PrePrint UEA

Hemileia vastatrix como modelo experimental emergente: una valoración por criterios

Hemileia vastatrix as an emerging experimental model: a criterion-based appraisal

Sección PrePrint UEA
Vol. 2026. ep12–1428

| Recibido: 22/10/2026 |
| Aceptado: 16/11/2026 |
| Publicado: 18/11/2026 |

Sandra Soria-Re[1], María del Cisne González Maldonado[1], Valeria Naomi Pineda Quirola[1], Adamary Carolina Vasquez Tituana[1], Melania de Lourdes Uchuari Pauta[1] y Jorge Isaac Armijos Rivera[1]

https://doi.org/10.59410/PREPRINT-UEA-v2026ep12-1428 Crossref

Resumen

La roya del café, causada por el hongo biótrofo obligado *Hemileia vastatrix*, representa una restricción persistente para la producción de café arábica. Esta revisión sistematizada evalúa su potencial como organismo modelo para la investigación microbiológica aplicada. Se consultaron Scopus y Web of Science entre abril y mayo de 2026, seleccionándose 95 estudios de 1 210 registros. Se diseñó una rúbrica de cuatro criterios y trece indicadores, valorados mediante una escala ordinal de 0 a 4, para calcular el Índice de Potencial como Modelo (IPM), con un máximo de 52 puntos. La evaluación incluyó como referentes a Magnaporthe oryzae, *Botrytis cinerea* y *Puccinia graminis* f. sp. tritici. *H. vastatrix* registró 31 puntos (IPM 59,6%), frente al 92,3%, 90,4% y 75,0% de los comparadores, respectivamente. Cinco indicadores alcanzaron el nivel 3, pero ninguno el nivel 4, debido a la ausencia de validación interlaboratorio. Ambas royas biótrofas obligadas presentaron igual disponibilidad de sistemas experimentales (7/12 puntos), mientras que la diferencia de ocho puntos respondió a la infraestructura científica acumulada. Se concluye que la biotrofia obligada no explica por sí sola las limitaciones de *H. vastatrix* como organismo modelo.

Palabras clave

biotrofia obligada; organismo modelo; Pucciniales; reproducibilidad; roya del café.

Abstract

Coffee leaf rust, caused by the obligate biotrophic fungus *Hemileia vastatrix*, remains a persistent constraint on Arabica coffee production. This systematized review assesses its potential as a model organism for applied microbiological research. Scopus and Web of Science were searched between April and May 2026, yielding 95 studies selected from 1,210 records. A rubric comprising four criteria and thirteen indicators, scored on an ordinal scale from 0 to 4, was developed to calculate the Model Potential Index (MPI), with a maximum score of 52 points. The assessment included *Magnaporthe oryzae*, *Botrytis cinerea*, and *Puccinia graminis* f. sp. tritici as reference organisms. *H. vastatrix* scored 31 points (MPI 59.6%), compared with 92.3%, 90.4%, and 75.0% for the respective comparators. Five indicators reached level 3, but none attained level 4 due to the lack of interlaboratory validation. Both obligate biotrophic rust fungi showed identical availability of experimental systems (7/12 points), while the eight-point difference was attributable to accumulated scientific infrastructure. It is concluded that obligate biotrophy alone does not explain the limitations of *H. vastatrix* as a model organism.

Keywords

coffee leaf rust; model organism; obligate biotrophy; Pucciniales; reproducibility.

Direcciones

[1]Universidad Nacional de Loja. Loja, Ecuador. Email: ssoria@uea.edu.ec, maria.d.gonzalez@unl.edu.ec, valeria.pineda@unl.edu.ec

Autor para la correspondencia

Sandra Soria-Re. Universidad Nacional de Loja. Loja, Ecuador. Email: ssoria@uea.edu.ec

Cómo citar

SORIA-RE, Sandra, GONZÁLEZ MALDONADO, María del Cisne, PINEDA QUIROLA, Valeria Naomi, VASQUEZ TITUANA, Adamary Carolina UCHUARI PAUTA, Melania de Lourdes and ARMIJOS RIVERA, Jorge Isaac 2026. ***Hemileia vastatrix* como modelo experimental emergente: una valoración por criterios** . PrePrint UEA. Vol. 2026. p. ep12–1428. https://doi.org/10.59410/PREPRINT-UEA-v2026ep12-1428

Editores Académicos Amaury Pérez Martínez

Editorial Editorial de la Universidad Estatal Amazónica 2026

Copyright

Derechos de autor 2026 | PrePrint UEA.
Esta obra está bajo una licencia internacional Creative Commons Atribución 4.0.
Los autores del artículo autorizan a la RACYT a que este artículo sea compartido bajo las condiciones de la Licencia Creative Commons 4.0 (CC-BY 4.0).

