

CAPÍTULO 11

LOS RECURSOS GENÉTICOS: LAS BASES DE UNA SOLUCIÓN GENÉTICA A LOS PROBLEMAS DE LA CAFICULTURA LATINOAMERICANA

*François Anthony**, IRD**/CATIE/IICA-PROMECAFE
Carlos Astorga, CATIE
Julien Berthaud, ORSTOM

1 *Introducción*

Por definición, los recursos genéticos de una planta cultivada corresponden a la totalidad de las plantas con las que ella puede intercambiar *genes. Para el café Arábica (*Coffea arabica* L.), los recursos genéticos incluyen unas cien especies descritas en el género *Coffea* y las especies menos conocidas del género *Psilanthus*. Todas estas especies poseen un *genoma de base común que permite la obtención de híbridos. Presentan también la placentación característica del café, descrita por los botánicos, que se reconoce por la presencia de una fisura, más o menos invaginado en la parte ventral del albumen de las semillas.

Hasta ahora, los programas de mejoramiento genético del café han utilizado solamente una parte infinitesimal de la inmensa reserva de *genes que está constituida por el conjunto de recursos genéticos disponibles en

* CATIE, 7170. Turrialba, Costa Rica. Fax: (506) 556-1533. Correo electrónico: fanthony@catie.ac.cr

** Ex ORSTOM.

Nota: Las palabras y frases antes de las cuales aparece un asterisco (*) se definen en el glosario situado al final del capítulo.

las colecciones. En América Latina, los fitomejoradores han explotado una base genética limitada, introducida en el siglo XVIII, y desde los años 70, la resistencia a la roya anaranjada, obtenida de un híbrido interespecífico natural, el Híbrido de Timor (*C. arabica* x *C. canephora*), el cual la heredó de su ancestro *C. canephora* (capítulo 12). Esta subutilización de los recursos genéticos se explica por el hecho de que las recolecciones de café silvestres fueron emprendidas recientemente, durante la segunda mitad del siglo XX. De ello resulta una falta de información sobre las características interesantes para el mejoramiento y la organización de la diversidad genética.

Este capítulo presenta la diversidad genética disponible para el mejoramiento genético de las variedades cultivadas en América Central. Comienza con una evocación sobre la historia del inicio del cultivo del café en el mundo, particularmente en América Latina. Propone luego un balance de los recursos genéticos recolectados y hace el balance sobre los principales resultados adquiridos con su evaluación. Finalmente, termina con un análisis crítico de las investigaciones en proceso, que tienen como finalidad el mejoramiento de las variedades centroamericanas.

2 Los Cafés a la Conquista del Mundo

El cultivo del café *Arábica* comenzó en Etiopía, su lugar de origen, donde se encuentra en estado silvestre. La fecha de este acontecimiento es incierta y podría ser a comienzos del siglo VIII. El cultivo se mantuvo como un monopolio de los Arabes en las cercanías del Mar Rojo, hasta el siglo XV, con una fuerte expansión en Arabia del Sur (lo que hoy es Yemen) en el siglo XIV, y en Oriente Medio durante el siglo siguiente. Los intereses comerciales ligados al auge de la bebida fueron luego el origen del robo de plantas o de semillas.

2.1 El café arábica hacia Asia y Europa

El primer robo de café conocido fue obra de un peregrino hindú a comienzos del siglo XVII, quien introdujo algunas semillas en el sur de la India. Sin embargo, el cultivo se mantuvo esporádico hasta la llegada de los Ingleses, a finales del siglo XVIII (Perrard, 1993).

La introducción del café en Europa fue objeto de varias versiones que difieren sobre las condiciones de la salida de las plantas de Arabia por parte de Holandeses, a finales del siglo XVII, y sobre las etapas de su viaje hasta Holanda. Sin embargo, todas mencionan que el primer traslado se efectuó de Java al jardín botánico de Amsterdam, hacia 1706, y fue de una sola planta. Este individuo jugó un papel excepcional en la historia de la creación varietal puesto que fue el origen de la mayoría de las variedades cultivadas en el mundo (Chevalier y Dagron, 1928; Carvalho, 1946). A comienzos del siglo XVIII, el cultivo del café se propagó rápidamente en Indonesia y luego en las Filipinas. Es probable que otros cafés llegaran luego a Amsterdam con las primeras cosechas.

En 1714, después de la firma del tratado de paz de Utrecht entre Holanda y Francia, el burgomaestre de Amsterdam decidió ofrecer una planta pequeña de café al rey Luis XIV. La planta prosperó en el invernadero del Jardín de plantas de París, y produjo rápidamente semillas (Chevalier y Dagron, 1928). En 1715, Francia recibió algunas plantas de parte del sultán de Yemen, que fueron enviadas a la isla de Borbón (que actualmente es la isla de la Reunión) (Perrard, 1993).

2.2 El café arábica en el continente americano

Las primeras introducciones hacia el continente americano datan de comienzos del siglo XVIII. Unas plantas fueron enviadas desde Amsterdam a la Guyana Holandesa (hoy día Surinam), y de París a la isla de Martinica en las Antillas. El cultivo se extendió rápidamente en la Guyana Francesa en 1719, a partir de la Guyana Holandesa vecina, luego a Brasil en 1727. Aparentemente las semillas producidas en gran cantidad en la Guyana Francesa dieron origen al desarrollo del cultivo en Martinica (Chevalier y Dagron, 1928). Los ingleses introdujeron cafetos en Jamaica en 1730. A finales del siglo XVIII, el cultivo se extendió al Caribe (Cuba, Puerto Rico, Santo Domingo,...), México y Colombia.

Cafés de la isla Borbón fueron introducidos en Brasil entre 1860 y 1870. Semillas de otros cafés, emparentados a los de la isla Borbón e identificados como "café de Sumatra", llegaron a Brasil en 1896, a través de Londres (Krug *et al.*, 1939). Estas introducciones permitieron la selección de nuevas variedades (capítulo 12).

En definitiva, los cafés de Yemen dieron origen a dos tipos de Arábica: *C. arabica* var. *arabica*, conocido con Arábigo, *Typica* o *Típica*, que constituyó la base genética de las primeras variedades cultivadas en América

y en Asia, y *C. arabica* var *bourbon* que se difundió a partir de la isla Borbón (Krug *et al.*, 1939; Carvalho *et al.*, 1969). Todas las variedades cultivadas en América Latina hasta mediados del siglo XX compartieron entonces la base genética del primer café (Típica) que fue cultivado con éxito en el Jardín botánico de Amsterdam.

2.3 Las otras especies cultivadas

En 1834, solamente se conocían cuatro especies de café, pero un siglo más tarde, después de la colonización de los países del Golfo de Guinea, eran más de cincuenta (Chevalier, 1929). Intentos de cultivar nuevas especies fueron motivados por los estragos provocados por las enfermedades como la roya anaranjada (*Hemileia vastatrix*) y los devastadores como los gusanos blancos del tronco (*Xylotrechus quadripes*) y la broca (*Hypothenemus hampei*), cuya rápida expansión durante la segunda mitad del siglo XIX había hecho que la caficultura fuera aleatoria en algunos países (Ceilán, Indonesia, Isla Reunión,...). Solamente dos especies fueron recomendadas como sustitutos de *C. arabica*: *C. canephora* (café Robusta) en gran escala en Java, África Tropical y Madagascar; y *C. liberica* var. *dewevrei* (café Excelsa) en pequeña escala en Java, Indochina y África Tropical (Chevalier, 1947). Desgraciadamente, las plantaciones africanas fueron devastadas por una epidemia de traqueomicosis (*Fusarium xylarioides*) entre 1930 y 1950, y únicamente algunos orígenes de *C. canephora* manifestaron caracteres de resistencia (Charrier y Berthaud, 1988).

Otra especie de café, como *C. racemosa* se cultiva aún hoy en Mozambique, para consumo local (Rodríguez Jr. *et al.*, 1975). El café, conocido como "café de Inhambane" sería semejante al café de la variedad Moka, famosa por su buena calidad (Chevalier, 1947).

3 Las Bases de una Solución Genética

Proponer una solución genética a algunos problemas de la caficultura consiste en explotar la diversidad genética disponible en la naturaleza para transferir nuevas potencialidades a las variedades cultivadas. Tal solución depende de los recursos naturales disponibles y de los conocimientos sobre los caracteres útiles y sobre las modalidades de su transferencia.

3.1 Los recursos genéticos conservados en colección

Con excepción de algunas especies del género *Psilanthus* originarias de Asia y de Oceanía, los cafés se encuentran en estado silvestre en los bosques de la zona intertropical de África y de la región malgache. Se presentan en forma de árboles o de arbustos, a veces como matorral, y forman poblaciones silvestres más o menos densas dependiendo de las especies. Más de una centena de especies de café ha sido descrita por los botánicos (Lebrun, 1941; Chevalier, 1947; Bridson y Verdcourt, 1988; Stoffelen, 1998), lo cual indica una gran diversificación en respuesta a la evolución de los medios forestales naturales.

3.1.1 Las recolecciones de cafés silvestres

La especie *C. arabica* ha sido recolectada en Etiopía o en Kenia, en su centro de origen, y en Yemen, que es considerado como centro secundario de origen (Cuadro 11-1). Como para todas las recolecciones de plantas cultivadas, conviene distinguir los individuos silvestres sacados del bosque, los individuos semi-silvestres que han sido sacados de su medio natural para ser cultivados y los individuos seleccionados en las plantaciones. La mayoría del material recolectado en Etiopía por la FAO en 1964 y 1965 (FAO, 1968), luego por el ORSTOM (hoy IRD) en 1966 (Guillaumet y Hallé, 1978) fue sacado de plantaciones de tipo familiar o industrial. Algunos orígenes etíopes corresponden a cosechas en el bosque. En Kenia, aproximadamente 80 cafés fueron recolectados en una población natural del Monte Marsabit (Berthaud *et al.*, 1980; Anthony *et al.*, 1987). Finalmente en Yemen, donde el café fue introducido por el hombre aparentemente en el siglo XIV, las recolecciones se efectuaron en plantaciones donde los investigadores describieron seis morfotipos (Eskes, 1989).

Cuadro 11-1. Principales recolecciones de *C. arabica*.

País	Fecha	Instituciones	Número de orígenes	Referencias
Etiopía	1964-65	FAO	621	FAO (1968)
Etiopía	1966	ORSTOM	70	Guillaumet y Hallé (1978)
Kenia	1977	ORSTOM, CIRAD	1	Berthaud <i>et al.</i> (1980) Anthony <i>et al.</i> (1987)
Yemén	1989	IPGRI, CIRAD	22	Eskes (1989)

Además de estas tres prospecciones principales, otras misiones de recolección tuvieron lugar en el centro de origen de *C. arabica*, para encontrar nuevos candidatos para la selección (ver síntesis de van der Vossen, 1985). Dos prospecciones se distinguen por el gran impacto que tuvo el material recolectado en la caficultura: la de Jones (1956) en Etiopía, que dio origen a las variedades Dalle, Dilla y Gimma, y la de Thomas (1942) en el sureste de Sudán, que permitió el descubrimiento de variedades tales como Rume Sudán y Barbuk Sudán.

La recolección de otras especies de café estuvo motivada por la destrucción rápida de los ecosistemas forestales africanos y malgaches. Se visitaron ocho países de 1960 a 1987 (Cuadro 11-2). El balance de estas prospecciones es impresionante, cuantitativamente y cualitativamente: aproximadamente 20 000 cafés silvestres, que representan más de 70 especies, fueron recolectados y 300 poblaciones silvestres fueron localizadas (Anthony, 1992). El descubrimiento reciente de unas diez nuevas especies en África Central muestra que el inventario de los recursos genéticos del café no ha concluido (Anthony *et al.*, en prensa 1). Por otro parte, algunas especies ya han desaparecido o están amenazadas a corto plazo por la deforestación: por ejemplo, *C. togoensis*, endémico de Gana y Togo; y *C. mongensis*, de los Montes Usambara en Tanzania.

