

EFFECTO DE MEZCLAS Y UNIDAD DEL ÁREA DEL GENOTIPO SOBRE EL INCREMENTO PROGRESIVO DE *Hemileia vastatrix* BERK. Y BR.

Juan Carlos Arias Suárez*

ARIAS S., J.C. Efecto de mezclas y unidad del área del genotipo sobre el incremento progresivo de *Hemileia vastatrix* Berk. y Br. Revista Cenicafé 70(2):30-44. 2019

La durabilidad de la resistencia para una enfermedad de alto impacto económico como la roya del café (*H. vastatrix*) es un elemento clave para la sostenibilidad de *Coffea arabica* L. Para alcanzarla, se planteó la diversidad genética como estrategia. El objetivo de esta investigación fue validar, usando evaluaciones entre 1995 y 2017 en dos poblaciones, el efecto que tienen las mezclas y la unidad de área de genotipo (UAG) sobre el progreso de *H. vastatrix* en derivados de Caturra x Híbrido de Timor 1343/1.574. La población uno (P1) conformada por una mezcla diversa de genotipos establecidos aleatoriamente en 1977, vs. la población dos (P2) establecida en 1991, conformada por mezcla de genotipos dispuestos en surcos de cuatro plantas. Los resultados obtenidos indican una rápida presencia de razas compatibles con todos los genotipos, que incrementaron su nivel a través del tiempo. No obstante, en P1 se estabilizó en el estrato bajo y medio del árbol, mientras que en P2 continuó su avance hasta afectar todos los estratos. La prueba de suma de rangos de Wilcoxon mostró diferencias altamente significativas ($p=0.001$) en el 55% de las evaluaciones realizadas, donde períodos altamente favorables para la enfermedad redujeron temporalmente el efecto de la mezcla de genotipos. Las observaciones confirman el efecto estabilizador de esta estrategia y las implicaciones desfavorables cuando la UAG es alta. Estas concuerdan con los registrados en los campos comerciales y se espera que la estrategia elegida permita una resistencia duradera, ante el actual aumento en Colombia del área cultivada en estas variedades.

Palabras clave: *Coffea arabica*, cultivar compuesto, resistencia a enfermedades, pérdida resistencia, diversidad genética.

EFFECT OF MIXTURES AND GENOTYPE AREA UNIT ON THE PROGRESSIVE INCREASE OF *Hemileia vastatrix* BERK. Y BR.

Resistance durability for a disease with high economic impact such as coffee leaf rust (*H. vastatrix*) is a key element for the sustainability of *Coffea arabica* L. To achieve it, genetic diversity was considered as a strategy. The goal of this research was to validate, using evaluations between 1995 and 2017 in two populations, the effect of mixtures and genotype area unit (GAU) on the progress of *H. vastatrix* in Caturra x Timor Hybrid 1343 / 1.574 derivatives. Population one (P1) consisted of a diverse mixture of genotypes, randomly established in 1977, vs. population two (P2) established in 1991, that consisted of a mixture of genotypes arranged in rows of four plants. The results indicate a rapid presence of races compatible with all the genotypes, which increased their level over time. However, in P1 it was stabilized in the low and medium strata of the tree, while in P2 it continued to advance until it affected all the strata. The Wilcoxon rank sum test showed highly significant differences ($p=0.001$) in 55% of the evaluations carried out, in which highly favorable periods for the disease temporarily reduced the effect of the genotypes mixture. The observations confirm the stabilizing effect of this strategy and the unfavorable implications when the GAU is high, which coincides with the records in commercial fields, and thus the chosen strategy is expected to allow a durable resistance, given the current increase in Colombia of the area cultivated in these varieties.

Keywords: *Coffea arabica*, multiline cultivar, disease resistance, resistance breakdown, genetic diversity.

*Asistente de investigación. Disciplina de Mejoramiento Genético, Centro Nacional de Investigaciones de Café, Cenicafé, Manizales, Colombia.

El recorrido histórico por la búsqueda de resistencia genética a la roya del cafeto (*Hemileia vastatrix* Berk y Bromme) contrasta con la rapidez con la que la enfermedad presenta capacidad para vencerla. En India, Srinivasan y Narasimhaswamy (1975) hacen referencia a este hecho, donde a causa de la enfermedad, variedades como Old Chik, Coorg y Kent fueron reemplazadas. Caso similar ha sido registrado recientemente con variedades como Costa Rica 95, en la cual se han observado zonas de Colombia donde ha perdido su resistencia (Cortina, Moncada y Herrera, 2012).

Las características de estos ejemplos, y los existentes en otras especies cultivadas, indican que el uso de variedades genéticamente homogéneas conduce a la rápida selección de razas con la capacidad de vencerla, existiendo excepciones (Mundt, 2002). Una de las estrategias para el control de enfermedades es el uso de mezclas de genotipos (Browning y Frey, 1969), propuesta como un intento para reducir la presión de selección hacia razas de patógenos que puedan vencer la resistencia de los cultivos (Garret y Mundt, 1999). En este tipo de sistemas, el éxito de un patógeno estará determinado por su desempeño en todas las líneas que conforman la mezcla, y la posible selección de patotipos con amplios rangos de infectividad limitaría el aumento de su agresividad (Burdón, Barret, Rebetzke y Thrall, 2014).

Las ventajas del uso de esta estrategia para alcanzar una protección duradera del cultivo frente a patógenos han sido ampliamente discutidas (Browning y Frey, 1969; Wolfe, 1985; Mundt, 2002; Burdón *et al.*, 2014). De acuerdo con estos autores, los mecanismos por los cuales actúa la mezcla de genotipos incluye: una barrera física para la propagación de inóculo entre plantas de diferentes genotipos, dilución del inóculo compatible inicial al

incrementar la distancia entre plantas de un mismo genotipo, inducción de resistencia e inhibición de razas virulentas por competencia. Sin embargo, para que los mecanismos descritos operen debe presumirse que el tejido de la planta hospedante y el inóculo del patógeno estén completamente en mezcla en el espacio (Garret y Mundt, 1999). En este sentido, de acuerdo con Wolfe (1985), el arreglo espacial ideal es aquel en que plantas susceptibles a una misma raza del patógeno no estén adyacentes, si esto no ocurre, entonces cada grupo servirá para multiplicar el inóculo más rápidamente e incrementar su tasa de dispersión a través del campo.

