

# ESTADO DEL CONOCIMIENTO UNIVERSAL SOBRE EL ORDEN UREDINALES (Fungi, royas)

Pablo Buriticá Céspedes<sup>1</sup>

---

## *RESUMEN*

*Se presentan eventos naturales de ocurrencia en los Uredinales con una visión respecto al estado del conocimiento e interpretación universal, se hace énfasis en la importancia de profundizar en el saber que es necesario adquirir para comprender su "árbol de la vida".*

**Palabras claves:** *Uredinales, roya, filogenia.*

---

## *ABSTRACT*

*UNIVERSAL KNOWLEDGE STATE ON THE ORDER UREDINALES (FUNGI, ROYAS)*

*This critical analysis provides information about several natural events that occur in Uredinales related with the current universal knowledge. Emphasis is done in the necessity of go deep into learning about essential elements to understand their "tree of life".*

**Key words:** *Uredinales, rust, phylogeny.*

---

## INTRODUCCIÓN

La rápida devastación del planeta expresada por la extinción de las especies vivas de la biota, debido a: la erosión física y biológica de la superficie del planeta y de las especies cultivadas o de extracción utilitaria en el recurso natural;

a la contaminación aire-suelo y al uso desmedido e irracional de las riquezas naturales, ha implicado una acelerada pérdida de la diversidad biológica; pero ha traído como respuesta el despertar y clamor de los científicos, en primera

---

<sup>1</sup> Profesor Titular. Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. Facultad de Ciencias Agropecuarias. A.A. 1779. e-mail: gsvunal@perseus.unalmed.edu.co

instancia, para promover los estudios sobre ella y lograr demostrar a la humanidad su valor y el compromiso que se debe tener para protegerla y usarla racionalmente y para las clases dirigentes y políticas la obligación de promocionar la protección volviéndola política de Estado y de destinar recursos para la financiación de los programas involucrados e investigaciones. Algunos ecosistemas y especies requieren con urgencia estas acciones, pues están en proceso de desaparecer.

Los estudios sobre la biodiversidad global han adquirido especial relevancia desde que se acordó la Agenda Sistemática Internacional (Systematic Agenda International 2000, SA 2000I) como una parte de la Unión Internacional de Ciencias Biológicas (International Union of Biological Sciences, IUBS). SA 2000I funciona como la médula principal del programa internacional de la ciencia de la biodiversidad: DIVERSITAS; además ha proveído consejo para elaborar la Convención sobre Diversidad Biológica (CBD de las siglas en inglés) y su Iniciativa Taxonómica Global (Global Taxonomy Initiative, GTI); 181 países han ratificado la convención. La sistemática es entonces la base fundamental de la ciencia de la biodiversidad y el objetivo de sus temas: diversidad, filogenia, biogeografía y clasificación, es el fundamento que permite hacer entendible el significado de la biodiversidad y de su aprovechamiento (bioprospección) para el beneficio de la humanidad presente y especialmente la futura.

Los estudios sobre diversidad

Se estima que se conocen entre 1.5 y 1.7 millones de especies vivas y, que este, es como máximo (basado en el conocimiento actual) el 10 por ciento del total global. El cúmulo de nuevos estudios con las innovadoras herramientas biotecnológicas (aplicadas a la filogenética), las colecciones hechas en regiones inexploradas del globo (especialmente neo y pan tropicales) y aquellos que incluyen los estudios de la diversidad de microorganismos, vienen haciendo la mayor cantidad de aportes sobre nuevas especies y su papel en la naturaleza, resultados que permiten ir llenando el cuadro total del árbol de la vida (Tree of Life, TOL), bastante complejo y lejos de descifrar en su totalidad, con el grado de conocimiento actual. Si se siguen perdiendo especies conocidas y sin descubrir, nunca se podrá ensamblar el conocimiento total en la debida forma. Sin embargo, la mayor parte de las especies por descubrir se encuentran en países del tercer mundo que han decidido controlar los estudios llevados cabo por extranjeros y ellos mismos, no tienen la capacidad económica y humana de afrontar el reto de promover intensivamente los estudios en bio-diversidad. Aspecto que debe despertar a la comunidad internacional para apoyar integralmente a los países depositarios de la diversidad, cualquiera que sea su condición económica o nivel de formación de sus investigadores.

biológica de ciertos grupos de organismos

que tienen especies que afectan de manera benéfica o deletérea las actividades del hombre o su salud, parecen justificarse solo en función de las especies consideradas importantes. Aspecto que ha limitado la comprensión de los grupos y por supuesto el entendimiento de la morfología, actividad biológica general y comportamiento ecológico de cada una de las especies. Es por ello que los estudios sobre sistemática de los grupos de organismos, cualesquiera que sean, debe hacerse sin tener, en un principio, ninguna motivación utilitaria de corto plazo, la cual debe ser consecuencia de la total comprensión por el estudio general y detallado de todas las especies.

## LOS UREDINALES

Los Uredinales son organismos vivos que pertenecen al Reino: Fungi (verdaderos hongos), Phyla: Basidiomycota (presenta basidio y basidiosporos), Clase: Teliomycetes (tienen phragmobasidio), Orden: Uredinales (hipobasidio y basidiosporos sobre esterigmas). Son conocidos como royas (= rusts) o polvillos en el argot popular y son reconocidos por la mayoría de las personas (especialmente agricultores) por sus especies que han devastado la agricultura desde los tiempos bíblicos.

La importancia de estudiar y conocer la diversidad de estos organismos tiene críticas implicaciones para:

1. El comercio mundial de productos agrícolas y ornamentales, al determinar

y dar a conocer las especies de royas que afectan los cultivos y se encuentran en un lugar y no en otros, de manera que permite establecer normas fitosanitarias para evitar su movimiento y no influenciar el mercado negativa-mente. La gran devastación producida por la roya del café (*Hemileia vastatrix* Berk. & Br.) en el mundo occidental accionó las alarmas y el despertar social sobre el movimiento de patógenos, en los inicios del siglo XX. Algunas especies son consideradas, hoy en día, como patógenos cuarentenarios o de alto riesgo; es decir, hay países que no las quieren a ningún precio; *Puccinia horiana* Hennings, la roya blanca del crisantemo y pompon es un buen ejemplo. La roya asiática de la soya, *Phakopsora pachyrhizi* Sydow, es una amenaza para la producción de esta leguminosa en los países del continente americano.

2. La agricultura debido a los efectos devastadores de más de un centenar de especies (prácticamente una por especie de cultivo); sus estudios buscan crear y desarrollar herramientas para evitar su movimiento, potencial epidémico y arrasador de los cultivos. La roya del tallo del trigo (*Puccinia graminis* Eriks. & Henn.) y la del café (*Hemileia vastatrix* Berk. & Br.), son de alguna manera pioneras, dentro del mundo de los patógenos devastadores de plantas, por la motivación generada de estudios etiológicos, fitopatológicos, de fitomejoramiento y de medidas

desarrolladas para lograr el control y evitar las pérdidas.

3. La agricultura biológica y la sostenibilidad. La estrecha relación de las royas con sus hospedantes y su alto potencial epidémico, han hecho que se estudie y estimule la manipulación de algunas especies que atacan las plantas arvenses indeseables (malezas, tradicionalmente) para inducir la regulación biológica de ellas, al eliminarlas o reducirles su capacidad invasora y dañina. En Colombia se han sugerido al menos 20 especies de Uredinales con potencial para controlar las malas hierbas de los cafetales (Pardo-Cardona, 1997). A su vez, la implementación de métodos de regulación biológica (control microbiológico, erradicación de hospedantes alternantes, refugios fitosanitarios, resistencia inducida, etc.) para aplicar en los cultivos y que no impliquen el uso de agroquímicos tóxicos, contribuye a un ambiente sano y de mejor calidad de vida rural y urbana.
  4. El entendimiento del grupo taxonómico como tal, para la profundización en los estudios de la biología sistemática y armar su árbol de la vida. La mayoría de las hipótesis postuladas, hasta ahora, sobre varios aspectos del desempeño natural de los Uredinales, se han hecho con base en el conocimiento de las uredobiotas de los países de regiones templadas (Europa y Norte América). Al tratar de interpretar estos, en función de los eventos en especies encontradas y de los fenómenos que ocurren en el trópico, se evidencia que existe gran cantidad de vacíos o malas interpretaciones para tratar de armar, de una manera coherente, el árbol de la vida.
  5. Para la comprensión de los fenómenos involucrados en una relación patógeno - hospedante. Los Uredinales son parásitos obligados (holobiotrofos) de las plantas y las han seguido a todos los sitios donde ellas crecen en el globo, comprender como las han seguido y llegado a establecer esta amplia relación y ser exitosos en la naturaleza, le permite al hombre comprender los fenómenos implícitos de las relaciones para-sitarias y los mecanismos de sobrevivencia usados por las plantas y sus parásitos.
  6. El estudio en el nivel celular de la interacción de las especies de Uredinales con sus hospedantes permite aclarar los sistemas de mutuo reconocimiento, alimentación del patógeno y defensa del hospedante. Aspectos que son críticos para entender el parasitismo y diseñar métodos de control de tales patógenos. Incluido el uso de novedosas modificaciones genéticas y de sustancias tóxicas (nuevas o estimuladas) con poder fungicida o restrictivo y que actúan al nivel de las células del hospedante.
- En este trabajo se trata de dar una

somera visión sobre el grado actual del conocimiento global de los Uredinales y del estado del arte en el conocimiento del "árbol de la vida", al tratar de responder

Según diferentes autores y distintas publicaciones micológicas y fitopató-lógicas es evidente que el grupo de hongos más numeroso, uniforme y bien caracterizado, que afecta el mayor número de plantas, es el Orden de los Uredinales. Este orden es exclusivo de las plantas vivas y en activo crecimiento. Para 1983, Cummins e Hiratsuka (1983) estimaron en 5000 "buenas" especies las descritas en el Orden hasta esa fecha; ya para la octava edición del Dictionary of the Fungi de Ainsworth y Bisby (1995) se estima el total en 7000 especies y que hoy en día se esta cercano a las 8.000. Sin embargo, las nuevas expediciones a regiones inexploradas o poco colectadas han permitido publicar un elevado número de nuevas especies que sumado al cúmulo de información obtenida de las especies registradas en las regiones más exploradas, permiten predecir que se esta lejos de conocer un número real de especies cercano al total existente en el globo.

