiciones intrínsecas de la variedad, mientras que la infección se rige más por las condiciones ambientales favorables al desarrollo de los ciclos secundarios, del patógeno. Esta es la razón por la cual aumentan los porcentajes de infección en algunas plantas maduras.

Los cambios de reacción desde moderadamente resistente a moderadamente susceptible, limita positivamente la interpretación genética de los resultados. Por esta razón se trató de seleccionar los progenitores que transmitieran la resistencia o susceptibilidad con claridad meridiana. Este fue el valor más significativo que se obtuvo del estudio de la primera generación segregante (F_2), durante la segunda siembra de Picota 51-B.

Los segregantes en F_3 ofrecieron casos especiales en cuanto a tipo de reacción.

Los híbridos (F_3) del Frontana mostraron resistencia definida a *P. glumarum*, que podría estar relacionada con la constitución histológica de las hojas. Estas se presentaron gruesas, anchas y coriáceas, indicando un tipo de resistencia a base de transformaciones en los tejidos de la planta.

Algunos híbridos ofrecieron resistencia en las hojas y susceptibilidad en la gluma, siendo el caso contrario más frecuente. En los segregantes generales del Programa en la Sub-estación La Isla (1952-A), se observó resistencia en la gluma y en la hoja, y gran susceptibilidad en la raspa, semejando con ello una maduración prematura. Esto podría indicar genes distintos de resistencia, para cada una de las partes arriba citadas. Se sabe que la resistencia de la gluma al desgrane, se hereda independientemente de la forma de la misma.

Se encontró en algunas plantas resistencia en las hojas superiores, cuando las inferiores eran moderadamente susceptibles, reacciones que son más frecuentes en la papa, en el caso de la gota. Se halló el caso, menos frecuente, de observar dos tipos de resistencia en la misma hoja, al tiempo que podría explicarse por la presencia de distintas razas fisiológicas con distinta capacidad de virulencia sobre los híbridos, o como tipo de reacción X, como suele ocurrir comunmente con *P. graminis*.

Algunas plantas, entre ellas híbridos de Frontana, presentaron un tipo de pústula, reacción y distribución, de moderada o

franca susceptibilidad, sin que lograra progresar. Por el contrario, se enjataban y tendían a extinguirse. Este tipo de infección se observó en las hojas superiores e inferiores. Podría tratarse de condiciones climáticas adversas o de un tipo de resistencia mecánica.

Las plantas F_2 susceptibles, dieron una F_3 completamente susceptible, indicando homocigosis para dicho carácter. No obstante la susceptibilidad de las variedades Supremo 211 y Timstein a nuestras razas, poseen factores de resistencia a otro complejo de razas de otras zonas, como es el caso de Supremo 211. Los resultados de herencia en el campo no permiten determinar si los factores de resistencia a *P.glumarum* de la variedad Frontana, son los mismos o distintos de los contenidos por la variedad Chinese 166. La procedencia tan distante, lo mismo la antigüedad de Chinese 166, indican que puede tratarse de factores distintos, que controlan distintas razas de *P.glumarum*, pero que ambos resisten el complejo de razas existentes en nuestro medio tropical.

Cuando la roya amarilla ataca tardíamente al grano, encontrándose éste en estado pastoso o semipastoso, el daño es prácticamente nulo, por lo cual puede hablarse de resistencia debida a precocidad. Se hallaron masas uredospóricas entre la membrana que cubre el grano (pericarpio), y el endosperma o albumen.

El estudio agronómico de la F_3 muestra al cruce $F_n \times S.211$ II-488, como el mejor. Se observó que las plantas procedentes de F_2 resistente eran vigorosas, buenas macolladoras, espiga grande y bien conformada, con un promedio de 18 espiguillas por espiga; algo laxa. La resistencia foliar a *P.glumarum*, es muy nítida. Las malas características agronómicas se refieren a la susceptibilidad al acame, la que es favorecida por el porte alto de las variedades cruzadas. Segregantes F_3 semi-tardíos, y muy susceptibles a *P.graminis*. La variedad Frontana presenta buena aptitud combinatoria, con la mayor parte de los progenitores con los que se cruza. Transmite nítidamente la resistencia de la roya amarilla a sus híbridos, en unión de un buen cuerpo agronómico. Todos los surcos de $F_n \times S.211$ en F_3 , se presentaron más uniformes que los demás.