La mezcla mecánica de genotipos agrónomicamente homogéneos con genes de resistencia diversos ha sido ampliamente usada para el manejo de enfermedades, especialmente en cereales (Mundt, 2001). No obstante, en cultivos perennes y semiperennes donde el área ocupada por cada individuo es considerable, el uso de esta estrategia ha sido cuestionada, debido a su facultad para retener el inóculo producido, lo cual puede reducir la capacidad del efecto de las mezclas (Mundt y Leonard, 1985). En contraste a este planteamiento, en el cultivo de café (*Coffea arabica* L.) el uso de la variedad compuesta Colombia ha mostrado ser altamente efectivo en el manejo de la roya del cafeto (Moreno y Alvarado, 2000). De acuerdo con los autores, la diversidad que posee le confiere estabilidad a través del tiempo en el control de la enfermedad. La aplicación de la diversidad genética para el manejo de enfermedades limitantes en este tipo de cultivos ha sido también descrita por Didelot, Brun y Parisit (2007) en manzana (*Malus x domestica*) y otros por Mundt (2002).

Para Moreno y Alvarado (2000), la variabilidad en la incidencia de *H. vastatrix* en la mezcla de genotipos resistentes presenta una oscilación menor en comparación a los

considerados susceptibles, produciéndose el efecto conocido como amortiguador o búfer. En este sentido, Johnson (1984) estableció tres parámetros para cuantificar la eficacia de la resistencia: período de tiempo durante el cual es usada, área ocupada y la presencia de un ambiente favorable para el desarrollo de la enfermedad. Ante estos parámetros, es de considerar que el período analizado por Moreno y Alvarado (2000) podría ser considerado corto (1994 – 1999), donde el área en variedades resistente no superaba el 27% (Federación Nacional de Cafeteros-FNC, 1997) y, por lo tanto, menores valores de incidencia podrían ser esperados. En la actualidad, la aplicación de los parámetros establecidos por Johnson (1984) toman gran importancia para la caficultura colombiana, después de 35 años de uso de la estrategia de la mezcla de genotipos, ocupando el 80% de su área cafetera (FNC, 2018), y sometida a condiciones ambientales extremas. Por lo tanto, el objetivo de esta investigación fue validar el efecto de la mezcla de genotipos sobre el progreso de la roya del café, utilizando 22 años de evaluación de la enfermedad en dos poblaciones de igual origen genético, contrastantes en diversidad y unidad de área del genotipo (UAG). Esta información es de valioso interés para los programas de mejoramiento genético en la especie, especialmente para la caficultura colombiana, ante el aumento del área cafetera en variedades resistentes y la presencia de variantes compatibles con los genes de resistencia utilizados para en el manejo la enfermedad.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para la validación del efecto de la mezcla de genotipos y la unidad de área del genotipo sobre el progreso de la roya del café (*H. vastatrix*), se evaluaron dos poblaciones con genotipos avanzados (F4 y F5) provenientes

del cruzamiento de la variedad Caturra, susceptible, por el Híbrido de Timor 1343/I.574, fuente de resistencia (Tabla 1). La primera población (P1), establecida en 1977, estuvo conformada por 900 plantas F4, provenientes de 30 familias F3 (30 plantas para cada una de ellas) con diferentes patrones de segregación para los cinco genes conocidos de resistencia del Híbrido de Timor, agrupados en cinco grupos fisiológicos (GF) establecidos por el CIFC (Rodríguez, Bettencourt y Rijo, 1975). En esta población, el 58% de los individuos pertenece al GF A, con al menos cinco genes de resistencia (S_{H5} , S_{H6} , S_{H7} , S_{H8} , S_{H9}) y resistente a todas las razas conocidas para la época, el 31% al GF 1 (S_{H5} , S_{H6} , S_{H7} , S_{H9}), el 0,1% al GF 2 (S_{H5} , S_{H8}), el 3,0% al GF 3 (S_{H5} , S_{H6} , S_{H9}), el 1,0% al GF R (S_{H6}) y el 1,0% al GF E (S_{H5} , grupo susceptible), siendo los individuos restantes resistentes, sin estar asignados a un GF determinado. Los genotipos se establecieron de forma aleatoria en el campo, utilizando distancias de siembra de 1,0 m entre plantas y 2,0 m entre surcos.

La segunda población (P2), establecida a partir de 1991, estuvo conformada por la mezcla de 350 genotipos F4 y F5, pertenecientes al GF A, e incluyó 120 genotipos derivados a partir de las familias F3 evaluadas en la P1. Los genotipos se establecieron en surcos individuales de cuatro plantas (clones) cada uno, con distancias de siembra de 1,0 m entre plantas y 2,5 m entre surcos. Su distribución no obedeció a algún diseño experimental en particular; no obstante, podría ser considerado como una mezcla organizada de genotipos, donde el área ocupada por cada uno de ellos (10 m²) fue superior al ocupado por cada individuo de la P1 (2,0 m²). Ambas poblaciones se ubicaron en la Estación Experimental Naranjal (Chinchiná, Caldas) en parcelas no adyacentes, separadas por una distancia de 500 m aproximadamente entre poblaciones. En ellas se realizó el manejo agronómico

del cultivo, siguiendo las recomendaciones técnicas de Cenicafé.

El período de evaluación analizado estuvo comprendido entre 1995 y 2017, con dos evaluaciones por año, realizadas en condiciones altamente favorables para el desarrollo de la enfermedad. Teniendo en cuenta que la enfermedad se detectó en la región posterior al establecimiento de la P1, en esta inicialmente se realizaron observaciones de presencia/ausencia, y solo a partir de 1995 se inició un programa de evaluación sistemático en ambas poblaciones. Para la medición de la resistencia se utilizó la escala de campo de Eskes y Toma-Braghini (1981), que considera el árbol como unidad de observación, asignando valores comprendidos entre 0-9, de acuerdo a la frecuencia de hojas con pústulas de roya y su posición en los diferentes estratos del árbol. En la escala valores de 0-1 se consideran como altamente resistentes, mientras que valores entre 2-9 equivalen a un aumento progresivo de la enfermedad. Sin embargo, para el análisis los valores obtenidos en cada genotipo se agruparon en las siguientes categorías de reacción: resistentes (0 y 1), sin lesiones esporulantes, hasta la presencia de una rama infectada el tercio inferior de árbol; moderadamente resistentes (2 y 3), hay un aumento en la frecuencia de pústulas, sin superar el tercio inferior del árbol; moderadamente susceptibles (4 y 5), se observa una alta frecuencia de pústulas el tercio inferior, y menor en el tercio medio o superior; susceptibles (entre 6 y 9), hay pústulas de la enfermedad en todos los estratos del árbol, siendo el valor 7, el promedio observado en variedades susceptibles para Brasil al momento de la cosecha (Eskes y Toma-Braghini, 1981).

