

DESCUBRIENDO ANCESTROS DE LOS UREDINALES

por

Pablo Buriticá C¹.

Resumen

Buriticá, P.: Descubriendo los ancestros de los uredinales. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **25**(96): 395-401, 2001. ISSN 0379-3908.

Las especies de uredinales de los géneros *Uncol* y *Desmella*, encontradas sobre helechos en el trópico bajo americano, exhiben características morfológicas, de ciclo de vida y de relación con sus hospederos, que pueden ser consideradas como ancestrales con respecto a otras especies que se desarrollan sobre helechos de las regiones templadas y que han sido consideradas hasta ahora como el punto de partida de los fenómenos evolutivos en el Orden Uredinales.

Palabras Claves: Helechos, Uredinales, ancestros, evolución, neotrópico.

Abstract

Uredinales species belonging to the genera *Uncol* and *Desmella* on ferns in the low American tropics, show characteristics in morphology, life cycles and relations with hosts, which are ancestral with respect to the species found in temperate climate and considered, up to now, as the starting point of phenomena related with evolution rust.

Key words: Ferns, Uredinales, ancestors, evolution, Neotropics.

Introducción

Los estudios biológicos y sistemáticos sobre especies del Orden Uredinales (hongos-royas), tienen gran valor científico dadas su abundancia y diversidad. Los uredinales forman el grupo natural más grande entre los hongos, con alrededor de 6.000 especies agrupadas en 120 géneros. Son los organismos fungosos que presentan el mayor rango de hospederos entre las familias de fanerógamas (ca. 200. **Hennen & Buriticá, 1980**) a cuyas especies han seguido a todos los lugares y hábitats del

globo. Sus ciclos de vida son complejos y llegan a presentar hasta cinco estados esporicos, en igual número de estructuras, todos ellos con distinta función biológica. Son parásitos, ecológicamente obligados, y algunas de sus especies, son críticas para la agricultura como patógenas con un alto poder epidémico y destructivo.

Entender los pasos evolutivos y las soluciones biológicas, que han logrado, para llegar a ser organismos con amplia diversidad morfológica y notable plasticidad adaptativa, para ajustarse a los cambios sufridos por sus

¹ I.A., Ph.D., Profesor Titular Universidad Nacional de Colombia, Medellín.

hospederos y a los accidentes geológicos y geográficos o variantes ambientales, permite comprender uno de los grandes desarrollos biológicos de la naturaleza, mucho más si se tiene en cuenta su carácter de parásitos obligados.

Sobre su origen y sus ancestros es mucho lo que se ha especulado, mediante un buen número de argumentos, todos ellos, acordes con el grado de conocimiento y con el saber biológico de cada época. Como los uredinales han desempeñado un papel protagónico en la historia de la agricultura, sobre ellos existen abundantes referencias, especialmente como organismos dañinos a los cultivos. En los tiempos bíblicos fueron consideradas como un castigo de Dios que buscaba purgar los pecados de los hombres (Orlob, 1964). Luego, en la época romana fueron considerados dentro de la teoría de las causas siderales ("la roya resultaba especialmente perjudicial durante el período de la luna llena, porque con su calor, al igual que el sol de día, dañaba las plantas durante la noche" Orlob, 1964). La primera ilustración como organismos, de una roya (*Phragmidium mucronatum* (Persoon) Schl.) se debe a Hooke y fue hecha en 1665. Los uredinales comenzaron a ser considerados hongos por la similitud de sus esporangios con los de *Lycoperdon*, tanto que la roya del tallo del trigo fue colocada, inicialmente en este género. Su carácter como grupo de hongos independiente y parásito fue establecido en 1767 por Targioni Tozzetti (Orlob, 1964). El primero en Colombia, en referirse a ellos fue Francisco José de Caldas, quien en 1803, cuando al mencionar el polvillo (roya negra del tallo) del trigo, lo definió como una "..... pequeña planta parásita.....". (Buriticá, 1999). El punto de partida de la taxonomía de los Uredinales lo constituye el trabajo "*Synopsis Methodica Fungorum*" de Persoon, publicado en 1801.