3.1.2 *Las principales colecciones*

El material recolectado en Etiopía ha sido ampliamente propagado en todo el mundo. Existen diez colecciones importantes para la especie *C. arabica* (figura 11-1): cinco en África (Etiopía, Kenia, Tanzania, Camerún, Costa de Marfil), una en Madagascar, una en Asia (India) y tres en el continente americano (Costa Rica, Colombia, Brasil). Con excepción de la especie *C. canephora*, representada en cuatro colecciones importantes (Costa de Marfil, Camerún, Madagascar e India), los otros recursos genéticos han tenido una difusión muy restringida, limitada a algunos individuos. Estos otros recursos se conservan en dos colecciones únicas en Madagascar para las especies endémicas de la región malgache (aproximadamente 50 especies) y en Costa de Marfil para las otras especies africanas (aproximadamente 30 especies).

América Central dispone de la colección del CATIE, con más de 1700 introducciones. Ahí se conservan:

- los individuos silvestres y semi-silvestres de las recolecciones de *C. arabica* efectuadas en Etiopía,
- numerosas variedades y mutantes, provenientes de la base genética introducida en el siglo XVIII,

Cuadro 11-2. Principales recolecciones de cafetos diploides.

País	Fecha	Instituciones	Especies	Referencias
Región malgache	1960-74	Museo de Paris, CIRAD, IRD	50 especies de <i>Mascarocoffea</i>	Leroy (1962, 1963, 1972a, 1972b)
Costa de Marfil	1975-87	IRD, CIRAD	<i>C. canephora</i> , <i>C. humilis</i> , <i>C. liberica</i> , <i>C. stenophylla</i> , <i>Psilanthus</i> spp.	Berthaud (1983, 1986) Le Pierrès et al. (1989)
África Central	1975	IRD, CIRAD	<i>C. canephora</i> , <i>C. congensis</i> , <i>C. liberica</i>	Berthaud y Guillaumet (1978)
Kenia	1977	IRD, CIRAD	<i>C. eugenioides</i> , <i>C. fadenii</i> , <i>C. pseudozanguebariae</i> , <i>C. sessiliflora</i>	Berthaud et al. (1980) Anthony et al. (1987)
Tanzania	1982	IRD, CIRAD	<i>C. costatifructa</i> , <i>C. mufindiensis</i> , <i>C. pseudozanguebariae</i> , <i>C. sessiliflora</i>	Berthaud et al. (1983) Anthony et al. (1987)
Camerún	1983 1985 1987	IPGRI, IRD, CIRAD	<i>C. brevipes</i> , <i>C. canephora</i> , <i>C. congensis</i> , <i>C. liberica</i> , 4 especies <i>Coffea</i> spp., <i>Psilanthus</i> spp.	Anthony et al. (1985)
Congo		IPGRI, IRD, CIRAD	<i>C. canephora</i> , <i>C. congensis</i> , <i>C. liberica</i> , 5 especies <i>Coffea</i> spp., <i>Psilanthus</i> spp.	de Namur et al. (1987)
Guinea		UE, IRD, CIRAD	<i>C. canephora</i> , <i>C. humilis</i> , <i>C. liberica</i> , <i>C. stenophylla</i> , <i>Psilanthus</i> spp.	Le Pierrès et al. (1989)

- líneas puras *introgradadas por *C. canephora*, seleccionadas por su resistencia a la roya,
- algunos representantes de otras especies (*C. canephora* y *C. liberica* principalmente).

Esta colección contiene entonces casi la totalidad de la diversidad genética de la especie *C. arabica*. Sin embargo, como la mayoría de las colecciones existentes en el mundo, solamente posee una representación

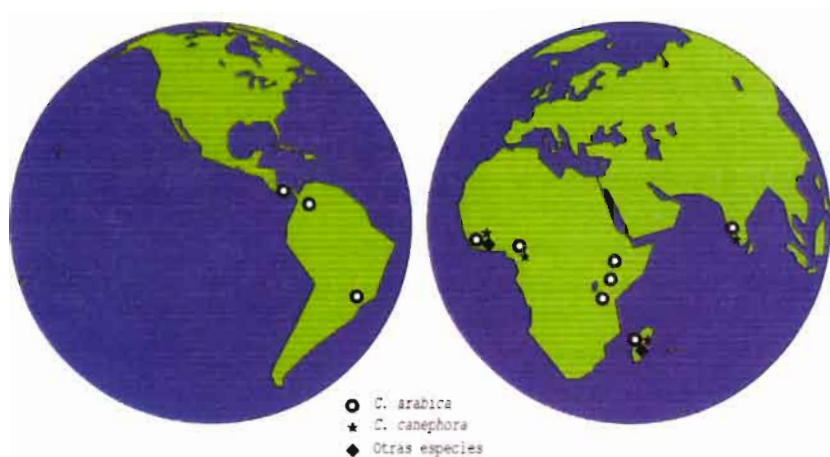


Figura 11-1. Principales colecciones de cafés en el campo (adaptado de Charrier y Berthaud, 1985).

muy reducida de las otras especies de café. Además, el modo de conservación en el campo no permite garantizar la preservación de estos recursos a largo plazo. En efecto, el material sufre una erosión genética debido a las presiones de selección ejercidas por el medio ambiente (clima, suelo, parásitos, enfermedades y otros). Otros modos de conservación, basados en los métodos de la biotecnología, deberían ser utilizados en complemento a la preservación en colecciones de campo (capítulo 13 y la síntesis de Dussert *et al.*, 1997).

3.1.3 La diversidad genética disponible para el mejoramiento genético

La diversidad genética disponible para el mejoramiento se evalúa a dos niveles: el *genotipo, gracias a los marcadores moleculares, y el *fenotipo, a través de observaciones morfológicas. Por contraste con los marcadores morfológicos, los marcadores moleculares son *fenotípicamente neutros y presentan un importante *polimorfismo (Tanksley, 1993). Además, su expresión no depende del medio ambiente y no varía con la edad de los individuos.

Para los cafetaleros, las observaciones en el campo han sido, por mucho tiempo, el único método de estudio de la diversidad genética. El IPGRI (1996) desarrolló una lista de descriptores con el objetivo de homogenizar los datos y facilitar su utilización. La evaluación *genotípica comenzó en los años 70 con la revelación de los marcadores enzimáticos por electroforesis (Berthou y Trouslot, 1977). Recientemente se ha orientado a la utilización de marcadores moleculares del ADN.

3.1.4 La diversidad genética disponible en *C. arabica*

Los cafés Arábica poseen un modo de reproducción *autógama preferencial, entre 85 y 95%, dependiendo de los autores. Este modo de reproducción tiende a homogeneizar las estructuras genéticas, particularmente en las líneas reproducidas por autofecundación.

a) Los individuos silvestres

El material, recolectado durante la misión ORSTOM (hoy IRD) en Etiopía, fue objeto de una evaluación *fenotípica multilocal (ver la síntesis dirigida por Charrier, 1978). Los caracteres observados, de naturaleza morfológica y agronómica, pusieron en evidencia la presencia de una *heterocigosis residual relativamente importante en sus orígenes. En estos individuos, el contenido de cafeína de los granos varía entre 1 y 2% MS aproximadamente (Berthaud, 1978a; Bouharmont, 1995).

Los cafés etíopes en la colección del CATIE han revelado una gran variabilidad para los caracteres que interesan a los seleccionadores, como la fertilidad, la granulometría o la conversión en café oro (Cuadro 11-3). Por ejemplo, algunos individuos poseen una granulometría equivalente a la de la variedad Maragogipe. Otras poseen una fertilidad muy elevada, con pocos frutos flotantes y granos caracoles.

La resistencia a parásitos y enfermedades ha sido recientemente estudiada en América Central entre individuos de las recolecciones de la FAO y ORSTOM (hoy IRD) en Etiopía (PROMECAFE, 1996 y 1997). Los resultados de las observaciones repetidas en colección y los de las pruebas efectuadas en laboratorio han mostrado que es posible seleccionar orígenes resistentes a la raza II de la roya anaranjada. Además, los estudios efectuados en América Latina y en Camerún pusieron en evidencia la existencia de una resistencia incompleta en algunas plantas de origen etíope, que podría actuar en complemento a la resistencia específica (Eskes, 1983; Gil *et al.*, 1990; Bouharmont, 1995; y capítulo 6). Plantas de origen etíope,

Cuadro 11-3. Variabilidad de las características de los frutos y de los granos en 164 individuos etíopes de las recolecciones FAO y ORSTOM, de la colección del CATIE (PROMECAFE, 1996).

Característica	Mínimo	Máximo	Promedio	Variación
Frutos flotantes (en %)	0	37.6	5.6	113 %
Peso de 10 granos de café oro (en g.)	11.8	23.7	17.2	13 %
Rendimiento en café oro (%)	12.7	22.3	17.1	10 %
Número promedio de granos por fruto	1.18	2.04	1.75	8 %
Granos caracoles (en %)	0.3	52.6	10.4	72 %

resistentes a los nematodos, pudieron ser seleccionadas para una especie endémica de Guatemala, *Meloidogyne* sp. (Anzueto *et al.*, 1991). Finalmente, la resistencia al CBD (*Colletotrichum kahawae*) se está evaluando en varios centros de investigación (Kenia, Camerún, Francia, Portugal) pero los resultados de las pruebas practicadas en las plántulas son actualmente objeto de una controversia.

b) *Las variedades cultivadas*

Las características del material cultivado se detallan en el capítulo 12 sobre mejoramiento genético. En resumen, las variedades que derivan de la estrecha base genética introducida en el siglo XVIII son muy productivas (sobre todo las variedades enanas, plantadas a alta densidad) y producen un café de buena calidad, pero son sensibles a la mayoría de los parásitos y de las enfermedades que atacan el café (roya, CBD, nematodos, broca,...). Las variedades que derivan del Híbrido de Timor (Costa Rica 95, variedad Colombia, Riuru 11, ...) son resistentes a la roya, a algunas poblaciones de nematodos (Bertrand *et al.*, 1995) y a algunas cepas de CBD (Aguilar *et al.*, 1997a y 1997b). Sin embargo, los segmentos cromosómicos *introgressados, heredados del ancestro *C. canephora* del Híbrido de Timor, podrían alterar la calidad de la bebida debido a la transferencia no controlada de *genes indeseables.

c) *La diferenciación genética entre cafés silvestres y cultivados*

La diferenciación genética entre los individuos de Etiopía y las variedades cultivadas de *C. arabica* ha sido estudiada con la ayuda de los

marcadores moleculares RAPD (ADN polimórfico amplificado al azar). De acuerdo con Lashermes *et al.* (1996c), los individuos silvestres se distinguen claramente de las variedades y generan la mayor parte de la diversidad observada (Figura 11-2). El número reducido de marcadores moleculares utilizados no ha permitido caracterizar las variedades al interior de los grupos Típica y Borbón.

