

USO DE RESISTENCIA GENETICA A *Hemileia vastatrix* Berk. y Br.

EXISTENTE EN GERMOPLASMA DE CAFE EN COLOMBIA.

Jaime Castillo-Zapata *
Germán Moreno-Ruíz **
Selma López-Duque ***

INTRODUCCION

En el último lustro los trabajos de mejoramiento dirigidos a la obtención de cultivares resistentes a la roya del cafeto (*Hemileia vastatrix* Berk. y Br.) han recibido atención especial en Colombia. El estudio de las características agronómicas del germoplasma portador de la resistencia se ha adelantado desde 1960 como etapa preliminar de estos trabajos, y ha servido de base para bosquejar el programa que se discute en el presente artículo.

Puesto que la resistencia actualmente disponible es la conocida como específica o vertical, al planear este programa se ha tenido muy en cuenta el notable cambio de criterio operado en los últimos años en el mejoramiento por resistencia a enfermedades. Los nuevos conceptos dan énfasis a la estabilidad de la resistencia, aceptan que la protección obtenida sea parcial y consideran inadecuada la protección completa, pero temporal, que ofrece la resistencia específica, como consecuencia de los cambios en las poblaciones de razas patogénicas. Según estas ideas, son preferibles otros tipos de resistencia tales como la tolerancia y la llamada general u horizontal, y acorde con ellas, se ha propuesto también

* Jefe de la Sección de Fitomejoramiento del Centro Nacional de Investigaciones de Café. Cenicafé, Chinchiná, Caldas, Colombia.

** Asistente de la Sección de Fitomejoramiento del Centro Nacional de Investigaciones de Café. Cenicafé, Chinchiná, Caldas, Colombia.

*** Jefe de la Sección de Fitopatología del Centro Nacional de Investigaciones de Café. Cenicafé, Chinchiná, Caldas, Colombia.

una serie de procedimientos en el uso de la resistencia vertical para estabilizar las razas patogénicas y prolongar la utilidad de los genes que la controlan. El punto culminante en este cambio conceptual es la conclusión de que la incorporación de diversidad genética a las variedades de los principales cultivos es esencial, contra el criterio predominante en la primera mitad de este siglo, que buscaba la homogeneidad como carácter imprescindible.

Dentro de este marco de nuevos criterios se discute el uso que se ha dado en Colombia a la resistencia genética a la roya del cafeto y se propone un plan de mejoramiento que pretende ampliar la base genética de los cultivares y mantener la resistencia vertical por un tiempo económicamente útil. Se presentan además los resultados obtenidos en las primeras etapas del programa propuesto.

CONSIDERACIONES SOBRE EL DESARROLLO DE VARIEDADES DE CAFE RESISTENTES A *Hemileia vastatrix*

Las dificultades del mejoramiento genético en una planta perenne de ciclo económico prolongado, como el cafeto, son prominentes. El tiempo necesario para obtener una nueva generación y, en el caso de la resistencia a enfermedades y plagas, la necesidad ineludible de que esa resistencia sea durable por largos períodos, bastan para ponderar esas dificultades y para resaltar las diferencias con los métodos de mejoramiento utilizados en cultivos anuales.

Esas dificultades pueden llegar a ser críticas si se considera que la resistencia de más fácil utilización es la de tipo vertical, cuyo empleo tradicional, en cultivos anuales, ha dejado una repetida y decepcionante experiencia (5, 6, 14). Contra el uso inadecuado de este tipo de resistencia, han advertido eminentes investigadores a los mejoradores de plantas perennes. En efecto, la siembra de grandes extensiones con variedades homogéneamente resistentes a determinadas razas de los patógenos ejerce una fuerte presión selectiva sobre éstos, lo cual termina por provocar cambios drásticos en la composición de sus razas (4, 5), convirtiendo los cultivos, antes resistentes, en susceptibles. Estos cambios frecuentemente causan pérdidas enormes y hoy son reconocidas como un hecho general dondequiera que se han usado genes de resistencia específica (5).

La extrema uniformidad genética, que caracteriza las variedades de los cultivos más importantes, parece agravar esta situación. El análisis de estos cultivos en los Estados Unidos, efectuado a raíz de la epidemia del maíz causada por *Helminthosporium maydis*, raza T., en 1970, dejó claramente establecido que la uniformidad genética es la causa de la vulnerabilidad a las epidemias (5, 18, 14).

Una peligrosa uniformidad genética se ha observado de tiempo atrás en el café cultivado

en América Latina (5, 16, 34) donde hay cerca de 6,5 millones de hectáreas sembradas con solo dos variedades, Típica y Borbón, sabidamente homogéneas. La vulnerabilidad de este cultivo quedó claramente demostrada por la rápida diseminación de la roya en el Brasil a partir de 1970.

Con el propósito de atenuar la vulnerabilidad a las epidemias y utilizar en forma adecuada la resistencia vertical, los especialistas en cereales han propuesto introducir variación genética en diferentes formas: por la mezcla mecánica de líneas casi isogénicas, portadoras de diferentes genotipos de resistencia o multilíneas; por la distribución geográfica de estos genotipos de tal manera que se interfiera la diseminación de las razas patogénicas y finalmente, en trigo, por el uso de híbridos multilineales, utilizando la esterilidad masculina y el sistema restaurador de la fertilidad (4, 6, 7, 22). El éxito del primer método parece bien comprobado en cultivos de avena en Iowa y Texas (5). Un intento de introducir variación genética en café es el propuesto por Mónaco (20), quien sugiere selección masal en poblaciones segregantes por diferentes monogenes de resistencia a *H. vastatrix*, en las cuales pueden ocurrir recombinaciones a causa del 10 0/o de polinización cruzada que tiene *C. arabica*. Con este esquema se está seleccionando en el Brasil el cultivar Iarana (8).

Para algunos investigadores (26, 28) los esquemas propuestos en cultivos anuales para explotar la resistencia vertical son ineficaces en especies perennes. Al respecto, Robinson (28, 29, 30), analiza detalladamente el caso específico de la roya del cafeto y concluye que la dificultad de mejoramiento de este cultivo y la escasa dinámica de sus prácticas culturales, en contraste con la no poca variabilidad del patógeno, limitan el valor de la resistencia vertical.

Por otra parte, otros tipos de resistencia, como la horizontal y la tolerancia parecen más adecuados para los cultivos perennes (15). Esta última se presenta en plantas que soportan severos ataques sin pérdidas graves en la producción y calidad. La resistencia horizontal, caracterizada por la ausencia de interacción de razas del patógeno y variedades del hospedante y generalmente de naturaleza poligénica, tiene carácter de permanente (5, 22, 32). Robinson (28) sugiere este tipo de resistencia contra la roya del cafeto y supone que a pesar de una posible erosión genética causada por tres siglos de cultivo en ausencia del patógeno, aún puede encontrarse árboles resistentes en los cafetales americanos, pero al mismo tiempo recuerda la estrecha base genética de las variedades cultivadas.

