



CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL
DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA

ESCUELA DE POSGRADO

Efecto de la condición química del suelo y de la fertilización sobre la incidencia, severidad y resistencia fisiológica de plantas de café a la roya (*Hemileia vastatrix*)

Por:

Sindy Mariela Lagos Molina

Tesis sometida a consideración de la Escuela de Posgrado
como requisito para optar por el grado de

Magister Scientiae en Sistemas Agrícolas Sostenibles

Turrialba, Costa Rica, 2014

Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por la División de Educación y el Programa de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del estudiante, como requisito parcial para optar por el grado de

MAGISTER SCIENTIAE EN SISTEMAS AGRÍCOLAS SOSTENIBLES

FIRMANTES:



Jacques Avelino, Ph.D.
Director de tesis



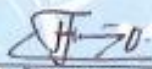
Reinhold Muschler, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Clementine Allinne, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Rolando Cerda, M.Sc.
Miembro Comité Consejero



Francisco Jiménez, Dr. Sc.
Decano Programa de Posgrado



Sindy Mariela Lagos Molina
Candidata

DEDICATORIA

A Dios por estar siempre conmigo, por cumplir sus promesas en mi vida.

Al mi hija Lucía Valentina Suazo Lagos, por ser mi mayor inspiración en cada meta propuesta. Te amo princesa hermosa eres la rosa sin espinas en mi vida.

A mi madre María Lucía Molina y mis hermanos Jorge Lagos y Oscar Andrés Lagos. Gracias a ustedes he logrado esta meta.

A mi colega Karla Ponciano (Guatemala) por tenerme presente en sus oraciones y estar conmigo en buenos y malos momentos.

AGRADECIMIENTO

A Dios por cumplir sus promesas en mi vida, por darme más de lo que mi mente pudo imaginar.

Al Servicio de Intercambio Alemán DAAD por apoyarme financieramente en mis estudios en CATIE y ayudar a que este sueño se haya hecho posible.

Al programa MAP-Noruega por financiar parte de mis estudios en CATIE.

A mi asesor de tesis Jacques Avelino Ph.D. No hay palabras para describir el enorme esfuerzo que ha puesto para que sus alumnos hagan el mejor trabajo posible. Sin duda alguna trabajar con él fue una gran experiencia en mi vida. Dios le permita seguir influyendo académicamente en la vida de muchos estudiantes.

A Allan Erazo MS.c., Ángel Trejo Ing., Arnold Pineda Ing., Napoleón Matute Ing., Besy Martínez Ing., Fany Díaz, Martha Rosales, Yolibeth Pineda, Francisca y Yojana López del Instituto Hondureño del café IHCAFE por apoyarme en el trabajo de campo, brindarme su amistad y conocimientos.

A Pablo Ruíz Ing. de Protcafes por colaborar con información técnica para el estudio.

Al grupo de colegas que trabajó con la roya del café: Jimmy Pico Rosado (Ecuador), Rogelio Villarreyra (Nicaragua) y Eduardo Granados (Costa Rica).

A mis colegas y amigos, especialmente a: Eveling Ramos, Jenny Cárdenas, Lesli Chacón, Miryam Pinoargote, José Ochoa, Irina Narváez, Nazareth Bogarín, Oriana Ovalle, Dorita Villalobos, y Astrid Gómez.

CONTENIDO

DEDICATORIA	III
AGRADECIMIENTO	IV
CONTENIDO	V
Lista de figuras	VII
Lista de cuadros	IX
LISTA DE ACRÓNIMOS	X
RESUMEN	XI
1. INTRODUCCIÓN GENERAL	1
1.1 Objetivos e hipótesis	3
1.1.1 Objetivo específicos	3
1.1.2. Hipótesis del estudio	3
1.2 Marco referencial	4
1.2.1 Patógenos biotróficos y necrotróficos	4
1.2.2 Diversidad genética del café y la roya	4
1.2.3 Biología del patógeno	6
1.2.3.1 Dispersión, deposición, germinación y penetración de la roya en la hoja	6
1.2.3.2 Colonización y esporulación de la roya	7
1.2.4 Biología de la roya y factores que la afectan	8
1.2.4.1 Efectos del patógeno en la epidemiología de la roya	9
1.2.4.2 Efectos del clima en la epidemiología de la roya	9
1.2.4.3 Efectos del manejo en la epidemiología de la roya	9
1.2.4.4 Efectos del suelo y fertilización en la epidemiología de la roya	10
1.3 Principales resultados	11
1.4 Principales conclusiones	12
2 ARTÍCULO I	47
2.1 Resumen	47
2.2 Introducción	48
2.3 Materiales y métodos	50
2.3.1 Descripción del área de estudio	50
2.3.2 Tipos de productor y sistemas de manejo	51
2.3.3 Número de cafetales y delimitación de parcelas	51
2.3.4 Metodologías empleadas para las evaluaciones en campo	53
2.3.4.1 Metodologías para evaluaciones de la roya	53
2.3.4.2 Metodologías para evaluaciones de suelo y fertilización	54
2.3.4.3 Metodologías empleadas para evaluaciones de Manejo	54
2.3.4.4 Metodologías empleadas para evaluaciones de producción	55
2.3.4.5 Metodologías empleadas para evaluaciones de topografía	55
2.3.5 Cálculos para las variables en estudio	55
2.3.5.1 Variables de la roya	55
2.3.5.2 Variables de suelos y fertilización	56

2.3.5.3	Variables de manejo	56
2.3.5.4	Variables de producción	57
2.3.6	Métodos estadísticos	58
2.3.6.1	Métodos estadísticos para el objetivo específico uno: relación entre la sombra de los cafetales y la condición química del suelo	58
2.3.6.2	Métodos estadísticos para el objetivo específico dos: efecto del suelo y la fertilización sobre la roya anaranjada	59
2.4	Resultados	61
2.4.1	Generalidades sobre los cafetales muestreados	61
2.4.2	Resultados del objetivo específico uno: relación entre la sombra de los cafetales y la condición química del suelo	61
2.4.3	Resultados del objetivo específico dos: efecto del suelo y la fertilización sobre el crecimiento del café e impacto de la roya	63
2.4.3.1	Efectos de asociaciones de variables y su impacto en la roya anaranjada	67
2.4.3.2	Efectos individuales de variables y su impacto en la roya anaranjada	73
2.4.3.3	Efectos generales individuales y de asociaciones de variables y su impacto en la roya anaranjada	75
2.5	Discusión	76
2.5.1	Relación entre la sombra, el suelo y la roya	76
2.5.1.1	Relación sombra y suelo	76
2.5.1.2	Relación sombra y roya	78
2.5.2	Relación entre el suelo, la fertilización y la roya	79
2.5.2.1	Relación entre el nitrógeno aplicado al suelo y foliar con el crecimiento del café y la roya anaranjada	79
2.5.2.2	Relación entre el fósforo aplicado al suelo respecto al crecimiento del café y la roya anaranjada	80
2.5.2.3	Relación entre el potasio del suelo con respecto al crecimiento del café y su efecto en la roya anaranjada	81
2.5.2.4	Relación entre el calcio del suelo respecto al crecimiento del café y su efecto en la roya anaranjada	82
2.5.2.5	Relación entre aplicaciones de cobalto foliar y la incidencia de la roya anaranjada	82
2.5.2.6	Relación entre el azufre de aplicaciones foliares y hierro y zinc de los suelos con respecto al crecimiento del café	83
2.5.3	Relación entre la elevación y la producción respecto al crecimiento del café y su efecto sobre la roya	84
2.5.4	Relación entre el sistema de manejo del cafetal y la roya	85
2.5.5	Algunas consideraciones para mejorar el manejo y diseño de los cafetales	86
2.6	Conclusiones y recomendaciones	87
2.6.1	Conclusiones de la relación entre la sombra y la condición química del suelo	87
2.6.2	Conclusiones sobre la interacción entre la condición química del suelo y la fertilización sobre la roya a través del crecimiento y de la resistencia fisiológica	87
2.6.3	Recomendaciones para el manejo de la roya	87
2.6.4	Recomendaciones para futuros estudios relacionados a la sombra y contenido de nutrientes en el suelo	88
2.6.5	Recomendaciones para futuros estudios de fertilización y su efecto sobre la roya	88

Lista de figuras

FIGURA 1. CICLO INFECCIOSO DE <i>HEMILEIA VASTATRIX</i> EN PLANTAS DE CAFÉ (AGRIOS 2005)	8
FIGURA 2. CICLO DE VIDA DE <i>HEMILEIA VASTATRIX</i> (LÍNEAS CONTINUAS) Y FACTORES QUE LA AFECTAN (LÍNEA PUNTEADA) TOMADO DE (AVELINO Y RIVAS 2013).....	11
FIGURA 3. CALENDARIO DEL CICLO DEL CULTIVO DEL CAFÉ EN HONDURAS, QUE COMPRENDE LOS PERÍODOS DE: FLORACIÓN (1), CRECIMIENTO VEGETATIVO, FRUCTIFICACIÓN Y MADURACIÓN DEL FRUTO (2) Y COSECHA (3). ASÍ MISMO INCLUYE EL PERÍODO DE LLUVIAS Y EL MÁXIMO DESARROLLO DE LA ROYA EN EL AÑO. TOMADO DE IHCAFE 2014 Y ADAPTADO...	50
FIGURA 4. UBICACIÓN GEOGRÁFICA DE LAS PARCELAS MUESTREADAS EN EL ESTUDIO POR ALDEA, MUNICIPIO Y DEPARTAMENTO ASÍ COMO ELEVACIONES (MSNM) EN LAS ZONAS MUESTREADAS.....	52
FIGURA 5. DELIMITACIÓN Y UBICACIÓN DE PARCELAS 8 SUCOS DE 15 PLANTAS (240m ²): EN LUGARES DE MAYOR Y MENOR COBERTURA DE SOMBRA. PUNTOS EN NEGRILLA CORRESPONDEN A PLANTAS MARCADAS PARA LAS MEDICIONES DE ROYA Y CERCANO A LAS MISMAS SUB-MUESTREO DE SUELOS.	52
FIGURA 6. MÉTODO PARA EVALUAR EL CRECIMIENTO DEL CAFÉ Y SEVERIDAD DE LA ROYA, PROPUESTO POR KUSHALAPPA Y CHAVES (1980), AJUSTADA POR ALLINNE (2013). EN LA PRIMERA FILA, EL PRIMER NÚMERO REPRESENTA EL ÁREA TOTAL DE HOJAS EN CADA NUDO (EN DECENAS DE CM ²). LA SEGUNDA FILA Y LETRAS REPRESENTAN EL NÚMERO DE LESIONES SEGÚN TAMAÑO. [TOMADO DE (LÓPEZ 2010) Y MODIFICADO EN 2013].....	53
FIGURA 7. ESCALA DE EVALUACIÓN VISUAL DE DEFOLIACIÓN. EL VALOR (0) CORRESPONDE A PLANTAS CON DEFOLIACIÓN NORMAL, PRODUCTO DE LA SENESCENCIA FISIOLÓGICA NATURAL DE LAS HOJAS, (1) DEFOLIACIÓN LEVE, MANIFESTADA SOBRE TODO EN LA PARTE BAJERA DE LA PLANTA, (2) DEFOLIACIÓN MODERADA, MANIFESTADA MAYORMENTE EN EL ESTRATO MEDIO Y BAJO DE LA PLANTA, (3) DEFOLIACIÓN ALTA, PÉRDIDA CASI COMPLETA DE HOJAS DE ESTRATOS INFERIOR Y MEDIO COMBINADA CON MUERTE DE ÁPICES DE CRECIMIENTO Y CAÍDA DE HOJAS EN PARTES ALTAS Y (4) DEFOLIACIÓN MUY ALTA, PÉRDIDA DE HOJAS EN TRES ESTRATOS DE LA PLANTA Y MUERTE PRONUNCIADA DE ÁPICES EN LA PARTE ALTA	54
FIGURA 8. PUNTOS DE LECTURA DE SOMBRA DENTRO DE CADA PARCELA (CUATRO EXTREMOS Y UNO CENTRAL). PARA CADA PUNTO DE MEDICIÓN DE SOMBRA SE TOMARON CUATRO DIRECCIONES OPUESTAS.	55
FIGURA 9. DIAGRAMA DEL ANÁLISIS ESTADÍSTICO DEL ESTUDIO. ENTRADAS INICIALES (VARIABLES EN CUADROS EN NARANJA), ANÁLISIS REALIZADOS (CUADROS VERDES), SALIDAS Y RESULTADOS DEL ANÁLISIS (CUADROS AZULES). EN OCASIONES LAS SALIDAS LLEVARON A OTROS TIPOS DE ANÁLISIS.	61
FIGURA 10. DENDROGRAMA DE LOS GRUPOS DE SOMBRA DE LAS PARCELAS REALIZADA CON LA DISTANCIA EUCLIDEA Y EL MÉTODO WARD.....	62
FIGURA 11. REPRESENTACIÓN DE LOS DOS PRIMEROS EJES DE UN ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES (ACP), REALIZADO CON LA INCIDENCIA DE ROYA (% LÍNEAS ROJAS) COMO VARIABLE EXPLICATIVA Y VARIABLES ASOCIADAS EN ESPACIO DE LAS PARCELAS (NÚMEROS AZULES). A MAYOR VALOR DE LAS CURVAS EN ROJO MAYOR INCIDENCIA.	68
FIGURA 12. REPRESENTACIÓN DE LOS DOS PRIMEROS EJES DE UN ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES (ACP), REALIZADO CON EL PORCENTAJE DE PÉRDIDA DE HOJAS POR RAMA (% LÍNEAS ROJAS) COMO VARIABLE EXPLICATIVA Y VARIABLES ASOCIADAS EN ESPACIO DE PARCELAS (NÚMEROS AZULES). A MAYOR VALOR DE LAS CURVAS EN ROJO MAYOR PORCENTAJE DE PÉRDIDA DE HOJAS POR RAMA.	69
FIGURA 13. REPRESENTACIÓN DE LOS DOS PRIMEROS EJES DE UN ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES (ACP), REALIZADO CON EL CRECIMIENTO DEL CAFÉ (NUDOS NUEVOS/RAMA, LÍNEAS ROJAS) COMO VARIABLE EXPLICATIVA Y VARIABLES ASOCIADAS EN ESPACIO DE PARCELAS (NÚMEROS AZULES). A MAYOR VALOR DE LAS CURVAS EN ROJO MAYOR CRECIMIENTO DE LAS RAMAS DEL CAFÉ.	70
FIGURA 14. REPRESENTACIÓN DE LOS DOS PRIMEROS EJES DE UN ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES (ACP), REALIZADO CON LA SEVERIDAD DE LA ROYA (% LÍNEAS ROJAS) COMO VARIABLE EXPLICATIVA Y VARIABLES ASOCIADAS EN ESPACIO DE PARCELAS (NÚMEROS AZULES). A MAYOR VALOR DE LAS CURVAS EN ROJO MAYOR SEVERIDAD DE LA ROYA.	71
FIGURA 15. REPRESENTACIÓN DE LOS DOS PRIMEROS EJES DE UN ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES (ACP), REALIZADO CON ÁREA DAÑADA HOJA ENFERMA (CM ² LÍNEAS ROJAS) COMO VARIABLE EXPLICATIVA Y VARIABLES ASOCIADAS EN ESPACIO DE PARCELAS (NÚMEROS AZULES). A MAYOR VALOR DE LAS CURVAS EN ROJO MAYOR ÁREA DAÑADA HOJA ENFERMA.	72

FIGURA 16. REPRESENTACIÓN DE LOS DOS PRIMEROS EJES DE UN ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES (ACP), REALIZADO CON EL ÍNDICE DE DEFOLIACIÓN (% LÍNEAS ROJAS) COMO VARIABLE EXPLICATIVA Y VARIABLES ASOCIADAS EN ESPACIO DE PARCELAS (NÚMEROS AZULES). A MAYOR VALOR DE LAS CURVAS EN ROJO MAYOR ÍNDICE DE DEFOLIACIÓN.	73
FIGURA 17. AJUSTE DE LA REGRESIÓN PARCIAL, DÓNDE, SE DENOTA LA RELACIÓN ENTRE LA EL FÓSFORO DE LA FERTILIZACIÓN Y LA SEVERIDAD DE LA ROYA. RANGO ÓPTIMO DE APLICACIÓN 45-50 KG/HA PLANTAS EN PRODUCCIÓN, LO CUAL ES DEPENDIENTE DEL RESULTADO DEL ANÁLISIS DE CONTENIDO QUÍMICO DEL SUELO.	74
FIGURA 18. AJUSTE DE LA REGRESIÓN PARCIAL, DÓNDE, SE DENOTA LA RELACIÓN ENTRE EL ÁREA DAÑADA POR HOJA ENFERMA Y: A. EL NITRÓGENO DE FERTILIZACIÓN Y B. EL NÚMERO DE INSECTICIDAS (INFLUENCIADO POR NITRÓGENO FOLIAR)...	74
FIGURA 19. AJUSTE DE LA REGRESIÓN PARCIAL, DÓNDE, SE DENOTA LA RELACIÓN ENTRE EL ÍNDICE DE DEFOLIACIÓN Y: A. EL NITRÓGENO DE FERTILIZACIÓN Y B. EL FÓSFORO DE LA FERTILIZACIÓN.	75
FIGURA 20. REPRESENTACIÓN DE LOS DOS PRIMEROS EJES DE UN ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES (ACP), ESPACIO DE VARIABLES RESPUESTA (LÍNEAS AZULES), VARIABLES PREDICTORAS (LÍNEAS NEGRAS) Y PARCELAS (PUNTOS DENTRO DE CURVAS). LAS ÁREAS DE CURVAS MUESTRAN GRUPOS DE PARCELAS DE ACUERDO AL NIVEL DEL IMPACTO DE LA ROYA, VERDE (SEVERAMENTE AFECTADAS), ROJO (AFECTADAS), AMARILLO (INTERMEDIAS) Y GRIS (MENOS AFECTADAS).	76
FIGURA 21. ESQUEMA DE LOS EFECTOS POSITIVOS (FLECHAS VERDES) Y NEGATIVOS (FLECHAS ROJAS) DE LOS ELEMENTOS QUÍMICOS DEL SUELO Y FERTILIZACIÓN SOBRE LA RESISTENCIA FISIOLÓGICA Y EL CRECIMIENTO DEL CAFÉ. ADEMÁS EFECTOS DE LA SUMA DE CONDICIONES POSITIVAS (CUADROS VERDES) Y CONDICIONES NEGATIVAS (CUADROS ROJOS) SOBRE LA ROYA ANARANJADA.	84

Lista de cuadros

CUADRO 1. NÚMERO DE CAFETALES MUESTREADOS EN EL ESTUDIO POR ALDEA, MUNICIPIO Y DEPARTAMENTO.	50
CUADRO 2. LISTA DE GRUPOS, DESCRIPCIÓN DE LAS VARIABLES Y UNIDADES QUE CARACTERIZAN LAS PARCELAS EN EL ESTUDIO.	57
CUADRO 3. CARACTERIZACIÓN DE LOS GRUPOS DE SOMBRA OBTENIDOS A PARTIR DE LA TIPOLOGÍA CON LAS VARIABLES DESCRIPTIVAS DE LAS PARCELAS	63
CUADRO 4. PRUEBA DE SIGNIFICANCIA CON VARIABLES DEL GRUPO DE SUELOS MÁS ASOCIADAS A LA ROYA.....	64
CUADRO 5. PRUEBA DE SIGNIFICANCIA CON VARIABLES DEL GRUPO DE FERTILIZACIÓN MÁS ASOCIADAS A LA ROYA	64
CUADRO 6. PRUEBA DE SIGNIFICANCIA CON VARIABLES DEL GRUPO DE MANEJO MÁS ASOCIADAS A LA ROYA.....	65
CUADRO 7. PRUEBA DE SIGNIFICANCIA CON VARIABLES DEL GRUPO DE TOPOGRAFÍA MÁS ASOCIADAS A LA ROYA	65
CUADRO 8. PRUEBA DE SIGNIFICANCIA CON VARIABLES DEL GRUPO DE PRODUCCIÓN MÁS ASOCIADAS A LA ROYA	66
CUADRO 9. PROMEDIOS DE VARIABLES ELIMINADAS EN LOS MODELOS YA QUE NO SE ASOCIARON A LA ROYA.....	66
CUADRO 10. PRUEBA DE SIGNIFICANCIA CON VARIABLES DE TODOS LOS GRUPOS QUE MÁS SE ASOCIARON A LAS VARIABLES DE CRECIMIENTO Y RESISTENCIA FISIOLÓGICA DEL HOSPEDERO A LA ROYA EN EL ESTUDIO	67
CUADRO 11. EFECTOS POSITIVOS Y NEGATIVOS DE VARIABLES PREDICTORAS SOBRE LAS VARIABLES DE CRECIMIENTO Y RESISTENCIA FISIOLÓGICA DEL HOSPEDERO A LA ROYA ..	86

LISTA DE ACRÓNIMOS

CATIE: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza

Ca: calcio

DAAD: Servicio Alemán de Intercambio Académico

Fe: hierro

g: gramo

ha: hectárea

IHCAFE: Instituto Hondureño del Café

K: potasio

kg: kilogramo

l: litro

MAP: Programa Agroambiental Mesoamericano

m: metro

cm: centímetro

meq: miliequivalentes

mm: milímetro

msnm: metros sobre el nivel del mar

N: nitrógeno

OIC: Organización Internacional del Café

P: fósforo

PROMECAFE: Programa Cooperativo Regional para el Desarrollo Tecnológico y la Modernización de la Caficultura de Centroamérica, República Dominicana y Jamaica

PROTCAFES: Programa de Café del Trifinio

ppm: partes por millón

S: azufre

Zn: zinc

°C: grados centígrados

RESUMEN

Se considera que hubo variabilidad en Centroamérica en el impacto de la epidemia de la roya del 2012. Los cafetales menos afectados pudieron haber sido favorecidos por la fertilización, la cual pudo haber ayudado a enfrentar la epidemia. El presente trabajo documenta los efectos de la fertilidad del suelo y la fertilización sobre la roya a través de la resistencia fisiológica y el crecimiento del hospedero. El estudio se realizó entre enero y marzo del 2014 en los departamentos de Copán, Ocotepeque y Santa Bárbara en Honduras, donde se seleccionaron 30 cafetales entre 800 y 1600 msnm. En cada finca, se muestrearon dos parcelas (con mayor y menor sombra). Se hicieron mediciones para variables de roya (incidencia, severidad y área dañada por hoja enferma), de crecimiento (crecimiento de ramas, pérdida de hojas por rama e índice de defoliación). Se tomaron muestras de los suelos para determinar la cantidad de nutrientes, se determinó la topografía (pendiente, elevación, y dirección pendiente), se midió la sombra (porcentaje de cobertura de sombra). Se documentó información para obtener variables de fertilización y manejo (aplicaciones y cantidad de nutrientes aplicados al suelo y foliarmente, fungicidas, herbicidas, insecticidas y limpiezas mecánicas), y de producción (rendimiento y nudos productivos). Se encontró que algunos elementos desfavorecieron a la roya debido al incremento de la resistencia fisiológica y el buen crecimiento del hospedero (sobre todo, P aplicado al suelo); otros debido al buen crecimiento únicamente (K, Zn y Ca en el suelo, S aplicado foliar). Algunos la favorecieron debido al menor crecimiento de ramas (Fe). El N aplicado al suelo y foliarmente tuvo efectos opuestos: incrementando el crecimiento lo cual pudo haber diluido a la roya; pero redujo la resistencia fisiológica al patógeno. El éxito en el manejo de la roya a través de la fertilización consiste en buscar el equilibrio adecuado entre los efectos desfavorables sobre la resistencia fisiológica y los efectos favorables sobre el crecimiento de la planta.

ABSTRACT

It is considered that there has been variability in the impact of the rust in 2012 in Central America. The farms less affected by rust may have been favored by fertilization, which may have helped to face the epidemic. This paper documents the effects of soil fertility and fertilization on rust through physiological resistance and host growth. The study was conducted between January and March 2014 in the departments of Copán, Santa Bárbara and Ocotepeque in Honduras, where 30 coffee farms were selected between 800 and 1600 m. Two plots on each farm (with higher and lower shade cover) were sampled. Measurements for rust variables (incidence, severity and diseased leaf area), host growth (growth of branches, leaf loss per branch and rate of defoliation) were conducted. Soils were sampled to determine the amount of nutrients. Topography (slope, elevation, and slope direction) was determined. Percentage of shade cover was measured. Information on fertilization, management variables (applications and nutrients applied to the soil and foliar, fungicides, herbicides, insecticides and mechanical weeding) and production (yield and productive nodes) was documented. It was found that some elements hampered rust due to increased physiological resistance and good growth of the host (P applied to the soil). Others hampered rust only due to good host growth (K, Zn and Ca in the soil, foliar applied S). Others favored rust due to the lower growth of branches (Fe). The N applied to soil and foliar had opposite effects: it increased host growth which may have diluted rust, but reduced physiological resistance to the pathogen. The successful management of rust through fertilization involves finding the right balance between the adverse effects on physiological resistance and favorable effects on plant growth.

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

La roya anaranjada del café es causada por el hongo *Hemileia vastatrix*. La forma más común de multiplicación y diseminación del patógeno es a través de uredosporas (Avelino *et al.* 1999a). La roya es un parásito obligado que afecta las especies de género *Coffea* siendo *C. arabica* la más atacada (Panstruga 2003; Avelino y Rivas, 2013). Los primeros síntomas de la roya aparecen en el envés de las hojas, por donde penetra el hongo a través de las estomas; dichos síntomas se manifiestan como pequeñas lesiones amarillentas que con el tiempo coalescen y producen uredosporas de color anaranjado (Avelino *et al.*, 1999b). En el haz de la hoja, se visualizan manchas cloróticas; posteriormente, las lesiones se necrosan reduciendo la capacidad fotosintética de la planta. En etapas avanzadas, la enfermedad causa la defoliación de las plantas (Avelino *et al.*, 1999b).

La roya causa pérdidas primarias donde hay muerte lenta de ramas y la cosecha de ese período llega a su fin, pero la muerte de ramas conduce a pérdidas secundarias donde se compromete la producción del siguiente ciclo (Avelino y Rivas 2013). La epidemia de la roya anaranjada del café consiste en dos fases; en primera instancia, se forma el inóculo primario (residuo de infecciones pasadas), el cual es responsable del inicio de la epidemia; la segunda instancia consiste en la repetición del ciclo patológico y formación de inóculo secundario (Avelino y Rivas, 2013). La epidemia de la roya anaranjada puede ser severa incluso con poco inóculo primario, ya que se intensifica con el mayor número de ciclos que se puedan dar en el año, el cual depende de las condiciones adecuadas al patógeno (Avelino, *et al.*, 2006).

Las pérdidas económicas en el mundo debidas a la roya anaranjada han sido desalentadoras desde el primer reporte formal del patógeno en la isla asiática de Ceilán en 1869, actualmente Sri Lanka (Avelino y Rivas, 2013). En 1893, debido a la roya anaranjada, el cultivo del café se volvió imposible en la isla y fue sustituido por el cultivo del té. Ceilán era el tercer productor a nivel mundial de café. En Java y Sumatra la roya redujo la producción de café entre 30 y 50%. En Filipinas, las exportaciones se redujeron a prácticamente nada en 1892 debido a la entrada de la roya en 1889, en ese momento era el cuarto exportador mundial de café (Avelino y Rivas, 2013). Actualmente, el patógeno se encuentra distribuido en las principales regiones productoras de café en el mundo, solamente Australia y Hawái están libres de la enfermedad (Avelino y Rivas, 2013).

América conoció de los efectos de la roya en 1970 debido a su entrada a Brasil. En 1976, se reportó su presencia en Nicaragua. Posteriormente, se distribuyó por el resto de países centroamericanos y México (Avelino y Rivas, 2013). En 1989-90, se dio una epidemia severa de roya en Costa Rica. En 1995-96, Nicaragua tuvo una experiencia similar. El Salvador también sufrió los efectos una epidemia de roya en 2002-03. Por su parte Colombia sufrió una fuerte epidemia entre el 2008 y 2011 (Avelino y Rivas, 2013).

Sin embargo, tras tres décadas de convivir con la roya del café, la cual se consideró de fácil manejo, en el 2012 se desarrolló la epidemia más grave que se ha conocido en la región. En Centroamérica, la roya se manifestó de forma inusual; el ataque fue intenso, lo cual provocó defoliación severa e incluso muerte precoz de ramas y pérdida de frutos y cosecha del mismo

año (Avelino y Rivas 2013). El comportamiento inusual de la roya podría explicarse por los cambios en las temperaturas además de los precios que para octubre del 2013 habían disminuido en 30% en la cosecha del 2012 según reportes de la OIC. Los precios para ese entonces no cubrían los costos de producción de muchos países de Centroamérica. La disminución en los precios generó posiblemente reducción en el manejo de las fincas (Avelino y Rivas 2013).

Las pérdidas reportadas por PROMECAFE en el marco del proyecto “Control de la roya del café en Mesoamérica” fueron de 20% en la cosecha 2012-2013 en la región Centroamericana (Avelino y Rivas 2013). Adicionalmente, se reportó que más de 20% del área de café fue altamente defoliada y la muerte de muchas ramas; por lo cual se tuvo que hacer podas severas que acarrearían más pérdidas para las cosechas 2013-14 y 2014-15 (Avelino y Rivas 2013). Honduras reportó pérdidas de 31% de la cosecha 2012-2013, por lo cual se declaró en estado de emergencia. El Salvador reportó 23%, Guatemala 15%, Costa Rica 5% y Nicaragua 3% (Avelino y Rivas 2013). Honduras también reportó que debido a la epidemia del 2012, 70000 hectáreas requerían podas severas y 32600 no serían productivas entre el año 2012 al 2014 (Avelino y Rivas 2013).

A pesar de que la epidemia del 2012 fue regional, hubo variabilidad de incidencia e impacto en cada una de las zonas afectadas. Esto sugiere que algunas condiciones locales permitieron enfrentar la epidemia de la roya. Dentro de esas condiciones locales posiblemente se encuentre el manejo de las fincas y en especial el manejo nutricional de estas (Avelino y Rivas, 2013). En efecto, Avelino *et al.* (2006) encontró que fincas bien fertilizadas o fincas en suelos fértiles eran menos expuestas a ataques severos de la roya.

Sin embargo, los efectos de la nutrición en plantas y su reacción ante las enfermedades son controversiales y complejos. La nutrición en plantas podría aumentar o reducir la resistencia fisiológica a los patógenos, dependiendo de la forma de atacar de estos (Avelino *et al.*, 2011). También podría afectar las epidemias a través del efecto de la nutrición sobre el crecimiento del hospedero (Ferrandino, 2008).

Algunos patógenos rompen las células de la planta hospedera y se alimentan de los productos de la degradación de estas (parásitos necrotróficos): un ejemplo de ello es ojo de gallo y muerte regresiva de las ramas o antracnosis asociado con *Colletotrichum* spp. (Dordas 2008; Avelino *et al.*, 2011). En cambio otros patógenos necesitan mantener las células del hospedero vivas para alimentarse de ellas (parásitos biotróficos), esto resulta en una asociación íntima hongo planta (Mendgen *et al.* 2000). Las células infectadas mueren al final del ciclo del parásito. En general los parásitos biotróficos están favorecidos por una nutrición adecuada que estimula el metabolismo de las células del hospedero, mientras que los parásitos necrotróficos están desfavorecidos cuando la nutrición vuelve las células más difíciles de degradar (Dordas 2008; Avelino *et al.* 2011).

Un buen manejo nutricional se relaciona con mejor crecimiento de las plantas. En Honduras, la incidencia de la roya en café fue menor en parcelas fertilizadas que las que no lo fueron. Esto se interpretó por el buen crecimiento de las parcelas fertilizadas, lo cual produjo un

efecto de dilución de la enfermedad mediante la incorporación permanente de hojas sanas en el sistema (Avelino *et al.* 2006). Por lo contrario, Savary *et al.* (1995) encontraron que plantas de arroz con altos niveles de nitrógeno tenían mayores ataques de *Rhizoctonia solani* (tizón de la vaina del arroz), en parte por el mayor crecimiento del hospedero y la mayor superficie de contacto entre hojas que permitían un mayor desarrollo de la epidemia. Costa *et al.* (2006) determinaron que una buena nutrición propicia una mayor carga fructífera, pero también una mayor receptividad de la hoja a la roya. Esto podría deberse al contenido de compuestos fenólicos responsables de la protección de las hojas, que se traslocan a los frutos y que es mayor cuando la carga fructífera es alta. López-Bravo *et al.* (2012) también determinaron que a mayor carga fructífera la incidencia de roya en café era mayor.

La epidemia del 2012 en Centroamérica replantea los aspectos de manejo de la enfermedad, entre esos aspectos se encuentra la nutrición del hospedero. Este estudio pretende contribuir a entender los efectos de la calidad del suelo y fertilización sobre la roya anaranjada, tratando de estudiar dos vías de acción: la resistencia fisiológica y el crecimiento del hospedero (Ferrandino, 2008).

