

MEJORAMIENTO POR RESISTENCIA A ENFERMEDADES DE TRIGO EN URUGUAY

S Germán¹, M Díaz de Ackermann², P Silva¹, M Quincke¹, S Pereyra¹

RESUMEN

La importancia de las enfermedades como una de las limitantes más importantes del cultivo de trigo en Uruguay ha crecido paralelamente al incremento del rendimiento del cultivo. La selección de cultivares resistentes a las enfermedades ha sido un objetivo relevante para el Programa de Mejoramiento Genético de Trigo (PMGT) de INIA desde 1929, cuando ocurrió la primera gran epidemia causada por *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. A medida que otras enfermedades causaron graves pérdidas económicas, se han sumado sucesivamente nuevos objetivos para el PMGT: resistencia a roya del tallo y roya de la hoja (RH *P. triticina*, RT, *P. graminis* f. sp. *tritici*), mancha de la hoja (MH, *Zymoseptoria tritici*) a partir de los 60, fusariosis de la espiga (FE, *Fusarium* spp., principalmente *F. graminearum*) a partir de 1977 y mancha amarilla (MA, *Drechslera tritici-repentis*) a partir de los 90's acompañando la adopción de la siembra directa. Con los objetivos de seleccionar por resistencia a cada una de estas enfermedades, caracterizar el comportamiento de cultivares e identificar las mejores fuentes de resistencia, los distintos genotipos se evalúan en viveros específicos para cada enfermedad, con protocolos de manejo que maximizan la expresión de las diferencias de comportamiento frente a las enfermedades. En el caso de la RH, los cambios en el comportamiento de cultivares inicialmente resistentes por la

frecuente aparición de nuevas razas de *P. triticina* virulentas imponen un desafío adicional que se está enfrentando con la introducción de resistencia parcial (RP) basada en genes de efecto menor y aditivo, considerada durable, principalmente obtenida de germoplasma del Centro de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT). Se ha implementado el uso de marcadores moleculares para los genes de RP caracterizados *Lr34* y *Lr68*, que permitirá incrementar la proporción de líneas con esta resistencia. Los estudios complementarios de la diversidad de patógenos se desarrollan anualmente para el caso de *P. triticina*. Gran parte del germoplasma de INIA es susceptible a las nuevas razas de RT presentes en el NE de África, por lo que se ha adoptado una estrategia similar a RH, sumando el uso de combinaciones de genes de plántula efectivos en Uruguay y en Kenia. En el período desde 1967 hasta a fines de los 90's se enfatizó la incorporación de resistencia a MH, lográndose un avance importante en esta característica que se ha mantenido hasta el presente. Si bien se han liberado cultivares con moderada resistencia a MA derivada de líneas de Brasil y CIMMYT, particularmente de trigos sintéticos, varios cultivares recientemente liberados son moderadamente susceptibles y es necesario incrementar los esfuerzos para esta enfermedad. La FE ha causado perjuicios económicos muy importantes, tanto por su efecto en la reducción de rendimiento y calidad como por la presencia de toxinas que afec-

¹ Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA) La Estanzuela, Ruta 50 km 11, Colonia, 70000, Uruguay,

² ex INIA

E-mail: sgerman@inia.org.uy

tan la comercialización del trigo. En base a fuentes de resistencia tipo II y tipo I y la baja producción de DON provenientes de Brasil, Japón y China progresivamente se han logrado cultivares con mejor comportamiento frente a FE a partir del 2000. El uso de nuevas y mejores fuentes de resistencia, caracterización fenotípica más precisa y progresiva incorporación de caracterización genotípica resultarán en una mayor eficiencia de selección por resistencia a enfermedades de trigo.

INTODUCCIÓN

La importancia de las enfermedades como una de las limitantes más importantes del cultivo de trigo en Uruguay ha crecido paralelamente al incremento del rendimiento del cultivo. La selección de cultivares resistentes a las enfermedades ha sido un objetivo relevante para el Programa de Mejoramiento Genético de Trigo (PMGT) de INIA desde 1929, cuando ocurrió la primera gran epidemia de roya estriada causada por *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. A medida que otras enfermedades causaron graves pérdidas económicas, se han sumado sucesivamente nuevos objetivos para el PMGT: resistencia a roya del tallo y roya de la hoja (RH *P. triticina*, RT, *P. graminis* f. sp. *tritici*) desde los inicios del programa, mancha de la hoja (MH, *Zymoseptoria tritici*) a partir de los 60, fusariosis de la espiga (FE, *Fusarium* spp.)

a partir de 1977 y mancha amarilla (MA, *Drechslera tritici-repentis*) a partir de los 90 acompañando la adopción de la siembra directa.

El comportamiento de los cultivares frente a las principales enfermedades, así como la ocurrencia de condiciones climáticas favorables para el desarrollo de las mismas, definen su importancia económica. Durante el período 2009-2013, aproximadamente la mitad del área de trigo estuvo ocupada por cultivares resistentes o moderadamente resistentes a las manchas foliares prevalentes y un 80% por cultivares resistentes a oídio (Cuadro 1), indicando una relativa buena situación para estas enfermedades. Aproximadamente 40% del área estuvo ocupada por cultivares con comportamiento intermedio e igual proporción por cultivares de comportamiento moderadamente susceptible a susceptible a FE, indicando un progreso sustancial desde la década de 1970. En el caso de RH y RT, la situación es deficiente ya que aproximadamente la mitad del área estuvo ocupada por cultivares con comportamiento deficiente.

En este trabajo se describirá la importancia económica de las enfermedades prevalentes en Uruguay, la información disponible sobre variabilidad de los patógenos, las fuentes de resistencia utilizadas, el desarrollo de germoplasma resistente y algunas estrategias para el mejoramiento por resistencia.

Cuadro 1. Porcentaje del área de trigo (%) sembrada con cultivares de distinto comportamiento frente a enfermedades relevantes, período 2009-2013.

Enfermedad	R-MR	I	MS-S
Mancha de la hoja	58	14	24
Mancha amarilla	45	23	29
Fusariosis de la espiga	18	40	38
Roya de la hoja	33	11	52
Roya del tallo	37	13	46
Oídio	80	12	5

R: resistente, MR: moderadamente resistente, I: intermedio, MS: moderadamente susceptible, S: susceptible

MANCHA DE LA HOJA

Importancia económica

La mancha o septoriosis de la hoja (MH) puede causar pérdidas importantes de rendimiento de grano si la infección llega a afectar la hoja bandera. Para el período 1967-2002, la reducción promedio de rendimiento de grano causada por MH fue del orden de 30%, con máximos de pérdidas nacionales de hasta 54% (Zamuz *et al.*, 1970, Díaz de Ackermann, 1996b, Díaz de Ackermann, 2011a). En ensayos específicos se han estimado pérdidas de rendimiento de grano de hasta 69% para el período 1997-1999 (Díaz de Ackermann, 2011a). En epifitias graves los granos de las variedades susceptibles tienen menor peso, se arrugan y no son adecuados para la molienda. La calidad molinera es afectada negativamente mientras que hay poca variación en la calidad panadera. Las pérdidas de peso de 1000 granos estimadas en 1993 llegaron a 27% lo que determinó valores de sedimentación y porcentajes de proteína mayores en el tratamiento con menor peso de 1000 granos.

Históricamente se ha considerado que la importancia económica de la MH creció en la década del 60 debido al reemplazo de cultivares adaptados por cultivares semienanos precoces de alto rendimiento susceptibles al patógeno y a los cambios en las prácticas agronómicas (Matus, 1993). Se ha demostrado que la resistencia a *Z. tritici* está asociada a la madurez tardía y a mayor altura de las plantas (Tavella, 1978, Danon *et al.*, 1982). Sin embargo, en las últimas décadas, gracias a un marcado esfuerzo en la mejora de germoplasma en regiones donde hay alta presión de MH, se han desarrollado cultivares modernos de baja estatura y buen comportamiento frente a *Z. tritici* (Díaz de Ackermann, 2011a).

Diversidad de la población de *Zymoseptoria tritici*

La especialización fisiológica ha sido discutida ampliamente para el patosistema trigo - *Z. tritici* (Goodwin, 2012). La población de *Z. tritici* se adapta rápidamente a la ge-

nética de los cultivares liberados (tanto a los que poseen resistencia basada en genes mayores como cuantitativa) y que ocupan gran proporción del área de siembra, y a los fungicidas de uso más generalizado (McDonald y Mundt, 2016).

En el Cono Sur de América se ha demostrado una fuerte interacción entre cultivar y aislamiento del patógeno (Díaz de Ackermann 1983, Perelló *et al.*, 1991, Gieco *et al.*, 2004). Para Uruguay es necesario actualizar la información sobre variabilidad de la población de este patógeno.

Resistencia genética a mancha de la hoja

Las condiciones naturales de infección en siembras tempranas en el sur de la región del cultivo de Uruguay son favorables para epidemias de MH y permiten una adecuada caracterización de la resistencia. Anualmente se siembra un vivero específico en estas condiciones, donde se evalúan fuentes de resistencia, materiales avanzados del PMGT y otros de interés. Si no se presentan condiciones tempranas de infección, el vivero se inocula con *Z. tritici* y se utiliza sistema de riego.

Algunas fuentes de resistencia que fueron utilizadas en el PMGT incluyen a Trap#1/Bow, de comportamiento altamente resistente a campo frente a *Z. tritici*, y otras con comportamiento intermedio como Milán, Attila y Corydon. Estos materiales de muy buen tipo agronómico, alto rendimiento y resistentes a MH, tienen en general una calidad inadecuada, característica que se ha mejorado en la descendencia de cruces específicas (Díaz de Ackermann 1996b).

