

## FAMILIA PHAKOPSORACEAE ( Fungi: Uredinales) GENERALIDADES Y AFINIDADES

Pablo Buriticá Céspedes<sup>1</sup>

---

### **RESUMEN**

*Se presentan aspectos generales sobre importancia de la familia Phakopsoraceae, afinidad y relaciones filogenéticas entre géneros, rango de hospedantes, distribución geográfica y ciclos de vida.*

**Palabras clave:** *Uredinales, Phakopsoraceae.*

---

### **ABSTRACT**

*General aspects in the Phakopsoraceae family importance, philogenetic affinities within genera, hosts range, geografic distribution and life cycles are presented.*

**Key words:** *Uredinales, Phakopsoraceae.*

---

### **INTRODUCCION**

Dentro del concepto de clasificación taxonómica, la agrupación en familias, para el Orden Uredinales (Fungi: Basidiomycota: Heterobasidiomycia), no ha sido aún, bien desarrollado y por ende su uso común y rutinario es incipiente, obviado o rechazado. Sin embargo, en los últimos años se ha despertado mucho interés en este tópico, dentro de los Uredinólogos, debido a los avances obtenidos en el conocimiento de los distintos géneros estudiados como grupos (Cummins, 1959; Cummins e Hiratsuka, 1983); al valor taxonómico de los espermogonios en el nivel supragenérico (Hiratsuka y Cummins, 1963); a los estudios globales de los uredinios (Sathe, 1977); a los estudios de evolución, diversidad y delimitación de grupos de géneros dentro de las familias u órdenes de las plantas hospedantes (Leppik, 1972; Savile, 1976, 1979); a los estudios morfológicos aplicados a las variantes evolutivas de las estructuras en los ciclos de vida (Hennen y Buriticá, 1980), especialmente, en Endophyllaceae (Buriticá, 1991) y Puccinosireae (Buriticá y Hennen, 1980); a los estudios sobre la ontogenia de los esporos (Hughes, 1970); y, al tratamiento sistemático de varios grupos, como Puccinosireae (Buriticá y Hennen, 1980), géneros Chaconiaceos (Ono, 1983), Raveneliaceae (Leppik, 1972; Savile, 1989) y Phakopsoraceae (Buriticá, 1994, 1998). No se puede desconocer la importante contribución, en las dos últimas décadas, de la publicación de floras regionales de Uredinales neo-tropicales, como las de: México (León-Gallegos y Cummins, 1981), Brasil (Hennen y Figueiredo, 1982), Argentina (Lindquist, 1982) y Colombia (Buriticá y Pardo-Cardona, 1996); así como, las nuevas colecciones hechas en los últimos 25 años, en los países neotropicales: Cuba: Urban, (1967-1968); México: Cummins (1961- 1965), Hennen y Buriticá (1974), López, Carrión y Galván (1980- continúa); en los países

---

<sup>1</sup>

Profesor Titular. Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Apartado 568. e-mail: gsvunal@perseus.unalmed.edu.co

andinos, Dumont y Buriticá (1976-1977), Buriticá (1980-continúa); Brasil: Hennen y Figueiredo (1975-1990) y otros varios; y particularmente en Colombia: Buriticá (1967- continúa) y Pardo-Cardona (1974-continúa). Como en el neotrópico, en otras partes del mundo se vienen incrementando las colecciones y estudios florísticos, infortunada-mente, no con tanta intensidad y cubrimiento. Son relevantes las colecciones y estudios sistemáticos en países tropicales de Asia, hechas por Y. Ono; los realizados por el grupo de micólogos de la India y, en Africa las realizadas por D. Eboh y micólogos alemanes, noruegos, ingleses y franceses.

Con este cúmulo de nuevas colecciones, informaciones y publicaciones, ha sido posible realizar este trabajo, que en esencia comprende el análisis universal de las especies que conforman y delimitan la familia Phakopsoraceae y en particular, con énfasis en el neotrópico. Los resultados del trabajo se han venido publicando en varias entregas de las cuales han aparecido "Familia Phakopsoraceae (Uredinales). I. Géneros Anamórficos y Teliomórficos" (Buriticá y Hennen, 1994); "La familia Phakopsoraceae en el Neotrópico - II. Géneros: *Arthuria*, *Nothoravenelia*, *Uredopeltis*, *Kweilingia*, *Aplopsora* y *Pucciniostele*" (Buriticá, 1998); se encuentran en prensa los referentes a los otros géneros de la familia y el tratamiento nomenclatorial de las especies en los continentes Africano, Asiático, Australia y Europa (Revista de la Academia Colombiana de Ciencias). Desde el punto de vista del conocimiento universal de los Uredinales, se ha aportado sobre:

1. La descripción y delimitación de todas las especies neotropicales conocidas hasta el presente, pertenecientes a la familia Phakopsoraceae y la precisión nomenclatorial de las especies por fuera de este rango geográfico.
2. El desarrollo del concepto unificado de familia y género en el orden Uredinales, todos ellos, con carácter universal.
3. La conexión y provisión de estatus taxonómico de los estados anamórficos para los respectivos estados teliomórficos.
4. El estudio morfológico detallado de los estados anamórficos, así como, su posición y función en la clasificación de las especies.
5. La descripción de nuevas especies para la ciencia.
6. La recopilación de las referencias bibliográficas alrededor de cada una de las especies y la definición de las sinonimias.
7. El uso del Español y de terminología de Uredinales, hasta ahora, no disponible ni unificada.

La base fundamental de estos trabajos han sido las colecciones depositadas en el Arthur Herbarium (Purdue University - PUR) y las colecciones del autor, en Latino-américa. En PUR se encuentran depositadas las colecciones, del mundo, más importantes de los últimos años. Para las colecciones no representadas en PUR y especialmente para los tipos, se recurrió al préstamo interherbarios; este acervo de información, ha permitido estar seguro de presentar resultados con base en material original y tipos.

## **IMPORTANCIA ECONOMICA**

El efecto que producen las royas (nombre vulgar usado en la mayoría de países de habla hispana), polvillos (nombre vernáculo en Colombia), ferrugen (Brasil), chahuixtle (México), rusts (inglés) -Reino: Fungi; Orden: Uredinales- sobre las plantas, se puede analizar desde dos puntos: primero, como patógenos de plantas cultivadas que representan algún beneficio para el hombre; y segundo, como patógenos de plantas nocivas, para las cuales el uredinal se convierte en una alternativa de control biológico o manejo de la hierba nociva o "maleza".

En el primer caso, varias especies dentro de la familia Phakopsoraceae producen grandes pérdidas a cultivos de importancia económica. La roya de la soya (*Phakopsora pachyrhizi* Sydow) es el primer limitante de este cultivo en Asia, especie que no se encuentra en el Nuevo Mundo (Ono, Buriticá y Hennen, 1992) y que podría producir una verdadera catástrofe; actualmente es un organismo considerado de gran valor cuarentenario para los países del nuevo mundo. La roya del algodón (*Phakopsora gossypii* (Lagerheim) Hiratsuka); de la chirimoya (*Phakopsora neocheimoliae* (Cummins) Buriticá y Hennen); la cubierta del fríjol (*Phakopsora meibomiae* (Arthur) Arthur) que ataca a otras 5 especies de importancia económica, incluida la soya; la tropical del maíz (*Phakopsora zeae* (Mains) Buriticá); del achiote (*Crossopsora bixae* Buriticá); la roya amarilla de la uva (*Phakopsora uva* Buriticá), son algunas de las especies nativas en el neotrópico que tienen importancia fitopatológica en estas especies de cultivo.

Varias especies de Phakopsoraceae han sido introducidas en el neotrópico, con su hospedante de importancia económica y una vez establecidas en el nuevo ambiente, les han producido daño, la roya del pasto kikuyo (*Phakopsora apoda* (Hariot y Patouillard) Mains), la roya del brevo (*Phakopsora nishidana* Ito), la roya del cedro (*Phakopsora cheoana* Cummins). La especie *Phragmidiella aliena* (Sydow y Butler) Buriticá y Hennen, (en prensa) que ataca el mamoncillo (*Spondias mombin* L.), ha sido introducida a Puerto Rico reciente-mente y, aún cuando, no se conoce daño severo al hospedante, puede llegar a serlo, en el futuro. Como estos ejemplos, hay abundantes para otras familias de Uredinales y hospedantes, en la región tropical de Latinoamérica.

A su vez, algunos hospedantes introducidos como "sanos" han encontrado ser susceptibles a especies neotropicales nativas de Phakopsoraceae: *Hovenia dulcis* Thunberg (Rhamnaceae), fue introducida al Brasil, por su madera valiosa y encontró su uredinal Phakopsoraceae, en el neotrópico, *Phakopsora colubrinae* Viegas; el brevo (*Ficus carica* L.) ha encontrado un uredinal nativo que lo parasita en las regiones cálidas colombianas (Buriticá, sin publicar); *Camphoteca acuminata* Decaisne (Nyssaceae), fue introducida a los Estados Unidos como ornamental y se ha encontrado atacada por *Aplopsora nyssae* Mains, en el sur de la Florida. Estos "brincos" aparentemente no son explicables para un grupo de organismos, como los Uredinales, que se consideran con un parasitismo altamente especializado a un rango estrecho de géneros y especies de hospedantes. La evidencia apunta a la existencia de un reconocimiento genético vinculado al origen ancestral de una relación común (las especies involucradas en la relación son de la misma familia) y de especialización hacia un grupo de genes en el hospedante, es decir, se preserva una "memoria genética", originada en una relación ancestral y que no se borra con la evolución divergente de las especies de los hospedantes, en diferentes ambientes y sitios.