En el siglo XIX se consolidaron las teorías biológicas predominantes en la actualidad, y en especial la sistemática de los organismos (exceptuando los virus); por mucho tiempo los hongos fueron considerados como un grupo de plantas inferiores carentes de clorofila; en el presente, han sido separados en un reino aparte. Los uredinales han sido ubicados junto con los hongos Basidiomycetes, un hecho al parecer incuestionable.

Sobre sus ancestros se han elaborado varias hipótesis. Savile (1955) plantea un origen común con los Ascomycetes con base en una especie de *Prototaphrina*; Donk (1972), Leppik (1955) y Hennen & Buriticá (1980), sugieren que varios géneros de auriculariáceos (*Jola* Møller, *Eocronartium* Atkinson, *Herpobasidium* Lind y *Platycarpa* Couch) que crecen sobre musgos, no presentan diferencias morfológicas fundamentales con los uredinales (basidio fragmentado, ciclo de vida no expan-

dido) y probablemente son sus parientes ancestrales. En los estudios sobre evolución de los Basidiomycetes Oberwinkler (com. pers. 1997), argumenta que los *Cryptomycocolax* (levaduras con características combinadas de ascomicetes y basidiomicetes) resultan esenciales para comprender su origen y evolución; los uredinales han sido colocados en el mismo tronco con los septobasidiales y con un grupo de los ustilaginales (note-se que es reconocida su heterogeneidad; los tilletiales se consideran como grupo aparte). Buriticá (1995) sugiere que organismos protosimbiontes (plantas autotróficas y hongos heterótrofos) fueron pioneros en la colonización de la tierra; algunos heterótrofos en estrecha relación con su autótrofo constituyeron la base para la evolución de las algas y los hongos endofíticos y para el desarrollo del parasitismo obligado. Los uredinales tuvieron su origen como hongos heterótrofos endofíticos (endomycofolia).

En este trabajo, con base en el análisis de los hospederos primitivos, el hábitat, los ciclos de vida y la morfología, se postulan algunas hipótesis sobre los ancestros de los uredinales y sobre los problemas biológicos que debieron resolver, para llegar a ser lo que son en la actualidad.

Hospedantes

Biológicamente se acepta que los estudios de los parásitos proporciona información sobre las relaciones evolutivas con sus hospederos. Con los animales han sido propuestas algunas "reglas": "la filogenia del parásito es un espejo de la de su hospedero", regla de Fahrenholz; "entre más primitivo sea el hospedero, más primitivos serán sus parásitos", regla de Szidat; o, "cuando un gran grupo taxonómico (ej. familia) de hospederos, formado por un amplio número de especies, se compara con un equivalente taxonómico de pocos representantes, el grupo mayor tendrá la mayor diversidad de parásitos", regla de Eichler (Hart, 1988). Entre los uredinales, Dietel en 1904, fue el primero en proponer que los taxones desarrollados en hospederos primitivos, son primitivos con respecto a los encontrados en hospederos más avanzados. En relación con los uredinales, Buriticá en 1995, conceptúa: "el hospedero hace parte integral del ambiente del patógeno y la edad del huésped marca la edad de la relación (parásito - hospedero)". Bajo este punto de vista, es obvio que los uredinales que se desarrollan sobre helechos (o musgos?) deben ser primitivos en relación con los encontrados en otros grupos de plantas. La coevolución de los uredinales con sus hospederos no está restringida a un único grupo de plantas relacionadas; normalmente sigue el desarrollo y dispersión de helechos y plantas superiores (Leppik, 1973). El género *Uredinopsis*

Magnus ha sido considerado como el más primitivo ("fósil viviente") (Savile, 1995); Leppik (1973) sugiere que las royas más primitivas son aquellas que forman el telio en helechos y los aecios en *Abies* Mill. Al aceptar esta hipótesis habría que aceptar que el ciclo de vida más complejo (completamente expandido) es primitivo (más adelante se discute lo contrario).