Esta estructuración de la diversidad genética en tres grupos había sido observada en un estudio preliminar con otros orígenes de *C. arabica* (Orozco-Castillo *et al.*, 1994). Es corroborada por el vigor de los híbridos entre estos grupos, por un lado en las líneas Mundo Novo que provienen de cruces entre Típica y Borbón (ver la síntesis de Carvalho, 1988), y por otro lado en los híbridos F1 entre los individuos etíopes y las variedades cultivadas (capítulo 12). Si los cafés del suroeste de Etiopía no han participado efectivamente en la selección de variedades de *C. arabica*, como lo indican Bouharmont y Montagnon (1995), el vigor de los híbridos F1 se debería al cruce de los dos grupos genéticos, separados por el valle

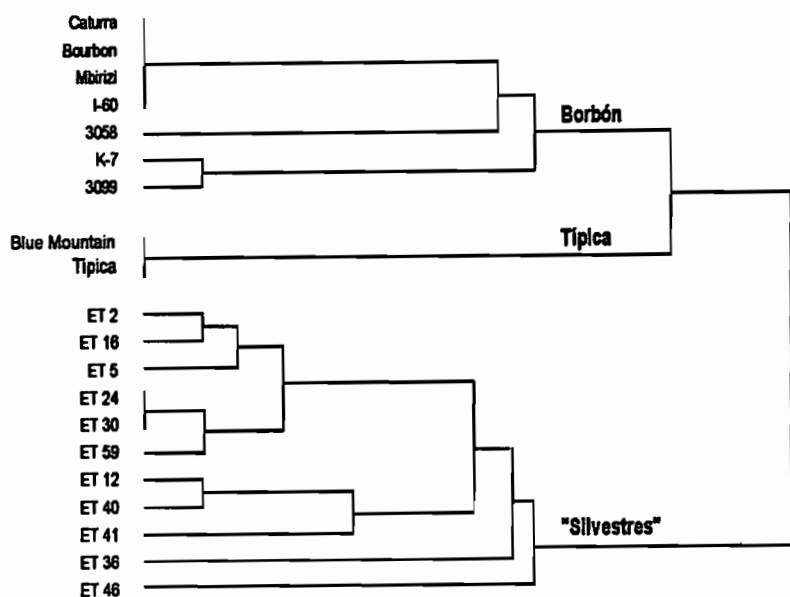


Figura 11-2. Clasificación de individuos silvestres y variedades cultivadas de *C. arabica*, por marcadores moleculares RAPD (adaptado de Lashermes *et al.*, 1996c).

del "rift". En efecto, las formas silvestres se sitúan al oeste de esta fosa tectónica (provincias de Kaffa y Illubador), mientras que las formas cultivadas habrían sido seleccionadas en el este (provincia de Sidamo y región cercana a Yemen). La diferenciación genética que permite obtener el vigor híbrido en los híbridos F1 no estaría entonces ligada a la selección efectuada por el hombre en las variedades cultivadas, sino a un aislamiento natural por un largo período (aproximadamente 20 millones de años). La confirmación de esta hipótesis reforzará la estrategia de los cruces entre estos dos grupos de cafés.

3.1.5 La diversidad genética disponible en las otras especies

a) La repartición de las especies

El centenar de especies conocidas están repartidas en tres conjuntos biogeográficos (Figura 11-3): en la región malgache (Chevalier, 1947), en África del Este (Bridson y Verdcourt, 1988) y en África Central y Occidental (Lebrun, 1941; Chevalier, 1947; P. Stoffelen, 1998). Algunas especies del género *Psilanthus* se encuentran también en India y hasta en Oceanía (Bridson, 1987). Especies como *C. canephora* y *C. liberica* están distribuidas a gran escala, de Guinea a Zaire. Otras tienen una distribución limitada y presentan adaptaciones particulares, como *C. humilis* en los bosques umbrófilos de África del Oeste o *C. congensis* en las riveras del río Congo (Zaire) y de sus afluentes en África Central.

Esta repartición da indicios a los principales acontecimientos geológicos que han marcado la historia de la Tierra:

1. la fragmentación del continente Gondwana, con la separación del conjunto [Madagascar + India] del África Oriental (hace 100 millones de años),
2. la separación del sub-continente indio (hace 65 millones de años),
3. la orogénesis del centro de África que termina con la aparición de una zona de altitud y la formación de dos fosas tectónicas ("rift") al este de Zaire (hace 20 millones de años).

La diferenciación de las especies ha sido también marcada fuertemente por las grandes conmociones climáticas a escala planetaria, de las cuales la más reciente (glaciación) se produjo hace solo 20 000 años.

b) La estructuración de la diversidad genética

La evolución de las especies en los diferentes medios estuvo acompañada de una diferenciación cromosómica, relativamente marcada entre

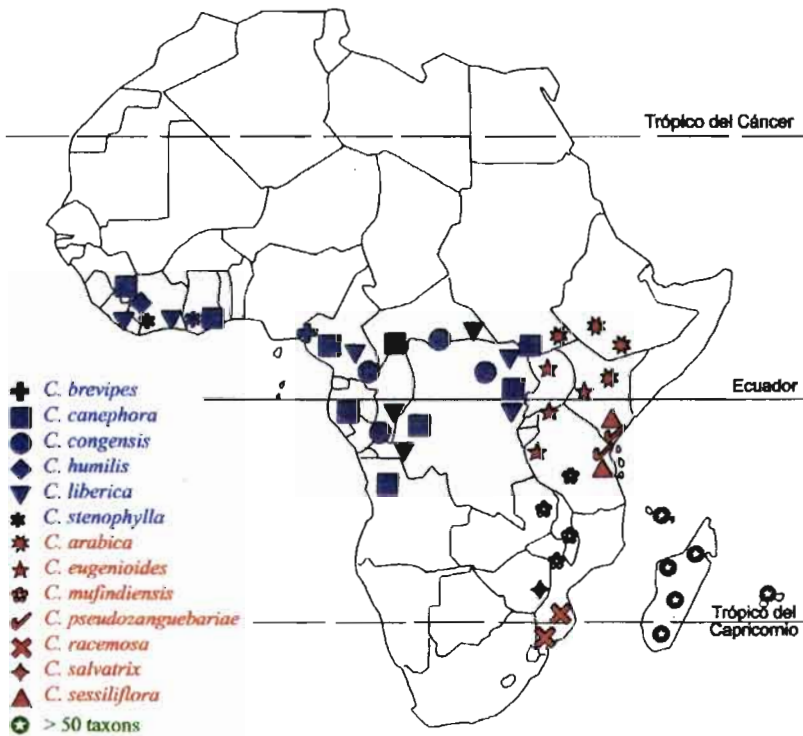


Figura 11-3. Distribución de las principales especies de café en tres grupos biogeográficos: el sector guineo-congolés (en azul), el África del Este (en rojo) y la región florística malgache (en verde).

los conjuntos biogeográficos. Estudiando la fertilidad de los híbridos interespecíficos controlados, Louarn (1992) concluye en la diferencia de estructura entre los *genomas de cafés africanos y malgaches, y a escala del continente africano, entre los *genomas de especies del este africano y guineo-congolesas.

Esta diferenciación es visible en las características morfo-fisiológicas. De manera general, los cafés de África del Este se presentan en forma de arbusto o de matorral, con pequeñas hojas coriáceas y pequeños frutos oscuros, precoces (1.5 a 4 meses de fructificación) mientras que los cafés

del ámbito guineo-congolés tienen una arquitectura de árbol, con hojas grandes y frutos gruesos de color claro, tardíos (7 a 15 meses) (Anthony, 1992).

El análisis de la composición bioquímica de los granos revela la existencia de dos vías metabólicas (Anthony *et al.*, 1993): los cafés de alto contenido en ácidos clorogénicos (4.5 a 9.9% MS) y en cafeína (0.5 a 3.2% MS) se oponen a los que poseen bajos contenidos (respectivamente 0.1 a 2.4% MS y 0 a 0.3% MS). La primera vía es común a casi todas las especies africanas y a dos especies malgaches (*C. lancifolia*, *C. kianjavatensis*) mientras que la segunda está presente en la mayoría de las especies malgaches y solamente en dos especies africanas (*C. pseudozanguebarie*, *C. salvatrix*). Esta segunda vía se caracteriza también por la síntesis de varios compuestos muy escasos (diterpenos glicosídicos) que no han sido detectados en los cafés "con cafeína" (Rakotomalala *et al.*, 1993). La existencia de afinidades bioquímicas entre algunos cafés africanos y malgaches podría significar que tuvieron lugar intercambios a través del canal de Mozambique durante los millones de años que duró la evolución.

c) *Algunas características interesantes*

La diversidad morfológica encontrada en los cafés silvestres se ilustra en las fotografías 11-1 a 11-4. En relación con los principales criterios de selección, los caracteres más interesantes son:

la resistencia a diferentes razas de roya anaranjada, observada frecuentemente en *C. canephora* (Berthaud y Lourd, 1982; Kushalappa y Eskes, 1989; Montagnon y Leroy, 1993) y *C. pseudozanguebariae* (Rodríguez Jr., 1980), pero también, con una frecuencia más baja en *C. liberica*, *C. eugenioides* y *C. salvatrix* (Rodríguez Jr. *et al.*, 1975; Rodríguez Jr., 1980);

la resistencia al CBD de *C. canephora* (ver síntesis de Carvalho, 1988; Rodríguez Jr. *et al.*, 1992);

la resistencia a varias especies de nematodos del género *Meloidogyne*, puesta en evidencia en *C. canephora*, en América Central (Bertrand *et al.*, 1995) y Brasil; y en *C. liberica* y *C. congensis* (en realidad híbridos de *C. canephora* x *C. congensis*) en Brasil (ver síntesis de Carvalho, 1988); la resistencia al minador de las hojas (*Leucoptera coffeella*) de *C. racemosa* (Medina Filho *et al.*, 1977a y 1977b) y *C. stenophylla* (Cardenas-Murillo y Posada-Ochoa, 1984; Guerreiro Filho y Medina Filho, 1991);

la ausencia de cafeína en los granos de *C. pseudozanguebariae* (Hamon *et al.*, 1984) y de la mayoría de las especies malgaches (d'Ornano *et al.*, 1965; Rakotomalala *et al.*, 1993);



Foto 11-1. Cafeto *C. canephora* cultivado en Costa de Marfil.



Foto 11-2. Ramas con frutos de *C. eugenioides*.



Foto 11-3. Flor y fruto de *C. pseudozanguebariae*.



Foto 11-4. Polimorfismo de los frutos en *C. liberica* var. *dewevrei*.

la tolerancia a las bajas temperaturas de *C. liberica* (Ahmad y Vishveshwara, 1980);

la adaptación a la sequía (pluviosidad anual inferior a 1000 mm) y a las temperaturas elevadas de *C. racemosa* (Guerreiro Filho, 1992);

la adaptación a las zonas inundables de *C. congensis*, explotada en los híbridos Congusta (*C. canephora* x *C. congensis*) cultivados en Madagascar (Charrier, 1972).

3.1.6 La transferencia de caracteres entre especies

Todas las especies conocidas de cafés son diploides ($2n = 2x = 22$ cromosomas), excepto *C. arabica* que es tetraploide ($2n = 4x = 44$). Las observaciones de naturaleza citogenética indican que esta especie tendría un origen *alotetraploide (Bouharmont, 1959; Grassias y Kammacher, 1975), sin embargo con una fuerte afinidad entre los dos *genomas constitutivos. La presencia de un *genoma común de *C. arabica* y de otras especies de café hace posible la transferencia de caracteres hacia las variedades cultivadas por hibridación controlada. Tres vías de *introgresión son posibles (figura 11-4):

1. "la vía tetraploide" hace preceder la hibridación interespecífica por la *duplicación cromosómica del progenitor diploide. Los híbridos obtenidos se llaman "Arabusta" y son fértiles;
2. "la vía triploide" debuta con la hibridación a diferentes *niveles de ploidía. Conduce a la obtención de híbridos triploides, casi estériles;
3. "la vía hexaploide" difiere de la vía triploide por una restauración de la fertilidad de los híbridos triploides por medio de una *duplicación cromosómica.