Como se anotó, las royas, por su alta especialización en sus hospedantes (son parásitos ecológicamente obligados), están siendo usadas para el control biológico de malezas y plantas nocivas. En la familia se encuentra *Phakopsora coca* sobre *Erythroxylon* spp., para citar un buen ejemplo de este gran potencial. En Colombia, Pardo-Cardona (1997) cita especies de uredinales como bioreguladoras de malezas en el cultivo del cafeto; *Phakopsora apoda* (Hariot y Patouillard)

Mains, es incluida con este potencial.

## **LA FAMILIA PHAKOPSORACEAE EN EL ORDEN UREDINALES**

Hasta hace pocos años, el concepto prevalente de familia dentro del orden Uredinales, seguía la clasificación básica desarrollada por Dietel (1900, 1928) y Arthur (1906, 1934) a principios del siglo XX. Esta clasificación estuvo fundamentada por la posición del teliosoro respecto al hospedante; la estructura y organización interna del teliosoro; la morfología general de los teliosporos; y la presencia de pedicelos en los teliosporos. Con el paso del tiempo, ha habido algunos intentos por separar, en grupos, algunos casos considerados como evidentes (Tabla 1). Fueron especialmente notorios y fácilmente aceptados, la separación de Coleosporiaceae, cuyo teliosporo está formado por el hipobasidio; Raveneliaceae con teliosporos compuestos que involucran componentes estériles; Pucciniastraceae con soros inmersos en el tejido del hospedante. Para 1983, Cummins e Hiratsuka, proponen una mayor subdivisión, pero incluyen factores como se mencionó antes, nuevos y que han probado ser de gran valor, dejando de lado los caracteres superfluos, aquellos derivados de la evolución convergente (soro estomatal) y los particulares producidos por el efecto climático. Se puede indicar que está en prueba un sistema natural, filogenético, ontogenético y relativamente coherente.

Los estudios recientes sobre morfología detallada de diferentes géneros y especies; de estructuras de los soros, especialmente el espermogonio; de reinterpretación de los ciclos de vida y su asociación con estructuras anamórficas; y, de interpretaciones de la ontogenia de las esporas, han llevado a un reagrupamiento más coherente con la inclusión de principios derivados de la filogenia entre los géneros. Aspectos que han redundado en la presentación de familias mejor conformadas y que siguen más estrechamente el Sistema Natural (Cummins y Hiratsuka, 1983, 1984; Buriticá 1991, Buriticá y Hennen, 1994). Sin embargo, se hace preciso que se continúen los estudios de grupos, para consolidar la hipótesis propuesta, sus posibles modificaciones y reagrupaciones. Hasta el presente, en la familia Phakopsoraceae se ha encontrado un grupo de géneros relacionados, coherentes y afines filogenéticamente.

Como se aprecia en la Tabla 2, los distintos géneros que conforman la familia Phakopsoraceae Cummins y Hiratsuka ex Buriticá y Hennen (1994), fueron ubicados en diferentes familias, en las distintas épocas. Producto de las interpretaciones aceptadas para agrupar especies en géneros y, estos, en familias y, correspondientes a los principios que se manejaron en cada época. La caracterización de familia que se sigue en todo este trabajo fue básicamente la propuesta por Cummins y Hiratsuka (1983) y que ha sido expandida y modificada por Buriticá y Hennen (1994).

**Tabla 1.** Familias dentro del orden Uredinales propuestas hasta 1983.

Dietel 1900	Dietel 1900	P. y H. Sydow 1915	Dietel 1928 Arthur 1934	Gaumann 1952, 1959	Leppik 1972	Savile 1976	Cummins e Hiratsuka 1983
				Pucciniastrac eae	Pucciniastrac eae	Pucciniastra ceae	Pucciniastrac eae
	Cronartiaceae			Cronartiaceae	Cronartiacea e		Cronartiacea e
				Chrysomyxac eae	Chrysomyxa ceae		Micronogeri aceae
	Coleosporiaceae	Coleosporiac eae		Coleosporiac eae	Coleosporiac eae		Coleosporiac eae
Melampsoraec eae	Melampsoraec eae	Melampsorae ceae	Melampsoraec eae	Melampsorae ceae	Melampsora eaceae	Melampsor aeceae	Melampsora eaceae Phakopsorac eae
					Raveneliacea e	Raveneliace ae	Raveneliacea e Chaconiacea e Uropyxidace ae Pileolariacea e
Pucciniaceae	Pucciniaceae	Pucciniaceae Zaghouaniace ae	Pucciniaceae	Pucciniaceae	Pucciniaceae	Pucciniacea e	Pucciniaceae

Endophyllaceae

Schizosporaceae

Phragmidia Phragmidiac  
ceae eae

Puccinosiraceae  
Sphaerophragmiaceae\*

---

\*Sphaerophragmiaceae

**Tabla 2.** Géneros de la familia Phakopsoraceae y su ubicación histórica dentro de familias del orden Uredinales, según varios autores.

Género	Año Descrip.	Autores			
		Sydow 1915	Dietel 1928	Clemens y Shear 1959	Cummins e Hiratsuka 1983
Phakopsora	1895	Melampsoraceae	Melampsorac	Melampsorac	Phakopsoraceae
Pucciniostele	1899	e	eae	eae	Phakopsoraceae
Phragmidiella	1905	Pucciniaceae	Pucciniaceae	Pucciniaceae	Phakopsoraceae
Cerotelium	1906	Pucciniaceae	Pucciniaceae	Pucciniaceae	Phakopsoraceae
Uredopeltis	1908	Melampsoraceae	(?)	Pucciniaceae	Phakopsoraceae
Nothoravenelia	1910	e	Pucciniaceae	-	Phakopsoraceae
Crossopsora	1919	Melampsoraceae	Pucciniaceae	Pucciniaceae	Phakopsoraceae
Aplopsora	1921	e	Pucciniaceae	Melampsorac	Chaconiaceae
Authuria	1931	Pucciniaceae	Melampsorac	eae	Phakopsoraceae
Kweilingia	1940	-	eae	Pucciniaceae	No ubicado
Catenulopsora	1943	-	Pucciniaceae	-	Phakopsoraceae
		-	-	-	
		-	-	-	
		-	-	-	

Como grupo relativamente coherente fue propuesto como la subfamilia Phakopsoreae Hiratsuka (1927) de la familia Melampsoraceae Schröeter; posteriormente como tribu Phakopsoreae, de la familia Melampsoraceae por Arthur (1934) e incluyendo los géneros: *Bubakia*, *Physopella*, *Cerotelium* y *Baeodromus*. Tribu que Cummins y Hiratsuka asciende al nivel de Familia, en el trabajo citado y que en esencia definen los géneros que la componen (Tabla 2). Infortunadamente no fue hecha una publicación taxonómica válida de la familia, sin embargo Buriticá y Hennen (1994) mantienen la división y el nombre y proceden a publicarla apropiadamente.

La familia Phakopsoraceae se caracteriza por producir raramente uno y comúnmente varios teliosporos uniceldados en células esporógenas, que los producen en secuencia (basipetalamente), uno debajo del otro. Los teliosporos pueden permanecer adheridos basalmente formando cadenas unidas o libres lateralmente; los teliosporos se separan para no tomar un patrón de organización particular (por la presión de los que se van produciendo en las células esporógenas adyacentes) dentro del teliosoro; la organización interna del teliosoro maduro; la presencia de estructuras estériles y su posición final respecto al hospedante, constituyen caracteres a nivel genérico de importancia crítica. La combinación de la organización de los teliosporos en grupos o individuales, dentro del teliosoro, con la posición de éstos respecto al hospedante (cubiertos vs. erumpentes), completa los criterios principales para definir géneros. En la familia Phakopsoraceae se da uno de los pocos casos documentados de un género con dos tipos de teliomorfo, *Pucciniostele*: uno derivado por la línea endophylloide y el verdadero típico phakopsoroide.

A través del tiempo, varios autores han propuesto segregaciones genéricas al considerar las características morfológicas particulares, en los anamorfos correspondientes a un género teliomórfico determinado. Como se verá en este trabajo, la correlación de un tipo particular de teliosoro con un estado anamórfico o viceversa, es errática (para el concepto tenido en cuenta) y sólo se ha aplicado y sustentado en grupos particulares (*Arthuria* Jackson/*Aeciure* Buriticá y Hennen de la familia Phakopsoraceae) y, a no dudarlo, será hacia futuros, importante para delimitar géneros. En la proporción que se conozca en mejor forma los anamorfos, sus relaciones y variaciones con los teliomorfos, se podrá sustentar la división genérica con base en la combinación teliomorfo-anamorfo.

Actualmente no se conocen trabajos de tratamiento sistemático en los Uredinales, que reconozcan sistemáticamente el nivel taxonómico de género-forma para los estados anamórficos. En los trabajos rutinarios se continua llamando "uredo" el anamorfo asociado con el teliosporo y "aecio" el asociado con espermogonio. En el presente estudio, se sigue la línea de la caracterización morfológica de las estructuras como primer criterio para conocer una especie y sus afines (Laundon, 1967; Holm, 1973) y no se da tanto énfasis taxonómico a la posición de los anamorfos en el ciclo de vida, como ha sido propuesto por Cummins (1959) y Hiratsuka (1975).

