

INCOMPATIBILIDAD ENTRE PATRON E INJERTO

I.—COMPORTAMIENTO DE ALGUNAS COMBINACIONES RECIPROCAS

por J. HERRERO

Estación Experimental de Aula Dei, Zaragoza

INTRODUCCION

EL árbol frutal comercial es en general la asociación de dos entes, el patrón y el injerto, a los que se les fuerza a vivir en estrecha asociación mediante el injertado del último sobre el primero. Estos dos entes que integran el árbol frutal, unas veces viven en armonía, formando un ser especializado para la producción de frutos. Otras, en cambio, manifiestan de maneras diversas sus desavenencias y se dice que entre ellos hay incompatibilidad o falta de afinidad.

La diversidad tanto en los síntomas de incompatibilidad como en los factores considerados como causas de la misma por distintos autores, da idea de la complejidad del problema. ARGLES en 1937, hace una revisión de los trabajos sobre el tema, indicando entre las posibles causas las siguientes: diferencias en período de crecimiento y en vigor, diferencias bioquímicas, obstrucción mecánica en la unión, diferencias en la formación de callo y reacción de precipitina.

Posteriormente ha habido poco avance en el conocimiento de las causas fundamentales de la incompatibilidad. HERRERO (1951) hace la revisión de algunos casos en los que el fracaso de determinadas combinaciones de patrón e injerto es debido a infección por virus. En otras combinaciones incompatibles se han estudiado algunas características de crecimiento e histológicas (HERRERO 1951) sin conseguir una correlación entre los caracteres estudiados y el grado de incompatibilidad. Este resultado, así como las observaciones microscópicas de uniones incompatibles (PROEBSTING 1926, 1928, HERRERO 1951) y las diferencias encontradas en concentración de almidón (HERRERO 1951, MOSSE y HERRERO 1951) indican el campo bioquímico como prometedor para futuras investigaciones. THIEL (1954) comprueba esta observación en un reciente trabajo.

La sintomatología de la incompatibilidad es igualmente confusa y la bibliografía dada por distintos autores es muy extensa y, a veces, contradictoria. Ello quizá está explicado por la existencia de varios tipos de incompatibilidad (HILL y BEAKBANE 1947, GARNER 1948, ROBERTS 1949) que se manifiestan en distintos síntomas y que

probablemente están producidos por causas diferentes. HERRERO (1951), como resultado de observaciones hechas en árboles de vivero, sugiere por lo menos dos tipos de incompatibilidad.

1.) Combinaciones que muestran síntomas de incompatibilidad solamente en la unión entre patrón e injerto, sin afectarse visiblemente el desarrollo vegetativo del árbol, por lo menos en los primeros años de crecimiento. Los árboles frutales cuyos componentes presentan este tipo de incompatibilidad se pueden partir precisamente en la unión, si están expuestos a vientos fuertes. Cuando el fenómeno ocurre en los árboles de vivero, se dice vulgarmente que los injertos «saltan».

2.) Combinaciones en las que se altera el desarrollo del árbol, produciendo: a.) Crecimiento restringido. b.) Síntomas de enfermedad en las hojas y defoliación prematura. c.) Degeneración prematura del floema y d.) Distribución anormal del almidón. Estas combinaciones tienen a menudo defectos en la unión, pero se considera que estos defectos no son directamente responsables de las otras alteraciones. Este tipo de incompatibilidad presenta analogías con la enfermedad de los agrios llamada «quick decline» o «tristeza», producida por un virus.

UPSHALL (1941) y LUCKWILL y CAMPBELL (1953) describen otro tipo de incompatibilidad en el que la unión entre patrón e injerto se realiza, pero éste muere antes de brotar.

El hecho de que la compatibilidad de una combinación de injerto y patrón puede ser diferente de la compatibilidad de la combinación recíproca (*) ha sido mencionado por distintos autores (HEPPNER y McCALLUM 1927, TOXOPEUS 1936, McCLINTOCK 1948, BOUBALS y HUGLIN 1950, MOSSE y HERRERO 1951).

Considerando que un estudio de estas combinaciones recíprocas podía ser interesante para el mejor conocimiento de los problemas de incompatibilidad, se emprendió el siguiente trabajo.

MATERIAL Y METODOS

En varios de los casos mencionados sobre distinta compatibilidad de combinaciones recíprocas (HEPPNER y McCALLUM 1927, CHANG 1938, MOSSE y HERRERO 1951), se refieren los autores a árboles sobreinjertados, es decir, a compatibilidad entre dos de los tres componentes de los árboles estudiados por ellos. La influencia que puede tener el tercer componente en la manifestación de síntomas ha sido apuntada por MOSSE y HERRERO (1951). Ante la dificultad de obtener variedades en sus propias raíces se planteó la experiencia con los siguientes patrones:

(*) Entendiendo por combinación recíproca aquella en la que se utiliza como patrón el injerto y como injerto el patrón.

Melocotonero . . .	<i>Prunus Persica</i> (L.) BATSCH
Albaricoquero . . .	» <i>Armeniaca</i> L.
Mirobolán . . .	» <i>cerasifera</i> EHRH.
Mariana . . .	» » × <i>Prunus Munsoniana</i>
Membrillero . . .	<i>Cydonia oblonga</i> MILL
Manzano . . .	<i>Malus pumila</i> MILL

Los patrones de fuente comercial, fueron plantados con un año de edad en el invierno 1949-50. En el verano de 1950 fueron numerados e injertados recíprocamente los números homólogos; es decir, los mirobolanes números 1, 2, 3, etc., injertados con yemas de los melocotoneros 1, 2, 3, etc., respectivamente; y recíprocamente en los melocotoneros números 1, 2, 3, etc., se injertaron yemas de los mirobolanes números 1, 2, 3, etc.

De esta manera se formó un número de arbolitos variable para cada una de las combinaciones

Melocotonero/Mirobolán y Mirobolán/Melocotonero
 Melocotonero/Mariana y Mariana/Melocotonero
 Melocotonero/Albaricoquero y Albaricoquero/Melocotonero
 Albaricoquero/Mirobolán y Mirobolán/Albaricoquero
 Membrillero/Manzano y Manzano/Membrillero

Durante el primer año de crecimiento (1951) se tomaron los siguientes datos: Tantos por ciento de injertos prendidos, crecimiento mensual y síntomas externos de incompatibilidad (rupturas de árboles por la unión, síntomas de enfermedad en las hojas y defoliación prematura).

Durante el primero y segundo año de crecimiento (1951 y 1952) se arrancaron mensualmente parejas de combinaciones recíprocas para examen histológico del injerto, del patrón y de la unión entre ambos. Las uniones, serradas longitudinal y transversalmente, se observaron macroscópicamente y de algunas de ellas, consideradas más típicas, se hicieron preparaciones para observación microscópica. El material (tallos, raíces y uniones) para observación microscópica se fijó en mezcla de alcohol de 70°, ácido acético y formalina (85:5:10) para cortarlo posteriormente con un microtomo deslizante. La tinción de los cortes se hizo con safranina y verde luz.

En el momento de la fijación del material se hizo una estimación del contenido en almidón de las diferentes partes de la planta, colocando cortes en una solución al 0.3 % de yodo en yoduro potásico al 1 %.

Una pequeña parte de los árboles injertados durante el verano de 1950 fueron, a su vez, sobreinjertados en el verano 1951 con yemas del árbol que formaba su combinación recíproca, obteniendo así, en el verano de 1952, arbolitos en los que las ramas y raíces pertenecientes a un mismo clon estaban separadas por un intermediario

perteneciente a una especie diferente. Se suprimieron todos los brotes emitidos por el intermediario a fin de tener un sistema foliar único.

