

## **El Control de las Enfermedades de las plantas mediante la Inmunización.**

Carlos GARCÉS O.  
Profesor Titular de Fitopatología

La inmunización, es una medida de control mediante la cual se intenta cambiar la naturaleza estructural o fisiológica de una planta o de una población de ellas, o sus hábitos, de manera que no respondan a la enfermedad, la rechacen o escapen a ella (1).

La obtención de plantas resistentes o inmunes a la enfermedad proporciona una de las líneas más útiles y prometedoras de trabajo en el amplio campo de control de las enfermedades de las plantas. Los métodos comunes de lucha como son las aspersiones, el tratamiento de las semillas, la cirugía vegetal y los demás métodos ya discutidos, son costosos y algunas veces ineficaces para combatir las enfermedades de las plantas. Todos ellos no son otra cosa que meros expedientes a los cuales debemos recurrir porque hasta el presente no tenemos otro modo mejor de contender con las varias afecciones que devastan nuestros cultivos. Pero si pudiésemos encontrar o desarrollar variedades de plantas inmunes a todas las enfermedades y que al mismo tiempo poseyesen todas las cualidades comerciales deseables, podríamos echar a un lado la aspersión y los demás costosos métodos de control, que merman las utilidades y que ahora son indispensables, si es que se desea obtener cosechas razonablemente libres de enfermedades. Sin embargo, la tarea de obtener variedades resistentes o inmunes, de plantas económicas, es ardua y prolongada y no podemos esperar libertarnos inmediata y completamente de la necesidad de usar muchos de los expedientes acabados de mencionar. Aunque ya se han obtenido notables éxitos por fitopatólogos y fitotécnicos en el desarrollo de variedades resistentes e inmunes, todavía resta por ejecutar una enorme cantidad de trabajo, antes de que podamos siquiera aproximarnos a la meta final.

Al intentar un estudio de los métodos y medios de control que se siguen para obtener plantas resistentes e inmunes a las enfer-

- (1) Whetzel, H. H. Principles of Plant Disease Control. Lecture Texts. p. 6, 1938.  
(2) Owens, Charles E. Principles of Plant Pathology I - XII I - 629. 1928.

medades, parece conveniente, siguiendo a Owens (2), entrar a considerar los siguientes puntos:

- 1).—Las ventajas de la inmunidad.
- 2).—La naturaleza de la resistencia a las enfermedades, en las plantas.
- 3).—Los métodos de obtener las variedades resistentes o inmunes.

## 1 — VENTAJAS DE LA INMUNIDAD

Se pueden dar varias razones para explicar por qué es deseable encontrar variedades de plantas resistentes, que substituyan a las más susceptibles. Owens da las siguientes:

a).—En algunos casos no ha sido posible obtener un control adecuado y satisfactorio con ninguna de las prácticas ordinarias en uso. En tales casos, el desarrollo de variedades resistentes hace posible el control en donde éste era imposible o sólo parcial e insatisfactoriamente ejecutado por otros medios a la mano. El añublo de fuego de los peros y manzanos es un buen ejemplo de este tipo de enfermedad. Hasta el presente el añublo ha sido combatido casi enteramente, recurriendo al expediente de cortar o podar las partes enfermas, proceso costoso y que nunca puede garantizar por completo la erradicación de la enfermedad, pero se han descubierto parales resistentes, que aunque no producen frutas de buena calidad, pueden servir de patrones para injertar en ellos variedades deseables. Se obtiene así un árbol que nunca puede ser muerto por el añublo. Y es probable que dentro de poco tiempo se mejoren las variedades de la fruta en tal grado que aún hasta las ramas cargadoras de frutas puedan también hacerse inmunes a la enfermedad. La roya negra del tallo del trigo es otro ejemplo de enfermedad que no puede controlarse satisfactoriamente por ninguno de los métodos que hemos dado en llamar comunes. Los intentos de control mediante la remoción del huésped alternante, el agracejo, han tenido un éxito, parcial pero probablemente nunca será ella completamente efectiva a causa de la dificultad de encontrar todos los agracejos, especialmente en donde han escapado del área de cultivo y también por la probabilidad de que los uredosporos sean transportados a grandes distancias por los vientos. Por lo cual, según parece, el método de control más promisorio de esta roya consiste en el desarrollo de variedades de trigo resistentes.

b).—En otros casos aunque el control sea posible por uno o más métodos distintos del uso de variedades resistentes, el costo

de tales medidas o la existencia de otras dificultades, pueden ser tales, que los intentos de evitar las enfermedades usando esos medios, son injustificables. Los cultivadores piensan a veces que no pueden entrar a hacer gastos en un difícil programa de aspersión para ciertas enfermedades, que no se presentan año tras año sino a intervalos irregulares y cuya futura aparición es difícil de predecir. Consideran entonces que es mejor arriesgarse y tener una pérdida un año entre muchos, más bien que someterse a encarar cada año, los gastos seguros que representa un programa de control fijo. Si hubiese variedades inmunes, las pérdidas ocasionales podrían eliminarse sin gastar las sumas considerables empleadas cada año en su protección. En otras palabras, los agricultores podrían eliminar la cuota anual que tienen que pagar por asegurarse contra las pérdidas posibles.

- c).—Aún en otros casos en los cuales las medidas pueden ser efectivas para controlar la enfermedad, el tratamiento puede causar al susceptible, daños que pueden sobrepasar a la ganancia derivada del control de la enfermedad. Ciertos tratamientos de la semilla contra los carbones de los cereales, causan serios daños a la misma y algunos materiales protectores dañan las frutas y el follaje hasta el punto de que es de preguntarse si el remedio no es peor que la enfermedad.
- d).—Aún en los casos en que el control de la enfermedad sea posible y útil, si existiesen variedades inmunes de cualidades convenientes, las ganancias podrían aumentarse mediante la eliminación de los gastos que traen las medidas usuales de control. Así, desde todo punto de vista, el desarrollo y uso de variedades resistentes o inmunes de las plantas cultivadas, es altamente deseable (3).

## 2 — NATURALEZA DE LA RESISTENCIA A LAS ENFERMEDADES

Es un hecho comunmente observado que las plantas varían en su comportamiento en cuanto al grado de intensidad en que son atacadas por las enfermedades. En un mismo cultivo, mientras algunas plantas son totalmente arrasadas, otras se muestran inatacadas y algunas sufren el ataque pero lo soportan sin disminuir apreciablemente su vigor. Hay pues diversos grados de resistencia a la enfermedad y también inmunidad a la misma. La naturaleza de esta resistencia es un fenómeno que ha sido estudiado en numerosas ocasiones, comprobándose que, por una parte, hay diversos tipos de resistencia, y por otra, que en cada uno de estos tipos la acción defensiva o de resistencia de la planta, es debida a factores diferentes.

(3) Owens, C. E. loc. cit.

Whetzel considera, con bases muy lógicas, que la susceptibilidad a las enfermedades es entre las plantas una excepción, siendo lo normal la resistencia. Esta, así como la Inmunidad, pueden ser de los siguientes tipos:

- a—Inmunidad o Resistencia fisiológicas, debidas a una característica del protoplasto.
- b—Klendusidad, o escape a la enfermedad, que puede considerarse bajo 3 aspectos distintos, a saber:
  - 1—Defensa mecánica
  - 2—Defensa estructural
  - 3—Defensa funcional.
- c—Inmunidad o Resistencia adquiridas, sea por nutrición, medicación o algún otro factor especial.

La consideración de cada uno de estos tipos envuelve numerosos ejemplos y ha sido ya tratada con anterioridad (4) por lo cual creemos innecesario volver a comentarla.

Por otra parte, la Inmunidad es absoluta, no pudiéndose decir que una planta sea **casi**, o **bastante inmune**, y la Inmunidad y la Resistencia son estados pasivos, ya que hasta la fecha no se ha comprobado que las plantas posean anticuerpos (5).

### 3 — METODOS DE INMUNIZACION

De acuerdo con Whetzel (6) los métodos de Inmunización hasta ahora propuestos pueden ser agrupados en uno u otro de los siguientes grupos:

- a) Selección;
- b) Hibridación;
- c) Nutrición;
- d) Medicación o Quimioterapia; y
- e) Vacunación.

En este artículo trataremos únicamente de los primeros métodos, a saber: la Selección y la Hibridación.

#### a) — INMUNIZACION MEDIANTE LA SELECCION

La Selección según algunos, es el método más satisfactorio de inmunización. Envuelve únicamente el descubrimiento de indivi-

(4) Garcés, O. Carlos. Naturaleza de la resistencia a la enfermedad, en las plantas. Rev. Fac. Nal. de Agronomía, Medellín. 9: 334-358. 1949.

(5) Whetzel, H. H. The Suscept. Lecture Text in Plant Pathology, Course I. pp. 1-3. 1941.

(6) Whetzel, H. H. loc. cit.

duos klendusicos, tolerantes, resistentes o inmunes, dentro de una población vegetal, y la propagación o multiplicación de tales plantas. La Inmunización por Selección es estrictamente aplicable solamente a poblaciones de plantas y no a la planta individual.

Ha sido la Selección el proceso general que ha seguido la naturaleza en su lucha por la supervivencia de las especies. La planta está continuamente comprometida en una lucha contra sus enemigos los patógenos y en el transcurso de los tiempos los menos resistentes han sucumbido al paso que las variedades de mayor resistencia han sobrevivido y continúan dando origen a nuevas plantas que, por poseer características inherentes y hereditarias de resistencia, vivirán para continuar el proceso de la selección natural.

Por manera que en cada generación y a consecuencia de esta selección natural, el nivel de resistencia se eleva hasta alcanzar un equilibrio relativamente estable entre los susceptibles y sus patógenos. Este proceso sin embargo, es lento y gradual, pero el hombre puede acelerar su progreso mediante el empleo de simples prácticas derivadas de la observación y la experiencia. Ha sido de esta manera como se obtuvieron las primeras variedades resistentes a las diversas enfermedades.

