

CENTROS NATURALES DE DIVERSIFICACIÓN EN EL ORDEN UREDINALES (FUNGI, ROYAS)

Pablo Buriticá Céspedes¹

RESUMEN

Regiones geográficas, familias de plantas hospedantes, ciclos de vida y separación de órganos y funciones son considerados como centros para explicar variabilidad morfológica y ecoadaptativa en el orden Uredinales.

Palabras claves: Uredinales, regiones, hospedantes, ciclos de vida, variabilidad.

ABSTRACT

NATURAL CENTERS OF DIVERSIFICATION IN THE UREDINALES (FUNGI, ROYAS) ORDER

Geographic regions, plant host families, life cycles, and separating organs and their functions are considered as central to explain morphological and ecoadaptative variability in the order Uredinales.

Key words: Uredinales, regions, hosts, life cycles, variability.

¹ Profesor Titular. Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. Facultad de Ciencias Agropecuarias. A.A. 1779, Medellín, Colombia. <gsvunal@unalmed.edu.co>

INTRODUCCIÓN

Para los organismos superiores de vida libre, plantas y animales, la principal fuente de variación y diversidad morfológica y genética encontrada en las poblaciones de individuos ha sido atribuida, principalmente, al efecto de la presión selectiva del ambiente externo, debido al clima y a las relaciones con otros organismos, que han seleccionado el resultado de las recombinaciones genéticas, permitiendo que los individuos que tengan las características para vivir en él, sobrevivan, se multipliquen y tiendan a estabilizarse, haciendo parte de la tendencia al equilibrio en el ecosistema. Situación que contribuye a formar el hábitat como un todo y que tiende, permanentemente, hacia un equilibrio natural. Cuando se trata de organismos que han desarrollado dependencia de otro organismo en relaciones parasitarias, la selectividad final de los individuos, no es exclusivamente, debida al ambiente externo, particularmente si la relación es de tipo de parasitismo obligado (holobiotrofos) y, especialmente, en donde hay una coevolución parásito - hospedante.

De otro lado, en organismos superiores la mayoría de la variación se considera derivada de la recombinación genética producto de la actividad sexual. Para organismos que tienen sistemas de reproducción asexuales (son muy variados), estos se han considerado eminentemente de reproducción clonal y no se espera "teóricamente" variación debida a este sistema de reproducción. Sin embargo, se han encontrado sistemas de variación genética mayor y menor en microorganismos, especialmente los que tienen sistemas alternativos de reproducción y de multiplicación asexual

y que son mucho más activos, en algunos casos, que la reproducción sexual misma (muchas generaciones para una sola de origen sexual) y que son los responsables por la variabilidad morfológica y la adaptación a nuevos ambientes de los anamorfos.

Las fases y estados por las cuales pasan los individuos al cumplir su estadía en la naturaleza se ha denominado "ciclo de vida". Existen al menos tres grandes categorías respecto a los estados nucleares y obviamente genéticos: grupos que pasan la mayor parte de su vida en condición haploide -n- (se encuentra en grupos de microorganismos inferiores), grupos que pasan principalmente en una condición diploide -2n- (plantas y animales superiores, incluido el hombre) y grupos que lo hacen en una condición heterocariótica - $n + n$ - (particularmente los hongos *Basidiomycetos* y *Cromistas*). Para los dos primeros se conoce en relativo detalle su potencial de variación; sin embargo, para los organismos heterocarióticos no ha sido exhaustivamente estudiada y definida, especialmente en lo referido a la variación genética expresada normalmente. Al variar el balance de los núcleos en el heterocarión los individuos se comportan como individuos genéticamente diferentes, sin tener realmente un cambio en su base individual de genes o número de cromosomas por núcleo. Circunstancia que les provee de una amplia plasticidad para la adaptación a sustratos y ambientes.

En organismos superiores la selección opera sobre los individuos de la población que funcionan como un todo ("enteros"), en organismos inferiores (i.e. los hongos) el adulto puede estar compuesto de diferentes órganos (estructuras) y funciones (defi

nidos como pleomórficos) que se pueden encontrar separadas (aún en el tiempo y en el espacio) y cada una de ellas está sujeta a la selección natural, que puede ser colectiva a todas las partes o solo a una(s) de ellas. Es bien conocida la presencia de varios anamorfos (estructuras de reproducción asexual) de diferente composición estructural y morfológica para un mismo tipo de teleomorfo (estado perfecto o de reproducción sexual) y viceversa.

El orden **Uredinales** G. Winter del reino **Fungi** clase **Basidiomycetes** comprende el grupo de microorganismos más uniforme, numeroso y diverso que viven como parásitos de las plantas vivas en la mayoría de sus principales categorías taxonómicas; desde las plantas más primitivas (helechos y **Sellaginella**) hasta las más evolucionadas (**Asteraceae**; Espeletia). La relación biológica establecida con su hospedante es estrecha y de total dependencia, lo que ha hecho de estos organismos el grupo más numeroso de hongos caracterizados como típicos parásitos obligados (holobiotrofos) de plantas vivas (excepcionalmente, algunas especies han sido cultivadas *in vitro*).

El número de especies conocidas, actualmente, se encuentra alrededor de las 8.000, pero se estima que este número está muy por debajo del verdadero total universal, que puede estar sobre las 20.000 - 24.000 especies (Buriticá, 2003). Ecológica y geográficamente los **Uredinales** se encuentran en todos los sitios del planeta en donde existan plantas vivas ("en donde haya una planta hay la probabilidad de encontrar una roya"). El orden tiene agrupadas sus 8000 especies en 14 familias (más **Endophyllaceae** y **Uncoleaceae**, según Buriticá 1991, 2001) y 163 géneros (Kirk

et al., 2001). Divisiones que siguen aumentando en la medida que se exploran y colectan más intensivamente distintas regiones del globo (especialmente las tropicales y apartadas), se determinan nuevos criterios de clasificación y se exploran nuevas técnicas de estudio para separar grupos filogenéticos afines usando características básicas de los genotipos, del contenido de DNA y de su composición.

En los últimos años se ha profundizado en el conocimiento total del grupo y se han hecho evaluaciones de diversas características morfológicas, biológicas y genéticas (especialmente las derivadas del mejor conocimiento e interpretación de los ciclo de vida, cuerpos fructíferos, estructuras, ontogenia de los esporos, etc.), para patronar las categorías taxonómicas superiores a género y especie y descubrir afinidades filogenéticas.

Se dista mucho de tener completamente ensamblado el "árbol de la vida", se estima que solo se conoce el 30% de las especies. Las especies, géneros y familias presentan una distribución geográfica particular y mediante el proceso coevolutivo con sus hospedantes, han logrado hacerse presentes en un gran número de familias de plantas y lugares del globo. La variabilidad morfológica es diversa como producto de la selección a diferentes condiciones ofrecidas por los dos ambientes en el cual tienen que sobrevivir los **Uredinales**: el proporcionado por el hospedante y el propio del ambiente externo circundante a la planta y por supuesto al uredinal.

En este trabajo se analizan una serie de evidencias que reflejan las fuerzas que han estado actuando para inducir la variabili-

dad de los *Uredinales* y que, además, muestran un patrón que permitirá ayudar a entender, hacia futuros, la validez de ciertas categorías taxonómicas superiores a género y los mecanismos biológicos elaborados para ser exitosos en la naturaleza y que aplican en general a todo el grupo.