En el contexto general del trabajo, se sigue la clasificación básica de familia, en el Orden Uredinales, desarrollado por Cummins y Hiratsuka (1983, 1984) y modificado por Buriticá (1991), al proponer la reinstalación de la familia Endophyllaceae Dietel, y que, recientemente ha sido aceptado por Buriticá y Hennen (1994) para ser usado en trabajos posteriores. La publicación del inventario florístico "Flora Uredineana Colombiana" (Buriticá y Pardo-Cardona, 1996) incluye la agrupación de especies en géneros y familias, siendo el primero en acuñar el uso rutinario de las agrupaciones en Familias.

### **Clave para las familias del Orden Uredinales.**

3. Teliosporos compactados dentro del teliosoro o libres entre el tejido del hospedante.....2.
1. Teliosporos libres dentro del teliosoro.....9.
  2. Teliosoro sin himenio o este incipiente y laxo.....  
.....**Pucciniastraceae** (Arthur) Gumann.
  2. Teliosoro con himenio desarrollado y compacto.....3.
3. Teliosoro principalmente con una sola capa de teliosporos.....4.
3. Teliosoro con ms de dos capas de teliosporos.....5.
  4. Teliosporos (probasidio) con pared gruesa y pigmentada.....  
.....**Melampsoraceae** Shreter.
  4. Teliosporos (probasidio) efmero pared delgada, hialina.....  
.....**Micronegeriaceae** Cummins y Hiratsuka.
5. Teliosporo formado por el metabasidio.....**Coleosporiaceae** Dietel.
5. Teliosporos (probasidio) en cadenas.....6.
  6. Teliosporos ssiles en las cadenas.....7.
  6. Teliosporos con clulas intercalares o pedicelados en las cadenas.....8.
7. Teliosporos embebidos en una matriz gelatinosa.....  
.....**Cronartiaceae** Dietel.
7. Teliosporos sin matriz gelatinosa, tropicales.....  
.....**Phakopsoraceae** Cummins y Hiratsuka ex Buritic y Hennen.
8. Teliosoro pulverulento, esporos verrucosos.....  
.....**Endophyllaceae** Dietel.
8. Teliosoro compacto, teliosporos irregularmente ornamentados o lisos.....**Pucciniosiraceae** Cummins y Hiratsuka ex Buritic.
9. Teliosporos ssiles en ramificaciones de la clula esporgena.....  
.....**Chaconiaceae** Cummins y Hiratsuka.
9. Teliosporos pedicelados.....10.
  10. Teliosporos unicelulares o con varias clulas divididas por septos horizontales.....11.
  10. Teliosporos con varias clulas divididas por septos no horizontales.....14.
11. Teliosporos unicelulares, en pedicelos o en hifas esporgenas botriosas.....**Pileolariaceae** (Arthur) Cummins y Hiratsuka.
11. Teliosporos diferentes.....12.
  12. Espermogonios del grupo V, teliosporos con un solo poro por clula.....**Pucciniaceae** Chevalier.
  12. Espermogonios de los grupos IV o VI, teliosporos con uno o varios poros germinativos por clula.....13.
13. Espermogonios del grupo VI.....  
.....**Uropyxidaceae** (Arthur) Cummins y Hiratsuka.
13. Espermogonios del grupo IV.....**Phragmidiaceae** Corda.
14. Teliosporos compuestos (probasidios y estructuras estriles)  
.....**Raveneliaceae** (Arthur) Leppik.
14. Teliosporos con varias clulas en distintos planos.....  
.....**Sphaerophragmiaceae** Cummins y Hiratsuka.

## Presentación taxonómica de la familia Phakopsoraceae

**PHAKOPSORACEAE** Cummins y Hiratsuka ex Buriticá y Hennen, Rev. Acad. Colombiana Cienc. 19(72): 47. 1994.

= **Phakopsoreae** Hiratsuka, J. Bot. Japón 3(4): 298. 1927. como subfamilia de Melampsoraceae Schröeter).

= **Phakopsoreae** Arthur, Manual of the rusts in United States and Canadá. pp. 1. 1934.

= **Phakopsoraceae** Cummins y Hiratsuka (como Phakopsoraceae (Arthur) Cummins y Hiratsuka). Illustrated genera of rust fungi. Amer. Phytopathological Soc. St. Paul. ESTADOS UNIDOS, 152 p., 1983. **nom. rejicien.**

Género tipo: **Phakopsora** Dietel, Ber. Deutsch. Bot. Ges. 13: 333. 1895.

Espermogonio tipo 5, 7 (grupo VI, Hiratsuka y Hiratsuka, 1980). Soros anamórficos en *Aecidium* Persoon; *Caeoma* Link; *Aeciure* Buriticá y Hennen; *Uredostilbe* Buriticá y Hennen; *Physopella* Arthur; *Malupa* Ono, Buriticá y Hennen; *Milesia* White; *Uredendo* Buriticá y Hennen; *Macabuna* Buriticá y Hennen y *Peridipes* Buriticá y Hennen. Teliosoro cubierto por la epidermis o erumpente; himenio presente, plano o cóncavo; teliosporos producidos en cadena, formando capas de más de dos, que permanecen en cadenas o se separan para quedar libres; unicelulares; poro germinativo uno o varios, metabasidio externo, evidente.

Especies heteróicas o autóicas, dimórficas o isomórficas, amplio margen de hospedantes. Distribución mundial, especialmente tropical.

## MORFOLOGIA GENERAL DE LA FAMILIA PHAKOPSORACEAE

Cuatro estructuras básicas se consideran normalmente en los grupos supragenéricos de Uredinales: espermogonios, anamorfos, teliomorfos y basidio. Cada especie, dependiendo del ciclo de vida que siga, tendrá al menos una de ellas: el basidio, característico del orden Uredinales. Para estar seguro que una especie pertenece a la familia Phakopsoraceae, es preciso que se tenga con certeza, el estado teliomórfico (o perfecto, según el Código de Nomenclatura Botánica, 1988), reconocido como el estado base y que contiene (o da origen) al basidio, que en los Uredinales es típicamente un probasidio, más precisamente un phragmobasidio tetraseptado.

**ESPERMOGONIO** (O - en una denominación simbólica). Este es conocido dentro de la familia Phakopsoraceae desde el siglo pasado, cuando se describió *Aecidium dicentrae* Trelease; anamorfo con espermogonio que posteriormente fue conectado con *Aplopsora dicentrae* (Mains y Anderson) Buriticá y Hennen, por Mains y Anderson (1921). Desde entonces, al menos en 20 especies ha sido posible conocer el espermogonio, esto es el 9% del total de las especies asignadas a la familia. Este bajo porcentaje es la situación normal dentro de los Uredinales y muy especialmente para los tropicales. Debido entre otras cosas, al bajo número de estudios experimentales para conectar espermogonios y anamorfos relacionados con ellos y los estados teliomórficos correspondientes, lo que ha significado conocer en la totalidad el ciclo de vida. En solo 4 (2%) especies se ha hecho

experimentalmente tal asociación. Trabajos que han sido realizados en Estados Unidos: *Aecidium dicentrae* Trelease con *Aplopsora nyssae* (Mains y Anderson) Buriticá y Hennen; en India: *Aecidium randiae-dumetorii* Buriticá (en prensa) con *Kweilingia divina* (Sydow) Buriticá; y en Japón: *Aecidium meliosmae-myrianthae* con *Phakopsora* sp., y *Aecidium* sp. con *Phakopsora* sp. (por describir). Además, existen pocas colecciones hechas sistemáticamente en un lugar, para asociar con el tiempo, la presencia de uno y otro y así hacer posibles conexiones. Para las demás especies, autóicas-isomórficas (el anamorfo asociado con el espermogonio es igual al anamorfo asociado con el teliomorfo), la asociación ha sido fácil debido a que ocurren al mismo tiempo en el mismo hospedante y en la misma hoja del follaje.

Así como, se encuentran limitaciones en la experimentación y colección de estos Uredinales en el neotrópico, también hay que insistir, que en las especies tropicales, es común que no se hubiera formado el espermogonio. Al ubicar de acuerdo al hospedante, las especies que producen espermogonio, se encuentra que éste solo aparece en las especies más evolucionadas. Quince de las diez y ocho especies con espermogonio se encuentran en la subclase Rosidae, uno en la subclase Asteridae y dos en la subclase Magnoliidae (ver adelante Figura 4). Las especies que presentan espermogonio por fuera de la subclase Rosidae, son las heteróicas-dimórficas (el anamorfo asociado con espermogonio es diferente al asociado con el teliomorfo) y se encuentran en las zonas por fuera del trópico.

Con esta información se insinúa que el espermogonio es una estructura que no es constante a todas las especies y que aparece **de novo** en el Orden Uredinales, siendo la constante morfológicamente, eso sí, que para una misma familia existe un tipo definido (Hiratsuka y Hiratsuka, 1980). Además, el heteroicismo se insinúa como una adaptación al medio en las zonas con clima de grandes contrastes, invierno (lluvia) - verano (aridez) en el trópico; y en hospedantes donde el ciclo termina con la muerte de los individuos en una estación de crecimiento, i.e. Poaceae y Cyperaceae. Este fenómeno, a no dudar, constituyó una de las formas mediante el cual los Uredinales tropicales conquistaron el clima templado de estaciones.

Los espermogonios aparecen en grupos en una misma lesión, normalmente en las hojas del hospedante; únicamente *Aecidium byrsonimatis* Hennings se ha encontrado en pedúnculos; produce lesiones sistémicas. En las hojas, se encuentran, normalmente epifilos (pocos son anfigineos o hipofilos), inicialmente aparecen como pequeños puntos amarillentos o ámbar y luego son redondos y de color café oscuro o negro. El espermogonio es subcuticular con himenio plano y crecimiento determinado. En la periferia normalmente se encuentra tejido estéril que forma perifisos o peridio. Los espermacios son esféricos o elípticos, de 1-2  $\mu\text{m}$  de diámetro, hialinos y de pared delgada. De acuerdo con todas estas características, el espermogonio de las especies de Phakopsoraceae, se acomoda perfectamente en el grupo VI de Hiratsuka y Hiratsuka (1980).

