

El café y la roya

Estrategias de
resistencia incompleta

Gabriel Alvarado Alvarado



FONC
Fondo Nacional
del Café



Ministro de Hacienda y Crédito Público
Ministro de Agricultura y Desarrollo Rural
Ministro de Comercio, Industria y Turismo
Director del Departamento Nacional de Planeación

Comité Nacional (período 1° Enero/2011 – Diciembre 31/2014)

Álvaro Peláez Gómez
Mario Gómez Estrada
Carlos Alberto Gómez Buendía
Carlos Roberto Ramírez Montoya
Luis Javier Trujillo Buitrago
Darío James Maya Hoyos
Jorge Julián Santos Orduña
Fernando Castro Polanía
Fernando Castrillón Muñoz
Javier Bohórquez Bohórquez
Crispín Villazón de Armas
Iván Pallares Gutiérrez
Jorge Cala Robayo
Camilo Gómez Montero
Alfredo Yáñez Carvajal

Gerente General

LUIS GENARO MUÑOZ ORTEGA

Gerente Administrativo

LUIS FELIPE ACERO LÓPEZ

Gerente Financiero

JULIÁN MEDINA MORA

Gerente Comercial

ANDRES VALENCIA PINZÓN

Gerente Comunicaciones y Mercadeo

LUIS FERNANDO SAMPER GARTNER

Gerente Técnico

RICARDO VILLAVECES PARDO

Director Programa de Investigación Científica
Director Centro Nacional de Investigaciones de Café
FERNANDO GAST HARDERS

Los trabajos suscritos por el personal técnico del Centro Nacional de Investigaciones de Café son parte de las investigaciones realizadas por la Federación Nacional de Cafeteros de Colombia. Sin embargo, tanto en este caso como en el de personas no pertenecientes a este Centro, las ideas emitidas por los autores son de su exclusiva responsabilidad y no expresan necesariamente las opiniones de la Entidad.

UNA PUBLICACIÓN DE CENICAFÉ

Editor: Sandra Milena Marín, I.A.

Diseño y

Diagramación: María del Rosario Rodríguez Lara

Fotografía: Gonzalo Hoyos
Archivo Cenicafé

Imprenta:

Editado en febrero de 2011

500 ejemplares

©FNC- Cenicafé 2011



GERENCIA TÉCNICA
PROGRAMA DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA

CENTRO NACIONAL DE INVESTIGACIONES DE CAFÉ
"Pedro Uribe Mejía"

Cenicafé

El café y la roya

Estrategias de resistencia incompleta

Gabriel Alvarado Alvarado*

*Investigador Principal. Coordinador Disciplina de Mejoramiento Genético. Centro Nacional de Investigaciones de Café, Cenicafe. Chinchiná, Caldas, Colombia. Hasta 31 de julio del 2010.

Chinchiná - Caldas - Colombia



Contenido

Introducción	6
Terminología para referir la evolución de <i>H. vastatrix</i> .	9
Formación de nuevas razas de <i>Hemileia vastatrix</i> en Colombia	9
Resistencia incompleta	14
Características de la resistencia incompleta observada en el campo, en derivados de Caturra X Híbrido de Timor	17
Determinismo de la resistencia incompleta a <i>Hemileia vastatrix</i> en derivados de Caturra X Híbrido de Timor	19
Aportes al conocimiento de la resistencia incompleta a <i>H. vastatrix</i> observada en derivados de Cat. x H. de T. en Colombia	23
I. Determinación del progreso de la roya y la defoliación en genotipos susceptibles y resistentes a <i>H. vastatrix</i>	23
II. Desarrollo de un método de medida de la resistencia incompleta a <i>Hemileia vastatrix</i>	33
III. Determinación de parámetros epidemiológicos asociados a la resistencia incompleta a <i>Hemileia vastatrix</i>	44
IV. Estimación del efecto de <i>H. vastatrix</i> en la producción en genotipos con resistencia incompleta y en variedad Caturra	52

V. Impacto económico del efecto de la roya en progenies de Cat. X H. de T., poseedoras de resistencia incompleta, y en la variedad Caturra	56
VI. Variación espacial de <i>H. vastatrix</i> sobre una población en mezcla de progenies de Cat. X H. de T., con resistencia incompleta	59
VII. Observaciones previas y selección de germoplasma para determinar la herencia de la resistencia incompleta en derivados de Cat. X H. de T.	73
VIII. Herencia y bases moleculares de la resistencia incompleta a <i>H. vastatrix</i> en derivados de Cat. X H. de T.	76
IX. Selección de germoplasma de la Colección Colombiana de Café por resistencia incompleta a la roya del cafeto	85

Agradecimientos	89
------------------------	-----------

Literatura citada	90
--------------------------	-----------

Introducción



La roya del cafeto (*Hemileia vastatrix*), afecta las hojas y causa defoliación del árbol, lo cual reduce el crecimiento e indirectamente, afecta la capacidad de producción de cerezas. La magnitud de su daño depende de las condiciones ambientales, de la edad de la planta, del estado de desarrollo de los frutos, de la respuesta del genotipo y de la severidad de la epidemia (35, 44).

La severidad de la enfermedad varía año a año, lo que genera la falsa impresión entre los productores de que carece de importancia económica y que es igual cultivar variedades de café susceptibles o resistentes. Sin embargo, cuando el clima favorece la enfermedad y la cosecha es abundante, la roya ocasiona grandes pérdidas en la producción en variedades susceptibles, (3, 16, 47, 48, 56, 70, 77, 78).

Ataques previos o inmediatamente posteriores a los períodos de floración principal son los más perjudiciales, porque favorecen defoliaciones tempranas que afectan

el llenado de los granos. Existe una relación directa entre los niveles de infección registrados durante el período de llenado de frutos y la reducción en producción de cerezas (70, 78). El crecimiento de los frutos se detiene, produciendo semillas de poco peso y de mal aspecto, el desarrollo vegetativo de la planta se retrasa y la producción del año siguiente se afecta negativamente (3, 56, 70).

Numerosos ensayos, conducidos en diferentes regiones de la zona cafetera colombiana, indican que el promedio de las pérdidas por la enfermedad alcanza el 23% de la producción acumulada de cuatro cosechas, cuando se cultivan variedades susceptibles (3, 16, 47, 70).

La respuesta de resistencia o susceptibilidad de las poblaciones de plantas a la enfermedad, es uno de los factores de mayor importancia para la estabilidad de la producción en presencia del patógeno. La durabilidad de la resistencia, especialmente en cultivos perennes como el café, es uno de los retos más importantes para su mejoramiento genético. Las causas y los efectos de la pérdida de la resistencia son objeto de múltiples estudios en la actualidad, pero en esencia se relacionan con un manejo de genes para que sea durable.

Sobre el manejo de genes de resistencia para asegurar su durabilidad, Moreno y Alvarado (56) hacen referencia a algunos aspectos sobre los que existe relativa coincidencia: 1. Relacionados con el hospedante – genéticos, evolutivos y ambientales – que pueden afectarla; 2. No es atributo de una clase particular de resistencia, aunque la mayoría de las evidencias favorecen a la resistencia poligénica; 3. La uniformidad genética de las variedades disminuye la durabilidad de la resistencia, mientras que la diversidad contribuye a su aumento; 4. Puede incrementarse mediante manejo adecuado de la resistencia disponible, incluyendo estrategias como el empleo regional de genes, variedades multilíneas, compuestos, mezcla de variedades, y por acumulación de genes específicos y de resistencia poligénica.

Genicafé, desde hace más de 30 años, diseñó su estrategia de diversidad genética contra epidemias (56, 57), basada en la “Teoría unificada de la protección de cultivos contra enfermedades”, propuesta por el Profesor J. A. Browning (23), según la cual “para proteger la población, la naturaleza utiliza una resistencia de tipo dilatorio que retarda la enfermedad, pero para alcanzarla emplea muchos tipos de resistencia genética y de estructuras espaciogénicas”. En la práctica, una aproximación a la misma, se ha logrado, bajo un esquema de diversidad genética, inicialmente mediante el aprovechamiento de la resistencia completa, y posteriormente con el uso simultáneo de las resistencias completa e incompleta a la enfermedad. Así, se desarrollaron las variedades Colombia y Tabi, compuestos con resistencia completa a la roya, y posteriormente, las

variedades Castillo® y Castillo® Regionales, compuestos con resistencia durable a la roya del cafeto.

El método de mejoramiento consiste en el cruzamiento entre la variedad Caturra, de amplia adaptación y aceptación entre los productores, con el Híbrido de Timor, progenitor donante de la resistencia genética a la roya y a la enfermedad de las cerezas, además poseedor de otros atributos agronómicos de interés. El proceso continúa durante cinco generaciones de autofecundación, identificando los mejores descendientes, progenies y progenitores (Figura 1).



Figura 1. Esquema de Mejoramiento para la obtención de las variedades Colombia y Castillo®.

Para ganar tiempo durante el proceso, se escoge una gran cantidad de plantas (progenitores) con base en los registros de dos o tres cosechas. Se genera una población experimental grande, pero que permite en un tiempo cercano a los quince años obtener cinco generaciones (56, 57).

La roya del cafeto fue detectada por primera vez en Colombia, en la zona cafetera central, en septiembre de 1983. A partir de muestras de urediniosporas, recolectadas en plantas de variedad Caturra afectadas por la enfermedad, se pudo establecer que se trataba de la raza II de genotipo v5 (46).

■ Terminología para referir la evolución de *H. vastatrix*.

Las combinaciones, en sentido matemático de genes de resistencia existentes en café, denominados **SHi**, y de genes de virulencia existentes en *H. vastatrix*, designados **vi**, donde **i**, identifica el número del gen, constituyen los llamados grupos fisiológicos de resistencia de la planta (hospedante) y de las razas fisiológicas de virulencia del hongo (patógeno). Tanto los grupos de resistencia como las razas fisiológicas de virulencia, se identifican arbitrariamente por una letra mayúscula, un número o un número romano.

La relación entre genes de resistencia o combinaciones de ellos, con los genes de virulencia o sus combinaciones, fue sugerido por Flor (37), en lo que universalmente se conoce como la hipótesis gen a gen de Flor.

Se usa el concepto de virulencia en el sentido empleado por Vanderplank (84), que se refiere al número de genes que posee un genotipo de virulencia (raza fisiológica de virulencia), que le permite atacar una serie de genotipos de resistencia más o menos compleja.

Las plantas diferenciales, son denominadas así, por cuanto se emplean como diferenciadoras de razas de un patógeno, como el caso de *H. vastatrix*.

■ Formación de nuevas razas de *Hemileia vastatrix* en Colombia

El fenómeno de quiebra de la resistencia completa, por aparición de nuevas razas compatibles con ellas, ha venido ocurriendo progresivamente en el tiempo (10, 12, 56, 57).

La ocurrencia cada vez más frecuente, de razas del patógeno compatibles con los genes de resistencia completa, a través de diversas combinaciones de genes de virulencia, que actúan sobre combinaciones existentes en los componentes de las variedades compuestas resistentes a la roya, constituye un fenómeno natural e irreversible, ligado a la evolución natural de los patógenos (10, 12, 29, 31, 34, 56, 57).

A partir de 1985, ya se había registrado la presencia de la roya en 22 clones de los grupos fisiológicos W (SH1, SH4, SH5), Y (SH2, SH4, SH5) y O (SH1, SH2, SH4, SH5), y la mayoría de ellos fueron afectados posteriormente durante el período 1986 a 1987. De estas observaciones se hace evidente la existencia de razas capaces de vencer los genes SH1, SH2, SH4 y SH5, solos o en combinación (28). También se comprobó la existencia del genotipo de virulencia v2, 5, 6 (28).

En 1995, se detectó la presencia del hongo en plantas del grupo fisiológico de resistencia R (SH6), que al ser inoculado sobre plantas de los grupos E (SH5) y R (SH6) confirmó que en ese aislamiento estaban presentes, al menos, los genes v5 y v6. La inoculación sobre diferenciales de los grupos 1, 2, 3, A, R y E, ratificó que se trataba de la raza XXII de genotipo v5 y v6, de acuerdo con Gil *et al.* (1998), citados por Alvarado (10, 12) y Alvarado y Moreno (56).

En contraste a lo observado en las razas patogénicas compatibles con los genes SH1, SH2 y SH4, que se generan rápidamente a partir de focos iniciales de la raza II, los aislamientos patogénicos derivados del Híbrido de Timor por cruzamiento con variedades susceptibles, parecen ocurrir con lentitud (29). Sin embargo, su identificación se dificulta notoriamente por la carencia de las plantas diferenciales o diferenciadoras de las nuevas razas del patógeno requeridas para tal fin, para esos genes o combinaciones de ellos.

La experiencia adquirida con la liberación de la variedad Colombia, compuesto resistente a la roya del cafeto, que se sembró continuamente desde 1982 hasta el 2005, muestra que la evolución de la roya sobre germoplasma de ese origen es un proceso lento (10, 12, 29, 56). Desde su liberación en 1980, en la conformación de variedad Colombia han participado más de 150 progenies F5 y F6, seleccionadas del cruce entre Caturra X Híbrido de Timor, portadoras de numerosas combinaciones de genes de resistencia provenientes del Híbrido de Timor (56, 57).

La revisión periódica de la presencia de roya en plantas de lotes comerciales sembrados con variedad Colombia muestra que han permanecido relativamente libres de la enfermedad. Sin embargo, los muestreos realizados a partir de 1990, en fincas de caficultores, para detectar plantas con presencia de roya, indican que en algunas regiones, particularmente aquellas pioneras en el proceso de adopción

de la variedad, están ocurriendo cambios en la proporción de plantas susceptibles, indicativo de la generación de nuevas razas de *H. vastatrix* compatibles con los derivados de Caturra X Híbrido de Timor (10, 12, 56).

En un muestreo limitado a regiones y fincas con niveles más altos de la enfermedad, localizadas en los departamentos de Antioquia, Caldas y Quindío, pioneros en la renovación con variedad Colombia, se corroboró el aumento progresivo de plantas con presencia de roya, indicativo de la mayor diversidad genética de virulencia de *H. vastatrix* (10, 12, 56).

Los cambios en la virulencia del patógeno se han reflejado en la aparición de nuevos aislamientos, capaces de infectar materiales que en un principio eran resistentes (10, 12, 56). Disponer de las plantas diferenciales para genotipos derivados de Cat. X Híbrido de Timor, es estratégico para el Programa de Mejoramiento al momento de la selección de progenies candidatas a la conformación de variedades compuestas con resistencia a la roya del cafeto.

El aumento de plantas susceptibles sobre diferenciales identificados en el Centro Internacional de las Royas del Café - CIFC (sigla en portugués), y en derivados del cruce entre el Híbrido de Timor y la variedad Caturra, que se ha registrado en diversas localidades de Colombia durante los últimos años (10, 12, 31, 56, 57), se debe probablemente a evolución por mutación genética de las razas presentes en el país.

La combinación de genes de resistencia presentes en las diferentes selecciones que conformaron la variedad Colombia, representan al menos en parte importante, la segregación de los genes de resistencia existentes en las introducciones del Híbrido de Timor de la Colección Colombiana de Café, y gracias a su disposición en mezcla de plantas, en los lotes en las fincas, interfieren limitando la multiplicación y dispersión indiscriminada de nuevas razas (10, 12, 56, 57).

La presencia de lotes sembrados con variedad Colombia, próximos a lotes de variedad Caturra, o alternados entre ellos, ejercen un efecto de dilución sobre la presión de selección, al hacer más difícil para las nuevas razas, probablemente más complejas en virulencia, competir en este huésped con las razas ya establecidas (31).

La diversidad genética de las razas de roya presentes en Colombia, usando marcadores moleculares RAPD, fue estudiada por Gouveia *et al.*, citados por Crisancho (31). Sin embargo, sus resultados no permitieron establecer asociaciones entre los patrones de bandas obtenidos, con el origen geográfico de las razas, con el espectro de virulencia o con las razas fisiológicas individuales. Este resultado obtenido por

Gouveia *et al.*, citados por Cristancho (31), sugiere la prioridad de desarrollar nuevos marcadores moleculares para *H. vastatrix*, que permitan estudiar la población del patógeno y su evolución en los materiales de café sembrados en Colombia.

La identificación y conocimiento del número de genes y la composición genética de estas razas, permitirá al Programa de Mejoramiento de Cenicafe, la conformación de variedades cuya composición de genes de resistencia sea determinada por aquellos genes de resistencia que prevengan ataques de las razas más prevalecientes y virulentas en el país.

En la actualidad, se desarrollan estudios con marcadores moleculares AFLP y SSR, los cuales se espera que sirvan para el propósito de identificar razas específicas del patógeno (31). Es importante anotar que en un futuro se espera identificar los genes de avirulencia que poseen cada una de las razas, lo que permitirá conocer aquellos de mayor prevalencia en Colombia. Con este conocimiento será posible determinar los genes de resistencia más efectivos para ser incluidos en las variedades resistentes. También será importante estudiar los niveles de virulencia y agresividad de cada una de las razas presentes en el país (31).

La experiencia de más de 25 años de cultivo intensivo con la variedad Colombia en presencia de la enfermedad, sembrada en grandes extensiones, muestra que en ella operan varios de los mecanismos de protección postulados por Browning (23), a partir de sus estudios en ecosistemas naturales para identificar aquellos responsables del equilibrio Hospedante -Patógeno (10, 12, 56, 57).

La expresión de algunos de los mecanismos de protección descritos por Browning (23), le confiere a la población una característica de “estabilidad de su resistencia a través del tiempo”, condición que es inherente a las mezclas de genotipos componentes de las variedades compuestas como Colombia, Tabi y Castillo®, que se diferencian en su reacción a la enfermedad. Los cultivos en el campo de estas variedades, presentan plantas con resistencia completa y plantas “sensibles”, pero estas últimas poseen diferentes niveles de resistencia incompleta (56). En mezclas de genotipos de esta naturaleza, la incidencia media de la enfermedad oscila menos, mientras que en variedades susceptibles la variación en los niveles de infección por roya es muy grande, en las primeras, se produce un efecto conocido como homeostasis, amortiguador o búfer (23, 24, 56, 57).

La vulnerabilidad de los genes de resistencia completa estaba prevista y para contrarrestar su efecto, el sistema de obtención de variedades con resistencia a la enfermedad se diseñó en Cenicafe usando un esquema de mejoramiento que permite hacer ajustes permanentes a la composición genética de las variedades, cuando sean necesarios (56).

La correcta elección del Híbrido de Timor como progenitor resistente y la estrategia de mejoramiento utilizada, han contribuido a que en las variedades mencionadas, existan en las mismas plantas, simultáneamente los dos tipos de resistencia – completa o resistencia a la infección e incompleta o resistencia postinfectiva – (56). Este esquema de uso de los genes de resistencia ha permitido que los responsables de resistencia específica brinden resistencia completa a la enfermedad en ausencia de las razas compatibles, y cuando se generan las nuevas razas del patógeno, la resistencia incompleta se expresa brindando protección efectiva y durable.

Los ajustes a la composición genética de las variedades con resistencia a la enfermedad, son factibles debido al desarrollo y selección permanente de nuevos materiales.

Moreno y Alvarado (56) afirman, que el esquema de mejoramiento y la generación continua de nuevos materiales mejorados tendrán implicaciones en:

1. Las variedades mejoradas con resistencia a la roya y a otras enfermedades, que se utilizarán en el futuro, estarán conformadas por mezclas de genotipos poseedores de resistencia completa e incompleta.
2. La resistencia incompleta preferiblemente de naturaleza poligénica, será el principal soporte para estabilizar el sistema, pero deberá estar reforzada por resistencia del tipo completa existente en la población.
3. La experiencia adquirida con la variedad Colombia, durante más de 25 años en presencia de la enfermedad, indica que este tipo de variedades tienen un futuro promisorio, porque son capaces de producir altos rendimientos en presencia de roya y otras enfermedades, sin necesidad de recurrir al control químico.

En el presente documento, se presentan los resultados más relevantes y de utilidad de la investigación por resistencia incompleta a la roya del cafeto en Colombia, realizados durante más de 20 años de trabajos de campo y vivero. Se resumen y destacan los resultados de mayor impacto obtenidos en cerca de 100 experimentos, en los cuales se ha evaluado la progenie de 1.182 progenitores de interés, de diferente origen, existentes en la Colección Colombiana de Café (C.C.C.).

El conocimiento generado es de valor para el diseño de estrategias de manejo de genes en variedades poseedoras de resistencia completa e incompleta a la enfermedad, con el propósito de alcanzar resistencia durable a la roya, en un cultivo como el café, sin discontinuidad en tiempo y en espacio.

Se ilustran los aspectos más sobresalientes para explicar este tipo de resistencia, especialmente la observada en los derivados de Caturra x Híbrido de Timor, que se caracteriza por una prolongada dilación en el inicio de la epidemia y una reducida tasa de progreso.

Resistencia incompleta



A diferencia de la resistencia completa que opera en el proceso de infección impidiendo su desarrollo, la otra resistencia, limita los procesos de colonización y esporulación, actuando sobre el proceso de infección, limitándolo en algún grado. Cuando existe este tipo de resistencia la colonización y la esporulación del patógeno es reducida y demorada, pero es observable, por eso se le llama resistencia incompleta o parcial. Su efecto cuantitativo se debe a la acumulación de sus componentes. Sus principales efectos son:

- Menor número de lesiones cuando se inocula con la misma cantidad de esporas del patógeno, es decir, actúa reduciendo la eficiencia de la infección.
- Prolonga el período de latencia o tiempo transcurrido entre la inoculación y la producción de esporas en al menos el 50% de las lesiones.

- Reduce la producción de esporas, cuya medida se hace por lesión o por área infectada.
- Acorta el período infeccioso o duración de la esporulación.

Estos procesos en conjunto, limitan la velocidad de desarrollo de la enfermedad. Por esta característica es que a esta resistencia también se le denomina resistencia dilatoria. Es quizá la mejor aproximación a su efecto en la planta frente al patógeno. Las epidemias son lentas y permiten que la planta produzca normalmente sin demasiado daño.

El desarrollo de la enfermedad clásicamente está descrito por la curva del interés compuesto:

$$X = X_0 e^{rt}$$

Donde **X** es la cantidad de enfermedad, depende de la cantidad inicial **X₀** y **r** es la tasa de incremento respecto de la lectura anterior. La tasa de incremento depende del área esporulante, de la cantidad de esporas por unidad de área y del período de latencia (84).

Los estudios de variación genética y selección por resistencia incompleta a la roya del cafeto se iniciaron en el Brasil en 1970 luego de la llegada de la roya a ese país. Posteriormente este tipo de investigación se inició en Kenia, Francia y Portugal, principalmente (44).

En Colombia, ante la ausencia de la enfermedad, que se registró por primera vez en el país en 1983 (47), la investigación inició con los trabajos pioneros de Cadena en 1977, hechos en el Brasil (25, 26), evaluando la expresión de la resistencia incompleta a la roya en la variedad Conilón de *Coffea canephora*. En 1983, en Francia, Leguizamón (45) evaluó en condiciones de laboratorio una serie de introducciones de Etiopía, Kenia y algunos materiales de *C. canephora* de la Colección Colombiana de Cenicafé. En 1989, en Francia, Moreno (55) estudió la variación de la resistencia incompleta en derivados de Caturra x Híbrido de Timor (Cat. X H. de T.).

A partir del año 1988, la Disciplina de Mejoramiento Genético, estableció una serie de experimentos, inicialmente con fines exploratorios para definir el método de medida de esta resistencia y generalizar su empleo en la evaluación rutinaria de germoplasma. Los primeros materiales evaluados fueron de la progenie de plantas derivadas de Cat. X H. de T., que desde el momento de la aparición de la roya del

cafeto en Colombia, mostraron claros síntomas y signos de la enfermedad, pero con escasa magnitud en su daño. Para el propósito, en un extenso plan de experimentos de campo se evaluó y seleccionó abundante germoplasma, especialmente derivado del Híbrido de Timor (H. de T.), progenitor preferencial en el programa de obtención de variedades con resistencia a la roya del cafeto.

El método de medida que se desarrolló, se basa en la cuantificación de dos variables: Defoliación y proporción de hojas afectadas, registrándolas periódicamente sobre plantas de los genotipos bajo evaluación, en años en que ocurren epidemias de magnitud importante que ameriten el control químico en variedades susceptibles como Caturra, de acuerdo con los criterios de control de la roya definidos por Cenicafé (70).

Características de la resistencia incompleta observada en el campo, en derivados de Caturra X Híbrido de Timor



En derivados de generaciones avanzadas de Cat. X H. de T., que han participado en el programa de obtención de variedades con resistencia durable a la roya del cafeto, la resistencia incompleta observada en ellos, tiene dos características principales: Prolongada dilación en el inicio de las epidemias, y reducida tasa de progreso de la enfermedad. El retraso en el inicio de las epidemias se ha estimado en múltiples experimentos, en cuatro o más meses, con relación a los genotipos y testigos susceptibles como la variedad Caturra.

Esta dilación en el progreso de la enfermedad ocasiona que en los materiales resistentes las plantas que se encuentran en pleno desarrollo, conserven una proporción elevada de sus hojas en las ramas con frutos, mientras que en los genotipos susceptibles los frutos estén soportados por ramas fuertemente defoliadas, que comprometen el llenado y calidad de los granos. Este fenómeno, permite a los materiales que poseen este tipo de resistencia incompleta, mantener sus frutos, y emitir un vigoroso crecimiento vegetativo, sobre el cual se desarrollarán las cosechas subsiguientes.

Con este método y estimando pérdidas en producción en períodos de epidemia severa, a partir de la comparación de la producción registrada sobre los mismos genotipos, en parcelas tratadas y no tratadas con control químico (2, 3), en Cenicafé se ha evaluado y seleccionado abundante germoplasma por resistencia incompleta a la roya del cafeto (3, 4, 6, 9, 29).

Lo observado en el campo, en numerosos experimentos, con el propósito de verificar la existencia y expresión de esta resistencia en materiales derivados de (Cat. x H. de T.), permite postular la hipótesis de la naturaleza inespecífica de este tipo de resistencia horizontal, en el sentido Vanderplank (84).

Determinismo de la resistencia incompleta a *Hemileia vastatrix* en derivados de Caturra X Híbrido de Timor



En la literatura se ha sugerido la existencia de resistencia residual en derivados de (Cat. x H. de T.), sin embargo, no existe acuerdo sobre el determinismo de este tipo de resistencia, que se hace visible cuando los genes responsables de la resistencia completa son vencidos por razas complementarias del patógeno. Riley (68) y Vanderplank (84), han postulado que una vez ocurre la quiebra de la resistencia específica, permanece un remanente o residuo de resistencia incompleta atribuido a los mismos genes mayores ya vencidos.

Investigaciones en el laboratorio, vivero o almácigo y campo, concuerdan en señalar la existencia de una amplia variación en resistencia incompleta, desde altos niveles hasta la completa susceptibilidad, pasando por reacciones intermedias (2, 6, 9, 13, 25, 26, 33, 34, 35, 45, 55, 56, 57, 75, 76, 79, 80, 81).

Goncalves *et al.*, citados por Eskes (34), evaluaron la resistencia existente en 60 plantas del Híbrido de Timor en la Isla de origen. Encontraron que 23 plantas no presentaron síntomas – resistencia completa - 29 presentaron clorosis y reacciones heterogéneas, y 8 fueron completamente susceptibles. En la Universidad Federal de Vicosa, se evaluó la progenie de 150 plantas F4 y F5 de (Cat. X H. de T.) y se pudo establecer que muchas plantas tenían reacción intermedia (34).

Trabajos realizados por Eskes (33), en el Instituto Agronómico de Campinas, tienden a demostrar que la resistencia incompleta en derivados del H. de T., es de naturaleza específica.

Leguizamón (45), encontró variación en la expresión de resistencia incompleta en progenies F3 de (Cat. x H. de T.), susceptibles a la raza II.

Varzea *et al.* (85), evaluaron la progenie de plantas F4 de (Cat. X H. de T.), obtenidas en Colombia, con las correspondientes razas compatibles, encontrando que cuando la resistencia completa es vencida, prevalece un alto grado de resistencia residual a la misma.

Santacreo (75, 76) afirma que la ocurrencia de esporulación junto con reacciones de hipersensibilidad es indicio de que la resistencia horizontal puede estar asociada con reacciones de resistencia vertical.

Moreno (55), encontró variación en el nivel de resistencia en progenies de (Cat. x H. de T.) de generaciones avanzadas, susceptibles a la raza II, procedentes de Colombia. La atribuyó a expresión de genes de resistencia incompleta y no a la expresión de genes SH6 a SH9, cuya combinación puede producir reacciones de resistencia completa.