De esta manera se formaron las siguientes combinaciones:

Melocotonero/Mirobolán/Melocotonero
Mirobolán/Melocotonero/Mirobolán
Melocotonero/Mariana/Melocotonero
Mariana/Melocotonero/Mariana

OBSERVACIONES Y RESULTADOS EXPERIMENTALES

La presencia de los distintos síntomas de incompatibilidad en las combinaciones estudiadas está expresada en el cuadro I. El número de árboles obtenidos para cada combinación está expresado en el cuadro II y a este número se refieren los porcentajes expresados a continuación.

MELOCOTONERO/MIROBOLAN MIROBOLAN/MELOCOTONERO

1) SÍNTOMAS EXTERNOS DE INCOMPATIBILIDAD.

En la combinación Melocotonero/Mirobolán, el 84 % de los individuos mostraron síntomas claros de incompatibilidad en su primer año de crecimiento. Estos síntomas fueron análogos a los descritos por HERRERO (1951) para la combinación Precoz de Hale/Mirobolán B; es decir, después de un crecimiento normal durante la primera mitad del verano, el crecimiento se para o continúa muy lentamente, las hojas se curvan hacia abajo por la nerviación central, con los bordes del limbo curvados hacia arriba, a la vez que las hojas y ramitas jóvenes desarrollan un tinte rojizo. A estos síntomas siguió defoliación prematura.

La media del crecimiento de los arbolitos con síntomas de incompatibilidad durante los meses de agosto y septiembre fué de 0,8 cms., en cambio la de los árboles sin síntomas fué de 16 cms.

Durante el segundo año de crecimiento mostraron síntomas análogos a los descritos anteriormente el 90 % de los árboles libres de síntomas en el primer año.

En la combinación Mirobolán/Melocotonero ningún árbol mostró síntomas externos que pudieran hacer suponer la incompatibilidad de esta combinación. La media del crecimiento de los árboles de esta combinación durante los meses de agosto y septiembre fué de 19 cms., y calculado el coeficiente de correlación entre los crecimientos de las dos combinaciones recíprocas resultó un valor $r = -0,092$ (para el nivel 5 % y $n=62$, $r=0,250$), lo que hace suponer que las dos series de medidas son independientes.

CUADRO I. — *Presencia de síntomas de incompatibilidad en las distintas combinaciones.*

COMBINACION	Síntomas de enfermedad en el folloje	Falta de almidón en la raíz	Necrosis en el floema	Uniones partidas por el viento
Melocotonero/Mirobolán	×	×	×	
Mirobolán/Melocotonero				
Melocotonero/Mariana	×	×	×	
Mariana/Melocotonero				
Melocotonero/Albaricoquero	×	×	×	
Albaricoquero/Melocotonero				
Albaricoquero/Mirobolán				×
Mirobolán/Albaricoquero				×
Membrillero/Manzano				×
Manzano/Membrillero				×

2) DISTRIBUCIÓN DEL ALMIDÓN.

Para la combinación Melocotonero/Mirobolán se observaron anomalías en la distribución del almidón consistentes en una desaparición del almidón en la raíz (Mirobolán) durante la segunda mitad del verano y durante el otoño siguiente, y una concentración del almidón en los tallos (Melocotonero) durante el mismo período. Resultados análogos han sido descritos en vides injertadas sobre 57 R (BOUBALS y HUGLIN 1950), en el Melocotonero Precoz de Hale/Mirobolán B (HERRERO 1951), y en la combinación de Ciruelo. Victoria/Presidente/Mirobolán B (MOSSE y GARNER 1954).

En el ensayo que nos ocupa, se observaron diferencias entre distintos árboles de la misma combinación, en la manifestación de esta anomalía, habiéndose observado la falta de almidón en la raíz en árboles con síntomas externos de incompatibilidad, y por el contrario, en árboles sin síntomas externos, la distribución del almidón fué normal.

La distribución del almidón en invierno y primavera presenta cambios, no relacionados con síntomas de incompatibilidad; p. ej.: en plantas con síntomas y sin ellos se observa una disminución en la concentración en el tallo durante el invierno y una disminución en las raíces de árboles sanos durante la primavera. Estos cambios estacionales, considerados normales, han sido descritos en árboles frutales por varios autores (CAMERON 1923 SWARBRICK 1927).

En las plantas de la combinación Mirobolán/Melocotonero no se observó ninguna anomalía en la distribución del almidón. Esta

fué análoga a la de melocotoneros y mirobolanes sin injertar, es decir, el contenido en almidón en las raíces fué abundante y superior al del tallo durante la segunda mitad del verano y durante el otoño.

CUADRO II. — *Número de árboles obtenidos para cada combinación y altura durante el primer año de crecimiento.*

COMBINACION	NUM. DE ARBOLES		ALTURAS MEDIAS	
	Injertados	Brotados	Agosto 1951 Cms.	Octubre 1951 Cms.
Melocotonero/Mirobolán	80	76	114	117
Mirobolán/Melocotonero	80	71	149	168
Melocotonero/Mariana	25	16	110	114
Mariana/Melocotonero	25	21	127	145
Melocotonero/Albaricoquero	25	14	126	132
Albaricoquero/Melocotonero	25	16	119	136
Albaricoquero/Mirobolán	21	19	121	142
Mirobolán/Albaricoquero	21	15	166	180
Membrillero/Manzano	20	14	59	82
Manzano/Membrillero	20	8	77	107

3) NECROSIS DEL FLOEMA.

Necrosis del floema de las raíces de combinaciones incompatibles han sido descritas por HERRERO (1951) y por MOSSE y GARNER (1954), coincidiendo las alteraciones observadas en la combinación Melocotonero/Mirobolán con las descripciones hechas por estos autores.

En los individuos de esta combinación hubo variabilidad, tanto en la manifestación de síntomas y en la distribución del almidón, como en la cantidad de floema necrosado, observándose que en los árboles con síntomas externos de incompatibilidad más marcados, la necrosis en la raíz fué más intensa.

Se observaron igualmente necrosis en el floema del tallo, sin poder establecer una correlación entre la intensidad de estas necrosis y la intensidad de síntomas externos de incompatibilidad. Es decir, en árboles exteriormente sanos, algunos tenían el floema del tallo normal y otros, en cambio, lo tenían en un grado relativamente avanzado de necrosis. Tampoco se pudo establecer correlación entre abundancia de necrosis en el tallo (Melocotonero) y en la raíz (Mirobolán), siendo entre los árboles con síntomas, más grande en el tallo que en la raíz para algunos y al contrario en otros. Este último caso fué el más frecuente.

En la combinación Mirobolán/Melocotonero se observaron en algunos árboles ligeras zonas necróticas, tanto en el floema del tallo como de la raíz aunque en ningún caso se observaron estados de desorganización de este tejido comparables a los observados en árboles de su combinación recíproca. El estudio del floema de melocotoneros y mirobolanes sin injertar, reveló la presencia de zonas necróticas en algunos de los árboles estudiados, lo que indica que solamente cuando el grado de necrosis es avanzado puede achacarse tal necrosis a un efecto de este tipo de incompatibilidad.

4) LAS UNIONES.

Ninguno de los árboles en observación se partió por la unión durante los vientos fuertes, muy frecuentes en esta zona. En el examen interno de las uniones ninguna mostró capa de parenquima en los tejidos lignificados de la unión, hecho considerado como sintomático de incompatibilidad (ARGLES 1937, CHANG 1938). En algunas uniones se observaron defectos consistentes en una línea más oscura en la unión de las cortezas, involución de los tejidos lignificados en las proximidades del cambium y algún punto de discontinuidad en la parte exterior de la corteza, indicado por una capa de células oscuras, probablemente suberizadas. Estos defectos se observaron en los árboles de la combinación Melocotonero/Mirobolán y en los de su recíproca. Las discontinuidades en la corteza se revelaron más intensas en arbolitos de dos años que en los de un año.