La generación F_3 , Tibaitatá 1952-A, fué estudiada más ampliamente desde el punto de vista de la aptitud combinatoria. Las lecturas sobre reacción a la roya amarilla, coexistieron con las de F_3 , prefiriéndose estas últimas porque era necesario aumentar el conocimiento sobre las reacciones de las segregantes en F_2 .

En trabajos de esta naturaleza, existen numerosas limitaciones que pueden afectar seriamente los resultados.

Según Levine (1948), el efecto de la infección a la roya sobre una variedad bajo condiciones de campo depende, de circunstancias, tales como:

1. Presencia de razas fisiológicas virulentas.
2. Tiempo de incidencia de la infección.
3. Abundancia de inóculo.
4. Factores ambientales favorables o adversos al crecimiento de la planta o al desarrollo de la roya.
5. Rapidez del desarrollo de la epidemia.
6. Período en el cual el mayor porcentaje de infección se presenta.
7. Magnitud del promedio estacional favorable para llevar la roya.
8. Máxima severidad de la infección en el tiempo de la fructificación.
9. Tolerancia de la variedad a diferentes intensidades de severidad de la infección.

Koo y Ausemus (1951), dicen que las diferencias aparentes en reacción, pueden deberse a varias causas, entre las cuales enumera las siguientes:

1. Anormalidades citogenéticas en los cromosomas.
2. Cruzamientos naturales.
3. Errores de clasificación.
4. Mezcla mecánica de semillas.
5. Factores modificadores que afectan la reacción a una o varias razas.
6. Lecturas sobre líneas segregantes con demasiadas pocas plantas, o que estén segregando para más de un par de factores.
7. Plantas que puedan escapar a la infección, serían clasificadas erróneamente como altamente resistentes.
8. Factores ligados.
9. Condiciones ambientales desfavorables que puedan causar un cambio en el tipo de reacción observado.

No conocemos las razas fisiológicas parásitas de *P. glumarum* que afectan nuestros cultivos de trigo. Suponemos que tenemos algunas de las existentes en Chile y Argentina, a saber: razas 30, 37, 38 y 39, por cuanto numerosas líneas mejoradas allí para

P. glumarum, conservan su resistencia en nuestro medio. Un análisis general de nuestro Crossing Block en 1952-A, hecho por el Dr. Vallega, director del Centro de Investigaciones Agrícolas de Castelar en la Argentina, indicó, de acuerdo con las relaciones de campo de un grupo de variedades, que tenemos algunas razas en común. El material procedente de Chile y Argentina, es usado ampliamente en nuestro Programa de Mejoramiento, por presentar buenos caracteres de resistencia y adaptabilidad, bajo nuestras condiciones ecológicas.

Aún cuando las siembras fueron hechas en las épocas más aptas para el desarrollo del patógeno, no se puede descartar el hecho de que las condiciones ambientales afectan los distintos tipos de resistencia klendúcida.

Los resultados de la F_3 resistente en Tibaitatá 1952-B, lo atestiguan con la presentación de un caso de escape, en dos plantas susceptibles, durante el desarrollo de la F_2 en Picota 1952-A.

Las segregaciones de resistentes a susceptibles dentro de los híbridos, no siempre se ajustan a las relaciones esperadas. Es necesario buscar las explicaciones dentro de los distintos factores que pueden interferirlas. Es el caso de los librecreuzamientos en el campo, no obstante que el trigo, por ser planta estrictamente autógama, son muy bajos, apenas el 0.5%. Se obtuvo la relación, 1 resistente : 1 susceptible, en la F_3 resistente, T.52-B que puede interpretarse como un caso de librecreuzamiento, de una planta heterocigota para resistencia a *P. glumarum*, con una susceptible.

TRABAJOS POR REALIZAR

Con el fin de ampliar más el conocimiento genético de la resistencia a *P. glumarum*, de nuestras variedades, es necesario efectuar los siguientes trabajos:

1. Determinación de las razas fisiológicas de *P. glumarum* en las distintas zonas productoras de trigo, a saber: Boyacá, Cundinamarca y Nariño; por medio de variedades diferenciales.
2. Determinación de grado de resistencia de nuestras fuentes, frente a cada una de las razas aisladas.
3. Pruebas de resistencia en nuestras 3 zonas trigueras, empleando un grupo más amplio de variedades resistentes

y susceptibles. Los datos de campo indican medios ecológicos diferentes, con razas distintas.