1.1 Objetivos e hipótesis

Evaluar el efecto de la condición química del suelo sobre la resistencia o susceptibilidad fisiológica y crecimiento de las plantas de café y su efecto sobre la incidencia y severidad de la roya.

1.1.1 Objetivo específicos

- Determinar la relación entre la sombra de los cafetales y las condiciones químicas del suelo y su efecto sobre la roya anaranjada.
- Determinar la relación entre la condición química del suelo y la fertilización de los cafetales y su efecto sobre la incidencia y severidad de la roya, a través del crecimiento de las plantas en los cafetales.
- Evaluar el efecto de la condición química del suelo y fertilización sobre la resistencia fisiológica de las plantas de café a la roya.

1.1.2. Hipótesis del estudio

- Existe una relación entre la sombra de los cafetales y las condiciones químicas del suelo.
- La relación entre la condición química del suelo y la fertilización en los cafetales podría tener efectos sobre la incidencia y severidad de la roya debido al crecimiento de las plantas en los cafetales.
- La relación entre la condición química del suelo y la fertilización en los cafetales podría tener efectos sobre resistencia fisiológica del café a la roya.

1.2 Marco referencial

1.2.1 Patógenos biotróficos y necrotróficos

Los patógenos obligados o biotróficos como mildiús y royas forman una infección especializada dentro de las células huésped infectadas. Los biotróficos dependen del tejido vivo para su crecimiento y propagación (Panstruga 2003). Según Panstruga (2003), para los biotróficos, el inicio de la patogénesis no difiere de los patógenos necrotróficos; el cual inicia con una adhesión al hospedero. Posteriormente, en los biotróficos, se forma un apresorio, responsable de la penetración a la hoja. Luego se establecen haustorios (hifas especializadas) dentro de las células de las plantas vivas y redirigen el metabolismo del huésped para satisfacer sus necesidades sin causar muerte inmediata de células hospederas, postergando la muerte de estas (Panstruga, 2003; Voegelé y Mendgen, 2011).

Por el contrario, los parásitos necrotróficos causan la muerte de la célula hospedera de forma inmediata o debido a secreciones de toxinas o durante el proceso de la infección (Panstruga 2003). Para Mendgen *et al.* (2000), el hecho de que la célula hospedera no muera durante el proceso infeccioso puede deberse a la capacidad de los biotróficos de evitar ser reconocidos como extraños durante la infección, lo cual activaría reacciones de defensa adquirida en el hospedero. Según Mendgen *et al.* (2000) y Vieira *et al.* (2012), lo anterior está relacionado con proteínas, enzimas y genes de acogida específicos tanto en el hospedero como en el patógeno, lo cual se considera como factores de compatibilidad que son necesarios para que la patogénesis sea exitosa.

En el caso de la roya del café, a medida que el proceso infeccioso se desarrolla y el patógeno logra reproducirse y producir uredosporas, los siguientes ciclos pueden continuar en la misma hoja o no dependiendo de la longevidad de estas. Si la infección continua en la misma hoja, el tamaño del área afectada aumenta; lo cual produce tejido necrótico en la parte donde inició la infección (Voegelé y Mendgen, 2003; Avelino y Rivas, 2013). Si la infección provoca la caída de la hoja al final del ciclo patológico, los siguientes ciclos continúan en hojas nuevas (Agrios 1998). En algunos casos, la caída de las hojas puede ser prematura; lo cual debilita las plantas, genera menor producción y en casos extremos se produce la muerte de ramas (Agrios 1998; Avelino y Rivas, 2013).

1.2.2 Diversidad genética del café y la roya

El café y la roya han coevolucionado especialmente en África, centro de origen del café, esto se afirma debido a observaciones que reportan enorme diversidad en cuanto a la resistencia del café hacia la roya en cafetales silvestres en Etiopía (Avelino y Rivas, 2013). La coevolución se traduce a la existencia de variabilidad genética de la resistencia del hospedero y en cuanto a la virulencia del patógeno al hospedero (Avelino y Rivas, 2013).

Para Crisancho-Ardila *et al.* (2007), la presencia de diversidad de razas de roya en los distintos países productores de café en el mundo es una realidad conocida, incluso es posible que aparezcan nuevas razas del patógeno debido a la actividad de este. El hospedero también

ofrece materiales con amplia gama genes, los cuales se han incluido en algunos programas de mejoramiento, mediante resistencia completa e incompleta (Gil Fagioli *et al.*, 1990).

Un ejemplo de la resistencia completa en café consiste en un grupo de diferenciales para la roya que se desarrolló en el CIFIC (Centro de Investigaciones de la Roya del Café), dichas plantas están compuestas por distintas variedades y diferentes especies de café, poseen entre uno y cinco genes de resistencia a la roya y se clasifican en grupos fisiológicos de resistencia (Rodrigues *et al.*, 1975; Gil Fagioli *et al.*, 1990). La resistencia completa en el café se basa en la teoría “gen a gen” de Flor, es decir los genes de resistencia, se ponen frente a frente, en el patógeno a través de los genes de virulencia. En el café, se conocen nueve genes dominantes responsables de la resistencia específica a la roya (SH1 hasta SH9), que corresponden a nueve factores de virulencia en el patógeno (v1 hasta v9) (Flor, 1956; Silva *et al.*, 2006). De los nueve genes, cuatro han sido identificados en *Coffea arabica* SH1, SH2, SH4 y SH5 (Avelino y Rivas, 2013).

El gen SH5 ha sido identificado en la mayoría de los arábicas cultivados. El gen SH2 se encontró asociado a SH5 en la variedad “Kent” de India, este gen también fue encontrado en otras accesiones. En Etiopía, se encontraron los genes SH1 y SH4 solos y en combinaciones con SH5. El gen de resistencia SH3 se determinó en *C. liberica* (Avelino y Rivas 2013). Eskes (1982) mencionó que la mayoría de estos genes son dominantes (expresan resistencia en hospederos homocigotas y heterocigotos). Sin embargo, el gen SH4 manifestó resistencia completa solamente en hospederos homocigotos en condiciones de baja luminosidad y mostró resistencia parcial en hospederos heterocigotos en condiciones de alta luminosidad. Cabe recalcar que los esfuerzos de mejoramiento con los genes SH1, SH2, SH4, SH5 han presentado problemas de pérdida de resistencia, agronómicos y productivos (Van Der Planck, 1968; Muller, 1984; Rodrigues, 1985). El gen SH3 es una alternativa promisoriosa ya que su resistencia aún no se ha visto anulada en América (Castillo Zapata y Leguizamón Caycedo, 1992; González *et al.*, 2010)

Los genes SH6 al SH9 dieron mejores resultados al inicio. Un ejemplo es el híbrido Timor 832/1 que proviene de una cruce natural entre un *C. arabica* y un *C. canephora* originario de la isla de Timor, este contiene al menos cuatro genes de resistencia identificados en *C. canephora*, lo que lo convirtió en una fuente de resistencia en programas de mejoramiento (Avelino y Rivas 2013). Sin embargo, Gil Fagioli *et al.* (1990) mencionaron que existía el riesgo de que la resistencia de Timor fuera anulada, y de hecho Gil Vallejo (1995) evidenció la presencia de roya en derivados del Timor. Al 2004, 20 razas de roya presentaban virulencia sobre diferentes accesiones de Timor (González *et al.*, 2010).

Las estrategias de mejoramiento en café se hacen más atractivas al incluir en un mismo hospedero la mayor cantidad posible de genes de resistencia, dado que la acción de los genes dominantes se puede romper en función de la diversidad y actividad del patógeno (Avelino y Rivas 2013). En el 2012, se mencionó la existencia de 49 razas de roya (Gichuru *et al.* 2012). La ruptura de la resistencia se debe a que las royas son patógenos que comparado con otros, tienen alto potencial evolutivo el cual se determina genéticamente por: altas tasas de mutaciones, sistemas de reproducción mixtos, alto potencial de flujo de genes dado la

dispersión a largas distancias y alto tamaño efectivo de la población; a ello se sumaría la presión de selección ejercida por el medio ambiente (McDonald y Linde, 2002).

Van Der Planck (1968); Asher y Thomas (1983); Statler y Parlevliet (1987) determinaron otro tipo de resistencia. La resistencia no específica del patotipo, que se expresa cuantitativamente y es de carácter poligénico ya que depende de un gran número de genes menores dispersos en todo el genoma ofreciendo cada uno un pequeño aporte. Esta resistencia se expresa cuantitativamente sobre el proceso infeccioso (número y tamaño de lesiones, cantidad de inóculo), el patógeno se instala pero su impacto es frenado (Gil Fagioli *et al.*, 1990; Castillo y Alvarado, 1997).

Gil Fagioli *et al.* (1990) verificaron la resistencia incompleta a la roya observada en el *Coffea arabica*. El trabajo consistió monitorear la agresividad de varias razas de virulencia para definir mejor las reglas de utilización de los conceptos de resistencia, el material utilizado consistió en un grupo de genotipos de *C. arabica* L. de origen Etíope. Se comprobó la existencia de la resistencia incompleta en *C. arabica*. Gil Fagioli *et al.* (1990) encontraron en la comparación de los genotipos que algunos mostraban disminución de la intensidad de la enfermedad y del porcentaje de manchas, períodos de latencia más largos, procesos infecciosos más lentos, colonizaciones y esporulaciones más débiles. Lo anterior brinda parámetros cuantitativos para la determinación de la resistencia incompleta. En la resistencia incompleta también se puede perder resistencia, ello es gradual y se denomina “erosión”. Consiste en la erosión de la resistencia cuantitativa lo cual es más difícil de observar debido a que corresponde a poblaciones de patógenos y su interacción con el medio ambiente, que se producen para los caracteres cuantitativos tanto en la planta como en el patógeno (McDonald y Linde, 2002).

1.2.3 Biología del patógeno

La roya anaranjada del café es un patógeno biotrófico que pertenece al *Phylum basidiomycota*, clase *Urediniomycetes*, orden Uredinales, familia *Chaconiaceae*, género *Hemileia*, especie *vastatrix* (Vieira *et al.*, 2012; Avelino y Rivas, 2013). Anteriormente, se le incluía en la familia de las *Pucciniaceae*, pero estudios morfológicos y moleculares determinaron que la roya estaba alejada de ese género y más cercano a la familia *Chaconiaceae* (Cummins y Hiratsuka, 2003).

1.2.3.1 Dispersión, deposición, germinación y penetración de la roya en la hoja

La infección inicia con la diseminación del patógeno en la cual la uredospora se despega del esporóforo y luego abandona la lesión (dispersión) hasta llegar a la nueva hoja que infectará (Silva *et al.*, 1999). La dispersión de las uredosporas ocurre en ambientes húmedos y secos (Avelino y Rivas, 2013). En ambientes húmedos, las esporas se dispersan a través de las salpicaduras por la lluvia, sin embargo, excesivas cantidades de agua pueden causar lavado de uredosporas (Nutman *et al.*, 1963; Kushalappa, 1989). La dispersión en seco ocurre por vientos fuertes y vibraciones por los impactos de gotas de agua sobre las hojas que provocan desprendimiento de uredosporas; las cuales pueden viajar a pequeñas distancias a través de

salpicaduras, personas en la cosecha y a largas distancias por el viento (Rayner, 1961; Becker y Kranz, 1977).

La etapa de germinación inicia (Figura 1) cuando las uredosporas llegan al hospedero, se depositan en la hoja y reconocen en la cara inferior de la misma los estomas bien desarrollados como la superficie en la cual germinarán (Silva *et al.*, 1999; Vieira *et al.*, 2012). Las condiciones óptimas para la misma comprenden: temperatura de 22°C, oscuridad y agua libre durante el proceso hasta la penetración (Nutman *et al.*, 1963). La germinación ocurre mayormente de noche, pero en condiciones de sombra excesiva o con un autosombreamiento también puede ocurrir (Nutman *et al.*, 1963). Aunado a duración de agua libre entre 24 y 48 horas, se favorece la penetración del patógeno a la hoja (Kushalappa, 1989). A pesar de que la germinación puede ocurrir en menos de cinco horas, con menos de seis horas de agua libre la penetración no se produce (Nutman *et al.*, 1963; Kushalappa, 1989).

Temperaturas entre 13°C y 16°C favorecen la formación del apresorio, estructura necesaria para la penetración. Alternancias entre altas temperaturas (22 y 28°C permiten la germinación de uredosporas) y bajas temperaturas (13-16°C favorecen aparición de apresorio) generan la oportunidad que la infección se desarrolle en menos de 6 horas (Jong *et al.* 1987). En esta etapa, ocurren reacciones de hipersensibilidad en genotipos resistentes mientras que en genotipos susceptibles, luego de la penetración del patógeno, se establecen relaciones tróficas patógeno hospedero (Silva *et al.*, 2008; Vieira *et al.*, 2012). La hipersensibilidad se trata de la muerte localizada en los sitios de infección y células adyacentes que alcanzaron a ser infectadas por el patógeno (Silva *et al.*, 2006).

1.2.3.2 Colonización y esporulación de la roya

Luego de la penetración del patógeno, mediante un hifa de penetración que se forma en el apresorio, esta va hasta la cámara subestomática (Silva *et al.* 2008; Vieira *et al.* 2012). En esta, se forman dos ramas laterales gruesas en forma de anclaje y se diferencia un haustorial de células madre (HMC), el cual forma haustorios que extraen nutrientes necesarios para el crecimiento del hongo (Silva *et al.* 1999). Las primeras células en ser invadidas son las células subsidiarias del estoma (Avelino y Rivas 2013). La infección continúa con ramas miceliales intercelulares, pioneras primero y luego colonizadoras y alimenticias en el parénquima esponjoso, en el parénquima empalizado e incluso en la epidermis de la hoja (Silva *et al.* 1999). Ello conduce a la manifestación de los primeros síntomas, un leve amarillamiento entre diez y veinte días después de la germinación en condiciones óptimas (Avelino y Rivas 2013).

Mccain y Hennen (1984) detallan las etapas del proceso de esporulación. Luego de la colonización algunas hifas invaden una cámara subestomática y producen un grupo de células esporógenas o protosoro. Algunas emergen por la apertura del estoma y producen un esporóforo. Cada grupo emergido de un estoma constituye un soro o pústula los cuales producen uredosporas. Rayner (1961) evidenció que una lesión puede producir más de 400000 esporas en tres meses. Las uredosporas más viejas se encuentran al centro de la lesión, cerca de donde inició la penetración y las más jóvenes se ubican en toda el área de la

lesión, ya que los esporóforos producen esporas constantemente hasta el agotamiento del sustrato en el hospedero, necrosis e incluso caída de la hoja (McCain y Hennen 1984). A veces la infección continua, las lesiones coalescen, ampliando el área afectada, dependiendo del sustrato de la hoja, y en otras ocasiones se produce la caída de la misma (Avelino y Rivas 2013).

La cantidad de tiempo de vida de una hoja podría depender de la época del año en que nació, oscila entre unas cuantas semanas hasta más de un año (Vasudeva y Gopal 1975). Para Avelino y Rivas (2013), la roya puede acelerar la caída de las hojas; pero el lapso entre la infección y la caída de esta puede ser variable, no se conoce mucho al respecto.

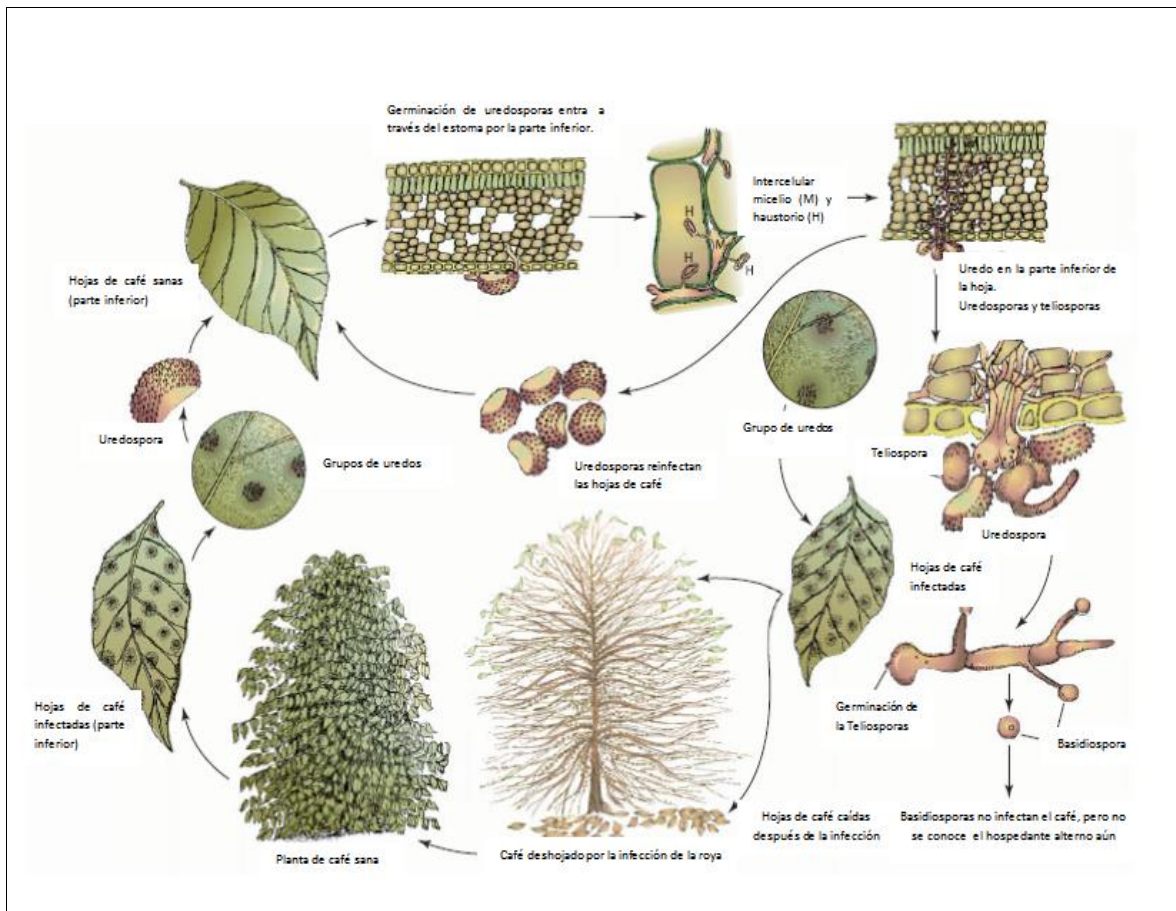


Figura 1. Ciclo infeccioso de *Hemileia vastatrix* en plantas de café (Agrios 2005)

1.2.4 Biología de la roya y factores que la afectan

Avelino y Rivas (2013) determinaron que una epidemia de roya consiste en dos fases: la primera es la formación del inoculo primario y; la segunda, la repetición del ciclo o policiclo con la consecuente formación de inóculo secundario. La intensidad de una epidemia de roya depende más de la cantidad de ciclos del patógeno en el año que de la cantidad de inóculo inicial si posteriormente se dan las condiciones adecuadas para que el ciclo se repita (Kushalappa *et al.*, 1984; Avelino *et al.*, 2006). La epidemiología puede verse afectada o beneficiada en función de los efectos del patógeno, condiciones de clima y aspectos de manejo del hospedero (Figura 2).

1.2.4.1 Efectos del patógeno en la epidemiología de la roya

La principal fuente de inóculo primario es el inóculo residual, producto de lesiones necrosadas y/o latentes en el café que sobrevivieron después de la época seca (Avelino *et al.* 1991; Chakraborty *et al.*, 2000). Es por ello que la cantidad de inóculo residual depende de la intensidad de defoliación después de la cosecha (Avelino y Rivas, 2013). Algunas prácticas culturales, como el manejo de tejido, disminuyen el inóculo residual al eliminar hojas enfermas (Avelino y Rivas, 2013). A sí mismo la aplicación de fungicidas puede aumentar la cantidad de inóculo residual; ya que prolongan la vida de las hojas, en especial de las hojas enfermas (Avelino *et al.*, 1995). Las primeras lluvias reactivan la esporulación en las lesiones necrosadas o latentes y se forma el inóculo primario (Muthappa 1980). Avelino y Rivas (2013) mencionaron que la cantidad de inóculo puede influir en la precocidad de la epidemia, lo cual puede tener consecuencias importantes sobre todo en cuanto a la aplicación oportuna de los fungicidas.

1.2.4.2 Efectos del clima en la epidemiología de la roya

La lluvia y el rocío constituyen dos factores muy importantes en el desarrollo del patógeno y por consiguiente en las epidemias. La lluvia contribuye al transporte de uredosporas a corta distancia mientras que el agua es determinante para la germinación y penetración en la hoja (Rayner 1961; Nutman *et al.* 1963; Silva *et al.* 1999). Por ello las epidemias se desarrollan durante épocas de lluvia y se estancan en épocas secas (Avelino *et al.* 1991). Sin embargo, la falta de lluvia no limitaría del todo el desarrollo de una epidemia, otras fuentes de agua como el rocío pueden facilitar la germinación de uredosporas en ausencia de lluvia. El viento y las personas como ya se conoce, permiten la dispersión en seco de uredosporas (Muller 1975).

La temperatura es fundamental en la germinación de las uredosporas, formación del apresorio y progreso de la infección (Nutman *et al.* 1963; Jong *et al.* 1987). En amplitudes térmicas cortas donde no hay temperaturas excesivas, ni muy bajas el período de latencia (tiempo entre la germinación de las uredosporas y la esporulación nueva) se acorta (Avelino y Rivas, 2013). Un ejemplo de ello es que en Honduras (1982-1983) se determinó mayor incidencia y un ciclo más corto del patógeno (35-40 días) en épocas con amplitudes térmicas <10 °C mientras que con amplitudes mayores y en meses secos se observó menor incidencia y ciclos más largos del patógeno (80-93 días) (Santacreo *et al.* 1983).

La altitud se relaciona inversamente con la temperatura, ello explica que todos los continentes han reportado un efecto negativo de la altitud sobre la roya (Avelino y Rivas, 2013). Un ejemplo de ello ocurrió en México donde se observaron menores niveles de incidencia a mayor altitud (Avelino *et al.* 1991).

1.2.4.3 Efectos del manejo en la epidemiología de la roya

La carga fructífera es uno de los factores que más influye en la epidemia (Costa *et al.* 2006; López-Bravo *et al.* 2012), y es que la receptividad de la hoja a la roya es mayor con altas cargas fructíferas. Lo anterior podría relacionarse con el contenido de compuestos fenólicos que protegen las hojas, los cuales se traslocan a los frutos dejando las hojas desprotegidas (Carvalho *et al.* 2001).

La sombra es una de las variables epidemiológicas de la roya más controversiales ya que tiene efectos en dos vías (López-Bravo *et al.*, 2012). La sombra evita temperaturas extremas lo que favorece la penetración, pero reduce la carga fructífera lo cual se asocia a menor ataque del patógeno debido a su efecto sobre la colonización (Carvalho *et al.*, 2001; Avelino y Rivas, 2013). La sombra conserva agua libre de lluvias con ello favorece la germinación y penetración; sin embargo, bajo sombra no hay rocío, única fuente de agua libre en días sin lluvia (Avelino y Rivas, 2013). López-Bravo *et al.* (2012) determinaron que la sombra reduce los ataques de la roya ya que reduce la carga fructífera; no obstante, las condiciones de microclima (mojadura y temperatura de las hojas) son mejores para el patógeno bajo sombra. Adicionalmente, mencionaron que es posible encontrar más altas incidencias de roya a pleno sol que bajo sombra si la carga fructífera es más elevada a pleno sol; pero si las cargas fructíferas bajo sombra son similares habrá mayor incidencia bajo sombra.

Los fungicidas son una herramienta para contrarrestar los efectos de la epidemia, los cúpricos han sido sustituidos por fungicidas sistémicos como triazoles y estrobilurinas, los cuales han mostrado mejores efectos en el control de la roya (Chalfoun y Carvalho 1999; Rozo-Peña y Crisancho-Ardila, 2010). Sin embargo, Avelino *et al.* (1991) mencionaron que cuando se emplean fungicidas es posible la ocurrencia de una epidemia precoz en el siguiente ciclo productivo.

1.2.4.4 Efectos del suelo y fertilización en la epidemiología de la roya

Para Agrios (1998), en general, las plantas que reciben una nutrición balanceada, donde los elementos se satisfacen en cantidades adecuadas, tienen mayor capacidad de defenderse de las enfermedades. También mencionó que la nutrición puede afectar cuando la concentración de nutrientes aumenta o disminuye más allá de ciertos límites. La nutrición del café se da en función de las cantidades de nutrientes disponibles en el suelo más las aportaciones hechas a través de fertilizantes. Hay dos vías en las cuales la nutrición puede afectar y/o beneficiar a la roya del café: el crecimiento de las plantas (Ferrandino, 2008) y la resistencia fisiológica debida a la nutrición (Carré-Missio *et al.*, 2012).

La nutrición afecta la velocidad de crecimiento del hospedero (Agrios, 1998). Dado lo anterior, Ferrandino (2008) evidenció que el buen crecimiento del hospedero conduce a la dilución del patógeno debido a la incorporación de nueva área foliar saludable. También determinó que el buen crecimiento reduce la tasa aparente de infección ya que hay un desarrollo simultáneo hospedero-patógeno en escala de tiempo. Avelino *et al.* (2006) determinaron que la dilución disminuye el impacto epidemiológico de la roya, ya que la intensidad de la roya fue menor en fincas que fueron fertilizadas que en las que no lo fueron. Sin embargo, los efectos del crecimiento sobre el desarrollo de la roya del café no han sido esclarecidos.

Los efectos de la nutrición sobre resistencia fisiológica son controversiales. Dado que la roya es un patógeno biotrófico se ve favorecida por el retraso en la senescencia de las hojas, por lo cual el nitrógeno podría tener efectos favorables sobre esta (Mascagni *et al.* 1997; Walters y Bingham 2007). El fósforo puede influir en la resistencia fisiológica en dos vías: incentiva el funcionamiento normal de la célula lo cual influye en el suministro de alimento para los biotróficos; pero también aumenta las defensas de las plantas (Gottstein y Kuc 1989; Walters y Bingham 2007). Las deficiencias de potasio se ven relacionadas con mayor ataque de parásitos biotróficos lo contrario ocurre en niveles adecuados (Walters y Bingham 2007).

La resistencia fisiológica a la roya varía de acuerdo con el nivel de producción, a mayor carga fructífera el ataque de la roya es mayor (López-Bravo *et al.* 2012). Las hojas traslocan compuestos fenólicos que las protegen a los frutos, lo cual es mayor con altas cargas productivas (Carvalho *et al.* 2001). El efecto de la resistencia fisiológica del café a la roya a través de la fertilización no es conocido, lo cual hace necesario continuar con investigaciones al respecto que ayuden a entender mejor la relación entre nutrientes específicos y el patógeno.

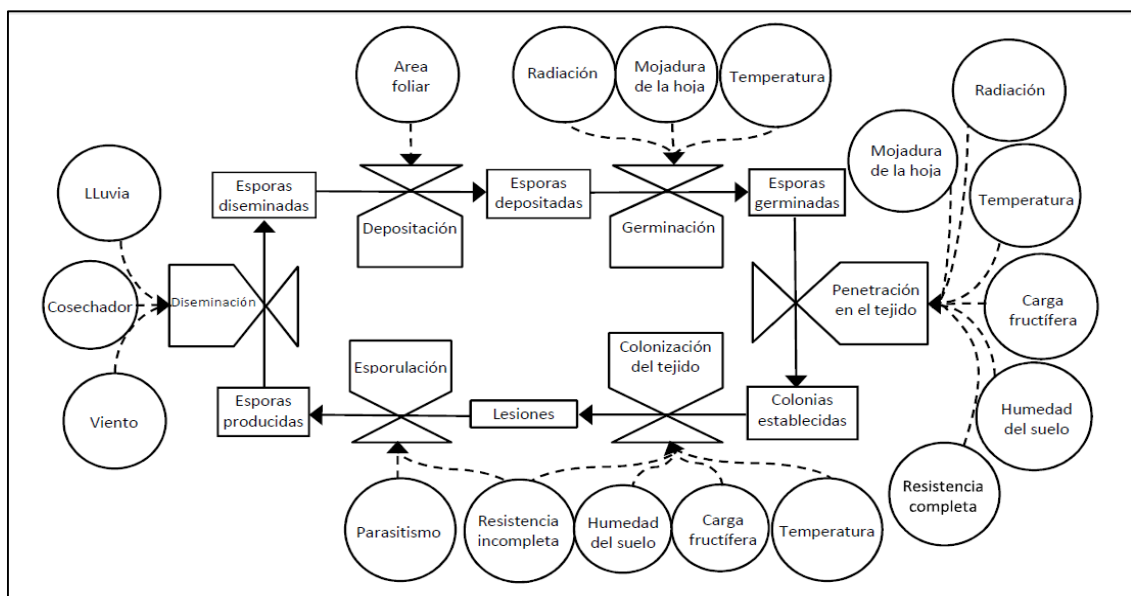


Figura 2. Ciclo de vida de *Hemileia vastatrix* (líneas continuas) y factores que la afectan (línea punteada) Tomado de (Avelino y Rivas 2013)

1.3 Principales resultados

La incidencia de la roya fue favorecida por mayores cantidades de nitrógeno aplicado al suelo y urea aplicada al follaje. Las mayores severidades se asociaron a menor cantidad de fósforo aplicado al suelo y mayor cantidad de urea aplicada al follaje. Los valores más altos de área dañada por hoja enferma se relacionaron con más nitrógeno aplicado al suelo y urea aplicada foliarmente. Las mayores pérdidas de hojas por rama se asociaron con menos potasio disponible en el suelo, menos fósforo aplicado al suelo y menor cantidad de fungicidas sistémicos. Los mayores índices de defoliación se asociaron con menor cantidad

de calcio en el suelo y menor cantidad de nitrógeno y fósforo aplicado al suelo. El mayor crecimiento de ramas se asoció a mayores cantidades de azufre aplicado foliarmente y mayor contenido de Zinc en el suelo. En general en menores elevaciones, el área dañada por hoja enferma, incidencia y severidad de la roya fue menor. Lo mismo ocurrió con el índice de defoliación y la pérdida de hojas por rama en menores elevaciones. Se encontró que fincas en menores elevaciones fueron mayormente afectadas por la epidemia del 2012, lo cual conllevó a menores producciones en el siguiente ciclo (2013) en zonas bajas, lo contrario ocurrió en zonas altas.

1.4 Principales conclusiones

Los elementos del suelo y la nutrición tienen efectos variados sobre la roya. Algunos desfavorecen la roya a través del incremento de la resistencia fisiológica y el incremento del crecimiento del hospedero (fósforo aplicado al suelo); otros mediante el mejor crecimiento del hospedero únicamente (potasio, zinc y calcio del suelo, azufre aplicado foliarmente). Unos más favorecieron la roya a través de un menor crecimiento de las ramas del hospedero (hierro). También hay elementos que tienen efectos opuestos. El nitrógeno aplicado al suelo y foliar tuvo un impacto sobre la roya en dos vías: aumentó el crecimiento, lo cual pudo haber diluido al patógeno. Sin embargo, también tuvo un impacto negativo reduciendo la resistencia fisiológica a la roya. El balance de todos los efectos del suelo y la nutrición es por lo tanto difícil de estimar.