El examen de las uniones no reveló una correlación entre los defectos en la unión apuntados y la intensidad en las anomalías mencionadas anteriormente, puesto que los árboles con uniones perfectas presentaron unas veces falta de almidón en la raíz y otras no. Igualmente, se observaron árboles sin síntomas externos y con normal distribución de almidón, que tenían uniones con algún defecto de los apuntados anteriormente. Estas observaciones comprueban la hipótesis de que los defectos estructurales en la unión de este tipo de incompatibilidad, no son causa de una obstrucción mecánica al paso de sustancias a través de la misma, obstrucción que, a su vez, fuera responsable de los síntomas externos de enfermedad (HERRERO 1951, MOSSE 1955).

MELOCOTONERO/MARIANA MARIANA/MELOCOTONERO

La distinta compatibilidad de estas dos combinaciones recíprocas ha sido descrita por McCLINTOCK (1948). En el presente ensayo los árboles de la combinación Melocotonero/Mariana tuvieron comportamiento análogo a los de la combinación Melocotonero/Mirobolán. Todos ellos mostraron durante el primero o segundo año de

crecimiento síntomas externos de incompatibilidad, así como falta de almidón en las raíces y necrosis en el floema.

La combinación recíproca Mariana/Melocotonero se mostró compatible durante los dos años de observaciones.

MELOCOTONERO/ALBARICOQUERO
ALBARICOQUERO/MELOCOTONERO

El 70 % de los árboles de la combinación Melocotonero/Albaricoquero mostró síntomas de incompatibilidad análogos a los descritos para Melocotonero/Mirobolán y Melocotonero/Mariana.

La combinación recíproca Albaricoquero/Melocotonero no mostró signos externos o internos de incompatibilidad.

El diferente comportamiento de estas dos combinaciones recíprocas ha sido mencionado por otros autores (GOURLEY y HOWLET 1949).

ALBARICOQUERO/MIROBOLAN
MIROBOLAN/ALBARICOQUERO

En ninguna de estas dos combinaciones se observaron síntomas externos de enfermedad análogos a los descritos anteriormente. En cambio, tres árboles de Albaricoquero/Mirobolán y dos de Mirobolán/Albaricoquero se partieron por la unión bajo la acción de vientos fuertes. La incompatibilidad en la unión de Albaricoquero y Mirobolán ha sido mencionada por otros autores (ARGLES 1937).

El examen interno de las uniones de árboles aparentemente compatibles, dió a conocer defectos estructurales en las mismas, tales como involución de los tejidos del cambium y discontinuidades en floema y xilema, sintomáticos de este tipo de incompatibilidad.

No se observaron anomalías en la distribución del almidón en las plantas y el examen del floema de tallos y raíces no reveló degeneración de este tejido en mayor escala que la presentada por plantas sin injertar.

MEMBRILLERO/MANZANO
MANZANO/MEMBRILLERO

En ninguna de estas dos combinaciones se observaron síntomas externos de enfermedad análogos a los descritos en combinaciones con injertos de melocotonero. Sin embargo, el examen interno de las uniones reveló la incompatibilidad en la unión de ambas combinaciones recíprocas, habiendo «saltado» durante los dos años que duró la experiencia cuatro árboles de Membrillero/Manzano y ocho de Manzano/Membrillero.

En ambas combinaciones, el crecimiento del injerto continuó durante la segunda mitad del verano, siendo 23 cms. la media para Membrillero/Manzano y 30 cms. para su recíproca.

Ni el contenido en almidón ni la estructura del floema de tallos y raíces, presentaron tampoco anormalidades.

ARBOLES SOBREENJERTADOS

El número de arbolitos sobreinjertados obtenidos está indicado en el cuadro III. El menor número de árboles obtenidos para las combinaciones Mirobolán/Melocotonero/Mirobolán y Mariana/Melocotonero/Mariana puede achacarse al hecho de que tanto Melocotonero/Mirobolán como Melocotonero/Mariana habían mostrado síntomas de incompatibilidad, encontrándose en situación fisiológica de inferioridad con respecto a los Mirobolán/Melocotonero y Mariana/Melocotonero que no habían mostrado síntomas de enfermedad.

CUADRO III. — *Número de árboles sobreinjertados obtenidos para cada combinación con expresión de los que mostraron síntomas externos de incompatibilidad y falta de almidón en las raíces.*

COMBINACION	Sobre injertados	Brotados	Con síntomas externos	Sin almidón en la raíz
Melocotonero/Mirobolán/Melocotonero	9	8	7	6
Mirobolán/Melocotonero/Mirobolán ...	9	4	0	0
Melocotonero/Mariana/Melocotonero ..	5	5	5	5
Mariana/Melocotonero/Mariana	5	3	0	0

MELOCOTONERO/MIROBOLAN/MELOCOTONERO

En siete de los ocho árboles obtenidos, el nuevo sistema foliar (melocotonero) mostró los síntomas externos de incompatibilidad descritos anteriormente. El árbol Melocotonero/Mirobolán/Melocotonero n.º 1 fué el único que se mostró sano, siendo precisamente el Melocotonero/Mirobolán n.º 1 el único, entre los que se sobreinjertaron, que no había mostrado síntomas externos de incompatibilidad. Este árbol fué trasplantado para observación en años siguientes.

Los siete árboles que mostraron síntomas externos de incompatibilidad fueron arrancados al cumplir un año de sobreinjerto, y en ellos se hizo una estimación del contenido en almidón y del grado de necrosis del floema de sus componentes. El contenido de almidón está representado en el esquema de la figura 1, en el que se incluyen para comparación, los árboles de la combinación Mirobolán/Melocotonero arrancados durante el mismo período de tiempo. Entre paréntesis está expresado el número de árboles observados con análoga distribución de almidón y los meses en que se hizo la observación. Como indica el esquema, únicamente el árbol arrancado en septiembre presentaba almidón en el intermediario (Mirobolán) y en las raíces (Melocotonero). Los seis restantes arrancados posteriormente están desprovistos de almidón, tanto en sus raíces como en sus intermediarios. La comparación de estos árboles con nueve de la