En las especies en donde el espermogonio ha sido descrito, este se encuentra asociado con un anamorfo, tan sólo en *Crossopsora gilgiana* (Hennings) Buriticá y Hennen (1980) se encuentra asociado con teliosporos (especie de ciclo de vida reducido). En las especies por fuera del trópico los anamorfos asociados son del género *Aecidium* Persoon; en las tropicales son *Aeciure* Buriticá y Hennen, *Physopella* Arthur, *Caecoma* Link, *Malupa* Ono, Buriticá y Hennen, *Milesia* White y *Macabuna* Buriticá y Hennen.

**ANAMORFOS** (I - II, en la denominación simbólica). Al seguir en este trabajo la "hipótesis morfológica" de las estructuras, como criterio primario para la clasificación y al restarle valor a la

posición en el ciclo de vida como de importancia taxonómica, se consideran, entonces, los anamorfos en su conjunto. Aquellos asociados con espermogonio (I) se reúnen en un solo concepto, con los típicos uredinios (II), asociados con el estado teliomórfico.

El estado de anamorfo es el más común, activo y en el cual las especies pasan la mayoría de su vida, por lo tanto es el que reviste la mayor importancia fitopatológica, al ser el epidémico y destructivo. En solo 7 especies de las 290 asignadas a la familia, en este estudio, no se produce anamorfo (son de ciclo de vida reducido o parcialmente expandido). Al ser los anamorfos los más evidentes en la naturaleza y los frecuentemente colectados, debe haber especial énfasis, en sus características, ya que de ellas depende la identificación y nominación rutinaria; tal y como lo recomienda el Código Internacional de Nomenclatura Botánica (1988), al proveer la reglamentación para darles estatus taxonómico (Genera-Forma) y asignarles nombres, aun cuando se conozca el estado teliomórfico. En los distintos trabajos publicados por el autor (Buriticá, 1994) se ha hecho énfasis en este carácter y se han descrito los distintos anamorfos y se les ha proveído de su nombre correspondiente.

**Posición y apariencia en el hospedante.** Los anamorfos de las especies de Phakopsoraceae normalmente son encontrados en las hojas y en grupos provenientes de una misma lesión. En pocas especies (*Phakopsora* en *Croton*) se encuentran en pecíolos, flores y tallos. En algunos casos, hay hipertrofia del tejido del hospedante (*Phakopsora meibomia* Arthur), siendo lo común, una mancha clorótica que se evidencia en el haz de la hoja.

Ellos son hipófilos y raramente anfigineos (*Malupa bixae* Buriticá), no habiendo especies exclusivamente epifilas. El soro es pequeño, redondeado y de colores claros (blancuzco, amarillento, café claro), en los géneros más evolucionados (*Macabuna* Buriticá y Hennen, *Peridipes* Buriticá y Hennen) se encuentran coloraciones más intensas de café. La apariencia del soro es pulverulenta, evidenciándose muy claramente en las horas de la mañana, cuando los esporos han sido liberados. En *Phakopsora cronartiiformis* Dietel, los esporos salen del soro formando zarcillos.

En la observación al estereoscopio, los soros se evidencian por un poro abultado, semejando un cráter (*Milesia* White, *Malupa* Ono, Buriticá y Hennen, *Peridipes* Buriticá y Hennen) o por aberturas redondas con bordes definidos (*Physopella* Arthur, *Macabuna* Buriticá y Hennen) o completamente abiertos, con la evidente rasgadura de la epidermis del hospedante (*Aeciure* Buriticá y Hennen, *Uredendo* Buriticá y Hennen). Los soros son subepidermales. Los de tipo *Malupa* y *Milesia* son originados intraepidermalmente, mientras que *Physopella* y *Macabuna* son erumpentes.

**Composición estructural del anamorfo.** En un soro anamórfico de la familia Phakopsoraceae se encuentran varios componentes estructurales: elementos periféricos, células esporógenas, himenio y esporos (Figura 1). La presencia de ellos, su origen, su morfología y organización, configuran las distintas formas y son la base morfológica para la separación de los distintos géneros y especies.

**Elementos periféricos.** Nombre, en general, dado a los componentes que bordean el soro. Ellos son: peridio y parafisos. El peridio está formado por tejido estéril que envuelve el soro; este tejido puede ser especializado o no. Cuando no es especializado, el peridio tiene apariencia de una maraña de hifas, y se denomina hifoide. La especialización es en dos sentidos: hacia verdaderas células peridiales (*Milesia* y *Peridipes*) a parafisos terminales levantados por el tejido hifoide (*Malupa*). Cuando los parafisos no cubren el soro y solo quedan localizados en la periferia, el

himenio normalmente es erumpente (*Physopella*). Los parafisos tienen pared gruesa y en algunas especies son septados. La presencia de estructuras estériles bordeando el soro, ha dado lugar a que se consideren como estructuras de protección (Savile, 1976), como estructuras que le permiten al incipiente soro abrir la epidermis del hospedante o como estructuras que facilitan la liberación y diseminación de los esporos.

**Células esporógenas.** Tres tipos de células esporógenas se evidencian y su importancia no es tanto por la morfología, sino por la forma como dan origen a los esporos, siendo: las que producen esporos que se mantienen en cadena; las que producen esporos sésiles libres y finalmente las que producen esporos pedicelados. Las primeras se reconocen por las cadenas de los esporos en la base; las segundas, por los remanentes (collar) de la pared celular que quedan en el ápice (los esporos son producidos percurrentes) y finalmente, las últimas, se reconocen por los pedicelos que quedan adheridos terminalmente en la célula esporógena. La línea evolutiva apunta a que primero fueron los producidos en cadena, pasando por los producidos sésiles, pero libres, para terminar en los pedicelados.

**Figura 1.** Representación esquemática de un soro anamórfico típico de la familia Phakopsoraceae y la principal variación de sus partes. a) himenio; b) esporos; c) parafisos en el himenio; d) célula esporógena; e) célula esporógena con collar; f) esporos en cadena con células dysyuntoras; g) célula esporógena con remanentes de pedicelos; h) parafisos periferales; i) parafisos levantados por tejido hifóide; j) peridio hifóide; k) peridio celular; l) himenio erumpente; m) himenio cóncavo; n) himenio plano; o) poro; p) esporos verrucosos; q) esporos equinulados. ca1000X.

**Himenio.** El himenio es la parte "fértil" del soro y es donde se organizan las células esporógenas y los parafisos intrasorales, sobre una masa de hifas. El himenio está bien desarrollado en la familia Phakopsoraceae y, aun cuando, no presenta grandes variaciones morfológicas, su configuración es un reflejo del origen del soro. El himenio plano se encuentra asociado con los tipos de anamorfo que presentan parafisos periferales o peridio y tiende a ser erumpente, mientras que, el himenio cóncavo está asociado con especies que presentan el soro inmerso en el tejido del hospedante, normalmente tienen forma de canasta.

**Esporos.** Los esporos anamórficos de las distintas especies de la familia Phakopsoraceae son en general bastante simples. La información aquí presentada, tiene como base los esporos maduros, ya que en un soro, es común encontrar mezclados maduros e inmaduros. Se encuentran formas irregularmente angulares en las especies que forman el soro cerrado (*Milesia* y *Malupa*). En la gran mayoría de las especies su forma va de redonda a elipsoide. Algunas especies presentan los esporos arriñonados (*Phakopsora qualeae* Buriticá y Hennen). Su coloración va de blanquizca (*Arthuria*) a café intenso (*Macabuna*). La ornamentación va de verrucosa (*Aecidium*, *Caeoma*) a equinulada. Los poros germinativos son imperceptibles en la mayoría de las especies; en los géneros *Crossopsora*, *Catenulopsora* y *Phragmidiella*, hay especies en donde son evidentes los

poros. Estos géneros son los más evolucionados dentro de la familia.

Los esporos son producidos de tres formas: en cadenas con células disyuntoras (intercalares) evidentes en los géneros *Aecidium*, *Caeoma* y *Aeciure* (artrosporos meristemáticos); basipetalamente y sésiles (per-currentes) en los géneros *Milesia*, *Malupa*, *Physopella*, *Uredostilbe* y *Uredendo* (phialidas, sucesión basipetalas); y, pedicelados (symptoconidio) en *Peridipes* y *Macabuna*.