En cuanto a la selección del tipo de resistencia para los programas de mejoramiento, las especies forestales constituyen un ejemplo ilustrativo porque presentan los casos extremos de longitud de los ciclos reproductivos y económicos. Aunque en varias de ellas se ha encontrado resistencia de tipo vertical y horizontal (3), la decisión de emplear predominante o exclusivamente uno de estos tipos continúa siendo una cuestión problemática (15).

No obstante las limitaciones inherentes al mejoramiento de las especies perennes, los especialistas en cultivos anuales creen posible la utilización de los principios y procedimientos básicos empleados por ellos. Sin embargo, la experiencia adquirida al respecto es limitada y por ésto parece prudente atenerse a un principio general que puede resumirse en las palabras de Browning (5): "La diversidad genética es la clave de la estabilidad, especialmente contra las pestes de las plantas, porque es la única protección contra lo desconocido, sea una futura enfermedad o una situación de peligro".

De otra parte, el estudio de especies forestales ha creado un gran interés en el reconocimiento y valoración de sistemas naturales de parasitismo, en los cuales deben existir mecanismos que mantienen balanceadas las poblaciones interactuantes de hospedante y parásito (17, 25). Este tipo de equilibrio se alcanza naturalmente por la coevolución de ambas especies y es de especial valor porque podría ser utilizado como "modelo" para el mantenimiento de la resistencia a enfermedades por largos períodos (3, 15).

A este respecto, la investigación del caso de la roya en Etiopía, donde no parece causar daños serios al café silvestre, podría dar conocimientos claves para el estudio de este problema. Desde el punto de vista genético los sistemas naturales en equilibrio han sido poco estudiados. Por lo pronto se cree que genes mayores y menores existen en estos sistemas y que actúan en conjunto (25); la resistencia horizontal es esencial en ellos mientras la vertical parece accesoria (29). Sin embargo, la presencia demostrada de genes mayores de resistencia en sistemas naturales en equilibrio, como ocurre en *Solanum demissum*, *Avena sterilis* y en *Coffea arabica* silvestre en Etiopía (25, 29), indica que la resistencia vertical juega un papel importante en ese equilibrio. Empero, puede ser una simplificación excesiva reducir la interpretación genética de la resistencia a estos dos tipos (25).

FUENTES DE RESISTENCIA A *Hemileia vastatrix*

A través de los análisis genéticos realizados por el CIFC en Oeiras-Portugal, se han determinado en café seis factores de resistencia vertical a *H. vastatrix* y algunos más se encuentran en proceso de identificación. Los factores SH1, SH2, SH4 y SH5 parecen propios de la especie *C. arabica*. El último se ha encontrado tanto en los cafés cultivados del viejo y nuevo mundo, como en café silvestre de Etiopía (24). Los factores SH1 y SH4 se han determinado en numerosas muestras procedentes de este país, mientras que el SH2 es común en el café Kent de la India y en las selecciones derivadas de él (11).

Por otra parte, el factor SH3 se ha identificado en generaciones avanzadas de cruzamientos de café Arabigo con *C. liberica* (21). En el Híbrido de Timor se ha determinado también el factor SH6, proveniente de *C. canephora* (1).

La aplicación de la hipótesis de Flor, en base a la cual se han estudiado estos factores,

indica que en híbridos interespecíficos existen otros factores diferentes de los mencionados. Entre tales materiales, el Híbrido de Timor merece consideración especial.

Según Bettencourt (1), la población del Híbrido de Timor en la Isla de donde deriva su nombre, parece provenir de una sola planta con apariencia de *C. arabica*, pero la segregación observada en generaciones posteriores indica que se trata de un cruzamiento natural de esta especie con *C. canephora*. El mismo autor anota el carácter autofértil de los individuos en estas generaciones. En trabajo reciente sobre centenares de observaciones de células en mitosis, Rijo (27) confirmó que el número cromosómico predominante es 44. No obstante, se observa mixoploidía con células aneuploides y poliploides.

Son varias las buenas cualidades que exhibe el Híbrido de Timor: produce híbridos fértiles al cruzarlo con *C. arabica*; es portador de varios factores de resistencia vertical a la roya y según parece, también, es resistente a la enfermedad del fruto causada por *Colletotrichum* spp. y a varias especies de nemátodos (1). Al compararlo con *C. arabica* se ha encontrado que su grano tiene mayor cantidad de lípidos y menor contenido de cafeína (12).

Tanto el café silvestre de Etiopía y Sudán como otras especies del género *Coffea* pueden ser fuentes de genes mayores y de poligenes de resistencia. El café de Etiopía y Sudán ha sido muy superficialmente explorado, y por tanto, es posible que existan allí otros genes mayores, aunque su número probablemente no sea grande. La importancia de este material reside en la probable presencia de resistencia poligénica. En efecto, si son correctas las apreciaciones sobre la extrema variabilidad del café silvestre de Etiopía y sobre el hecho de que el equilibrio biológico entre roya y café que allí se observa se debe primordialmente a resistencia de tipo horizontal (28), es de suponer que en el numeroso material allí recolectado, existe este tipo de resistencia en niveles utilizables para el mejoramiento.

Los híbridos interespecíficos, especialmente de *C. canephora* x *C. arabica* son fuentes de genes mayores como se ha demostrado (1, 19, 31). Sin embargo, su principal utilidad es también la explotación de la resistencia horizontal, de tipo cuantitativo. El uso de esta fuente de resistencia en el mejoramiento de *C. arabica* puede presentar dificultades especialmente en lo relativo a incompatibilidad y calidad de la bebida.

UTILIZACION DE LA RESISTENCIA

Ante la homogeneidad de las variedades cultivadas en Colombia se ha visto la necesidad de orientar el programa de mejoramiento hacia la obtención y mantenimiento de una amplia variación genética en los nuevos cultivares, lo cual debe lograrse sin pérdidas graves de calidad del grano y productividad.

Para alcanzar este objetivo básico se pretende obtener cultivares compuestos por la mezcla de materiales genéticamente diversos pero con un grado razonable de homogeneidad fenotípica. Con el fin de acelerar la obtención del tipo de planta deseada y de asegurar la variación necesaria en resistencia y buenos caracteres agronómicos se parte de cruzamientos de numerosas plantas con factores de resistencia y cultivares bien adaptados en Colombia, especialmente de porte bajo.

También se pretende preseleccionar el material silvestre de Etiopía y el proveniente de cruzamientos interespecíficos como poblaciones básicas para el estudio por resistencia horizontal, cuando la roya se presente en Colombia.

Con estos objetivos se adelanta un trabajo que puede resumirse en los siguientes puntos:

- 1.- Selección previa en las introducciones silvestres de Etiopía para obtener materiales vigorosos, productivos y con buena calidad del grano. Las selecciones efectuadas formarán diferentes poblaciones, separadas por su hábito de ramificación y de crecimiento, y al establecerse la roya en Colombia, se iniciaría en ellas una selección por resistencia horizontal.
- 2.- Simultáneamente se están determinando en estos materiales, individuos con genes mayores para emplearlos en cruzamientos y estudios de progenies. Las selecciones obtenidas enriquecerán el actual germoplasma con resistencia específica, que conviene ampliar en lo posible.
- 3.- El uso directo de las fuentes de resistencia presenta serias limitaciones debido a la presencia de defectos en el tamaño, anormalidades y forma del grano. Puesto que la eliminación de estos defectos por medio de selección en sucesivas generaciones de autofecundación es poco probable o se convierte en un proceso largo que implica la reducción de la base genética, se considera más conveniente aprovechar la mayor parte del material resistente y a la vez acelerar la eliminación de los defectos del grano, por medio de la transferencia de los factores de resistencia a las variedades regionales. Se formaría así una serie de líneas, cada una portadora de uno o más factores, cuya mezcla conformaría un cultivar con una amplia base genética, susceptible de selecciones posteriores.