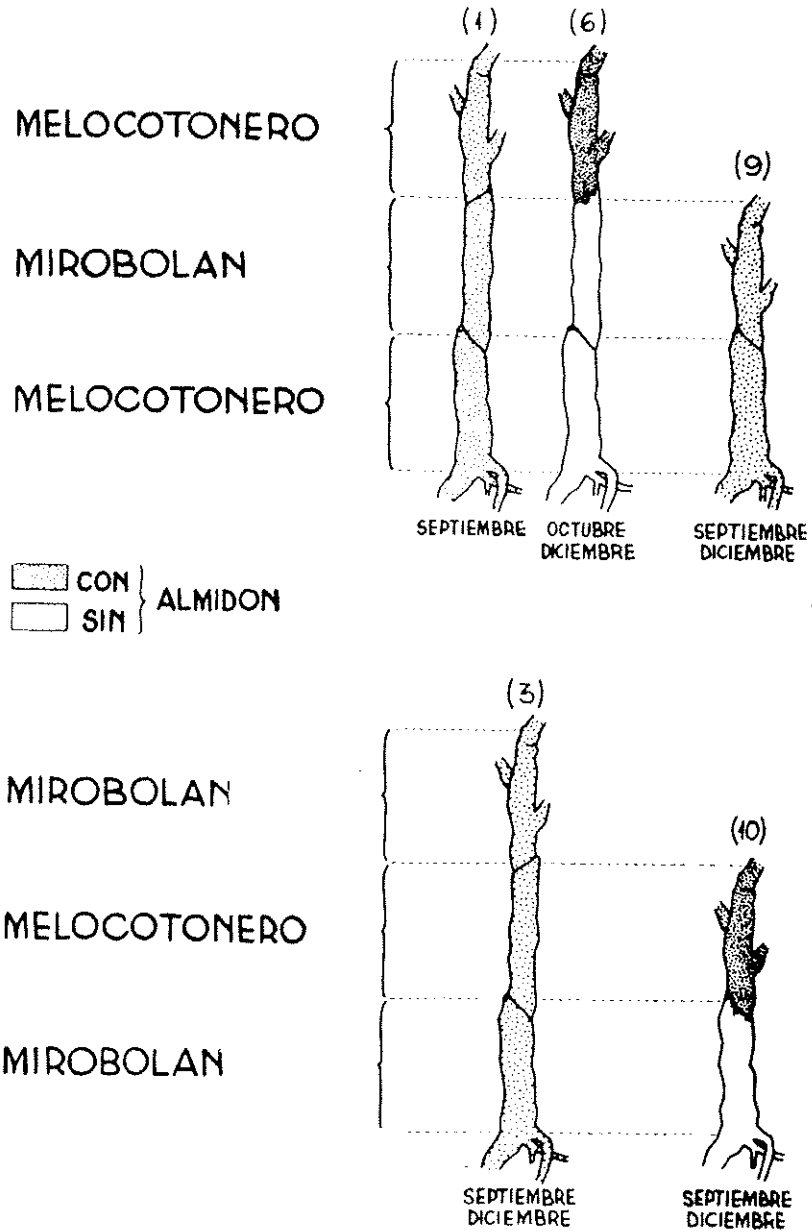


Fig. 1.—Esquema de la distribución del almidón en distintas combinaciones de Melocotonero y Mirobolán. Se indican los meses en que fueron hechas las observaciones, y, entre paréntesis, el número de árboles con análoga distribución de almidón.

combinación Mirobolán/Melocotonero que no se sobreinjertaron y que presentan normal distribución de almidón, indica que el sistema foliar del melocotonero ha privado de almidón a la parte Mirobolán/Melocotonero desprovista de hojas.

Los seis árboles arrancados en octubre-diciembre, desprovistos de almidón en intermediario (Mirobolán) y raíces (Melocotonero), presentaron necrosis intensa en el floema de estos componentes (fig. 2). En el injerto superior (Melocotonero) también se observaron necrosis, aunque de menor cuantía, comparables a las observadas en el tallo (Melocotonero) de la combinación Melocotonero/Mirobolán.

El árbol arrancado en septiembre presentó alteraciones en el floema, de menor intensidad que las observadas en los árboles de la misma combinación.

La comparación de estos siete árboles con los de la combinación Mirobolán/Melocotonero arrancados en las mismas fechas (fig. 3) indica que el grado avanzado de necrosis observado en Melocotonero/Mirobolán/Melocotonero es debido a la introducción del sistema foliar del Melocotonero en esta combinación (fig. 2 y 3).

MIROBOLAN/MELOCOTONERO/MIROBOLAN

Ninguno de los cuatro árboles obtenidos mostró síntomas externos que pudieran hacer suponer la incompatibilidad de esta combinación. Tres de estos cuatro árboles habían mostrado síntomas de incompatibilidad durante el año anterior en su forma Melocotonero/Mirobolán; es decir, antes de sobreinjertar, siendo arrancados al cumplir un año de sobreinjerto para su estudio en laboratorio.

La estimación del contenido en almidón está representada en el esquema de la fig. 1, en el que se incluye, para comparación, los árboles de la combinación Melocotonero/Mirobolán arrancados durante el mismo período de tiempo (septiembre-diciembre). De esta estimación puede deducirse que el sistema foliar del Mirobolán ha devuelto el almidón a sus propias raíces a través del intermediario Melocotonero.

Las raíces de Melocotonero recobrado su contenido de almidón no manifestaron en la misma proporción la recuperación del floema, habiéndose observado en los componentes de esta combinación necrosis similares a las observadas en la combinación Melocotonero/Mirobolán/Melocotonero.

El hecho de haberse restablecido el contenido en almidón en las raíces de los árboles de esta combinación y en cambio no haberse regenerado el floema, permite suponer que la desaparición del almidón en las raíces de árboles incompatibles es anterior a la degeneración prematura del floema.

Por otra parte, no encontramos una explicación satisfactoria a la presencia de abundantes necrosis en el floema de árboles que no tienen otros síntomas de incompatibilidad. Si la degeneración pre-

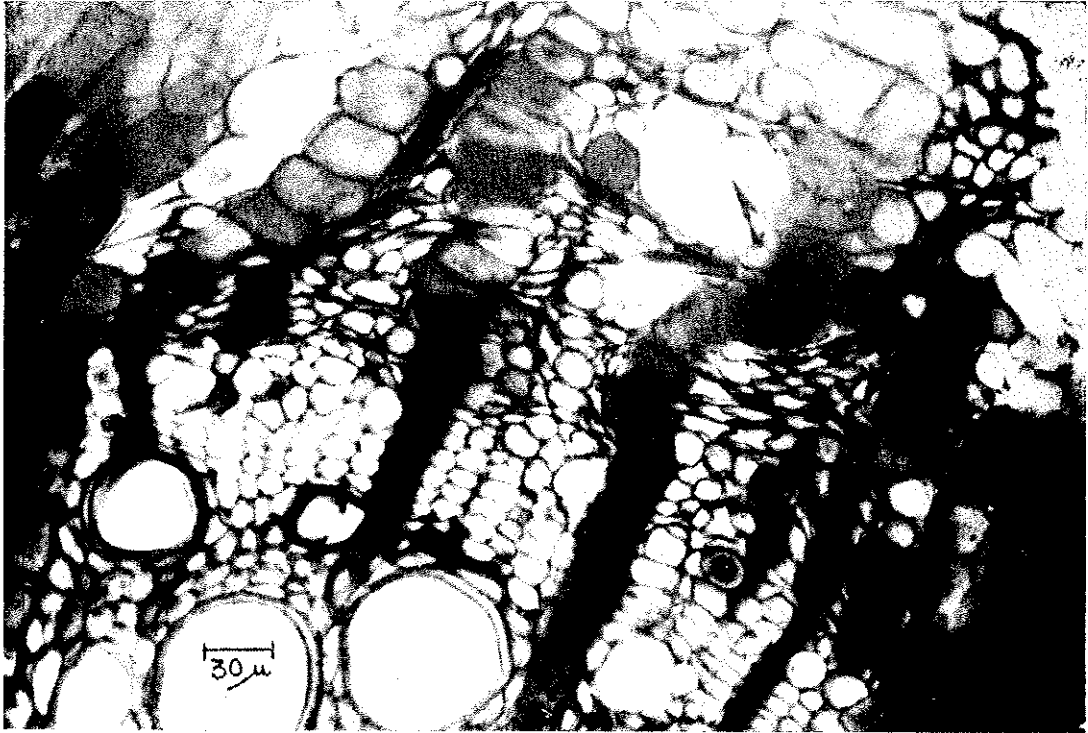


Fig. 2.- Corte transversal de floema mostrando su degeneración prematura en las raíces de la combinación Melocotonero-Mirobolán-Melocotonero.