Trabajos del Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT) han demostrado que la resistencia presente en especies con el genoma D como *T. tauschii* pueden ser una importante fuente de resistencia para la MH. Se han obtenido trigos sintéticos y derivados de sintéticos con esta resistencia que poseen un mayor potencial de rendimiento y proporcionan a los fitomejoradores nuevas fuentes de resistencia a manchas foliares como las causadas por *Z.*

Cuadro 2. Severidad de mancha de la hoja registrada en los viveros específicos de las principales fuentes de resistencia utilizadas en el Programa de Mejoramiento Genético de INIA en el período 2000-2014. 2011-2013.

Origen	Fuente de resistencia	Severidad (%)		
		2011	2012	2013
EEUU	OASIS (Stb 1)	5	5	15
CIMMYT	PGO//CHEN/ <i>Ae. tauschii</i> 224/3/WEAVER/4/TINAMOU	5	15	8
INIA-UY	LE2215//U1275-1-4-2/WGRC16/3/I.GORRION	4	5	15
INIA-UY	ESTANZUELA FEDERAL (Stb 7) (E. HORNERO/CNT 8)	5	20	15
INIA-UY	FUNDULEA/INIA TORCAZA (EFED/4/T800/3/KIMP/AGATHA/PAT24)	-	8	8
INIA-UY	FUNDULEA/LE 2315	-	15	12
INIA-UY	LE 2359 (INIA TIJERETA/3/CHEN/ <i>Ae. tauschii</i> 224//WEAVER)	2	12	10
GA-EEUU	84202-9-1-1-4	5	12	18
PMG	LE 2404 (MIT/KAVKAZ//KS82W418/STEPHENS/3/ITOR)	-	20	12
CIMMYT	CLEO/INIA66 (Stb 4)	2	35	3
BR	VERANOPOLIS (Stb 2)	15	8	2
BR	CEP 24	3	12	-
INIA-UY	PGO//CHEN/ <i>Ae. tauschii</i> 224/3/WEAVER/4/CALIDAD_21 I.GORRION/CAR853/COC//VEE"S"/4/MOR"S"/3/YD"S"/BB/CHA/5/CHEN/ <i>Ae. tauschii</i> 205//KAVZ	0,5	15	-
INIA-UY	ORL99192//PELON90/SUZHOE	2	-	-
INIA-UY	68,111/RGB-U//WARD RESL/3/STIL/4/ <i>Ae. tauschii</i> 783/5/PARUS	10	18	-
BW/SHR	LD8254//ND674*2/IAPAR29	5	10	-
Lacos25-94	LD8254//ND674*2/IAPAR29	2	12	-
INIA-UY	LE 2294 (I.BOYERO//CLEO/INIA66)/ORL99192	10	8	10
INIA-UY	LE2265(PGO//CHEN/ <i>Ae. tauschii</i> 224/3/WEAVER)/3/PF9099/OR1//GRANITO	2	10	5
INIA-UY	I.GORRION*2/AMADINA	5	10	3
Testigo comercial	BAGUETTE 11	5	50	30
Testigo susceptible	INIA TIJERETA (Testigo susceptible)	25	85	40
Testigo susceptible	INIA DON ALBERTO (Testigo susceptible)	50	95	40

EEUU: Estados Unidos de América, UY: Uruguay, GA: Georgia, BR: Brasil, Lacos: Vivero de líneas avanzadas del Cono Sur de América del Sur.

tritici y *Drechslera tritici-repentis* (CIMMYT, 1993). Durante los últimos 15 años, se han utilizado ampliamente como fuente de resistencia a materiales de CIMMYT y locales con resistencia proveniente tanto de trigos sintéticos como de germoplasma regional (Cuadro 2), contribuyendo a un incremento significativo en los niveles de resistencia de los cultivares liberados por el programa.

MANCHA AMARILLA

Importancia económica

En Uruguay la MA fue detectada en 1982 e identificada por Luzzardi *et al.* (1985). Díaz de Ackermann y Kohli (1998) reportaron la ocurrencia de importantes niveles de la enfermedad en el norte del país en los años 1990 y 1991. Desde 1990 hasta la fecha, con excepción del año 1992, ha sido la mancha predominante al norte del país y en los sistemas de producción que incluyen trigo sem-

brado sobre rastrojo de trigo. Las mermas de rendimiento de grano a nivel experimental durante 1998-2009 fueron en promedio de 32%, variando en un rango de 3 - 84% en tratamientos sin fungicidas en relación a tratamientos con fungicidas.

Diversidad de la población de *Pyrenophora tritici-repentis*

En el país se ha detectado la presencia de las razas 1, 2, 3, 6 y 8 (Díaz, 2009, Gamba *et al.*, 2012), previamente descritas en la literatura, entre las cuales la raza 1 parece ser la más abundante.

Resistencia genética a mancha amarilla

Desde 1998 se cuenta con un vivero sembrado en Cololó (Soriano) en un área experimental específica para los trabajos con MA cedida por el Sr. Raúl Martínez, que se ma-

Cuadro 3. Severidad de mancha amarilla en el vivero específico de las principales fuentes de resistencia utilizadas en el Programa de Mejoramiento Genético de INIA en el período 2000-2014. 2011-2013

Origen	Fuente de resistencia	Severidad (%)		
		2011	2012	2013
INIA-UY	LE 2405 (ORL 99192/3/HBC059E/X84W063-9-39-2//K5369-7)	-	15	30
INIA-UY	LE2270/3/ALTAR84/ <i>Ae. Tauschii</i> 221//WEAVER (LE2293)	10	8	60
INIA-UY	LE 2359 (INIA TIJERETA/3/CHEN/<i>Ae. tauschii</i> 224//WEAVER)	5	25	20
INIA-UY	F6-CL-05-10413 KS82W418/STEPHENS//ITIJ	5	12	-
INIA-UY	F600-3702 LE2346/ICAB/ITIJ	5	18	18
BR	BR 32	15	5	40
LACOS20-11	GEN*3/WHEATON//BAU"S"	18	-	-
INIA-UY	ORL99192//PELON90/SUZHOE	12	18	18
INIA-UY	I.BOYERO//CLEO/INIA66/3/N.BOZU	5	10	15
INIA-UY	HBF0290/X84W063-9-39-2//ARH/3/LE2302	-	8	-
Testigo comercial	BAGUETTE 11	20	-	40
Testigo susceptible	INIA CONDOR	45	85	70
Testigo susceptible	BUCK CHARRUA	25	30	40
	LE 2266 = CHEN/ <i>Ae. Tauschii</i> //WEAVER			
	LE 2302 = HBC059E/X84W063-9-39-2//KS369-7			

UY: Uruguay, GA: Georgia, BR: Brasil; Lacos: Vivero de líneas avanzadas del Cono Sur

neja en siembra directa sobre rastrojo infectado de trigo. En este vivero se caracterizan fuentes de resistencia, materiales avanzados del PMGT y otros de interés.

Las fuentes de resistencia a MA utilizadas en el PMGT de INIA han sido materiales de CIMMYT, brasileños y líneas desarrolladas por INIA a partir de fuentes originales (Cuadro 3).

Los primeros genotipos provenientes de CIMMYT y Brasil con mayor nivel de resistencia a *P. tritici-repentis* fueron: CEP7775/CEP8012 (B30094-0Z0-0A-1A-5A-OY), Milan (CM75113-B-5M-1Y-05M-7Y-1B-0Y), Vee#7/Bow»S» (CM76736-36Y-06M-013-6B-0Y), Shanghai#5/Bow»S» (CM91100-3Y-0M-0Y-1M-0Y), Suzhoe#10//Ald»S»/PVN (CM91135-9Y-0M-0Y-2M-0Y) (Gilchrist, 1992, Díaz de Ackermann, 1996b). A partir del año 2006, se reportaron otros materiales resistentes: MILAN/KAUZ//PRINIA/3/BABAX (CMSS97M02941T-040Y-020Y-030M-040Y-020M-7Y-010M-0Y-0SY), MILAN/KAUZ/3/URES/JUN//KAUZ/4/CROC_1/AE.SQUARROSA(224)//OPATA (CMSS97M02956T-040Y-040M-040SY-030M-040SY-13M-0Y-0SY), JUP/ZP//COC/3/PVN/4/CROC_1/AE.SQUARROSA(224)//OPATA

(CMSS97M00285S-040M-040SY-030M-040SY-29M-0Y-0SY) (Annone, 2010).

FUSARIOSIS DE LA ESPIGA

Importancia económica

La frecuencia de ocurrencia de epidemias de FE parece estar incrementando. Durante los últimos trece años la FE fue importante en cinco años y muy importante en tres años (Figura 1).

