

TESIS

Primera contribución al estudio de
la especialización Fisiológica de
Melampsora lini en el Uruguay.

Szpiniak, Beatriz. 1970

ADDENDUM

Este trabajo de tesis fue presentado el día 11 de diciembre de 1970, en la Facultad de Agronomía, como última obligación curricular. En ese entonces fue necesario denominar las razas fisiológicas identificadas como RN 1, RN 2 y RN 3, debido al hecho de que aún no habían sido designados sus números de orden internacionales, aunque sí ya se había recibido en la División de -- Inmunología Vegetal del Instituto de Fitotecnia de Castelar, la confirmación del Dr. H.H. Flor de que eran razas nuevas en el mundo.--

El Dr. D.E. Zimmer en carta del día 12 de febrero de 1971 informa al Ing. Agr. E.F. Antonelli, de que el material enviado por éste, recibió los -- números de orden internacionales: 366, 367, 368 y 369. Las tres primeras de -- estas razas corresponden a las detectadas en el Uruguay en 1968 y 1969, y de-- signadas en esta tesis como: RN 3, RN 2 y RN 1 respectivamente.⁽⁺⁾

(+) E. F. Antonelli, carta de fecha 24/2/71.--



PRIMERA CONTRIBUCION AL ESTUDIO DE LA ESPECIALIZACION

FISIOLÓGICA DE MELAMPSORA LINI EN EL URUGUAY.

Beatriz Szpiniak.
Trabajo de Tesis.
Diciembre de 1970.

Facultad de Agronomía.
Universidad de la República.

RESUMEN

Mediante una serie diferencial compuesta por las variedades isogénicas internacionales de Flor, las suplementarias del mismo autor -Bisbee o Towner, Grant, Burke y Minnesota sel. o Barnes- y las variedades diferenciales regionales Pergamino Pampa M.A.G., -MAGNIF 133, MAGNIF 134, Buck 9, Pergamino 6879, Kugler C, Calchaquí M.A.G. y Pergamino Flandes M.A.G., se determinaron las razas -RN 1-Ur.A, RN 1-Ur.B, RN 1-Ur.C, RN 1-Ur.D y RN 3-Ur.A de Melampsora lini, a partir de muestras uredosóricas de este parásito recogidas de parcelas experimentales y cultivos de lino oleaginoso en 1969.-

Los biotipos RN 1-Ur.C y RN 1-Ur.D se describen por primera vez en este trabajo; en cambio los biotipos RN 1-Ur.A, RN 1-Ur.B y RN 3-Ur.A se conocen en Argentina bajo la denominación RN Arg.60, RN Arg.61 y RN Arg.66 respectivamente.-

Las razas RN 1-Ur.B y RN 3-Ur.A fueron las más frecuentes, -siendo la primera de ellas, la de distribución más generalizada.-

Con los cinco biotipos aislados en 1969 y el RN 2-Ur.A aislado en 1968, se probaron 29 variedades de los ensayos regionales de la Estación Experimental Dr. Mario A. Cassinoni y del Centro de Investigaciones Agrícolas Alberto Boerger y las seleccionadas del --plantel de este último centro, resultando sólo tres de ellas resistentes a todas las razas utilizadas.-

Se discuten diversos aspectos vinculados con el mejoramiento para resistencia a Melampsora lini, y su relación con la variabilidad del patógeno, a la luz de las últimas teorías sobre las relaciones genéticas hospedante-parásito.-

INTRODUCCION

La roya del lino constituye en nuestro país una de las principales enfermedades de esa oleaginosa. La mayoría de los autores --- coinciden en que Melampsora lini (Pers.) Lév. causa mayores daños --- en los linos textiles, ya que además de disminuir el rendimiento como en los oleaginosos, afecta la calidad de la fibra. Sharvelle⁽⁴⁴⁾ afirma que mientras la roya es una enfermedad endémica en los linos textiles, es epidémica en los oleaginosos. Este autor destaca que --- las pérdidas en el rendimiento son debidas a la defoliación total o parcial del lino. Vallega⁽⁴⁷⁾ agrega que M. lini merma los rendimientos en semilla de los linos oleaginosos debido a la disminución del área fotosintética, la prematura defoliación y el aprovechamiento --- por el parásito de los metabolitos de la planta. Si el ataque se --- produce en los pedúnculos florales, aborta un alto porcentaje de --- flores. Si la roya ataca cuando se han formado las cápsulas, éstas dan pocas semillas que por lo general quedan "chuzas". Si la epifitias es muy severa se detiene el desarrollo de la planta y luego muere. Godoy y Bruni⁽²²⁾ expresan que en los años de fuertes ataques se produce la muerte de las hojas y la consecuente defoliación, lo que evidentemente reduce los rendimientos, aunque no hay información --- precisa del hecho.--

Sarasola y Sánchez de Bustamante⁽⁴²⁾ no encontraron una correlación estadísticamente significativa entre ataque de roya y disminución de rendimiento a campo. Los autores deducen que al ser el lino inducido por el parásito a producir metabolitos favorables para su desarrollo, produce también azúcares y otros glúcidos que le ayudan a aumentar sus rendimientos, y cuando el ataque es débil la acción deletérea del hongo no alcanza para neutralizar ese efecto.--

Los promedios anuales de pérdidas debidas a roya, se calculan del 1 al 10 % de la cosecha total de semilla⁽⁴⁴⁾, pudiendo alcanzar el 20 %⁽¹¹⁾.--

Las condiciones ambientales favorables para el cultivo del lino, son también las adecuadas para el desarrollo del hongo, lo que explica que, por lo general, años de buenos rendimientos sean también los de mayor ataque de roya. En 1952 una primavera fresca y hú

meda en Argentina, precedida de un invierno húmedo provocó graves infecciones, ocasionando en las variedades susceptibles, vuelco de los cultivos y muerte de las plantas⁽²⁴⁾.

Se ha comprobado en Argentina⁽⁴¹⁾ y en nuestro país⁽³¹⁾, que a medida que se retrasa la época de siembra, los rendimientos en aceite y semilla disminuyen, afectados principalmente por las condiciones ambientales, pero no dejando de tener importancia los ataques de roya. Se observa de los ensayos de Paysandú y Salto del año 1969^(*), que en las siembras mástardías, los porcentajes de infección de la roya son mayores en casi todas las variedades del ensayo, hecho éste de importancia si se tiene en cuenta que los agricultores siembran por lo general en el mes de agosto, en lugar de junio que sería la época adecuada para la latitud⁽⁴¹⁾. Vallega⁽⁴⁷⁾ relaciona el aumento de los ataques de roya por el retraso de la fecha de siembra con las condiciones de temperatura y humedad que se dan en las siembras tardías, las que permiten al lino un rápido desarrollo manteniendo tejidos nuevos en la floración y aún en la maduración, dando un sustrato favorable para el desarrollo del parásito. En linos sembrados temprano, la susceptibilidad a roya disminuye a medida que avanza el desarrollo de la planta, tornándose resistente hacia la floración y más aún durante la maduración.-

Es bien sabido que la resistencia genética constituye el único medio de control económico de las enfermedades, que como las royas, afectan a cultivos extensivos. Es también un hecho conocido que las variaciones en el comportamiento fitosanitario de las variedades bajo cultivo son debidas, principalmente a las modificaciones que se produzcan en la población parásita, existiendo numerosos casos conocidos de variedades que tras comportarse durante un prolongado lapso como resistentes, han perdido esa cualidad a causa de la irrupción de alguna nueva raza o biotipo.-

La existencia de razas fisiológicas de M. lini fue evidenciada por primera vez por Henry⁽²⁷⁾ cuando comprobó que cuatro variedades de lino resistentes en Holanda, eran susceptibles en Minnesota. Luego Flor⁽⁷⁾ corroboró la especialización fisiológica de este parásito

(*) Datos suministrados por la Cátedra de Cereales de la F. de Agronomía

al determinar con nueve variedades diferenciales de lino, catorce razas fisiológicas del hongo. En la actualidad se han identificado en todo el mundo más de 300 razas internacionales, con varios biotipos cada una.-

Melampsora lini es una roya autoica, y por lo tanto completa su ciclo exclusivamente sobre lino. La fase repetitiva del hongo es la uredial, que se observa fácilmente a campo, comprobándose con facilidad también la presencia de telios, que se extienden sobre todo en los tallos. Las otras fases del ciclo son difícilmente observables a campo, aunque en Argentina fué comprobado que se cumple el ciclo completo⁽²³⁾, siendo posible que también ocurra en nuestro país, dado que las condiciones ecológicas son similares. Este hecho suministra al patógeno posibilidad de hibridación y recombinación genética, para formar de esta manera nuevas razas. Al ser heterotálico⁽¹⁾ se pueden realizar estudios genéticos mediante cruzamientos y autofecundación de las distintas entidades patógenas, para saber por anticipado qué nuevas razas se harán presentes en el cultivo y adelantar así los trabajos de mejoramiento para resistencia⁽³⁴⁾.-