Del total de plantas evaluadas en P1, se seleccionaron para el análisis el 55,5% de las mismas, que corresponden a aquellas donde hubo un registro continuo de la información a través del tiempo. En el caso de P2, se

evaluaron las cuatro plantas que conformaban el genotipo, no obstante, para el análisis se tomó la máxima calificación asignada por genotipo en cada periodo. De esta manera, el valor corresponde al máximo nivel que puede alcanzar la enfermedad en el genotipo, bajo unas condiciones determinadas.

Para establecer la independencia estadística de la incidencia por roya entre poblaciones, se tomaron las observaciones realizadas en cada período, sobre los genotipos derivados de siete familias F3, comunes para P1 y P2, y aplicada la prueba de suma de rangos de Wilcoxon, utilizando el software estadístico SAS versión 9.4 (SAS Institute, 2012).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Las poblaciones se establecieron con objetivos diferentes a los analizados, no obstante, su respuesta frente a la roya (*H. vastatrix*), en las evaluaciones realizadas entre 1995 y 2017, permitieron identificar un comportamiento diferencial, teniendo en cuenta un mismo origen genético. La enfermedad arribó al país en 1983 (Leguizamón, Baeza, Fernández, Moreno, Castillo y Orozco, 1992), época para la cual la P1 ya había sido establecida y, por lo tanto, permitió evidenciar de manera práctica el proceso de colonización de la enfermedad en genotipos seleccionados. En esta población, para 1985 el porcentaje de incidencia de la enfermedad no superaba el 4,0%, donde las familias A.293 y A.209, con un porcentaje de segregantes para el GF E mayor al 20%, aportaron en gran medida a la incidencia observada. A este grupo fisiológico pertenecen las variedades que fueron tradicionalmente cultivadas en el país (Típica y Caturra), con susceptibilidad a la raza II de roya, la de mayor difusión en el mundo y la primera detectada en el país (Leguizamón *et al.*, 1984). Para 1989, el porcentaje de genotipos con roya alcanzaba el 10%, debido posiblemente a la

Tabla 1. Genealogía de las familias F3, establecidas en la P1 y P2, número de genotipos evaluados y familias comunes para ambas poblaciones.

F1	Genotipos en la P1			Genotipos en la P2			F3	F2	F1	F2	F3	Genotipos en la P1	Genotipos en la P2
	F2	F3		F2	F3								
AR.1324	PL.989	A.28	22	0	0	0	AW.3089	PL.2221	Tr.958	PL.2221	AW.3089	0	2
AR.1322	PL.1406	A.40	19	0	0	0	AW.2724	PL.2205	Tr.957	PL.2205	AW.2724	0	3
AR.1322	PL.1406	A.41*	11	22	22	22	AW.2842	PL.2205	Tr.957	PL.2205	AW.2842	0	3
AR.1321	PL.1302	A.137	18	0	0	0	B.1096	PL.2094	M.2392	PL.2094	B.1096	0	9
AR.1322	PL.1409	A.151	19	0	0	0	B.1159	PL.2092	M.2392	PL.2092	B.1159	0	2
AR.1322	PL.1409	A.153	22	0	0	0	B.1160	PL.2092	M.2392	PL.2092	B.1160	0	4
AR.1322	PL.1386	A.168	18	0	0	0	B.1340	PL.2092	M.2392	PL.2092	B.1340	0	2
AR.1322	PL.1386	A.170*	14	14	14	14	B.1322	PL.2054	M.2392	PL.2054	B.1322	0	12
AR.1322	PL.1402	A.192*	10	26	26	26	B.1330	PL.2054	M.2392	PL.2054	B.1330	0	2
AR.1322	PL.1404	A.203	12	3	3	3	B.1027	PL.2036	M.2391	PL.2036	B.1027	0	22
AR.1322	PL.1404	A.206	17	0	0	0	B.1029	PL.2036	M.2391	PL.2036	B.1029	0	3
AR.1322	PL.1378	A.208	26	0	0	0	B.1030	PL.2036	M.2391	PL.2036	B.1030	0	20
AR.1322	PL.1378	A.209	17	0	0	0	B.1224	PL.2036	M.2391	PL.2036	B.1224	0	1
AR.1324	PL.1000	A.219*	18	20	20	20	B.1141	PL.2030	M.2391	PL.2030	B.1141	0	1
AR.1324	PL.1000	A.221	15	0	0	0	B.1144	PL.2030	M.2391	PL.2030	B.1144	0	3
AR.1324	PL.1000	A.222*	13	4	4	4	B.1147	PL.2030	M.2391	PL.2030	B.1147	0	2
AR.1322	PL.1372	A.240*	18	19	19	19	B.1148	PL.2030	M.2391	PL.2030	B.1148	0	2
AR.1322	PL.1372	A.241	15	1	1	1	B.1281	PL.2030	M.2391	PL.2030	B.1281	0	1
AR.1322	PL.1382	A.248	18	0	0	0	B.1289	PL.2030	M.2391	PL.2030	B.1289	0	7

Continúa...

...continuación.

F1	Genotipos en la P1			Genotipos en la P2			F3	F2	F1	F2	F3	Genotipos en la P1	Genotipos en la P2
	F2	F3	Genotipos en la P1	F2	F3	Genotipos en la P2							
AR.1322	PL.1378	A.293	23	1	M.2391	PL.2030	B.1290	0	11				
AR.1322	PL.1404	A.321	17	1	M.2387	PL.1979	AX.2383	0	4				
AR.1322	PL.1404	A.322	13	1	M.2387	PL.1979	B.1171	0	8				
AR.1322	PL.1404	A.323	15	0	M.2387	PL.1979	B.1176	0	3				
AR.1322	PL.1386	A.388	21	0	M.2386	PL.1902	B.1233	0	6				
AR.1322	PL.1386	A.394	21	0	M.2386	PL.1902	B.1239	0	7				
AR.1324	PL.1000	A.399	13	1	M.2386	PL.1889	B.1361	0	10				
AR.1324	PL.1000	A.403	11	0	M.2386	PL.1889	B.988	0	4				
AR.1324	PL.1000	A.404*	12	7	M.2386	PL.1859	B.1315	0	6				
AR.1324	PL.989	A.427	18	0	M.2386	PL.1859	B.1320	0	6				
AR.1322	PL.1392	A.437	15	0	M.2386	PL.1859	B.991	0	7				
M.2383	PL.767	B.1047	0	7	M.2386	PL.1859	B.995	0	5				
M.2383	PL.767	B.1308	0	2	M.2386	PL.1859	B.996	0	1				
M.2383	PL.707	AX.2342	0	3	M.2386	PL.1859	B.997	0	17				
Tr.958	PL.2228	AW.2593	0	2	M.2386	PL.1859	B.998	0	13				
Tr.958	PL.2228	AW.2599	0	3	M.2386	PL.1859	B.999	0	1				
Tr.958	PL.2228	AW.2982	0	2	BM.339	AY.2557	DT.197	0	3				
Tr.958	PL.2221	AW.2965	0	3	H.2147	AT.1409	BT.1601	0	2				

* Familias seleccionadas para análisis estadístico

presencia de razas compatibles con el gen S_H6 (GF R), las cuales habían sido observadas esporádicamente desde 1986 en el diferencial para este GF (Castillo y Leguizamón, 1992), confirmado posteriormente por Gil y Ocampo (1998). Para 1995, el 17,4% de los 500 individuos seleccionados en la P1 presentaban pústulas de la enfermedad, incidencia similar a la observada cuando se consideraba toda la población (17,6%).

