

INTERACCIÓN PLANTA-PATÓGENO ENTRE LOS HONGOS BIOTROFOS Y SU HUÉSPED

Autor: Johan Stiven Quiroga Sierra¹ – johanquiroga@unicolmayor.edu.co

Docente asesor: Ligia Consuelo Sánchez Leal - lconsuelosanchez@unicolmayor.edu.co

RESUMEN

Las plantas son constantemente atacadas por distintos tipos de microorganismos, causando daños considerables en su estructura y morfología, llevando a grandes pérdidas económicas en el sector agricultor. Por lo general, las plantas pueden contrarrestar o evadir el ataque de patógenos mediante características estructurales e inmunológicas, evitando su penetración y previa colonización. Entre estos microorganismos se pueden encontrar necrótrofos, hemibiotrofos y biotrofos, estos últimos considerados de gran importancia en el cultivo de cereales (trigo, cebada, arroz, lino, entre otros) ya que necesitan de tejido vivo para su supervivencia, colonizando el tejido de la planta por medio de estructuras especializadas denominadas

haustorios, por los cuales adquieren nutrientes y segregan efectores, evitando la detección del sistema inmune de su huésped, entre estos hongos se pueden encontrar mayormente en la literatura referente a los géneros: *Pseudoperonospora*, *Blumeria*, *Puccinia*, *Melampsora* y *Ustilago*. El objetivo de este artículo es dar a conocer aspectos de la interacción planta-patógeno (tipo de patógeno y su respectivo huésped), además de identificar sus plantas hospederas y proteínas efectoras utilizadas para su colonización. Se llevó a cabo una revisión sistemática usando las directrices de la declaración PRISMA, realizando una búsqueda en las bases de datos de Google Académico, PubMed y ScienceDirect entre el rango de tiempo del año 2003 a 2023. Se

¹ Programa de Bacteriología y Laboratorio Clínico, Universidad Colegio Mayor de Cundinamarca.

encontraron 12 plantas huésped de hongos biotrofos, en su mayoría consideradas cereales. Adicionalmente, un total de 20 géneros de hongos biotrofos, de las cuales se identificaron 6 mayormente nombrados en las publicaciones, identificando para cada uno sus principales proteínas efectoras.

PALABRAS CLAVES

Efectores, haustorios, hospedero, hongo, parásito, biotrofo.

ABSTRACT

Plants are constantly attacked by different types of microorganisms, causing considerable damage to their structure and morphology, leading to large economic losses in the agricultural sector. In general, plants can counteract or evade the attack of pathogens by means of structural and immunological characteristics, avoiding their penetration and previous colonization. Among these microorganisms can be found necrotrophs, hemibiotrophs and biotrophs, the latter considered of great importance in the cultivation of cereals (wheat, barley, rice, flax, among others) since they need living tissue for

their survival, colonizing the plant tissue through specialized structures called haustoria, by which they acquire nutrients and secrete effectors, avoiding the detection of the immune system of its host, among these fungi can be found mostly in the literature referring to the genera: *Pseudoperonospora*, *Blumeria*, *Puccinia*, *Melampsora* and *Ustilago*.

The aim of this article is to report aspects of the plant-pathogen interaction (type of pathogen and its respective host), as well as to identify its host plants and effector proteins used for its colonization. A systematic review was carried out using the PRISMA statement guidelines, searching Google Scholar, PubMed and ScienceDirect databases between the time range of 2003 to 2023. Twelve host plants of biotrophic fungi, mostly considered cereals, were found. Additionally, a total of 20 genera of biotrophic fungi were identified, of which 6 were mostly named in the publications, identifying for each their main effector proteins.

KEYWORDS

Effectors, haustoria, host, fungus, parasite, biotroph.

INTRODUCCIÓN

Las plantas se encuentran constantemente atacadas por una gran variedad de microorganismos, tales como virus, bacterias, hongos, entre otros, causando daños considerables, llegando incluso a grandes pérdidas económicas en el sector agricultor. Normalmente, las plantas compensan el ataque de los patógenos mediante características estructurales que actúan como barreras e impiden que el patógeno penetre o por medio de respuestas bioquímicas produciéndose en sus células y tejidos, las cuales producen sustancias tóxicas para el patógeno (Agrios, 2005). Los mecanismos de protección de las plantas ante sus patógenos han evolucionado, por lo tanto, ellos también han desarrollado estrategias para superar estas defensas. El resultado es la diversificación de patógenos y la aparición de nuevas enfermedades en las plantas.