4. Cruzar cada variedad resistente con distintas susceptibles, con el fin de observar la aptitud combinatoria para transmitir la resistencia a la roya amarilla.
5. Probar las reacciones de los progenitores resistentes y de sus híbridos, en distintas fechas de siembra, con intervalos de 15 días, con el fin de observar la influencia del medio sobre la intensidad de infección y tipo de reacción. Se observará la distribución de las reacciones durante tiempo lluvioso y secos; período vegetativo de iniciación del ataque, y del mayor porcentaje de infección, para cada cruce; los cambios de reacción, desde resistente hasta susceptible, si los hubiere. Es bien conocido el fenómeno de que variedades como plántulas son susceptibles, mientras que adultas resultan resistentes al mismo patógeno, presentando la denominada resistencia de planta adulta. Se determinará la influencia de los cambios de humedad y temperatura, sobre el desarrollo del patógeno en las variedades susceptibles. Se harán siembras desde el 1º de Enero hasta el 1º de Mayo, plantando 100 semillas F_2 masa de cada cruce, para asegurar una población de 500 plantas en total.
6. Replicación de trabajos en el invernadero, bajo control de humedad y temperatura, como complemento de los realizados en el campo. No siempre se corroboran unos con otros, ya que el material resistente en el invernadero, puede no serlo en el campo, y viceversa.
7. Retrocruzar en la generación F_1 al padre susceptible de cada cruce, para confrontar los resultados de las generaciones segregantes F_2 y F_3 .
8. Determinación de los distintos factores de resistencia a la roya amarilla de las principales fuentes utilizadas en el programa general de mejoramiento de trigo, utilizando por lo pronto aislamientos con distinta capacidad de virulencia en un grupo de nuestras variedades, y posteriormente con las razas determinadas en base a las variedades diferenciales empleadas internacionalmente para *P.glumarum*.

VI - CONCLUSIONES

Analizando los valores no significativos del Ji al cuadrado, en las generaciones segregantes F_2 y F_3 , de los cruces Chin.166 x T y F_n x S.211, podemos concluir:

1. La resistencia de planta adulta a las razas de roya amarilla en Colombia, es dominante en las variedades Chinese 166 y Frontana.
2. La resistencia a *P.glumarum* en esas variedades, está gobernada por un par de factores, en condición homocigota. Las relaciones fenotípicas en las generaciones segregantes F_2 y F_3 , muestran la relación de 3 resistentes por una susceptible. El genotipo para resistencia, en condición diploide, es
Chinese 166 = RR = 2n
Frontana = RR = 2n
R = Factor genético que controla la resistencia a *Puccinia glumarum*
2n = Número de cromosomas para el carácter de resistencia a *P.glumarum*.
3. Los segregantes con sangre de Frontana, indican mayor nitidez de reacción a la roya amarilla. Es decir, que las reacciones, moderadamente resistente y moderadamente susceptible, aparecen menos frecuentemente en los híbridos.
4. Las reacciones moderadamente resistente y moderadamente susceptible, en híbridos procedentes de padres homocigotas para resistencia y susceptibilidad, indican la posibilidad de genes secundarios, que modifican las reacciones extremas de resistencia y susceptibilidad a una o varias razas, siendo entonces necesario la presencia de aquellos en los segregantes, en forma completa, para presentar los tipos parentales de resistencia. Pudiendo influir también condiciones ambientales, que pueden causar un cambio en el tipo de reacción observada, como suele ocurrir con *P.graminis* en la Sabana de Bogotá y Bonza (Boyacá), por diferencias de temperaturas.
5. El progenitor que presenta mejor habilidad combinatoria, es el Frontana (Brasil) frente al Supremo 211 (México), tanto por la facilidad de transmitir la resistencia a

la roya amarilla, como por el buen tipo agronómico de sus híbridos en F_2 y F_3 .

6. La susceptibilidad a la roya amarilla es recesiva, acusando un par de factores en condición homocigota recesiva, para el Timstein y Supremo 211. El genotipo para susceptibilidad, en condición diploide, para estas variedades, sería:

Timstein = $rr = 2n$

Supremo 211 = $rr = 2n$

r = factor genético que controla la susceptibilidad a *Puccinia glumarum*

$2n$ = Número de cromosomas para el carácter de susceptibilidad a *P. glumarum*.