El Híbrido de Timor, como principal fuente de variabilidad de uso inmediato, proporcionará también nuevos genes a la mezcla propuesta, pues además de SH6 posee otros (1, 18). Los cruzamientos con variedades adaptadas dan origen a progenies con esos factores separados o en combinaciones. Como estas combinaciones, binarias, secundarias y de orden superior, son teóricamente numerosísimas, su mezcla producirá un cultivar altamente variable en cuanto a resistencia vertical. Para asegurar la formación de tales combinaciones, se efectuarán cruzamientos artificiales de plantas selectas, cuyos segre-

gantes se incluirán en este cultivar. Además, no debe descartarse la posibilidad de que el Híbrido de Timor sea portador de resistencia controlada poligénicamente y utilizable para selección.

Se ha escogido inicialmente el cultivar Caturra como progenitor recurrente por dos razones: adaptación a una amplia gama de condiciones ambientales en la zona cafetera colombiana y a una serie de prácticas hortícolas, que seguramente serían las empleadas en los cultivos intensivos y altamente tecnificadas, que probablemente predominarán al establecerse la roya en Colombia. Además, esta variedad permite homogenizar rápidamente el fenotipo de las líneas resistentes, pues sus características de porte y tipo de hoja son dominantes. Sin embargo, es conveniente utilizar también otros genes por porte bajo con el fin de evitar la asociación de la resistencia con un solo gen incorporado a todos los cultivares, tipo de homogenidad que también puede hacer vulnerable los cultivos (5).

Otros genes de entrenudo corto se encuentran en las variedades San Bernardo (Café Pache), Villalobos y San Ramón. Los híbridos de San Bernardo con café Borbón son muy promisorios y la recombinación de San Bernardo y Caturra produce árboles de menor tamaño que sus progenitores, pero de muy buen tipo y vigor. Las variedades San Ramón y su derivado, Villalobos, tienen genes por porte bajo pero al parecer, están asociados con baja producción, lo cual limita su utilización.

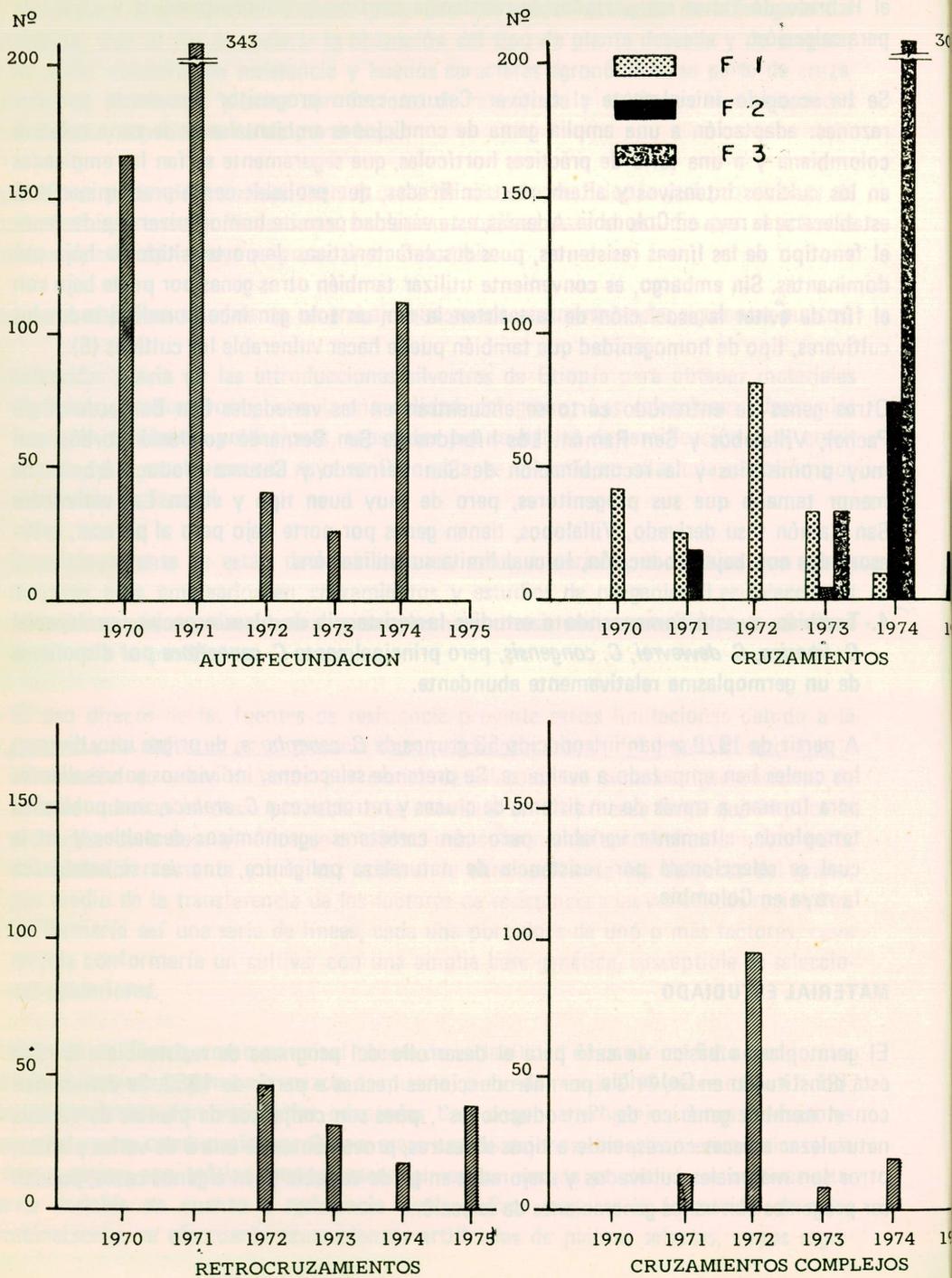
4.- También se está comenzando a estudiar la resistencia de otras especies, en especial *C. liberica*, *C. dewevrei*, *C. congensis*, pero principalmente *C. canephora* por disponerse de un germoplasma relativamente abundante.

A partir de 1970 se han introducido 53 grupos de *C. canephora*, de origen muy diverso, los cuales han empezado a evaluarse. Se pretende seleccionar individuos sobresalientes para formar, a través de un sistema de cruces y retrocruces a *C. arabica*, una población tetraploide, altamente variable, pero con caracteres agronómicos deseables y en la cual se seleccionará por resistencia de naturaleza poligénica, una vez se establezca la roya en Colombia.