Cualquiera que sea la vía escogida, los híbridos interespecíficos F1 (tetraploides, triploides o hexaploides) son luego retrocruzados por la variedad cultivada con el fin de mejorar el comportamiento agronómico y la fertilidad. En el caso de los híbridos triploides y hexaploides, los retrocruzamientos tienen también como objeto llevar estructuras genéticas híbridas al *nivel de ploidía (tetraploide) de *C. arabica*.

Es difícil comparar estas tres vías de *introgresión, en términos de rapidez y de eficacia, debido a que han sido exploradas para resolver problemas diferentes. La vía triploide parece ser la más directa pero pasa por una etapa difícil: la obtención y la utilización de híbridos triploides, casi estériles (Krug y Mendes, 1940; Berthaud, 1978b y 1978c). En Colombia, Orozco Castillo (1989) pudo seleccionar individuos más productivos que el testigo Caturra desde el primer retrocruzamiento o desde la segunda generación de híbridos en fecundación libre. En Brasil, Carvalho (1988)

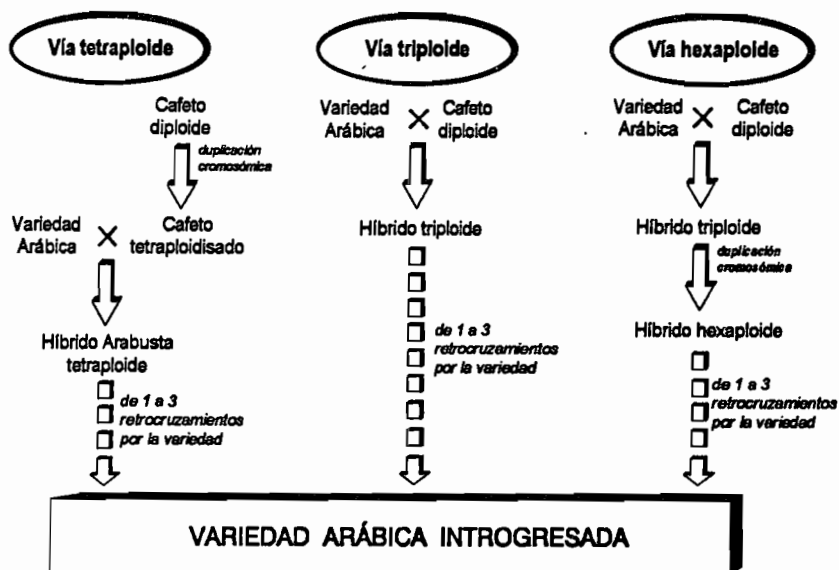


Figura 11-4. Posibles vías para la introgresión de caracteres de las especies diploides en las variedades cultivadas de *C. arabica*.

reporta que necesitó un número equivalente de generaciones para obtener poblaciones prometedoras de Icatu. Sin embargo, en cada generación, el mejoramiento del comportamiento agronómico y la restauración de la fertilidad están acompañadas de la pérdida de segmentos cromosómicos del progenitor diploide, de los cuales algunos son portadores de *genes interesantes.

En Costa de Marfil, las vías tetraploides y hexaploides han sido probadas para mejorar la calidad del café Robusta producido a baja altitud. A partir de aproximadamente 10 000 híbridos Arabusta F1 creados, Charmetant *et al.* (1991) concluyen que la restauración de la fertilidad de los progenitores *autotetraploides de *C. canephora*, por mezcla en generaciones sucesivas, no tiene efecto sobre la fertilidad de los híbridos Arabusta. En cambio, la especie diploide parental, utilizada en el cruceamiento interespecífico, tiene una fuerte influencia sobre el vigor y la fertilidad de los Arabusta (Le Pierrès, 1995). En cuanto a la vía hexaploide, no ha permitido seleccionar híbridos válidos para la baja altitud (Le Pierrès y Anthony, 1980). Sin embargo, constituye una alternativa para la *introgresión.

4 Las Perspectivas, "entre Sueño y Realidad"

Las perspectivas más prometedoras para el mejoramiento del café Arábica se esperan de las investigaciones efectuadas a nivel del *genoma, con la ayuda de las herramientas de la biología molecular (ver la síntesis de Anthony *et al.*, 1997). Las moléculas de ADN llevan marcas de cambios de estructura (modificación de los nucleótidos) y de las recombinaciones cromosómicas (duplicación, inversión,...) que sucedieron a través de la evolución, durante millones de años. El análisis del ADN provee informaciones sobre la organización de la diversidad genética, la codificación de los caracteres y las posibilidades de transferencia.

Los primeros resultados de los análisis moleculares muestran que la diversidad genética en el seno de la especie *C. arabica* es baja. La transferencia de nuevas potencialidades a partir de las especies diploides aparece entonces como una vía inevitable para los programas de mejoramiento. Ya sea que la transferencia se efectúe por cruzamiento controlado o por transformación genética, la utilización de los marcadores moleculares ligados a los caracteres interesantes permitirá aumentar considerablemente la eficacia de los programas de selección.

4.1 Las investigaciones fuera de América Central

Actualmente, la mayoría de las investigaciones sobre el *genoma de los cafés se llevan a cabo en Francia. Se refieren al estudio de las relaciones filogenéticas, la construcción de un mapa genético, la transformación genética y el análisis de los límites a la *introgresión.

4.1.1 Tras la pista de los ancestros de *C. arabica*

La introducción de nuevas potencialidades en las variedades cultivadas en América Central será facilitada por la utilización de especies filogenéticamente cercanas a *C. arabica*. Estudiar las relaciones filogenéticas en un grupo de especies consiste en analizar las diferencias moleculares que aparecieron durante el proceso de diferenciación de las especies. En particular, es posible designar las especies diploides que presentan afinidades *genómicas con uno de los dos *genomas constitutivos de la especie *alotetraploide *C. arabica*.

a) *La búsqueda de parentesco por el análisis del ADNcp*

El ADN que se encuentra en los cloroplastos (ADNcp) constituye un material privilegiado para estudiar las relaciones filogenéticas entre especies, ya que presenta pocos cambios estructurales y posee secuencias conservadas, es decir, que han tenido una evolución lenta. Sus variaciones en la región entre los *genes *trnL - trnF* fueron estudiados con la ayuda de marcadores RFLP (polimorfismo de longitud de fragmentos de restricción) en 38 individuos que representaban 25 especies de *Coffea* (Cros *et al.*, 1998). Estos *genes codifican los ARN de transferencia de dos *aminoácidos, la leucina y la fenilalanina. Las principales ramas de la clasificación se sobrepusieron estrechamente a las áreas de origen de las especies (Figura 11-5). Una de ellas reunió los dos individuos de *C. arabica* con *C. eugenoides* de África del Este y *Coffea* sp. "Moloundou", una nueva especie, recientemente descubierta en África Central (Anthony *et al.*, en prensa 1). Como el ADNcp tiene una transmisión exclusivamente materna (Lashermes *et al.*, 1996b), todas estas especies podrían tener el mismo ascendente materno.

b) *La búsqueda de parentesco por el análisis del ADNr*

El ADN presente en los ribosomas (ADNr) constituye también un material para los estudios filogenéticos debido a su ubicuidad en la naturaleza y a la existencia de regiones codificadas conservadas, separadas por regiones no codificadas muy *polimórficas. Se encuentra en los núcleos, las mitocondrias y los cloroplastos, y se transmite entonces por vía materna y paterna. Su estudio provee informaciones complementarias a las obtenidas con el ADNcp. La región ITS 2 (espaciador transcrito interno) que codifica los ARNr 18S y 26S fue *secuenciada en 37 individuos que representaban 32 especies (Lashermes *et al.*, 1997b). Como para la clasificación basada en el *polimorfismo del ADNcp, las principales ramas aparecieron estrechamente ligadas al origen de las especies (Figura 11-6). Sin embargo, los dos individuos de *C. arabica* se clasificaron con especies de África Central y Occidental: *C. canephora*, *C. congensis* y *C. brevipes*. Por otro lado, las dos especies identificadas por el estudio de la filiación materna, *C. eugenoides* y *Coffea* sp. "Moloundou", se reagruparon en otra rama.

c) *Conclusión del estudio filogenético*

El estudio filogenético permitió confirmar el origen *alotetraploide de *C. arabica*. Fortalece la hipótesis emitida por Lashermes *et al.* (1996c) de

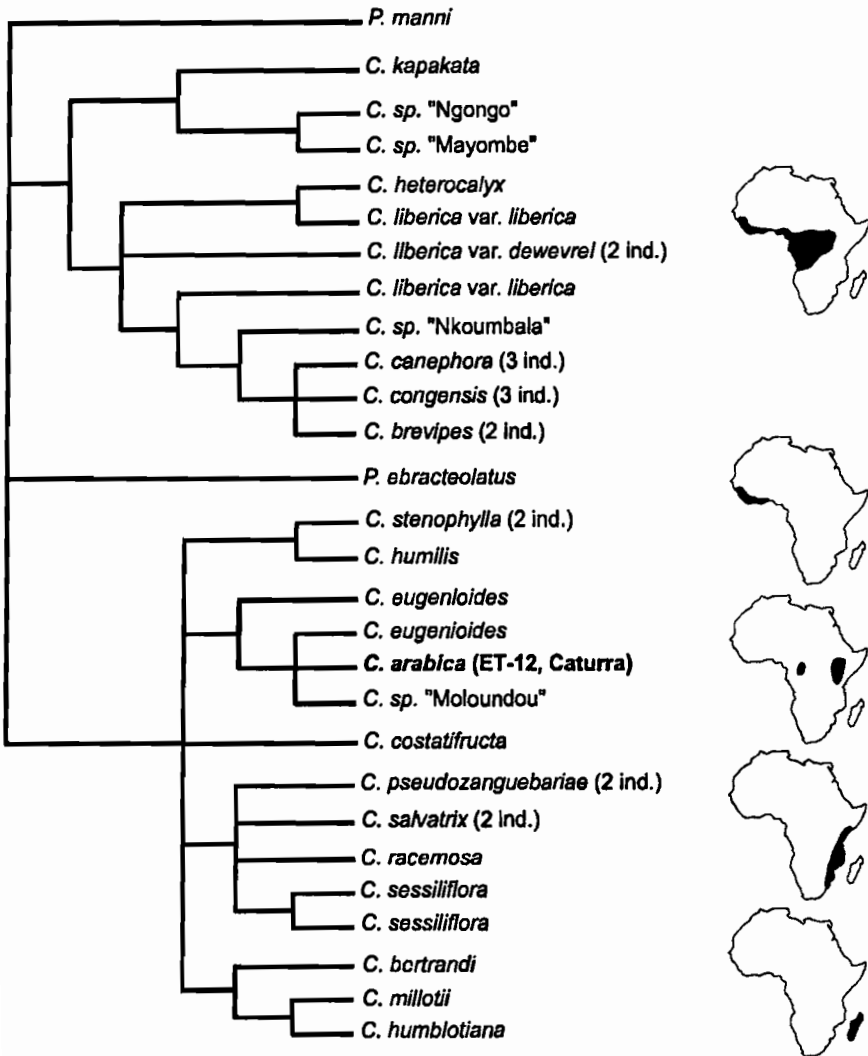


Figura 11-5. Clasificación filogenética de 25 especies de café, basada en el polimorfismo del ADNcp, y distribución geográfica de las principales ramificaciones (adaptado de Cros *et al.*, 1998).