7. El tamaño de la muestra es siempre de vital importancia, para obtener interpretaciones seguras. Una muestra adecuada en F_2 , para un par de factores, bajo condiciones de campo, sería de 100 plantas. En la F_3 debe sembrarse toda la semilla producida por la planta F_2 resistente o susceptible.
8. Los resultados sobre herencia de la resistencia a *P. glumarum*, en las variedades Chinese 166 y Frontana, se hallan limitados a la virulencia de nuestras razas parásitas, y a nuestro medio ecológico.
9. Con el fin de lograr más amplia información sobre la herencia de la resistencia a la roya amarilla, en las variedades Chinese 166 y Frontana, es conveniente probarlas frente a otras variedades susceptibles, en distintos medios ecológicos, utilizando razas diferenciadas, o colecciones puras con distinta capacidad de virulencia.

VII - RESUMEN

Se relievra la importancia económica de la roya amarilla del trigo en nuestro medio, en donde causa serias pérdidas en el rendimiento y calidad del grano, especialmente en la variedad regional Bola Picota, constituyendo así la enfermedad más peligrosa en las zonas trigueras de Cundinamarca, Boyacá y Nariño.

El objeto del presente estudio es determinar la herencia de la resistencia de planta madura a *Puccinia glumarum*, por medio del estudio de la progenie híbrida F_2 y F_3 de dos cruces.

Es importante en todo programa de mejoramiento de plantas conocer el comportamiento genético del material usado, de acuerdo con las condiciones ambientales y con la virulencia de las razas patógenas, del medio en que se trabaja.

La revisión de literatura que hace referencia a los factores que influyen en la herencia de la resistencia, ofrece datos muy disímiles, a veces opuestos, de acuerdo con las regiones, variedades empleadas y especialización fisiológica del patógeno.

Se emplean dos fuentes de resistencia a *P. glumarum*, a saber: variedad Frontana procedente de Brasil, y Chinese 166, variedad de la China; las cuales se han comportado en nuestro medio, desde altamente resistente hasta inmune, a través de todos los años. Se cruzan con las variedades susceptibles Supremo 211 de México, y Timstein de Australia, en 1950-B; creciendo la F_1 en 1951-A. La generación segregante F_2 es observada y analizada durante 3 fechas de siembra, con replicaciones en la Granja de La Picota y Tibaitatá. La generación F_3 se planta y analiza durante 2 períodos, en Tibaitatá.

Para el análisis estadístico de las relaciones entre plantas susceptibles y resistentes en las generaciones F_2 y F_3 , se usó el índice de dispersión "Ji al cuadrado" (X^2). Las notas de campo se tomaron de acuerdo con el método de Vavilov (1951).

Los análisis de las generaciones segregantes F_2 y F_3 indican que la resistencia a la roya amarilla de las variedades Frontana y Chinese 166, es dominante y se transmite por medio de un factor genético, en forma independiente, al cruzarse con las variedades Supremo 211 y Timstein, respectivamente.

La variedad Frontana presentó mejor aptitud combinatoria, en los híbridos F_2 y F_3 .

Se valora la influencia del medio sobre las reacciones de campo y se aconseja intensificar dichos trabajos, ampliando el número de progenitores y las zonas de replicación, empleando mayor número de variantes biológicas.

