

Julieta Benítez Malvido es investigadora del Centro de Investigaciones en Ecosistemas de la Universidad Nacional Autónoma de México. Lleva más de diez años estudiando la ecología de la regeneración de bosques tropicales alterados por actividades humanas, sobre todo, en México y el Amazonas brasileño.



ECOLOGÍA

Hongos patógenos en la selva

Los bosques de los trópicos están siendo destruidos o transformados a escala global, lo que conlleva la proliferación de numerosas enfermedades fúngicas en las plantas

Julieta Benítez Malvido

LOS ORGANISMOS PATÓGENOS CONTROLAN NUMEROSOS procesos ecológicos y evolutivos en los ecosistemas naturales. En las comunidades vegetales, desempeñan funciones importantes: no solo influyen en la incorporación de nuevos individuos a las poblaciones de plantas (reclutamiento), sino que también determinan la composición de especies, al modificar de distinto modo la supervivencia, crecimiento y fecundidad, y al reducir la capacidad competitiva de las plantas afectadas.

En los bosques tropicales, las interacciones entre las plantas y sus agentes patógenos, entre ellos, hongos, nemátodos, virus, bacterias y plantas parásitas, han recibido una atención muy limitada. No obstante, tales organismos ayudan a mantener la gran diversidad de especies propia de esos ecosistemas, facilitan los procesos de sucesión ecológica (sustitución de unas especies por otras durante la evolución de un ecosistema) y promueven la diversidad genética y la estructura de las poblaciones hospedadoras.

Si bien en condiciones naturales los hongos patógenos desempeñan funciones importantes desde un punto de vista eco-

lógico, la alteración del medio por la excesiva presión humana promueve la proliferación de las infecciones fúngicas en las plantas, lo que contribuye a degradar aún más el hábitat.

Los hongos (incluidos los Oomycetes, grupo de protistas filamentosos parecidos a los hongos) representan la principal causa de enfermedades en las plantas. Cerca del 75 por ciento de todas las patologías vegetales son de origen fúngico. Junto con los insectos fitófagos, constituyen la mayor amenaza en las plantas cultivadas y en las silvestres. La infección por hongos puede causar necrosis extensiva o local, o un crecimiento anómalo en las diferentes estructuras de las plantas.

La perturbación de los bosques tropicales por actividades humanas, como la tala selectiva, la deforestación y la apertura

Tras una perturbación, el bosque tropical tiende a regenerarse por sí solo y atraviesa distintas fases en que unas especies se sustituyen por otras (*bosque secundario*, arriba). Durante las primeras etapas de esta sucesión ecológica las plantas se muestran más vulnerables a las infecciones por hongos, en especial las plántulas del sotobosque (*abajo*).

EN SÍNTESIS

Los hongos patógenos, en especial los que atacan las hojas, constituyen la mayor amenaza para las plantas del bosque tropical, ya que representan la causa principal de enfermedades vegetales.

Las características físicas del entorno (luz, temperatura, humedad) influyen sobremanera en la propagación de los hongos. Estas se alteran con la actividad humana, que modifica a la vez la estructura y composición de la vegetación. Bajo condiciones de estrés, las plantas resultan más vulnerables al ataque fúngico.

En el presente artículo se describe la interacción de las plantas con los hongos patógenos foliares y se debaten las implicaciones de la proliferación de enfermedades en el mantenimiento de la biodiversidad.



Fragmentación del bosque y enfermedades

Las selvas tropicales sufren desde hace decenios una notable fragmentación del territorio debido a la tala selectiva, la deforestación y la apertura de caminos. Ello se muestra en esta imagen de satélite procedente del Proyecto sobre dinámica biológica de fragmentos forestales que lleva a cabo el Instituto Nacional de Investigación de la Amazonía de Brasil en colaboración con la Institución Smithsonian estadounidense. La imagen corresponde a una región de Manaus, en la Amazonía brasileña: se distinguen zonas de bosque continuo (verde oscuro), fragmentos de bosque rodeados de pastizales (rojo) y vegetación secundaria, en fase de regeneración (verde claro).