Álvarez y Alvarado (13), cuantificaron los componentes de resistencia incompleta en condiciones de almácigo, sobre plantas de generaciones avanzadas de (Cat. x H. de T.). Encontraron que con frecuencia se detectan altos de niveles de expresión de resistencia incompleta de interés para el mejoramiento del café. La resistencia observada se caracterizó por mayores períodos de incubación y de latencia, mayor tiempo para el inicio de expresión de síntomas, menor producción de esporas y frecuencia de infección, y un crecimiento bastante reducido del área enferma con

relación a la variedad Caturra, testigo de susceptibilidad. Sin embargo, señalan la existencia de variabilidad en la respuesta de resistencia entre y dentro de las progenies evaluadas. Al respecto Eskes (34) discute que los genes menores son afectados por la planta y el ambiente, y que los mismos operan en forma continua en el proceso de la resistencia. Esta característica podría contribuir a explicar la variabilidad observada en la respuesta de resistencia incompleta en los materiales evaluados.

Peláez y Gil (63, 64), evaluaron en el campo los componentes de la resistencia incompleta a roya en progenies F4 a F6 de (Cat. x H. de T.), previa inoculación artificial con urediniosporas obtenidas de lesiones de los árboles bajo estudio. Los resultados indicaron que las variables período de incubación y de latencia, fueron las que mejor se relacionaron con la expresión de la resistencia incompleta existente en materiales de ese origen.

En Cenicafé, en el laboratorio e invernadero, la resistencia incompleta ha sido evaluada sobre la progenies F5 y F6 de (Cat. x H. de T.), inoculándolas artificialmente con aislamientos de *H. vastatrix* de diferente origen y virulencia. De sus trabajos, Peláez y Gil (63, 64) concluyeron que las variables que mejor caracterizan la resistencia incompleta en el laboratorio son el período de incubación, el período de latencia, el tamaño de la lesión y la densidad de esporulación, variables que permiten obtener resultados semejantes a los de las evaluaciones en el campo, hechas por estos mismos autores sobre los mismos genotipos. Con la medida de estas variables, se ha corroborado que las progenies previamente evaluadas y caracterizadas en experimentos de campo, mostraron altos niveles de resistencia incompleta (13).

El trabajo pionero de Álvarez y Alvarado (13), mostró que la reacción a la roya de la progenie de 27 progenitores de (Cat. x H. de T.), del grupo “E”, separó la respuesta en dos grupos: 1. Las que mostraron síntomas y signos de la enfermedad (6 progenitores) y 2. Las que no presentaron signos (21 progenitores), lo que indica que no completaron el monociclo de la enfermedad durante el período de las observaciones.

Rincón y Alvarado (69), usando el material caracterizado por Álvarez y Alvarado (13), usaron el método de inoculación artificial en plantas adultas directamente en el campo, definido por Peláez y Gil (63, 64); midieron los parámetros de resistencia incompleta, que mejor la caracterizan de acuerdo con los resultados y conclusiones. Hicieron las inoculaciones directamente en el campo, con aislamientos de la raza II, y una mezcla representativa de la diversidad existente, recolectada sobre los clones que componen la variedad Colombia. Encontraron que todas las progenies inoculadas mostraron mayores valores de período de incubación (PI) que el testigo Caturra, lo que retrasó la aparición de síntomas entre 8% y 56% más en tiempo. La

resistencia incompleta (postinfectiva) existente en los genotipos limitó el progreso de la colonización del tejido sano y redujo la tasa de desarrollo de los síntomas. De los 27 progenitores, uno se descartó por anomalías, 18 mostraron síntomas y signos, y 8 no presentaron signos. Sólo en 69% de los genotipos se pudo establecer el período de latencia (PL).

El total de plantas inoculadas de los 26 progenitores fue de 184; de éstas, 173 alcanzaron el PI, lo que equivale a 92% de las plantas. Los 8 genotipos que no alcanzaron el PL, estaban representados por 11 plantas que no mostraron esporulación. Las progenies que alcanzaron el PL tomaron entre 12% y 66% más en tiempo que Caturra, lo que corrobora el efecto cuantitativo de la resistencia horizontal observada, al reducir la cantidad de esporas producidas. Este efecto dilatorio retarda la reproducción del patógeno y lo limita. En Caturra, el crecimiento del tamaño medio de la lesión (TML) fue creciente durante las observaciones, en los genotipos fue significativamente menor que en el testigo. El área afectada por la enfermedad fue estadísticamente similar frente a los aislamientos de la raza II y mezcla de campo. El efecto de la resistencia, limitó el crecimiento continuo de las lesiones y redujo entre 40% y 63% el área infectada con relación a Caturra. La resistencia encontrada impide la colonización del tejido sano, limitando la reproducción del patógeno. Los resultados confirmaron los grupos homogéneos de resistencia, sugeridos por Álvarez y Alvarado (13), y también identificaron genotipos de muy alto nivel de resistencia. Se pudo establecer que el período de las observaciones empleado no fue suficiente para permitir la expresión de signos de la enfermedad en el 77,8% de los materiales, porque requieren mayores períodos de tiempo para expresar signos de la enfermedad. En el presente estudio, al 31% de los genotipos no se les pudo establecer el PL durante el período de las observaciones. Los valores obtenidos del TML mostraron que respecto a Caturra, las progenies variaron directamente en el campo entre 20% y 51%. No hubo efecto diferencial del inóculo utilizado ni del ambiente cuando se compararon las sesiones de inoculación de meses diferentes. Los genotipos mostraron diferencias significativas con el testigo, y entre ellas conformaron grupos homogéneos de resistencia, pero diferentes entre sí. Este resultado permite refinar los criterios para la selección por resistencia a roya, escogiendo aquellos genotipos con los más altos niveles de resistencia incompleta.

Trabajos recientemente concluidos, por Alvarado (11), Herrera *et al.* (40) y Romero *et al.* (71, 72, 73), en los que estudiaron en el campo la herencia de la resistencia incompleta a la roya del cafeto en nueve poblaciones generacionales derivadas de cruzamiento entre plantas seleccionadas de (Cat. X H. de T.), poseedoras de elevados niveles de resistencia incompleta a la roya, con la variedad Caturra, mostraron que se trata de una herencia compleja, de expresión cuantitativa, de inmensa utilidad para ser usada en un programa de obtención de variedades con resistencia durable a *H. vastatrix*.

Aportes al conocimiento de la resistencia incompleta a *H. vastatrix* observada en derivados de Cat. x H. de T. en Colombia



I. Determinación del progreso de la roya y la defoliación en genotipos susceptibles y resistentes a *H. vastatrix*

Durante la fase exploratoria del proyecto de “Selección por resistencia incompleta a la roya del cafeto”, desarrollado en Cenicafé, un tema prioritario fue establecer el método de medida para caracterizar en el campo los niveles de resistencia o susceptibilidad existente en genotipos en proceso de selección.

Dado que la roya afecta exclusivamente el follaje de la planta, es obvio suponer que exista una clara relación entre el desarrollo de la enfermedad y los ciclos de

crecimiento vegetativo de la misma. Establecer relaciones nítidas del progreso de la enfermedad sobre plantas de genotipos susceptibles a la roya, asociado a los períodos de crecimiento vegetativo y reproductivo, constituye un objetivo básico para la comprensión de los mecanismos de expresión de la resistencia incompleta a la roya del cafeto medida directamente en el campo (1, 29, 48, 70, 77, 78).

Estudios realizados por Arcila *et al.* (15), relativos a las fases fenológicas del cafeto en condiciones de la región central, permitieron establecer que la planta crece durante todo el año, pero especialmente presenta dos ciclos de marcada intensidad en épocas de transición entre los períodos de verano e invierno. El primer período ocurre en marzo – abril y el segundo en agosto – septiembre. Estos períodos de rápido crecimiento están relacionados con ciclos de maduración y fructificación que suceden con posterioridad al desarrollo de flores y frutos, como resultado del crecimiento previo.

En la región central existe un régimen bimodal de precipitación, que determina dos períodos de crecimiento vegetativo, los que a su vez, generan dos cosechas de magnitud variable en el año, dependiendo de la localización geográfica de la región. Floraciones correspondientes a estos períodos de crecimiento ocurren en los meses menos lluviosos del año, que en la región central corresponden a enero, febrero, julio y agosto. La concentración y magnitud de estas floraciones dependen de la duración e intensidad del período seco que antecede a la antesis. Crecimientos previos o posteriores a los dos períodos de mayor intensidad, originan floraciones de menor magnitud, que son responsables de la presencia continua de flores abiertas y de frutos maduros durante todo el año (Figura 2).

A estas dos cosechas, corresponden sendas epidemias de roya que afectan primordialmente la porción de las ramas con frutos en desarrollo en el primer semestre, que serán responsables de la cosecha que madura y se recolecta en el segundo semestre, y en la parte terminal de las ramas con flores en proceso de diferenciación que posteriormente se convertirán en frutos que serán recolectados en la cosecha de primer semestre del año siguiente.

Mediante inoculación artificial sobre hojas de diferente edad y ubicación en la planta, se ha demostrado que son igualmente susceptibles a la enfermedad. Sin embargo, es muy probable que exista una edad crítica, que está determinada por el microclima interno del follaje, sujeto a cambios a medida que la planta crece. El efecto de las altas temperaturas, mayor luminosidad y la baja humedad relativa, que ocurren en el follaje externo, que es el más joven, puede ser adverso para el proceso de infección y las fases subsiguientes de la enfermedad. En contraste, en el follaje de más edad, que es el más interno, pueden ocurrir condiciones favorables, quizá determinadas por auto sombrío, que se alcanza al aumentar la edad de las

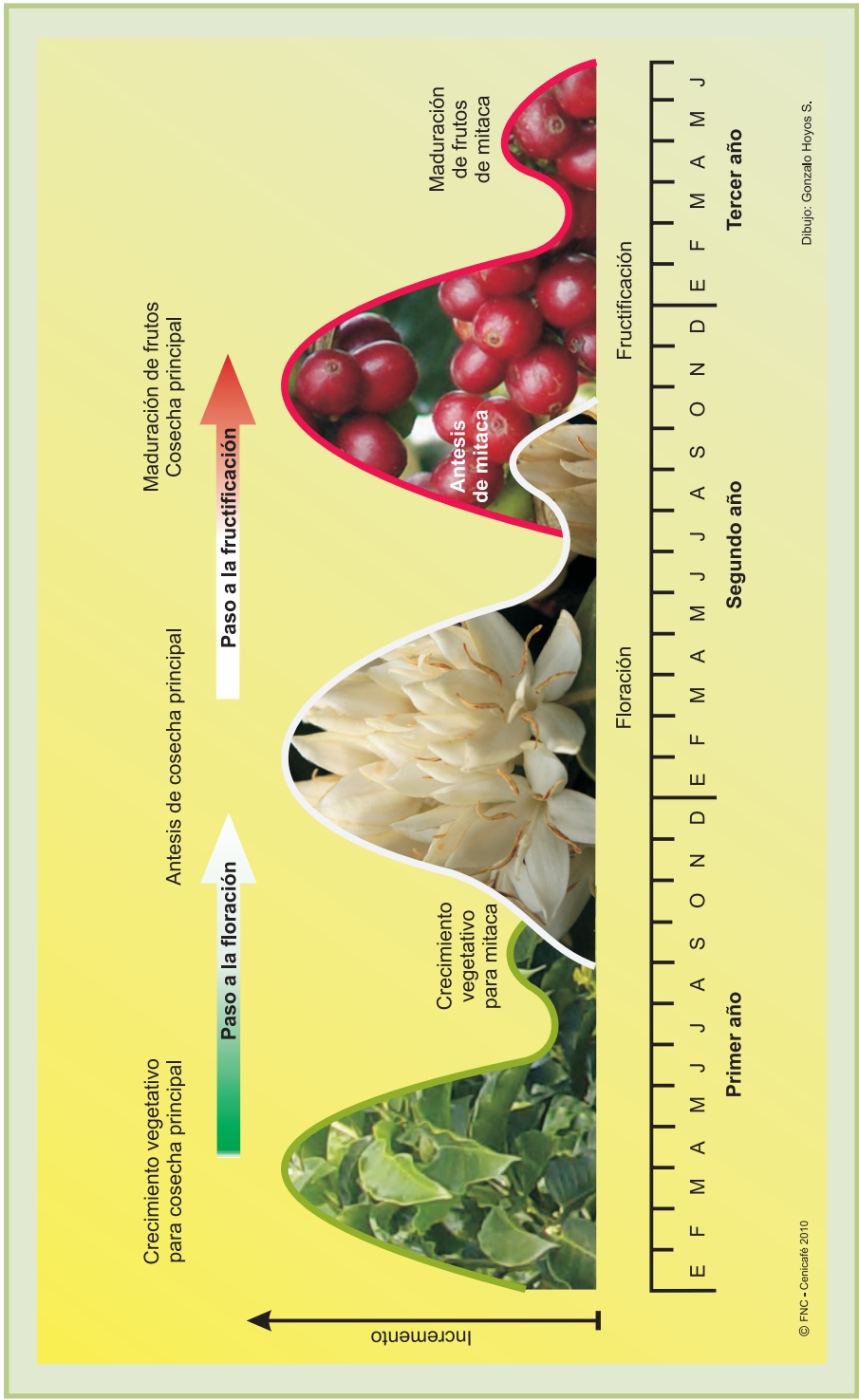


Figura 2. Etapas vegetativa y reproductiva del café, en condiciones de la región central cafetera de Colombia.

hojas. De otra manera, no se puede explicar por qué la epidemia avanza del interior de la planta, a la parte externa y que los nudos nuevos de las ramas permanezcan libres de enfermedad por períodos prolongados. Lo anterior sustenta la reiterada observación de porqué las plantas jóvenes, recién transplantadas al campo tienden a permanecer libres de roya.

Alvarado y Castillo (1), evaluaron el comportamiento de la defoliación y de la incidencia de roya, estimada como proporción de hojas afectadas por la enfermedad. Realizaron registros periódicos cada 45 días, a partir de la floración principal, con el objetivo de establecer una relación clara entre el desarrollo de la enfermedad y los ciclos de crecimiento vegetativo de las plantas.

En un experimento exploratorio de campo evaluaron el progreso de la roya y la defoliación, tomando como muestra la progenie de diez plantas derivadas del cruce entre Cat. X H. de T., que expuestas a epidemias naturales presentaban lesiones de roya nítidamente esporuladas. El objetivo fue evaluar la expresión y el efecto de la resistencia que limita el progreso de las epidemias de roya del cafeto, y que se manifiesta cuando la resistencia completa es vencida por la aparición de razas complementarias del patógeno.

De las progenies analizadas, cinco eran susceptibles y cinco presentaron reacción de resistencia que limita el proceso de infección. La reacción de resistencia o susceptibilidad la habían observado previamente en los progenitores de las líneas empleadas en su estudio, mediante estimaciones de incidencia de la enfermedad, defoliación y vigor de la planta, con referencia a testigos resistentes y susceptibles, variedades Colombia y Caturra, respectivamente. El momento para realizar la caracterización de las plantas seleccionadas correspondió con períodos en los que ocurrieron ataques severos de la enfermedad sobre el testigo Caturra, y que ameritaban el empleo de control químico para contrarrestar el efecto de la roya de acuerdo con las recomendaciones de Cenicafé (70).

En la región de la planta donde se forma la cosecha actual identificaron 5 pares de ramas (cruces) y sobre ellas midieron periódicamente la proporción de defoliación e incidencia de roya. Las numeraron de 1 a 5, siendo las ramas más antiguas los números 1, 2 y 3, y las más recientes la 4 y 5. También incluyeron dos testigos: Caturra (susceptible) y Colombia (con resistencia completa).

¿Cuáles fueron los resultados más relevantes?

Encontraron que en la planta del cafeto ocurren dos ciclos de rápido progreso de la roya, asimilables a sendas epidemias. La primera, ocurre en la parte de las ramas que

florece de enero a marzo, cuyos frutos maduran y se recolectan entre septiembre y diciembre (cosecha principal); la segunda se desarrolla en el sector que florece de agosto a septiembre, que madura y se cosecha de marzo a mayo en el año siguiente (cosecha de mitaca o de traviesa).

La relación entre los períodos de crecimiento, uno en cada semestre, con las epidemias de *H. vastatrix* que ocurren sobre la planta del cafeto, es evidente. Estos crecimientos previos a cada epidemia, aportan el follaje requerido para el futuro progreso de la enfermedad.

La observación detallada de la medida de la defoliación en ambas regiones de la planta (la más antigua y la más reciente) muestra que su proporción es mayor en el par de ramas de más edad y decrece progresivamente al disminuir la edad de las ramas.

Las curvas de progreso de la defoliación desde las ramas más antiguas a las de crecimiento más reciente, muestran un notable paralelismo que sugiere que el incremento de la defoliación es similar para todos los pares de ramas (Figura 3). La enfermedad asociada a ellas inicia primero en las ramas inferiores, las de mayor edad, y en tiempo más reciente afecta a las subsiguientes, de menor edad. La defoliación se inicia en el follaje más antiguo de la planta y se desplaza desde las ramas inferiores a las ramas altas. En cada rama la enfermedad progresa desde las hojas más próximas al tallo ortotrópico hasta las más cercanas al ápice de la misma rama.

La incidencia de la enfermedad (porcentaje de hojas afectadas por la roya) con relación a las hojas presentes en las ramas al momento de cada evaluación, se ve afectada por la defoliación. Cuando ésta se acelera, la incidencia disminuye, por efecto de dilución ocasionado por la caída de las hojas infectadas. Su reducción es drástica a partir de septiembre y octubre, meses en que la defoliación se debe no sólo al efecto de la roya sino a efectos mecánicos de la recolección de la cosecha, la edad de las hojas y otras causas diferentes al efecto de *H. vastatrix* (Figura 4).

Al comparar la incidencia de la enfermedad en genotipos resistentes y susceptibles, el contraste es muy marcado (Figura 5). La Figura muestra que bajo las condiciones climáticas del año de las observaciones, muy favorables a la epidemia de roya, la incidencia en genotipos susceptibles y en Caturra alcanzó el 50%. En los resistentes, tan solo se inició la epidemia con incidencia cercana a 2%. En la región en diferenciación floral, el efecto dilatorio de la resistencia ocasiona bajos niveles de incidencia y defoliación en materiales resistentes, lo que los diferencia nítidamente de los susceptibles en todas las épocas de observación.

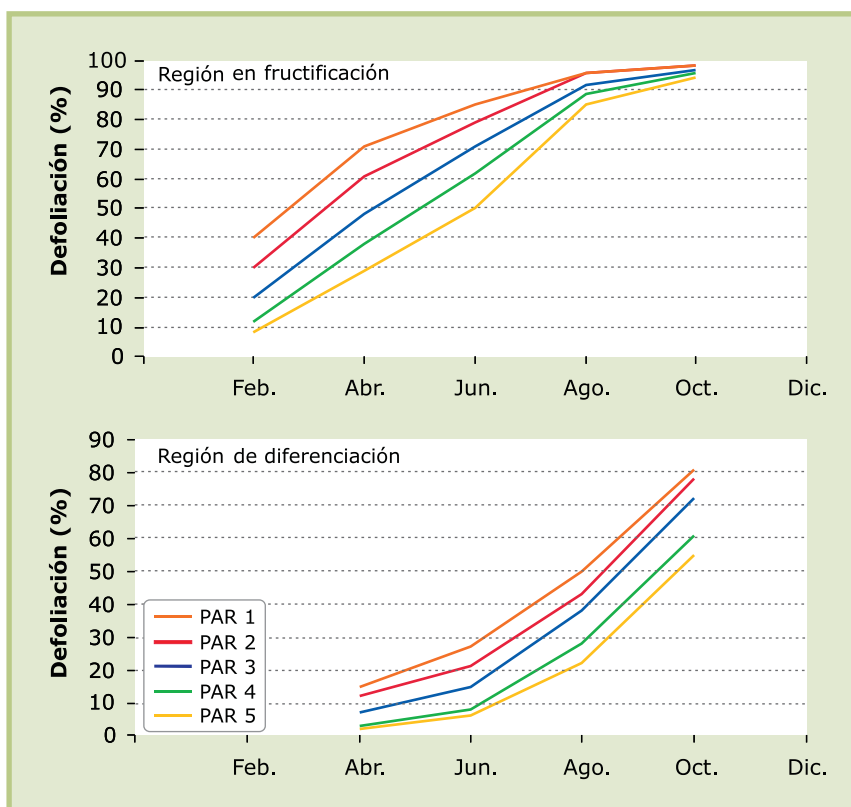


Figura 3. Promedio del porcentaje de defoliación en progenies de café susceptibles a *H. vastatrix*, en las regiones de las plantas en fructificación y diferenciación floral en cada uno de los cinco pares de ramas. Evaluación en condiciones de epidemia severa (Febrero - octubre de 1991).

La epidemia de roya es un proceso lento, que ocupa cerca de 14 a 16 meses, de los 16 a 20 meses de vida que alcanza el follaje, desde la aparición como hoja nueva hasta su senescencia y caída (1).

La enfermedad avanza continuamente desde el follaje de más edad al más reciente, en cada estrato de crecimiento vegetativo. La velocidad del avance de la enfermedad se relaciona con la disponibilidad de follaje, que depende del crecimiento vegetativo previo, que tiene su máxima actividad en marzo a abril y agosto a septiembre.

Kushalappa y Eskes (44), encontraron que dentro de una rama la severidad de la enfermedad y la probabilidad de caída de las hojas se incrementan con la edad de la misma, según la posición del nudo en la rama.

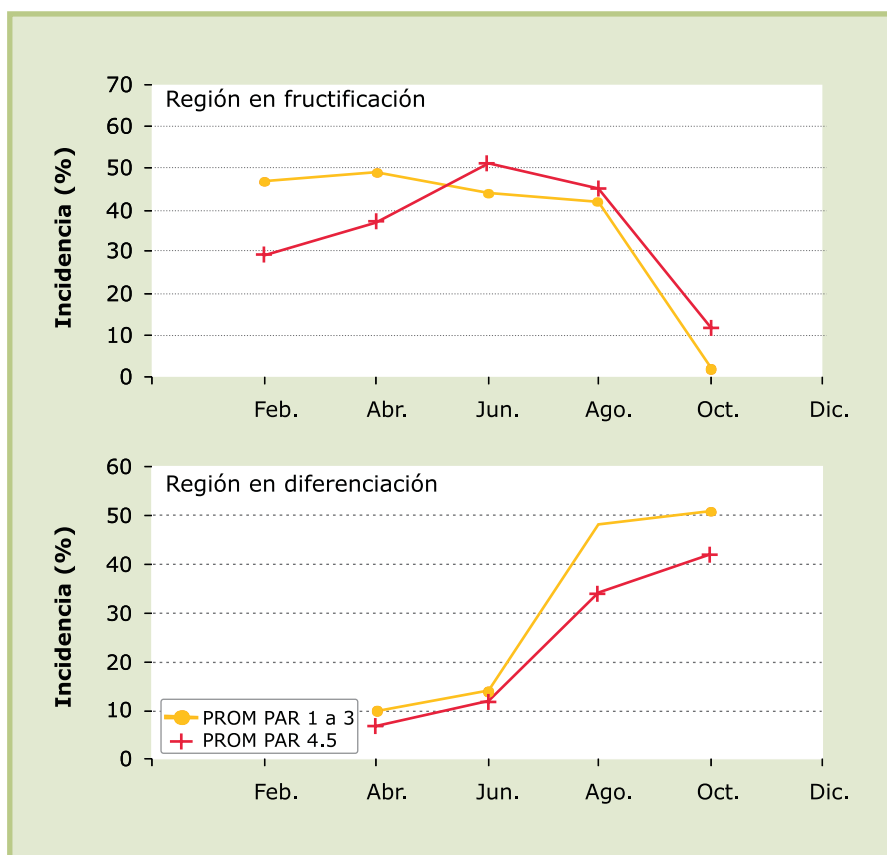


Figura 4. Porcentaje de Incidencia de *H. vastatrix* en progenies susceptibles, en las regiones de las plantas en fructificación y diferenciación, sobre cinco pares de ramas. Valores medios para las ramas más antiguas (pares 1, 2 y 3) y ramas de menor edad (pares 4 y 5). Evaluación en condiciones de epidemia severa (Febrero – octubre de 1991).

La notable regularidad observada en el avance de la enfermedad, concordante con la edad del follaje, sugiere que existe una edad crítica en que éste es afectado por la roya. Este hecho explica porqué la epidemia avanza del interior de la planta a la parte externa, y porqué los nudos nuevos permanecen sanos durante períodos prolongados de tiempo.

La defoliación afectó tanto a genotipos susceptibles como a materiales con resistencia dilatoria y a la variedad Colombia, portadora de resistencia completa a la enfermedad. La defoliación de esta última, atribuible exclusivamente a la edad de la hoja y a factores diferentes a roya, permitió establecer que las tasas de defoliación en los materiales bajo estudio, resistentes y susceptibles, son similares,

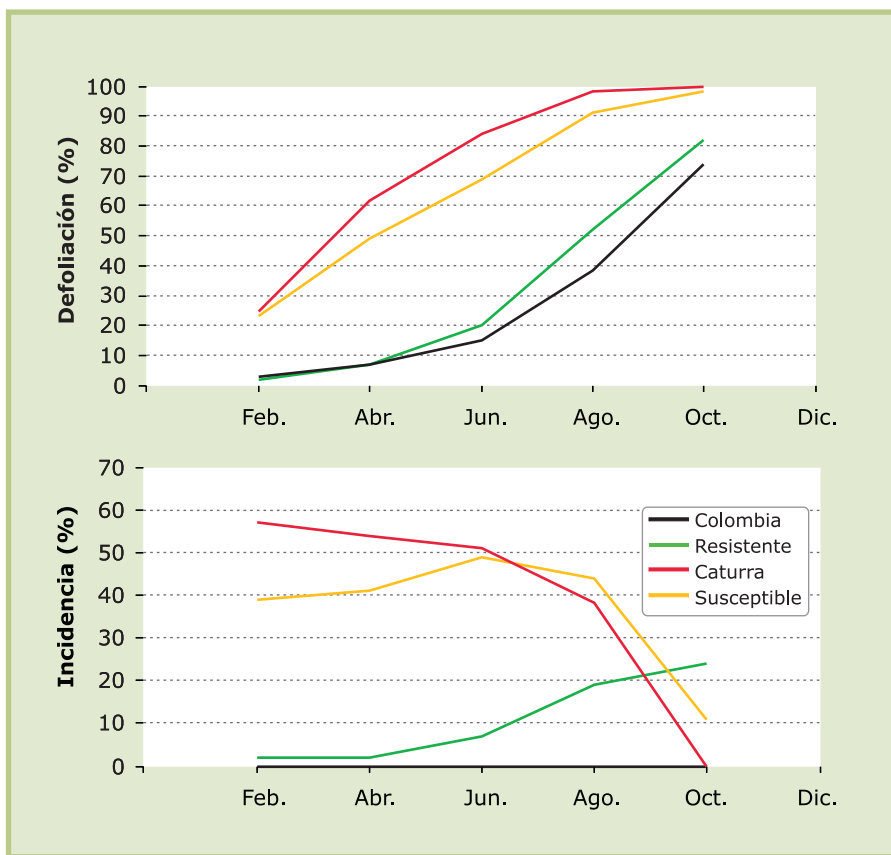


Figura 5. Porcentajes de defoliación e incidencia de *H. vastatrix* en la región en fructificación sobre cinco pares de ramas por planta en progenies susceptibles, resistentes, variedad Caturra y variedad Colombia. Evaluación en condiciones de epidemia severa (Febrero – octubre de 1991).

lo que se corroboró al ajustar ecuaciones logísticas a ambos tipos de curva. Ya se mencionó que el promedio de la vida de una hoja varía entre 16 y 20 meses, tiempo durante el cual puede ser interferida por efecto de la roya, que acelera su caída, o por factores externos como la cosecha, edad de la hoja y otros factores diferentes al efecto de la enfermedad.

El efecto de la resistencia, retrasó en cerca de 4 meses el proceso de defoliación atribuible a la roya. La importancia de esta dilación sobre la epidemia y su principal efecto, la defoliación, es evidente. En condiciones de la región central, el tiempo transcurrido entre la floración y la maduración de los frutos está cerca a los 8 meses. La resistencia dilatoria observada permitió que el desarrollo y la maduración de los

frutos transcurrieran normalmente, sin ser afectados como consecuencia de una defoliación temprana ocasionada por la roya.

En la Figura 5 se observa que en genotipos susceptibles la defoliación pasó de 56% en abril a 93% en agosto, mientras en los resistentes, en el mismo lapso de tiempo, avanzó de 9% a 45%. Este hecho, asociado al carácter exponencial de las curvas, les da una forma cóncava y convexa respecto del eje horizontal, para los genotipos susceptibles y resistentes, respectivamente. La proporción de hojas afectadas por la roya tiene una tasa de progreso notablemente menor en los resistentes que en los susceptibles.

La observación del progreso de la roya en genotipos susceptibles y en la variedad Caturra, permite concluir que la incidencia y la defoliación están estrechamente relacionadas. Cuando la defoliación afecta el 50% del follaje, la incidencia tiende a estabilizarse en valores cercanos a ese nivel. Durante el período de estabilización, es muy probable que la severidad en las hojas infectadas se incremente hasta provocar la caída de las hojas. Un análisis más concluyente para sustentar esta aseveración requiere de medidas cuidadosas de la severidad de la enfermedad sobre las hojas afectadas, particularmente en los genotipos resistentes. En el estudio analizado no se tomaron este tipo de medidas debido a la cantidad de plantas involucradas, a la dificultad del registro y además porque su medida incrementa la probabilidad de caída de las hojas al ser examinadas.