VIII - BIBLIOGRAFIA

A. Referencias citadas.

- Armstrong, S. F. The Mendelian inheritance of susceptibility and resistance to yellow rust (*Puccinia glumarum* Eriks et Henn) in wheat. Jour. Agr. Sci. 12: 57-96. 1922. (Res. en, Rev. Appl. Myc. 2: 57-58. 1923).
- Arthur, Joseph C. The Plant Rust. New York, John Wiley & Sons, 1929 p. 250-283.
- Beauverie, J. (Título en francés). On the relation existing between the occurrence of wheat rust and climate. Comptes Rendus Acad. des Sciences 26: 529-531. 1923. (Res. en, Rev. Appl. Myc. 2: 361-362. 1923).
- (Título en francés). The yellow rust of wheat (*Puccinia glumarum*). Comptes Rendus Acad. des Sciences. 27: 986-971. 1923. (Res. en, Rev. Appl. Myc. 3: 327-328. 1924).
- Becker, Hanna. (Título en alemán). On the breeding of wheat for immunity from *Puccinia glumarum* and *Puccinia triticina*. Kühn Arch. 38: 293-305. 1933. (Res. en, Rev. Appl. Myc. 13: 593. 1934).
- & Hart, Helen. (Título en alemán). La ocurrencia y distribución de la roya amarilla en el oriente de Harz y distritos vecinos cultivadores de trigo. Z. Plakrankh. 49: 449-481. 1939. (Res. en, Rev. Appl. Myc. 19: 77-78. 1940).
- Borlaug, N. E. y otros. La raza 15B de *Puccinia graminis tritici* y su importancia en el Programa de Mejoramiento del Trigo en México. D. F. Oficina de Estudios Especiales, S. A. G. Informe presentado en Sao Paulo, Brasil, en 1951: 1-20. 1951. (Inédito).
- Brooks, F. T. The inheritance of disease-resistance in plants. Trans. Brit. Mycol. Soc. 7: 71-78. 1921. (Res. en, Rev. Appl. Myc. 1: 32. 1922).
- Colombia. Min. Agr. Div. Investigación. Granja Francisco José Caldas. Informe anual de labores de la Sección de Fitopatología. Temporada 1948-1949: 14-15. 1949.
- Crépin, C. (Título en francés). Observations on cereal rusts at Grignon in 1923. Ann. Ecole Nat. d'Agric. Grignon. 8: 137-146, fig. 1. 1924. (Res. en, Rev. Appl. Myc. 4: 212-213. 1925).
- Dex, P. K. Plant pathology. Adm. Rep. Agr. Dep. U. P. 1949-1945: 38-40. 1947. (Res. en, Rev. Appl. Myc. 26: 440. 1947).
- Dickson, James G. Outline of diseases of cereal and forage crop plants of the Northern part of the United States. Minneapolis, Burgess Publ. Co. 1939. pp. 175-179.
- Ducomet, V. (Título en francés). New observations on the rust. Rev. Path. Veg. et Ent. Agr. 12: 60-64. 1925. (Res. en, Rev. Appl. Myc. 4: 658. 1925).
- & Foëx, E. (Título en francés). Observations on cereal rusts. Jours d'Agr. Prat. 38: 130-132. 1924. (Res. en, Rev. Appl. Myc. 3: 447-448. 1924).
- Foëx, E. (Título en francés). Some observations on the conditions favouring the development and spread of rust cereals. Rev. Path. Veg. et Ent. Agr. 11: 32-41. 1924. (Res. en, Rev. Appl. Myc. 3: 711. 1924).

- Garcés O., Carlos. Naturaleza de la resistencia a la enfermedad, en las plantas. Rev. Fac. Nal. de Agronomía (Medellín) 9 (36): 334-358. 1949.
- El control de las enfermedades de las plantas mediante la Inmunización. Rev. Fac. Nal. de Agronomía (Medellín) 11 (38-39): 111-139. 1950.
- Gassner, G. & Straib, W. (Título en alemán) Experimental investigations on the reaction of wheat varieties towards *Puccinia glumarum*. Phytopath. Zeitschr. 3: 215. 275. fig. 3 1929. (Res. en. Rev. Appl. Myc. 9: 98-99. 1930).
- Gassner, G. & Straib, W. (Título en alemán). Investigations on the question of biologic specialization in yellow rust of wheat. Der Züchter. 3: 229-240. fig. 2. 1931. (Res. en Rev. Appl. Myc. 11: 166-167. 1932).
- (Título en alemán). Experimental investigations on the epidemiology of the yellow rust (*Puccinia glumarum* [Schm.] Eriks & Henn.). Phytopath. Zeitschr. 7: 285-302. 1934. (Res. en. Rev. Appl. Myc. 13: 756. 1934).
- Gulrosten, P. Höstvetefalten. (Título en alemán). Yellow rust in the autumn wheat fields. Landtmannen. 7: 548-549. 1923. (Res. en. Rev. Appl. Myc. 3: 265-266. 1924).
- Hayes, Herbert K., & Immer, Forrest R. Métodos Fitotécnicos. Procedimientos científicos para mejorar las plantas cultivadas. Buenos Aires, Acme Agency 1947. pp. 73-86.
- Hege, H. (Título en alemán). The nature of the yellow rust disease of wheat. Deutsche Landw. Presse. 6: 71-73. 1927. (Res. en. Rev. Appl. Myc. 6: 346-347. 1927).
- Hubert, K. (Título en alemán). Contributions to the breeding of rust-resistant wheats. Zeitschr. für Züchtung. 18: 19-52. 1932. (Res. en. Rev. Appl. Myc. 12: 208-209. 1933).
- Hungerford, C. W. Studies on the life-history of stripe rust, *Puccinia glumarum* (Schm.) Erikss. and Henn. Jour. Agr. Res. 24: 607-620. fig. 1, pl. 14. 1923.
- Kirchner, O. V. (Título en alemán). The control of plant diseases, especially rust and smut of cereals, by means of breeding. Nachrichtenblatt für den deutschen Pflanzenschutzdienst. 6: 55. 1921. (Res. en. Rev. Appl. Myc. 1: 145-146. 1922).
- Koo, K. S. & Ansemus, E. R. Inheritance of Reaction to stem rust in crosses of Timstein with Thatcher, Newhatch, and Mida. Agr. Jour. 43: 194-201. 1951.
- Küderling, O. E. (Título en alemán). Investigations of the field resistance of individual wheat varieties to *Puccinia glumarum tritici*. Ztschr. Zücht., Reiche A., Pflanzenzücht. 21: 1-140, fig. 3. 1936. (Res. en, Exp. Sta. Rec. 76: 343. 1937).
- Levine, M. N. Varieties Resistant to leaf rust: seedlings and adult plants. Report of the eight hard spring Wheat conference. (US). p. 8-9. 1948.
- Lowther, C. V. Seedling Resistance vs. adult plant Susceptibility of Montana Wheat to race 15B of *Puccinia graminis tritici*. Plant Disease Reporter. 35 (11): 480-471. 1945.
- Reactions of wheat from world collection to 8 races of stem rust in the seedling and adult stages at 65-70°F. and 80-85°F. in the greenhouse at Beltsville, MD. 1951-52. En Report of the International Wheat-Stem-Rust conference, Winnipeg, Canada. 1953: 15-16. 1953. (Maryland Plant Industry Station. Beltsville. 277 CC).
- Marchionatto, J. B. La roya amarilla del trigo. Buenos Aires Min. Agr. Nac. Bol. 30(+): 215-218. 1931. (Res. en, Rev. Appl. Myc. 11: 499-500. 1932).
- Manual de las enfermedades de las plantas. Buenos Aires, Editorial Suramericana. 1944. pp. 207-208.