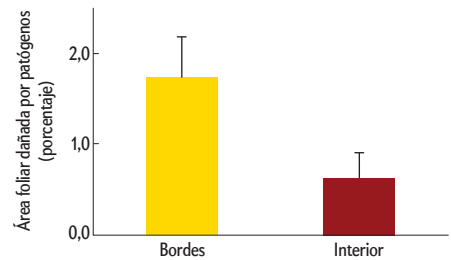


Apertura de un camino en la Amazonía Central.

El efecto de borde

La apertura de caminos (izquierda) da lugar a la aparición de transiciones abruptas entre el bosque natural y el medio degradado. La interacción que se produce entre los ecosistemas adyacentes resultantes corresponde al «efecto de borde». Al constituir el área más alterada del hábitat fragmentado, los bordes ofrecen una puerta de entrada a los microorganismos patógenos. Estos suelen atacar a las hojas de los individuos más jóvenes, en especial, las plántulas del sotobosque.

En una investigación realizada en Chajul (Chiapas) se compararon plantas del interior del bosque (rojo) con otras de los bordes (amarillo). Estas, más expuestas, resultaron ser las más dañadas: presentaban una mayor área foliar necrosada por hongos, así como un crecimiento más rápido de las manchas necróticas.



Planta hospedadora (Familia)	Hongos patógenos
<i>Ampelocera hottlei</i> (Ulmaceae)	<i>Fusarium</i> sp.
<i>Brosimum alicastrum</i> (Moraceae)	<i>Cercospora</i> sp., <i>Chalara</i> sp., <i>Colletotrichum</i> sp., <i>Fusarium</i> sp., <i>Gilmaniella</i> sp., <i>Tubercularia</i> sp.
<i>Piper hispidum</i> (Piperaceae)	<i>Glomerella</i> sp.
<i>Psychotria chiapensis</i> (Rubiaceae)	<i>Monilochaetes</i> sp., <i>Tubercularia</i> sp.
<i>Inga vera</i> (Fabaceae)	<i>Cercospora</i> sp.
<i>Cecropia obtusifolia</i> (Cecropiaceae)	<i>Cercospora</i> sp., <i>Chalara</i> sp., <i>Colletotrichum</i> sp., <i>Fusarium</i> sp., <i>Gilmaniella</i> sp., <i>Rhizoctonia</i> sp., <i>Tubercularia</i> sp., <i>Verticillium</i> sp.
<i>Guarea glabra</i> (Meliaceae)	<i>Basipetospora</i> sp.
<i>Vismia camparagwey</i> (Clusiaceae)	<i>Botrytis cinerea</i>

Algunas de las especies de plántulas más comunes y hongos patógenos que suelen infectar su follaje.

de caminos, provoca la fragmentación del hábitat y modifica los factores abióticos del entorno (las características físicas como la luz, la temperatura y la humedad) y los factores bióticos (relativos a los seres vivos, como la identidad y densidad de individuos de la planta huésped). Todo ello favorece la aparición de daños por hongos y cambia la abundancia y riqueza de insectos herbívoros que pueden actuar como vectores de enfermedades.

En el presente artículo se examinan las condiciones ambientales que determinan la proliferación de hongos en el bosque tropical y se analiza el impacto de las actividades humanas sobre los niveles de infección fúngica. Los ejemplos aquí mencionados proceden de estudios realizados en sistemas tropicales naturales, mucho menos abundantes en la bibliografía que las investigaciones sobre patologías en sistemas agrícolas.

SÍNTOMAS EN LAS PLANTAS

Como consecuencia del ataque fúngico, las plantas sufren una serie de alteraciones o síntomas. Estos pueden afectar a la morfología o aspecto externo de la planta, con la aparición de manchas necróticas (oscurecimiento o ennegrecimiento provocado por la muerte del tejido vegetal), clorosis (amarillamiento o blanqueamiento del tejido foliar debido a su destrucción o a la producción insuficiente de clorofila), deformación (crecimiento anómalo de

