

## Componentes epidemiológicos y herencia del desarrollo lento de la Roya de la Hoja (*Puccinia recondita* f. sp. *tritici*) en trigo

Luis Fernando Campuzano Duque<sup>1</sup>

### ABSTRACT

**Inheritance and Components of slow-rusting to leaf rust (*Puccinia recondita* f.sp.*tritici*) in wheat**

In order to determine the latent period and rate of development of the disease, the area under the leaf rust progress curve, the type of gene action, and heritability implicated in the type of resistance called "slow rusting" of the leaf rust in the Pavon 76, Nacozari 76 and Hermosillo 77, was carried out this work at the International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT), located in Texcoco, State of Mexico, Mexico. All possible single crosses were entered into these three varieties with a susceptible lacking genes resistance, called Jupateco 73S. Parents and 74 F<sub>3</sub> Families of each cross were planted in a plot randomized block design with three replications. The results indicate that in the 3 varieties the latent period was long and the rate of disease development was low. Combining ability analysis indicates that the additive variance was the most important. The narrow sense heritability as an average of all crosses, as well as in each cross was high. There was no relationship between the area under the leaf rust progress curve and plant maturity or height.

**Key Words:** Genetic resistance, slow rusting, *Puccinia recondita*, *Triticum aestivum*.

### RESUMEN

Se realizó este estudio para determinar tres componentes epidemiológicos de la roya de la hoja: período de latencia, tasa de desarrollo de la enfermedad y área bajo la curva de progreso de la roya de la hoja, también, la clase de acción génica y heredabilidad implicados en el tipo de resistencia denominada "desarrollo lento" de la roya de la hoja en tres variedades de trigo: Pavón 76, Nacozari 76 y Hermosillo 77; trabajo que se llevó a cabo en el Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT), localizado en Texcoco, Estado de México, México. Para comenzar, se obtuvieron seis cruces simples posibles de éstas tres variedades con una variedad susceptible carente de genes de resistencia, denominada Jupateco 73S. Los progenitores y 74 familias F<sub>3</sub> de cada una de las seis cruces, fueron sembradas en un diseño de bloques completos al azar con un arreglo de parcelas divididas con tres repeticiones. Los resultados indicaron que en las 3 variedades el período de latencia fue largo y la tasa de desarrollo de la enfermedad baja. El análisis de aptitud combinatoria indicó que los efectos de tipo aditivo fueron los más importantes. La heredabilidad en sentido restringido en promedio de todas las cruces y en cada una de ellas fue alta. No se encontró asociación entre el área bajo la curva de progreso de la roya de la hoja con madurez fisiológica y la altura de la planta.

**Palabras Claves:** Resistencia genética, desarrollo lento, *Puccinia recondita*, *Triticum aestivum*.

### Introducción

LA ROYA de la hoja causada por *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Rob. ex. Desm., es una enfermedad que ocasiona pérdidas severas en el rendimiento y calidad de variedades susceptibles de trigo (*Triticum aestivum* L. em Thell.). Sin embargo, los avances más recientes en la solución de este problema se deben, en gran medida, a la obtención de germoplasma mejorado de alto rendimiento y con resistencia a esta enfermedad. Para ello, los genetistas y patólogos han dado especial atención a la corta duración de la resistencia específica a la roya de la hoja en trigo, lo cual ha generado la necesidad de buscar resistencia con larga duración, a través de la resistencia no específica denominada "desarrollo lento".

Se ha demostrado que el desarrollo lento de la roya de la hoja produce un tipo de resistencia durable (Caldwell *et al.*, 1970; Kuhn *et al.*, 1978; Milus y Line, 1980; Shner, 1983; Rajaram *et al.*, 1984; Lee y Shner, 1985). Esta forma de resistencia se caracteriza por presentar un desarrollo lento de la enfermedad en variedades sus-

ceptibles, y por la presencia de uno o varios de los componentes de esta resistencia como son: período de latencia largo, tamaño pequeño de uredio y receptividad baja (Caldwell, 1968; Parlevliet, 1979). El período de latencia es tal vez el de mayor importancia, ya que la intensidad de infección de la roya de la hoja depende del número de ciclos reproductivos del patógeno (Parlevliet, 1979).