El autor expresa sus más sinceros agradecimientos a la Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín, por su apoyo logístico y financiero y a sus profesores Víctor Pardo-Cardona (Medellín) y Mauricio Salazar Yepes (Palmira) por sus comentarios, sugerencias y aportes en la elaboración del manuscrito final. Así mismo a los evaluadores externos.

CENTROS DE VARIACIÓN: EL CLIMA

Los *Uredinales*, como las plantas primitivas hospedantes, probablemente tienen su origen en los trópicos (Leppik, 1973) y la edad de la relación parasitaria es tan antigua como el de las propias plantas ancestrales (desde las protoplasmas extintas?) o verdaderas plantas del mundo actual; de allí, en un seguimiento de sus hospedantes, por una estrecha relación de parasitismo estrictamente obligado -organismos holobiotrofos-, desde los inicios de la relación y mediante la coevolución con su hospedante, iniciaron la colonización paralela de todos los lugares geográficos del globo y contribuyeron a la configuración de los distintos ecosistemas hoy conocidos.

El globo terráqueo se ha dividido para el propósito de este trabajo según el clima en tres grandes regiones: los polos (Norte y Sur), la región de clima templado (con 4 estaciones definidas) y el trópico.

En los polos norte y sur (*sensu stricto*) no crecen plantas y por supuesto no hay *Uredinales*.

En la región templada - austral y septentrional - de estaciones climáticas definidas (invierno, primavera, verano y otoño) la diversificación principal de los *Uredinales* fue derivada de la necesidad de adaptarse para sobrevivir a la época invernal de bajas temperaturas y no presencia de hospedantes en condición de ser parasitados; aprovechar al máximo la corta estación de condiciones óptimas para crecer (de 6 a 10 meses en promedio, de acuerdo a la latitud) y reproducirse en los períodos de primavera, verano y otoño, en donde hay condiciones adecuadas para que crezcan los hospedantes y el uredinal pueda cumplir su ciclo de vida.

La expansión del ciclo de vida (espermogonio, dos anamorfos y teliosporo); la separación de las estructuras presentes en todo el ciclo de vida en dos hospedantes (heteroicismo) que ofrecen tejido susceptible en épocas distintas; el encuentro de "refugios invernales" y el desarrollo de mecanismos de resistencia defensiva a las bajas temperaturas, especialmente en los teliosporos, fueron los principales mecanismos de adaptación para la supervivencia a la condición extrema creada por la existencia de la estación invernal.

Producto del ciclo de vida expandido, varios géneros y especies desarrollaron mecanismos de hibernación de diferentes maneras:

- unos porque sus teliosporos germinan sin reposo en las estaciones de crecimiento y encontraron adecuada protección en for-

ma de micelio en su hospedante "siempre verde" resistente al frío, fundamentalmente coníferas. Entre los que pasan el invierno en su estado de micelio haploide dentro de su hospedante están los géneros *Cronartium* Fries y varias especies de *Coleosporium* Leveille; el género *Gymnosporangium* Hedwig también hiberna en forma de micelio pero en el estado de micelio dicariótico. La mayoría de los hospedantes protectores de micelio se encuentran dentro del gran grupo de las *Gymnospermas*. Para algunas especies el micelio es sistémico y producen "escobas de bruja" en sus hospedantes (i.e. *Melampsorella caryophyllacearum* Schroeter en su estado de *Peridermium*, sobre *Abies* y *Picea*).

- Las especies más primitivas de la familia *Pucciniastraceae* (Arthur) Gaeuman (i.e. *Uredinopsis* Magnus) sobre helechos, producen sus teliosporos embebidos en el tejido de las hojas del hospedante, éstas al caer al suelo y cubrirse de residuos de otras plantas y luego de nieve, forman un buen "refugio invernal" para no sufrir por las bajas temperaturas extremas de las corrientes frías del invierno. Al producirse el deshielo y descomponerse el tejido vegetal, en la primavera, se liberan los esporos que encuentran las condiciones óptimas para germinar y producir los basidiosporos que buscan los nuevos hospedantes en estados óptimos para el crecimiento (normalmente coníferas).

- Las especies y géneros de *Uredinales* (*Puccinia/Uromyces*, especialmente) que se encuentran en hospedantes que terminan su ciclo de vida al iniciar el invierno (fines de otoño), desarrollaron mecanismos de defensa en los propios teliosporos para la

hibernación. Paredes gruesas, pigmentadas y periodos obligados de reposo, les permiten sobrevivir para germinar al inicio de la primavera, producir sus basidiosporos y continuar su ciclo de vida.

Entre la región tropical y la templada se encuentran las franjas de zonas desérticas o semidesérticas, en ellas la población de plantas está limitada a ciertas familias y con ellas sus *Uredinales*. Especies de leguminosas, pastos, euforbias, etc. hospedantes de las familias *Raveneliaceae* (Arthur) Leppik, y *Pucciniaceae* Chevalier, son las principalmente encontradas en estas regiones. La diversidad de familias de plantas encontradas en estas zonas ha traído la diversidad misma de los *Uredinales*. Ciclos de vida cortos, ausencia de periodos de reposo y autoicismo, les permite cumplir su ciclo en el corto periodo de presencia de la humedad requerida para sobrevivir. La adaptación a las zonas desérticas tiene implícito toda una serie de mecanismos para economizar o usar la poquita agua eficientemente. Morfológicamente esporos con varias celdas (familia *Raveneliaceae*), varios poros por celda (*Uropyxis* Shroeter, *Dypixis* Cummins & Baxter, *Diorchidiella* Lindquist, etc.), ornamentaciones con fuertes espinas o protecciones como ganchos (*Sphaerophragmium* Magnus y otros), métodos de diseminación de los esporos asegurando encontrar el hospedante o ayudados (no al azar; por insectos), etc. Son algunas de las características morfológicas comunes a las zonas de periodos escasos de agua.

En los trópicos en donde hay una fuerte influencia de accidentes orográficos se reconocen tres grandes variaciones climáticas: la región baja permanentemente

te húmeda; la región baja con clima contrastante entre húmedo y seco, y las microregiones con clima modificado por la altitud de las montañas. Hasta llegar a las grandes alturas (mayores de 4000 metros sobre el nivel del mar), límite altitudinal para el crecimiento de las plantas.

En la región baja con alta precipitación y humedad relativa durante casi todo el año (Amazonia, y Pacífico al norte de la línea ecuatorial, en Sur América) son prevalentes las plantas perennes y en ellas los *Uredinales* con soros estomatales, expuestos sin estructuras estériles y los teliosporos hialinos de paredes delgadas y sin períodos de reposo, las especies de la familia *Chaconiaceae* Cummins y Hiratsuka son típicos habitantes de estas regiones.

