

GENÉTICA DE LA RESISTENCIA CUANTITATIVA A LA ROYA AMARILLA (*Puccinia striiformis* f. sp. *hordei*) EN TRES CULTIVARES DE CEBADA

GENETICS OF QUANTITATIVE RESISTANCE TO YELLOW RUST (*Puccinia striiformis* f. sp. *hordei*) IN THREE BARLEY CULTIVARS

José Sergio Sandoval-Islas^{1*}, Leonardus Hendricus Broers² y Hugo Vivar Flores³

¹ Instituto de Fitosanidad, Colegio de Postgraduados, Km. 36.5 Carr. México-Texcoco. C.P. 56230 Montecillo, Texcoco, Estado de México. Correo electrónico: sandoval@colpos.mx; ² Nunhems Zaden BV P.O. Box 4005, 6080 AA Haelen, Holland. ³ Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT). Apdo Postal 6-641, Col. Juárez, Delegación, Cuauhtémoc, C.P. 06600. México, D. F. .

* Autor responsable

RESUMEN

A la fecha existe muy poca información acerca de la resistencia cuantitativa a la roya amarilla en cebada (*Puccinia striiformis* f. sp. *hordei*). Para auxiliar a los programas de mejoramiento es necesario conocer más sobre la genética de la resistencia. Por esta razón, se cruzaron tres cultivares de cebada con resistencia cuantitativa (Calicuchima-92, Gloria/Copal y Alelí) procedentes del programa de cebada del ICARDA-CIMMYT (International Center for Agricultural Research in Dry Areas-Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo) y un cultivar susceptible (Apizaco). La respuesta de la F₁, F₂, F₃ se evaluó después de que fueron inoculadas con una variante de la raza 24 de *Puccinia striiformis* f. sp. *hordei*. La F₁ reveló recesividad parcial en todas las cruza. La F₂ y F₃ revelaron segregación para dos loci en Calicuchima-92 y Gloria/Copal y para tres loci en Alelí. En cada cruza de resistente por resistente se encontró un locus común, sugiriendo que en estas tres poblaciones existen de cuatro a cinco genes que pueden ser acumulados mediante técnicas de hibridación y selección.

Palabras clave: *Hordeum vulgare* L., resistencia genética, enfermedades de cebada.

SUMMARY

There is very little information on the quantitative resistance of barley to yellow rust (*Puccinia striiformis* f. sp. *hordei*). Therefore, it is important to generate information about the genetics of resistance to assist breeding programs. In this study three cultivars (Calicuchima-92, Gloria/Copal and Alelí) having quantitative resistance to barley yellow rust, which were generated by International Center for Agricultural Research in Dry Areas and Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo, were crossed with Apizaco, a highly susceptible cultivar. The responses of F₁, F₂ and F₃ generations were assessed after inoculation with a variant of race 24 of *Puccinia striiformis* f. sp. *hordei*. The F₁ generation showed partial recessiveness in all crosses. F₂ and F₃ generations showed segregation for two loci in Calicuchima-92 and Gloria/Copal cultivars and for three loci in Alelí. A common locus was found in each cross of resistant by resistant cultivars, suggesting that in these three populations exist four to five genes that may be accumulated by hybridization and selection techniques.

Index words: *Hordeum vulgare* L., genetic resistance, barley diseases.

INTRODUCCIÓN

La roya amarilla (roya lineal) de la cebada (*Puccinia striiformis* f. sp. *hordei*) es una enfermedad importante en varias partes del mundo (Stubbs, 1985; Marshall y Sutton, 1995; Sandoval-Islas *et al.*, 1998; Toojinda *et al.*, 2000). La información sobre la genética de la resistencia en la interacción cebada-roya lineal es limitada. A nivel mundial han sido reportados sólo cinco genes de resistencia hipersensitiva (*yr*, *yr*₂, *yr*₃, *Yr*₄ y *Yr*₅) (Bakshi y Luthra, 1971; Roane, 1972; Stubbs, 1985; Sandoval-Islas *et al.*, 1998; Toojinda *et al.*, 2000).