Las plantas se ven amenazadas por una

variedad de microorganismos durante su crecimiento, incluidos los necrótrofos, los hemibiotrofos y los biotrofos (Lorrain et al. 2019). Estos últimos son conocidos como patógenos o parásitos obligados ya que afectan los tejidos vivos de su huésped, requiriendo esto para su desarrollo y supervivencia, ingresando a la planta por medio de heridas en el tejido o por acción mecánica directa. Los hongos biotrofos colonizan el tejido del huésped a través del crecimiento intracelular de las hifas ramificadas y estructuras especializadas denominadas haustorios por las cuales se absorben los nutrientes y se segregan proteínas efectoras al citoplasma del huésped (Perfect and Green, 2001). Existen distintos tipos de proteínas efectoras secretadas por este tipo de hongos, una de las más estudiadas y encontrada con mayor frecuencia en estos microorganismos es la proteína Avr, cuya función es servir como efector de patogenicidad con funciones positivas en el establecimiento de la infección (Catanzariti et al. 2006), evitando

la detección del sistema inmune de la planta, manipulando y suprimiendo sus defensas, con el fin de evadir los patrones moleculares asociados a patógenos (PAMP) y los factores de reconocimiento de estos patrones (PRR), lo que permite que el hongo colonice el tejido.

Existe una gran variedad de hongos biotrofos obligados, entre ellos se encuentra las especies: *Erysiphe pisi*, *Uromyces appendiculatus*, *Albugo candida*, *Pseudoperonospora cubensis* (causante del mildiu veloso), *Blumeria graminis*, *Puccinia poarum*, *vastatrix*, *Melampsora larici-populina*, *M. laricipopulina*, *M. laricipopulina*, *Puccinia graminis f. sp. tritici* y *Ustilago maydis* los cuales se consideran de importancia fitosanitaria para los agricultores, ya que infectan muchas especies importantes de cereales como sorgo, centeno, trigo, maíz, avena y cebada (Peter Drácatos, n.d.), además de café, tomate, y arroz, generando grandes pérdidas económicas en los cultivos. Por ende, conocer la interacción que existe entre los hongos biotrofos y su huésped, es de gran importancia para su control, diagnóstico y

manejo, evitando su propagación y posteriormente, posibles pérdidas económicas.

El objetivo de este artículo fue conocer la interacción y mecanismos de colonización de los hongos biotrofos al infectar a su huésped, así como identificar la respuesta inmunitaria de las plantas ante este tipo de patógeno, por ende se tomó como fuente de información diferentes bases de datos: Google Academic, PubMed y ScienceDirect en el periodo de tiempo de 2000 a 2023, tomando como referencia para la búsqueda y elección de la información, publicaciones concernientes al tema de estudio.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se implemento una revisión sistemática de la lectura científica publicada en el tema de hongos biotrofos y su interacción con las plantas, respetando las directrices de la declaración PRISMA, para la correcta realización de una revisión sistemática.

Fuentes de información: Se efectuó una búsqueda en las bases de datos de Google académico, PubMed y ScienceDirect, con el

objetivo de reunir la información necesaria para conocer los distintos mecanismos de interacción planta-patógeno de los hongos biotrofos y su huésped.

Criterios de inclusión

Elegibilidad: Se incluyeron en la búsqueda publicaciones de investigación, experimentales y revisión, en español e inglés que hicieran referencia a la temática tratada.

Palabras clave: Para la búsqueda en las bases de datos se emplearon los siguientes términos: “planta hospedante de hongos biotrofos”, “(biotrophic fungi) AND (host)”, “interacción planta-patógeno en hongos biotrofos” y “plant-pathogen interaction in biotrophic fungi“. En algunos casos se utilizó específicamente la especie vegetal que afectan “hongos biotrofos en trigo, avena, centeno, entre otros”.

Idioma y tipo de lectura: Para la búsqueda se seleccionaron publicaciones del tipo revisión, investigación y experimentales en español e inglés.

Extracción de datos: De cada una de las publicaciones se extrajo el resumen, año de publicación, familias y especies consideradas

hongos biotrofos, familia y especie de planta huésped y proteínas efectoras de estos hongos en el caso de ser mencionadas. Esta información fue recolectada y almacenada en una base de datos propia.

Criterios de exclusión

Se realizó la revisión de los títulos y resúmenes para descartar aquellas publicaciones que no cumplieran con la temática abordada en la revisión.

Teniendo en cuenta:

Año de publicación: Se tomaron publicaciones del periodo de tiempo comprendido entre 2003 al 2023, toda publicación que no se encontró entre este rango de tiempo no fueron tomadas en la revisión.

Publicaciones repetidas: Utilizando una base de datos propia se excluyeron las publicaciones que por título se encontraron repetidas.

Según los criterios de búsqueda se realizó una selección basada en título, resumen, posteriormente se analizó el texto completo, de los cuales se excluyeron aquellos que no

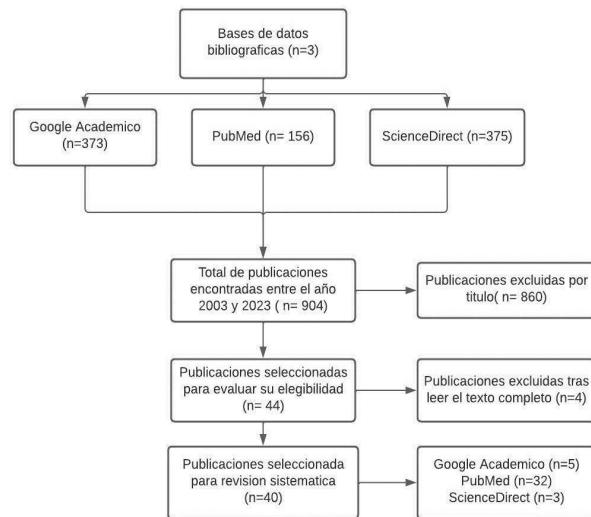
mencionaran hongos biotrofos y la interacción de estos con las plantas.