Así por ejemplo, las nuevas colecciones hechas en los Andes Suramericanos y especialmente en Colombia, han permitido aumentar el número de ellas en la región y hasta doblarlo, como ha ocurrido en los últimos 20 años. Lo mismo ha sucedido en Brasil (Hennen, com. pers.). De cada 10 colecciones de campo en Colombia se obtiene un nuevo registro bien de hospedante, localidad o de especie.

una serie de preguntas claves.

¿Cuántas especies hay?

Varios autores han hecho intentos por calcular el límite teórico de especies vivas existentes en el planeta. Si se sigue la más global, del supuesto que solo se conoce el 10 por ciento de las especies vivas existentes en el globo, se diría que hay 80.000 especies de Uredinales o como lo sostiene Hawksworth (1991) solo se conoce el 5% de las especies de hongos en el globo (69.000 descritas sobre 1.500.000) cálculo que daría una cifra de 140.000 especies de Uredinales.

De manera más específica, Hennen & McCain (1993) calculan que existe una especie de uredinal por cada 16 especies de plantas de la flora de los Estados Unidos; usando el mismo indicador para la situación colombiana, Pardo-Cardona (2001) indica que deberían existir 3.125 especies de Uredinales, es decir solo se conoce, actualmente, el 10 por ciento de las especies teóricamente presentes. Una proyección global de este indicador, sobre 270.000 especies de plantas descritas (National Geographyc, 1999) o sobre 320.000 según Prance *et al.* (2000), muestra que deberían existir entre 16.800 y 20.000 especies de Uredinales, es decir más del doble de lo registrado actualmente. Si el número total de especies de plantas fuera 2.700.000 el número de especies de Uredinales sería 43.200 (un uredinal por cada 16 especies de plantas).

Si se supone que las uredobiotas de Norte América y Europa son conocidas en un nivel superior del 80 por ciento (en los últimos 10 años no hay registros significativos de nuevas especies) y que el resto del globo está en un nivel entre 10 y 30 por ciento (estimado para el neotrópico con Colombia y Brasil, como ejemplo, una especie nueva por cada 70 colecciones) del conocimiento de sus Uredinales, el número de especies en países con floras mucho más abundantes o no colectados del todo, sería mucho más elevado. La superficie del globo mejor conocida es entonces solo un cuarto, si en los otros tres cuartos existiera la misma proporción de Uredinales, estaríamos multiplicando por tres o cuatro lo conocido actualmente. No es, entonces, temerario pensar que el número total de especies de Uredinales en el globo estaría entre 16.800 y 70.000.

Al tomar a Colombia como país en el cual los estudios sobre los Uredinales se están haciendo con intensidad en los últimos 10 años, la experiencia indica:

- Se ha doblado el número de especie conocidas desde la década del 50 del siglo anterior y se siguen colectando y describiendo nuevas especies con la misma intensidad.
- El 60 por ciento son registros de especies previamente conocidas en otros lugares del globo que estaban presentes pero no habían sido colectadas o que han sido introducidas con las plantas hospedantes, normalmente de cultivo.

- El 40 por ciento son especies nuevas.
- Faltan por colectar muchas regiones, entre ellas las más ricas en abundancia y diversidad de plantas (al menos el 60% del país).
- Faltan por describir un sin número de plantas (Colombia puede tener el doble de lo registrado actualmente).

Aplicado este resultado al nivel global, se estima que la cifra total mínima de especies de Uredinales estaría bordeando el triple de lo conocido actualmente, es decir alrededor 20.000 - 25.000 holomorfos.

Es de observar que el número de especies de Uredinales presentes, actualmente en el globo, puede llegar a decrecer por la desaparición de sus hospedantes, debido al exterminio de las especies de plantas, como consecuencia de las influencias antrópicas que están destruyendo los ecosistemas, especialmente los tropicales y modificando drásticamente el clima.

¿Cómo están organizadas?

De acuerdo con el Código Internacional de Nomenclatura Botánica, que rige para la micología, a todas las especies hay que caracterizarlas para proveerles sus nombres binomiales (proceso de identificación) válidamente publicados de acuerdo a las normas de

nomenclatura establecidas, tener un espécimen base (tipo) y ordenarse en categorías (proceso de clasificación), siendo la unidad básica la especie (Art. 2).

Para los Uredinales en el rango inferior a especie se encuentran denominaciones de formas especiales y razas aplicadas preferencialmente a variantes fisiológicas que producen reacciones diferenciales de resistencia o susceptibilidad en variedades de plantas especialmente de cultivo. El caso más conocido es el de *Puccinia graminis* Eriks. & Henn. roya del tallo del trigo, en donde se patronó el sistema diferencial para la identificación de razas (Stakman; Stewart y Loegering 1962). Las denominaciones de variedades o subespecies han sido raramente usadas en Uredinales, debido entre otras cosas, al poco número de características morfológicas disponibles, al bajo número de colecciones que representen ampliamente una especie y a los pocos estudios taxonómicos críticos de las distintas especies.

Para la taxonomía en el nivel de especie se han consolidado las características determinadas desde los inicios de las descripciones de ellas, especialmente en lo referente a los esporos anamórficos o teliomórficos, no así en las

Es conveniente introducir en este punto el debate surgido recientemente para los organismos pleomórficos y en especial para los hongos como los Uredinales, al reconocerles *status* nomenclatorial a las formas anamórficas (estados imperfectos), debido a que como otros hongos, tienen soros morfológicamente distintos en sus distintas etapas del ciclo

Elementos básicos de la taxonomía y base para la sistemática.

características encontradas en los soros, excepto cuando hay elementos obvios, como los parafisos (o peridio) o el sistema de producción de los esporos (catenulados vs. pedicelados), otras características morfológicas (especialmente en los soros y la producción de los esporos) se han incorporado y complementan las descripciones. Para algunas de las especies que son de ciclo de vida completamente reducido, especialmente en Asteraceae, surge una importante controversia; según algunos autores, no hay diferencias morfológicas sustanciales para separarlas, mientras que otros opinan que se debe tener en cuenta, en esos casos muy especialmente, la especie del hospedante y el hábitat para así definir las especies. El caso de *Puccinia melampodii* Dietel & Holway (más de una docena de sinónimos) y sus especies aledañas es un buen ejemplo. Estudios críticos en el nivel celular, molecular y filogenético ayudarán a clarificar estos aspectos en ausencia de características morfológicas evidentes.

de vida, que están separados en el tiempo y en hospedantes distanciados filogenéticamente, además de estar aislados geográficamente o simplemente no conectados con ningún teliomorfo, por ahora conocido. También porque los anamorfos son el principal estado encontrado, colectado, dañino a las plantas y muchas veces el único que se tiene para

una completa identificación. El Código Internacional de Nomenclatura Botánica en sus últimas sesiones ha aceptado que a los anamorfos de los hongos, se les provea de una descripción morfológica adecuada y se les den nombres que al seguir todas las normas sean válidos y recomienda que una vez se conozca el telomorfo el nombre válido de la especie, es el del telomorfo y aplica al holomorfo. La descripción morfológica en detalle de los anamorfos, independientemente de la posición que tengan en el ciclo de vida ha facilitado la comprensión del papel de cada uno de ellos, del ciclo de vida mismo y en especial de los Uredinales autóctonos, especialmente tropicales, en donde se da la mayor confusión, al presentarse toda una gama de anamorfos similares o distintos morfológicamente, pero con distinta función en el ciclo de vida ("De Bary's morphologic system", de acuerdo con Hennen y Hennen, 2000; que además analizan el problema en terminología derivado de incorporar la función de los anamorfos en el ciclo de vida para su denominación clasificatoria). Además, esto ha significado un importante cambio en la aplicación de las normas de nomenclatura y entre ellas, a la de prioridad al no aplicar la tradición de reconocer el epíteto del nombre de la especie correspondiente al anamorfo y su autor, una vez se ha encontrado el telomorfo o su conexión con él y al uso