El principio de Selección puede aplicarse sea prefiriendo una variedad o raza particularmente resistente, a otra más susceptible, o por la selección de individuos resistentes dentro de una misma variedad. De esta última manera se obtuvieron por ejemplo, razas de repollo resistentes al "marchitamiento", dejando para semilla plantas de esta hortaliza que sobrevivieron a la enfermedad en campos en donde la mayoría de las plantas sucumbieron por la severa infestación del suelo con el **Fusarium conglutinans**, organismo causante de la enfermedad (7).

La Selección en sí, no es un proceso estrictamente científico y puede ser efectuado por personal no especializado, pues no requiere demasiado trabajo ni conocimientos científicos, a menos que se trate de selecciones individuales, en las cuales ya es necesaria la intervención de las entidades oficiales.

Una de las limitaciones más grandes de la Selección es la imposibilidad de mejoramiento cuando en las poblaciones no existen caracteres de alta resistencia e inmunidad. Como con la Selección no es posible crear individuos nuevos, es inútil tratar de seguir buscando mejores caracteres para resistencia una vez llegada la homocigosis de la población.

Muchas de las variedades de plantas que actualmente se cultivan han sido obtenidas mediante la Selección; así tenemos por ejemplo los siguientes casos ilustrativos:

(7) Owens, C. E. p. 122.

**En el tomate.** la Selección para resistencia contra el "marchitamiento" causado por el **Fusarium** la comenzaron Essary en Tennessee en 1910 y Edgerton en Louisiana. En 1912 ya Essary distribuía una raza resistente, obtenida por selección masal en un campo infestado, cerca de Gibson, Tennessee y posteriormente distribuyó nuevas razas obtenidas de otras variedades, mediante el mismo procedimiento. Edgerton por su parte entregó en 1912 su primera selección resistente al marchitamiento, obtenida de una sola planta resistente seleccionada en un campo notablemente infestado.

Norton, de la Estación Agrícola Experimental de Maryland y muchos otros investigadores, como Pritchard, han obtenido variedades de tomate resistentes al marchitamiento, mediante la Selección entre numerosas variedades y estas variedades vinieron a constituir durante varios años las bases más importantes en la producción de tomate en los Estados Unidos. La variedad "Marglobe", producida por Pritchard en 1918 y entregada en 1925, es descendiente de aquellas primeras variedades obtenidas mediante la Selección (8).

**En melones.**—Según Whitaker y Jagger, en la Estación Agrícola de Colorado comenzó Blinn la selección masal de melones resistentes a la quemazón de la hoja, causada por el **Macrosporium cucumerinum** Ell. & Ev; de las progenies de plantas individuales seleccionadas hizo nuevas selecciones de plantas resistentes bajo condiciones de la más intensa infección y obtuvo así razas de alto valor comercial. En 1925 apareció en los melones el oidium causado por el **Erysiphe cichoracearum** DC, contra el cual fueron ineficaces los fungicidas. En 1926, Rosa, de California y Jagger del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos, comenzaron a cultivar variedades de todas partes del mundo, pero solamente en 1928 encontraron que algunas plantas de variedades procedentes de la India y aún no fijadas genéticamente, aparecían prácticamente libres del oidium durante todo el tiempo del cultivo, al paso que otras plantas, de las mismas y de otras variedades, eran completamente arruinadas. Esas plantas fueron seleccionadas para un programa de cruzamientos con el fin de obtener variedades resistentes y las nuevas variedades así obtenidas resolvieron por completo el problema del "oidium" en el área mencionada. (9).

**En el cacao.**—Uno de los casos más interesantes y demostrativos de la utilidad de la Selección para los fines que nos preocupan, es el de la obtención de clones de cacao resistentes a la "Escoba de Bruja" causada por el hongo **Marasmius perniciosus** Sthael

(8) Boswell, Victor R. Improvement and Genetics of tomatoes, peppers and eggplants. USDA Yearbook 1937: p. 176-206.

(9) Whitaker, T. W. & Jagger, I. C. Breeding and Improvement of Cucurbits. USDA Yearbook 1937: 207 - 232.

y que ya hemos tenido oportunidad de considerar en un estudio anterior. (10).

La creación de variedades de cacao inmunes a la enfermedad parece imposible o muy difícil, no sólo por causa del largo período requerido para que el árbol llegue al período de producción, sino también por la forma de fertilización cruzada que éste posee, factores que harían de la hibridación un trabajo de muy larga duración y de impredecibles resultados. Por tal motivo los trabajos de inmunización se han dirigido hacia la Selección como un medio más prometedor para adquirir tipos de cacao altamente resistentes, seleccionados dentro de las plantaciones y propagados vegetativamente por estaca o por injerto. La selección de árboles resistentes a la Escoba de Bruja la inició el Sr. Carlos Seminario en el Ecuador, al escoger para propagación las mazorcas mejores y más grandes de un árbol que se había mostrado altamente resistente a la enfermedad. Las semillas fueron sembradas en almácigos de "eliminación" localizados entre los árboles más infectados de la plantación. Sólo un 25% de las plantas pequeñas del almácigo, sobrevivieron al ataque de la enfermedad y ellas vinieron a constituir la fuente de origen del material resistente para las nuevas plantaciones que se hicieron. Posteriormente, dentro de una plantación de 17.000 árboles, se observaron 15 que se consideraron resistentes porque no tenían más de 10 a 20 escobas cada uno y su producción era de 200 mazorcas. Estos árboles fueron igualmente seleccionados y sus semillas utilizadas en la siembra de nuevas plantaciones. En Trinidad, que confronta un serio problema con la "Escoba de Bruja", la selección de árboles comenzó en 1934. En una región fuertemente infestada se pusieron en observación 2.000 árboles de los cuales se seleccionaron 12 como base para el desarrollo de clones resistentes. En 1936 se observaron otros 60.000 árboles y de ellos se seleccionaron 17 que por no mostrar más de 4 escobas cada uno como máximo, se consideraron altamente resistentes a la enfermedad y de los cuales se utilizaron mazorcas y yemas para obtener nuevas progenies. Posteriormente F. J. Pound del Depto. de Agricultura de la Isla, realizó un viaje por la hoya Amazónica y recogió semillas de árboles resistentes que encontró en la Amazonia ecuatoriana y de los cuales se usaron yemas para injertar en Trinidad sobre patrones locales. La mitad de los árboles provenientes de dichas semillas, se infectó pero muchos permanecieron sanos y algunos clones seleccionados llegaron a la fructificación sin mostrar infección. Estos clones, sin embargo, no mostraron igual grado de resistencia siendo unos más susceptibles que otros y en ningún caso se encontró inmunidad en ellos. Actualmente, solamente quedan unos 4 o 5 de estos clones que muestran resistencia a la enfermedad.

(10) Garcés O. Carlos. La Escoba de Bruja del Cacao. Rev. Fac. Nal. de Agronomía. 6: 329-369. 1946.

**Caucho.**—También con el caucho (*Hevea brasiliensis*) se presenta un interesante caso de lucha contra las enfermedades mediante la Inmunización por Selección. El establecimiento y explotación de las plantaciones de este árbol en escala comercial han venido en épocas pasadas, siendo obstaculizados por un solo factor: la enfermedad Suramericana o "añublo de la hoja", causada por el hongo *Dothidella ulei* P. Henn., que se presenta en los árboles silvestres de la hoya Amazónica. En estado natural, los árboles diseminados aquí y allá en la selva, no sufren severos ataques de la enfermedad, pero tan pronto como se cultivan en conjunto, ésta se extiende rápidamente y causa estragos en ellos, arruinando sus hojas totalmente. El árbol reacciona y emite nuevas hojas que vuelven a ser destruidas por el hongo. Esta lucha sigue con el consiguiente agotamiento del árbol, que al esforzarse por mantener su copa deja atrofiar sus ramas y pierde su capacidad para producir látex en forma apreciable.

Numerosos intentos de obtener clones resistentes se han venido haciendo desde el año 1917 hasta el presente y aunque se han obtenido algunos de buena resistencia procedentes del Amazonas, esta resistencia no es tan alta como para considerarla satisfactoria para la siembra comercial, aunque se hiciera en los sitios más favorables. También de Filipinas se han importado a la América clones resistentes, con igual resultado. Por este motivo y mientras se consigue material de resistencia probada contra cualquier eventualidad, la intensificación de los cultivos y la lucha contra el *Dothidella ulei* se hace a base de selección de clones resistentes que se utilizan en un sistema denominado de "doble injerto" y cuyo objeto es el obtener un árbol integrado por tres distintos componentes genéticos a saber: (a) un patrón que suministra las raíces y que no es seleccionado; (b) un tallo muy productivo —objetivo primordial del cultivo— aunque sea susceptible a la enfermedad; (c) una yema que se injerta a unos dos y medio metros de altura en este tallo y que al desarrollarse da un follaje vigoroso y resistente a la enfermedad. Esta yema es tomada de los clones arriba mencionados, señaladamente resistentes a la enfermedad, aunque sus condiciones de producción no sean buenas, porque estas condiciones se buscan en los clones que van a servir para tallo. (11) - (12). Efectuado así el doble injerto, se dispone de un árbol buen productor de látex y altamente resistente o inmune a la enfermedad, pero es obvio que este sistema no puede considerarse por la extremada laboriosidad que envuelve, ideal para el control del *Dothidella*.

No brinda pues la Selección en la mayoría de los casos un método de Inmunización inobjetable, y en muchos otros, es fran-

- (11) Rands, R. D. Cultivo del Caucho en la América Tropical. Unión Panamericana. Pub. Agrícola 147-148: 1-44. 1944.  
(12) Lanford, M. H. South American leaf blight of *Hevea* Rubbertrees. USDA. Tech. Bull. 882: 1-31. 1945.

camente inadoptable. Por este motivo, se recurre también a otro método quizás más importante aunque no menos exento de dificultades y es el de la Inmunización por Hibridación.