Referencias

- Agrios, G.N. 1998. Fitopatología 2 ed. México, Editorial Limusa, S.A. de C.V. 11-12 p. (Fisiología de las enfermedades de las plantas)
- Asher, M.J.C.; Thomas, C.E. 1983. The expression of partial resistance to *Erysiphe graminis* in spring barley. *Plant Pathology* (Oxford) 32(3): 79-89.
- Avelino, J.; Muller, R.A.; Cilas, C.; Pascual, H.V. 1991. Development and behavior of coffee orange rust (*Hemileia vastatrix* Berk. and Br.) in plantations undergoing modernization, planted with dwarf varieties in South-East México. *Café Cacao Thé* 35(1): 21-37.
- Avelino, J.; Toledo, J.C.; Medina, B. 1995. Evaluación de épocas y número de aplicaciones de óxido de cobre para el control de la roya anaranjada del café (*Hemileia vastatrix*) en una finca del suroeste de Guatemala. XVI Simposio sobre caficultura latinoamericana, IICAPROMECAFE: Managua, Nicaragua.
- Avelino, J.; Eskes, A.; Santacreo; Bertrand, R.; Rapidel, B. 1999a. La roya anaranjada del café: mito y realidad. Desafíos de la caficultura en Centroamérica. IICA, San José . PROMECAFE.
- Avelino, J.; Muller, R.; Eskes, A.; Santacreo, R.; Holguin, F. 1999b. La roya anaranjada del café: mito y realidad. DESAFIOS de la caficultura en Centroamérica..
- Avelino, J.; Zelaya, H.; Merlo, A.; Pineda, A.; Ordóñez, M.; Savary, S. 2006. The intensity of a coffee rust epidemic is dependent on production situations. *Ecological modelling* 197(3): 431-447.
- Avelino, J.; Hoopen, G.M.T.; DeClerck, F.A.J. 2011. Ecological Mechanisms for Pest and Disease Control in Coffee and Cacao Agroecosystems of the Neotropics. *MEASURING ECOSYSTEM SERVICES*: 92-118.
- Avelino, J.; Rivas, G. 2013. La roya anaranjada del café <http://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01071036>, 47 p.
- Becker, S.; Kranz, J. 1977. Comparative studies on the dispersal of *Hemileia vastatrix* in Kenya. *Zeitschrift fuer Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz* 84(9): 526-539.
- Carré-Missio, V.; Ribas Moreira, W.; Ávila Rodrigues, F.; Henrique Korndörfer, G.; Augusto Schurt, D.; Zambolim, L. 2012. Epidemiological components of coffee rust affected by foliar application of potassium silicate. *Tropical Plant Pathology*, 37(1): 50-56.
- Carvalho, V.L.; Chalfoun, S.M.; Castro, H.A.d.; Carvalho, d.V. 2001. Influence of different yield leves on cofee rust evolution and on phenolic compouns on leaves. *Ciênc. agrotec.* 25(1): 49-54.
- Castillo Zapata, J.; Leguizamón Caycedo, J. 1992. Virulencia de *Hemileia vastatrix* determinada por medio de plantas diferenciales de café en Colombia *Cenicafé* (Colombia) 43(4): 114-124.
- Castillo, Z.J.; Alvarado, A.G. 1997. Resistencia incompleta de genotipos de café a la roya bajo condiciones de campo en la región central de Colombia. *Cenicafé* 48(1): 40-58.
- Costa, M.J.N.; Zambolim, L.; Rodrigues, F.A. 2006. Effect of levels of coffee berry removals on the incidence of rust and on the level of nutrients, carbohydrates and reductor sugar. *Fitopatol. Bras.* 31(6): 564-571.
- Cristancho-Ardila, M.A.; Escobar-Ochoa, C.; Ocampo-Muñoz, J.D. 2007. Evolución de razas de *Hemileia vastatrix* en Colombia. *Cenicafé* 58(4): 340-359.

- Cummins, G.B.; Hiratsuka, Y. 2003. Illustrated genera of rust fungi. American Phytopathological Society (APS), St. Paul, Minnesota, USA Third Edition: 223 p.
- Chakraborty, S.; Tiedemann, A.V.; Teng, P.S. 2000. Climate change: potential impact on plant diseases. *Environmental Pollution* 108(3): 317-326.
- Chalfoun, S.M.; Carvalho, d.V. 1999. Controle químico da ferrugem (*Hemileia vastatrix* berk & br.) do cafeeiro através de diferentes esquemas de aplicação. *Pesquisa agropecuária brasileira* 3: 363-367.
- Dordas, C. 2008. Role of nutrients in controlling plant diseases in sustainable agriculture. A review. *Agron. Sustain* (28): 33–46. 10.1051/agro:2007051
- Eskes, A. 1982. The effect of light intensity on incomplete resistance of coffee to *Hemileia vastatrix*. *Netherlands Journal of Plant Pathology* 88(5): 191-202.
- Ferrandino, F.J. 2008. Effect of crop growth and canopy filtration on the dynamics of plant disease epidemics spread by aerially dispersed spores. *Phytopathology* 98: 492-503.
- Flor, H.H. 1956. The complementary genetic system in flax and flax rust. *Advances in Genetics* 8: 29-54.
- Gichuru, E.K.; Ithiru, J.M.; Silva, M.C.; Pereira, A.P.; Varzea, V.M.P. 2012. Additional physiological races of coffee leaf rust (*Hemileia vastatrix*) identified in Kenya. *Tropical Plant Pathology* 37: 424-427.
- Gil Fagioli, S.L.; Berry, D.; Bieysse, D. 1990. Incomplete resistance to *Hemileia vastatrix* Berk et Br in a group of genotypes of *Coffea arabica* L from Ethiopia. *Café Cacao Thé* XXXIV(2): 105-133.
- Gil Fiagioli, S.L.; Berry, D.; Bieysse, D. 1990. Recherche sur la Résistance incomplète á *Hemileia vastatrix* Berk ET BR. Dans un groupe de Génotypes de *Coffea arabica* L. D origine Éthiopienne. *Café Cacao Thé* 34(2): 105-133.
- Gil Vallejo, L. 1995. Identificación de razas fisiológicas de *Hemileia vastatrix* presentes en el Híbrido de Timor y sus derivados. *In* 16. Congreso ASCOLFI. Medellín (Colombia. 1995. p.
- Gonzalez, L.; Cortina, H.; Herrera, J. 2010. Validación de marcadores moleculares ligados al gen SH3 de resistencia contra la roya en introducciones de la colección colombiana de café.
- Gottstein, H.D.; Kuc, J. 1989. Induction of systemic resistance to anthracnose in cucumber by phosphates. *Phytopathology* 79: 176-179.
- Jong, E.; Eskes, A.; Hoogstraten, J.; Zadoks, J. 1987. Temperature requirements for germination, germ tube growth and appressorium formation of urediospores of *Hemileia vastatrix*. *European Journal of Plant Pathology* 93(2): 61-71.
- Kushalappa, A.C.; Akutsu, M.; Oseguera, S.H.; Chaves, G.M.; Melles, C.A.; Miranda, J.M.; Bartolo, G.F. 1984. Equations for predicting the rate of coffee rust development based on net survival ratio for macrocyclic process of *Hemileia vastatrix*. *Fitopatología Brasileira* 9: 255-271.
- Kushalappa, A.C. 1989. Biology and epidemiology, in: *Coffee rust: epidemiology, resistance and management*. CRC Press: Florida.: 16-80.
- López-Bravo, D.; Virginio-Filho, E.d.M.; Avelino, J. 2012. Shade is conducive to coffee rust as compared to full sun exposure under standardized fruit load conditions. *Crop Protection* 38: 21-29.
- Mascagni, H.J.; Harrison, S.A.; Russin, J.S.; Desta, H.M.; Colyer, P.D.; Habetz, R.J.; Hallmark, W.B.; Moore, S.H.; Rabb, J.L.; Hutchinson, R.L.; Boquet, D.J. 1997. Nitrogen and fungicide effects on winter wheat produced in the Louisiana Gulf Coast region. *Journal of Plant Nutrition* 20: 1375–1390.

- McCain, J.W.; Hennen, J.F. 1984. Development of the uredinal thallus and sorus in the orange coffee rust fungus, *Hemileia vastatrix*. *Phytopathology* 74(6): 714-721.
- McDonald, B.A.; Linde, C. 2002. Pathogen population genetics, evolutionary potential, and durable resistance. *Annu. Rev. Phytopathol* 40(349-739).
- Mendgen, K.; Struck, C.; Voegelé, R.T.; Hahn, M. 2000. Biotrophy and rust haustoria. *Physiological and Molecular Plant Pathology* (46): 141-145.
- Muller, R.A. 1975. L'irrigation précoce, assurance pour une production régulière de haut niveau du caféier Arabica. *Café Cacao Thé*. 19(2): 95-122.
- _____. 1984. Quelques réflexions á propos de la sélection de variétés de caféiers résistantes á la rouille orangée (*Hemileia vastatrix* B. et Br.). *Café Cacao Thé* (Paris) 28(1): 17-42.
- Muthappa, B.N. 1980. Behaviour of *Hemileia vastatrix* during unfavourable weather. *Journal of Coffee Research* 10(2): 31-35.
- Nutman, F.J.; Roberts, F.M.; Clarke, R.T. 1963. Studies on the biology of *Hemileia vastatrix* Berk. *Transactions of the British Mycological Society*. 46(1): 27-44.
- Panstruga, R. 2003. Establishing compatibility between plants and obligate biotrophic pathogens. *Current Opinion in Plant Biology* 6: 320-326.
- Rayner, R.W. 1961. Spore liberation and dispersal of coffee rust *Hemileia vastatrix* Berk. et Br. *Nature* 191(4789): 725.
- Rodrigues, C.J. 1985. *Hemileia vastatrix* : present situation and prospects of its control with resistant varieties. *Onzieme Colloque Scientifique International sur le café, Lomé (Togo)*: 605-614.
- RODRIGUES, J.R.; BETTENCOURT, C.J.; RIJO, A.J. 1975. Races of the pathogen and resistance to coffee rust. *Annual Review Phytopathology* 14: 49-70.
- Rozo-Peña, Y.I.; Cristancho-Ardila, M.A. 2010. Evaluación de la susceptibilidad de *Hemileia vastatrix* Berk. Br., a fungicidas del grupo de los Triazoles. *Cenicafé* 61(4): 297-314.
- Santacreo, R.; Reyes, E.; Oseguera, S. 1983. Estudio del desarrollo de la roya del cafeto *Hemileia vastatrix* Berk. & Br. y su relación con factores biológicos y climáticos en condiciones de campo en dos zonas cafetaleras de Honduras, C.A. *In VI Simposio Latinoamericano sobre Caficultura, IICA: Panamá (Panamá) 1983*. p. 199-213.
- Savary, S.; Castilla, N.P.; Elazegui, F.A.; McLaren, C.G.; Ynalvez, M.A.; Teng, P.S. 1995. Direct and indirect effects of nitrogen supplies on rice sheath Blight spread. *The American Phytopathological Society* 85(9): 959-965.
- Silva, M.C.; Nicole, M.; Rijo, L.; Geiger, J.P.; Rodrigues, C.J. 1999. Cytochemistry of plant-rust fungus interface during the compatible interaction *Coffea arabica* (cv. Caturra)-*Hemileia vastatrix* (race III). *International Journal of Plant Sciences* 160: 79-91.
- Silva, M.C.; Várzea, V.; Guerra-Guimarães, L.; Azinheira, H.G.; Fernandez, D.; Petitot, A.-S.; Bertrand, B.; Lashermes, P.; Nicole, M. 2006. Coffee resistance to the main diseases. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 18: 119-147.
- Silva, M.C.; Guerra-Guimarães, L.; Loureiro, A.; Nicole, M.R. 2008. Involvement of peroxidases in the coffee resistance to orange rust (*Hemileia vastatrix*). *Physiological and Molecular Plant Pathology* 72: 29-38.
- Statler, G.D.; Parlevliet, J.E. 1987. Factors related to partial resistance of barley to leaf rust. *Phytopathology* (St Paul, E.U.). 77(4): 549-551.
- Van Der Planck, J.E. 1968. *Disease resistance in plants*. Academic Press (New York): 206 p.

- Vasudeva, N.; Gopal, N.H. 1975. Studies on leaf growth. V. The life span of coffee leaves in south India. *Indian Coffee* 39: 171-174.
- Vieira, A.; Talhinhos, P.; Loureiro, A.; Thürich, J.; Duplessis, S.; Fernandez, D.; Silva, M.d.C.; Paulo, O.S.; Azinheira, H.G. 2012. Expression profiling of genes involved in the biotrophic colonisation of *Coffea arabica* leaves by *Hemileia vastatrix*. *Eur J Plant Pathol* 133: 261–277.
- Voegelé, R.T.; Mendgen, K. 2003. Rust haustoria: nutrient uptake and beyond *New Phytologist* 159: 93-100.
- Voegelé, R.T.; Mendgen, K.W. 2011. Nutrient uptake in rust fungi: how sweet is parasitic life? *Euphytic* 179: 41–55.
- Walters, D.R.; Bingham, I.J. 2007. Influence of nutrition on disease development caused by fungal pathogens: implications for plant disease control. *Ann Appl Biol* 151(2007): 307-324.

2 ARTÍCULO I

Efecto de la condición química del suelo y de la fertilización sobre la incidencia, severidad y resistencia fisiológica de plantas de café a la roya (*Hemileia vastatrix*)

2.1 Resumen

Se considera que hubo variabilidad en Centroamérica en el impacto de la epidemia de la roya del 2012. Los cafetales menos afectados pudieron haber sido favorecidos por la fertilización, la cual pudo haber ayudado a enfrentar la epidemia. El presente trabajo documenta los efectos de la fertilidad del suelo y la fertilización sobre la roya a través de la resistencia fisiológica y el crecimiento del hospedero. El estudio se realizó entre enero y marzo del 2014 en los departamentos de Copán, Ocotepeque y Santa Bárbara en Honduras, donde se seleccionaron 30 cafetales entre 800 y 1600 msnm. En cada finca, se muestrearon dos parcelas (con mayor y menor sombra). Se hicieron mediciones para variables de roya (incidencia, severidad y área dañada por hoja enferma), de crecimiento (crecimiento de ramas, pérdida de hojas por rama e índice de defoliación). Se tomaron muestras de los suelos para determinar la cantidad de nutrientes, se determinó la topografía (pendiente, elevación, y dirección pendiente), se midió la sombra (porcentaje de cobertura de sombra). Se documentó información para obtener variables de fertilización y manejo (aplicaciones y cantidad de nutrientes aplicados al suelo y foliarmente, fungicidas, herbicidas, insecticidas y limpiezas mecánicas), y de producción (rendimiento y nudos productivos). Se encontró que algunos elementos desfavorecieron a la roya debido al incremento de la resistencia fisiológica y el buen crecimiento del hospedero (sobre todo, P aplicado al suelo); otros debido al buen crecimiento únicamente (K, Zn y Ca en el suelo, S aplicado foliar). Algunos la favorecieron debido al menor crecimiento de ramas (Fe). El N aplicado al suelo y foliarmente tuvo efectos opuestos: incrementando el crecimiento lo cual pudo haber diluido a la roya; pero redujo la resistencia fisiológica al patógeno. El éxito en el manejo de la roya a través de la fertilización consiste en buscar el equilibrio adecuado entre los efectos desfavorables sobre la resistencia fisiológica y los efectos favorables sobre el crecimiento de la planta.

2.2 Introducción

La roya del café es causada por un hongo (*Hemileia vastatrix*) la cual se multiplica y disemina a través de uredosporas (Avelino *et al.* 1999a). La roya es un parásito obligado que afecta las especies de género *Coffea* siendo *C. arabica* la especie más atacada (Avelino y Rivas 2013). Los primeros síntomas de la roya aparecen en el envés de las hojas, por donde penetra el hongo a través de los estomas; dichos síntomas se manifiestan como pequeñas lesiones amarillentas. En el haz de la hoja, se visualizan manchas cloróticas, posteriormente las lesiones se necrosan reduciendo la capacidad fotosintética de la planta. En etapas avanzadas, la enfermedad causa la defoliación de las plantas (Avelino *et al.*, 1999b).

Avelino y Rivas (2013) mencionaron que tras tres décadas de convivir con la roya del café, la cual se consideró de fácil manejo, en el 2012, se desarrolló la epidemia más grave que se ha conocido en la región. En Centroamérica, la roya se manifestó de forma inusual, el ataque fue intenso lo cual provocó defoliación severa e incluso muerte precoz de ramas y pérdida de frutos y cosecha del mismo año (Avelino y Rivas 2013). La epidemia de 2012 fue regional, sin embargo hubo variabilidad de incidencia e impacto en cada una de las zonas afectadas. Algunas condiciones locales permitieron enfrentar la epidemia, dentro de ellas posiblemente se encuentre el manejo de las fincas, en especial el manejo nutricional de las plantaciones (Avelino y Rivas, 2013).

Un buen manejo nutricional de las plantas puede tener efectos en el desarrollo de una epidemia en dos vías principales: factores fisiológicos en el hospedero y sobre el desarrollo del patógeno a través del crecimiento de las plantas (Ferrandino, 2008). El crecimiento a su vez podría tener efectos contradictorios en el desarrollo de las enfermedades (Kushalappa y Ludwig, 1981).

El buen crecimiento ya sea a través de aumento del área de las hojas, longitud de raíces, número de ramas o en general mejorando el contenido de biomasa induce a la dilución del patógeno, ello se debe a la incorporación de nueva área foliar saludable en el hospedero (Ferrandino 2008). El crecimiento también reduce la tasa aparente de infección ya que hay un desarrollo simultáneo hospedero-patógeno en escala de tiempo (Kushalappa y Ludwig 1981; Ferrandino 2008). La dilución del patógeno disminuye el impacto epidemiológico de una enfermedad. El hospedero compensa el material perdido o infectado por material nuevo a través de su crecimiento y desarrollo (Avelino *et al.* 2006; Avelino *et al.* 2007; Ferrandino 2008). La dilución del patógeno explica los resultados obtenidos en Honduras, donde el impacto de la roya fue menor en parcelas que habían sido fertilizadas (Avelino *et al.* 2006). En Costa Rica, López-Bravo *et al.* (2012) notó un mejor crecimiento de ramas de café en parcelas a pleno sol en época lluviosa, lo cual pudo causar la dilución de la roya.

El crecimiento también podría tener efectos adversos sobre el hospedero, considerando el mayor contacto entre tejidos de las plantas resultando en mayor contaminación entre las estas (Kushalappa y Ludwig, 1981). Lo anterior se reportó en el cultivo de arroz donde el buen crecimiento del hospedero permitió tener mayor superficie de contacto entre hojas lo que

conllevó al mayor ataque de *Rhizoctonia solani* (tizón de la vaina del arroz) (Savary *et al.* 1995).

La resistencia fisiológica consiste en diversos factores en el hospedero que afectan la susceptibilidad de las plantas a las enfermedades, hay ciertas condiciones o circunstancias que hacen que variedades muy susceptibles puedan permanecer libres de la infección o los síntomas (Bauer 1984; Agrios 1998). Algunas formas de resistencia fisiológica pueden ser: la resistencia genética, resistencia debido a la edad, aspectos nutricionales y productivos (Eskes y Toma-Braghini, 1982; Bauer, 1984; Avelino *et al.*, 2006; López-Bravo *et al.*, 2012).

La resistencia fisiológica a las enfermedades, dada por la nutrición en plantas es controversial y compleja. La nutrición podría aumentar o reducir la resistencia fisiológica dependiendo de la forma de atacar de los mismos (Avelino *et al.* 2011). Algunos patógenos rompen las células de la planta hospedera y se alimentan de los productos de la degradación de las mismas (parásitos necrotróficos): un ejemplo de ello es ojo de gallo y muerte regresiva de las ramas o antracnosis asociado con *Colletotrichum* sp. (Dordas 2008; Avelino *et al.* 2011). En cambio otros patógenos necesitan mantener las células del hospedero vivas para alimentarse de ellas (parásitos biotróficos), esto resulta en una asociación íntima hongo planta (Mendgen *et al.* 2000). Las células infectadas mueren al final del ciclo del parásito. En general, los parásitos biotróficos están favorecidos por una nutrición adecuada que estimula el metabolismo de las células del hospedero; mientras que los parásitos necrotróficos están desfavorecidos cuando la nutrición vuelve las células más difíciles de degradar (Savary *et al.* 1995; Dordas 2008; Avelino *et al.* 2011).

Un ejemplo de resistencia fisiológica es la fertilización con sílice, lo cual se asocia con efectos desfavorables a los patógenos en dos vías principales: la primera menciona que el sílice actúa como una barrera mecánica a la penetración del patógeno y la segunda a una resistencia fisiológica inducida ya que promueve la formación de fitoalexinas, las cuales restringen el crecimiento de los hongos (Walters y Bingham 2007).

La nutrición en café también tiene efectos sobre la resistencia fisiológica a través de la carga fructífera (Costa *et al.*, 2006; López-Bravo *et al.*, 2012). Una buena nutrición propicia mayor carga fructífera; sin embargo, con ello aumenta la receptividad de las hojas a la roya. Lo anterior se relaciona con el contenido de compuestos fenólicos que protegen las hojas, los cuales se traslocan a los frutos y es mayor en mayores cargas fructíferas (Carvalho *et al.* 2001).

La epidemia del 2012 en Centroamérica sugiere que hubo efecto de la fertilización y la fertilidad del suelo sobre el patógeno a través de la nutrición del hospedero. El efecto podría deberse al crecimiento y desarrollo del hospedero o a la resistencia fisiológica del café, o bien a la combinación de ambos factores; sin embargo, hay poca información al respecto. El presente estudio pretende esclarecer los efectos de la nutrición del café en el desarrollo del patógeno a través del crecimiento y resistencia fisiológica del hospedero.

2.3 Materiales y métodos

2.3.1 Descripción del área de estudio

El estudio se realizó entre diciembre del 2013 y marzo del 2014, período en el cual se manifiesta el mayor impacto de la roya en Honduras (Figura 3) (Ihcafe y Oirsa 2014). El lugar del estudio fue en la región cafetalera de Copán, específicamente en siete municipios en de los departamentos de Ocotepeque, Santa Bárbara y Copán en el occidente de Honduras, donde se seleccionaron 30 cafetales (Cuadro 1). La zona se caracteriza por contar con cafetales entre 1000 y 1500 msnm de elevación, precipitaciones medias anuales entre 1300 y 2300 mm y temperaturas entre 11.5 °C y 22.3 °C (Ihcafe 2014). Las principales variedades cultivadas en esta zona incluyen Bourbon, Caturra, Catuai, IHCAFE 90 y Lempira. Los cafetales incluyen árboles de sombra de especies como Ingas, frutales y forestales. La época de cosecha va de noviembre a marzo (Ihcafe 2014).

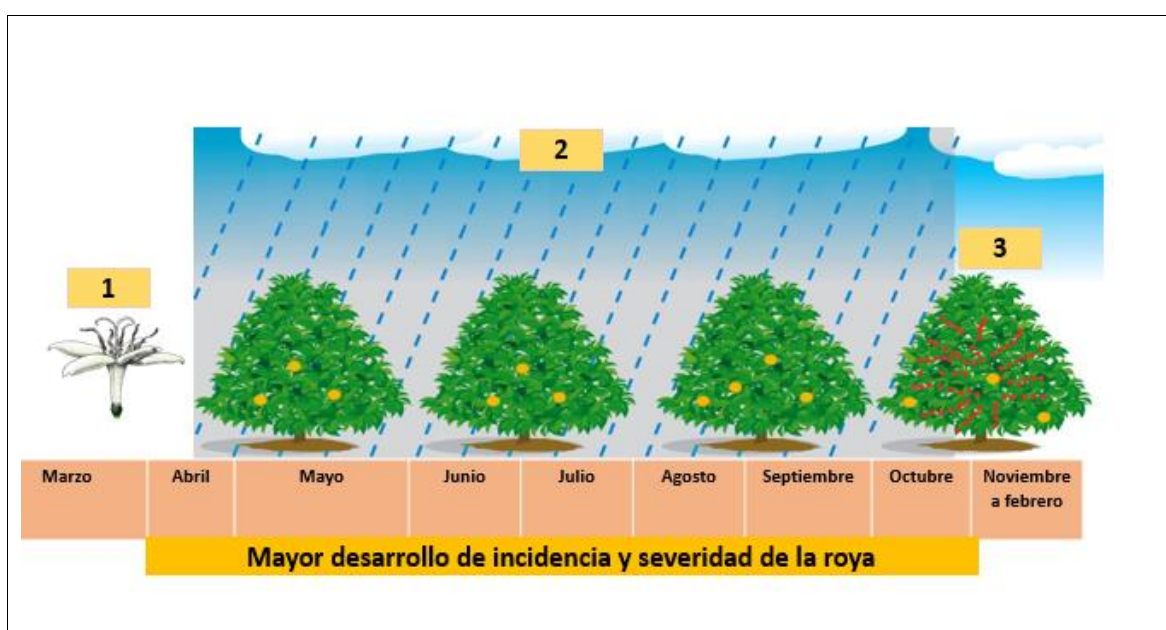


Figura 3. Calendario del ciclo del cultivo del café en Honduras, que comprende los períodos de: Floración (1), crecimiento vegetativo, fructificación y maduración del fruto (2) y cosecha (3). Así mismo incluye el período de lluvias y el máximo desarrollo de la roya en el año. Tomado de IHCAFE 2014 y adaptado.

Cuadro 1. Número de cafetales muestreados en el estudio por aldea, municipio y departamento.

Departamento	Municipio	Aldea	No. de cafetales
Ocotepeque	Ocotepeque	Las Lajitas	14
		Las Hojas	2
		El Chagüitón	2
		Santa Fe	1
		Santa Fe	2
Copán	Cabañas	El Mariposal	2
		Nueva Arcadía	3
		Santa Rita	2
		Trinidad	1
Santa Bárbara	Protección	El Chile	1

2.3.2 Tipos de productor y sistemas de manejo

Con la finalidad de muestrear cafetales donde el uso de insumos fuera poco intensivo, y para que fuese representativo de la realidad cafetera del país, se incluyó en el estudio cafetales de pequeños agricultores (menos de cinco hectáreas), lo cual se fijó con anterioridad. Los criterios de selección de los cafetales comprendían: cafetales con edades entre cinco y diez años, con gradientes de sombra dentro de la misma plantación, propiedad de pequeños agricultores para garantizar un uso poco intensivo de insumos, con pendientes no mayores a 30% en las parcelas de muestreo. Además, se buscó la presencia de variedades Caturra y/o Catuaí. Se buscaron suelos diferentes en cuanto a su contenido químico, especialmente distintos en pH. La selección previa de los cafetales se apoyó en análisis de suelos de la base de datos del Laboratorio de suelos del IHCAFE y de PROTCAFES. Con base en lo anterior, se muestrearon cafetales con sistemas de manejo poco intensivos

2.3.3 Número de cafetales y delimitación de parcelas

Considerando los criterios de selección, se muestrearon 30 cafetales. Para cada finca se delimitaron dos parcelas, una con mayor cantidad de sombra y otra en menor cantidad o incluso a pleno sol (total 60 parcelas). El objetivo de contar con parcelas en sol y sombra dentro de la finca fue determinar si había diferencias en cuanto al contenido químico de nutrientes en el suelo debido a la sombra, y con ello aumentar la variabilidad de condiciones químicas del suelo. Para la delimitación de las parcelas, se contaron 8 surcos de 15 plantas y, utilizando banderines, se marcaron como referencia las plantas de los extremos. El tamaño aproximado de la parcela de muestreo fue de 240m² (16m x 15m), considerando una distancia de siembra de 2mx1m. Para cada parcela, se midió el porcentaje de pendiente con un clinómetro. Para cada finca, se determinó la ubicación geográfica con GPS (precisión 10 m), proyección UTM con el DATUM WGS84. Con la información anterior, se elaboró un mapa de la ubicación de los cafetales (Figura 4), para ello se utilizó el *software* ArcGis® 10 (Esri 2009).

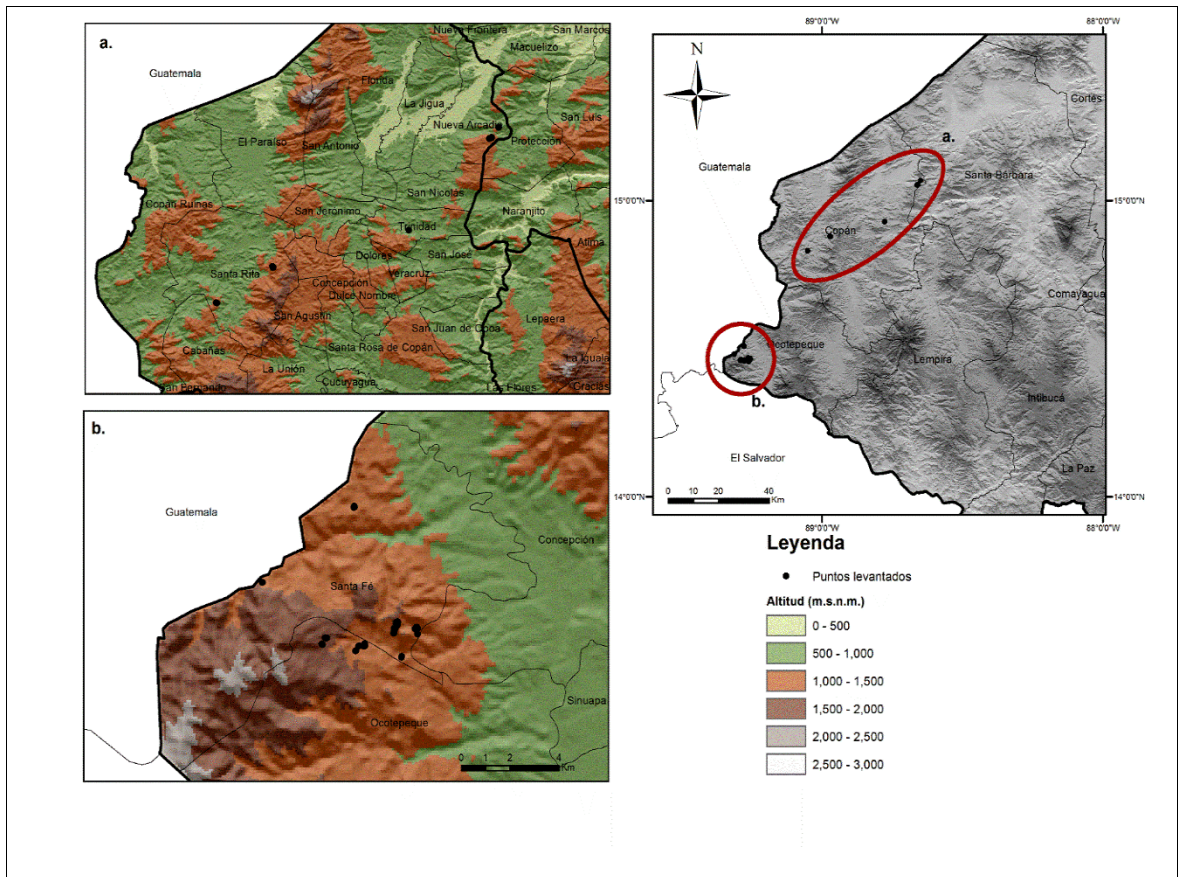


Figura 4. Ubicación geográfica de las parcelas muestreadas en el estudio por aldea, municipio y departamento así como elevaciones (msnm) en las zonas muestreadas.

Una vez delimitadas las parcelas, para cada una de ellas se marcaron nueve plantas (Figura 5), sin incluir las plantas de los extremos ya que ellas se consideraron como borde de parcela. A las plantas marcadas, se les midieron algunas observaciones como se verá más adelante. La selección de las plantas se realizó utilizando un patrón aleatorio similar al empleado por Avelino *et al.* (2006), tratando en lo posible que las plantas no coincidieran ni en surcos ni en filas transversales a los surcos (Figura 5).

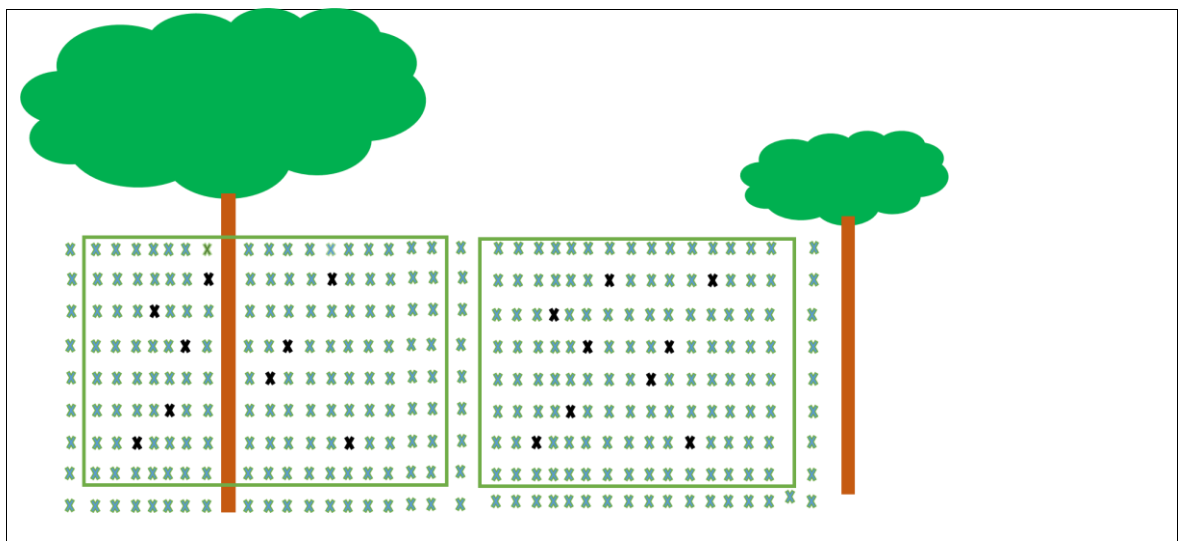


Figura 5. Delimitación y ubicación de parcelas 8 surcos de 15 plantas (240m^2): en lugares de mayor y menor cobertura de sombra. Puntos en negrilla corresponden a plantas marcadas para las mediciones de roya y cercano a estas sub-muestreo de suelos.