Ando (1984) al revisar la filogenia de los géneros de uredinales considerados como primitivos en la familia Pucciniaceae (*Uredinopsis* Magnus, *Milesina* Magnus e *Hyalopsora* Magnus), con base en las nuevas hipótesis filogenéticas de los Filices determina que *Uredinopsis* Magnus no es el más primitivo, habiendo sido precedido por *Milesina* Magnus. Hasta el presente no hay estudios filogenéticos que incluyan los géneros y especies de uredinales que crecen sobre helechos frecuentes en las regiones tropicales y el punto de partida de la filogenia tiene como base a los uredinales encontrados en las zonas templadas, donde la flora uredinológica está mejor conocida.

Las relaciones de los uredinales que se desarrollan sobre helechos en Colombia se presentan en la Tabla 1. La organización descendente de familias, subfamilias y géneros, sigue el orden filogenético consignado en el trabajo sobre helechos y plantas afines en Colombia de Murillo-Pulido & Harker-Useche (1990).

El rango de hospedantes de los géneros de uredinales que se desarrollan sobre las distintas familias y géneros de helechos, muestra que los de origen tropical (*Uncol* Buriticá & Rodríguez y *Desmella* Sydow) abarcan mayor número de géneros que los que tienen distribución geográfica correspondiente, principalmente, a las regiones templadas. El hábitat de los géneros de origen e influencia de clima templado, sólo se encuentra en las regiones tropicales en zonas altas, tal y como ha sido demostrado para otros géneros de uredinales (Buriticá, en prensa).

La flora de los filices y sus relacionados es mucho más abundante en el trópico. Tatuno, en 1972 (citado por Ando, 1984), al estudiar la composición cromosómica de varios helechos, sugiere que la familia Polypodiaceae ($n=12$) es ancestral con respecto a las familias Osmundaceae ($n=11$) y Pteridaceae ($n=10$). Al confrontar esta hipótesis con la presencia de los géneros de uredinales que crecen sobre ellas (tabla 1), parece evidente que *Uncol* Buriticá & Rodríguez y *Desmella* Sydow, típicos de helechos tropicales, son ancestrales con respecto a los géneros correspondientes a las regiones templadas (*Uredinopsis* Magnus, *Milesina* Magnus y *Hyalopsora* Magnus). La representación de especies en la familia Polypodiaceae es mucho más

grande y diversa en el trópico, la familia Osmundaceae se encuentra restringida a hábitats específicos y localizados.

Del análisis planteado merece ser destacada la ubicación taxonómica actual del género *Desmella* Sydow y de la especie *Puccinia lygodii* Arthur, dentro de la familia Pucciniaceae; pues, parece necesario un estudio más crítico para determinar la afinidad *Uncol* Buriticá & Rodríguez / *Desmella* Sydow y *Puccinia lygodii* Arthur / *Desmella* Sydow.

Recientemente, Hennen (1997) ha registrado ejemplares de *Uredo vetus* Hennen sobre *Selaginella* sp. (Division Lycophyta) en material proveniente de la China subtropical. De la morfología descrita es muy poco lo que se puede inferir, pero, la edad del hospedero (Período Devoniano) permite sospechar una relación ancestral, que confirma el hecho que todavía falta mucho por descubrir sobre los orígenes de los uredinales y de sus parientes ancestrales, probablemente, en plantas mucho más primitivas que los helechos. Las evidencias apuntan a que es importante reconsiderar algunos de los géneros de phragmobasidiomycetos que crecen sobre musgos, como uredinales ancestrales (Hennen & Buriticá, 1980)

Hábitat

Los uredinales han evolucionado con sus plantas hospederas y, así han llegado a todos los lugares donde ellas crecen. Para seguir las a las zonas extremas del ártico o la antártida, han reducido su ciclo de vida, para ajustarse a los pocos días disponibles que el hospedero y el clima les proporcionan. En las regiones de clima templado y con estaciones, mecanismos tales como la expansión del ciclo de vida, el heteroicismo, el reposo en teliosporos protegidos por una gruesa pared o en un micelio sistémico, les ha permitido contar con más tiempo para la reproducción y sobrevivir en las condiciones climáticas extremas de los inviernos y de escasez de hospederos. Todos estos mecanismos, altamente eficientes, son derivados (antes que ancestrales) como adaptaciones tangibles al clima. Savile (1980) al aceptar como ancestral el género *Uredinopsis* trata de derivar toda una serie de características morfológicas y de ciclos de vida a partir de él.