RESULTADOS

Considerando los criterios de inclusión se obtuvo un total de 904 resultados en el rango de tiempo del año 2003 a 2023 (Google académico: 373, PubMed: 156 y ScienceDirect: 375), se evaluaron según su título y resumen, siendo eliminados 860 publicaciones, ya que no cumplían con los criterios de selección formulados, en base al tema de estudio. Las 44 publicaciones restantes se descartaron 4, tras la lectura de texto completo. Obteniendo un total de 40 publicaciones para realizar la revisión (Figura 1).

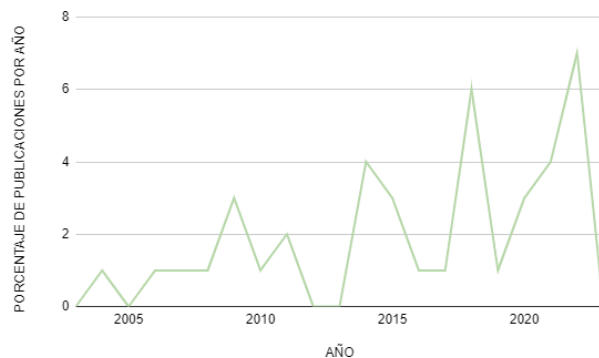
En la figura 2 se encuentran el porcentaje de publicaciones por año, en donde se observa que la mayor cantidad de estas fueron publicadas en el rango de 2014 a 2022 (74.19%), denotando un mayor interés por este tipo de patógenos y su incidencia en cultivos, además, se evidenció que, en los años 2003, 2013 y 2012 no se identificaron publicaciones con los criterios de inclusión seleccionados.

Figura 1. Diagrama de flujo del proceso de selección e identificación de publicaciones incluidos en la revisión sistemática.



Fuente: Autor, 2024

Figura 2. Porcentaje de publicaciones por año.



Fuente: Autor, 2024

En las publicaciones revisadas se encontró un total de 12 plantas hospedantes de hongos biotrofos, se registraron en una tabla según su nombre y género, constatando su nombre correcto en la plataforma “The plant list”,

luego se realizó un gráfico en el que se evidencia que las plantas hospedantes mayormente encontradas en la revisión son: el trigo, mencionado en 15 publicaciones, seguido por el maíz en 9 y la cebada en 8, continuando con el tomate y el lino nombrado en 6 y por último el café 5 publicaciones, las demás plantas encontradas se registraron entre 1 a cuatro publicaciones (Figura 3).

Figura 3. Plantas huésped de hongos biotrofos según publicación.



Fuente: Autor, 2024

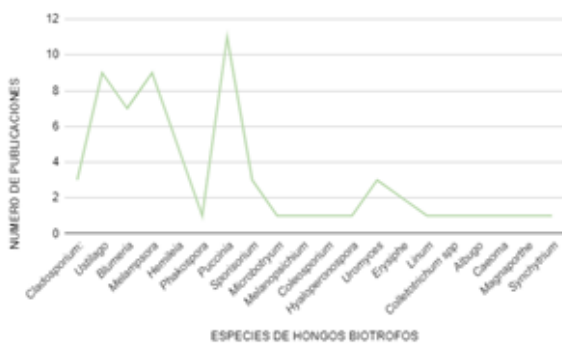
En las publicaciones revisadas, se identificaron un total de 20 géneros de hongos biotrofos, se organizaron en una gráfica en donde, se dividieron por género y sus principales especies. *Puccinia* fue el género mayormente nombrado, describiéndose en 11 publicaciones, seguido por *Ustilago* y *Melampsora* en 9,

Blumeria y *Hemileia* en 7 y 6 publicaciones respectivamente. Los demás hongos fueron nombrados entre una a cuatro publicaciones. Del género *Puccinia* se incluyen especies como *Puccinia graminis f. sp. tritici* (Pgt), *Puccinia triticina* (Pt) y *Puccinia striiformis f. sp. tritici* (Pst) nombradas en (Mapuranga, N. Zhang, et al. 2022; Xia et al. 2020) conocidos como hongo de la roya en el tallo y la hoja del trigo, en cuanto a especies del género *Melampsora* se describe mayormente a *M. lini* causante de la roya del lino descrita en (Kemen et al. 2015), para la familia *Blumeria*, se identificó únicamente a la especie *Blumeria graminis* conocida como mildu polvoriento del trigo descrito en (Mapuranga, Chang, and Yang 2022b), por último, la especie más nombrada para el género *Ustilago* y *Hemileia* fue: *Ustilago maydis* y *Hemileia vastatrix* respectivamente (Figura 4).