## b) — INMUNIZACION POR HIBRIDACION

Aunque según hemos visto, por medio de la Selección se han conseguido notables resultados en numerosos casos y en relación con la obtención de variedades resistentes, este método tiene sus limitaciones ya que el seleccionador solamente puede elegir dentro de lo que hay en la población en que opera, sin poder por lo tanto crear nada nuevo ni mejorar lo mejor que entre dicha población exista. Es necesario entonces, recurrir a un método como la hibridación, en donde el investigador puede llegar a reunir a voluntad, en una sola planta, todos los caracteres deseables que se encuentran repartidos entre distintas plantas. Es en este campo en donde actualmente se está librando la más ardua batalla de defensa contra las enfermedades y en donde realmente podemos esperar éxito. Para países como el nuestro, en donde las condiciones son extremadamente desfavorables para la lucha mediante otros métodos de control, bien por las condiciones ambientales y topográficas, la dificultad en la consecución de los materiales y equipos o por la pobreza e ignorancia del agricultor, la inmunización por hibridación, aunque en ningún caso exenta de dificultades como luego se verá, es a nuestro juicio, la base más sólida de nuestro futuro progreso agrícola.

Esencialmente, la Hibridación consiste en cruzar individuos que por tener buenas cualidades comerciales son deseables, aunque sean susceptibles, con otros, que aunque carezcan de estas cualidades comerciales sean klendusicos, tolerantes, resistentes o inmunes, con la esperanza de obtener nuevos individuos en los cuales se combinen los caracteres deseables de uno de los padres, con la klendusidad, tolerancia, resistencia o inmunidad del otro.

Como base indispensable para el estudio de este Método de Control, es necesario entrar a considerar algunos factores que intervienen más de cerca en el problema; tales son por ejemplo: 1) la Genética de la Inmunidad; 2) las dificultades que se encuentran en la obtención de variedades resistentes mediante la Hibridación; y 3) la naturaleza de los organismos patógenos.

### 1) Genética de la Inmunidad

Con el fin de adelantar en el proceso de obtención de variedades inmunes mediante la hibridación, es necesario tener conocimientos de genética y fitomejoramiento. La resistencia y la inmunidad están sujetas a las leyes de la herencia y la forma en que se hereden es compleja y variada. Cuando se trabaja en programas de fitomejoramiento para resistencia o inmunidad, es neces-

rio adquirir un conocimiento previo sobre cómo funcionan los genes de resistencia y susceptibilidad, cuyo comportamiento es tan diverso como podemos deducirlo de los siguientes ejemplos:

### Resistencia del trigo a las royas

En 1905 encontró Biffen (13) que en el caso de ciertas variedades de trigo que son resistentes a la roya amarilla, causada por el *Puccinia glumarum* Eriks & Henn, la resistencia a la enfermedad es un carácter unitario que en los cruzamientos entre variedades resistentes y susceptibles se comporta como un carácter mendeliano recesivo siguiendo la proporción 1 : 3. Armstrong, (14) también trabajó con la roya amarilla y encontró que la resistencia y la susceptibilidad se comportan como caracteres unitarios y se heredan de acuerdo con la ley mendeliana simple. En la  $F_2$  se segregan individuos susceptibles e inmunes en la proporción de 3 susceptibles a 1 inmune, siendo el 25% de las plantas, puras para inmunidad. Entre las plantas susceptibles de esta misma generación, el 25% son homocigotas para susceptibilidad y siguen puras, en tanto que las del 50% restantes son heterocigotas para susceptibilidad, dando una progenie en  $F_3$  en la cual las plantas susceptibles y las inmunes están en la proporción de 3 : 1 como en la generación  $F_2$ . Pero por otra parte Melchers y Parker (15) hicieron cruzamientos usando tres variedades de trigo de invierno, resistentes a una raza del *P. graminis tritici* y tres variedades de trigo de primavera susceptibles a la misma y al probar las generaciones siguientes resultantes de estos cruces, encontraron que con esas variedades la resistencia era dominante y la susceptibilidad recesiva.

### Resistencia del arroz al *Cercospora* y al *Helminthosporium*

En el estudio de la resistencia de algunas variedades de arroz a la "Helminthosporiasis" y Cercosporiasis", Roy Adair (16) halló que la resistencia al primero de los hongos citados estaba controlada por varios factores genéticos y que al cruzar una variedad moderadamente resistente ("Mubo Aikoku") con otra susceptible (Supreme Blue Rose) la resistencia era recesiva, existiendo cierta relación entre la resistencia de las plantas maduras, de manera que probando aquellas para resistencia, se tenía un dato bastante aproximado de sus resistencia a la madurez. En cambio otros factores como son la precocidad y el color de la lema y de la pa-

- (13) Biffen, R. H. Mendel's law of inheritance and wheat breeding. Journ. Agric. Sci. 1: 4-8. 1905.
- (14) Armstrong, S. F. The mendelian inheritance of susceptibility and resistance to yellow rust (*P. glumarum*) in Wheat. Journ. Agric. Sci. 12: 57-96. 1922.
- (15) Melchers, L. E. & Parker, J. H. Rust resistance in wheat varieties. USDA. Bull 1046: 1-32. 1922.
- (16) Roy Adair, C. Inheritance in Rice of Reaction to *Helminthosporium oryzae* and *Cercospora oryzae*. USDA Tech. Bul. 772: 1-19. 1941.

lea, no tienen relación alguna con la resistencia. En el estudio de la resistencia al **Cercospora**, se encontró que las generaciones segregantes mostraban una amplia variación, presentándose desde plantas inmunes hasta plantas sumamente susceptibles en las cuales la enfermedad causaba una reducción del 50% del área foliar. Este comportamiento y otros factores hicieron difícil establecer la clasificación exacta de la resistencia. En el estudio de la segunda y tercera generaciones se determinaron sin embargo, los principales factores genéticos para la reacción al **Cercospora**. La variedad "Supreme Blue Rose" que es susceptible, tiene por lo menos un factor de susceptibilidad, dominante sobre el factor responsable de la resistencia, en las variedades resistentes que se usaron. En otras variedades como la "Early Prolific" y la "Zenith", sin embargo, este último gene es dominante sobre el de susceptibilidad. Por estos resultados los investigadores mencionados sacan en conclusión que probablemente, no es uno solo sino varios los factores envueltos en el caso de la resistencia al **C. oryzae**, y que las diferencias en la resistencia de las variedades se deben a verdadera resistencia, heredable, y no a klendusidad.

En estudios posteriores Ryner y Jodon (17) encontraron al hacer algunos cruces de variedades resistentes con susceptibles, que las generaciones  $F_1$  eran todas resistentes y las  $F_2$  segregaban en plantas resistentes y susceptibles en la proporción 3 : 1, lo cual demuestra que la resistencia al **Cercospora** esta en este caso, condicionada por un solo gene dominante. Riker y Chilton encontraron luego que esta resistencia operaba únicamente en la raza 1 del hongo y que al tratar de combinar la resistencia a esta raza, que tiene la selección "Blue Rose 41" con la moderada resistencia que tiene "Blue Rose" a la raza 2, se manifestaba un estrecho ligamento factorial entre la resistencia a una de las razas del hongo y la susceptibilidad a la otra, y que solamente en unas pocas plantas provenientes de cruces entre las dos selectas, parecía haberse roto este ligamento (18).

### Resistencia de los melones al **Fusarium**

Uno de los primeros trabajos en hibridación para resistencia es el de Orton (19), quien encontró que una variedad silvestre de melón (**Citrulus vulgaris**) de origen surafricano y la variedad "Stock Citron" eran marcadamente resistentes al marchitamiento que causa el **Fusarium niveum** E. F. S. y cruzó la última con la variedad "Den" muy buena, pero susceptible al "marchitamiento", obteniendo una nueva variedad resistente y comestible, que denominó

(17) Riker, T. C. & Jodon, N. E. Inheritance of resistance to **Cercospora oryzae** in rice. *Phytopath.* 30: 1041-1047. 1940.

(18) Riker, T. C. & Chilton, J. P. Inheritance and linkage of factors for resistance to two physiologic races of **Cercospora oryzae** in rice. *Journ Amer. Soc. Agron.* 34: 836-840.

(19) Orton, W. A. A study of disease resistance in watermelons. *Science* 25: 288. 1907. 1942.

"Conquistadora". Aunque Orton encontró que en la  $F_1$  la susceptibilidad era dominante sobre la resistencia, consideró que el carácter para resistencia seguía las leyes de Mendel y posteriores estudios vinieron a confirmar su creencia.

Tisdale (20) por su parte, al estudiar mediante el cruzamiento de variedades resistentes con susceptibles, la resistencia del lino al "Marchitamiento" causado por el *Fusarium lini*, encontró que los resultados eran muy diferentes en cada caso, presentándose toda una gama de generaciones  $F_1$ , desde totalmente resistentes, hasta totalmente susceptibles. Según él, los resultados se deben a la existencia de factores múltiples, de manera que en condiciones normales, dos o tres factores en la condición homocigota son suficientes para mostrar resistencia aparente, pero bajo condiciones extremas favorables para la infección, únicamente las plantas que tienen todos los factores concernientes en condición homocigota mostrarán resistencia.

Wingard (21) trae en su artículo sobre la naturaleza de la resistencia a las enfermedades en las plantas, numerosos ejemplos sobre el comportamiento genético de la resistencia en tabaco, frijoles, trigo, hortalizas, cebada, etc. y debe ser consultado a este respecto.