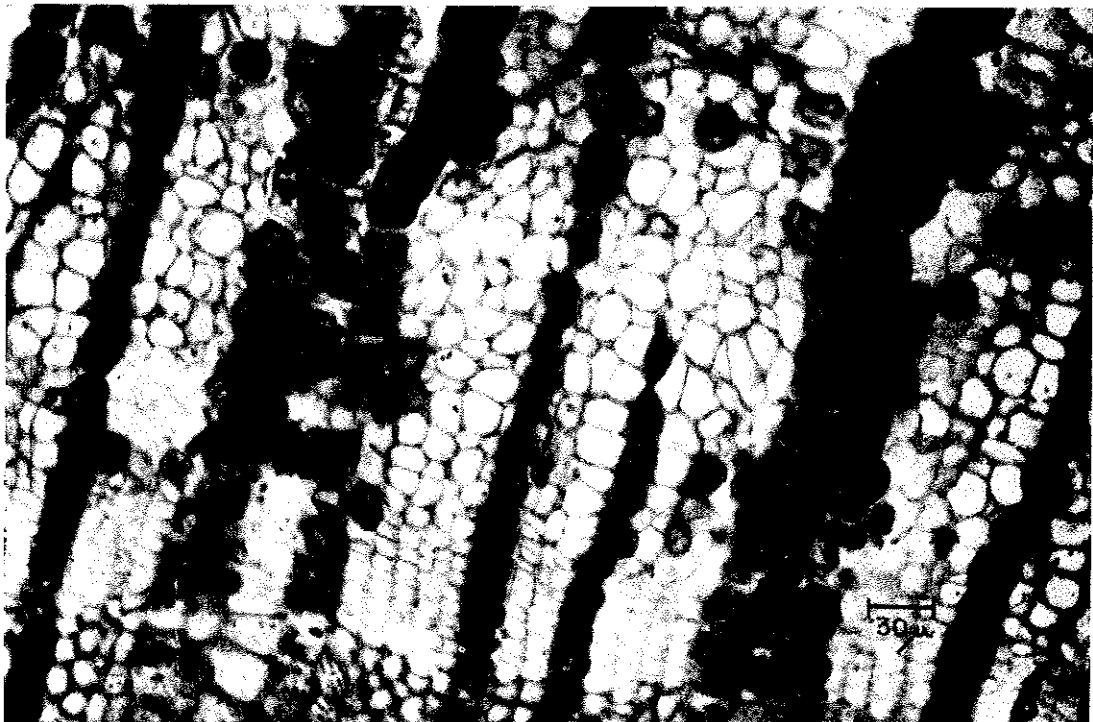


Fig. 3.—Corte transversal de floema normal en las raíces de la combinación Mirobolán-Melocotonero.

matura del floema es un síntoma de decaimiento de la planta, cabría esperar encontrarla en árboles de este tipo, precisamente en el primer año en que las raíces han vuelto a tener almidón. Solamente la observación de esta combinación durante años sucesivos, permitirá comprobar si la planta vuelve a la normalidad completa o, por el contrario, persisten en ella las causas fundamentales de la incompatibilidad.

MELOCOTONERO/MARIANA/MELOCOTONERO MARIANA/MELOCOTONERO/MARIANA

El número de árboles obtenido para estas combinaciones está expresado en el cuadro III. Las observaciones hechas en estos árboles para: 1) Síntomas externos de incompatibilidad, 2) Distribución de almidón en la planta, y 3) Degeneración prematura del floema, coincidieron completamente con lo descrito para las combinaciones Melocotonero/Mirobolán/Melocotonero y Mirobolán/Melocotonero/Mirobolán.

Es decir, al injertar Melocotonero sobre la combinación Mariana/Melocotonero, el follaje presentó síntomas de incompatibilidad, desapareciendo el almidón de los tejidos del intermediario y raíces, y observándose degeneración prematura del floema, más acusada en raíces y tronco.

Por el contrario, al injertar Mariana sobre la combinación incompatible Melocotonero/Mariana, la planta creció sin síntomas externos de incompatibilidad y las raíces recuperaron el almidón, presentando el floema, no obstante, las necrosis características.

DISCUSION

Los resultados descritos anteriormente, obtenidos en árboles de uno y dos años, permiten la clasificación de las combinaciones incompatibles observadas dentro de dos de los tipos de incompatibilidad mencionados en la introducción.

Al tipo de incompatibilidad en la unión corresponden las combinaciones Manzano/Membrillero y Albaricoquero/Mirobolán, así como sus recíprocas Membrillero/Manzano y Mirobolán/Albaricoquero.

Al tipo «tristeza» corresponden las combinaciones Melocotonero/Mirobolán, Melocotonero/Mariana y Melocotonero/Albaricoquero, no apreciándose síntomas de incompatibilidad durante los dos primeros años de crecimiento en sus combinaciones recíprocas.

De las observaciones hechas en el presente estudio y principalmente en los árboles sobreinjertados, se deduce que el segundo tipo de incompatibilidad (tipo tristeza) es producido por la acción, sobre el resto de la planta, de un determinado sistema foliar. Esto es una diferencia substancial con respecto al primer tipo de incompatibili-

dad, en el que la reacción de los tejidos de la unión es local e independiente del sistema foliar que la planta posee (HERRERO 1951).

En el presente estudio, las tres combinaciones que presentaron segundo tipo de incompatibilidad fueron aquellas con sistema foliar de Melocotonero. Otros autores han descrito combinaciones incompatibles, con sintomatología parecida, en otras especies, MOSSE y GARNER (1954) en ciruelo, BOUBALS y HUGLIN (1950) en vid, aparte de la extensa bibliografía sobre el «quick decline» o «tristeza» de los agrios, cuya semejanza con el caso que nos ocupa fué considerada por el autor (1951). Solamente en el caso de los agrios ha sido demostrado que es un virus la causa de la incompatibilidad.

Por otra parte, consideran MOSSE y GARNER (1954) que las anomalías encontradas en el Mirobolán que forma parte de combinaciones incompatibles podrían ser consecuencia del estado general de decaimiento del árbol y no ser específicas de la reacción producida por la presencia de un virus.

McCLINTOCK (1948) estudió la incompatibilidad entre Melocotonero y Mariana, achacando los trastornos observados en esta combinación a la falta de traslocación a través de la unión, debida a falta de conexión entre el floema del patrón y variedad. En los árboles observados en este trabajo parece poco probable que los defectos estructurales en la unión hayan sido la causa primordial de la desaparición del almidón en las raíces, puesto que: 1) hubo una variación en la calidad de las uniones que no estuvo correlacionada con la distribución del almidón en las raíces, y 2) la reaparición del almidón en las raíces de Mirobolán, en los árboles Mirobolán/Melocotonero/Mirobolán, raíces que estaban desprovistas de almidón en el árbol Melocotonero/Mirobolán, indica que la unión entre Melocotonero y Mirobolán no era obstáculo para el paso de las sustancias elaboradas. Por otra parte, la observación de que las uniones de dos años fueran peores que las de un año, parece indicar que los defectos estructurales en la unión se van acentuando posteriormente a la desaparición del almidón y manifestación de síntomas externos.

Otro punto que hay que considerar, es la secuencia de las dos anomalías, falta de almidón en las raíces y degeneración prematura del floema. Las observaciones descritas indican que quizá la falta de traslocación de azúcares del injerto al patrón sea anterior a la degeneración prematura del floema, puesto que: 1) en árboles Mirobolán/Melocotonero/Mirobolán se observa una recuperación activa del contenido en almidón en las raíces, que no va simultaneada con la recuperación del floema que hubiera cabido esperar, y 2) las necrosis en el floema de la raíz de los árboles Melocotonero/Mirobolán/Melocotonero parecen ser debidas a la falta de traslocación y no a un agente producido en el Mirobolán, puesto que la combinación Mirobolán/Melocotonero fué normal.