A menudo, este tipo de resistencia es efectiva por un tiempo limitado debido a la aparición de nuevas razas que se acoplan y la hacen inefectiva (Shaner, 1996). Otro tipo de resistencia reportada es la resistencia cuantitativa (Osman-Ghani y Manners, 1985; Sandoval-Islas *et al.*, 1998), la cual reduce la presión de selección para virulencia en la población del patógeno y estabiliza el patosistema (Balke-Boomsma y Mastebroek, 1993). Los genotipos de cebada que tienen altos niveles de resistencia cuantitativa a la roya amarilla presentan valores bajos del Área Bajo la Curva del Progreso de la Enfermedad (ABCPE) y del porcentaje de severidad final (*Yf*); además, el periodo de latencia (PL) es muy prolongado y la frecuencia de infección es muy baja (Sandoval-Islas, 1997).

La genética de la resistencia cuantitativa se ha estudiado en varios patosistemas. Por ejemplo en cebada-roya de la hoja (*Puccinia hordei*), Parlevliet *et al.* (1988) encontraron que el periodo de latencia está gobernado por siete a diez factores efectivos. Sin embargo, en trigo-*Puccinia recondita* E. (Broers y Jacobs, 1989; Geiger y Heum, 1989)

y en trigo-*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* (Singh y Rajaram, 1994), el número de factores efectivos varió de uno a tres. Esto indica que la genética de la resistencia cuantitativa puede ser controlada por uno o varios genes, con tipo de acción génica principalmente recesiva o parcialmente recesiva.

En cuanto a la genética de la resistencia cuantitativa a la roya amarilla en cebada, se sabe que la línea LBI-ran/UNA8271//Gloria/Come (cultivar hermano de Calicuchima-92) tiene un alto nivel de resistencia gobernada por al menos dos genes aditivos (Sandoval-Islas, 1992; Chen *et al.*, 1994); además, Toojinda *et al.* (2000) detectaron que en la crusa Shyri X Galena existen cuatro QTL's (Quantitative Trait Loci o Loci de Carácter Cuantitativo), uno en el cromosoma 5 que corresponde al locus del gen mayor *Yr4*, y otros tres en los cromosomas 2, 3 y 5 de efectos muy pequeños.

Debido al escaso conocimiento sobre la genética de la resistencia cuantitativa en el patosistema cebada-*Puccinia striiformis* f. sp. *hordei*, el objetivo de este trabajo fue estimar el número de genes que confieren altos niveles de resistencia cuantitativa en tres cultivares de cebada.

MATERIALES Y MÉTODOS

En experimentos previos (Sandoval-Islas, 1997) se seleccionaron los cultivares Alelí, Gloria/Copal y Calicuchima-92 por su alto nivel de resistencia cuantitativa a la roya amarilla. Los tres cultivares provienen del programa de mejoramiento de cebada del ICARDA-CIMMYT (International Center for Agricultural Research in Dry Areas y Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo). El cultivar mexicano Apizaco fue utilizado como padre susceptible en todas las cruza.

Las cruza tanto de resistente por susceptible como de resistente por resistente se realizaron durante el verano de 1994 en El Batán, Texcoco, México. La semilla F_1 fue sembrada en invernadero para avanzarla a F_2 . Aproximadamente 160 semillas F_2 de cada crusa fueron sembradas individualmente en una casa de malla (screen house) y finalmente 150 plantas fueron cosechadas individualmente. Las 150 familias F_3 por cada crusa se sembraron en el Campo Experimental del CIMMYT en Toluca, México (18° LN, 2640 m.s.n.m.) durante el verano de 1995.

Las parcelas de progenitores y familias F_3 consistieron de dos surcos de 1 m de largo. Los progenitores fueron intercalados entre cada 30 familias. Las semillas fueron sembradas individualmente con un distanciamiento de 10 cm. Se tuvieron aproximadamente 22 plantas por familia o padre en cada parcela. La separación entre parcelas fue de

75 cm. El cultivar Apizaco se plantó en matas (hill plots) en el centro de cada calle y fue inoculado por inyección con esporas de una variante de la raza 24 de *Puccinia striiformis* f. sp. *hordei* (Sandoval-Islas *et al.*, 1998), para que actuara como dispersor de esporas.