La herencia del desarrollo lento va desde poligénica con heredabilidad intermedia (0.5-0.6) (Gavinlertvatana y Wilcoxson, 1978) hasta oligogénica con heredabilidad alta (0.8-0.9) (Bjarco y Line, 1986b; Das *et al.*, 1992). Se ha encontrado que el tipo de acción génica es de tipo aditivo y aditivo x aditivo. El número de genes que la controlan depende del componente estudiado.

Dada la importancia del desarrollo lento de la roya de la hoja en el mejoramiento genético del trigo, se realizó este estudio con el objeto de determinar tres aspectos epidemiológicos: período de latencia, tasa de desarrollo de la enfermedad y el área bajo la curva de progreso de la roya de la hoja; y el tipo de acción génica y la mag-

1. Ph. D. en fitomejoramiento y resistencia genética de plantas a patógenos. Grupo Regional Agrícola, Centro de Investigaciones Obonuco, CORPOICA. Pasto, Colombia. E-mail: corpoica@pasto.cetcol.net.co

itud de la heredabilidad involucrados en este tipo de resistencia. Para el efecto, se usaron las variedades Pavón76, Hermosillo77 y Nacozari76 con resistencia a la roya de la hoja, tomando como base la variedad Jupateco73S, supuestamente carente de genes de resistencia.

### Materiales y Métodos

El estudio de la resistencia del desarrollo lento de la roya de la hoja se realizó en cuatro variedades de trigo harinero: Jupateco73S, una variedad de trigo susceptible; Pavón 76, Hermosillo77 y Nacozari76 las cuales presentan desarrollo lento de la roya de la hoja. El trabajo se realizó, durante el verano de 1996, en el Campo Experimental del Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT), Texcoco, Estado de México, México. El material genético estuvo constituido por las variedades mencionadas y por 74 familias  $F_5$  de cada una de las seis posibles cruza entre las cuatro variedades. Las 74 familias  $F_5$  de cada crusa se obtuvieron mediante la autofecundación progresiva de 74 plantas  $F_5$  tomadas al azar en cada crusa.

El material genético se evaluó en un diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones en un arreglo de parcelas divididas, donde la crusa constituyó la parcela grande y las familias y sus progenitores, las parcelas chicas. La unidad experimental consistió de dos surcos de 20 plantas cada uno. Se realizó una inoculación con la raza TBD/TM (Long y Kolmer, 1989) cuya relación de avirulencia/virulencia es: Lr3ka, 9, 11, 16, 19, 21, 23, 24, 25, 26, 29, 30, 32, 33/ Lr1,2a, 2b, 3, 3bg,10, 13, 14a, 14b, 15, 17, 18, 20, 27+31, 28. Esta raza es virulenta para los genes de resistencia que las cuatro variedades poseen, excluyendo el gene Lr34. La inoculación se realizó a los 36 días después de la siembra (DDS) en el estado fenológico 30, que describe la etapa del primer nudo visible, en la escala de Zadoks *et al.*, 18 (1974).

En las familias  $F_5$  de cada crusa, la evaluación de la enfermedad se realizó en cinco plantas tomadas al azar de cada parcela, en las cuales se determinó el porcentaje de área dañada o porcentaje de infección. Se realizaron tres lecturas en la hoja bandera con intervalos de ocho días a partir de los 76 DDS cuando el progenitor susceptible presentó 31.6% de infección. Las tres lecturas correspondieron a los estados tecnológicos 64, 71 y 83, que describen las etapas de anthesis media, carióspside madura acuosa y carióspside masoso temprano, respectivamente, en la escala de Zadoks *et al.*, (1974).