Es posible, por tanto, que las necrosis intensas observadas en el

floema sean una consecuencia, más bien que la causa, de la falta de traslocación. Para comprobar si la falta de traslocación puede producir necrosis en el floema análogas a las producidas por la incompatibilidad, se está procediendo al estudio de plantas anilladas.

RESUMEN

1) Se estudian las distintas manifestaciones de incompatibilidad durante los dos primeros años de crecimiento, en combinaciones recíprocas, entre patrón e injerto.

2) Las combinaciones Albaricoquero/Mirobolán y Manzano/Membrillero, así como sus recíprocas Mirobolán/Albaricoquero y Membrillero/Manzano, presentaron síntomas de incompatibilidad en la unión. Árboles de estas combinaciones se partieron por la unión durante vientos fuertes, y en otros que no se quebraron, el examen interno de las uniones mostró discontinuidad en floema y xilema, sintomáticos de este tipo de incompatibilidad.

3) Las combinaciones Melocotonero/Mirobolán, Melocotonero/Mariana y Melocotonero/Albaricoquero presentaron síntomas de incompatibilidad del tipo «tristeza», a saber: a) Crecimiento restringido o nulo en la segunda mitad del verano; b) Síntomas de enfermedad en el follaje y defoliación prematura; c) Desaparición del almidón en el patrón, durante el otoño; d) Degeneración prematura del floema, principalmente en el patrón.

4) Las combinaciones recíprocas de los anteriormente mencionados, Mirobolán/Melocotonero, Mariana/Melocotonero y Albaricoquero/Melocotonero, se mostraron compatibles durante los dos años que duró la experiencia.

5) Parte de los árboles con síntomas de incompatibilidad del tipo «tristeza» se sobreinjertaron con madera perteneciente al clon que formaba las raíces. El cambio del sistema foliar en estos árboles modificó la compatibilidad de la nueva combinación, permitiendo establecer diferencias sustanciales entre el tipo de incompatibilidad en la unión y el tipo «tristeza». En este último tipo de incompatibilidad se discute la secuencia de los síntomas observados.

SUMMARY

(INCOMPATIBILITY BETWEEN STOCK AND SCION.—I. THE BEHAVIOUR OF SOME RECIPROCAL GRAFT COMBINATIONS)

Reciprocal graft combinations between stock and scion of several deciduous fruit trees have been studied during the first two years of growth.

The plants of the different spp. to be grafted, mainly seedlings, were planted in parallel rows and given a correlative number. The

following summer the plants having the same number were budded reciprocally i. e. Myrobalan nr. 1 was budded with Peach nr. 1, and Peach nr. 1 with Myrobalan nr. 1. Thus a number of trees like the following, were raised:

Peach/Myrobalan and Myrobalan/Peach
 Peach/Marianna and Marianna/Peach
 Peach/Apricot and Apricot/Peach
 Apricot/Myrobalan and Myrobalan/Apricot
 Apple/Quince and Quince/Apple

1) Trees of Apricot/Myrobalan, Apple/Quince and their reciprocals showed symptoms of incompatibility at the union, and some broke off at the union during strong winds. Histological examination of the unions of surviving trees revealed, in many of them, breaks in the continuity of bark and wood tissues, characteristic of this type of incompatibility.

2) Trees of Peach/Myrobalan, Peach/Marianna and Peach/Apricot showed symptoms of incompatibility of the «tristeza» type, characterized by a) lack of growth, mainly during the second half of the summer, b) unhealthy looking foliage and early defoliation. c) premature degeneration of the phloem, d) lack of starch in the roots, e) some structural defects in the union such as involution of the tissues in the cambial zone, and discontinuity of the outer bark.

3) Trees of Myrobalan/Peach, Marianna/Peach and Apricot/Peach, were apparently normal during the two years observation. They showed no external symptoms of ill-health and they had a normal starch distribution throughout the year. The histological structure of the union was similar to that of the reciprocal combinations while the phloem was less necrotic and not materially different from that of comparable unworked trees.

4) Some of the trees were top worked with buds of the clone forming the root system when they were one-year-old. Thus trees of the following combinations were built up.

Peach/Myrobalan/Peach
 Peach/Marianna/Peach
 Myrobalan/Peach/Myrobalan
 Marianna/Peach/Marianna

The behaviour of the Marianna and Myrobalan in relation to Peach was similar. When Peach was grafted on Myrobalan/Peach, which had been normal during the preceding year, external symptoms of ill-health appeared on the top scion, and early degeneration of the phloem and lack of starch were observed in the intermediate and rootstock.

When Myrobalan was grafted on Peach/Myrobalan which showed all the symptoms of incompatibility in the preceding year, starch was

found again in the rootsystem, though the ploom tissue remained necrotic. No symptoms of ill-health appeared on the top scion.

5) Attention is drawn to the differences between incompatibility at the union and incompatibility of the «tristeza» type, and the sequence of the symptoms observed in the latter is discussed.

REFERENCIAS

- ARGLES, G. K.
1937 A review of the literature on stock-scion incompatibility in fruit trees, with particular reference to pome and stone fruits.—*Tech. Commun. Imp. Bur. Fruit Prod.*, 9.
- BOUBALS, D. & HUGLIN, P.
1950 Etude de l'incompatibilité au greffage de certains cèpages et du 57 R.—*Prog. Agr. Vitic.*, 134: 183-189.
- CAMERON, S. H.
1923 Storage of starch in the pear and apricot.—*Proc. Amer. Soc. hort. Sci.*, 20: 98-100.
- CHANG, W. T.
1938 Studies in incompatibility between stock and scion, with special reference to certain deciduous fruit trees.—*J. Pomol.*, 15: 267-325.
- GARNER, R. J.
1948 The nursery behaviour of the William's Bon Chrétien pear when worked upon a wide range of quince rootstocks.—*Rep. E. Malling Res. Sta. for 1947*: 65-70.
- GOURLEY, J. H. and HOWLETT, F. S.
1949 Modern Fruit Production.—*The Macmillan Company, New York.*
- HEFPNER, M. J. and McCALLUM, R. D.
1927 Grafting affinities with special reference to plums.—*Bull. Calif. Agric. Exp. Sta.*, 438.
- HERRERO, J.
1951 Studies of compatible and incompatible graft combinations with special reference to hardy fruit trees.—*J. Hort. Sci.*, 26: 186-237.
- HILL, R. and BEAKBANE, A. B.
1947 The application of biological observations on wild and naturalized species and varieties of fruit trees to the study of fruit trees rootstocks.—*J. Pomol.*, 23: 117-133.
- LUCKWILL, L. C. and CAMPBELL, A. I.
1953 The use of apomictic seedling rootstocks for apples. Progres Report.—*Ann. Rep. Long Asthon Res. Sta.*: 47-52.
- McCLINTOCK, J. A.
1948 A study of uncongeniality between peaches as scions and the Marianna plum as stock.—*J. Agric. Res.*, 77: 253-60.
- MOSSE, B.
1955 Symptoms of incompatibility induced in a peach by ring grafting with an incompatible rootstock variety.—*Rep. E. Malling Res. Sta. for 1954*: 76-77.
- MOSSE, B. and HERRERO, J.
1951 Studies on incompatibility between some pear and quince grafts.—*J. Hort. Sci.*, 26: 238-245.
- MOSSE, B. and GARNER, R. J.
1954 Growth and structural changes induced in plum by an additional scion.—*J. Hort. Sci.*, 29: 12-20.