**Formación del soro.** El estudio del origen de los soros anamórficos, solo ha sido hecho en *Phakopsora pachyrhizi* Sydow (Marchetti **et al**, 1975) y *Phakopsora zeae* (Mains) Buriticá (Heath y Bonde, 1983). En el primer caso se ilustra el desarrollo del género *Malupa* y en el segundo el de *Uredendo*. En *Malupa* el soro se inicia por la reunión de hifas en la cavidad estomatal o en el mesófilo. Las hifas envolventes dan origen al peridio y en el centro de la masa de hifas aparecen las células esporógenas, en donde se forman los esporos. La diferenciación de las hifas envolventes en peridio y de los esporos ocurre sincrónicamente. Las hifas envolventes van diferenciando su parte terminal en parafisos y crecen haciéndose erectas, esto y la presión interna por la formación de los esporos, contribuyen a la apertura de la epidermis del hospedante, a la formación del poro en la boca del soro y aumentar el espacio para la formación de más esporos. A su vez, el himenio se ha expandido radialmente en un plano horizontal, aumentando el número de células esporógenas y esporos. Posteriormente en el himenio aparecen los parafisos intrasorales, que van ayudar a levantar y liberar, los esporos formados. Ilustraciones de este proceso se encuentran en Marchetti *et al.* (**l.c.**) y en las fotografías hechas y anexadas a la hoja del herbario del espécimen PUR 18.321. En *Uredendo* el proceso es similar, excepto, por que la presión de los primeros esporos y el crecimiento hacia arriba de los subsiguientes, son los encargados de presionar la apertura de la epidermis del hospedante. El crecimiento longitudinal del soro va rasgando la epidermis del hospedante, haciendo evidente lo erumpente del himenio. En *Milesia* (Moss, 1926) y *Peridipes* el peridio celular está com-puesto por el ensamblaje horizontal, lado a lado, de la primera célula terminal producida en la célula esporógena. La presión en el centro por la formación de los esporos, va haciendo que, el peridio, como una palanca, presione la apertura de la epidermis. De la reseña hecha se deduce que dos tipos de peridio son reconocibles: el hifoide, originado en hifas envolventes no diferenciadas y el celular, originado en el ensamblaje, lado a lado, de las primeras células terminales producidas en las células esporógenas. En *Physopella* el proceso es muy similar a *Malupa*, pero el crecimiento hacia arriba del himenio (erumpente), desplaza los parafisos hacia los bordes quedando en el mismo nivel del himenio y no cubriendo los esporos.

**Clave para identificación de los géneros anamórficos (Figura 2):**

- 1. Esporos pedicelados.....2.
- 1. Esporos sésiles o en cadenas.....3.
  - 2. Soro con parafisos periféricos.....  
.....*Macabuna* Buriticá y Hennen.
  - 2. Soro con peridio.....*Peridipes* Buriticá y Hennen.
- 3. Esporos verrucosos.....4.
- 3. Esporos equinulados.....5.
  - 4. Soro con peridio celular, ciatiforme.....*Aecidium* Persoon.
  - 4. Soro abierto con peridio incipiente y efímero.....  
.....*Caeoma* Link.
- 5. Esporos en cadena con prominentes células intercalares.....  
.....*Aeciure* Buriticá y Hennen.

5. Esporos séiles.....6.
  6. Soro sin estructuras estériles en la periferia.....
    - .....*Uredendo* Buriticá y Hennen.
    6. Soro con estructuras estériles en la periferia.....7.
7. Soro con parafisos periferales largos y unidos lateralmente para formar una palisada.....*Uredostilbe* Buriticá y Hennen.
7. Estructuras estériles en diferente forma.....8.
  8. Parafisos periferales sin cubrir los esporos.....
    - .....*Physopella* Arthur.
    8. Parafisos periferales o peridio cubriendo los esporos.....9.
9. Soro con peridio hifoide o celular.....*Milesia* White.
9. Soro con parafisos levantados que cubren los esporos.....
  - .....*Malupa* Ono, Buriticá y Hennen.

**Teliosoro y teliosporos ( III - en la denominación simbólica).** Estos son formados, principalmente, por el estímulo producido por la senescencia del hospedante y por el cambio de estación climática (de lluviosa a seca, en el trópico). Algunos, sólo son formados, en relación con ciertas especies del hospedante y en sitios geográficos definidos. Es de lamentar el bajo número de colecciones que representan estos estados, de estudios estructurales y ontológicos, para poder sacar conclusiones contundentes, respecto a los fenómenos que están involucrados en la formación de estas estructuras.

Los teliosporos, de los distintos géneros que conforman la familia Phakopsoraceae, son unicelulares, producidos en cadena, no tienen ornamentación y su pared, es de hialina a fuertemente pigmentada. Los poros germinativos son imperceptibles y tan solo en los géneros: *Crossopsora* y *Catenulopsora*, son evidentes. Más importante que la morfología del teliosporo, es la organización que ellos toman en el teliosoro, la adherencia entre ellos y su posición respecto al tejido del hospedante.

Cuando la producción de los teliosporos no es sincrónica ni continua, en una célula esporógena, los producidos van siendo desprendidos por la presión de los vecinos, dando un soro con teliosporos que no siguen un patrón de organización (*Phakopsora*, *Uredopeltis*, *Cerotelium* y *Batistopsora*). La producción continua y en secuencia de teliosporos da lugar a formación de cadenas; si están dentro de el tejido del hospedante y separadas lateralmente serán: *Aplopsora*, *Pucciniostele*, *Phragmidiella* y *Scalarispora*; si se exponen por fuera del hospedante serán: *Kweilingia*, y *Arthuria*; si además de estar expuestas, forman verdaderas columnas como pelos, será *Crossopsora* y, si no forman teliosoro y estan sólo acompañados del anamorfo serán de *Catenulopsora*. Algunos teliosoros presentan estructuras estériles periferales, especialmente parafisos: *Crossopsora* y *Nothoravenelia*, son característicos. En los géneros *Scalarispora* y *Nothoravenelia* la adherencia de los teliosporos es fuerte y las cadenas funcionan como la unidad de diseminación.

**Figura 2.** Géneros anamórficos en la familia Phakopsoraceae: a) *Aeciure*; b) *Peridipes*; c) *Macabuna*; d) *Caeoma*; e) *Aecium*; f) *Milesia*; g) *Malupa*; h) *Physopella*; i) *Uredostilbe*; j) *Uredendo*.



**Clave para los géneros teliomórficos (Figura 3):**

1. Soro anamórfico *Aeciure*.....*Arthuria* Jackson.
1. Soro anamórfico en otros géneros.....2.
  2. Himenio del teliosoro erumpente, teliosporos formados hacia fuera del hospedante.....3.
  2. Himenio y teliosporos dentro el tejido del hospedante.....5.
3. Teliosporos unidos formando una cúpula compacta.....*Nothoravenelia* Dietel.
3. Teliosporos lateralmente libres formando una costra por fuera del hospedante.....4.
  4. Teliosporos sin especial arreglo dentro del teliosoro.....*Uredopeltis* Hennings.
  4. Teliosporos en cadenas de 2 a 6.....*Kweilingia* Teng.
5. Teliosoro cubierto por la epidermis.....6.
5. Teliosoro expuesto desde su origen.....9.
  6. Teliosoros formados por una capa de teliosporos con al menos 2 hacia el centro.....*Aplopsora* Mains.
  6. Teliosporos con más de dos capas de teliosporos.....7.
7. Teliosporos en cadenas.....*Pucciniostele* Tranzschel y Komarov.
7. Teliosporos sin organización definida dentro del teliosoro maduro.....8.
  8. Teliosporos en cadenas en la base, anamorfo *Uredostilbe*.....*Batistopsora* Dianese, Medeiros y Santos.
  8. Teliosporos sin organización definida desde el origen, anamorfos en varios géneros.....*Phakopsora* Dietel.
9. Teliosporos en cadenas largas unidas para formar vellos.....*Crossopsora* Sydow.
9. Teliosporos no formando vellos.....10.
  10. Teliosporos libres en el soro sin organización definida.....*Cerotelium* Arthur.
  10. Teliosporos unidos basalmente para formar cadenas.....11.
11. Teliosoro compacto, cadenas de teliosporos hialinos, poros germinativos sin diferenciar.....*Phragmidiella* Hennings.
11. Teliosoro erumpente o no formado, cadenas de teliosporos pigmentados, poros germinativos diferenciados.....12.
  12. Cadenas de teliosporos con el esporo basal alargado, libres en el anamorfo.....*Catenulopsora* Mundkur.
  12. Cadenas de teliosporos uniformes, formando una unidad.....*Scalarispora* Buriticá y Hennen.

**Figura 3.** Géneros teliomórficos en la familia Phakopsoraceae: a) *Arthuria*; b) *Phakopsora*; c) *Uredopeltis*; d) *Nothoravenelia*; e) *kweilingia*; f) *Crossopsora*; g) *Phragmidiella*; h) *Aplopsora*; i) *Cerotelium*; j) *Scalarispoara*; k) *Pucciniostele*; l) *Catenulopsora*.

### HOSPEDANTES DE LA FAMILIA PHAKOPSORACEAE

Siendo las especies del Orden Uredinales, parásitos ecológicamente obligados de plantas, el estudio de sus hospedantes, es equivalente al estudio de los ambientes naturales y refleja el rango de adaptación de ellas. Producto de lo estrecha de la relación uredinal-hospedante, la coevolución es un fenómeno común e indicador del espectro de parasitismo y edad de cada especie o género y de la relación misma.

La familia Phakopsoraceae sólo parasita plantas Angiospermas, no se han encontrado parasitando Gymnospermas o Pteridophytas. En la Tabla 3, se muestran agrupados los órdenes de cada subclase (según Cronquist, 1981) de angiospermas que presentan cada uno de los géneros que componen la familia Phakopsoraceae. No se han encontrado especies de Phakopsoraceae en las subclases Alismatidae y Arcidae de Lilopsida. Los géneros *Phakopsora*, *Crossopsora*, *Cerotelium* y *Phragmidiella* presentan el más amplio rango de hospedantes, medido por el número de órdenes y subclases, parasitados. Dentro de la división Magnoliophyta la clase Magnoliopsida, presenta el mayor número de órdenes afectados y las subclases Dileniidae, Rosidae y Asteridae, presentan la mayor cantidad de géneros de la familia Phakopsoraceae. El espectro de hospedantes de los géneros *Nothoravenelia*, *Arthuria*, *Pucciniostele* y *Kweilingia* es estrecho.

