

OBTENCIÓN DE VARIETADES DE CAFÉ CON RESISTENCIA DURABLE A ENFERMEDADES, USANDO LA DIVERSIDAD GENÉTICA COMO ESTRATEGIA DE MEJORAMIENTO*

por

Germán Moreno Ruiz**

Resumen

Moreno, G.: Obtención de variedades de café con resistencia durable a enfermedades, usando la diversidad genética como estrategia de mejoramiento. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **28** (107): 187-200, 2004. ISSN: 0370-3908.

Con el objetivo de producir variedades mejoradas de café con resistencia a la roya de la hoja (*Hemileia vastatrix*), la Federación Nacional de Cafeteros de Colombia inició en 1970 un programa de investigación, cuyos primeros resultados se alcanzaron en 1982, con la obtención de la variedad COLOMBIA. En este trabajo se discute la diversidad genética como estrategia de mejoramiento utilizada en el programa con el fin de lograr que la resistencia sea durable, se describe el esquema de mejoramiento seguido y se presentan las principales características de los materiales producidos.

Palabras clave: Café, mejoramiento genético, resistencia durable a enfermedades, diversidad genética, *H. vastatrix*.

Abstract

With the purpose of producing improved coffee varieties with resistance to the leaf rust (*Hemileia vastatrix*), the National Federation of Coffee Growers of Colombia initiated in 1970 a research program, whose first results achieved in 1982 were the obtention of the COLOMBIA coffee variety. The use of genetic variability as a strategy in plant breeding for a durable resistance is discussed. In addition, the breeding outline is described and the main features of the developed materials are presented.

Key words: Coffee, Genetic breeding, Durable disease resistance, genetic diversity, *H. vastatrix*.

* Trabajo preparado como requisito para la posesión como Miembro Correspondiente de la Academia.

** Líder, hasta Julio de 2001, de la Disciplina Mejoramiento Genético y Biotecnología de Cenicafé; E-mail: germanmoreno17@hotmail.com

Introducción

El café fue introducido en Colombia hace aproximadamente 280 años y desde entonces ha estado estrechamente vinculado a la formación y desarrollo del país. Considerado inicialmente como planta productora de una bebida exótica, el café pasó rápidamente a ocupar un puesto de vanguardia en la economía nacional, hasta convertirse en el principal productor de divisas (**Federacafé**, 2001). Aún hoy, cuando la industria cafetera atraviesa por su peor crisis, a causa de los bajos precios en el mercado internacional, el café sigue teniendo gran importancia en el país, por la cantidad de personas que dependen de él.

Las variedades de café sembradas en Colombia han contribuido significativamente a la consolidación de la industria cafetera nacional. Estas variedades pertenecen a *Coffea arabica* L, la única especie tetraploide ($2n=4x=44$ cromosomas) y autocompatible en el género *Coffea* (**Carvalho & Monaco**, 1969). Esta especie muestra una gran diversidad genética en Etiopía, su lugar de origen, pero en América Latina sus variedades se caracterizan por una extrema uniformidad genética, debido a su origen restringido y a su alta tasa de autopolinización (90%, aproximadamente) (**Wellman**, 1961).

Borbón, y especialmente Típica, son las dos variedades que predominaron en la caficultura colombiana hasta mediados del siglo XX. Estas variedades son de porte alto, se adaptan bien a las condiciones de la zona cafetera nacional, tienen muy buenas características agronómicas y producen una bebida de excelente calidad. Sin embargo, su potencial agronómico nunca fue suficientemente aprovechado, porque las prácticas de cultivo de la época eran ineficientes. Sólo hasta la década de los años 50 se demostró -gracias a estudios conducidos en el Centro Nacional de Investigaciones del Café, CENICAFÉ, la dependencia de la Federación Nacional de Cafeteros de Colombia encargada de la investigación- que el empleo de fertilizantes y la eliminación del sombrío usado en su cultivo, incrementaban notablemente la producción. Simultáneamente, en 1952 fue introducida del Brasil la variedad Caturra. Como las anteriores, esta variedad posee cualidades sobresalientes, pero quizás su atributo más valioso es su tamaño reducido, característica que facilita su siembra en altas densidades, con las que se consiguen aumentos significativos en la productividad. Como resultado, en la década de los años 60 se produjo una notable transformación en la caficultura, impulsada por la puesta en práctica, simultáneamente, de los avances mencionados: utilización de la variedad Caturra con altas densidades de siembra, a plena exposición solar y con

aplicaciones de fertilizantes. A este período se le conoce como “tecnificación de la caficultura nacional”, durante el cual significativos aumentos en la productividad fueron alcanzados (**Castillo & Moreno**, 1985).

Durante varios años la caficultura colombiana transcurrió sin grandes sobresaltos, hasta el año 1970, cuando una enfermedad limitativa, la roya de la hoja del café, producida por el hongo *Hemileia vastatrix*, apareció en el continente. Trece años después, la roya fue descubierta en Colombia (**Castillo & Moreno**, 1986).

La roya de la hoja del café es la enfermedad más importante de este cultivo. Hizo su aparición por primera vez en el África Oriental en 1861 y pocos años después causó epidemias devastadoras en plantaciones de Ceilán, India, Java y Filipinas (**Wellman**, 1952). La severidad de las epidemias se debe, de una parte, a que las esporas del hongo son transportadas por el viento y por la lluvia (**Rayner**, 1961), facilitando su rápida diseminación en un tiempo relativamente corto. De otra parte, a que la roya causa una fuerte defoliación en las plantas, que se traduce en disminuciones importantes de la producción. En Colombia, en ausencia de medidas de control, la roya puede disminuir la producción hasta en un 23 % (**Rivillas et al.**, 1999). Técnicamente el control de la enfermedad es posible por medio de aspersiones con fungicidas. Sin embargo, la topografía accidentada de la zona cafetera y las altas precipitaciones, le restan eficiencia a esta práctica y la encarecen.

La roya de la hoja se había estudiado principalmente en el CIFIC (Centro de Investigaciones de las Royas del Café), en Portugal. Allí, mediante la aplicación de la hipótesis “gen a gen”, que explica la interacción entre huéspedes y patógenos (**Flor**, 1955), se habían identificado hasta 1970, 30 razas del hongo, la mayoría atacando a materiales de *C. arabica*. Allí también se habían determinado, en germoplasma de *C. arabica*, 5 genes de resistencia de naturaleza específica, denominados Sh1, Sh2, Sh3, Sh4 y Sh5, este último presente en todas las variedades cultivadas en América. Después de 1970, cinco genes más de resistencia específica fueron determinados en una introducción conocida como “Híbrido de Timor” (**Rodrigues, Bettencourt & Rijo**, 1975).

Todas las variedades que se cultivaban en América cuando la roya de la hoja apareció en el continente, eran portadoras solamente del gen Sh5 y por tanto, altamente susceptibles a esta enfermedad, situación que planteó a CENICAFÉ la necesidad de orientar su programa de investigación hacia la obtención de variedades resistentes, sin alterar la calidad tradicional del café colombiano.

No obstante, las dificultades que existían para llevar a cabo un programa de tal magnitud eran grandes. Por una parte, dentro de la colección de germoplasma de CENICAFÉ se habían identificado algunas introducciones, procedentes del África, que poseían los genes de resistencia Sh1 a Sh4. Sin embargo, estas introducciones tenían defectos importantes, especialmente en sus granos, cuya eliminación implicaba la ejecución de largos procesos de mejoramiento y selección. De otra parte, en los sitios donde se habían cultivado comercialmente selecciones de *C. arabica* con los genes de resistencia Sh1 a Sh4, las razas compatibles con ellos habían aparecido rápidamente, demostrando con esto que *H. vastatrix* es un organismo cambiante y que la resistencia impartida por los genes de *C. arabica* es relativamente efímera (Castillo, Moreno & López, 1976).