2.3.4 Metodologías empleadas para las evaluaciones en campo

2.3.4.1 Metodologías para evaluaciones de la roya

Luego de marcar las nueve plantas en cada parcela, se dividió cada planta en tres estratos (alto, bajo y medio), para cada uno de los estratos se seleccionó una rama. Es decir por cada parcela se obtuvieron 27 ramas. Las mediciones que se realizaron a cada rama incluyeron: número de hojas, número de hojas infectadas con roya, número y tamaño de lesiones (Kushalappa y Chaves 1980), y número de nudos después del entrenudo corto (Avelino *et al.* 1991) (Figura 4). Este entrenudo corto nace durante la época seca. Los nudos ubicados entre el entrenudo corto y la extremidad de la rama se consideran como crecimiento del nuevo año (Avelino *et al.* 1991). Para la severidad, se utilizó la escala propuesta por Kushalappa y Chaves (1980), ajustada por Allinne (2013)¹. La escala permite estimar el área foliar (10 a 100 cm²) en cada hoja evaluada y el porcentaje de su área dañada por la roya (0 a 100%). Para ello, se emplearon 10 patrones de área foliar y ocho para el tamaño de lesiones (0.1 a 10 cm²) (Figura 6).

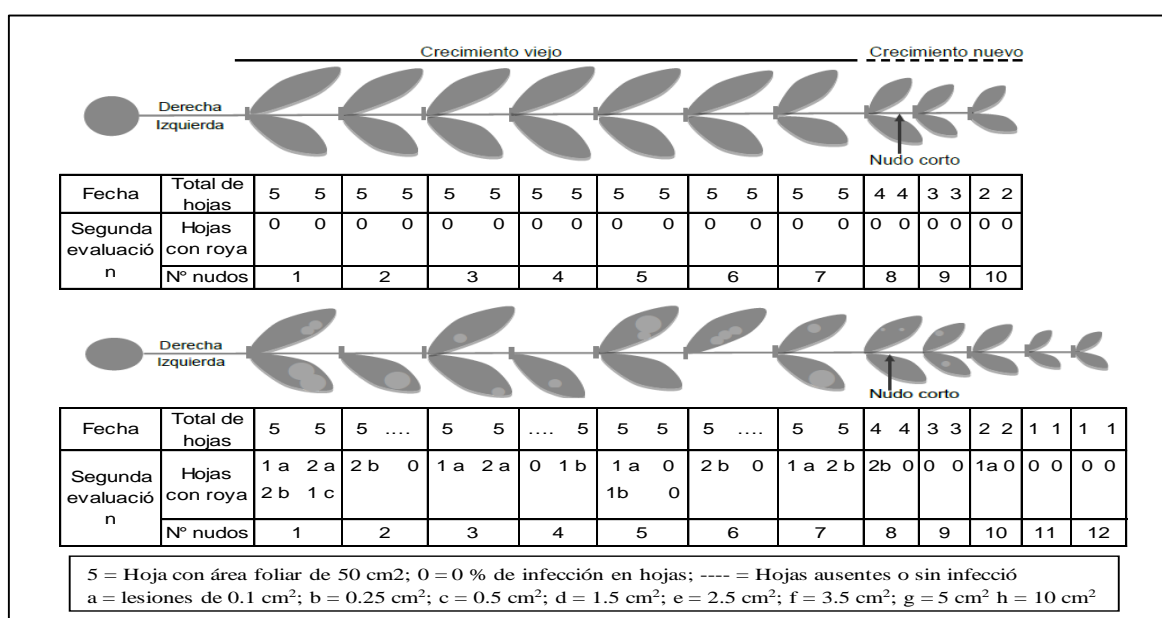


Figura 6. Método para evaluar el crecimiento del café y severidad de la roya, propuesto por Kushalappa y Chaves (1980), ajustada por Allinne (2013). En la primera fila, el primer número representa el área total de hojas en cada nudo (en decenas de cm²). La segunda fila y letras representan el número de lesiones según tamaño. [Tomado de (López 2010) y modificado en 2013]

Se midió el nivel de defoliación en la parcela. Para ello, se seleccionaron aleatoriamente 24 plantas, tres por cada surco. De forma visual, se asignó a cada planta marcada un valor correspondiente a la escala propuesta (Figura 7).

¹ Allinne, C. comunicación julio (2013)



Figura 7. Escala de evaluación visual de defoliación. El valor (0) corresponde a plantas con defoliación normal, producto de la senescencia fisiológica natural de las hojas, (1) defoliación leve, manifestada sobre todo en la parte bajera de la planta, (2) defoliación moderada, manifestada mayormente en el estrato medio y bajo de la planta, (3) defoliación alta, pérdida casi completa de hojas de estratos inferior y medio combinada con muerte de ápices de crecimiento y caída de hojas en partes altas y (4) defoliación muy alta, pérdida de hojas en tres estratos de la planta y muerte pronunciada de ápices en la parte alta

2.3.4.2 Metodologías para evaluaciones de suelo y fertilización

Para el análisis químico de suelos, en cada parcela se tomaron nueve submuestras y finalmente se obtuvo una muestra compuesta. Las submuestras se ubicaron cerca de la banda de fertilización de las nueve plantas seleccionadas, a las cuales se realizó las mediciones de roya. Posteriormente las nueve submuestras se mezclaron y se tomó una muestra representativa, a la cual se realizó análisis químico en el Laboratorio de Suelos del Instituto Hondureño del Café.

La información de fertilización y manejo de los cafetales se obtuvo mediante encuestas. Se usó una encuesta semiestructurada proporcionada por el Instituto Hondureño del Café, la cual fue modificada y adaptada a las necesidades del estudio. La encuesta generó la siguiente información: número de fertilizaciones edáficas y foliares, incluyendo las cantidades y productos utilizados.

2.3.4.3 Metodologías empleadas para evaluaciones de Manejo

Una parte de la información referente al manejo de la finca también se obtuvo mediante encuesta semiestructurada dirigida al dueño de la finca y otra parte se obtuvo a través de mediciones realizadas en campo. La información obtenida mediante encuestas incluyó: número de aplicaciones de fungicidas, insecticidas, herbicidas, cantidades y productos utilizados así mismo se consultó acerca de las limpiezas mecánicas realizadas en el año e implementos utilizados en las mismas.

Para realizar las mediciones relacionadas con el manejo, se aumentó el tamaño de la parcela delimitada a 1000 m² (se amplió a 16 surcos de 30 plantas). Se marcó con banderines los extremos de la parcela. La información obtenida incluyó el número de árboles (no café) de servicio, maderables, frutales, musaceas y de regeneración natural. Se midió la circunferencia a la altura del pecho (CAP) de los árboles mayores a cinco centímetros (Ugalde y Luis 1981). Para cada árbol, se midió la altura comercial y total utilizando un clinómetro suunto (Mostacedo y Fredericksen 2000). Para medir el porcentaje de sombra se

tomaron cinco lecturas, una en cada extremo de la parcela y una en la parte central. Para cada lectura se tomaron cuatro direcciones (Figura 8). Las lecturas se realizaron utilizando un densiómetro concavo (Lemmon, 1956), el cual cuenta con 24 cuadros. Cada uno de los 24 cuadros se subdividió imaginariamente en cuatro subcuadros. Se contó el número de subcuadros cubiertos de sombra y se anotaron los datos.

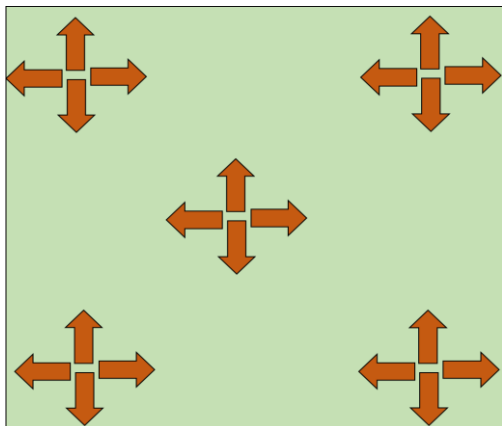


Figura 8. Puntos de lectura de sombra dentro de cada parcela (cuatro extremos y uno central). Para cada punto de medición de sombra, se tomaron cuatro direcciones opuestas.

2.3.4.4 Metodologías empleadas para evaluaciones de producción

Las evaluaciones de producción incluyeron: edad de la plantación, rendimiento y número de nudos productivos. La edad de la finca se obtuvo a través de la encuesta realizada, en la cual se incluyó este dato; mientras que el rendimiento se consiguió a través de llamadas telefónicas a los agricultores, ya que en el momento de realizar el estudio no había finalizado la labor de cosecha. Los nudos productivos se contabilizaron en las 27 ramas que previamente se habían utilizado para realizar mediciones al patógeno.

2.3.4.5 Metodologías empleadas para evaluaciones de topografía

Las variables topográficas incluyeron: elevación, porcentaje de pendiente y dirección de la misma. La elevación se verificó mediante GPS, mientras que el porcentaje de pendiente se obtuvo utilizando un clinómetro Suunto. La dirección de la pendiente se obtuvo con la ayuda del agricultor, tomando como parámetro la dirección de salida y puesta del sol.

2.3.5 Cálculos para las variables en estudio

2.3.5.1 Variables de la roya

La incidencia se determinó obteniendo el total de hojas con roya (HR) con respecto al total de hojas contadas en las 27 ramas (HT): $\text{Incidencia} = (\text{HR} \times 100) / \text{HT}$. El crecimiento se determinó sumando el total de nudos después del entrenudo corto contabilizados (NdEC) y dividiéndolos entre las 27 ramas contabilizadas: $\text{Crecimiento} = \text{NdEC} / 27$.

La severidad se obtuvo sumando el total de área foliar de todas las hojas (AFT) contabilizadas en las 27 ramas (según el valor correspondiente en la metodología). Posteriormente, se determinó el área foliar afectada por la roya (AFA), la cual se obtuvo

contabilizando todas las lesiones encontradas en las hojas de las 27 ramas y multiplicando estas por el valor correspondiente a cada lesión (según la escala ajustada). Para el cálculo de la severidad, se utilizó la siguiente fórmula: Severidad = (AFA x 100)/ AFT.

Para el cálculo del índice de defoliación, se utilizaron los valores asignados en la escala (0-4) en las 24 plantas muestreadas en la parcela, para ello se utilizó la siguiente ecuación: $100x \frac{(0x n_0 + 1x n_1 + 2x n_2 + 3x n_3 + 4x n_4)}{24x4}$.

El área dañada por hoja enferma se determinó dividiendo el total de área afectada por la roya (cm^2) en la parcela, entre el total de hojas con la presencia de roya: AFA/HR.

Para el cálculo del porcentaje de pérdida de hojas por rama, se determinó el número potencial de hojas (NPH), ello se obtuvo multiplicando el número total de nudos después del entrenudo corto (NdEC) por dos y dividido entre 27 ramas: $NPH = \frac{(NdEC \times 2)}{27}$. Luego se aplicó la siguiente ecuación: % de pérdida de hojas/rama = $\frac{(HT - (NPH \times 27))}{(NPH \times 27)}$.

2.3.5.2 Variables de suelos y fertilización

Las variables de suelos se obtuvieron mediante el análisis químico de suelos en laboratorio. Mientras que las variables de fertilización se calcularon de acuerdo con la información brindada por los agricultores en la encuesta. Se obtuvo las cantidades totales de nutrientes aplicados en el año con base en la información de los productos y número de veces aplicados al año.

2.3.5.3 Variables de manejo

Las variables de manejo se calcularon con base en la información obtenida en la encuesta y a través de la información de las mediciones. Se calculó la cantidad de fungicidas sistémicos y protectantes aplicados en el año, cantidad de herbicidas e insecticidas utilizando las etiquetas de los productos.

El porcentaje de sombra se determinó obteniendo el promedio en cada punto de lectura, ya que en cada punto se tomaron cuatro direcciones de sombra (Lemmon, 1956). Luego se sacó el promedio de los cinco puntos tomados en la parcela (extremos y centro).

Para determinar la biomasa, primero se calculó el DAP a todos los árboles muestreados, para ello se usó la fórmula: $(CAP / \pi) / 100$. Posteriormente, se aplicaron ecuaciones alométricas con las cuales se obtuvo la cantidad de biomasa en kg /árbol, la ecuación depende del tipo de árbol: la fórmula para árboles frutales fue $10^{(-1.11+2.64 \cdot \text{LOG}_{10}(\text{DAP}))}$ (Andrade *et al.*, 2008), para musáceas $0.03 \cdot (\text{DAP}^{2.13})$ (Van Noordwijk *et al.*, 2002), para árboles de servicio $10^{(-1.5+2.7 \cdot \text{LOG}_{10}(\text{DAP}))}$ (Brown y Iverson 1992) y para maderables $(21.3 - 6.95 \cdot (\text{DAP}) + 0.74 \cdot (\text{DAP}^2))$ (Brown y Iverson, 1992). Luego se sumó la biomasa de todos los árboles medidos en la parcela y se ajustó el valor a hectáreas.

El área basal de los árboles (AB) se calculó con la fórmula $AB = (\pi / 4) \times \text{DAP}^2$, posteriormente se sumó el AB para cada una de las clasificaciones de árboles: maderables, frutales, de servicio, musáceas y de regeneración natural, el valor se ajustó a hectáreas. Las variables número de árboles para cada una de las clasificaciones se determinó sumando la cantidad de árboles de cada una de estas muestreadas en campo y ajustando el valor a

hectáreas. El número de especies se determinó identificando la cantidad de especies muestreadas en la parcela.

Las variables número de especies, área basal y número de individuos por clasificación de árboles se utilizaron solamente en el objetivo uno, donde se determinaría el efecto de la sombra de los cafetales en la condición química del suelo.

2.3.5.4 Variables de producción

La variable nudos productivos se obtuvo como promedio del total de nudos productivos (NPT) en las 27 ramas: $NPT/27$. La relación producción/crecimiento se alcanzó dividiendo el total de nudos productivos entre el total de nudos después del entrenudo corto, ambos contabilizados en las 27 ramas: $NPT/NdEC$.

En total se incluyeron 53 variables en grupos de predictoras y respuesta en el estudio (Cuadro2). Se reunieron seis variables en el grupo de roya, 11 variables de suelos, 16 variables de fertilización, 13 de manejo, cuatro de producción y tres de topografía (Cuadro2).

Cuadro 2. Lista de grupos, descripción de las variables y unidades que caracterizan las parcelas en el estudio.

Grupo	Variable	Unidad
Roya del café	Pérdida de hojas/rama	%
	Incidencia	%
	Severidad	%
	Crecimiento	Número de nudos nuevos/rama
	Índice de defoliación	%
	Área dañada/hoja enferma	cm ²
Suelo	Al Suelo	meq/100g
	Ca Suelo	meq/100g
	K Suelo	meq/100g
	Mg Suelo	meq/100g
	P Suelo	meq/100g
	Cu Suelo	ppm
	Fe Suelo	ppm
	Mn Suelo	ppm
	Zn Suelo	ppm
	MO	%
	pH	-
Fertilización	N	kg/ha ⁻¹
	P	kg/ha ⁻¹
	K	kg/ha ⁻¹
	B	ppm
	Ca	ppm
	Co	ppm
	Cu	ppm

	Fe	ppm
	Mg	ppm
	Mn	ppm
	Mo	ppm
	S	ppm
	Zn	ppm
	Análisis de suelos	-
	N Aplicaciones Suelo	-
	N foliares	-
Manejo	Insecticidas año	-
	F sistémicos	-
	F protectantes	-
	Herbicidas	-
	Limpiezas mecánicas	-
	Insecticidas (l/ha)	l/ha ⁻¹
	F sistémicos (l/ha)	l/ha ⁻¹
	F protectantes (l/ha)	l/ha ⁻¹
	Herbicidas (l/ha)	l/ha ⁻¹
	Densidad (cafetos/ha)	plantas/ha ⁻¹
	Biomasa/sombra (kg/ha)	kg/ha ⁻¹
	% cobertura de sombra	%
Producción	Edad de plantación	años
	Rendimiento	qq/ha ⁻¹
	Nodos productivos	-
	Producción/crecimiento	-
Topografía	Elevación	msnm
	Direc. pendiente	-
	% pendiente	%

A excepción del N, P y K que se aplicaron al suelo en el grupo de fertilización, los demás elementos fueron aplicados foliarmente. La variable análisis de suelos indica si este se realiza o no. N significa número en el grupo de fertilización y F significa fungicidas en el grupo de manejo.

2.3.6 Métodos estadísticos

2.3.6.1 Métodos estadísticos para el objetivo específico uno: relación entre la sombra de los cafetales y la condición química del suelo

Las variables de sombra utilizadas para analizar el objetivo uno fueron: número y áreas basales de árboles de servicio, frutales, maderables, musáceos y de regeneración natural; así como el número de especies, área de cobertura y porcentaje de sombra. Para determinar el efecto de las variables de sombra (mayor o menor) sobre la condición química del suelo dentro de los cafetales, se hizo un análisis de correlaciones canónicas (ACC). Se compararon las variables del grupo de suelos con respecto a las variables del grupo de sombra; se

determinó como variables significativas aquellas que tuvieran un p valor menor a 0.05 ($\alpha=0.05$).

Posteriormente, se hizo un análisis de conglomerados con las variables de sombra; como criterios de clasificación se utilizaron las parcelas individuales y la comunidad, la cual se utilizó para controlar el efecto del muestreo en diferentes localidades; el método utilizado fue Ward y la distancia Euclídea. Para determinar si los grupos obtenidos en el análisis eran distintos, se hizo un análisis de varianza multivariado donde se determinó como criterios de clasificación los conglomerados. La diferencia estadística se determinó con la prueba de Hotelling; se consideró como grupos diferentes aquellos que tuvieran un p valor menor a 0.05 ($\alpha=0.05$). Para conocer las variables influyentes en cada uno de los grupos, se hizo un análisis de varianza con las variables de sombra y con criterio de clasificación el conglomerado. Se probó la significancia de cada una de las variables de sombra con la prueba LSD Fisher ($\alpha=0.05$).

Finalmente se hizo un análisis de varianza con las variables de suelos entre los conglomerados (grupos) de sombra, a través de los modelos lineales generales y mixtos. Se utilizaron las variables de suelos y como criterios de clasificación los conglomerados (grupos) de sombra y la comunidad. Se determinó como efecto fijo los conglomerados y la comunidad como efecto aleatorio; la separación de medias se hizo con la prueba LSD Fisher con un p valor menor a 0.05 ($\alpha=0.05$).

2.3.6.2 Métodos estadísticos para el objetivo específico dos: efecto del suelo y la fertilización sobre la roya anaranjada

Cabe recalcar que la información proveniente de las encuestas no es información independiente. En esta situación es inevitable que existan relaciones entre variables objeto y no objeto del estudio y que ellas afecten a las variables de interés, en este caso de roya. Dado lo anterior, se recurrió a un análisis estadístico multivariado, en el cual previamente se agruparon las variables en seis grupos: variables de suelos, fertilización, manejo, producción, topografía y variables del patógeno. Las variables respuesta o del patógeno fueron seis: incidencia, severidad, área dañada por hoja enferma, porcentaje de pérdida de hojas por rama, índice de defoliación y crecimiento de ramas.

- **Selección de las variables predictoras más importantes de cada grupo**

Se hicieron árboles de regresión para cada una de las variables respuesta y los cinco grupos de variables explicativas (30 modelos). Para esto, se utilizó el algoritmo randomForest del programa R (Liaw y Wiener 2002), con la interface de InfoStat. Se contempló la finca como bloque para modelar la estructura apareada de los tratamientos (sol y sombra). Los árboles de regresión permitieron obtener la importancia de cada variable explicativa con respecto a cada variable respuesta (Liaw y Wiener 2002). Para cada grupo, se seleccionó solamente las variables que estaban por encima del promedio del error cuadrático medio (ECM) (Figura 9).

- **Prueba de significancia a las variables predictoras más importantes de cada grupo**

Posteriormente, se hizo una prueba de significancia a las variables seleccionadas. Las pruebas de significancia se basaron en permutaciones (1000) utilizando el algoritmo randomforestPermute (Archer 2013). Se determinó como variables significativas aquellas que tuvieran un p valor menor a 0.1 ($\alpha=0.1$).

Es importante mencionar que con los pasos anteriores se pueden ver relaciones de variables en los grupos individuales de predictoras y las variables respuesta. Para el presente estudio, interesan las relaciones entre los grupos suelos y fertilización con respecto a las variables respuesta, ya que es la hipótesis de mayor interés. Pero como se mencionó al inicio no puede obviarse la influencia que puedan tener otras variables sobre la roya.

- **Selección de las variables predictoras más importantes de todos los grupos**

Se mezclaron todas las variables significativas de los cinco grupos. Se hicieron nuevamente árboles de regresión para explicar cada una de las variables de roya. Para ello, se utilizó el algoritmo randomForest (Liaw y Wiener 2002). Se eliminaron las variables que estaban por debajo de promedio del error cuadrático medio (ECM) (Figura 9).

- **Prueba de significancia a las variables predictoras más importantes de todos los grupos**

Para obtener las variables más relacionadas a la roya, se realizó una prueba de significancia para las variables seleccionadas. Para ello, se utilizó el algoritmo Randomforest permute (Archer 2013), basado en permutaciones (1000). Se consideró como variables significativas aquellas que tuvieran un p valor menor a 0.05 ($\alpha=0.05$).

Con los dos pasos anteriores, se logró obtener las variables de todo tipo que más se relacionaron con el desarrollo de la roya.

- **Efectos puros de variables (fuertemente relacionadas a la roya)**

Se realizaron análisis de regresiones parciales para cada una de las variables respuesta y variables asociadas a ella, con el objetivo de conocer si existían variables que estuviesen siendo influenciadas por otras; para ello se utilizó el algoritmo randomForest (Liaw y Wiener 2002). Se determinó el efecto puro de cada variable; en caso de existir, se determinó si este era significativo por medio del coeficiente de Spearman. En caso de no haber variables influenciadas por otras, se consideró que la respuesta era en función de asociaciones de variables y no de forma individual (Figura 9).

- **Visualización de asociaciones entre variables predictoras y la roya**

Se hizo un análisis de componentes principales (Triplot) interrelacionando el espacio de las variables predictoras, variables de roya y espacio de las parcelas, producto de los árboles de regresión. En el gráfico, se pudo observar relaciones de la información en forma general. También se realizaron Biplots para cada variable respuesta y variables asociadas a las mismas (Venables y Ripley 2002; Karatzoglou *et al.* 2004; Wood, 2011; Pinheiro *et al.* 2013; Oksanen *et al.* 2014).

Finalmente, se hicieron gráficos de variables que mostraban efecto puro con respecto a la variable respuesta. Para ello se utilizó el paquete estadístico InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2011).

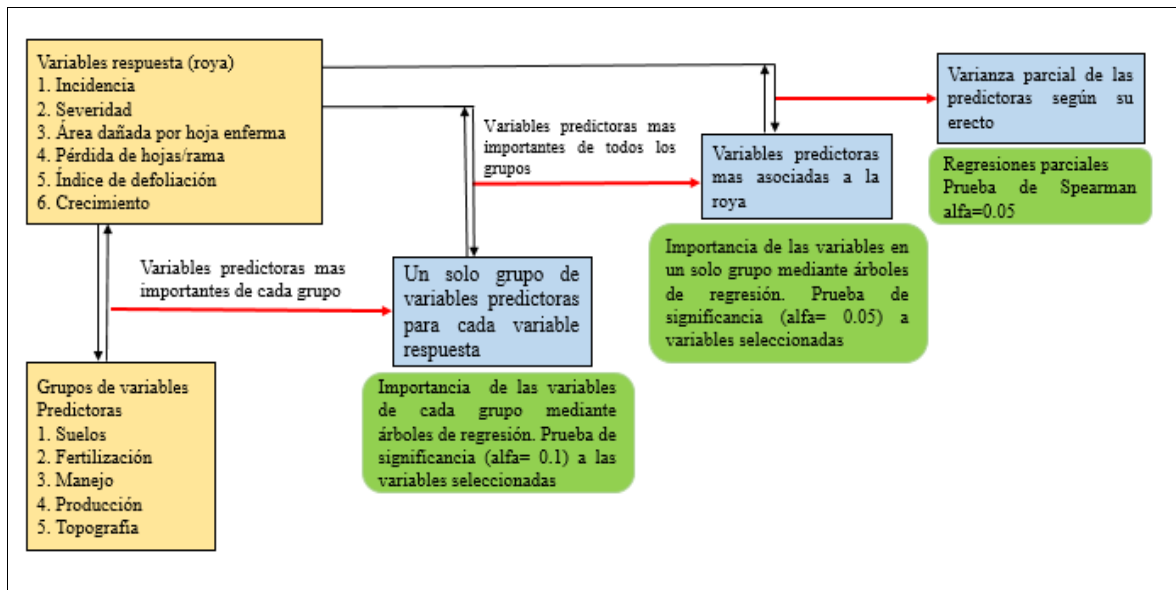


Figura 9. Diagrama del análisis estadístico del estudio. Entradas iniciales (variables en cuadros en naranja), análisis realizados (cuadros verdes), salidas y resultados del análisis (cuadros azules). En ocasiones las salidas llevaron a otros tipos de análisis.

2.4 Resultados

2.4.1 Generalidades sobre los cafetales muestreados

En el muestreo, el promedio de área sembrada por productor fue de 1.87 ha con un mínimo de 0.40 ha y un máximo de 8.60 ha. El 78% de los productores encuestados tenía menos de dos hectáreas de cultivo. En el manejo, se puede mencionar que los agricultores encuestados realizaron entre una y cuatro limpiezas mecánicas al año; el 83% efectuó entre 2 y 3 limpiezas. Se hicieron hasta dos aplicaciones de herbicidas al año; el 72% realizó solamente una aplicación de herbicidas. Se puso hasta dos aplicaciones de insecticidas al año; el 53% realizó una o dos aplicaciones de insecticidas. El 23% hizo entre una y dos aplicaciones de fungicidas protectantes. Se hicieron hasta cuatro aplicaciones de fungicidas sistémicos; el 60% hizo dos aplicaciones y el 20% hizo entre tres y cuatro aplicaciones de sistémicos. Se realizaron entre una y tres fertilizaciones edáficas; el 83% realizó dos fertilizaciones edáficas. Se realizaron hasta dos fertilizaciones foliares; el 47% realizó una fertilización foliar al cafetal, mientras que 43% no hizo fertilizaciones foliares. En los sistemas de manejo de sombra se encontraron cafetales en combinación con: árboles frutales, maderables, de servicio, de regeneraciones naturales y musáceas. El 70% de los agricultores realizó una poda al año a los árboles de sombra.

2.4.2 Resultados del objetivo específico uno: relación entre la sombra de los cafetales y la condición química del suelo

En el análisis de correlaciones canónicas (ACC), no se encontró diferencia significativa en cuanto a las variables de suelos con respecto al mayor y menor contenido de sombra dentro de los cafetales ($p > 0.05$).

Se identificaron tres conglomerados o grupos de sombra los cuales fueron estadísticamente diferentes ($p \leq 0.05$) entre ellos (Figura 10). En la caracterización de los grupos, se determinó que las variables AB de maderables, AB de musáceas, número de árboles de servicio, número de maderables, número de especies, porcentaje y área de cobertura de sombra fueron significativas ($p \leq 0.05$) en los conglomerados realizados (Cuadro 3).

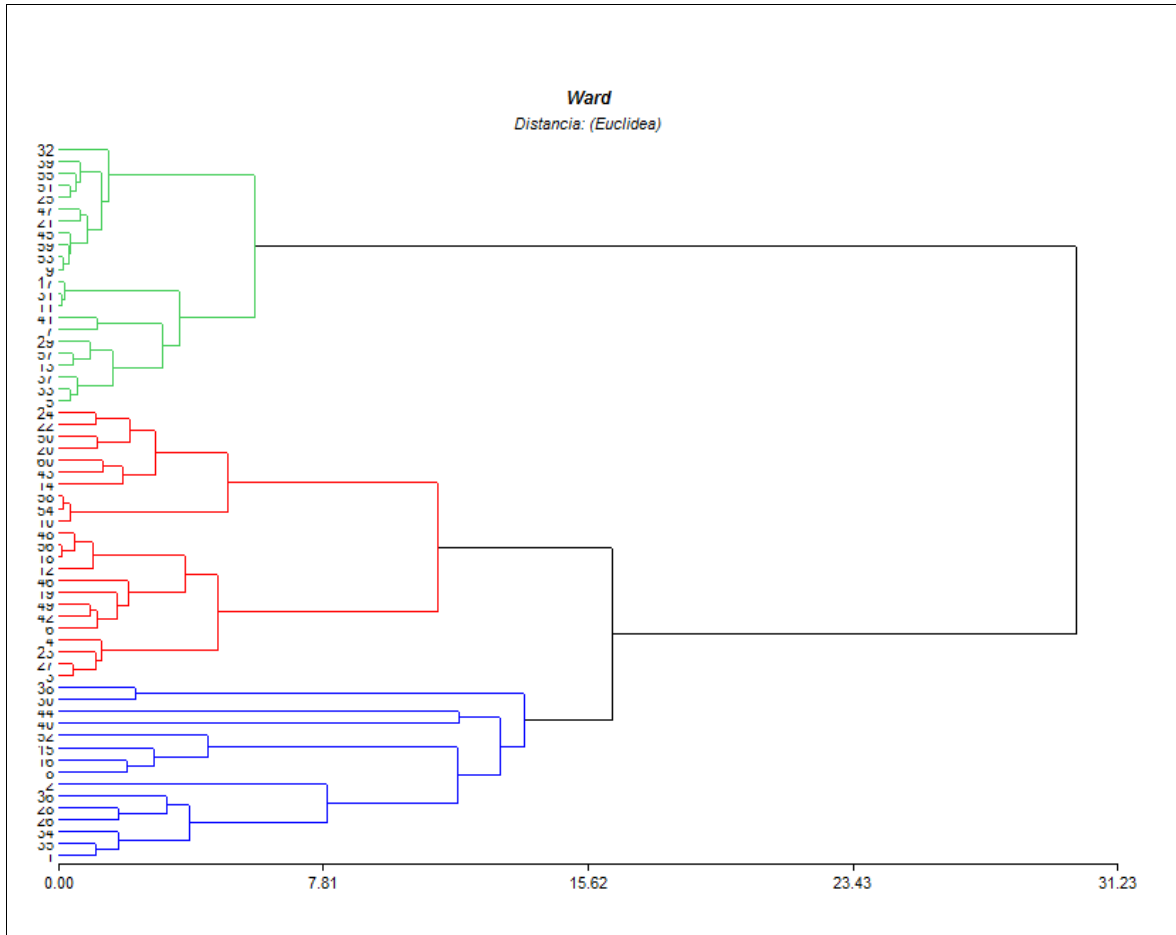


Figura 10. Dendrograma de los grupos de sombra de las parcelas realizada con la distancia Euclídea y el método Ward.

El grupo uno se caracterizó por tener mayor cantidad de AB de árboles maderables/ha (1.4 m²) y musáceas/ha (0.9 m²), también mayor cantidad de árboles de servicio/ha (34) y maderables/ha (89), adicionalmente mayor porcentaje (29.7%) y área de cobertura de sombra/ha (632 m²). Mientras tanto el grupo dos se caracterizó por tener alta cantidad de árboles de servicio/ha (41) un porcentaje de sombra en promedio similar al grupo uno (29.7%), y área de cobertura de sombra/ha intermedia (212 m²). El grupo tres se caracterizó por tener menor cantidad AB de árboles maderables (9.9 m²) y musáceas por hectárea (4 m²), menor número de árboles de servicio (8) y especies por hectárea (1.4) y también menor área de cobertura/ha (74 m²) y porcentaje de sombra (10%) (Cuadro 3).

Cuadro 3. Caracterización de los grupos de sombra obtenidos a partir de la tipología con las variables descriptivas de las parcelas

Variable	G1	G2	G3	F	P-valor
AB de árboles de servicio (ha)	2.3	1.5	0.4	2.9	0.0663
AB de árboles frutales (ha)	0.4	0.1	0.0	2.5	0.0894
AB de árboles maderables (ha)	1.4 a	0.1 b	0.1 b	9.9	0.0002
AB de musáceas (ha)	0.9 a	0.1 b	0.1 b	4.0	0.0237
Número de árboles de servicio (ha)	34.0 a	41.3 a	13.2 b	8.4	0.0007
Número de árboles frutales (ha)	12.0	7.8	0.5	2.4	0.0997
Número de árboles maderables (ha)	88.7 a	6.5 b	5.9 b	8.3	0.0007
Número de musáceas (ha)	15.3	9.6	8.6	0.4	0.6509
Número de especies	3.0 a	3.1 a	1.4 b	21.0	<0.0001
Cobertura de sombra (%)	29.7 a	29.7 a	9.6 b	21.5	<0.0001

Promedios de las variables en cada uno de los grupos. Promedios significativos ($p \leq 0.05$), letras diferentes en la misma fila indican diferencias estadísticas entre los grupos.

El ANOVA no mostró diferencia significativa entre los grupos de sombra con respecto a ninguna de las variables de suelo ($p > 0.05$).

2.4.3 Resultados del objetivo específico dos: efecto del suelo y la fertilización sobre el crecimiento del café e impacto de la roya

- **Selección de las variables predictoras más importantes de cada grupo y pruebas de significancia a las variables seleccionadas**

Se hicieron árboles de regresiones para determinar la importancia de las variables predictoras de cada grupo. En general, las variables que estuvieron por debajo del promedio del error cuadrático medio (ECM) se eliminaron para los siguientes análisis (casillas en blanco en los cuadros), la asociación de las predictoras con las variables respuesta fue variable.