En el caso de la P2, la primera evaluación realizada (1995) indicó una incidencia del 8,5%, siendo más baja que la observada en la P1. Para esta población, es de considerar que los genotipos fueron seleccionados por pertenecer al GF A, con al menos cinco genes de resistencia y, por lo tanto, resistente a todas las razas de roya conocidas para la época, mantenidas en la colección del Centro de Investigaciones de la Roya del Café (CIFC) en Oeiras, Portugal. De acuerdo con lo anterior, la presencia de genotipos con presencia de la enfermedad en la P2 es un indicativo de la existencia de razas o variantes, diferentes a las existentes en el CIFC, compatibles con estos genes de resistencia. En este sentido, evaluaciones realizadas por Alvarado y Cortina (1997) confirman este hecho, donde a pesar de que las pruebas de laboratorio del CIFC indicaban la predominancia de individuos de este GF, en el campo eran atacados por la enfermedad. Al respecto, Rozo, Escobar, Gaitán y Cristancho (2012) indican que los aislamientos de *H. vastatrix* presentes en Colombia poseen una baja diversidad genética, descendientes posiblemente de la raza II inicialmente detectada, que difieren genéticamente de los conservados en el CIFC, incluyendo la raza II proveniente de Brasil.

En ambas poblaciones la incidencia de la enfermedad continuó en aumento progresivo, alcanzando el 100% de los genotipos en un periodo inferior a cinco años (1999). El corto

tiempo transcurrido entre la aparición de la enfermedad en ambos tipos de población, una altamente diversa (P1) y otra con un número mayor de genes en cada genotipo (P2), y su generalización parece contradecir las afirmaciones de Eskes (1989) y Castillo y Leguizamón (1992). Estos autores indican que las razas de la enfermedad con la capacidad de atacar genotipos con genes de resistencia provenientes del Híbrido de Timor parecen ocurrir con lentitud, a diferencia de los genes provenientes de *C. arabica* (S_H1, S_H2 y S_H4).

Un factor de gran importancia que posiblemente influyó de manera significativa en la presión de selección hacia razas o variantes compatibles con los genes provenientes del Híbrido de Timor fue el aumento en el área cultivada en variedades con este fondo genético en la región. De acuerdo con la FNC (1997), para 1996 alcanzaban el 27% del área cafetera (234.000 ha), que se concentraban en la zona de influencia donde fueron establecidas las poblaciones bajo estudio, pioneras en la adopción. En este sentido, Alvarado y Moreno (2005) en muestreos realizados en cultivos comerciales de la zona sembrados con variedades resistentes, en 1999-2001 y 2005, encontraron que la incidencia había pasado de 39,1% a 71,0% en este periodo. Este hecho demostró la complejidad de las poblaciones del patógeno existentes en Colombia, y en particular aquellas compatibles con los factores de resistencia provenientes del Híbrido de Timor, resultado de la presión de selección ejercida con su adopción.

Es de anotar que la presencia de síntomas de la enfermedad en un genotipo específico no significa *per se* pérdida de su resistencia, debido a características propias del patógeno, la cual aumenta progresivamente la incidencia y severidad a través del tiempo. En este sentido, la agrupación de los valores asignados en las cuatro categorías de reacción definidas,

permite denotar el incremento progresivo de la incidencia de la enfermedad en cada población (Figuras 1 y 2).

Para la P1 se observa la disminución progresiva a través del tiempo en la proporción de plantas consideradas como resistentes, con un cambio notable posterior al año 2007, donde pasa del 60% al 27%. En la P2, esta disminución es más pronunciada, resaltando dos períodos de importancia, 1998 – 2000 y 2002 – 2008, donde la proporción de resistentes se redujo del 89% al 60% y del 54% al 21%, respectivamente. Para ambas poblaciones, las reducciones observadas coinciden con los eventos de La Niña registrados para la zona, donde la precipitación tuvo un incremento del 76% y 33%, respectivamente (Jaramillo, 2018). Para Cristancho, Rozo, Escobar, Rivillas y Gaitán (2012), durante estos períodos se proporcionaron las condiciones ambientales óptimas para el desarrollo del patógeno,

debido a la presencia continua de nubes que incrementaron la precipitación y disminuyeron la radiación solar y la amplitud térmica. A pesar de que para ambas poblaciones a partir de 1999 se registraban variantes de *H. vastatrix* compatibles con todos los genotipos, su avance ante similares condiciones climáticas y de manejo fue superior en la P2. Posterior a la generalización de variantes (1999), las poblaciones fueron sometidas a procesos de renovación propios del manejo agronómico del cultivo, condición propia de los sistemas de producción en el país, que de acuerdo con Rozo *et al.* (2012) contribuyen a imponer barreras que limitan el aumento y dispersión de inóculo. No obstante, para el evento de La Niña del año 2007, el entorno altamente favorable, permitió el avance de la enfermedad y, por lo tanto, valores superiores en la escala de evaluación para ambas poblaciones. En este sentido, Rozo *et al.* (2012) quienes estudiaron la diversidad genética y la agresividad de las