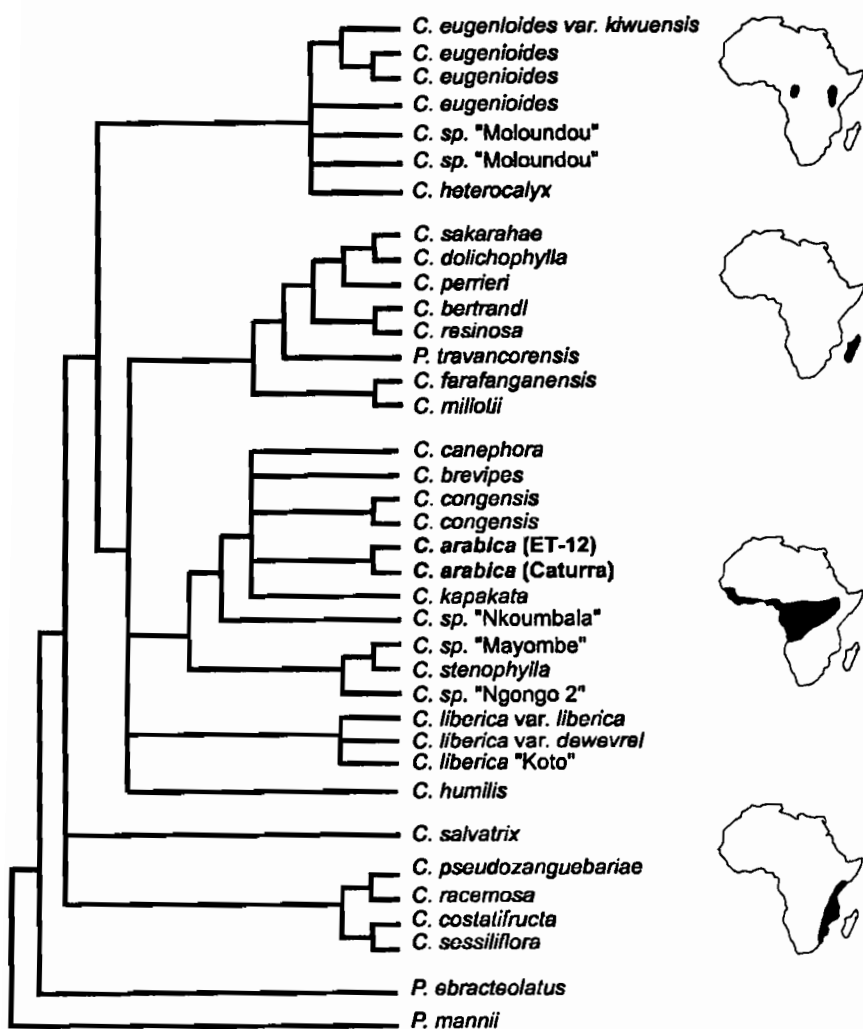


Figura 11-6. Clasificación filogenética de 32 especies de café, basada en el polimorfismo del ADN, y distribución geográfica de las principales ramificaciones (adaptado de Lashermes *et al.*, 1997b).

que *C. arabica* podría provenir de la hibridación de dos especies de *Coffea*, cercanas de *C. eugenioides* y de *C. canephora*. El posible parentesco entre *C. arabica*, *C. eugenioides* y *C. congensis* ya había sido evocado por el análisis del ADN mitocondrial (Berthou *et al.*, 1983). La *introgresión de caracteres en las variedades cultivadas de *C. arabica* deberá entonces ser probada de preferencia a partir de estas especies.

4.1.2 Hacia el manejo del mejoramiento con un mapa genético

Un mapa genético se presenta como un mapa de carreteras en el cual los cromosomas y los *genes que llevan consigo constituirían las carreteras y las ciudades (Phillips-Mora *et al.*, 1995). Las distancias se miden por una unidad, el centi-Morgan (cM), que corresponde al porcentaje de *recombinación observado entre los *loci. El término "distancia" debe ser entendido en un sentido genético y no físico.

Ya sea que se trate de caracteres *monogénicos o *poligénicos, los *genes son identificados por marcadores moleculares. Estos últimos permiten luego seguir la transferencia de caracteres a cada generación. Es posible efectuar una selección precoz, en almácigo, y plantar en ensayo solamente individuos preseleccionados. Disponer de un mapa genético constituye por lo tanto un progreso considerable.

Entre los cafés, un primer mapa fue construido para la especie *C. canephora* con 147 marcadores (Paillard *et al.*, 1996). Mide 1.402 cM y contiene 15 *grupos de ligamiento. Se trata de un mapa de densidad promedio (10 cM en promedio entre marcadores), ya utilizable para localizar *genes, como el de la *autoincompatibilidad sobre el *grupo de ligamiento n° 9 (Lashermes *et al.*, 1996a). Hay que adaptar este mapa a la especie *C. arabica* antes de poder emprender el análisis genético de los caracteres agronómicos y la marcación de los *loci que intervienen en la codificación de los caracteres cuantitativos (QTL), los más interesantes para los seleccionadores. Sin embargo, los marcadores actualmente disponibles para el café (RAPD y RFLP) permiten controlar solamente la *introgresión de caracteres de una especie diploide hacia *C. arabica*. La utilización de otros marcadores (por ejemplo los microsatélites) es necesaria para seguir la transferencia de caracteres entre individuos de la especie tetraploide.

4.1.3 La manipulación de los *genes

Los métodos de transformación genética han sido desarrollados en café (capítulo 13). Su aplicación para el mejoramiento genético dispone

actualmente de un número muy limitado de *genes clonados interesantes. Por primera vez, un *gen de interés agronómico fue recientemente introducido en el *genoma de *C. canephora* pero solamente 10% de los eventos de transformación funcionaron (Leroy *et al.*, 1997). Por eso el proceso de transformación necesita ser optimizado y adaptado al café arábica. En Colombia, CENICAFE comienza un programa de transformación genética para la resistencia a la broca del fruto (Moreno, comunicación personal) cuya primera etapa consiste en dominar las técnicas de transferencia de *genes y optimizar los métodos de regeneración. Sin pertenecer formalmente al campo del sueño, la manipulación de *genes no se hará realidad sino hasta dentro de algunos años.

4.1.4 Los límites a la *introgresión

Las transferencias de *genes entre especies están limitadas naturalmente por las barreras reproductivas que han sido elaboradas a través de los millones de años de la evolución. Dependen también de la organización de *genes en *grupos de ligamiento cuyo papel es el de mantener la integridad biológica de los organismos vivientes. Existen entonces límites a la *introgresión, ya sea por los métodos convencionales, basados en los cruzamientos controlados, o por los métodos de la ingeniería genética.

Las barreras reproductivas puestas en evidencia entre los cafés son numerosas y variadas. Por ejemplo, entre dos especies que habitan en un mismo bosque en Kenia, *C. sessiliflora* y *C. pseudozanguebariae*, estas barreras intervienen en el éxito de las fecundaciones, el desarrollo del albumen de los granos, el vigor de los híbridos y su fertilidad (Anthony *et al.*, en prensa 2). Cada barrera puede ser superada, aunque, con una débil probabilidad en las condiciones naturales, pero su sucesión garantiza el aislamiento de los *genes de dos especies. Entre *C. arabica* y las otras especies, se agrega la diferencia de *nivel de ploidía que no impide sin embargo, la producción de híbridos triploides o tetraploides, más o menos fértiles (Le Pierrès, 1995). Otra barrera podría explicar los problemas de fertilidad descritos por Louarn (1993), en los híbridos entre especies del este africano y guineo-congoleses: la cantidad de ADN nuclear. Entre especies diploides, las variaciones alcanzan 100% cuando al nivel intraespecífico, no superan 20% (Cros, 1996). Por regla general, las bajas cantidades de ADN nuclear se encuentran en África del Este, cerca del supuesto centro de origen del café (Cros *et al.*, 1995). El tamaño del *genoma habría aumentado durante la evolución, sin duda por repeticiones de secuencias. Durante la *meiosis, tamaños diferentes de *genoma podrían conducir a malos apareamientos cromosómicos y por ello a la esterilidad de los híbridos.

El reagrupamiento de *genes en forma de *grupos de ligamiento fue estudiado en los híbridos entre dos especies muy diferentes (Cuadro 11-4): *C. liberica* de África Central y *C. pseudozanguebariae* de África del Este. Mientras que el contenido de cafeína en los híbridos entre especies con cafeína se transmite por lo general como caracteres cuantitativos de efecto aditivo (Charrier y Berthaud, 1975; Mazzafera y Carvalho, 1992), los híbridos F1 entre *C. liberica* con cafeína y *C. pseudozanguebariae* sin cafeína presentaron un contenido en cafeína (0.2% MS) muy inferior al promedio de los contenidos de sus padres (0.47% MS) (Barre *et al.*, 1998). Los híbridos de segunda generación, en *segregación, revelaron una relación de tipo hiperbólico entre los contenidos en cafeína y *heterósidos, la cual podría resultar de un ligamiento genético y/o de una interacción durante la síntesis de estos dos compuestos. ¿Será posible seleccionar un día un café productivo con ciclo corto de fructificación, con una fuerte granulometría, y que produzca "buen" café sin cafeína? Ahí es donde comienza sin duda el sueño.

Cuadro 11-4. Principales características de las especies *C. liberica* var. *dewevrei* y *C. pseudozanguebariae* (adaptado de Barre, 1997).

Carácter	<i>C. liberica</i> var. <i>dewevrei</i>	<i>C. pseudozanguebariae</i>
Arquitectura	árbol (15 a 20 m)	arbusto (1,5 a 3,5 m)
Tamaño de las hojas (cm)	15-30 x 5-15	7,8-10,2 x 2,9-4,1
Número de flores por pedúnculo	4	1
Número de pétalos	5 a 6	5 a 8
Intervalo lluvia - floración (días)	6	7 a 8
Duración de la fructificación (meses)	10 a 11	2,5 a 3,5
Color de los frutos	rojo	morado oscuro
Tamaño de los frutos (mm)	15-20 x 13-16	8,3-11,3 x 5,7-8,4
Peso de los granos (mg)	132	24
Contenido de cafeína (% MS)	0,5 a 1,8	0
Presencia de heterósidos		
diterpenos	0	+++
Calidad de la bebida	buen	muy mala

4.2 El programa en América Central

Desde 1993, la utilización de marcadores moleculares se ha desarrollado en el CATIE, en el marco del programa regional de mejoramiento genético, dirigido por PROMECAFE con la participación del CATIE y de la Cooperación Francesa (CIRAD, IRD, MAE).

4.2.1 La evaluación de la diversidad genética disponible en la colección del CATIE

La diversidad genética disponible en la colección del CATIE está en proceso de evaluación por los marcadores moleculares RAPD. El material estudiado constituye un amplio muestreo de la totalidad del área de origen de la especie *C. arabica*. Está compuesto por individuos silvestres de las recolecciones FAO e IRD en Etiopía y de la prospección IPGRI en Yemen, así como por las principales variedades (Típica, Borbón, Caturra, Villasarchi, Híbrido de Timor,...). Los primeros resultados corroboran la existencia de una base genética limitada en *C. arabica*, revelada por los estudios preliminares de Orozco-Castillo *et al.* (1994) y de Lashermes *et al.* (1996c): solamente 12% de los blancos utilizados para las reacciones PCR (reacción en cadena de la polimerasa) detectan *polimorfismo. Esta evaluación *genotípica se completa con la evaluación *fenotípica, basada en la observación en el campo de los caracteres utilizados como criterio de selección en la región, por ejemplo los defectos de los frutos y de los granos, o la resistencia a enfermedades y parásitos (roya, nematodos, CBD).

Los resultados tendrán fuertes implicaciones en la conservación y la utilización de los recursos genéticos. Revelar la estructura de la diversidad disponible en el CATIE para el mejoramiento regional conducirá a la definición de grupos de individuos genéticamente cercanos. La diversidad disponible podrá entonces ser utilizada de manera racional basándose en la estimación de la distancia genética entre las variedades cultivadas y los diversos grupos de individuos silvestres. Cruzamientos entre grupos genéticos darán origen a individuos silvestres con mejores aptitudes para el programa de creación varietal, por la acumulación de caracteres interesantes. Finalmente, los datos de las dos evaluaciones *genotípica y *fenotípica serán reunidos para definir una colección núcleo ("*core collection*") que contendrá una gran parte de la diversidad disponible, con un número limitado de individuos. La difusión de tal colección permitirá un amplio acceso a los recursos genéticos.