Estudios realizados en Brasil, por Silva *et al.* (79, 80), permitieron establecer las relaciones entre incidencia y severidad del patosistema *Coffea arabica* var. Catuai – *H. vastatrix*, en dos localidades y en tres años. A partir de sus observaciones, establecieron la magnitud de la asociación entre estas dos variables; con coeficientes de correlación estimados de 0,95 a 0,98. La alta asociación de estas dos variables indica que la sola medida de incidencia de la enfermedad permite estimar la severidad de la roya en genotipos susceptibles. Sin embargo, es muy probable que, como consecuencia de la resistencia dilatoria a la enfermedad, esta relación se afecte cuando se mide sobre genotipos con grados variables de resistencia incompleta a la roya.

El porcentaje de hojas afectadas, inicialmente disminuyó con lentitud, y luego con rapidez hasta menos de 10%, cuando la defoliación superó el 90%, y se favoreció por la recolección de la cosecha a partir de septiembre y octubre. Una observación similar fue reportada por Kushalappa y Eskes (44) en Brasil.

Para la comparación de genotipos del hospedante, la medida del progreso de la defoliación, requiere el registro de incidencia de la enfermedad, en un lapso de tiempo anterior al período de estabilización. En condiciones de la región central

donde se realizó la evaluación, lo ideal sería entre octubre y junio, para la región en fructificación, y de febrero a octubre para la región de diferenciación floral.

La defoliación es un fenómeno natural, que ocurre tanto en genotipos susceptibles, en genotipos poseedores de resistencia dilatoria y en la variedad Colombia, que no fue afectada por la roya por poseer resistencia completa. En esta última, la defoliación sólo debe atribuirse a la edad de la hoja, a la recolección y a causas diferentes a la roya.

La tasa de defoliación en genotipos susceptibles y resistentes es similar (Figura 6); se deduce por el ajuste de los datos a ecuaciones logísticas. En contraste, el

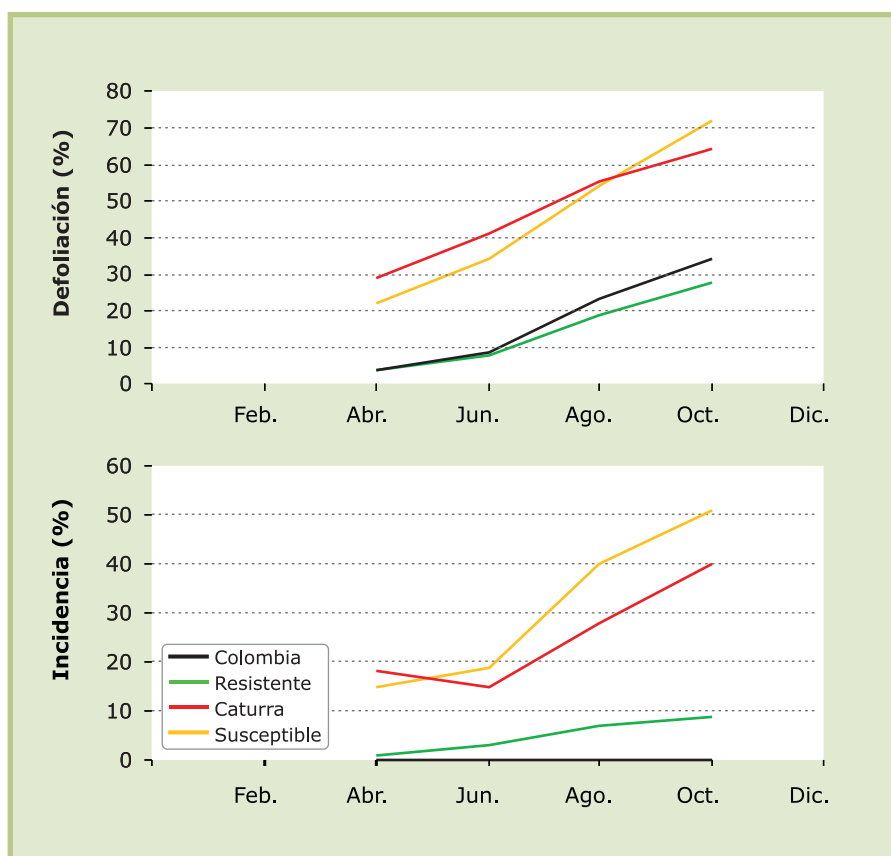


Figura 6. Porcentajes de defoliación e incidencia de *H. vastatrix* en la región en diferenciación, sobre cinco pares de ramas por planta en progenies susceptibles, resistentes, variedad Caturra y variedad Colombia. Evaluación en condiciones de epidemia severa (Febrero – octubre de 1991).

porcentaje de hojas afectadas por la roya creció a una tasa menor en los genotipos resistentes que en los susceptibles. La resistencia se manifestó en un retraso, cerca de 4 meses, en el proceso de la defoliación.

Vanderplank (84), destaca los enormes efectos cuantitativos de la resistencia que actúa sobre el proceso de infección, ya que reduce la proporción de esporas que llegan a producir pústulas en las primeras etapas de un cultivo.

Si la resistencia observada en algunas de las progenies analizadas, portadoras de resistencia dilatoria, poseen un efecto similar al sugerido por Vanderplank (84), éste podría explicar el retardo en la iniciación de la defoliación en los genotipos con este tipo de resistencia con relación a los genotipos susceptibles.

La importancia epidemiológica de esa dilación se puede apreciar, si se considera que el período crítico en el proceso de desarrollo de los frutos de las floraciones registradas entre enero y marzo, ocurre entre abril y agosto. En ese lapso de tiempo la defoliación afecta gravemente el desarrollo de los frutos.

II. Desarrollo de un método de medida de la resistencia incompleta a *Hemileia vastatrix*

Castillo y Alvarado (29), a partir de experimentos pioneros, desarrollaron el método para determinar la resistencia incompleta en café, directamente en el campo, mediante la medida de variables cuantitativas.

En estudios previos, definieron las relaciones entre ciclos de crecimiento y el progreso de la roya asociada. Separaron dos ciclos epidemiológicos que ocurren en el año, en los cuales las variables empleadas fueron clara y fácilmente medidas.

Para ilustrar el método desarrollado, se presenta una síntesis de los aspectos más relevantes descritos con detalle por Castillo y Alvarado (29):

Materiales:

Estudiaron 23 progenies de generaciones avanzadas de selección (F3, F4 y F5), provenientes de cuatro cruzamientos: Tres tenían como progenitor el Híbrido de Timor (H. de T., introducción CIFC # 1343), identificadas como H.3001, H.3004 y H.3005; el cuarto (H.2094), tuvo como fuente de resistencia a la roya la

introducción F.502, selección del café Kent, obtenida en Tanzania, y que porta el gen de resistencia SH2 (Tabla 1).

Agrupación genealógica:

Del híbrido H.3001 se evaluaron 17 progenies F5, procedentes de diferentes plantas F3 (seis del árbol A.192, seis de A.293, tres de A.222 y dos de A.206), y una planta F4 de A.293. Del H.3005 se originaron tres progenies F4, y de cada H.3004 y H.2094 una sola progenie. Se usaron como testigos variedad Caturra, referente de susceptibilidad, y variedad Colombia con resistencia completa a *H. vastatrix*. El detalle de la agrupación genealógica, se muestra en las Tablas 2 y 3 de presentación de resultados.

Diseño experimental:

Los genotipos se sembraron en un experimento de campo en bloques divididos con dos factores en franjas (con y sin control químico contra roya) y tres repeticiones (83). Cada genotipo ocupó una parcela de 20 plantas, la mitad (subparcela) se localizó en una franja con control químico contra la enfermedad y la otra mitad en una franja sin control.

Para establecer el método de medida de la resistencia incompleta en los genotipos bajo estudio, se empleó la información de las franjas sin control de la roya del cafeto. La comparación entre la producción obtenida por los genotipos en franjas, con y sin control de la enfermedad, la realizaron posteriormente Aristizábal y Duque (16), al analizar el impacto económico de la roya sobre la producción.

Tabla 1. Cruzamientos utilizados para evaluar la resistencia incompleta a la roya del cafeto.

Híbrido	Cruzamiento
H.2094	Caturra amarillo CV1 x H. de T. – I.572 – CV2
H.3001	Caturra amarillo – L.572 x H. de T.*
H.3004	Caturra rojo –L.420 x H. de T.*
H.3005	H.71** x F.502 – A.2550

* Mezcla de polen de varios árboles de la colección de variedades.
** H.71 = Caturra rojo – Merc.1198 X mundo Novo – CV.1.

Tabla 2. Genotipos agrupados por genealogía.

Híbrido No	Generación		
	F3	F4	F5
H.3001	A.192	Pr.64	BI.51
			BI.53
			BI.54
			BI.56
			BI.60
			BI.625
	A.293	Lb.490	BI.71
			BI.73
			BI.74
			BI.76
			BI.78
		Nr.157	BH.1226
		Nr.160	
	A.222	Cn.169	BI.68
	A.206	Rs.409	BI.69
			BI.499
		Rs.428	BI.107
			BI.120
H.3004	B.1276		
H.3005	B.1026		
	B.1104		
	B.1105		
H.2094	AN.620		
Testigos	Variedad Caturra (Susceptible)		
	Variedad Colombia (Resistencia completa)		

De las 30 plantas evaluadas en tres repeticiones, ubicadas en las franjas sin control de la enfermedad, se tomaron 12 plantas al azar para evaluar las variables incidencia y defoliación. Las plantas elegidas tenían intacta la zona productiva y mostraban buen vigor vegetativo.

En la zona productiva de la planta, las ramas se diferenciaban en tres sectores. Uno que soportaba los frutos en desarrollo en el primer semestre y que serían recolectados en el segundo (cosecha principal); el segundo sector presentaba flores en proceso de diferenciación que posteriormente se convertirían en los frutos responsables de la cosecha del primer semestre del año siguiente (cosecha de traviesa o de mitaca); y el tercer sector se encontraba en crecimiento vegetativo.

En cada planta seleccionada, se demarcaron con pintura cinco pares de ramas opuestas, y en cada rama cinco nudos con frutos en desarrollo. En los cinco pares

de ramas se midieron el número de nudos, hojas, hojas con roya y a partir de ellos se estableció el progreso de la enfermedad, el porcentaje de defoliación y el balance de follaje. Con este último se cuantificó la pérdida o ganancia de hojas a través de la epidemia. Los registros se realizaron en años con períodos de tiempo favorables al progreso de la roya, definidos como tal, cuando el nivel de infección sobre el testigo susceptible (variedad Caturra) superó el 10%, a los 90 días con posterioridad a la floración principal, que generalmente ocurre a finales de enero o inicios de febrero. Los registros se hicieron entre abril y octubre del año 1991. Las plantas de café se sembraron en 1988 y duraron en el campo 7 años.

Registros de campo:

Número de nudos, hojas y porcentaje de defoliación. Cada nudo genera dos hojas opuestas. Para cada rama se registraron el número de nudos (NN) y el número de hojas presentes (NHP). El número potencial de hojas (2NN) se derivó del número de nudos. El número de hojas caídas (NHC) se dedujo y de él se estimó el porcentaje de defoliación (Ecuaciones <<1>> y <<2>>):

$$\text{NHC} = 2\text{NN} - \text{NHP} \quad \text{<<1>>}$$

$$\text{Porcentaje de defoliación} = (\text{NHC}/2\text{NN}) \times 100 \quad \text{<<2>>}$$

Incidencia de roya. Porcentaje de hojas afectadas por la enfermedad (incidencia). Se estimó mediante la relación entre el número de hojas afectadas (NHA) y el número de hojas presentes al momento de cada lectura (NHP) (Ecuación <<3>>):

$$\text{Porcentaje de incidencia de roya} = (\text{NHA}/\text{NHP}) \times 100 \quad \text{<<3>>}$$

Balance de follaje (BF). Relación entre el follaje presente al momento de cada lectura con relación al observado en la primera lectura (abril), tomando como base el 100% (Ecuaciones <<4>> y <<5>>):

$$\text{BF } 2^{\text{da}} \text{ lectura (junio)} = (\text{NHP } 2^{\text{da}} \text{ lectura (junio)} / \text{NHP total } 1^{\text{a}} \text{ lectura (abril)}) \times 100 \quad \text{<<4>>}$$

$$\text{BF } 4^{\text{a}} \text{ lectura (octubre)} = (\text{NHP } 3^{\text{a}} \text{ lectura (agosto)} / \text{NHP total } 1^{\text{a}} \text{ lectura (abril)}) \times 100 \quad \text{<<5>>}$$

Los totales de las diez ramas estudiadas caracterizaron cada árbol (unidad experimental). Para cada fecha se hicieron los respectivos análisis de varianza.

Los genotipos se discriminaron en nueve grupos por su genealogía, así: Derivados de A.192, A.293, A.222, A.206, H.3004, H.3005, H.2094, variedad Caturra y variedad Colombia.

La suma de cuadrados de progenies dentro de grupos de genotipos se partieron en porciones correspondientes a cada grupo, como lo muestra la Tabla 3. Grupos con una sola progenie (H.3004, H.2094, variedad Caturra y variedad Colombia) no tienen variación dentro, por esta razón no aparecen en la Tabla 3.

Principales resultados obtenidos:

En las Tablas 4 y 5 se presentan los registros de campo, realizados en las fechas de evaluación del progreso de la incidencia de roya y defoliación, en las regiones de la planta en producción (ZP) y en diferenciación floral o crecimiento (ZC).

La progenie de las plantas F3 (A.192 y A.293) posee altos niveles de resistencia a la enfermedad, en contraste, los derivados de A.222 son susceptibles. El comportamiento de los testigos fue el esperado, la variedad Colombia no fue afectada por la roya y la variedad Caturra se mostró completamente susceptible. En la variedad Colombia el avance de la defoliación se debió a factores diferentes de la roya, como la edad de la hoja y el ocasionado por la recolección de la cosecha.

En la Figura 7 se aprecian las curvas de progreso de incidencia de la enfermedad y la defoliación ocasionada por la roya en progenies resistentes y susceptibles a la

Tabla 3. Grupos de genotipos según la genealogía, y por partición de sumas de cuadrados.

Fuente de variación	G.L
Total (árboles)	299
Genotipos	24
Árboles en genotipos	275
Genotipos	24
Grupos de genotipos	8
Progenies en grupos de fenotipos	16
Progenies en grupos de genotipos	16
Progenies en A.192	5
Progenies en A.293	6
Progenies en A.206	1
Progenies en A.222	2
Progenies en H.3005	2

Tabla 4. Incidencia de roya (%) en los sectores de la rama en fructificación (ZP) y en diferenciación floral o crecimiento (ZC), medida sobre progenies resistentes y susceptibles a *H. vastatrix*. Los genotipos se agrupan por genealogía.

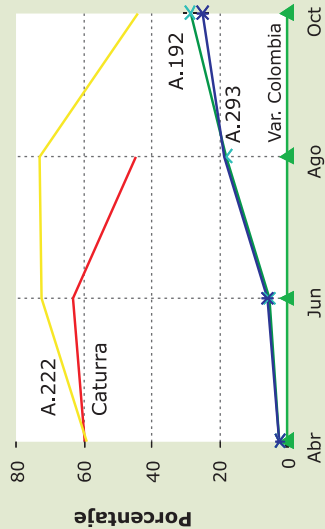
Híbrido	F3	F4	F5	Abr ZP	Jun ZP	Ago ZP	Oct ZP	Abr ZC	Jun ZC	Ago ZC	Oct ZC
H.3001	A.192	Pr.64	BI.51	3,0	6,8	19,5	27,1	0,0	0,8	3,6	6,3
			BI.53	1,7	6,4	31,6	55,8	0,0	1,0	6,9	14,2
			BI.54	1,9	8,8	19,8	36,6	0,1	0,4	4,1	8,9
			BI.56	1,0	3,1	12,5	20,2	0,1	0,5	3,4	5,7
			BI.60	2,3	3,5	16,9	24,0	0,4	0,3	2,8	7,4
			BI.625	3,4	4,1	8,3	9,7	0,2	0,2	1,3	4,8
			Media	2,2	5,4	18,1	28,9	0,1	0,5	3,7	7,7
	A.293	Lb.490	BI.71	1,2	3,7	13,6	17,1	0,0	0,6	3,0	6,7
			BI.73	1,5	1,8	12,0	9,3	0,0	0,4	2,2	8,2
			BI.74	0,3	3,4	11,3	20,9	0,0	0,4	3,4	8,4
			BI.76	1,4	6,2	19,6	29,4	0,1	0,8	3,5	4,8
			BI.78	3,0	5,2	26,1	35,6	0,0	0,2	4,2	6,9
		Nr.157	BH.1226	3,7	7,2	20,1	32,6	0,3	0,3	3,4	7,8
		Nr.160		3,4	15,5	29,8	33,1	0,7	2,0	6,3	11,4
			Media	2,1	6,1	18,9	25,1	0,2	0,7	3,7	7,7
	A.222	Cn.169	BI.68	69,8	87,8	98,2	--	12,8	19,6	54,9	65,0
			BI.69	51,6	61,9	69,5	44,4	8,3	18,6	51,2	54,7
			BI.499	56,8	67,2	48,4	--	10,7	11,4	37,2	58,5
			Media	59,4	73,2	73,0	44,4	10,6	16,5	47,7	59,4
	A.206	Rs.409	BI.107	16,1	21,8	33,5	14,3	3,6	4,6	12,2	19,0
		Rs.428	BI.120	0,5	4,6	15,7	18,3	0,1	0,7	2,0	10,2
			Media	8,3	13,2	24,2	16,5	1,9	2,6	7,1	14,6
H.3004	B.1276		Media	0,0	3,4	2,7	0,0	0,0	0,3	0,7	1,1
H.3005	B.1026			34,3	49,0	54,7	60,7	5,1	7,6	27,5	40,5
	B.1104			48,3	76,8	70,0	66,7	7,3	16,3	45,2	47,1
	B.1105			1,9	7,2	3,9	1,9	0,2	1,3	3,0	7,8
			Media	22,2	44,3	42,1	29,4	4,2	8,4	25,3	31,8
H.2094	AN.620		Media	33,4	47,8	69,9	37,1	4,3	12,0	40,2	44,3
Test	Caturra		Media	59,9	62,9	44,6	--	11,2	11,5	28,6	42,2
	Colombia		Media	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Tabla 5. Porcentaje de defoliación en los sectores de la planta en fructificación (ZP) y en diferenciación floral (ZC) media sobre progenies resistentes y susceptibles a *H. vastatrix*. Los genotipos se agrupan por genealogía.

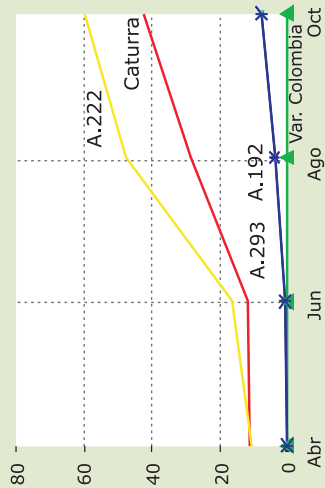
Híbrido	F3	F4	F5	Abr ZP	Jun ZP	Ago ZP	Oct ZP	Abr ZC	Jun ZC	Ago ZC	Oct ZC
H.3001	A.192	Pr.64	BI.51	4,0	13,3	40,8	71,2	0,5	1,5	4,9	26,5
			BI.53	4,1	11,7	41,9	70,1	0,8	1,6	4,7	22,5
			BI.54	3,9	12,7	45,1	72,9	0,6	1,8	5,7	24,4
			BI.56	4,2	13,0	46,6	74,6	0,2	1,4	5,8	19,1
			BI.60	2,6	9,9	35,6	69,5	0,4	1,7	4,8	24,1
			BI.625	4,4	11,9	35,2	62,9	0,7	1,2	4,0	15,6
			Media	3,9	12,1	40,9	70,2	0,5	1,6	5,0	22,0
	A.293	Lb.490	BI.71	8,7	19,9	66,3	93,9	1,8	3,7	23,5	59,4
			BI.73	8,0	19,4	52,6	81,9	1,4	3,4	10,5	34,7
			BI.74	16,5	36,3	63,1	86,4	1,8	5,9	10,9	36,4
			BI.76	7,6	21,5	60,0	89,0	1,3	3,5	11,5	40,3
			BI.78	17,2	42,5	74,2	95,8	3,0	8,6	18,0	46,7
		Nr.157	BH.1226	18,8	41,5	70,7	90,8	2,8	8,1	15,9	41,5
		Nr.160		13,5	23,8	59,7	90,4	3,0	4,5	16,9	53,5
			Media	12,9	29,3	63,8	89,7	2,2	5,4	15,3	44,6
	A.222	Cn.169	BI.68	62,3	82,1	98,8	100,0	12,2	25,5	49,7	78,8
			BI.69	51,0	69,6	89,5	95,6	7,5	16,0	43,4	77,1
			BI.499	60,3	77,6	90,4	91,3	10,2	19,6	35,2	65,9
			Media	57,9	76,4	92,9	95,9	10,0	20,4	42,8	73,9
	A.206	Rs.409	BI.107	23,9	49,5	80,1	93,5	5,5	14,1	25,6	48,8
		Rs.428	BI.120	6,3	14,7	50,7	89,9	0,6	3,0	14,2	43,5
			Media	15,1	32,1	65,4	91,6	3,0	8,5	19,9	46,2
H.3004	B.1276		Media	15,6	28,1	48,5	69,4	1,3	2,7	9,7	26,9
H.3005	B.1026			48,8	69,5	90,1	95,9	3,7	8,9	27,1	62,8
	B.1104			32,6	54,3	85,6	95,4	2,7	10,3	26,6	58,3
	B.1105			4,6	10,2	30,2	63,1	0,9	2,1	8,2	29,9
			Media	28,7	44,7	68,6	84,5	2,4	7,1	20,6	50,3
H.2094	AN.620		Media	40,4	60,7	91,3	98,8	5,4	10,7	29,8	66,7
Test	Caturra		Media	62,4	84,4	97,9	99,7	11,1	20,5	36,3	62,6
	Colombia		Media	8,1	15,4	39,4	72,6	1,5	5,4	10,3	25,5

Incidencia

Sector en Fructificación

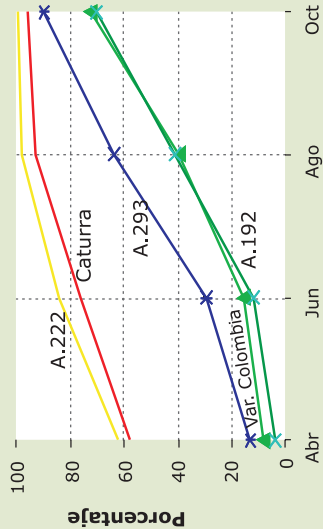


Sector en Diferenciación



Defoliación

Sector en Fructificación



Sector en Diferenciación

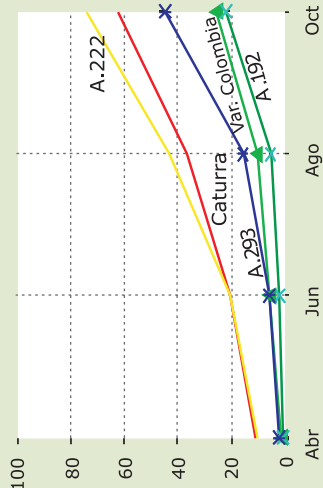


Figura 7.

Incidencia de *H. vastatrix* y defoliación consiguiente en progenies resistentes y susceptibles a roya. Como referencia las variedades Colombia (resistencia completa) y Caturra (susceptible).

roya, en los testigos Colombia (con resistencia completa) y Caturra (susceptible). Se incluyen los dos sectores en fructificación (ZP) y en diferenciación (ZC).

La primera epidemia, asociada a la porción de las ramas con presencia de frutos en abril, fecha en la que se iniciaron los registros, comenzó meses atrás, posiblemente en agosto. La curva de progreso alcanzó la mayor incidencia en junio, cuando los frutos estaban en la etapa de crecimiento acelerado. En los materiales susceptibles, la incidencia en el mes de abril superaba al 60%, y en el período junio a agosto declinó, debido al avance de la defoliación, que ya superaba al 80%. Esta magnitud de la defoliación interfiere con la correcta medida de la incidencia, de esa fecha en adelante.

En los materiales resistentes, la enfermedad se retrasó notablemente en su desarrollo; al iniciar las lecturas en abril tenían entre 2% y 6%, y entre abril a junio alcanzaron niveles de 30%. En ese mismo período la defoliación era de 70%.

La segunda epidemia, ocurrió en la región en diferenciación, y corresponde a fases de progreso de la enfermedad anteriores en su desarrollo, respecto a la primera epidemia, que ocurre en la zona productiva. En los genotipos susceptibles, en abril, la incidencia alcanzó el 11% y creció en forma exponencial hasta 60%, en octubre. En los materiales resistentes, entre abril y junio llegó al 1%, y en octubre al 8%. En la región en diferenciación, la antesis ocurre entre agosto y septiembre, y la recolección de los frutos se realiza 8 meses después.

La defoliación en la región en producción en los genotipos resistentes, varió de 4% a 13% en abril, mientras que en los materiales susceptibles alcanzó más del 60%. En estos últimos, en octubre alcanzaba el 98%, mientras que en los resistentes variaba entre 70% y 90%. Esta diferencia entre resistentes y susceptibles, de 4 a 6 meses más en el tiempo, en los genotipos resistentes, se explica por el marcado retardo del desarrollo de la enfermedad. La defoliación tardía en los materiales resistentes y en la variedad Colombia, está asociada a la senescencia de la hoja y a los daños mecánicos por cosecha, estos fenómenos normalmente ocurren a partir de agosto.

En la zona en diferenciación, la defoliación en los materiales susceptibles alcanzó el 10% en abril y creció exponencialmente hasta 75% en octubre. Los genotipos resistentes tuvieron curvas similares, pero con un retraso muy evidente de 4 ó más meses (Figura 6); en abril la defoliación era de 2% y de 45% en octubre.

La diferencia en defoliación con respecto a la variedad Colombia constituye una variable útil para estimar la resistencia en genotipos con resistencia incompleta.

¿Cómo se realiza la selección de genotipos resistentes?

Lo primero es encontrar los valores de la significancia de la varianza dentro de los grupos previamente establecidos por genealogía, como se definió en la Tabla 3, durante los meses de observación. En el experimento analizado fueron abril, junio, agosto y octubre.

Con la estimación de las varianzas se puede establecer cuáles grupos son homogéneos o si sus progenies difieren en las dos variables medidas.

La Tabla 6 presenta la síntesis de los resultados de los análisis de varianza para las variables incidencia de roya y defoliación, en los dos sectores considerados (fructificación y diferenciación), durante el período de las observaciones.

Las tres progenies del grupo de la planta F3 A.222, son claramente susceptibles, sus valores de incidencia y defoliación son similares a los medidos en el testigo Caturra. En los análisis de varianza resultaron heterogéneos, pero sus índices de susceptibilidad son tan altos que su discriminación en la práctica carece de importancia.

Tabla 6. Análisis de varianza de las variables incidencia de roya y defoliación, medidas en las porciones en fructificación (ZP) y diferenciación (ZC).

			Fructificación (ZP)				Diferenciación (ZC)			
	Progenie	G.L	Abr	Jun	Ago	Oct	Abr	Jun	Ago	Oct
Defoliación	A.192	5	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s
	A.293	6	n.s	**	n.s	n.s	n.s	n.s	**	**
	A.206	1	**	**	**	n.s	**	**	**	n.s
	A.222	2	n.s	n.s	n.s	n.s	**	**	**	n.s
	H.3005	2	**	**	**	**	n.s	**	**	**
Incidencia	A.192	5	n.s	n.s	-	-	n.s	n.s	n.s	n.s
	A.293	6	n.s	n.s	-	-	n.s	n.s	n.s	n.s
	A.206	1	**	**	-	-	**	n.s	n.s	n.s
	A.222	2	**	**	-	-	**	**	**	n.s
	H.3005	2	**	**	-	-	**	**	**	**

-: No se determinó por alta defoliación

** : Significativo (P=0,01)

ns: No significativo

Los otros grupos analizados no ofrecen dificultades. Dos progenies del A.206 son disímiles tanto en defoliación como en incidencia, su calificación fue: BI.107 susceptible y BI.120 resistente. Algo análogo ocurre con los derivados del H.3005: B.1104 y B.1026, ambos susceptibles, en tanto que B.1105 es resistente.

¿Cuál es el efecto de la roya sobre el desarrollo vegetativo de la planta?

La proporción de hojas afectadas por roya (incidencia de la enfermedad) es un índice adecuado del desarrollo del patógeno en la planta. La defoliación es efecto de ese desarrollo.