Los uredinales tropicales que han permanecido en tal condición, sólo siguen la línea coevolutiva con los microcambios de hábito y morfología de sus hospederos. Ancestros autoestériles, con ciclos de vida no expandidos, salida a través de los estomas, autoicismo, germinación del teliosporo sin periodo de reposo, ausencia de paredes gruesas y alta especificidad del hospedero,

Tabla 1. Distribución de las especies de Uredinales sobre Filices colombianas*

Familia, Subfamilias, Géneros de Filices	Familias y Géneros de Uredinales				
	Uncoleaceae	Pucciniastraceae		Pucciniaceae	
	<i>Uncol</i>	<i>Uredinopsis</i>	<i>Milesina</i>	<i>Desmella</i>	<i>Puccinia</i>
Schizaeaceae					
<i>Lygodium</i>					X
Gleicheniaceae					
<i>Gleichenia</i>				X	
Cyatheaceae	X				
Polypodiaceae					
Dennstaedtioidae					
<i>Dennstaedtia</i>			X	X	
<i>Hipolepis</i> X					
<i>Pteridium</i>				X	
Lyndsaioidae					
<i>Lindsaea</i>		X			
Davallioidae					
<i>Nephrolepis</i>			X	X	(<i>Uredo</i>)
Pteridoideae					
<i>Pteris</i>				X	
Gymnogrammoideae					
<i>Adiantum</i>				X	
<i>Pityrogramma</i>				X	
Blechnoideae					
<i>Blechnum</i>			X		
Dryopteridoideae					
<i>Theleptheris</i>	X				
<i>Polybotrya</i>	X				
Polypodioidae					
<i>Polypodium</i>	X				
Elaphoglossoideae					
<i>Elaphoglossum</i>					(<i>Uredo</i>)

* Con base en material publicado y en especímenes depositados en el herbario Buriticá en Medellín.

son algunas de las características que muestran la base suficientemente amplia, para derivar de ella las características de las demás en los otros ambientes. En el proceso de seguir al hospedero hacia las alturas de las montañas de los Andes sudamericanos, son evidentes los cambios sugeridos, tal y como ha sido postulado por **Buriticá** (en prensa). Los ambientes neotropicales y pantropicales parecen ser, entonces, el punto de partida, para los uredinales modernos y es allí donde se encuentran evidencias de las características ancestrales.

De acuerdo con Florin (citado por **Leppik**, 1973) las coníferas tuvieron su origen en regiones subtropicales y climas cálidos; sus fósiles más primitivos se han encontrado en la época tardía del Carbonífero y del Pérmico temprano; para la constitución de los supercontinentes de Laurasia (Norte) y Gondwanalandia (Sur), las coníferas se encontraban bien establecidas y sus familias estaban

diferenciadas. El origen tropical de los helechos es una hecho indudable y su migración hacia los climas templados, parece haber ocurrido al tiempo con las coníferas y con ellos la de los Uredinales, que al llegar a un clima inhóspito y con estaciones marcadas, expandieron su ciclo de vida y lo dividieron en fases, para dar origen al heteroicismo, tomando las coníferas para establecer su estado aecídico (coincidencia de hospederos). Los uredinales con estructuras teliospóricas sobre las coníferas, tipo *Mikronegeria* Dietel (familia Micronegeriaceae Cummins & Hiratsuka), presentan características morfológicas ancestrales y su relación es anterior a los estados aecídicos provenientes de uredinales con teliosporos sobre los helechos. Además, son más afines con los uredinales de clima tropical tipo Chaconiaceae Cummins & Hiratsuka. "Presumiblemente las royas ancestrales vivieron en los trópicos, difiriendo poco de los basidiomicetes ancestrales" (**Leppik**, 1973).