Las epidemias frecuentes de FE han permitido obtener muy buenos resultados a partir de la investigación sobre la enfermedad y su control. Las estimaciones de pérdidas de rendimiento de grano realizadas en parcelas de multiplicación de líneas promisorias del PMGT de INIA en La Estanzuela, oscilaron entre 0.5 y 31%, 0 y 18% y 12 y 25% en 1990, 1991 y 1993, respectivamente (Díaz de Ackermann, 1996a). Las pérdidas estimadas comparando espigas afectadas y sanas fueron de 10 a 88% en 1990, 31 a 80% en 1991, y de 76 a 85% en 1993. En ensayos de prueba de fungicidas de los años 2007 y 2009, las mermas de rendimiento del testigo sin aplicación (coeficiente de infección;

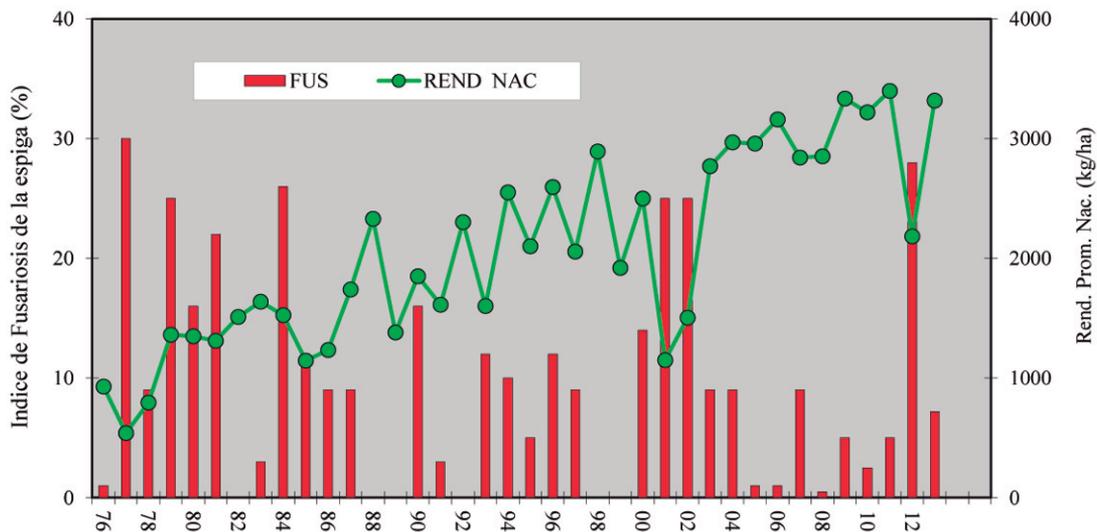


Figura 1. Rendimiento promedio nacional e índice promedio de fusariosis de la espiga de ensayos. 1976-2013.

severidad x incidencia 67) con respecto al mejor tratamiento de control para FE (coeficiente de infección 11) fueron de 14 y 25%, respectivamente (Díaz de Ackermann y Pereyra, 2011).

A pesar de que las mermas de rendimiento causadas por FE no son espectaculares, las especies de *Fusarium* que causan esta enfermedad producen toxinas, que pueden provocar serios daños a los seres humanos y animales. A nivel nacional el Decreto 533/01 del Ministerio de Salud Pública establece que el límite máximo permitido de deoxinivalenol (DON) en productos y subproductos del trigo para alimentación humana es de 1 ppm.

Diversidad de la población de *Fusarium* spp.

En Uruguay la especie predominante asociada a FE en trigo es *Fusarium graminearum* (Schwabe), si bien se han detectado además otras especies como *F. avenaceum* y *F. poae* (Boerger, 1928, Boasso, 1961, Pereyra y Dill-Macky, 2010, Umpierrez *et al.*, 2013).

Debido a que la composición de la población de este patógeno no es constante y a que en algunas regiones del mundo se han detectado cambios con la aparición o predominancia de cepas más toxicogénicas, en

nuestro país se ha relevado a la población de *Fusarium* spp. y del complejo de especies de *F. graminearum* (FGSC por su sigla en inglés) en particular, presente durante en las epidemias ocurridas en los años 2001, 2002, 2009 y 2012. En 2001 y 2002, *F. graminearum*-15ADON representaba el 98% de los aislamientos dentro del FGSC (Pereyra *et al.*, 2006) y en 2009, 84% (Umpierrez *et al.*, 2013). A partir de 2009 en las áreas nuevas de producción en el país (noreste y este) se detectó una mayor diversidad de especies filogenéticas, incluyendo *F. cortaderiae*, *F. asiaticum*, *F. brasilicum* del quimiotipo NIV (potenciales productores de toxina nivalenol) no reportados previamente en Uruguay (Umpierrez *et al.*, 2013).

Se registró variabilidad importante en quimiotipos, mayor agresividad en plantas inoculadas a floración en invernáculo de *F. graminearum* y menor sensibilidad al tebuconazol de las especies con quimiotipo NIV (Umpierrez *et al.*, 2013). No se ha reportado interacción genotipo de trigo x aislamiento, por lo que la variabilidad del patógeno no tiene relevancia en relación a la resistencia genética a FE. Sin embargo, al existir variabilidad de quimiotipos y agresividad entre aislamientos, para la inoculaciones realizadas para fenotipar la resistencia es importante seleccionar los aislamientos de la(s) especie(s) predominante(s) en relación a

especie filogenética/quimiotipo y al menos uno o dos con la mayor agresividad *in planta* conocida.

Resistencia genética

Se ha descrito un número variado de mecanismos de resistencia en el hospedero (Schroeder y Christensen, 1963, Mesterhazy, 1999) que difieren en su base fisiológica y en el patrón temporal y espacial de acción. Estos mecanismos de resistencia incluyen los siguientes tipos: I) resistencia a la infección inicial, II) resistencia a la diseminación de síntomas y del patógeno a lo largo de la espiga, III) limitación en la acumulación de toxina, IV) insensibilidad a los efectos de la toxina. Otros tipos de resistencia denominados pasivos por Mesterhazy (1999), han sido denominados en forma diferente y no consistente entre distintos autores. Son mecanismos interdependientes aunque probablemente heredados independientemente. El conocimiento de las bases celulares y moleculares de tales respuestas fisiológicas es aún muy limitado.

Los trabajos de mejoramiento por resistencia a FE fueron iniciados después de la primera gran epidemia registrada en el país (1977), que permitió caracterizar el comportamiento del germoplasma utilizado en el PMGT y eliminar el material más susceptible. El paso siguiente fue realizar una prospección de germoplasma resistente, recibiendo colecciones internacionales y regionales de fuentes de resistencia. El avance genético por resistencia a FE ha sido lento debido a que es una característica de herencia compleja y su expresión es altamente influenciada por el ambiente, además de las reducidas oportunidades para selección en etapas tempranas ya que la enfermedad no se presenta todos los años.

Los materiales en etapas avanzadas de selección y las fuentes de resistencia se caracterizan anualmente en viveros específicos inoculados con mezclas de aislamientos de *F. graminearum* (seleccionados según los criterios antes mencionados) y con sistemas de aspersión de agua para asegurar infección y desarrollo de la FE. Se determina incidencia y severidad de FE a partir

de grano lechoso, y en materiales seleccionados se evalúan porcentaje de granos con *Fusarium* luego de cosecha y contenido de DON. Adicionalmente, materiales de interés se evalúan en condiciones de invernáculo y fitotrones para caracterizar tipo II de resistencia mediante inoculación en espiguillas centrales y determinación de severidad a los 7, 14 y 21 días luego de la inoculación.

Tradicionalmente se han utilizado como fuentes de resistencias a cultivares de origen japonés (Nyu Bay, Nobeoka Bozu, etc., Verges, 1983), con problemas de tipo agronómico prácticamente insuperables, baja productividad y alta susceptibilidad a otras enfermedades, y de origen brasilero (Toropí, Encruzilhada, Pel 73007 y Pel 73081) (Sartori, 1982) (Cuadro 4). Desde 1986 comenzaron a probarse en nuestro país materiales de origen chino con buen nivel de resistencia. Dentro de este germoplasma, Sumai#3 ha sido resistente a todos los aislamientos probados y posee resistencia de todos los tipos. Algunas de las líneas de la cruz Chuan Mai # 18/Bagula también han tenido buen comportamiento frente a FE en nuestras condiciones. El Cuadro 4 muestra las fuentes de resistencia usadas en el país en el período 1981-2010 (Díaz de Ackermann, 2003).

Dentro de las actividades incluidas en el Módulo *Fusarium* del Proyecto Regional Trigo (PROCISUR-CIMMYT-INIA España-INIA Uruguay) que concluyó en el año 2009, se evaluaron las fuentes de resistencias reportadas a nivel internacional y algunos cultivares comerciales de cada país participante, en distintas localidades de Argentina, Brasil, Paraguay, México y Uruguay (Díaz, 2010). Las entradas que presentaron bajas lecturas de FE en todas las localidades y bajo contenido de DON y otros materiales seleccionados posteriormente se probaron durante 2012 y 2013 y en todos los casos confirmaron sus características de bajo índice de FE, bajo contenido de DON, resistencia tipo I moderada (MR) a intermedia (MRMS) y resistencia tipo II alta (R) a intermedia (MRMS) (Cuadro 5).

La frecuencia de líneas desarrolladas por el PMGT con buen comportamiento frente a FE ha incrementado, así como su utilización

Cuadro 4. Fuentes de resistencia a fusariosis de la espiga usadas en el Programa de Mejoramiento Genético de Trigo de La Estanzuela durante el período 1981-2010.

1981	1995	2002
Toropi	LAJ 1409 (Nad/TRM)	E.Pelón 90/Suzhoe (INIA LE)
Encruzilhada	Wuhan # 3/Star	ORL 99192 (ORL, Basil)
E. Young	Chuan Mai # 18/Bagula	Sagvari/NB//MM-Sumai#3 (HUNGRIA)
Toropi/N.Bozu	Sha # 8/Gen	2006
Nyu Bay	Nanjing 8249/Kauz	Ringo Sztar/Mini Mano (MM)/NB(146)
Pel 74142	1996	F600-19391
1982-84	Shangai # 7/Vee # 5	MC-7 4
Abura	Ald/Pvn/Ning 7840	CEP8 8743/3/Jun"S"/Vee 5/Buc"S"/4/PF 87408
Nyu Bay	Nanjing 8201/Kauz	CEP 24/EMBRAPA 27
1990	E.Pelón 90/Suzhoe	Guam92//Psn/Bow
LE2120	NG 8875/Cbrd	2007 y 2008
Shangai # 7	1997	K 1148a3
Shangai # 5	Shangai # 3/Cbrd	P.Sup/Ctbrd
PF 85513	LI 107/Ymi # 6	2009
PF 85516	1998	Bori/5/Crco/3/Rap/Bpt//Cam/4/Bpus"S"/JNN=Darieaux
1991	Lf07/Ymi # 6	P6-CC-02-11268
Nanjing 7840	E. Pelón 90/Suzhoe	Ringo Sztar/MM//NB//L.Tijereta
Wuhan # 3	1999 y 2000	CEP 24/PF 87 107//Pvn/Ani'S'
Ning 82149	Chuan Mai # 18/Bagula	2010
Shangai # 7	Ning 8331 (Ning 7840/Yangmai # 4)	ORL 99192
Suzhoe F2	E. Pelón 90/Suzhoe	BR 23/OR 1//PF 9094
Wuhan # 2	2001	OR 1/Grandin/Kitt/Amidon
Chuan Mai #18/Bagula	CM 82036/Remus (DH Austria)	PF 87410/3/IA 8425/IAPAR 30//BR 34
Ald/Pvn/Ning 7840	Milan/Catbird (DH UK)	Klat/Pel 74142//Lri/Nyubai/3/Klat/CEP 75203//LAJ 1409/PF 7815
	Alsen (North Dakota)	

Fuente: adaptado de Díaz de Ackermann 2003

Cuadro 5. Origen, índice de fusariosis de la espiga, contenido de DON y tipo I y II de resistencia de materiales resistentes, período 2012-2013.