En Argentina se obtuvieron, autofecundando y cruzando picnios de la raza 19, otras ya existentes y una nueva raza⁽⁴⁸⁾ que apareció luego espontáneamente en los cultivos, identificada en Pergamino en 1944 y 1945, a la que se le asignó el número 40⁽³⁴⁾.-

Otro importante mecanismo de variación en Melampsora lini lo constituye la mutación. Las mutaciones son generalmente recesivas y se necesita, para que el carácter se manifieste, que muten los dos núcleos dicarióticos de una uredospora, o que en la fase haploide muten los núcleos de dos esporas que se van a aparear en la reproducción sexual. En ambos casos hay menos probabilidades de que muten dos o tres pares de genes a que mute uno⁽¹⁶⁾. Estas mutaciones sólo pueden ser detectadas si la variedad diferencial probada posee un solo gene para reacción a roya; si ese gene se encuentra en estado homocigota dominante y el patógeno es heterocigota u homocigota para avirulencia, no lo puede atacar. Aclaremos con un ejemplo: la variedad Dakota que lleva el gene M para resistencia, sólo puede ser atacada por una raza --

que sea a_{M^M} , siendo resistente o inmune frente a una raza A_{M^M} ó $A_{M^M}^{(17)}$.--

Para el fitomejorador es importante saber el porcentaje de mutación relativa de los genes para patogenicidad del hongo. Flor⁽¹⁸⁾ expresa que la frecuencia es baja, pero puede ser mayor a la generalmente citada; por ésto, el investigador que cuenta con una amplia selección de germoplasma resistente, puede utilizarla con éxito frente a las mutaciones del patógeno. Las variedades resistentes a las razas parentales probadas por dicho autor no fueron infectadas por las esporas mutantes irradiadas. Aparentemente, los genes que condicionan avirulencia sobre algunas variedades, entre las que se encuentra Ottawa 770 B, son relativamente estables al ser sometidas a rayos X, pero las radiaciones frente a otras variedades, entre ellas Wildon, presentan frecuencias de mutación más altas. La mayoría de los genes responsables del efecto mutagénico en lino irradiado, pueden ser los mismos que permiten comportarse a una variedad como menos estable a campo.--

La naturaleza de la mutación hacia virulencia en M. lini, puede ser un cambio en un gene, la destrucción de un segmento o de todo un cromosoma⁽¹⁸⁾.--

Schwinghamer⁽⁴³⁾ encontró que las mutaciones inducidas por radiaciones ionizantes eran predominantemente deletéreas, produciendo pérdidas de segmentos donde el parásito lleva los genes para patogenicidad. Las mutaciones se producen generalmente de avirulencia hacia virulencia (dominante a recesivo) y no se revierten. Los cambios producidos por la mutación pueden ser intragénicos (puntos de mutación) o intergénicos (cromosómicos).--

Aunque se han verificado procesos genéticos en algunos hongos que les permiten modificar su patogenicidad, tales como la influencia citoplásmica, la heterocariosis, la parasexualidad o hibridación somática, etc., Flor⁽¹⁹⁾ no encontró que estos procesos estuvieran involucrados en la variación patogénica de M. lini; solamente hubo alguna indicación de herencia citoplásmica en el cruzamiento entre las razas 6 x 10⁽¹⁰⁾.--

Otra forma por la que pueden estar presentes en una zona otras razas del patógeno, es por introducción. A pesar de no haber registros epidemiológicos, sería posible un traslado de uredosporas de M. lini de los cultivos argentinos hacia los nuestros y viceversa. Esto se evidencia por la similitud de razas que existe en ambos países, aún desde las primeras identificaciones, cuando Flor⁽⁸⁾ comprobó la existencia de la raza 19 en nuestro país en 1935, la que fue luego encontrada también en Argentina; esta raza constituyó por muchos años la más abundante en ese país.-

Las introducciones más peligrosas serían las provenientes de otras regiones o zonas, porque se verifica que en distintos hemisferios y continentes, las características patogénicas de las razas — pueden diferir considerablemente.-

Las razas sudamericanas de M. lini se destacan por su amplio rango de virulencia^(49,50,2), atacando a la mayoría de las variedades diferenciales resistentes en Australia, América del Norte y Europa. La presencia de razas más vigorosas y de amplio rango de hospedantes en nuestra región, es explicada por Flor⁽¹¹⁾ por la persistencia del estado uredial durante todo el año, lo cual permite perpetuarse a este tipo de razas.-

En Holanda se determinó la presencia de ocho razas, algunas — de ellas desconocidas hasta entonces, difiriendo sustancialmente de las identificadas en otras regiones del mundo, e incluso en países vecinos⁽³⁰⁾. Valle Ribeiro y Costa Rodrigues⁽⁴⁶⁾ encontraron en Portugal razas diferentes a las identificadas por Flor y a las argentinas.-

Las razas fisiológicas pueden localizarse en determinadas zonas, y se hace necesario conocer las existentes en cada región, así como su frecuencia y distribución geográfica para poder cultivar — las variedades que sean resistentes a las razas allí presentes.-

Estudiando las relaciones entre las distintas regiones, se — puede establecer si existe o no intercambio de razas, y si éste es posible, el conocimiento de las características de las razas existentes en cada una, nos permitirá prepararnos antes de que se introduzcan⁽⁴⁸⁾.-

Con la aparición de nuevas razas, se han registrado en todo el mundo casos de ataques espectaculares. En Argentina, la variedad Bombay, ampliamente utilizada durante dos décadas en los planes de mejoramiento por su resistencia a roya, comenzó a partir de 1958 a ser severamente atacada por la raza 267⁽⁵⁾. Más recientemente, en Canadá la aparición de la raza 300, virulenta sobre Ottawa 770 B marcó el fin de un período libre de roya en las llanuras de Canadá y U.S.A., afectando al 60 % del área linera de Manitoba, ocupada por variedades portadoras del factor L para resistencia a roya de aquella variedad^(28,29). Aunque la resistencia del gene que condiciona reacción a roya de Ottawa 770 B, ya había sido vencida por la raza 22⁽⁴⁹⁾ en Argentina y en el oeste de Australia⁽³³⁾, no se conocía ninguna raza virulenta sobre Ottawa 770 B en Canadá y U.S.A., y por lo tanto esta variedad era ampliamente utilizada en los planes de mejoramiento. De aquí deriva la importancia que adquieren en todo trabajo de selección de variedades resistentes a roya, las investigaciones referentes a la especialización fisiológica de los agentes causales.-

Este trabajo pretende establecer las características patogénicas de las razas fisiológicas de M. lini actualmente presentes en Uruguay, así como también su frecuencia y distribución geográfica, a la vez que realizar una evaluación del plasma germinal actualmente en cultivo o en vías de incorporarse al mismo. Este conocimiento --- brindará bases más sólidas a los trabajos de mejoramiento del lino en lo referente al control genético de aquel parásito.-

ANTECEDENTES

No se había realizado hasta el presente un estudio detallado de la especialización fisiológica de la roya del lino en el Uruguay. Las primeras determinaciones al respecto datan del año 1935, en que Flor, de muestras teleutosóricas procedentes de La Estanzuela que le enviaran Fisher y Boerger, identificó las razas 19 y 20 desconocidas hasta entonces en U.S.A.⁽⁸⁾.-

En cambio, en Argentina, a la que puede considerarse de confor

mar junto con nuestro país una misma zona ecológica en lo que respecta al cultivo del lino, tal tipo de estudios se han venido realizando con cierta continuidad a partir del año 1939. La serie diferencial primitivamente utilizada por Vallega⁽⁴⁹⁾ le permitió determinar en los cultivos de lino, la presencia de las razas 19, 20, 22 y 42, y posteriormente la raza 40⁽³⁴⁾. A partir de 1957 y con el agregado de variedades diferenciales regionales más acordes con los genes de resistencia involucrados en el germoplasma cultivado en ese país, fue posible identificar no menos de 42 razas fisiológicas^(50,2). El número total de razas diferentes determinadas hasta el presente en Argentina se elevaría a 67^(*).--