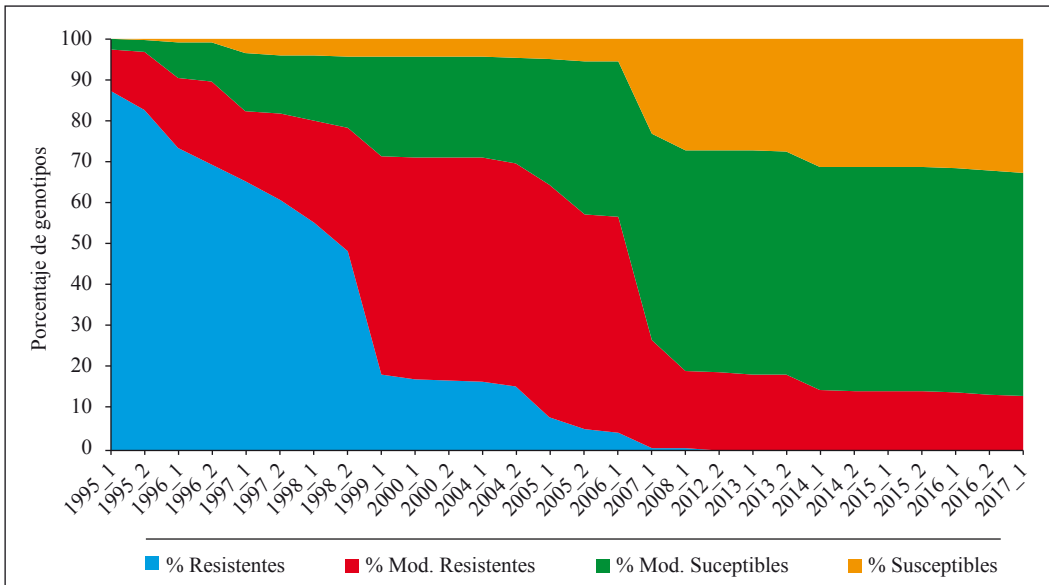


Figura 1. Aumento progresivo de la roya del café (*H. vastatrix*) sobre los 500 genotipos seleccionados pertenecientes a 30 familias, establecidos en forma aleatoria, agrupados en cuatro escalas de reacción, bajo condiciones naturales de infección en el periodo comprendido entre 1995 – 2017 (Población 1).

poblaciones de *H. vastatrix* existentes antes y después de este período, señalaron ausencia de diferencias en estos aspectos. De esta manera concluyen que la epidemia observada en Colombia durante este período, se relacionó más con la existencia de un entorno favorable, que con la aparición de nuevas variantes o por aumento en su agresividad.

Una diferencia notable entre poblaciones está directamente relacionada al incremento del porcentaje de genotipos considerados como susceptibles (calificaciones mayores a 6 en la escala de campo). En ambas poblaciones la diferencia puede considerarse significativa entre 2007 y 2010, donde el porcentaje de genotipos aumentó del 5,6% al 27% en la P1, y del 15% al 57% en la P2. Para la P1, es de anotar que los genotipos en esta categoría no continuaron en aumento significativo, alcanzando para 2017 el 32%, mientras que, para la P2 la proporción de

genotipos para esta categoría alcanzó el 70% en este período.

La P1 está conformada por una mezcla ampliamente diversa de combinaciones en genes de resistencia, donde cada planta puede representar un genotipo determinado, y la probabilidad de que dos genotipos con los mismos factores ocurran simultáneamente es baja. Entre tanto, la P2 está conformada por una mezcla de genotipos seleccionados pertenecientes a 44 familias F3, donde cuatro plantas adyacentes representan un genotipo, y al ser establecida sin un diseño particular hay mayor probabilidad que genotipos con similares factores de resistencia estén adyacentes. No obstante, las variedades obtenidas en Cenicafé (Alvarado *et al.*, 2005; Castillo y Moreno, 1988; Flórez *et al.*, 2018; Moreno, 2002), son conformadas por un esquema similar, donde el número de familias F3 que las conforman varía entre 7 y 23. Por lo tanto, es posible

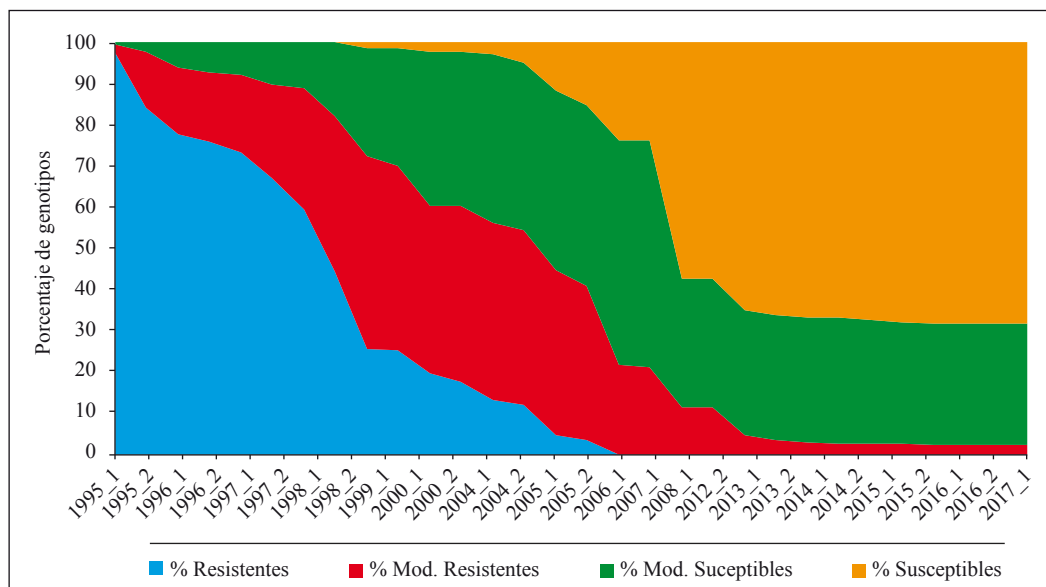


Figura 2. Incremento progresivo de la roya del café (*H. vastatrix*), sobre genotipos seleccionados establecidos en líneas de cuatro plantas (clones), agrupados en cuatro escalas de reacción, bajo condiciones naturales de infección en el período comprendido entre 1995 – 2017 (Población 2).

inferir que las diferencias observadas entre poblaciones, en relación al progreso de la enfermedad, pueden estar directamente ligadas al efecto ejercido por el área del genotipo. En primer lugar, *H. vastatrix* es un patógeno policíclico, especializado en café, que se propaga predominantemente de manera asexual (Gil, 2003). Este hecho sumado a que el área que ocupa cada planta es considerable, permite que una alta proporción de la infección observada se deba a autoinfección (inóculo producido en el mismo genotipo), comportamiento esperado en este tipo de planta (Garret y Mundt, 1999). La condición descrita tiene el potencial de mantener una presión selectiva sobre el patógeno, aumentando así su agresividad cuando el nivel de autoinfección es alto y genotipos compatibles con la enfermedad están más agregados en el espacio (Burdón *et al.*, 2014). En segundo lugar, debe ser considerado que el grado de aloinfección (inóculo proveniente de otro genotipo), en estados iniciales de la enfermedad y del cultivo puede ser bajo. Esto debido a que factores ambientales de los que depende (viento, lluvia, humedad) interactúan con características del cultivo (densidad, pendiente), de la planta (fenología, arquitectura) y la posición espacial del inóculo en el individuo (Burdón *et al.*, 2014).