Origen	Fuente de resistencia	Ind FE (12-13)	DON (ppm)	R tipo I	R tipo II
INIA-UY	I.Gorrión*2/Suzhoe 6/Opata	6-12			
INIA-UY	Remus/CM 82036 (E4-25)/E.Pelón 90/Suzhoe *	3	0.9	MR	MR
BR	BR 23/OR 1//PF 9094	8	2.1		
JINN-UK	MC-74 (Milan/Catbird)	0-1		MR	MRMS
INIA-UY	Genaro*3/Parula//Catbird 1073	1			
BOKU-A T	Remus/CM 82036 (E1-31)	0	0.8	MR	MRMS
BOKU-A T	Remus/CM 82036 (E1-97)	0		MR	R
ORS-em-BR	ORL 99192 (PF 9099/OR1//Granito)	0.5	1.5	MRMS	MRMS
INIA-UY	Alsen/3/BR 23//CEP 19/PF 85490	0.5		MR	MRMS
INIA-UY	ORL 99192*2/Parula	Tr-2	1.0	MR	MRMS
INIA-UY	Alsen//Genaro*3/Parula	2		MR	MRMS
C Res-HU	Sagvari/MM//Nobeoka Bozu	0.5		MRMS	R
INIA-UY	Sagvari/MM//Nobeoka Bozu//E1-31 *	0.5	<0.5	MR	RMR
INIA-UY	ORL 99192//E.Pelón 90/Suzhoe	0.5	<0.5	MR	MR
CIMMYT	Chibia//PrI II/CM 65531/3/Kauz/Bav92/4//Heilo/5/Fret 2/Kukuna/...	0.5			
CIMMYT	Fmcln*2//Heilo	1			
INIA-UY	LE 2375 (LE 2302/ORL 99192)	2-20	2.7	MSMR	MR
INIA-UY	LE 2387 (ORL 99192/Bag 10)	1-6	1.8	MRMS	MR
Test. Comercial	BAGUETTE 11	24	5.1	MS	MS
Test. Susc. (CI)	LE 2331 (INIA Don Alberto)	30-48	10.7	S	S
Test. Susc. (CL)	LE 2346 (Génesis 2346)	32-63	6.8	MS	MS

OR1: PF 869107/Bagula ---- PF 869107= Londrina*3/Nyu Bay/Bagula

CM 82036 = Sumai 3/Thornbird

Catbird = Chuan Mai 18/Bagula

Alsen = ND 674//ND 2710/ND 688---ND 2710 = Sumai 3//Wheaton/Grandin

Cuadro 6. Cultivares de buen comportamiento frente a fusariosis de la espiga liberados por el PMGT, año de liberación, comportamiento frente a la enfermedad y fuente(s) de resistencia utilizada(s) en la cruz (en negrita).

Cultivar	Liberado	Susc. FE*	Cruza y Fuente(s) de resistencia
INIA Caburé	1998	I	E.FED/Buck6//MR74507
INIA Gorrión	2000	I	E.FED/ECOL
INIA Churrinche	2000	I	E.FED/LE2154
INIA Torcaza	2002	I	E.FED/4/T800/3/KIMP/AGATHA//KIMP/PAT24
INIA Tero	2005	BI	L1107/C-CH-91-1642
INIA Carpintero	2007	I	ECAR/CATBIRD'S'
INIA Madrugador	2007	I	E.FED//CHUANMAI/BAU
Génesis 2358	2011	BI	PI/FUNO*2/5/VLD/4//CO723595/3/TAM200*2//TAM107/TA2460/6/ LE2220
Génesis 2366	2012	IB-I	U1294-9-2-2-1/U1275-1-4-2//ITIJ
Génesis 2375	2012	BI	LE2302/3/PF9099/OR1//GRANITO
Génesis 6-87	2013	BI	PF9099/OR1//GRANITO/3/BAG10

*: Susceptibilidad a fusariosis de la espiga. B: bajo, I: intermedio.

en cruzamientos como fuentes de resistencia. Como resultado de este trabajo se han liberado cultivares con niveles crecientes de resistencia a FE, hasta alcanzar niveles muy satisfactorios en los más recientes (Cuadro 6).

Recientemente el PMGT ha seleccionado líneas adaptadas derivadas de cruza entre fuentes de resistencia, con buenos niveles de resistencia frente a FE. Se están

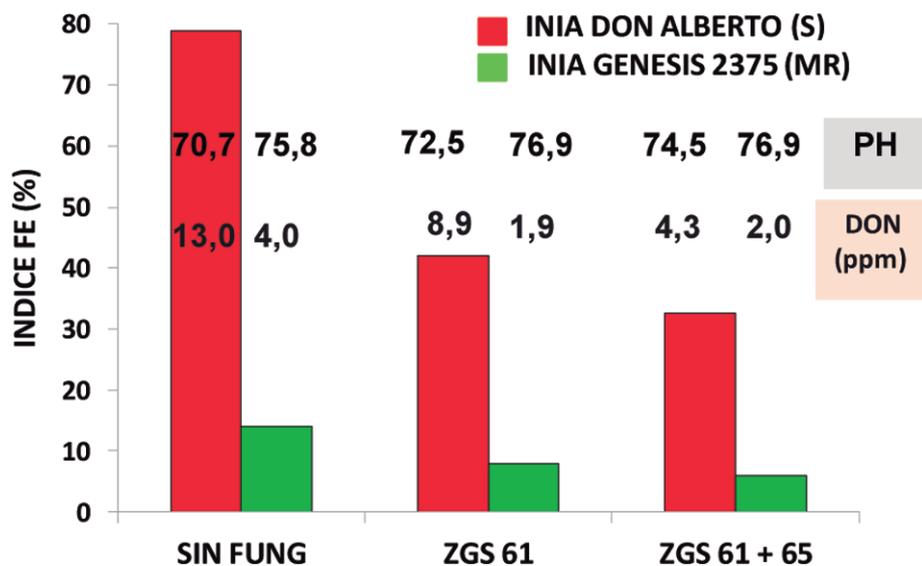


Figura 2. Índice de fusariosis de la espiga (FE), contenido de DON y peso hectolitrico (PH) de cultivares caracterizados como susceptible (INIA Don Alberto) y moderadamente resistente (Génesis 2375) con diferentes momentos de aplicación del fungicida Caramba® (sin fungicida, a inicio de floración ZGS61 y doble aplicación ZGS61 y fin de floración ZGS65). La Estanzuela, 2014. Fuente: Pereyra y Gonzalez (2014).

introduciendo técnicas moleculares, para validar marcadores para los genes de resistencia ya caracterizados, así como para identificar posibles nuevos marcadores presentes en el germoplasma del PMGT. La selección asistida por marcadores permitirá acelerar el progreso genético para resistencia a FE.

Para el control de FE es particularmente importante el manejo integrado, en especial la combinación resistencia del cultivar y aplicación del fungicida. El control de la FE con fungicidas en cultivares susceptibles y bajo condiciones altamente predisponentes a la enfermedad en la mayoría de los casos no asegura una eficiencia aceptable o bajos contenidos de DON en el grano cosechado. Sin embargo, es posible controlar a la FE y mantener el contenido de DON en niveles aceptables mediante la combinación de resistencia genética del cultivar, aplicación de los triazoles recomendados en inicio de floración con picos TwinJet60°, con la asistencia de sistemas de predicción de contenido de DON como DONcast (Figura 2).

ROYAS

Situación de las enfermedades

La RH es una de las enfermedades más relevantes y económicamente importantes

en Uruguay, presentándose todos los años a nivel epidémico (Germán *et al.*, 2011). La RT fue una de las enfermedades más destructivas en el pasado y constituye una amenaza para el cultivo por el uso de cultivares susceptibles en un porcentaje importante del área y por la posible migración desde África de razas virulentas sobre muchos cultivares hoy resistentes. La roya estriada (*P. striiformis* f. sp. *tritici*) es una enfermedad poco frecuente, aunque en 1929 y 1930 causó epidemias muy importantes en la región.