La región de baja altura con clima contrastante entre estaciones secas y húmedas, presenta la mayor diversificación de especies y géneros tropicales, tanto de plantas como de *Uredinales*. Hay dos grandes subregiones: semiárida (árida) y sabanas, la vegetación característica para cada una de ellas definen las poblaciones de *Uredinales*. Las familias de teliosporos compuestos (*Raveneliaceae* (Arthur) Leppik); de teliosporos producidos dentro del tejido en soros compactos y luego expuestos (*Phakopsoraceae* Cummins & Hiratsuka ex Burticá y Hennen) y la que posee teliosporos con septos horizontales y verticales (*Sphaerophragmiaceae* Cummins & Hiratsuka), son las prevalentes, amén de *Puccinia/Uromyces*. En todas ellas es común el autoicismo y los teliosporos con pared gruesa sin períodos de reposo. Mientras que en las regiones húmedas son comunes esporos de formas aerodinámicas para la diseminación vertical (hacia arriba siguen

do el tejido recién formado en el hospedante) en estas regiones la diseminación es aérea y con capacidad de moverse a grandes distancias. En las sabanas son prevalentes plantas de la familia *Poaceae*, *Cyperaceae* y otras que se han adaptado fundamentalmente al factor del fuego, que es común en estas zonas en los veranos. La familia *Pucciniaceae* es la más común y el heteroicismo es prevalente en las familias de follaje caduco o efímero.

En las regiones tropicales en donde el clima es modificado por la altura (un grado menos de temperatura por cada 100 metros de ascenso en el perfil altitudinal de los Andes alrededor de la línea ecuatorial) se presenta una gran diversidad de microclimas influenciados por la orientación de las montañas respecto a las corrientes de viento que transportan la precipitación que se deposita de una manera diferencial. En las grandes alturas (mayores a 3000 metros sobre el nivel del mar) también es evidente la separación de clima: seco (puna; i.e. Perú y Bolivia, en los Andes) y húmedo (páramo; i.e. Colombia, Ecuador y Venezuela, en los Andes).

La franja media entre el trópico bajo y las grandes alturas presenta un clima de temperaturas constantes para un sitio dado y dos perfiles de humedad delimitados por la precipitación. Uno húmedo, es decir la precipitación es alta la mayoría del año y el período seco es corto; otro en el cual ocurre lo inverso. Como caso recientemente estudiado para la primera región se encuentra el hecho por Salazar (2002) al estudiar los *Uredinales* de la zona cafetera colombiana, en estos estudios fue evidente una uredobiota propia a la región sumado a especies de zonas bajas que han ascendi-

do hasta cierto nivel (miembros de la familia *Phakopsoraceae*) y otras especies que partiendo del clima medio han penetrado en las alturas mayores.

Lo común en las regiones tropicales con grandes alturas es encontrar un gradiente altitudinal en el cual las especies de los géneros de *Uredinales* fueron ascendiendo con sus hospedantes hasta ciertos límites (Buriticá, 2000). El ascenso se ha hecho de acuerdo a las capacidades adaptativas de las especies de cada género de plantas y Uredinales. LAS ESPECIES QUE COLONIZAN LAS MAYORES ALTURAS TOMARON CARACTERÍSTICAS ENDÉMICAS PARA CADA ALTURA.

Es posible, entonces, reconocer uredobiotas de acuerdo a franjas altitudinales, como ha sido registrado por Salazar (2002) para la región cafetera central colombiana y por Buriticá (2000) para la región andina, en general. Diversidad de ciclos de vida (especialmente reducidos vía *Endophyllaceae*), tipos de teliosporos y anamorfos característicos, son prevalentes en estas regiones.

La colonización de las grandes alturas (superiores a 2.800 m.s.n.m.) se ha hecho fundamentalmente con especies de la familia *Pucciniosiraceae* Cummins & Hiratsuka ex Buriticá y con pocas especies de otras familias como *Pucciniaceae* (*Puccinia pittieriana* Hennings sobre *Solanum tuberosum* L.) y *Chaconiaceae* (*Chrysocelis lupini* Lagerheim & Dietel); siendo el patrón la reducción del ciclo de vida, teliosporos sin reposo pero con paredes gruesas y la presencia de pigmentos amarillos y rojizos (para la defensa de la radiación ultravioleta?). El endemismo de las especies es una constante.

En las alturas presentes en el trópico se reproducen condiciones que permiten que géneros y especies típicas de la región templada invadan el trópico ("la altitud compensa latitud"). Géneros como *Uredinopsis* Magnus, *Hyalopsora* Magnus, de la familia *Pucciniastraceae*, se encuentran sobre helechos en las grandes alturas; lo mismo ocurre con los miembros de la familia *Cronartiaceae* (*Cronartium quercuum* (Berkeley) Miyabe ex Shirai, sobre *Quercus humboldtiana*, único miembro de la familia *Fagaceae* en el trópico), *Melampsoraceae* sobre *Salicaceae* y *Phragmidiaceae* sobre *Rosaceae* (especialmente cultivadas). Desde el punto de vista de la patología de cultivos, especies importantes de plantas de la región templada y que se han adaptado a las condiciones de cultivo del trópico, encuentran condiciones para que sus *Uredinales* se adapten a los nuevos ambientes; la roya blanca del crisantemo (*Puccinia horiana* Hennings), la del solidago (*Coleosporium asterum* (Dietel) Sydow), la de la clavellina (*Puccinia arenariae* (Schumacher) Winter, son ejemplos recientes de especies encontradas en Colombia.

En la Tabla 1 se encuentran algunos géneros que caracterizan las regiones.

Variaciones particulares se han encontrado para ciertas familias al presentar géneros y especies en sitios aislados del globo, especialmente regiones insulares. *Diabole* Arthur (Familia *Raveneliaceae*) en la isla de Cuba, *Uromycladium* McAlpine (Familia *Pileolariaceae*) en Australasia y *Endoraecium* Hodges & Gardner (Familia *Endophyllaceae*) en el archipiélago de Hawái.

El seguimiento de las especies de *Uredinales*, a sus hospedantes, fue solo

hasta ciertos lugares y para la relación parásito - hospedante, se cumple el principio biológico de que el "RANGO DE DISTRIBUCIÓN BIOGEOGRÁFICA DE LOS HOSPEDANTES ES MUCHO MÁS AMPLIO QUE EL DE SUS PARÁSITOS".

BUCIÓN BIOGEOGRÁFICA DE LOS HOSPEDANTES ES MUCHO MÁS AMPLIO QUE EL DE SUS PARÁSITOS".

Tabla 1. Algunos géneros de Uredinales típicos a cada región

Templada	Tropical		
	Húmeda	Baja Seca	Alta
<i>Uredinopsis</i>	<i>Uncoil</i>		<i>Uredinopsis</i>
<i>Milesina</i>	<i>Desmella</i>	<i>Desmella</i>	<i>Milesina</i>
<i>Pucciniastrum</i>			<i>Melampsora</i>
<i>Melampsora</i>	<i>Phakopsora</i>	<i>Phakopsora</i>	
<i>Pucciniostele</i>	<i>Goplana</i>	<i>Chrysocelis</i>	<i>Chrysocelis</i>
	<i>Chrysocelis</i>		
	<i>Chaconia</i>	<i>Olivea</i>	
	<i>Olivea</i>		
<i>Chrysomyxa</i>		<i>Arthuria</i>	
	<i>Cerotelium</i>	<i>Cerotelium</i>	
<i>Baeodromus</i>			<i>Alveolaria</i>
<i>Cronartium</i>			<i>Baeodromus</i>
	<i>Crossopsora</i>	<i>Crossopsora</i>	<i>Cronartium</i>
	<i>Skierka</i>		
		<i>Cionothrix</i>	<i>Trichopsora</i>
	<i>Hemileia</i>		<i>Chardoniella</i>
	<i>Maravalia</i>	<i>Maravalia</i>	<i>Gerwasia</i>
<i>Pileolaria</i>	<i>Puccinia/Uromyces</i>	<i>Puccinia/Uromyces</i>	<i>Puccinia/Uromyces</i>
<i>Puccinia/Uromyces</i>			<i>Chrysopsora</i>
			<i>Edythea</i>
<i>Gymnosporangium</i>		<i>Dasyspora</i>	
	<i>Prospodium</i>	<i>Prospodium</i>	
<i>Tranzschelia</i>			<i>Tranzschelia</i>
<i>Kuehneola</i>			<i>Kuehneola</i>
<i>Phragmidium</i>			<i>Phragmidium</i>
	<i>Dicheirinia</i>	<i>Dicheirinia</i>	
	<i>Sphenospora</i>		
<i>Ravenelia</i>	<i>Ravenelia</i>	<i>Ravenelia</i>	
		<i>Sphaerophragmium</i>	