En la tabla 1 se organizaron cada una de las plantas huésped y se identificaron los patógenos más relevantes para cada una de ellas. El trigo registro el mayor número de

patógenos siendo estos: *P. striiformis f. sp. tritici* (Pst), *P. graminis f. sp. tritici* (Pgt) y *P. triticin*, *Blumeria graminis f. sp. tritici*; para la cebada: *Puccinia coronata*, *Blumeria graminis*, *Ustilago hordei*.; seguido por el maíz: *Ustilago maydis*, *Sporisorium reilianum*; para el tomate se registró: *Cladosporium fulvum*; lino con: *Melampsora lini*; café: *Hemileia vastatrix*; avena: *Puccinia coronata*; Arroz: *Colletotrichum orbiculare*; por último la Soja: *Phakopsora pachyrhizi* y patata: *Synchytrium endobioticum*.

Figura 4. Género y especie de hongos biotrofos.



Cladosporium: *Cladosporium fulvum*; **Ustilago:** *U. maydis*, *U. hordei*, *U. esculenta*, *U. bromivora*; **Blumeria:** *Blumeria graminis*; **Melampsora:** *M. lini*, *M. larici-populina*, *M. euphorbiae*, *M. hypericorum*, *M. ricini*; **Hemileia:** *Hemileia vastatrix*; **Puccinia:** *P. striiformis f. sp. tritici* (Pst), *P. graminis f. sp. tritici* (Pgt) y *P. triticina*, *P. allii*, *Puccinia bursi*, *P. chrysanthemi*, *P. coronata*, *P. piperis*, *Puccinia arachidis*; **Sporisorium:** *S. reilianum*, *S. scitamineum*, *S. reilianum*; **Microbotryum:** *Microbotryum violaceum*; **Uromyces:** *Uromyces fabae*, *Uromyces appendiculatus*

Fuente: Autor, 2024

Tabla 1. Planta huésped y su respectivo hongo patógeno.

PLANTA HUÉSPED	HONGO
Trigo	<i>P. striiformis f. sp. tritici</i> (Pst), <i>P. graminis f. sp. tritici</i> (Pgt) y <i>P. triticin</i> , <i>Blumeria graminis f. sp. tritici</i>
Maiz	<i>Ustilago maydis</i> , <i>Sporisorium reilianum</i>
Tomate	<i>Cladosporium fulvum</i>
Cebada	<i>Puccinia coronata</i> , <i>Blumeria graminis</i> , <i>Ustilago hordei</i> , <i>P. graminis</i>
Lino	<i>Melampsora lini</i>
Café	<i>Hemileia vastatrix</i>
Avena	<i>Puccinia coronata</i>
Arroz	<i>Colletotrichum orbiculare</i> , <i>Magnaporthe oryzae</i>
Soja	<i>Phakopsora pachyrhizi</i>
Patata	<i>Synchytrium endobioticum</i>

Fuente: Autor, 2024

Para los hongos que más se describieron en las publicaciones se identificaron sus principales proteínas efectoras, teniendo en cuenta su función en el momento de la invasión y colonización del huésped. Para *Cladosporium*, *Melampsora*, *Blumeria*, *Puccinia* y *Magnaporthe* se describen principalmente las proteínas de avirulecia (Avr), tales como Avr 9, Avr 4, Avr 2, AvrL56, AvrM, AvrP123, AvrP4, AvrSr35, cuya función va dirigida desde suprimir las PTI, inhibir la defensa basal del huésped, hasta evitar la señalización de muerte celular

tal como se describe en (Koeck, Hardham, and Dodds 2011b; Mapuranga et al. 2022). Además de las proteínas Avr, Puccinia, secreta proteínas encontradas únicamente en este género, entre estas Pst_4 y Pst_5, encargada de suprimir la acumulación de las especies reactivas de oxígeno (ROS) evitando el estrés oxidativo y la muerte celular (Wang et al. 2021), por otro lado, PSEC2, PSEC17 y PSEC45, evita la deposición de polisacáridos tales como la callosa, afectando la defensa celular de la planta (Su et al. 2021). El género Blumeria también posee una serie de proteínas exclusivas en cada especie CSEP0027, CSEP0139, CSEP0182, CSEP008, CSEP0254, importantes en la supresión de la muerte celular, para la formación de haustorios es esencial la secreción de la proteína CSEP0081 (Zhang et al. 2019).