Hoja de *Calathea inocephala* (Marantaceae) con síntomas de necrosis (*manchas marrones*) y clorosis (*manchas amarillas*) en bordes del bosque tropical de Chajul (Chiapas). Las principales especies patógenas de las calateas son *Alternaria alternata*, *Drechslera setariae* y *Fusarium oxysporum*.

los tejidos, de los órganos o de toda la planta), pudriciones, chancros, agallas y muerte descendente (desde el borde hacia el centro de las hojas, o desde el ápice de los tallos y ramas hasta la base de los mismos). O bien pueden ser de carácter interno, como las alteraciones histológicas, que se ubican en células y tejidos y provocan hiperplasia e hipertrofia (crecimiento excesivo de tejidos y órganos), y las alteraciones fisiológicas, con un aumento de la transpiración, inmovilización de nutrientes y reducción de la fotosíntesis.

Las enfermedades causadas por hongos son comunes en el sotobosque y el dosel de los ecosistemas forestales neotropicales. Atacan a las plantas en las diferentes fases de su ciclo vital, y también a distintas formas de crecimiento, entre ellas, árboles, arbustos, lianas, palmeras y herbáceas. Las hojas representan los órganos más afectados, que sufren necrosis, clorosis y deformación. Los síntomas asociados con necrosis incluyen manchas de diferentes formas y colores en las hojas y, en algunos casos, las manchas necróticas foliares presentan un halo clorótico.

Los patógenos foliares, habituales en la comunidad de plántulas del sotobosque, suelen provocar daño en una superficie reducida, en promedio, menos del dos por ciento del área foliar. Sin embargo, aun daños pequeños ocasionan una disminución considerable de la superficie foliar en el conjunto de la plántula. Al reducirse el área fotosintética se ven gravemente afectados el crecimiento, la supervivencia, la reproducción y la capacidad competitiva de la planta hospedadora.

Existen otros hongos que destruyen las semillas, alteran el tejido vascular de las plantas, causan pudrición de raíces, troncos y tallos, y atacan a flores y frutos. Sin embargo, los hongos foliares son los más comunes, por lo que también las enfermedades que producen son las más estudiadas.

INFLUENCIA DEL ENTORNO

Las condiciones ambientales de un lugar, sean de origen biótico o abiótico, determinan la expresión de los síntomas de la enfermedad. Predisponen a la planta a la infección y, una vez iniciada esta, intervienen en la asociación entre patógeno y huésped.

La temperatura, la luz, la humedad y los minerales son características del entorno físico estrechamente relacionadas con la distribución de las enfermedades. Los cambios repentinos en cualquiera de las condiciones ambientales, sean estos intensos o leves, ocasionan estrés a las plantas, que se debilitan y se vuelven más vulnerables a las enfermedades.

La temperatura y la humedad representan los factores más influyentes en el desarrollo de patologías fúngicas. La germina-

Daño causado a árboles adultos en la Amazonía Central, después de la tala y extracción selectiva de una especie arbórea de interés económico. Como consecuencia de esas actuaciones, se producen rotura de ramas y de troncos, desenraizamiento, aplastamiento de plantas del sotobosque y heridas en los troncos, condiciones que favorecen las infecciones fúngicas.



ción de las esporas (las unidades reproductoras de los hongos) se ve favorecida por temperaturas moderadas y una humedad elevada. Cada especie de patógeno presenta una temperatura óptima de crecimiento. Además, las diferentes etapas de desarrollo de un hongo, como la producción de esporas, su germinación y el crecimiento del micelio (las hifas o filamentos que constituyen el hongo) pueden diferir ligeramente en sus temperaturas óptimas. Por otro lado, una humedad alta favorece la aparición de la gran mayoría de las enfermedades foliares causadas por hongos, ya que la germinación de las esporas y el inicio de la infección exigen por lo general la presencia de agua.

Numerosas patologías fúngicas resultan más intensas en condiciones de humedad elevada, baja intensidad lumínica, escasez de algún mineral y temperatura moderada. En las plántulas de



diversas especies arbóreas, el ahogamiento o podredumbre de tallos y raíces causadas por hongos del suelo (generalmente, los Oomycetes *Phytophthora* y *Pythium*) es más severa en los suelos saturados de agua y en las zonas sombreadas.