Variabilidad de los patógenos

La población de *P. triticina* está compuesta por razas cuya frecuencia es altamente variable entre años (Figura 3), respondiendo fundamentalmente al área de siembra de los cultivares susceptibles. Se han identificado más de 100 razas con distinta combinación de avirulencia/virulencia sobre *Lr1, 2a, 2c, 3a, 3ka, 9, 10, 11, 16, 17, 18, 20, 24, 26, 30* desde 1991. Es frecuente la aparición de nuevas razas del patógeno que causan cambios de comportamiento de cultivares inicialmente resistentes, determinando corta duración de su resistencia

Los cambios más marcados en la frecuencia de virulencia de la población de *P. triticina*

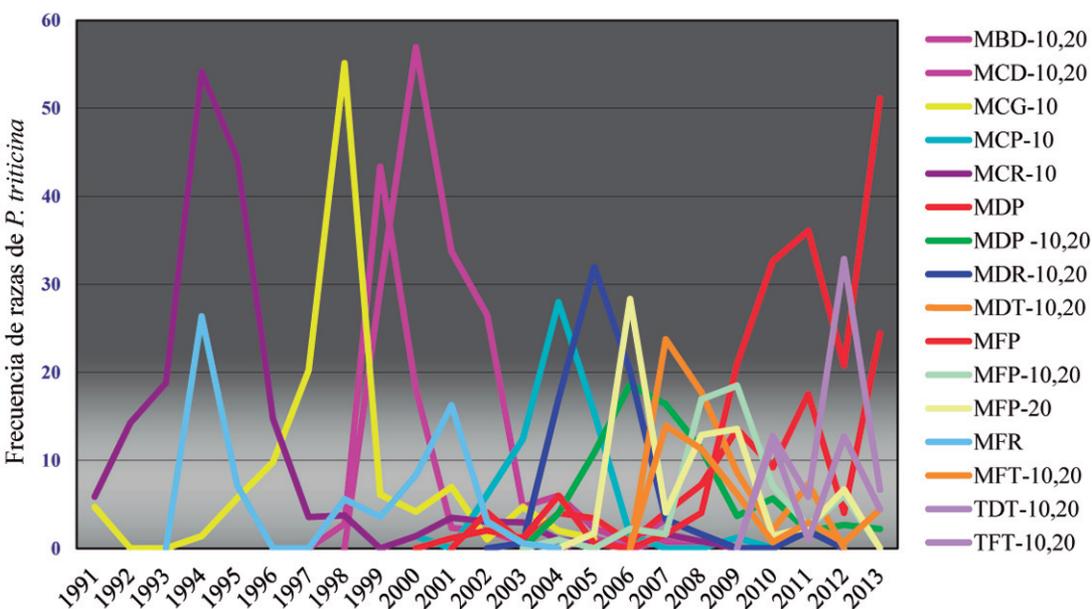


Figura 3. Frecuencia de algunas razas de *Puccinia triticina*. Período 1991-2013.

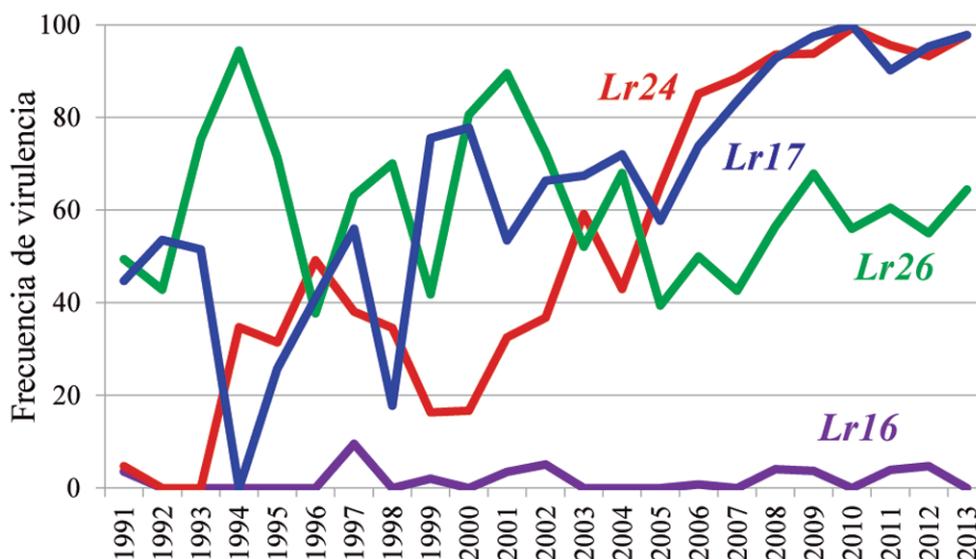


Figura 4. Frecuencia de virulencia sobre los genes Lr16, Lr17, Lr24 y Lr26 durante 1991-2013.

corresponden a Lr26, cuya presencia a nivel de producción y la frecuencia de virulencia disminuyeron de niveles altos a intermedios (Figura 4), y Lr24 cuya presencia a nivel de producción y la frecuencia de virulencia incrementó. Estas tendencias están probablemente asociadas a la selección de razas virulentas por genes presentes en cultivares comerciales.

La frecuencia de virulencia sobre Lr17 evolucionó en forma similar a Lr24. El comportamiento de la población del patógeno en relación a Lr16 fue diferente ya que aunque existen muchos cultivares comerciales con este gen de resistencia, la frecuencia de virulencia se ha mantenido baja, indicando una selección poco efectiva por parte del hospedero. Se han detectado algunas razas virulentas sobre Lr16 y existen numerosos casos de razas que causan una reacción intermedia sobre el mismo que son probablemente heterocigotas para avirulencia sobre este gen.

Se dispone de poca información sobre la población de *P. graminis* f. sp. *tritici*. Once razas fueron identificadas en muestras recolectadas durante 1996-2012 (Cuadro 7). Las dos razas identificadas en muestras de 2013 (RHKTF y RRKTF) son virulentas sobre Sr38, presente en algunos cultivares de origen europeo. No se han encontrado razas virulentas sobre Sr31 y/o Sr24, comunes en el germoplasma de Uruguay y la región (Ger-

Cuadro 7. Razas de *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* identificadas en Uruguay en muestras de 1996-2013.

Raza Pgt	No aislamientos		
	1996-2011*	2012*	2013**
QHPTC	1	1	
QPLKC	1		
QTMKC	1		
QTTTF	1	2	
RHKTF			22
RHPTC	1	4	
RHTTC	3		
RRKTF			2
SPLKC	1	2	
SPMKC	1		
STMKC		1	

* Set diferencial de EUA, Pablo Olivera y Yue Jin, com. pers.

** Set diferencial de Canadá

mán *et al.*, 2007, 2009) y que continúan condicionando resistencia efectiva frente a RT (Germán *et al.*, 2011). La posible migración de razas virulentas sobre Sr31 y/o Sr24 presentes en algunos países de África y Asia constituye una amenaza para la región (Germán y Verges, 2007, Singh *et al.*, 2011a).

Resistencia de los cultivares

Se realizaron estudios de la base genética de la resistencia y/o postulación de genes de plántula en base a pruebas con razas con distintas combinaciones de avirulencia/virulencia de la mayoría de los cultivares liberados durante 1974-2006 (Germán y Kolmer, 2012, 2014) (Cuadro 8). En su mayoría estos poseen combinaciones de genes de resistencia de plántula (*Lr1*, *Lr3a*, *Lr3bg*, *Lr10*, *Lr14a*, *Lr16*, *Lr17a*, *Lr23*, *Lr24*, *Lr26*), resistencia de planta adulta (RPA) conferida por genes mayores (*Lr13*) o que confieren resistencia parcial (RP, *Lr34*) a RH, considerada durable (Singh *et al.*, 2011b). Algunos cultivares poseen resistencia de plántula y/o RPA no identificada. Los cultivares que poseen *Lr24*, *Lr26* y *Lr34* poseen los genes de resistencia a RT *Sr24*, *Sr31* (expresados en plántula) y *Sr57* (RP), respectivamente.

La caracterización fenotípica de la resistencia a royas se realiza principalmente en experimentos de la red de Evaluación Nacional de Cultivares y en colecciones específicas para cada enfermedad. El manejo de

las colecciones se realiza para favorecer el desarrollo de las enfermedades, involucrando época de siembra, bordes susceptibles e inoculación artificial en si es necesaria. La RH se presenta en niveles importantes todos los años por lo que normalmente no es necesario realizar inoculaciones artificiales. Por el contrario, la RT no se ha presentado en forma epidémica por muchos años por lo que la colección se inocula artificialmente utilizando una mezcla de razas del patógeno. Los materiales de interés también se envían a Kenia para ser caracterizados por su resistencia a las razas de *P. graminis* f. sp. *tritici* del linaje Ug99. Para complementar la caracterización de la resistencia de líneas más avanzadas y cultivares comerciales, estos se prueban al estado de plántula con un grupo de más de 20 razas de *P. triticina*, compuesto por las razas que se han presentado con alta frecuencia y algunas seleccionadas por su avirulencia/virulencia particular (Cuadro 3).

A nivel genómico se caracteriza rutinariamente la presencia de los genes de RP *Lr34*,

Cuadro 8. Base genética de resistencia a roya de la hoja y roya del tallo de cultivares INIA liberados durante 1974-2014.

Cultivar	Liberado	Roya de la hoja		Roya del tallo		M. M.		
		Plántula	RPA	Plántula	RPA	<i>Lr34</i> ^b	<i>Lr68</i> ^c	<i>Sr2</i> ^d
Estanzuela Tarairiras	1974	<i>Lr3bg</i> ^a	<i>Lr13</i> , <i>Lr34</i> ^a		<i>Sr57</i>	+	s/i	
Estanzuela Cardenal	1985	<i>Lr26</i> ^e			<i>Sr31</i>	+	-	+
Estanzuela Calandria	1986	<i>Lr3bg</i> , <i>Lr16</i> , <i>Lr24</i> ^a	un RPA ^a		<i>Sr24</i>	-	-	
Estanzuela Federal	1987	<i>Lr10</i> + ^a	un RPA ^a			-	-	
Estanzuela Benteveo	1989	<i>Lr3a</i> , <i>Lr26</i> ^a	<i>Lr13</i> , un RPA ^a		<i>Sr31</i>			
Estanzuela Pelón 90	1990	<i>Lr1</i> , <i>Lr17a</i> , <i>Lr26</i> ^a	<i>Lr34</i> ^a		<i>Sr31</i> <i>Sr57</i>	+	s/i	
Estanzuela Halcón	1991	<i>Lr10</i> , <i>Lr14a</i> , <i>Lr16</i> ^a				-	s/i	
INIA Mirlo	1995	<i>Lr17a</i> , <i>Lr26</i>	<i>Lr34</i>		<i>Sr31</i> <i>Sr57</i>	+	-	+
LE 2210-INIA Tijereta	1997	<i>Lr16</i> , <i>Lr24</i> + ^a	<i>Lr34</i> ^a		<i>Sr24</i> <i>Sr57</i>	+	-	-
LE 2193-INIA Caburé	1998	<i>Lr24</i>			<i>Sr24</i>	-	-	s/i
LE 2172-INIA Boyero	1998	<i>Lr26</i> ^a	<i>Lr13</i> , <i>Lr34</i> + ^a		<i>Sr31</i> <i>Sr57</i>	+	-	-
LE 2245-INIA Gorrión	2000	<i>Lr3a</i> , +	RPA			-	-	-
LE 2249-INIA Churrinche	2000	<i>Lr10</i> , <i>Lr24</i> ^a			<i>Sr24</i>	-	-	-
LE 2271-INIA Torcaza	2002	<i>Lr10</i> , <i>Lr24</i> + ^a			<i>Sr24</i>	-	-	+
LE 2303-INIA Tero	2005	<i>Lr17a</i> , <i>Lr24</i> ^a	?		<i>Sr24</i>	+	-	-
LE 2310-INIA Carancho	2005	<i>Lr3a</i> , <i>Lr24</i> , +			<i>Sr24</i>	-	-	s/i
LE 2313-INIA Garza	2006	<i>Lr16</i> , <i>Lr24</i> ^a	<i>Lr34</i> ^a		<i>Sr24</i> <i>Sr57</i>	+	-	-