Tabla 2. Principales proteínas efectoras y su respectivo patógeno

Patógeno (Género)	Proteína (Efector)
<i>Cladosporium</i>	Avr2, Avr9, Avr4 y ECP2
<i>Ustilago</i>	Pep1, Rsp1, Cmu1, Tin2 y Hum3 AvrK1 y Avra10, AvrPm2 CSEP0027, CSEP0139, CSEP0182, CSEP008, CSEP0254, CSEP0081, BEC, BEC 4, BEC1011, BEC1019
<i>Blumeria</i>	
<i>Melampsora</i>	AvrL567, AvrM, MLP3734 y AvrP AvrL56, AvrM, AvrP123, AvrP4, AvrSr35 RTP1, Ps87, PEC6, PstHa5a23, PSEC2, PSEC17, PSEC45, PSTG_10917 Pst_4 y Pst_5, PstCFEM1, PstCEP y PsSpg1.
<i>Puccinia</i>	
<i>Magnaporthe</i>	Avr-Pita, Ace1, Pwl1 – Pwl4, AVR y BAS

Fuente: Autor, 2024

DISCUSIÓN

Al analizar las plantas huésped de hongos biotrofos, siendo estos en su gran mayoría cereales, se debe destacar que para cada una existe un hongo patógeno específico, ya que, como se expresa en (Lorrain et al. 2019) estos son patógenos específicos del huésped con ciclos de vida extremadamente complejos y a pesar de que las plantas que colonizan están estrechamente relacionadas, sus condiciones ambientales y de desarrollo pueden cambiar. Un ejemplo de esto se describe en (Peter Drácatos et al. n.d.) en donde se examinó la respuesta del

arroz (pariente lejano del trigo) a los patógenos *P. graminis f. sp. tritici*, *P. triticina*, *P. hordei* y *P. striiformis f. sp. Tritici* del trigo, evidenciando que a pesar del desarrollo un haustorio intracelular, los efectores secretados no causaron efectos importantes en la planta. También es importante destacar la gran cantidad de variantes que existen en las especies de un mismo género debido a que tienen una gran capacidad de mutar y adaptarse, esto se notó en dos poblaciones australianas de la especie *Puccinia striiformis f. sp. Tritici* las cuales se encuentran geográficamente separadas y difieren en su adaptación a la temperatura y la variedad de trigo que pueden llegar a infectar (Loladze, Druml, and Wellings, 2014; Wellings, 2007). Por otro lado, al existir un proceso de coevolución entre huésped-patógeno se logró evidenciar que para algunos hongos biotrofos existen huéspedes ancestrales, tal como se expresa (Peter Drácatos et al. n.d.), en donde afirman que la cebada es huésped atávico de *P. graminis* ya que es susceptible a todas sus

variantes.

Al colonizar plantas específicas, los hongos biotrofos poseen mecanismos de colonización y virulencia característicos para su especie, ingresando a la planta por medio de acción mecánica o heridas en la planta, liberando efectores, evadiendo el sistema inmune del huésped y adsorbiendo sus nutrientes. Se identificó que el patógeno para el tomate es *Cladosporium fulvum*, causante del moho en sus hojas (Koeck et al. 2011), el cual ingresa a la planta sin penetrar la pared celular, libera efectores tales como Ecp 6 para evadir el reconocimiento de las PRR de la planta, al unirse a los oligosacáridos de la quitina (de Jonge et al. 2010). Se encontró como patógeno frecuente del Maíz a *Ustilago maydis* conocido como “hongo del carbon”, este, en comparación con el anterior y como se describe en la revisión de (Kahmann and Kämper 2004) necesita penetrar la pared celular de planta produciendo estructuras infectantes denominadas apresorios, con los cuales,

inicia la proliferación en el huésped. El género *Puccinia* y *Blumeria* se identificaron como patógenos del trigo y la cebada produciendo enfermedades como el mildiu y la roya (Lo Presti et al. 2015), estos ingresan a la planta por medio de los estomas abiertos o heridas en las hojas, se han descrito en diferentes estudios tales como (Mapuranga et al. 2022; Peter Drácatos et al. n.d.) por la gran cantidad de efectores que segregan al momento de ingresar en la planta, además por su variedad de especies, las cuales han generado grandes pérdidas en los cultivos de trigo. *Magnaporthe oryzae* se registró como el patógeno del arroz, cuya estructura especializada se denomina clavija de penetración, con la cual traspasa la pared celular y generando una hifa invasiva por la cual se segregan sus proteínas efectoras, Avr, Ace 1, Plw y BAS analizadas en estudios de (Fernandez and Orth 2018) quienes se encuentran en el citoplasma del arroz y están relacionadas a la supresión de las defensas de la planta. De lo anterior, cabe recalcar que la importancia de los genes y proteínas

efectoras secretadas por cada uno de estos hongos, siendo estas las encargadas de modificar en muchos casos el metabolismo celular a su favor, con el fin de garantizar su supervivencia y desarrollo.