Por la época en que se planeaba el trabajo ya existían numerosos ejemplos en la agricultura que demostraban que la siembra de cultivos genéticamente homogéneos, en grandes extensiones y durante períodos prolongados, conducía a la aparición de nuevas razas de los patógenos, fenómeno conocido como “quiebra” de la resistencia (Borlaug, 1964; Browning & Frey, 1969). De esta situación se podía deducir que la homogeneidad genética de los cultivos era el factor que los convertía en vulnerables a las epidemias, hecho que aunque debatido, hoy es generalmente aceptado (National Academy of Science, 1974). A la luz de estos hallazgos, el caso del café y la roya constituía un claro ejemplo de vulnerabilidad genética, documentado por la excesiva uniformidad genética de las variedades en cultivo, por el elevado número de razas del patógeno descritas hasta el momento (39) y por la rápida diseminación que tuvo la enfermedad después de su aparición en América.

Para esa época, eminentes investigadores, como Borlaug (1964), Simmons (1972) y Marshall (1977), ya proponían sistemas de manejo de genes de resistencia de naturaleza específica e inespecífica, para atenuar la vulnerabilidad genética de los cultivos. Sin embargo, tales sistemas, aceptados por unos y criticados por otros, se referían exclusivamente a cultivos anuales, especialmente a cereales. Entre las investigaciones realizadas, las de Browning & Frey (1969) y Browning (1974a y 1974b) llamaron la atención de los investigadores de CENICAFÉ, por la solidez de sus análisis. En ellas se proponía el uso de la diversidad genética como mecanismo para la estabilización de la formación de razas de los patógenos, estrategia que fue adoptada para la obtención de una variedad de café con resistencia a la roya y que se analizará más adelante.

Para los propósitos de crear una variedad de café con resistencia a la roya de la hoja, la duración de esta resistencia era quizás el problema más importante por resolver, por ser el café un cultivo semi-perenne de ciclo económico prolongado, cercano a los 20 años, que hace que el cambio de variedad cada vez que aparezca una nueva raza, sea impracticable.

No obstante ser la duración de la resistencia a la roya el objetivo central en el programa, era una característica más dentro del conjunto a considerar para la creación de una variedad mejorada. En efecto, caracteres como arquitectura de las plantas, producción, adaptabilidad, calidad del grano y especialmente de la bebida, fueron también objetivos principales en este programa, cuyos aspectos más destacados se presentan a continuación.

Desarrollo del programa para obtener variedades mejoradas de café resistentes a la roya de la hoja.

Diversidad genética como estrategia de mejoramiento

Las bases de esta estrategia fueron desarrolladas por Browning (1974a y b) a partir de estudios hechos en un ecosistema silvestre en el Medio Oriente, que fue observado por cerca de 30 años. En el ecosistema, con gran variabilidad, se encontraban más de 40 especies de plantas, entre las cuales estaban los principales cereales y sus ancestros y hospedantes principales, secundarios y alternantes de una gran cantidad de patógenos asociados a ellas.

El hecho destacado es que no obstante la presencia de numerosos patógenos, el ecosistema se mantenía en un “equilibrio armónico”, en el que no predominaban las plantas más resistentes ni desaparecían las más susceptibles, como tampoco las razas más virulentas ni las avirulentas. El equilibrio se alcanzaba porque en el ecosistema actuaban numerosos mecanismos de protección: inmunidad, resistencia específica, resistencia inespecífica, tolerancia, susceptibilidad, resistencia y susceptibilidad inducidas, antagonismo y homeostasis.

De esta situación se deduce que todos los mecanismos de resistencia contribuyen al equilibrio epidemiológico de los ecosistemas naturales y que la estabilidad de la resistencia no depende necesariamente del tipo de resistencia utilizado, concepto que cada día gana más adeptos. Para explicar cómo actúan estos mecanismos contra las epidemias, Browning (1974) propuso la “teoría unificada de la protección genética de los cultivos contra las enfermedades”, según la cual “para proteger la población, la naturaleza utiliza una resistencia de tipo dilatorio, que

retarda la enfermedad, pero para alcanzarla, utiliza muchos tipos de resistencia genética y de estructuras espaciogénicas”.

Al momento de aplicar la diversidad genética como estrategia de mejoramiento en el caso del complejo café-roya, el interrogante principal era cómo reproducir, eficientemente, la diversidad de un ecosistema natural, como el mencionado por Browning, en un ecosistema agrícola, como es el café cultivado. Para esto se planeó un programa, (Castillo, 1972; Moreno, 1974), consistente en la transferencia, por medio de cruzamientos, de genes de resistencia de interés, a variedades de reconocida adaptabilidad en el país. En este programa se destacan dos aspectos: la elección de los progenitores y la aplicación de un método de mejoramiento acorde con el problema tratado.

Los progenitores escogidos

Progenitor básico. La variedad Caturra fue seleccionada como progenitor básico. De excelentes características agronómicas, se difundió rápidamente en la zona cafetera nacional, hasta alcanzar una superficie cercana a las 350.000 Ha. Se distingue por el porte bajo de sus plantas, característica gobernada por un gen dominante (Ct, Ct), de efecto pleiotrópico, que acorta la longitud de los entrenudos del tronco y de las ramas y actúa sobre la forma de las hojas (Krug, Mendes & Carvalho, 1949). Debido a esto, en la descendencia de sus cruzamientos con otras variedades, se puede alcanzar una alta homogeneidad fenotípica en un tiempo relativamente corto. Es altamente susceptible a la roya de la hoja.

Progenitor resistente. Como progenitor resistente se escogió el “Híbrido de Timor” (HT), una población heterogénea de cafetos de porte alto, multiplicada a través de semillas recolectadas inicialmente en una sola planta, descubierta en la Isla de Timor en la década de 1940-50 dentro de una plantación de *C. arabica* (Goncalves & Rodrigues, 1976). Se ha propuesto que el HT se formó a partir de un cruzamiento natural entre las especies *C. arabica* y *C. canephora* cultivadas en esta isla. El HT se comporta como una introducción más de la especie *C. arabica*, porque sus plantas también son tetraploides ($2n=4x=44$ cromosomas) y autocompatibles y porque se cruza fácilmente con variedades de *Coffea arabica*, produciendo descendientes con un nivel aceptable de fertilidad.

Entre el HT y la especie *C. arabica* existe un grado importante de afinidad, atribuible a que la población original de este híbrido parece ser resultado de varios

retrocruzamientos hacia *C. arabica* (Moreno, 1989). Esta sería la razón por la cual cuando se han comparado las principales variedades comerciales de *C. arabica*, con el HT y con la descendencia de sus cruces con Caturra, el polimorfismo ha sido relativamente bajo, bien sea empleando en la comparación compuestos isoenzimáticos (Moreno, 1989), pruebas de ADN (Orozco *et al.*, 1994; Lashermes *et al.*, 1996), o metabolitos secundarios (Guerrero, Suárez & Moreno, 2001).

El HT ha sido utilizado como progenitor en programas de mejoramiento genético de varios países, especialmente por su resistencia a la roya. En efecto, en esta población están presentes por lo menos 5 genes de resistencia específica y además posee resistencia incompleta (Castillo & Moreno, 1986). Vale la pena mencionar que en las plantaciones comerciales de HT, en el lugar de origen, parece existir un equilibrio entre el café y la roya (Goncalves & Rodrigues, 1976). La acción conjunta de genes de resistencia específica en segregación y de genes de resistencia incompleta, probablemente es la causa de que este equilibrio se haya mantenido por varios años. Esta es la razón principal por la cual en Colombia fue escogido el HT como progenitor resistente.