Anteriormente se mencionó que “cuando la defoliación afecta el 50% del follaje, la incidencia tiende a estabilizarse en valores cercanos a ese nivel. Durante el período de estabilización, es muy probable que la severidad se incremente hasta provocar la caída de las hojas”.

En la Figura 7, se corrobora que incidencia y defoliación crecen simultáneamente en los dos sectores de las plantas (ZP y ZC) en los que ocurren sendas epidemias.

Entre los genotipos resistentes y susceptibles las diferencias son muy evidentes. En los materiales susceptibles, el progreso de la roya es muy rápido y coincide con el desarrollo de los frutos, especialmente en la fase de crecimiento acelerado tanto en dimensión como en peso, y con la emisión y nuevo crecimiento de las ramas sobre las cuales se producirá otra cosecha, 18 meses después. La Figura 6, muestra que en esos genotipos en abril y junio la incidencia sobrepasaba el 60% en el sector en fructificación (ZP). En los genotipos resistentes la enfermedad iniciaba con al menos 4 meses de retraso, lo cual permite que el crecimiento y desarrollo de frutos y de ramas ocurra sin enfermedad o en niveles muy bajos de la misma, y con bajas proporciones de defoliación. La incidencia en estos genotipos (Figura 7) era de 2% en abril y en junio de 6%.

El estado de “pérdida (defoliación) o ganancia (nuevo crecimiento y retención)” de hojas es esencial para el llenado de los frutos, se mide durante la epidemia de roya, y se establece por el balance de follaje, así: En genotipos resistentes A.192, A.293 y variedad Colombia, en junio incrementaron su follaje en cerca de 20% respecto del follaje inicial registrado en abril (base 100%), y que posteriormente alcanzó valores de 140% en agosto. Estos incrementos corresponden a los períodos de crecimiento acelerado, que generalmente ocurre entre marzo y abril. En genotipos susceptibles la defoliación superó al nuevo crecimiento; los derivados de A.222 mostraron balances de follaje de 95% en junio y 71% en agosto. Caturra y otros materiales susceptibles pasaron de 105% a 96%.

En las plantas de café naturalmente ocurre intensa caída de hojas (defoliación) en el período comprendido entre la floración y la maduración de los frutos, especialmente por edad de las mismas o por causas ambientales. Durante la recolección, la caída de hojas se incrementa por efectos mecánicos asociados a ese proceso. Es factible suponer, que las diferencias en los niveles de defoliación entre la variedad Colombia y los materiales susceptibles (Caturra y derivados de A.222) puedan atribuirse al efecto de la roya. Estas diferencias fueron muy notables en los meses de abril, junio y agosto: 52%, 65% y 53%, respectivamente. Los genotipos resistentes A.192 y A.293 tuvieron patrones de defoliación similares a la variedad Colombia, que no fue afectada por la roya.

¿Qué características y consecuencias tiene la resistencia observada?

La resistencia incompleta a la roya del cafeto, observada en derivados de generaciones avanzadas de Cat. X H. de T., del presente estudio, posee dos características de enorme valor: Prolongada dilación en el inicio de las epidemias de *H. vastatrix* y reducida tasa de progreso de la enfermedad. Esta última característica se manifiesta nítidamente en las dos epidemias, en la región en producción (ZP) y en la región en crecimiento (ZC).

El avance de la enfermedad en los materiales susceptibles, en el período abril a junio, alcanza los máximos niveles (más de 60%), mientras que en los resistentes solo varía de 0% a 19%, en un proceso de baja tasa de progreso. Esto trae como consecuencia en genotipos susceptibles y en la variedad Caturra, que los frutos en pleno desarrollo entre junio y agosto (fase de rápido crecimiento) estén soportados en ramas gravemente defoliadas (80 a 90%); mientras que los resistentes conserven una proporción elevada de sus hojas en las ramas, acompañando el llenado normal de los frutos. Este efecto le permite a los genotipos resistentes mantener sus frutos y emitir vigoroso crecimiento vegetativo sobre el cual se formarán las futuras cosechas. Algo similar ocurre en la zona en diferenciación, en la cual la maduración y recolección de frutos ocurre entre marzo y mayo del año siguiente.

III. Determinación de parámetros epidemiológicos asociados a la resistencia incompleta a *Hemileia vastatrix*

A partir de los registros de campo de porcentaje de incidencia de la roya del cafeto, del experimento MEG0240, Alvarado y Solórzano (4, 7), estudiaron las curvas de progreso de la enfermedad en la progenie de 22 progenitores de generaciones F4, F4RC1, F5, F5RC1, derivadas de 11 cruzamientos, e incluyeron tres testigos (variedad Colombia, variedad Caturra y la progenie susceptible DQ.168). Los registros se tomaron entre junio y noviembre de 1998, en condiciones de epidemia

severa de roya, favorecida por las altas temperaturas ocurridas durante el verano de enero y febrero de ese año (Fenómeno El Niño).

La caracterización estadística de curvas de progreso y estimación de los parámetros que la describen, se realizaron para cuantificar las diferencias reales entre epidemias que ocurren sobre diferentes genotipos como consecuencia del nivel de resistencia incompleta que poseen (5, 8).

El trabajo de campo tuvo como objetivo estimar, comparar y escoger para selección, algunas variables epidemiológicas asociadas con la resistencia incompleta a la roya: Área bajo la curva de la enfermedad (AUDPC), nivel máximo de infección (Y máx.) y tasa de progreso (r), en germoplasma de café, previamente estudiado por su reacción de resistencia a *H. vastatrix*, por Alvarado y Solórzano (5, 8).

La Tabla 7, resume los resultados del progreso de la roya y la discriminación previa de los genotipos como resistentes o susceptibles. En nueve de ellos, el Híbrido de Timor participa como progenitor. El híbrido H.4075, tuvo como progenitor resistente la especie *Coffea canephora*. El híbrido H.2213 posee como uno de sus progenitores a la introducción N.197 de *Coffea arabica*. Los testigos fueron las variedades Colombia (resistente) y Caturra (susceptible).

A partir de los registros periódicos de incidencia de roya, construyeron las curvas de progreso de la enfermedad por genotipo y por repetición (5, 8).

Se ajustaron las curvas a modelos estocásticos de común uso en epidemiología vegetal (58, 62, 89), que se basan en supuestos relativos a la tasa de incremento de la enfermedad, dependiendo si la misma es función de la cantidad de enfermedad (Y_i), de la cantidad de tejido sano disponible ($1-Y_i$) o de la cantidad de enfermedad (Y_i) y del tejido disponible por infectar ($1-Y_i$).

Con los criterios de Pedroza (62), se definió el mejor ajuste de cada epidemia en particular a los modelos Lineal (Y), Logístico (L), Exponencial (E), Gompertz (G) y Monomolecular (M). De acuerdo con Campbell y Madden (27) los valores de ajuste son mayores o iguales a 50%, los cuales son adecuados en experimentos de campo (30).

Además, calcularon las variables tasa de incremento de la enfermedad (r), nivel máximo de infección (Y máx), y área bajo la curva de progreso de la enfermedad (AUDPC), de acuerdo con Neher *et al.* (58).

Neher *et al.* (58), definen la tasa de progreso de la enfermedad por el coeficiente de regresión en la relación epidemia - tiempo. Consideran que el incremento o

Tabla 7. Incidencia de la roya (%) y reacción a *Hemileia vastatrix* en genotipos de café. Experimento MEG0240. Resumen de los resultados.

Cruzamiento	Híbrido	Progenie	Incidencia de roya (1998)				Reacción a <i>Hemileia vastatrix</i>
			Jun.	Agos.	Sept.	Nov.	
C X (C x HT)	H.3075	HD.248	0,0	0,0	0,0	1,1	Resistente
	H.3075	HD.553	0,0	0,0	0,2	0,5	Resistente
	H.3084	HJ.288	4,3	15,7	18,5	10,2	Susceptible
	H.3084	HJ.902	0,3	1,2	2,4	4,1	Resistente
	H.3084	HJ.480	0,3	3,6	4,9	2,9	Resistente
	H.3084	HJ.115	2,9	4,8	8,4	6,2	Resistente
	H.3074	HJ.910	0,1	5,3	9,8	9,5	Resistente
	H.3083	DI.698	3,1	8,2	6,8	4,1	Resistente
	H.3074	HJ.730	1,0	11,3	7,4	15,0	Susceptible
	H.3076	DI.545	13,1	13,9	13,0	7,3	Susceptible
		Promedio	2,5	6,4	8,1	6,1	
(C x HT)	H.3001	DQ.632	2,8	8,7	11,2	6,5	Resistente
	H.3004	DQ.218	3,1	19,0	19,0	10,1	Susceptible
	H.3029	DI.25	55,0	52,3	49,2	31,1	Susceptible
	H.3001	DQ.751	13,0	17,0	13,7	7,2	Resistente
		Promedio	18,5	24,3	23,3	13,8	
Cy X (C x N.197)	H.2213	HD.505	28,4	46,4	38,2	22,3	Susceptible
	H.2213	HD.264	41,1	49,9	42,8	20,6	Susceptible
	H.2213	HD.279	23,5	36,6	31,9	16,0	Susceptible
	H.2213	HD.271	21,2	50,5	45,9	22,9	Susceptible
		Promedio	28,5	45,9	39,7	20,4	
Cy x (C.arabica x C. canephora)	H.4075	HF.145	0,8	6,6	10,3	7,5	Resistente
	H.4075	HF.262	0,2	0,5	1,9	1,5	Resistente
	H.4075	HF.193	0,1	1,1	3,1	1,8	Resistente
	H.4075	HF.149	0,2	3,6	5,8	4,7	Resistente
		Promedio	0,3	2,9	5,3	3,9	
Testigos	H.3001	DQ.168	58,5	55,6	47,2	32,3	Susceptible
		Caturra	55,6	61,5	53,1	32,9	Susceptible
		Promedio	57,0	58,6	50,1	32,6	
		Colombia	0,4	2,2	4,1	3,6	Resistencia completa

disminución de la misma, resulta de la interacción patógeno X hospedante X ambiente, que expresa de manera integral el desarrollo de la epidemia en un determinado patosistema. El nivel máximo de infección lo asumen como medida cuantitativa de la intensidad de la epidemia en un momento dado. El área bajo la curva de progreso de la enfermedad, lo determinan como una medida de la

variación de la epidemia en el tiempo como un todo. El AUDPC es un parámetro que permite comparar epidemias registradas sobre diferentes genotipos, aun en ausencia de ajuste a un modelo epidemiológico común; según Reynolds y Cunfer (67), constituye el parámetro más comúnmente asociado con la resistencia incompleta.

Para este trabajo Alvarado y Solórzano (4, 7), asumieron las consideraciones y supuestos relativos a los parámetros epidemiológicos descritos por estos autores (27, 30, 58, 62, 67). Efectuaron los análisis de varianza de estas variables epidemiológicas y realizaron las comparaciones entre medias de tratamientos (DMS y Dunnett al 5%), según Steel y Torrie (83) y Wright (89).

¿Cómo se comparan las epidemias?

Se construyeron las curvas de progreso de la enfermedad sobre 25 genotipos (22 progenies y 3 testigos) sembrados en el experimento MEG0240, con dos repeticiones.

El ajuste a los modelos más comunes, dio como resultado que 28 de las 50 curvas de progreso, ajustaron a alguno de ellos mediante regresión lineal ($R^2 \geq 50\%$).

El mejor ajuste de las curvas de progreso de la enfermedad a los diferentes modelos se puede resumir de la siguiente manera: 22 al Y (Lineal), 3 al M (Monomolecular), 2 al E (Exponencial), y 1 al G (Gompertz). Ninguna regresión ajustó al modelo L (Logístico). De las curvas se registró que 22 de éstas no ajustaron a ninguno de los cinco modelos. Además, dos parcelas no presentaron infección por roya (resistencia completa – testigo variedad Colombia), como se muestra en la Tabla 8.

Tabla 8. Ajuste de las curvas de progreso a *Hemileia vastatrix* sobre 22 progenies y 3 testigos estudiados en dos experimentos, con relación a cinco modelos de crecimiento.

Modelo	MEG0240	
	Número de curvas	R ² (Rango)
Y	22	52 - 99
E	2	51 - 77
M	3	64 - 97
L	0	-
G	1	57
Total	28 (28%)	

Para la comprensión de las variables de respuesta y su relación con la curva de progreso de la enfermedad, en la Figura 8, se presentan las fases de la curva de progreso de la enfermedad (62); donde “ r ” es el parámetro que mejor describe la tasa de progreso de la enfermedad en las diferentes fases de la epidemia.

Parámetros epidemiológicos

La Tabla 9 muestra los resultados de la discriminación de genotipos, por el método de clasificación según el nivel de resistencia incompleta a *H. vastatrix* y por el ajuste de las curvas de progreso a los modelos, considerando los coeficientes de determinación (R^2).

La Tabla 9, contiene valores de las variables: Área bajo la curva de progreso de la enfermedad (AUDPC), nivel máximo de infección ($Y_{\text{máx}}$) y tasa de progreso de la misma (r). Contiene la información referente a la etapa de la curva de progreso de la enfermedad, que se identificó durante el período de observaciones. No incluye la significación estadística, ni valores críticos de pruebas de comparación de medias (DMS y Dunnett 5%), para la variable tasa de progreso, porque las epidemias en

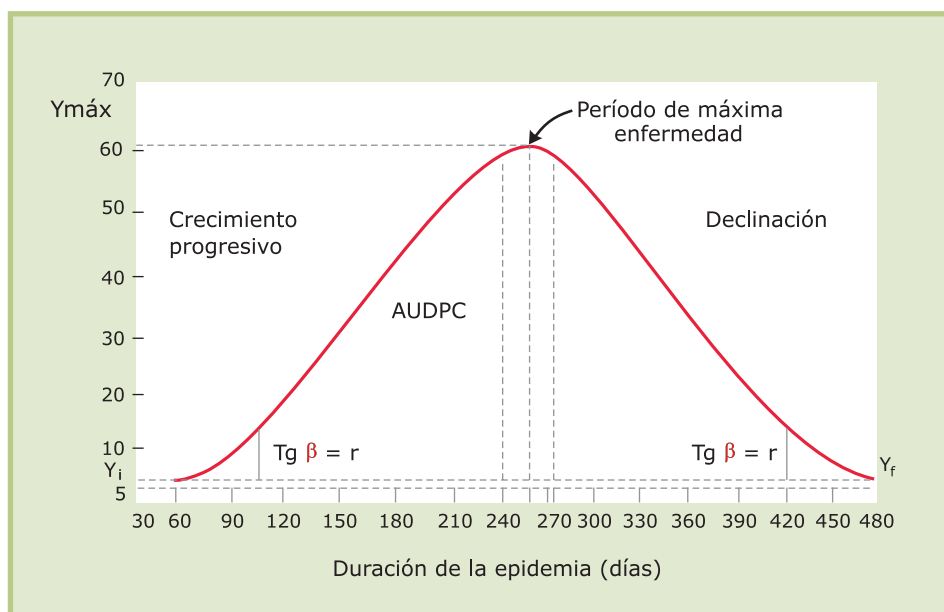


Figura 8. Parámetros de la curva de progreso de la enfermedad (62).

Tabla 9. Discriminación de genotipos por resistencia incompleta a *Hemileia vastatrix*. Ajuste a modelos de crecimiento. Variables epidemiológicas. Etapa de la curva de progreso. Experimento MEG02.40.

Genotipo	Modelo	R ²	Reacción a roya	AUDPC	Y máx (%)	r	Etapa de la curva de progreso	
HD.553	M, M	64, 84	Altamente resistente	25,6	0,6	0,0112	Primeros síntomas y lesiones	
HD.248	-, Y	- , 67	“	33,0	1,1	0,0111	“	
HE.262	Y, -	75, -	“	156,1	2,0	0,0129	Crecimiento progresivo	
HE.193	Y, -	76, -	“	236,9	3,1	0,0180	“	
HJ.902	Y, Y	99, 91	“	296,6	4,3	0,0194	“	
HJ.480	Y, -	62, -	Resistente	463,4	5,3	0,0129	Crecimiento progresivo	
HE.149	Y, E	99, 51	“	542,6	6,7	0,0189	“	Declinación
HJ.115	Y, -	72, -	“	830,1	8,5	0,0058	“	“
DI.698	-, -	-, -	“	845,5	8,2	0,0027	“	“
HJ.910	Y, G	90, 57	“	941,2	10,6	0,0244	“	“
HE.145	Y, Y	54, 58	“	965,6	10,3	0,0153	“	“
DQ.632	-, -	-, -	“	1.122,4	13,5	0,0059	“	“
HJ.730	Y, Y	62, 79	Susceptible	1.690,6	17,3	0,0182	Crec. progresivo	Declinación
DI.545	Y, -	99, -	“	1.732,1	14,9	-0,0041	“	“
DQ.751	-, Y	-, 91	“	1.882,4	17,6	-0,0033	“	“
HJ.288	-, -	-, -	“	1.885,0	18,5	0,0056	“	“
DQ.218	-, -	-, -	“	1.997,9	20,2	0,0083	“	“
HD.279	-, -	-, -	“	4.008,2	35,9	-0,0028	“	“
HD.505	-, -	-, -	“	5.067,2	46,5	-0,0019	“	“
HD.271	-, -	-, -	“	5.397,1	50,5	0,0005	“	“
HD.264	-, Y	-, 62	“	5.666,5	49,4	-0,0046	“	“
DI.25	Y, Y	74, 91	“	6.792,8	55,2	-0,0039	“	“
DQ.168*	M. E	97, 71	“	7.174,0	60,3	-0,0037	“	“
Caturra	Y, Y	76, 52	Susceptible	7.336,2	60,9	-0,0039	“	“
Colombia	Y, Y	56, 72	Resistente	392,6	4,3	0,0146	Crecimiento Progresivo	
Nivel de significancia				**	**			
Coef. de variación (%)				26,0	25,5			
DMS (0,05)				1.232,3	11,0			
Dunnnett (0,05)				1.801,0	16,1			

-:No se derterminó por falta de ajuste a los modelos considerados (R2<50%)

los diferentes genotipos no están homogeneizadas al modelo de mayor ajuste, por el valor del coeficiente de determinación y el cuadrado medio del error. A pesar que la técnica de Richards (58, 62) permite su estandarización, por los argumentos expuestos, carece de importancia en comparaciones puntuales.

El análisis estadístico de las variables AUDPC y Y máx., mostró diferencias significativas entre tratamientos. La magnitud de las diferencias a través de estas dos variables, cuando se comparan las medias de genotipos mediante pruebas DMS y Dunnett 5%, confirman la capacidad discriminante de las mismas. Con su empleo se confirmó la separación previa en resistente incompleto o susceptible, establecida por Alvarado y Solórzano (3), al analizar el progreso de la roya y la defoliación como variables de respuesta durante el proceso de las epidemias.

La discriminación de los genotipos evaluados en el experimento MEG0240 (Tabla 9), permitió su separación en niveles de resistencia incompleta: altamente resistentes, resistentes y susceptibles. Los valores medios de la variable área bajo la curva de progreso de la enfermedad (AUDPC) con relación al testigo susceptible fueron de 2,0%, 11,1% y 53,6%, respectivamente. Los valores de Y máx., para las mismas comparaciones fueron de 2,2%, 9,0% y 35,1%. Caturra, testigo de susceptibilidad, alcanzó un Y máx. de 60,9% de infección. Los conjuntos de genotipos catalogados por alta resistencia incompleta y resistentes en el mismo sentido, fueron homogéneos. Cuando se les comparó con la variedad Caturra, presentaron diferencias significativas.

La comparación de progenies resistentes o altamente resistentes, con la variedad Colombia, testigo de resistencia completa, fueron estadísticamente similares en todos los casos para las variables AUDPC y Y máx.

Las variables área bajo la curva de progreso de la enfermedad (AUDPC) y Y máx., son ideales para apreciar la resistencia incompleta existente, porque son medidas cuantitativas relacionadas a la intensidad de la enfermedad que mejor la describen.

El AUDPC, es el parámetro mayormente asociado con la expresión de resistencia incompleta, ya que involucra como un todo la influencia del ambiente, de la enfermedad, de su tasa de progreso y del nivel final de infección. Como parámetro, constituye la mejor opción para el análisis de la resistencia dilatoria, en ausencia de ajuste de las epidemias a un modelo epidemiológico clásico.

En la Tabla 9, se observa que la magnitud de los coeficientes de variación para estas variables es reducida, lo que incrementa la precisión, validez, alcance de los resultados y conclusiones que se deriven.

La tasa relativa de incremento (r) es un componente epidemiológico de primer orden, especialmente cuando se quiere medir en genotipos susceptibles el efecto del control químico sobre la tasa de progreso de la enfermedad, porque la reduce. En contraste, la expresión genética de la resistencia postinfectiva existente en los derivados del Híbrido de Timor y de *C. canephora* (2), por su efecto dilatorio, impide la comparación de genotipos con diferentes grados de resistencia incompleta, porque no coinciden en los períodos de evaluación en las mismas fases de la epidemia. Pese a lo anterior, los valores de " r ", son comparables dentro de grupos homogéneos de resistencia, previamente definidos por el análisis de las variables incidencia de roya, AUDPC y Y máx., siempre y cuando se hayan ajustado a un modelo epidemiológico común.

En el experimento MEG0240, los valores de " r " variaron entre 0,0111 y 0,0194 en genotipos con elevado nivel de resistencia incompleta, en los resistentes entre 0,0027 y 0,0244.

En genotipos susceptibles, se obtuvieron valores bajos de " r ", en muchos casos con valores negativos, aunque de escasa magnitud. Estos se localizaron en la fase particular de la curva de progreso de la enfermedad (Figura 8), que en la mayoría de genotipos susceptibles y Caturra, coincidió con la finalización del crecimiento progresivo, con el nivel máximo de enfermedad (Y máx.) - generalmente mayor al 50% -, y con el inicio de la fase de declinación de la enfermedad, que se caracteriza por niveles elevados de severidad y defoliación. El testigo Caturra, siempre registró valores negativos de baja magnitud, explicable por lo antes dicho.

En la Tabla 9, para cada grupo se presentan los valores de incidencia de la roya en los meses en observación y, del AUDPC, como promedio de genotipos, separados por su reacción a *H. vastatrix*, debido a que conforman grupos homogéneos definidos como "altamente resistentes", "resistentes" y "susceptibles". Se incluyen los valores de referencia de las variedades Caturra (susceptible) y Colombia (con resistencia completa).

IV. Estimación del efecto de *H. vastatrix* en la producción en genotipos con resistencia incompleta y en variedad Caturra

¿Qué efecto tiene *Hemileia vastatrix* en la reducción de la producción de genotipos de café con diferentes grados de resistencia incompleta?

Alvarado *et al.* (3), a partir del experimento MEG0205, en el cual se establecieron métodos de medida eficientes y repetibles de la resistencia incompleta a la roya del cafeto, evaluaron 23 progenies F4, F5 y F6 de (Cat. X H. de T.), en cuanto al mantenimiento de la productividad en presencia de la roya, durante cuatro cosechas anuales.

Estas progenies, en el mismo experimento, previamente habían sido calificadas por su nivel de resistencia incompleta a *H. vastatrix*, a través del progreso de la roya y la defoliación en períodos productivos, bajo condiciones de epidemia severa de la enfermedad. Su nivel de productividad se determinó con los protocolos de la Disciplina de Mejoramiento, registrando la producción durante un ciclo de cuatro cosechas.

En las Tablas 2 a la 6, se presentó la información relativa al agrupamiento genealógico, la estructura para la partición ortogonal de sumas de cuadrados para las variables incidencia de roya y defoliación, los registros de estas variables en la zona productiva y de crecimiento de las plantas, los análisis de varianza y los criterios para la decisión de su calificación como resistentes en sentido incompleto (dilatorio), y la decisión acerca de su calificación .

A partir de la información generada en el experimento MEG0205, se estableció la relación entre la incidencia de la roya y la defoliación ocasionada por ella, en función del nivel de resistencia incompleta a la enfermedad, que cada genotipo estudiado posee. Para el efecto, se evaluó el progreso de la enfermedad durante un período de tiempo, bajo condiciones altamente favorables a la epidemia, para poner a prueba la resistencia que expresan las plantas en el campo. Con estas variables (incidencia de roya y defoliación), se calificaron inicialmente los genotipos por su nivel de resistencia.

El experimento MEG0205 se sembró en un diseño en bloques divididos, con dos factores en franjas y tres repeticiones. Cada genotipo ocupó una parcela de 20 plantas, la mitad se ubicó en una franja con control de roya y la otra mitad sin control de la enfermedad.

El efecto en la producción se definió en cada genotipo por la diferencia entre la producción obtenida en parcelas tratadas y no tratadas, con control químico contra roya. Los registros se tomaron en períodos de alta epidemia, y 10% o más de incidencia de roya en variedad Caturra, transcurridos 90 días de la floración principal, criterio para iniciar el control químico contra la enfermedad en genotipos susceptibles. La producción se expresó en arrobas de café pergamino seco por hectárea al año.

Analizada la producción de cada año y mediante el análisis de varianza se estableció la significancia estadística de las fuentes de variación, especialmente de la interacción genotipo X control (G X C).

Para corroborar la clasificación en genotipos resistentes y susceptibles, obtenida por el primer método de medida, se descompuso la suma de cuadrados de las fuentes de variación “interacción genotipo X control” y “control” y se evaluó la significancia. Los genotipos con contribución significativa a la misma, se catalogaron como susceptibles, los que no, se calificaron resistentes.

Los genotipos evaluados tuvieron igual rendimiento en presencia y en ausencia de roya: 100% en la producción acumulada de cuatro cosechas y 99% en el período de epidemia severa considerado. Las progenies susceptibles en presencia de la enfermedad, redujeron su productividad entre 6,6% y 13,4%. No se detectaron diferencias significativas en la fuente de variación “control de roya”, ni en cosechas anuales, ni en acumulado del ciclo de cuatro cosechas (Tabla 10).

Tabla 10. Significancia entre genotipos, control químico de roya e interacción genotipo x control. Medidos en cosechas anuales y en el acumulado de cuatro.

Experimento	Cosecha	Genotipos (G)	Control vs. sin control	GxC	C.V. (%)	Producción 1 sin control	Producción 2 sin control
MEG0205	1990-92	**	n.s	*	6,8	654,1	93,6
	1992-93	**	n.s	*	11,6	576,5	104,7
	1993-94	**	n.s	*	10,6	638,8	98,8
	1990-94	**	n.s	n.s	6,5	553,4	97,8

n.s: No significativo; *: Significativo (P=0,95); **: Significativo (P=0,99); GXC: Interacción genotipo X control; C.V. (%): Coeficiente de variación; Producción 1 sin control: @/ha/año de café pergamino seco; Producción 2 sin control: Porcentaje con respecto a parcela con control de roya.

La descomposición de la suma de cuadrados de la interacción G X C, muestra que los genotipos BI.51, BI.73, Nr.160, BI.68, BI.499, BI.107, B.1026, B.1104 y AN.620, contribuyeron significativamente a la misma, y en conjunto explican el 78,49% de la magnitud de la interacción. Caturra (testigo susceptible) contribuyó en 4,55% a la misma, y junto con las progenies anteriores explican el 83,04% del valor de la interacción genotipo X control. Un genotipo, el AN.620, que no se deriva del Híbrido de Timor, es responsable del 20,34% de la interacción.

La discriminación de genotipos en resistentes y susceptibles, a través de los dos procedimientos considerados, progreso de la roya y la defoliación, y detrimento en la producción por la enfermedad, mostró tres situaciones: 1. Coincidencia en los resultados obtenidos por los dos criterios de selección, lo que significa acierto en la separación correcta de los genotipos por los dos métodos. 2. Ocurrencia de genotipos, aparentemente susceptibles, por presentar altos niveles de incidencia de roya y defoliación, pero sin efecto en la producción. Estos últimos podrían asimilarse a casos de “tolerancia” a la enfermedad. 3. Genotipos calificados como resistentes por baja incidencia de roya y defoliación, pero susceptibles al efecto de la enfermedad sobre la producción, sugieren ser seleccionados por este último criterio.

La Tabla 11 muestra la coincidencia en la calificación por el nivel de resistencia con los dos métodos, en 19 de las 23 progenies estudiadas (82,6%), una progenie (4,3%) es tolerante, y tres progenies, a pesar de presentar bajas incidencia y defoliación, fueron afectadas en la producción (13,0%).

El comportamiento de los testigos fue el esperado. Susceptibilidad en Caturra con pérdidas significativas en producción, de 17,9% en períodos de epidemia severa y 12,7% en el acumulado de cuatro cosechas. En variedad Colombia las producciones registradas en las franjas con y sin control de roya fueron estadísticamente similares.

Se puede afirmar que la proporción de hojas afectadas por la roya (incidencia) es un índice adecuado del desarrollo del patógeno en la planta y la defoliación un efecto de ese desarrollo.