- Martínez, Enrique J. Estimación de los daños causados por las royas de los cereales. Memoria de la 4ª. reunión de trigo, avena, cebada y centeno, en la Est. Exp. Pergamino, Argentina, Min. Agr. Nac., 1950: p. 34.
- Mattras, H. (Título en francés). Observations on wheat rusts made at Versailles in 1931 and 1932. *Ann. des Epiphyties*. 18 (6): 384-397. 1932. (Res. en, *Rev. Appl. Myc.* 13: 81. 1934).
- Naoumova, Mm. M. A. (Título en ruso). Dependence of the development of yellow rust of wheat on meteorological factors. *Summ. Sci Res. Wk. Inst. Pl. Prot. Leningr.* 1935: 64-65. (Res. en, *Rev. Appl. Myc.* 15: 784-785. 1936).
- Newton, Margaret & Johnson, T. Strobe rust, *Puccinia glumarum*, in Canada. *Canad. Jour. Res.* 14 (2): 89-108, fig. 1. 1936. (Res. en, *Exp. Sta. Rec.* 75: 500. 1936).
- Niggemann, W. (Título en alemán). Methods for the measurement of resistance to lodging and their application to the determination of the linkage of factors with reaction to rust in various wheat crosses. *Kühn-Arch.* 44: 55-82, fig. 7, diag. 1, graphs. 6. 1938. (Res. en, *Rev. Appl. Myc.* 17: 510. 1938).
- Olah, L.V. (Título en alemán). On the inheritance of yellow rust resistance in different wheat varieties. *Z. Zücht. A.* 27 (1): 45-74, fig. 4, dig. 1, graph. 4. 1937. (Res. en, *Rev. Appl. Myc.* 17: 304. 1938).
- Peklo, J. (Título en francés). The present state of the control of cereal rusts in Czecho-Slovakia. Deuxieme Congr. Internat. de Path. Comp. Paris. II, *Comptes rendus et communications*, pp. 501-506. 1932. (Res. en, *Rev. Appl. Myc.* 12: 360. 1933).
- Radulescu, E. (Título en alemán). Contributions to the knowledge of the resistance of wheat to *Puccinia glumarum tritici* in the field. *Planta* 20 (2): 224-286, digr. 1, graph. 13. 1933. (Res. en, *Rev. Appl. Myc.* 13: 18-19. 1934).
- Rivier, A. (Título en francés). A few data on wheat rusts. *Rev. Path. Vég. et Ent. Agr.* 19 (6-7): 191-201, graph. 4. 1932. (Res. en, *Rev. Appl. Myc.* 12: 150-151. 1933).
- Roemer, T. (Título en alemán). Breeding for immunity. *Pflanzenbau, Pflanzenschutz U. Pflanzenzucht.* 8 (2): 261-265, diag. 2. 1932. (Res. en, *Rev. Appl. Myc.* 11: 666. 1932).
- (Título en alemán). Breeding for immunity. A comprehensive survey of 14 years' studies in the biological field (1930-1933). *Flora, N. F. (Karsten-Festschr.)*. 28: 145-196, fig. 8, diag. 1. 1933. (Res. en, *Rev. Appl. Myc.* 13: 317-318. 1934).
- Rudorf, W. (Título en alemán). Contributions towards breeding for immunity from *Puccinia glumarum tritici* (Stripe rust of wheat). *Phytopath. Zeitschr.* 1 (5): 465-525, fig. 4, col. pl. 2. 1929. (Res. en, *Rev. Appl. Myc.* 9: 99-100. 1930).
- Rudorf, W. & Job, Maria. (Título en alemán). Studies of specialization in *Puccinia graminis tritici*, *P. triticea* and *P. glumarum tritici*, and of resistance and its inheritance in various crosses. *Zeitschr. für Züchtung, A.* 19 (3): 333-365. 1934. (Res. en, *Rev. Appl. Myc.* 13: 619-620. 1934).
- Rupert, J. A. Resistencia al "chahuixtle" como factor en el mejoramiento del trigo en México. México, D. F. Oficina de Estudios Especiales, S. A. G. Folleto Técn. N° 7: 1-42. 1951.
- Schilcher, E. (Título en alemán). A contribution to the rust problem. *Note II. Z. Pflkrankh.* 45 (6-7): 316-335, graph. 1, map. 1. 1935. (Res. en, *Rev. Appl. Myc.* 14: 747-748. 1935).
- Snedecor, George, W. Métodos de estadística: su aplicación a experimentos en agricultura y biología. Traducido de la 4ª. ed. en inglés por Antonio E. Marino. Buenos Aires, Acme Agency. 1948. pp. 1-37.