Las variables predictoras del grupo suelos se asociaron de forma distinta con las variables respuesta, es decir, no siempre las mismas variables predictoras se asociaron a todas las variables respuesta. Sin embargo, algunas variables de suelos como calcio y potasio estuvieron relacionadas con la mayoría de variables respuesta. Por el contrario, el fósforo, magnesio y porcentaje de materia orgánica no mostraron significancia ($p > 0.10$) con respecto a ninguna de las variables respuesta (Cuadro 4). Las variables de roya que más se explicaron con las variables de suelos fueron la severidad, pérdida de hojas por rama e índice de defoliación ya que explicaron el 53.5%, 48.2% y 47.02% de la variabilidad (Cuadro 4).

Cuadro 4. Prueba de significancia con variables del grupo de suelos más asociadas a la roya

Variable	Pérdida de hojas/rama	Incidencia	Severidad	Crecimiento	Índice de defoliación	Área dañada/hoja enferma
% var exp	48.19	35.74	53.54	27.73	47.02	28.90
pH		0.087			0.083	
K Suelo (meq/100g)	0.001	0.054	0.180	0.014	0.008	0.219
Ca Suelo (meq/100g)	0.028	0.012	0.015	0.064	0.002	0.022
P Suelo (meq/100g)						0.394
Al Suelo (meq/100g)				0.036		0.121
Mg Suelo (meq/100g)			0.205			
Zn Suelo (ppm)	0.257	0.113	0.623	0.006	0.058	0.188
Mn Suelo (ppm)	0.004	0.043	0.017		0.002	0.189
Fe Suelo (ppm)	0.074	0.083		0.062		0.087
Cu Suelo (ppm)		0.096				
MO (%)						0.301

Prueba Ramdomforest permute ≤ 0.10 . Solo están consideradas las relaciones por encima del promedio del error cuadrático medio (ECM). Celdas en blanco no se tomaron en cuenta en el análisis por presentar valores inferiores al promedio del ECM. Números en azul y negrilla corresponden a valores significativos con respecto a las variables de roya, negrilla ($\alpha=0.05$) y azul ($\alpha=0.10$). % var exp corresponde al porcentaje de variación explicada para cada una de los modelos de las variables respuesta.

En el grupo de variables predictoras de fertilización con respecto a las variables respuesta, se eliminaron las variables número de aplicaciones de fertilizantes foliares, calcio foliar y análisis de suelos ya que presentaron valores inferiores al promedio del ECM para todas las variables respuesta, es decir no se relacionaron con ninguna variable de roya. El grupo de variables de fertilización mostró importancia alta ya que todas las variables seleccionadas fueron significativas ($\alpha < 0.10$) con respecto a la variable respuesta a la que se asociaron. La mayoría de las variables de fertilización estuvo relacionada con al menos dos variables respuesta. La variabilidad explicada por las variables de fertilización fue alta para todas las variables de roya ($>52\%$), lo cual demuestra la importancia de estas (cuadro 5).

Cuadro 5. Prueba de significancia con variables del grupo de fertilización más asociadas a la roya

Variable	Pérdida de hojas/rama	Incidencia	Severidad	Crecimiento	Índice de defoliación	Área dañada/hoja enferma
% var exp	62.32	52.30	76.10	52.30	62.96	56.45
N (kg/ha)	0.001	0.003		0.008	0.001	0.003
P (kg/ha)	0.001	0.009	0.002	0.042	0.001	
K (kg/ha)	0.001	0.041		0.013	0.004	0.007
N Aplicaciones Suelo				0.014		0.037
S (ppm)		0.002	0.001	0.002		0.001
B (ppm)		0.004	0.005	0.009	0.006	0.012
Co (ppm)		0.001			0.010	
Zn (ppm)	0.008	0.010			0.002	0.036
Cu (ppm)	0.012	0.005	0.005			0.006
Mo (ppm)			0.001			
Mn (ppm)			0.006		0.065	0.002
Fe (ppm)			0.002		0.021	0.004
Mg (ppm)	0.001	0.001	0.001		0.001	0.001

Prueba Ramdomforest permute ≤ 0.10 . Solo están consideradas las relaciones por encima del promedio del error cuadrático medio (ECM). Celdas en blanco no se tomaron en cuenta en el análisis por presentar valores inferiores al promedio del ECM. Números en azul y negrilla corresponden a valores significativos con respecto a las variables de roya, negrilla ($\alpha=0.05$) y azul ($\alpha=0.10$). % var exp corresponde al porcentaje de variación explicada para cada una de los modelos de las variables respuesta.

Al considerar la importancia de las variables de manejo con relación a las variables de roya, se eliminaron las variables porcentaje de sombra y número de limpiezas mecánicas en el año por presentar valores inferiores al promedio del ECM para todas las variables respuesta. La asociación de variables de manejo y de roya fue variable, no siempre coincidieron las mismas variables de manejo para cada una de las variables respuesta. Las variables número de

fungicidas protectantes, biomasa (kg/ha) y fungicidas protectantes (l/ha) a pesar de haber sido seleccionadas para el análisis (valores por encima del promedio del ECM) no fueron significativas con respecto a la variable respuesta asociada. Las variables número de aplicaciones de insecticidas, número y cantidad de fungicidas sistémicos mostraron relaciones significativas con al menos tres variables de roya. Las variables respuesta que mostraron mayor variabilidad explicada por las variables de manejo fueron: severidad (70.1%), pérdida de hojas por rama (62%) y área dañada por hoja enferma (52.1). La variable crecimiento fue poco explicada por las variables de manejo (14.4%) (Cuadro 6).

Cuadro 6. Prueba de significancia con variables del grupo de manejo más asociadas a la roya

Variable	Pérdida de hojas/rama	Incidencia	Severidad	Crecimiento	Índice de defoliación	Área dañada/hoja enferma
% var exp	62.05	45.46	70.15	14.46	45.46	52.11
F protectantes			0.128			
F sistémicos	0.005	0.019	0.010	0.015	0.004	0.012
F sistémicos (l/ha)	0.001	0.003	0.004	0.087	0.001	0.018
Densidad (plantas/ha)		0.047			0.016	
Herbicidas		0.063		0.042		
Herbicidas (l/ha)	0.005	0.002	0.025	0.025		
Insecticidas año	0.004	0.001	0.001		0.001	0.001
Insecticidas (l/ha)		0.024	0.012	0.306	0.001	
Área de sombra (m/ha)				0.005		
Biomasa/sombra (kg/ha)				0.218		
F protectantes (l/ha)						0.130

Prueba Randomforest permute ≤ 0.10 . Solo están consideradas las relaciones por encima del promedio del error cuadrático medio (ECM). Celdas en blanco no se tomaron en cuenta en el análisis por presentar valores inferiores al promedio del ECM. Números en azul y negrilla corresponden a valores significativos con respecto a las variables de roya, negrilla ($\alpha=0.05$) y azul ($\alpha=0.10$). % var exp corresponde al porcentaje de variación explicada para cada una de los modelos de las variables respuesta.

La variable topográfica porcentaje de pendiente no mostró relación con ninguna de las variables de roya (valores menores al promedio del ECM). Sin embargo, las variables dirección de pendiente y elevación mostraron relaciones significativas con todas las variables respuesta. La variabilidad explicada por las variables topográficas en general fue baja ($<50\%$). Sin embargo, las variables respuesta que mostraron mayor explicación por las dos variables topográficas fueron pérdida de hojas por rama y severidad (Cuadro 7).

Cuadro 7. Prueba de significancia con variables del grupo de topografía más asociadas a la roya

Variable	Pérdida de hojas/rama	Incidencia	Severidad	Crecimiento	Índice de defoliación	Área dañada/hoja enferma
% var exp	49.84	30.32	48.06	12.37	41.10	41.61
Direc. pendiente	0.001	0.006	0.005	0.016	0.005	0.001
Elevación (msnm)	0.001	0.002	0.003	0.001	0.001	0.005

Prueba Randomforest permute ≤ 0.10 . Solo están consideradas las relaciones por encima del promedio del error cuadrático medio (ECM). Celdas en blanco no se tomaron en cuenta en el análisis por presentar valores inferiores al promedio del ECM. Números en azul y negrilla corresponden a valores significativos con respecto a las variables de roya, negrilla ($\alpha=0.05$) y azul ($\alpha=0.10$). % var exp corresponde al porcentaje de variación explicada para cada una de los modelos de las variables respuesta.

Todas las variables de producción fueron seleccionadas por su importancia (valores mayores al promedio del ECM); sin embargo, su selección fue variable, es decir, no siempre se asociaron a la misma variable respuesta. Las variables nodos productivos y producción/crecimiento se relacionaron con todas las variables respuesta. La variabilidad explicada por las variables de producción fue baja ($<48\%$) con respecto a las variables respuesta. La incidencia fue muy poco explicada por las variables de producción, por el contrario, explicaron mejor a las variables área dañada por hoja enferma y pérdida de hojas por rama (Cuadro 8).

Cuadro 8. Prueba de significancia con variables del grupo de producción más asociadas a la roya

Variable	Pérdida de hojas/rama	Incidencia	Severidad	Crecimiento	Índice de defoliación	Área dañada/hoja enferma
% var exp	47.54	11.14	38.68	26.060	42.370	48.000
Edad de plantación	0.004				0.014	
Rendimiento (qq/ha)		0.108			0.039	
Nodos productivos	0.002	0.110	0.026	0.017	0.009	0.002
Producción/crecimiento	0.001	0.020	0.071	0.001	0.001	0.001

Prueba Randomforest permute ≤ 0.10 . Solo están consideradas las relaciones por encima del promedio del error cuadrático medio (ECM). Celdas en blanco no se tomaron en cuenta en el análisis por presentar valores inferiores al promedio del ECM. Números en azul y negrilla corresponden a valores significativos con respecto a las variables de roya, negrilla ($\alpha=0.05$) y azul ($\alpha=0.10$). % var exp corresponde al porcentaje de variación explicada para cada una de los modelos de las variables respuesta.

- **Selección de las variables predictoras más importantes de todos grupos y pruebas de significancia a las variables seleccionadas**

Al seleccionar las variables predictoras más importantes de cada grupo y conocer que su efecto era significativo sobre las variables respuesta asociadas, se hizo un solo grupo de predictoras con respecto a cada variable respuesta. Se determinó nuevamente la importancia de las variables predictoras con respecto a la variable respuesta asociada. Las predictoras que presentaron valores inferiores al promedio del ECM con respecto a las variables de roya se eliminaron. Lo anterior demuestra que algunas variables predictoras eran muy importantes dentro de su grupo; pero al interrelacionarse con variables de otros grupos su importancia no fue tan alta por lo cual se eliminaron (Cuadro 9).

Cuadro 9. Promedios de variables eliminadas en los modelos ya que no se asociaron a la roya.

Variables	Pérdida de hojas/rama	Incidencia	Severidad	Crecimiento	Índice de defoliación	Área dañada/hoja enferma
Promedio ECM	4.52	3.93	3.47	4.02	4.02	3.87
Cu Suelo (ppm)		2.12				
pH		2.12			1.39	
Rendimiento					3.46	
Cu (ppm)	3.20	2.70	2.25			1.63
Mn (ppm)			1.74		3.70	2.18
Mo (ppm)			2.84			
Zn (ppm)	3.31	2.75			3.30	2.42
N Aplicaciones Suelo				0.99		3.20
F protectantes			1.78			
Herbicidas		2.07		2.65		
Insecticidas (l/ha)		1.47	1.15			
F protectantes (l/ha)				1.22		
Herbicidas (l/ha)	3.72	2.41	1.80	1.83	3.26	
Densidad (plantas/ha)		2.22			2.42	

Promedios de Error cuadrático Medio (ECM) con respecto a las variables respuesta. Variables con valores inferiores al promedio del ECM en el modelo no fueron seleccionadas como relacionadas a la roya. Celdas en blanco no se tomaron en cuenta en el análisis, fueron eliminadas en análisis anteriores por su baja importancia.

El 63% de las variables finales correspondieron a variables de suelos y fertilización, ello demuestra la importancia de estas sobre el impacto de la roya. Se hizo una prueba de significancia a las variables que fueron seleccionadas (valores por encima del promedio del ECM) con respecto a la variable respuesta asociada. En general, las variables elevación, dirección de pendiente, fósforo y nitrógeno de la fertilización, y producción/crecimiento se asociaron a casi todas las variables respuesta y la asociación de estas fue significativa. En cambio, las variables aluminio del suelo, potasio de fertilización, hierro foliar, área de

sombra, edad de la plantación y número de fungicidas sistémicos, a pesar de haber sido seleccionadas (valores en promedio por encima del ECM), estas no fueron significativas con respecto a la variable respuesta asociada. Las demás variables mostraron significancia con respecto a una u otras variables respuesta asociada (cuadro 10).

Cuadro 10. Prueba de significancia con variables de todos los grupos que más se asociaron a las variables de crecimiento y resistencia fisiológica del hospedero a la roya en el estudio

Variable	Pérdida de hojas/rama	Incidencia	Severidad	Crecimiento	Índice de defoliación	Área dañada/hoja enferma
% Var explicada	65.81	52.91	68.83	34.85	52.91	64.07
K Suelo (meq/100g)	0.011	0.077		0.036	0.073	
Ca Suelo (meq/100g)		0.074	0.138	0.170	0.020	
Al Suelo (meq/100g)				0.107		
Zn Suelo (ppm)				0.015		
Mn Suelo (ppm)	0.081	0.066	0.011			
Fe Suelo (ppm)		0.123		0.035		
N (kg/ha)	0.026	0.008		0.279	0.033	0.029
P (kg/ha)	0.024	0.057	0.023		0.018	
K (kg/ha)		0.081				
Fe (ppm)					0.187	
S (ppm)				0.038		
B (ppm)		0.034				
Co (ppm)		0.034				
Mg (ppm)		0.014	0.016			
F sistémicos	0.068	0.093				
F sistémicos (l/ha)	0.054	0.019				
N insecticidas		0.005	0.001			0.002
Área de sombra				0.083		
Dir. pendiente	0.015	0.012	0.006		0.011	
Elevación (msnm)	0.001	0.001	0.027	0.015	0.001	0.040
Edad de plantación	0.071					
Nodos productivos			0.023		0.017	0.002
Producción/crecimiento	0.001		0.046	0.003	0.001	0.002

Prueba Randomforest permutado ≤ 0.05 . Solo están consideradas las relaciones por encima del promedio del error cuadrático medio (ECM). Celdas en blanco no se tomaron en cuenta en el análisis por presentar valores inferiores al promedio del ECM. Valores en negrilla corresponden a valores significativos con respecto a las variables de roya. % var exp corresponde al porcentaje de variación explicada para cada uno de los modelos para las variables respuesta.

2.4.3.1 Efectos de asociaciones de variables y su impacto en la roya anaranjada

En la representación de la incidencia de la roya y sus variables explicativas (Figura 11), el eje uno representa valores crecientes del número de aplicaciones de insecticidas, cantidad de nitrógeno aplicado al suelo y cantidad de fungicidas sistémicos. El eje dos determina valores decrecientes de elevación, cobalto aplicado foliarmente y cantidad de fungicidas sistémicos. En general los valores más altos de incidencia se encontraron en menores elevaciones, con menor cantidad de cobalto aplicado foliarmente, mayor cantidad de nitrógeno al suelo, mayor cantidad de aplicaciones de insecticidas en combinación con urea foliar. Por el contrario, las menores incidencias se encontraron en mayores elevaciones, con mayor cantidad de cobalto foliar, menor cantidad de nitrógeno aplicado al suelo y menor cantidad de aplicaciones de insecticidas con urea foliar. La variabilidad explicada en el gráfico fue 52.58 en los ejes uno y dos (Figura 11).

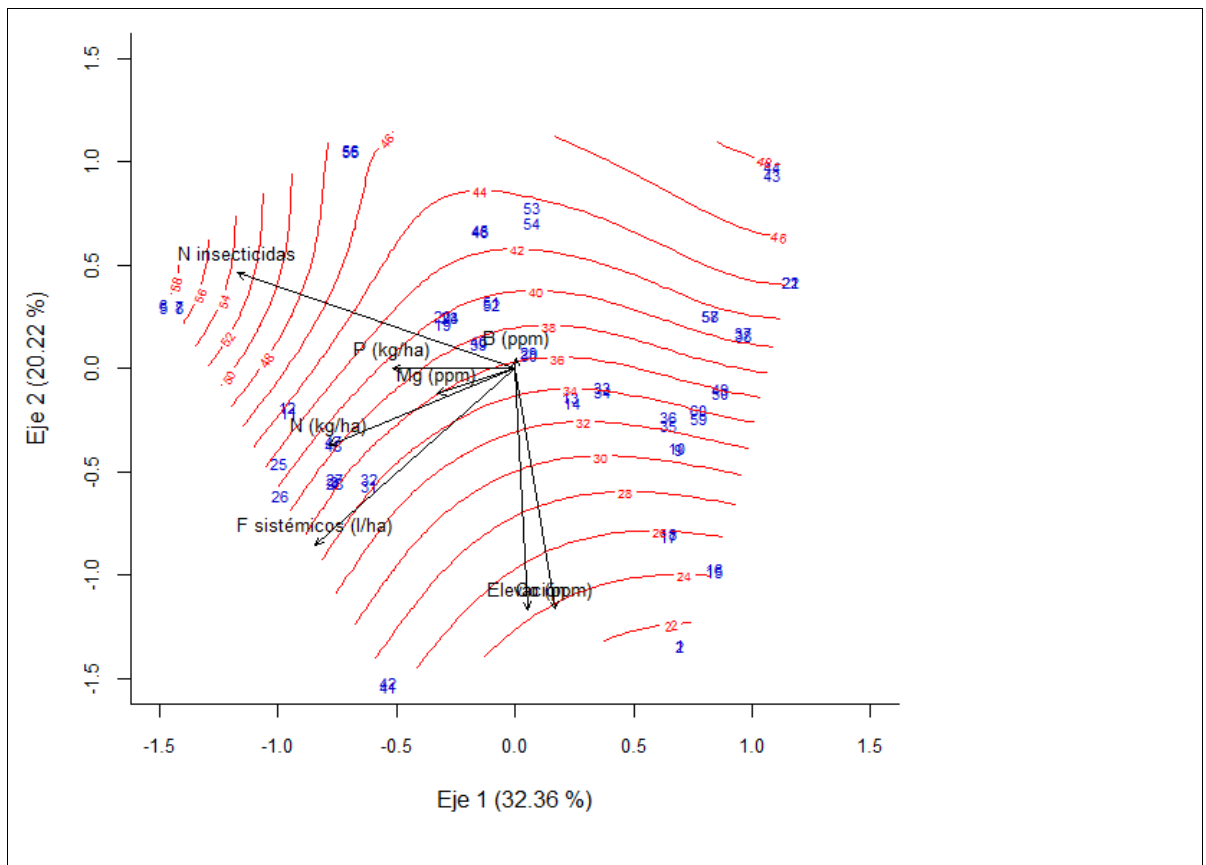


Figura 11. Representación de los dos primeros ejes de un Análisis de Componentes Principales (ACP), realizado con la incidencia de roya (% líneas rojas) como variable explicativa y variables asociadas en espacio de las parcelas (números azules). A mayor valor de las curvas en rojo mayor incidencia.

En la representación del porcentaje de pérdida de hojas por rama y sus variables predictoras (Figura 12), el eje uno muestra valores decrecientes de potasio del suelo y de producción/crecimiento o carga productiva. El eje dos determina valores decrecientes de cantidad de fungicidas sistémicos, elevación, fósforo aplicado al suelo y valores crecientes de producción/crecimiento (Figura 12). En general, los mayores porcentajes de pérdida de hojas por rama se determinaron en menores elevaciones, con menor cantidad de potasio del suelo, menos cantidad de fungicidas sistémicos y menos fósforo aplicado al suelo. También hubo una tendencia de presentar más pérdida de hojas por rama a mayor relación producción/crecimiento es decir mayor carga productiva. La variabilidad explicada en el gráfico fue 61.28 en los ejes uno y dos (Figura 12).

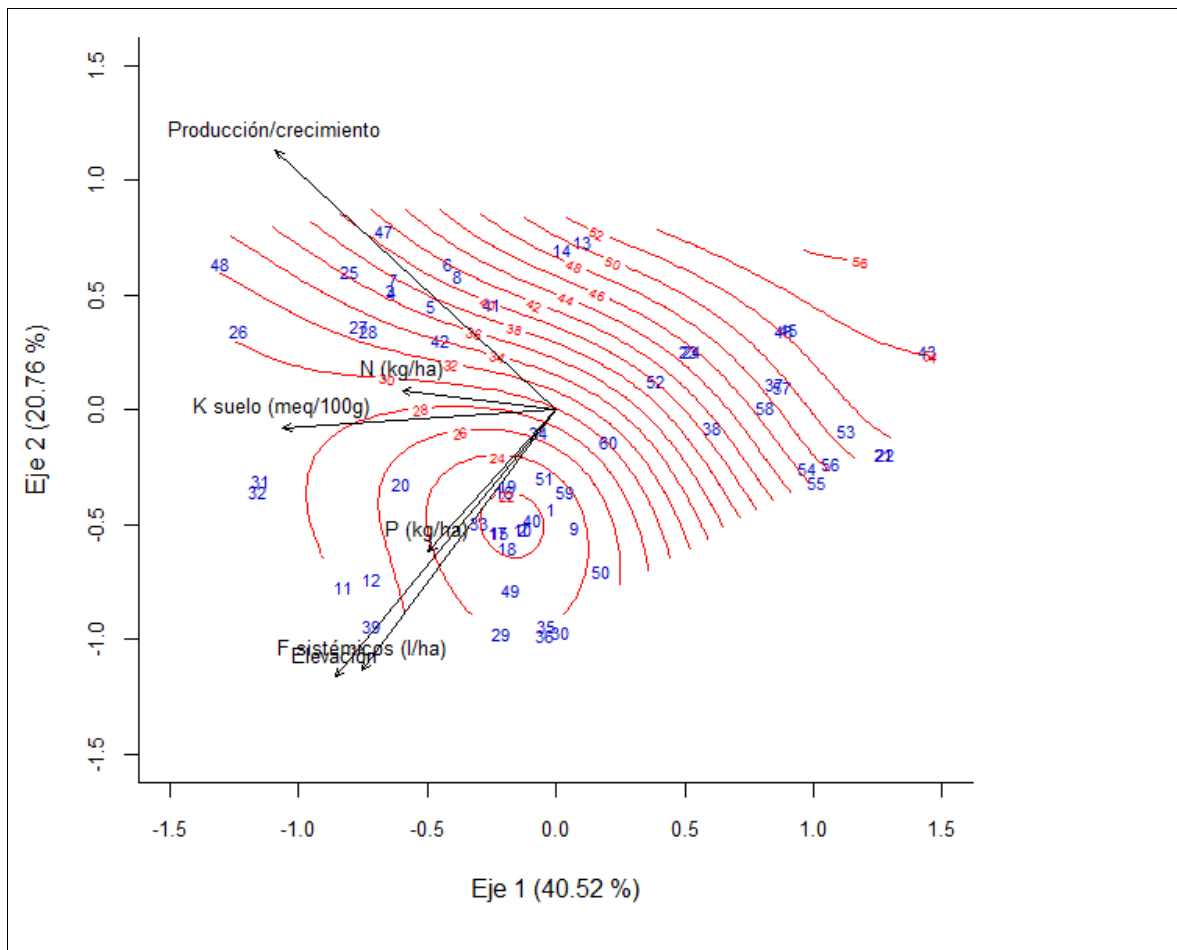


Figura 12. Representación de los dos primeros ejes de un Análisis de Componentes Principales (ACP), realizado con el porcentaje de pérdida de hojas por rama (% líneas rojas) como variable explicativa y variables asociadas en espacio de parcelas (números azules). A mayor valor de las curvas en rojo mayor Porcentaje de pérdida de hojas por rama.

En la representación del crecimiento del café (nudos nuevos/rama) y sus variables predictoras (Figura 13), el eje uno muestra valores decrecientes de potasio del suelo, hierro del suelo y elevación. El eje dos muestra valores crecientes de azufre en aplicaciones foliares y zinc del suelo. La variabilidad explicada en el gráfico fue 65.57 en los ejes uno y dos. El mayor crecimiento de ramas se obtuvo con mayores cantidades de azufre aplicado de forma foliar, con mayores contenidos de zinc del suelo, menor elevación, menor cantidad de hierro y potasio del suelo. El crecimiento fue menor cuando las condiciones fueron contrarias (Figura 13).

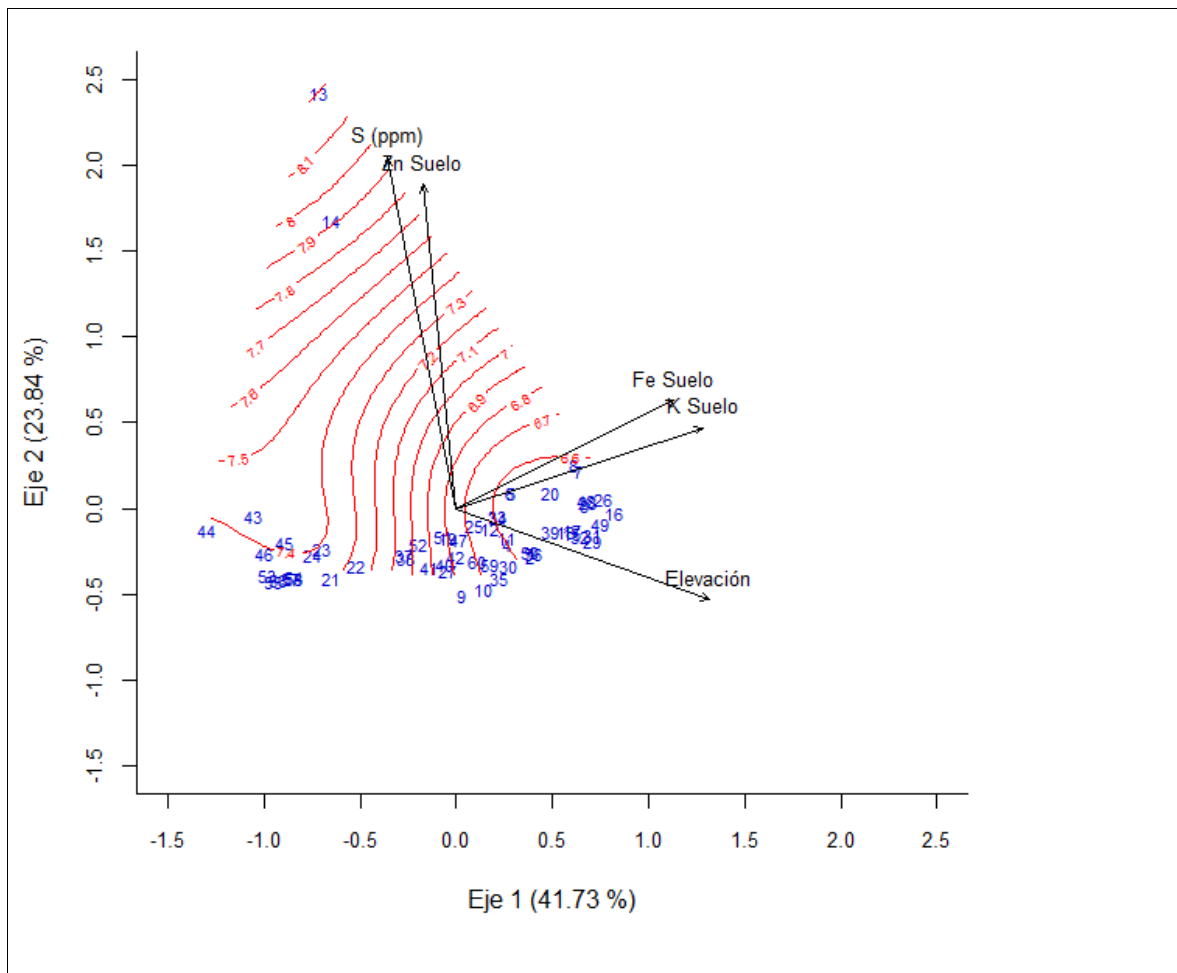


Figura 13. Representación de los dos primeros ejes de un Análisis de Componentes Principales (ACP), realizado con el crecimiento del café (nudos nuevos/rama, líneas rojas) como variable explicativa y variables asociadas en espacio de parcelas (números azules). A mayor valor de las curvas en rojo mayor crecimiento de las ramas del café.

En la representación de la severidad de la roya y de sus variables predictoras (Figura 14), el eje uno mostró tendencias crecientes en cuanto al número de aplicaciones de insecticidas en combinación con urea foliar y decrecientes con la elevación. En el eje dos se visualizaron valores decrecientes de severidad en cuanto a la cantidad de fósforo aplicado al suelo y tendencias decrecientes en cuanto a nudos productivos y producción/crecimiento. La variabilidad explicada en el gráfico fue 65.50 en los ejes uno y dos. Los valores más altos de severidad se relacionaron con menores elevaciones, menor cantidad de fósforo aplicado al suelo y mayor número de aplicaciones de insecticidas en combinación con urea foliar. También se notó una tendencia de mayor severidad con menores valores de producción/crecimiento y nudos productivos (Figura 14).

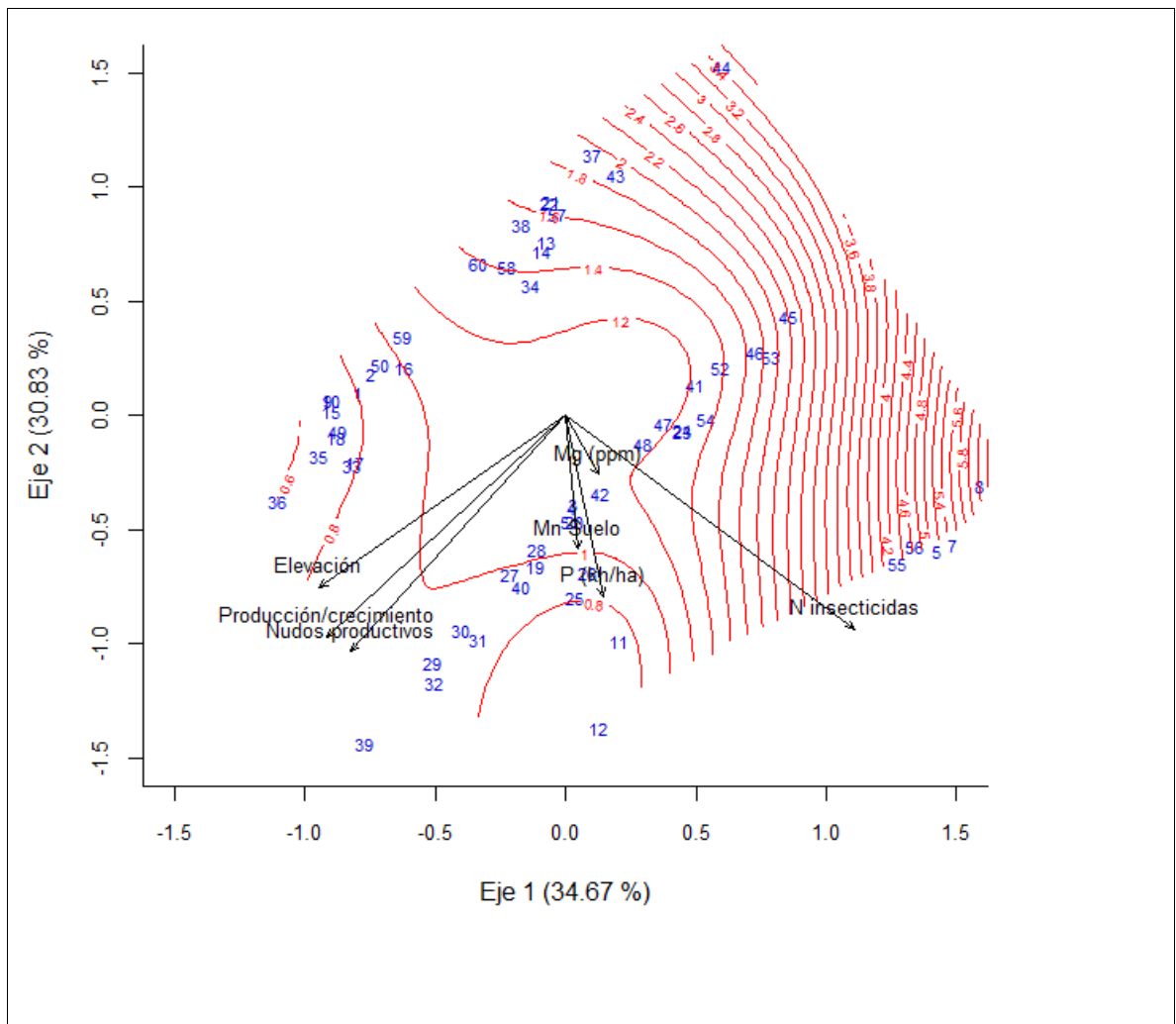


Figura 14. Representación de los dos primeros ejes de un Análisis de Componentes Principales (ACP), realizado con la severidad de la roya (% líneas rojas) como variable explicativa y variables asociadas en espacio de parcelas (números azules). A mayor valor de las curvas en rojo mayor severidad de la roya.