Cummins e Hiratsuka (1983) reconocen 105 géneros de Uredinales, Ainsworth y Bisby's (1996) registran 164 y alrededor de 139 sinónimos. Situación taxonómica normal si se tiene en cuenta que se han publicado algunos

de nombres teliomórficos para solo estados anamórficos, especialmente en géneros con un definido e inconfundible tipo de anamorfo, *i.e.* *Hemileia* y *Phakopsora*. Recientes trabajos han estimulado el estudio en mayor profundidad de los anamorfos y se han comenzado a proveer de nombres, clarificar su situación taxonómica, conexión con teliomorfos, filogenia y distribución. Los hallazgos más importantes tienen que ver con: la posición del soro respecto al hospedante, su organización, estructuras estériles presentes y ontogenia de los esporos. Respecto a estas últimas, en las células esporógenas (simples, ramificadas), en la ontogenia de los esporos (catenulados, sésiles y pedicelados), en el himenio y las estructuras estériles (peridio, parafisos), se han encontrado la mayor cantidad de variantes que son de valor para ser aplicadas en la taxonomía de los anamorfos y obviamente de las especies. Recientes trabajos de Buriticá y Hennen (1994) en el género *Phakopsora* Dietel, definen los anamorfos, publican en debida forma sus nombres, clarifican la posición taxonómica y su relación con muchos de los teliomorfos. En las uredobiotas de Colombia (Buriticá y Pardo-Cardona, 1996) y Brasil (Hennen, Figueiredo, Hennen & Carvalho, en prensa) se está haciendo lo mismo.

nuevos y se ha revisado el *status* de otros a la luz de la introducción de nuevas valoraciones taxonómicas de ciertas estructuras (*i.e.* *Ravenelia* Berkeley y *Kernkampella* Rajendren, disco pateliforme). Las nuevas e intensas



colecciones en el neotrópico (Colombia y Brasil) han permitido conocer al menos diez nuevos géneros en distintas familias y es posible que la lista se incremente. Las revisiones monográficas de las familias Puccinosiorea (Buriticá y Hennen, 1980), Phakopsoraceae (Buriticá y Hennen, 1994; Buriticá, 1998, 1999) y Chaconiaceae (Ono y Hennen, 1983) han contribuido a delimitar más consistentemente muchos de los géneros y sus especies. Pero, subsisten algunos puntos de criterio que deben ser estudiados para clarificar la situación de varios géneros; así por ejemplo: los géneros tropicales con soros supraestomatales: *Desmella* Sydow, *Edythea* Jackson, *Cerradoa* Hennen y Ono; para algunos autores se consideran sinónimos; sin embargo, hay que considerar que *Desmella* se encuentra en helechos y en el trópico bajo, *Edythea* se encuentra en *Berberis* en las regiones altoandinas y *Cerradoa* se encuentra en palmas en el trópico bajo, la distancia filogenética entre las familias de plantas y su distribución geográfica, hacen suponer que no se han llegado a establecer las diferencias morfológicas básicas para separarlos (la célula esporógena y la ontogenia de los esporos han sido usadas para justificar separaciones). De otro lado, la controversia de los géneros con especies que tienen soros estomatales y subepidermales esta vigente y evidenciado en los géneros *Gerwasia* Raciborski y *Mainsia* Jackson, los dos

El uso de agrupaciones supra-genéricas, especialmente el de familias, en el orden Uredinales no es de uso rutinario, debido entre otras cosas al poco número de características usadas

sobre *Rubus*, uno asiático y el otro eminentemente neotropical. Valga la pena anotar que hay continuidad en la evolución del desarrollo de los soros de estomatales a subepidermales, el género *Hemileia* debe estar entonces en la familia Chaconiaceae. Continuando con los casos que dan lugar a confusión están los derivados de haber incorporado el espermogonio como caracter genérico y de familia; esta estructura que se ha originado *de novo* y que no se encuentra en todos los géneros, especialmente los de ciclo de vida no expandido, no es fácil de coleccionar y de encontrar al mismo tiempo con el teliomorfo, por lo cual algunas especies de ciclo de vida reducido de *Phakopsora* son indistinguibles de especies de *Baeodromus* Arthur (los hospedantes ayudan a la decisión). Hoy en día, se valoran el número de poros en el teliosporo y su estructura (*Macruropyxis* Azbukina, poros acanalados) y finalmente no se ha medido en su totalidad el impacto de reconocer las variaciones de los anamorfos asociados con distintos tipos de teliomorfo, aún cuando algunos géneros ya han sido establecidos porque tienen anamorfos diferentes: *Miyagia* Miyabe, *Prospodium* Arthur y *Batistopsora* Dianese, Medeiros & Santos. Para resumir, como es obvio que la taxonomía es una ciencia de hipótesis, se están probando nuevos descubrimientos y su valor para diferenciar especies y géneros.

(algunas de ellas superfluas) desde hace varios años y que delimitaban grupos aparentemente incoherentes y usando afinidades supuestas. En un principio solo dos familias se reconocían básicamente

por la presencia de teliosporos pedicelados (Pucciniaceae) o sésiles (Melampsoraceae). Recientemente la incorporación de los espermogonios como carácter decisivo; el rango de hospedantes; la ontogenia, septación, poros, etc. de los teliosporos; presencia de hipobasidio (ausente en Coleosporiaceae y el basidio se asimila al teliosporo); estructura y posición del teliosoro y los anamorfos; han permitido que Cummins y Hiratsuka (1983) propongan 14 familias. El sistema propuesto crea grupos mucho más reducidos pero mucho más coherentes y con significado práctico para su uso, al reflejar e interpretar en mejor forma las características evidentes en una colección y sus afinidades. Buriticá (1999) acoge el sistema y propone la reins-talación de la familia Endophyllaceae Dietel, Engler & Prantl (polifilética); al respecto, en los Uredinales se da el caso único del mundo biológico en donde se puede reconocer el punto de inflexión en el cual ciertos individuos pasaron a ser especies distintas por cambiar de heteróicos a autóicos (reducción del ciclo de vida), iniciando una evolución completamente aparte de sus ancestros de ciclo de vida expandido y que ha llegado hasta la familia Puccinio-siraceae Cummins e Hirasuka ex Buriticá. Cummins e Hiratsuka (1983) prefieren colocar estas especies con su ancestral (en unas muy pocas en donde se conoce), decisión que va en contra del criterio morfológico como principal evento para separar individuos y sus categorías superiores. Una vez que los esporos de un anamorfo germinan dando un basidio es porque son teliosporos y la estructura es un teliosoro, es decir se está

hablando de una nueva morfología de teliosoro y teliosporo. El otro problema del sistema propuesto es que varios géneros no han sido acomodados en respectivas familias, especialmente algunos que tienen soros estomatales; al reconocer que hay una línea de continuidad evolutiva entre los soros estomatales y la apertura del tejido del hospedante (subepidermales); los parientes de las especies con soros estomatales están dentro de las familias con soros subepidermales, es decir *Hemileia* debe estar en Chaconiaceae, *Hennenia* en Sphaerophragmiaceae, etc. Para *Gerwasia/Mainsia* y *Prospodium* ya se utilizó este criterio.

Finalmente es evidente que el cúmulo de nuevas informaciones, especialmente, derivadas del mayor número de colecciones, de los estudios taxonómicos críticos y de los análisis moleculares que se vienen generando, han de permitir un sistema de clasificación mucho más ajustado refinado y con especies mejor caracterizadas en grupos mucho mejor definidos.

¿Cuál es su origen y de dónde vienen?

Determinar el origen, los ancestros y los ecosistemas en donde se originaron las especies de todo el orden Uredinales, permite conocer:

- los parientes cercanos y determinar sus afinidades filogenéticas
- los procesos de diversificación y variación
- entender como se ha llegado a las

formas actuales

- las fuerzas físico-químico y biológicas que predominantemente han intervenido para la diversidad de las especies.
  - mecanismos y respuestas de adaptación seguidos para ser exitosos en la naturaleza.
1. Las especies ancestrales solo son reconocidas por la presencia del basidio y porque son autoincompatibles (ciclo de vida no expandido). Los anamorfos para la reproducción asexual aparecieron posteriormente, lo mismo que las estructuras sexuales definidas, reunidos en el espermogonio y el anamorfo asociado que restituye el heterocarión y da lugar al anamorfo de rápida multiplicación asexual que finalmente termina en el teliomorfo (ciclo de vida expandido, autóico o heteróico), la separación en dos hospedantes dio lugar al fenómeno del heteroicismo. Mecanismo de defensa y adaptación al clima (estaciones o invierno-verano muy contrastante), al hábito de crecimiento del hospedante (evidente en Poaceae y Cyperaceae, especialmente). La transición de autoincompatible a autocompatible permitió reducir el ciclo de vida por la vía endofiloide (en especies heteróicas) o aumentar la capacidad de multiplicación de las especies autóicas de ciclo de vida no expandido (no es reconocible el drástico cambio ocurrido, excepto por la alta especificidad en el hospedante y su posición en la escala evolutiva).

Los principales eventos encontrados en los Uredinales respecto a la evolución con sus hospedantes y en la morfología, indican cinco grandes sucesos:

2. La relación parasitaria con sus hospedantes es tan antigua como el origen mismo de los Uredinales y del hospedante. Actualmente, el hospedante es parte integral y primaria del ambiente requerido por el uredinal (estrecha coevolución). Principio para definir especies.
3. La obtención de alimento, la morfología general de las estructuras (soros) y la producción de los esporos han estado en función de la genética y del tejido del hospedante, de su salida de él, de producir alto número de esporos y facilitar su diseminación para encontrar nuevos hospedantes o seguirlos en su crecimiento ascendente evolutivo.
4. La evolución funcional de los soros y los esporos ha sido estrechamente ligada al hábito del(os) hospede-dante(s) y en todos los casos ha sido para seguirlo estrechamente, bien en su colonización de ecosistemas o bien en su hábito de crecimiento. El potencial epidémico, evidencia de un desequilibrio, se expresa debido a que el ser humano reúne en un mismo sitio gran cantidad de hospedante, es decir al hacer agricultura. Las epidemias son el producto de las actividades

antrópicas especialmente en los últimos años.