El grado de severidad de la enfermedad en cada unidad experimental se estimó con el Área Bajo la Curva de Progreso de la Roya de la Hoja (ABCPRH), como una medida del incremento y desarrollo de la enfermedad a través del tiempo, utilizando las tres lecturas efectuadas. Esta variable se calculó con base en el promedio de las cinco plantas evaluadas en cada parcela, utilizando la fórmula de Pandey y Menon (1989). Así mismo, se determinó el período de latencia como el intervalo de tiempo entre el período de inoculación y aparición de síntomas, y la tasa de desarrollo como una medida del crecimiento ontogénico de la enfermedad para establecer el nivel de resistencia de una variedad en términos de restringir el desarrollo de la enfermedad, medido a través del coeficiente de regresión ( $b_1$ ) y obtenido del modelo de regresión lineal simple.

Mediante el método 4 del diseño dialélico de Griffing (1956), modelo II, se obtuvieron los cuadrados medios de Aptitud Combinatoria General (ACG) y de Aptitud Combinatoria Específica (ACE), a través del procedimiento MATRIX de SAS (1985), con los cuales se estimaron los componentes de ACG( $s_g^2$ ) y de ACE ( $s_s^2$ ), para la variable ABCPRH.

Los componentes de varianza  $s_g^2$  y  $s_s^2$  del diseño dialélico se expresaron en términos de covarianzas de medios hermanos (CovMH) y de hermanos completos (CovHC) 17 así:

$$s_g^2 = \text{CovMH} \quad \text{y} \quad s_s^2 = \text{CovHC} - 2\text{CovMH}$$

La equivalencia de las covarianzas en términos de varianza genética aditiva ( $s_A^2$ ), varianza genética de dominancia ( $s_D^2$ ) y varianza epistática aditiva x aditiva ( $s_{AA}^2$ ) es:

$$\text{CovMH} = [(1 + F) / 4] s_A^2 + [(1 + F) / 4]^2 s_{AA}^2$$

$$\text{CovHC} = [(1 + F) / 2] s_A^2 + [(1 + F) / 2]^2 s_D^2 + [(1 + F) / 2]^2 s_{AA}^2$$

El coeficiente de endogamia para el caso de los progenitores homocigóticos tuvo un valor  $F = 1$ . Regresando a los componentes del diseño se tendrá:

$$\begin{aligned} s_g^2 &= \text{CovMH} = s_A^2 + s_{AA}^2 \\ s_s^2 &= \text{CovHC} - 2\text{CovMH} = s_A^2 + s_D^2 + s_{AA}^2 - s_A^2 - s_{AA}^2 \\ &= s_D^2 + s_{AA}^2 \end{aligned}$$

De acuerdo con las fórmulas anteriores, si se ignora la relación de epistásis, se tendrá:

$$s_A^2 = 2 s_g^2 \quad \text{y} \quad s_D^2 = s_s^2$$

Si luego se realiza  $s_D^2 = 0$ , por estar las familias en una generación  $F_5$ , se tendrá:

$$s_{AA}^2 = 2 s_s^2$$

La heredabilidad en sentido restringido ( $h^2$ ) en la población fue calculada con la siguiente fórmula:

$$h^2 = s_A^2 / s_p^2, \text{ donde } s_p^2 = 2s_g^2 + s_s^2 + s_s^2 = \text{varianza fenotípica.}$$

La heredabilidad en las familias  $F_5$  de cada una de las cruza fue estimada a partir del análisis de varianza de las familias  $F_5$  al igualar el cuadrado medio de las familias ( $CM_f$ ) y del error ( $CM_e$ ) a su correspondiente esperanza matemática; así:

$$CM_f = s_e^2 + r s_{gf}^2 \quad \text{y} \quad CM_e = s_e^2, \text{ de donde } s_e^2 = \text{varianza del error experimental, } s_{gf}^2 = (CM_f - CM_e) / r = \text{varianza genotípica de familias y } s_{pf}^2 = s_{gf}^2 + s_e^2 = \text{varianza fenotípica de familias.}$$