Las proteínas efectoras que se encontraron mayormente en el periodo de tiempo establecido fueron en primer lugar las proteínas de avirulencia (Avr), las cuales son secretadas por gran parte de los patógenos identificados en la revisión. Los Avr tienen distintas funciones de acuerdo al hongo y gen, por el cual es secretado y codificado respectivamente, esto se afirma en el estudio de (Koeck et al. 2011) en el cual, se identificó la función de Avr2, el cual se encarga de inhibir la cisteína proteasa, necesaria para la primera línea de defensa del tomate, por otra parte, Avr4 evita la hidrólisis de la quitina por parte de la planta, por otro lado en (Fernandez and Orth 2018) analizan la función de AvrPm2, AVR-Piz-t, AvrSr35 y AvrSr27 efectoras de *Blumeria*, *Magnaporthe* y

Puccinia respectivamente, siendo esta la de evitar el reconocimiento de los Avr por parte de la planta y reducir la producción de especies reactivas de oxígeno, para evitar la muerte celular. La defensa de las plantas, va dirigida principalmente a la destrucción de la pared celular del patógeno, así como en generar proteínas de resistencia a los factores de virulencia tal como la proteína R, los efectores CSEP082, CSEP0139, CSEP0027, entre otros, son proteínas segregadas por especies de *Blumeria* de las cuales en (Mapuranga et al. 2022) se describen como las encargadas de regular o suprimir esta resistencia y defensa inmunitaria en la cebada y algunas variantes de trigo, además de promover la virulencia por parte del hongo. Por otro lado, los efectores de *Ustilago* suprimen la activación de ROS, reducen la biosíntesis de lignina, provocando que las paredes celulares de la planta sean más débiles, estas proteínas son PEP1 y Tin2, respectivamente, descritas en (Redkar et al. 2017; Xia et al. 2020).

CONCLUSIONES

En esta revisión se dieron a conocer las plantas principalmente descritas como huésped de hongos biotrofos, siendo estas el trigo, el maíz, el tomate y la cebada; así como la gran variedad de géneros y especies de estos patógenos, destacándose en las publicaciones revisadas *Ustilago*, *Melampsora*, *Blumeria*, *Hemileia* y *Puccinia*, por otro lado se describió su mecanismo de invasión y silenciamiento de las defensas por parte de sus proteínas efectoras, evidenciando que a pesar de ser géneros completamente distintos y alejados geográficamente, poseen numerosas proteínas en común tales como AVR y PSE. Este artículo es de gran utilidad ya que brinda información práctica y concreta para incentivar nuevas investigaciones, dirigidas al estudio de estos hongos y sus efectores de los cuales en algunos casos aún se desconoce su funcionamiento y actividad en la planta, con el fin de reducir su presencia en los cultivos y evitar pérdidas económicas en los mismos.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agrios, G. N. (2005). *Plant Pathology* (5). San Diego: Academic Press.
- Catanzariti, Ann Maree. Peter N. Dodds, Gregory J. Lawrence, Michael A. Ayliffe, and Jeffrey G. Ellis. (2006). Haustorially Expressed Secreted Proteins from Flax Rust Are Highly Enriched for Avirulence Elicitors. *Plant Cell*, 18(1). <https://doi.org/10.1105/tpc.105.035980>
- Chaudhari, Prateek, Bulbul Ahmed, David L. Joly, and Hugo Germain. (2014). Effector Biology during Biotrophic Invasion of Plant Cells. *Virulence* 5(7).
- Chen, Wanquan, Colin Wellings, Xianming Chen, Zhengsheng Kang, and Taiguo Liu. (2014). Wheat Stripe (Yellow) Rust Caused by *Puccinia Striiformis f. Sp. Tritici*. *Molecular Plant Pathology* 15(5), 433–46. <https://doi.org/10.1111/mpp.12116>
- Dodds, Peter N., Maryam Rafiqi, Pamela H. P. Gan, Adrienne R. Hardham, David A. Jones, and Jeffrey G. Ellis. (2009). Effectors of Biotrophic Fungi and Oomycetes: Pathogenicity Factors and Triggers of Host Resistance. *New Phytologist* 183(4).
- Fernandez, Jessie, and Kim Orth. (2018). Rise of a Cereal Killer: The Biology of Magnaporthe Oryzae Biotrophic Growth. *Trends in Microbiology* 26(7), 582–97. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2017.12.007>
- Figueroa, M. Ortiz, D. and Henningsen, E. C. (2021). Tactics of Host Manipulation by Intracellular Effectors from Plant Pathogenic Fungi. *Current Opinion in Plant Biology* 62, 102054. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2021.102054>
- Gadoury, David M., Lance Cadle-Davidson, Wayne F. Wilcox, Ian B. Dry, Robert C. Seem, and Michael G. Milgroom. (2012). Grapevine Powdery Mildew (Erysiphe Necator): A Fascinating System for the Study