4.2.2 El marcado de los *genes de interés para el mejoramiento genético

Se han desarrollado métodos directos de marcado de regiones particulares del *genoma, sin necesitar un mapa genético, para los caracteres de determinismo simple. El mejor adaptado en el caso de las plantas perennes como el café, es conocido con el nombre de "*Bulk Segregant Analysis*" (Michelmore *et al.*, 1991). Se basa en la investigación de marcadores de un carácter interesante en una población *segregante. Poblaciones *segregantes, provenientes de autofecundación o de retrocruzamiento, pueden ser estudiadas con este método. Un método similar, basado en la comparación de los perfiles moleculares entre cafetos resistentes al CBD y cafetos susceptibles, permitió identificar tres marcadores RAPD estrechamente ligados a uno de los tres *genes conocidos de la resistencia al CBD, el *gen *T* presente en el Híbrido de Timor (Agwanda *et al.*, 1997). Es la primera etapa hacia una selección del café arábica, asistida por marcadores moleculares (Lashermes *et al.*, 1997a).

En América Central, los híbridos F1 creados entre los individuos silvestres y las variedades Catimor o Sarchimor permiten crear poblaciones *segregantes para numerosos caracteres agronómicos, con determinismo *monogénico. Los híbridos F1 que se utilizan son escogidos a partir de los datos de la evaluación *fenotípica de sus progenitores. En 1998 se inició un proyecto financiado por la UE para identificar marcadores moleculares ligados a la resistencia a dos especies de nematodos, *M. exigua* de Costa Rica y *Meloidogyne* sp. de Guatemala. Otros caracteres *monogénicos de interés podrán también ser marcados a corto plazo. Por ejemplo, la explotación de la esterilidad masculina, detectada en varios individuos etíopes de la colección del CATIE (Dufour *et al.*, 1997), abriría la puerta a una distribución de híbridos F1 por semilla.

5 Conclusión

Los recursos genéticos encierran efectivamente las bases de una solución genética para resolver numerosos problemas de la caficultura latinoamericana. Las colecciones existentes contienen una amplia representación de la diversidad natural, aunque el inventario de las especies no esté terminado. Los esquemas que conducen a la *introgresión de nuevos caracteres son conocidos y ya han sido probados con poblaciones grandes. Además, los fitomejoradores podrán basarse próximamente en la utilización de

marcadores moleculares para seguir los segmentos cromosómicos transferidos. Esta selección asistida por marcadores permitirá también una eliminación más rápida de los *genes indeseables.

La utilización de la diversidad genética disponible en colección se enfrenta sin embargo a dos problemas mayores: el acceso limitado a los recursos genéticos conservados y las carencias de la evaluación genética. La casi totalidad de la diversidad de las especies diploides está preservada en dos colecciones únicas, en Costa de Marfil y en Madagascar. Esta ausencia de difusión es un freno importante en la utilización de estos recursos. Limita considerablemente también las posibilidades de evaluación *fenotípica, reduciéndola a un único sitio de observación.

Para aplicar la solución genética propuesta en este capítulo, se deberá desarrollar relaciones entre América Central y los países africanos implicados en la conservación y la evaluación de los recursos genéticos del café. A nivel institucional, el CATIE ya ha dado un paso en esta dirección, al transformarse en 1996, en miembro asociado de la red africana RECA (Alvarez, comunicación personal). Esta red, abierta a todos los países miembros de la OIAC, tiene como finalidad redinamizar y mejorar la investigación con vistas a aumentar la productividad y la calidad del café africano. Por su lado, los mejoradores centroamericanos deberán interesarse en los trabajos realizados en Costa de Marfil y en Madagascar, sobre las especies diploides, y en África del Este y en Camerún, sobre la especie *C. arabica*. La unión de los medios de investigación a escala continental y con África es una condición indispensable para dotar al programa de mejoramiento regional de medios modernos, necesarios para poder mejorar rápida y eficazmente las variedades centroamericanas.

Bibliografía

- Aguilar, G.; Bertrand, B.; Anthony, F. 1997a. Comportamiento agronómico y resistencia a las principales plagas de diferentes variedades, derivadas del híbrido de Timor (primera parte). Noticiero del Café 11(94): 1-4.
- _____; Bertrand, B.; Anthony, F. 1997b. Comportamiento agronómico y resistencia a las principales plagas de diferentes variedades, derivadas del híbrido de Timor (segunda parte). Noticiero del Café 11(95): 1-4.
- Agwanda, C.O.; Lashermes, P.; Trouslot, P.; Combes, M.C.; Charrier, A. 1997. Identification of RAPD markers for resistance to Coffee Berry Disease, *Colletotrichum kahawae*, in arabica coffee. Euphytica 97: 241-248.
- Ahmad, J.; Vishveshwara, S. 1980. *Coffea liberica* Bull ex Hiern: a review. Indian Coffee 44(2-3): 29-36.

- Anthony, F. 1992. Les ressources génétiques des caféiers: collecte, gestion d'un conservatoire et évaluation de la diversité génétique. Colección Travaux et Documents Microfichés no. 81. Paris, Francia, ORSTOM. 320 p.
- _____.; Couturon, E.; de Naumur, C. 1985. Les caféiers sauvages du Cameroun: résultats d'une mission de prospection effectuée par l'ORSTOM en 1983. In 11 Coloquio Científico Internacional sobre el Café. Lomé, Togo, 11-15 de febrero, 1985. Vevey, Suiza, ASIC. p. 495-505.
- _____.; Berthaud, J.; Guillaumet, J.L.; Lourd, M. 1987. Collecting wild *Coffea* species in Kenya and Tanzania. Plant Genetic Resources Newsletter 69: 23-29.
- _____.; Clifford, M.N.; Noirot, M. 1993. Biochemical diversity in the genus *Coffea* L.: chlorogenic acids, caffeine and mozambioside contents. Genetic Resources and Crop Evolution 40: 61-70.
- _____.; Bertrand, B.; Lashermes, P.; Charrier, A. 1997. La biologie moléculaire en appui à l'amélioration génétique du caféier Arabica. Plantations, Recherche, Développement 4(6): 369-377.
- _____.; Louarn, J.; Bontemps, S.; Groell, C.; Charrier, A. En prensa. 1. Classification of coffee new taxa (*Coffea* sp.) from central Africa, by enzyme markers and morphological traits. Canadian Journal of Botany.
- _____.; Mercier, J.P.; Hamon, S.; Louarn, J.; Charrier, A. En prensa. 2. The control of gene flow between two sympatric species of a perennial crop, *Coffea pseudozanguebariae* Bridson and *C. sessiliflora* Bridson. Canadian Journal of Botany.
- Anzueto, F.; Eskes, A.B.; Sarah, J.L.; Decazy, B. 1991. Recherche de la résistance à *Meloidogyne* sp. dans une collection de *Coffea arabica*. In 14 Coloquio Científico Internacional sobre el Café. San Francisco, EE.UU., 14-19 de julio, 1991. Vevey, Suiza, ASIC. p. 534-543.
- Barre, P. 1997. Les transferts de gènes entre espèces de caféiers diploïdes : étude des hybrides F1 entre *C. pseudozanguebariae* Bridson et *C. liberica* Bull ex. Hiern (*C. dewevrei* De Wild et Th. Dur). Tesis de doctorado. Escuela Nacional Superior de Agronomía de Montpellier, Francia. 117 p. + anexos.
- Barre, P.; Akaffou, S.; Louarn, J.; Charrier, A.; Hamon, S.; Noirot, M. 1998. Inheritance of caffeine and heteroside contents in an interspecific cross between a cultivated coffee species *Coffea liberica* var *dewevrei* and a wild species caffeine-free *C. pseudozanguebariae*. Theor. Appl. Genet. 96: 306-311.
- Berthaud, J. 1978a. Variabilité de la teneur en caféine des *Coffea arabica*. Bulletin I.F.C.C. 14: 52-54.
- _____. 1978b. L'hybridation interspécifique entre *Coffea arabica* L. et *Coffea canephora* Pierre. Obtention et comparaison des hybrides triploïdes, Arabusta et hexaploïdes. Primera parte. Café-Cacao-Té 22(1): 3-12.
- _____. 1978c. L'hybridation interspécifique entre *Coffea arabica* L. et *Coffea canephora* Pierre. Obtention et comparaison des hybrides triploïdes, Arabusta et hexaploïdes. Segunda parte. Café-Cacao-Té 22(2): 87-112.
- _____. 1983. Liste du matériel provenant des prospections de Côte d'Ivoire. Adiopodoumé, Costa de Marfil, ORSTOM. 17 p. Documento interno.

- Berthaud, J. 1986. Les ressources génétiques pour l'amélioration des caféiers africains diploïdes : évaluation de la richesse génétique des populations silvestres et de ses mécanismes organisateurs. Conséquences pour l'application. Collection "Travaux et Documents". Paris, Francia, ORSTOM. 372 p.
- _____; Guillaumet, J.L. 1978. Les caféiers sauvages en Centrafrique. Résultats d'une mission de prospection (janvier - février 1975). *Café-Cacao-Thé* 22(3): 171-186.
- _____; Guillaumet, J.L.; Le Pierres, D.; Lourd, M. 1980. Les caféiers sauvages du Kenya : prospection et mise en culture. *Café-Cacao-Thé* 24(2): 101-112.
- _____; Lourd, M. 1982. La résistance à *Hemileia vastatrix* des caféiers de l'espèce *Coffea canephora* de Côte d'Ivoire. Etude de la transmission de ce caractère par croisements contrôlés. *Garcia de Orta, Série Estudios Agronómicos* 9(1-2): 89-96.
- _____; Anthony, F.; Lourd, M. 1983. Les caféiers sauvages de Tanzanie. Résultats d'une mission de prospection effectuée du 5 mars au 11 avril 1982. *Café-Cacao-Thé* 27(4): 245-258.
- Berthou, F.; Trouslot, P. 1977. L'analyse du polymorphisme enzymatique dans le genre *Coffea* : adaptation d'une méthode d'électrophorèse en série. Premiers résultats. In 8 Coloquio Científico Internacional sobre el Café. Abidjan, Costa de Marfil, 28 de noviembre-3 de diciembre, 1977. Vevey, Suiza, ASIC. p. 373-384.
- _____; Mathieu, C.; Vedel, F. 1983. Chloroplast and mitochondrial DNA variation as indicator of phylogenetic relationships in the genus *Coffea* L.. *Theor. Appl. Genet.* 65: 77-84.
- Bertrand, B.; Anzueto, F.; Peña, M.X.; Anthony, F.; Eskes, A.B. 1995. Genetic improvement of coffee for resistance to root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) in Central America. In 16 Coloquio Científico Internacional sobre el Café. Kyoto, Japón, 9-14 de abril, 1995. Vevey, Suiza, ASIC. p. 630-636.
- Bouharmont, J. 1959. Recherche sur les affinités chromosomiques dans le genre *Coffea*. Publicación INEAC, Serie científica no. 77. 94 p.
- _____. 1995. La sélection du caféier Arabica au Cameroun (1964-1991). Document de travail du CIRAD-CP no. 1-95. Paris, Francia, CIRAD. 81 p. + anexos. Documento interno.
- _____; Montagnon, C. 1995. Diversité phénotypique de *Coffea arabica* observée en collection au Cameroun. In 16 Coloquio Científico Internacional sobre el Café. Kyoto, Japón, 9-14 de abril, 1995. Vevey, Suiza, ASIC. p. 829-838.
- Bridson, D. 1987. Nomenclatural notes on *Psilanthus*, including *Coffea* sect. *Paracoffea* (Rubiaceae tribe Coffeae). *Kew Bulletin* 42(2): 453-460.
- _____; Verdcourt, B. 1988. *Coffea*. In *Flora of Tropical East Africa. Rubiaceae* (Part 2). Ed. por R.M. Polhill. Rotterdam, Países Bajos, A.A. Balkema. p. 703-723.
- Cárdenas-Murillo, R.; Posada-Ochoa, L. 1984. Observaciones sobre resistencia de seis materiales de *Coffea* al daño del mirador de las hojas (*Leucoptera coffeella* G. M.). *Cenicafé* 35(1): 3-8.