Dos determinaciones efectuadas en la División de Immunología - Vegetal del Instituto de Fitotecnia de Castelar, I.N.T.A., sobre --- muestras remitidas en 1968 por la Estación Experimental Dr. Mario A. Cassinoni, permitieron comprobar la existencia en Uruguay de las razas RN Arg.60 y RN Arg.63.--

MATERIALES Y METODOS

La determinación de las razas fisiológicas de M. lini se realizó sobre muestras uredosóricas recogidas durante octubre-noviembre - de 1969 de los ensayos de la E.E.M.A.C. (Paysandú), de la Escuela de Agronomía de Salto, del Centro de Investigaciones Agrícolas Alberto Boerger, La Estanzuela (Colonia) y de los cultivos de lino de la región agrícola.--

Las hojas con pústulas fueron colocadas en pequeñas cámaras húmedas individuales, durante 24 horas a temperatura de laboratorio, para producir una reactivación de las mismas. Se realizó un primer repique a espátula sobre cotiledones⁽⁴⁹⁾, previamente rociados con agua, de una mezcla de linos susceptibles compuesta fundamentalmente por las variedades Buenos Aires 106, Bison y Querandí. La utilización de una mezcla de linos susceptibles en lugar de una sola variedad, -

(*) Antonelli, E.F., comunicación personal.

tiene por objeto evitar el eventual "filtrado" de alguna raza que pueda resultar avirulenta sobre ella. Luego de un período de incubación de 24 horas en cámara húmeda a 14-16°C, las plántulas inoculadas se colocaron en invernáculo en compartimentos individuales.⁽⁷⁾

La formación de pústulas uredosóricas ocurrió 10-15 días después de la inoculación, recogién dose el inóculo sobre papel celofán y almacenándolo en heladera en pequeños tubos de vidrio tapados con corchos, hasta que las condiciones de temperatura permitieron el manejo adecuado del patógeno. Este factor es crítico en el desarrollo de M. lini^(26,39), no prosperando el hongo bajo las condiciones de temperatura permanentemente elevadas que se registran en invernáculo desde diciembre a marzo.-

El almacenamiento de uredosporas en heladera común (a 2-4°C) — puede realizarse durante 3-4 meses sin que se produzca una pérdida total de la viabilidad del hongo. Estudios detallados sobre diversos métodos de conservación de uredosporas de M. lini han sido realizados por Flor^(15,21). A partir del mes de marzo se procedió a la multiplicación del inóculo "in vivo", y cuando su producción fue suficiente — se espolvoreó mediante un pequeño ciclón de aluminio una mezcla de esporas y talco (en proporción 1:4 respectivamente), sobre la serie diferencial previamente atomizada con agua. Las plántulas sembradas en macetas de ocho centímetros de diámetro poseían 6-8 hojas verdaderas en el momento de la inoculación⁽¹⁴⁾. Se prefirió observar la reacción sobre estas hojas y no sobre los cotiledones, pues puede no existir — coincidencia entre ambos tipos de infección, y por considerarse la — reacción de las hojas verdaderas más indicativa de la real condición de la planta.-

Luego de ser colocadas 24 horas en cámara húmeda, las plántulas se llevaron a compartimentos en invernáculo hasta el momento de su observación, hecho que se registró aproximadamente 12-15 días después — de la inoculación.-

Las variedades diferenciales utilizadas en la identificación de las razas fisiológicas de M. lini fueron las 18 variedades internacionales propuestas por Flor⁽¹⁴⁾, caracterizadas por presentar tipos de infección extremos y netos, más las suplementarias de este mismo au—

tor -Bisbee o Towner, Grant, Minnesota sel. o Barnes y Burke- y las regionales argentinas adicionadas por Antonelli⁽²⁾, a las que se le agregó la variedad Buck 9 que fuera incorporada recientemente por este autor^(*). Se optó por la utilización de dichos reactivos biológicos teniendo en cuenta la similitud ecológica y varietal existente en Uruguay y Argentina.-

La semilla de todas las variedades diferenciales utilizadas - fue suministrada por la División de Immunología Vegetal del Instituto de Fitotecnica de Castelar, I.N.T.A. y multiplicada en la E.E.M. A.C. durante 1969.-

Las variedades internacionales y suplementarias de Flor presentan la característica de poseer individualmente un solo gene de resistencia a roya, lo cual permite una determinación más precisa de la patogenicidad de las razas de una determinada región, haciendo posible un conocimiento más completo y preciso del germoplasma, facilitando así la obtención de variedades resistentes. Las líneas isogénicas, por otra parte, son básicas para realizar estudios sobre mutación e hibridación de las royas, permitiendo la determinación del potencial patógeno de las mismas, como así también para la investigación de la naturaleza de la resistencia, particularmente del tipo hipersensitivo⁽¹⁴⁾.-

Las variedades regionales utilizadas, integrantes del germoplasma regional rioplatense empleado en tareas de mejoramiento, demostraron poseer factores de resistencia distintos a los de las variedades diferenciales de Flor, lo que permitió resolver las razas clasificadas como internacionales en nuevas razas o biotipos⁽³⁾. De aquí que resulte de un interés práctico inmediato conocer las características de patogenicidad de la población de M. lini sobre este grupo de variedades en particular.-

Las variedades Pergamino 6879, Kugler C, Calchaquí M.A.G. y -- Pergamino Flandes M.A.G., incluidas como "trampa" y resistentes a la totalidad de las razas de M. lini detectadas hasta el presente en la región, cumplen la importante tarea de permitir la detección inmediata de un cambio en la patogenicidad del hongo, como ocurriría si alguna de ellas fuera eventualmente atacada. La aparición de un nuevo

(*) Antonelli, E.F. , comunicación personal.

biotipo virulento sobre las mismas requerirá su inmediata consideración en los planes de mejoramiento ante la posibilidad de su incremento y difusión.-

La clasificación de las razas fisiológicas se hizo de acuerdo a la numeración internacional de Flor^(*) y los biotipos determinados dentro de cada grupo por las variedades suplementarias y regionales, se designaron con letras precedidas por la abreviatura Ur., que signifique el país de origen, en nuestro caso Uruguay.-

En algunos casos las muestras analizadas demostraron estar compuestas por más de una raza, en cuyo caso se procedió, cuando la combinación patogénica así lo permitió, a estudiar separadamente cada raza a partir del inóculo producido sobre las variedades diferenciales que permitieron tal separación.-

La clasificación de la reacción de los hospedantes diferenciales se realizó en base al tipo de infección resultante. Este último puede considerarse como la expresión visible de la interacción de los complejos génicos y citoplásmicos, tanto del hospedante como del patógeno, los cuales pueden ser afectados por el ambiente. El tipo de infección mide simultáneamente la susceptibilidad del hospedante y la virulencia del patógeno⁽¹⁴⁾.-

Las clases de reacción pueden ser modificadas por las condiciones ambientales, sobre todo por el aumento de la temperatura; por esta razón es preferible realizar las determinaciones en otoño e invierno. El óptimo de germinación de las uredosporas es entre 15 y 18°C, pero pueden hacerlo entre 0.5 y 25°C. Con temperaturas altas de 36°C se desarrolla necrosis alrededor de los uredosoros, y si está acompañada de humedad crecen organismos secundarios sobre las partes necróticas sustituyendo a la roya.⁽³⁹⁾-

Las variedades diferenciales empleadas para la identificación presentan en general reacciones extremas, de inmunidad o susceptibilidad, lo que facilita la clasificación, porque sobre estas reacciones el ambiente tiene poca influencia.-

Las clases de reacción del hospedante y la descripción del correspondiente tipo de infección se indican a continuación .-

(*) Las razas internacionales aisladas se designan provisoriamente como RN 1, RN 2 y RN 3, pues aún no se les ha asignado número de orden.

Clase de reacción Tipo de infección del hospedante	Descripción	Alteraciones histológicas (Sharvelle ⁴⁴)
IMUNE	0 No hay evidencia macroscópica de infección.	Los tejidos no presentan síntomas de la presencia del parásito.
RESISTENTE	0; Puntos o manchas necróticas, sin formación de uredosoros.	Las células del hospedante en la zona afectada están destruidas y son reemplazadas por una masa oscura de tejido necrótico. No se observan hifas entre los restos de las células.
MODERADAMENTE RESISTENTE	1 Uredosoros muy pequeños desarrollados en regiones necróticas.	Las células del hospedante que rodean a los uredosoros están destruidas. Las células del mesófilo son irregulares, oscuras, presentando segmentos de hifas del hongo. Las células epidérmicas no se destruyen. Habría un balance simbiótico entre hospedante y parásito.
MODERADAMENTE SUSCEPTIBLE	2 Uredosoros pequeños a medianos desarrollados en regiones necróticas.	Idem al anterior.
SUSCEPTIBLE	3 Uredosoros medianos pero vigorosos, rodeados de una región clorótica, extendiéndose por lo general a ambos lados de la hoja.	En la zona inmediata a los uredosoros se destruyen los cloroplastos. No hay necrosis celular. El balance simbiótico es imperfecto, a favor del patógeno.
SUSCEPTIBLE	4 Uredosoros grandes, vigorosos, que terminan por ser confluentes, extendiéndose a ambos lados de la hoja.	Complejas estructuras histológicas.