La heredabilidad de las familias  $F_5$  en sentido restringido ( $h_2$ ), se calculó entonces como:  $h^2 = s_{gf}^2 / s_{pf}^2$

### Resultados y Discusión

#### Componentes de la resistencia

En la variedad Jupateco73S, la aparición de la enfermedad ocurrió a los 56 DDS (embuchamiento hinchado), más temprano que en las variedades Pavón76, Hermosillo 77 y Nacozari 76, en las cuáles se inició a los 76 DDS (anthesis media) y veinte días después de que se presentó en la variedad susceptible. Este retraso de 20 días en la aparición de los síntomas o "período de latencia", constituye el primer componente de la resistencia genética del desarrollo lento de la roya de la hoja en las tres variedades.

El segundo componente es la tasa de desarrollo de la enfermedad o incremento diario de la misma, medido por el coeficiente de regresión ( $b_1$ ). La tasa de desarrollo de la enfermedad mide el porcentaje del área dañada por el patógeno, sobre el número de días transcurridos desde la aparición de signos hasta la incidencia máxima de la enfermedad. La variedad Jupateco73S presentó una tasa de 3.5 %/día, mientras que las variedades Pavón76, Hermosillo77 y Nacozari76 presentaron tasas de 2.3, 1.1 y 0.8 %/día, respectivamente (Tabla 1).

Como se indicó anteriormente, el ABCPRH es otra forma de expresar el grado de resistencia a la roya de las variedades en estudio. La variedad Jupateco73S presentó la mayor área (1200), contrastando con las variedades Pavón76, Hermosillo77 y

Nacozari77 cuyos valores fueron de 241, 169 y 96, respectivamente. Con base en estos resultados, se estableció que cuanto menor es el área bajo la curva de progreso de la enfermedad, mayor es la resistencia de una variedad a la roya. (Tabla 1).

En general, y con base en el período de latencia y la tasa de desarrollo de la roya de la hoja, el desarrollo lento en las variedades Pavón76, Hermosillo77 y Nacozari76 está dado primero, por un período de latencia largo (20 días) y segundo, por una tasa baja de la enfermedad. Estos dos componentes contrastan con el desarrollo rápido observado en Jupateco73S, variedad que presentó un período de latencia corto (10 días) y una tasa de desarrollo alta de la enfermedad. Considerando que bajo condiciones epidemiológicas en el campo, se pueden encontrar varios grados de expresión de cada uno de los componentes de las resistencias del desarrollo lento. Es así, como en el primer componente el período de latencia puede ser corto, intermedio y largo; y en el segundo, la tasa de desarrollo de la roya puede ser bajo, intermedio y alto.

Con base en lo anterior, se pueden esperar nueve clases de genotipos basados en las 15 posibles combinaciones de los tres grados de expresión de los dos factores estudiados: 1) período de latencia corto y tasa de desarrollo bajo; 2) período de latencia corto y tasa de desarrollo intermedio; 3) período de latencia corto y tasa de desarrollo alto; 4) período de latencia intermedio y tasa de desarrollo bajo; 5) período de latencia intermedio y tasa de desarrollo intermedio; 6) período de latencia intermedio y tasa de desarrollo alto; 7) período de latencia largo y tasa de desarrollo bajo; 8) período de latencia largo y tasa de desarrollo intermedio; 9) período de latencia largo y tasa de desarrollo alto.

Dentro de los nueve tipos de variedades, tres de ellas se encuentran frecuentemente en el campo. La variedad tipo 3, es aquella típica susceptible, con un período de latencia corto y tasa de desarrollo alta, como en la variedad Jupateco73S; la variedad tipo 7, aquella con desarrollo lento como en Pavón76, Hermosillo77 y Nacozari76; y la variedad tipo 8, típica variedad conocida como "tolerante".