5. Paralelamente con el seguimiento del hospedante los Uredinales han desarrollado sus propias defensas y adaptaciones a los ambientes adversos (deseccación, rayos ultravioleta, etc.) y enemigos naturales.

Al referirse al parasitismo la gran mayoría de biólogos o patólogos (de plantas y animales), lo interpretan como la llegada de un agente externo (parásito para solo vivir o patógeno para alimentarse) para vivir sobre otro, esto ha implicado la visión de una relación de momento y oportunidad en el encuentro biológico de dos organismos; aspecto que

La relación de parasitismo obligado de los Uredinales y las plantas debe ser muy antigua y hay que suponerla fue establecida desde el origen mismo de las plantas. De acuerdo con Buriticá (1995) el autotrofismo y heterotrofismo nacieron paralelamente en el caldo de la vida en las aguas marinas. Si no hubiera sido así, el experimento de la vida hubiera fracasado en su propia "basura". Los primeros organismos salientes de ese caldo fueron filamentosos (una parte en el caldo y otro iniciando la conquista del nuevo hábitat) y exitosos porque comenzaron a salir asociados autotrofos y heterotrofos, es decir en estrechas relaciones de mutua conveniencia (parasitismo obligado: simbiosis y endofitos) y capaces de ir modificando y acondicionando el inhóspito ambiente, además, de defenderse y permitir la selección de las estructuras que les permiten desligarse del

limita la comprensión de relaciones estrechas (parasitismo obligado, simbiosis y endofitismo), pues supondría que es algo que viene de afuera, y que se está dando momentáneamente o en corto plazo en un hospedante. Contrariamente a esa visión de momento, el parasitismo obligado, en sus distintas formas, hay que interpretarlo como una relación muy elaborada desarrollada desde el origen mismo de los hospedantes y sus parásitos. Es tan antigua que el microorganismo se especializó hasta el punto de una total dependencia por su hospedante y en los mecanismos para identificarlo, reconocerlo y condicionarlo. Proceso que debió suceder en muchos millones de años.

ambiente marino y sobrevivir en el nuevo ambiente terrenal. Esos organismos terrestres primitivos, verdaderos coacervados, dieron origen a las protoplasmas que debieron tener desde esas épocas sus propios parásitos, en vías de ser obligados; así lo sugieren algunos organismos actualmente reconocibles, como los líquenes, capaces de vivir en las rocas y que se consideran "fósiles vivientes". Muchos organismos y entre ellos algunos protohongos en sus relaciones primarias con las protoplasmas adquirieron un hábito estrecho de convivencia hasta llegar a ser totalmente dependientes (simbiosis, endofitismo, parasitismo obligado), resultado que se manifiesta por efectos sistémicos o especializados a alguna parte de la planta: *i.e.* Uredinales en el follaje, endomicorrizas en las raíces. La relación ancestral estrecha de la asociación de

dependencia dio origen al parasitismo obligado (Buriticá, 1995).

Siendo común que muchas especies de Uredinales presentan hábito sistémico en las plantas hospedantes y que sus principales eventos evolutivos han sido en función de seguir a su hospedante (coevolución orgánica y funcional), aprovechar su protección (esporos intraepidermales), lograr salir de él

Varias teorías se han propuesto tratando de determinar el origen de los Uredinales, todas ellas tratando de precisar sus ancestros cercanos. Unos indican su parentesco con los protoTaphrinales en la clase Asco-mycetos (Savile, 1955), otros en los Teliomycetes (Platyglloeaceae) parásitos de musgos (Leppik, 1973, Hennen & Buriticá, 1980). Más recientemente Oberwinkler (com. pers. 1997) en estudios sobre los basidiomycetos argumenta que los *Cryptomyocolax* (levaduras con características de Ascomycetos y Basidiomycetos) resultan esenciales para comprender su origen; los Uredinales son colocados en el mismo tronco con los Septobasidiales y con un grupo de los Ustilaginales. Este análisis morfológico presenta el problema que deja por fuera la consideración del parasitismo; el origen de un parásito obligado no puede fundamentarse en un organismo actual de vida libre, así sea muy primitivo.

Respecto a los Uredinales, propia-mente dichos, se coloca razonablemente como punto de partida a los que se encuentran sobre Pteridofitos: helechos y *Selaginella*

(primero por las aberturas naturales) y alimentarse a sus expensas, sugiere que los ancestros de los Uredinales fueron simbioses o endófitos que se fueron especializando para localizarse en el follaje de las plantas elaborando un sistema alimenticio estrecho y sofisticado con las células del hospedante; biológica-mente evolucionaron para volverse típicos parásitos obligados.

(desafortunadamente no se sabe nada de su teliomorfo). Dos corrientes se han sugerido: la primera que considera el género *Uredinopsis* Magnus sobre *Osmunda* como el más primitivo (“fósil viviente”) (Savile, 1955) y la segunda que postula el género *Uncol* Buriticá & Rodríguez sobre Polypodiaceae. *Uredinopsis* tiene ciclo de vida expandido heterocariótico (*Osmunda-Abies*) y está presente en climas templados, caracteres derivados antes que ancestrales. Recientemente se ha demostrado mediante técnicas moleculares que *Milesina* Magnus es más antiguo que *Uredinopsis* y que la familia Polypodiaceae es ancestral respecto a la Osmundaceae, lo que hace que *Uncol* y *Desmella* Sydow, sean unos buenos candidatos para establecer el punto de partida de la filogenia de los Uredinales modernos (Buriticá, 2001), más si se tiene en cuenta como lo postula Leppik (1973) que “Presumible-mente las royas ancestrales vivieron en los trópicos, difiriendo poco de los basidiomicetos ancestrales”.

¿Siendo parásitos obligados como han logrado invadir un gran y diverso grupo de plantas?

Es reconocido ampliamente que los Uredinales se encuentran en gran cantidad de familias, géneros y especies de plantas en los distintos ecosistemas que ellas han

El primero es derivado de una relación ancestral con las plantas vía autoicísmo y coevolución. La diversidad manifiesta en los distintos grupos de plantas, cuando ancestralmente han tenido un origen filogenético común, ha permitido que mediante la coevolución con los Uredinales estos también las sigan y por lo tanto elaboren su propia diversidad (Divergencia y radiación con los hospedantes Hennen y Buriticá, 1980; coevolución). Estudios sobre coevolución de los Uredinales y las plantas hospedantes se han realizado en varios grupos demostrándose claramente que han sido fuente de origen de nuevos grupos y nuevas especies. Las modificaciones genéticas del hospedante, su adaptación a nuevos ambientes y elaboración de mecanismos de defensa han sido la fuente de presión externa para que los Uredinales también desarrollen su adaptación, elaboración de sus estructuras para las nuevas circunstancias y en últimas a la formación de nuevas identidades reconocibles como especies. La evidencia complementaria es derivada del fenómeno de "memoria genética" que recientemente se ha evidenciado y comprobado en varios casos; el *Eucalyptus* es un género de la familia Myrtaceae que evolucionó en Australasia aislado de otros miembros de la misma familia presentes en Sur América (ancestros comunes, ¿antes de la deriva continental?), cuando fue introducido al nuevo mundo se encontró

ocupado (ver adelante). Diversos mecanismos han utilizado para lograr tal grado de colonización.

que era afectado por *Puccinia psidii* Winter, patógeno nativo local sobre gran número de especies de Myrtaceae, especialmente en el género *Psidium*; complementariamente, la especie asiática *Kweilingia divina* (H. Sydow) Buriticá, fue introducida al neotrópico con su hospedante *Bambusa vulgaris* Schrader y en esta localidad encontró hospedantes nativos bambusoides como *Guadua angustifolia* Kunth. Los dos casos son una clara evidencia de una relación muy antigua con base en ancestros comunes o al menos con una base genética homóloga que el uredinal tiene la capacidad de reconocer independientemente de lo aislada que haya sido la evolución de cada una de las especies de hospedantes. Este aspecto debe ser tenido en cuenta cuando se mueven especies de cultivo a diferentes zonas ya que por afinidad filogenética puede darse el "brinco" de algunos patógenos al nuevo cultivo.