CENTROS DE VARIACIÓN: HOSPEDANTES

El origen de los ancestros de los *Uredinales* se confunde con el de sus plantas hospedantes (protoplantas?) y la relación parasítica con la edad de aparición de ellas en la faz de la tierra (Buriticá, 2003), desde entonces la evolución ha sido paralela entre las plantas y sus *Uredinales*. La coevolución, como es mejor conocida, de los *Uredinales* con sus hospedantes ha sido plenamente demostrada en varios casos de estudio (Savile, 1966, 1971) y se puede extender a todo el grupo. La relación estrecha ha implicado que el primer obstáculo a vencer en la adaptación, por el uredinal, es el presentado por el hospedante (ambiente primario), luego debe adaptarse a las condiciones impuestas por el medio externo, proporcionado por el ambiente en donde crece la planta hospedante.

Los procesos desarrollados por las plantas para colonizar la superficie terrestre, han sido el principio para la diversidad de ellas, lo mismo que para los *Uredinales* (como ha sido expresado arriba). El proceso de expo-

ner diferentes genotipos a las fuerzas reguladores del ambiente fue permitiendo consolidar los grandes grupos exitosos de plantas y *Uredinales*, conocidos hoy en día, y por supuesto la colonización de los nuevos ambientes. Probablemente muchos individuos fracasaron y desaparecieron, en este proceso altamente selectivo. Algunos grupos de plantas nunca se desplazaron de su punto de origen y evolucionaron en función de él, lo mismo ha ocurrido con sus *Uredinales*.

En el árbol filogenético de las plantas se consolidaron grupos relativamente homogéneos que se pueden identificar en niveles superiores a género, familia, y orden. En algunos de estos grupos se encuentran los *Uredinales* y en ellos ocurrieron profundas transformaciones.

En la lista siguiente se citan los casos más evidentes de concentración de la diversidad de *Uredinales* en grandes grupos seleccionados de plantas; se nombran las que albergan más de una familia y el principal número de géneros presentes en ellas, entre paréntesis:

<i>Pteridofitos</i>	<i>Puccinastraceae</i> (Géneros 3) <i>Uncolaceae</i> (Géneros 1) <i>Pucciniaceae</i> (Géneros 2)
<i>Gymnospermas</i>	<i>Micronegeriaceae</i> (Géneros 1) <i>Cronartiaceae</i> (Géneros 1) <i>Coleosporiaceae</i> (Géneros 2) <i>Chaconiaceae</i> (Géneros 1) <i>Pucciniaceae</i> (Géneros 1).
<i>Angiospermas</i>	
<i>Liliopsida</i>	<i>Phakopsoraceae</i> (Géneros 2)

- Pucciniaceae* (Géneros 3)
Raveneliaceae (Géneros 1)
- Magnoliopsida*
- Magnoliidae*
- Magnoliaceae:* *Chaconiaceae* (Géneros 1)
Annonaceae: *Phakopsoraceae* (Géneros 3),
Sphaerophragmiaceae (Géneros 1)
Uropyxidaceae (Géneros 1)
Puccinosiraceae (Géneros 1)
Raveneliaceae (Géneros 1)
- Berberidaceae:* *Pucciniaceae* (Géneros 2)
Puccinosiraceae (Géneros 1)
Sphaerophragmiaceae (Géneros 2).
- Hamamelidae*
- Fagaceae:* *Cronartiaceae* (Géneros 1)
Endophyllaceae (Géneros 1)
- Betulaceae:* *Pucciniastraceae* (Géneros 1)
- Dilleniidae:* *Melampsoraceae* (Géneros 1)
- Rosidae*
- Rosaceae:* *Uropyxidaceae* (Géneros 1)
Phragmidiaceae (Géneros 10)
Pucciniaceae (Géneros 1)
Endophyllaceae (Géneros 1)
- Mimosaceae,*
Caesalpinaceae,
Fabaceae:
- Pucciniaceae* (Géneros 2),
Puccinosiraceae (Géneros 1)
Endophyllaceae (Géneros 2)
Sphaerophragmiaceae (Géneros 2)
Raveneliaceae (Géneros 12)
Pileolariaceae (Géneros 2)
Uropyxidaceae (Géneros 2)
Chaconiaceae (Géneros 6)
Phakopsoraceae (Géneros 3)

Euphorbiaceae: *Phakopsoraceae* (Géneros 6)
Pucciniaceae (Géneros 2)
Puccinosiraceae (Géneros 3)
Endophyllaceae (Géneros 2)
Raveneliaceae (Géneros 2)
Chaconiaceae (Géneros 3)
Melampsoraceae (Géneros 1).

Asteridae

Solanaceae *Pucciniaceae* (Géneros 3)
Puccinosiraceae (Géneros 4)
Chaconiaceae (Géneros 1)
Phakopsoraceae (Géneros 2)

Bignoniaceae *Uropyxidaceae* (Géneros 3)
Phakopsoraceae (Géneros 4)

Asteraceae *Chaconiaceae* (Géneros 2)
Coleosporiaceae (Géneros 1)
Pucciniaceae (Géneros 6)
Puccinosiraceae (Géneros 6)
Endophyllaceae (Géneros 1)

Como se desprende de la información parcial presentada, algunos de los grupos superiores de plantas tienen concentrado grupos de *Uredinales* (doce géneros en las leguminosas). No es de sorprender que muchas de las familias de plantas que presentan tal diversidad de *Uredinales* sean también familias con un gran número de géneros y especies y con una distribución universal; algunas familias han jugado un papel doble en el proceso de reconocimiento como hospedantes de los *Uredinales*, pues han servido de hospedantes para los estados teliomórficos y para los estados de espermogonio y anamorfo asociado, que en muchas de ellas ha dado lugar a las especies de las familias *Puccinosiraceae* y *Endophyllaceae*. Las Gymnospermas, las familias *Asteraceae*, *Rosaceae*, *Euphorbiaceae* son la mejor evidencia.

En el otro extremo hay grupos grandes y pequeños de plantas en las cuales no se han colectado *Uredinales*. Cada día se encuentran nuevos registros en grupos, géneros y especies de plantas no conocidas previamente como hospedantes. En los últimos diez años se han encontrado *Uredinales* (dos (Salazar, com. pers.) en Suramérica y otro en México) sobre el orden Principes, que se creía previamente que estaban libre de ellos. El hecho de que se estén encontrando nuevas familias, géneros y especies de plantas como hospedantes de *Uredinales* es indicador de lo que falta por conocer del grupo.