Diferentes tipos de alteraciones naturales (deslizamientos de tierra, apertura de claros por la caída de árboles, actividad animal) y humanas (tala selectiva, deforestación y apertura de caminos) provocan cambios en la estructura de la vegetación y la caída y acumulación de hojarasca sobre el suelo. Ello, a su vez, modifica la incidencia de luz, la humedad y la temperatura del entorno de la planta. Hay pruebas de que todos esos factores producen efectos negativos sobre la germinación, establecimiento y desempeño de las plantas. Pero además favorecen la aparición de daños por hongos y la proliferación de algunas especies de insectos herbívoros que actúan como vectores de enfermedades.

Las variaciones en la cubierta de hojarasca van desde áreas donde el suelo mineral se halla expuesto hasta áreas donde la hojarasca se acumula sobre el mismo en grandes cantidades. En un estudio que llevamos a cabo en Los Tuxtlas, Veracruz (México), se observó que las plántulas del árbol *Nectandra ambigens* (Lauraceae) que crecían bajo una espesa capa de hojarasca presentaban un mayor daño por patógenos foliares (*Colletotrichum* sp. y *Phomopsis* sp.) que aquellas que se desarrollaban con una capa delgada de hojarasca o en ausencia de ella. Se piensa que la acumulación de hojarasca procedente de los árboles adultos creó un ambiente más húmedo y facilitó la infección de las plántulas, que recibieron el inóculo del dosel del bosque.

Dentro de los factores bióticos que determinan la severidad de las enfermedades cabe mencionar la identidad y densidad de plantas del huésped. En la isla panameña de Barro Colorado, el

grupo de Carol Augspurger, de la Universidad de Illinois, observó que las plántulas de *Platypodium elegans* (Papilionoideae) sufrían una mayor mortalidad por la podredumbre de raíces y tallos cuando crecían formando manchas muy densas y cuando se situaban cerca de árboles adultos de la misma especie. Por otro lado, el equipo de Gilbert, de la Universidad de California, demostró que el chancro o cancro producido por hongos patógenos (*Phytophthora*) atacaba con menor intensidad a los individuos juveniles de *Ocotea whitei* (Lauraceae) cuando estos disminuían de densidad o se alejaban de los árboles adultos.

LA ACTIVIDAD HUMANA

Las perturbaciones de origen antrópico (tala selectiva, deforestación y apertura de caminos) dan lugar a la fragmentación del territorio y a la aparición de bordes entre el bosque natural y el medio degradado. La creación de caminos tiende a provocar en el hábitat remanente el «efecto de borde». Este se puede definir como la interacción entre dos ecosistemas adyacentes separados por una transición abrupta. Los bordes representan el área más alterada de un hábitat fragmentado; sus efectos pueden propagarse cientos de metros hacia el interior del bosque.

Además, se considera que los bordes de los sistemas forestales constituyen el punto de entrada de influencias externas, como la invasión de flora y fauna exóticas, pero también de microorganismos patógenos. En Chajul (Chiapas), al examinar plántulas de árboles y herbáceas que crecían en fragmentos de bosque, o cerca de bordes forestales y de la carretera, nuestro grupo descubrió que presentaban una mayor área foliar necrosada por hongos, así como un crecimiento más rápido de las manchas necróticas, que las plántulas que se desarrollaban en

En zonas desforestadas del bosque tropical perturbado en Chajul (Chiapas) se produce la invasión de una especie de helecho exótica (*Pteridium* sp.), muy difícil de erradicar.