Los uredinales, típicamente tropicales, que crecen sobre helechos (*Uncol* y *Desmella*) al no sufrir una gran presión ambiental, se han limitado a mantenerse a su hospedero bajo una relación de estrecha coevolución; su morfología sigue siendo simple; sus ciclos de vida son del tipo no expandido y se cumplen en un sólo hospedero (autóico). Es decir, se ajustan mucho mejor a la expectativa de ser los ancestrales.

Morfología

Los uredinales se caracterizan por tener un epibasidio fragmentado (fragmobasidio), en el cual se originan las basidiosporas uninucleadas. El estado anterior o de hipobasidio, mejor conocido como estado teliospórico, es considerado el estado perfecto y en él se fundamenta la taxonomía. Dependiendo de la especie, la fusión nuclear y la posterior meiosis, se realizan en alguna de estas dos estructuras que, fundamentalmente, son continuas y sólo se encuentran desfasadas por períodos de reposo presentes en el hipobasidio y en algunas especies y hábitat. Especialmente en uredinales de zonas templadas o tropicales con estaciones que contrastan.

Durante el proceso evolutivo, los uredinales han dado lugar a otros estados esporicos y a nuevas estructuras. Aparecieron los órganos sexuales conocidos como espermogonios (hifas receptivas y espermacios) así como los estados esporicos relacionados con ellos para la dispersión de los nuevos heterocariones (ecídicos); la perpetuación de ellos se realiza en forma asexual en nuevas estructuras llamadas uredos (estados uredospóricos). Sí, el estado de espermogónico y su consecuente aecio, se forman en un hospedero diferente del que mantiene el estado de telio, se tratará de un uredinal heteróico; sí todo el ciclo se mantiene en un sólo hospedero se tratará de una especie autóica.

La evolución de las estructuras y de las esporas correspondientes, para cumplir mejor su función de perpetuación de la especie y de adaptación al ambiente, no ha sido totalmente paralela entre ellas. Se han caracterizado al menos doce tipos de espermogonios, siete tipos de aecio, alrededor de veinte tipos de uredo (si se sigue la norma de caracterizarlos taxonómicamente probablemente este número será superior) y alrededor de una docena de tipos de telios y teliosporos (sirven para caracterizar las familias y los géneros). La presencia de las estructuras (O, I, II, III) en combinaciones particularizadas y de orden filogenético y de otros factores morfológicos críticos (tipo de germinación, poros en el telio, complejidad del telio, estructuras estériles en el esporangio, etc.), conforman la

base para la clasificación de los 120 géneros y las 16 familias reconocidas.

En los uredinales el progreso morfológico por especialización y elaboración de los teliosporos, se inicia con la especialización de la punta de la hifa, tal y como ha sido sugerido por Buriticá (1980). El fragmobasidio es terminal y en los organismos que crecen sobre musgos no se encuentra acompañado de un hipobasidio, o este es incipiente, pudiendo reconocerse sólo por una pequeña hinchazón. En los uredinales propiamente dichos, en el género *Uncol* el teliosporo es simple y forma una sucesión de dos/tres esporas sencillas. En *Uredinopsis* la formación de las esporas ocurre también en sucesión, pero el teliosporo aparece mucho más elaborado, al presentar septos horizontales y verticales y pared gruesa. En *Milesina* aparece más sencillo al presentar una sola celda.

Con respecto a la organización en un teliosoro, *Uncol* y *Uredinopsis* no lo forman como tal; en el primero la punta de la hifa protrude, a través del estoma o a través del pseudohimenio del uredosoro y en el segundo las esporas se hallan embebidas en el tejido del hospedero (medida interpretada como de protección al ambiente). En *Milesina* y *Mikronegeria* ya se encuentra definida la organización en un teliosoro identificable como tal.