Al desagregar y desarrollar a nivel de órdenes (Tabla 4), el rango de las especies de Phakopsoraceae, se ve una clara tendencia a parasitar los órdenes de angiospermas: Euphorbiales y Malvales. Y, dentro de cada género la tendencia se acentúa, así por ejemplo: *Phakopsora* prefiere Malvales, Myrtales, Rhamnales y Sapindales; *Cerotelium*, Theales y Myrtales; *Crossopsora* Rhamnales y Gentianales; *Phragmidiella*, *Sapindales*.

De otra parte se observa una clara tendencia de los géneros de Phakopsoraceae por algunas familias de hospedantes i.e. Fabales, y hay familias de hospedantes que sólo son parasitadas por especies de una familia de Uredinales, i.e. Moraceae.

### CICLOS DE VIDA

En el orden Uredinales normalmente se interpreta como tipo de ciclo de vida la presencia y secuencia de las estructuras: espermogonio - anamorfo (s) - teliosporo (agrupados formando el teliosoro), no se menciona el basidio que sigue al teliosporo por ser constante a todos los Uredinales. La presencia de una o varias de estas estructuras o tipos de esporos es indicativo del tipo de ciclo de vida. Aun cuando hay varias denominaciones e interpretaciones de tipos de ciclo de vida, en el orden Uredinales, en este trabajo se sigue la más reciente desarrollada por Hennen y Buriticá (1980).

**Tabla 3.** Número de especies de Phakopsoraceae en los distintos géneros, que afectan subclases de Ianeologamas angiospermas

Subclase	Phakop sora	Cerotel ium	Aplop sora	Crossop sora	Phragm idiella	Uredo peltis	Catenul opsora	Nothorav enelia	Arth uria	Puccini ostele	Kweilin gia	No. de Géneros de Phakopsor aceae
<b>MAGNOLI</b>												
<b>OPHYTA</b>												
1,												
Magnoliops ida	2*	1	1	1								4
	1	1	1	1								4
1,		1										1
Magnoliid ae	2	4		2	1	3		1				7
	7	3	3	5	2			1	1	1		9
2.	4	1	1	5	3	2			1			8
Harmamel iidae												
3,												
Caryophyl lidae	2											0
	1	1										0
4.	1										1	2
Dilleniida e											1	3
												1
5. Rosidae												
6.												
Asteridae												
2.												
Liliopsida												
1.												
Alismatida e												

2.											
Arecidae											
3.											
Commelinidae											
4.											
Zingiberidae											
5. Liliidae											
Total	20	12	6	14	6	5	5	2	2	1	2
órdenes	8	7	4	5	3	3	2	2	2	1	2
Total subclases											

\* Número de familias hospedantes.

**Tabla 4.** Número de familias en cada orden de angiospermas que presentan especies de los distintos géneros de Phakopsoraceae.

Subclase	Phakop sora	Cerotel ium	Aplop sora	Crossop sora	Phragm idiella	Uredop eltis	Catenulops ora	Nothora venelia	Arth uria	Puccinios tele	Kweilin gia	No. de Géneros de Phakopso raceae
Magnolia les	1	1										2
Aristoloc hiales			1									1
Ranuncul ales	1											1



Gentianales				2						1		2
Solanales				1								1
Lamiales				1	1					1		4
Schrophylariales	1			1	1	1				1		5
Rubiales	1	1			1	1						4
Dipsacales				1								1
Asterales	1			1								2
Commelinales	1											1
Cyperales	1										1	2
Zingiberales	1	1									1	3
Liliales	1											1
Número de órdenes afectados - TOTAL	20	12	6	14	6	5	5	2	2	1	2	
Número de familias afectadas- TOTAL	25	14	6	16	7	6	5	2	2	1	2	

---



Los espermogonios son considerados como los órganos sexuales de los Uredinales, desde que fue demostrada la función de los espermacios al fusionarse con la hifas receptoras, realizar el intercambio de núcleos y dar origen a los primeros esporos anamórficos binucleares, en la estructura conocida como ecio (I). La diseminación y llegada de los eciosporos a su hospedante, inicia la formación de los uredinios (II) y los urediniosporos y con ellos la perpetuación de la especie, en el mismo hospedante y por la colonización de sus semejantes, ahí radica la importancia epidemiológica de las especies patógenas de los cultivos. Al cabo de un tiempo, el micelio que da origen a los uredinios, comienza a formar los teliosoros (III) y los teliosporos. Estructuras que dan origen al basidio (IV) y a las basidiosporas, una vez se realiza la fusión de los núcleos y la meiosis, durante la germinación del teliosporo y la formación del basidio. La producción de los teliosporos normalmente coincide con estados de madurez del hospedante o sus partes, especies y sitios determinados. Esta descripción corresponde a un ciclo de vida expandido (O, I, II, III), pero las distintas variantes de ciclos de vida, en los Uredinales, resultan de la presencia de las distintas estructuras, bien porque no se han formado (ciclo de vida no expandido) o porque han sido suprimidas (ciclo de vida reducido), en la escala de la evolución.

En el orden Uredinales, algunas especies presentan diferencias morfológicas fundamentales entre los anamorfos asociados con espermogonio (ecios) y los anamorfos asociados con teliosoros y conocidos como uredinios, conformando las especies denominadas como dimórficas (al menos dos tipos de géneros anamórficos). Las especies que presentan igual configuración y morfología de los dos anamorfos se denominan como isomórficas (un solo género anamórfico).

La información obtenida y presentada en los epígrafes anteriores sobre la distribución de la aparición de los espermogonios en las distintas especies de Phakopsoraceae, según sus hospedantes (Figura 4), provee la clave para suponer que la familia es primitiva, en el sentido de tener la mayoría de sus especies con ciclo de vida no expandido o parcialmente expandido. Situación que se corrobora al encontrar que la familia Annonaceae (primitiva) presenta la especie *Cerotelium xylopii* Buriticá y Hennen y *Phakopsora pardo-cardonae* Buriticá (en prensa), que evidentemente presentan ciclo de vida no expandido. Apenas, unas pocas especies (16/290), presentan ciclo de vida completamente expandido; una sola especie, *Arthuria demicicla* Buriticá y Hennen, presenta ciclo de vida parcialmente reducido y dos especies (*Crossopsora gilgiana* (P. Hennings) Buriticá y Hennen y *Uredopeltis dominicana* (Kern) Buriticá y Hennen) presentan ciclo de vida completamente reducido.

**Figura 4.** Relación de tipo de ciclo de vida de especies heteróicas ( = teliosporo; = espermogonio); y autóicas ( = teliosporos y espermogonios) en los distintos géneros que componen la familia Phakopsoraceae y las subclases de hospedantes en los cuales ocurren.

Dentro de las especies que presentan ciclo de vida expandido, tan solo tres especies conocidas se han determinado como heteróicas (Figura 4) y las otras 14 como autóicas, en distintos géneros de plantas hospedantes. Heteroicismo, formación de espermogonios (y del equipo completo de estructuras morfológicas y especializadas) y dimorfismo de los anamorfos, parecen ser fenómenos de relativa poca presencia en la familia Phakopsoraceae y el trópico; evolutivamente las especies y géneros que presentan O, I, II y III, se pueden considerar avanzadas, adaptadas y especializadas a ciertas condiciones no presentes en el trópico.

Aspectos detallados de los ciclos de vida, en cuanto función del espermogonio; época de formación de los teliosoros y teliosporos; cargas sexuales de los nucleos, no se han estudiado en la familia Phakopsoraceae. Tampoco son conocidos aspectos de la patología del proceso infectivo en la mayoría de los hospedantes.

## DISTRIBUCION GEOGRAFICA

Al comparar la distribución de las especies dentro de los distintos géneros de la familia Phakopsoraceae presentes en el neotrópico con las especies pantropicales, se encuentra una distribución, relativamente proporcional en especies (Tabla 5). Los géneros, *Batistopsora* en el neotrópico; *Sclarispora*, *Nothoravenelia* y *Pucciniostele*, en el pantrópico, presentan especies restringidas a ellos.

El análisis de los puntos geográficos de colección de cada una de las especies, muestra una definida preferencia por los trópicos y dentro de ellos por las regiones bajas (0 - 1.000 m.s.n.m.) y de clima medio (1.000 - 2.000 m.s.n.m.), no se conocen especies en condiciones superiores a los 3.000 m.s.n.m. Por ello, la denominación general de circunscribir la familia Phakopsoraceae como eminentemente tropical. Los géneros *Pucciniostele*, *Aplopsora* y *Phakopsora*, presentan especies que han colonizado regiones por encima del la línea del trópico de Cáncer; tan sólo, en *Pucciniostele* la distribución de los hospedantes y sus especies responden típicamente a el clima templado.

Los géneros *Arthuria*, *Aplopsora*, *Cerotelium* y *Phragmidiella*, principalmente, presentan teliosporos hialinos, con pared delgada, aspecto morfológico que refleja adaptación al clima húmedo y de temperatura media por encima de los 20EC, condiciones encontradas en el clima tropical de zonas bajas. En los demás géneros la presencia de pigmentos y pared gruesa, es una evolución adaptativa para condiciones climáticas extremas dentro de las variaciones del clima tropical e intertropical.

La ausencia de períodos de reposo, para la germinación de los teliosporos de los géneros: *Arthuria*, *Aplopsora*, *Crossopsora*, *Cerotelium* y *Phragmidiella*, es otro indicativo de la adaptación al clima tropical, en donde hay disponibilidad de hospedantes todo el año. La ausencia de períodos de reposo, no debe entenderse como una adaptación exclusiva al trópico, pues, en las regiones donde la disponibilidad de hospedantes está restringida a un corto período, se da también, este tipo de adaptación.