No obstante, al existir inóculo compatible con cada uno de los genotipos en ambas poblaciones, el aumento inicial de la enfermedad puede deberse en mayor proporción a autoinfección; a medida que esta progresa, aumenta también el gradiente de dispersión hacia otros individuos, dándose de esta manera en la P1 el efecto de la mezcla de genotipos sobre el progreso de la enfermedad señalado por Browning y Frey (1969), Wolfe (1985), Mundt (2002) y Burdón *et al.* (2014). Entre tanto, para la P2 la disposición de cuatro clones de un mismo genotipo permitió que el intercambio de inóculo en estados avanzados

de la enfermedad se diera entre ellos, dando continuidad al avance de la enfermedad y, por lo tanto, las diferencias observadas en relación a la P1. En este sentido Mundt y Leonard (1986) indican que, en teoría la mezcla de genotipos es menos efectiva para el control de una enfermedad a medida que los individuos que comparten iguales genes de resistencia están más agregados; es decir, menores niveles de enfermedad pueden observarse en mezclas al azar de genotipos versus mezclas de filas de genotipos, tal como se observó en las dos poblaciones analizadas. Las anotaciones realizadas coinciden con las reportadas por Koizumi (2001) en la variedad multilínea de arroz Sasanishiki, donde los daños ocasionados por *Magnaporthe grisea* (añublo del arroz) eran considerablemente mayores cuando sus componentes se sembraban de forma individual en líneas adyacentes en comparación a su mezcla. Este fenómeno también ha sido observado en avena (Mundt y Leonard, 1986), trigo (Brophy y Mundt, 1991; Akanda y Mundt, 1996) y sorgo (Ngugi, King, Holt y Julian, 2001), entre otros casos (Mundt, 2002). En este sentido, Burdón *et al.* (2014) indican que, si entre el individuo donante de inóculo y el individuo receptor no existen diferencias en términos de resistencia, la aloinfección es, en sentido selectivo, igual a la autoinfección y por lo tanto se mantendrá la presión de selección.

Para la validación de las observaciones descritas, es de anotar que la P2 se conformó con individuos seleccionados por su alta resistencia a la roya (GF A), e incluyó los agrónomicamente más sobresalientes de las familias F3 evaluadas en la P1. La prueba de suma de rangos de Wilcoxon, usando las evaluaciones realizadas entre 1995 y 2017, con el objetivo de determinar el comportamiento de genotipos derivados de familias F3 comunes para ambas poblaciones, mostró diferencias estadísticas significativas entre ellas para el 55% de las evaluaciones (Tabla 2).

Tabla 2. Valores medios obtenidos de acuerdo a prueba de suma de rangos de Wilcoxon, por los genotipos pertenecientes a siete familias F3 presentes en la población 1 y la población 2, y factores climáticos predominantes para los períodos de evaluación.

Año	Semestre	Puntaje Medio		Factor Climático Área de Estudio	
		Población 1	Población 2	Período	Evento
1995	1	78,65	73,11	Julio-94/Junio-95	El Niño – Débil
	2*	67,61	90,50	Julio-95/Junio-96	Neutro
1996	1*	69,98	86,77	Julio-96/Junio-97	Neutro
	2	75,22	78,50	Julio-97/Junio-98	El Niño – Fuerte
1997	1	75,89	77,45	Julio-98/Junio-99	La Niña – Moderada
	2	70,40	86,11	Julio-99/Junio-00	La Niña – Fuerte
1998	1	74,02	80,39	Julio-07/Junio-08	La Niña – Fuerte
	2*	69,97	88,36	Julio-11/Junio-12	La Niña – Débil
1999	1	78,66	73,08	Julio-12/Junio-13	Neutro
	1*	60,80	101,23	Julio-13/Junio-14	Neutro
2000	2*	61,69	99,83	Julio-14/Junio-15	Neutro
	1	69,93	85,45	Julio-15/Junio-16	El Niño – Fuerte
2008	1*	52,93	113,65	Julio-16/Junio-17	Neutro
	1*	52,77	113,89		
2013	2*	56,69	107,71		
	1	75,29	78,40		
2014	2*	67,84	90,23		
	1*	62,33	98,82		
2015	2*	50,50	115,76		
	1	82,31	67,33		
2016	2	73,34	81,47		
	1*	63,13	97,55		

* Indican diferencias estadísticas significativas según prueba de Wilcoxon al 5%.

Entre 1995/2 y 1996/1, los genotipos de la P2 obtuvieron mayores valores en la escala de evaluación en comparación a sus genotipos relacionados establecidos en la P1, sin presentar en algún caso genotipos considerados como susceptibles a la enfermedad. En este sentido, para la P2 el porcentaje de genotipos con los menores valores en la escala de calificación (0-1) pasó del 90% al 44%, mientras en la P1 esta reducción fue del 84% al 67%, hecho que marcó las diferencias observadas.

Como ha sido mencionado, períodos de alta precipitación condicionan un entorno favorable para el desarrollo de enfermedades (Cristancho *et al.*, 2012; Rozo *et al.*, 2012). El fenómeno de La Niña observado en los años 1999/2000, 2007/2008 y 2010/2011, con aumento en la precipitación de 76%, 33% y 41%, respectivamente, en la zona de estudio (Jaramillo, 2018), y la presencia de inóculo compatible influyeron en el incremento de la enfermedad en los genotipos evaluados para

ambas poblaciones. Anterior al primer período de La Niña (1999/2000) los genotipos en las poblaciones presentaban valores bajos de la enfermedad, siendo estadísticamente similares entre ellas. No obstante, el aumento de la precipitación para el segundo semestre de 1998 ocasionó posiblemente que la enfermedad aumentara de manera significativa para la P2, difiriendo de lo observado en la P1, donde solo se incrementó para el siguiente semestre (1999/1). No obstante, a pesar de denotarse este incremento en los valores de la escala para la P1 y la P2, marcando un comportamiento estadísticamente similar, este estuvo más relacionado a frecuencia de pústulas observadas en el tercio inferior del árbol, que a la susceptibilidad de los genotipos. No obstante, ante condiciones favorables para el desarrollo de la enfermedad en los meses posteriores, los valores observados de incidencia en la P1 se redujeron, mientras que en la P2 ocurrió el caso opuesto, donde el 37% de los genotipos se catalogaron de moderada susceptibilidad.