1. Introducción

La roya del café ha condicionado la producción de arábica durante más de siglo y medio. Su agente, *Hemileia vastatrix* Berk. & Br., está establecido en prácticamente todas las regiones productoras (Talhinhas et al., 2017; Koutouleas et al., 2024), y en Brasil el manejo de la enfermedad representa un componente permanente del costo de producción (Zambolim, 2016). La germinación de las uredosporas exige agua líquida y una ventana térmica estrecha, con un óptimo cercano a 22 °C en agar y una depresión marcada en torno a 24 °C sobre la superficie foliar (Nutman et al., 1963; De Jong et al., 1987). Donde esas condiciones persisten y los doseles densos prolongan el mojado foliar, los ciclos de reinfección se suceden con rapidez. Las epidemias de Centroamérica y Colombia entre 2008 y 2013 combinaron anomalías climáticas con la reducción del manejo que siguió a la caída de la rentabilidad, y la enfermedad se registró en altitudes antes consideradas marginales (Avelino et al., 2015). Trabajos posteriores en fitotrón proponen la germinación como indicador eficiente en tiempo del comportamiento del patógeno bajo clima futuro (Motisi et al., 2026).

El organismo se resiste a la rutina de laboratorio. No completa su ciclo sin tejido vivo del hospedante, de modo que cualquier bioensayo necesita plantas, cámaras de crecimiento y un control ambiental que no toda instalación puede sostener (Barquero-Miranda et al., 2023). La reproducibilidad lo padece: protocolos que parecen idénticos, ejecutados

en el mismo laboratorio, devuelven resultados de infección distintos (Ginting et al., 2002). Como no existe cultivo puro, cada ensayo mide una interacción y no un fenotipo fúngico (Maia et al., 2016). El trabajo sobre el patógeno está además repartido entre comunidades que rara vez se leen entre sí, con los recursos genómicos, los ensayos de fungicidas y las evaluaciones de biocontrol surgidos en tradiciones separadas (Cristancho et al., 2014; Porto et al., 2019; Quiroga-Cardona et al., 2024).

Un vacío pesa más que todos los anteriores. No se ha evaluado de manera sistemática cómo se sitúa *H. vastatrix* como modelo experimental frente a los patógenos que han sostenido el campo. *Magnaporthe oryzae* ofrece genomas secuenciados, sistemas de transformación y bibliotecas de mutantes (Dean et al., 2005). *Botrytis cinerea* crece en agar, lo que abre el tamizaje de alto rendimiento y el descubrimiento de modos de acción (Amselem et al., 2011). *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* se ha convertido en la referencia de la especialización biótrofa (Duplessis et al., 2011). En este contexto permanece sin esclarecer qué atributos y limitantes presenta H. vastatrix como potencial organismo modelo en comparación con los fitopatógenos de referencia y en qué medida sus características biológicas y experimentales sustentan su utilidad para la investigación microbiológica aplicada.

El objetivo de esta revisión fue determinar en qué medida *H. vastatrix* satisface los criterios funcionales de un organismo modelo para la investigación microbiológica aplicada, e identificar las condiciones bajo las cuales podría consolidar ese estatus.

2. Metodología

El trabajo es una revisión sistematizada con un componente de valoración por criterios, conducida con verificación muestral. No se realizó metaanálisis ni se registró un protocolo previo. Establecer si un cuerpo heterogéneo de literatura satisface en conjunto los requisitos funcionales de un organismo modelo no es aquello para lo que se construyó el metaanálisis, y agregar numéricamente esa evidencia impondría una conmensurabilidad que los estudios originales nunca reclamaron. Se aplica la lógica de reporte de PRISMA 2020 para la documentación de la búsqueda y el flujo de registros, sin declarar cumplimiento del protocolo completo (Page et al., 2021).