### Resistencia de los frijoles a la antracnosis

Burkholder (22) y McRostie (23), al estudiar la herencia de la resistencia del frijól al *C. lindemuthianum*, causante de la antracnosis, encontraron, el primero, que en el caso de la raza B del patógeno, la herencia era de 3 resistentes por uno susceptible, y el segundo, que tratándose de dos razas del hongo, la relación en la  $F_2$  era de 9 : 7. Según Wade (24) Schreiber dice que en el caso de la antracnosis de los frijoles hay tres factores independientes para resistencia, que corresponden a las 3 diferentes razas del patógeno. McRostie al hacer algunos cruces de frijól "Robust Pea" con el "Flax Marrow", observó que mientras la  $F_1$  mostraba una dominancia parcial de susceptibilidad, la  $F_2$  indicaba por lo menos una diferencia de dos factores.

### Resistencia del repollo al Amarillamiento por *Fusarium*

El desarrollo de variedades de repollo resistentes a los amari-

- 
- (20) Tisdale, W. H. Flax wilt: A study of the nature and inheritance of wilt resistance Journ. Agric. Res. 24: 55-86. 1917.
- (21) Wingard, S. A. The Nature of disease resistance in Plants I. Botanical Review. 7: 59-109. 1941.
- (22) Burkholder, W. H. The production of an antrachnose resistant white-marow bean. Phytopath 8: 353-359. 1918.
- (23) McRostie, G. P. Inheritance of disease resistance in the common bean. Journ. Am. Soc. Agr. 13: 15-32. 1921.
- (24) Wade, B. L. Breeding and Improvement of peas and beans. USDA. Yearbook 1937: p. 275.

llamientos causados por el **F. conglutinans** es en concepto de Rieman (25) uno de los primeros ejemplos clásicos en el control de una enfermedad de las plantas mediante el aislamiento de un mecanismo defensivo dentro de la planta susceptible. La enfermedad apareció en forma epidémica en Wisconsin, en 1909 y tras larga lucha se logró seleccionar unas pocas matas que sobrevivieron a los ataques y fueron ellas las bases de las nuevas variedades resistentes obtenidas mediante la hibridación.

Walker ha demostrado que en la mayoría de las variedades resistentes de repollo obtenidas por él y sus colaboradores, la resistencia es dependiente de un solo factor dominante sobre la susceptibilidad, en tanto que Anderson ha demostrado que la resistencia de la variedad "Wisconsin Hollander" es genéticamente compleja; que no se puede fijar permanentemente y que está influida por las condiciones ambientales. Por ejemplo, cultivadas a 22-24°C, todas las plantas de esta variedad se vuelven susceptibles a la enfermedad. En cambio las variedades cuya resistencia es debida a un solo factor dominante, son totalmente resistentes a estas temperaturas (26).

Hay además de los casos citados, numerosos ejemplos en la literatura sobre la genética de la Inmunidad a las enfermedades en las plantas, pero basta lo citado para comprender claramente cómo la resistencia a las enfermedades sigue derroteros variables hasta el punto de que a veces es ella un caracter dominante y a veces, un caracter recesivo, o según acabamos de ver, aún para una misma planta y una misma enfermedad, puede ser compleja o simplemente dependiente de un factor unitario. No hay por tanto una regla uniforme que gobierne la resistencia a las enfermedades y es entonces necesario en los programas de mejoramiento para inmunización, entrar a estudiar cada caso particularmente.

## **2).—Dificultades encontradas en la producción de plantas resistentes a las enfermedades**

En los trabajos de fitomejoramiento para resistencia a las enfermedades suelen confrontarse algunas dificultades que pueden hacer imposible alcanzar el objetivo deseado o alcanzarlo en forma parcial solamente.

Enumeramos en seguida las principales dificultades:

- 1)—Escasez de personal idóneo.
- 2)—Fuentes de plasma germinal escasas ó inexistentes.
- 3)—Dificultades para combinar cualidades deseables con la resistencia.
- 4)—Dificultad para probar la reacción de las progenies.
- 5)—Forma desfavorable de cruzamiento de las plantas.

(25) Rieman, G. H. The importance of disease resistant varieties in program of vegetable seed production. Canadian Seed Grow. Ass. Ann. Rept. 1938-39. p. 61-64.

(26) Magruder, Roy. Improvement in the leafy vegetables. USDA. Yearbook 1937: p. 298.

## 1) — El personal

El desarrollo de variedades de plantas resistentes a las enfermedades es una empresa de gran complejidad en donde se hace necesaria la presencia de un personal de trabajadores entrenados en muchas líneas de investigación, como son la citología, la genética, la fisiología, la patología y la agronomía en general en cuanto se refiere a los sistemas de cultivos. Este personal aunque especializado en cada uno de sus respectivos ramos, ha de tener centrado todo su interés en la solución del problema total y no únicamente en los intereses especiales de técnica de cada trabajador individual. Es decir, debe existir una amplia y generosa cooperación y ésta debe de ser armónica. Se comprende claramente que el llenar estos requisitos no es tarea fácil, al menos para países como el nuestro en donde los programas están limitados tanto por la falta de personal idóneo como por la escasez de recursos fiscales.

## 2) — Fuentes de plasma germinal

Cuando se trata de patógenos que tienen un escaso número de susceptibles, el programa de mejoramiento tiene por lo general mayores posibilidades de éxito, por cuanto hay mayores probabilidades de encontrar dentro de la especie o del género de la planta dada, algunas que posean factores de resistencia. Este sin embargo, no es siempre el caso, ya que el **Thielavia basicola**, por ejemplo, tiene una amplitud de huéspedes muy extensa y sin embargo se ha logrado obtener variedades de tabaco resistentes a la enfermedad que este hongo causa en la planta.

Con patógenos de gran amplitud de huéspedes como es el **Phymatotrichum omnivorum** causante de la pudrición radicular de Texas, el hibridar para mejorar por resistencia presenta perspectivas muy poco halagadoras, puesto que no hay a la vista variedad alguna de algodón, alfalfa, etc. que muestre siquiera algo de resistencia al patógeno y desde luego, si no hay genes de resistencia para incorporar a las nuevas variedades, es imposible trabajar en la obtención de variedades resistentes.

Por otra parte, fuentes de material en donde haya indicios de la existencia de un factor de resistencia susceptible de ser transmitido a la progenie, son a veces difíciles de encontrar y esto entorpece como es natural los programas de mejoramiento para resistencia a las enfermedades. Si bien es cierto que en ocasiones, dentro de las mismas variedades de plantas cultivadas en una localidad o país, se encuentra un buen plasma germinal para resistencia, con más frecuencia ocurre lo contrario y es entonces necesario ir hasta la fuente natural de la planta para conseguir variedades, especies o géneros que gocen de alta resistencia o inmunidad, aunque sus caracteres comerciales sean indeseables, con el

fin de cruzarlos con las especies comerciales en espera de obtener nuevas variedades de alta resistencia o inmunes y al mismo tiempo comerciales. Aunque muy numerosos son los casos que podrían ilustrar esta situación, solamente unos cuantos nos servirán de ejemplos:

**La caña de azúcar.**—El cultivo de la caña de azúcar, planta que es atacada por una muchedumbre de enfermedades, llegó a su más alto nivel desde mediados del siglo pasado y ha continuado en el presente y como consecuencia, las enfermedades se extendieron por doquier y las pérdidas económicas por ellas causadas se tornaron inconmesurablemente más grandes que en cualquier otro tiempo. La caña "Criolla" u "Otañiti", introducida al Nuevo Mundo por los conquistadores, desapareció barrida por las enfermedades, primero en Mauricio y Reunión en 1872, y finalmente ha venido siendo eliminada en todos los países en donde todavía se cultiva. Igual suerte corrieron la "Zwart Cheribon" de Java, barrida por el "Sereh" y tantas otras variedades eliminadas por el "Mosaico", la "Putrición Roja" y el "Complejo Radicular". Los esfuerzos por obtener variedades resistentes a tantas enfermedades trajeron como consecuencia el descubrimiento de la "Kassoer", una variedad considerada descendiente de la especie silvestre *Saccharum spontaneum*, que no es atacable por el "Sereh", y comenzó a desarrollarse uno de los más interesantes programas de mejoramiento, el de "nobilización" de las cañas cultivadas. Descubiertas las especies silvestres inmunes al "Mosaico", el "Sereh" y otras enfermedades importantes y en las cuales esta inmunidad es hereditaria, y descubierta la presencia de semilla verdadera y su germinación, los grandes países productores de azúcar se lanzaron a la búsqueda de nuevas especies salvajes utilizables en el programa de mejoramiento y vinieron las especies de *S. spontaneum*, *S. sinensis* y *S. robustum*. El Departamento de Agricultura de los Estados Unidos, por ejemplo, ha venido durante más de 25 años recogiendo variedades cultivadas y silvestres en todas partes del mundo, y ha enviado sus expediciones, principalmente a áreas en donde se supone que la planta es indígena, de tal manera que actualmente posee un gran "stock" de plasma germinal en donde se espera encontrar no solamente las mejores cualidades comerciales, sino principalmente, genes de resistencia para evitar la repetición de futuros colapsos en su industria azucarera (27).