Además de la resistencia a la roya, exhaustivamente comprobada, el HT posee resistencia a otra enfermedad limitante, conocida como enfermedad de los frutos del café, o CBD, causada por el hongo *Colletotrichum kahawe*. Evaluaciones de campo y pruebas de laboratorio efectuadas en Kenia y en el CIFC, en Portugal, en ejemplares del HT y en la descendencia de sus cruces con *C. arabica*, así lo indican (Vossen & Walyaro, 1981; Moreno *et al.*, 1997; Moreno, 1994; Silva *et al.*, 1998).

En el mundo se dispone de germoplasma del HT proveniente de 3 recolecciones de semilla hechas en las plantaciones de Timor, enviadas al CIFC, Portugal, a partir de 1955, y difundidas por ese centro, principalmente a la América. A Colombia fue introducido a partir de 1961 y actualmente existen materiales derivados de las 3 recolecciones mencionadas. Árboles provenientes de estas recolecciones han sido seleccionados en Colombia y se están utilizando en el programa de hibridación (Moreno & Castillo, 1979).

El método de mejoramiento utilizado

El método de mejoramiento que se escogió (figura 1) es acorde con la condición semiperenne del cultivo del café y con la introducción y mantenimiento de diversidad genética respecto a la resistencia a la roya.



Figura 1. Esquema de mejoramiento seguido para la obtención de la variedad COLOMBIA.

En este método, la duración del ciclo de selección es un aspecto importante a considerar. En la caficultura tecnificada es necesario renovar las plantas (soqueo) cada cinco cosechas. Los brotes emitidos por las plantas después de cada soqueo dan origen a nuevas zonas vegetativas, en las que se forman las futuras cosechas, estableciéndose así ciclos que obligan a que la selección se limite a solo uno de estos. Sin embargo, para acortar la duración de este ciclo, la selección se hace con base en las primeras tres cosechas, ya que la producción obtenida en estas, guarda relación con la producción total de las cinco cosechas que conforman el ciclo. Para no afectar la eficiencia de la selección que se produce al reducir el número de cosechas, es necesario utilizar poblaciones experimentales de tamaño relativamente grande, con lo cual se pretende dar oportunidad a que ocurran las recombinaciones positivas.

En el programa realizado se parte de cruzamientos entre la variedad Caturra y ejemplares del HT. Como la resistencia a la roya y el porte bajo de las plantas se heredan en forma dominante, todas las plantas de la primera generación (F1) son de porte reducido y resistentes a la roya. Las generaciones siguientes se obtienen por autofecundación y en ellas se seleccionan, dentro de la población segregante, las plantas que recombinan las características tenidas en cuenta en el programa.

De la generación F2 en adelante se selecciona por vigor vegetativo, arquitectura de las plantas, calidad de las semillas y resistencia a la roya. Hasta 1994 esta resistencia se determinaba en el CIFC, de Portugal, por medio de pruebas de progenie. De ese año en adelante la resistencia se evalúa en Colombia con las razas prevalentes en

el país. De la generación F3 en adelante se mide la producción y la adaptabilidad. La calidad de la bebida se estudia en las progenies de generación más avanzada, mediante pruebas efectuadas por paneles de catación, nacionales e internacionales.

Para la selección de materiales con posibilidades de ser usados comercialmente se establecieron los siguientes requisitos mínimos:

- Poseer una o varias combinaciones de resistencia completa a la roya, y resistencia incompleta.
- Porte bajo y fenotipo compatible en mezclas.
- Producción y adaptabilidad similares o superiores a Caturra.
- Atributos de grano y calidad en taza similares o superiores a los de las variedades de *C. arabica*.
- Incidencia de otras enfermedades no mayor a la observada en variedades tradicionales.

Los primeros materiales con los requisitos mínimos mencionados se obtuvieron en la generación F5. Las progenies sobresalientes de esta generación se propagan en parcelas separadas y su semilla se mezcla para formar con ellas una variedad de tipo “compuesto”, denominada Variedad COLOMBIA, que comenzó a ser distribuida a los caficultores en 1982 (Castillo & Moreno, 1986).

La VARIEDAD COLOMBIA: qué es y cuál ha sido su comportamiento después de 20 años de cultivo

“Colombia” es una variedad “compuesta”, formada al mezclar la semilla de las progenies más sobresalientes, seleccionadas en un proceso cumplido durante varias generaciones. La naturaleza “compuesta” de esta variedad permite modificar su conformación, cambiando sus componentes, cuando sea necesario. Los cambios en la estructura de la variedad han permitido contrarrestar el efecto causado por la aparición de nuevas razas de roya, manteniendo “actualizada” la resistencia a esta enfermedad. Como resultado, nuevos componentes han sido obtenidos, mejorando las características inicialmente conseguidas. (Moreno & Alvarado, 2000).

Hasta el momento se han evaluado cerca de 3.000 progenies, de las cuales se preseleccionaron 403 para hacer parte del programa de posibles componentes de la Variedad Colombia. Los materiales preseleccionados se estudiaban simultáneamente en experimentos instalados en siete localidades representativas de la región cafetera, cuya

información permitió identificar los primeros componentes, de los cuales se obtuvo la semilla para conformar la mezcla distribuida a los caficultores. Los componentes actuales son 41 progenies F5 y F6, que representan el 10.2% de los preseleccionados. La selección a que han sido sometidos es estricta y las características más sobresalientes de su mezcla se presentan en la **tabla 1**, comparadas con las correspondientes en la variedad Caturra.

Fenotipo

En el fenotipo de las plantas intervienen factores como su altura, vigor vegetativo, diámetro de la copa de los árboles, tamaño, forma y color de las hojas, longitud, curvatura y ángulo de inserción de las ramas y similitud general con la variedad Caturra, características que se evalúan cada seis meses.

Los materiales seleccionados son homocigóticos para el porte bajo (Ct Ct), pero entre ellos existen pequeñas variaciones en altura, al parecer controladas poligénicamente. Estas variaciones no afectan sustancialmente la homogeneidad de la plantación, pues son similares, en magnitud, a las observadas en la variedad Caturra por causas ambientales. Poseen abundante ramificación, follaje, vigor y alta similitud con Caturra. La heterogeneidad fenotípica que presentan es compatible con una mezcla de ellos y no afecta ningún carácter de importancia económica (**Castillo & Moreno, 1986**).

Los frutos en el café pueden ser de color amarillo o rojo, característica gobernada por un par de alelos (Xa Xa) con dominancia incompleta. El color rojo facilita que los frutos puedan ser recolectados en el momento apropiado de la maduración, razón por la cual todos los actuales componentes tienen frutos de este color.

Características agronómicas

Las producciones anotadas en la tabla 1 corresponden al promedio de numerosos experimentos en varios sitios, en los que la variedad Caturra se protege con fungicidas para el control de la roya, mientras la variedad Colombia no. Como resultado de la selección, los componentes actuales de esta variedad tienen producciones altas en todos los sitios, superiores a las de los componentes iniciales en más del 37% y a la de Caturra en 15%.

Las semillas vacías y los granos de forma “caracol” son defectos importantes que afectan la producción y son debidos a factores hereditarios y ambientales, lo cual hace que todas las variedades presenten alguna proporción de ellos. En la variedad Colombia los defectos se han podido disminuir prácticamente al mínimo posible.

Existe tolerancia para el tamaño del grano en los mercados internacionales, pero son preferidos los cafés de grano grande. En esta característica se ha conseguido uno de los avances más importantes en la selección, comoquiera que los actuales componentes de la variedad Colombia superan a los iniciales en más del 57% y a la variedad Caturra en 36%. Actualmente Colombia es la variedad con grano más grande entre todas las disponibles en el mercado.