- Carvalho, A. 1946. Distribuição geográfica e classificação botânica do gênero *Coffea* com referência especial à espécie *Arabica*. Bolétim da Superintendência dos Serviços do Café 21(229): 174-180.
- _____. 1988. Principles and practice of coffee plant breeding for productivity and quality factors: *Coffea arabica*. In *Coffee*, volume 4: Agronomy. Ed. por R.J. Clarke y R. Macrae. Londres, Reino Unido, Elsevier Applied Science. p. 129-165.
- _____.; Ferwerda, F.P.; Frahm-Leliveld, J.A.; Medina, P.M.; Mendes, A.J.T.; Monaco, L.C. 1969. *Coffee*. In *Outlines of perennial crop breeding in the Tropics*. Ed. por F.P. Ferwerda y F. Wit Wageningen, Países Bajos, Veenman & Zonen NV. p. 189-241.
- Charmetant, P.; Le Pierres, D.; Yapo, A. 1991. Evaluation d'hybrides Arabusta F1 (caféiers diploïdes doublés x *Coffea arabica*) en Côte-d'Ivoire de 1982 à 1989. In 14 Coloquio Científico Internacional sobre el Café, San Francisco, EE.UU., 14-19 de julio, 1991. Vevey, Suiza, ASIC. p. 422-430.
- Charrier, A. 1972. L'intercompatibilité des clones de caféiers cultivés sur la côte est malgache. *Café-Cacao-Thé* 16(2): 111-122.
- _____. 1978. Etude de la structure et de la variabilité génétique des caféiers. Résultats des études et des expérimentations réalisées au Cameroun, en Côte d'Ivoire et à Madagascar sur l'espèce *Coffea arabica* L. collectée en Ethiopie par une mission ORSTOM en 1966. Bulletin IFCC no. 14. Paris, Francia. 100 p.
- _____.; Berthaud, J. 1975. Variation de la teneur en caféine dans le genre *Coffea*. *Café-Cacao-Thé* 19(4): 251-264.
- _____.; Berthaud, J. 1985. Botanical classification of coffee. In *Coffee: botany, biochemistry and production of beans and beverage*. Ed. por M.N. Clifford y K.C. Willson. Londres, Reino Unido, Croom Helm. p. 13-47.
- _____.; Berthaud, J. 1988. Principles and methods in coffee plant breeding: *Coffea canephora* Pierre. In *Coffee*, volume 4 Agronomy. Ed. por R.J. Clarke y R. Macrae. Londres, Reino Unido, Elsevier Applied Science. p. 167-197.
- Chevalier, A. 1929. La culture du caféier dans les colonies françaises par les Européens et par les Indigènes. *Comunicaciones y Actas de la Academia de las Ciencias coloniales*. Paris, Francia. 17 p.
- _____. 1947. Les caféiers du globe. III) Systématique des caféiers et faux caféiers. Maladies et insectes nuisibles. *Encyclopédie biologique* no. 28(3). Paris, Francia, P. Lechevalier. 356 p.
- _____.; Dagron, M. 1928. Recherches historiques sur les débuts de la culture du caféier en Amérique. *Comunicaciones y Actas de la Academia de las Ciencias Coloniales*. Paris, Francia. 38 p.
- Cros, J. 1996. Implications phylogénétiques des variations de l'ADN chloroplastique chez les caféiers (genres *Coffea* L. et *Psilanthus* Hook. f.). *Colección "Thèse et Documents Microfichés"* no. 147. Paris, Francia, ORSTOM. 160 p.
- _____.; Combes, M.C.; Chabrilange, N.; Duperray, C.; Monnot des Angles, A.; Hamon, S. 1995. Nuclear DNA content in the subgenus *Coffea* (Rubiaceae): inter- and intra-specific variation in African species. *Can. J. Bot.* 73: 14-20.

- Cros, J.; Combes, M.C.; Trouslot, P.; Anthony, F.; Hamon, S.; Charrier, A.; Lashermes, P. 1998. Phylogenetic relationships of *Coffea* species: new evidence based on the chloroplast DNA variation analysis. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 9: 109-117.
- Dufour, M.; Anthony, F.; Bertrand, B.; Eskes, A.B. 1997. Identification de caféiers mâle-stériles de *Coffea arabica* au CATIE, Costa Rica. *Plantations, Recherche, Développement* 4(6): 401-407.
- Dussert, S.; Chabrilange, N.; Engelmann, F.; Anthony, F.; Noirot, M.; Hamon, S. 1997. *In vitro* conservation of coffee (*Coffea* spp.) germplasm. In *Conservation of genetic resources in vitro*, Volume 1. Ed. por M.K. Razdan y E.C. Cocking. Nueva York, EE.UU., Science Publishers., p. 287-305.
- Eskes, A.B. 1983. Incomplete resistance to coffee leaf rust (*Hemileia vastatrix*). Tesis de doctorado. Universidad de Agricultura, Wageningen, Países Bajos. 140 p.
- _____. 1989. Identification, description and collection of coffee types in P.D.R. Yemen. Informe de recolección. Montpellier, Francia, CIRAD. 22 p. + anexos. Documento interno.
- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación). 1968. FAO coffee mission to Ethiopia 1964-1965. Informe de recolección. Roma, Italia, FAO. 200 p.
- Gul, S.L.; Berry, D.; Bieysse, D. 1990. Recherche sur la résistance incomplète à *Hemileia vastatrix* Berk et Br. dans un groupe de génotypes de *Coffea arabica* L. d'origine éthiopienne. *Café-Cacao-Thé* 34(2): 105-133.
- Grassias, M.; Kammacher, P. 1975. Observations sur la conjugaison chromosomique de *Coffea arabica* L.. *Café-Cacao-Thé* 19(3): 177-190.
- Guerreiro Filho, O. 1992. *Coffea racemosa* Lour. une revue. *Café-Cacao-Thé* 36(3): 171-186.
- _____.; Medina Filho, H.P. 1991. Fontes de resistência ao bicho mineiro, *Perileucoptera coffecella* em *Coffea* spp. *Bragantia* 50(1): 45-55.
- Guillaumet, J.L.; Halle, F. 1978. Echantillonnage du matériel récolté en Ethiopie. *Boletín.F.C.C.* 14: 13-18.
- Hamon, S.; Anthony, F.; Le Pierres, D. 1984. La variabilité génétique des caféiers spontanés de la section *Mozambicoffea* A. Chev. 1) Précisions sur deux espèces affines: *Coffea pseudozanguebariae* Bridson et C. sp. A Bridson. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris, Francia. Adansonia* 2: 207-223.
- IPGRI. 1996. Descriptores del café (*Coffea* spp. y *Psilanthus* spp.). Roma, Italia. 36 p.
- Jones, P.A. 1956. Notes on the varieties of *Coffea arabica* in Kenya. *Monthly Bulletin of the Coffee Board of Kenya* 21: 305-309.
- Krug, C.A.; Mendes, J.E.T. 1940. Cytological observations in *Coffea*. *J. Genetics* 39(2): 189-203.
- _____.; Mendes, J.E.T.; Carvalho, A. 1939. Taxonomia de *Coffea arabica* L.: descrição das variedades e formas encontradas no Estado de São Paulo. *Bolétim Técnico* no. 62. Sao Paulo, Brasil, Instituto Agrônômico do Estado em Campinas. 55 p. + anexos.

- Kushalappa, C.A.; Eskes, A.B. 1989. Advances in coffee rust research. *Annu. Rev. Phytopathol.* 27: 503-531.
- Lashermes, P.; Couturon, E.; Moreau, N.; Paillard, M.; Louarn, J. 1996a. Inheritance and genetic mapping of self-sterility in *Coffea canephora* Pierre. *Theor. Appl. Genet.* 93: 458-462.
- _____; Cros, J.; Combes, M.C.; Trouslot, P.; Anthony, F.; Hamon, S.; Charrier, A. 1996b. Inheritance and restriction fragment length polymorphism of chloroplast DNA in the genus *Coffea* L.. *Theor. Appl. Genet.* 93: 626-632.
- _____; Trouslot, P.; Anthony, F.; Combes, M.C.; Charrier, A. 1996c. Genetic diversity for RAPD markers between cultivated and wild accessions of *Coffea arabica*. *Euphytica* 87: 59-64.
- _____; Agwanda, C.O.; Anthony, F.; Combes, M.C.; Trouslot, P.; Charrier, A. 1997a. Molecular marker-assisted selection: a powerful approach for coffee improvement. In 17 Coloquio Científico Internacional sobre el Café. Nairobi, Kenia, 21-25 de julio, 1997. Vevey, Suiza, ASIC. p. 474-480.
- _____; Combes, M.C.; Trouslot, P.; Charrier, A. 1997b. Phylogenetic relationships of coffee-tree species (*Coffea* L.) as inferred from ITS sequences of nuclear ribosomal DNA. *Theor. Appl. Genet.* 94: 947-955.
- Lebrun, J. 1941. Recherches morphologiques et systématiques sur les caféiers du Congo. *Mémoires XI (3)*. Bruselas, Bélgica, Instituto Real Colonial Belga. 184 p.
- Le Pierres, D. 1995. Etude des hybrides interspécifiques tétraploïdes de première génération entre *Coffea arabica* et les caféiers diploïdes. Tesis de doctorado. Universidad Paris-Sud (Orsay), Francia. 298 p.
- _____; Anthony, F. 1980. Les hybrides interspécifiques hexaploïdes *Coffea arabica* x *C. canephora* : influence du milieu et de la structure génétique sur les potentialités agronomiques. *Café-Cacao-Thé* 24(4): 291-296.
- _____; Charmetant, P.; Yapo, A.; Leroy, T.; Couturon, E.; Bontems, S.; Tehe, H. 1989. Les caféiers sauvages de Côte d'Ivoire et de Guinée : bilan des missions de prospections effectuées de 1984 à 1987. In 13 Coloquio Científico Internacional sobre el Café. Paipa, Colombia, 21-25 de agosto, 1989. Vevey, Suiza, ASIC. p. 420-428.
- Leroy, J.F. 1962. Prospection des caféiers sauvages. Rapport préliminaire sur une mission scientifique à Madagascar et aux Iles Mascareignes (27 avril-15 juillet 1962). *J. Agric. Trop. et Bot. Appl.* 9: 211-249.
- _____. 1963. Sur les caféiers sauvages des Iles Mascareignes. *C. R. Acad. Sci. Paris* 256: 2897-2899.
- _____. 1972a. Prospection des caféiers sauvages de Madagascar : deux espèces remarquables (*Coffea tsirananae* N. SP., *C. kianjavatensis* N. SP.). *Adansonia* 2, 12(3): 317-328.
- _____. 1972b. Prospections des caféiers sauvages de Madagascar : sur deux espèces sympatriques du Nord. *Adansonia* 2, 12(3): 345-358.