En la representación del área dañada por hoja enferma y sus variables predictoras (Figura 15), el eje uno mostró valores crecientes con la cantidad de nitrógeno al suelo y número de aplicaciones de insecticidas en combinación con urea foliar. El eje dos se caracterizó por tener valores decrecientes con la elevación, producción/crecimiento y nudos productivos. La variabilidad explicada en el gráfico fue 78.70 en los ejes uno y dos. Los valores más altos de área dañada por hoja enferma se obtuvieron en menores elevaciones, con menor cantidad de nudos productivos, menor producción/crecimiento y tendencias de mayor cantidad de nitrógeno al suelo y mayor frecuencia de aplicación de insecticidas en combinación con urea foliar (Figura 15).

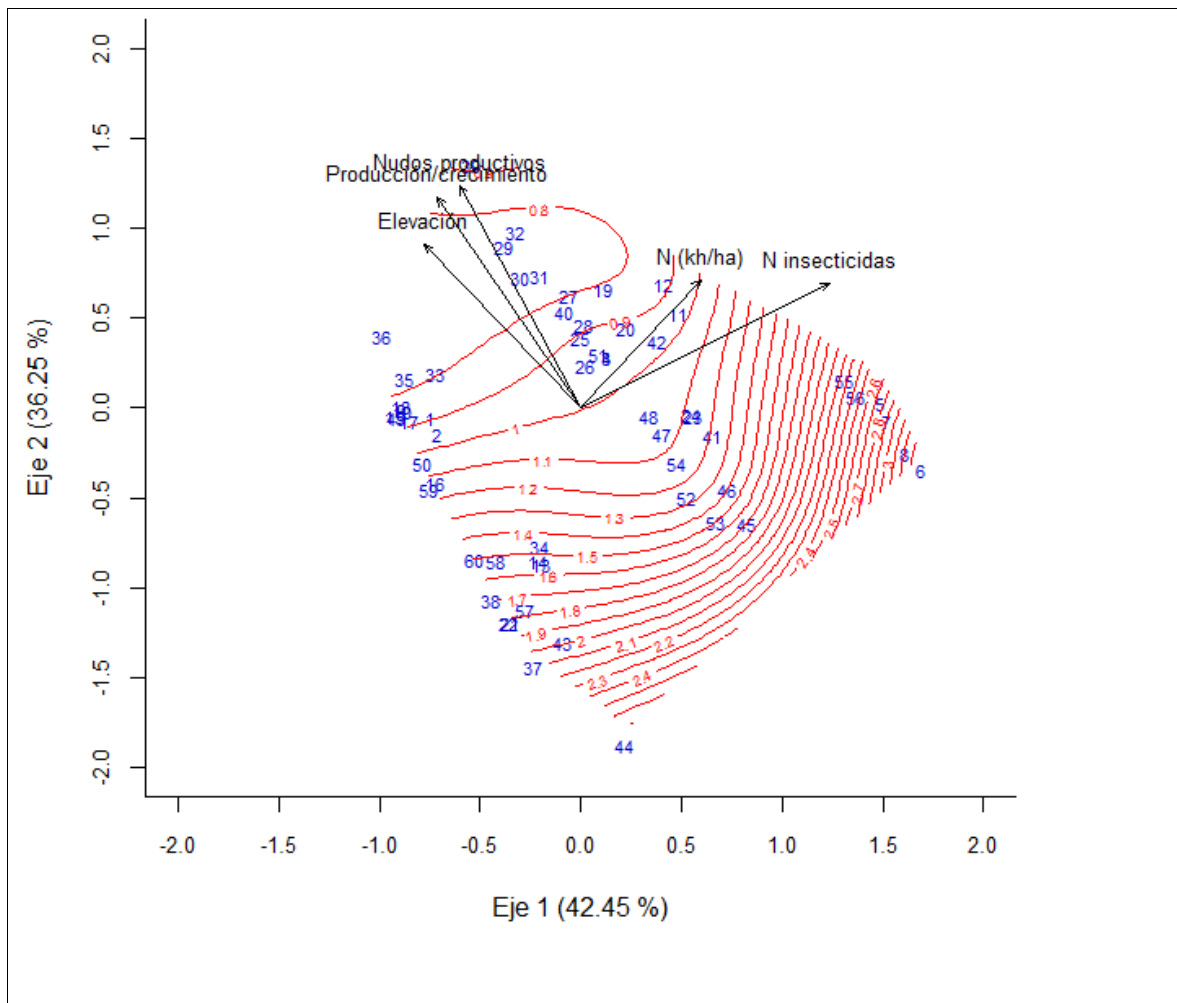


Figura 15. Representación de los dos primeros ejes de un Análisis de Componentes Principales (ACP), realizado con área dañada hoja enferma (cm² líneas rojas) como variable explicativa y variables asociadas en espacio de parcelas (números azules). A mayor valor de las curvas en rojo mayor Área dañada hoja enferma.

En la representación del índice de defoliación y sus variables predictoras (Figura 16), el eje uno mostró valores decrecientes con respecto a la elevación, nudos productivos y producción/crecimiento. El eje dos se caracterizó por mostrar valores decrecientes de calcio del suelo, fósforo y nitrógeno aplicado al suelo. La variabilidad explicada en el gráfico fue 69.02% en los ejes uno y dos. Los índices de defoliación más altos se obtuvieron en menores elevaciones, con menor cantidad de nudos productivos, menor producción crecimiento, menor cantidad de calcio en el suelo, menor cantidad de nitrógeno y fósforo aplicados al suelo (Figura 16).

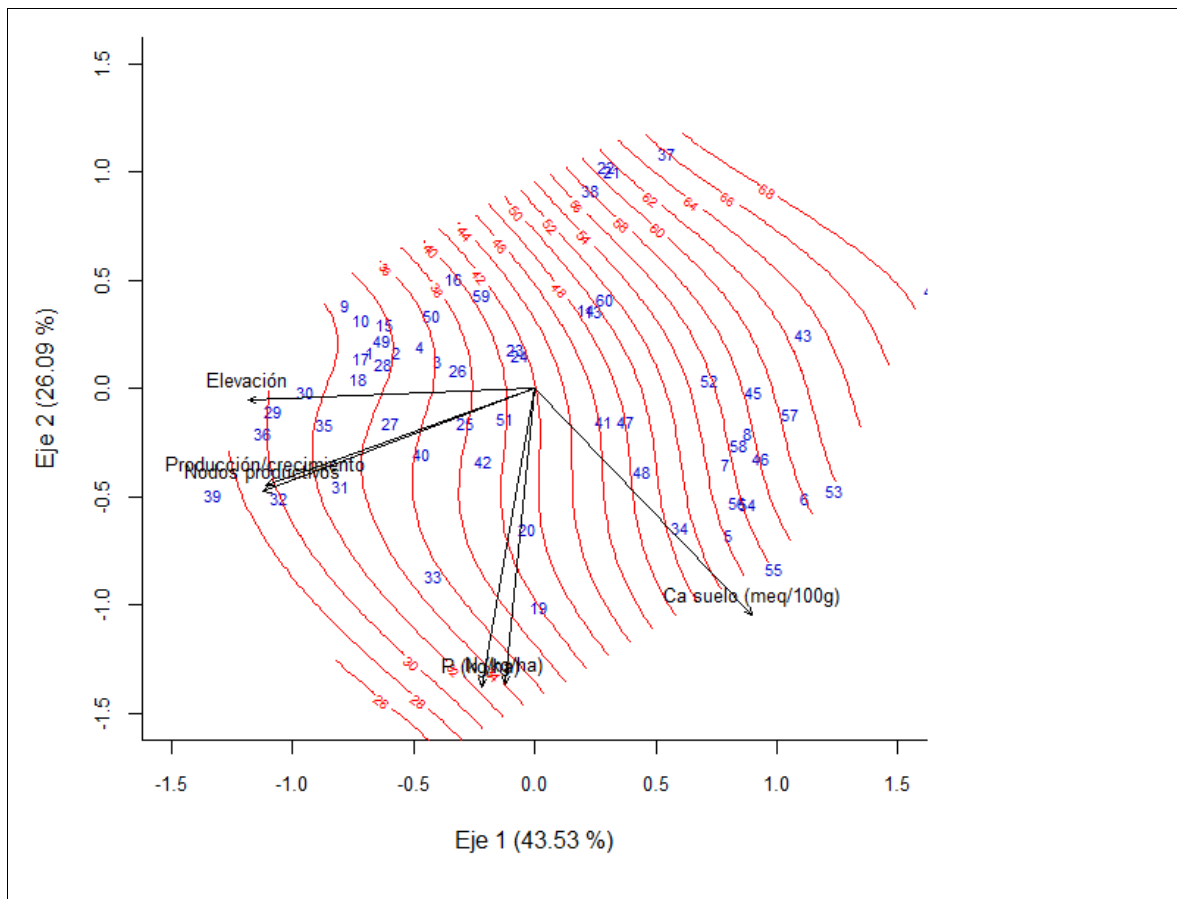


Figura 16. Representación de los dos primeros ejes de un Análisis de Componentes Principales (ACP), realizado con el índice de defoliación (% líneas rojas) como variable explicativa y variables asociadas en espacio de parcelas (números azules). A mayor valor de las curvas en rojo mayor índice de defoliación.

2.4.3.2 Efectos individuales de variables y su impacto en la roya anaranjada

Los análisis de regresiones parciales para cada una de las variables respuesta y variables asociadas a ella mostraron diferentes resultados en función de la variable respuesta. En la determinación de las regresiones parciales para las variables incidencia de roya, crecimiento de ramas y porcentaje de pérdida hojas/rama, no mostraron varianzas parciales explicadas, por alguna variable predictora en particular. De lo anterior, se deduce que los resultados expresados por dichas variables respuesta fue producto de la asociación de las variables predictoras más relacionadas a ellas.

Las variables de roya severidad, área dañada por hoja enferma e índice de defoliación mostraron varianzas parciales explicadas por algunas de sus variables predictoras asociadas. La varianza total de la severidad de roya explicada por sus variables predictoras fue de 68.83%. A través de las regresiones parciales, el fósforo mostró una varianza parcial explicada (efecto puro de varianza) de 12.47%, esta fue significativa a la prueba de Pearson ($p \leq 0.05$). De lo anterior se dedujo que hubo una tendencia, donde, a mayores cantidades de fósforo aplicado al suelo (excediendo lo recomendado 45 kg/ha dependiendo del análisis de suelos) se relacionaron a mayor severidad de la roya (Figura 17).

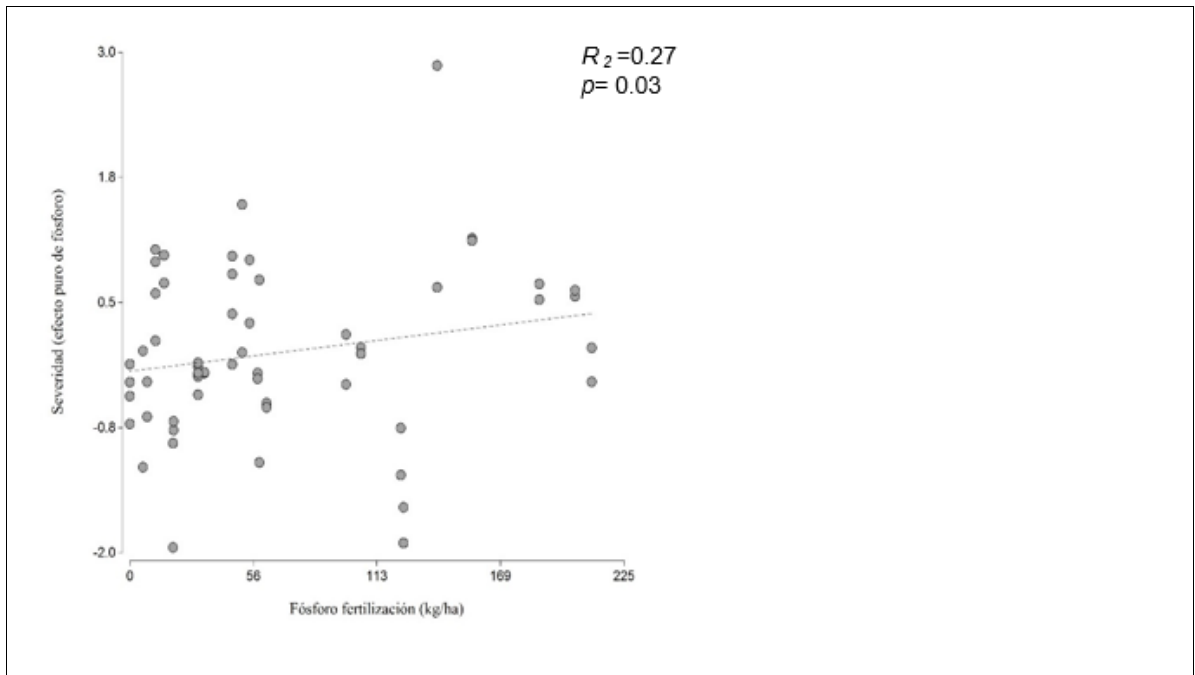


Figura 17. Ajuste de la regresión parcial, dónde, se denota la relación entre el fósforo de la fertilización y la severidad de la roya. Rango óptimo de aplicación 45-50 kg/ha para plantas en producción, lo cual es dependiente del resultado del análisis de contenido químico del suelo.

La varianza total del área dañada por hoja enferma explicada por sus variables predictoras fue de 64.07%. A través de las regresiones parciales, el nitrógeno aplicado al suelo y la frecuencia de aplicación de insecticidas con urea foliar mostraron una varianza parcial explicada (efecto puro de varianza) de 14.52% y 17.22% respectivamente, estas fueron significativas a la prueba de Pearson ($p \leq 0.05$). De lo anterior se dedujo que a mayores frecuencias de aplicaciones de insecticidas el área dañada por hoja enferma fue mayor. Así mismo el nitrógeno de la fertilización edáfica mostró dos tendencias: en mayores elevaciones, mostró menor área dañada por hoja, mientras que en menores elevaciones, a mayor cantidad de nitrógeno aplicado al suelo, el área dañada por hoja fue mayor (Figura 18).

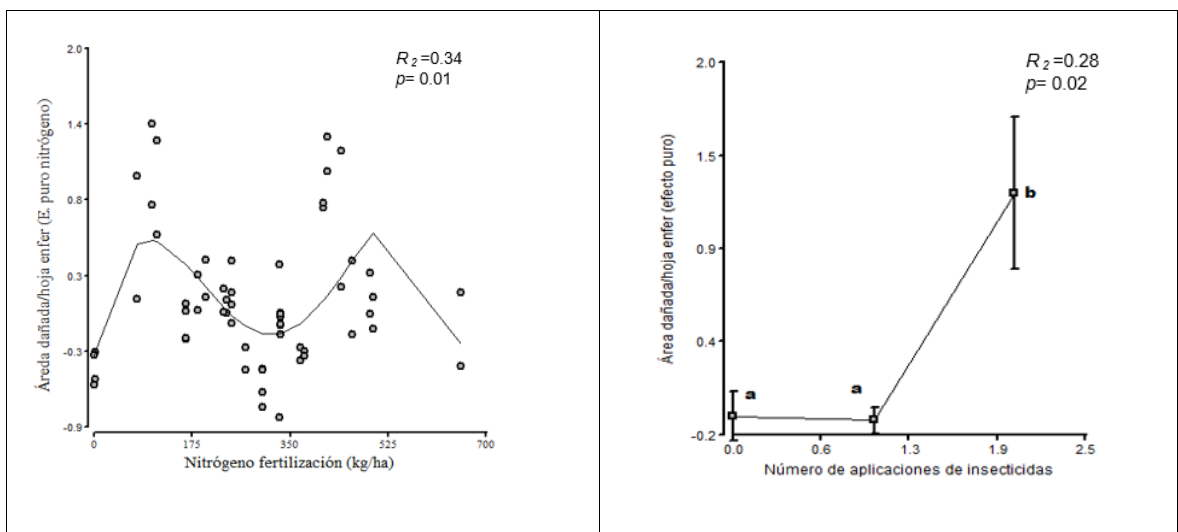


Figura 18. Ajuste de la regresión parcial, dónde, se denota la relación entre el área dañada por hoja enferma y: a. El nitrógeno de fertilización y b. El número de insecticidas (influenciado por nitrógeno foliar).

La varianza total del índice de defoliación explicada por sus variables predictoras fue de 52.91%. A través de las regresiones parciales, el nitrógeno y fósforo aplicados al suelo mostraron una varianza parcial explicada (efecto puro de varianza) de 18.88% y 18.13% respectivamente, la mismas fueron significativas a la prueba de Pearson ($p \leq 0.05$). De lo anterior se dedujo que menores cantidades de nitrógeno y fósforo aplicados al suelo se relacionaron con menor intensidad en la defoliación (Figura 19).

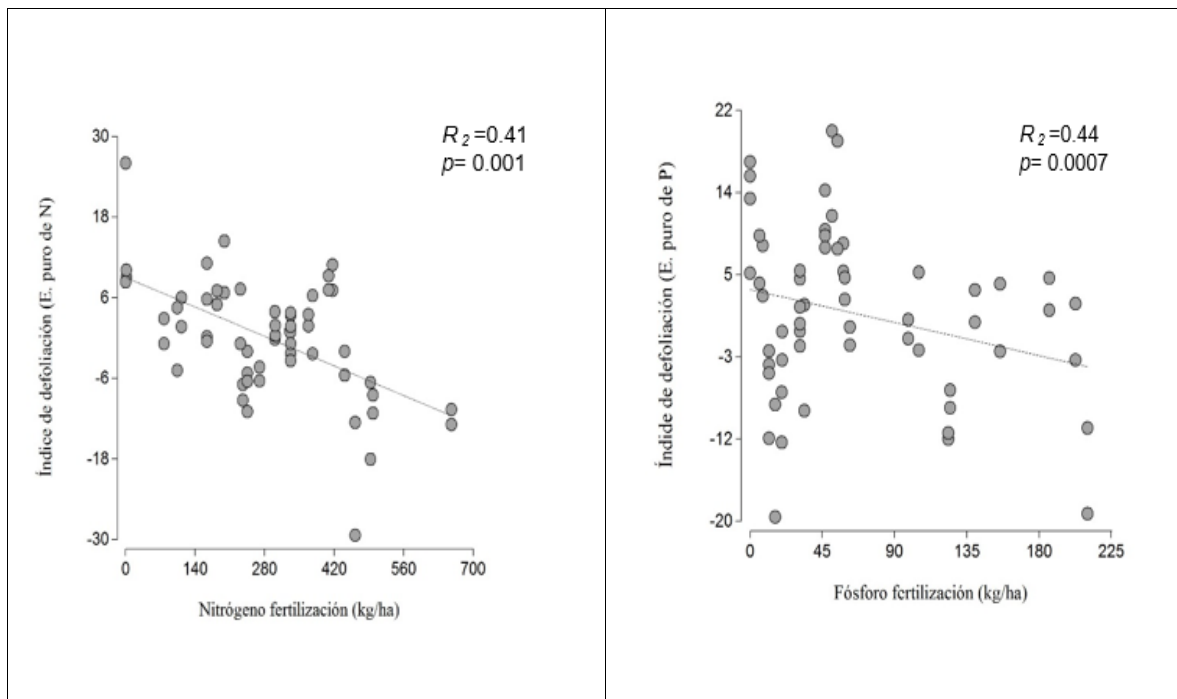


Figura 19. Ajuste de la regresión parcial, dónde, se denota la relación entre el Índice de defoliación y: a. El nitrógeno de fertilización y b. El fósforo de la fertilización.

2.4.3.3 Efectos generales individuales y de asociaciones de variables y su impacto en la roya anaranjada

El gráfico general muestra la asociación las variables de roya, variables predictoras y parcelas. Así mismo se identifican cuatro grupos de impacto de la roya, el grupo verde corresponde a parcelas severamente afectadas, el rojo a parcelas afectadas, amarillo a parcelas con un ataque intermedio y el grupo gris corresponde al menos afectado. El eje uno muestra valores decrecientes de roya con la elevación, nudos productivos y producción crecimiento. En el eje dos la roya mostró tendencias decrecientes con hierro y potasio del suelo. En el eje dos también se notaron valores decrecientes de crecimiento con hierro y potasio del suelo y crecientes con zinc del suelo y azufre foliar. Las variables de roya se expresaron mejor en el eje uno. Hubo una alta asociación entre las variables de roya donde el porcentaje de pérdida de hojas fue la variable que más se alejó del grupo. El gráfico general mostró el 70.02% de la variabilidad encontrada (Figura 20).

De forma general se deduce que el crecimiento fue independiente de la elevación y muy asociado a mayores cantidades de Zn del suelo y S foliar. También se nota que la mayor parte de parcelas más afectadas se ubicaron en lugares de menor elevación y con menor producción. Hubo un efecto de la roya sobre la carga fructífera, donde las parcelas en zonas bajas fueron mayormente afectadas lo que condujo a bajas producciones, lo contrario ocurrió

en altas elevaciones donde el ataque de roya fue menor y ello protegió la producción (Figura 20).

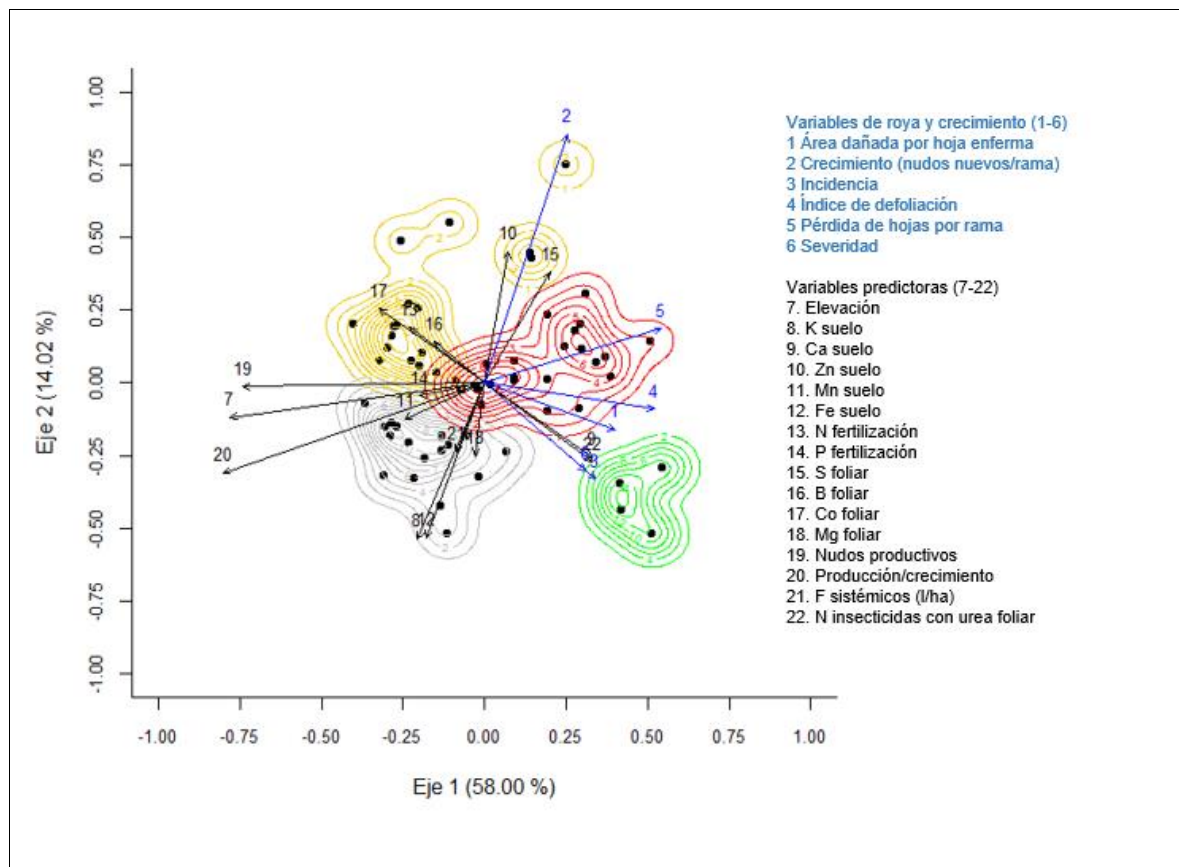


Figura 20. Representación de los dos primeros ejes de un análisis de componentes principales (ACP), espacio de variables respuesta (líneas azules), variables predictoras (líneas negras) y parcelas (puntos dentro de curvas). Las áreas de curvas muestran grupos de parcelas de acuerdo con el nivel del impacto de la roya, verde (severamente afectadas), rojo (afectadas), amarillo (intermedias) y gris (menos afectadas).

2.5 Discusión

2.5.1 Relación entre la sombra, el suelo y la roya

2.5.1.1 Relación sombra y suelo

El motivo de seleccionar parcelas con diferencias de sombra dentro de cada finca era de incrementar las posibilidades de encontrar suelos diferentes. Se sabe en efecto que bajo sombra los suelos tienen mayor contenido de materia orgánica, potasio, azufre, fósforo, magnesio así como mejor densidad aparente, humedad y otros aspectos (Russo y Budowski 1986; Cardona y Sadeghian 2006). Para Beer *et al.* (2003) los sistemas agroforestales aumentan la disponibilidad de nutrientes en el suelo a través de la fijación biológica de especies fijadoras de N, reciclaje de nutrientes de capas profundas a la superficie del suelo y acumulación de materia orgánica. Sin embargo, no se encontraron diferencias de composición química del suelo entre esas parcelas. Lo anterior puede deberse a que la sombra variaba poco dentro de los cafetales. La mayor parte de los cafetales muestreados eran en efecto pequeñas (1.80 ha en promedio) y el manejo dentro de estas era más o menos similar.

Al construir tres categorías de sombra con todas las parcelas del estudio, tampoco se observó relación con la composición química del suelo. En efecto, las categorías construidas difieren poco entre ellas. El nivel de sombra es especialmente bajo aún para la categoría de sombra más densa (30% de cobertura de sombra). Las densidades de árboles eran bajas en las tres categorías de (150, 66 y 29 árboles/ha), lo cual no aporta gran cantidad de nutrientes en comparación con otros estudios donde sí se han encontrado más nutrientes con mayor cantidad de árboles (Russo y Budowski 1986).

Lo anterior indica que bajas cantidades de árboles no estarían influyendo positivamente en la cantidad de nutrientes del suelo en los cafetales, para visualizar efectos positivos se necesitaría incrementar la cantidad de árboles como se ha notado en otros estudios. En efecto, cafetales con *Erythrina poeppigiana* (280 árboles/ha) se determinó que las hojas caídas al suelo (sin incluir aportes de podas) aportaron 93 kg de nitrógeno, 6 kg de fósforo, 26 kg de potasio, 94 kg de calcio y 30 kg de magnesio. Los valores eran mayores si se tomaba en cuenta el aporte de las podas (Russo y Budowski, 1986). Mogollón *et al.* (1997) encontraron mayor cantidad de nitrógeno (141 kg/ha) disponible en el suelo (0-20 cm) en cafetales con *Inga vellosissima* como árbol de sombra en comparación con cafetales que incluyeron como árboles de sombra cítricos (85 kg/ha). La cantidad de Ingas en los cafetales era de 300 árboles/ha mientras que para los cafetales con cítricos era de 290 árboles/ha.

Cardona y Sadeghian (2013) no encontraron diferencia en la cantidad de materia orgánica en el suelo a diferentes profundidades, en cafetales a plena exposición solar en comparación con cafetales con sombra de árboles de guama (*Inga sp.*). Sin embargo, las propiedades densidad aparente, compactación y humedad, que son influenciadas por la materia orgánica se vieron favorecidas en los cafetales con sombra. Chavarría Bolaños *et al.* (2012) tampoco encontraron diferencia en el contenido químico de los suelos de cafetales orgánicos con 47% de cobertura de sombra (árboles de poró, frutales y maderables) con respecto a cafetales convencionales 9-15% de cobertura de sombra (poró-frutales o poró-maderables) y cafetales a pleno sol. Sin embargo, se encontró menor contenido de materia orgánica en cafetales con 9-15% de cobertura de sombra y menor cantidad de lombrices en cafetales a pleno sol. En general las interacciones entre la sombra de árboles y el café que influyen la condición química del suelo dependen de condiciones del sitio (clima), selección de los componentes (especie, variedad, etc.), características de manejo aéreo y subterráneo en la sombra y café (Beer *et al.*, 1997). El café en sombra densa presenta menores tasas de transpiración y fotosíntesis, mayor crecimiento en altura junto con hojas más grandes (Morais *et al.*, 2003).

La literatura señala que la sombra tiene efectos sobre los nutrientes del suelo, pero en el estudio se determinó que menos de 30% de cobertura de sombra y menos de 150 árboles/ha no generan aportes significativos de nutrientes al suelo en los cafetales. Además es evidente que los productores hondureños conservan árboles en sus cafetales ya que han identificado otros beneficios en los árboles de sombra. En efecto, se debe incentivar a los productores hondureños a identificar a profundidad otros beneficios de los árboles tales como aportes en nutrientes específicos al cafetal, captura de carbono, adaptación al cambio climático, e incrementos en otros ingresos (leña, alimentos, madera etc.).

2.5.1.2 Relación sombra y roya

No hubo relación en cuanto a las variables de la roya con ninguna de las variables de sombra, lo cual pudo estar relacionado en general, con la baja densidad de árboles en el estudio. En otros estudios, se ha profundizado en los efectos de la sombra sobre la roya y estos han sido controvertidos. Existen muchos efectos opuestos que a continuación se detallan: la sombra conserva agua libre de las lluvias y con ello favorece la germinación y penetración de la roya. Sin embargo bajo sombra no hay rocío, lo cual constituye la única fuente de agua libre en días sin lluvia (Avelino y Rivas, 2013).

López-Bravo (2010) encontró relación positiva entre la sombra y la incidencia de la roya cuando la carga productiva era homogenizada. Las máximas infecciones de roya se dieron en porcentajes de sombra entre 35% y 73% con una densidad de 417 árboles/ha de poró (*Erythrina poeppigiana*). Las condiciones de microclima (mojadura y temperatura de las hojas) son mejores para la roya bajo sombra lo cual favorece los procesos preinfecciosos (López-Bravo 2010). Sin embargo, la sombra reduce la carga productiva lo cual reduce el ataque de la roya.

Teodoro *et al.* (2009) afirman que los sistemas agroforestales con diversidad de especies de sombra tienen la capacidad de regular plagas y enfermedades en los cafetales. En efecto, se encontró menor ataque de plagas como araña roja, minadores, barrenadores y broca del café en cafetales con diversidad de especies de sombra. Los efectos fueron diferentes entre plagas ya que el control fue estacional para algunas y para otras como minador el control con sombra fue estable. Además, el contexto paisajístico de los árboles, proporciona hábitats de calidad variable para las plagas, patógenos y organismos benéficos y vectoriales (Avelino *et al.* 2012).

Avelino y Rivas (2013) sugieren que la sombra atenuó el impacto de la roya en la epidemia del 2012. El 2012 fue un año poco lluvioso con períodos secos intercalados en la época lluviosa. El impacto se pudo haber atenuado bajo sombra por las siguientes razones: mejorando el crecimiento del café en condiciones de sequías, interceptando y eliminando el rocío que es la única fuente de agua libre en períodos secos. Si los eventos climáticos del 2012 se repiten con frecuencia la sombra podría ayudar a atenuar el efecto de la roya. Además ante el cambio climático en las zonas cafetaleras, los impactos del aumento en la temperatura, humedad y fluctuaciones de radiación se ven disminuidas con la cobertura de sombra y esto debe considerarse como una medida adaptativa (Lin 2006; Schroth *et al.* 2009). Adicionalmente el presente estudio determinó que condiciones de baja densidad de árboles (menos de 50 árboles/ha) y menos de 30% de cobertura de sombra no tuvieron efectos favorecedores a la roya. Lo anterior es un llamado de atención a productores intensivos, quienes establecen cafetales en plena exposición solar obviando los beneficios que la sombra acarrea ante el cambio climático (adaptación al cambio climático y amortiguador de plagas y enfermedades).

2.5.2 Relación entre el suelo, la fertilización y la roya

2.5.2.1 Relación entre el nitrógeno aplicado al suelo y foliar con el crecimiento del café y la roya anaranjada

Las mayores aplicaciones de nitrógeno al suelo e insecticidas con urea foliar se relacionaron con mayores incidencias de roya. Así mismo la aplicación de insecticidas con urea foliar se relacionó con mayor severidad del patógeno (Cuadro 11). De ello se deduce que mayores aplicaciones de nitrógeno incrementan la severidad e incidencia de la roya. El efecto del nitrógeno sobre la incidencia, severidad y área dañada por hoja enferma estaría relacionado con una disminución de la resistencia fisiológica. Mayores cantidades de nitrógeno se relacionan con más intensidad en la colonización del patógeno en las hojas, lo cual se puede relacionar con un incremento en la cantidad del inóculo en el hospedero para futuras infecciones.