Resistencia a la roya

El origen y la conformación de la variedad Colombia han favorecido la existencia y mantenimiento de una importante diversidad genética para la resistencia, que es de naturaleza diferente, como se aprecia a continuación.

Tabla 1. Características agronómicas principales de las variedades Colombia y Caturra.

Característica	Var. Colombia		V. Caturra (2)
	Inicio 1980	Actual 2003	
Nº de constituyentes	23 fruto rojo 27 fruto. amarillo	41 fruto rojo	
Producción (Kg cps/Ha-año) (1)	5750	7890	5780 (1980) 6880 (2003)
Semillas vacías (%)	4.4	4.0	4.0
Granos caracol (%)	11.2	7.0	8.7
Tamaño grano (% café supremo) (3)	52.8	83.0	61.0
Nº componentes con resistencia incompleta.	31 (70 %)	35 (85.4 %)	

(1) Producción en Kg. de café pergamino seco por Ha-año.

(2) Con control químico.

(3) Café supremo = El café retenido en una zaranda con orificios de 17/64 de pulgada.

i) *Resistencia específica*. En la variedad Colombia están presentes por lo menos 5 genes de resistencia específica, provenientes del HT, el progenitor resistente (**Castillo & Moreno**, 1986). Al segregar, estos genes (Sh6, Sh7, Sh8, Sh9, Sh10) dan origen en la descendencia a 32 combinaciones genotípicas, cada una constituyendo un genotipo de resistencia diferente. Como el complejo café - roya se rige por la hipótesis gen a gen de Flor, para anular esas combinaciones de resistencia se necesitaría de igual número de combinaciones de virulencia en el patógeno. La presencia de una raza compleja que anule cualquier combinación de genes de resistencia, es probable, aunque poco frecuente en la naturaleza (**Rodríguez & Moreno**, 2002).

ii) *Resistencia incompleta*. Desde 1988 se inició la búsqueda de resistencia incompleta en más de 450 progenies con síntomas de la enfermedad (**Castillo & Alvarado**, 1997). En cerca del 70% de estas se encontró resistencia incompleta (**Cortina & Alvarado**, 1994). Las diferencias entre genotipos resistentes y susceptibles son muy notables: en los susceptibles, el progreso de la enfermedad es muy rápido y coincide con el desarrollo de los frutos y con la emisión de nuevas ramas. En los resistentes, la enfermedad inicia su desarrollo con más de cuatro meses de retraso, lo cual significa que el crecimiento y desarrollo de frutos y ramas ocurre en ausencia de enfermedad, o con niveles muy bajos de esta. Este comportamiento le permite a las progenies resistentes no sólo llenar sus frutos, sino emitir un vigoroso crecimiento vegetativo sobre el cual se desarrollarán las cosechas siguientes.

La estimación del efecto de la roya sobre la producción se hace comparándola en parcelas con y sin control químico de la enfermedad. Los resultados mostraron que en los genotipos resistentes su producción es igual en presencia o en ausencia de la roya; en tanto que en los susceptibles ocurren pérdidas que pueden llegar al 25% en el acumulado de 4 cosechas, lo que equivale a la pérdida de una cosecha cada cuatro. El 85% de los actuales componentes de la variedad Colombia poseen resistencia incompleta (**Moreno & Alvarado**, 2000).

Cómo opera la diversidad genética en la variedad Colombia

En una plantación de Variedad Colombia compuesta por plantas con resistencia completa y por plantas susceptibles, pero con diferentes niveles de resistencia incompleta, están operando varios mecanismos de protección (**Moreno & Alvarado**, 2000). El ejemplo siguiente ilustra esta situación.

Se trata de un ensayo con 30 progenies F4 de Caturra x Híbrido de Timor, parentales de los primeros componentes de la Variedad Colombia, sembrado en 1977 y que todavía se conserva. El experimento se sembró en un diseño completamente al azar, formando una mezcla de progenies, resistentes en un comienzo, pero que con el tiempo se transformó en una mezcla de materiales resistentes y susceptibles debido a la aparición de nuevas razas. El ensayo incluye como testigos 4 variedades susceptibles.

La evolución de la enfermedad se midió con una escala creciente de 10 puntos que integra la incidencia y severidad de la enfermedad (**Eskes & Braguini**, 1981). El aspecto para destacar es la variación a través del tiempo (**figura 2**). En el grupo de testigos esta variación es muy grande, mientras que en el conjunto de progenies la variación de las medias es mucho menor, lo cual le da a este conjunto una característica de “estabilidad a través del tiempo”. Esta condición es inherente a las mezclas de numerosos componentes que se diferencian en su reacción. En mezclas de esta naturaleza la media tiende a oscilar menos, produciéndose un efecto conocido como homeostasis, amortiguador o “buffer”.

En el ecosistema natural estudiado por Browning se identifican como responsables del equilibrio hospedante-patógeno, 8 mecanismos de protección. No es lógico suponer que en un ecosistema agrícola, como la variedad Colombia, existan tantos como los encontrados en el ecosistema natural. Sin embargo, sabemos que en la Variedad Colombia están actuando la resistencia inespecífica (dilatatoria) y la específica, posiblemente los mecanismos que más contribuyen a disminuir el impacto de las epidemias. Además, es probable que también esté actuando la denominada “resistencia residual”, conferida por genes mayores ya “vencidos”, tal como lo proponen **Riley**, (1973); **Nass et al.**, (1981); **Vanderplank** (1984) y **Brodny et al.**, (1986), en el caso de varias asociaciones patógeno-hospedero, y **Varzea & Rodrigues**, (1985), en el caso del café y la roya.

La elección del Híbrido de Timor como progenitor resistente, y la estrategia de mejoramiento utilizada, son la causa de que en la variedad Colombia estén presentes en las mismas plantas, los dos tipos de resistencia mencionados. Cuando esto ocurre, los genes de resistencia específica brindan resistencia completa en ausencia de las razas compatibles, y cuando estas aparecen, la resistencia incompleta se hace visible. Esta situación es relativamente frecuente en el mejoramiento de plantas, tal como lo explica **Parlevliet**, (1993), y de hecho se está comprobando con los materiales que han hecho parte de la Variedad

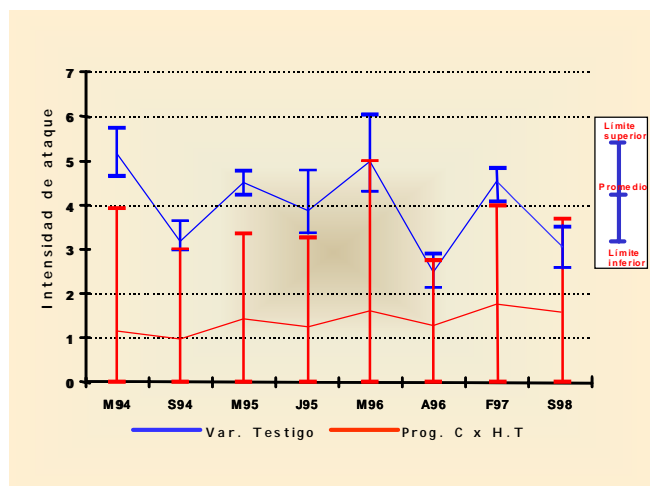


Figura 2. Evolución de la roya sobre progenies F4 de Caturra x HT y variedades testigo, durante 5 años, en Chinchiná, Caldas.

Colombia, los cuales presentaron resistencia completa durante largos períodos y ahora, en presencia de razas nuevas, exhiben niveles altos de resistencia incompleta.