MATERIAL ESTUDIADO

El germoplasma básico de café para el desarrollo del programa de resistencia a la roya está constituido en Colombia por introducciones hechas a partir de 1953. Se denominan con el nombre genérico de "introducciones", pues son conjuntos de plantas de variada naturaleza: a veces corresponde a tipos silvestres, provenientes de una o de varias plantas; otros son materiales cultivados y mejorados en grado variable y, en algunos casos, pueden ser progenies con varias generaciones de selección.

FIGURA 1.- CANTIDAD DE AUTOFECUNDACIONES Y CRUZAMIENTOS EFECTUADOS ENTRE 1970 Y 1975 EN EL PROGRAMA DE RESISTENCIA A *H. vastatrix*, COMO MATERIALES BASICOS PARA LA SELECCION POSTERIOR.



Varias de las introducciones de *C. arabica* fueron obtenidas por Wellman y Cowgill (35), de las colecciones de estaciones experimentales en su viaje por Asia, África y Hawai en 1952. Unas pocas fueron colectadas por Sylvain (33) en Etiopía hacia la misma época y otras corresponden a materiales del antiguo Congo Belga que incluyen una serie de introducciones Etíopes. Finalmente, a partir de 1970, se han recibido de Costa Rica, 400 introducciones etíopes recolectadas por una misión de la FAO en 1963-64.

Como material interespecífico se cuenta con el Híbrido de Timor introducido en 1961 y procedente de la colección 1343 del C.I.F.C., en Portugal y con otros materiales híbridos menos estudiados.

De la especie *C. canephora*, se cuenta con materiales originarios de diversos países y provenientes de la colección del CATIE, en Turrialba, Costa Rica. La colección de Cenicafe también incluye algunas introducciones de las especies *C. liberica*, *C. dewevrei* y *C. congensis*, procedentes de este país y de Puerto Rico.

REGISTROS Y OBSERVACIONES

El análisis de la productividad de 130 introducciones se ha adelantado desde 1960 en siete experimentos localizados en Chinchiná. De estas introducciones, 57 se han estudiado también en Antioquia, una de las regiones más productoras del país. En número reducido, también se han observado en otras zonas cafeteras.

La producción se registra individualmente para cada árbol, en kilogramos de café maduro. Durante los meses de mayor producción (septiembre a noviembre) se recolectan cada año tres muestras en cada parcela, para medir el tamaño del grano y la cantidad de semillas anormales, a partir de 400 semillas, y los frutos vanos en cien frutos maduros.

La selección del material por características del fruto se hace en base al porcentaje de granos defectuosos, tal como se especifica en la tabla 1, la cual fué establecida de acuerdo a los valores corrientes en las variedades comerciales.

Para medir la producción relativa en las introducciones, se tomó como patrón la variedad Borbón, por ser la de más altos rendimientos en Colombia. Para el efecto, se consideró como el 100 0/o, el promedio de esta variedad obtenido en varios ensayos (9,6 kg de café maduro/árbol/año), y se establecieron los siguientes límites: 90 0/o o más para alta producción; entre 75 y 89 0/o, mediana y menos de 75 0/o, baja. Dentro de introducciones, los árboles a su vez se clasificaron como muy productivos (mp) cuando su rendimiento fué superior al promedio/árbol de la variedad Borbón y poco productivos (pp) cuando fué inferior a los de menor producción en la misma variedad.

Con el fin de estimar la variación dentro de cada introducción, se han autofecundado alrededor de 500 árboles. En la primera generación autofecundada (A-1) se estudia el tamaño de la semilla, la proporción de granos anormales y la resistencia a *Hemileia vastatrix*. Los materiales más promisorios se llevan a experimentos de progenies en los que se continúa la selección.

TABLA 1.- DEFECTOS DE IMPORTANCIA COMERCIAL E INTERVALO PARA SELECCION DE MATERIALES EN MEJORAMIENTO, EN COLOMBIA.

Defecto	Descripción	Intervalo aceptable para selección (0/o)
Grano pequeño	La proporción de café grande (retenido por un tamiz de 17/64 de pulgada) es menor de 40 0/o.	40 - 100
Grano caracol	Forma redondeada, resultante del desarrollo de una sola semillas en el fruto.	0 - 12
Grano monstruo	Varios endospermos en una semilla (falsa poliembrionia).	0 - 1.5
Frutos vanos	Cerezas con una o varias semillas sin endospermo o desarrollado en forma incompleta, por lo cual aquellas flotan en el agua.	0 - 8

Para la transferencia de los factores de resistencia se han hecho numerosos cruzamientos, retrocruzamientos y cruzamientos complejos a partir de 1970. El volúmen de estas labores efectuadas se muestra en la figura 1.

RESULTADOS Y DISCUSION

INTRODUCCIONES DE *C. arabica*.

Resistencia a *H. vastatrix*.

La prueba del germoplasma conservado en Colombia se inició en 1970 en el Centro de Investigación de las Royas del Cafeto (CIFC) en Portugal, y los resultados obtenidos demuestran la presencia de varios factores de resistencia (18). De un grupo inicial de 75 introducciones, un elevado número (43 0/o) presentó una reacción de Tipo E (genotipo SH5). El resto llevaba los factores SH1, SH2, SH3 y SH4, solos o en combinación, como puede observarse en la tabla 2.

TABLA 2.- FACTORES DE RESISTENCIA A *H. vastatrix*, DIFERENTES DEL SH5, IDENTIFICADOS EN GERMOPLASMA DE CAFE EXISTENTE EN CENICAFE, SEGUN PRUEBAS EN EL C.I.F.C.

Factor de resistencia	Introducción	P. I. (número de introducción a los EE. UU.)
SH1	Adelle Gummer	276754
	Agaro Kaffa	276750
	Barbuck Sudan	205930
	Dalecho T. C.	
	Dilla y Algehe	205107
	Ennarea	276748
	Geisha A	205928
	Geisha B	209842
	Harrar	209843
	Harrar R-2	276745
	Harrar R-3	276725
	Irgalem S-17	203453
	Kent	205112
	Kent 170	276731
	Kent 198	276734
	S - 16	205952
	12 Wondo Sidamo	276749
SH2	BA - 2	204741
	BA - 8	204743
	BA - 10	204744
	BA - 14	204746
	BA - 27	204749
	F - 502	205934
	F - 840	205935
	H - 1	205936
	Kent	205112
	Kent 198	276734
	KP - 228	205939
	KP - 263	205940
	KP - 423	205941
	KP - 532	205942
	Mysore	203133
	N - 50	205946
	Sel. 286-7	
Sel. X-321	205953	
Sel. 964-2/1	204752	
20 Vertical Branches	205123	
SH3	BA - 2	204741
	BA - 3	204742
	BA - 8	204743
	BA - 10	204744
	BA - 27	204749
	6 Sel. 964-2/1	204752
SH4	Agaro Gimma Kaffa	276747
	Agaro Kaffa	276750
	Agaro S-4	205408
	Cioiccie S-6	205411
	Cioiccie T.I.	-
6 Kaffa T. I.	-	
SH1 - SH2	1 Kent 198	276734
SH1 - SH4	Agaro S-4	205408
	Cioiccie S-6	205411
	3 Cioiccie T.I.	-
SH2 - SH3	BA - 2	204741
	BA - 3	204742
	BA - 8	204743
	BA - 10	204744
	BA - 13	204745
	BA - 14	204746
	BA - 27	204749
	Sel. 964-2/1	204752
	3 Coffea sp (V.B.)	205123

En la tabla 3 se presenta el estado de cigosis de los árboles resistentes. Es notable el alto número de árboles con factores de resistencia en condición heterocigótica (55 0/o), a pesar de que la especie *C. arabica* L. es predominantemente autógama, con solo un 10 0/o de polinización cruzada (10). Es posible dar varias explicaciones de este hecho, pero la escasez de información sobre los porcentajes de polinización cruzada en las condiciones de Etiopía y en los materiales silvestres, limitaría su utilidad. Sin embargo, es interesante considerar la posibilidad de que las plantas heterocigóticas por factores de resistencia tengan alguna ventaja reproductiva.