En los genotipos analizados se hallaron claras diferencias entre los genotipos resistentes en sentido incompleto (R) y aquellos susceptibles (S):

En los resistentes, la enfermedad se desarrolla con más de cuatro meses de retraso. El desarrollo de los frutos dura en promedio 8 meses, de los cuales con estos genotipos resistentes, escapa al efecto de la enfermedad durante los primeros 4 meses, que son los más críticos para que los frutos alcancen su tamaño y llenado. Así mismo, el crecimiento y desarrollo de las hojas y ramas ocurre con bajos

Tabla 11. Discriminación de genotipos resistentes y susceptibles a *Hemileia vastatrix*, mediante la medida del progreso de la enfermedad y la defoliación en la región productiva de las plantas, y por el detrimento en la producción por efecto de la roya. Experimento MEG0205.

Híbrido	F3	F4	F5	Abril %I.R.	Agosto %I.R.	Abril %D.	Agosto %D.	C.1.	% Pérd.	% Cont. S.C.	C.2.	Con
H.3001	A.192	Pr.64	BI.51	3,0	19,5	4,0	40,8	R	10,3	6,34 **	S	No
			BI.53	1,7	31,6	4,1	41,9	R	0,0	0,59 n.s.	R	Si
			BI.54	1,9	19,8	3,9	45,1	R	6,1	2,29 n.s.	R	Si
			BI.56	1,0	12,5	4,2	46,6	R	1,8	0,17 n.s.	R	Si
			BI.60	2,3	16,9	2,6	35,6	R	0,0	0,04 n.s.	R	Si
			BI.625	3,4	8,3	4,4	35,2	R	0,0	0,14 n.s.	R	Si
			Media	2,2	18,1	3,9	40,9					
	A.293	Lb.490	BI.71	1,2	13,6	8,7	66,3	R	8,2	3,35 n.s.	R	Si
			BI.73	1,5	12,0	8,0	52,6	R	12,3	7,28 **	S	No
			BI.74	0,3	11,3	16,5	63,1	R	2,6	0,30 n.s.	R	Si
			BI.76	1,4	19,6	7,6	60,0	R	0,0	0,17 n.s.	R	Si
			BI.78	3,0	26,1	17,2	74,2	R	8,4	3,55 n.s.	R	Si
		Nr.157	BH.1226	3,7	20,1	18,8	70,7	R	3,4	0,38 n.s.	R	Si
		Nr.160		3,4	29,8	13,5	59,7	R	11,6	6,84 **	S	No
			Media	2,1	18,9	12,9	63,8	-	-	-	-	-
	A.222	Cn.169	BI.68	69,8	98,2	62,3	98,8	S	9,3	3,71 *	S	Si
			BI.69	51,6	69,5	51,0	89,5	S	8,5	3,51 n.s.	R	No
			BI.499	56,8	48,4	60,3	90,4	S	10,6	5,10 *	S	Si
			Media	59,4	73,0	57,9	92,9	-	-	-	-	-
	A.206	Rs.409	BI.107	16,1	33,5	23,9	80,1	S	11,0	4,93 *	S	Si
		Rs.428	BI.120	0,5	15,7	6,3	50,7	R	0,0	0,04 n.s.	R	Si
			Media	8,3	24,2	15,1	65,4	-	-	-	-	-
H.3004	B.1276		Media	0,0	2,7	15,6	48,5	R	0,7	0,02 n.s.	R	Si
H.3005	B.1026			34,3	54,7	48,8	90,1	S	20,6	15,10 **	S	Si
	B.1104			48,3	70,0	32,6	85,6	S	13,9	8,85 **	S	Si
	B.1105			1,9	3,9	4,6	30,2	R	0,9	0,05 n.s.	R	Si
			Media	22,2	42,1	28,7	68,6	-	-	-	-	-
H.2094	AN.620		Media	33,4	69,9	40,4	91,3	S	24,3	20,34 **	S	Si
Testigo	Caturra		Media	59,9	44,6	62,4	97,9	S	10,5	4,55 *	S	Si
	Colombia		Media	0,1	0,0	8,1	39,4	R.C	0,0	2,39 n.s.	R.C	Si

%I.R.: Porcentaje de incidencia de roya. Lectura en abril y lectura en agosto; %D.: Porcentaje de defoliación. Lectura en abril y lectura en agosto; C.1.: Calificación 1, mediante el progreso de la roya y la defoliación, por medio de contrastes octogonales; C.2.: Calificación 2, mediante el detrimento en la producción por efecto de la roya, interacción GXC; R: Resistencia incompleta; S = Susceptible; R.C. = Resistencia completa; %Perd.: Porcentaje de pérdidas (Producción con control - Producción sin control) X 100/Producción con control; %Cont.S.C.: Porcentaje de contribución a la suma de cuadrados - Interacción GXC; n.s.: No significativo; *: Significativo para P=0,95; **: Significativo para P=0,99; Con: Similitud en la calificación como R, S y R.C., por los dos métodos.

niveles de enfermedad. La expresión de esta resistencia incompleta en derivados del Híbrido de Timor, retrasa las epidemias y reduce la tasa de progreso. Su efecto explica la estrecha relación entre los niveles de infección y la proporción de defoliación ocurridas durante el ciclo de desarrollo de los frutos y la disminución en la producción.

En contraste con lo anterior, en genotipos susceptibles la roya progresa con rapidez, coincidiendo con el desarrollo de los frutos y con el nuevo crecimiento de las ramas, donde se formará una nueva cosecha 18 meses después, afectándolos tempranamente.

La caracterización de la resistencia incompleta, siguiendo el progreso de la roya y la defoliación en períodos de tiempo en los que ocurren epidemias severas de la enfermedad, y su relación posterior con la producción, una vez ha concluido la recolección de cuatro cosechas, es de gran utilidad para la correcta caracterización de los genotipos, por su nivel de resistencia a la enfermedad.

El establecimiento nítido de reducciones en la producción atribuibles al efecto de la enfermedad, permitió la identificación exitosa de genotipos resistentes en sentido incompleto y genotipos susceptibles, y dentro de los últimos, la detección de eventos de tolerancia a *H. vastatrix* (genotipos aparentemente susceptibles, pero indiferentes al efecto de la enfermedad en la producción).

V. Impacto económico del efecto de la roya en progenies de Cat. X H. de T., poseedoras de resistencia incompleta, y en la variedad Caturra

Aristizábal y Duque (16), a partir de resultados previos de caracterización de la resistencia incompleta a la roya del cafeto (9), con los métodos descritos analizaron la producción de 101 progenies de Cat. X H. de T., que han participado en la composición de variedades compuestas con resistencia durable a roya, entregadas por Cenicafé durante los últimos 25 años, y que han experimentado la quiebra de la resistencia completa, por la que inicialmente fueron seleccionadas.

Las progenies fueron evaluadas en tres experimentos MEG0245, 0246 y 0247, se compararon con el testigo variedad Caturra, con y sin control de la roya del cafeto. Se consideró la producción de ciclos de cuatro cosechas, recolectadas entre julio de 1999 y junio del 2003. La caracterización inicial por su nivel de resistencia

incompleta se definió mediante el seguimiento del progreso de la roya y la defoliación, en forma análoga a la usada en el experimento MEG0205, analizando períodos de epidemia severa ocurrida durante la ejecución del experimento.

Desde el inicio del programa de obtención de variedades compuestas resistentes a la roya del cafeto, un criterio de selección de progenies candidatas a conformarlas, fue la escogencia de aquellas por similitud en producción con la variedad Caturra sin efecto de roya. Posteriormente, en la fase de selección por mayor productividad, se involucró el criterio de superioridad estadística respecto a Caturra con control.

Los principales resultados fueron:

- El 72% de los genotipos estudiados superaron en producción, en 84 arrobas de café pergamino seco por hectárea año, por ciclo de cuatro cosechas (5 años), a la variedad Caturra sin control de la enfermedad.
- El 21% de los genotipos fueron estadísticamente más productivos que Caturra con control de roya.
- La resistencia remanente existente en estos genotipos, los protege adecuadamente del efecto de la roya en la reducción de la producción y de la calidad.
- Ratificaron lo establecido por otros investigadores en estudios previos (2, 3, 9, 47, 48, 56, 57, 70, 77, 78), sobre el nivel promedio de pérdidas en producción asociadas a la enfermedad en genotipos susceptibles estimados entre 21% y 23%.

Para el análisis económico, Aristizábal y Duque (16) seleccionaron un grupo dentro de las 101 progenies con elevada expresión de resistencia incompleta. Con las medias de tratamiento, identificaron dos grupos de genotipos, previo cálculo de las diferencias en producción de cada progenie con y sin control de roya. También usaron el análisis marginal y la técnica de presupuestos parciales.

En la Tabla 12, se presentan los ingresos brutos ajustados por las variaciones de precios a un valor medio por arroba de café pergamino seco de \$62.000,00.

Así mismo, se deduce que los ingresos brutos adicionales por la utilización de las progenies con resistencia incompleta a la roya del cafeto, con respecto de la variedad Caturra sin control de roya, varían entre \$ 2.765.200 y \$ 5.418.800 por ciclo de cinco años (4 cosechas).

Tabla 12. Promedio de producción de progenies con resistencia incompleta a roya, y su diferencia con variedad Caturra protegida con control químico contra roya. Modificado de Aristizabal y Duque (16).

Genotipo	Producción L.I.	Producción Media	Producción L.S.	Pérdidas de c.p.s./ciclo	Pérdidas por ciclo (miles de pesos)
CU1872	279,4	304,6	329,9	44,6	2.765,2
BI74	281,1	306,3	331,5	46,3	2.870,6
BH1208	285,6	307,8	330,0	47,8	2.963,6
FK139	281,8	307,9	334,1	47,9	2.969,8
BH840	288,1	308,9	329,7	48,9	3.031,8
BI696	281,4	309,0	336,6	49,0	3.038,0
Sp92	290,8	310,6	330,5	50,6	3.137,2
BG635	288,3	314,1	339,9	54,1	3.354,2
Sp366	282,5	315,4	348,2	55,4	3.434,8
BG495	290,2	324,5	358,8	64,5	3.999,0
BK266	300,3	324,7	349,1	64,7	4.011,4
BH776	284,4	324,9	365,4	64,9	4.023,8
CU1888	293,5	325,7	358,1	65,8	4.079,6
BH843	291,1	328,2	365,3	68,2	4.228,4
BI625	298,0	329,4	360,8	69,4	4.278,0
BH904	290,7	331,4	372,0	71,4	4.426,8
DC376	306,0	331,8	357,6	71,8	4.451,6
BH993	312,7	335,0	357,4	75,0	4.650,0
BK50	313,2	337,3	361,4	77,3	4.792,6
CU1902	296,3	341,0	385,7	81,0	5.022,0
BI35	312,0	343,4	374,8	83,4	5.170,8
BI489	320,7	347,4	374,1	87,4	5.418,8

Producción: Arrobas por hectárea de café pergamino seco por ciclo productivo de cinco años (cuatro cosechas); Producción L.I., Media, L.S.: Producción del límite inferior, promedio y límite superior; Pérdidas de c.p.s./ciclo: Promedio de pérdidas de café pergamino seco, en arrobas por hectárea año, por ciclo de cinco años.

Las pérdidas de Caturra por no hacer control de la enfermedad se estimaron en 21%, equivalentes a 54 @/ha/año y por ciclo, de café pergamino seco. Las pérdidas de Caturra sin control de roya frente a las progenies con resistencia incompleta son de 65,54 @/ha/año/ciclo, que corresponden a 24% menos en producción. La comparación entre Caturra y variedad Colombia, ambas en presencia de roya,

mostró que el testigo Caturra reduce su nivel de productividad en 72,54 @/ha/año/ciclo, que corresponden a pérdidas del 26%, atribuibles a la roya.

VI. Variación espacial de *H. vastatrix* sobre una población en mezcla de progenies de Cat. X H.de T., con resistencia incompleta

A partir de la selección en los experimentos MEG0203, MEG0205, MEG0210, MEG0213, MEG0215, MEG0237, MEG0241, MEG0243 y MEG0245, se reunió un grupo de 28 progenitores de generaciones avanzadas de selección de Cat. X H. de T., portadores de atributos agronómicos sobresalientes y resistencia a la roya del cafeto, con la finalidad de obtener una variedad compuesta con resistencia durable a la roya del cafeto, conformada por selecciones con resistencia incompleta a la enfermedad.

Durante su evaluación agronómica se utilizaron los protocolos establecidos por la Disciplina de Mejoramiento Genético, y los métodos de medida de la resistencia incompleta desarrollados por Castillo y Alvarado (29).

Con la progenie de estas selecciones se realizó la evaluación en experimentos regionales, con el propósito de observar la variación espacial de la roya del cafeto, cuando se realizan mezclas de plantas provenientes de los progenitores seleccionados por resistencia incompleta. Se utilizaron tecnologías de información para la toma de decisiones asociadas con la producción, denominadas Agricultura de Precisión (88).

Para observar la variación espacial de la roya del cafeto, Villegas y Alvarado (88), utilizaron los registros de campo tomados en el experimento MEG0259, bajo un diseño completamente aleatorio, en el cual se evaluó la respuesta de 30 genotipos, 28 progenies seleccionadas y 2 veces el testigo Caturra. Se sembraron 30 plantas por genotipo, siendo la unidad experimental la planta. Se utilizaron distancias de 1 m entre plantas y 2 m entre surcos, para una densidad de 5.000 plantas/ha. El experimento se rodeó con tres surcos de variedad Caturra para proveer inóculo suficiente y evitar escapes a la enfermedad. El experimento se evaluó en seis ambientes. La serie de experimentos se sembró en el mes de noviembre de 1999 y la toma de datos experimentales concluyó en diciembre de 2004.

El MEG0259 se sembró en la Estación Central Naranjal, localizada en el Municipio de Chinchiná (4° 59' N, 75° 39' W y 1.310 m.s.n.m.). Su escogencia para el presente análisis obedece a la circunstancia de ser una de las áreas cultivadas con mayor diversidad de razas de roya compatibles con derivados de Cat. X H. de T. (10, 12).

La evaluación de incidencia de roya se realizó con dos métodos plenamente establecidos: 1. Calificando la reacción de resistencia a roya, mediante el empleo de la escala ordinal de campo de Eskes-Braghini (0 a 9), realizando dos evaluaciones por año a todas las plantas del experimento, en el punto de máxima enfermedad, de acuerdo con la dinámica de la roya en cada localidad, y 2. Mediante el seguimiento del progreso de la roya y la defoliación en la región productiva de las plantas, en períodos favorables al desarrollo de la enfermedad, definidos cuando el nivel de infección, 90 días después de la floración, es superior a 10% en variedad Caturra, y por lo tanto, requiere de control químico contra la roya.

Los registros ordinales de incidencia y severidad de roya con la escala de Eskes - Braghini (32), se clasificaron por clase, según la agrupación sugerida por Moreno y Alvarado (56): Clase "0": Resistencia completa; clase "1 a 4": Resistencia incompleta, que brinda protección efectiva a la producción, evitando que ésta se reduzca; clase "5 y 6": Resistencia incompleta, permite la reducción parcial en la producción; clase "7 a 9": Susceptibilidad asociada a pérdida económica, similar a la que ocurre en períodos de máxima enfermedad en la variedad Caturra.

Se presenta la variación espacial registrada en el experimento MEG0259, durante el período comprendido entre febrero de 2002 a noviembre del 2004. Se observó el progreso de la roya y la defoliación en la región productiva y en diferenciación floral para cada ciclo de cosecha (2002, 2003 y 2004). Dentro del experimento se seleccionaron nueve plantas por tratamiento, y en las 180 elegidas se registraron el número total de nudos y el número de hojas presentes y de hojas con presencia de roya, sobre aproximadamente diez pares de ramas, en los cuales se localizaba la cosecha actual; se realizaron diez observaciones por año de evaluación. A partir de esos datos se estimaron los porcentajes de defoliación y de incidencia de la enfermedad. Durante el mismo período, dos veces por año, se evaluó la reacción a la roya del cafeto con empleo de la escala de Eskes-Braghini (32).

Con la información proveniente de los dos tipos de valoración de la incidencia de roya, se construyeron los mapas de isolíneas de roya (isoroyas: líneas con iguales valores de incidencia de roya y defoliación) con el análisis geoestadístico (mejor ajuste), mediante interpolación Kriging puntual (88).

Se determinó la variabilidad espacial y temporal de la roya del cafeto durante el período 2001 a 2004, dos veces al año, con los registros tomados con el empleo de

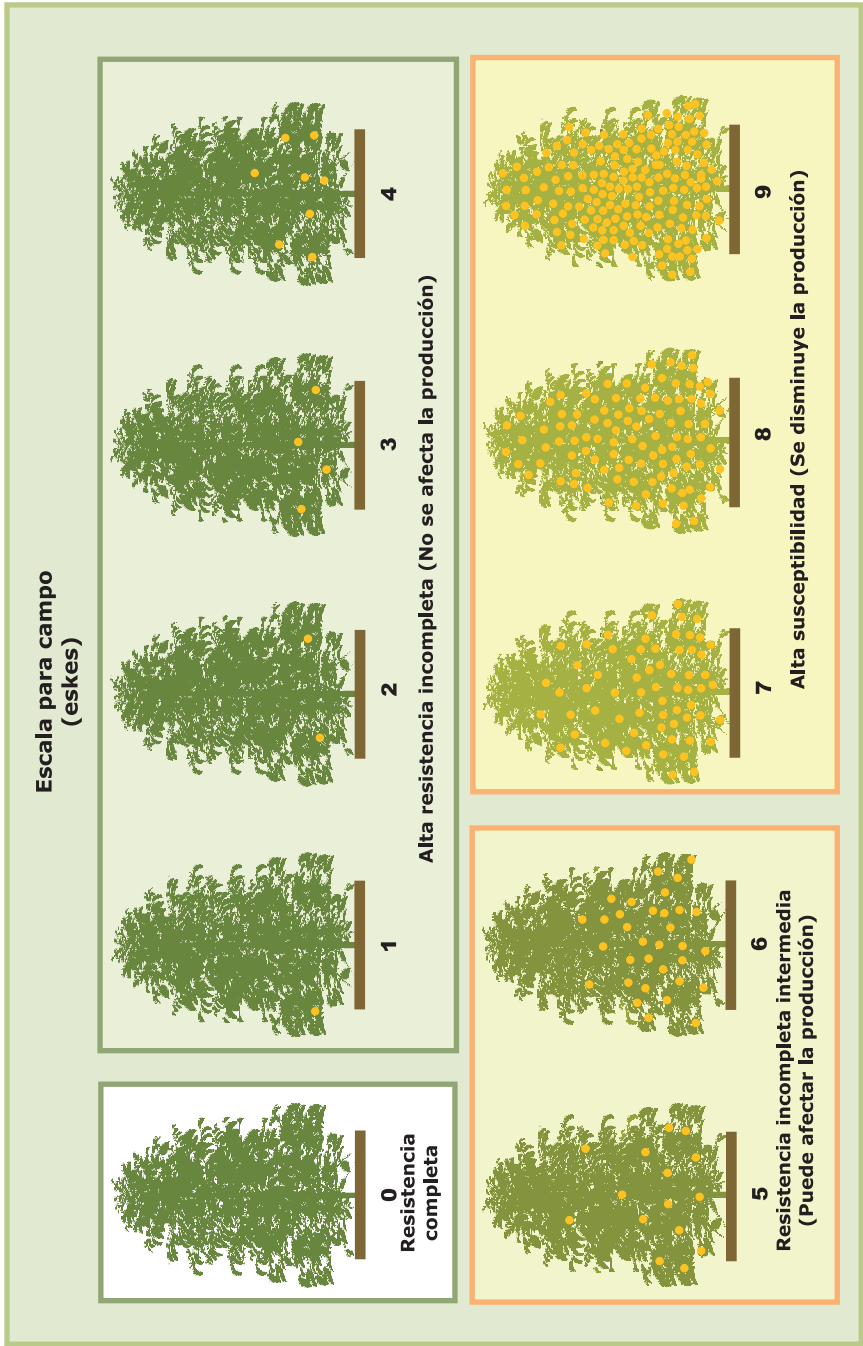


Figura 9. Escala de campo para medir incidencia de roya, tomando la planta entera como unidad de lectura, desarrollada por Eskes y Braghini (32). Involucra los grados 0 a 9, y su interpretación en términos de resistencia incompleta de Moreno y Alvarado (56).

la escala de Eskes-Braghini (32), y con la agrupación e interpretación de la misma, en términos de resistencia incompleta, sugerida por Moreno y Alvarado (56).

¿Cuáles fueron los resultados más relevantes al examinar la estructura espacial?

Se determinó la variación espacio-tiempo de la roya en diferentes progenies con resistencia incompleta, sorteadas aleatoriamente en mezclas de plantas. Se estableció su estabilidad frente al patógeno y la efectividad de la resistencia que poseen frente a la enfermedad.

Se determinó la dinámica de la enfermedad dentro del lote, constituido por la mezcla de plantas con resistencia dilatoria derivada del H. de T., y plantas susceptibles procedentes de la variedad Caturra. Se estableció que su variación es completamente aleatoria, que no ocurre correlación entre muestras, y que carecen de importancia las distancias de separación.

El efecto dilatorio de la diversidad de la resistencia de las progenies en mezcla, restringe el progreso de la enfermedad a la fase de crecimiento lineal, sin alcanzar la fase exponencial durante el período de las observaciones, que abarca desde el momento de la floración principal a finales del mes de enero, hasta concluir la recolección de la cosecha principal, en el mes de noviembre. Un resultado análogo se obtuvo en la caracterización de la resistencia, en plantas de genotipos con resistencia incompleta, al registrar el progreso de la roya y la defoliación (5, 8, 29). Estos resultados indican que la dinámica de la enfermedad al nivel del lote es similar al patrón descrito al nivel de planta.

A través del tiempo, se observó un incremento en la proporción de incidencia de roya en algunos sectores del experimento, debido a la localización de plantas del testigo susceptible (Caturra) en esos sitios de siembra. Sin embargo, estas plantas presentaron bajos valores de incidencia. La diversidad genética existente en el lote experimental le brindó protección efectiva a la población contra la enfermedad, aun a las plantas susceptibles existentes en ella.

Se corroboró el notable efecto, sobre la dinámica de la enfermedad, que ejerce la diversidad genética, resultante de la mezcla de progenies poseedoras de resistencia incompleta a *H. vastatrix*, que protege a la población del efecto de la roya, sin requerir de control químico.

Si bien se observaron pequeños focos de dispersión de la enfermedad, en sitios de siembra ocupados por plantas del testigo susceptible Caturra, estas plantas presentaron una disminución importante en la intensidad de su daño.

En una investigación anterior, realizada luego de la aparición de la enfermedad en Colombia, Villegas (87) evaluó la dispersión de la roya del cafeto en tiempo y espacio a partir de un foco natural, en un área determinada en lotes experimentales sembrados con variedad Caturra, a densidades de 5.000 y 10.000 plantas/hectárea, se registró que la epidemia de roya cambia a cortas distancias (8,5 m), resultado análogo a los obtenidos en el presente estudio de Villegas y Alvarado (88). Estudios realizados por Leguizamón *et al.* (48), determinaron la curva epidemiológica de la enfermedad en variedades susceptibles a la roya, en tres localidades de la zona cafetera, a diferente altitud y cultivo a libre exposición solar, en los cuales corroboraron que a menores altitudes, por efecto de las mayores temperaturas, la roya avanza a unas mayores tasas de progreso y de dispersión al nivel de plantas, lotes y fincas.

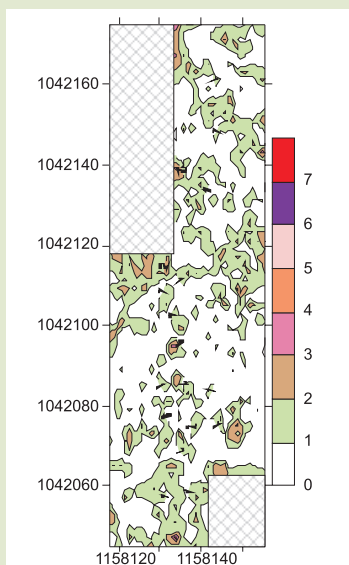
El empleo de la geoestadística representa una excelente herramienta para entender y aprovechar la respuesta de variedades que poseen resistencia dilatoria que opera contra la diversidad de razas del patógeno existentes en el campo, porque contribuye a explicar la variación espacial del patógeno en poblaciones así conformadas.

En los mapas de isolíneas se diferenciaron claramente sitios con mayor presencia de la enfermedad, asociados a plantas susceptibles de variedad Caturra. La dinámica de la roya en las diferentes lecturas pudo ser explicada en más de 80%. Los bajos niveles de la enfermedad y la defoliación en las zonas en crecimiento vegetativo y en producción, permitió concluir que el esquema de diversidad genética, logrado mediante mezclas de progenies con resistencia incompleta, estabiliza las poblaciones del patógeno a muy bajos niveles de daño.

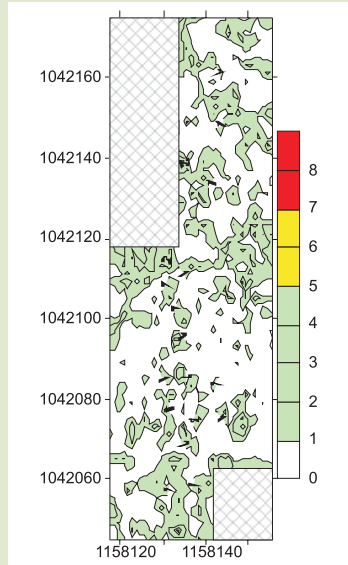
A continuación, se presentan los mapas del análisis espacial de dispersión de la roya del cafeto, durante la vigencia del experimento, separados en tres grupos de gráficas:

La Figura 10, agrupa los mapas elaborados con la información registrada con la escala de campo de Eskes-Braghini (0 a 9) en sus datos originales (32), y con la agrupación sugerida por Moreno y Alvarado (56) en clases según el nivel de resistencia incompleta.

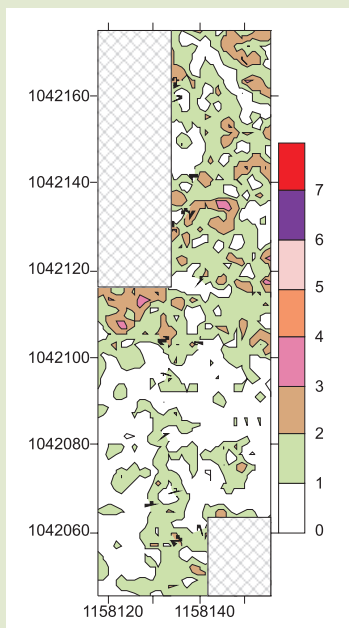
La Figura 11, reúne los mapas del progreso de la roya en la zona de crecimiento o de diferenciación de las plantas evaluadas. Y, la Figura 12, reúne los mapas del progreso de la roya registrada en la región productiva de las plantas.



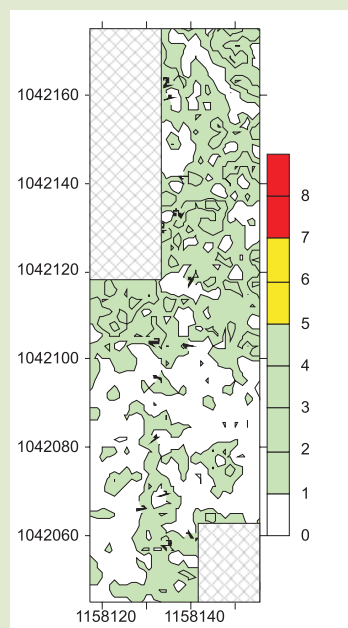
Febrero 2001. Eskes Braghini (0-9).



Febrero 2001. Moreno y Alvarado (2000)



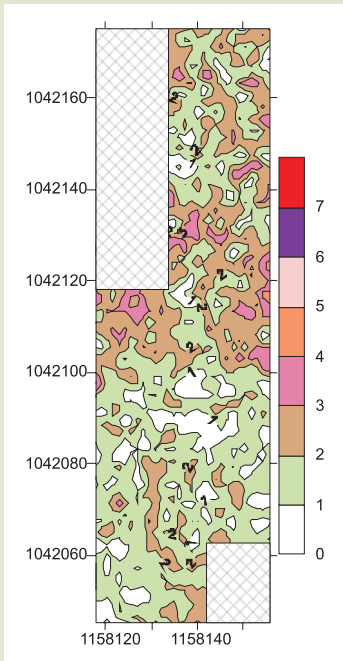
Noviembre 2001. Eskes-Braghini (0-9).



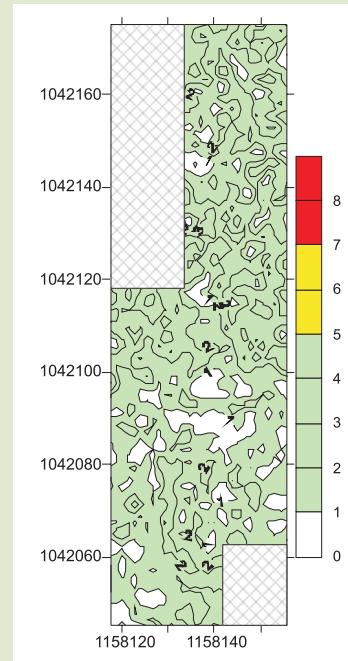
Noviembre 2001. Moreno y Alvarado (2000)

a.