Para conocer el comportamiento de la variedad Colombia en lotes comerciales, periódicamente se hacen revisiones de la incidencia y severidad de la roya en fincas de caficultores de todo el país. El último muestreo se terminó en el año 2000, en 1604 fincas, en 105 municipios de 16 departamentos (Moreno & Alvarado, 2000). Para la evaluación, en cada finca se toma al azar un lote sembrado con variedad Colombia y en este se escogen, también al azar, 100 plantas, que son calificadas con la escala de 10 puntos mencionada, en la cual:

- 0 = Resistencia completa.
- 1 – 4 = Alta resistencia incompleta (no se afecta la producción).
- 5 – 6 = Resistencia incompleta intermedia (puede afectar la producción).
- 7, 8 y 9 = Alta susceptibilidad (se disminuye la producción).

Los resultados del muestreo se presentan en la **figura 3**, e indican que la resistencia completa existente en la mayoría de la población (80.4%), acompañada de la resistencia incompleta, representada por la fracción de la población (17.2%) con bajos niveles de severidad (grados 1 a 4, en la escala 0 a 9), están brindando una protección efectiva contra la enfermedad.

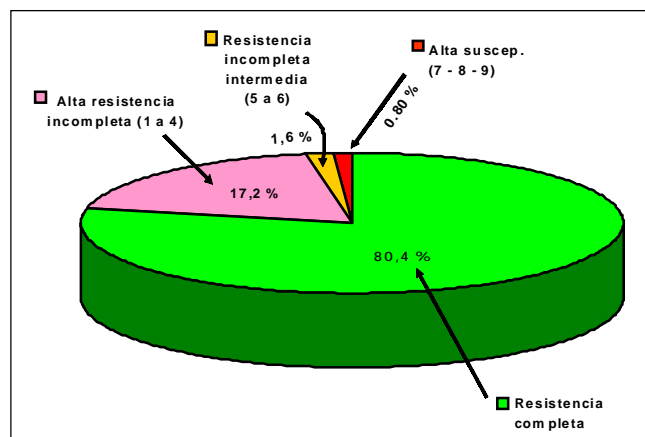


Figura 3. Incidencia y severidad de la roya en 1604 fincas de 18 departamentos en la zona cafetera nacional, en el año 2000.

Calidad de la bebida

En la generación F4 y siguientes se evalúa la calidad de la bebida en los materiales más sobresalientes, empleando paneles de catación nacionales e internacionales, de reconocida experiencia. En estas pruebas se evalúa la acidez, el cuerpo y el aroma de la bebida y se determina la presencia de olores y sabores extraños. Un ejemplo de los resultados de estas evaluaciones se muestra en la **tabla 2** que incluye una prueba hecha a los actuales componentes de la variedad Colombia y a tres variedades comerciales, por paneles de Estados Unidos, Canadá, Inglaterra y Colombia (Moreno, Moreno & Cadena, 1996). Aunque cada panel utiliza su propia metodología, el resultado general es que la taza de todas las cuatro variedades se considera como café suave de muy buena calidad. La variedad Colombia y Típica corresponden a cafés suaves con buen cuerpo y acidez aceptables. Caturra mostró alta acidez (cítrica), mientras que Borbón presentó una bebida calificada como limpia. Uno de los paneles sugirió utilizar las diferencias encontradas entre variedades para satisfacer las exigencias de mercados especiales de acuerdo con las preferencias de los consumidores. Las variedades Colombia, Caturra y Típica fueron sugeridas para mercados muy exigentes, como el alemán o el inglés, en tanto que Borbon se recomendó para mercados menos exigentes.

Recombinación de la resistencia a la roya y a la enfermedad de los frutos

Existe otra enfermedad potencialmente tan severa como la roya de la hoja: la enfermedad de los frutos del café, mejor conocida como CBD (Coffee Berry Disease).

Tabla 2. Características organolépticas de cuatro variedades de café evaluadas por cuatro paneles internacionales.

Variedad	Caract.	Paneles			
		USA. (1)	Canadá (2)	Inglaterra (2)	Colombia (1)
Colombia	Acidez	Verdosa	Medio		Med-alta
	Cuerpo	Alto	Medio	Completo	Medio
	Aroma				Aromático
	Otro		Sabor típico (7.0)	Buena calidad (0.1)	Sabor balanc.
Caturra	Acidez	Equilibrada	Med-alta	Algo verdosa	Muy alta
	Cuerpo	Medio	Medio		Alto
	Aroma				Frutal
	Otro		Sabor dulzón (8.0)	Buena calidad (0.1)	Sabor cítrico
Borbón	Acidez	Equilibrada	Baja	Satisfactoria	Med-alta
	Cuerpo	Medio		Carente	Alto
	Aroma				Herbal
	Otro		Tostión pobre (6.0)	Dureza (0.1 bord.)	Sabor cítrico
Típica	Acidez	Verdosa	Mediana		Med-alta
	Cuerpo	Alto	Medio		Alto
	Aroma				Aromático
	Otro		Sabor típico (7.0)	Buena calidad (0.1)	Acidez agresiva

Sistema de evaluación:

(1) Paneles USA y Colombia = Sistema descriptivo.

(2) Paneles Canadá e Inglaterra = Calificación hedónica: 8 y 7 :

Estándar; < 5 inaceptable

01 : café arábigo lavado, sin defectos.

01 borderline. : Sin defectos, pero sin ser óptimo.

02 : Con algún defecto.

03 : Indeseable.

Esta enfermedad, ocasionada por el hongo *Colletotrichum kahawe*, afecta la cantidad y la calidad de los frutos. Por el momento se encuentra confinada al continente africano, pero es posible que haga su aparición en Colombia, tal como ocurrió con la roya.

Ante esta eventualidad, una alternativa muy favorable es recombinar en una misma variedad, la resistencia a la roya y al CBD, las dos enfermedades más importantes del café. (Moreno, 1994; Moreno *et al.*, 1997)

Para cumplir con este propósito, desde hace algunos años se comenzó un programa de mejoramiento, iniciado con la realización en el exterior de evaluaciones por resistencia al CBD en germoplasma de origen colombiano.

Pruebas efectuadas inicialmente en Kenia, en condiciones de campo, indicaron que en algunas progenies F3 del cruzamiento de Caturra x Híbrido de Timor, precursoras de la variedad Colombia, existía resistencia al CBD (Vossen & Walyaro, 1981). Esas progenies también poseían resistencia a la roya, lo cual sugirió que es posible la selección de genotipos que recombinen la resistencia contra estas dos enfermedades.

Posteriormente, gracias a un convenio con el CIFIC de Portugal, se comenzó a evaluar material colombiano por

resistencia a los aislamientos más virulentos de *Colletotrichum*, mantenidos en la colección de ese Centro. La prueba de la resistencia en invernadero es indirecta, porque se mide por medio de inoculaciones en los hipocotilos de plántulas de 90 días de edad. La prueba se fundamenta en que existe asociación entre la respuesta obtenida al inocular los hipocotilos y la que posteriormente presentan los frutos de las plántulas (Vossen *et al.*, 1977).

Para las pruebas en el CIFIC se ha dado prioridad a los materiales que hacen parte del programa de posibles componentes de la variedad Colombia. Como se aprecia en la **tabla 3**, en varios de ellos existe resistencia a algunos de los aislamientos más patogénicos de varios países (Moreno *et al.*, 1997).

La comprobación de la resistencia en campo, se está haciendo ahora en Zimbabwe, país de donde proviene uno de los aislamientos usados en el CIFIC. De confirmarse la resistencia al CBD, se habría recombinado la resistencia a las dos enfermedades más limitativas del café, resultado debido a la acertada selección del Híbrido de Timor como recurso genético y al esquema de mejoramiento empleado, el cual permite disponer de una cantidad adecuada de materiales promisorios, para que la recombinación tenga oportunidad.