**El tabaco.**—Es un caso interesante el del mejoramiento del tabaco por cuanto éste presenta una mayor complejidad que las otras plantas. Como en los demás cultivos, el factor de mayor importancia es su calidad, pero al paso que en las otras plantas la calidad depende de factores susceptibles de ser medidos, fácil o

(27) Brandes, W. E. Sugar Cane: Its Origin and Improvement, USDA, Yearbook 1936; p. 561-623.

difícilmente, en el tabaco, estos factores, aroma y sabor, no lo son. Y lo que es peor, estos dos factores y otros más, están tan ligados entre sí, que son difíciles de delimitar claramente y por ello la herencia es sumamente complicada y casi siempre depende de muchos factores que actúan en conjunto, ejerciendo complejos efectos sobre la combinación. Además, éstas y otras características del tabaco son influenciadas por el ambiente y por el suelo. Una misma variedad no solamente puede ser totalmente diferente cultivada en distintas regiones y tipos de suelos, sino que puede diferir de un campo a otro adyacente, sin que se sepa exactamente la causa de este comportamiento. Pero aunque la calidad no está ligada a factores genéticos definidos y ciertos se ha encontrado asociada a otros caracteres transmisibles, y ha sido posible el mejoramiento de las variedades, inclusive desde el punto de vista de la resistencia a las enfermedades. Esto ya era imperativo por las considerables pérdidas que enfermedades como el "Mosaico" en sus diferentes formas, el "Marchitamiento" y las "Manchas" de origen bacterial, la "Pata Prieta" y muchas otras, están causando anualmente a los cultivos en todas partes del mundo. En el programa de mejoramiento adelantado por el Departamento de Agricultura de los Estados Unidos, el primer paso ha sido el de obtener el mayor número posible de variedades de tabaco con el fin de ensayar su resistencia a las enfermedades y así tienen hoy en día una gran cantidad de material parental altamente resistente a diversas enfermedades (28), incluyendo la variedad colombiana "Ambalema", altamente resistente al "Mosaico", encontrada en el Valle del Cauca por Nolla, llevada por éste a Puerto Rico y de allí a los Estados Unidos.

**La papa.**—Otro ejemplo que nos sirve para analizar algunas de las dificultades con que se puede tropezar en el desarrollo de un programa de fitomejoramiento para resistencia es el de esta planta. En la obtención de variedades de alta producción, calidad y otras cualidades comerciales, se han obtenido considerables progresos; pero en cambio las muy numerosas enfermedades de todos los tipos, que atacan a este cultivo, continúan quitando al cultivador año tras año un buen porcentaje de sus ganancias. Entre ellas, los "virus", la "gota" debida al *Phytophthora infestans*, la "Rhizoctonosis", las "Fusariosis" las "pudriciones bacteriales", etc. son la causa de grandes fracasos y del gasto de millones de pesos empleados en proteger los cultivos contra ellas. Por este motivo se ha venido intensificando la búsqueda de variedades altamente resistentes o inmunes a las mismas, pero los resultados han sido hasta la fecha modestos. Por lo general, entre las especies actualmente en cultivo, el plasma germinal de resistencia es bastante escaso y así el trabajo se ha tenido que desplazar hacia la consecución de variedades silvestres poseedoras de factores de resistencia a las di-

(28) Gaerner, W. W. Superior germ plasm in tobacco. USDA. Yearbook 1936: 785-830.

versas enfermedades. La mayoría de los intentos para obtener variedades inmunes a la gota mediante el uso de especies híbridas han resultado un fracaso, según dicen Stevenson y Clark (29), aunque Reddick ha obtenido resultados promisorios de tales híbridos. Desde hace algún tiempo se sabe que ciertas formas de la especie **Solanum demissum** Lindl son inmunes a la "gota" y desde 1928 comenzó Reddick a usar los híbridos obtenidos por cruce de estas formas con las variedades cultivadas, con el fin de acoplar la inmunidad de aquellas con los caracteres deseables de las últimas.

En 1930 el Departamento de Agricultura de los Estados Unidos envió a México una comisión de varios científicos, incluyendo a Reddick, con el fin de buscar más especies silvestres de papa, que pudieran ser fuente de material resistente a esta enfermedad y entre el gran número de recolecciones efectuadas se encontraron algunas variedades de **Solanum demissum** no sólo inmunes a la gota sino también resistentes a las heladas. Esto dio esperanzas de obtener mediante un bien planeado programa fitotécnico, nuevas variedades comerciales inmunes a la gota y tolerantes a las heladas, pero surgieron nuevas complicaciones que trastornaron por completo estos programas. Al efectuarse los cruzamientos se observó un alto grado de esterilidad e incompatibilidad, etc. por lo cual según dice Reddick (30) se obtuvo no lo que se había planeado sino lo que buenamente pudo lograrse. Por tales motivos se intensificaron los esfuerzos para determinar la forma de herencia de la inmunidad a la gota y la tolerancia a las heladas, pero fue imposible obtener semillas de las plantas deseadas y esta determinación no ha podido hacerse. Los cruces originales son interespecíficos y comprenden la hibridación de las plantas de 72 cromosomas con otras de 48. Prácticamente, todos los cruces se han efectuado con 48 cromosomas como macho y 72 como hembra, por la razón de que la recíproca no ha podido ser lograda. La segunda generación de tales cruces no segrega, sino que se revierte al tipo silvestre. Retrocruzas repetidas eliminan la mayoría de los caracteres silvestres, pero la inmunidad a la gota es transmitida.

Según Stevenson y Clark en el programa de mejoramiento de la papa, entonces con un poco más 20 años, se habían obtenido unas 500 familias de plantas inmunes a la gota de las cuales solamente unas 50 se aproximaban al ideal comercial, aunque todavía tenían que ser probadas para rendimiento, calidad, adaptabilidad y otras características, antes de poder ser lanzadas al cultivo. Y de todos modos, la ocurrencia de la esterilidad o incapacidad de la planta para fructificar, que está presente por lo general en la mayoría de las variedades de papa es el origen de la mayor di-

(29) Stevenson, F. J. & Clark, C. F. Breeding and genetics in Potato Improvement. U.S.-D.A. Yearbook 1937: 405-444.

(30) Reddick, Donald. Problems in breeding for disease resistance. Chronica Botánica. 6: 73-77. 1940.

ficultad en el cruzamiento de la misma y constituye el más alto escollo en los programas de fitomejoramiento. Reddick por otra parte ha expuesto muy claramente algunas de las dificultades que se presentan en los trabajos de obtención de variedades comerciales de papa inmunes al *Phytophthora infestans*. (Mont) de Bary.

### 3) — Dificultades para combinar cualidades deseables con la resistencia

Es un hecho demostrado que la inmunidad a la enfermedad en modo alguno está siempre asociada con otras cualidades agronómicas deseables en una variedad determinada. Si los factores de inmunidad o resistencia, sin embargo, son hereditarios, hay posibilidades de incorporarlos a una planta futura; pero si esos factores de resistencia no son hereditarios o están ligados a factores agronómicos indeseables, el problema es por demás difícil de resolver.

Se comprenderá que si combinar estos dos puntos es difícil, el combinar las cualidades deseables con la resistencia o inmunidad a dos o más enfermedades lo será desde luego mucho más.

### 4) — Dificultad para probar la resistencia de las progenies

Efectuados los cruzamientos, el paso siguiente consiste en producir en las progenies, epifitias artificiales de las enfermedades a las cuales se quiere combatir. Los métodos para producirlas varían de acuerdo con la naturaleza de los patógenos, pero todos tienden a producir en las parcelas una severa infección con el objeto de seleccionar los individuos que hayan heredado caracteres de resistencia o inmunidad. Con muchas enfermedades, estos métodos no presentan dificultades pero hay otras en las cuales la producción de epifitias es por demás difícil y no se pueden estudiar en condiciones experimentales. Tal es como ejemplo, el caso de las enfermedades de la raíz (31).

### 5) — Forma desfavorable de cruzamiento de las plantas.

La forma normal de polinización de las plantas tiene singular importancia en el caso de que tratamos, bien porque al efectuar los trabajos de hibridación se tropieza con dificultades en la ejecución de las operaciones requeridas, como porque al obtener las nuevas variedades resistentes se hace difícil la conservación de su pureza genética.

En relación con el primer caso, se tiene como ejemplo, que los frijoles son algo difíciles de cruzar porque el estilo, que es retor-

(31) Ansemus, E. R. Breeding for Disease Resistance in wheat, oats, Barley and Flax. Bot. Review 9: 207-260.

cido y frágil, se quiebra fácilmente al abrir la quilla de la flor. El tiempo requerido para hacer los cruces además, ha impedido efectuar en el **Phaseolus** los estudios genéticos que envuelven retrocruzas. Por otra parte se han efectuado muchos intentos para obtener híbridos interespecíficos dentro de este género, casi sin éxito alguno, a excepción de los cruces **P. vulgaris** X **P. multiflorus**, en los cuales se ha encontrado que muchos son estériles o sumamente variables en la  $F_1$  (32).

En el repollo se presentan dificultades por autoincompatibilidad, y por incompatibilidad para la fecundación cruzada, debido a la presencia de sustancias inhibitorias que aminoran la rata de crecimiento del tubo polínico por el tejido estilar (33).

En cuanto a la conservación del material resistente vemos que en las plantas autóгамas, obtenidas las variedades resistentes a la enfermedad, no es difícil mantener constante su pureza genética y con ella su resistencia, pero en las plantas de fecundación cruzada, las contaminaciones por mezcla de semillas o siembras descuidadas es muy frecuente y por consiguiente al cabo de cierto tiempo el material no corresponde a los fines para que fue creado, perdiéndose así el trabajo efectuado (34).

### 3).—Naturaleza de los patógenos

En la determinación de las especies de organismos se atiende principalmente a las características morfológicas y en relación con los hongos, al tamaño, forma, color, etc. de los esporos y de los cuerpos fructíferos y a otros detalles de igual significación. Fijados estos caracteres queda igualmente definida la especie. Pero en 1894 el investigador sueco Jacob Eriksson publicó los resultados de algunos de sus experimentos con las royas de los cereales, entregando una de las contribuciones más importantes para el desarrollo de la Fitopatología y la Fitotécnica. Eriksson tomó material de **Puccinia graminis** Pers. de trigo, avena, cebada y centeno y algunas otras gramíneas y comenzó a hacer inoculaciones cruzadas, encontrando que el **P. graminis** del trigo no atacaba a los demás cereales; el **P. graminis** de la avena atacaba a ésta, pero no al trigo ni los otros cereales y así para las demás colecciones. Las uredosporas del hongo, sin embargo, parecían semejantes dentro de la elasticidad de la especie. Dedujo entonces que el **P. graminis** no es una sola entidad fija sino que está compuesta por subdivisiones distinguibles entre sí únicamente por su habilidad para atacar a una u otra gramínea. A estas subdivisiones les dió el nombre de **formae specialis**, y consideró que había 6 de ellas, a las cuales denominó: **avenae, cecalis, tritici, airae, ogro-**

(32) Wade, B. L. Breeding and Improvement of peas and beans. USDA. Yearbook 1937: p. 276.