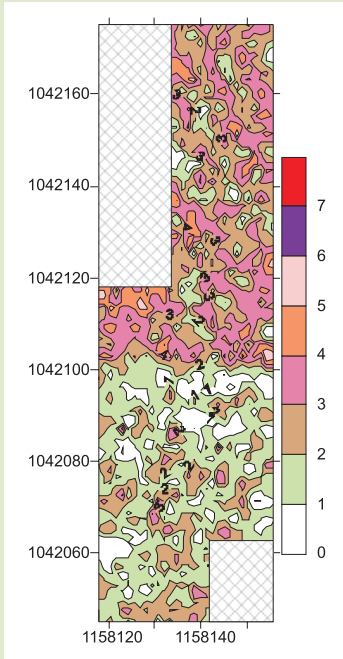
Figura 10. Mapas de dispersión de la roya del cafeto con la escala de campo de Eskes-Braghini (0-9) e interpretación de reacción de resistencia incompleta de Moreno y Alvarado (56), **a.** 2001, **b.** 2002, **c.** 2003 y **d.** 2004



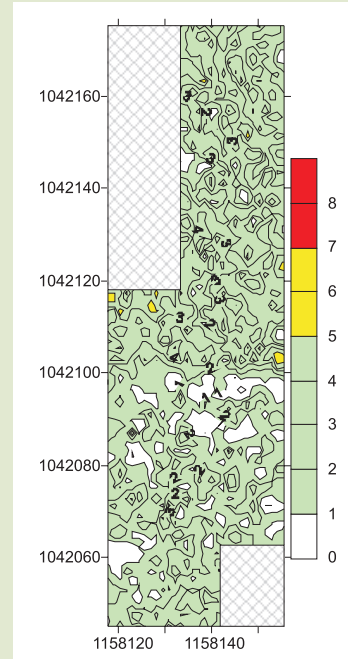
Abril 2002. Eskes-Braghini (0-9).



Abril 2002. Moreno y Alvarado (2000).

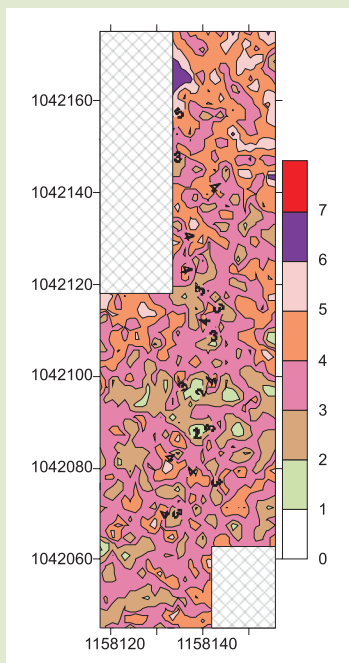


Septiembre 2002. Eskes Braghini (0-9).

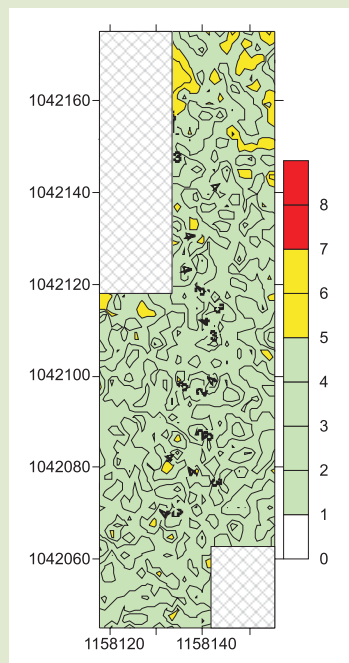


Septiembre 2002. Moreno y Alvarado (2000)

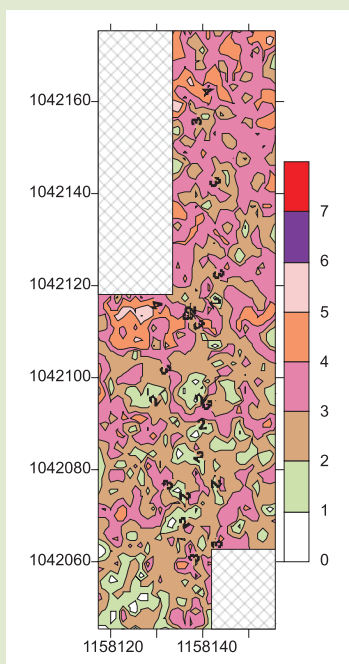
b.



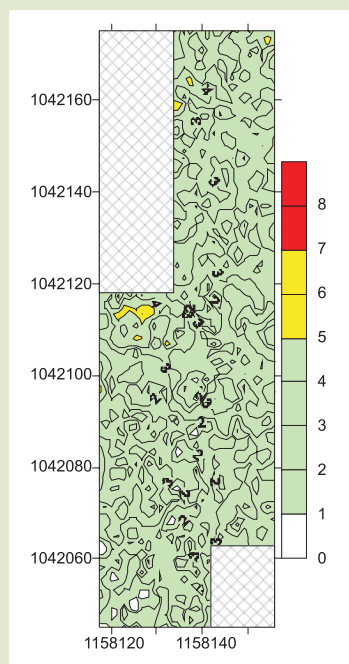
Marzo 2003. Eskes Braghini (0-9).



Marzo 2003. Moreno y Alvarado (2000)

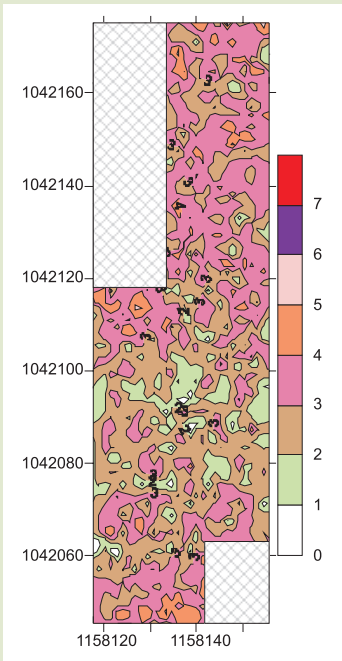


Julio 2003. Eskes-Braghini (0-9).

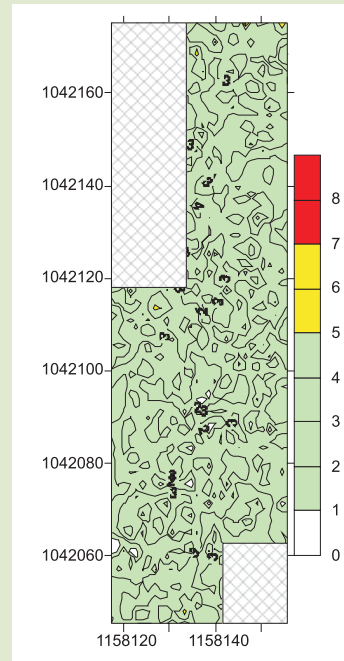


Julio 2003. Moreno y Alvarado (2000).

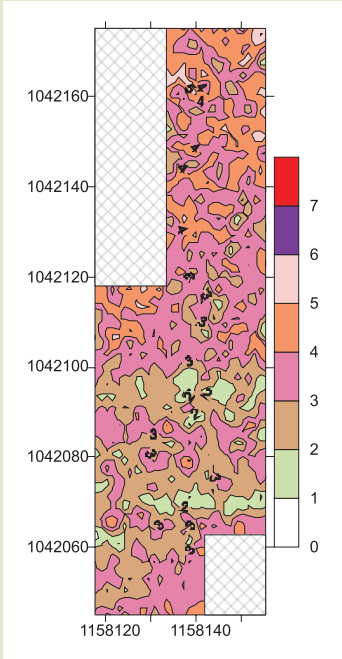
c.



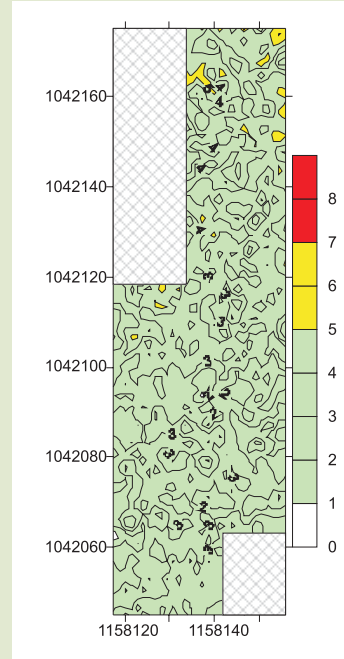
Mayo 2004. Eskes-Braghini (0-9).



Mayo 2004. Moreno y Alvarado (2000).

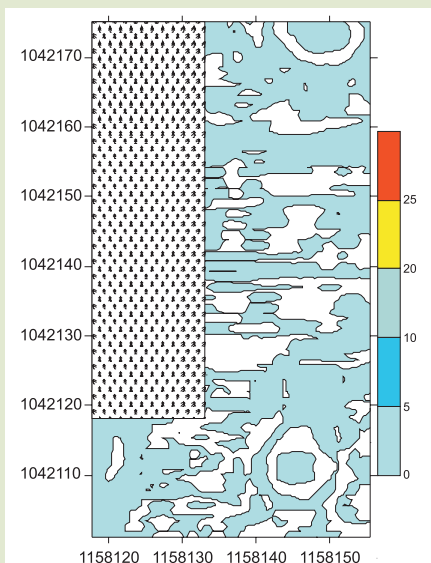


Agosto 2004. Eskes-Braghini (0-9).

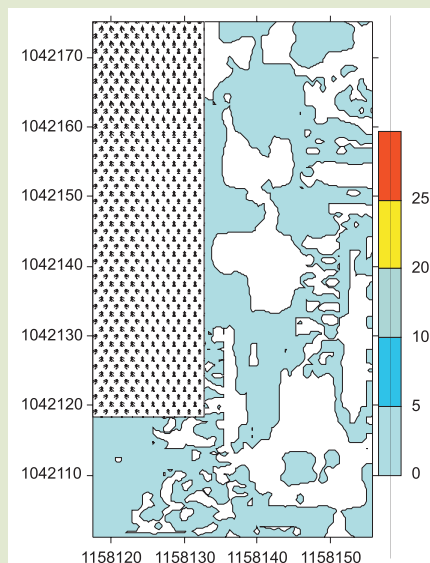


Agosto 2004. Moreno y Alvarado (2000).

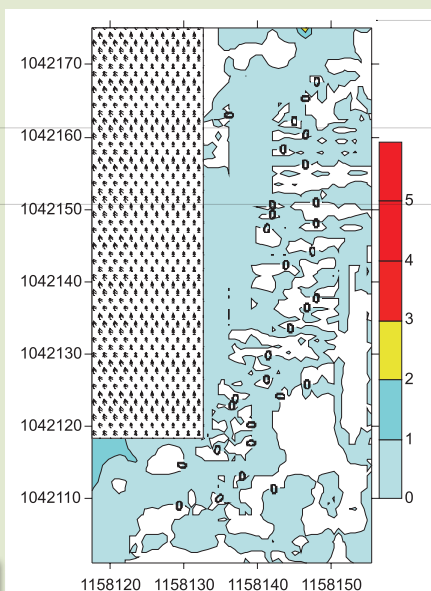
d.



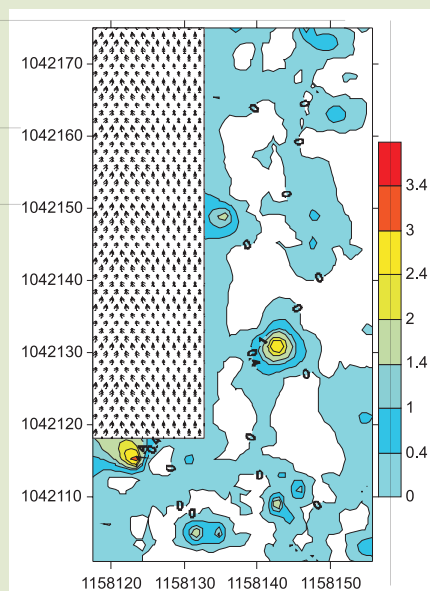
% de incidencia de roya. Lectura 1.



% de incidencia de roya. Lectura 2.



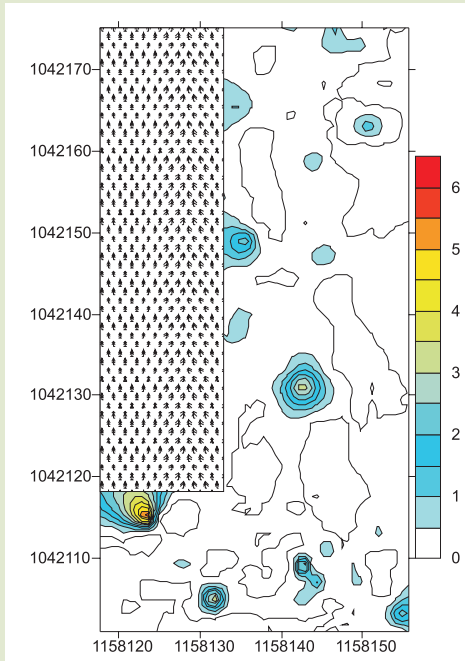
% de incidencia de roya. Lectura 3.



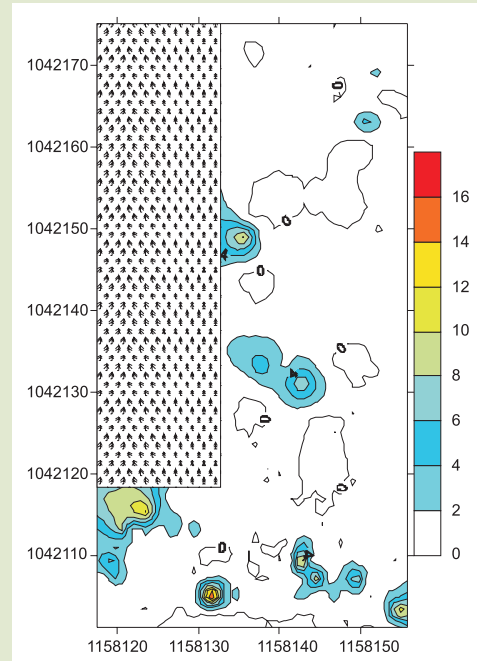
% de incidencia de roya. Lectura 4.

a.

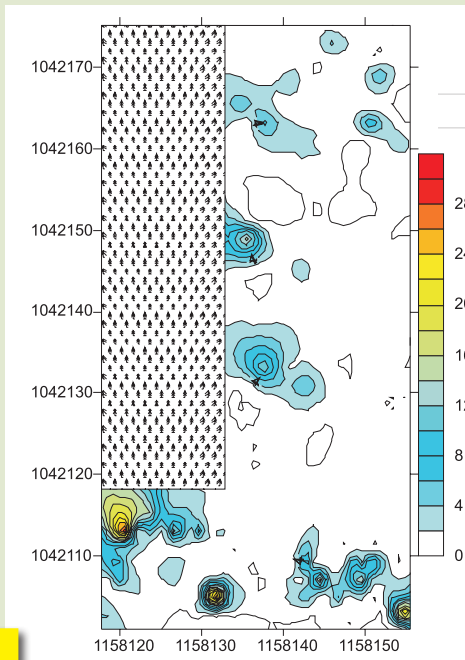
Figura 11. Mapas de dispersión de la roya del café a partir de evaluaciones del progreso de la enfermedad (porcentaje de incidencia), en la región en diferenciación o crecimiento vegetativo de las plantas. **a.** (lecturas 1-4); **b.** (Lecturas 5-8); **c.** (Lecturas 9-10)



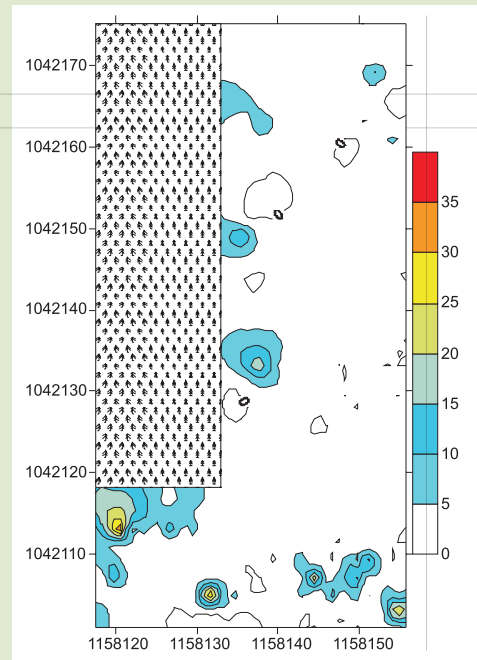
% de incidencia de roya. Lectura. 5.



% de incidencia de roya. Lectura. 6.



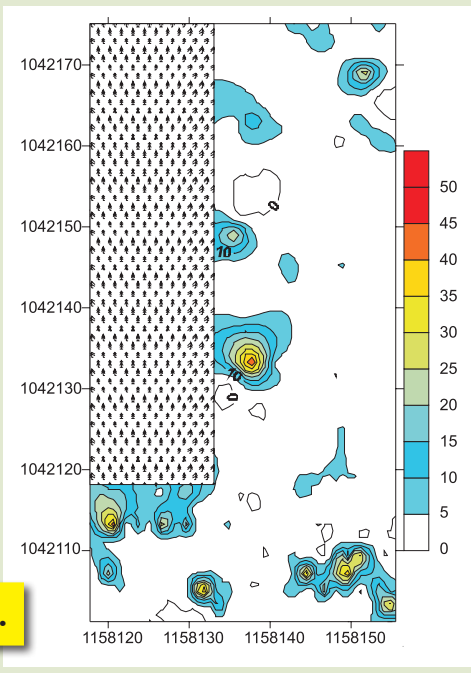
% de incidencia de roya. Lectura. 7.



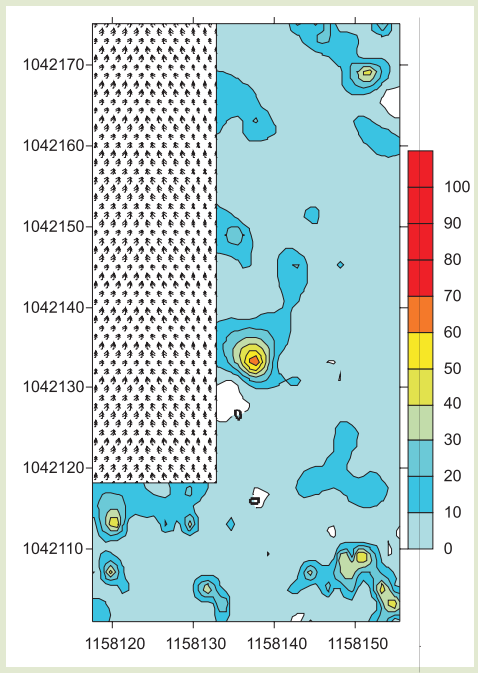
% de incidencia de roya. Lectura. 8.

b.

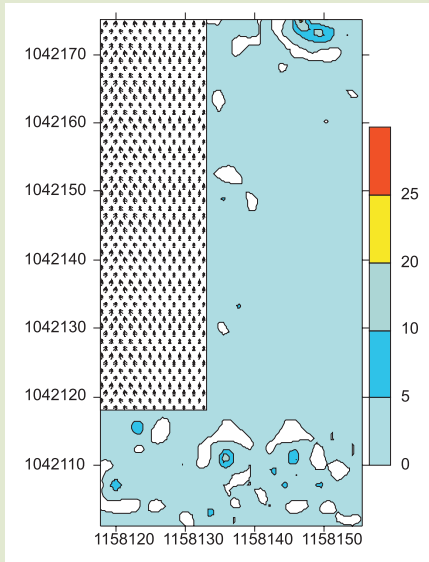
c.



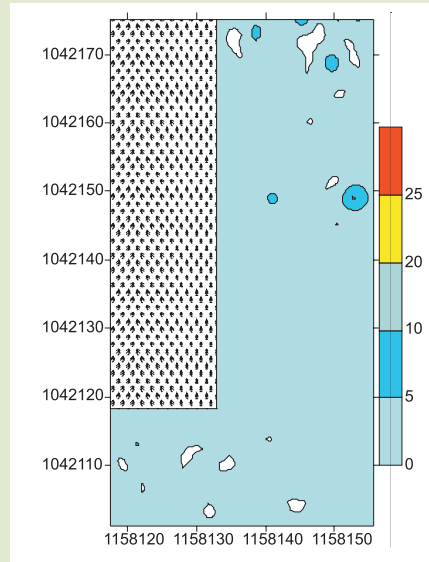
% de incidencia de roya. Lectura. 9.



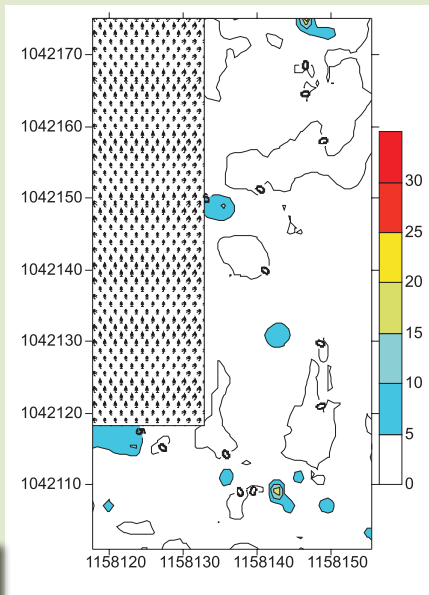
% de incidencia de roya. Lectura. 10.



% de incidencia de roya. Lectura. 1.

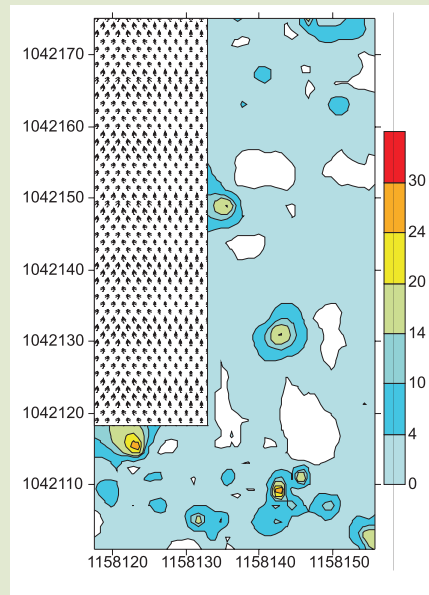


% de incidencia de roya. Lectura 2.



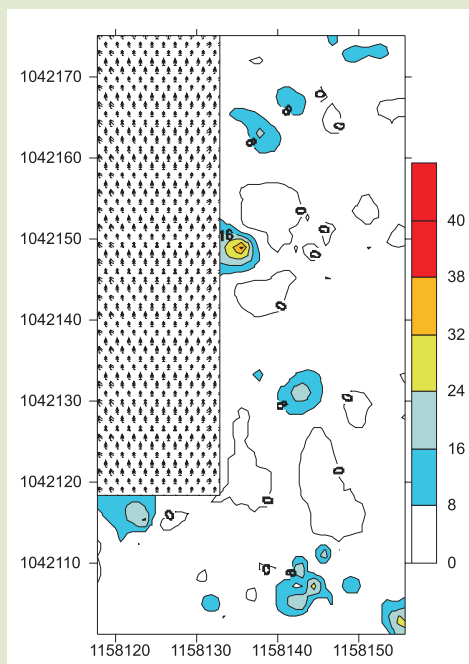
a.

% de incidencia de roya. Lectura. 3.

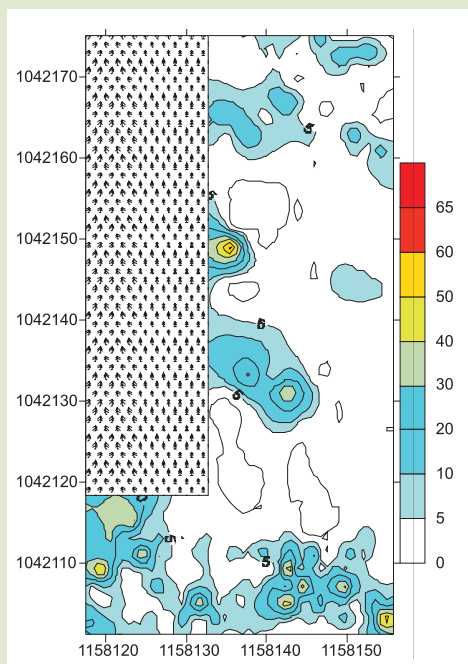


% de incidencia de roya. Lectura. 4.

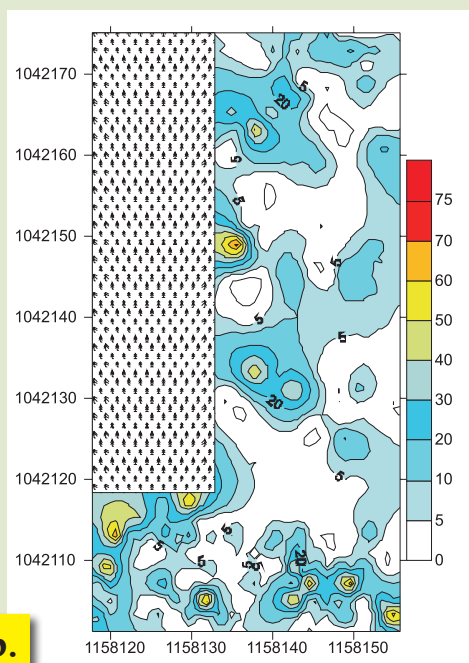
Figura 12. Mapas de dispersión de la roya del café a partir de evaluaciones del progreso de la enfermedad (porcentaje de incidencia), en la región en producción de las plantas. **a.** (lecturas 1-4); **b.** (Lecturas 5-8); **c.** (Lecturas 9-10)



% de incidencia de roya. Lectura. 5.

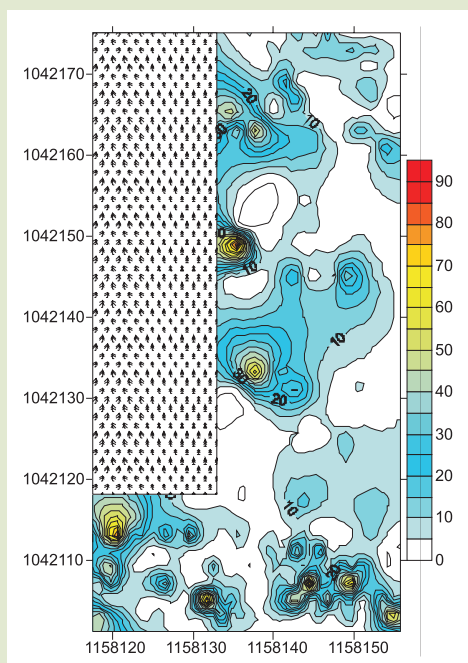


% de incidencia de roya. Lectura. 6.

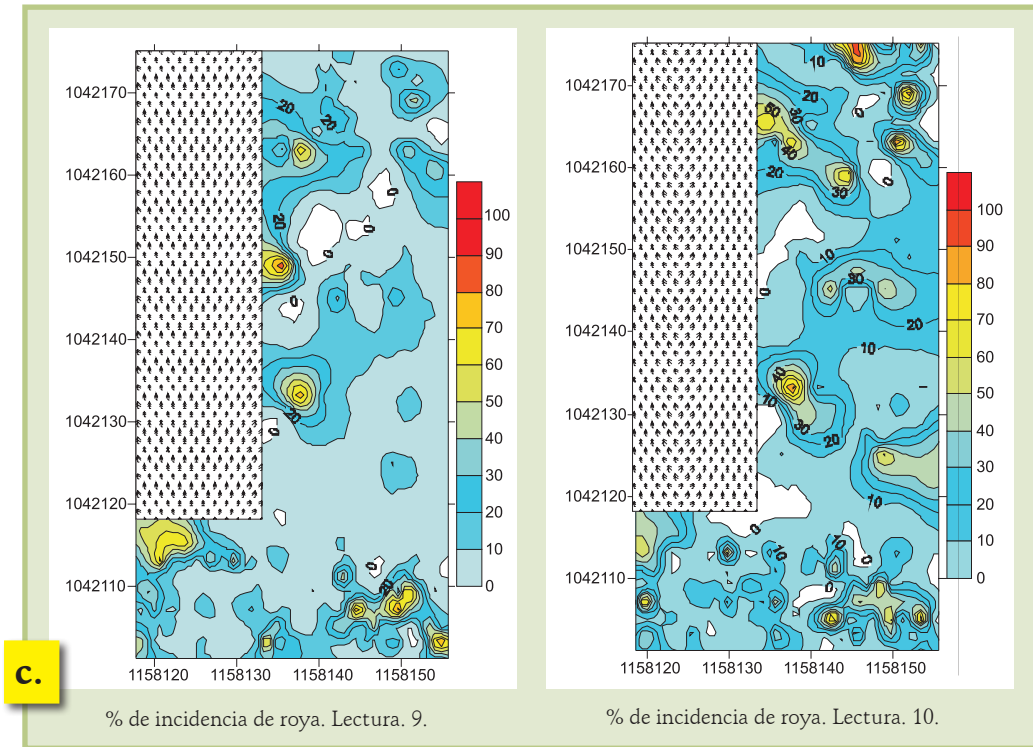


b.