Como ha sido propuesto por Buriticá (1995), los uredinales, bien pudieron tener un ancestro con características endofíticas, hipótesis sustentada por cuanto los fenómenos de producción y exposición de los esporangios (eciosporos, uredosporos y teliosporos) para facilitar la diseminación de las basidiosporas o de ellos mismos, están relacionados con la forma de "salir" del tejido del hospedero. En los uredinales tropicales, se encuentran géneros que exponen sus esporangios al salir del hospedero por aberturas naturales, especialmente por los estomas. A partir de ellos, se originó el rasgado de la epidermis del hospedero, para formar soros radiales definidos, en géneros más avanzados evolutivamente. Evidencias al respecto se encuentran en las secuencias: *Hemileia* / *Chaconiaceae*; *Hennelia* / *Shaerophragmiaceae*; *Edythea* / *Pucciniaceae*; *Desmella* / *Pucciniaceae*.

Ciclos de vida

En reciente publicación Hennen & Buriticá (1980), al analizar las rutas de la evolución de los distintos ciclos de vida de los uredinales postularon como primitivo un tipo de ciclo de vida en el cual sólo se forma el estado teliospórico (III) y a partir de él se derivan los demás tipos de ciclo de vida, pasando por el completamente expandido (O, I, II, III) y llegando a los distintos tipos de ciclo

reducido (O, III; III). La hipótesis ha sido aceptada en la comunidad científica y tiene implícito el evento de que los órganos sexuales (espermogonios con espermacios e hifas receptivas), los esporangios que llevan el resultado de los nuevos heterocariontes (Eciosporos) y los esporangios asexuales de reproducción masiva (Uredosporos), se han formado de novo en la escalera ascendente de la evolución. La pérdida de ellos (O, I, II) también ha sido el resultado de la adaptación.

El ciclo de vida no expandido con sólo el estado III, es entonces el primitivo; aún cuando es especulativo, ya que no se ha demostrado, éste, por lo encontrado actualmente ocurre en los musgos; le siguen los ciclos de vida en donde aparecen los espermogonios o los estados asexuales. Evento que ha sido demostrado en los géneros tropicales *Uncol* y *Desmella*. Para este último no se conocen estados distintos del III y el II. En *Uredinopsis* el ciclo de vida incluye O, I, II, III y dos hospederos: helechos y coníferas. Este tipo de ciclo de vida es muy elaborado y se considera, entonces, como derivado, antes que ancestral (Hennen & Buriticá, 1980).

Las evidencias apuntan a que la expansión-reducción del ciclo de vida, ha sido un evento evolutivo progresivo, para seguir la colonización de los distintos ambientes a los cuales han migrado sus hospederos, y paralelamente, con el mecanismo de expansión y el paso a autoicismo a heteroicismo, se ha ganado la conquista de nuevos hospederos (Hennen & Buriticá, 1980) Buriticá (en prensa) ha demostrado que los uredinales en el trópico colombiano han seguido a sus hospederos en la conquista de las alturas de los Andes y que uno de los mecanismos usados ha sido el de la reducción del ciclo de vida.

Conclusiones

Los organismos que han establecido una relación de dependencia alimenticia estrecha y obligada (mediante haustorios) y que cumplen totalmente su ciclo de vida en un hospedero, son llamados comúnmente parásitos obligados, tal cual ocurre con los uredinales; en ellos la relación con sus hospederos es tan antigua como la edad misma de formación y origen del hospedero. La dependencia es y ha sido parte de la coevolución entre los dos organismos. Suponer que los protouredinales establecieron relaciones con protoplasmas y que coevolutivamente llegaron a la condición actual, permite comprender de mejor forma la historia evolutiva de los dos organismos involucrados en la relación.