TABLA 3.- ESTADO DE CIGOSIS EN CAFETOS DE LA COLECCION DE GERMOPLASMA DE CENICAFE, CON FACTORES DE RESISTENCIA SH1, SH2, SH3 Y SH4, PRUBADOS PARA SUSCEPTIBILIDAD A *H. vastatrix*.

Factor de resistencia	Nº de árboles homocigotos	Nº de árboles heterocigotos
SH1	38	56
SH2	60	36
SH3	2	8
SH4	18	11
SH1, SH2	-	3
SH1, SH4	-	3
SH2, SH3	-	25

Productividad 118 142

Para una muestra de 80 introducciones estudiadas por cinco o seis cosechas en Chinchiná, se presenta en la tabla 4, el número de introducciones portadoras de uno o más genes de resistencia a *H. vastatrix*, en cada una de las categorías de producción establecidas. Como puede apreciarse, la mayoría de las introducciones tienen rendimientos altos o aceptables si se considera que la producción relativa de la variedad Típica, con la cual se cultiva aproximadamente el 95 0/o de la superficie explotada en café en Colombia, es de 76 0/o.

Como era de esperarse, el mayor número de introducciones con alta producción se encuentra en el grupo portador del factor SH5, pues, excepto cinco de ellas, provienen de materiales seleccionados en estaciones experimentales del Africa, sobre poblaciones de tipo Borbón (Series AC, L, N, SL, P, R y selecciones Local Bronze, Mibirizi, Kabare y Jackson).

En los grupos portadores de factores de resistencia diferentes a SH5, las introducciones de bajo rendimiento también se encuentran en proporción reducida (30 0/o). El grupo correspondiente al factor SH1 puede tomarse como índice por comprender un número

de introducciones relativamente elevado. De las 22 que lo conforman solo 7 son de producción baja.

TABLA 4.- INTRODUCCIONES DE CAFE, PORTADORAS DE FACTORES DE RESISTENCIA A *H. vastatrix*, CON DIFERENTES GRADOS DE PRODUCTIVIDAD.

Producción relativa	Número de introducciones con factores de resistencia					Total
	SH1	SH1 SH4	SH2	SH2 SH3	SH5 *	
Alta	6	2	1	1	20	30
Mediana	9	3	5	4	9	30
Baja	7	1	3	3	6	20
TOTAL	22	6	9	8	35	80

Los demás grupos no son numerosos y por ello, poco indicativos. Sin embargo, en conjunto, la proporción de introducciones con baja producción también es relativamente baja (30 %).

Al analizar la proporción de árboles muy productivos y poco productivos dentro de las introducciones de altos, medios y bajos rendimientos, se observa en la tabla 5 que en casi todas las introducciones, aún en las poco productoras, aparecen árboles sobresalientes. La proporción de este tipo de árboles es, desde luego, mayor (32 %) en las introducciones muy productivas y baja (7,4 %) en las de escaso rendimiento. Pero es notable que en las de rendimiento mediano los árboles muy productivos están en proporción aceptable (20 %). En parte, la variación en productividad entre árboles puede atribuirse a factores ambientales, pero es de esperar también que una porción apreciable de esta variación sea causada por componentes genéticos.

TABLA 5.- NUMERO DE ARBOLES MUY PRODUCTIVOS (mp) Y POCO PRODUCTIVOS (pp) DENTRO DE INTRODUCCIONES DE CAFE, CON DIFERENTE PRODUCTIVIDAD Y GENES DE RESISTENCIA A *H. vastatrix*.

Producción relativa	Probables factores de resistencia a <i>H. vastatrix</i>									
	SH1		SH2		SH2 SH3		SH1 SH4		SH5	
	mp	pp	mp	pp	mp	pp	mp	pp	mp	pp
Alta	42	5	27	7	25	6	35	16	32	14
Media	16	31	22	23	19	42	19	18	13	35
Baja	9	48	3	75	3	70	20	35	2	73

La proporción de introducciones y plantas con productividad elevada o aceptable, indica que esta característica presenta una variabilidad suficiente y no constituye obstáculo

para el desarrollo del programa de mejoramiento por resistencia a la roya. Tal resultado contrasta con el obtenido en el Brasil en un estudio sobre introducciones similares (9), según el cual pocos conjuntos tienen productividad aceptable, a excepción de los portadores del factor SH2. Las diferencias ambientales entre el estado de San Pablo y la zona de Chinchiná explican parcialmente esta diferencia de comportamiento, pero también debe anotarse que algunos materiales, especialmente los procedentes del Antiguo Congo Belga, fueron incluidos en el estudio en Colombia, pero no en el del Brasil.

Características del grano

Al contrario de lo que ocurre con la baja productividad, el tamaño reducido y las anomalías del grano si constituyen obstáculos importantes en el proceso selectivo porque se presentan con alta frecuencia. En la tabla 6 se hallan clasificadas 435 progenies (A-1), probables portadoras de resistencia a la roya. Como criterios de agrupación, se emplearon el probable factor de resistencia presente y los defectos más comunes cuando sobrepasan los límites exhibidos por las variedades comerciales (ver tabla 1).

Se aprecia que un 73 % de las progenies tienen uno o varios defectos, de los cuales el más común es la presencia de semillas caracol, observado en todos los grupos de resistencia. Le sigue el tamaño reducido de la semilla. El defecto que menos se presenta es el de los granos monstruos (falsa poliembrionia) que se observó en sólo 13 progenies.

En conjunto, un 27 % de las progenies no presentaron defectos. Al examinar cada grupo, se observa que la proporción de estas progenies es elevada (63 %) dentro del material portador del factor SH2 proveniente del café Kent y que ha sido el más drásticamente seleccionado anteriormente (11). Por el contrario, la proporción de progenies sin defectos es baja en los grupos portadores de los factores SH3 y SH4. El primero parece provenir de cruzamientos de *C. arabica* con *C. liberica* (21) y esto explica la abundancia de semillas anormales. El factor SH4 se encuentra en material silvestre de Etiopía nunca antes sometido a selección.

En el grupo de progenies con el factor SH1, la proporción de las que no tienen defectos es más elevada (24 %). Algunos de estos materiales han sido trabajados en el África Oriental (Geisha, Dilla & Alghe) y en general, el tamaño de la semilla es mayor en ellas que en las portadoras del factor SH4.