^a Germán y Kolmer (2012, 2014), ^b *csLV34 + LR34PLUS* (Lagudah *et al.* 2006, 2009), ^c *cs7BLNLR* (Herrera-Foessel *et al.* 2012), ^d *csSr2* (Mago *et al.* 2010), ^e Singh y Rajaram (1991).

Cuadro 9. Comportamiento frente a royas de cultivares INIA liberados a partir de 2007. Fenotipo + genotipo.

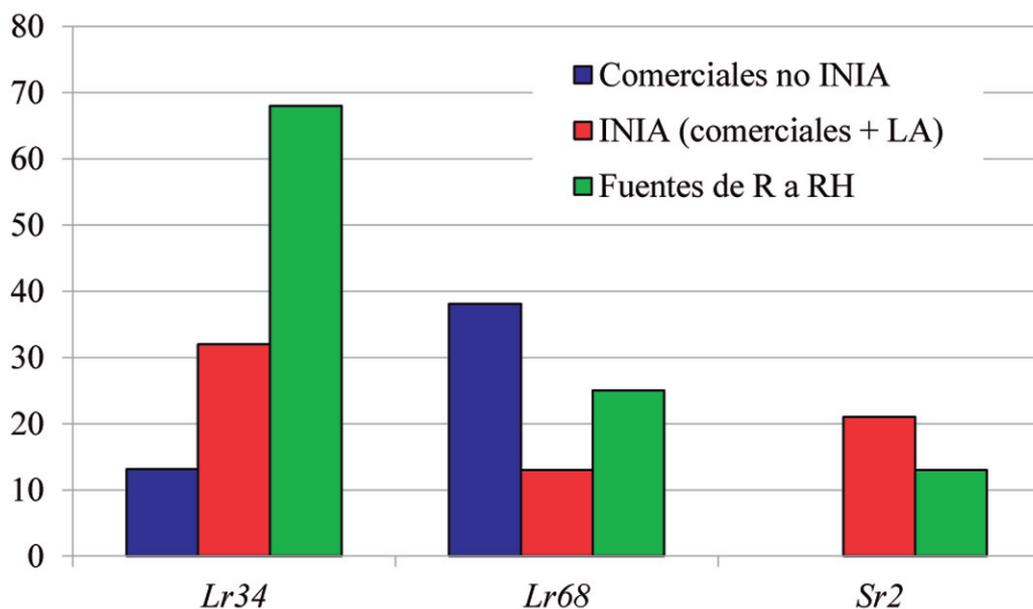
Cultivar	Liberado	Roya de la hoja					Roya del tallo			
		Campo	Lr34 ^a	Lr68 ^b	Plántula	RPA	Campo	Kenia	Sr2 ^c	Sr
LE 2331-INIA Don Alberto	2007	MR	-	-	S (mayoría)	++	I	MS	-	
LE 2332-INIA Madrugador	2007	I	-	-	R (Lr16,23)		I	MS	-	
LE 2333-INIA Carpintero	2007	MS	-	+	S MFP (2010)	Lr68?	MR	MS	+	Sr2
LE 2354-Génesis 2354	2009	MR	-	sf	R		I	MS	sf	
LE 2346-Génesis 2346	2010	R	-	-	S algunas predom. (Lr24 +)	+	R	MS	-	Sr24
LE 2358-Génesis 2358	2011	I	-	-	S pocas no predom.		I	MS	-	
LE 2359-Génesis 2359	2011	I	+	-	S BBD-10,20 (2011), synt.	Lr34	MR	MS	+	Sr2,57
LE 2366-Génesis 2366	2012	R	-	-	R		R	MR	-	
LE 2375-Génesis 2375	2012	MR	+	-	S KDG-10,20	Lr34	I	S	-	Sr57
LE 2377-Génesis 2377	2013	R	-	-	R		I	MS	-	
LE 2381-Génesis 6-81	2013	BI	-	-	R		I	MS	-	
LE 2387-Génesis 6-87	2014	R	-	-	S algunas predom.	(+?)	MS	MS	-	

^a csLV34 + LR34PLUS (Lagudah et al., 2006, 2009), ^b cs7BLNLRR (Herrera-Foessel et al., 2012), ^c csSr2 (Mago et al., 2010).

Lr68 y Sr2 a través del uso de los marcadores moleculares csLV34 + LR34PLUS (Lagudah et al. 2006, 2009), ^c cs7BLNLRR (Herrera-Foessel et al. 2012), ^d csSr2 (Mago et al. 2010) (Cuadros 8 y 9). Se confirmó la presencia los marcadores csLV34 + LR34PLUS en los casos en que se identificó la presencia de Lr34 en base a estudios de alelismo. El marcador asociado a Lr68 fue encontrado solamente en INIA Carpinte-

ro. La presencia del marcador molecular csSr2 fue detectada en cinco de 19 cultivares.

La presencia de los marcadores para Lr34, Lr68 y Sr2 en 61 cultivares comerciales de otros criaderos, 107 materiales INIA (cultivares y líneas) y 40 materiales con RPA a roya de la hoja indicó que Lr34 estuvo presente en una proporción baja, intermedia y



Lr34: csLV34 + LR34PLUS (Lagudah et al., 2006, 2009), Lr68: cs7BLNLRR (Herrera-Foessel et al., 2012), Sr2: csSr2 (Mago et al., 2010)

Figura 5. Frecuencia de marcadores moleculares para Lr34, Lr68 y Sr2 en cultivares comerciales de INIA y otros criaderos, líneas avanzadas (LA) INIA y una colección con resistencia de planta adulta a RH.

alta en cultivares comerciales de otros criaderos, materiales INIA y materiales con RPA a RH, respectivamente (Figura 5). *Lr68* estuvo presente en una proporción intermedia en cultivares de otros criaderos y materiales con RPA a RH, y baja en materiales INIA. *Sr2* estuvo presente en baja proporción de cultivares INIA y materiales con RPA a RH.

La expresión de los genes de RP a RH *Lr34*, *Lr46* y *Lr68* en nuestras condiciones difiere de la reportada en otros ambientes (Lillemo *et al.* 2011). En Uruguay, *Lr68* tuvo mayor efecto en reducir la infección de RH que *Lr34* mientras que en Norteamérica *Lr34* es el gen de mayor efecto. *Lr46* ha mostrado un efecto reducido sobre la enfermedad en Uruguay. Por lo tanto, es relevante incrementar la frecuencia de *Lr34* y particularmente de *Lr68* en el germoplasma del PMGT.

MEJORAMIENTO POR RESISTENCIA A MÚLTIPLES ENFERMEDADES

El objetivo de mejoramiento por resistencia implica obtener niveles de resistencia adecuados para minimizar las pérdidas causadas por enfermedades e incrementar la duración de resistencia, relevante para las enfermedades causadas por patógenos muy variables como es el caso de *P. triticina*. El mejoramiento por resistencia se ha realizado de acuerdo a un esquema general que incluye el desarrollo de fuentes de resistencia cuando las fuentes originales no son adaptadas. Para tal fin se considera la selección por resistencia efectiva a las razas conocidas de los patógenos altamente variables cuando la información está disponible. El uso de nuevas y mejores fuentes de resistencia, caracterización fenotípica más precisa y progresiva incorporación de caracterización genotípica resultarán en una mayor eficiencia de selección por resistencia a enfermedades de trigo.

Las estrategias utilizadas para mejorar la resistencia genética depende de la enfermedad, la resistencia ya disponible en el PMGT, la base genética de resistencia y la variabilidad del patógeno. Para FE se usan fuentes diversas con el objetivo de acumular genes

e incrementar el nivel de resistencia, para MH se intenta conservar la resistencia lograda y diversificar la base de resistencia, para MA se debe incrementar el porcentaje de germoplasma resistente, para RH se debe incrementar la duración de la resistencia a través del uso de RP, para RT se están utilizando fuentes de RPA y combinaciones de genes mayores de resistencia efectivos, y para enfermedades de menor ocurrencia como oídio y RE se eliminan los materiales de mayor susceptibilidad y se espera capitalizar la resistencia a estas enfermedades asociadas a genes de RP a RH y RT (Singh *et al.*, 2011b).