(33) Magruder, Roy. Improvement in the leafy cruciferous vegetables. USDA. Yearbook 1937: p. 297.

(34) Rieman, G. H. The Improvement of disease varieties in a program of Vegetable seed production. Canadian Seed Grow. Ass. Ann. Rept. 1938 - 1939. p. 61-63.

**pyri**, y **hordei**. Igualmente encontró que el **P. glumarum**, causante de la "roya" o "polvillo amarillo" del trigo, estaba compuesta por 5 formas especiales: **tritici**, **secalis**, **elymi**, **agropyri** y **hordei**, y que el **P. dispersa** causante de la roya de la hoja del centeno se componía de 4 formas especiales: **tritici**, **secalis**, **agropyri** y **bromi**. Por último, el **P. coronata**, causante de la roya coronada de la avena fue separada en 6 formas especiales a saber: **avenae**, **alopecuri**, **festucae**, **lolii**, **calamagrostis** y **melicae**. (35).

El descubrimiento de las formas biológicas en las royas levantó como era de esperarse un gran interés por la búsqueda de nuevas formas en los demás hongos. En 1910, M. F. Barrus, de Cornell, cultivó diferentes variedades de frijoles y comenzó a inocularlas con el **Colletotrichum lindemuthianum** (Sac. & Mag.) Br. y Cv, organismo causante de la "antracnosis", aislado en diferentes localidades. La infección no siempre tuvo éxito y al investigarse la causa de los fracasos se vio que aunque los organismos eran morfológicamente iguales, variaban en su comportamiento patogénico. Fue esta la primera vez que se encontró la especialización patogenética, en los Estados Unidos. (36).

En 1902, Neger y Marchal, separadamente, informaron sobre la existencia de razas fisiológicas en el **Erysiphe chicoracearum** y **E. graminis**, respectivamente, y luego fueron conociéndose paulatinamente razas patogenéticas en muchos hongos, como el **Synchytrium taraxaci**, **Albugo candida**, **Peronospora parasitica**, **Phytophthora infestans** y muchos otros.

Luego, en 1917, Stakman y Piemeisel, (37) descubrieron que la forma **Puccinia graminis tritici** estaba compuesta a su vez por varias subdivisiones, y en años siguientes anunciaron haber encontrado 37 de estas "razas fisiológicas". Hoy en día se considera que existen por lo menos unas 200 razas del hongo, habiéndose descrito en la actualidad 189 de ellas.

Aunque Eriksson y los investigadores inmediatos creyeron que no había diferencias entre las formas, se ha encontrado que ellas presentan ligeras diferencias en el tamaño de los esporos producidos sobre ciertas plantas y que estas diferencias al analizarse estadísticamente resultan significativas. Esto significa entonces que dentro de las especies de royas arriba mencionadas, existen variedades morfológicamente distintas.

Según Stakman (38) las razas fisiológicas de los hongos fitopatógenos pueden diferir en la rata de crecimiento, tamaño, color, topografía y otros caracteres de las colonias cultivadas en medios,

(35) Reed, George M. Physiologic specialization of the parasitic fungi. Botanical Review 1: 119-137. 1935.

(36) Barrus, M. F. Variation of varieties of beans in their susceptibility to antracnose. Phytopath: 1: 190-195. 1911.

(37) Stakman, E. C. & Piemeisel, F. J. A new strain of **Puccinia graminis**. Phytopath. 7: 73. 1917.

(38) Stakman, E. C. The nature and importance of physiologic specialization in phytopathogenic fungi. Science 105: 627-632. 1947.

artificiales, cuando ello es posible, así como en sexo, facilidad para mutar, requerimientos nutritivos y térmicos; en actividad enzimática; en tolerancia a los venenos, fungicidas o toxinas y al pH; en habilidad para producir sustancias tóxicas para las plantas; en patogenicidad y muchos otros caracteres. Hoy en día se considera que la especialización fisiológica no está limitada a los hongos únicamente, sino que existe en un número insospechable de organismos incluyendo los insectos.

Más, el problema de la especialización fisiológica o patogénica, no se limita únicamente a la existencia de formas y razas; hay evidencias de que las razas a su vez están compuestas por subdivisiones a las cuales Stakman ha dado la denominación de **biotipos**. Esto se ha comprobado porque al hacer un estudio comparativo de varias colecciones hechas en el Japón, de la raza 15 del **Puccinia graminis tritici**, con otras de Estados Unidos, se vio que los aislamientos del Japón se mostraban más virulentos que los de los Estados Unidos, sobre las mismas variedades. De acuerdo con las claves de determinación, sin embargo, todas las colecciones eran raza 15. Como actuaban de maneras patogenéticamente distintas, se les distinguió entonces como razas 15, 15A y 15B.

### Identificación de las razas patogénicas

Como en los parásitos obligados las diferencias raciales se basan principalmente en su habilidad para atacar a determinadas plantas, su identificación se basa igualmente en dicha habilidad. En las royas del trigo, como ejemplo, Stakman y Levine idearon un sistema basado en los tipos de infección producida por las royas en doce variedades de trigo. Estas variedades diferenciales pertenecen a 5 especies de trigo y son:

- |  |   |
|--|---|
| <p>1 — <b>Triticum compactum</b>:<br/>Little Club, C. I. N° 4066.</p> <p>2 — <b>Triticum vulgare</b>:<br/>Marquis, C. I. N° 3641.<br/>Reliance, C. I. N° 7370.<br/>Kota, C. I. N° 2433.</p> <p>3 — <b>Triticum monococcum</b>:<br/>Einkorn, C. I. N° 2433.</p> | <p>4 — <b>Triticum durum</b>:<br/>Arnautka, C. I. N° 1493.<br/>Mindum, C. I. N° 5296.<br/>Spelmar, C. I. N° 6236.<br/>Kubanka, C. I. N° 2094.<br/>Acme, C. I. N° 4013.</p> <p>5 — <b>Triticum dicoccum</b>:<br/>Vernal, C. I. N° 3686.<br/>Khapli, C. I. N° 4013.</p> |
|--|---|

Las iniciales C. I. y el número que las sigue corresponden a los registros de la Oficina de Investigaciones sobre Cereales del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos.

Los tipos de infección producidos por las razas fisiológicas del **P. graminis tritici** en las variedades diferenciales de **Triticum**, han sido clasificados en 6 categorías, a saber: (0) Inmune; (1) Muy re-

sistente; (2) Moderadamente resistente; (3) Moderadamente susceptible; (4) Muy susceptible; (X) Heterogéneo (también llamado Mesotético) (39).

Las plantas pequeñas de 5 a 10 cms. son inoculadas con las uredosporas mediante técnicas especiales y observadas al cabo de pocos días para la determinación de los tipos de infección

Una vez efectuada esta determinación, se analizan los resultados de acuerdo con una clave tricotómica elaborada por Stakman y sus colaboradores y en la cual están anotadas las reacciones de las variedades diferenciales a cada una de las razas descubiertas. De manera que determinando si las variedades son resistentes, mesotéticas o susceptibles a la raza en estudio, se llega a la identificación de ésta.

La determinación de las razas patogenéticas, desde luego, requiere, conocimientos, habilidad y experiencia, por parte del determinador.

También en los frijoles se han determinado unas 20 razas mediante las inoculación de 7 variedades diferenciales catalogando los grados de infección de 0 para la inmunidad, a 10 para el más alto grado de susceptibilidad (40), habiéndose encontrado además que el tipo de infección variaba con la temperatura y la luz.

### Origen de las razas patogenéticas

Uno de los puntos interesantes en la discusión de las razas fisiológicas, es el de su origen. Generalmente se considera que ellas pueden originarse por uno u otro de los siguientes medios:

- 1) — Por mutación
- 2) — Por hibridación
- 3) — Por adaptación
- 4) — Por heterocariosis.

1) — **Mutación.**—Según Stakman (41) la mutación es un fenómeno extremadamente común en muchos hongos, probablemente mucho más común de lo que parece, pero muchos mutantes difieren tan poco de sus progenitores y de otros biotipos, en caracteres fisiológicos y morfológicos, que hay dificultades para su identificación. Este fenómeno ha sido bastante estudiado por Stakman y sus colaboradores en el **Ustilago zeae**, en el cual se ha visto que un

(39) Stakman, E. C. et al. Identification of Physiologic races of *Puccinia graminis tritici*. USDA. Bur. Ent. & Plant Quar. Pub. E-617: 1-27. 1944.

(40) Harter, L. L. & Zaumeyer, W. J. Differentiation of physiologic races of *Uromyces phaseoli typica* on Bean. Journ. Agric. Res. 62: 717-731. 1941. Res. Rev. Appl. Myc. 20: 555. 1941.

(41) Stakman, E. C. Science, 105: 627-632. 1947. (art. cit.)

solo biotipo puede dar origen a centenares de mutantes en corto tiempo.

Una colonia monosporidial, con gran frecuencia presenta sectores con caracteres de color, topografía, etc., muy desemejantes a los del resto de la colonia. Al pasar estos mutantes a cajas de petri, su desarrollo da lugar a nuevos mutantes, de manera que a menos que se tomen precauciones extraordinarias para mantener la pureza de una línea monosporidial del **U. zeae**, ésta se convierte en poco tiempo en un conjunto de numerosos biotipos que pueden diferir en color solamente o en caracteres no apreciables a simple vista. Hay por otra parte pruebas concluyentes de que estas mutaciones ocurren no solamente en el laboratorio sino también en la naturaleza.