Un defecto muy frecuente dentro de los materiales de origen etíope portadores de los factores SH1-SH4 es el tamaño pequeño de la semilla. En cambio, no es común en las progenies que llevan los factores SH2 y SH2-SH3.

De los factores de resistencia encontrados en *C. arabica*, el de menor valor es SH5 porque la mayor parte de las razas descubiertas llevan el factor de virulencia que lo anula. Al

TABLA 6.- DEFECTOS EN EL GRANO DE PROGENIES DE CAFE, PROBABLES PORTADORAS DE FACTORES DE RESISTENCIA A *Hemileia vastatrix*.

Factor probable de resistencia	Defectos				Nº de progenies defectuosas	Nº de progenies sin defectos	Total de progenies estudiadas
	Grano pequeño	Grano caracol	Grano monstruo	Frutos vanos			
SH1		X			60		
	X	X			28		
		X		X	9		
	X				16		
	X			X	2		
				X	6		
					2		
	X	X	X	X	7		
				Suma	130	41	171
				°/o	76 °/o	24 °/o	100 °/o
SH2		X			12		
	X	X			1		
		X		X	5		
		X	X		2		
				X	1		
				Suma	21	35	56
			°/o	37 °/o	63 °/o	100 °/o	
SH4		X			11		
	X	X			4		
				Suma	15	0	15
			°/o	100 °/o		100 °/o	
SH5		X			17		
	X	X			12		
		X		X	3		
	X				12		
	X			X	3		
	X	X		X	1		
			Suma	48	26	74	
			°/o	64 °/o	36 °/o	100 °/o	
SH1 y/o SH4		X			16		
		X			36		
	X	X		X	3		
					19		
		X		X	1		
		X	X		1		
	X	X	X	1			
			Suma	78	12	90	
			°/o	86 °/o	14 °/o	100 °/o	
SH2 y/o SH3		X			11		
	X	X			2		
		X		X	6		
		X			5		
			X	X	1		
		X		X	1		
			Suma	27	2	29	
			°/o	93 °/o	7 °/o	100 °/o	
			TOTAL	319	116	435	
			°/o	73 °/o	27 °/o	100 °/o	

considerar las progenies portadoras de otros factores, además de SH5, se observa que solamente un 21 0/o de la muestra no presenta defectos en el grano. Aparentemente esta cantidad es suficiente para fines de la selección; sin embargo, teniendo en cuenta que en la selección también debe considerarse otras características, tales como forma de la semilla, producción y calidad, además de la resistencia a la roya, la disponibilidad de buenos materiales se reduce a bajos niveles.

La apreciación anterior se confirma al observar la tabla 7 en la cual se presentan las características de grano en progenies homocigóticas por factores de resistencia.

✓ TABLA 7.- CARACTERISTICAS DEL GRANO EN PROGENIES DE CAFE CON FACTORES DE RESISTENCIA A *H. vastatrix*, EN CONDICION HOMOCIGOTICA.

Factor	Progenie	Frutos vanos (0/o)	Granos anormales (0/o)		Café grande (0/o)		
			Caracol	Monstruo			
✓ SH1	Dalecho T.C.	I-589	2.2	13.87	0.12	42.9	
		I-594	2.6	9.8	0.1	50.3	
		I-599	1.3	12.2	0.0	53.2	
		I-600	3.5	13.7	0.2	58.8	
	Geisha A	I-781	3.0	12.6	0.0	68.9	
		I-785	2.5	15.0	0.03	71.49	
		I-787	3.0	22.27	0.33		
		I-790	3.6	15.50	0.12	40.09	
		I-791	3.0	9.65	0.1	67.22	
		I-792	1.5	13.61	0.18	76.35	
	Harrar R-3	C.B. 78	2.3	14.1	0	70.9	
		C.B. 405	0.6	14.5	0	18.1	
	✓ SH2	F-502	I- 68	4.5	10.2	0.4	62.8
			H-1	2.0	8.8	0.1	77.5
H-1			3.3	12.2	0.4	83.6	
KP-423			1.0	8.7	0.3	81.4	
Mysore		I-30	2.2	10.2	2.9	81.4	
✓ SH3-SH2	BA-2	L8.152	2.5	13.0	0.0	46.8	
✓ SH4	Cioiccie S-6	L8. 228	5.0	16.87	0.0	20.2	
		L8.1450	4.0	16.75	0.0	22.0	
		L8.1451	2.5	16.25	0.37	16.74	
	Cioiccie T.I.	I-581	2.5	18.06	0.31	19.68	
		I-582	2.5	17.31	0.18	18.55	
		I-583	4.0	19.31	0.25	19.99	
		I-586	2.5	15.60	0.25	16.86	
	Kaffa T.I.	I-621	5.20	12.85	0.25	18.49	

Las progenies portadoras del factor SH4 tienen homogéneamente tamaño de grano reducido, con solo 19 0/o de café grande. Al mismo tiempo los porcentajes de grano caracol son superiores al 15 0/o, con una sola excepción.

Las progenies portadoras del factor SH1 tienen, por lo general, grano de tamaño comercial y en algunas, muy grande. Sin embargo, en 10 de un total de 12, los porcentajes de granos caracol son altos; solo hay dos líneas (I-791 e I-594) sin defectos.

De las progenies con el factor SH2 solo dos superan los límites para granos anormales, aunque todas tienen semilla grande.

PROGENIES DEL HIBRIDO DE TIMOR

Resistencia a la roya

La totalidad de 20 árboles probados en el C.I.F.C., pertenecen al grupo fisiológico A, cuyos factores de resistencia no se hallan completamente determinados. Al analizar la generación F2 del cruzamiento entre el Híbrido de Timor por la variedad Caturra, se ha encontrado que existen por lo menos tres factores más (18) diferentes al SH6. A continuación se presenta la frecuencia en que aparecen los grupos fisiológicos en un conjunto de 23 poblaciones F2 analizadas.

Grupo fisiológico	Frecuencia 0/o
E	5
R	1
Nuevo grupo	23
A	71
TOTAL	100

La riqueza en nuevos factores de resistencia, que han sido poco empleados en cultivos, es una de las características más apreciables en este material.

Productividad y características de grano

En 4 experimentos en los cuales se ha evaluado el comportamiento del Híbrido de Timor introducido a Colombia, su producción ha sido, en promedio, de 86 0/o en relación a la variedad Borbón. La variación en la producción en los árboles estudiados ha sido alta.

En relación a las características del grano, el único defecto notable, en 14 progenies A-1 que han sido estudiadas, es la proporción de granos caracol, que en nueve de ellas es superior al 12 0/o, límite establecido con relación a las variedades comerciales. Sin embargo, solamente 3 progenies tienen más de 15 0/o de este tipo de grano. Los frutos vanos solo están en proporción superior al 8 0/o en cinco progenies. En cuanto a tamaño, todas las progenies tienen grano comercialmente aceptable. En la tabla 8 aparecen los valores medios y la variación extrema de defectos del grano en este grupo de progenies.

TABLA 8.- VALORES MEDIOS Y EXTREMOS DE DEFECTOS DEL GRANO Y TAMAÑO DEL MISMO EN 14 PROGENIES A-1 DEL HIBRIDO DE TIMOR.