Tabla 3. Resultados de las pruebas de preselección por resistencia al CBD hechas en el CIFC, Portugal, en progenies de los 41 componentes actuales de la variedad Colombia.

	Cant.	%
Componentes con resistencia a 4 aislamientos (*)	0	0
Componentes con resistencia a 3 aislamientos	8	19.5
Componentes con resistencia a 2 aislamientos	7	17.1
Componentes con resistencia a 1 aislamientos	7	17.1
Componentes susceptibles	15	36.6
Componentes probados	37	90
Componentes sin probar	4	10.0

(*) Aislamientos de Camerún, Kenia, Malawi y Zimbabwe.

Variedades mejoradas para otros ambientes de la región cafetera colombiana

En algunas regiones del país con condiciones climáticas particulares, tales como veranos prolongados, distribución inadecuada de la lluvia y alto brillo solar, existen pequeñas propiedades en las que se practica una caficultura poco tecnificada, caracterizada por el uso de variedades de porte alto, densidades de siembra bajas, empleo de sombrío o semi-sombrío y aplicaciones bajas de fertilizantes. El área cultivada en estas regiones es de 240.000 ha., que representan el 30% de la superficie cultivada con café en el país. La producción media obtenida en estas condiciones varía entre 40 y 50 @ de café pergamino seco por hectárea y año, equivalente a la mitad del promedio nacional (**Federacafé**, 1997).

En estas regiones se cultivan principalmente las variedades Borbón y Típica, que como se mencionó, producen una excelente calidad de la bebida, pero son altamente susceptibles a la roya. La variedad Típica posee granos de tamaño grande, pero su producción es relativamente

baja. Al contrario, la variedad Borbón produce, en promedio, 30% más que Típica, pero sus granos son pequeños (**Castillo & Moreno**, 1986).

En la década de los 70 se inició en CENICAFÉ un programa para desarrollar variedades de porte alto, con resistencia a la roya, que pudieran constituirse en alternativa para los caficultores de regiones como las mencionadas. Desde esa época se pensó también en utilizar como estrategia de mejoramiento la diversidad genética, utilizando un programa de hibridación seguido de selección durante varias generaciones. Para ello, se efectuaron cruzamientos entre plantas de las variedades Típica y Borbón y ejemplares del Híbrido de Timor.

Las progenies más avanzadas pertenecen a la quinta y sexta generaciones de estos cruces (F5 y F6), dentro de las cuales se han identificado varias con atributos muy sobresalientes que justifican su utilización como nuevas variedades mejoradas. Progenies de estas generaciones se evaluaron en experimentos localizados en el Huila, Santander del Sur, Valle y Cesar, en los que se utilizaron como testigos las variedades Típica y Borbón, con y sin aplicaciones de fungicidas para el control de la roya. A continuación se presenta un resumen de las principales características de estas progenies.

Fenotipo. Las progenies híbridas son de porte alto y presentan un vigor vegetativo excelente. Tomando como referencia el crecimiento de la variedad Típica (100%), las progenies superan a esta variedad en altura y ancho de las plantas, en 7% y 8%, respectivamente.

Producción. Comparadas con las producciones obtenidas tradicionalmente en las cuatro localidades (50 a 60@ de cps/Ha-año), las progenies han mostrado una capacidad de producción notablemente alta, que estuvo entre 272 y 169@ de cps/Ha-año. Como se aprecia en la **tabla 4**

Tabla 4. Agrupación de progenies de porte alto resistentes a la roya, evaluadas en 4 localidades, según su producción relativa al mejor testigo.

Localidad	Progenies probadas		Progenies con producción relativa al mejor testigo	
	(1)	(2)	(3)	
Huila	25	0	21	4
Santander	25	0	18	7
Valle	19	3	16	0
Cesar	13	0	5	8
(Total)	82	3	60	19
(%) 100	3.6	73.2	23.1	

(1) = Cantidad de progenies con producción estadísticamente inferior (P = 95%) al mejor testigo (con control químico).

(2) = Cantidad de progenies con producción estadísticamente igual (P = 95%) al mejor testigo (con control químico).

(3) = Cantidad de progenies con producción estadísticamente superior (P = 95%) al mejor testigo (con control químico)

la mayoría de las progenies (73.2%) tuvo una producción estadísticamente igual al mejor testigo protegido con control químico. Una parte importante de las progenies (23.1%) superó estadísticamente a este, mientras que solo el 3.6% de ellas fue inferior al testigo.

Para la selección de las mejores progenies se tuvieron en cuenta las que superaron estadísticamente al mejor testigo con control químico y las que mostraron mayor estabilidad en la producción en los diferentes ambientes.

Características de las semillas. La selección ha sido muy estricta en las generaciones anteriores y como resultado, en las progenies los defectos se han reducido a los niveles que presentan las variedades comerciales. En el tamaño de los granos el avance debido a la selección ha sido muy importante, ya que las progenies presentan, en promedio, más de 80% de café supremo, proporción que es mayor respecto a Típica, considerada como la variedad tradicional de mayor tamaño en sus semillas.

Resistencia a la roya. En los cuatro sitios donde se sembraron los experimentos solo está presente la raza II de *H. vastatrix*, que ataca únicamente a las variedades tradicionales, como Típica, Borbón y Caturra. Por esta razón, las progenies se mantienen resistentes, mientras que las variedades testigo han presentado ataques muy severos en algunos años, como se aprecia en la **figura 4**. Es muy probable que cuando aparezcan nuevas razas del patógeno, las progenies presenten bajos niveles de daño, como resultado de la resistencia incompleta heredada del Híbrido de Timor.

Calidad de la bebida. En diferentes ocasiones el panel de catación de CENICAFÉ ha evaluado la calidad de



Figura 4. Efecto de la roya en progenies de porte alto resistentes a la enfermedad y en variedades testigo.

la bebida de las progenies de porte alto resistentes a la roya. En 1992 se probaron los materiales que dieron origen a las progenies evaluadas en los cuatro ambientes mencionados y posteriormente, en el año 2000 se analizaron muestras recolectadas en plantaciones de agricultores que tenían las generaciones más avanzadas en la selección. Los resultados son los siguientes:

i) Calidad en taza de progenies F4.

Al usar técnicas de análisis multivariado para evaluar las variables que miden la calidad de la bebida, las progenies y las variedades tradicionalmente usadas en Colombia formaron un grupo estadísticamente homogéneo, lo cual significa que sus atributos de calidad en taza son iguales. Algunas progenies recibieron las más altas calificaciones en Impresión Global y fueron clasificadas en un grupo diferente, resultado que sugiere que sus muestras fueron las más equilibradas (Moreno, 1992).

ii) Calidad en taza de muestras provenientes de plantaciones de agricultores.

Entre los caficultores de la Sierra Nevada de Santa Marta, las progenies de porte alto se conocen como “Borbón resistente a la roya”. Muestras provenientes de lotes comerciales de estos agricultores fueron analizadas por Puerta (2000), junto con muestras de variedades tradicionales. La mayor cantidad de muestras calificadas como “excelentes” provino del “Borbón resistente a la roya”, el cual se destacó por su aroma, amargo, acidez e impresión global.

Los resultados anteriores denotan que las progenies resistentes a la roya reúnen excelentes características agronómicas y de calidad, gracias a la selección practicada por más de 25 años. Como son de porte alto pueden ser sembradas con las densidades acostumbradas con las variedades Típica y Borbón (3.000 plantas por hectárea, como máximo) y recomendados para las zonas donde predomina la caficultura considerada como “poco tecnificada”. Su excelente calidad en taza les otorga un valor agregado en el campo de los denominados “café especiales”.