CORTESÍA DE RAFAEL LOMBERA



Las poblaciones de algunos insectos herbívoros, como las larvas de mariposa *Opsiphanes* spp. (arriba), se alimentan de modo específico de hojas de plantas del género *Heliconia* (*Heliconia aurantiaca*, izquierda). Los hongos patógenos que comúnmente las infectan, entre los que se incluyen los géneros *Fusarium*, *Cylindrocladium* y *Oidium*, se hallan muchas veces favorecidos por el ataque de los herbívoros.

el interior del bosque. Por otro lado, en las superficies reducidas de un paisaje fragmentado en la selva amazónica, en Manaus, se observó también un mayor daño foliar por hongos. En contraste, en la isla de Barro Colorado se comprobó que el ahogamiento o podredumbre de tallos y raíces era casi inexistente en los bordes de selva, sujetos a una mayor incidencia de luz. Estos efectos contradictorios se deben a la distinta adaptación de los hongos al nuevo medio: mientras que algunos se ven favorecidos en hábitats abiertos, con una mayor radiación solar, otros, como los que producen ahogamiento en plántulas de árboles, se ven debilitados.

Algunas especies de patógenos se valen de heridas en las plantas (causadas por insectos o por otro medio) para proliferar con éxito en el nuevo huésped. Las heridas provocadas por la caída de árboles y otros objetos del dosel (ramas) en bordes y fragmentos de selva, y por la tala selectiva y apertura de caminos, pueden proveer de sitios de infección. Una vez establecidos en una planta, los hongos pueden propagarse a las vecinas. En el Amazonas Central se descubrió que las hojas de árboles juveniles presentes en áreas sometidas a una tala selectiva de árboles exhibían un mayor daño por patógenos foliares que los individuos de las áreas conservadas.

Por otro lado, existen indicios de que las comunidades de insectos, posibles vectores de enfermedades, cambian con la alteración del hábitat, aunque ese cambio puede resultar diverso. En ciertas zonas de Chiapas, descubrimos que las poblaciones de algunos insectos herbívoros que se alimentan de modo específico del género *Heliconia* (Heliconiaceae), como los escarabajos *Cephaloleia* spp. y las larvas de mariposa *Opsiphanes* spp. y *Caligo* spp., disminuían drásticamente como consecuencia de la fragmentación de la selva, con lo que se reducía también el daño que estos ocasionaban a las plantas. Por el contrario, las hormigas cortadoras de hojas, consideradas herbívoros generalistas (*Atta* spp.), aumentaban su abundancia al degradarse el bosque.

Otra característica predominante de los bosques tropicales alterados se deriva del uso ganadero del bosque (con la consiguiente tala y quema de los árboles) y la posterior interrupción de la explotación. Ello da lugar a pastizales abandonados y bosques secundarios de diferentes edades y estados sucesionales, donde la incidencia de luz y la temperatura del suelo y del aire

suelen ser mayores que en el bosque conservado. Estas condiciones extremas originan estrés hídrico en las plantas tropicales, lo que las hace más vulnerables a las enfermedades. En un estudio se observó así que las plántulas de árboles presentes en los pastizales ganaderos abandonados de Chajul y en un bosque secundario joven de Manaus exhibían un mayor daño por patógenos foliares que los bosques maduros próximos.

INFECCIONES EN CLAROS DE BOSQUE

En general, las condiciones de alta humedad, temperaturas moderadas y baja irradiación favorecen la proliferación de diversos tipos de hongos patógenos en la vegetación. Sin embargo, ciertos datos indican que algunos patógenos parecen hallarse adaptados a una humedad baja y a una irradiación y temperatura elevadas. Las superficies forestales pequeñas y los bordes presentan microclimas más cálidos (unos 3 °C más) y secos (humedad inferior en un 50 por ciento) que el bosque tropical no fragmentado, como también los pastizales ganaderos abandonados y los primeros estadios sucesionales del bosque. En tales casos suelen aparecer royas (*Puccinia* y *Uromyces*) y mildius pulverulentos (*Erysiphe* y *Uncinula*). Las royas se caracterizan por la formación de pústulas en las hojas (envés) y tallos; generalmente originan manchas amarillentas, anaranjadas o rojizas (soros). En tanto que los mildius pulverulentos se caracterizan por la cobertura de las hojas y tallos con una capa algodonosa de micelio blanquecino en forma de estrella (oídios).