A los 77 días después de la siembra se realizó la primera estimación de la severidad de la enfermedad mediante la escala modificada de Cobb (Peterson *et al.*, 1948). Quince días después se hizo una segunda estimación. Cuando la calificación fue dudosa, se cosecharon cuatro espigas al azar y se mantuvieron como familias hermanas F_4 .

Las familias F_4 fueron sembradas en el verano de 1996 en la misma estación experimental. La semilla de toda la espiga fue sembrada en dos surcos de 50 cm, para ser comparadas y determinar si las familias F_3 fueron homocigóticas o segregantes para resistencia a la roya. Una población de 160 semillas F_2 de cada crusa fue sembrada en tres surcos de 3 m, contiguas a las familias F_4 . Además, la semilla F_1 restante fue sembrada en un surco de 1 m de largo. Las semillas se sembraron a 20 cm de separación. La severidad de la enfermedad en las plantas de las familias F_4 y en las plantas F_1 y F_2 fue registrada con la misma escala modificada de Cobb (Peterson *et al.*, 1948), a los 100 días después de la siembra. Los datos de la evaluación de las familias F_4 se adicionaron a los de la evaluación de las familias F_3 obtenidos en 1995.

Para comparar la distribución de frecuencias fenotípicas observadas en la población de plantas F_2 y familias F_3 y F_4 con las frecuencias esperadas en cada crusa de resistente por susceptible, se hicieron análisis de Ji-cuadrada. Las plantas o familias se agruparon en tres clases de acuerdo a su porcentaje de severidad: Clase I (severidad del padre susceptible), Clase II (severidad del padre resistente) y Clase III (severidad diferente a los padres).

Con la finalidad de conocer la existencia de genes de resistencia en común entre cultivares, para las cruza resistente por resistente, el número de plantas F_2 y familias F_3 se distribuyó en cuatro grupos de acuerdo con el porcentaje de severidad observado: grupo I (0 %), grupo II (5-10%), grupo III (15-60%) y grupo IV (segregantes). De esta forma se identificaron aquellas plantas F_2 y familias F_3 con transgresión hacia susceptibilidad y se plantearon modelos para uno y dos genes en común. Para conocer si los datos observados se ajustaban al modelo, se realizaron pruebas de Ji-cuadrada.

RESULTADOS

Los tres cultivares resistentes tuvieron muy bajo porcentaje de severidad inducida por *Puccinia striiformis* f.

sp. *hordei*, mientras que el cultivar Apizaco, tuvo un porcentaje cercano a 100 %. Los tipos de infección de plántula se conservaron en planta adulta, excepto el tipo de infección del cultivar Alelí que bajó de susceptible a intermedio (Cuadro 1).

Cuadro 1. Cultivares de cebada usados en el análisis genético y su tipo de infección (TI) en plántula y planta adulta y porcentaje de severidad (% severidad) a una variante de la raza 24 de *Puccinia striiformis* f. sp. *hordei*.

Cultivar	TI en plántula ^a	TI en planta adulta ^a	% severidad ^b
Alelí	7	5	5
Gloria/Copal	7	7	10
Calicuchima-92	7	7	10
Apizaco	8	8	95

^a Los tipos de infección están basados en una escala de 0-9 (McNeal *et al.*, 1971) en donde 0-3 = resistencia; 4-6 = reacción intermedia, y 7-9 = susceptibilidad.

^b Basada en la escala modificada de Cobb (Peterson *et al.*, 1948).

El porcentaje de severidad de la F₁ de las cruza resistente por susceptible varió de 80 a 90 %, lo que indica recesividad parcial de los genes, ya que el padre susceptible tuvo 95 % de severidad. Las reacciones de la F₁ en las cruza resistente por resistente fueron similares a las reacciones de los padres.