En segundo lugar se encuentra la amplia diversidad genética de los Uredinales para el parasitismo vía heteroicísmo, expuesta para la colonización de distintos hospedantes (salto a nuevos hospedantes no relacionados). Leppik (1953) al sustentar su hipótesis de la "Escalera hologenética" muestra, en esencia, como los basidiosporos tienen mayor capacidad genética (menos especialización parasítica) para colonizar nuevos

hospedantes alejados filogenéticamente del primario que mantiene el telomorfo y en los cuales han desarrollado los órganos sexuales (espermogonio: hifas receptoras y espermacios) y los primeros esporos anamórficos con la nueva carga heterocariótica que reconoce su hospedante ancestral en el cual se originaron y que produce los teliosporos. Fenómeno conocido como heteroicismo y de expansión del ciclo de vida, “jumps to new, unrelated hosts” (Hennen y Buriticá, 1980). Arthur (1934) complementa la hipótesis al postular las “especies correlacionadas” y la “Ley de Tranzschel”, que hacen referencia a las especies (muchas de ellas plenamente reconocidas) de ciclo reducido derivadas de las de ciclo expandido. Jackson (1931) analizó críticamente la reducción del ciclo de vida con base en las especies heteroicas y el origen de nuevas especies y Buriticá y Hennen (1980) demuestran el origen de las familia Endophyllaceae y Puccinosiraceae

Un poco menos conocido y documentado, para explicar el origen de nuevas especies, es el fenómeno de la plasticidad de la heterocariosis (más de un núcleo haploide en una célula) presente en los hongos. Fenómeno que ha sido estudiado extensivamente en la formación de razas que afectan variedades de los cultivos o que crecen en medios de cultivo con distintos nutrientes. Los hongos en general pasan su mayor parte de la vida en estado heterocariótico (dos o más núcleos haploides por célula), condición que puede variar rápidamente, de acuerdo al ambiente en donde se desarrollan o alimentan, simplemente al modificar el balance de los núcleos en el hetero-carión

en la reducción del ciclo de vida de especies de ciclo de vida completamente expandido. El proceso se explica en las dos etapas por la expansión y reducción del ciclo de vida. Expansión ha significado colonización de nuevos hospedantes, mientras que reducción significa ganancia en la coadaptación con una especie para la conquista de nuevos ecosistemas (Buriticá, 2000). La conquista de las grandes alturas en los trópicos ha significado una estrecha relación con los hospedantes y una reducción en el ciclo de vida, géneros como *Baeodromus* Arthur, *Chardoniella* Kern, *Chrysopsora* Lagerheim, etc. son una clara evidencia de este fenómeno. Aspecto que es consistente cuando se han colonizado ecosistemas de condiciones extremas: corta estación de crecimiento (límite ártico y antártico), zonas desérticas o de climas contrastantes húmedo-seco.

(se comportan como un nuevo individuo).

El alto número de especies encontradas en ciertos hospedantes, sus variedades y razas es clara insinuación del uso de este mecanismo, como parte de la micro coevolución patógeno-hospedante-ambiente.

¿Cuántas plantas afectan?

Los hongos, en su concepto tradicional (*sensu lato*), han sido separados de las plantas y delimitados en tres reinos aparte (*Fungi*, *Chromista*, *Protozoa*); característicamente presentan especies de talo filamentoso y particularmente heterotrófos, es decir viven como parásitos

en la materia orgánica viva o como saprobios en la materia orgánica muerta que ellos ayudan a descomponer, su reproducción se realiza con base en esporos (sexuales o asexuales) que son los responsables de la diseminación y multiplicación. Dentro de las especies que parasitan seres vivos se encuentran los Uredinales, que además tienen la característica de ser parásitos obligados exclusivos sobre las plantas. Como se dijo anteriormente el parasitismo obligado de los Uredinales, tiene su origen desde la formación misma de las plantas y la planta hospedante es parte integral del ambiente para su alimentación, crecimiento, desarrollo, reproducción, sobrevivencia y evolución. La ganancia en la diversidad de las plantas ha ido paralela con la diversidad de los Uredinales, evidenciado por el elevado número de especies presentes sobre ellas.

En el argot de los uredinólogos está acuñado el decir "...en donde hay una planta hay la probabilidad de encontrar

En las Criptogamas recientemente Hennen (1997) ha registrado la especie *Uredo vetus* Hennen sobre *Selaginella* sp. (Pteridofitos, Lycopsidea), es decir los Uredinales han acompañado a las plantas vivas por al menos 395 millones de años (período Devoniano). No se incluyen los fósiles que han sido encontrados y asignados como Uredinales, con ellos el tiempo de las estrechas relaciones con las plantas, se prevé sería mucho más antiguo. Este Uredinal y los encontrados en los verdaderos helechos (Pteridofitos, Pteropsida) se consideran primitivos; siendo los que parasitan Polypodiaceae,

una roya", esto interpretando el alto número de especies que han seguido a las plantas a todos los sitios de la tierra. Se estima en 320.000 las especies de plantas descritas y debidamente publicadas actualmente en el globo (Prance *et al.*, 2000), ellas albergan alrededor de 8.000 especies descritas de Uredinales, es decir un uredinal por cada 40 especies de plantas (una por 16 en los Estados Unidos), indicador que ha estado bajando desde el siglo XIX y que puede bajar aún más, debido a que se están publicando nuevas especies de Uredinales.

En los dos grandes grupos de plantas Cryptogamas y Fanerogamas se encuentran los hospedantes del ciento por ciento de los Uredinales. Hennen y Buriticá (1980) sostienen que sus parientes cercanos se encuentran en la familia Platyglloeaceae, géneros *Jola* Moller, *Eocronartium* Atkinson, *Herpobasidium* Lind y *Platycarpa* Couch que son parásitos de las Briofitas, conocidas comúnmente como musgos.

especialmente los géneros *Uncol* Buriticá & Rodríguez y *Desmella* Sydow (Cyathaceae y Polypodiaceae) los ancestrales según Buriticá (2001), al menos otros tres géneros prevalentes en clima templado: *Uredinopsis* Magnus, *Milesina* Magnus y *Hyalopsora* Magnus, y la especie *Puccinia lygodii* Arthur (dudosamente un verdadero *Puccinia*) los parasitan. Las familias que agrupan estos géneros son Pucciniastraceae (Arthur) Gaeumann, Uncoleaceae Buriticá y Pucciniaceae Chevalier. Los ciclos de vida de las especies tropicales no han sido estudiados (se sospecha ciclo de vida



autoico y parcialmente expandido: un anamorfo y telioromorfo), mientras que el de las especies de clima templado es básicamente heteróico tomando como hospedante alternante especies de Gymnospermas. El número de especies apenas llega al 0.5% del total, mientras el número de géneros (6) son el 5%. Las nuevas expediciones a lugares tropicales están permitiendo encontrar nuevos individuos con características novedosas que permiten nuevas interpretaciones.

Las dos grandes divisiones de las Fanerogamas: Angiospermas (Magnolio-phyta) y Gymnospermas presentan alrededor de 99.5% de las especies conocidas de Uredinales, con algunos géneros específicos a cada una de ellas. Respecto a las Gymnospermas la mayoría de ellas se encuentran en el hemisferio Norte, en donde han jugado un papel importante para el ciclo de vida de varios de los géneros y especies de Uredinales esto debido a su característica de "siempre verdes" (es el único sustrato vivo con follaje disponible inmediatamente se inicia el invierno

En el tratamiento de la clasificación taxonómica de las plantas Angiospermas se sigue a Cronquist (1981). La división Magnoliophyta (= Angiospermas) tiene dos grandes Clases: Magnoliopsida (= Dicotiledóneas) y Liliopsida (= Monocotiledóneas), en ellas se encuentra el 97.5 % de las especies de plantas y alrededor del 95% de los géneros y especies, actualmente conocidas, de Uredinales.

En la Clase Liliopsida hay 5 Subclases, 19 Ordenes, 65 Familias y

(octubre), o después del invierno, marzo-abril). Los géneros sobre helechos y de otras plantas más evolucionadas (Asteraceae) han recurrido a esta familia para sobrevivir al expandir su ciclo de vida para cumplir una fase sobre ellos. Algunas especies de Gymnospermas de importancia económica han sufrido de ataques severos producidos por especies de *Cronartium* E. Fries. Las pocas Gymnospermas autóctonas del hemisferio Sur presentan un género exclusivo y muy particular: *Mikronegeria* Dietel. Las familias de Uredinales que se encuentran asociadas con Gymnospermas son: Pucciniastraceae, (Arthur) Gaeumann, Cronartiaceae Dietel (el género *Endocronartium* Hiratsuka, es considerado en la familia Endo-phyllaceae por Buriticá, 1991), Micronegeriaceae Cummins & Hiratsuka, Coleosporiaceae Dietel y Pucciniaceae Chevalier. El número de especies en esta división esta por el 2% del total y de ellas 73 especies, son del género *Gymnosporangium* Hedwig (familia Pucciniaceae).

alrededor de 50.000 especies (Cronquist, 1981), cantidad que equivale a la quinta parte del total de plantas. Ocupan todos los ecosistemas y son de distribución universal; algunas especies de Uredinales son de gran importancia económica al atacar plantas de cultivo, especialmente en la familia Poaceae: cereales y pastos. Tres grandes órdenes son los más abundantes y prevalentes: Cyperales (Cyperaceae y Poaceae), Arecales (Arecaceae, palmas) y Orchidales (4 familias, orquídeas). El número de especies de Uredinales presentes en la

Clase es de alrededor del 15% sobre el total. Respecto a los Uredinales presentes en estos tres últimos Ordenes es interesante observar que mientras el primero tiene alrededor de 700 especies, en los otros dos solo hay un reducido número; dos especies en Arecales y alrededor de 10 en Orchidales, estas cifras pueden estar muy lejos de lo real, ya que coleccionar en estos dos últimos Ordenes es bastante difícil, en las orquídeas por lo dispersas y aisladas (en efecto, muchas de las especies registradas en orquídeas han sido interceptadas en las aduanas de los