- PROEBSTING, E. L.
1926 Structural weaknesses in interspecific grafts of *Pyrus*.—*Bot. Gaz.*, **82**: 336-338.
1928 Further observations on structural defects of the graft union.—*Bot. Gaz.*, **86**: 82-92.
- ROBERTS, R. H.
1949 Theoretical aspects of graftage.—*Bot. Rev.*, **15**: 423-463.
- SWARBRICK, T.
1927 Studies in the physiology of fruit trees. II. The effects of ringing and disbudding upon starch content and cambial activity of two-year old apple shoots.—*J. Pomol.*, **6**: 296-312.
- THIEL, K.
1954 Untersuchungen zur Frage der Unverträglichkeit bei Birnenedelsorten auf Quitte A (*Cydonia EM A*).—*Gartenbauwiss.*, **1** (n. s.): 127-159.
- TOXOPEUS, H. J.
1936 Stock-scion incompatibility in *Citrus* and its cause.—*J. Pomol.*, **14**: 360-364.
- UPSHALL, W. H.
1941 Compatibility of Bechtel's Crab on some Malling rootstocks.—*Sci. Agric.*, **21**: 687-688.

INCOMPATIBILIDAD ENTRE PATRON E INJERTO

II.—EFECTO DE UN INTERMEDIARIO EN LA INCOMPATIBILIDAD ENTRE MELOCOTONERO Y MIROBOLAN

por J. HERRERO

Estación Experimental de Aula Dei, Zaragoza

INTRODUCCION

La incompatibilidad del Melocotonero *Prunus Persica* (L.) BATSCH, injertado sobre Mirobolán (*Prunus cerasifera* EHRH.) ha sido descrita por varios autores (WITT y GARNER, 1931; GARNER y HAMMOND, 1938; HERRERO, 1951).

Los síntomas más sobresalientes de la incompatibilidad de esta combinación son: 1) Crecimiento restringido, siendo nulo o casi nulo, en la segunda mitad de la estación vegetativa; 2) Síntomas de enfermedad en las hojas, que se presentan curvadas hacia abajo por la nerviación central, con los bordes del limbo curvados hacia arriba paralelamente a dicha nerviación, y coloración rojiza comenzando en los bordes. Estos síntomas aparecen en la segunda mitad del verano y van seguidos de defoliación prematura; 3) Degeneración prematura del floema, más acusada en el patrón (Mirobolán); y 4) Distribución anormal del almidón durante el otoño, consistente en acumulación en los tallos (Melocotonero) y disminución o desaparición en los tejidos de la raíz (Mirobolán).

En otros tipos de incompatibilidad, aquellos de unión defectuosa, se pueden obtener árboles compatibles mediante el uso de un tallo intermediario de una variedad compatible con el injerto y el patrón (GARNER, 1948). Esta operación, conocida con el nombre de sobreinjertado, se practica corrientemente en ciertas combinaciones de peral y membrillero.

En el presente ensayo se quiso ver el efecto de un intermediario en la incompatibilidad del Melocotonero con el Mirobolán.

MATERIAL Y METODOS

Como variedad de Melocotonero se eligió la Precoz de Hale, y como patrón el Mirobolán B (selección de East Malling).

Como intermediario se eligió el Brompton, un clon de *Prunus domestica*, selección de East Malling.

La compatibilidad de Precoz de Hale con Brompton ha sido probada con anterioridad (WITT y GARNER, 1931; HERRERO, 1951).

Para comprobar la compatibilidad entre Brompton y Mirobolán B se incluyeron en este ensayo las combinaciones Brompton/Mirobolán B y Mirobolán B/Brompton, sin que ninguna de ellas mostrara síntomas de incompatibilidad. Mosse (1955), en trabajo recientemente publicado, comprueba esta observación.

Dieciséis pies de Mirobolán B fueron injertados en la primavera de 1952 de la siguiente manera: 7 pies con la variedad Precoz de Hale y 9 pies con púas formadas por el sobreinjerto Precoz de Hale/Brompton. El injertado de Precoz de Hale/Brompton/Mirobolán B se hizo en una sola operación por el método descrito por GARNER (1944). En la misma fecha y por el mismo procedimiento se injertaron 3 pies de Brompton con la combinación Precoz de Hale/Mirobolán B para obtener árboles de la combinación Precoz de Hale/Mirobolán B/Brompton.

En las plantas así formadas, en que no prendió la unión inferior, se dejó brotar el patrón, y en las que no prendió la unión superior se dejó brotar el intermediario, obteniéndose durante el verano 1952 las siguientes combinaciones y números de árboles:

Precoz de Hale/Brompton/Mirobolán B	4 plantas
Precoz de Hale/Mirobolán B/Brompton	1 »
Precoz de Hale/Mirobolán B	7 »
Mirobolán B/Brompton	2 »
Brompton/Mirobolán B	4 »
Mirobolán B	1 »

En las plantas sobreinjertadas se suprimieron las yemas del intermediario, para evitar que produjera hojas.

En estos arbolitos se hicieron observaciones sobre síntomas de incompatibilidad durante su primer año de crecimiento, arrancándolos al final de su primera estación vegetativa para observar en el laboratorio el contenido en almidón y la histología de los distintos componentes de cada combinación. El almidón se observó por inmersión de cortes hechos a mano en yodo-yoduro potásico. Las anomalías en el floema se apreciaron en cortes hechos al microtomo por el método descrito por HERRERO (1951).

OBSERVACIONES Y RESULTADOS EXPERIMENTALES

1. SINTOMAS EXTERNOS DE INCOMPATIBILIDAD

Todos los árboles de las combinaciones Precoz de Hale/Mirobolán B, Precoz de Hale/Brompton/Mirobolán B y Precoz de Hale/Mirobolán B/Brompton mostraron, en la segunda mitad del verano, los síntomas externos de incompatibilidad descritos en la introducción. Estos síntomas se presentaron con distinta intensidad dentro de árboles de la misma combinación. Las mayores diferencias se observa-

ron en la combinación Precoz de Hale/Brompton/Mirobolán B, en la que tres de los cuatro árboles presentaron síntomas claros a fines de agosto, mientras que el cuarto árbol sólo mostró síntomas débiles a últimos de septiembre.

Ningún árbol de las combinaciones Brompton/Mirobolán B y Mirobolán B/Brompton mostró síntomas externos de incompatibilidad o enfermedad.

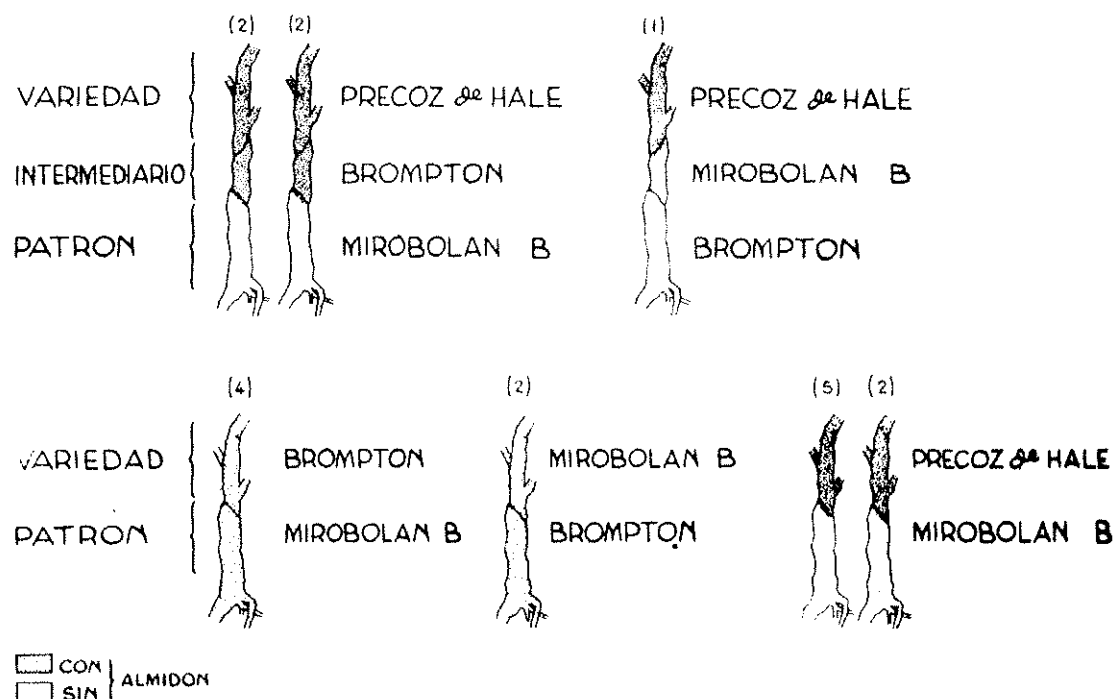


Fig. 1.—Esquema de la distribución de almidón en distintas combinaciones de Melocotonero Precoz de Hale y Ciruelos Mirobolán B y Brompton. Entre paréntesis el número de árboles con análoga distribución de almidón.