Para 2008, las condiciones climáticas predominantes favorecieron el aumento en los niveles de la enfermedad a nivel nacional, tanto en variedades susceptibles (Rozo *et al.*, 2012) como en los genotipos evaluados. Para este período, a pesar de que en la P1 el 49% de los genotipos eran considerados resistentes, en comparación a un 23% de la P2, la prueba de rangos no indicó diferencias significativas entre poblaciones. Este comportamiento indica que, ante unas condiciones altamente favorables para el desarrollo de la enfermedad, la presencia de una alta cantidad de inóculo en el tercio inferior del árbol y una edad fisiológica favorable para su retención, el efecto de la mezcla de genotipos puede ser diluida (Burdón *et al.*, 2014). Las evaluaciones registradas entre 2009 y 2011 no permitieron comparar el comportamiento de la enfermedad entre poblaciones, no obstante, para 2012/1 (La Niña débil) y períodos posteriores en la

P2 los valores de susceptibilidad observados (83%) difieren de la P1 (8%). Por lo tanto, dada la reducción posterior en los valores de la enfermedad, el principio de diversidad que rige la P1, donde el área ocupada por cada genotipo es menor en comparación a la P2, muestra el efecto sobre la enfermedad propio de estos sistemas (Browning y Frey, 1969; Wolfe, 1985; Mundt 2002).

En este punto es importante considerar que durante este período (2008 – 2012), hubo un cambio significativo en la estructura de la caficultura debido a la adopción de variedades con resistencia a la enfermedad. De acuerdo con Rozo *et al.* (2012) para el año 2008 las variedades resistentes representaban solo el 25% del área total, pero el fomento de su adopción por programas institucionales y gubernamentales permitieron un crecimiento exponencial, de manera que en la actualidad representa el 80% del área cafetera (FNC, 2018; Rueda, 2018). Este hecho aumenta la presión de selección hacia variantes o razas compatibles con los genes de resistencia derivados del Híbrido de Timor, recurso utilizado para su obtención. De acuerdo con Crisancho, Escobar y Ocampo (2007) y Rozo *et al.* (2007), la presencia de lotes con variedades susceptibles cercanos a lotes con variedades resistentes puede diluir la presión de selección, efecto que puede reducirse cuando el área en las primeras disminuye significativamente. Teniendo en cuenta este hecho, es importante considerar que las familias analizadas como indicadoras del efecto del arreglo espacial sobre el incremento de la roya del cafeto hicieron parte de la variedad Colombia, de la cual el área cultivada no superó el 27% (Rueda, 2018), la cual difiere de la Variedad Castillo[®], utilizada desde su liberación a partir de 2005 (Alvarado, Posada y Cortina, 2005).

La utilización de variedades conformadas por la mezcla de genotipos en la caficultura

colombiana ha sido sin lugar a dudas la mejor estrategia para proporcionar una resistencia duradera para el manejo de la roya del café. De acuerdo a los parámetros establecidos por Johnson (1984), la eficacia de la resistencia solo puede ser confirmada cuando es usada por un largo período de tiempo, en una extensión considerable y en un ambiente favorable para el desarrollo de la enfermedad. Bajo estos, las variedades liberadas en Colombia desde 1983 son evidencia de este hecho (Castillo y Moreno, 1988; Alvarado *et al.*, 2005; Moreno, 2002). No obstante, ante condiciones altamente favorables para el desarrollo de la enfermedad, este estudio mostró que puede alcanzar valores de susceptibilidad similares a los observados cuando los genotipos son usados de forma individual.

En la actualidad, las evaluaciones de incidencia en los campos comerciales confirman el efecto de la estrategia de diversidad sobre el progreso de la enfermedad, los cuales en promedio no han superado el 4,0% (Flórez *et al.*, 2018). Este comportamiento podría ser esperado, debido a que se han indicado diferencias significativas entre los niveles que alcanza la enfermedad en condiciones experimentales versus comerciales, siendo por lo general menores en estas últimas (Mundt, 2001). Este aspecto podría ser verificado utilizando la P1, estandarizando los métodos de evaluación para realizar las comparaciones respectivas, con la sincronización en lo posible en la edad, fenología y manejo del cultivo.

Proporcionar una resistencia duradera frente a enfermedades es uno de los principales retos en el mejoramiento genético, y toma particular relevancia en especies de ciclo largo como el café. En la caficultura colombiana, el aumento significativo del área sembrada en variedades resistentes, que alcanza el 80% (FNC, 2018), lo enfrenta a una situación sin

precedentes, debido a la presión de selección ejercida sobre el patógeno. Ante este hecho toma particular relevancia la incorporación de genotipos con nuevos genes de resistencia para el manejo de la enfermedad, como un medio para enfrentar un patógeno complejo como la roya del café. Adicionalmente, es esencial para el aseguramiento de la resistencia, que las variedades sean acompañadas de un manejo holístico del cultivo, que disminuyan la probabilidad del desarrollo de fuertes epidemias.

AGRADECIMIENTOS

El autor expresa agradecimientos a todas las personas que durante este tiempo realizaron el registro y almacenamiento de la información, los cuales hicieron posible este trabajo. Adicionalmente a Rubén Darío Medina por su valiosa colaboración en el análisis de la información y a Carlos Ariel Ángel Calle por las valiosas asesorías brindadas.

LITERATURA CITADA

- Akanda, I. & Mundt, C. C. (1996). Effects of two-component wheat cultivar mixtures on stripe rust severity. *Phytopathology*, 86(4), 347-353.
- Alvarado, A. G., & Moreno, L. G. (2005). Cambio de la virulencia de *Hemileia vastatrix* en progenies de Caturra X Híbrido de Timor. *Revista Cenicafé*, 56(2), 110-126.
- Alvarado, A.G., Posada H.E. & Cortina, H.A. (2005). Castillo: Nueva variedad de café con resistencia a la roya. *Avances Técnicos Cenicafé*, 337, 1-8. Recuperado de <http://hdl.handle.net/10778/401>
- Alvarado, A. G., & Cortina, H. A. (1997). Comportamiento agronómico de progenies de híbridos triploides de *C. arabica* var. Caturra x (Caturra x *C. canephora*). *Revista Cenicafé*, 48(2), 73-91.
- Brophy, L. S., & Mundt, C. C. (1991). Influence of plant spatial patterns on disease dynamics, plant competition and grain yield in genetically diverse wheat populations. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 35, 1-12.