Los ancestros de las familias de plantas que soportan *Uredinales*, que también son ancestrales, al iniciar el proceso de radiación para ocupar los distintos espacios en

la tierra (macrovariación), se fueron diversificando y con ellas sus Uredinales. El proceso de encontrar los nichos límites para cada especie fue lo que dio origen a la diversidad de ellas (microvariación). La coevolución de los Uredinales con sus hospedantes ha estado enmarcada por tres grandes variantes:

1. SE MANTIENE VIVA Y ACTIVA UNA

"MEMORIA GENÉTICA". La roya de los *Psidium* spp., *Puccinia psidii* Winter, es nativa de Sur América en donde ha coevolucionado con las distintas especies de la familia *Myrtaceae* que le son susceptibles. El *Eucalyptus* es un género de *Myrtaceae* originario de Australasia, al ser introducido en Sur América se encontró como hospedante de la roya. La evolución del *Eucalyptus* en un lugar separado del centro de origen del uredinal no fue óbice para que este reconociera la base genética ancestral. La roya (*Kweilingia divina* (Sydow) Buriticá) de la *Guadua* (*Guadua angustifolia* Kunth = *Bambusa guadua* Humboldt & Bonpland, que es una *Poaceae* nativa del continente americano), se ha encontrado en Sur América a donde fue introducida en cañas de bambus provenientes del Asia. Dos ejemplos de la evolución de hospedantes por fuera del rango de origen del uredinal y de un encuentro por reconocimiento debido a la "memoria genética" del uredinal y de la afinidad filogenética de los hospedantes. Indicador de que las especies, alguna vez, tuvieron un ancestro común que fue parasitado por el uredinal y que este reconoce, así haya habido evolución divergente del hospedante hacia un lugar apartado.

2. LA BASE GENÉTICA DEL HOSPEDANTE PARA LA INTERACCIÓN ES MÁS AMPLIA QUE LA DE SU PARÁSITO.

La coevolución que enmarca la relación parásito - hospedante, en el caso de los Uredinales, ha tenido una tendencia en el parásito hacia la especialización para ciertos genotipos del hospedante, dejando de lado otros. Fenómeno común en las familias, géneros y especies altamente evolucionadas. El amplio género *Baccharis* L. (familia *Asteraceae*) presenta más de 20 especies de Uredinales en Sur América, algunas de las especies están localizadas en un lugar específico y sobre una especie de *Baccharis* en particular, además ellas no parasitan otras especies del mismo género. Salazar (2002) sugiere y aporta pruebas de este caso en el neotrópico. La ganancia en especialización por un hospedante y lugar le ha significado, al uredinal, dejar de lado otros genotipos del mismo hospedante. El aislamiento geográfico ha contribuido a esta selectividad.

3. EL ASCENSO EN LA ESCALA EVOLUTIVA DE LA RELACIÓN HOSPEDANTE - PARÁSITO HA SIGNIFICADO ESTRECHAR LA RELACIÓN PARASITARIA CON SU UREDINAL.

En la medida que el hospedante ha encontrado un nicho ecológico óptimo para su sobrevivencia, este es estrecho y la población tiende a encontrarse en un estado "climax", a su vez, el uredinal al seguirle los pasos también ha especializado su relación hasta ser altamente dependiente de una o pocas especies en el lugar. La familia *Asteraceae* posee el mayor número de especies de Uredinales altamente específicas; las especies en lugares de crecimiento ex

tremo tienen *Uredinales* que son endémicos al lugar. Evidencias encontradas en las grandes alturas de los Andes.

Además del ambiente interno, genéticamente regulado entre el hospedante y su uredinal, los tejidos internos y la configuración anatómica de la planta hospedante han promovido variaciones sustanciales al nivel de las especies. La salida por el hospedante, para exponer la esporulación, ha traído modificaciones en las células esporógenas, estructuras estériles y en la ontogenia de los esporos en los anamorfos y teliomorfos, principalmente. Los primeros anamorfos en aparecer fueron los que salen por el estoma para luego, invadir la cámara estomatal y crecer de manera radial dentro del tejido del hospedante; luego los anamorfos fueron rasgando el tejido epidermal hasta formar los soros subepidermales con las células esporógenas alineadas (en palizada), que caracterizan la mayoría de las especies. En algunos grupos, familia *Pucciniastraceae*, este proceso fue ayudado por el peridio que actuando como palanca ayuda a romper el tejido. Como ha sido demostrado por Buriticá (1994) en la familia *Phakopsoraceae*, el peridio (celular o hifoiode) dio origen a los parafisos periferales y estos asumieron la función de contribuir a abrir el hospedante y facilitar la diseminación de los esporos. En las especies más evolucionadas la apertura del hospedante se hace por presión hacia afuera de la células esporógenas de los esporos y de estos mismos una vez producidos. La presencia de "pelos" en la superficie de la hoja ha inducido que algunas especies levanten su soro de tal manera que los esporos queden expuestos para la diseminación. Evidencia del largo de las columnas de esporas en

especies de *Puccinosiraceae*, o de la formación de verdaderos canastos en la superficie de la planta en *Prospodium*.

El hábito de crecimiento de los hospedantes también ha influenciado la morfología de los *Uredinales*. En las especies de hospedantes de hábito perenne que son prevalentes en el trópico, que presentan una distribución de sus individuos amplia en una región, los *Uredinales* tienden a tener formas aerodinámicas en sus esporos para seguir a su hospedante hacia arriba más que una diseminación horizontal (*Hemileia* sobre *Coffea*), en las especies de plantas de follaje caduco la diseminación de los teliosporos es común (*Prospodium* sobre *Tabebuia*).

CENTROS DE VARIACIÓN: CICLOS DE VIDA

Para todos los organismos se considera que el ciclo de vida (distintas etapas por las que pasa un organismo en el transcurso de su vida) es la resultante del producto de la evolución, es estable para un grupo definido de organismos y pasa siempre por las mismas fases, las cuales son continuas, dependientes de las anteriores y se evidencian en un mismo período de tiempo y en un espacio definido. En algunos organismos el ciclo de vida incluye variantes, producto de la presencia de estados asexuales, otros organismos, especialmente pleomórficos, las fases se encuentran separadas en el tiempo y espacio. En el caso de los parásitos, el ciclo de vida se hace paralelo a la fenología de la planta hospedante, al ciclo de la enfermedad que producen y al ciclo epidemiológico implícito.

Uno de los fenómenos biológicos más característicos del orden *Uredinales* es la gran diversidad de estructuras (hasta 4: un espermogonio, dos anamorfos y el teliomorfo) y esporos (hasta 5: espermacios, aeciosporos, uredosporos, teliosporos y basidiosporos) que de acuerdo con su presencia y secuencia configuran las diferentes variantes de los ciclos de vida.

La mayor proporción del tiempo de vida la pasan en estado de micelio y de esporos asexuales típicamente heterocarióticos; la fase diploide ocurre en el teliosporo y es efímera; después de la cariogamia inmediatamente le sigue la meiosis y la producción de los basidiosporos haploides; la fase haploide solo está presente en los basidiosporos de las especies autoincompatibles y en el micelio que ellos originan, que en algunos géneros y especies dan origen al espermogonio, su duración es corta y su presencia es estacional y solo en ciertas épocas del año y sobre ciertos hospedantes; que es el mismo en las especies autóicas (tejido más joven) y diferentes en las especies heteroicas.