En principio, se utilizó la F₃ para estimar el número de loci debido a que da resultados más confiables que la F₂; sin embargo, las condiciones de alta precipitación que se presentaron durante el verano de 1995 no permitieron estimar con precisión la reacción de algunas familias F₃, por lo que fueron usadas plantas F₂ para observar la segregación y la respuesta de familias F₄ para confirmar las familias F₃ que estaban segregando.

Las plantas F₂ y familias F₃ de las cruza Apizaco/Alelí, Apizaco/Calicuchima-92 y Apizaco//Gloria/Copal, fueron agrupadas en tres clases (Cuadro 2). La distribución de frecuencias de las tres cruza fue continua (Figura 1), que indica lo complejo de la resistencia y la ausencia de genes de efectos mayores.

La distribución de plantas F₂ y familias F₃ se utilizaron para plantear modelos explicativos del número de genes segregantes. En las cruza de Calicuchima-92/Apizaco y Gloria/Copal//Apizaco, la distribución de plantas F₂ y familias F₃ se ajustó al modelo planteado para la segregación de dos loci independientes. La distribución de plantas F₂ y familias F₃ de la cruza Alelí/Apizaco se ajustó satisfactoriamente a la segregación de tres loci independientes (Cuadro 3).

Cuadro 2. Distribución de plantas F₂ y familias F₃ de las cruza de tres cultivares resistentes con el cultivar susceptible Apizaco, con referencia al porcentaje de severidad de roya amarilla (*Puccinia striiformis* f. sp. *hordei*).

Cruza	Número de plantas/familias en clases ^{a)}			Total de plantas/familias	
	I	II	III	F ₂	F ₃
F ₂ Calicuchima-92/Apizaco	5	9	136	150	
Gloria/Copal//Apizaco	7	9	136	152	
Alelí/Apizaco	2	1	121	124	
F ₃ Calicuchima-92/Apizaco	9	9	132		150
Gloria/Copal//Apizaco	10	11	129		150
Alelí/Apizaco	3	2	145		150

^{a)} Clase I = fenotipo del padre susceptible; Clase II = fenotipo del padre resistente; Clase III = segregantes o fenotipo diferente a los padres.