Se suelen utilizar los signos + y - en cada tipo de infección, para indicar diferencias cuantitativas presentes por el vigor de esporulación del hongo.-

Con las razas fisiológicas identificadas se inocularon en invernáculo las variedades presentes en los ensayos regionales conducidos por la E.E.M.A.C. y el C.I.A.A.B. en 1969, así como también las líneas y variedades seleccionadas del plantel del C.I.A.A.B. y sometidas a ensayos comparativos ese año. La semilla empleada en las pruebas fue suministrada por este último centro de investigación.-

RESULTADOS

De las 110 muestras recogidas sobre parcelas experimentales y del gran cultivo, se analizaron 75 a causa de fallas en la multiplicación o bien por no haber resultado inicialmente viables. De ellas se lograron realizar 93 aislamientos que, en base a la serie de variedades diferenciales regionales utilizada, corresponderían a cinco distintas razas o biotipos, pertenecientes a dos grupos internacionales. Las características patogénicas de las mismas se describen en el cuadro 1.-

Las variedades incluídas en el cuadro 2, son las que presentan reacciones diferenciales que permiten la separación de los biotipos a nivel regional. Las que permanecen en este cuadro a pesar de tener reacciones idénticas frente a todos los biotipos identificados en nuestro país, tienen importancia porque en la Argentina se encuentran razas detectables solamente con la inclusión de estas variedades, las cuales podrían también estar presentes en Uruguay.-

Las razas identificadas corresponden a los grupos internacionales RN 1 y RN 3^(*).-

Grupo Internacional RN 1.

Se caracteriza esencialmente por su avirulencia sobre las variedades Ottawa 770 B y Wilden, atacando las 16 restantes variedades internacionales isogénicas de Flor.-

Las cuatro razas o biotipos determinados dentro de este grupo, presentaron patogenicidad común sobre Grant, Burke, MAGNIF 133 y ---

(*) RN = raza nueva.

Cuadro 1. Patogenicidad de las razas fisiológicas de M. lini aisladas en Uruguay en 1969, frente a la serie diferencial utilizada.

Variedades diferenciales	Genes para resistencia	Razas				
		RN 1				RN 3
		Ur.A**	Ur.B	Ur.C	Ur.D	Ur.A
Internacionales						
Ottawa 770 B, C.I. 355	L	R	R	R	R	S
Dakota, C.I. 1071	M	S	S	S	S	S
Bombay, C.I. 42	N	S	S	S	S	S
Stewart, C.I. 1072	L ²	S	S	S	S	S
Cass, C.I. 1182	M ³	S	S	S	S	S
Koto, C.I. 842	P	S	S	S	S	S
Clay, C.I. 1188	K	S	S	S	S	S
Polk, C.I. 1191	N ¹	S	S	S	S	S
Birio, C.I. 1085	L ⁶	S	S	S	S	S
Kenya, C.I. 709	L ⁴	S	S	S	S	S
Akmolinsk, C.I. 515	P ¹	S	S	S	S	S
Abyssinian, C.I. 701	P ²	S	S	S	S	S
Leona, C.I. 836	P ³	S	S	S	S	S
Wilden, C.I. 1193	L ⁵	R	R	R	R	R
Williston Brown, C.I. 803-1	M ¹	S	S	S	S	S
Victory A, C.I. 1170	M ⁴	S	S	S	S	S
Bowman, C.I. 1184	K	S	S	S	S	S
Bison, C.I. 389	L ⁹	S	S	S	S	S
Suplementarias						
Bisbee, C.I. 1336	L ⁸	S	S	R	S	S
Grant, C.I. 1194	K	S	S	S	S	S
Minnesota sel., C.I. 438	L ⁷	R	S	S	S	MR-MS
Burke, C.I. 1180	L ¹	S	S	S	S	S
Regionales						
Pergamino Pampa M.A.G.	-	R	R	R	R	S
MAGNIF 134	-	R	R	S	R	R
MAGNIF 133	-	S	S	S	S	S
Buck 9	-	R	R	R	S	R
Calchaquí M.A.G.	-	R	R	R	R	R
Kugler C	-	R	R	R	R	R
Pergamino Flandres M.A.G.	-	R	R	R	R	R
Pergamino 6879	-	R	R	R	R	R

Cuadro 2. Patogenicidad de las razas fisiológicas de M. lini aisladas en 1968-69, frente a las variedades diferenciales elegidas para uso regional.

Variedades diferenciales	Razas					
	RN 1			RN 2		RN 3
	Ur.A	Ur.B	Ur.C	Ur.D	Ur.A	Ur.A
Bombay	■ ■ ■ ■ ■	■ ■ ■ ■ ■	■ ■ ■ ■ ■	■ ■ ■ ■ ■	■ ■ ■ ■ ■	■ ■ ■ ■ ■
Ottawa 770 B						■ ■ ■ ■ ■
Stewart	■ ■ ■ ■ ■	■ ■ ■ ■ ■	■ ■ ■ ■ ■	■ ■ ■ ■ ■	■ ■ ■ ■ ■	■ ■ ■ ■ ■
Wilden					■ ■ ■ ■ ■	
Bisbee o Towner	■ ■ ■ ■ ■	■ ■ ■ ■ ■		■ ■ ■ ■ ■	■ ■ ■ ■ ■	■ ■ ■ ■ ■
Grant	■ ■ ■ ■ ■	■ ■ ■ ■ ■	■ ■ ■ ■ ■	■ ■ ■ ■ ■	■ ■ ■ ■ ■	■ ■ ■ ■ ■
Minnesota sel. o Barnes		■ ■ ■ ■ ■	■ ■ ■ ■ ■	■ ■ ■ ■ ■	■ ■ ■ ■ ■	■ ■ ■ ■ ■
Burke	■ ■ ■ ■ ■	■ ■ ■ ■ ■	■ ■ ■ ■ ■	■ ■ ■ ■ ■	■ ■ ■ ■ ■	■ ■ ■ ■ ■
Pergamino Pampa M.A.G.						■ ■ ■ ■ ■
MAGNIF 134			■ ■ ■ ■ ■			
MAGNIF 133	■ ■ ■ ■ ■	■ ■ ■ ■ ■	■ ■ ■ ■ ■	■ ■ ■ ■ ■	■ ■ ■ ■ ■	■ ■ ■ ■ ■
Buck 9				■ ■ ■ ■ ■		
Calchaquí M.A.G.						
Kugler C						
Pergamino Flandes M.A.G.						
Pergamino 6879						

Referencias: ■ ■ ■ ■ ■ susceptible; ————— resistente;

■ ■ ■ ■ ■ moderadamente resistente a
■ ■ ■ ■ ■ moderadamente susceptible.

Pergamino Pampa M.A.G. (virulencia sobre las tres primeras y avirulencia sobre la última), pero fueron distinguibles entre sí por las reacciones diferenciales de los linos Minnesota sel., Bisbee, MAGNIF 134 y Buck 9.-

El biotipo designado como RN 1-Ur.A es avirulento sobre Minnesota sel., MAGNIF 134 y Buck 9 y se correspondería con el RN-Arg.60 aislado en Argentina^(*). El RN 1-Ur.B se diferencia del anterior por atacar a Minnesota sel., sería equivalente al RN-Arg.61. El biotipo RN 1-Ur.C es el único dentro del grupo avirulento sobre Bisbee y virulento sobre MAGNIF 134, mientras que el RN 1-Ur.D se caracteriza por su virulencia sobre Buck 9. Estos dos biotipos se describen por primera vez en la región linera rioplatense.-

Grupo Internacional RN 3.