La mezcla de semilla proveniente de las progenies seleccionadas asegurará una amplia diversidad respecto a los genes responsables de la resistencia a la roya, estrategia utilizada con éxito en la Variedad Colombia para procurar que la resistencia contra esta enfermedad sea durable (Moreno & Alvarado, 2000). Las mejores progenies se están propagando para suministrar a los agricultores una variedad compuesta denominada “TABI”, expresión que en el dialecto guambiano significa “bueno” (Moreno, 2002).

Conclusiones

La adecuada selección de los progenitores, la puesta en práctica de una estrategia de mejoramiento capaz de atenuar el impacto de las epidemias y el uso de un método de mejoramiento acorde con las características del complejo *C. arabica* - *H. vastatrix*, constituyen las partes centrales de un programa de investigación ejecutado en Colombia durante más de 30 años, que ha conducido a la obtención de variedades mejoradas de café con resistencia durable a la roya de la hoja.

El principal resultado de este programa es la variedad Colombia, obtenida en ausencia de la enfermedad y entregada a los agricultores un año antes de que la enfermedad apareciera en el país, lo cual constituye un ejemplo de previsión y un hito en la planeación y ejecución de trabajos de investigación en el sector agrícola.

La variedad Colombia ha marcado una nueva etapa en la caficultura nacional, caracterizada por el empleo en gran escala de variedades mejoradas con resistencia a enfermedades limitativas para el cultivo. Desde su liberación han transcurrido más de 20 años, durante los cuales ha estado en permanente contacto con el patógeno en condiciones de campo. En este período la variedad Colombia se ha difundido rápidamente, hasta cubrir el 27% del área nacional cultivada, gracias a sus cualidades agronómicas y de calidad, especialmente la conservación de su resistencia, característica considerada como su principal atributo.

Para la economía del país, la variedad Colombia ha significado un importante logro. Un estudio reciente (**Duque**, 2002) demostró que la adopción de esta variedad por parte de los caficultores, es un factor determinante para la reducción de los costos de producción y por ende, para la competitividad del café de Colombia. En otro estudio (**Farfán**, 1998), la Tasa Interna de Retorno (TIR), calculada para la inversión en la investigación que condujo a la obtención de la variedad Colombia, varió entre el 21 y el 32%, debido a la economía que representa el no tener que usar control químico contra la roya en las áreas donde esta variedad está sembrada. Se calcula que la economía por este concepto es del orden de US\$ 100 millones de dólares por año, suma que sugiere que la investigación es más una inversión que un costo.

El esquema de diversidad genética adoptado en la **variedad Colombia**, también ha sido útil para desarrollar otras variedades mejoradas, con resistencia a la roya, como la **variedad TABI**, recomendada para ambientes con condiciones de cultivo diferentes a las establecidas para la variedad Colombia. Esto significa que se dispone de va-

riedades mejoradas, aptas para la mayor parte de la zona cafetera del país.

Finalmente, vale la pena mencionar que en revisiones de literatura recientes, hechas por reconocidos investigadores, (**Mundt**, 2002), se comienza a citar el trabajo desarrollado con la Variedad Colombia, como un importante ejemplo digno de ser tenido en cuenta en el campo del manejo de enfermedades por medio de resistencia genética. La opinión del Profesor J. Artie Browning, inspirador de la estrategia de mejoramiento basada en la diversidad genética, utilizada en este trabajo, confirma esta apreciación:

... “La Variedad Colombia es la pieza central de un sistema único e integral de manejo de genes y producción de cultivos, que incluye un sistema completo de aumento y distribución de la semilla y un protocolo para la producción de plántulas y su manejo en el campo. Además, parece ser el mejor ejemplo, hasta la fecha, de que la teoría unificada de la protección genética de poblaciones de plantas cultivadas, contra enfermedades, mediante el uso de resistencia dilatoria y de estructuras espaciogénicas al azar, es aplicable al manejo de agroecosistemas y consistente con la protección de ecosistemas naturales. Su funcionamiento contra la roya del café merece ser seguido cuidadosamente por todos los expertos en la protección de plantas y en las ciencias de la producción, pero especialmente por los responsables de los cultivos perennes” (**Browning**, 2003).

Bibliografía

- Borlaug, N. E.** 1964. Basic concepts which influence the choice of methods for use in breeding for disease resistance in cross-pollinated and self-pollinated crop plants. In NATO/NSF Advance. Symposium held the Pennsylvania State University. Proceedings. August 30-September 11. pp. 327-348.
- Brodny U., R. R. Nelson & L. V. Gregory** 1986. The residual and interactive expressions of “defeated” wheat stem rust resistance genes. *Phytopathology* **76**: 546-549.
- Browning J. A.** 2003. “A perennial crop: coffee”. In Disease Resistance from Progenitors and Other Wild Relatives”. In press.
- _____. 1974 a. Relevance of knowledge about natural ecosystems development of pest management programs for agroecosystem. *Proc. Am. Phytopathol. Soc.* **1**, 191-199.
- _____. 1974 b. Diversity: the only assurance against genetic vulnerability to disease in major crops. In: Central States Forest Tree Improvement Conference, 9a. Ames, Iowa State University, (EE. UU.). pp 1-23.
- Browning J. A. & K. J. Frey** 1969. Multiline cultivars as a means of disease control. *Annual Review of Phytopathology*, **7**: 355-382.