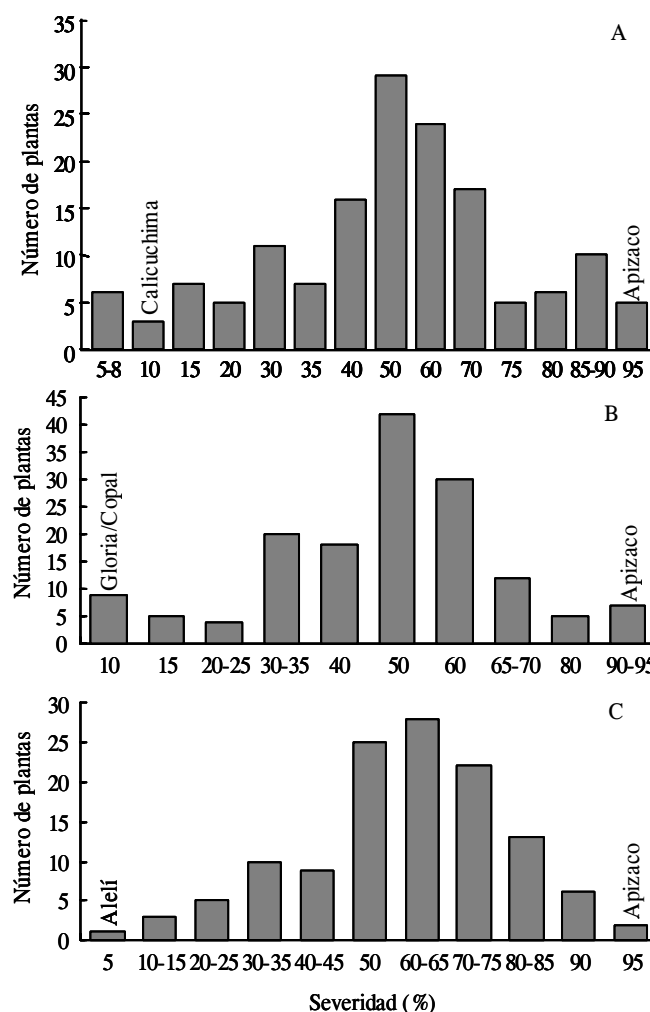


Figura. 1. Distribución de frecuencias del porcentaje de severidad de la roya amarilla (*Puccinia striiformis* f. sp. *hordei*) estimado en plantas F₂ de diferentes cruza. A) Calicuchima-92/Apizaco, B) Gloria/Copal//Apizaco y C) Alelí/Apizaco. El porcentaje de severidad fue estimado con base en la escala modificada de Cobb (Peterson *et al.*, 1948). Toluca, México. 1996.

Cuadro 3. Pruebas de Ji-cuadrada para comparar modelos explicativos para uno, dos y tres genes de resistencia a la roya amarilla en tres cultivares de cebada con base en el número plantas F₂ y familias F₃. Los datos observados se presentan en el Cuadro 2.

Cruza	Ji-cuadrada ^a		
	1 gen	2 genes	3 genes
F ₂ Calicuchima-92/Alelí	99.4 *	2.24 ns	22.6 *
Gloria/Copal//Apizaco	94.8 *	0.75 ns	28.3 *
Alelí/Apizaco	112.3 *	11.58 *	0.5 ns
F ₃ Calicuchima-92/Alelí	86.6 *	0.03 ns	39.0 *
Gloria/Copal //Apizaco	77.9 *	0.36 ns	58.9 *
Alelí/Apizaco	130.6 *	11.57 *	0.3 ns

^a * = El modelo difiere significativamente de lo observado.

ns = El modelo se ajusta a lo observado.

En las cruzas resistente por resistente no se encontraron plantas F₂ ni familias F₃ tan susceptibles como Apizaco (Cuadro 4).

Cuadro 4. Rango de severidad de la roya amarilla de la cebada y distribución de plantas F₂ y familias F₃ de las cruzas resistente por resistente.

Cruza	Número de plantas/familias por grupo de severidad				Total de plantas/familias
	0	5-10	15-60	Seg ^a	
F ₂ Calicuchima-92/Alelí	123	3			126
Alelí//Gloria/Copal	146	5			151
Calicuchima-92//Gloria/Copal	87	26			113
F ₃ Calicuchima-92/Alelí	45	90	4	5	144
Alelí//Gloria/Copal	5	122	4	14	145
Calicuchima-92//Gloria/Copal	41	83		13	137

^a Familias que tuvieron plantas con severidad entre 5 y 60 %.

Con base en estos resultados, el número de plantas con transgresión hacia susceptibilidad o resistencia fue utilizado para el planteamiento de modelos (Wright, 1968) que permitieran conocer la relación genética entre cultivares. Los resultados indicaron que en cada craza existió un gen en común (Cuadro 5). Con esta base se plantearon dos modelos, el primero para cuatro genes en tres padres y el segundo para cinco genes en tres padres (Cuadro 6). La máxima susceptibilidad en cada craza parece ser diferente lo que apoya más al modelo 1, o sea que en estos tres cultivares existen por lo menos cuatro genes de resistencia cuantitativa a la roya amarilla.

Cuadro 5. Número de plantas F₂ y familias F₃ con transgresión hacia resistencia o susceptibilidad en las cruzas resistente por resistente y pruebas de Ji-cuadrada para un gen en común (Wright, 1968).

Cruza	Número de plantas/familias	Porcentaje de severidad	Ji-cuadrada
F ₂ Calicuchima-92/Alelí	2	50	0.0007ns
Alelí//Gloria/Copal	2	50	0.07 ns
Calicuchima-92//Gloria/Copal	26	> 10	3.6 ns
F ₃ Calicuchima-92/Alelí	1	60	0.70 ns
Alelí//Gloria/Copal	1	40	0.74 ns
Calicuchima-92//Gloria/Copal	41	< 10	0.11 ns

^{ns} = El modelo se ajusta a lo observado.

Cuadro 6. Número de genes estimados en tres cultivares de cebada con resistencia cuantitativa a la roya amarilla y su fórmula genética.