Se consultaron Scopus y la Web of Science Core Collection entre el 10 de abril y el 10 de mayo de 2026, en una sola ronda y desde la misma cuenta institucional, para mantener constantes la cobertura indexada y el ordenamiento por relevancia. El diagrama de flujo sintetiza la identificación de registros, la eliminación de duplicados, el tamizaje y la evaluación de elegibilidad de los estudios declarados **(Figura 1)**. Las ecuaciones se agruparon en seis bloques temáticos, cada uno alineado a un conjunto definido de indicadores de la rúbrica, de manera que ningún indicador calificado quedara sin evidencia recuperada; el sexto apunta a la literatura conceptual sobre organismos modelo y patosistemas comparadores. Los términos en español y portugués acompañaron a sus equivalentes en inglés. Se retuvieron los registros que aportaban datos primarios o análisis secundario sobre H. vastatrix y trataban biología del patógeno, recursos ómicos, sistemas de bioensayo, evaluación de antifúngicos o antagonistas, o mecanismos de infección, publicados en revista indexada con arbitraje o en repositorio verificable, en inglés, español o portugués. La búsqueda se estructuró mediante cadenas booleanas y criterios de elegibilidad definidos para los seis bloques temáticos. La descripción verificable de las estrategias de búsqueda facilita la reproducción documental de las revisiones, según las recomendaciones metodológicas de Rethlefsen et al. (2021).

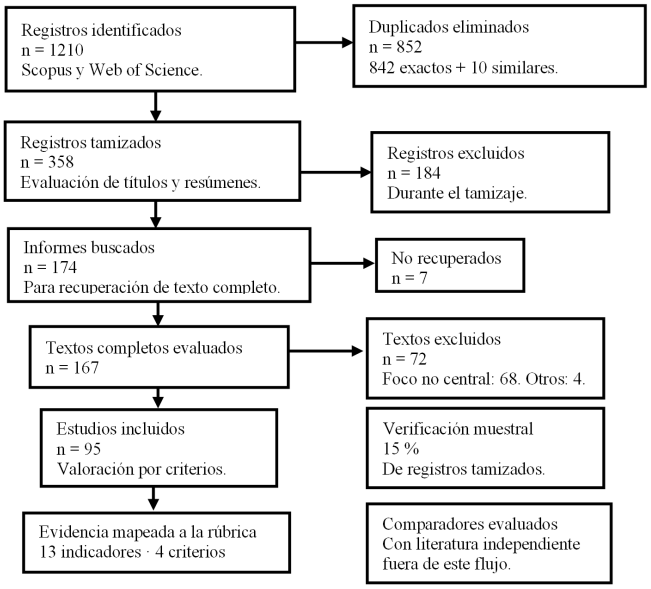

Figura 1 | Diagrama del proceso de identificación, tamizaje, elegibilidad e inclusión de estudios según PRISMA 2020.

La deduplicación se automatizó en R (tidyverse, stringdist) y se completó con una pasada manual. El tamizaje convirtió los criterios en preguntas binarias, cada exclusión quedó registrada con su motivo y un 15% aleatorio de los registros tamizados fue reevaluado de forma independiente. Seis informes excluidos inicialmente bajo el criterio de foco no central se reincorporaron tras relectura a texto completo, ya que cada uno aporta evidencia sobre un indicador calificado. La extracción recogió metadatos, material biológico, condiciones ambientales y de inoculación, diseño y variables de respuesta en las unidades originales, más dos bloques propios de esta revisión: los indicadores que cada estudio informa y una calificación provisional de 0 a 4 con su justificación escrita. Mapear la evidencia a los indicadores durante la extracción, y no de forma retrospectiva, es lo que vuelve auditable la calificación.

No existe un instrumento validado para valorar candidatos a organismo modelo en fitopatología, de modo que se construyó uno. Los marcos de calidad de reporte aportaron los indicadores del Criterio B; la escala de Niveles de Madurez Tecnológica aportó la lógica ordinal de 0 a 4, en la que los niveles describen madurez ascendente y no acumulación de publicaciones; y la literatura clásica sobre sistemas modelo aportó los Criterios A, C y D. Los resultados de los trece indicadores y las condiciones que limitan el nivel siguiente se presentan en la valoración detallada **(Tabla 1)**. Las calificaciones se asignan por indicador, a partir de todos los registros mapeados a él, y las calificaciones provisionales por

estudio funcionan como insumo y no como términos de un promedio. Con trece indicadores de cuatro puntos el máximo es 52, y el índice se expresa como porcentaje:

$$IPM = \frac{\sum \text{puntajes}}{52} \times 100 \quad (1)$$

. Se informa además un subíndice por criterio contra su propio máximo, ya que una cifra única oculta el perfil que da valor diagnóstico a la valoración. Los indicadores pesan igual; se descartó la ponderación diferencial porque cualquier esquema codifica un juicio previo sobre qué atributos importan más, y no hay base empírica para fijar esos pesos en este campo.