En el cultivo de trigo Mascagni *et al.* (1997) determinaron que el aumento en aplicaciones de nitrógeno incrementaba el rendimiento, sin embargo, ese aumento en nitrógeno también aumentó la severidad de la roya del trigo en distintos ambientes. Lo anterior podría deberse a que patógenos biotróficos utilizan como fuente de nitrógeno, el N disponible en el apoplasto (Walters y Bingham 2007). Lo anterior fue corroborado por Neumann *et al.* (2004) quienes encontraron que grandes aplicaciones de nitrógeno favorecieron la severidad de la roya amarilla en trigo. Ello pudo deberse a que las hojas superiores proporcionaron nitrógeno móvil al patógeno y este lo absorbió. El nitrógeno no influyó en el aumento del tamaño del dosel de hojas (crecimiento) pero sí en la severidad (Neumann *et al.* 2004). Lo anterior implica efectos fisiológicos en los cuales el nitrógeno favoreció la colonización del patógeno. Sin embargo, para la mayoría de las interacciones planta-patógeno, se conoce poco sobre el efecto del contenido de nitrógeno del hospedero durante la infección y la posterior colonización (Walters y Bingham 2007). Esta área requiere mayor investigación.

A pesar de que la roya fue favorecida por las aplicaciones de nitrógeno, el índice de defoliación se redujo con mayores aplicaciones de nitrógeno al suelo, indicando efectos opuestos del nitrógeno sobre la epidemia (Cuadro 11). El menor índice de defoliación puede relacionarse con el mayor crecimiento de las plantas cuando la fertilización nitrogenada es más fuerte. Esto indica que los impactos de la roya (muerte de ramas y pérdida de producción) pueden reducirse a través de una fertilización al suelo adecuada. Es una de las primeras ocasiones en que se documenta tal efecto. El porcentaje de pérdida de hojas por rama no mostró relación con el nitrógeno aplicado, lo cual podría deberse a la forma de muestreo. En efecto para esta evaluación se tomaron ramas vivas en todos los casos aun cuando había altos índices de defoliación en algunos cafetales.

Lo anterior coincide con lo mencionado por Cristancho *et al.* (2012) en Colombia. Las epidemias del 2008 al 2011 en ese país fueron relacionadas con una disminución de ventas de fertilizantes debido al incremento de su precio. Los autores consideraron que esto pudo afectar la reposición de las hojas enfermas que murieron por nuevos crecimientos. Igualmente Avelino *et al.* (2006) señalaron menores incidencias de roya en parcelas

fertilizadas relacionándolo con la incorporación de más hojas sanas en el sistema diluyendo así la enfermedad. Un efecto contradictorio fue observado por Savary *et al.* (1995) en arroz, donde, mayores aplicaciones de nitrógeno se relacionaron con mayor área de contacto entre las plantas y con ello una mayor severidad del tizón de la vaina del arroz (*Rhizoctonia solani*).

En general, el nitrógeno mostró efectos en el crecimiento y la productividad del café así como se ha notado en otros cultivos (Harper 1994). Las plantas absorben el nitrógeno en forma de nitratos y amonio. Dentro de la planta el nitrato se reduce a nitrito y después a amonio para ser asimilado en compuestos orgánicos (Da Matta *et al.* 1998). El nitrógeno cumple funciones en el café al formar parte de las proteínas y clorofila. La materia seca del café contiene entre 1 a 5% de nitrógeno. Este interviene en la formación de tejido para el crecimiento de la planta (Aristizabal Valencia 1988). En Brasil encontraron incluso, que suministros de nitrógeno se relacionaron con el crecimiento vegetativo de ramas y hojas del café aún en épocas secas y frías, cuando se conoce que normalmente el mejor crecimiento ocurre en épocas cálidas y lluviosas (Da Matta *et al.*, 1998). En general, en el estudio cantidades de nitrógeno entre 200 y 350 kg/ha mostraron un balance entre un buen crecimiento y menor reducción de la resistencia fisiológica a la roya en los cafetales.

2.5.2.2 Relación entre el fósforo aplicado al suelo respecto al crecimiento del café y la roya anaranjada

Las mayores aplicaciones de fósforo al suelo se relacionaron menores porcentajes de pérdida de hojas e índice de defoliación. El efecto de las aplicaciones de fósforo al suelo sobre la pérdida de hojas y defoliación podría deberse a efectos positivos sobre el crecimiento del hospedero lo cual redujo el impacto del patógeno (Cuadro 11). Lo anterior podría deberse a que el fósforo es responsable de los mecanismos de formación de órganos en la planta, buenos sistemas radiculares y también del crecimiento y vigorosidad del café (Aristizabal Valencia, 1988). Además el fósforo es un componente importante en la bioquímica energética, fotosíntesis y respiración celular (Fassbender y Bornemisza 1987). El fósforo se incorpora a moléculas importantes incluyendo ácidos nucleicos, fosfolípidos y fosfoproteínas y moléculas energéticas como el ATP (Walters y Bingham, 2007).

La relación entre la aplicación de fósforo y la severidad de la roya parece no ser lineal. Bajas y altas aplicaciones están relacionadas con alta severidad de la roya. El efecto del fósforo podría relacionarse con la resistencia fisiológica al patógeno si las aplicaciones se hacen acorde a lo requerido, pero, excesivas o bajas cantidades del elemento por el contrario podrían generar susceptibilidad fisiológica a la roya en el café.

A pesar de la claridad de sus funciones, existe contrariedad en los efectos del fósforo sobre las enfermedades. El fósforo puede influir en la resistencia fisiológica en dos vías: incentiva el funcionamiento normal de la célula lo cual también influye en el suministro de alimento para los biotróficos pero también aumenta las defensas de las plantas (Gottstein y Kuc, 1989; Walters y Bingham 2007). La recopilación de 2440 estudios sobre los efectos de los fertilizantes en 400 plagas y enfermedades hecho por Perrenoud (1990) reportó en 65% de los casos que el fósforo mejoró la salud y redujo las enfermedades de las plantas. Pero en 28% de los casos aumentó la infestación de la plaga o enfermedad. Por ejemplo, el fósforo

se relacionó con un aumento en la severidad del mildiu en la cebolla (Develash y Sugha, 1997).

En general en el presente estudio, el fósforo incrementó el crecimiento del hospedero y disminuyó el índice de defoliación. Ello pudo deberse a la dilución del patógeno e incorporación de hojas nuevas, lo cual dio la impresión de ver cafetales con mejor follaje. El fósforo mostró en general un efecto positivo sobre la resistencia fisiológica del café a la roya ya que la aplicación de fósforo mostró menores severidades de la roya. Esto podría reducir la cantidad del inóculo para futuras infecciones.

2.5.2.3 Relación entre el potasio del suelo con respecto al crecimiento del café y su efecto en la roya anaranjada

El efecto del potasio del suelo fue contradictorio sobre la roya anaranjada, ya que a mayores cantidades de potasio en el suelo el índice de defoliación fue menor (Cuadro 11); sin embargo, mayores cantidades del elemento también tuvieron efectos negativos en el crecimiento de las ramas (nudos nuevos).

El efecto negativo del potasio del suelo en el crecimiento de ramas pudo haber sido un efecto del hierro del suelo y no del potasio, ya que ambos elementos estaban altamente correlacionados. El menor crecimiento de las ramas pudo deberse a deficiencias por exceso de Fe, aunque el hierro se encuentre en niveles altos, factores como el pH del suelo, potencial redox y tipo de mineral hacen que la solubilidad de este sea baja en los suelos ácidos (Juárez Sanz *et al.*, 2007). Además el potasio se encontró asociado positivamente a la elevación, y las altas elevaciones pudieron reducir el crecimiento de ramas del café por las bajas temperaturas (Rojas, 1987).

El efecto positivo del potasio del suelo sobre el índice de defoliación en la planta pudo deberse a las funciones que cumple en el café: incrementa el efecto del nitrógeno, más de 60 enzimas son activadas por el K, acelera el flujo y translocación de metabolitos, está presente en todos los tejidos vegetales y tiene alta movilidad (Aristizabal Valencia, 1988).

Algunas enfermedades en distintos cultivos han mostrado efectos fisiológicos positivos a las deficiencias de potasio por ejemplo en arroz, el impacto de *Helminthosporium sigmoide* fue mayor cuando no se incluyó potasio en la fertilización (Ismunadji 1976). Un efecto similar ocurrió con la roya del trigo *Puccinia striiformis* (Kovanci y Colakoglu 1976). En general las deficiencias de potasio se ven relacionadas con mayor ataque de parásitos biotróficos lo contrario ocurre en niveles adecuados (Walters y Bingham, 2007).

En general, el potasio tuvo un impacto positivo en el crecimiento del café por lo cual el índice de defoliación fue menor. Ello podría relacionarse con un efecto dilución del patógeno lo cual fue propuesto por Ferrandino (2008); Avelino y Rivas (2013). La impresión de tener menor defoliación pudo deberse a la incorporación de nuevas hojas producto del buen crecimiento.

2.5.2.4 Relación entre el calcio del suelo respecto al crecimiento del café y su efecto en la roya anaranjada

Se encontraron menores índices de defoliación en parcelas con mayores contenidos de calcio en el suelo (Cuadro 11), lo que sugiere que el calcio tuvo un efecto positivo en el crecimiento del café. La impresión de tener menor defoliación pudo deberse al crecimiento y desarrollo del café en los cafetales que contenían alto este elemento en el suelo. El calcio es importante en el café ya que regula el crecimiento y les confiere a las plantas mayor habilidad para adaptarse a las condiciones ambientales, mejora la asimilación de amonio, aumenta la fotosíntesis y aumenta la resistencia a las enfermedades (Aristizabal Valencia, 1988). Además es un elemento esencial en las paredes celulares (Avelino y Rivas, 2013).

Silva Santos *et al.* (2008) establecieron un experimento con diferentes fuentes y cantidades de abonos orgánicos mediante los cuales encontraron diferencias en la incidencia de la roya del café. Las hojas que sufrieron mayor ataque de roya (42% con respecto al tratamiento referencia) se relacionaron con menor contenido de calcio en las hojas, en etapas de crecimiento y de llenado de frutos. Así mismo los suelos con pH entre 4.7 y 6.5 y con pobres contenidos de materia orgánica (<3%), se determinaron como favorables al desarrollo de la roya (Lamouroux *et al.* 1995). Condiciones similares de pH fueron encontradas por Avelino *et al.* (2006), las cuales se relacionaron positivamente con la incidencia de la roya. Ambas hipótesis se explicaron mediante la acidez de los suelos, ya que la acidez afecta la absorción de calcio (Avelino y Rivas, 2013).

A pesar de los efectos mencionados del calcio sobre el patógeno, en el presente estudio no se encontraron relaciones entre este elemento y la roya. Las relaciones encontradas fueron entre el calcio y el crecimiento. Mayores contenidos de calcio en el suelo mejoran el crecimiento de las plantas y ello atenúa el impacto del patógeno a través de la incorporación de nuevo tejido.

2.5.2.5 Relación entre aplicaciones de cobalto foliar y la incidencia de la roya anaranjada

Se encontraron menores valores de incidencia con respecto a mayores aplicaciones de fertilizantes foliares que incluían cobalto (Cuadro 11). Sin embargo el cobalto se vio altamente correlacionado con la elevación, en la cual a mayores elevaciones los valores de incidencia fueron menores, lo cual ha sido ampliamente documentado (Avelino y Rivas, 2013). En efecto el 80% de las aplicaciones de cobalto se realizaron en cafetales a más de 1200 msnm.

No se puede afirmar que los mayores valores de cobalto se relacionen con menores porcentajes de incidencia de roya. Sin embargo, el cobalto es importante en otras especies, principalmente en plantas que fijan nitrógeno ya que este elemento se involucra en sistemas relacionados con la síntesis de nitrógeno (Fassbender y Bornemisza, 1987).

2.5.2.6 Relación entre el azufre de aplicaciones foliares y hierro y zinc de los suelos con respecto al crecimiento del café

El mejor crecimiento de ramas se vio relacionado con mayores cantidades de zinc del suelo y aplicaciones foliares que incluían azufre (Cuadro 11). El azufre es un elemento importante en el crecimiento de las plantas ya que interviene en la producción de aminoácidos, producción de clorofila, forma parte de proteínas, es parte de muchas enzimas implicadas en el anabolismo y metabolismo de carbohidratos, lípidos y proteínas (Aristizabal Valencia 1988). El azufre en el hospedero influye positivamente en el ataque de los hongos biotróficos ya que es un componente de los aminoácidos que las royas pueden aprovechar para su sustento (Smith y Smith 1990). Sin embargo en el presente estudio no se encontró relación entre el azufre incluido en fertilizaciones foliares con respecto a las variables de la roya, pero si se relacionó, con un mejor crecimiento. La relación del buen crecimiento en las ramas del café se debió posiblemente también a mayores contenidos de zinc en el suelo, ya que el zinc es responsable de la síntesis de auxinas (hormonas del crecimiento) (Aristizabal Valencia 1988). Además el zinc es responsable de crecimiento de frutos, planta y favorece la absorción del fósforo (Aristizabal Valencia 1988).

Por el contrario el crecimiento se vio desfavorecido con altas cantidades de hierro en los suelos (Cuadro 11). El menor crecimiento de las ramas ante los mayores contenidos de hierro en el suelo pudo deberse deficiencias de hierro mismo. Fassbender y Bornemisza (1987) mencionaron que el hierro se encuentra en niveles altos en suelos ácidos. No obstante, Juárez Sanz *et al.* (2007) mencionaron que factores como el pH, potencial redox y tipo de mineral al cual se asocia el hierro hacen que la cantidad que permanece en disolución sea muy baja. En la mayor parte de los minerales primarios del suelo el hierro se encuentra como Fe ferroso (II) y en la meteorización en condiciones aerobias precipita como óxidos e hidróxidos de Fe férrico (III), los cuales son muy insolubles (Juárez Sanz *et al.*, 2007).

De forma general los resultados del estudio mostraron efectos claros de algunos elementos químicos del suelo y la fertilización sobre el crecimiento del hospedero y la resistencia fisiológica a la roya anaranjada. Los efectos positivos del crecimiento tuvieron efecto en la dilución del patógeno e incorporación de nuevo tejido para contrarrestar los efectos de la roya, lo contrario ocurrió con los efectos negativos en el crecimiento. Los efectos de la resistencia fisiológica mostraron mayor resistencia del hospedero al ataque de la roya. Sin embargo, la menor resistencia fisiológica conduce a mayor ataque del patógeno e incremento en la cantidad de inóculo para futuras infecciones (Figura 21).

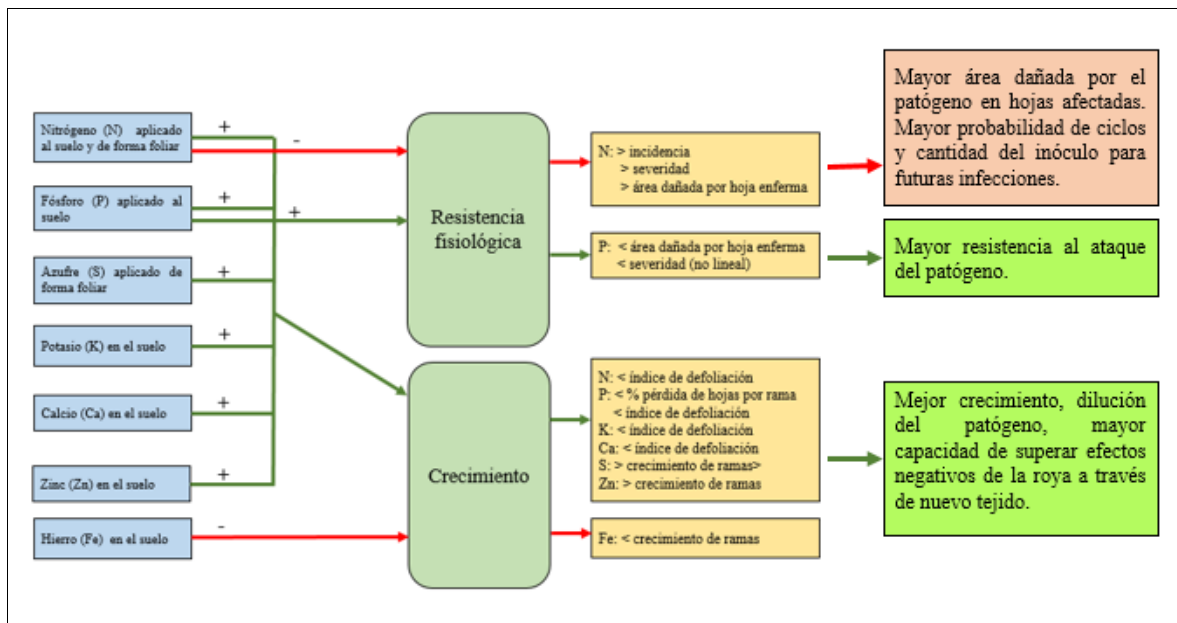


Figura 21. Esquema de los efectos positivos (flechas verdes) y negativos (flechas rojas) de los elementos químicos del suelo y fertilización sobre la resistencia fisiológica y el crecimiento del café. Además efectos de la suma de condiciones positivas (cuadros verdes) y condiciones negativas (cuadros rojos) sobre la roya anaranjada.

2.5.3 Relación entre la elevación y la producción respecto al crecimiento del café y su efecto sobre la roya

Mayores elevaciones se asociaron con menores valores de incidencia, severidad, área dañada por hoja enferma, porcentaje de pérdida de hojas/rama e índice de defoliación. El crecimiento de las ramas (nuevos nudos) fue mayor a altas elevaciones (Cuadro 11). Condiciones negativas para la roya en mayores altitudes se han reportado en muchos estudios. Por ejemplo, Avelino *et al.* (1991) observaron menores niveles de infección de roya en México en mayores elevaciones. Ello se debe a que a mayores elevaciones la temperatura es menor. Los efectos negativos de la altitud sobre la roya se han reportado en todos los continentes (Bock 1962; Brown *et al.* 1995; Bigirimana *et al.* 2012; Avelino y Rivas 2013).

La elevación influyó en el resultado de las aplicaciones de nitrógeno sobre el área dañada por hoja enferma. En mayores elevaciones y con mayores aplicaciones de nitrógeno al suelo y de insecticidas con urea foliar, el área dañada por hoja enferma fue menor. Sin embargo, en menores elevaciones con las aplicaciones de nitrógeno mencionadas el área dañada por hoja enferma fue mayor (Cuadro 11).

El crecimiento del café fue mejor a mayores elevaciones ya que hubo un menor porcentaje de pérdida de hojas por rama, un menor índice de defoliación y mayor crecimiento de ramas. Es posible que haya existido un efecto del patógeno sobre el crecimiento del café y no de la elevación sobre el crecimiento en sí. Es decir que parcelas en menores elevaciones fueron más afectadas por la epidemia de la roya, lo contrario ocurrió en altas elevaciones y por ello las plantas mostraron menor defoliación y mayor crecimiento.

Mayores valores de nudos productivos y producción/crecimiento se relacionaron con menor área dañada por hoja enferma y menor índice de defoliación. Se notó una tendencia de menores valores en severidad de la roya asociada a mayores valores de nudos productivos y producción/crecimiento, posiblemente porque las fincas más productivas se encontraban en mayores alturas y estas fueron menos afectadas durante la epidemia del 2012. En efecto, se observó una asociación entre la mayor producción y altas elevaciones. Parcelas en menores elevaciones fueron más afectadas en la epidemia del 2012 lo que conllevó a menores producciones en el siguiente ciclo de cultivo 2013. Lo contrario sucedió a altas elevaciones. Esto explica que no se haya encontrado una relación positiva entre la producción y la roya a pesar de que esta está bien documentada (López-Bravo 2010).

2.5.4 Relación entre el sistema de manejo del cafetal y la roya

La variable de manejo que más se relacionó con la roya y el crecimiento del café fue la cantidad de fungicidas aplicados en el año. En general, el porcentaje de pérdida de hojas por rama fue menor con mayores cantidades de fungicidas sistémicos (Cuadro 11). También es importante mencionar que una de las reacciones de la mayoría de los agricultores para contrarrestar los efectos del patógeno en la epidemia, fue aplicar muchos fungicidas sistémicos. Sin embargo, es conocido que hay épocas oportunas para la aplicación de fungicidas. Los agricultores que fueron más afectados por roya optaron por realizar muchas aplicaciones de fungicidas, incluso en épocas no correctas y en muchas ocasiones cuando el problema ya estaba muy avanzado. Dado lo anterior se sugiere que en el estudio hubo efectos de la roya sobre la variable cantidad de fungicidas sistémicos y no al contrario.

Cuadro 11. Efectos positivos y negativos de variables predictoras sobre las variables de crecimiento y resistencia fisiológica del hospedero a la roya

VARIABLES DE ROYA Y CRECIMIENTO	VARIABLE PREDICTORA	Efecto de variable sobre la roya o crecimiento
Incidencia (%)	Elevación	-
	N fertilización	+
	Insecticidas con urea	+
Pérdida de hojas rama (%)	Elevación	-
	F sistémicos (l/ha)	-
	P fertilización	-
	K suelo	-
	Producción/crecimiento	+/-
Crecimiento	Elevación	+
	Fe suelo	-
	K suelo	+
	S foliar	+
	Zn suelo	+
Severidad (%)	Elevación	-
	P fertilización	-
	Insecticidas con urea	+
	Nudos productivos	+/-
	Producción/crecimiento	+/-
Área dañada/hoja enferma	Elevación	-
	Nudos productivos	-
	Producción/crecimiento	-
	Insecticidas con urea	+
	N Suelo	+
Índice de defoliación	Elevación	-
	Nudos productivos	-
	Producción/crecimiento	-
	Ca suelo	-
	P fertilización	-
	N fertilización	-

+ y - corresponden a efectos positivos y negativos de las variables predictoras sobre las variables respuesta, +/- indica tendencias dependiendo de la situación.

2.5.5 Algunas consideraciones para mejorar el manejo y diseño de los cafetales

En el estudio, se determinó qué porcentajes de cobertura de sombra menores a 30% no favorecieron la roya, por lo cual los productores podrían utilizar este parámetro e incluir en los cafetales árboles de sombra como *Inga* spp. *Erythrina* spp., ya que mejorarían la fertilidad de los suelos. Por otra parte, los programas de fertilización de café deben orientarse a mejorar

las condiciones de disponibilidad de nutrientes en el suelo, realizando enmiendas calcáreas en suelos ácidos. Las asociaciones y cooperativas de productores de café deben incentivar a sus miembros a realizar análisis de suelos e inclusive, si es posible, financiarlos. Se debe incluir en los programas de fertilización aplicaciones de nitrógeno (200-350 kg/ha) y fósforo (45-100 kg/ha), dependiendo del resultado del análisis de suelos y edad del cafetal. En caso de realizar fertilización orgánica, se debe contemplar la posibilidad de analizar químicamente los fertilizantes orgánicos y determinar que éstos cumplan con los requerimientos de nitrógeno y fósforo mencionados. El balance de los nutrientes conducirá a un buen crecimiento y buena resistencia fisiológica del café a la roya.

2.6 Conclusiones y recomendaciones

2.6.1 Conclusiones de la relación entre la sombra y la condición química del suelo

En el presente estudio, no se encontró diferencia en el contenido de nutrientes del suelo con respecto a la sombra en los cafetales. Condiciones de menos de 30% de cobertura de sombra y baja densidad de árboles no generaron mayores contenidos de nutrientes en el suelo y tampoco tuvieron efectos sobre el desarrollo de la roya en los cafetales.

2.6.2 Conclusiones sobre la interacción entre la condición química del suelo y la fertilización sobre la roya a través del crecimiento y de la resistencia fisiológica

Los elementos del suelo y la nutrición tienen efectos variados sobre la roya. Algunos desfavorecen la roya a través del incremento de la resistencia fisiológica y el incremento del crecimiento del hospedero (fósforo aplicado al suelo). Otros desfavorecen la roya a través del mejor crecimiento del hospedero únicamente (potasio, zinc y calcio del suelo, azufre aplicado foliarmente). Otros más favorecieron la roya a través de un menor crecimiento de las ramas del hospedero (hierro). También hay elementos que tienen efectos opuestos. El nitrógeno aplicado al suelo y foliar tuvo un impacto sobre la roya en dos vías: aumentó el crecimiento, lo cual pudo haber diluido al patógeno. Sin embargo también tuvo un impacto negativo reduciendo la resistencia fisiológica a la roya. El balance de los efectos de los nutrientes del suelo y la fertilización en la roya a través del crecimiento y resistencia fisiológica del café fue favorable para el manejo de la roya.

2.6.3 Recomendaciones para el manejo de la roya

Para el manejo adecuado de la roya, se necesitan programas eficientes de fertilización; pero ello solo es posible a través de un análisis de suelos. Cantidades entre 200 y 350 kg/ha de nitrógeno y 45-100 kg/ha de fósforo aseguran un buen crecimiento y menores efectos negativos sobre la resistencia fisiológica del café a la roya.

En general, la fertilización debe orientarse a mejorar el crecimiento ya que ello atenuará el impacto de la roya. Sin embargo excesos de nitrógeno (posiblemente >350 kg/ha) y fósforo (posiblemente >100 kg/ha) podrían también disminuir la resistencia fisiológica de la planta a la roya. Estos resultados constituyen un llamado de atención a la caficultura intensificada con excesivas aplicaciones de fertilizantes y también a productores que no hacen ningún tipo

de fertilización a los cafetales. El éxito en el manejo de la roya a través de la fertilización consiste en buscar el equilibrio adecuado entre los efectos desfavorables de la nutrición sobre la resistencia fisiológica y los efectos favorables sobre el crecimiento de la planta.

En caso de contar con suelos ácidos con alto contenido de Fe se debe analizar la posibilidad de realizar enmiendas calcáreas, de ser económicamente posibles, ya que podrían mejorar el crecimiento del café y por lo tanto su capacidad de sobreponerse a ataques fuertes de roya.

2.6.4 Recomendaciones para futuros estudios relacionados a la sombra y contenido de nutrientes en el suelo

Si se quiere conocer las diferencias de condiciones químicas, físicas y biológicas del suelo en relación a la sombra, se debe programar un diseño experimental con diferencias en porcentajes de sombra y especies que brindan la misma. Un ejemplo de ello es el ensayo de Sistemas Agroforestales ubicado en CATIE donde se manejan diferentes niveles de sombra, especies de árboles y tipos de manejo de la sombra.

2.6.5 Recomendaciones para futuros estudios de fertilización y su efecto sobre la roya

Debe replicarse el estudio en otras localidades y condiciones ambientales diferentes para conocer si las relaciones encontradas se mantienen.

En el presente estudio se pudo evidenciar relaciones entre variables del suelo y fertilización y su impacto sobre la roya anaranjada. Sin embargo, deben plantearse futuros estudios donde se analicen diferentes tipos químicos de suelos o niveles de encalado con distintos niveles de fertilización y posteriormente hacer inoculaciones controladas de los tratamientos. Con lo anterior, se puede conocer a profundidad la relación entre cantidades exactas de nutrientes, absorción de estos y su impacto en la roya anaranjada.

Referencias

- Agrios, G.N. 1998. Fitopatología 2 ed. México, Editorial Limusa, S.A. de C.V. 11-12 p. (Fisiología de las enfermedades de las plantas)
- Andrade, H.J.; Segura, M.; Somarriba, E.; Villalobos, M. 2008. Valoración biofísica y financiera de la fijación de carbono por uso del suelo en fincas cacaoteras indígenas de Talamanca, Costa Rica. *Agroforestería en las Américas* (46): 45-50.
- Archer, E. 2013. rfPermute: Estimate permutation p-values for Random Forest importance metrics. R package version 1.5.2. <http://CRAN.R-project.org/package=rfPermute>.
- Aristizabal Valencia, G. 1988. Nutrición mineral del cafeto, In: *Tecnología del cultivo del café*. Comitecafé Caldas-Cenicafé 2: 113-131.
- Avelino, J.; Muller, R.A.; Cilas, C.; Pascual, H.V. 1991. Development and behavior of coffee orange rust (*Hemileia vastatrix* Berk. and Br.) in plantations undergoing modernization, planted with dwarf varieties in South-East México. *Café Cacao Thé* 35(1): 21-37.
- Avelino, J.; Eskes, A.; Santacreo, R.; Bertrand, R.; Rapidel, B. 1999a. La roya anaranjada del cafeto: mito y realidad. *Desafíos de la caficultura en Centroamérica*. IICA, San José . PROMECAFE.
- Avelino, J.; Muller, R.; Eskes, A.; Santacreo, R.; Holguin, F. 1999b. La roya anaranjada del cafeto: mito y realidad. *DESAFIOS de la caficultura en Centroamérica*.
- Avelino, J.; Zelaya, H.; Merlo, A.; Pineda, A.; Ordoñez, M.; Savary, S. 2006. The intensity of a coffee rust epidemic is dependent on production situations. *Ecological modelling* 197(3): 431-447.
- Avelino, J.; Cabut, S.; Barboza, B.; Barquero, M.; Alfaro, R.; Esquivel, C.; Durand, J.F.; Cilas, C. 2007. Topography and Crop Management Are Key Factors for the Development of American Leaf Spot Epidemics on Coffee in Costa Rica. *Phytopathology* 97(12): 1532-1542.
- Avelino, J.; Hoopen, G.M.T.; DeClerck, F.A.J. 2011. Ecological Mechanisms for Pest and Disease Control in Coffee and Cacao Agroecosystems of the Neotropics. *MEASURING ECOSYSTEM SERVICES*: 92-118.
- Avelino, J.; Romero Gurdíán, A.; Cruz Cuellar, H.F.; Declerck, F.A.J. 2012. Landscape context and scale differentially impact coffee leaf rust, coffee berry borer, and coffee root-knot nematodes. *Ecological Applications* 22(2): 584-596.
- Avelino, J.; Rivas, G. 2013. La roya anaranjada del cafeto <http://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01071036>, 47 p.
- Bauer, M. 1984. Fitopatología 1 ed. México, Talleres de Editorial Futura, S.A. 187-195 p. (Predisposición)
- Beer, J.; Muschler, R.; Kass, D.; Somarriba, E. 1997. Shade management in coffee and cacao plantations. *Agroforestry systems* 38(1-3): 139-164.
- Beer, J.; Harvey, C.; Ibrahim, M.; Harmand, J.M.; Somarriba, E.; Jiménez, F. 2003. Servicios ambientales de los sistemas agroforestales *Agroforestería en las Américas* 10(37-38): 80-87.
- Bigirimana, J.; Njoroge, K.; Gahakwa, D.; Phiri, N.A. 2012. Incidence and severity of coffee leaf rust and other coffee pests and diseases in Rwanda. *African Journal of Agricultural Research*. 7(26): 3847-3852.
- Bock, K.R. 1962. Seasonal periodicity of coffee leaf rust and factors affecting the severity of outbreaks in Kenya Colony. *Transactions of the British Mycological Society*. 45(3): 289-300.
- Brown, J.S.; Kenny, M.K.; Whan, J.H.; Merriman, P.R. 1995. The effect of temperature on the development of epidemics of coffee leaf rust in Papua New Guinea. *Crop Protection*. 14(8): 671-676.