Cultivar	Número de genes estimados	Fórmula genética			
		Modelo 1		Modelo 2	
Calicuchima-92	2	AABB		AABB	
Alelí	3	BBCCDD		BBCCDD	
Gloria/Copal	2	AA	CC	BB	EE

DISCUSIÓN

Los resultados mostraron que la resistencia cuantitativa a la roya amarilla en los tres cultivares está controlada por dos a tres genes con efectos aditivos. Para conocer la relación entre genes se partió de la hipótesis de que todos los genes son diferentes. Por tanto, el máximo número de genes que se esperarían en estas cruzas sería siete. Así, el cultivar Calicuchima-92 podría tener el genotipo AABB, Alelí podría ser CCDDEE y Gloria/Copal podría ser FF GG. Si los genes actúan aditivamente y con efectos iguales, en la craza de Alelí/Calicuchima-92 se esperaría segregación para cinco genes.

La probabilidad de obtener una planta F₂ o una familia F₃ con ningún gen o con cinco genes de resistencia es de 1/1024; por tanto, la oportunidad de encontrar este genotipo en una población de 150 plantas/familias fue casi nula. Si la resistencia máxima estuvo presente en esta población debería encontrarse en un rango de 0 a 5 % de severidad, lo cual es muy difícil de distinguir en el campo. Sin embargo, no se encontró la susceptibilidad máxima, como la de Apizaco.

Se concluye que Calicuchima-92 y Alelí tienen al menos un gen en común. Con esta base, se postuló un nuevo genotipo para Alelí (BBCCDD). Así, en esta craza se esperaría un genotipo con la susceptibilidad máxima en 64 plantas F₂ o familias F₃. Se encontró que dos plantas alcanzaron 50 % de severidad en la F₂ y una familia alcanzó 60 % de severidad en la F₃ (Cuadro 5). Estos resultados apoyan la conclusión de que Calicuchina y Alelí tienen un

gen en común. Con el mismo razonamiento aplicado a la cruza de Alelí//Gloria/Copal, se encontró que también tienen un gen en común.

En la cruza de Calicuchima-92//Gloria/Copal, se esperaba un genotipo con la susceptibilidad máxima en 256 plantas F₂ o familias F₃. No se encontró ningún genotipo con susceptibilidad parecida a la de Apizaco; por tanto, Calicuchima-92 y Gloria/Copal tienen un gen en común.

Con esta base, se plantearon dos modelos (Cuadro 6). El primero involucró a cuatro genes en tres padres y el segundo involucró a cinco genes en tres padres. El nivel máximo de susceptibilidad parece ser diferente, lo cual es un indicativo de que el modelo 1 es el más aceptado. Independientemente de que modelo ajuste, se debe distinguir que se trata de resistencia oligogénica en la cual de dos a tres genes con acción aditiva dan buena protección cuando están presentes. En tres padres se encontraron un total de cuatro a cinco; la transgresión observada ofrece la posibilidad de acumularlos. Debido a que sólo dos o tres genes son necesarios para obtener altos niveles de resistencia cuantitativa, la metodología necesaria para generar estas combinaciones en un programa de mejoramiento no debe ser difícil.

En esta investigación se evaluó la F₂ y familias F₃, observándose que las familias F₃ dan una información más precisa; sin embargo, fue necesario corroborar con F₄ para algunas líneas en las que la evaluación no fue clara, y tan sólo se consideran cultivares que poseen cuando mucho tres genes aditivos. En el caso de tener un mayor número de genes, necesariamente se tienen que evaluar generaciones más avanzadas para obtener información con alto grado de precisión.

Algunas evidencias de que la resistencia cuantitativa a la roya amarilla es de naturaleza oligogénica (pocos genes), fueron dadas por Chen *et al.* (1994), quienes con marcadores moleculares encontraron que una línea hermana del cultivar Calicuchima-92 tiene dos genes aditivos. Sandoval-Islas (1992) reportó resultados similares en evaluaciones de campo. Recientemente, Toojinda *et al.* (2000) encontraron que en la cruza Shyri/Galena hay cuatro QTLs ubicados en los cromosomas 2, 3, 5 y 6, que son los principales determinantes de la resistencia cuantitativa a la roya amarilla.