Los distintos tipos de ciclos de vida presentes y su caracterización, en los *Uredinales*, se deriva de la presencia y secuencia de una serie de estructuras evidentes: órganos sexuales haploides (espermogonio con espermacios e hifas receptoras), propagación asexual del heterocario (dos anamorfos similares o en algunos casos diferentes) y el estado en donde ocurre la cariogamia y la meiosis, conocido como teliosporo y basidio (= teleomorfo o estado perfecto). De acuerdo con la presencia y secuenciación de cada una de esas estructuras, Figueiredo (2000) reconoce al menos 17 tipos de ciclo de

vida y Hennen y Hennen (2000) proveen información sobre terminología e interpretaciones a través del tiempo; actualmente los ciclos de vida se pueden agrupar de acuerdo a la clasificación propuesta por Hennen y Buriticá (1980), que además incluye un escalonamiento evolutivo:

- Ciclo de vida no expandido. Solo se conoce el teleomorfo; las especies son autoincompatibles, basidiosoro no especializado. Especies ancestrales en plantas ancestrales. No se conocen evidencias experimentales de como es exactamente el ciclo (probablemente existe la fusión de los tubos germinativos de los basidiosporos o la fusión de micelios haploides en el interior del hospedante, para restituir la condición dicariótica).

- Ciclo de vida parcialmente expandido. Además del teleomorfo se encuentra un anamorfo, soros normalmente estomatales (las características del teliosoro y del anamorfo presentes son primitivas). La fusión para restituir la condición dicariótica se realiza en los tubos germinativos de los esporos haploides o en sus micelios establecidos en los hospedantes.

- Ciclo de vida completamente expandido. Se encuentran estructuras sexuales (espermogonios: hifas receptoras y espermacios), dos anamorfos y el teliomorfo. Las especies pueden ser autóicas o heteroicas.

- Ciclo de vida parcialmente reducido. Se ha suprimido alguno de los anamorfos o la función teliomórfica se ha desplazado al hospedante que mantiene el espermogonio y su anamorfo asociado. Los teliosporos mantienen su forma idéntica a la encon-

trada en su hospedante original (especies correlacionadas de Arthur)

- Ciclo de vida completamente reducido. Se presentan únicamente el telomorfo o este acompañado de espermogonio. El heterocarion se restablece en el basidiosporo.

Las especies de estos dos últimos son característicamente autocompatibles. Para reconocer y diferenciar estas dos últimas agrupaciones respecto a las especies que presentan ciclo de vida no expandido se debe recurrir a las características morfológicas que son evidentemente más avanzadas evolutivamente y a los hospedantes que son más evolucionados.

Se ha postulado que los *Uredinales* tuvieron su origen en los trópicos porque allí se encuentran las plantas que presumiblemente fueron sus ancestros (Leppik, 1973), aspecto confirmado por Buriticá (2001) al descubrir el género *Uncol* Buriticá y Rodríguez sobre helechos de la familia *Polypodiaceae* en el trópico colombiano, que se ha sugerido es ancestral dentro del reino de las plantas y especialmente de los helechos. Descubrimiento que hace mucho más coherente la interpretación de todo el orden, pues anteriormente se sugería que *Uredinopsis* Magnus sobre *Osmunda* sp. que con su ciclo de vida completamente expandido y heteróico (*Osmunda/Abies*) era el más primitivo ("fósil viviente"). La condición heteróica, es sin lugar a dudas, derivada antes que ancestral (Buriticá, 2003).

De acuerdo con Hennen y Buriticá (1980) los géneros de auriculariaceos (Familia *Platyglloeaceae* Raciborski) *Herpobasidium*

Lind. y *Platycarpa* Couch sobre helechos y *Jola* Moller y *Ecronartium* Atkinson sobre musgos; son mejor acomodados con los *Uredinales* y Donk (1972) los considera royas monocíclicas; su ciclo de vida es típicamente no expandido o parcialmente expandido y se pueden considerar como *Uredinales* ancestrales por su morfología primitiva con un soro, hipobasidio y basidio simple y por sus hospedantes primitivos.

Los ciclos de vida no expandido y parcialmente expandido presentes en las familias *Chaconiaceae* y *Uncolaceae*, también tienen su prevalencia en los trópicos a baja altura y alta humedad relativa (precipitación) durante todo el año, en hospedantes primitivos. En el evento de no haber desarrollado espermogonios (que aparecen más adelante en la escala evolutiva), la fusión de los micelios haploides o tubos germinativos de los basidiosporos, permite el intercambio de los núcleos para restituir el micelio o esporos heterocarióticos.

A partir de los trópicos las plantas comenzaron a colonizar las regiones templadas australes y septentrionales (clima con estaciones), se ha sugerido que la adaptación a las zonas desérticas fue paso previo para llegar a las zonas templadas. Los *Uredinales* también se ajustaron para ese cambio al expandir su ciclo de vida, desarrollar el heteroicismo y elaborar los mecanismos para la hibernación de los teliosporos o del micelio, es decir, pasar las condiciones inhóspitas del invierno y tomar dos hospedantes para ampliar su presencia en período óptimo para su crecimiento y desarrollo. Las dos plantas hospedantes parasitadas por las especies heteróicas no necesariamente están relacionadas filogenéticamente, y fenológicamente no

coinciden en su hábito de crecimiento, estado susceptible y época durante el año.

El ciclo de vida expandido y heteróico es principalmente importante en la región de clima templado, parasitando variadas familias de plantas: desde helechos hasta *Asteraceae*, familias completas (i.e. *Pucciniastraceae*), géneros (i.e. *Cronartium*, *Chrysomyxa*) y especies particulares de Uredinales también se caracterizan por este tipo de ciclo de vida. En el trópico, el ciclo de vida expandido heteróico se encuentra preferencialmente presente en especies de plantas de follaje caduco (*Poaceae* y *Cyperaceae*) en regiones de clima contrastante seco - húmedo. El ciclo expandido en especies autóicas tropicales está reducido a ciertas familias (*Raveneliaceae*, *Sphaerophragmiaceae*), géneros (i.e. *Prospodium*) o especies (algunos *Puccinia* y *Uromyces*). En el trópico son más comunes las plantas perennes con follaje siempre verde. Los Uredinales tropicales, en mayor proporción, buscan seguir al mismo hospedante en su hábito de crecimiento ascendente que depender de la búsqueda de otros en lo espeso de la vegetación (ocurre con una alta ineficiencia y riesgo biológico).

La expansión - reducción del ciclo de vida ha tenido varias implicaciones en la formación de grupos superiores de Uredinales. Especialmente porque cada una de las estructuras anamórficas y teliomórficas ha evolucionado en sus hospedantes de manera independiente. Ocurren infinidad de ciclos de anamorfo a anamorfo antes de que se forme el teliosporo. Por ello no es sorprendente encontrar que para un mismo teliomorfo se encuentren diferentes anamorfos en distintos niveles de evolu-

ción. En los grandes generos: *Puccinia* Chevalier/*Uromyces* (Link) Unger y *Phakopsora* Dietel se encuentran evidencias de distintos y variados tipos de anamorfos. Algunos géneros se han separado por la combinación característica de un teliomorfo y un anamorfo.