La distribución tropical de las especies de Phakopsoraceae esta relacionada con la distribución de los hospedantes, como se mostró en la Tabla 4; ellas han venido coe-volucionando con miembros de las familias de plantas adaptadas al trópico.

**Tabla 5.** Distribución geográfica de las especies de los géneros de la familia Phakopsoraceae.

Género	Neotrópico	Pantrópico	Total
<i>Arthuria</i>	4	4	8
<i>Nothoravenelia</i>	-	2	2

<i>Uredopeltis</i>	2	6	8
<i>Kweilingia</i>	1	4	5
<i>Aplopsora</i>	4	2	6
<i>Pucciniostele</i>	-	4	4
<i>Batistopsora</i>	2	-	2
<i>Phakopsora</i>	47	47	94
<i>Crossopsora</i>	13	9	22
<i>Cerotelium</i>	11	10	21
<i>Phragmidiella</i>	5	9	14
<i>Catenulopsora</i>	2	7	9
<i>Scalariospora</i>	-	1	1
Excluidas			6
Total	91	105	202

### CONSIDERACIONES FILOGENETICAS

El desarrollo, análisis e hipótesis sobre consideraciones filogenéticas dentro del orden Uredinales ha estado marcado, universalmente, por un gran vacío en el conocimiento de las especies tropicales, comparado con el existente en las presentes en los países de zona templada, especialmente en el hemisferio norte. Ciclos de vida, morfología detallada, hospedantes, que son comunes en las zonas templadas han servido para postular hipótesis de relaciones, que se han ampliado para tener implicaciones en todo el orden Uredinales. Cuando algunos eventos típicos tropicales, no encajan en la hipótesis propuesta, se colocan como novedades exóticas o simplemente no se ubican en el contexto; soros estomatales es un buen caso. Para otros casos se ha llegado a derivaciones "utópicas". Así, por ejemplo, la especie *Uredinopsis osmundae* Magnus, de Norte América, ha sido asimilada a un "fósil viviente" por cuanto ataca un hospedante primitivo, como lo es el helecho *Osmunda* spp.; sin embargo, su ciclo de vida presenta 5 tipos de esporos (dimórfico) y es heteróico, aspecto considerado como avanzado evolutivamente respecto al encontrado en algunas especies tropicales que tienen ciclo de vida no expandido (primitivas). El heteroicismo se ha presentado como el fenómeno "común y natural" en los Uredinales, siendo restringido en el trópico a especies caducifolias o de follaje deciduo y a las microrregiones de clima contrastante (estación húmeda, estación seca).

Otro factor que prevalece en los uredinólogos modernos y que ha contribuido a que no haya un concepto claro, sobre afinidades entre familias o géneros de Uredinales, es el derivado del parasitismo obligado, que se ha interpretado como de coevolución **bis a bis** entre el hospedante y el parásito. La evolución del hospedante ha conllevado su cambio correspondiente en el parásito (Savile, 1979, 1989), aspecto que se ha demostrado en algunos casos particulares, pero no es más que una parte del todo. Lo correcto es suponer que la relación parásito-hospedante es correspondiente a la edad de ellos, y que una vez establecida la relación, ha habido una evolución derivada de la interacción y otra derivada y específica a cada uno de los miembros. Es decir, el patógeno con ciclos de vida mucho más cortos, debe estar en una edad y ganancia evolutiva, distinta del hospedante y de sus similares que por restricciones climáticas tienen menor número de generaciones por año. Como fuentes de macrovariación en Uredinales, Hennen y Buriticá (1980) proponen: divergencia y radiación con el hospedante; saltos hacia nuevos hospedantes; expansión del ciclo de vida; y, reducción del ciclo de vida. Con ellas, existe la microvariación de la adaptación a los hospedantes y al ambiente en donde se desarrolla la relación.

**Tendencias evolucionarias en Phakopsoraceae.** Los eventos evolutivos que han conducido a las distintas formas, estructuras y funciones, en el orden Uredinales, se han iniciado:

- S dentro del tejido del hospedante,
  - en la parte terminal de las hifas esporógenas,
- S en la adaptación morfo-fisiológica de los soros, en procura de la exposición efectiva de los esporos,
  - en la configuración morfológica de los esporos.

Los Uredinales ancestrales desarrollaron sus teliosporos en la parte terminal de las hifas esporógenas (zona meristemática), al parar el crecimiento y especializarlas (por deposición de pared celular), como órganos de protección. Una vez el crecimiento continúa (germinación del teliosporo), se produce el basidio. La especialización de las hifas terminales fueron involucrando varios segmentos, en los cuales aparecieron septas, se especializaron en producir células intercalares (que dieron origen a pedicelos), estructuras estériles, y a tomar formas y organizaciones que fueron caracterizando cada uno de los géneros conocidos en el presente (Buriticá, 1980).

Los eventos de especialización de las hifas esporógenas se iniciaron dentro del tejido del hospedante, en los Uredinales ancestrales. Lo que de alguna manera insinúa un origen endofito en los proto-Uredinales ancestrales. El primer problema biológico, para ser resuelto, fue el de exponer al ambiente, para ser diseminadas, las estructuras con capacidad infectiva (esporos), para la búsqueda de un nuevo hospedante. Para lograr la exposición de los esporos al ambiente había que traspasar el tejido del hospedante. Algunas royas tropicales lo hicieron sin procurar daño a la epidermis, al salir por aberturas naturales, como los estomas (soro estomatal); otras, al abrir la epidermis por ruptura. La exposición de los esporos infectivos llevó a una consecuente protección de ellos y de los soros, de los enemigos naturales y ambientes adversos.

En la Tabla 6, se presentan las principales tendencias evolutivas en la familia Phakopsoraceae. Las estructuras estériles de los anamorfos (peridio, parafisos) cumplen la función de abrir el hospedante, para que los esporos queden expuestos para la diseminación. No se descarta que cumplan una función posterior de protección de los esporos.

La apertura con rasgadura de la superficie del hospedante y el crecimiento radial del soro, permite una mayor superficie para la producción de un número mayor de esporos. Entonces, la mejor exposición y la mayor cantidad de esporos anamórficos producidos, para asegurar la perpetuación de la especie, fue la tendencia evolutiva.

En la Figura 5, se presenta un árbol hipotético sobre el origen y evolución de los géneros anamórficos. En él, se reconocen tres tendencias: anamorfos que han mantenido la producción en cadena de los esporos; los que los producen en células esporógenas con collar y los pedicelados.

Dentro de ellos los que mantienen estructuras estériles periferales son ancestrales.

En el caso de los teliosoros y los teliosporos, la tendencia evolutiva (Tabla 6) ha sido muy similar a la de los anamorfos; es decir, la mayor producción de esporos, la erupción de ellos para la exposición al ambiente y para la diseminación efectiva, es progresiva. Es notorio, que la

unidad de disseminación en *Scalarispora* se encuentre en grupos de teliosporos.

Como ha sido sugerido para *Ravenelia*, que ha tomado otras vías de diseminación (Savile, 1989). En la Figura 6, se presentan ordenados en un árbol filogenético los distintos géneros teliomórficos.

**Tabla 6.** Principales tendencias evolucionarias en Phakopsoraceae

	Primitivas	Avanzadas
<b>1. Anamorfo</b>		
1.1 Apertura del hospedante	Poros	Ruptura de la
1.2 Posición en el hospedante	Profundo	epidermis
1.3 Estructuras periferales	Presentes	Erumpente
1.4 Estructuras periferales-organización	Peridium	Ausentes
1.5 Producción de los esporos	Imperceptible	Parafisos (modificación)
1.6 Poros germinativos		Simpoidal Evidente
<b>2. Teliomorfo</b>		
2.1 Posición en el hospedante	Cubiertos	
2.2 Teliosporos organización	Ninguno	Erumpente
2.3 Número de capas de teliosporos	Uno-dos	En cadenas
2.4 Teliosporos-pigmentación	Hialinos	Varias
2.5 Teliosporos-germinación	Sin reposo	Pigmentados
2.6 Teliosporos-adherencia	Ausente	Reposo
2.7 Teliosporos poro germinativo	Imperceptible	Presente Evidente
<b>3. Ciclo de vida</b>		
3.1 Número de hospedantes	Uno	Dos
3.2 Dimorfismo (en anamorfos)	No	Si
<b>4. Hospedantes</b>		
	Primitivos	Avanzados

**Figura 5.** Relación hipotética entre los géneros de anamorfos de la familia Phakopsoraceae.

**Figura 6.** Relación filogenética entre los géneros teliomórficos en la familia Phakopsoraceae.

Los géneros se han agrupado bajo dos tendencias: los que tienen una producción de teliosporos no sincrónica que da origen a teliosoros sin un patrón definido (phakopsoroide) y los que han evolucionado a configurar verdaderas cadenas, hasta llegar a formarlas como unidades de diseminación (*Scalarispora*).

En la Figura 7, se presentan las correspondencias entre anamorfos y teliomorfos, en la familia Phakopsoraceae. Varios eventos se reflejan de la presentación agrupada de las relaciones teliomorfos-anamorfos: géneros más evolucionados de teliomorfos son correspondientes con géneros anamórficos evolucionados: *Catenulopsora-Macabuna*, *Phragmidiella-Macabuna*; en los géneros primitivos: *Phakopsora*, *Cerotelium*, se presentan variados tipos de anamorfos, lo que indica la microevolución divergente de los anamorfos respecto a los teliomorfos; a géneros específicos que han coevolucionado con ciertas familias de hospedantes, corresponde una estrecha variación de los anamorfos: *Nothoravenelia*, *Arthuria*, *Pucciniostele*, *Kweilingia*.