Es posible que la clasificación teórica propuesta se cumpla bajo la restricción de que no exista asociación y ligamiento entre los componentes del desarrollo lento. Al respecto, Kuhn *et al.*, (1978) mencionan que los componentes de las resistencias de desarrollo lento: receptividad baja, período de latencia largo y producción de esporas reducida, parecen estar relacionados; lo que sugiere que pueden estar bajo un mismo control. Sin embargo, estudios realizados por Broers y Jacobs (1989) demuestran que, al menos en parte, los componentes parecen ser heredados en forma independiente.

#### Tipo de acción génica

El análisis de varianza para el ABCPRH por cruza presentó diferencias altamente significativas entre familias  $F_5$  en las seis cruzas (Tabla 2) lo que indica que existe una gran variabilidad genotípica en las poblaciones estudiadas. Los cuadrados

medios del análisis dialélico de Griffing (1956) para el ABCPRH de las seis cruzas se presentan en la Tabla 3. Se observa que los cuadrados medios de Aptitud Combinatoria General (ACG) y Aptitud Combinatoria Específica (ACE) fueron altamente significativos. En el caso de ACE no se esperaba significancia estadística por tratarse del análisis de familias en la generación  $F_5$ ; sin embargo, en experimentos desarrollados en un sólo ambiente pueden producirse sesgos en los resultados, porque los estimadores de las varianzas de dominancia y epistática aditiva x aditiva pueden carecer de confiabilidad.

A pesar de lo anterior, la relación entre ACG y ACE fue grande (3.1), lo que sugiere que los efectos aditivos juegan un papel más importante que los efectos no aditivos en la expresión de la resistencia del desarrollo lento de la roya de la hoja. Los componentes de la varianza genética aditiva y epistática aditiva x aditiva se presentan en el Tabla 4. Se observa que los valores de estas dos varianzas genéticas son muy semejantes, lo cual indica que la varianza epistática de tipo aditivo x aditivo también tiene un papel importante.

#### Heredabilidad

La heredabilidad en sentido restringido, permite conocer la proporción de la varianza fenotípica que corresponde a la varian-

Tabla 1. Área Bajo la Curva de Progreso de la Roya de la Hoja (ABCPRH) y tasa de desarrollo ( $b_i$ ) en las variedades Jupateco 73S, Pavón 76, Hermosillo 77 y Nacozari 76.

Variedad	ABCPRH	$b_i$	$r^2$
Jupateco73S	1200	3.5	0.905
Pavón76	241	2.3	0.898
Hermosillo77	169	1.1	0.925
Nacozari76	96	0.8	0.901

Tabla 2. Cuadrados medios del análisis de varianza de las familias  $F_5$  para el Área Bajo la Curva del Progreso de la Roya de la Hoja (ABCPRH).

F. de V.	g.l.	Cruzas					
		JxP	JxH	JxN	PxH	PxN	HxN
Repeticiones	2	1 067 308	826 832	143 261	57 484	147	3 031
Familias	73	342 561**	343 436**	296 293**	27 722**	185 828**	85 968**
Error	146	21 525	28 736	25 267	3 994	6 720	4 456

J=Jupateco73S, P=Pavón76, N=Nacozari76, H=Hermosillo77. \*\*, significativo al 0.01 de probabilidad.

**Tabla 3.** Cuadrados medios del análisis dialélico de Griffing (Método 4) para el Área Bajo la Curva de Progreso de la Roya de la Hoja (ABCPRH) de las seis cruzas de trigo harinero.

Fuente de variación	g. l.	Cuadrado medio
Aptitud Combinatoria General (ACG)	3	227 971**
Aptitud Combinatoria Específica (ACE)	2	73 164**
Error	10	1 009

\*\* significativo al 0.01 de probabilidad.

**Tabla 4.** Componentes de varianza genética aditiva ( $s^2_A$ ), epistática aditiva x aditiva ( $s^2_{AA}$ ) y del error ( $s^2_e$ ) para el Área Bajo la Curva de Progreso de las seis cruzas de trigo harinero.