% de incidencia de roya. Lectura. 7.



% de incidencia de roya. Lectura. 8.



VII. Observaciones previas y selección de germoplasma para determinar la herencia de la resistencia incompleta en derivados de Cat. X H. de T.

En el inicio del proceso exploratorio de selección de genotipos probables portadores de resistencia incompleta a la roya del cafeto, se adoptó el criterio sugerido por el doctor Carlos Rodrigues Jr., Director del CIFC de Portugal, en ese entonces (Comunicación personal, 1988). Él recomendó la identificación en el campo de materiales para evaluación, tomando en consideración *“que una vez los derivados de Caturra X Híbrido de Timor se encuentren en el campo en muchos países, una primera selección deberá ser hecha en el material que eventualmente aparece susceptible, pero con un bajo nivel de enfermedad”*.

Atendiendo la recomendación del doctor Rodrigues Jr., se inició un proceso de búsqueda sistemática de plantas que satisficieran esa condición. El proceso comenzó en las Estaciones Experimentales de Cenicafé, en ensayos de evaluación de progenie del programa de obtención de variedades con resistencia completa a la roya.

Inicialmente, se evaluó la presencia de roya en derivados F3, F4 y F5 de Cat. X H. de T., y posteriormente en otros recursos genéticos de interés. Sin excepción, sólo se seleccionaban plantas candidatas para evaluación de campo, con genealogía plenamente establecida.

En ese entonces, existía una limitación importante para el diseño de los experimentos de evaluación por resistencia incompleta, por no disponer de métodos eficientes y repetibles de medida y caracterización de este tipo de resistencia.

Las primeras observaciones de campo sobre los materiales inicialmente seleccionados, integraban tres tipos de apreciaciones en cada evaluación. Se realizaban en períodos de alta epidemia, que se definían de acuerdo a la revisión de los grados de ataque de *H. vastatrix* en variedad Caturra. La primera, calificaba incidencia de la enfermedad, respecto de la variedad Caturra sin control, en tres niveles: Alto, medio y bajo. La segunda, el grado de defoliación respecto al mismo testigo: Alta, media o baja. Finalmente, se ponderaba el vigor de las plantas candidatas: Alto, medio y bajo. Inicialmente se trató de una discriminación completamente categórica.

Dos circunstancias favorecieron grandemente el proceso de selección inicial: 1. La ocurrencia de ataques muy severos de la enfermedad sobre la variedad Caturra. 2. Disponer de un excelente material genético representado por numerosas selecciones de generaciones F1 a F5 de (Cat. X H. de T.) sobre el cual realizar las observaciones.

Una decisión inicial a tomar, difícil de explicar y justificar, es la relativa al rango aceptable de variación fenotípica de incidencia de la enfermedad para catalogar un genotipo candidato de interés por su reacción de resistencia parcial o de susceptibilidad.

Para asumirla, se realizaban observaciones sucesivas a cada planta candidata a evaluación de prueba de progenie. Inicialmente, se calificaba resistente en sentido incompleto, medianamente resistente o susceptible. La calificación final, luego de las evaluaciones, generalmente dos, se ajustaba a la categoría más baja en términos de resistencia observada. Previo a cada evaluación de las plantas candidatas, se revisaba por los mismos criterios, sendas parcelas de las variedades Colombia (testigo con resistencia completa) y Caturra (testigo susceptible) sin control químico contra la enfermedad, para observar en ese momento el daño ocasionado por la roya.

Al final, a pesar que este tipo de procedimiento de partida genera algunas dudas y ocasiona sospechas, porque hasta cierto punto, es el mismo investigador el que toma una decisión sobre qué es un fenotipo resistente y qué es uno susceptible; no existe alternativa, las plantas no se desarrollan con “señales” diciendo “soy

resistente” o “soy susceptible” (30). También puede ocurrir que la enfermedad cambie en su dinámica con la edad.

Con el criterio expuesto, se identificaron numerosas plantas candidatas en el campo que satisfacían tales condiciones.

Una de ellas, la planta F3 AW.2551, cuya progenie está representada por 30 plantas, se sembró en el experimento MEG0203. Al finalizar el experimento, luego de cuatro cosechas (90-91, 91-92, 92-93 y 93-94) se seleccionaron varios árboles del mismo, uno de los cuales fue identificado como DI.200 de generación F4. A partir de la selección de este árbol, por sus excelentes atributos agronómicos y de resistencia, se inició la etapa de creación de las respectivas generaciones requeridas para avanzar a la fase de determinación de la herencia involucrada en la expresión de la resistencia remanente observada en la misma.

Antecedentes de la selección:

Genealogía: C.C.C. H.3004: Caturra Amarillo-L.572 X Híbrido de Timor CIFC #1343 (Mezcla de polen de los árboles existentes) - Tr.2958 - Pl.2221 - AW.2551-DI.200.

La relación entre la producción en parcelas de variedad Caturra respecto a la registrada en la progenie de AW.2551, donde se seleccionó DI.200, mostró que la media de las tres parcelas de Caturra fue de 16,9 kg/planta de café en cereza (507 kg en tres parcelas), mientras que la progenie de la planta AW.2551 produjo en promedio 22 kg/planta (660 kg en tres parcelas), superó en 30% a Caturra. Esta proporción se atribuyó, al menos en parte, al efecto de la resistencia remanente a la roya que la protege de la enfermedad. La planta DI.200 registró una producción acumulada de cuatro cosechas de 26,1 kg/planta de cereza. (Tabla 13).

En una evaluación posterior, se midió el progreso de la roya y la defoliación, durante el año 1991, el cual fue favorable al desarrollo de la enfermedad. En la Tabla 14 se presenta la evolución de la roya y la defoliación de la progenie del AW.2551, incluyendo la planta DI.200, con relación al testigo susceptible variedad Caturra.

Tabla 13. Atributos de grano, producción y reacción a roya del árbol DI.200.

F4	Grano vano (%)	Grano caracol (%)	Grano supremo (%)	Producción acumulada (kg)	Nivel de roya Escala Eskes	Nivel de resistencia
DI.200	3,2	9,4	83,9	26,1	4	Resistente

Tabla 14. Incidencia de la roya (%) en los sectores de la rama en fructificación (ZP) y en diferenciación floral o crecimiento (ZC), y recuperación de follaje, medidas sobre la progenie DI.200 resistente a *H. vastatrix*.

Genotipo	Fecha	Incidencia de roya ZP (%)	Incidencia de roya ZC (%)	Defoliación ZP (%)	Defoliación ZC (%)	Recuperación follaje (%)
AW.2551	01/91	0,0	0,0	18,5	1,1	-----
	03/91	0,7	0,1	29,5	4,7	128,6
	05/91	0,5	0,1	49,7	15,6	77,0
	07/91	0,7	0,3	74,1	29,3	54,0
	09/91	0,5	1,2	91,3	51,0	-----
Caturra	01/91	21,7	4,8	15,3	3,4	-----
	03/91	26,2	4,5	43,8	15,1	68,0
	05/91	18,9	4,6	75,1	26,8	58,1
	07/91	17,4	9,7	89,0	33,5	58,2
	09/91	6,7	16,0	94,1	51,6	-----

Esta planta identificada como DI.200, seleccionada en un ensayo de prueba de progenie del progenitor AW.2551, fue utilizada como progenitor portador de resistencia incompleta a *H. vastatrix*, para establecer la herencia y bases moleculares de la resistencia dilatoria que posee.

VIII. Herencia y bases moleculares de la resistencia incompleta a *H. vastatrix* en derivados de Cat. X H. de T.

¿Cómo se determina la herencia de la resistencia remanente a la roya del cafeto?

La resistencia remanente que se manifiesta cuando ocurre el fenómeno de “quiebra de la resistencia completa”, idealmente debe ser de naturaleza cuantitativa, si el objetivo es obtener resistencia durable a la roya del cafeto. Esta condición es esencial para un cultivo perenne como el café.

Para establecer si la resistencia incompleta a la roya presente en derivados de Cat. X H. de T., es de naturaleza cuantitativa, se realizaron cruzamientos controlados entre la planta DI.200 y la variedad Caturra.

Al cabo de cinco años, se crearon siete generaciones, que se identificaron F_1 , F_2 , F_3 , F_1RC_1 , F_1RC_2 , F_1RC_{11} , y F_1RC_{22} , para adelantar los respectivos estudios de herencia.

La Tabla 15, ilustra el detalle de las generaciones creadas para el estudio del determinismo de la resistencia incompleta existente en la planta DI.200.

El experimento fue sembrado bajo un diseño completamente aleatorio, con dos repeticiones. El número de plantas por generación varió entre 60, en las menos segregantes, y 80 en las de mayor segregación (F_2 y $RC_{..}$), según recomendación de Ceballos (30). La distancia de siembra fue de 2 m x 1 m, para una densidad de 5.000 plantas/ha. La fertilización, el manejo de arvenses y demás prácticas de cultivo se realizaron de acuerdo a las recomendaciones técnicas desarrolladas en Cenicafe (15). No se aplicó ningún tipo de fungicida contra la roya.

Durante cuatro cosechas se registró el progreso de la roya y la defoliación sobre plantas de las nueve poblaciones generacionales, relacionadas en la Tabla 15, que se obtuvieron por cruzamiento entre ellos.

Las variables medidas en las distintas generaciones, porcentajes de incidencia y defoliación, se sometieron a análisis de varianza individual para cada una de las zonas evaluadas, zona de fructificación y de diferenciación floral, y para cada año. Las evaluaciones se hicieron durante los años 2003 a 2006, siguiendo la metodología desarrollada por Castillo y Alvarado (29).

Tabla 15. Generaciones evaluadas en el experimento MEG0269, para determinar el tipo de herencia a la roya del cafeto existente en la planta DI.200.

Generación	Genealogía
P_1	Caturra
P_2	DI.200 (AS III #367)
F_1	Caturra x DI. 200
F_2	94-5 #164 y 94-5 #174
F_3	97-11 #581
$RC_1 = (F_1 \times P_1)$	Caturra #122 x 94-5 #170
$RC_2 = (F_1 \times P_2)$	96-13 #67 x DI:200 y 94-5 #164 x DI. 200
$RC_{11} = (RC_1 \times P_1)$	Caturra #137 x 97-12#2077
$RC_{22} = (RC_2 \times P_2)$	DI.200 (AS III #368) x 97-12 #2125 y DI.200 (AS III #369) X 97-12 #2125

Durante el ciclo de cuatro años de evaluación, en el año 2003 se observó mayor porcentaje de incidencia en las dos zonas evaluadas, razón por la cual los análisis genéticos fueron realizados a partir de esas evaluaciones (1, 11, 40).

Para verificar el contraste entre los parentales P_1 y P_2 , a los registros de roya tomados en cada uno de los meses evaluados, se aplicó la prueba de Duncan al 5%. De ese año se seleccionaron los meses en que presentó el mayor contraste entre los parentales para el análisis de medias generacionales; esta condición se logra cuando se registran los mayores niveles de incidencia de la enfermedad, de acuerdo con lo recomendado por Ceballos (30), y lo determinado por Herrera *et al.* (40).

El análisis de varianza indicó diferencias significativas al nivel de 5% de error para incidencia, medida en las dos zonas de la rama en estudio y para defoliación en la zona de diferenciación floral.

La prueba de comparación de medias de Duncan al 5%, detectó diferencias estadísticas entre los padres y entre algunas de las generaciones estudiadas (Tabla 16).

La generación F_1 se ubicó por debajo del promedio de la media de los parentales, lo que sugiere algún efecto de dominancia, sobre todo para la variable defoliación, muy cercana al progenitor (DI.200) portador de resistencia incompleta.

Tabla 16. Comparación de medias de Duncan (5%), para las variables incidencia de roya y defoliación.

Generación	Zona de diferenciación floral		Zona de fructificación
	Incidencia	Defoliación	Incidencia
P_1	51,3 A	44,5 A	92,7 A
RC_{11}	50,0 A	41,3 A	85,6 A
RC_1	22,2 B	34,7 B	55,7 C
F_3	23,6 B	31,5 B	68,4 B
F_2	19,7 B	26,8 C	62,4 BC
F_1	13,5 C	20,9 DE	36,9 D
RC_2	8,4 CD	21,5 D	27,3 D
RC_{22}	7,9 CD	23,9 CD	25,9 D
P_2	3,4 D	16,8 E	12,8 E

Letras distintas indican diferencia estadística

Las observaciones de cada año que mostraron diferencias significativas entre generaciones se compararon con la prueba de Duncan al 5%. Romero (71) analizó con el método de medias generacionales ampliado, que incluye los parámetros de interacciones génicas: aditivo x aditivo, aditivo x dominante y dominante x dominante, además de la media poblacional y efectos aditivos y dominantes de los genes involucrados en su expresión (30) (Tabla 17).

A los datos seleccionados para análisis de medias y varianzas generacionales, se les hizo la prueba de homogeneidad de Bartlett al 5%, para satisfacer el supuesto relativo a la homogeneidad de las varianzas en generaciones no segregantes (30). Dado que el experimento presentó heterogeneidad en las varianzas, se ponderaron por el inverso de la varianza media, en la aplicación del modelo genético.

Para estimar componentes de varianza, se correlacionaron la incidencia y la defoliación, para determinar si están estrechamente asociadas. La importancia de esta correlación radica en la decisión de seleccionar una sola variable para obtener estimados de heredabilidad y número de genes con mayor precisión. Los resultados mostraron que la incidencia era la que mejor representaba la enfermedad. El proceso se basó en el método de medias y varianzas generacionales expuesto por Falconer (36), Mather y Jinks (51), Kearsey y Pooni (42).

Tabla 17. Coeficientes teóricos de efectos genéticos para las medias de las nueve generaciones, en un modelo que incluye parámetros de interacción.

Generación	Coeficientes					
	m	[a]	[d]	[aa]	[ad]	[dd]
P ₁	1	-1	0	1	0	0
P ₂	1	1	0	1	0	0
F ₁	1	0	1	0	0	0
F ₂	1	0	1/2	0	0	1/4
RC ₁ = (F ₁ X P ₁)	1	-1/2	1/2	1/4	-1/4	1/4
RC ₂ = (F ₁ X P ₂)	1	1/2	1/2	1/4	1/4	1/4
F ₃	1	0	1/4	0	0	1/16
RC ₁₁ = (RC ₁ x P ₁)	1	-3/4	1/4	9/16	-3/16	1/16
RC ₂₂ = (RC ₂ x P ₂)	1	3/4	1/4	9/16	3/16	1/16

m: media de los padres; **[a]:** efectos genéticos aditivos; **[d]:** efectos genéticos dominantes; **[aa]:** efectos genéticos de interacción aditivo x aditivo; **[ad]:** efectos genéticos de interacción aditividad x dominancia; **[dd]:** efectos genéticos de interacción dominancia por dominancia.

El número mínimo de genes potencialmente involucrado en la resistencia a roya se estimó mediante tres métodos: Castle (82, 89), Wright (21,89) y el de componentes de varianza de Mather (18, 51).

Los análisis genéticos para las variables incidencia y defoliación en la zona en diferenciación floral, indican que el efecto aditivo dentro de un modelo aditivo-dominante (51) fue más importante respecto al de dominancia (Tabla 18).

La importancia de la aditividad presente en el cruce entre la variedad Caturra y el progenitor F4 DI.200: Caturra Amarillo-L.572 X Híbrido de Timor CIFC #1343 – Tr.2958 – Pl.2221 – AW.2551 – DI.200, indica que la selección para incrementar la resistencia incompleta a *H. vastatrix* se puede predecir por su respuesta fenotípica, dado que la fracción aditiva es heredable, y la que responde a la selección.

¿Cuál es la heredabilidad y número de genes involucrados en la expresión de la resistencia?

A partir de la variable incidencia se estimaron componentes de varianza, grado de heredabilidad y número de genes potencialmente involucrados en la resistencia incompleta a la roya del cafeto que se está expresando en estas poblaciones (Tabla 19)

El mayor aporte a la varianza genotípica lo hizo la porción aditiva frente a la dominante, lo que concuerda con lo esperado al observar los componentes de media

Tabla 18. Parámetros genéticos para la resistencia incompleta a *H. vastatrix* (datos transformados con ln).

Parámetro	Incidencia		Defoliación	
	Estimativo	t-value	Estimativo	t-value
M	2,65 ± 0,47	13,71**	3,28 ± 0,18	45,33**
[a]	-1,51 ± 0,48	-7,77**	-0,47 ± 0,19	-6,11**
[d]	-0,43 ± 1,0	-1,06ns	-0,46 ± 0,32	-3,59*
chi-cuadrado (6 gl)	0,25 (P=1,000ns)		0,017 (P=1,000ns)	

m = media parental, [a] = efecto aditivo, [d] = efecto de dominancia; **: altamente significativo; *: significativo; ns: no significativo

del modelo aditivo x dominante, donde el efecto aditivo fue el que aportó a la suma de cuadrados del modelo. La varianza genotípica fue superior a la ambiental, lo que indica que las condiciones en que se desarrolló el experimento en el campo y el diseño utilizado, corrigieron adecuadamente el efecto ambiental.

La heredabilidad estimada en sentido amplio fue del 73%, valor que sugiere amplia participación de efectos genéticos en la expresión de la resistencia y adecuado control del error experimental en el campo.

La heredabilidad en sentido estricto fue del 53%, valor relativamente alto, que indica que si se realiza selección por bajos niveles de incidencia se puede esperar alta eficiencia en el proceso, aprovechando la variación genética presente, como lo indican Eskes y Carvalho (34), quienes hallaron heredabilidades de 86%, 73% y 60% bajo condiciones de campo, en cultivares de café (*C. arabica*) del Brasil, evaluando incidencia de roya con escala tipológica 0 - 9 (32), para resistencia incompleta.

El número de genes estimados por los tres métodos fue muy similar, variando entre cinco y seis, que serían responsables de la expresión de la resistencia incompleta

Tabla 19. Componentes de varianza, heredabilidad y número de genes estimados para la resistencia incompleta a *H. vastatrix*.

Zona de diferenciación floral		
Parámetros	Incidencia	
	Datos originales	Datos transformados ^a
Varianza ambiental	90,53	0,268
Varianza aditiva	86,23	0,524
Varianza de dominancia	0,00	0,203
Varianza genotípica	86,23	0,727
Heredabilidad amplia	0,49	0,73
Heredabilidad estricta	0,49	0,53
Número de Genes		
Castle	3,2	6,0
Wright	3,8	6,0
Mather	6,6	5,0 (4,8)

^a Datos transformados a logaritmo natural (ln) en todas las generaciones

a la roya del cafeto en las poblaciones estudiadas. Sin embargo, también podría tratarse de cinco o seis regiones de genes agrupados por posible ligamiento (71, 72, 73).

La estimación del número de genes, involucra supuestos relativos a la no ocurrencia de efectos de ligamiento y dominancia, y supone igual efecto en todos los loci, entre otros requisitos. Si éstos no se cumplen, ocasionan subestimación del número de genes, mientras que la presencia de interacciones alélicas (epistasia) pueden ser causa de sub o sobreestimación del número de genes segregantes (20).

El reducido efecto de dominancia en la expresión de la resistencia incompleta a *H. vastatrix* en las poblaciones estudiadas, permitió obtener estimados similares del número de genes por los tres métodos, teniendo en cuenta que los estimados de Wright y Mather son afectados por la presencia de dominancia, pero no por el método de Castle (18, 21, 89).

¿Cuáles son las bases moleculares de este tipo de resistencia, determinadas mediante el aislamiento de genes candidatos (RGC)?

Romero *et al.* (71, 72, 73), usando la estrategia de genes candidatos, aislaron siete grupos de secuencias RGC a partir de seis combinaciones de iniciadores, usando como plantilla el ADN genómico de los dos genotipos parentales, contrastantes por su nivel de resistencia incompleta a la roya del cafeto, la variedad Caturra (P_1) y la línea DI.200 (P_2).

Encontraron que 66% de las secuencias aisladas tenían elevada homología con algún gen de resistencia o de defensa conocido. Esta información representa un aporte valioso respecto a trabajos precedentes donde se reportan valores entre 20% y 89% (19, 38, 49).

De las siete familias RGC identificadas, seis fueron incluidas dentro de la clase de genes NBS no - TIR, mientras que solo una familia (fm1) fue catalogada dentro de la clase TIR. Esta familia constituye el primer reporte en café de esta clase de genes, particularmente ausentes en cereales y poco abundantes en gimnospermas y dicotiledoneas (17, 50, 52, 53, 61, 65).

Los dominios TIR (Toll/interleukin - 1 receptor), han sido identificados en plantas, en animales y bacterias (53). Son abundantes en genomas de *Drosophila* spp. y mamíferos (52), y más comunes en plantas que en animales. La presencia de este dominio en el sistema de defensa de plantas y animales sugieren un ancestro común (54).

Noir *et al.* (60), aislaron nueve familias RGCs de *C. arabica* y *C. canephora*, con el objetivo de evaluar el origen, diversidad y evolución de genes - R en el genoma del café. De acuerdo con sus observaciones, no encontraron ningún RGCs de la familia TIR. Según estos autores, los genes TIR probablemente estarían ausentes del genoma del café o simplemente tendrían divergencia lejana en esta especie. Los resultados muestran que esta familia de genes de la clase TIR están presentes en café, aunque en baja proporción, respecto a las familias de la clase no-TIR.

Dentro de las familias RGC aisladas, se destacó la familia 3 como la más abundante. En esta familia se encontraron secuencias homólogas al gen *Prf*, un gen que ha sido implicado en la respuesta de resistencia del tomate al ataque de *Pseudomonas syringae* (74). La presencia abundante de secuencias de este tipo en café podría sugerir un papel importante en la respuesta de resistencia del café a la roya, pero también podría estar relacionada con la respuesta de tipo no - específico (i.e. sistémica) en esta especie.

Las otras familias (no - TIR) mostraron homologías con genes de resistencia conocidos, como *RPS2*, *RPS5*, implicados con la respuesta de *Arabidopsis* sp. al ataque de *Pseudomonas* sp. (fm2); y el gen *I2* implicado con la respuesta del tomate al ataque de hongos del género *Fusarium* (fm7).

Como resultado de la investigación, Romero *et al.* (71, 73) aislaron secuencias pertenecientes a genes candidatos de defensa (DGC) con alta homología con los genes de la familia PR - 5, involucrada en procesos de defensa (41), en especies como *Arabidopsis* sp., *Oryza sativa* y algunas especies de solanáceas. De acuerdo con Yun *et al.* (90), las proteínas PR-5 presentan una actividad antifúngica *in vitro* causando la ruptura y salida del contenido citoplasmático de las hifas (59, 86).

Estudios realizados en el patosistema *Coffea arabica* - *Hemileia vastatrix*, muestran que la respuesta hipersensible del café a la roya se inicia desde las primeras fases de la infección del hongo (81), y se caracteriza por un amplio rango de mecanismos que incluyen lignificación, transcripción de genes del tipo PR y estimulación de actividad lipoxigenasa (22).

Romero *et al.* (71, 73), reportan la presencia de secuencias homólogas al gen PR-5 implicado en la resistencia a hongos, en el genotipo susceptible (Caturra) y en el resistente (DI.200). Esto sugiere que existe un mecanismo de expresión diferencial en respuesta al ataque del patógeno. Esta expresión diferencial podría estar controlada por mecanismos indirectos de activación de uno o varios genes (expresión mediada por reguladores), o por un control pos-transcripcional más complejo.

Diferentes evidencias experimentales muestran que algunos genes de defensa parecen colocarse en regiones QTL implicadas con el reconocimiento del patógeno y con la respuesta de resistencia de tipo incompleta. Se ha sugerido que los genes localizados en esas regiones serían versiones alélicas tanto de genes - R como de genes - D (43, 66).

El conjunto de familias tanto de genes candidatos de resistencia y defensa (RGC y DGC), parecen estar presentes en el genotipo resistente DI.200 y en el susceptible Caturra. Posiblemente, son parte de una amplia batería de genes de acción aparentemente huésped no-específica, controlados por un mecanismo de activación genética diferencial. Su activación precoz en genotipos resistentes, podría relacionarse con un sistema complejo involucrando en el reconocimiento no específico del hongo y como mecanismo de resistencia mediado por genes de resistencia y defensa específicos (71, 73).

La literatura señala que la resistencia de base o huésped no-específica (*non - host resistance*) es un mecanismo ampliamente compartido por las plantas, que presenta un componente poligénico complejo, que involucra mecanismos de resistencia sistémica e inducida (Ride, 1985, citado por Romero *et al.* (73)). Junto con este tipo de resistencia está aquella de tipo específico (*host - resistance*), la cual es regida por genes de resistencia o genes - R. La relación entre los genes - R y la resistencia de base, es aun poco conocida, y probablemente varía según la relación planta-patógeno (39). Los estudios realizados con hongos biotróficos como la roya, muestran que la resistencia de base expresada por la planta, generalmente se manifiesta antes de la formación del primer haustorio del hongo, restringiendo la penetración de las hifas dentro de la cavidad subestomática. En contraste, la resistencia conferida por los genes - R se expresa consistentemente luego de la formación del primer haustorio, generalmente en la forma de una respuesta hipersensible (HR). La diferenciación morfológica entre resistencia huésped específica y huésped no-específica, ha permitido la selección de cultivares con resistencia incompleta, considerada más durable que aquella controlada por los genes - R (14).

En el caso de la resistencia incompleta a la roya del café, es muy factible que los mecanismos de resistencia huésped-específica y huésped no-específica estén involucrados. La evidencia encontrada por Mellersh y Heath (49), muestra que una vez la respuesta no-específica se manifiesta, restringiendo el crecimiento de las hifas del hongo, existe un segundo mecanismo, mediado por la vía del ácido salicílico, que previene la formación del primer haustorio, impidiendo por completo el establecimiento de la relación biotrófica que dispara el consiguiente establecimiento del hongo. Esta interacción entre dos mecanismos aparentemente independientes es aún motivo de investigación.

IX. Selección de germoplasma de la Colección Colombiana de Café por resistencia incompleta a la roya del cafeto

Durante los últimos 21 años, utilizando los métodos desarrollados en Cenicafé se ha evaluado la progenie de 1.182 progenitores, de ellos se han escogido 228, equivalentes a 21,1% de intensidad de selección. En la Tabla 20 se presenta el resumen de las diferentes procedencias.

Con germoplasma de diverso origen se ha avanzado a la fase de mejoramiento propiamente dicho, realizando cruzamientos entre selecciones de diferentes fuentes de resistencia incompleta, tomando como progenitor recurrente materiales de generaciones avanzadas de selección de (Cat. X H. de T.), y como progenitor donante la otra fuente de interés seleccionada. Se tienen en el campo algo más de 250 selecciones de generación F3 del cruzamiento entre (Cat. X H. de T.) X Selecciones hechas en la Colección de Etiopía.

El objetivo a alcanzar es la acumulación de genes de resistencia existentes en ambos recursos genéticos, para no depender de una sola fuente, el H. de T., y aprovechar la segregación para selección por atributos agronómicos de interés, calidad en taza y arquitectura de la planta.

El método establecido para la caracterización de la resistencia dilatoria, “visible” cuando los genes mayores son vencidos por razas compatibles de *H. vastatrix*, se

Tabla 20. Estado actual de la selección de germoplasma por resistencia incompleta a *H. vastatrix*.

Derivados de la población	Número de híbridos	Número de progenitores	Número de seleccionados	Número de progenies seleccionadas	Intensidad de selección (%)
Híbrido de Timor	25	448	102	152	22,8
Portadores de SH1, 2, 3, 4	11	51	6	19	12,2
N -197	1	20	2	4	10,0
Rume Sudán	5	29	3	6	10,3
Etiopes		433	108	0	24,9
C - 387	4	51	0	0	0,0
<i>C. canephora</i>	10	150	28	68	18,7
Total	56	1.182	249	249	21,1

ha utilizado rutinariamente y de manera exitosa en la selección de numerosas progenies componentes actuales y futuras de las variedades compuestas con resistencia durable a la roya, que han sido liberadas por Cenicafé en los últimos años.