2. DISTRIBUCION DEL ALMIDON

La distribución del almidón en las distintas combinaciones está representada en el esquema de la figura 1.

Las combinaciones que no mostraron síntomas externos de incompatibilidad, Mirobolán B/Brompton y Brompton/Mirobolán B, tampoco mostraron anomalías en la distribución del almidón. En cambio, en las combinaciones con sistema foliar de Melocotonero se observó la desaparición, en mayor o menor grado, del almidón de la raíz, siendo este carácter más acusado, dentro de los de la misma combinación, en las plantas con síntomas externos de incompatibilidad más intensos. El Brompton presentó almidón en la combinación Precoz de Hale/Brompton/Mirobolán B, y en cambio, estaba desprovisto de él en la Precoz de Hale/Mirobolán B, Brompton, como si la presencia del Mirobolán B impidiera el paso de las sustancias necesarias para la formación del almidón.

3. DEGENERACION PREMATURA DEL FLOEMA

La degeneración prematura del floema como síntoma de incompatibilidad ha sido descrita con anterioridad (HERRERO, 1951; MOSSE y GARNER, 1954). La intensidad con que esta degeneración se ha presentado en las plantas de las combinaciones Precoz de Hale/Mirobolán B. Precoz de Hale Brompton/Mirobolán B y Precoz de Hale/Mirobolán B/Brompton, ha variado con el grado de intensidad con que se presentaron los otros caracteres de incompatibilidad, siendo, en todos los árboles, superior dicha intensidad en la raíz que en el tallo.

En las combinaciones que no manifestaron ningún síntoma de incompatibilidad, es decir, en Brompton/Mirobolán B y su recíproca, así como en Mirobolán B sin injertar, se observaron en algunos cortes pequeñas zonas de floema colapsado. Esta manifestación fué muy leve y ha sido observada por el autor en Mirobolán procedente de semilla sin injertar.

Las necrosis observadas en el floema de Brompton fueron, para las plantas Precoz de Hale/Brompton Mirobolán B, similares o ligeramente menos intensas que las observadas en Precoz de Hale, y para las plantas Precoz de Hale/Mirobolán B Brompton, iguales y aún más intensas que las observadas en Mirobolán B.

4. LAS UNIONES

De los siete árboles de la combinación Precoz de Hale/Mirobolán B, cinco presentaron ligeros defectos estructurales en la unión, consistentes en ligera involución cambial y algún punto de discontinuidad al exterior de la corteza. También la unión superior del árbol Precoz de Hale/Mirobolán B/Brompton presentó este último carácter. El examen interno del resto de las uniones no reveló ninguna anomalía.

DISCUSION

El hecho de que los tejidos del tallo de Brompton en la combinación Precoz de Hale/Brompton Mirobolán B contenga abundante almidón, indica que el sistema foliar del Melocotonero es capaz de suministrar al Brompton los elementos necesarios para la síntesis del almidón. Por lo tanto, la falta de almidón en las raíces de Brompton en la combinación Precoz de Hale/Mirobolán B/Brompton debe achacarse a que estos elementos son incapaces de atravesar el intermedio Mirobolán B. La intensa degeneración del floema observada en las raíces de Brompton sería, por lo tanto, una consecuencia de la falta de almidón y no su causa.

Aunque el número de árboles estudiados fué pequeño, la claridad con que se presentaron los síntomas de incompatibilidad en árboles de la combinación Precoz de Hale/Brompton Mirobolán B, revela que el uso del intermediario no evita la incompatibilidad existente entre Melocotonero y Mirobolán; manifestándose la reacción entre el sistema foliar del primero y el tallo y raíces del último a través del intermediario Brompton. Manifestación similar ha sido recientemente observada por Mosse (1955) en árboles anillados.

Ello constituye una diferencia fundamental con el tipo de incompatibilidad en la unión, en la que las causas fundamentales parecen residir en los tejidos en contacto.

RESUMEN

Se describe el comportamiento, durante el primer año de crecimiento, de la variedad de Melocotonero Precoz de Hale injertada sobre Mirobolán B con intermediario formado por Brompton. Para comparación se incluyen las combinaciones Precoz de Hale/Mirobolán B, Brompton Mirobolán B, Mirobolán B/Brompton y Precoz de Hale/Mirobolán B/Brompton.

Se describen los síntomas de incompatibilidad observados, llegando a la conclusión de que la presencia de Brompton como intermediario no evita la incompatibilidad existente entre Melocotonero y Mirobolán.

La combinación Precoz de Hale/Mirobolán B/Brompton también mostró síntomas claros de incompatibilidad. Las combinaciones Brompton/Mirobolán B y su recíproca se mostraron compatibles.

SUMMARY

(INCOMPATIBILITY BETWEEN STOCK AND SCION.—II. THE EFFECT OF AN INTERMEDIATE ON THE INCOMPATIBILITY BETWEEN PEACH AND MYROBALAN)

The behaviour during the first year growth, of the peach Hale's Early grafted on Myrobalan B with Brompton as an intermediate is described. For comparison the combinations Hale's Early/Myrobalan B, Brompton/Myrobalan B, Myrobalan B/Brompton and Hale's Early/Myrobalan B/Brompton were also studied.

External and internal symptoms of incompatibility are described and it is concluded that a Brompton intermediate does not avoid the incompatibility between Peach and Myrobalan.

Hale's Early/Myrobalan B/Brompton showed distinct symptoms of incompatibility. The combinations Brompton/Myrobalan B and Myrobalan B/Brompton were compatible.

REFERENCIAS

- GARNER, R. J.
1944 Double-working and bridging incompatible combinations of pears and quince.—*Rep. E. Malling Res. Sta. for 1943*: 80-85.
1948 *The Grafter's Handbook*.—*Faber & Faber Ltd., London*.
- GARNER, R. J., and HAMMOND, D. H.
1938 Studies in incompatibility of stock and scion. II. The relation between time of budding and stock/scion compatibility.—*Rep. E. Malling Res. Sta. for 1937*: 154-157.
- HERRERO, J.
1951 Studies of compatible and incompatible graft combinations with special reference to hardy fruit trees.—*J. Hort. Sci.*, **26**: 186-237.
- MOSSE, B.
1955 Symptoms of incompatibility induced in a peach by ring grafting with an incompatible rootstock variety.—*Rep. E. Malling Res. Sta. for 1954*: 76-77.
- MOSSE, B., and GARNER, R. J.
1954 Growth and structural changes induced in plums by an additional scion.—*J. Hort. Sci.*, **29**: 12-20.
- WITT, A. W., and GARNER, R. J.
1931 Peach stock trials. A progress report.—*Rep. E. Malling Res. Sta. for 1928-30. II. Suppl.*: 22-31.