Mientras que el heteroicismo es común en diferentes tipos de plantas en la región templada; especies de plantas tropicales que básicamente son anuales y que pierden su follaje en una estación de crecimiento, son las que soportan el mayor número de especies heteróicas, ellas son fundamentalmente la familia *Cyperaceae* y *Poaceae*. Algunas regiones tropicales en donde es bien contrastante la estación húmeda con la seca y está última es larga, se presentan especies heteróicas.

Las familias: *Pucciniastraceae* (Arthur) Gaeuman, *Cronartiaceae* Dietel, *Micronegeriaceae* Cummins & Hiratsuka, *Melampsoraceae* Schroeter, *Pileolariaceae* (Arthur) Cummins & Hiratsuka y *Phragmidiaceae* Corda (las especies de *Gerwasia*/*Mainsia* son autóicas), son típicas de regiones templadas y la mayoría de sus especies son heteróicas.

Algunas especies de estas familias han penetrado en el trópico a alturas que reproducen condiciones de su hábitat natural, no se conocen los ciclos de vida. Se ha encontrado que solo pasan en su estado repetitivo de anamorfo. Solo se han encontrado teliosporos germinados en las especies de *Cronartium* (en este género no hay dormancia de los teliosporos), para los demás géneros la presencia de teliosporos es errática y no se han encontrado germinados (no hay condiciones para romper la dormancia?).

Las familias *Uncolaceae* Buriticá, *Phakopsoraceae* Cummins & Hiratsuka ex Buriticá & Hennen, *Chaconiaceae* Cummins & Hiratsuka, *Uropyxidaceae* (Arthur) Cummins & Hiratsuka y *Sphaerophragmiaceae* Cummins & Hirasuka, son típicamente prevalentes en el trópico a bajas alturas y en climas húmedos o de estaciones alternantes entre secas y húmedas en épocas definidas del año. En estas familias tropicales es común encontrar diferentes patrones de ciclos de vida, desde no expandido hasta reducido, pasando por el completamente expandido. Muy pocas especies dentro de estos géneros presentan ciclo de vida heteroico, entre ellas algunas pocas de *Phakopsora* Dietel que han penetrado marginalmente la región de clima templado.

Los ciclos de vida parcialmente reducidos o completamente reducidos (principalmente en las familias *Endophyllaceae* Dietel y *Puccinosiraceae* Cummins & Hiratsuka ex Buriticá) tienen su origen en ancestros de ciclo de vida completamente expandido que han pasado su función teliomórfica a la estructura que está asociada con espermogonio, por la vía conocida como endofiloide (Buriticá, 1980), se encuentran en sitios específicos (en el límite de su adaptación geográfica) a donde han llegado los hospedantes y por supuesto los *Uredinales* que les han seguido. Las familias de los hospedantes son principalmente las más evolucionadas. En el perfil altitudinal de los Andes, en las grandes alturas se encuentran las condiciones prevalentes para muchos de los miembros de la familia *Puccinosiraceae* Cummins & Hiratsuka ex Buriticá (i.e. *Chardonella*, *Chrysopsora*, etc.). En esas condiciones son endémicos a cada uno de los lugares elevados.

Es evidente entonces, que el clima ha presionado a los *Uredinales* para expandir y reducir su ciclo de vida y para optar por uno (especies autóicas) o dos (especies heteroicas) hospedantes. A forma de corolario se desprende:

1. Ciclos de vida no expandidos o parcialmente expandidos son prevalentes en el trópico bajo y húmedo, en donde han sobrevivido con sus hospedantes sin grandes modificaciones morfológicas.
2. Autoicismo es prevalente en el trópico
3. Ciclos de vida completamente expandidos son comunes al trópico y a la región de clima templado. En esta última el patrón de presentación de cada una de las estructuras es bien definido, mientras que, en el trópico es relativamente errático.
4. Heteroicismo es prevalente en la región de clima templado, en el trópico está restringido a ciertas familias de plantas y a condiciones climáticas definidas: estaciones de humedad cortas y sequías largas.
5. Ciclos de vida reducidos son prevalentes en familias de plantas superiores (i.e. Asteraceae) y en localidades específicas de condiciones extremas para el hospedante y su uredinal. Pocos días para cumplirlo.

La circunstancia de presentar diversas estructuras para su multiplicación y algunas de ellas en diferentes hospedantes y condiciones ambientales diferentes, ha hecho de los *Uredinales* organismos típicamente pleomórficos y su variación morfológica diversa. Las distintas estructuras han evolucionado independientemente, lo que ha traído combinaciones de anamorfos y

teliomorfos con distintas características (criterio usado en algunos casos para separar géneros), hasta el punto que algunos anamorfos han perdido su conexión con el teliomorfo o con otras fases del ciclo de vida (i.e.. *Cronartium quercuum* (Berkeley) Miyabe ex Shirai sobre *Quercus* sp. en la región andina colombiana).

CENTROS DE VARIACIÓN: SEPARACION DE FUNCIONES

En el Orden *Uredinales*, la mayoría de especies presentan una condición pleomórfica hasta con cuatro tipos de estructuras (espermogonio, 2 anamorfos y el telio) y cinco tipos de esporos (espermacios, 2 tipos anamórficos, teliosporo y basidiosporos), en las especies autóicas y heteróicas las estructuras se encuentran separadas en el mismo hospedante (autéicas) o en dos no afines filogenéticamente (heteróicas); la separación de estas estructuras tiene implícito la separación de las distintas funciones biológicas: alimentación, crecimiento, multiplicación asexual y reproducción sexual que se cumplen en un hábitat distinto al de las funciones de propagación - diseminación, búsqueda de nuevos hospedantes y sobrevivencia a condiciones extremas del clima circundante. LA ADAPTACIÓN FINAL DEL ORGANISMO COMO UN TODO ES LA SUMATORIA DE LAS ADAPTACIONES PARTICULARES DE PEQUEÑA ESCALA EN CADA ESTRUCTURA Y ÓRGANO.

Para las primeras funciones vitales el hábitat proporcionado se encuentra básicamente dado por el hospedante:

- La alimentación se hace normalmente por estructuras denominadas haustorios que penetran la pared celular de las células del

hospedante y establecen una relación de condicionamiento a la célula invadida, nunca penetran la membrana celular. Rajendren (1972) al estudiar los haustorios de *Uredinales* tropicales encontró que especies primitivas no forman un definido haustorio y en especies más evolucionadas se encuentran diversas formas: esféricos, vesiculares, digitados, hifoides o de tipo complejo. Taxonómicamente está característica no se ha incorporado en el trabajo rutinario pero es un índice de la variación encontrada en las distintas especies de los *Uredinales* y sus hospedantes; es una estructura muy particular.

- El crecimiento vegetativo de los individuos de los *Uredinales*, se interpreta como el crecimiento del micelio en forma intercelular dentro del tejido del hospedante. Los estudios de microscopía de luz del micelio intercelular dentro del hospedante no han arrojado parámetros de valor taxonómico para las distintas especies y su posible separación. Sin embargo, los estudios de microscopía electrónica (Littlefield y Heath, 1979) muestran algunas diferencias respecto al contenido interseptal, poros septales y organelas.