Se caracteriza por atacar a la totalidad de las variedades diferenciales internacionales, a excepción de Wilden. Con respecto a las restantes variedades de la serie diferencial utilizada, los aislamientos correspondientes a esta raza fueron virulentos sobre Bisbee, ---- Grant, Burke, Pergamino Pampa M.A.G. y MAGNIF 133. La reacción de Minnesota sel. es variable según las condiciones ambientales, de moderadamente resistentes a moderadamente susceptible. Por su parte, MAGNIF 134 y Buck 9 fueron resistentes a esta raza; ésta sería similar a la designada en Argentina como RN-Arg.66.-

Ninguna de las variedades regionales "trampa" fue atacada por los 98 aislamientos realizados.-

Comprobación de la presencia del grupo internacional RN 2 durante 1968.

Dos muestras enviadas en 1968 por la E.E.M.A.C., procedentes de dos localidades del departamento de Río Negro, fueron identificadas en la D.I.V. del Instituto de Fitotecnica de Castelar, I.N.T.A., como correspondientes a las razas RN-Arg.60 y RN-Arg.63^(*). Esta última --

(*) Antonelli, E.F., comunicación personal.

se caracteriza por atacar a 17 de las variedades internacionales, con excepción de Ottawa 770 B. A diferencia de los dos grupos anteriormente descritos, la raza RN-Arg.63 es virulenta sobre Wilden, un hecho de particular importancia, pues como se verá más adelante el o los factores de resistencia de esta última variedad parecen integrar el germoplasma linero rioplatense. Además, este biotipo, que se designará localmente como RN 2-Ur.A es virulento sobre Bisbee, Grant, Minnesota sel., Burke y MAGNIF 133, siendo Pergamino Pampa M.A.G., MAGNIF 134 y Buck 9 resistentes al mismo; tampoco logró atacar a las variedades utilizadas como "trampa" (cuadro 2).--

Frecuencia y distribución de las razas fisiológicas aisladas en 1969.

En el cuadro 3 se aprecia que las razas RN 1-Ur.B y RN 3-Ur.A, ya conocidas en Argentina como RN-Arg.61 y RN-Arg.66 respectivamente, fueron las más abundantes, puesto que representaron cada una, el --- 31.6 % de los aislamientos realizados. Ellas fueron igualmente las de distribución más generalizada como se puede observar en el cuadro 4 y figura 1, particularmente la RN 1-Ur.B ya que fue determinada en 21 localidades, mientras que la RN 3-Ur.A lo fue en 13.--

Las dos nuevas razas RN 1-Ur.C y RN 1-Ur.D fueron encontradas principalmente en parcelas de enayos experimentales, lo que demuestra la importancia de un muestreo en lugares donde existe una mayor variabilidad genética del hospedante, otorgando al parásito más oportunidades de manifestar su propia variabilidad genética, y detectar así la presencia de nuevas razas antes de su generalización en el gran cultivo.--

La raza RN 1-Ur.D fue particularmente abundante en la Escuela de Agronomía de Salto y la RN 3-Ur.A lo fue en la E.E.M.A.C. y en el C.I.A.A.B.--

Comportamiento Varietal

Una vez identificados los biotipos regionales de M. lini, se procedió a estudiar el comportamiento de las variedades de los ensayos regionales conducidos durante 1969 por la E.E.M.A.C. y el C.I.A.--

Cuadro 3. Frecuencia de las razas fisiológicas de M. lini aisladas en Uruguay en 1969.

Razas	Parcelas experimentales			Gran Cultivo		Frec. total	%
	Localidad	Frec. parcial	Frec. total	%	Frec.		
RN 1-Ur.B	Paysandú*	9					
	Salto **	1	13	21.3	18	31	31.6
	Colonia***	3					
RN 3-Ur.A	Paysandú	13					
	Salto	3	21	34.5	10	31	31.6
	Colonia	5					
RN 1-Ur.D	Paysandú	7					
	Salto	7	15	24.6	3	18	18.4
	Colonia	1					
RN 1-Ur.C	Paysandú	3					
	Salto	2	7	11.4	3	10	10.2
	Colonia	2					
RN 1-Ur.A	Paysandú	4					
	Salto	0	5	8.2	3	8	8.2
	Colonia	1					
		61	100	37	100	98	100

* Estación Experimental Dr. Mario A. Cassinoni.

** Escuela de Agronomía.

*** Centro de Investigaciones Agrícolas Alberto Boerger, La Estanzuela.

Cuadro 4. Número de localidades en que fueron halladas las razas fisiológicas de M. lini aisladas en Uruguay en 1969.

Razas	Parcelas Experimentales	Gran Cultivo	Total
RN 1-Ur.B	3	18	21
RN 3-Ur.A	3	10	13
RN 1-Ur.D	3	3	6
RN 1-Ur.C	3	3	6
RN 1-Ur.A	2	3	5

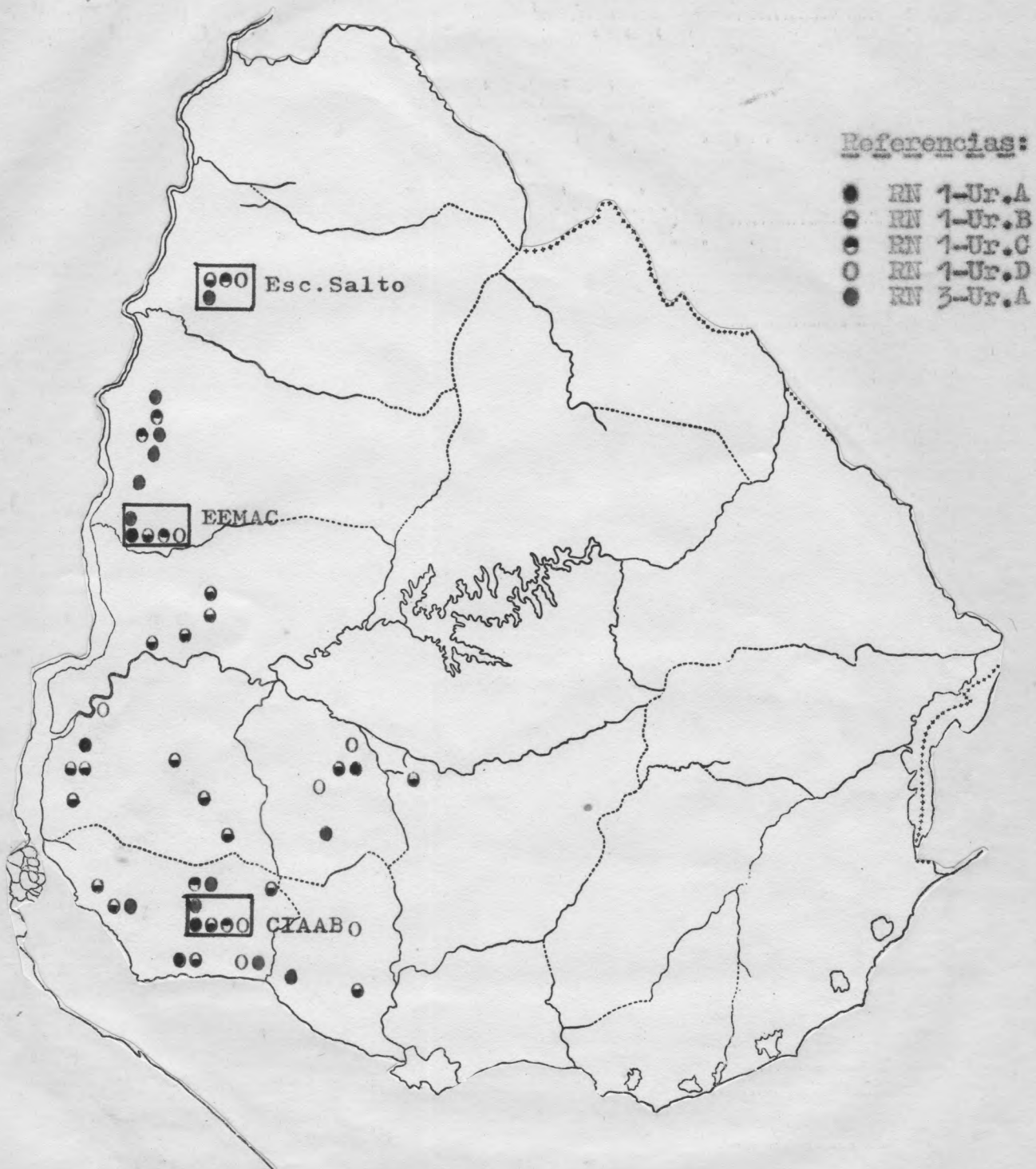


Fig. 1. Distribución geográfica de las razas de Melampsora lini aisladas en Uruguay en 1969.-