- Straib, W. (Título en alemán). Investigations on the genetics of yellow rust resistance in wheat. *Phytopath. Z.* 7 (5): 427-477. 1934. (Res. en, Rev. Appl. Myc. 14: 294-295. 1935).
- Las razas fisiológicas de *Puccinia glumarum* en Sudamérica y su comportamiento en la infección comparado con el de las formas europeas. *Archivo Fitotécnico del Uruguay.* 2: 217-233. 1937.
- (Título en alemán). The influence of the stage of development and of temperature on the reaction of wheat to yellow rust. *Phytopath. Z.* 12 (2): 113-168, fig. 3, graph. 1. 1939a. (Res. en, Rev. Appl. Myc. 18: 512-513. 1939).
- I. The Origen, variation, immunity and breeding of cultivated plants. Trans-races of yellow rust. *Z. Indukt. Abstamm. U. VererbLehre* 77 (1): 18-62, fig. 2. 1939b. (Res. en, Rev. Appl. Myc. 19: 76-77. 1940).
- Vavilov, Nicolai I. Estudios sobre el origen de las plantas cultivadas. Versión española por Felipe Freier. Buenos Aires, Acme, 1951a. pp. 11-56.
- I. The Origen, variation, immunity and breeding of cultivated. Hants. Translated from the Russian by K. Starr Chester. Waltham, Mass., *Chronica Botanica*, 1951b 13: 95-168.
- Watts Padwick, G. Plant protection and the food crops of India. I. Plant pests and diseases of Rice, Wheat, Sorghum, and Gram. *Emp. J. Exp. Agr.* 16 (61): 55-64. 1948. (Res. en, Rev. Appl. Myc. 27: 314-315. 1948).
- Zwoboda, A. (Título en alemán). On the question of yellow rust. I. *Deutsche Landw. Presse.* 54 (11): 149. 1927. (Res. en, Rev. Appl. Myc. 6: 472. 1927).