- Carvalho A. & L. C. Monaco.** 1969. The breeding of arabica coffee. In Outline of perennial crop breeding in the tropic. Ferwerda, F. P., Wit F. eds: 198-216.
- Castillo Z. J. & A. G. Alvarado.** 1997. Resistencia incompleta de genotipos de café a la roya bajo condiciones de campo en la región central de Colombia. *Cenicafé* **48** (1): 40-58.
- Castillo Z. J. & G. Moreno R.** 1986. La variedad Colombia: Selección de un cultivar compuesto resistente a la roya del cafeto. Manizales, Centro Nacional de Investigaciones de Café. 169 p. (Premio Nacional de Ciencias "Fundación Alejandro Ángel Escobar", 1986).
- _____. 1985. 40 Años de Investigación en Cenicafé. Mejoramiento del Cafeto. Federación Nacional de Cafeteros de Colombia. Chinchiná. pp. 1-27.
- Castillo Z. J., G. Moreno R. & D. S. López.** 1976. Uso de resistencia genética a *Hemileia vastatrix Berk & Br.* existente en germoplasma de café en Colombia. *Cenicafé* **27** (1): 3-25.
- Castillo Z. J.** 1972. Plan de trabajo sobre resistencia a la roya del cafeto. Chinchiná, (Colombia), Cenicafé, Oficio N° 001363, Marzo 27 de 1972, pp. 1-44.
- Cortina G. H. & A. G. Alvarado.** 1994. Análisis de datos provenientes de escalas de campo para seleccionar por resistencia incompleta: el caso café – roya (*Hemileia vastatrix*). *Fitopatología colombiana*. **18** (2): 78-82.
- Duque O. H.** 2002. Cómo reducir los costos de producción en la finca cafetera. Chinchiná. Cenicafé, pp. 1-85.
- Eskes A. B. & M. Toma-Braghini.** 1981. Métodos de evaluación de la resistencia contra la roya del cafeto (*Hemileia vastatrix Berk et Br.*). *Boletín Fitosanitario FAO, Roma (Italia)*. **29** (3/4): 56-66.
- Farfán C. M. I.** 1998. Impacto económico de la investigación en café en Colombia; el caso de la variedad Colombia. *Ensayos sobre economía cafetera* **2** (14): 21-41.
- Federacafé.** 2001 Estudios especiales. Federación Nacional de Cafeteros de Colombia. In: El café en la encrucijada. Diego Pizano, Eds Alfaomega. pp. 1-80.
- Federacafé.** 1997. Sistema de Información Cafetera. Encuesta Nacional Cafetera. Informe Final. Federación Nacional de Cafeteros de Colombia, Santafé de Bogotá. pp. 1-178.
- Flor H. H.** 1956. The complementary genetic system in flax and flax rust. *Advances in Genetics*. **8**: 29-54.
- Goncalves M. M. & M. L. Rodrigues.** 1976. Estudos sobre o café de Timor. II. Nota sobre as possibilidades de producao do Híbrido de Timor no seu habitat natural. Lisboa (Portugal). Missao de Estudos Agronomicos do Ultramar (Portugal). Comunicacoes N° 86: 31-72.
- Guerrero G., M. Suárez & G. Moreno R.** 2002. Chlorogenic acids as a potential criterion in coffee genotype selections. *J. Agric. Food Chem.* **49**: 2454-2458.
- Krug C. A., Mendes J. E. T. & Carvalho A.** 1949. Taxonomía de *Coffea arabica* L. II. *Coffea arabica* L. Var. Caturra e sua forma *Xanthocarpa*. *BRAGANTIA*. **9** (9-12): 157-163.
- Lashermes P., J. Cros, M. C. Combes, P. Trouslot, F. Anthony, S. Hamon & A. Charrier.** 1996. Inheritance and restriction fragment length polymorphism of chloroplast DNA in the genus *Coffea* L. *Theor. Appl. Genet.* **93**: 626-632.
- Marshall D. R.** 1977. The advantages and hazards of genetic homogeneity. *Annals of New York Academy of Sciences*. **287**: 1-20.
- Moreno R. G.** 2002. Tabi: Nueva variedad de café de porte alto resistente a la roya del cafeto. *Cenicafé* **53** (2): 132-143.
- Moreno R. G. & A. G. Alvarado.** 2000. La variedad Colombia: Veinte años de adopción y comportamiento frente a nuevas razas de la roya del cafeto. *Cenicafé. Boletín Técnico* (22): 1-32.
- Moreno R., G., G. H. Cortina, B. P. Moncada, V. M. Varzea & C. J. Rodrigues Jr.** 1997. Selección de germoplasma de café resistente a *Colletotrichum kahawae* mediante pruebas de laboratorio. V Congreso Sociedad Colombiana de Fitomejoramiento y Producción de Cultivos. *Memorias*. p. 125.
- Moreno R., G., G. E. Moreno & G. G. Cadena.** 1996. Bean characteristics and cup quality of the Colombian Variety /*Coffea arabica*/ as judged by international tasting panels. In: COLLOQUE Scientifique International sur le Café., 16. Kyoto (Japan), Avril 9-14, París (Francia), ASIC, 1996. p. 574-583.
- Moreno R. G.** 1994. Contribución del mejoramiento genético al desarrollo de la caficultura colombiana. *INNOVACIÓN Y CIENCIA*. **3** (2): 1-6.
- Moreno R. G.** 1992. Estudio de la calidad de la bebida en progenies derivadas de cruzamientos entre el Híbrido de Timor y variedades de porte alto. Informe anual de labores de la Disciplina Mejoramiento Genético y Biotecnología. Cenicafé, Chinchiná.
- Moreno R. G.** 1989. Etude du polymorphisme de l'hybride de Timor en vue de l'amélioration du caffiéire Arabica: Variabilité enzymatique et agronomique dans les populations d'origine; resistance incomplète á *Hemileia vastatrix Berk & Br.* dans les croisements avec *Coffea arabica*. Ecole Nationale Supérieure Agronomique, Montpellier (France). (Thèse Docteur – Ingénieur) 153 p.
- Moreno R. G. & Z. J. Castillo.** 1979. Germoplasma existente en la colección colombiana de café e información disponible sobre algunas de sus características. Cenicafé, Chinchiná. Anexos (Mecanografiado).
- Moreno R. G.** 1974. Informe de estudios en el Brasil sobre mejoramiento genético del café. Cenicafé, Chinchiná, pp. 1-41.
- Mundt C. C.** 2002. Use of Multiline Cultivars and Cultivar Mixtures for Disease Management. *Annu. Rev. Phytopathol.* **40**: 381-410.
- Nass H. A., W. L. Pedersen, D. R. MacKenzie & R. R. Nelson.** 1981. The residual effects of some "defeated" powdery mildew resistance genes in isolines of Chancellor winter wheat. *Phytopathology* **71**: 1315-1318.
- National Academy of Sciences.** 1972. Genetic vulnerability of major crops. Washington, D. C. National Academy of Sciences. 307 p.
- Orozco C. C., K. J. Chalmers, R. Waugh & W. Powell.** 1994. Detection of genetic diversity and selective gene introgression in coffee using RAPD markers. *Theor. Appl. Genet.* **87**: 934-940.

- Parlevliet J. E.** 1993. What is durable resistance, a general outline. In: Durability of disease resistance. Edited by Th. Jacobs and J. E. Parlevliet. Kluwer Academic Publishers. pp. 23-39.
- Puerta Q. G. I.** 2000. Calidad de café procedente de la Sierra Nevada de Santa Marta. Cenicafé, Chinchiná, (Informe Interno).
- Rayner R. W.** 1961. Spore liberation and dispersal of coffee rust *Hemileia vastatrix* Berk et Br. *Nature* **191**(4789): 725.
- Riley R.** 1973. Genetic changes in host and the significance of disease. *Annals of applied Biology*. **75**: 128-132.
- Rivillas O. C. A., J. E. Leguizamón C. & L. F. Gil V.** 1999. Recomendaciones para el manejo de la roya del cafeto en Colombia. Cenicafé, Chinchiná. *Boletín Técnico* N° 19. 36 p.
- Rodrigues-Jr. C. J., A. J. Bettencourt & L. Rijo.** 1975. Races of the pathogen and resistance of coffee rust. *Annual review of phytopathology* **13**: 49-70.
- Rodríguez M. K. & G. Moreno R.** 2002. Supervivencia relativa de las razas II XXII de *Hemileia vastatrix*. *Cenicafé*, **53** (3): 252-265.
- Silva, M. C., V. M. Varzea, L. Rijo, C. J. Rodrigues Jr, & L.G. Moreno R.** 1998. Cytologic studies in Híbrido de Timor derivatives with resistance to *Colletotrichum kahawae*. Reuniao da sociedade de fitopatologia portuguesa, Lisboa (Portugal).
- Simmons M. D.** 1972. Polygenic resistance to plant disease and its use in breeding resistant cultivars. *Journal of Environmental Quality*. **1** (3): 232-245.
- Vanderplank, J. E.** 1984. Disease resistance in plants. Academic press, inc. Second edition. pp. 57-81.
- Varzea V. M. P. & C. J. Rodrigues-Jr.** 1985. Evaluation of the level of horizontal resistance to *Hemileia vastatrix* of some Arabica plants of different physiologic groups when confronted with virulent races. 11ème Colloque Scientifique International sur le café, Lomé 11-15 février 1985. pp. 625-633.
- Vossen van der, H. A. M. & D. J. Walyaro.** 1981. The coffee breeding program in Kenya.: A review of progress made since 1971 and plan of action for the coming years. *Kenya Coffee* **46** (541): 113-130.
- Vossen van der, H. A. M., R. T. A. Cook & G. N. W. Murakaru.** 1977. Breeding for resistance to coffee berry disease caused by *Colletotrichum coffeanum* Noack (sensu Hindorf) in *Coffea arabica* L. I. Methods of preselection for resistance. *Kenya Coffee* **42**: 133-144.
- Wellman F. L.** 1961. Coffee. Botany, cultivation and utilization. London, (Inglaterra), World Crops Books, 488 p.
- _____. 1952. Peligro de introducción de la *Hemileia* del café a las Américas. *Turrialba* (Costa Rica) **1** (1-4): 47-50.