Desarrollo de líneas parentales con resistencia a múltiples enfermedades

Las primeras fuentes de resistencia a royas utilizadas en el PMGT fueron seleccionadas de las colecciones internacionales distribuidas por el USDA en la década del 50 y por CIMMYT en la década del 60 (Cuadro 10). A partir del año 2001 se organizó el Vivero Regional de Royas en Uruguay y se distribuyó a los países de la región en el marco de proyectos regionales, uno de cuyos objetivos fue distribuir materiales con RPA a RH de forma que estuvieran disponibles para los programas de mejoramiento de la región. En base a la información de varios años y localidades del Cono Sur se seleccionaron algunos materiales como Suz6/Opata y Toropí (con comportamiento intermedio frente a FE), Parula (con RPA a RT), Chapío, CEP8749/EMBRAPA 27 y otros. Estos materiales se utilizaron directamente en el PMGT de INIA y fueron también utilizados como base para transferir RPA a RH a germoplasma adaptado con buena calidad industrial, relativo buen comportamiento a FE y a manchas foliares.

A partir de la difusión de la información de la presencia de la raza Ug99 en el NE de Africa y posteriormente sus variantes (Singh *et al.*, 2011), se comenzó a realizar mejoramiento anticipatorio por resistencia a RT, de forma de incorporar resistencia efectiva en caso de que estas razas migraran a nuestra región. En 2006 se realizaron cruza para desarrollar materiales con combinaciones de

Cuadro 10. Fuentes de resistencia a royas y fusariosis de la espiga utilizada durante distintos períodos.

Origen	RH ^a	RT ^b	FE ^c	1950	1960+	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013
				X	X													
ISWRN, IWWRN, USDA				X	X													
Viveros CIMMYT antiguos					X													
Colecciones Regionales R Royas						X	X	X	X	X	X	X	X					
SUZ6/OPATA (RP RH)	RP	R	I				X	X	X	X	X	X	X	X				
PARULA (RP RH)	RP	RP	S				X	X	X	X	X	X	X	X				
CHAPIO (RP RH)	RP		S				X	X	X	X	X	X	X	X				
TOROPI (RP RH, I)	RP		I				X	X	X	X	X	X	X	X				
CEP8749/EMBRAPA 27	RP							X	X	X	X							
Combinaciones Sr22,25,26,36			S								X	X	X	X				
ISRRSN (CIMMYT)												X	X	X	X	X	X	X
KINGBIRD		RP	S										X	X	X	X	X	
Otros CIMMYT	RP	RP	S										X	X	X	X	X	X
INIA Desarrollo germplasma R	RP		MR-I										X	X	X	X	X	X
	RP	R											X	X	X	X	X	X
Combinaciones Sr32,36,39+																		
																		X

^a: roya de la hoja, RP: resistencia parcial; ^b: roya del tallo, R: resistencia raza-específica; ^c: fusariosis de la espiga, I comportamiento intermedio, S susceptible, MR-I moderadamente resistente a intermedio.

genes de resistencia mayores reportados como efectivos frente al nuevo linaje de *P. graminis* f. sp. *tritici* en ese momento (Sr22, Sr25, Sr26, Sr36) y un año después se comenzaron a utilizar materiales seleccionados de la International Stem Rust Resistance Screening Nursery (ISRRSN) distribuida anualmente por CIMMYT a partir de 2005. Esta pasó a ser la fuente más importante de

resistencia a royas utilizadas en el programa. Muchos materiales seleccionados de este vivero combinan RPA a RT y RH, como se ejemplifica en el Cuadro 11.

Las líneas resultantes del trabajo de selección por resistencia poseen buen comportamiento frente a tres o más enfermedades prevalentes (Cuadro 12).

Cuadro 11. Resistencia a roya del tallo en Kenia, reacción de roya del tallo y roya de la hoja a campo en Uruguay y en plántula frente a tres razas de *Puccinia triticina* de algunas fuentes de RPA a roya del tallo seleccionadas del ISRRSN. 2010, 2011.

Material	RTK	RT	RH		
			Campo	MFP	TFT-10,20
Testigo susceptible		90 M	90 S	3+	3+
PVN//CAR422/ANA/5/BOW/CROW//BUC/PVN/3/YR/4/TRAP#1	RPA	10 R	30 MR	3+	2
PFAU/WEABER*2//CHAPIO	RPA R-MR	5 MR	2 M	0;	3+
PBW343*2/KUKUNA//PBW343/KUKUNA	RPA MR	0	2 R	3+	2+
KAUZ//ALTAR84/AOS/3/PASTOR/4/MILAN//CUPE//SW89.3064/5/KIRITATI	RPA R-MR	0	5 R	3+	4
SAAR*2//PBW343*2/KUKUNA	RPA MR	20 R MR	10 MR	3+	2+3+

RTK: resistencia a roya del tallo en Kenia, CIMMYT/KARI, RT: roya del tallo, RH: roya de la hoja, MFP y TFT-10,20: razas de roya de la hoja.

Cuadro 12. Comportamiento frente a enfermedades de algunas fuentes de resistencia desarrolladas. 2013.

Líneas y testigos	RH			FE			RTK	MH	MA	
	Ciclo	Campo	MFP	MDR-10,20	Esp.	E.V.				
I.Tijereta/8/WL6736/5/2*BR12*3/4/IAS55*4/CI14										
123/3/IAS55*4/EG,AUS//IAS55*4/ALD/6/OASIS/5*BORL95/7/BORL95	Largo	2 RPA	2+3		04/11	L	2/1	25	S	40 D-S
I Torcaza*2/3/BR23//CEP19/PF85490	Int.	0 R		0	25/10	LP	3/1	1 MS	15	D-S 35 D
I Torcaza*2//CEP 8749/BR 35	Int.	2 RPA		23	28/10	LLP	1/1		55	S-D 25 D-S
I Torcaza*2/4/NANJING/3/BUC'S//H697/DKBL	Corto	5 RPA		23	17/10	P	1/2	5 MS	45	S 40 D
INIA Tijereta	Largo	70 MS	3							
INIA Torcaza	Largo	10 MS		3+						
Testigo MR (FE Alsen, MA Nogal)					28/10	LP	2/2			40 D
Testigo S (FE y MH INIA Don Alberto, RTK)					25/10	LP	5/6	70 MSS	45	S 70 D
Génesis 2375, MA INIA Condor)										

RH: roya de la hoja, campo escala de Cobb modificada (Peterson *et al.*, 1948), RPA: resistencia de planta adulta, R: resistencia de plántula; plántula (razas MFP y MDR-10,20): tipo de infección (Stakman *et al.*, 1962). FE: fusariosis de la espiga, Esp.: espigazón, EV: estado vegetativo (L: lechoso, P: pastoso), porcentaje de espiguillas afectadas

RTK: roya del tallo en Kenia, escala de Cobb modificada (Peterson *et al.*, 1948) y reacción (MS: moderadamente susceptible, S: susceptible) (S. Bavani, com. pers.)

MH; mancha de la hoja, porcentaje de infección, S: MH, D: MA

MA: mancha amarilla, porcentaje de infección, S: MH, D: MA

Desarrollo de cultivares resistentes

Los cultivares liberados a partir del año 2007 poseen comportamiento intermedio a resistente a las enfermedades predominantes, resaltando Génesis 2375 y Génesis 6-87 (Cuadro 13).

El avance genético para resistencia a enfermedades estimado en base al comportamiento de cultivares liberados en los últimos 20 años fue importante para MH, RH y FE (Quincke *et al.*, 2017, en esta publicación). En el caso de MA no se logró un avance significativo, aunque algunos cultivares liberados en los últimos años posee compor-

Cuadro 13. Comportamiento frente a enfermedades de cultivares liberados a partir de 2007.

Cultivar	Ciclo	Liberado	MH	MA	FE	RH	Oídio	RT	RTK
LE 2331-INIA Don Alberto	Int.	2007	MSS	MS	S	MR	MR	I	S
LE 2332-INIA Madrugador	Int.	2007	MS	S	I	I	S	I	S
LE 2333-INIA Carpintero	Int.	2007	I	I	I	MS	I	MR	S
LE 2354-Génesis 2354	Largo	2009	R	I	MS	MR	I	I	MS
LE 2346-Génesis 2346	Largo	2010	MR	MS	MS	R	MR	R	MS
LE 2359-Génesis 2359	Largo	2011	R	MR	MS	I	R	MR	MS
LE 2366-Génesis 2366	Largo	2012	MS	MS	MR	R	MR	R	MR
LE 2375-Génesis 2375	Int.	2012	MR	R	MR	MR	MR	I	S
LE 2377-Génesis 2377	Largo	2013	MR	MS	I	R	I	I	MS
LE 2381-Génesis 6.81	Int.	2013	R	MR	I	MR	S	I	MS
LE 2387-Génesis 6.87	Int.	2014	MR	MR	MR	MR	R	MS	S

MH: mancha de la hoja, MA: mancha amarilla, FE: fusariosis de la espiga, RH: roya de la hoja, RT: roya del tallo, RTK: roya del tallo en Kenia.

R: resistente, MR: moderadamente resistente, I: intermedio, MS: moderadamente susceptible, S: susceptible.

tamiento R o MR frente a la enfermedad. La resistencia frente a RT ha decrecido hasta niveles mayoritariamente intermedios en los cultivares recientes.

Para atender la situación de RT se presentó a la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII) el proyecto «Roya del tallo: estrategias de manejo para prevenir su resurgimiento como problema relevante para la producción de trigo», aprobado recientemente. En el marco de este proyecto se identificarán las regiones genómicas asociadas a resistencia a RT en RILs derivadas de dos materiales resistentes a RT en Uruguay y Kenia (INIA Tero y BR23//CEP19/PF85490/3/) y se obtendrán materiales adaptados con combinaciones de genes mayores de resistencia efectivos a las poblaciones local y presente en Kenia (*Sr26*, *Sr32*, *Sr39*), utilizando selección asistida por marcadores moleculares. Se utilizarán materiales obtenidos y cedidos por el Dr. Ian Dundas (University of Adelaide, Australia), quien redujo el tamaño de las traslocaciones de especies afines en que se encuentran los genes de resistencia, disminuyendo las características negativas asociadas (Dundas *et al.*, 2007).