Estrategias de mejoramiento para la obtención de variedades mejoradas del futuro con resistencia durable a *Hemileia vastatrix*

De acuerdo con Moreno y Alvarado (56) y Moreno (57), la estrategia de mejoramiento basada en la diversidad genética, confirma las apreciaciones de Browning (24) “en el sentido que la variedad Colombia ha sido la pieza central de un sistema único de manejo de genes y producción de cultivos, que involucra un método completo de aumento y distribución de semilla, junto con protocolos de producción de plántulas y su manejo en el campo. Hasta la fecha, la variedad Colombia, es el mejor ejemplo de validación de la teoría unificada de protección de cultivos propuesta por Browning (23), contra enfermedades, mediante el uso de resistencia dilatoria y de estructuras espaciogénicas al azar, aplicable al manejo de agroecosistemas y consistente con la protección de ecosistemas naturales. Su operatividad frente a la roya del cafeto es un ejemplo a seguir cuidadosamente por expertos en protección de plantas y en ciencias de la producción, especialmente de cultivos perennes (24)”.

Como lo menciona Browning (24), la estrategia de diversidad genética adoptada para la obtención de la variedad Colombia es el mejor ejemplo en el mundo de manejo de la resistencia genética contra una enfermedad altamente epidémica como la roya del cafeto. Con el mismo procedimiento se obtuvo luego la variedad Tabi, compuesto de porte alto con resistencia completa a *H. vastatrix*, recomendada para ambientes limitantes, con condiciones de cultivo diferentes a las establecidas para variedad Colombia. Y posteriormente, se obtuvieron las Variedades Castillo® y Castillo® Regionales, compuestos de porte bajo, con resistencia durable a la roya del cafeto. En el proceso de obtención, gracias al desarrollo de métodos de medida y caracterización de la resistencia incompleta, se usaron los dos tipos de resistencia. La resistencia incompleta, preferiblemente de naturaleza poligénica será el principal soporte para estabilizar el sistema, pero reforzada por resistencia del tipo completo, presente en una proporción importante de la población (24).

En el proceso de estas variedades se adelantó selección por adaptación general en la obtención de Variedad Castillo®, y por adaptación a ambiente específico en

la obtención de siete Variedades Castillo® Regionales (Naranjal, El Rosario, La Trinidad, Paraguacito, Santa Bárbara, Pueblo Bello y El Tambo) para las áreas de influencia, representativas de sus lugares de selección.

En la actualidad, en el diseño de las variedades del futuro, se están ejecutando cinco estrategias:

1. Desarrollo de poblaciones a partir de nuevos cruzamientos y retrocruzamientos con el Híbrido de Timor, de las diferentes introducciones existentes en Colombia, para aprovechar la diversidad de genes de resistencia a roya aun vigentes en esa población.
2. Acumulación de genes responsables de la producción mediante cruzamientos dobles entre progenitores de Cat. X H. de T., de diferente origen, previa selección por alta productividad, resistencia incompleta, adaptación general y a ambiente específico.
3. Incorporación de otros genes de resistencia diferentes a los existentes en la población del H. de T., mediante cruzamiento entre los mejores progenitores de Cat. X H. de T., con otras fuentes de resistencia especialmente de *C. arabica*, como de otras especies de interés del género *Coffea* spp., previamente evaluadas y caracterizadas por ese atributo.
4. Inclusión de las progenies más sobresalientes por atributos agronómicos y resistencia completa e incompleta a la roya del cafeto, en las nuevas variedades en proceso de selección.
5. Mantener la estrategia ampliamente exitosa de conformación de variedades compuestas, consistente en la mezcla de semilla de los mejores materiales seleccionados. La entrega a los caficultores de mezclas de semilla de líneas mejoradas seguirá siendo la mejor alternativa para mantener y transferir la diversidad genética en las poblaciones en el campo (24, 56, 57).

Mediante aprovechamiento de la diversidad existente en los recursos genéticos de la Colección Colombiana de Café, se involucran las siguientes estrategias:

- Desarrollar nuevas variedades con resistencia a la roya del cafeto, y a las principales enfermedades y plagas que limitan la productividad, eficientes en el aprovechamiento de nutrientes, sobresalientes por sus características agronómicas, que agreguen valor en la comercialización del grano por diferenciación en sus atributos de taza.

- Adecuar la arquitectura de las plantas con el propósito de favorecer la cosecha manual y asistida, y facilitar el manejo integrado de la broca del café. Además de incentivar nuevas formas de arreglo y disposición de las plantas en el campo, que permitan adecuar estrategias derivadas de la Agricultura de Precisión.
- Ampliar la diversidad genética en las variedades regionales actuales, mediante el ingreso de nuevos componentes, que mejoren los atributos agronómicos iniciales y ofrezcan opciones de diferenciación en sus atributos de calidad en taza por su localización geográfica.
- Intensificar las investigaciones tendientes al uso de otras fuentes de resistencia a la roya del cafeto, a la enfermedad de las cerezas del café (CBD), a la llaga macana y a la muerte descendente, especialmente de *C. arabica* y de las especies diploides *C. canephora* y *C. liberica*, para obtención de nuevas variedades.

Agradecimientos

El autor agradece a la Federación Nacional de Cafeteros de Colombia y al Centro Nacional de Investigaciones de Café, su permanente apoyo y acompañamiento técnico, científico y financiero, para la ejecución de estos trabajos de investigación en el campo de la resistencia genética a la roya del cafeto.

Hago especial mención del trabajo del Auxiliar de Investigación, señor Luis Enrique Chanchí Arias, quien durante más de 20 años me acompañó en numerosas visitas a las Estaciones Experimentales y las fincas de Caficultores, y de su esmerada dedicación en la toma de registros experimentales de campo.

Expreso mi gratitud al Servicio de Extensión, por sus permanentes consultas e invitaciones a realizar reconocimiento de problemas de campo, especialmente en el área de la resistencia a la roya, porque de las observaciones hechas directamente en fincas, pude corroborar la validez de los resultados analizados en esta publicación.

Finalmente, reconozco los valiosos aportes en la revisión del contenido de esta publicación por parte de los investigadores Albertus B. Eskes, Vitor Varzea y Bertrand Benoit, expertos en el tema.

Atentamente,

Gabriel Alvarado A

Literatura citada

1. ALVARADO A., G.; CASTILLO Z., J. Progreso de la roya del cafeto sobre genotipos resistentes y susceptibles a *Hemileia vastatrix*. *Cenicafé* 47(1): 42-52. 1996.
2. ALVARADO A., G.; CORTINA G., H. Comportamiento agronómico de progenies de híbridos triploides de *C. arabica* var. Caturra x (Caturra x *C. canephora*). *Cenicafé* 48(2): 73-91. 1997.
3. ALVARADO A., G.; CORTINA G., H.; MORENO R., L. G. Efecto depresivo de *Hemileia vastatrix* en la producción de genotipos de café con diferentes niveles de resistencia incompleta derivada del Híbrido de Timor. *Cenicafé* 51(3): 224-237. 2.000.
4. ALVARADO A., G.; SOLÓRZANO B., L. Caracterización de la resistencia incompleta a *Hemileia vastatrix* en genotipos de café en Colombia. *Cenicafé* 52(1): 5-19. 2001.
5. ALVARADO A., G.; SOLÓRZANO B., L. Parámetros epidemiológicos asociados con resistencia incompleta a *Hemileia vastatrix* en genotipos de café. *Cenicafé* 52(2): 141-153. 2001.
6. ALVARADO A., G.; MORENO R., L.G.; CORTINA G., H.A. Caracteres agronómicos y resistencia incompleta a *Hemileia vastatrix* de progenies de Caturra X Híbrido de Timor. *Cenicafé* 53(1): 7-24. 2002.
7. ALVARADO A., G.; SOLÓRZANO B., L. Caracterización de la resistencia incompleta a *Hemileia vastatrix* Berk. y Br. en genotipos de café en condiciones de la región central. I. Progreso de la roya y la defoliación. *Fitotecnia Colombiana* 3(1): 36-45. 2003.
8. ALVARADO A., G.; SOLÓRZANO B., L. Caracterización de la resistencia incompleta a *Hemileia vastatrix* Berk. y Br. en genotipos de café en condiciones de la región central. II. Estimación de parámetros epidemiológicos. *Fitotecnia Colombiana* 3(1): 46-56. 2003.
9. ALVARADO A., G. Comportamiento de progenies de variedad Colombia en presencia de razas compatibles de roya del cafeto. *Cenicafé* 55(1): 69-92. 2004.
10. ALVARADO A., G.; MORENO R., L.G. Cambio en la virulencia de *Hemileia vastatrix* en progenies de Caturra X Híbrido de Timor. *Cenicafé* 56(2):110-126. 2005.
11. ALVARADO A., G. Selección por resistencia incompleta a la roya del cafeto. In: Resumen del Informe Anual de Actividades. *Cenicafé*. 2006. p.73.
12. ALVARADO A., G. Evolution of *Hemileia vastatrix* virulence in Colombia. In: 1er Workshop Durable Resistance to Coffee Leaf Rust. Universidad Federal de Vicosa, Brasil. Eds. ZAMBOLIN, L.; ZAMBOLIM, E.; VÁRZEA, V.M. pp. 99 – 115. 2005.
13. ÁLVAREZ L., D.F.; ALVARADO A., G. Evaluación de la resistencia incompleta de café a las razas II y XXII de *Hemileia vastatrix* en progenies de Caturra X Híbrido de Timor del grupo fisiológico E, en condiciones de almacigo. *Cenicafé* 52(4):270-288. 2001.

14. ANKER, C. C. y NIKS., R. E. 2001. Preahustorial resistance to the wheat leaf rust fungus, *Puccinia triticina*, in *Triticum monococcum* (S.S.). Biomedical and Life Sciences, 117: 209 -215.
15. ARCILA P, J.; FARFÁN V, E; MORENO B., A.; SALAZAR G., L.F; HINCAPIÉ G., E. Sistemas de producción de café en Colombia. Chinchiná, Cenicafe, 2007. 309 p.
16. ARISTIZÁBAL A., C.; DUQUE O., H. Análisis económico del efecto de la roya en la variedad Caturra y progenies con resistencia incompleta. Cenicafe 58(3):167-184.2007.
17. BAI, J.; PENNILL., L. A.; NING., J.; WEON LEE, S.; RAMALINGAM., J.; WEBB., C. A.; ZHAO., B.; SUN., Q.; NELSON., J. C.; LEACH., J. E.; HULBERT., S. H. 2007. Diversity in Nucleotide Binding Site- Leucine-Rich Repeat Genes in Cereals. Genome Research, 1871-1884.
18. BENEPAL., P; HALL., CH. The genetic basis of varietal resistance of *Cucurbita pepo*. To squash bug *Anasa tristis* Dé Geer. Amer. Soc. For. Hort. Sci. 90:301-303. 1967.
19. BERTIOLI., D. J.; LEAL-BERTIOLI., S. C. M.; LION M., B.; SANTOS., V. L.; PAPPAS., G. J.; CANNON., S. B.; GUIMARAES., P. M. 2003. A large-scale analysis of resistance gene homologues in *Arachis*. Molecular Genetics Genomics, 270: 34 - 45.
20. BJARCO., M. E., LINE., R. F. Heritability and Number of Genes Controlling Leaf Rust Resistance in four Cultivars of Wheat. Phytopathology, 78 (4):457 - 461. 1988.
21. BURTON., G.W. Quantitative inheritance in earl Millet (*Pennisetum glaucum*). Agronomy Journal, 43(9):409-417. 1951.
22. BOHLAND., C.; BALHENHOHL., T; LOERS., G.; FEUSSNER.; GRAMBOW, HJ. Differential induction of lipoxygenase isoforms in wheat upon treatment with rust fungus elicitor, chitin oligosaccharides, chitosan and methyl jasmonate. Plant Physiology, 114: 679 - 685. 1997.
23. BROWNING., J.A. Diversity the only assurance against genetic vulnerability to disease in major crops. In: Central States Forest Tree Improvement Conference, 9a. Ames, Iowa State University. 1974. 23p.
24. BROWNING., J.A. A perennial crop: coffee. In WAHL, L. Disease resistance from crop progenitors and other wild relatives. Munchen (Alemania), Herbert UTZ Verlag. 241p. 2003.
25. CADENA G., G. Expresión de resistencia horizontal a la roya *Hemileia vastatrix* en la variedad Conilón (*Coffea canephora*). Bogotá (Colombia). Universidad Nacional de Colombia – Instituto Colombiano Agropecuario, 198p (Tesis Magister Science). 1978.
26. CADENA G., G. Searching for expression of durable resistance to the coffee leaf rust disease in Conilón (*Coffea canephora*) germplasm in the late 70's. In: 1er Workshop Durable Resistance to Coffee Leaf Rust. Universidad Federal de Vicosa, Brasil. Eds. ZAMBOLIN, L.; ZAMBOLIM, E.; VÁRZEA, V.M. p. 117.-135. 2005.
27. CAMPBELL., C.L.; MADDEN., L.V. Introduction to plant disease epidemiology. New York, Wiley, 1990. 532p.
28. CASTILLO Z., L. J.; LEGUIZAMÓN C., J.E. Virulencia de *Hemileia vastatrix* determinada por medio de plantas diferenciales de café en Colombia. Cenicafe, 43(4): 114 – 124. 1992.

29. CASTILLO Z., L. J.; ALVARADO A., G. Resistencia incompleta de Genotipos de café a la roya bajo condiciones de campo en la región central de Colombia. *Cenicafé*, 48(1): 40 – 58. 1997.
30. CEBALLOS., H. Genética cuantitativa y Fitomejoramiento. Universidad Nacional de Colombia. Palmira. 2003. 215p.
31. CRISTANCHO A., M.A.; ESCOBAR O., C.; OCAMPO M., J.D. Evolución de razas de *Hemileia vastatrix* en Colombia. *Cenicafé*, 58(4): 340 – 359. 2007.
32. ESKES., A. B.; TOMA-BRAGHINI. Assessment methods for resistance to coffee leaf rust (*Hemileia vastatrix* Berk y Br.). *Pl. Prot. Bull. FAO*, 29: 56 - 66. 1981.
33. ESKES., A.B. Incomplete resistance to coffee leaf rust (*Hemileia vastatrix*). Wageningen, Institute of Plant Breeding Agricultural University, 1983. 145p (Thesis: Philosophy Doctor).
34. ESKES., A.B.; CARVALHO., A. Variation for incomplete resistance to *Hemileia vastatrix* in *Coffea arabica*. *Euphytica* 32:625-637. 1983.
35. ESKES., A.B. Resistance. In: KUSHALAPPA., A.C.; ESKES., A.B. (Eds). *Coffee Rust: Epidemiology, resistance and Management*. Boca Ratón, CRC Press, 1989. p.171-291.
36. FALCONER., D.S. Introduction to quantitative genetics. Nueva York (Estados Unidos), Ronald Press Co. 1960. 365p.
37. FLOR., H.H. Host – parasite interaction in flax – rust; its genetics and other implications. *Phytopathology* (Estados Unidos) 45(12):680-685. 1955.
38. HATTENDORF, A.; DEBENER., T. Molecular characterization of NBS-LRR-RGAs in the rose genome. *Physiologia Plantarum*, 129: 775 – 786. 2007.
39. HEATH., MC. Non-host resistance to plant pathogens: nonspecific defense or the result of specific recognition events? *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 58: 53–54. 2001.
40. HERRERA, J.C.; ALVARADO, G.; CORTINA, H.A.; COMBES, M.C.; ROMERO, G.; LASHERMES., P. Genetic analysis of partial resistance to coffee leaf rust (*Hemileia vastatrix* Berk. & Br.) introgressed into the cultivated *Coffea arabica* L., from the diploid *C. canephora* species. *Euphytica* (2009) 167:57-67.
41. HU., X., REDDY., A.S.N. Cloning and expression of a PR5-like protein from *Arabidopsis*: inhibition of fungal growth by bacterially expressed protein. *Plant Molecular Biology*, 34: 949- 959. 1997.
42. KEARSEY, M.J.; POONI., H.S. The genetical analysis of quantitative traits. Londres (Inglaterra), Chapman and Hall. 1996. 381 p.
43. KELLY, J. D.; VALLEJO., V. QTL Analysis of Multigenic Disease Resistance in Plant Breeding. In: Tuzun, S. Bent, E. Multigenic and induced systemic resistance in Plants. Springer Science + Business Media, Inc. New York. 2006.
44. KUSHALAPPA., A.C.; ESKES., A.B. *Coffee Rust: Epidemiology, Resistance, and Management*. CRC Press. Boca Ratón, Florida (United State). CRC Press, INC. 1989

45. LEGUIZAMÓN C., J.E. Contribution á la connaissance de la résistance incomplète du cafféir Arabica, (*Coffea arabica* L) á la Rouille Orangee (*Hemileia vastatrix* Berk. Et Br). Ecole Nationale Supérieure Agronomique, Montpellier (France). 1983, 183. (Thèse Docteur – Ingénieur).
46. LEGUIZAMÓN C., J.E.; BAEZA A., C.A.; FERNÁNDEZ B., O.; MORENO R., L.G.; CASTILLO Z., L.J.; OROZCO C., F.J. Identificación de la raza II de *Hemileia vastatrix* Berk. Y Br. En Colombia. *Cenicafé* 35(1): 26-28. 1984.
47. LEGUIZAMÓN C., J.E. Efecto de la roya del cafeto sobre la producción de *Coffea arabica* L. In: Centro Nacional de Investigaciones de Café, *Cenicafé*. Informe anual de labores Disciplina de Fitopatología, 1989. Chinchiná, *Cenicafé*. 1989.
48. LEGUIZAMÓN C., J.E.; OROZCO G., L.; GÓMEZ G., L. Estudio de la curva epidemiológica de la roya del cafeto a libre exposición solar en tres localidades de la zona cafetera Colombiana. Informe final de investigación en epidemiología de la roya del cafeto en Colombia. Chinchiná, Convenio JUNAC – FEDERACAFÉ. *Cenicafé*, 1990. 188p.
49. MELLERSH., D. G., HEATH., M. C. An investigation into the involvement of defense signaling pathways in components of the nonhost resistance of *Arabidopsis thaliana* to rust fungi also reveals a model system for studying rust fungal compatibility. *Mol. Plant - Microbe Interact*, 16: 398 - 404. 2003.
50. MADSEN., L.H.; COLLINS., N.C.; RAKWALSKA., M.; BACKES., G.; SANDAL., N.; KRUSSEL., L.; JENSEN., J.; WATERMAN., E.H.; JAHOOOR., A.; AYLIFFE., M.; SCHULZE-LEFERT., P.; STOUGAARD., J. Barley disease resistance analogs of the NBS-LRR class: Identification and mapping. *Molecular Genetics Genomics*, 269: 150 - 161. 2003.
51. MATHER., K.; JINKS., J. Introduction to Biometrical Genetics. Cornell University Press. New York. 1977. 231p.
52. MEYERS., B.C. DICKERMAN., A.W.; MICHELMORE., R.W. SIVARAMAKRISHNAN., S.; SOBRAL., B.W.; YOUNG., N.D. Plant disease resistance genes encode members of an ancient and diverse protein family within the nucleotide-binding superfamily. *The Plant Journal*, 20 (3): 317 – 332. 1999.
53. MEYERS., B. C.; MORGANTE., M.; MICHELMORE., R. W. TIR-X and TIR-NBS proteins: two new families related to disease resistance TIR-NBS-LRR proteins encoded in *Arabidopsis* and other plant genomes. *The Plant Journal*, 32: 77-92. 2002.
54. MEYERS., B.C.; KAUSHIK., S.; NANDETY., S. Evolving disease resistance genes. *Current Opinion in Plant Biology*, 8: 129- 134. 2005.
55. MORENO R., L.G. Etude du polymorphisme de L´hybride de Timor en vue de L´Amelioration du cafféir Arabica: Variabilité enzymatique et agronomique dans la populations D´origine; resistance incomplète á *Hemileia vastatrix* dans les croisements avec *Coffea arabica*. Ecole Nationale Supérieure Agronomique, Montpellier (France). 153p (Thèse Docteur – Ingénieur). 1989.
56. MORENO R., L. G.; ALVARADO A., G. La variedad Colombia veinte años de adopción y comportamiento frente a nuevas razas de la roya del cafeto. *Cenicafé*. Boletín Técnico N° 22. 2000. 32 p.

57. MORENO R., L.G. Obtención de variedades de café con resistencia durable a enfermedades, usando la diversidad genética como estrategia de mejoramiento. *Separata - Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. Bogotá, Colombia. Volumen XXVIII, número 107:187-200. 2004.
58. NEHER., D.A.; REYNOLDS., K.L.; CAMPBELL., C.L. Analysis of disease progress curves using linear models. In: FRANCL., L.J.; NEHER., D.A. (Eds). *Exercises in plant disease epidemiology*. St. Paul, APS Press, 1997. p.29-33.
59. NIDERMAN., T.; GENETET., I.; BRUYERE., T.; GEES., R.; STINTZI., A.; LEGRAND., M.; FRITING., B.; MOSINGER., E. Pathogenesis - related PR-1 proteins are antifungal. Isolation and characterization of three 14-kilodalton proteins of tomato and of a basic PR-1 of tobacco with inhibitory activity against *Phytophthora infestans*. *Plant Physiology*, 108 (1): 17 - 27. 1995.
60. NOIR., S.; COMBES., M.C.; ANTHONY., F.; LASHERMES., P. Origin, diversity and evolution of NBS – type disease – resistance gene homologues in coffee trees (*Coffea* L.). *Mol Genet Genomics*, 265: 654 – 662. 2001.
61. PAN., Q.; LIU., Y.; BUDAI-HADRIAN., O.; SELA., M.; CARMEL-GOREN., L.; ZAMIR., D.; FLUHR., R. Comparative Genetics of Nucleotide Binding Site- Leucine Rich Repeat Resistance Gene Homologues in the Genomes of Two Dicotyledons: Tomato and Arabidopsis. *Genetics*, 155: 309-322. 2000.
62. PEDROZA S., A. Epidemiología Agrícola, principios y aplicaciones. Chapingo, Universidad Autónoma. Unidad Regional Universitaria de zonas áridas, 1995. 103p.
63. PELÁEZ P., M.; GIL V., L.F. Evaluación en el campo de los componentes de resistencia incompleta a *Hemileia vastatrix*, en progenies de Caturra X Híbrido de Timor. In: Congreso Nacional de Fitopatología y ciencias afines, 20 Manizales (Colombia), junio 30 – julio 2. 1999. Memorias.
64. PELÁEZ P., M.; GIL V., L.F. Evaluación en laboratorio de los componentes de la resistencia incompleta a *Hemileia vastatrix*, en progenies de Caturra X Híbrido de Timor. In: Congreso Nacional de Fitopatología y ciencias afines, 20 Manizales (Colombia), junio 30 – julio 2. 1999. Memorias.
65. PEÑUELA, S.; DANESH, D.; YOUNG, N. D. Targeted isolation, sequence analysis, and physical mapping of non-TIR NBS-LRR genes in soybean. *Theor. Appl. Genet.* 104: 261 - 272. 2002.
66. PFLIEGER, S.; LEFEBVRE, V.; CAUSSE, M. The candidate gene approach in plant genetics: a review. *Molecular Breeding*, 7: 275- 291. 2001a.
67. REYNOLDS, K.L.; CUNFER, B.M. Components of Partial Host Resistance and Epidemic Progress. In: FRANCL, L.J.; NEHER, D.A. (Eds). *Exercises in plant disease epidemiology*. St. Paul, APS Press, 1997. p.111-114.
68. RILEY, R. Genetic changes in hosts and the significance of disease. *Annals of Applied Biology* 75:128-132. 1973.
69. RINCÓN T., W.R.; ALVARADO A., G. Evaluación de la resistencia a *Hemileia vastatrix* Berk. Y Brooke a la raza II, y mezcla de inoculo en plantas de (Caturra X Híbrido de Timor) del grupo

- fisiológico E, en condiciones de campo. In: Selección por resistencia incompleta a la roya del cafeto. Resumen del Informe Anual de Actividades. Cenicafé. 2003. p.86.
70. RIVILLAS O., C.A.; LEGUIZAMÓN C., J.E.; GIL V., L.F. Recomendaciones para el manejo de la roya del cafeto en Colombia. Chinchiná, Cenicafé. 36 p (Boletín Técnico No. 19). 2005.
71. ROMERO G., G. Herencia y bases moleculares de la resistencia incompleta del café (*Coffea arabica*) a la roya anaranjada (*Hemileia vastatrix*). Bogotá, Colombia. Universidad Nacional de Colombia. 134p. (Tesis Magister en Ciencias Agrarias con énfasis en Genética y Fitomejoramiento). 2007.
72. ROMERO G., G.; HERRERA P., J.C.; LIGARRETO M., G.A. ALVARADO A., G. Análisis genético de la resistencia incompleta a *Hemileia vastatrix* en progenies de Caturra X Híbrido de Timor. Cenicafé, 59(2):103-119. 2008.
73. ROMERO, G.; ALVARADO, G.; CORTINA, H.A.; LIGARRETO, G.; GALEANO, N.F.; HERRERA, J.C. Partial resistance to leaf rust (*Hemileia vastatrix*) in coffee (*Coffea arabica* L.): Genetic analysis and molecular characterization of putative candidate genes. Mol. Breeding (2010) 25:685-697.
74. SALMERON, J. M.; BARKER, S. J.; CARLAND, F. M.; MEHTA, A. Y.; STASKAWICS, B. J. Tomato mutants altered in bacterial disease resistance provide evidence for a new locus controlling pathogen recognition. Plant Cell, 6: 511 - 520. 1994.
75. SANTACREO, R. Evaluación del nivel de resistencia horizontal a *Hemileia vastatrix* Berk. et Br., en germoplasma de *Coffea arabica* y Catimor. Turrialba 39(3):377-386. 1989.
76. SANTACREO, R. Evaluación del nivel de resistencia incompleta a *Hemileia vastatrix* Berk. et Br., en germoplasma de *Coffea arabica* de la Colección del CATIE. In: Simposio sobre la Caficultura Latinoamericana, 17. San Salvador. Octubre 23-27, 1995, Memorias. San Salvador, IICA-PROMECAFÉ. 1995. V.1.
77. SIERRA S., C.A.; MONTOYA R., E.C. Control de la roya del cafeto con base en los niveles de infección. Avances Técnicos Cenicafé No. 195:1-4. 1995.
78. SIERRA S., C.A.; MONTOYA R., E.C.; VÉLEZ R., C. Nivel de daño y umbral económico para la roya del cafeto. Fitopatología Colombiana. 19(2):43-48. 1995.
79. SILVA, M.L.; RODRIGUES JR., C.J. Differences in aggressiveness of two isolates of race III of *Hemileia vastatrix* on the cultivar Caturra of *C. arabica*. In: Scientifique Internationale sur le café, 11. Lomé, février 11-15, 1985. Paris. ASIC, 1985.p.635-645.
80. SILVA A., R.; MAFFIA, L.A.; ZAMBOLIM, L.; BERGER, R.D. Incidence severity relationships in the pathosystem *Coffea arabica* - *Hemileia vastatrix*. Plant Disease. 83(2):186-188.1999.
81. SILVA, M. C.; NICOLE, M.; GUERRA-GUIMARAES, L.; RODRIGUES JR., C.J. Hypersensitive cell death and post- haustorial defence responses arrest the orange rust (*Hemileia vastatrix*) growth in resistant coffee leaves. Physiological and Molecular Plant Pathology, 60: 169- 183. 2002.

82. STANSFIELD, W.D. Theory and problems of genetics. Schaum´s outline series Mc. Graw – Hill. New York. 1969. 282 p.
83. STEEL, R.D.G.; TORRIE, J.H. Bioestadística: Principios y procedimientos. 2 ed. Bogotá, Mc. Graw – Hill Latinoamericana. 1985. 622p.
84. VANDERPLANK, J.E. Disease Resistance in Plants. New York, Academic Press. 1968. 206p.
85. VARZEA, V.M.P.; RODRIGUES JR., C.J. Evaluation of the level of horizontal resistance to *Hemileia vastatrix* of some arabica plants of different physiological groups when confronted with virulent races. In: Colloque Scientifique International sur le café, 11. Lomé, février 11-15, 1985. Paris. ASIC.p.625-633. 1985.
86. VIGERS, A. J.; ROBERTS, W. K.; SELITRENNIKOFF, C. P. A new family of plant antifungal proteins. Mol. Plant Microbe Interact, 4: 315 - 323. 1991.
87. VILLEGAS G., C. Velocidad de dispersión de la roya del cafeto (*Hemileia vastatrix* Berk y Br.) a partir de un foco. Tesis para optar al título de Ingeniero Agrónomo. Universidad de Caldas, Colombia. 215p. 1985.
88. VILLEGAS H., A.M.; ALVARADO A., G. Variación espacial de roya (*Hemileia vastatrix*) en progenies con resistencia incompleta derivadas de Caturra X Híbrido de Timor, en condiciones de campo. Fitotecnia Colombiana 6(1): 33-46. 2006.
89. WRIGHT, S. Genetics and Biometric Foundations V. The University of Chicago Press. Chicago. 1968. p 381- 391.
90. YUN, D. J.; BRESSAN, R. A.; HASEGAWA, P. M. Plant Antifungal Proteins. Plant Breeding Reviews. 14: 39–88. 1997.



Cenicafé

Ciencia, tecnología
e innovación
para la caficultura
colombiana