- of the Biology, Ecology and Epidemiology of an Obligate Biotroph. *Molecular Plant Pathology* 13(1). <https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2011.00728.x>
- Jamil, Shakra, Rahil Shahzad, Shakeel Ahmad, Rida Fatima, Rameesha Zahid, Madiha Anwar, Muhammad Zaffar Iqbal, and Xiukang Wang. (2020). Role of Genetics, Genomics, and Breeding Approaches to Combat Stripe Rust of Wheat. *Frontiers in Nutrition* 7. <https://doi.org/10.3389/fnut.2020.580715>
 - Jaswal, Rajdeep, Kanti Kiran, Sivasubramanian Rajarammohan, Himanshu Dubey, Pankaj Kumar Singh, Yogesh Sharma, Rupesh Deshmukh, Humira Sonah, Naveen Gupta, and T. R. Sharma. (2020). Effector Biology of Biotrophic Plant Fungal Pathogens: Current Advances and Future Prospects. *Microbiological Research* 241.
 - Kahmann, Regine, and Jörg Kämper. (2004). *Ustilago Maydis*: How Its Biology Relates to Pathogenic Development. *New Phytologist* 164 (1), 31–42. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01156.x>
 - Kemen, Ariane C., Matthew T. Agler, and Eric Kemen. (2015). Host-Microbe and Microbe-Microbe Interactions in the Evolution of Obligate Plant Parasitism. *New Phytologist* 206(4).
 - Koeck, Markus, Adrienne R. Hardham, and Peter N. Dodds. (2011). The Role of Effectors of Biotrophic and Hemibiotrophic Fungi in Infection. *Cellular Microbiology* 13(12), 1849–57. <https://doi.org/10.1111/j.1462-5822.2011.01665.x>
 - Langenbach, Caspar, Ruth Campe, Sebastian F. Beyer, André N. Mueller, and Uwe Conrath. (2016). Fighting Asian Soybean Rust. *Frontiers in Plant Science* 7.
 - Lo Presti, Libera, Daniel Lanver, Gabriëriel Schweizer, Shigeyuki Tanaka, Liang Liang, Marie Tollot,

- Alga Zuccaro, Stefanie Reissmann, and Regine Kahmann. (2015). Fungal Effectors and Plant Susceptibility. *Annual Review of Plant Biology* 66(1), 513–45. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-043014-114623>
- Loladze, A., T. Druml, and C. R. Wellings. (2014). Temperature adaptation in Australasian populations of *Puccinia striiformis f. sp. tritici*. *Plant Pathology* 63(3), 572–80. <https://doi.org/10.1111/ppa.12132>
 - Lorrain, Cécile, Karen Cristine Gonçalves dos Santos, Hugo Germain, Arnaud Hecker, and Sébastien Duplessis. (2019). Advances in Understanding Obligate Biotrophy in Rust Fungi. *New Phytologist* 222(3).
 - Lorrain, Cécile, Arnaud Hecker, and Sébastien Duplessis. (2015). Effector-Mining in the Poplar Rust Fungus *Melampsora Larici-Populina* Secretome. *Frontiers in Plant Science* 6. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01051>
 - Mapuranga, Johannes, Jiaying Chang, and Wenxiang Yang. (2022a). Combating Powdery Mildew: Advances in Molecular Interactions between *Blumeria Graminis f. Sp. Tritici* and Wheat. *Frontiers in Plant Science* 13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1102908>
 - Mapuranga, Johannes, Jiaying Chang, and Wenxiang Yang. (2022b). Combating Powdery Mildew: Advances in Molecular Interactions between *Blumeria Graminis f. Sp. Tritici* and Wheat. *Frontiers in Plant Science* 13.
 - Mapuranga, Johannes, Lirong Zhang, Na Zhang, and Wenxiang Yang. (2022). The Haustorium: The Root of Biotrophic Fungal Pathogens. *Frontiers in Plant Science* 13.
 - Mapuranga, Johannes, Na Zhang, Lirong Zhang, Jiaying Chang, and Wenxiang Yang. (2022). Infection Strategies and Pathogenicity of Biotrophic Plant Fungal Pathogens.

Frontiers in Microbiology 13.

- McCombe, Carl L., Julian R. Greenwood, Peter S. Solomon, and Simon J. Williams. (2022). Molecular Plant Immunity against Biotrophic, Hemibiotrophic, and Necrotrophic Fungi. *Essays in Biochemistry 66*(5).
- Padilla-Ramos, Roberto, Silvia Salas-Muñoz, Rodolfo Velásquez-Valle, and Luis Roberto Reveles-Torres. (2018). Un Nuevo Enfoque Molecular En El Estudio de La Interacción Parásito-Hospedero. *Revista Mexicana de Fitopatología, Mexican Journal of Phytopathology 37*(1). <https://doi.org/10.18781/R.MEX.FIT.1808-6>
- Perfect, Sarah E., and Jonathan R. Green. (2001). Infection Structures of Biotrophic and Hemibiotrophic Fungal Plant Pathogens. *Molecular Plant Pathology 2*(2).
- Peter Drácatos, Parque Fraser, and David Singh. (n.d.). Exploring and Exploiting the Boundaries of Host Specificity Using the Cereal Rust and Mildew Models.
- Petre, Benjamin, David L. Joly, and Sébastien Duplessis. (2014). Effector Proteins of Rust Fungi. *Frontiers in Plant Science 5*(AUG).
- Pierre J. G. De Wit, Rahim Mehrabi, Harrold A. Van Den Burg, Ioannis Stergiopoulos. (2009). Fungal Effector Proteins: Past, Present and Future. *Molecular Plant Pathology 10*(6), 735–47. <https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2009.00591.x>
- Redkar, Amey, Alexandra Matei, and Gunther Doehlemann. (2017). Insights into Host Cell Modulation and Induction of New Cells by the Corn Smut *Ustilago Maydis*. *Frontiers in Plant Science 8*. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00899>
- Ronnie de Jonge, H. Peter Van Esse, Anja Kombrink, Tomonori Shinya, Yoshitake Desaki, Ralph Bours, Sander Van Der Krol, Naoto Shibuya, Matthieu H. A. J. Joosten, and Bart P.