CONCLUSIONES

A medida que los rendimientos obtenidos en el país incrementan, seguirá incrementando la importancia relativa de las enfermedades y cada vez será más importante lograr niveles de resistencia adecuados o combinar niveles intermedios de resistencia con control químico. Se resalta la sinergia de estas medidas de control, que es particularmente importante para el control de FE.

Se han logrado avances importantes en la resistencia a MH, FE y RH, y se deben incrementar los esfuerzos para incrementar la resistencia a MA, RT y la duración de la resistencia a RH. Ya se cuenta con información fenotípica precisa que se debe ampliar a generaciones más tempranas de mejoramiento. Se debe incrementar el uso de herramientas moleculares para mejorar la información genotípica que permite seleccio-

nar por resistencias complejas a una o múltiples enfermedades.

AGRADECIMIENTOS

ANII, CIMMYT, PROCISUR, FONTAGRO, USDA, INIA-España, BGRI, KARI, Facultad de Agronomía y Facultad de Química de la UDELAR por financiación de proyectos y/o colaboración, Richard García, Fernando Pereira, Noelia Pérez, Ruth Scholz, Néstor González, William Alvarez, Mónica García, Samuel Rabaza, Eduardo García, Dahiana Bentos (INIA), Ariel Castro, Lucía Gutiérrez, Clara Pritsch (F. Agronomía, UdelaR), Silvana Vero, Gabriela Garmendia, Mariana Umpiérrez, Alejandra Rodríguez (F. Química, UdelaR)

BIBLIOGRAFÍA

- Annone J. 2010. Manchas foliares. En: Díaz R *et al.* (Ed.). Proyecto Regional Trigo; Principales logros y avances. Montevideo, INIA/IICA/PROCISUR/INIA ES/CIMMYT. pp. 21-24.
- Boasso C. 1961. Estado fitosanitario de los cultivos de trigo de la reciente cosecha. Boletín Informativo 854:7.
- Boerger A. 1928. Observaciones sobre agricultura, quince años de trabajos fitotécnicos en Uruguay. Montevideo. 436 p.
- CIMMYT, 1993. Enriquecimiento de la diversidad natural. En El CIMMYT en 1993 (pp. 5-7). México DF: CIMMYT.
- Danon T, Sacks J, Eyal Z. 1982. The relationships among plant stature, maturity class and susceptibility to *Septoria* leaf blotch of wheat. *Phytopathology* 72: 1037-1042.
- Díaz M. 2010. *Fusarium*. En: R Díaz *et al.* (Eds.). Proyecto Regional Trigo; Principales logros y avances. Montevideo, INIA/IICA/PROCISUR/INIA ES/CIMMYT. pp. 15-17.
- Díaz de Ackermann M. 1983. Variabilidad patogénica de *Septoria tritici* Rob. ex Desm. *Investigaciones Agronómicas* 4:46-50.

- Díaz de Ackermann M. 1996a. Golpe blanco de la espiga del trigo, causado por *Gibberella zeae* (Schw.) Petch. estado perfecto de *Fusarium graminearum* Schw. En: Díaz M (Ed.). Manejo de enfermedades de invierno y pasturas. Montevideo, Unidad de Difusión e información Tecnológica del INIA. (v.1) pp. 79-86.
- Díaz de Ackermann M. 1996b. Mancha foliar del trigo causada por *Mycosphaerella graminicola* (Fuckel) Schroeter estado perfecto de *Septoria tritici* Rob. ex Desm. Serie Técnica INIA. (v. 74) pp. 43-62.
- Díaz de Ackermann M, Kohli MM. 1998. Research on *Pyrenophora tritici repentis* tan spot of wheat in Uruguay: Importance and disease management practices. En: Duveiller E, Dubin HJ, Reeves J, McNab A (Eds.). *Helminthosporium* blights of wheat: spot blotch and tan spot. México DF, CIMMYT. pp. 134-141.
- Díaz de Ackermann M. 2003. Manchas foliares y fusariosis de la espiga. En: Kohli MM, Díaz M, Castro M (Eds.). Estrategias y metodologías utilizadas en el mejoramiento de trigo: un enfoque multidisciplinario Montevideo, Hemisferio Sur. pp. 371-380.
- Díaz de Ackermann M. Septoriosis de la hoja del trigo. 2011. En: Pereyra S, Díaz de Ackermann M, Germán S, Cabrera K (Eds.). Manejo de enfermedades en trigo y cebada., Montevideo, Ed. Hemisferio Sur. INIA Serie Técnica 189. pp. 75-93.
- Díaz de Ackermann M. 2011. Mancha parda o amarilla del trigo en Uruguay. En: Pereyra S, Díaz de Ackermann M, Germán S, Cabrera K (Eds.). Manejo de enfermedades en trigo y cebada., Montevideo, Ed. Hemisferio Sur. INIA Serie Técnica 189. pp. 95-110.
- Díaz de Ackermann M, Pereyra S. 2011. Fusariosis de la espiga de trigo y cebada. En: Pereyra S, Díaz de Ackermann M, Germán S, Cabrera K (Eds.). Manejo de enfermedades en trigo y cebada., Montevideo, Ed. Hemisferio Sur. INIA Serie Técnica 189. pp. 111-128.
- Dundas IS, Anugrahwati DR, Verlin DC, Park RF, Bariana HS, Mago R, Islam AKMR. 2007. New sources of rust resistance from alien species: meliorating linked defects and discovery. Australian Journal of Agricultural Research 58: 545-549.
- Gamba FM Departamento de Protección Vegetal, Facultad de Agronomía, UDELAR, Ruta 3 k 363, Paysandú, Uruguay, Strelkov Department of Agricultural, Food and Nutritional Science, University of Alberta, Edmonton, AB, T6G 2P5, Canada SE, Lamari L. 2012. Department of Plant Science, University of Manitoba, Winnipeg, MB, R3T 2N2, Canada Virulence of *Pyrenophora tritici-repentis* in the Southern Cone Region of South America. Canadian J Plant Path. 34: 545-550.
- Germán S, Barcellos A, Chaves M, Kohli M, Campos P, Viedma L. 2007. The situation of common wheat rusts in the Southern Cone of America and perspectives for control. Australian Journal of Agricultural Research 58: 620-630
- Germán S, Chaves M, Campos P, Viedma L, Madariaga R. 2009. Are rust pathogens under control in the Southern Cone of South America? En: McIntosh, R.A. 2009. History and status of the wheat rusts. En: R.A. McIntosh (ed.), Borlaug Global Rust Initiative 2009 Technical Workshop Proceedings. 17-20 March 2009. Cd. Obregon, Mexico. pp 65-73
- Germán S, Díaz M, Pereyra S. 2011. Royas y oídios en trigo y cebada. En: Pereyra S, Díaz de Ackermann M, Germán S, Cabrera K (Eds.). Manejo de enfermedades en trigo y cebada., Montevideo, Ed. Hemisferio Sur. INIA Serie Técnica 189. pp. 159-157.
- Germán SE, Kolmer JA. 2012. Leaf rust resistance in selected Uruguayan common wheat cultivars with early maturity. Crop Science 25:601-608.
- Germán SE, Kolmer JA. 2014. Leaf rust resistance in selected late maturity, common wheat cultivars from Uruguay. Euphytica 195:57-67.
- Germán S, Verges R. 2007. Roya del tallo del trigo: Situación en la región y amenazas a nivel global. Revista INIA No 12. p 14-16.
- Mesterházy A, Bartók T, Mirocha CG, Komoroczy R. 1999. Nature of wheat resistance to *Fusarium* head blight and the role of

- deoxynivalenol for breeding. *Plant Breeding* 118: 97-100.
- Pereyra S, Gonzalez N. 2014. Integrating cultivar resistance and fungicide application to manage *Fusarium* head blight of wheat. En: Proceedings of the 2014 *Fusarium* head blight Forum. St. Louis, MI, USBWI. p. 28.
- Schroeder HW, Christensen JJ. 1963. Factors affecting resistance of wheat to scab caused by *Gibberella zeae*. *Phytopathology* 53:831-838.
- Singh RP, Rajaram S. 1991. Resistance to *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* in 50 Mexican bread wheat cultivars. *Crop Science* 31:1472-1479.
- Singh RP, Hodson DP, Huerta-Espino J, Jin Y, Bhavani S, Njau P, Herrera-Foessel S, Singh PK, Singh S, Velu Govindan V. 2011. The emergence of Ug99 races of the stem rust fungus is a threat to world wheat production. *Annu. Rev. Phytopathol.* 49:465-481.
- Singh RP, Huerta-Espino J, Bhavani S, Herrera-Foessel SA, Singh D, Singh PK, Velu G, Mason RE, Jin Y, Njau P, Crossa J. 2011b. Race non-specific resistance to rust diseases in CIMMYT spring wheats. *Euphytica* 179: 175-186.
- Stakman EC, Steward DM, Loegering, WQ. 1962. Identification of physiologic races of *Puccinia graminis* var. *tritici*. U.S. Dep. Agric. Agric. Res. Serv. E-617.
- Tavella C. 1978. Date of heading and plant height of wheat varieties as related to *Septoria* leaf blotch damage. *Euphytica* 27:577-580.
- Umpiérrez M, Garmendia G, Pereyra S, Ridriguez A, Ward T, Vero S. 2013. Regional differences in species composition and toxigenic potential among *Fusarium* head blight isolates from Uruguay indicate a risk of nivalenol contamination in new wheat production areas. *Int. J. of Food Microbiol.* 166(1):135-140.
- Zamuz E, Rava C, Lopez A. 1970. Incidencia de *Septoria tritici* en ocho variedades de trigo sembradas en Uruguay. *La Estanzuela* 5:5 8.