En otros patosistemas de royas de cereales también encontraron que la resistencia cuantitativa es de naturaleza oligogénica; por ejemplo, en trigo-*Puccinia recondita* la resistencia estuvo gobernada por dos a tres genes aditivos (Broers y Jacobs, 1989), en trigo-*Puccinia striiformis* por uno a tres genes aditivos (Singh y Rajaram, 1994); en este

mismo patosistema se ha demostrado que con combinaciones de tres a cinco genes aditivos puede llegarse casi a la inmunidad (Singh *et al.*, 2000). Sin embargo, en el patosistema cebada-*Puccinia hordei* se encontró que la herencia del periodo de latencia está codificada por más de siete genes aditivos con efectos muy pequeños (Parlevliet, 1976).

El germoplasma evaluado por Chen *et al.* (1994), Sandoval-Islas (1992) y Toojinda *et al.* (2000) proviene de programa de mejoramiento de cebada ICARDA-CIMMYT, al igual que el germoplasma evaluado en esta investigación, lo que indica que en dicho germoplasma existe una gran cantidad de líneas con niveles aceptables de resistencia cuantitativa a la roya amarilla. Se presume la durabilidad de este tipo de resistencia debido a que ciertos cultivares, como UNA-80, IBTA-80 y Terán que fueron liberados por los programas nacionales de mejoramiento genético de cebada en Sudamérica a finales de los años setenta y principios de los ochenta, aún conservan su resistencia (Sandoval-Islas *et al.*, 1998).

Se sugiere que en los programas de mejoramiento genético de cebada se incorpore la resistencia cuantitativa a roya amarilla mediante selección hacia bajos niveles de enfermedad en presencia de las virulencias necesarias para romper la acción de genes mayores con alta presión de inóculo, a fin de no ejercer una presión de selección hacia el patógeno y hacer que la resistencia sea más durable. Altos niveles de resistencia se logran con la acumulación de dos genes, como en el caso de Gloria/Copal y Calicuchima-92 y aún es mejor el nivel de resistencia de Alelí, la cual según los análisis posee al menos tres genes de resistencia a la roya amarilla. Se desconoce la relación que existe entre los genes de resistencia cuantitativa a la roya amarilla y el potencial de rendimiento de la cebada; en el mejor de los casos se esperaría una respuesta similar a la de los patosistemas trigo-*Puccinia triticina* y trigo-*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* (Singh *et al.*, 2000).

CONCLUSIONES

La resistencia a la roya amarilla de la cebada (*Puccinia striiformis* f. sp. *hordei*) es de naturaleza oligogénica, ya que dos o tres genes de efecto aditivo proporcionan elevados niveles de resistencia.

En los cultivares de cebada Calicuchima-92, Glorial/Copal y Alelí se detectaron al menos cuatro genes de resistencia cuantitativa a la roya amarilla con efecto aditivo, con existencia de un gen en común entre ellos.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue parcialmente financiada por el Ministerio Holandés para la Cooperación y Desarrollo (DGIS/DST/SO), Colegio de Postgraduados y CIMMYT, y es una pequeña parte del proyecto de colaboración denominado Resistencia Durable, celebrado entre el CIMMYT y el Departamento de Mejoramiento de Plantas de la Universidad de Agricultura de Wageningen, Holanda. Agradecemos a Rosa María López Atilano su asistencia técnica.