La clase Magnoliopsida consta de 6 subclases, 64 órdenes, 318 familias y alrededor de 165.000 especies (Cronquist, 1981). Sus miembros son de distribución universal y ocupan todos los ecosistemas. Alrededor de 7000 especies de Uredinales se encuentran sobre ella en el 80% de las familias. En todas las subclases: Magnoliidae, Hammamelidae, Caryophyllidae, Dilleniidae, Rosidae y Asteridae, se encuentran especies de Uredinales, siendo su mayor número en las sub-clases más evolucionadas (Rosidae y Asteridae) y que además cuentan con el mayor número de especies. En la subclase Magnoliidae, que incluye los miembros más primitivos, hay 8 órdenes siendo el de los Magnoliales el más primitivo, en la familia Annonaceae se encuentran Uredinales característicos (géneros: *Hennelia* Buriticá, *Dayspora* Berkeley & Curtis, *Batistopsora* Dianese, Medeiros & Santos) y exclusivos a esta familia por sus formas y ciclos de vida. En el género *Dasyspora* se presenta una relación única con un alga (*Stomatochroon*) y no se tiene una explicación biológica razonable (un

Estados Unidos y no coleccionadas directamente en el campo, lo mismo ocurre para la familia Bromeliaceae) y en las palmas por lo altas y dispersas. La mayor concentración de especies de Uredinales se encuentra en la familia Pucciniaceae Chevalier y Phakop-soraceae Cummins & Hirasuka ex Buriticá & Hennen; los géneros: *Stereostroma* Magnus, *Cerradoa* Hennen & Ono, *Sphenospora* Dietel y *Kweilingia* Teng, son prácticamente exclusivos de la clase Liliopsida.

protolíquén?). Algunas familias de los distintos órdenes se pueden considerar "centros de diversificación" dado que sobre ellas se encuentran diversos y particulares géneros específicos; así por ejemplo: en la Familia Asteraceae se encuentran: *Baeodromus* Arthur, *Chrysospora* Lagerheim, *Chardonella* Kern, *Chrysocyclus* Sydow, *Chrysella* Sydow, *Cionothrix* Arthur (culminación en la familia Pucciniosiraceae); Sobre el orden Fabales (Familias Mimosaceae, Caesalpiniaceae y Fabaceae) se encuentran como típicos varios géneros, entre ellos: *Ravenelia* Berkeley, *Apra* Hennen & Freire, *Diabole* Arthur, *Dicheirinia* Arthur, *Dipyxis* Cummins & Baxter, etc.; en la familia Rosaceae: *Gerwasia* Raciborski, *Hamaspora* Koern, *Phragmidium* Link, *Tranzschelia* Arthur, *Kuehneola* Magnus, *Fromella* Cummins & Hiratsuka, etc. Otras familias con géneros específicos son: Bignoniaceae (*Prospodium* Arthur), Euphorbiaceae (*Arthuria* Jackson, *Nothoravenelia* Dietel), Boraginaceae (*Alveolaria* Lagerheim, *Trichospora* Lagerheim), Salicaceae (*Melampsora*

Castagne), Rubiaceae (*Hemileia* Berkeley & Broome), Berberidaceae (*Edythea* Jackson), etc. Algunos géneros de plantas con amplia distribución geográfica tienen un elevado número de especies de Uredinales, siendo algunas particulares a una localidad, en el género *Baccharis* (Asteraceae) se encuentra un buen ejemplo para el neotrópico y evidencia de la coevolución y de la ley "el rango geográfico de los parásitos es más estrecho que el de sus hospedantes".

Es evidente, entonces, concluir que ningún otro grupo claramente definido de hongos, tome tantas y diversas plantas como hospedantes como el orden Uredinales.

¿Cómo se alimentan?

Los Uredinales son típicos parásitos obligados de células vivas de plantas, es

Los Uredinales en un sentido amplio no han podido ser cultivados de manera rutinaria en medios artificiales axénicos, solo unos pocos ejemplos se conocen en el cual se ha mantenido el micelio y una poca esporulación en medio artificial en razas particulares de *Puccinia graminis*, *Melampsora lini* y otras pocas especies. La dificultad de su cultivo se ha tratado de explicar por lo específico de sus requerimientos nutricionales ó por la inducción de los mecanismos previos que son necesarios para que el uredinal forme sus estructuras de toma de alimento (apresorios, haustorios, etc.) por fuera del hospedante (Littlefield y Heath, 1979).

Los Uredinales no tienen capacidad

decir no pueden ejercer sus funciones vitales por fuera de su hospedante y no tienen fases saprofitas libres. En muchas especies los teliosporos se encuentran en tejidos senescentes, viejos caídos sobre el suelo y en proceso de descomposición, pero allí no se están alimentando, solo se están protegiendo, hibernando o sobrepasando condiciones difíciles para el crecimiento (especialmente en zonas desérticas, páramos, clima con estaciones, etc.). En los géneros sobre helechos en zona templada, los teliosporos se encuentran embebidos en el tejido del hospedante esperando su descomposición para germinar pasado el invierno, en zonas áridas se encuentran expuestos a la espera del agua necesaria para germinar.

selectiva para buscar su hospedante y dependen de que sus esporos producidos, en gran cantidad, lo encuentren al azar en donde este ubicado. Una vez el esporo encuentra una superficie y las condiciones climáticas requeridas germina e inicia el proceso de reconocimiento del hospedante, los esporos anamórficos mediante thigmotropismo crecen y dirigen el tubo germinativo hacia los estomas por donde penetran. Los basidiosporos lo hacen directamente al través de la cutícula y la epidermis, mediante un mecanismo eminentemente mecánico de presión facilitada por procesos bioquímicos. Algunos basidiosporos al detectar que no es el hospedante germinan produciendo más células basidiospóricas, que vuelven

a ser diseminadas.

Cuando el tubo germinativo proveniente de esporos anamórficos encuentra el estoma receptivo y reconoce su hospedante, forma un apresorio (a) del cual sale el pie de infección (pi) que es el que penetra. Una vez dentro de la cámara estomatal se forma una vesícula (vesícula subestomatal, vs) y comienzan a emitirse las hifas infectivas (hi) que crecen ramificándose intercelularmente. La puntas de las hifas infectivas se localizan en la pared de una célula del hospedante y allí forman la célula madre del haustorio (cmh). De la célula madre del haustorio sale el pie de penetración (pp) que cruza la pared celular del hospedante, forma un cuello y en la parte terminal el cuerpo del haustorio (ch), la membrana celular (plasmalema) de las células de las plantas hospedantes nunca es perforada, pero si invaginada por presión interna del cuerpo del haustorio. Este proceso se encuentra debidamente ilustrado bajo microscopía de luz y electrónica e interpretada en los cambios celulares y moleculares por Littlefield y Heath (1979).

Una vez el haustorio esta diferenciado se forma una íntima inter-fase uredinal-hospedante caracterizada como

Entre la roya y el hospedante hay un transporte activo de amino ácidos y fosfatos, además de sistemas de moléculas antioxidantes y control de flujo de iones y compuestos en membranas, indicando que el proceso de nutrición en royas es un acompasado lenguaje de moléculas con la planta, en el cual se halla implícita la coevolución como mediadora y

una matriz extrahaustorial y comienza el proceso de nutrición de la roya. La matriz extrahaustorial es originada en el hospedante y juega un papel determinante en la defensa del hospedante cuando se trata de interacciones incompatibles, pero cuando se trata de compatibles el beneficiado es el uredinal. La matriz se incrementa con la edad del haustorio y está conformada por una serie de capas discretas, su composición es desconocida.

La matriz extrahaustorial está rodeada de organelas de la célula del hospedante tales como mitocondrias y cloroplastos. Hacia el lado interior, en el haustorio, este tiene núcleo, mitocondrias, lípidos, glicógeno y ribosomas, que en algunos casos se observan independientes del retículo endoplasmático y alineados sobre la pared del haustorio, próximos a la matriz. Todo esto indica un dinámico proceso de traducción de proteínas por parte de la roya, por otro lado el hospedante pareciera estar haciendo funcionar su maquinaria energética y metabólica para el uredinal (Parniske, 2000).

equilibrante de otros procesos de patogénesis. En la interacción *Hemileia/Coffea* la compatibilidad en las primeras horas de infección forma una generación de haustorios que nutren y fortalecen el sistema de hifas expandiendo la infección para cubrir muchas más células. La planta detecta la presencia de la roya y modifica su maquinaria

fotosintética, tal vez como defensa pero prevalece la comunicación molecular, denominada interacción compatible gen a gen, donde la planta reconoce como "propia" a la roya, tal como fue demostrado con anticuerpos policlonales de roya raza XXII de *H. vastatrix* y proteínas de líquidos intercelulares del Híbrido de Timor grupo fisiológico R., donde el perfil proteico de la planta fue reconocido en casi su totalidad por los anticuerpos de la roya, indicando un "mimetismo" del hongo con la planta (ó acaso de la planta con el hongo?). Los uredinales en su interacción nutricional con el hospedante forman "islas verdes", que no son más que porciones de tejido verde alrededor de las pústulas en las hojas senescentes del hospedante por acumulación de almidones. Indicador de que hasta el final, de alguna manera, el hospedante esta cuidando a la roya y viceversa (Hoyos L., 2002, comm. pers.).

Las estructuras desarrolladas por los Uredinales para la penetración, colonización y alimentación en su hospedante; el reconocimiento del hospedante y lo sofisticado y estable de la relación son indicativos de un proceso muy antiguo y paralelo entre los dos.

#### ¿Dónde están?

Al contabilizar géneros y especies de Uredinales para distintos sitios geográficos se encuentra que hay un gradiente, en número y diversidad, que comienza en el trópico y va disminuyendo hacia los extremos latitudinales.

Seis grandes zonas de diversidad se

"Presumiblemente las royas ancestrales vivieron en los trópicos, difiriendo poco de los basidiomicetes ancestrales" (Leppik, 1973) y a partir de allí siguieron a sus hospedantes a todos los ecosistemas ocupados por ellos.