A.B., así como también las seleccionadas del plantel de este último dentro de investigación. Estas variedades también fueron probadas con la raza RN 2-Ur.A, aislada en 1968.-

El origen de estas variedades y el comportamiento de las mismas frente a estas seis razas, se expone en el cuadro 5.-

Las variedades Oliveros Timbú, Pergamino Puelche, Querandí, - Tezanos Pinto Taragüí, Oliveros Toba y Santa Catalina N°6 son susceptibles frente a todas las razas probadas. Asimismo, todas las razas demostraron ser virulentas frente a las variedades seleccionadas del plantel del C.I.A.A.B. y H-971 F₅, H-878 F₈, H-877 F₈, H-876 F₈, H-850 F₈, D.C.11745 y aH-827 F₄-49.-

Oliveros Timbú, Oliveros Toba y Pergamino Puelche comenzaron a ser susceptibles cuando se hicieron presentes razas virulentas sobre la variedad Bombay, que era el padre que les confería resistencia a roya.-

Santa Catalina N° 6, variedad relativamente reciente, portadora del factor para resistencia de Bombay, era de esperar que fuera susceptible a todas las razas virulentas sobre esa diferencial, hecho verificado con las razas aquí determinadas y las presentes en Argentina.-

La variedad Tezanos Pinto Taragüí, si bien susceptible a las razas aisladas en Uruguay, ha demostrado ser heterogénea (plantas resistentes y susceptibles) frente a las razas avirulentas sobre Stewart⁽²⁾. Se deduciría entonces que en esa variedad existirían plantas portadoras del gene L².-

La variedad Querandí, sin embargo, es susceptible desde los comienzos de los trabajos con M. lini en Argentina^(49,50,2).-

Respecto a las restantes variedades de este grupo no se posee información anterior.-

Un segundo grupo lo constituirían las variedades Tabaré y H2, seleccionadas hace muchos años en La Estanzuela y presentes en los ensayos regionales, que resultaron ser susceptibles a todas las razas excepto a la RN 1-Ur.A, frente a la cual son segregantes. No se dispone de otros antecedentes sobre el comportamiento de estos dos linos en la región rioplatense.-

Guadro 5. Comportamiento de las variedades incluidas en los ensayos regionales conducidos por la E.E.M.A.G. y el C.I.A.A.B. y de las variedades seleccionadas del país y llevadas a ensayos comparativos en ese año, frente a las razas de lino.

Variedades	Origen*	Razas		
		RN 1		
		Ur. A	Ur. B	Ur. C
Oliveros Finbú	(Bombay x P.6899) x P. 6962/40-1			
Pergamino Puelche	(Bombay x P.6899) x P. 7223-1			
Merandí	Selección de lino común denominado Malabrigo, de Pergamino.			
Pezanos Pinto Taragüí	Selección de lino común denominado Malabrigo, de la zona de Racodo, Entre Ríos.			
Oliveros Tobá	(Bombay x P.6899) x C.I.479.			
Agua Catalina N° 6				
H-971 F ₅ ** (CIA 993)				
H-878 F ₈ (CIA 1022)				
H-877 F ₈ (CIA 1023)				
H-876 F ₈ (CIA 1024)				
H-850 F ₈ (CIA 1042)				
D.O. 11745 (CIA 1380)				
aH-827 F ₄ -49 (CIA 1465)				
Tabaré				
H 2				
Pergamino Mocoretá	(Indian 1206 x H 457 F ₂ -9-1) x C.I. 975 x (C.I. 6140 x Bombay) x H 480 F ₂ -9-3-2.			
H-974 F ₈ (CIA 991)				
H-894 F ₈ (CIA 1000)				
H-880 F ₈ (CIA 1020)				
H-708 F ₂ -2-1 (CIA 1078)				
aH-683 F ₂ -5-0-0-2-11 (CIA 1486)				
La Provisión 18	Selección de lino común de la zona de Pergamino.			
SEP 6112 DEG 30745 (CIA 1356)				
Paraná INEA	(Bombay x P.6899) x P.6098-17-5-1.			
Duck 114	Selección lino común. La Dulce.			
Encagua INEA	(Bombay x P.6899) x P.7223-1 x C.I.975 x (Bison x Ottawa 770 B).			
x SEP 7039 (CIA 1253)				
x SEP 6912 (CIA 1294)				
x aH-672 F ₂ -4-0-0-1-1 (CIA 1482)				

Otro grupo de variedades estaría formado por Pergamino Mocoretá, H-974 F₅, H-894 F₈, H-880 F₈, H-708 F₃-2-1 y aH-683 F₅-5-0-0-2-11, que fueron segregantes para las razas RN 1-Ur.A, RN 1-Ur.B, --- RN 1-Ur.C, RN 1-Ur.D y RN 2-Ur.A y susceptibles a RN 3-Ur.A; aparentemente el bagaje genético que llevarían estas variedades para resistencia a roya sería similar.-

Anteriormente⁽²⁾ Pergamino Mocoretá presentó reacción similar a la de las variedades del primer grupo descrito, por tener como antecesor común a la variedad Bombay; sin embargo el pedigree restante es muy complejo y probablemente a ello se deba la diferencia en reacción a roya.-

Dos de las variedades ensayadas, La Previsión 18 y E.E.P. --- 6112 DFG 30745 resultaron ser segregantes frente a todas las razas excepto la RN 2-Ur.A.-

Debe destacarse que solamente las razas virulentas sobre Wil-den atacan a la totalidad de las plantas de la variedad La Previsión 18, por lo que puede suponerse que existan dentro de esta última el factor de resistencia L⁵⁽²⁾.-

Una reelección sobre todas estas variedades segregantes, permitiría aumentar la resistencia de las mismas a M. lini.-

Las variedades Paraná I.N.T.A., Rancagua I.N.T.A. y Buck 114 fueron resistentes a las razas avirulentas sobre las diferenciales regionales Pergamino Pampa M.A.G. y Ottawa 770 B. Las dos primeras llevarían, además del factor de resistencia de Bombay, aquel o aquellos factores provenientes de P. 6098-17-5-1 (emparentado con Pergamino Pampa) y Ottawa 770 B respectivamente, intervinientes en la formación de las mismas. Por su parte Buck 114, es también potencialmente susceptible a razas avirulentas sobre Bombay por carecer del gene para resistencia de esta última⁽²⁾.-

El grupo de mayor importancia en cuanto a resistencia a las razas de roya identificadas en nuestro país, lo integran las variedades E.E.P. 7039, E.E.P. 6912 y aH-672 F₅-4-0-0-1-1 del plantel del C.I.A.A.B. La importancia de estas variedades radica en que llevan varios años de observación de su comportamiento a campo, por lo ---

cual fueron seleccionadas, ya que reúnen muy buenas características agronómicas. La variedad Pergamino 6879, resistente a campo y en invernáculo a todos los aislamientos realizados, sin embargo fue eliminada del plantel del C.I.A.A.B. en 1969 debido a bajos rendimientos^(*). A pesar de ello, esta variedad y las tres anteriores podrían ser muy buenos padres para transmitir resistencia a roya a la descendencia.--

DISCUSION

Las razas fisiológicas de M. lini presentes en 1969 en nuestro país, presentaron un amplio rango de patogenicidad, ya que atacaron en conjunto a todas las variedades de la serie diferencial, excepto Wilden. Teniendo en cuenta que en 1968 se identificó para Uruguay, la raza RN 2-Ur.A a la cual Wilden es susceptible, hay posibilidades de que existan en un futuro más o menos cercano, razas virulentas sobre todas las variedades de la serie diferencial.--

En el cambio de las razas y de sus frecuencias, tiene fundamental importancia la composición del complejo varietal cultivado, ya que la tarea de mejoramiento tiende a oponer cada vez mayores barreras genéticas a la virulencia del patógeno. Esto a su vez tenderá a producir por recombinación u otros medios, formas virulentas o a hacer prevalecer genotipos hasta entonces pasivos. La raza 19 y posteriormente la 246, ambas avirulentas sobre Bombay, fueron las más abundantes en Argentina, a favor de una diversidad varietal susceptible. La súbita presencia en 1958 de la raza 267 coincidió con un período de expansión de cultivares descendientes de Bombay, utilizado como padre de linos oleaginosos desde 1937⁽³⁵⁾. En 1960, el 36 % de los aislamientos realizados fueron virulentos sobre esta diferencial⁽²⁾. Actualmente ese porcentaje se elevaría a más del 80 %^(**).--

(*) Jasa, P., comunicación personal.

(**) Antonelli, E.F., comunicación personal.