- Leroy, T.; Paillard, M.; Royer, M.; Spiral, J.; Berthouly, M.; Tessereau, S.; Legavre, T.; Altosaar, I. 1997. Introduction de gènes d'intérêt agronomique dans l'espèce *Coffea canephora* Pierre par transformation avec *Agrobacterium* sp. In 17 Coloquio Científico Internacional sobre el Café. Nairobi, Kenia, 21-25 de julio, 1997. Vevey, Suiza, ASIC. p. 439-446.
- Louarn, J. 1992. La fertilité des hybrides interspécifiques et les relations génomiques entre caféiers diploïdes d'origine africaine (genre *Coffea* L. sous-genre *Coffea*). Tesis de doctorado. Universidad de Paris-Sud (Orsay), Francia. 200 p.
- _____. 1993. Structure génétique des caféiers africains diploïdes basée sur la fertilité des hybrides interspécifiques. In 15 Coloquio Científico Internacional sobre el Café. Montpellier, Francia, 6-11 de junio, 1993. Vevey, Suiza, ASIC. p. 243-252.
- Mazzafera, P.; Carvalho, A. 1992. Breeding for low seed caffeine content of coffee (*Coffea* L.) by interspecific hybridization. *Euphytica* 59: 55-60.
- Medina Filho, H.P.; Carvalho, A.; Medina, D.M. 1977a. Germoplasma de *C. racemosa* e seu potencial no melhoramento do cafeeiro. *Bragantia* 36: 43-46.
- _____.; Carvalho, A.; Monaco, L.C. 1977b. Observações sobre a resistência do cafeeiro ao bicho mineiro. *Bragantia* 36: 131-137.
- Michelmore, R.W.; Paran, I.; Kesseli, R.V. 1991. Identification of markers linked to disease-resistance genes by bulked segregant analysis: a rapid method to detect markers in specific genomic regions by using segregating populations. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 88: 9828-9832.
- Montagnon, C.; Leroy, T. 1993. Résultats récents sur la résistance de *Coffea canephora* à la sécheresse, à la rouille orangée et au scolyte des branchettes en Côte-d'Ivoire. In 15 Coloquio Científico Internacional sobre el Café. Montpellier, Francia, 6-11 de junio, 1993. Vevey, Suiza, ASIC. p. 309-317.
- Namur (de), C.; Couturon, E.; Sita, P.; Anthony, F. 1987. Rapport d'une mission de prospection des caféiers sauvages du Congo. In 12 Coloquio Científico Internacional sobre el Café. Montreux, Suiza, 29 de junio-3 de julio, 1987. Vevey, Suiza, ASIC. p. 397-404.
- Ornano (d'), M.; Chassevent, F.; Pougneaud, S. 1965. Composition et caractéristiques chimiques de *Coffea* sauvages de Madagascar. 1) Recherches préliminaires sur leur teneur en caféine et isolement de la cafamarine. In 2 Coloquio Internacional sobre la Química de los Cafés Verdes, Tostados y sus Derivados. París, Francia, 3-7 de mayo, 1965. Vevey, Suiza, ASIC. p. 131-144.
- Orozco Castillo, F.J. 1989. Utilización de los híbridos triploides en el mejoramiento genético del café. In 13 Coloquio Científico Internacional sobre el Café. Paipa, Colombia, 21-25 de agosto, 1989. Vevey, Suiza, ASIC. p. 485-495.
- Orozco-Castillo, C.; Chalmers, K.J.; Waugh, R.; Powell, W. 1994. Detection of genetic diversity and selective gene introgression in coffee using RAPD markers. *Theor. Appl. Genet.* 87: 934-940.
- Paillard, M.; Lashermes, P.; Petiard, V. 1996. Construction of a molecular linkage map in coffee. *Theor. Appl. Genet.* 93: 41-47.

- Perrard, O. 1993. Graine sans frontières. *Géo* 176: 140-143.
- Phillips-Mora, W.; Rodríguez, H.; Fritz, P.J. 1995. Marcadores de ADN: teoría, aplicaciones y protocolos de trabajo con ejemplos de investigaciones en cacao (*Theobroma cacao*). Serie técnica, no. 252. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 183 p.
- PROMECAFE. 1996. Primer informe de actividades del proyecto regional de mejoramiento genético del café. Informe de actividades. Ciudad de Guatemala, Guatemala. 95 p. Documento interno.
- _____. 1997. Segundo informe de actividades del proyecto regional de mejoramiento genético del café. Informe de actividades. Ciudad de Guatemala, Guatemala. 96 p. Documento interno.
- Rakotomalala, J.J.; Cros, E.; Charrier, A.; Anthony, F.; Noirot, M. 1993. Marqueurs biochimiques de la diversité des caféiers. In 15 Coloquio Científico Internacional sobre el Café. Montpellier, Francia, 6-11 de junio, 1993. Vevey, Suiza, ASIC. p. 47-55.
- Rodrigues Jr., C.J. 1980. Resistance to *Hemileia vastatrix* Berk. & Br. of some *Mozambicoffea* coffee species. In 9 Coloquio Científico Internacional sobre el Café. Londres, Reino Unido, 16-20 de junio, 1980. Vevey, Suiza, ASIC. p. 663-665.
- RODRIGUES Jr. C.J., BETTENCOURT A.J., RIJO L., 1975. Races of the pathogen and resistance to coffee rust. *Annual Review of Phytopathology* 13: 49-70
- _____; Varzea, V.M.; Medeiros, E.F. 1992. Evidence for the existence of physiological races of *Colletotrichum coffeanum* Noack *sensu* Hindorf. *Kenya Coffee* 57(672): 1417-1420.
- Stoffelen, P. 1998. *Coffea* and *Psilanthus* (Rubiaceae) in tropical Africa: a systematic and palynological study, including a revision of the West and Central African species. Tesis de doctorado. Universidad Católica de Louvain, Bélgica. 270 p.
- Tanksley, S.D. 1993. Mapping polygenes. *Ann. Rev. Genet.* 27: 205-233.
- Thomas, A.S. 1942. The wild Arabica coffee on the Boma Plateau of Anglo-Egyptian Sudan. *Empire Journal of Experimental Agriculture* 10: 207-212.
- Van der Vossen, H.A.M. 1985. Coffee selection and breeding. In *Coffee: botany, biochemistry and production of beans and beverage*. Ed. por M.N. Clifford y K.C. Willson. Londres, Reino Unido, Croom Helm. p. 48-96.

Glosario

Alotetraploide	Resultado de la unión de los gametos provenientes de dos especies diploides. El prefijo "alo" indica que lotes de cromosomas no homólogos están presentes.
Aminoácido	Constituyente de las proteínas, en particular de las enzimas que catalizan las reacciones celulares. Las proteínas guardan unos veinte aminoácidos. Su secuencia está determinada por la secuencia de las bases del AND.
Autogamia (adj.: autógeno)	Modo de reproducción que permite al polen de una planta (autopolen) fecundar sus óvulos.
Autoincompatibilidad	Imposibilidad de una planta para utilizar su polen (autopolen) para fecundar sus óvulos.
Autotetraploide	Resultado de la duplicación cromosómica de una célula diploide normal. Un autotetraploide posee cuatro lotes de cromosomas homólogos.
Duplicación cromosómica	Duplicación del número de cromosomas.
Fenotipo (adj.: fenotípico)	Conjunto de caracteres de un individuo, condicionados por su genotipo y el medio ambiente.
Gen	Segmento de ácido nucleico que contiene las regiones transcritas en ARN y las regiones reguladoras adyacentes. A cada gen se asocia una función fisiológica que contribuye a formar el fenotipo del individuo.
Genoma (adj.: genómico)	Conjunto del material nucleico hereditario (genes) de una célula.
Genotipo (adj.: genotípico)	Conjunto de la información genética (genes) de un organismo.
Grupo de ligamiento	Conjunto de loci que aparecen ligados por análisis de su transmisión hereditaria. Los genes agrupados así son generalmente vecinos en el mismo cromosoma.
Heterocigosis	Variabilidad producida por la presencia de alelos diferentes en el genoma.

Heterósidos diterpenos	Compuestos del metabolismo secundario que alteran la calidad organoléptica del café.
Introgresión (adj.: introgresado)	Transferencia de uno o varios genes de un genoma en otro, generalmente de un genoma silvestre a un genoma cultivado.
Locus (pl.: loci)	Sitio que se puede localizar en los cromosomas.
Meiosis	Etapas del ciclo sexual por el cual una célula diploide ($2n$ cromosomas) produce cuatro células haploides (n), llamadas gametos.
Monogénico	Carácter determinado por un único gen.
Nivel de ploidía	Número de lotes de cromosomas aportado por cada progenitor. Una célula diploide contiene un lote provisto por el progenitor hembra y un lote, llamado "homólogo", provisto por el progenitor macho.
Poligénico	Carácter determinado por varios genes.
Polimorfismo (adj.: polimórfico)	Variaciones genéticas entre individuos.
Recombinación	Proceso de aparición de nuevas combinaciones de caracteres (o alelos) en una descendencia, diferentes que sus padres. La mayoría de las recombinaciones se producen por intercambios de material genético (ADN) entre las dos cromátidas de los cromosomas homólogos, durante la meiosis.
Secuenciar	Determinación del orden de nucleótidos de un ácido nucleico.
Segregación (adj.: segregante)	Separación de dos alelos de un mismo gen durante la meiosis.

Abreviaciones

AND	Ácido desoxiribonucleico
ADNcp	Ácido desoxiribonucleico cloroplástico
ADNr	Ácido desoxiribonucleico ribosómico
ARN	Ácido ribonucleico
ARNr	Ácido ribonucleico ribosómico
CBD	Antracnosis de los frutos (coffee berry disease)
CM	Centi-Morgan
MS	Materia seca
PCR	Reacción de polimerización en cadena (polymerase chain reaction)
QTL	Loci de caracteres cuantitativos (quantitative trait loci)
RAPD	ADN polimórfico amplificado al azar (random amplified polymorphic DNA)
RFLP	Polimorfismo de longitud de fragmentos de restricción (restriction fragment length polymorphism)
var.	Variedad botánica



DESAFIOS DE LA CAFICULTURA EN CENTROAMERICA



**Editores: Benoît Bertrand
Bruno Rapidel**

© Centro de Cooperación Internacional de Investigación Agrícola para el Desarrollo (CIRAD) de Francia.
Mayo, 1999.

Derechos reservados. Prohibida la reproducción total o parcial de este documento sin autorización escrita del CIRAD y el IICA.

Las ideas y los planteamientos contenidos en los artículos firmados son propios de los autores y no representan necesariamente el criterio del CIRAD y el IICA.

Benoît Bertrand y Bruno Rapidel fueron responsables de la edición y la corrección estilística y bibliográfica de este documento. La Editorial Agroamérica, por medio de la Unidad de Edición y Traducción, fue responsable de la coordinación del proceso de producción y de la revisión de galeras y artes finales, y por medio de la Unidad de Diseño, Diagramado, Impresión y Encuadernación, del diseño de portada, diagramación, montaje, confección de artes, fotomecánica, impresión y encuadernación.

Fotografía de portada: Reinhold Muschler, GTZ.

Desafíos de la caficultura en Centroamérica / ed. por Benoît Bertrand y Bruno Rapidel. — San José, C.R. : IICA. PROMECAFE : CIRAD : IRD : CCCR.FRANCIA, 1999.
x, 496 p. ; 23 cm.

ISBN 92-9039-391-2

1. Café-América Central. 2. Sostenibilidad. I. Bertrand, B. ed. II. Rapidel, B., ed. III. IICA.PROMECAFE. IV. CIRAD. V. IRD. VI. CCCR.FRANCIA. VII. Título.

AGRIS
F01

DEWEY
633.73

ISBN 92-9039-391 2

Mayo, 1999
San José, Costa Rica