	Frutos vanos (0/o)	Granos anormales (0/o)		Café grande (0/o)
		Caracol	Monstruo	
Promedio	8.00	13.68	0.59	69.74
Límite superior	24.75	33.10	2.45	85.56
Límite inferior <i>14 de marzo</i>	2.60	7.60	0.10	57.61

CRUZAMIENTOS CON EL HIBRIDO DE TIMOR

Numerosos cruzamientos se han realizado con las variedades mejor adaptadas a Colombia, tales como Típica, Borbón, San Bernardo, San Ramón y especialmente con la variedad Caturra. Los primeros cruzamientos con esta variedad fueron hechos en 1967 y en la actualidad se están estudiando las generaciones F2 y F3.

Observaciones sobre caracteres del grano, realizadas en 250 plantas F2 (tabla 9) indican que el grano "caracol" es el defecto más notable, pues el 72 0/o de las plantas presentan un porcentaje superior al 10 0/o. Son muy escasas las plantas con porcentajes bajos, lo cual denota que este defecto es un obstáculo importante para la selección. Los granos "vanos" son el defecto que sigue en importancia, pero es menos frecuente que el anterior.

La alta frecuencia de plantas con granos de tamaño grande o muy grande indica que este aspecto es secundario para la selección. Sin embargo, al considerar la selección simultánea por varios caracteres, es evidente la necesidad de trabajar con poblaciones F2 suficientemente grandes.

Actualmente se están evaluando 54 progenies F3 homocigóticas por el gen Caturra (Ct Ct), en doce ensayos sembrados a partir de 1973 en cinco localidades diferentes y se dispone de numeroso material para nuevos experimentos. Hasta el momento, el aspecto agronómico indica un vigor y adaptación convenientes. Aunque las progenies son uniformes en cuanto

TABLA 9.- DISTRIBUCION DE FRECUENCIAS DE DIFERENTES DEFECTOS DEL GRANO EN UNA POBLACION DE 250 ARBOLES F2 CATURRA x HIBRIDO DE TIMOR.

Clase	Frutos vanos		Granos caracol		Granos monstruo	
	Intervalo (0/o)	Frecuencia (0/o)	Intervalo (0/o)	Frecuencia (0/o)	Intervalo (0/o)	Frecuencia (0/o)
Muy alta	20	28	20	15	3	8
Alta	15 - 20	7	<u>10 - 20</u>	72	2 - 3	7
Mediana	9 - 15	21	5 - 10	12	1 - 2	15
Baja	3 - 9	38	0 - 5	1	0 - 1	70
Muy baja	0 - 3	6	-	-	-	-

al porte, en algunas de ellas se ha observado una variación apreciable en cuanto a la forma de la hoja y el tipo de ramificación del árbol debido, probablemente, a la influencia de *C. canephora* como progenitor del Híbrido de Timor. Esto significa que es necesario continuar la selección hasta la generación F4 ó F5, para lo cual se planea efectuar nuevas autofecundaciones y/o retrocruzamientos hacia *C. arabica*.

RESUMEN

Es opinión generalmente aceptada que las principales variedades de café cultivadas en América presentan escasa variación. Existe por tanto la urgencia de ampliar la base genética de este cultivo y ello debe constituir un objetivo primordial de los programas de mejoramiento.

En relación a la resistencia a *H. vastatrix*, sólo se encuentra estudiada la de tipo vertical, que no parece adecuada para proteger los cultivos perennes por largos períodos. Sin embargo, en el caso del café se espera que su empleo en cultivares complejos, formados por la mezcla de líneas con diferentes factores de resistencia o de sus combinaciones, permita mantener la resistencia por un tiempo económicamente útil.

Ya que en estos cultivares debe utilizarse el mayor número posible de genes y fuentes de resistencia vertical y al considerar que su empleo directo se encuentra limitado por defectos en tamaño, forma y anormalidades del grano, se ha optado por la transferencia de factores de resistencia a las variedades adaptadas como la línea de trabajo más conveniente.

Los resultados obtenidos hasta el momento en Cenicafé indican que es posible sintetizar una población de origen híbrido, con amplia variación genética en resistencia a la roya

y buenas características agronómicas. Los métodos de mejoramiento empleados pretenden evitar la pérdida de la resistencia controlada poligénicamente.

Por otra parte, se prevee que en el futuro será necesario utilizar resistencia horizontal, que por ser resistencia "de campo" deberá estudiarse en presencia del patógeno. Para esta contingencia se está preparando material básico, proveniente de poblaciones silvestres de Etiopía y derivado de cruzamientos interespecíficos, que por ser altamente variables y poseer características agronómicas deseables, permitirán la selección rápida de cultivares resistentes.

SUMMARY

As it is generally accepted, the main varieties of coffee grown in America show small variation. Therefore, it is urgent to enlarge the genetic basis of this crop and it should be a primary objective of the coffee breeding program.

In relation to resistance to *Hemileia vastatrix* there is only information about vertical resistance, which does not seem adequate to protect perennial crops for a long time. However, in the case of coffee the use of vertical resistance in complex cultivars, formed by the mixture of lines with different resistance factors or their combinations, may maintain the resistance for an economically useful time.

The largest possible number of genes and sources of vertical resistance should be used in these cultivars. Its direct use is limited by shortcomings in size, shape, and abnormalities of the grain. This is the reason why it has been decided to transfer the resistance factors to well adapted commercial varieties, since this is a more convenient line of work.

Up to now the results obtained in Cenicafé indicate that it is possible to synthesize a population of hybrid origin, with broad genetic variability in relation to rust resistance and good agronomic characteristics. The breeding methods used are intended to avoid the loss of resistance poligenically controlled.

On the other hand, it is expected that in the future it will be necessary to use horizontal resistance. This type of resistance is also known as "field resistance" and should be studied in the presence of the pathogen. Basic material is being prepared for this contingency and it comes from wild populations in Ethiopia. The material is derived from interspecific crosses which have high genetic variability and good desirable agronomic characteristics. This fact helps to make a quick selection of resistant cultivars.