Stakman y sus colaboradores (42) encontraron pruebas de mutación en la patogenicidad del **P. graminis tritici**, al observar que de la forma 1 que se había mantenido constante en cultivo uredial durante 13 años, se desprendió repentinamente una nueva forma, luego identificada como la número 60, que difería de la 1 en la capacidad para producir infección en los trigos Kubanka y Einkorn. Posteriormente se observaron otras dos mutaciones de la forma 1 (la 21 y la 17) caracterizadas por ser más agresivas que el cultivo original de la forma 1, y por último se desprendió la 68 cuyos caracteres son aparentemente muy distintos de los de la forma original.

También en las bacterias ha sido observada la mutación. Zamenhof (43), aisló de una raza de **Bacillus coli-mutabili**, dos nuevas formas con caracteres distintos de los de la forma original y que mutaban de una forma a otra con gran frecuencia y a una rata de 1 por 1.000 a 5.000 divisiones celulares individuales.

Que en los virus también ocurren mutaciones es un hecho bastante conocido. Numerosos experimentos comprueban que, sea bajo la acción de elementos físicos o por el paso a través de ciertas plantas, los virus cambian su naturaleza como lo demuestran los síntomas diferentes que producen en la misma planta, después de sometidos a las condiciones arriba anunciadas. Algunos autores consideran, sin embargo, que el vocablo mutación, que se emplea en relación con organismos que se reproducen sexualmente, está mal empleado en el caso de los virus y que por lo menos, es algo peligroso su empleo en tal conexión, por las interpretaciones que pueda implicar (44).

Sobre el origen de las razas parasíticas de hongos fitopatóge-

(42) Stakman, E. C. et al. Origin of Physiologic forms of **P. graminis** through hybridization and mutation. *Scientific Agric.* 10: 707-720. 1930. *Res. en Rev. Appl. Myc.* 10: 15. 1931.

(43) Zamenhof, Stephen. Unstable strains of the colon bacillus. *Journ. of Heredity.* 37: 273-275. 1946.

(44) Bawden, F. C. *Plant Virus and Virus Disease.* pgs. I-XI - 1-294. 1943.

nos mediante la mutación, presenta Christensen una interesante discusión en la cual trata de los diversos aspectos de la variabilidad, la frecuencia y manera de las mutaciones, los caracteres que mutan, la estabilidad de las mutaciones y finalmente los factores que afectan estas mutaciones (45).

2) — **Hibridación.**—Puesto que los hongos tienen sexo, la hibridación es uno de los fenómenos que mayor importancia pueden tener en la formación de nuevas razas patogenéticas. En el caso de las royas del trigo, como ejemplo, sabemos que solamente en el agracejo (*Barberis vulgaris*) se producen los estados sexuales del hongo y es por tanto en dicha planta en donde hay posibilidad de que se crucen las líneas originadas por la germinación de las basidiosporas infectivas, previamente producidas por los telios en el trigo. Las variedades y formas fisiológicas del *Puccinia graminis* son clones dikarióticos que permanecen constantes en el estado uredial, a menos que se presenten mutaciones, pero pueden perder su identidad al pasar por el agracejo, bien porque ocurra una segregación en el promicelio de los teliosporos o por que se inicie una nueva fase dikariótica en los picnios y aecios (46). Antes de que se investigara a fondo la ocurrencia de cruzamientos en el agracejo, se sospechaba que éste pudiera servir de puente para la formación de nuevas razas patogenéticas, y los experimentos efectuados por varios investigadores han venido a confirmar este hecho.

Newton y otros (47) cruzaron el néctar de pústulas monosporidiales de distintas razas del *P. graminis tritici* producidas sobre el agracejo y obtuvieron así nuevas formas; unas de estas diferían de sus padres en sus caracteres de agresividad, otras eran ya conocidas y otras por el contrario, eran nuevas para la ciencia. Pero no solamente ocurren cruzamientos dentro de la misma forma; también Cotter y Levine (48), mezclando el néctar picnídico del *P. graminis agrostidis* con los de *P. graminis tritici*, *P. graminis secalis*, *P. graminis poae* y *P. graminis avenae*, obtuvieron el desarrollo de aecios en poco menos del 35% de los 382 cruces intentados.

Las razas resultantes de estos cruces *inter-formae*, mostraron igualmente, en algunos casos, mayor patogenicidad, atacando un mayor número de susceptibles diferenciales y aunque varias de las razas aisladas eran ya conocidas, varias otras resultaron nuevas.

Experimentos posteriores efectuados por Johnson, Newton y Brown (49), en los cuales se obtuvieron similares resultados, indu-

- 
- (45) Christensen, J. J. The Origin of parasitic races of Phytopathogenic fungi through mutation. *En: The Genetics of Pathogenic Organisms*. A. A. A. S. Pub. 12: 77-82. 1940.
- (46) Stakman, E. C. M. N. Levine, & R. U. Cotter. Hybridization and mutation in *P. graminis tritici* *Phytopath.* 20: 113. 1930.
- (47) Newton, Margaret, T. Johnson y A. N. Brown. Hybridization of physiologic forms of *Puccinia graminis tritici*. *Phytopath.* 20: 112. 1930.
- (48) Cotter, R. U. & Levine, M. N. Experiments in crossing varieties of *Puccinia graminis*. *Phytopath.* 28: 6. 1938.
- (49) Johnson, T. M., Newton & A. N. Brown. Hybridization of *P. graminis tritici* with *P. graminis secalis* and *P. graminis agrostidis*. *Scientific Agric.* 13: 141-153. 1932.

jerón a estos investigadores a considerar que puede esperarse que formas híbridas del tipo obtenido, ocurran frecuentemente en cruces de **P. graminis tritici** con otras variedades de esta especie.

Asegura Stakman (50), que de cada acidio de un arbusto de **Berberis** puede aislarse por lo menos una docena de razas diferentes provenientes del autocruzamiento de ciertas razas del **P. graminis**. De manera que en la naturaleza está ocurriendo constantemente el fenómeno del cruzamiento, obtenido experimentalmente por los investigadores atrás mencionados y el resultado es la aparición de nuevas razas híbridas, producidas en los agracejos. Este fenómeno se ha comprobado una vez más por el hecho de que es cerca de estos arbustos en donde se encuentra el mayor número de razas diferentes. En cada 4 recolecciones, más o menos, según dice Stakman, hay una raza diferente. En cambio, lejos de ellos, se encuentra una raza nueva por cada 60 de las ya conocidas, relación esta que depende del año y de la localidad en que se efectúan las recolecciones. La producción de nuevas razas, sin embargo, no presupone su establecimiento. Muchas de las nuevas razas, originadas carecen de la habilidad patogénica suficiente para asegurar su supervivencia y de esta manera, al paso que van apareciendo nuevas razas, otras, la gran mayoría talvez, van desapareciendo.

3) — **Adaptación.**—Hay ciertas evidencias de que los patógenos al encontrar variaciones en los susceptibles o en el ambiente, se amoldan a las nuevas condiciones y mediante un proceso de adaptación o de "construcción de virulencia" vienen a constituir nuevas líneas con caracteres patogenéticos diferentes a los de la raza o forma original. Estas modificaciones pueden ser permanentes, o semipermanentes sobre todo si son inducidas por factores ambientales, y en tal caso desaparecen tan pronto como desaparecen las condiciones que las motivaron. Así se ha visto que algunas razas de hongos pueden volverse tolerantes a los tóxicos, a los colorantes, al pH, etc. Otro de los casos más interesantes de adaptación es el observado por Reddick y Mills en relación con la construcción de virulencia del **Phytophthora infestans** al lograr que una raza de este hongo, incapaz de atacar a una variedad de papa de alta resistencia al mismo, lo haga después de pasarlo por una serie de variedades de la misma planta, cuya resistencia va escalonada hacia la más resistente. (51).

Wellhausen por otra parte, estudiando el comportamiento de la bacteria **Phytomonas Stewartii**, causante del marchitamiento del maíz, encontró que esta bacteria aumentaba su virulencia para el maíz al pasarla por variedades altamente resistentes, o la dismi-

(50) Stakman, E. C. The nature and importance of physiologic specialization in phytopathogenic fungi. *Science* 105: 627-632. 1947.

(51) Reddick, D. & Mills, W. Building up virulence in **Phytophthora infestans**. *American Potato Journ.* 15: 29-34. 1938.

nía al pasarla por variedades susceptibles. Que la virulencia parece ser específica para cada planta lo demuestra el que pasos sucesivos del patógeno por plantas altamente resistentes, pero distintas del maíz, aumentaban su virulencia con respecto a ellas, pero la disminuían para el maíz (52).

Estos fenómenos de adaptación, son discutidos por algunos investigadores sobre la base de duda en la pureza genética del organismo empleado en los experimentos.

4) — **Heterocariosis.**—La aparición esporádica o constante de variaciones en las colonias fungosas, que algunos llaman "mutaciones", "saltantes", "disociación", "variaciones discontinuas" etc., ha sido objeto de especulaciones por parte de varios científicos. Según algunos en ciertos casos por lo menos, no se trata de verdaderas mutaciones y explican el fenómeno como un caso de heterocariosis, o sea la condición de una célula, que contiene dos o más núcleos genéticamente diferentes.