Los Uredinales han seguido las plantas hasta los sitios de condiciones ambientales extremas: desde los sitios más húmedos del globo (el Chocó colombiano, por ejemplo), hasta los desiertos en donde crecen plantas (desierto de Sonora en América, por ejemplo) y desde las regiones tropicales más ardientes hasta las más gélidas (línea de nieves perpetuas en los Andes). Desde la latitud ecuatorial hasta las líneas más septentrional y austral, en donde hay plantas. Desde plantas terrestres hasta plantas acuáticas. Desde plantas terrestres independientes hasta plantas parásitas (orquídeas y bromelias). Desde plantas a libre exposición hasta plantas bajo el dosel. En todos los ambientes, el común denominador es que los Uredinales se encuentran principalmente en las partes aéreas del follaje de las plantas.

pueden postular:

1. la encontrada en el trópico bajo y húmedo, en donde se presentan géneros y especies con características de ciclo de vida no expandido o parcialmente expandido, pared de los esporos delgadas, hialinas y sin

- presencia de estados de reposo. Por el número de géneros representados se puede considerar como región de la familia Chaconiaceae.
2. la encontrada al ascender en el perfil altitudinal de los Andes o de grandes alturas tropicales, en el cual se van encontrando géneros y especies endémicas (Buriticá, 2000) con características únicas especialmente derivadas de la evolución por la línea endofiloides; el endemismo se refleja hasta el punto que cada gran altura tiene su propia uredobiota. Región de la familia Pucciniastraceae.
  3. se encuentra un centro de diversificación (adaptación previa al desierto para poder avanzar hacia el clima de estaciones) hacia alrededor de la línea de transición entre el trópico y la zona templada, la flora y uredobiota de México, del Sur de los Estados Unidos e islas del Caribe en la misma latitud, contienen evidencias de esta tendencia. Hay una mezcla de elementos tropicales y de regiones templadas y un evidente acondicionamiento previo para sobrevivir y llegar a la región de condiciones de estaciones climáticas.
  4. la uredobiota encontrada en regiones semi o desérticas, en ellas, los géneros encontrados contienen esporos compuestos (ravenelioides) y son de paredes gruesas. Región de la familia Raveneliaceae. Es bien conocida y aplicable, a los Uredinales, la regla biológica: "el rango biogeográfico de los parásitos es más estrecho que el de sus hospedantes". El maíz es parasitado por tres Uredinales (2 *Puccinia*, 1 *Phakopsora*); en el perfil
  5. la uredobiota de las regiones templadas, en ella el patrón de ciclo de vida heteróico es prevalente, los géneros y especies encontrados tienen variaciones y adaptaciones de acuerdo con las estaciones. Las familias más características son Pucciniastraceae, Melampsoraceae (teliosporos cubiertos por el tejido del hospedante) y Cronartiaceae (hibernación en estados de anamorfo asociado con espermogonio, en algunos casos sistémicos). Géneros y especies típicas de los climas templados se encuentran en el trópico a alturas que reproducen, en parte, su clima original (altura en el trópico es equivalente a latitud), sin embargo los ciclos de vida en estas especies tropicales son desconocidos, probablemente no se den las condiciones para que germinen sus teliosporos o no existen sus hospedantes alternos en condiciones propicias para ser infectados.
  6. la uredobiota de sitios aislados que ha evolucionado debido a las influencias propias del lugar. *Uromykladium* McAlpine en Australia, *Diabole* Arthur en Cuba.

altitudinal de los Andes donde se cultiva este cereal, desde el nivel del mar hasta los tres mil metros de altitud, *Phakopsora zeae* Burticá se encuentra desde el nivel del mar hasta los 1500 metros, *Puccinia sorghii* Schweinitz en las regiones bajas y *Puccinia polysora* Underwood en las regiones altas.

Para conquistar los distintos lugares del globo los Uredinales han seguido sus hospedantes y en cada lugar han desarrollado sus propias estructuras para la adaptación climática y búsqueda de nuevos hospedantes.

¿Cómo sobreviven?

Los Uredinales, como todos los demás organismos en la naturaleza, se han visto sometidos a las presiones climáticas, físicas, químicas y biológicas del medio circundante para poder sobrevivir (medio ambiente externo), además de estas, se debe agregar la relación establecida con el hospedante que también pone sus propias barreras (medio ambiente interno).

Los Uredinales han solucionado la obtención del alimento al seguir y establecer una estrecha relación con el hospedante. Las barreras que éste le pone en una relación gen a gen las han sobrepasado al desarrollar sistemas de

El problema biológico más importante que los Uredinales han debido superar es el de encontrar su hospedante, para ello han desarrollado una alta capacidad de producción de esporos de distinto tipo (dos anamorfos, un teliosporo y 4 basidiosporos) que aumentan la

variación genética para un ajuste concordante con los cambios defensivos elaborados por el hospedante. La tendencia de la relación ha evolucionado hacia la estabilidad. La introducción de la agricultura ha quebrado la estabilidad y sesgado los cambios de acuerdo a la manipulación genética hecha por el hombre por medio del fitomejoramiento. La respuesta de una planta a un microorganismo patógeno es de inmunidad (lo más común) o susceptibilidad, estos son conceptos absolutos, sin embargo el hombre ha elaborado escalas de reacción dentro de la susceptibilidad (de ahí se deriva el concepto de raza fisiológica), que de acuerdo con la respuesta del hospedante son útiles para el proceso de producción, especialmente de los cultivos. La lucha establecida mediante el fitomejoramiento es de nunca acabar porque los Uredinales mantienen intacta su capacidad de variar genéticamente en frente de las barreras genéticas impuestas por el hombre. No hay ningún ejemplo de una especie uredinal que se haya extinguido o erradicado por este medio y sí, cuando el hombre le acaba el hospedante, como ocurrió en una isla del Pacífico al eliminar completamente el cafeto y por ende la roya también fue erradicada.

posibilidad de encontrarlos. El medio principal para la diseminación, de todos los tipos de esporos, son las corrientes de aire; estando algunas especies dotadas estructural y aerodinámicamente para la diseminación a larga distancia ej. *Puccinia graminis* (diseminación horizontal). Para

especies que parasitan hospedantes perennes la tendencia ha sido manifiesta en favor de los esporos con un diseño aerodinámico para ascender hacia los tejidos nuevos del hospedante (diseminación vertical), circunstancia evidente en *Hemileia* (esporos de forma arriñonada) y *Prosopidium* (esporos alados en su ornamentación). Se ha sugerido que algunas formas de *Ravenelia* reproducen la forma y el tamaño de los granos de polen de las plantas hospedantes (subfamilia Mimosoideae) para ser llevados por los mismos vectores de ellos (Savile, 1976). Casi todas las especies parásitas sobre especies de cultivos han sido diseminadas por el hombre en el material asexual de propagación (*Puccinia horiana* Hennings, roya blanca del crisantemo, en esquejes), sus vestiduras (*Hemileia vastatrix* por los cosecheros dentro de Colombia) o porque ha hecho cultivos "salteados" que permiten que los Uredinales que los afecten encuentren una vía continua para estar en todos los sitios en donde se localizan los cultivos, caso evidente con la caña de azúcar en el Caribe y la dispersión de *Puccinia melanocephala* Sydow.

Otro factor biológico a superar por los Uredinales es su salida del hospedante para exponer y liberar sus esporos para la diseminación. Especies tropicales

La expansión reducción del ciclo de vida es otro mecanismo mediante el cual los Uredinales han seguido a los hospedantes hasta diferentes sitios a donde ellos han llegado (ver arriba). Paralelamente los distintos esporos han sufrido variaciones para sobrevivir en las

ancestrales salen por los estomas (soro extraestomatal), especies más evolucionadas inician la esporulación con la formación de células esporógenas dentro de la cavidad subestomatal y van rasgando el tejido epidermal hacia los lados en forma radial (soro subepidermal), fenómeno que es el más común. La transición de estomatal a subepidermal es evidente en la familia Chaconiaceae y Sphaero-phragmiaceae. Otros Uredinales recurren a una primera capa terminal de células (peridio) que se ensamblan de tal manera que actuando como palanca rompen la epidermis (Savile (1976) sugiere que el peridio es para la protección de enemigos naturales como los insectos "comeroya"). En los soros cerrados de los anamorfos de la familia Phakopsoraceae (*Malupa* Ono, Buriticá & Hennen, *Physopella* Arthur) los parafisos periferales cumplen la función ayudar a romper la epidermis. En otras especies la presión de adentro hacia fuera de las células esporógenas es suficiente para abrir el hospedante. Una vez los esporos son producidos varios mecanismos se han sugerido para que queden libres: separación del espora de la parte apical del pedicelo, ruptura o lisis del pedicelo en varios sitios (Savile, 1976), presencia de células intercalares disyuntivas, etc.

diferentes condiciones. En las grandes alturas Andinas en donde los rayos ultravioleta son limitantes, los Uredinales han producido pigmentos oleosos (filtros) para la defensa, en *Chardoniella* Kern, *Chrysopsora* Lagerheim, son evidentes. En hospedantes que tienen vellos en la



superficie de la hoja los soros están levantados para exponer los esporos para la diseminación. Como estos ejemplos hay infinidad de microevolución adaptativa para diferentes lugares.