- H. J. Thomma. (2010). Conserved Fungal LysM Effector Ecp6 Prevents Chitin- Triggered Immunity in Plants. *Science (New York, N.Y.)* 329(5994), 953–55. <https://doi.org/10.1126/science.1190859>
- Schmitz, Lara, Sean McCotter, Matthias Kretschmer, James W. Kronstad, and Kai Heimel. (2018). Transcripts and Tumors: Regulatory and Metabolic Programming during Biotrophic Phytopathogenesis. *F1000Research* 7.
 - Su, Yongying, Yanger Chen, Jing Chen, Zijin Zhang, Jinya Guo, Yi Cai, Chaoyang Zhu, Zhongyuan Li, and Huaiyu Zhang. (2021). Effectors of *Puccinia Striiformis* f. Sp. *Tritici* Suppressing the Pathogenic-Associated Molecular Pattern-Triggered Immune Response Were Screened by Transient Expression of Wheat Protoplasts. *International Journal of Molecular Sciences* 22(9), 4985. <https://doi.org/10.3390/ijms22094985>
 - Tang, Chunlei, Qiang Xu, Mengxin Zhao, Xiaojie Wang, and Zhensheng Kang. (2018). Understanding the Lifestyles and Pathogenicity Mechanisms of Obligate Biotrophic Fungi in Wheat: The Emerging Genomics Era. *The Crop Journal* 6 (1), 60–67. <https://doi.org/10.1016/J.CJ.2017.11.003>
 - Van Der Linde, Karina, and Vera Göhre. (2021). How Do Smut Fungi Use Plant Signals to Spatiotemporally Orientate on and in Planta?. *Journal of Fungi* 7(2).
 - Vossenbergh, Bart. T. L. H., Charlotte Prodhomme, Jack H. Vossen, and Theo A. J. Lee. (2022). *Synchytrium Endobioticum*, the Potato Wart Disease Pathogen. *Molecular Plant Pathology* 23(4), 461–74. <https://doi.org/10.1111/mpp.13183>
 - Wang, Xiaodong, Tong Zhai, Xingmin Zhang, Chunlei Tang, Rui Zhuang, Haibin Zhao, Qiang Xu, Yulin Cheng, Jianfeng Wang, Sébastien Duplessis, Zhensheng

- Kang and Xiaojie Wang. (2021). Two Stripe Rust Effectors Impair Wheat Resistance by Suppressing Import of Host Fe – S Protein into Chloroplasts. *Plant Physiology* 187(4), 2530–43. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiab434>
- Wellings, C. R. (2007). Puccinia Striiformis in Australia: A Review of the Incursion, Evolution, and Adaptation of Stripe Rust in the Period 1979 - 2006. *Australian Journal of Agricultural Research* 58(6), 567. <https://doi.org/10.1071/AR07130>
 - Wu, Nan, Ahmet Caglar Ozketen, Yu Cheng, Wanqing Jiang, Xuan Zhou, Xinran Zhao, Yaorong Guan, Zhaoxia Xiang, and Mahinur S. Akkaya. (2022). Puccinia Striiformis f. Sp. Tritici Effectors in Wheat Immune Responses. *Frontiers in Plant Science* 13.
 - Wulff, B. B. H., A. Chakrabarti, and D. A. Jones. (2009). Recognitional Specificity and Evolution in the Tomato -Cladosporium Fulvum Pathosystem. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 22(10).
 - Xia, Wenqiang, Xiaoping Yu, and Zihong Ye. (2020). Smut Fungal Strategies for the Successful Infection. *Microbial Pathogenesis* 142.
 - Zhang, Yi, Kedong Xu, Deshui Yu, Zhihui Liu, Chunfeng Peng, Xiaoli Li, Ju Zhang, Yinghui Dong, Yazhen Zhang, Pan Tian, Tiancai Guo, and Chengwei Li. (2019). The Highly Conserved Barley Powdery Mildew Effector BEC1019 Confers Susceptibility to Biotrophic and Necrotrophic Pathogens in Wheat. *International Journal of Molecular Sciences* 20(18), 4376. <https://doi.org/10.3390/ijms20184376>