Respecto a la evolución de los ciclos de vida, la familia Phakopsoraceae se encuentra en el lado de los ancestrales, sus ciclos son no expandidos y muy pocos reducidos. Al agrupar todas las especies de la familia Phakopsoraceae de acuerdo a sus hospedantes y al agrupar estos en órdenes (Tabla 3), se observa que los géneros *Phakopsora*, *Cerotelium*, *Phragmidiella* y *Crossopsora*, parasitan el mayor número de órdenes de hospedantes incluyendo los más primitivos. Además, géneros como *Pucciniostele*, *Kweilingia*, *Arthuria*, *Nothoravenelia* y *Uredopeltis* presentan distintos grados de especialización hacia uno o varios órdenes de hospedantes. Habiendo logrado una evolución propia y divergente respecto a sus ancestros. Así mismo, las subclases Dillenidae, Rosidae y Asteridae, son parasitadas por mayor número de géneros de Phakopsoraceae. Las subclases más evolucionadas de los hospedantes presentan los géneros de Phakopsoraceae más específicos y evolucionados: *Arthuria*, *Nothoravenelia*, *Uredopeltis*, *Phragmidiella* y *Catenulopsora*.

De acuerdo con Cummins y Hiratsuka (1983) los espermogonios presentan gran estabilidad y valor filogenético como para ser considerados en el agrupamiento supragenérico. Es así, como el grupo VI de espermogonio es común a las familias: Phakopsoraceae, Chaconiaceae, Uropyxidaceae, Pileolariaceae, Raveneliaceae y Sphaerophragmiaceae. Morfológicamente la familia Phakopsoraceae presenta características intermedias entre la familia Chaconiaceae (más primitiva) y las familias Uropyxidaceae, Pileolariaceae, Raveneliaceae y Sphaerophragmiaceae (Figura 8). Afinidad que se confirma por el rango de hospedantes y su hábitat tropical.

**Figura 7.** Relación entre los géneros teliomórficos y anamórficos que componen la familia Phakopsoraceae.

**Figura 8.** Relación de la familia Phakopsoraceae con otras familias del orden Uredinales que poseen espermogonio en el grupo VI.

### CONCLUSIONES

Tal y como ha sido considerado en el trabajo taxonómico, al revisar las especies de la familia Phakopsoraceae y como se muestra al analizar ambientes, morfologías y hospedantes, la familia Phakopsoraceae es un grupo coherente de géneros. Su relaciones muestran tendencias evolutivas definidas y afinidades con otros miembros del orden Uredinales.

### BIBLIOGRAFIA

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

\_\_\_\_\_. Eine auf die Struktur und entwicklungsgeschichte begründete klassifikation der uredieen. result. *En: International Congress of Science and Botany.* Viena: s.n. 1905, p. 331-348.

BURITICA, P. Teliospore ontogeny as a criteria for rust phylogeny. *En: Rept. Tottori Mycology Institute (Japón).* Vol. 18 (1980); p. 296.

\_\_\_\_\_ y J. F. HENNEN. Puccinosiireae (Uredinales- cciniaceae). *En: Flora Neotrópica.* Vol. 24 (1980); p.1-50.

\_\_\_\_\_. Familias del Orden Uredinales con ciclo de vida completamente reducido. *En: Revista Academia Colombiana de Ciencias.* Vol. 18, No. 69 (1991); p.131.

\_\_\_\_\_ y HENNEN, J. F. Familia Phakopsoraceae (Uredinales). I. Géneros anamórficos y teliomórficos. *En: Revista Academia Colombiana de Ciencias.* Vol. 19, No. 72 (1994); p. 47.

\_\_\_\_\_ y PARDO CARDONA, V.M. Flora Uredineana colombiana. *En: Revista Academia Colombiana de Ciencias.* Vol. 20, No.77 (1996); p.183.

BURITICA, P. La Familia Phakopsoraceae en el Neotrópico -II. Géneros: *Arthuria, Nothoravenelia, Uredopeltis, Kweilingia, Aplopsora* y *Pucciniostele*. *En: Revista Academia Colombiana de Ciencias.* Vol. 22, No 84 (1998); p.325.

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

CUMMINS, G.B and HIRATSUKA, Y. Illustrated genera of rust fungi. *En: The America Phytopathology Society,* 1983. 152 p.

\_\_\_\_\_. Illustrated genera of rust fungi. Burgess: Publ. Co., 1959. 131p.

DIETEL, P. Uredinales. *En: Die Nat. Pflazenfamilien.* Engler y Prantl. Vol. 1, No. 1 (1900); p. 24-81; 546-553.

---

\_\_\_\_\_. Reihe Uredinales. *En: Die Nat. Pflanzfamilien. Engler y Prantl. Vol. 6 (1928); p.24-98.*

HEATH, M.C. y BONDE, M.R. Ultrastructural observations of the rust fungus *Physopella zea* in *Zea mays*. *En: Canadian Journal of Botany. Vol. 61 (1983); p. 2.231.*

HENNEN, J.F.; HENNEN, M.M. e FIGUEIREDO, N.M. Índice das ferrugens (Uredinales) do Brasil. *En: Arq. Institute. Biology, Sao Paulo. Vol.49, No. 1 (1982); p.1-201.*

\_\_\_\_\_ y BURITICA, P. A brief summary of modern rust taxonomic and evolutionary theory. *En: Rept. Tottori Mycology Institute. (Japón). Vol. 18 (1980); p.243-256.*

HIRATSUKA, Y. and CUMMINS, G. B. Morphology of spermogonia and taxonomy of rust fungi. *En: Mycología. Vol. 55 (1963); p.487-507.*

\_\_\_\_\_. Recent controversies and terminology of the rust fungi. *En: Rep. Tottori Mycology Institute, Japón. Vol. 12 (1975); p. 99.*

HIRATSUKA, Y and HIRATSUKA, N. Morphology of spermogonia and taxonomy of rust fungi. *En: Rept. Tottori Mycology Institute Japón. Vol. 18 (1980); p. 257.*

HIRATSUKA, N. A contribution to the knowledge of the Melampsoraceae of Hokkaido. *En: Japanese Journal of Botany. Vol. 3, No. 4 (1927); p. 289.*

HOLM, L. Some notes on rust terminology. *En: Rept. Tottori Mycology Institute Japón. Vol. 10 (1973); p.183.*

HUGHES, S.J. Ontogeny of spore forms in Uredinales. *En: Canadian Journal of Botany. Vol. 48 (1970); p.2.147.*

INTERNATIONAL CODE OF BOTANICAL NOMENCLATURE. International Association for plant taxonomy. Alemania: Koeltz Sc. books, 1988. 93p.

LAUNDON, G. F. Terminology in the rust fungi. *En: Trans. Br. Mycology Society. Vol. 50 (1967); p.189.*

\_\_\_\_\_. The taxonomy of the imperfect rusts. *En: Trans. British Mycology Society. Vol. 50, No. 3 (1967); p.349.*

\_\_\_\_\_. Taxonomy and nomenclature notes on Uredinales. *En: Mycotaxon. Vol. 3 (1975); p.133.*

LEON-GALLEGOS, H. y CUMMINS, G. B. Uredinales (Royas) de México. Culiacán, Sinaloa, México: Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas (INIA) v. 1-2 , 1981.

LEPPIK, E. Evolutionary specialization of rust fungi (Uredinales) on Leguminosae. *En: Ann. Bot. Fennici. Vol. 9 (1972); p.135.*

LINDQUIST, J.C. Royas de la República Argentina y zonas limítrofes. Argentina: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, 1982. 574 p.

MAINS, E. B. Unusual rusts on *Nyssa* and *Urticastrum*. *En: American Journal of Botany. Vol. 8*

---

(1921); p.442.

MARCHETTI, M.A.; VECKER, F.A. and BROMFIELD, K.R. Uredial development of *Phakopsora pachyrhizi* in soybeans. *En: Phytopathology*. Vol. 65 (1975); p.822.

MOSS, E. H. The Uredo stage of the Pucciniastreae. *En: Annual Botany*. Vol. 40 (1926); p.813.

ONO, Y.; BURITICA, P. and HENNEN, J.F. Delimitation of *Phakopsora*, *Physopella* and *Cerotelium* and their species on Leguminosae. *En: Mycology Research*. Vol.96, No.10 (1992); p. 825.

\_\_\_\_\_. Taxonomy of the Chaconia-ceous genera (Uredinales). *En: Trans - Mycology Society (Japón)*. Vol. 24 (1983), p.369.

PARDO CARDONA,V.M. Potencialidad del uso de "Royas" (Fungi-Uredinales) como bioreguladores de malezas en el cultivo de café (*Coffea arabica* L.) en Colombia. *En: Revista ICNE (Medellín)*. Vol. 6, No. 2 (1997); p.19-25.

SATHE, A. V. Morphology and classification of Uredinia. *En: Kavaka* Vol. 5 (1972); p.59.

SAVILE, D.B.O. Fungi as aids in higher plant classification. *En: Botany Review*. Vol. 45; No. 4 (1979); p.377.

\_\_\_\_\_. Raveneliaceae revisited. *En: Canadian Journal of Botany*. Vol. 67 (1989); p. 2.983.

\_\_\_\_\_. Evolution of the rust fungi (Uredinales) as reflected by their ecological problems. *En: Evolution Biology*. Vol. 9 (1976); p.137.

Recibido: Marzo 1 de 1999

Aceptado: Mayo 11 de 1999

kopsoraceae.....

---