- La reproducción es de dos tipos: sexual y asexual. La primera se hace por pasos en varias estructuras. En los teliosporos ocurre la cariogamia y la meiosis, que se expresa en los basidiosporos que son diseminados para llegar a otros hospedantes (de la misma especie o en especies diferentes) donde se forman los órganos sexuales (espermacios e hifas receptivas) contenidos en la estructura denominada espermogonio. La reproducción asexual se realiza en otro tipo de estructura que conforman los anamorfos. En un año o varios (especies sobre bambú o sobre cultivos

perennes) ocurren de muchas a una infinidad de generaciones de reproducción asexual, mientras que para muchas especies solo ocurre una de reproducción sexual o en toda la vida del hospedante. En los anamorfos se encuentra variación debido a la adaptación, hasta el punto que pueden existir más de uno para un tipo de teliomorfo, tal y como ha sido demostrado por Buriticá y Hennen (1994) para la familia *Phakopsoraceae*. La evolución del anamorfo ha sido independiente del teliomorfo.

- La multiplicación se hace vía varios tipos de esporos: teliosporos (en pocas especies), basidiosporos (todas las especies) y por esporos anamórficos (no en todas las especies, se excluyen las de ciclo de vida reducido). Los teliosporos se forman en sitios y condiciones muy específicas mientras que los esporos anamórficos son producidos en varias condiciones ambientales y hospedantes relacionados. Las especies parásitas de cultivos que el hombre ha movido a diferentes partes del globo muestran la capacidad de sobrevivir en estado anamórfico y sin formar el teliomorfo.

- El rango de distribución geográfico de los anamorfos es mayor que el del teliomorfo. La multiplicación asexual con capacidad de variación genética presente en los anamorfos han hecho que estos cubran una mayor área geográfica y diversidad de climas que los requeridos para el teliomorfo. Su evolución es hasta cierto punto independiente de la del teliomorfo. En los Uredinales parásitos de plantas cultivadas que el hombre ha movido a los distintos sitios del globo, es evidente esta circunstancia; la roya del maní (*Puccinia arachidis* Spegazzini) se encuentra en todas

las partes en donde esta leguminosa es cultivada y sin embargo su teliosporo sólo se ha encontrado en su centro de origen (Sur América, Brasil, Paraguay).

- En las células esporógenas de los anamorfos y teliomorfos y la ontogenia de los esporos sexuales y asexuales se han visto características de valor para la separación de especies y grupos. Hughes (1970) asimila procesos de ontogenia de los esporos de los Uredinales con los de los hongos imperfectos; a partir de ese momento otros investigadores de los Uredinales han publicado describiendo los procesos y eventos ocurridos en la célula esporógena y la ontogenia de los esporos (Buriticá, 1980). Hennen y Ono (1978) justifican el género *Cerradoa* Hennen y Ono separándolo de *Edythea* Jackson, *Desmella* Sydow y *Prospodium* Arthur, por su tipo de producción de los esporos sobre la célula esporógena, de la misma manera Hennen (1979) describe el género anamórfico *Intraptes* Hennen y Figueiredo por producir esporos endógenos en una proliferación percurrente.

Otras características morfológicas en los esporos como: grosor de la pared, ornamentación, número de poros, formas, tamaños, separación de su célula esporógena, forma y función de los pedicelos, etc.; y de los soros como: estructuras estériles en su presencia, forma, pared, ornamentación, etc., han sido la base para la identificación y posterior clasificación a nivel de especie.

CONCLUSIONES

Como se desprende de la información presentada los Uredinales, conocidos con el nombre común de royas (rust en Inglés),

son altamente diversos en estructuras, ciclos de vida, hospedantes parasitados y lugares ocupados en el globo. Todo se ha originado por la influencia de los ambientes en los que deben sobrevivir y que se originan en el hospedante parasitado y en el circundante que afecta el hospedante y el uredinal.

BIBLIOGRAFIA

- BURITICÁ, P. Adaptación al ambiente de Uredinales neotropicales. *En: Biológico, Sao Paulo*. Vol.62, No.1 (2000); p. 127-141.
- _____. Descubriendo ancestros de los Uredinales. *En: Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales*. Vol.25, No.96 (2001); p. 395-401.
- _____. Estado del conocimiento universal sobre el orden Uredinales (Fungi, royas). *En: Revista Facultad Nacional Agronomía, Medellín*. Vol. 56, No. 1 (2003); p. 1813- 1838.
- BURITICÁ, P. Familias del orden Uredinales con ciclo de vida completamente reducido. *En: Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales*. Vol.18, No. 69 (1991); p. 31- 48.
- _____. y HENNEN, J.F. Familia Phakopsoraceae (Uredinales). 1. Géneros anamórficos y teliomórficos. *En: Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales*. Vol.19, No.72 (1994); p. 47-62.
- _____. and HENNEN, J.F. Pucciniosiraceae (Uredinales, Pucciniaceae). *En: Flora Neotropica Monograph*. Vol. 24 (1980). 50 p.
- _____. y RODRÍGUEZ, P.A. Un nuevo género de Uredinales sobre Filices, con implicaciones taxonómicas sobre todo el orden. *En: Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales*. (2000); p. 111-115.
- DONK, M.A. The Heterobasidiomycetes: a reconnaissance - II. Some problems with restricted emendation. *En: Proc. Konink Nederl. Akad. Wetensch*. Vol. 75 (1972); p. 376-390.
- FIGUEIREDO, M.B. The plasticity of rust life cycles. *En: Biológico*. Vol. 62, No.1 (2000); p. 107-111.
- HENNEN, J.F. Intrapes, a new genus of fungi imperfecti (Uredinales) from Brazilian cerrado. *En: Mycologia*. Vol. 71, No. 4 (1979); p. 836-840.
- _____. and BURITICÁ, P. A brief summary of modern rust taxonomic evolutionary theory. *En: Report Tottori Mycology Institute (Japón)*. Vol.18 (1980); p. 243-256.
- _____. and HENNEN, M.M. Terminology applied to sori and life cycles of rust fungi (Uredinales) from 1729 to 2000. *En: Biológico*. Vol. 62, No. 1 (2000); p. 113-126.
- _____. and ONO, Y. Cerradoa palmae: the first rust fungus on Palmae. *En: Mycologia*. Vol. 70, No. 3 (1978); p. 569-576.

HUGHES, S.J. Ontogeny of spore forms in Uredinales. *En: Canadian Journal of Botany*. Vol. 48 (1970); p. 2147-2157.

KIRK, P.M.; CANNON, P. F.; DAVID, J.C. and STALPERS, J.A. Ainsworth & Bisby's dictionary of the fungi. 9 ed. London: CAB International, 2001. 655 p.

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

LITTLEFIELD, L.J. and HEATH, M.C. Ultrastructure of rust fungi. New York: Academic Press, 1979. 277 p.

RAJENDREN, R.B. Evolution of haustoria in tropical rust fungi. *En: Bulletin Torrey Botanical Club*. Vol. 99, No.2 (1972); p. 84-99.

SALAZAR, M. Uredinales (Royas) en la zona cafetera colombiana. Manizales, 2002. 357 p. Tesis. Universidad de Caldas.

SAVILE, D.B.O. Coordinated studies of parasitic fungi and flowering plants. *En: Naturaliste*. Vol. 98 (1971); p. 535-552.

_____. Evolution and relationships of North American Pedicularis rusts and their hosts. *En: Canadian Journal of Botany*. Vol.45 (1966); p. 1093-1103.