## EPÍTOME

En el universo de los micro-organismos y especialmente de los que viven sobre otros seres vivos, se han establecido relaciones definidas con diferentes particularidades, entre ellas, la de los Uredinales con sus hospedantes, que son específicamente las plantas vivas. La relación ha llegado a hasta una íntima asociación y dependencia, conocida como parasitismo obligado, en la cual el parásito no tiene vida activa por fuera de su hospedante. Mecanismo que ha sido elaborado en muchos millones de años y desde que comenzaron a aparecer las plantas sobre la faz de la tierra.

La dependencia ha llegado al punto en el cual los cambios de fenotipo y genotipo de los hospedantes en la escala ascendente evolutiva y de conquista del espacio terrestre, han tenido implícitos cambios morfológicos y fisiológicos de los

Aún cuando la taxonomía de los Uredinales, está cumpliendo 200 años (comenzó en 1803) y a que se ha colectado en la mayoría de las regiones del globo y se conocen alrededor de 8000 especies, se está lejos de tener una clara y completa visión para armar un completo "árbol de la vida". Se estima que solo se conoce el 30 por ciento del total de especies. Hipótesis actualmente vigentes necesitan revisión para hacerlas

Uredinales, explicando en el tiempo evolutivo, el porque hay tanta variación en géneros y especies y, han ocupado tan diversos ecosistemas.

Los Uredinales independientemente de sus plantas hospedantes primarias, que son su ambiente básico, también han elaborado mecanismos para asegurar la búsqueda de nuevos hospedantes alejados filogenéticamente y adaptarse a nuevos ambientes inhóspitos a los cuales le han llevado las plantas. La coevolución, la variación heterocariótica y la expansión-reducción del ciclo de vida, especialmente está última, es una estrategia única en el mundo de los seres vivientes y le ha permitido asegurar el seguir a sus hospedantes a lugares recónditos de condiciones extremas. Paralelos a estos mecanismos han estado los que conllevan cambios adaptativos a factores externos limitantes con menor peso: enemigos naturales, factores microclimáticos, etc.

universales, especialmente al cubrir los distintos fenómenos ocurridos en todos los individuos y regiones. Exploraciones exhaustivas en regiones no exploradas son necesarias, estudios con la aplicación de nuevas técnicas son básicos, evaluación del valor taxonómico de varios caracteres para definir categorías superiores son de vital importancia, se deben elaborar y publicar monografías y uredobiotas locales, para universalizar todo el

conocimiento. No sobra decir que es necesaria la preparación de nuevos científicos uredinólogos para afrontar este ineludible reto. De otro lado, la humanidad sigue sufriendo el flagelo de los Uredinales que atacan las plantas de cultivo. Los más conocidos desde los tiempos bíblicos que afectan los cereales como el trigo, siguen siendo un dolor de cabeza, pero nuevas especies de Uredinales en cultivos domesticados recientemente o en vías de ser domesticados están limitando la naciente producción, los mercados y han aumentado las barreras fitosanitarias para evitar su libre expansión. La lucha fitopatológica que se inició desde que la humanidad tiene historia, continúa y parece que con altibajos a veces se va ganando y a veces perdiendo.

Cuantos secretos guarden los Uredinales para llegar a caracterizarlos exhaustivamente, descifrar su árbol de la vida, usarlos y sacar provecho para la humanidad, es un incógnita.

#### AGRADECIMIENTOS

Este trabajo es la síntesis del producto de muchos años de trabajo en el estudio de los Uredinales y que últimamente se han concretado como una extensión del proyecto "Uredinales de riesgo fitosanitario" financiado por el DIME de la Universidad Nacional de Colombia sede Medellín. Los profesores Víctor Pardo-Cardona y Mauricio Salazar Yepes, copartícipes en el proyecto, con sus discusiones, comentarios y valiosos aportes han contribuido a corregir y

enriquecer el texto final.

#### BIBLIOGRAFIA

ARTHUR, J.C. Manual of the rusts in the United States and Canada. Lafayette, Indiana: Purdue Research Foundation, 1934. 438 p.

BURITICÁ, P. Adaptación al ambiente de Uredinales neotropicales. *En: O Biológico*. Vol. 62 No.1 (2000); p.127-141.

\_\_\_\_\_. Descubriendo ancestros de los Uredinales. *En: Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Física y Naturales*. Vol. 25 No.96 (2001); p. 395-401.

\_\_\_\_\_. Familias del Orden Uredinales con ciclo de vida completamente reducido. *En: Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Física y Naturales*. Vol. 18 No.69 (1991); p.131-148.

\_\_\_\_\_. La familia Phakopsoraceae en el Neotrópico. Part II.: Géneros *Arthuria*, *Nothoravenelia*, *Uredopeltis*, *Kweilingia*, *Aplopsora* y *Pucciniostele*. *En: Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Física y Naturales*. Vol. 22 No.84 (1998); p. 325-334.

\_\_\_\_\_. Part III. Géneros: *Batistopsora* y *Phakopsora*. *En: Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Física y Naturales*. Vol. 23 No.87 (1999); p.271-305.

\_\_\_\_\_. Part IV. Géneros: *Crossopora*, *Cerotelium*, *Phragmidella* y *Catenulopsora*. *En: Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Física y Naturales*. Vol. 23 No.88 (1999); p. 407-431.

\_\_\_\_\_. Origen de los hongos causantes de enfermedad en las plantas. *En: ASCOLFI*

Informa Vol. 21 No. 5 (1995); p.58.

\_\_\_\_\_ and HENNEN, J.F. Familia Phakopsoraceae (Uredinales). Part 1: Géneros Anamórficos y Teliomórficos. *En: Revista de la Academia Colombiana de Ciencias*

BURITICÁ, P. and PARDO-CARDONA, V.M. Flora Uredineana Colombiana. *En: Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Física y Naturales. Vol. 20 No.77 (1996); p. 183-236.*

CRONQUIST FOREWORD, Arthur. An integrated system of classification of flowering plants. New York: Columbia University Press, 1981. 1262 p.

CUMMINS, G.B. and HIRATSUKA, Y.. Illustrated genera of rust fungi. St. Paul, Minn.: The American Phytopathological Society, 1983. 152 p.

HAWKSWORTH, D.L. The fungal dimension of biodiversity: magnitud, significance and conservation. *En: Mycological Research. Vol. 95 No.6 (1991); p.641-655.*

HENNEN, J.F. *Uredo vetus* sp. nov., the first record of a rusts on *Selaginella*, and the use of the name *Uredo*. *En: Mycologia .Vol.89 No.5 (1997); p. 801-803.*

\_\_\_\_\_ and BURITICÁ, P. A brief summary of modern rust taxonomic and evolutionary theory. *En: Report. Tottori Mycological Institute. Vol. 18. (1980); p.243-256.*

\_\_\_\_\_ and HENNEN, M.M. W. Terminology applied to sori end life cycles of rust fungi (Uredinales) from 1729 to 2000. *En: O Biologico. Vol.62 No.1 (2000); p.113-126.*

Exactas Física y Naturales. Vol. 19 No.72 (1991); p. 47-62.

\_\_\_\_\_ ; \_\_\_\_\_Puccinosireae (Pucci-niaceae, Uredinales). *En: Flora Neotrópica Monograph. Vol. 24 (1980); p.1-50.*

LEPPIK, E.E. Origin and evolution of conifer rusts in the light of continental drift. *En: Mycopathologia & Mycologia Applicata. Vol. 49 No. 2/3 (1973); p. 121-136*

\_\_\_\_\_. Some viewpoints on the phylogeny of rust fungi. Part I.: Coniferous Rusts. *En: Mycologia. Vol. 45 No. (1953); p. 46-74.*

- LITTLEFIELD, L.J. and HEATH, M. C. 6 No.2 (1997); p.19-25.  
Ultrastructure of rust fungi. Londres: Academic Press, 1979. 277 p.
- NATIONAL GEOGRAPHIC. Biodiversidad: la frágil red. *En:* National Geographic. Vol. 4 No.2 (1999); p.136 pp.
- ONO, Y. and J.F. HENNEN, J.F. Taxonomy of the Chaconiaceae genera (Uredinales). *En:* Transactions of the Mycological Society of Japan. Vol.24 (1983); p. 369-402.
- PARDO-CARDONA, V.M. Historia, estado actual y perspectivas de la investigación de los uredinales en Colombia. *En:* Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Física y Naturales. Vol. 54 No.1/2 (2001); p. 1333.
- \_\_\_\_\_. Potencialidad del uso de "Royas" (Fungi, Uredinales) como bioreguladoras de malezas en el cultivo de café (*Coffea arabica* L.) en Colombia. *En:* Revista del I.C.N.E. Vol. Recibido: 05-02-2003 Aceptado: 07-05-2003
- PARNISKE, M. Intracellular accommodation of microbes by plant: a common developmental program for symbiosis and diseases. Current Opinion. *En:* Plant Biology. Vol. 3 (2000); p.320-328.
- PRANCE, G.T. et al. 2000. The tropical flora remains undercollected. *En:* Annals of the Missouri Botanical Garden .Vol. 87 (2000); p. 67-71.
- SAVILE, D.B.O. A phylogeny of the Basidio-mycetes. *En:* Canadian Journal of Botany. Vol. 33 (1955); p. 60-104.
- STAKMAN, E.C., STEWART, D.M. and LOEGERING, W. Q. Identification of physiologic races of *Puccinia graminis* var *tritici*. United States Department of Agriculture. *En:* Agricultural Research Service. No. E617 (1962); p.53.