B. Referencias no citadas

- Arrhenius, O. (Título en alemán). Investigations on the connexion between resistance to yellow rust and the actual and potential acidity of the cell sap and tissues. *Zeitschr. für Pflanzenkran Kh.* 34 (3-4): 97-101. 1924. (Res. en, Rev. Appl. Myc. 4: 26. 1925).
- Bever, W. M. Physiologic specialization in *Puccinia glumarum* in the United States. *Phytopathology (US)* 24: 686-688. 1934.
- Biffen, R. H. & Engledow, F. L. Wheat-breeding investigations at the Plant Breeding Institute, Cambridge. *Min. of Agr. Res. Monograph.* 4: 114, pl. 30. 1926. (Res. en, Rev. Appl. Myc. 6: 405-406. 1927).
- Gassner, G. & Straib, W. (Título en alemán). The artificial rust infection of field plants and its importance to the plant breeder. *Der Züchter* 3 (7): 240-243, fig. 1. 1931. (Res. en, Rev. Appl. Myc. 11: 167. 1932).
- Guyot, A. L. (Título en francés). Experimental studies on the heteroecious Uredinales. *Ann. Ec. Grignon, Sér.* 2: 124-128. 1940-1; 3: 93-99. 1942; 4: 116-147. 1944. (Res. en, Rev. Appl. Myc. 25: 387-388. 1946).
- Humphrey, H. B. & Cromwell, R. O. Stripe rust, *Puccinia glumarum*, in wheat in Argentina. *Phytopathology (US)* 20: 981-988. 1930.
- Hungerford, CH. W. & Johnson, A. G. Stripe rust *Puccinia glumarum* of cereal and grasses in the United States. *Journal of agricultural research (U. S.)* 29: 209-227. 1924.
- Hungerford, CH. W. Studies on the life history of stripe rust, *Puccinia glumarum* (Schm.) Erikss & Henn. *Journal of agricultural research (US)* 24: 607-620. 1943.
- & Owens, G. E. Specialized varieties of *Puccinia glumarum* and hosts for variety *tritici*. *Journal of agricultural research (US)* 25: 363-401. 1923.

- Kharbusla, S. (Título en francés). Citological research on wheats attacked by *Puccinia glumarum*. Rev. Path. Vég. et. Ent. Agr. 13 (1): 92-110. 1926. (Res. en, Rev. Appl. Myc. 5: 660. 1926).
- Noll, A. (Título en alemán). Microscopic primary symptoms of resistance and susceptibility in wheat varieties to ward *P. glumarum*. Phytopath. Zeitschr. 17 (4): 400-405. 1951. (Compendio en Biological Abstracts, 26: 31-88. 1952).
- Orjuela Navarrete, Juan. Las royas del rigo en Colombia. En: Primera Asambleá Latinoamericana de Fitoparasitología. México, D. F. Oficina de Estudios Especiales. Folleto misceláneo 4: 61-70. 1951.
- Sanford, G. B. Broadfoot, W. C. Epidemiology of stripe rust in Western Canada. Scient. Agr. 13 (2): 77-96. Maps. 3, Graph. 1. 1932. (Res. en, Rev. Appl. Myc. 12: 83-84. 1933).
- Wilhelm, P. (Título en alemán). Studies on the mode of specialization of the yellow rust of wheat, *Puccinia glumarum* sp. tritici (Schmidt) Eriks & Henn. and on the physiology of the germination of its uredospores. Arb. Biol. Reichsanst. für Land-und forstw, 19 (1): 95-133, fig. 2, graphs. 2. 1931. (Res. en, Rev. Appl. Myc. 10: 713-714. 1931).
- Vallega, José. Dos nuevas selecciones de trigo de origen híbrido inmunes a *Puccinia glumarum*. Rev. Fac. Agron., La Plata. Ser. 3. 22: 139-145. 1938. (Res. en, Rev. Appl. Myc. 18: 584. 1939).
- Wheat rust races in South America. Phytopath. 45: 242-246. 1955.
-

AGRADECIMIENTO

Dejo plena fé de agradecimiento a las personas que colaboraron estrechamente en el proyecto y desarrollo del presente trabajo:

Dr. J. A. Rupert, Director del Programa de Mejoramiento de Trigo en Colombia por los años de 1950 a 1952 y posteriormente del Centro Nacional de Investigaciones Agrícolas de Tibaitatá, bajo cuya dirección se proyectaron y desarrollaron las labores de campo, hasta su culminación. És en la actualidad el Director del Programa Agrícola Cooperativo de la Fundación Rockefeller y el gobierno de Chile.

Dr. J. W. Gibler, actual Director del Programa de Mejoramiento de Trigo en Colombia, quien tuvo a su cargo la corrección del manuscrito.

Dr. Juan Orjuela Navarrete, Fitopatólogo Jefe de la misma Sección en la Granja de Tibaitatá, quien aportó importantes sugerencias a las reacciones de campo.

Drs. Luis Angel Valbuena y Luis Peña Acosta, Genetistas de Trigo en la Granja de Tibaitatá, quienes observaron y colaboraron en el manejo del material en el campo y laboratorio.