Componentes	Valor estimado
Varianza aditiva	51 602
Varianza aditiva x aditiva	48 102
Varianza del error	1 009
$s^2_A/s^2_{AA}$	1 07

**Tabla 5.** Heredabilidad para el Área Bajo la Curva de Progreso de la Roya de la Hoja (ABCPRH) de las familias  $F_5$  de las seis cruzas de trigo harinero.

Cruza	Heredabilidad ( $h^2$ )
Jupateco73S x Pavón76	0.83
Jupateco73S x Hermosillo77	0.78
Jupateco73S x Nacozari76	0.78
Pavón76 x Hermosillo77	0.66
Pavón76 x Nacozari76	0.90
Hermosillo77 x Nacozari76	0.82

**Tabla 6.** Coeficientes de correlación y de determinación para el Área Bajo la Curva de Progreso de la Roya de la Hoja (ABCPRH) con madurez fisiológica y altura de planta en trigo harinero.

Cruza	Madurez fisiológica		Altura de planta	
	r	r <sup>2</sup>	r	r <sup>2</sup>
Jupateco73S x Pavón76	- 0.28 **	0.08	0.09	0.008
Jupateco73S x Hermosillo77	- 0.48 **	0.23	0.05	0.003
Jupateco73S x Nacozari76	- 0.43 **	0.18	0.18	0.032
Pavón76 x Hermosillo77	- 0.20 **	0.04	0.11	0.012
Pavón76 x Nacozari76	- 0.19 **	0.04	0.04	0.002
Hermosillo77 x Nacozari76	- 0.27 **	0.07	0.07	0.005

\*\* significativo al 0.01 de probabilidad.

Número de observaciones: 222 por cada cruza.

za aditiva y es un parámetro que estima el grado de éxito que se puede esperar en la selección. La heredabilidad en la población  $F_5$ , involucrando las seis cruzas fue de 0.70. La heredabilidad estimada en las familias  $F_5$  de cada una de las cruzas presentó valores de 0.83 y 0.78 para las cruzas del progenitor susceptible, Jupateco73S, con los progenitores que tienen desarrollo lento de la roya de la hoja: Pavón76, Hermosillo77 y Nacozari76 (Tabla 5).

En las cruzas entre los progenitores con desarrollo lento de la roya Pavón76 por Hermosillo77, Pavón76 por Nacozari76 y Hermosillo76 por Nacozari76, presentaron valores de heredabilidad de 0.66, 0.90 y 0.82, los cuales fueron considerados altos.

#### Asociación entre ABCPRH, madurez fisiológica y altura de planta

La correlación general entre la roya de la hoja, medida ésta por el ABCPRH y el número de días a la madurez fisiológica, en combinación de las seis cruzas resultó negativa y significativa ( $r = - 0.23$ ), pero el coeficiente de determinación fue sólo de 0.05, indicando que dicha asociación es muy débil.

En el análisis respectivo en cada una de las seis cruzas, se observó correlación negativa y significativa entre el ABCPRH y la madurez fisiológica (Tabla 6); sin embargo, los valores de correlación fueron pequeños; el mayor valor de correlación se obtuvo en la cruza Jupateco73S por Hermosillo77 con un valor de - 0.48. Si se considera el coeficiente de determinación, sólo el 23% del total de la variación del área bajo la curva de progreso de la roya de la hoja se debió a la diferencia en la madurez fisiológica de las familias  $F_5$  en la cruza.

En lo referente a la altura de planta, el valor de correlación fue pequeño y no significativo ( $r = 0.006$ ); así también, cuando se determinó la correlación en cada cruza, los coeficientes de correlación resultaron pequeños y no significativos.

En general, se puede decir que el desarrollo de la roya de la hoja no resultó influenciado por el ciclo vegetativo y la altura de la planta de trigo. Esto puede indicar que genotipos con desarrollo lento de la roya de la hoja pueden variar tanto en el número de días a la madurez fisiológica como en la altura de la planta.

#### Conclusiones

La resistencia genética del desarrollo lento de la roya de la hoja en las variedades Pavón76, Nacozari76 y Hermosillo77

estuvo dada por un período de latencia largo y por una tasa de desarrollo de la enfermedad baja. Estos dos componentes contrastaron con el desarrollo rápido de la variedad Jupateco73S, la cual presentó un período de latencia corto.