- Brown, S.; Iverson, L.R. 1992. Biomass estimates for tropical forest. *World Res. Rev.* 4(3): 366-383.
- Cardona, D.A.; Sadeghian, S. 2006. Evaluación de propiedades físicas y químicas de suelos establecidos con café bajo sombra ya plena exposición solar. *Cenicafé* 56(4): 348-364.
- _____. 2013. Beneficios del sombrero de guamo en suelos cafeteros. *Avances técnicos Cenicafe* 335.
- Carvalho, V.L.; Chalfoun, S.M.; Castro, H.A.d.; Carvalho, d.V. 2001. Influence of different yield leves on cofee rust evolution and on phenolic compounds on leaves. *Ciênc. agrotec.* 25(1): 49-54.
- Costa, M.J.N.; Zambolim, L.; Rodrigues, F.A. 2006. Effect of levels of coffee berry removals on the incidence of rust and on the level of nutrients, carbohydrates and reductor sugar. *Fitopatol. Bras.* 31(6): 564-571.
- Cristancho, M.A.; Rozo, Y.; Escobar, C.; Rivillas, C.A.; Gaitán, A.L. 2012. Outbreak of coffee leaf rust (*Hemileia vastatrix*) in Colombia. *New Disease Reports* 25(19).
- Chavarría Bolaños, N.; Fernández Tapia, A.C.; Soto, G. 2012. Efecto de diferentes sistemas de manejo sobre la calidad del suelo, en fincas cafetaleras de la zona de Turrialba y Orosi InterSedes 13(26).
- Da Matta, F.M.; Amaralb, J.; Renac, A.B. 1998. Growth periodicity in trees of *Coffea arabica* L. in relation to nitrogen supply and nitrate reductase activity. *Field Crops Research* 60(1999): 223±229.
- Develash, R.K.; Sugha, S.K. 1997. Factors affecting development of downy mildew (*Peronospora destructor*) of onion (*Allium cepa*). *Indian Journal of Agricultural Sciences* 67(71-74).
- Di Rienzo, J.; Casanoves, F.; Balzarini, M.G.; Gonzalez, L.; Tablada, M.; Robledo, C.W. 2011. InfoStat. Disponible en <http://www.infostat.com.ar/>.
- Dordas, C. 2008. Role of nutrients in controlling plant diseases in sustainable agriculture. A review. *Agron. Sustain* (28): 33–46. 10.1051/agro:2007051
- Eskes, A.B.; Toma-Braghini, M. 1982. The effect of leaf age on incomplete resistance of coffee to *Hemileia vastatrix*. *Neth. J. Pl. Path.* 88: 219-230.
- ESRI. 2009. ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Fassbender, H.W.; Bornemisza, E. 1987. Química de suelos con énfasis en suelos de América Latina, Iica.
- Ferrandino, F.J. 2008. Effect of crop growth and canopy filtration on the dynamics of plant disease epidemics spread by aerielly dispersed spores. *Phytopathology* 98: 492-503.
- Gottstein, H.D.; Kuc, J. 1989. Induction of systemic resistance to anthracnose in cucumber by phosphates. *Phytopathology* 79: 176-179.
- Harper, J.E. 1994. Nitrogen metabolism. *Physiology and Determination of Crop Yield*. ASA, CSSA, SSSA, Madison, Wisconsin: 285-302.
- IHCAFE. 2014. Regiones cafetaleras de Honduras. <http://www.ihcafe.hn/>
- In Proceedings of the 12th Colloqium, International Potash Institute, Bern, 1976. Rice diseases and physiological disorders related to potassium deficiency
Horgen, Switzerland: International, Potash Institute. 47-60 p.
- Juárez Sanz, M.; Cerdán Sala, M.d.M.; Sánchez Sánchez, A. 2007. Hierro en el sistema suelo-planta *Química del Sistema Suelo Planta*.
- Karatzoglou, A.; Smola, A.; Hornik, K.; Zeileis, A. 2004. kernlab - An S4 Package for Kernel Methods in R. *Journal of Statistical Software*. 11(9): 1-20.
- Kovanci, I.; Colakoglu, H. 1976. The effect of varying K level on yield components and susceptibility of young wheat plants to attack by *Puccinia striiformis* West. *Proceedings of the 12th Colloqium of the International Potash Institute, Bern, Switzerland, 1976*, pp. 177–182. Horgen, Switzerland: International Potash Institute.

- Kushalappa, A.C.; Chaves, G.M. 1980. An analysis of the development of coffee rust in the field *Fitopatologia Brasileira* 5(1): 95-103.
- Kushalappa, A.C.; Ludwig, A. 1981. Calculation of Apparent Infection Rate in Plant Diseases: Development of a Method to Correct for Host Growth. *The American Phytopathological Society* 72(10): 1373-1377.
- Lamouroux, N.; Pellegrin, F.; Nandris, D.; Kohler, F. 1995. The *Coffea arabica* fungal pathosystem in New Caledonia - Interaction at 2 different spatial scales *Journal of Phytopathology-Phytopathologische Zeitschrift* 143: 403-13.
- Lemmon, P.E. 1956. A spherical densiometer for estimating forest overstory density. *Forest Science* (4): 314-320.
- Liaw, A.; Wiener, M. 2002. Classification and Regression by randomForest. *R News* 2(3): 18-22.
- Lin, B.B. 2006. Agroforestry management as an adaptive strategy against potential microclimate extremes in coffee agriculture. *Agricultural and Forest Meteorology* 144: 85-94.
- López-Bravo, D.; Virginio-Filho, E.d.M.; Avelino, J. 2012. Shade is conducive to coffee rust as compared to full sun exposure under standardized fruit load conditions. *Crop Protection* 38: 21-29.
- López-Bravo, D.F. 2010. Efecto de la carga fructífera sobre la roya (*Hemileia vastatrix*) del café, bajo condiciones microclimáticas de sol y sombra, en Turrialba, Costa Rica. Tesis, Mag. Sc. en Agroforestería Tropical. Turrialba (Costa Rica), Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza.
- Mascagni, H.J.; Harrison, S.A.; Russin, J.S.; Desta, H.M.; Colyer, P.D.; Habetz, R.J.; Hallmark, W.B.; Moore, S.H.; Rabb, J.L.; Hutchinson, R.L.; Boquet, D.J. 1997. Nitrogen and fungicide effects on winter wheat produced in the Louisiana Gulf Coast region. *Journal of Plant Nutrition* 20: 1375-1390.
- Mendgen, K.; Struck, C.; Voegelé, R.T.; Hahn, M. 2000. Biotrophy and rust haustoria. *Physiological and Molecular Plant Pathology* (46): 141-145.
- Mogollón, J.P.; Garcia-Miragaya, J.; Sánchez, L. 1997. Nitrógeno potencialmente disponible en suelos cafetales bajo diferentes árboles de sombra *Agronomía Trop* 47: 87-102.
- Morais, H.; Jamil – Marur, C.; Caramori, P.E.; Arruda – Ribeiro, A.M.; Gomes, J.C. 2003. Características fisiológicas e de crescimento de cafeeiro sombreado com guandu e cultivado a pleno sol. *Pesq. Agropec. Brasil, Brasilia*. 38(10): 1131-1137.
- Mostacedo, B.; Fredericksen, T. 2000. Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal, Proyecto de Manejo Forestal Sostenible (BOLFOR).
- Neumann, S.; Paveley, N.D.; Beed, F.D.; Sylvester-Bradley, R. 2004. Nitrogen per unit leaf area affects the upper asymptote of *Puccinia striiformis* f.sp. *tritici* epidemics in winter wheat. *Plant Pathology* 53: 725-732.
- Oksanen, J.; Blanchet, F.G.; Kindt, R.; Legendre, P.; Minchin, P.R.; O'Hara, R.B.; Simpson, G.L.; Solymos, P.; Stevens, M.H.H.; Wagner, H. 2014. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.1-41/r2867. <http://R-Forge.R-project.org/projects/vegan/>.
- Perrenoud, S. 1990. Potassium and Plant Health. Bern, Switzerland: International Potash Institute. 2.
- Pinheiro, J.; Bates, D.; DebRoy, S.; Sarkar, D.; Team, t.R.D.C. 2013. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-109.
- Rojas, O.E. 1987. Zonificación agroecológica para el cultivo de café (*Coffea arabica*) en Costa Rica, Iica.
- Russo, R.O.; Budowski, G. 1986. Effect of pollarding frequency on biomass of *Erythrina poeppigiana* as a coffee shade tree *Agroforestry systems* 4(2): 145-162.

- Savary, S.; Castilla, N.P.; Elazegui, F.A.; McLaren, C.G.; Ynalvez, M.A.; Teng, P.S. 1995. Direct and indirect effects of nitrogen supplies on rice sheath Blight spread. *The American Phytopathological Society* 85(9): 959-965.
- Schroth, G.; Laderach, P.; Dempewolf, J.; Philpott, S.; Hagggar, J.; Eakin, H.; Castillejos, T.; García Moreno, J.; Soto Pinto, L.; Hernández, R.; Eitzinger, A.; Ramirez-Villegas, J. 2009. Towards a climate change adaptation strategy for coffee communities and ecosystems in the Sierra Madre de Chiapas, México. *Mitig Adapt Strateg Glob Change* 14(605-625).
- Silva Santos, F.; De Souza, P.E.; Ampélio Pozza, E.; Miranda, J.C.; Arruda Carvalho, E.; Monteiro Fernandes, L.H.; Alexandre Pozza, A.A. 2008. Adubação orgânica, nutrição e progresso de cercosporiose e ferrugem-do-cafeeiro. *Pesq. agropec. bras.*, Brasília, 43(7): 783-791.
- Smith, S.E.; Smith, F.A. 1990. Structure and function of the interfaces in biotrophic symbioses as they relate to nutrient transport. *New Phytologist*, 114(1-38).
- Somarriba, E. 2002. ¿Cómo hacerlo? Estimación visual de la sombra en cacaotales y cafetales. *Agroforestería en las Américas* 9(35-36): 86-94.
- Teodoro, A.; Klein, A.M.; Reis, P.R.; Tschardtke, T. 2009. Agroforestry management affects coffee pests contingent on season and developmental stage. *Journal compilation. The Royal Entomological Society*.
- Ugalde, A.; Luis, A. 1981. *Conceptos básicos de dasimetría*.
- Van Noordwijk, M.; Rahayu, S.; Hairiah, K.; Wulan, Y.C.; Farida, A.; Verbist, B. 2002. Carbon stock assessment for a forest-to-coffee conversion landscape in Sumber-Jaya (Lampung, Indonesia): from allometric equations to land use change analysis. *Science in China Series C-Life Sciences* 45(75-86).
- Venables, W.N.; Ripley, B.D. 2002. *Modern Applied Statistics with S. Fourth Edition*. Springer, New York. 4.
- Walters, D.R.; Bingham, I.J. 2007. Influence of nutrition on disease development caused by fungal pathogens: implications for plant disease control. *Ann Appl Biol* 151(2007): 307-324.
- Wood, S.N. 2011. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. *Journal of the Royal Statistical Society (B)* 73(1): 3-36.

Referencias

- Agrios, G.N. 1998. Fitopatología 2 ed. México, Editorial Limusa, S.A. de C.V. 11-12 p. (Fisiología de las enfermedades de las plantas)
- Andrade, H.J.; Segura, M.; Somarriba, E.; Villalobos, M. 2008. Valoración biofísica y financiera de la fijación de carbono por uso del suelo en fincas cacaoteras indígenas de Talamanca, Costa Rica. *Agroforestería en las Américas* (46): 45-50.
- Archer, E. 2013. rfPermute: Estimate permutation p-values for Random Forest importance metrics. R package version 1.5.2. <http://CRAN.R-project.org/package=rfPermute>.
- Aristizabal Valencia, G. 1988. Nutrición mineral del cafeto, In: *Tecnología del cultivo del café*. Comitecafé Caldas-Cenicafé 2: 113-131.
- Asher, M.J.C.; Thomas, C.E. 1983. The expression of partial resistance to *Erysiphe graminis* in spring barley. *Plant Pathology* (Oxford) 32(3): 79-89.
- Avelino, J.; Muller, R.A.; Cilas, C.; Pascual, H.V. 1991. Development and behavior of coffee orange rust (*Hemileia vastatrix* Berk. and Br.) in plantations undergoing modernization, planted with dwarf varieties in South-East México. *Café Cacao Thé* 35(1): 21-37.
- Avelino, J.; Toledo, J.C.; Medina, B. 1995. Evaluación de épocas y número de aplicaciones de óxido de cobre para el control de la roya anaranjada del cafeto (*Hemileia vastatrix*) en una finca del suroeste de Guatemala. XVI Simposio sobre caficultura latinoamericana, IICAPROMECAFE: Managua, Nicaragua.
- Avelino, J.; Eskes, A.; Santacreo, R.; Bertrand, R.; Rapidel, B. 1999a. La roya anaranjada del cafeto: mito y realidad. *Desafíos de la caficultura en Centroamérica*. IICA, San José . PROMECAFE.
- Avelino, J.; Muller, R.; Eskes, A.; Santacreo, R.; Holguin, F. 1999b. La roya anaranjada del cafeto: mito y realidad. *DESAFIOS de la caficultura en Centroamérica*.
- Avelino, J.; Zelaya, H.; Merlo, A.; Pineda, A.; Ordóñez, M.; Savary, S. 2006. The intensity of a coffee rust epidemic is dependent on production situations. *Ecological modelling* 197(3): 431-447.
- Avelino, J.; Cabut, S.; Barboza, B.; Barquero, M.; Alfaro, R.; Esquivel, C.; Durand, J.F.; Cilas, C. 2007. Topography and Crop Management Are Key Factors for the Development of American Leaf Spot Epidemics on Coffee in Costa Rica. *Phytopathology* 97(12): 1532-1542.
- Avelino, J.; Hoopen, G.M.T.; DeClerck, F.A.J. 2011. Ecological Mechanisms for Pest and Disease Control in Coffee and Cacao Agroecosystems of the Neotropics. *MEASURING ECOSYSTEM SERVICES*: 92-118.
- Avelino, J.; Romero Gurdíán, A.; Cruz Cuellar, H.F.; Declerck, F.A.J. 2012. Landscape context and scale differentially impact coffee leaf rust, coffee berry borer, and coffee root-knot nematodes. *Ecological Applications* 22(2): 584-596.
- Avelino, J.; Rivas, G. 2013. La roya anaranjada del cafeto <http://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01071036>, 47 p.
- Bauer, M. 1984. Fitopatología 1 ed. México, Talleres de Editorial Futura, S.A. 187-195 p. (Predisposición)
- Becker, S.; Kranz, J. 1977. Comparative studies on the dispersal of *Hemileia vastatrix* in Kenya. *Zeitschrift fuer Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz* 84(9): 526-539.
- Beer, J.; Muschler, R.; Kass, D.; Somarriba, E. 1997. Shade management in coffee and cacao plantations. *Agroforestry systems* 38(1-3): 139-164.
- Beer, J.; Harvey, C.; Ibrahim, M.; Harmand, J.M.; Somarriba, E.; Jiménez, F. 2003. Servicios ambientales de los sistemas agroforestales *Agroforestería en las Américas* 10(37-38): 80-87.

- Bigirimana, J.; Njoroge, K.; Gahakwa, D.; Phiri, N.A. 2012. Incidence and severity of coffee leaf rust and other coffee pests and diseases in Rwanda. *African Journal of Agricultural Research*. 7(26): 3847-3852.
- Bock, K.R. 1962. Seasonal periodicity of coffee leaf rust and factors affecting the severity of outbreaks in Kenya Colony. *Transactions of the British Mycological Society*. 45(3): 289-300.
- Brown, J.S.; Kenny, M.K.; Whan, J.H.; Merriman, P.R. 1995. The effect of temperature on the development of epidemics of coffee leaf rust in Papua New Guinea. *Crop Protection*. 14(8): 671-676.
- Brown, S.; Iverson, L.R. 1992. Biomass estimates for tropical forest. *World Res. Rev.* 4(3): 366-383.
- Cardona, D.A.; Sadeghian, S. 2006. Evaluación de propiedades físicas y químicas de suelos establecidos con café bajo sombra ya plena exposición solar. *Cenicafé* 56(4): 348-364.
- _____. 2013. Beneficios del sombrero de guamo en suelos cafeteros. *Avances técnicos Cenicafé* 335.
- Carré-Missio, V.; Ribas Moreira, W.; Ávila Rodrigues, F.; Henrique Korndörfer, G.; Augusto Schurt, D.; Zambolim, L. 2012. Epidemiological components of coffee rust affected by foliar application of potassium silicate. *Tropical Plant Pathology*, 37(1): 50-56.
- Carvalho, V.L.; Chalfoun, S.M.; Castro, H.A.d.; Carvalho, d.V. 2001. Influence of different yield levels on coffee rust evolution and on phenolic compounds on leaves. *Ciênc. agrotec.* 25(1): 49-54.
- Castillo Zapata, J.; Leguizamón Caycedo, J. 1992. Virulencia de *Hemileia vastatrix* determinada por medio de plantas diferenciales de café en Colombia *Cenicafé (Colombia)* 43(4): 114-124.
- Castillo, Z.J.; Alvarado, A.G. 1997. Resistencia incompleta de genotipos de café a la roya bajo condiciones de campo en la región central de Colombia. *Cenicafé* 48(1): 40-58.
- Costa, M.J.N.; Zambolim, L.; Rodrigues, F.A. 2006. Effect of levels of coffee berry removals on the incidence of rust and on the level of nutrients, carbohydrates and reductor sugar. *Fitopatol. Bras.* 31(6): 564-571.
- Cristancho-Ardila, M.A.; Escobar-Ochoa, C.; Ocampo-Muñoz, J.D. 2007. Evolución de razas de *Hemileia vastatrix* en Colombia. *Cenicafé* 58(4): 340-359.
- Cristancho, M.A.; Roza, Y.; Escobar, C.; Rivillas, C.A.; Gaitán, A.L. 2012. Outbreak of coffee leaf rust (*Hemileia vastatrix*) in Colombia. *New Disease Reports* 25(19).
- Cummins, G.B.; Hiratsuka, Y. 2003. Illustrated genera of rust fungi. American Phytopathological Society (APS), St. Paul, Minnesota, USA Third Edition: 223 p.
- Chakraborty, S.; Tiedemann, A.V.; Teng, P.S. 2000. Climate change: potential impact on plant diseases. *Environmental Pollution* 108(3): 317-326.
- Chalfoun, S.M.; Carvalho, d.V. 1999. Controle químico da ferrugem (*Hemileia vastatrix* berk & br.) do cafeeiro através de diferentes esquemas de aplicação. *Pesquisa agropecuária brasileira* 3: 363-367.
- Chavarría Bolaños, N.; Fernández Tapia, A.C.; Soto, G. 2012. Efecto de diferentes sistemas de manejo sobre la calidad del suelo, en fincas cafetaleras de la zona de Turrialba y Orosi *InterSedes* 13(26).
- Da Matta, F.M.; Amaral, J.; Renac, A.B. 1998. Growth periodicity in trees of *Coffea arabica* L. in relation to nitrogen supply and nitrate reductase activity. *Field Crops Research* 60(1999): 223±229.
- Develash, R.K.; Sugha, S.K. 1997. Factors affecting development of downy mildew (*Peronospora destructor*) of onion (*Allium cepa*). *Indian Journal of Agricultural Sciences* 67(71-74).
- Di Rienzo, J.; Casanoves, F.; Balzarini, M.G.; Gonzalez, L.; Tablada, M.; Robledo, C.W. 2011. InfoStat. Disponible en <http://www.infostat.com.ar/>.

- Dordas, C. 2008. Role of nutrients in controlling plant diseases in sustainable agriculture. A review. *Agron. Sustain* (28): 33–46. 10.1051/agro:2007051
- Eskes, A. 1982. The effect of light intensity on incomplete resistance of coffee to *Hemileia vastatrix*. *Netherlands Journal of Plant Pathology* 88(5): 191-202.
- Eskes, A.B.; Toma-Braghini, M. 1982. The effect of leaf age on incomplete resistance of coffee to *Hemileia vastatrix*. *Neth. J. Pl. Path.* 88: 219-230.
- ESRI. 2009. ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Fassbender, H.W.; Bornemisza, E. 1987. Química de suelos con énfasis en suelos de América Latina, IICA.
- Ferrandino, F.J. 2008. Effect of crop growth and canopy filtration on the dynamics of plant disease epidemics spread by aerially dispersed spores. *Phytopathology* 98: 492-503.
- Flor, H.H. 1956. The complementary genetic system in flax and flax rust. *Advances in Genetics* 8: 29-54.
- Gichuru, E.K.; Ithiru, J.M.; Silva, M.C.; Pereira, A.P.; Varzea, V.M.P. 2012. Additional physiological races of coffee leaf rust (*Hemileia vastatrix*) identified in Kenya. *Tropical Plant Pathology* 37: 424-427.
- Gil Fagioli, S.L.; Berry, D.; Bieysse, D. 1990. Incomplete resistance to *Hemileia vastatrix* Berk et Br in a group of genotypes of *Coffea arabica* L from Ethiopia. *Café Cacao Thé XXXIV*(2): 105-133.
- Gil Fagioli, 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.
- Gil Vallejo, L. 1995. Identificación de razas fisiológicas de *Hemileia vastatrix* presentes en el Híbrido de Timor y sus derivados. In 16. Congreso ASCOLFI. Medellín (Colombia. 1995. p.
- Gonzalez, L.; Cortina, H.; Herrera, J. 2010. Validación de marcadores moleculares ligados al gen SH3 de resistencia contra la roya en introducciones de la colección colombiana de café.
- Gottstein, H.D.; Kuc, J. 1989. Induction of systemic resistance to anthracnose in cucumber by phosphates. *Phytopathology* 79: 176-179.
- Harper, J.E. 1994. Nitrogen metabolism. *Physiology and Determination of Crop Yield*. ASA, CSSA, SSSA, Madison, Wisconsin: 285-302.
- IHCAFE. 2014. Regiones cafetaleras de Honduras. <http://www.ihcafe.hn/>
- In Proceedings of the 12th Colloquium, International Potash Institute, Bern, 1976. Rice diseases and physiological disorders related to potassium deficiency
- Horgen, Switzerland: International, Potash Institute. 47-60 p.
- Jong, E.; Eskes, A.; Hoogstraten, J.; Zadoks, J. 1987. Temperature requirements for germination, germ tube growth and appressorium formation of urediospores of *Hemileia vastatrix*. *European Journal of Plant Pathology* 93(2): 61-71.
- Juárez Sanz, M.; Cerdán Sala, M.d.M.; Sánchez Sánchez, A. 2007. Hierro en el sistema suelo-planta Química del Sistema Suelo Planta.
- Karatzoglou, A.; Smola, A.; Hornik, K.; Zeileis, A. 2004. kernlab - An S4 Package for Kernel Methods in R. *Journal of Statistical Software*. 11(9): 1-20.
- Kovanci, I.; Colakoglu, H. 1976. The effect of varying K level on yield components and susceptibility of young wheat plants to attack by *Puccinia striiformis* West. Proceedings of the 12th Colloquium of the International Potash Institute, Bern, Switzerland, 1976, pp. 177–182. Horgen, Switzerland: International Potash Institute.
- Kushalappa, A.C.; Chaves, G.M. 1980. An analysis of the development of coffee rust in the field *Fitopatologia Brasileira* 5(1): 95-103.

- Kushalappa, A.C.; Ludwig, A. 1981. Calculation of Apparent Infection Rate in Plant Diseases: Development of a Method to Correct for Host Growth. *The American Phytopathological Society* 72(10): 1373-1377.
- Kushalappa, A.C.; Akutsu, M.; Oseguera, S.H.; Chaves, G.M.; Melles, C.A.; Miranda, J.M.; Bartolo, G.F. 1984. Equations for predicting the rate of coffee rust development based on net survival ratio for macrocyclic process of *Hemileia vastatrix*. *Fitopatología Brasileira* 9: 255-271.
- Kushalappa, A.C. 1989. Biology and epidemiology, in: *Coffee rust: epidemiology, resistance and management*. CRC Press: Florida.: 16-80.
- Lamouroux, N.; Pellegrin, F.; Nandris, D.; Kohler, F. 1995. The *Coffea arabica* fungal pathosystem in New Caledonia - Interaction at 2 different spatial scales *Journal of Phytopathology-Phytopathologische Zeitschrift* 143: 403-13.
- Lemmon, P.E. 1956. A spherical densiometer for estimating forest overstory density. *Forest Science* (4): 314-320.
- Liaw, A.; Wiener, M. 2002. Classification and Regression by randomForest. *R News* 2(3): 18-22.
- Lin, B.B. 2006. Agroforestry management as an adaptive strategy against potential microclimate extremes in coffee agriculture. *Agricultural and Forest Meteorology* 144: 85-94.
- López-Bravo, D.; Virginio-Filho, E.d.M.; Avelino, J. 2012. Shade is conducive to coffee rust as compared to full sun exposure under standardized fruit load conditions. *Crop Protection* 38: 21-29.
- López-Bravo, D.F. 2010. Efecto de la carga fructífera sobre la roya (*Hemileia vastatrix*) del café, bajo condiciones microclimáticas de sol y sombra, en Turrialba, Costa Rica. Tesis, Mag. Sc. en Agroforestería Tropical. Turrialba (Costa Rica), Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza.
- Mascagni, H.J.; Harrison, S.A.; Russin, J.S.; Desta, H.M.; Colyer, P.D.; Habetz, R.J.; Hallmark, W.B.; Moore, S.H.; Rabb, J.L.; Hutchinson, R.L.; Boquet, D.J. 1997. Nitrogen and fungicide effects on winter wheat produced in the Louisiana Gulf Coast region. *Journal of Plant Nutrition* 20: 1375-1390.
- McCain, J.W.; Hennen, J.F. 1984. Development of the uredinal thallus and sorus in the orange coffee rust fungus, *Hemileia vastatrix*. *Phytopathology* 74(6): 714-721.
- McDonald, B.A.; Linde, C. 2002. Pathogen population genetics, evolutionary potential, and durable resistance. *Annu. Rev. Phytopathol* 40(349-739).
- Mendgen, K.; Struck, C.; Voegelé, R.T.; Hahn, M. 2000. Biotrophy and rust haustoria. *Physiological and Molecular Plant Pathology* (46): 141-145.
- Mogollón, J.P.; García-Miragaya, J.; Sánchez, L. 1997. Nitrógeno potencialmente disponible en suelos cafetales bajo diferentes árboles de sombra *Agronomía Trop* 47: 87-102.
- Morais, H.; Jamil – Marur, C.; Caramori, P.E.; Arruda – Ribeiro, A.M.; Gomes, J.C. 2003. Características fisiológicas e de crescimento de cafeeiro sombreado com guandu e cultivado a pleno sol. *Pesq. Agropec. Brasil, Brasília*. 38(10): 1131-1137.
- Mostacedo, B.; Fredericksen, T. 2000. Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal, Proyecto de Manejo Forestal Sostenible (BOLFOR).
- Muller, R.A. 1975. L'irrigation précoce, assurance pour une production régulière de haut niveau du caféier Arabica. *Café Cacao Thé*. 19(2): 95-122.
- _____. 1984. Quelques réflexions á propos de la sélection de variétés de caféiers résistantes á la rouille orangée (*Hemileia vastatrix* B. et Br.). *Café Cacao Thé (Paris)* 28(1): 17-42.
- Muthappa, B.N. 1980. Behaviour of *Hemileia vastatrix* during unfavourable weather. *Journal of Coffee Research* 10(2): 31-35.

- Neumann, S.; Paveley, N.D.; Beed, F.D.; Sylvester-Bradley, R. 2004. Nitrogen per unit leaf area affects the upper asymptote of *Puccinia striiformis* f.sp. *tritici* epidemics in winter wheat. *Plant Pathology* 53: 725-732.
- Nutman, F.J.; Roberts, F.M.; Clarke, R.T. 1963. Studies on the biology of *Hemileia vastatrix* Berk. *Transactions of the British Mycological Society*. 46(1): 27-44.
- Oksanen, J.; Blanchet, F.G.; Kindt, R.; Legendre, P.; Minchin, P.R.; O'Hara, R.B.; Simpson, G.L.; Solymos, P.; Stevens, M.H.H.; Wagner, H. 2014. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.1-41/r2867. <http://R-Forge.R-project.org/projects/vegan/>.
- Panstruga, R. 2003. Establishing compatibility between plants and obligate biotrophic pathogens. *Current Opinion in Plant Biology* 6: 320-326.
- Perrenoud, S. 1990. Potassium and Plant Health. Bern, Switzerland: International Potash Institute. 2.
- Pinheiro, J.; Bates, D.; DebRoy, S.; Sarkar, D.; Team, t.R.D.C. 2013. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-109.
- Rayner, R.W. 1961. Spore liberation and dispersal of coffee rust *Hemileia vastatrix* Berk. *et* Br. *Nature* 191(4789): 725.
- Rodrigues, C.J. 1985. *Hemileia vastatrix* : present situation and prospects of its control with resistant varieties. *Onzieme Colloque Scientifique International sur le café, Lomé (Togo)*: 605-614.
- RODRIGUES, J.R.; BETTENCOURT, C.J.; RIJO, A.J. 1975. Races of the pathogen and resistance to coffee rust. *Annual Review Phytopathology* 14: 49-70.
- Rojas, O.E. 1987. Zonificación agroecológica para el cultivo de café (*Coffea arabica*) en Costa Rica, Iica.
- Rozo-Peña, Y.I.; Cristancho-Ardila, M.A. 2010. Evaluación de la susceptibilidad de *Hemileia vastatrix* Berk. Br., a fungicidas del grupo de los Triazoles. *Cenicafé* 61(4): 297-314.
- Russo, R.O.; Budowski, G. 1986. Effect of pollarding frequency on biomass of *Erythrina poeppigiana* as a coffee shade tree *Agroforestry systems* 4(2): 145-162.
- Santacreo, R.; Reyes, E.; Oseguera, S. 1983. Estudio del desarrollo de la roya del cafeto *Hemileia vastatrix* Berk. & Br. y su relación con factores biológicos y climáticos en condiciones de campo en dos zonas cafetaleras de Honduras, C.A. *In VI Simposio Latinoamericano sobre Caficultura, IICA: Panamá (Panamá) 1983*. p. 199-213.
- Savary, S.; Castilla, N.P.; Elazegui, F.A.; McLaren, C.G.; Ynalvez, M.A.; Teng, P.S. 1995. Direct and indirect effects of nitrogen supplies on rice sheath Blight spread. *The American Phytopathological Society* 85(9): 959-965.
- Schroth, G.; Laderach, P.; Dempewolf, J.; Philpott, S.; Hagggar, J.; Eakin, H.; Castillejos, T.; García Moreno, J.; Soto Pinto, L.; Hernández, R.; Eitzinger, A.; Ramirez-Villegas, J. 2009. Towards a climate change adaptation strategy for coffee communities and ecosystems in the Sierra Madre de Chiapas, México. *Mitig Adapt Strateg Glob Change* 14(605-625).
- Silva, M.C.; Nicole, M.; Rijo, L.; Geiger, J.P.; Rodrigues, C.J. 1999. Cytochemistry of plant-rust fungus interface during the compatible interaction *Coffea arabica* (cv. Caturra)-*Hemileia vastatrix* (race III). *International Journal of Plant Sciences* 160: 79-91.
- Silva, M.C.; Várzea, V.; Guerra-Guimarães, L.; Azinheira, H.G.; Fernandez, D.; Petitot, A.-S.; Bertrand, B.; Lashermes, P.; Nicole, M. 2006. Coffee resistance to the main diseases. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 18: 119-147.
- Silva, M.C.; Guerra-Guimarães, L.; Loureiro, A.; Nicole, M.R. 2008. Involvement of peroxidases in the coffee resistance to orange rust (*Hemileia vastatrix*). *Physiological and Molecular Plant Pathology* 72: 29-38.
- Silva Santos, F.; De Souza, P.E.; Ampélio Pozza, E.; Miranda, J.C.; Arruda Carvalho, E.; Monteiro Fernandes, L.H.; Alexandre Pozza, A.A. 2008. Adubação orgânica, nutrição e

- progreso de cercosporiose e ferrugem-do-cafeeiro. *Pesq. agropec. bras.*, Brasília, 43(7): 783-791.
- Smith, S.E.; Smith, F.A. 1990. Structure and function of the interfaces in biotrophic symbioses as they relate to nutrient transport. *New Phytologist*, 114(1-38).
- Somarriva, E. 2002. ¿Cómo hacerlo? Estimación visual de la sombra en cacaotales y cafetales. *Agroforestería en las Américas* 9(35-36): 86-94.
- Statler, G.D.; Parlevliet, J.E. 1987. Factors related to partial resistance of barley to leaf rust. *Phytopathology* (St Paul, E.U.). 77(4): 549-551.
- Teodoro, A.; Klein, A.M.; Reis, P.R.; Tschardtke, T. 2009. Agroforestry management affects coffee pests contingent on season and developmental stage. *Journal compilation. The Royal Entomological Society.*
- Ugalde, A.; Luis, A. 1981. *Conceptos básicos de dasometría.*
- Van Der Planck, J.E. 1968. *Disease resistance in plants.* Academic Press (New York): 206 p.
- Van Noordwijk, M.; Rahayu, S.; Hairiah, K.; Wulan, Y.C.; Farida, A.; Verbist, B. 2002. Carbon stock assessment for a forest-to-coffee conversion landscape in Sumber-Jaya (Lampung, Indonesia): from allometric equations to land use change analysis. *Science in China Series C-Life Sciences* 45(75-86).
- Vasudeva, N.; Gopal, N.H. 1975. Studies on leaf growth. V. The life span of coffee leaves in south India. *Indian Coffee* 39: 171-174.
- Venables, W.N.; Ripley, B.D. 2002. *Modern Applied Statistics with S.* Fourth Edition. Springer, New York. 4.
- Vieira, A.; Talhinhos, P.; Loureiro, A.; Thürich, J.; Duplessis, S.; Fernandez, D.; Silva, M.d.C.; Paulo, O.S.; Azinheira, H.G. 2012. Expression profiling of genes involved in the biotrophic colonisation of *Coffea arabica* leaves by *Hemileia vastatrix*. *Eur J Plant Pathol* 133: 261-277.
- Voegele, R.T.; Mendgen, K. 2003. Rust haustoria: nutrient uptake and beyond *New Phytologist* 159: 93-100.
- Voegele, R.T.; Mendgen, K.W. 2011. Nutrient uptake in rust fungi: how sweet is parasitic life? *Euphytic* 179: 41-55.
- Walters, D.R.; Bingham, I.J. 2007. Influence of nutrition on disease development caused by fungal pathogens: implications for plant disease control. *Ann Appl Biol* 151(2007): 307-324.
- Wood, S.N. 2011. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. *Journal of the Royal Statistical Society (B)* 73(1): 3-36.