Hansen y Smith, por ejemplo, después de estudiar el fenómeno en el **Botrytis cinerea** (53), llegan a la conclusión de que un esporo multinucleado no es un individuo sino un grupo de ellos, es decir, una colonia y que por tanto tal esporo al germinar, no dará un cultivo genéticamente puro a menos que todos sus núcleos sean genéticamente puros. El número de variantes que pueden originarse de un esporo que contenga dos clases de núcleos, dependerá por tanto del número de núcleos que contenga. Por ejemplo, si en un esporo existen en total 8 núcleos de dos clases, pueden originarse por recombinación nuclear independiente, 9 variantes de las cuales dos son homotípicas y 7 heterotípicas. La existencia de núcleos genéticamente diferentes en el mismo esporo, la explican Hansen y Smith por la presencia de frecuentes anastomosis entre las hifas del micelio, mediante las cuales ocurre la migración nuclear. Así, existe entonces la posibilidad de que en una hifa, una célula pueda tener una constitución genética diferente de la de su vecina. Según estos investigadores, el análisis de cultivos monosporicos de diversos hongos imperfectos indica que la heterocariosis puede ser un fenómeno común en este grupo de hongos en general e incluso en las formas imperfectas con estado perfecto reconocido. En estudio posterior, Hansen (54), vuelve a enfocar la atención sobre este punto para aducir pruebas de que la mayoría de las variaciones de los hongos, observadas en el laboratorio no se deben a mutación sino a lo que él denomina el "fenómeno dual" consistente en que muchos hongos imperfectos aunque se comportan como entidades definidas, están compuestos por dos elemen-

(52) Wellhausen, E. J. Effect of the genetic constitution of the host. in the virulence of *Phytophthora Stewartii*. *Phytopath.* 27: 1070-1039.

(53) Hansen, H. N. & Smith, R. E. The mechanism of variation in imperfect fungi: *Botrytis cinerea*. *Phytopath.* 22: 953-964. 1932.

(54) Hansen, H. N. The dual phenomenon in Imperfect fungi. *Mycologia* 30: 442-455. 1938.

tos o individuos distintos que pueden separarse en un momento dado. Este fenómeno, según Hansen, es debido a la heterocariosis.

La importancia de la heterocariosis como fuente de nuevos biotipos y el grado de estabilidad de éstos, es un punto que solamente ha sido discutido en muy poca extensión, hasta el punto de que Stakman (55), considera difícil dar una respuesta categórica al respecto: Como se sabe, dice él, muchos patógenos, principalmente las royas y carbones son heterocarióticos en su fase dicariótica y se ha encontrado en ellos, que su grado de patogenicidad depende de las líneas haploides que se hayan combinado, de la misma manera que los caracteres de los híbridos en las plantas superiores depende de los genes con que cada uno de los padres ha contribuido. Igual cosa sucede en los híbridos dicarióticos de las royas y carbones, cuyos núcleos haploides en cada dikarion tiene genes diferentes que solamente se recombinan al terminarse la fase dicariótica. En el caso de otros hongos cuyas esporas son polinucleadas, es de presumirse, dice Stakman, que éstas sean heterocarióticas, en cuyo caso hay mayor posibilidad para la aparición de nuevos biotipos, siendo entonces sorprendente el que los cultivos conserven su identidad en forma tan permanente como por lo común lo hacen.

### Importancia de las razas patogenéticas

Desde el punto de vista agronómico, la existencia de razas patogenéticas en los organismos que atacan las plantas tiene una excepcional importancia. La ciencia de la Fitotécnica, basada en la Genética, se encarga de producir nuevas variedades de plantas, que tengan caracteres agronómicos del más alto valor y que presenten tolerancia, resistencia o inmunidad a los patógenos más importantes de la localidad. La aparición en una localidad de una raza de un patógeno, para la cual las plantas allí cultivadas no poseen caracteres de resistencia, puede traer como es obvio, una situación catastrófica para el cultivador. El ejemplo de los trigos y las royas, que es clásico, nos servirá mejor para ilustrar este punto, y especialmente el caso de la raza 56 del *P. graminis tritici*. En los Estados Unidos de Norte América por el año de 1910 la roya negra del tallo era una enfermedad devastadora y el tizón hediondo causaba igualmente muchas pérdidas, al paso que el "añublo de la espiga" o "roña", el "carbón volador" y la "roya" de la hoja carecían de importancia. Apareció entonces el trigo Marquis, que por ser resistente al tizón hediondo y escapar a la roya negra, redujo estas enfermedades a niveles inferiores. Pero al mismo tiempo, esta variedad resultó muy susceptible al añublo, hasta el punto de que un 50% de las espigas eran atacadas, y así volvió importante una enfermedad que hasta entonces apenas se notaba.

(55) Stakman, E. C. Science: 105: p. 630.

En 1916 se presentó una terrible epifitía de roya y el Marquis y las demás variedades entonces cultivadas, fueron destruidas. Vino luego la variedad Ceres, obtenida de un trigo duro y se mostró tan resistente a la roya del tallo que por muchos años fue la favorita entre los agricultores. Pero en 1935 y 1937 vino otra epifitía y la Ceres fue arruinada por completo, habiendo necesidad de sustituirla por nuevas variedades (56). Veamos ahora qué ocurría con las razas del **Puccinia graminis**: por el año de 1928 fue encontrada la raza 56, pero al paso que las razas 36, 38, y 49 ocupaban hasta el año de 1933 los primeros lugares de prevalencia en las recolecciones entre 9 razas, la raza 56 se encontraba en último lugar, aunque se notaba su tendencia a aumentar. En 1934 ya ocupaba el primer lugar en prevalencia y había extendido considerablemente su distribución geográfica, de manera que en 1945 se encontraba prácticamente en todas las zonas trigueras de la Unión Americana.

La variedad Ceres, que es altamente susceptible a la raza 56, sobre todo en altas temperaturas, no pudo como vimos subsistir ante sus ataques y hubo de ser reemplazada por otras variedades resistentes a la raza 56. Pero al mismo tiempo, esta raza comenzó a declinar y nuevas razas se han venido presentando (57). De manera que el comportamiento de las variedades de trigo depende en gran extensión de la fluctuación de las razas patogenéticas que se presentan en un área determinada y en determinado período estacional, y este fenómeno bien puede hacerse extensivo a las demás plantas cultivadas con relación a sus patógenos. De aquí también que una variedad lograda en una Estación Experimental, como resistente o inmune a un determinado patógeno, parezca perder de pronto su resistencia o inmunidad al mismo y ser abatida en una localidad o región, tratándose en realidad de verdad, no de pérdida de resistencia sino de la aparición o incremento de una nueva raza fisiológica de mayor virulencia.

Para conjurar situaciones semejantes es menester en los programas fitotécnicos, incluir el ensayo de las variedades sintéticas o mejoradas con respecto al mayor número posible de razas patogenéticas del organismo contra el cual se lucha y para ello es necesario principiar por un reconocimiento de la situación patológica del cultivo seguido de la determinación de las razas patogenéticas existentes en el mayor número posible de las zonas del mismo.

### **Reconocimiento de razas patogenéticas del *P. graminis tritici***

Es conveniente anotar que además de las identificaciones efectuadas en los Estados Unidos, en donde ya hemos visto se considera que existen unas 200 razas del hongo, y del Canadá, en don-

(56) Stakman, E. C. Plant Pathologist's Merry-go round. Journ. of Heredity **37**: 259-265. 1946.

(57) Stakman, E. C. Plant Disease are shifty enemies, American Scientist. **36**: 321-350. 1947.

de estos estudios están igualmente adelantados, otros investigadores latinos trabajan activamente en tan delicado como importante problema. Revilla, por ejemplo (58), anuncia que además de las razas 189, que es supervirulenta y la 48, ya registradas anteriormente, ha identificado en el Perú, la raza 14 y el biotipo B de la raza 15. En la Argentina los trabajos iniciales fueron hechos en 1931 por Rudorf, quien consideró la existencia de 3 razas, A, B, y C, pero ha sido Vallega (59), quien últimamente ha efectuado estudios intensivos sobre las razas del **P. graminis tritici**, **P. glumarum** y **P. triticina**, existentes en el Uruguay, Chile y Argentina. Del **P. graminis** ha encontrado las razas 11, 14, 15, 17, 21, 36 y 42. Una consideración muy importante hace Vallega y es la relacionada con el papel que puedan desempeñar las especies de **Berberis** existentes en Suramérica ya que todavía no se ha encontrado en ellas las formas picnídicas y ecídicas del **P. graminis**, en cuyo caso es difícil concebir que dichas plantas puedan tener importancia en la incorporación de nuevas razas patogenéticas a las poblaciones que de las mismas, ya existan entre nosotros; y conceptúa que lo más probable es que las actuales razas hayan sido introducidas por el hombre, o por el viento al arrastrar los uredosporos.

En Colombia hasta ahora sólo se ha identificado la raza 48 del **P. graminis tritici**.

**Identificación de otros organismos.**—La determinación de las razas patogenéticas o biológicas de los organismos causantes de las enfermedades de las plantas ha venido a constituir, por las circunstancias anotadas atrás, uno de los puntos más importantes en la investigación fitopatológica. Como se ha hecho notar, la existencia de estas razas biológicas parece ser un fenómeno común en la mayoría de los organismos e inclusive en otros patógenos que actualmente no se consideran como organismos. Si en la consideración de este fenómeno nos hemos limitado a tratar especialmente con las royas de los cereales, esto se debe en primer lugar a que fue en ellas en donde primero se hizo el descubrimiento y por otra parte, a que por sus condiciones son un ejemplo espectacular. Conviene recordar, no obstante, que razas biológicas han sido determinadas en una gran cantidad de hongos, de todos los grupos, así como en las bacterias, los insectos, los virus, etc.

(58) Revilla, Victor, A. Razas fisiológicas de la Roya Negra del Trigo, encontradas en el Perú. Est. Agric. Exp. La Molina. Bol. 26: 1-16. 1945.

(59) Vallega, José. Especialización fisiológica de **P. graminis tritici** en la Argentina, Chile y Uruguay. Rev. Arg. Agronomía. 7: 196-220. 1940.