El análisis de aptitud combinatoria indicó que los efectos de tipo aditivo fueron los predominantes. La heredabilidad en promedio de todas las cruces y en cada una de ellas fue alta, desde 0.66 hasta 0.90; valores que permiten clasificar al carácter estudiado de alta heredabilidad. La asociación entre el ABCPRH con la madurez fisiológica y la altura de planta en trigo fue baja y éstas no son importantes de tenerse en cuenta en la selección de genotipos con desarrollo lento de la roya de la hoja.

#### AGRADECIMIENTOS

El autor desea agradecer el financiamiento total de esta investigación por parte del programa de Trigo del Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo, trabajo realizado con la dirección de los Doctores José D. Molina Galán, Sanjaya Rajaran y Ravi P. Singh.

#### BIBLIOGRAFÍA

- Bjarco, M. E. and Line, R. F. 1986b. Heritability and number of genes controlling leaf rust resistance in four wheat cultivars. *Phytopathology* 78:457-461.
- Broers, L. H. M. and Jacobs, T. 1989. The inheritance of host effect on latency period on wheat leaf rust in spring wheat. *Euphytica* 44:207-214.
- Caldwell, R. M. 1968. Breeding for general and/or specific plant disease resistance. p. 263-272. *In*: K. W. Shepherd (Ed.), Proc. Int. Wheat Genet. Symp. Acad. of Sci. Canberra, Australia.
- Caldwell, R. M., Roberts, J. J. and Eyal, Z. 1970. General (slow rusting) resistance to *Puccinia recondita* in winter and spring wheats. *Phytopathology* 60:128
- Das, M. K., Rajaram, S., Mundt, C. C., and Kronstad, W. E. 1992. Inheritance of slow rusting resistance to leaf rust in wheat. *Crop Sci.* 32:1452-1456.
- Gavinlertvatana, S. and Wilcoxson, R. D. 1978. Inheritance of slow rusting of spring wheat by *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* and host parasite relationship. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 71:413-418.
- Griffing, 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Aust. J. Biol. Sci.* 9:463-493.
- Kuhn, R. C., Ohm, H. W. and Shaner, G. 1978. Slow leaf rusting resistance in wheat against twenty-two isolates of *Puccinia recondita*. *Phytopathology* 68:651-656.
- Lee, T. and Shaner, G. 1985. Oligogenic inheritance of length of latent period in six slow leaf rusting wheat cultivars. *Phytopathology* 75:643-647.
- Long, D. L. and Kolmer, J. A. 1989. A North American system of nomenclature for *Puccinia recondita* f. sp. *tritici*. *Phytopathology* 79:525-529.
- Milus, E. and Line, R. F. 1980. Characterization of resistance to leaf rust in Pacific Northwest wheats. *Phytopathology* 70:167-172.
- Pandey, H. N. and Menon, T. C. 1989. A simple formula for calculating Area Under Disease Progress Curve. *Rachis* 8(2): 38-39.
- Parlevliet, J. E. 1979. Components of resistance that reduce the rate of epidemic development. *Annu. Rev. Phytopathology* 17:203-222.
- Rajaram, S., Skovmand, B. and Curtis, B. C. 1984. Philosophy and Methodology of an International Wheat Breeding Program. Pp 30-60. *In*: J. P. Gustafson (Ed.), *Gene Manipulation and Plant Improvement*. Plenum Press, New York, USA.
- SAS Institute Inc. 1985. SAS User's Guide: Statistics Ver. 5 Edition (Cary, NC:SAS Institute, Inc., 1985). 956 pp.

Shaner, G. 1983. Growth of uredinia of *Puccinia recondita* on slow and fast rusting wheat cultivars. *Phytopathology* 73:931-935.

Zadoks, J. C., Chang, T. T. and Konzak, C. F. 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research* 14:415-421.