- Browning, J. A. & Frey, K. J. (1969). Multiline cultivars as a means of disease control. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 7, 355-382.
- Burdon, J. J., Barret, L. G., Rebetzke, G. & Thrall, P. H. (2014). Guiding deployment of resistance in cereals using evolutionary principles. *Evolutionary Applications*, 7, 609-624.
- Castillo, J. & Leguizamón, C. J. (1992). Virulencia de *Hemileia vastatrix* determinada por medio de plantas diferenciales de café en Colombia. *Revista Cenicafé*, 43(4), 114-124.
- Castillo, J., & Moreno, L. G. (1988). *La variedad Colombia: Selección de un cultivar compuesto resistente a la roya del café*. Manizales: Cenicafé.
- Cortina, H. A., Moncada, M. P. & Herrera, J.C. (2012). VARIEDAD CASTILLO® Preguntas frecuentes. *Avances Técnicos Cenicafé*, 426, 1-12 Recuperado de <http://hdl.handle.net/10778/410>
- Cristancho, M. A., Rozo, Y., Escobar, C., Rivillas, C. A. & Gaitán, A. L. (2012). Razas de roya: epidemias de 2008 a 2011. *Avances Técnicos Cenicafé*, 425, 1-8. Recuperado de <http://hdl.handle.net/10778/353>
- Cristancho, M. A., Escobar, C., & Ocampo, J. D. (2007). Evolución de razas de *Hemileia vastatrix* en Colombia. *Revista Cenicafé*, 58(4), 340-359.
- Didelot, F., Brun, L. & Parisi, L. (2007). Effects of cultivar mixtures on scab control in apple orchards. *Plant Pathology*, 56, 1014-1022.
- Eskes, A. B. (1989). Resistance. En: Kushallapa, A. & Eskes, A. B. (Eds.), *Coffee rust: epidemiology, resistance, and management*. (pp.171-291). Boca Ratón, Florida: CRC Press.
- Eskes, A. B., & Toma-Braghini, M. (1981). Métodos de evaluación de la resistencia contra la roya del caféto (*Hemileia vastatrix* Berk. et Br.). *Boletín Fitosanitario FAO, Italia* 29(3-4), 56 – 66.
- Federación Nacional de Cafeteros de Colombia–FNC. (2018). Sistema de información cafetera –SICA. Santafé de Bogotá, Colombia: Federacafé.
- Federación Nacional de Cafeteros de Colombia–FNC. (1997). Sistema de Información Cafetera. Encuesta Nacional Cafetera. Informe Final. Santafé de Bogotá, Colombia: Federacafé.
- Flórez., C. P., Arias, J. C., Maldonado, C. E., Cortina, H. A., Moncada, M. P., Quiroga, J., Molina, D. M., García, J. C. & Duque, H. (2018). Variedades Castillo® Zonales resistencia a la roya con mayor productividad. *Avances Técnicos Cenicafé*, 489, 1-8.
- Garret, K. A. & Mundt, C. C. (1999). Epidemiology in mixed host populations. *Phytopathology*, 8(11), 984-990.
- Gil, L. F. (2003). Roya anaranjada *Hemileia vastatrix* Berk. y Br. En: L. F. Gil, B. L. Castro., & G. Cadena. (Eds.), *Enfermedades del caféto en Colombia*. (pp. 149–163). Manizales, Colombia: Cenicafé.
- Gil, L. F., & Ocampo, J. D. (1998). Identificación de la raza XXII (V5-6) de *Hemileia vastatrix* en Colombia. *Revista Cenicafé*, 49(4), 340-344.
- Jaramillo, A. (2018). *El clima de la caficultura en Colombia*. Manizales, Colombia: Cenicafé
- Johnson, R. (1984). A critical analysis of durable resistance. *Annu. Rev. Phytopathol*, 22, 309-330.
- Koizumi, S. (2001). Rice blast control with multilines in Japan. En: Mew, T. W., Borromeo, E. & Hardy, B. (Eds.), *Exploiting biodiversity for sustainable pest management: Proceedings of the Impact Symposium on Exploiting Biodiversity for Sustainable Pest Management 21-23 August 2000, Kunming, China*. (pp. 143 – 157). Los Baños, Philippines: International Rice Research Institute.
- Leguizamón, J., Baeza, C. A., Fernández, O., Moreno, L. G., Castillo, J., & Orozco, F. J. (1984). Identificación de la raza II de *Hemileia vastatrix* Berk. y Br. en Colombia. *Revista Cenicafé*, 35(1), 26-28.
- Moreno, L. G. (2002). Nueva variedad de café de porte alto resistente a la roya del caféto. *Revista Cenicafé*, 53(2), 132-143.
- Moreno, L. G., & Alvarado, G. (2000). *La variedad Colombia: veinte años de adopción y comportamiento frente a nuevas razas de la roya del caféto*. Manizales, Colombia: Cenicafé.
- Mundt, C. C. (2018). Pyramiding for resistance durability: theory and practice. *Phytopathology*, 108(7), 792- 802.
- Mundt, C. C. (2002). Use of multiline cultivars and cultivar mixtures for disease management. *Annu. Rev. Phytopathol*, 40, 381-410.

- Mundt, C. C. (2001). Varietal diversification and disease management. En: Mew, T. W., Borromeo, E. & Hardy, B. (Eds.), *Exploiting biodiversity for sustainable pest management. Proceedings of the Impact Symposium on Exploiting Biodiversity for Sustainable Pest Management, 21-23 August 2000, Kunming, China.* (pp.135-142). Los Baños, Philippines: International Rice Research Institute.
- Mundt, C. C. & Leonard, K. J. (1986). Analisis of factors affecting disease increase and spread in mixtures of immune and susceptible plants in computer – simulated epidemics. *Phytopathology*, 76(8), 832-840.
- Mundt, C. C. & Leonard, K. J. (1985). Effect of host genotype unit area on epidemic development of crown rust following focal and general inoculations of mixtures of immune and susceptible oat plants. *Phytopathology*, 75(10), 1141-1145.
- Ngugi, H. K., King, S. B., Holt, J. & Julian, A. M. (2001). Simultaneous temporal progress of sorghum anthracnose and leaf blight in crop mixtures with disparate patterns. *Phytopathology*, 91(8), 720-729.
- Rodrigues, C. J., Bettencourt, A. J. & Rijo, L. (1975). Races of the pathogen and resistance to coffee rust. *Annu. Rev. Phytopathol*, 13, 49-70.
- Rozo, Y., Escobar, C., Gaitán, A. & Cristancho, M. (2012). Agresiveness and genetic diversity of *Hemileia vastatrix* during an epidemic in Colombia. *Journal of Phytopathology*, 160, 732-740.
- Rueda G., J. L. (2018). Cambio tecnológico y mejoras en el bienestar de los caficultores en Colombia: el caso de las variedades resistentes a roya. *Ensayos sobre economía cafetera*, 32(2017-2018), 121-152.
- Srinivasan, K. H. & Narasimhaswamy, R. L. (1975). A review of coffee breeding work done at the government coffee experiment station, Balehonnur. *Indian Coffee*, 39(10 – 11), 311-321.
- Wolfe, M. S. (1985). The current status and prospects of multiline cultivars and variety mixtures for disease resistance. *Annu. Rev. Phytopathol*, 23, 251-273.