BIBLIOGRAFIA

- 1.- BETTENCOURT, A. J. Considerações gerais sobre o "Híbrido de Timor". Brasil, Instituto Agronômico de Campinas. Circular N^o 23. 1973. 20 p.
- 2.- ——— and NORONHA-WAGNER, M. Genetic factors conditioning resistance of *Coffea arabica* L. to *Hemileia vastatrix* Berk. & Br. *Agronomia Lusitana* (Portugal) 31(4):285-292. 1969.
- 3.- BINGHAM, R. T., HOFF, R. J. and McDONALD, G. I. Disease resistance in forest trees. *Annual Review of Phytopathology* 9:433-452. 1971.
- 4.- BORLAUG, N. E. 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, august 30 to september 11, 1964. *Proceedings*. 1964. pp. 327-348.
- 5.- BROWNING, J. A. Diversity - the only assurance against genetic vulnerability to disease in major crops. *In* Central States Forest Tree Improvement Conference, 9^o, october 10, 1974. Ames, Iowa State University, 1974. 23 p.
- 6.- BROWNING, J. A. et al. Regional deployment for conservation of oat crown-rust resistance genes. *Journal of Environmental Quality* (1):49-56. 1972.
- 7.- ——— and FREY, K. J. Multiline cultivars as a means of disease control. *Annual Review of Phytopathology* 7:355-382. 1969.
- 8.- CARVALHO, A., FAZUOLI, L. C. e MONACO, L. C. Iarana, novo cultivar de *Coffea arabica*. *Em* Congresso Brasileiro sobre Pesquisas Cafeeiras, 2^o, Pocos de Caldas 10-14 de setembro de 1974. Resumos dos trabalhos apresentados. Rio de Janeiro, Instituto Brasileiro do Café, 1974. p. 168.
- 9.- ——— e MONACO, L. C. Adaptação e productividade de cafeeiros portadores de factores para resistencia á *Hemileia vastatrix*. *Ciencia e Cultura* (Brasil) 24(10):924-932. 1972.
- 10.- ——— et al. *Coffea arabica* L. and *Coffea canephora* Pierre ex Froehner. *In* Ferwerda, F. P. and F. Wit. *Outlines of perennial crop breeding in the tropics*. Wageningen, H. Veenman & Zonen N. V. *Miscellaneous papers no. 4*. 1969. pp. 189-216.
- 11.- FERNIE, L. M. The selection of Arabica coffee at Lyamungu. II. The "KP" series. *In* Taganyika Coffee Research Station. *Research report*, 1961. Lyamungu, Tanganyika Coffee Board, 1962. pp. 14-19.
- 12.- FERREIRA, L. A. B. et al. Subsídios para a caracterizacáo do grao de café do "Híbrido de Timor". *In* Colloque International sur la Chimie des Cafés Verts, Torréfiés et leurs Dérives, 5e., Lisbonne 14-19 juin, 1971. Paris, Association Scientifique Internationale du Café, 1973. pp. 128-147.
- 13.- GENETIC vulnerability of major crops. Washington, National Academy of Sciences, 1972. 307 p.
- 14.- HARLAN, J. R. Genetics of disaster. *Journal of Environmental Quality* 1(3):212-215. 1972.
- 15.- HOFF, R. J. and McDONALD, G. I. Stem rusts of conifers and the balance of nature. *In* Biology of rust resistance in forest trees. *Proceedings of a NATO-IUFRO. Advanced Study Institute* august 17-24, 1969. U. S. Department of Agriculture Forest Service *Miscellaneous publication N^o 1221*. 1972. pp. 525-535.

- 16.- KRUG, C. A. Need for expanded exploration and introduction activities to promote further genetic improvement of coffee, cacao and rubber. Proceedings of a Technical Meeting on Plant Exploration and introduction, Roma, 1961. *Genetica Agraria (Italia)* 17:300-311. 1963.
- 17.- LEPPIK, E. E. Gene centers of plants as sources of disease resistance. *Annual Review of Phytopathology* 8:323-344. 1970.
- 18.- LOPEZ D., S. Pruebas de la resistencia de germoplasma de café a la roya (*Hemileia vastatrix* Berk. y Br.). Informe. CHinchiná, Colombia, Centro Nacional de Investigaciones de Café, 1974. 40 p. (mecanografiado).
- 19.- MONACO, L. C., CARVALHO, A. e FAZUOLI, L. C. Melhor amento do cafeeiro. Germoplasma do café Icatu e seu potencial no melhoramento. *Em Congreso Brasileiro sobre Pesquisas Cafeeiras, 2º, Pocos de Caldas 10-14 de setembro, 1974. Resumos dos trabalhos apresentados. Brasil, Instituto Brasileiro do Café, 1974. p. 103.*
- 20.- ——— Coffee breeding for leaf rust resistance. *En Reunión de Consulta de Expertos sobre Prevención de la Roya del cafeto, Turrialba, Costa Rica, 27-29 noviembre, 1973. Turrialba, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1973. pp. 3-22.*
- 21.- NARASIMHASWAMY, R. L. A brief history of coffee breeding in South India. *Indian Coffee Board Montly Bulletin* 14(4):83-86; (5):112-113. 1950.
- 22.- NELSON, R. R. Stabilizing racial populations of plant pathogens by use of resistance genes. *Journal of Environmental Quality* 1(3):220-227. 1972.
- 23.- NORONHA-WAGNER, M. and BETTENCOURT, A. J. Genetic study of the resistance of *Coffea* spp. to leaf rust. I. Identification and behavior of four factors conditioning disease reaction in *Coffea arabica* to twelve physiologic races of *Hemileia vastatrix*. *Canadian Journal of Botany* 45(11):2021-2031. 1967.
- 24.- OEIRAS. CENTRO DE INVESTIGACAO DAS FERRUGENS DO CAFEIRO. Coffee rust research center. Progress report 1960-1965. Portugal, Junta de Investigacoes do Ultramar, 1965. 144 p.
- 25.- PERSON, C. and SIDHU, G. Genetics of host-paratite interrelationship. *In Mutation Breeding for disease resistance. Proceedings Vienna, 12-16 october 1970. Vienna, International Atomic Energy Agency, 1971. pp. 31-38 (Panel Proceedings Series).*
- 26.- PLANK, J. E. Van Der. Disease resistance in plants. New York, Academic Press, 1968. 206 p.
- 27.- RIJO, L. Observacoes cariológicas no cafeeiro "Híbrido de Timor". Oeiras, Centro de Investigacao das Ferrugens do Cafeeiro, 1974. pp. 157-168. *Separata de Portugaliae Acta Biologica Série A-13 (1-2):157-168. 1974.*
- 28.- ROBINSON, R. A. The search and need for horizontal resistance to coffee rust and prospects for similar resistance to CBD in Ethiopia. *En Reunión de Consulta de Expertos sobre Prevención de la Roya del cafeto, Turrialba, Costa Rica, 27-29 noviembre, 1973. Turrialba, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1973. pp. 25-35.*
- 29.- ——— Horizontal resistance. *Review of Plant Pathology.* 52(8):483-501. 1973.
- 30.- ——— Vertical resistance. *Review of Plant Pathology* 50(5):233-239. 1971.

- 31.- SCALI, M. H., MONACO, L. C. e CARVALHO, A. Novo gene para resistencia isolado de *Coffea canephora*. Em Congresso Brasileiro sobre Pragas e Doencas do Cafeeiro, 1º, Vitória 4-6 de julho, 1973. Resumos dos trabalhos apresentados. Brasil, Instituto Brasileiro do Café, 1973. p. 28.
- 32.- SIMMONS, M. D. Poligenic resistance to plant disease and its use in breeding resistant cultivars. Journal of environmental quality 1(3):232-240. 1972.
- 33.- SYLVAIN, P. G. Ethiopian coffee-its significance to world coffee problems. Economic Botany 12(2):111-139. 1958.
- 34.- WELLMAN, F. L. Coffee; botany, cultivation and utilization. London, Leonard Hill, 1961. 488 p.
- 35.- ——— and COWGILL, W. H. Report of the 1952 coffee rust survey mission to Europe, Africa, Asia and Hawaii. Washington, U. S. Department of Agriculture, Office of Foreign Agricultural Relations, 1952. v. p.