Favret⁽⁶⁾ afirma que bajo condiciones naturales, donde la varia bilidad genética en el hospedante se preserva por distintos mecanis- mos, habrá muchas razas patogénicas, pero ninguna prevalecerá como - para eliminar a las otras. Es así como la raza 283-Arg.20, identifi- cada por primera vez en Argentina en 1959, volvió a determinarse en 1960⁽²⁾, reapareciendo recién en 1969^(*), pero su frecuencia nunca - fue elevada. Este hecho se puede explicar por la falta de relación - existente entre el vigor de una raza y el número de diferenciales -- que ataca⁽¹³⁾. Dicha raza tiene la particularidad de ser virulenta - sobre todas las variedades internacionales y suplementarias de Flor; este autor ya había previsto la posibilidad de que alguna nueva raza fuera capaz de atacar a todas las variedades diferenciales⁽¹¹⁾. Sin embargo, esta raza tan virulenta sobre la serie internacional, no es capaz de atacar a las diferenciales regionales Buck 9 y MAGNIF 134, ni a las variedades utilizadas como "trampa", e incluso se han encon- trado nuevas líneas inmunes a ella⁽⁴⁰⁾.-

Las razas identificadas en nuestro país en muestras recogidas en 1969, así como las determinadas en 1968, también atacan sin excep- ción a Bombay y a un amplio rango de variedades diferenciales. Aun- que no se dispone de datos concretos sobre la composición varietal - cultivada en Uruguay, se sabe de la difusión de cultivares argenti- nos descendientes de Bombay.-

Oliveros Timbú, actualmente en certificación, presenta aproxi- madamente un 50 % de plantas resistentes a las razas avirulentas so- bre Stewart pero virulentas sobre Bombay (ej: 292, 293, 291 y 267). Frente a las razas capaces de atacar a ambas diferenciales presenta, en cambio, 100 % de plantas susceptibles⁽²⁾. Se ha determinado que - las plantas de Oliveros Timbú resistentes al primer grupo de razas, llevan, además del gene de Bombay, el correspondiente a Stewart⁽³⁾.-

Del análisis del comportamiento del material conducido por la E.E.M.A.C. y el C.I.A.A.B. se destacan las variedades E.E.P. 7039, - E.E.P. 6912 y AH-672-F₅-4-0-0-1-1, portadoras posiblemente de facto- res que condicionan un amplio espectro de resistencia; la primera de ellas es conocida en Argentina como resistente a todos los biotipos allí determinados^(*).-

(*) Antonelli, E.F., comunicación personal.

Los genes de resistencia de Ottawa '770 B, Wilden y Pergamino - Pampa M.A.G., serían parcialmente efectivos frente a la actual gama patogénica de M. lini en nuestro país.-

El ensayo del material al estado de plántula constituye, sin duda, una valiosa ayuda para el fitotecnista en sus tareas de selección, las que sin embargo deben complementarse con observaciones a campo dada la posibilidad de que existan otros tipos de resistencia, manifestables sólo en planta adulta.-

Según Sharvelle⁽⁴⁴⁾ juega un papel importante en la resistencia o susceptibilidad de las variedades de lino, la rigidez de la membrana epidérmica. En las variedades susceptibles el hongo penetraría — por los estomas y formaría uredosoros atravesando la epidermis; en cambio, si el lino es resistente, la membrana epidérmica no se rompería y el hongo se vería impedido de reproducirse. Otro hecho relacionado con la resistencia y susceptibilidad del lino, es la diferencia en el número, tamaño y movilidad de los estomas en las distintas variedades. Este hecho, observado por Sharvelle, podría tener relación con alguna de nuestras variedades en ensayo, que son susceptibles en pruebas de invernáculo, dando pústulas de tipo 4 aunque no muy abundantes, pero comportándose muy bien a campo. Tal sería el caso de — Oliveros Timbú que llegó presentar un máximo de infección a campo de sólo 20 % en Paysandú, para la tercera y cuarta época de siembra^(*), siendo la variedad de mejor comportamiento en los ensayos regionales⁽³¹⁾.—

De todo esto puede deducirse que en la resistencia a roya tienen influencia, además de los elementos genéticos que determinan — efectos fisiológicos en la planta; otros factores como son el estado vegetativo, las barreras mecánicas y las condiciones ambientales.-

No se conoce exactamente cuáles son los requerimientos fisiológicos de las distintas razas de M. lini, pero resulta evidente que — una raza difiere de otra, entre otras cosas, por tener distintas exigencias nutricionales. Turel⁽⁴⁵⁾ lo comprobó en cultivos saprofíticos de M. lini, observando que existían diferencias específicas entre ra-

(*) Datos suministrados por la Cátedra de Cereales de la F. de Agronomía

zas, por nutrientes tanto orgánicos como inorgánicos.--

Según Hadwinger y Fulger⁽²⁵⁾, son las ribonucleasas las responsables de la respuesta resistente, lo cual fue corroborado experimentalmente. Estos autores comprobaron que existía una síntesis de proteínas diferente entre las líneas resistentes y susceptibles de lino.

Littlefield y Aronson⁽³⁷⁾ encontraron que las razas que producen una reacción inmune sobre determinada variedad de lino, interrumpen el crecimiento de sus hifas a las 24 horas, mientras que sobre variedades moderadamente susceptibles y susceptibles, el crecimiento continúa. Observaron también que cuando una variedad es susceptible a determinada raza de M. lini, el hospedante produce escasa cantidad de metabolitos y de poca actividad. En cambio, en la reacción hipersensible, hay gran difusión de metabolitos tóxicos producidos por las células parasitadas de esa variedad de lino, lo cual induce al colapso de sus propias células, no permitiendo por lo tanto prosperar al hongo. La acción tóxica tiene la propiedad de alterar la permeabilidad de las células produciendo plasmólisis en las mismas.--

Littlefield⁽³⁶⁾ indagó resistencia en variedades de lino susceptibles frente a determinada raza, comprobando que la resistencia del lino a la roya es un fenómeno localizado y no sistémico, produciéndose un cierre de estomas y una competencia por los sitios de entrada.--

Luego de haber trabajado con M. lini durante 20 años, Flor⁽¹⁶⁾ en 1955 enuncia su teoría gene a gene, ya esbozada desde 1942, donde expresa que para cada gene que condiciona reacción a roya en el hospedante, existe un gene para patogenicidad en el parásito. Este alto grado de especificidad del organismo productor de la roya del lino, sugiere una evolución paralela entre el hongo y el hospedante, donde ambos desarrollaron sistemas génicos complementarios.--

En estudios anteriores, Flor^(9,10,11,12) ya había comprobado que la herencia de la resistencia en lino es dominante, mientras que la virulencia del patógeno se hereda en forma recesiva, excepto sobre Williston Brown⁽¹¹⁾; en consecuencia, el número de pares de genes recesivos de cada raza del hongo, es igual al número de diferenciales que ataque más o menos uno, dependiendo de si Williston Brown es re--

sistente o susceptible⁽¹³⁾.--

Este autor ha encontrado hasta la fecha, 25 pares de genes que condicionan resistencia en lino a las razas norteamericanas de M. lini, ubicados en tres series alélicas, L, M y K, que se comportan como independientes, y otras dos series, N y P, que se localizan en loci ligados. La serie alélica L está compuesta por 11 alelos, L a L¹⁰; la serie M lleva seis alelos, M a M⁵, mientras que la K sólo contiene un alelo. Las series ligadas N y P llevan tres y cuatro alelos, de N a N² y de P a P³ respectivamente.--

Aún no está definitivamente comprobado, si los integrantes de estas cinco series son realmente alelos o solamente pseudoalelos⁽¹⁶⁾. Si los genes para resistencia a roya tienen alelos mutuamente excluyentes en cada uno de los cinco loci, no es posible incorporar en una misma variedad de lino, más que cinco genes para resistencia, a menos que se encuentren genes adicionales en otros loci, o que se produzca crossing-over entre los mismos genes anteriormente designados como alelos. La prueba de que los alelos no son mutuamente excluyentes, se obtiene cuando se produce un crossing-over entre dos alelos distintos de un mismo gene. Esto hace que sean transmitidos como únicos, pudiendo así desarrollarse líneas de lino con más de cinco genes para resistencia⁽²⁰⁾.--

En cambio, no hay evidencia hasta el presente de que los genes del patógeno estén en series alélicas, porque una raza puede atacar a dos o más variedades que lleven genes para resistencia de una misma serie. Existen razas que atacan simultáneamente a Ottawa 770 B (L), Stewart (L²) y Bisbee (L⁸), como ocurre con la raza RN 3-Ur.A.--

No fueron identificadas hasta el presente en Argentina, razas con virulencia simultánea sobre los factores alélicos de MAGNIF 133 y MAGNIF 134⁽³⁾. Sin embargo, de las determinaciones realizadas en nuestro país, se ha aislado la raza RN 1-Ur.C, con genes de virulencia sobre ambos alelos, lo cual confirmaría lo antedicho.--

Según esta teoría, el parásito tiene ventajas en la competencia frente al hospedante, porque éste está limitado a cinco genes para resistencia y el patógeno no lo está en cuanto a la acumulación --

de genes para virulencia. La limitación que tendría el parásito sería, que debe poseer genes para virulencia que actúen sobre todos los genes para resistencia del hospedante, para poderlo atacar. Así, por ejemplo, si una variedad de lino posee sólo el gene NN de Bombay, una raza de M. lini, por más genes para virulencia que posea, la podrá atacar solamente si lleva el par $a_N^a_N$.