Hennen & Buriticá (1980) sugirieron cuatro mecanismos mediante los cuales los Uredinales siguieron a

sus hospederos: 1- divergencia y radiación con el hospedero; 2- brinco a nuevos hospederos; 3- expansión del ciclo de vida; 4- reducción del ciclo de vida. El primer evento implica reconocer la coevolución; el segundo, más difícil de explicar, encuentra evidencias en la hipótesis de "memoria genética" y la plasticidad parasítica; los otros dos eventos están bien documentados. Suponer que un parásito con hábitos alimenticios especializados llegue de "fuera" a colonizar de novo un nuevo hospedero, sólo se explicaría por el reconocimiento e identificación de la base genética ya identificada en épocas previas. Ejemplos de la "memoria genética" se han encontrado en uredinales que reconocen hospederos que han estado alejados geográficamente; *Puccinia psidii* Winter es típicamente un uredinal del trópico americano y ha tomado, en Brasil, como hospedero especies de *Eucaliptus* introducidas de Australasia. Con respecto a la plasticidad parasítica, las basidiosporas la han exhibido al desarrollarse en hospederos alternantes, hecho que ha permitido a Leppik (1953) postular la hipótesis de la "escalera hologenética".

El descubrimiento de nuevos hospederos ancestrales, el estudio y la mejor comprensión del papel de las distintas estructuras y de los ciclos de vida, muestran lo estrecha y dependiente que ha sido la relación entre los uredinales con sus hospederos y pone de presente lo poco que se ha explorado y recolectado en los centros de origen de estos organismos que probablemente apuntan a los trópicos.

Bibliografía

- Ando, K. 1984. Phylogeny of the fern rusts (*Uredinopsis*, *Milesina* and *Hyalopsora*). Trans. Mycol. Soc. Japón 25: 295-304.
- Buriticá, P. 1980. Teliospore ontogeny as a criteria for rust phylogeny. Rept. Tottori Mycol. Inst. (Japón) 18: 296.
- . 1995. Origen de los hongos causantes de enfermedad en las plantas. ASCOLFI Informa 21(5): 58-63.
- . 1999. Las enfermedades de las plantas y su ciencia en Colombia. Universidad Nacional de Colombia, Medellín, 473 pp.
- (en prensa). Adaptación al ambiente de Uredinales Neotropicales.
- Donk, M.A. 1972. The Heterobasidiomycetes: A reconnaissance-II Some problems connected with the restricted enmendation. Proc. Konink Nederl. Akad. Wetensch. 75: 376-390.
- Hennen, J.F. & P. Buriticá. 1980. A brief summary of modern rust taxonomic and evolutionary theory. Rept. Tottori Mycol. Inst. (Japón) 18: 243-256.
- Hennen, J.F. 1997. *Uredo vetus* sp. nov., the first record of a rust on *Selaginella*, and the use of the name *Uredo*. Mycologia 89(5): 801-803.

- Leppik, E.E.** 1953. Some viewpoints on the phylogeny of rust fungi. I. Coniferous rusts. *Mycologia* 45: 46-74.
- . 1955. Evolution of Angiosperm as mirrored in the phylogeny of rust fungi. *Arch. Soc. Zool. Bot. Fenn. "Vanamo"* 9 (suppl.): 149-160.
- . 1973. Origin and evolution of conifer rusts in the light of continental drift. *Mycopathologia & Mycologia Applicata* 49(2-3): 121-136.
- Murillo-Pulido, M.T. & Harker-Useche, M.A.** 1990. Helechos y plantas afines de Colombia. *Acad. Colomb. Cienc. Colección Jorge Alvarez LLeras* 2. 323 pp.
- Orlob, G.B.** 1964. Conceptos sobre la etiología en la historia de la fitopatología. *Pflanzenschutz-Nachrichten -Bayer-* 17 (1964/4): 197-288.
- Savile, D.B.O.** 1955. A phylogeny of the Basidiomycetes. *Can J. Bot.* 33: 60-104.
- . 1980. Ecology, convergent evolution, and classification in Uredinales. *Rept. Tottori Mycol. Inst. (Japón)* 18: 275-281.