La presencia del rocío suele ser crucial en la infección de las hojas por hongos. Se ha observado que la formación de rocío es mayor en plantas que crecen en ambientes abiertos. La superficie de las hojas permanece mojada mayor tiempo durante la noche en esas áreas (claros de selva, bordes, pastizales, etcétera) que en el interior de la selva. Además, el estrés que experimentan las plantas hospedadoras de las zonas abiertas (con temperaturas más extremas) las hace más susceptibles a la infección. Numerosas especies de plantas tropicales atacadas por royas (45 por ciento) y cenicillas (50 por ciento) medran en esas zonas. De hecho, ciertos patógenos se asocian a familias de plantas propias de ambientes tropicales alterados. Tal es el caso de las cenicillas (Basidiomycetes), que infectan a plantas de las familias Poaceae y Asteraceae, y las royas (Basidiomycetes), que habitualmente atacan a especies de Fabaceae.

CONSECUENCIAS EN EL ECOSISTEMA TROPICAL

La rápida transformación de los bosques tropicales a causa de la actividad humana conlleva enfermedades fúngicas que no solo afectan a la vegetación remanente sino también a la comunidad que se desarrolla después (bosques secundarios). Las infecciones pueden provocar un decremento de las poblaciones de plantas o la extinción de especies, con la consiguiente disminución de la biodiversidad.

Existen numerosos ejemplos de epidemias de origen fúngico que han devastado las poblaciones vegetales en bosques templados y en otros sistemas. Estas comunidades experimentan cambios drásticos en su estructura y composición de especies. En algunos casos, las epidemias han eliminado de las áreas infestadas las especies vegetales más vulnerables. Hay que considerar que los patógenos, además de atacar a sus especies hospedadoras, afectan de modo indirecto a la fauna asociada. En consecuencia, la extinción de una planta huésped de un área en particular puede tener efectos en cascada sobre otros organismos que dependen de ella para su subsistencia (como los insectos fitófagos y los animales que anidan en ella). Y viceversa, la pérdida de algún patógeno puede perjudicar la biodiversidad debido a que la planta huésped se libera de un importante regulador de su población, lo que permite que esta crezca sin control y desplace a otras especies vegetales.

Todavía existen muchas cuestiones por resolver sobre la fitopatología del bosque tropical. En la actualidad, en la mayoría de los casos se desconoce la agresividad de las distintas enfermedades (si es de carácter endémico o epidémico), el origen de la infección (hongos exóticos o nativos) y el tipo de dispersión

del patógeno (contacto directo, dispersión por agua, viento o por insectos vectores).

Los escasos datos de los que se dispone suelen indicar que la alteración del bosque tropical y, por lo tanto, de su microclima y otros aspectos ecológicos favorecen la proliferación de hongos patógenos. Sin embargo, no todos los hongos se desarrollan mejor en un hábitat perturbado, por lo que es necesario conocer las historias naturales de los patógenos más relevantes en las poblaciones de plantas tropicales.

Las investigaciones deben profundizar en la identificación de las principales especies de hongos patógenos en los ecosistemas tropicales naturales no alterados y en la descripción de los procesos ecológicos involucrados en la transmisión, emergencia y diseminación de las enfermedades. Por último, hay que prestar especial atención al riesgo que conlleva la degradación del hábitat sobre la introducción de nuevas especies de hongos y proliferación de enfermedades en los bosques tropicales.

PARA SABER MÁS

Plant diseases and the conservation of tropical forests. G. S. Gilbert y P. Hubbell en *BioScience*, vol. 46, págs. 98-106, 1996.

Evolutionary ecology of plant diseases in natural ecosystems. G. S. Gilbert en *Annual Review of Phytopathology*, vol. 40, págs. 13-43, 2002.

Life-history strategies of plant pathogens: distribution patterns and phylogenetic analysis. G. García-Guzmán y E. Morales en *Ecology*, vol. 88, págs. 589-596, 2007.

Disease spread, susceptibility and infection intensity: vicious circles? P. M. Beldomenico y M. Begon en *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 25, págs. 22-27, 2009.

Insect herbivory and leaf disease in natural and human disturbed habitats: lessons from early-successional heliconia herbs. A. B. Santos y J. Benítez-Malvido en *Biotropica*, marzo de 2011 (publicación en línea).