En las variedades que llevan un factor para resistencia, que ha sido vencido por la presencia de un patógeno virulento, puede incorporarse por retrocruza, un nuevo gene para resistencia frente al cual no exista un biotipo del patógeno que lo supere. A las variedades que llevan el factor de Bombay (NN), se les puede incorporar otro que les confiera inmunidad frente a todas las razas de la región, que se utilizan como variedades "trampa". Estas variedades generalmente son inmunes a roya, pero no se cultivan por otros defectos, que pueden ser bajos rendimientos, mala calidad o escaso contenido de aceite.

Recientemente, Favret⁽⁶⁾ ha propuesto una nueva adaptación de la teoría de Flor, la cual establece premisas lógicas que se ajustan a los datos experimentales. El modelo propuesto por ese autor, además de incluir la reacción cruzada (criss-cross) necesaria para satisfacer la relación específica hospedante-patógeno, determina que el "quadratic check" de la teoría de Flor, sea una de las posibles situaciones establecidas por la nueva hipótesis. A la luz de ésta, susceptibilidad es siempre el resultado de la acción de un gene de virulencia en el patógeno, a diferencia de la contradicción que surge de una de las alternativas de la teoría de Flor donde un gene avirulento en el patógeno puede conferir virulencia ante la presencia de un hospedante que carece de un gene de resistencia. Resulta también evidente, del nuevo modelo propuesto, que a medida que en la población hospedante se incrementa el número de genes y alelos de resistencia, también aumenta la diversidad de genotipos en el patógeno, pero disminuye la probabilidad de aparición de la raza virulenta universal.

Aparentemente, los frecuentes y sucesivos cambios de M. lini, que le permiten contar con mayores expresiones de virulencia en --

forma más o menos periódica, llevarían lentamente al agotamiento de la resistencia específica.-

Es claro que ésta ha dado muy buenos resultados durante mucho tiempo, pero no es menos cierto que le ha permitido al parásito, -- una notable diversificación de su patogenicidad. Sin embargo, es -- llamativo el comportamiento de las llamadas variedades "trampa", -- que através de muchos años siguen siendo inmunes a todos los biotipos de M. lini presentes en la región rioplatense. Favret⁽⁶⁾ sugiere la posible existencia de genes para reacción no específica, que regulan la formación de productos finales que necesita el patógeno para su normal desarrollo, y que, de ser alterados por mutación, podrían determinar una resistencia persistente que no sería modificada por mutaciones en los genes de patogenicidad (específicos) del parásito.-

Jensen⁽³²⁾ propone varios métodos de diversificación varietal, como medio para mantener o prolongar la utilización de una variedad. Borlaug⁽⁴⁾ a su vez, sugiere el método de retrocruza, a los efectos de desarrollar variedades compuestas de líneas fenotípicamente similares, que sean genotípicamente diferentes para resistencia.-

Seguramente quedan aún por considerar otros mecanismos tales como la tolerancia y la resistencia a campo o poligénica, también -- llamada resistencia generalizada o en planta adulta. Estos dos tipos de resistencia, parecen no estar expuestos a tan graves daños -- como los que causa la difusión brusca de nuevas razas, cuando se -- trabaja con resistencia específica, y que se encuentran, por el momento, relativamente inexplorados en el mejoramiento vegetal.-

Por último, debería considerarse como método de relativo largo plazo, la búsqueda de resistencia en genomios pertenecientes a -- otras especies de Linum, tal como desde hace algún tiempo se hace -- en trigo. Las hibridaciones interespecíficas tropiezan en muchos casos con barreras genéticas que dificultan o hacen imposible el apareamiento. Con ciertas especies, particularmente Linum angustifolium, la afinidad es completa, existiendo referencias de que esa especie puede aportar resistencia a M. lini en variedades de lino cultivado (Linum usitatissimum)⁽²⁾.-

AGRADECIMIENTOS

Se agradece particularmente al Ing. Agr. Enrique F. Antonelli, Jefe de la División de Immunología Vegetal del Instituto de Fitotecnica de Castelar, I.N.T.A., por la amplia colaboración prestada, tanto en el asesoramiento para la realización de este trabajo, así como por haber cedido bibliografía y resultados inéditos que permitieron discutir de manera más exhaustiva el mismo.-

BIBLIOGRAFIA CITADA

- 1) Allen, R.F. 1934. A cytological study of heterothalms in flax rust.
J. Agr. Res. 49:765-791.
- 2) Antonelli, E.F. 1967. Estudios inmunológicos sobre la roya del lino en la Argentina.
Rev. Inv. Agr., Serie 2, Biol. y Prod. Veg. ---
4(9):159-196.
- 3) ----- 1969. Herencia de la resistencia a la raza 267-Arg.14 de Melampsora lini en nueve variedades de lino (L. usitatissimum L.).
Ciencia e Cultura 21(2).
- 4) Borlaug, N.E. 1953. New approach to the breeding of wheat varieties resistant to Puccinia graminis tritici.
Phytopathology 43:467 (Abstr.).
- 5) Bruni, O. 1959. Raza 267 de Melampsora lini, nueva para el país.
IDIA 139:25-26.
- 6) Favret, E.A. 1970. The host-pathogen system and its genetic relationships.
Paper Nº 430 of the Instituto de Fitotecnica, ---
C.N.I.A., I.N.T.A., Castelar, Argentina.-
- 7) Flor, H.H. 1935. Physiologic specialization of Melampsora lini on Linum usitatissimum.
J. Agr. Res. 51:819-837.
- 8) ----- 1940. New physiologic races of flax rust.
J. Agr. Res. 60:575-591.
- 9) ----- 1941. Inheritance of rust reaction in a cross between the flax varieties Buda and J.W.S.
J. Agr. Res. 63:369-388.

- 10) ----- 1942. Inheritance of pathogenicity in Melampsora lini.
Phytopathology 32:653-669.
- 11) ----- 1946. Genetics of pathogenicity in Melampsora lini.
J. Agr. Res. 73:335-357.
- 12) ----- 1947. Inheritance of reaction to rust in flax.
J. Agr. Res. 74:241-262.
- 13) ----- 1953. Epidemiology of flax rust in the North Central
States.
Phytopathology 43:624-628.
- 14) ----- 1954. Identification of races of flax rust by lines
with single rust conditioning genes.
U.S.D.A., Tech. Bull. Nº 1087.
- 15) ----- 1954. Longevity of uredospores of flax rust.
Phytopathology 44:469-471.
- 16) ----- 1955. Host-parasite interaction in flax rust. Its --
genetics and other implications.
Phytopathology 45:680-685.
- 17) ----- 1956. Mutations in flax rust induced by ultraviolet
radiation.
Science 124:888-889.
- 18) ----- 1958. Mutations to wider virulence in Melampsora lini.
Phytopathology 48:297-301.
- 19) ----- 1964. Genetics of somatic variation for pathogenicity
in Melampsora lini.
Phytopathology 54:823-826.
- 20) ----- 1965. Test for allelism in rust-resistance genes in
flax.
Crop Science 5:415-418.
- 21) ----- 1967. Preservation of uredospores of Melampsora lini.
Phytopathology 57:320-322.
- 22) Godoy, E.F. y Bruni, O. 1949. Aspectos diversos de la roya del
lino.
Segunda Reunión de Lino, pág. 41-44 (editado por
la E.E. de Pergamino).
- 23) ----- y ----- 1952. Ciclo evolutivo de las royas del li
no (Melampsora lini) y del maíz (Puccinia sorghi)
en la Argentina.
Rev. Arg. Agron. 19:21-34.