BIBLIOGRAFÍA

- Bakshi J S, J K Luthra (1971)** Inheritance of resistance to stripe rust (*Puccinia striiformis* West.) in barley. In: Proc. Symp. Barley Genetics II. Nilan R A (ed). Washington State University Press. Pullman, Washington. pp: 478-483.
- Balkema-Boomstra A G, H D Mastebroek (1993)** Diallel analysis of partial resistance to powdery mildew caused by *Erysiphe graminis* f. sp. *hordei* in spring barley (*Hordeum vulgare* L.). Euphytica 65: 15-21.
- Broers L H M, Th Jacobs (1989)** The inheritance of host plant effect on latency period of wheat leaf rust in spring wheat. II. Number of segregating factors and evidence for transgressive segregation in F₃ and F₅ generations. Euphytica 44: 207-214.
- Chen F Q, D Prehn, P M Hayes, D Mulrooney, A Corey, H Vivar (1994)** Mapping genes for resistance to barley stripe rust (*Puccinia striiformis* f. sp. *hordei*). Theor. Appl. Genetics 88: 215-219.
- Geiger H H, M Heum (1989)** Genetics of quantitative resistance to fungal diseases. Ann. Rev. Phytopathology 27: 317-341.
- Marshall D, R L Sutton (1995)** Epidemiology of stripe rust, virulence of *Puccinia striiformis* f. sp. *hordei*, and yield loss in barley. Plant Disease 79: 732-737.
- Osman-Ghani N, J G Manners (1985)** Components of partial resistance to *Puccinia striiformis* in barley. Plant Pathology 34: 75-82.
- Parlevliet J E (1976)** Partial resistance of barley to leaf rust, *Puccinia hordei* III. The inheritance of the host plant effect on latent period in four cultivars. Euphytica 25: 241-248.
- Parlevliet J E, L H M Broers, T Jacobs (1988)** Comparison of partial resistance in wheat and barley to leaf rust. In: Proc. 7Th Eur. Medit. Cereal Rusts Conf. Zwatz B (ed). Viena/Austria, Sept. 5-9. pp: 21-23.
- Peterson R F, A B Campbell, A E Hannah (1948)** A diagrammatic scale of estimating rust intensity on leaves and stems of cereals. Can. J. Res. C26:496-500.
- Roane C W (1972)** Barley leaf rust around the world: A review. Barley Newsletter 15: 23-27.
- Sandoval-Islas J S (1992)** Fijación de precocidad, resistencia a roya amarilla (*Puccinia striiformis* f. sp. *hordei* West) y escaldadura (*Rhynchosporium secalis* (Oud) Davis) en cebada (*Hordeum vulgare* L.). Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. México. 106 p.
- Sandoval-Islas J S (1997)** Algunos estudios sobre la resistencia cuantitativa en el patosistema cebada (*Hordeum vulgare* L.)-roya amarilla (*Puccinia striiformis* Westend. f. sp. *hordei* Eriks). Tesis de Doctor en Ciencias. Colegio de Postgraduados. México. 142 p.
- Sandoval-Islas J S, L H M Broers, H Vivar, S Osada (1998)** Evaluation of quantitative resistance to yellow rust in ICARDA/CIMMYT's barley breeding programme. Plant Breeding 117: 127-130.
- Stubbs R W (1985)** Stripe rust. In: The Cereals Rusts. Vol. 2. Diseases, distribution, epidemiology, and control. Roelfs A P, W R Bushnell (eds). Academic Press, Orlando. pp: 61-101.
- Shaner G (1996)** Breeding for partial resistance in oat to rusts. In: International Oat Conference and International Barley Genetics Symposium. Scoles G, B Rosnagel, C Fairbairn (eds) Saskatoon, Canada. pp: 307-313.
- Singh R P, S Rajaram (1994)** Genetics of adult plant resistance to stripe rust in ten spring bread wheats. Euphytica 72: 1-7.
- Singh R P, J Huerta-Espino, S Rajaram (2000)** Achieving near-immunity to leaf and stripe rusts in wheat by combining slow rusting resistance genes. Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica 35:133-139.
- Toojinda T, L H Broers, X M Chen, P M Hayes, A Kleinhofs, J Korte, D Kudrna, H Leung, R F Line, W Powell, L Ramsay, H Vivar, R Waugh (2000)** Mapping quantitative and qualitative resistance genes in a doubled haploid population of barley (*Hordeum vulgare*) Theor. Appl. Genetics 101: 580-589.
- Wright S (1968)** Evolution and the Genetics of Populations. Volume 1. Genetics and Biometrics Foundations. The University of Chicago, Press. Chicago and London. 469 p.