El índice adquiere sentido solo por comparación. La misma rúbrica se aplicó a M. oryzae, B. cinerea y P. graminis f. sp. tritici, elegidos para cubrir el espacio metodológico pertinente: un hemibiótrofo con caja de herramientas genética madura, un necrótrofo cultivable apto para tamizaje de alto rendimiento y una roya biótrofa obligada. La tercera comparación carga con la mayor parte del peso interpretativo, pues P. graminis está sujeta a la misma biología y cualquier diferencia entre ambos índices puede relacionarse con infraestructura acumulada antes que biotrofia. Las calificaciones de los comparadores se tomaron de la literatura del Bloque 6 aplicando las mismas reglas de decisión; como no fueron sometidos a una búsqueda exhaustiva, sus calificaciones son referentes indicativos y no hallazgos de peso probatorio equivalente.

3. Resultados y discusión

3.1. Distribución anual de los artículos científicos citados

La distribución temporal de las publicaciones utilizadas como referencias bibliográficas comprendió 56 artículos científicos de revista, correspondientes a un conjunto de 59 referencias incluidas en el manuscrito. Esta cantidad debe diferenciarse de los 95 estudios declarados como incluidos en el proceso de selección mediante PRISMA 2020, debido a que el análisis bibliográfico considera las publicaciones citadas expresamente en el texto, incluidas las fuentes empleadas para la comparación con otros patosistemas. La representación anual permitió examinar la distribución cronológica de los artículos citados **(Figura 2**). El año 2024 presentó la mayor frecuencia, con siete publicaciones, seguido de 2014 con cinco artículos y de 2017 y 2021 con cuatro publicaciones en cada año.

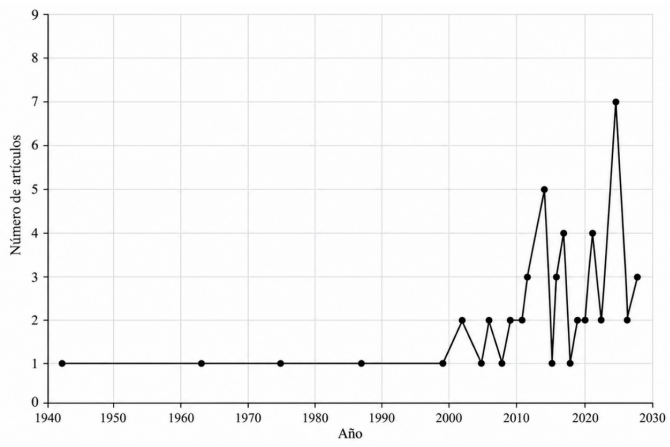

Figura 2 | Distribución anual de los artículos científicos de revista citados en el manuscrito (n = 56).

Nota. Se incluyen exclusivamente artículos científicos de revista consignados en las referencias bibliográficas.

Las investigaciones recientes abordan principalmente los recursos genómicos, los procedimientos de inoculación y las alternativas de control, mientras que los estudios históricos proporcionan antecedentes sobre germinación, reconocimiento del hospedante y especificidad del patógeno. En consecuencia, la distribución presentada corresponde a los artículos científicos citados en el manuscrito y no a la totalidad de los estudios seleccionados durante la revisión documental.

3.2. Selección de estudios mediante las fases PRISMA 2020

El flujo de selección consignado en el manuscrito sigue cuatro fases documentales. En la identificación se registraron 1 210 resultados y se eliminaron 852 duplicados (842 coincidencias exactas y 10 registros similares), quedando 358 registros para el tamizaje. Durante la revisión de títulos y resúmenes se excluyeron 184, por lo que se buscaron 174 informes para su recuperación. Siete informes no pudieron recuperarse; en consecuencia, 167 textos completos avanzaron a elegibilidad. De ellos se excluyeron 72 (68 por foco temático no central y cuatro por otros motivos) y se declararon 95 estudios incluidos para la valoración mediante 13 indicadores distribuidos en cuatro criterios (Figura 1).

3.3. Sistemas experimentales y comparabilidad metodológica

Los sistemas descritos para *H. vastatrix* muestran una separación entre la disponibilidad de procedimientos y su estandarización. Ginting et al. (2002) analizaron la inoculación sobre discos foliares, mientras que Barquero-Miranda et al. (2023) presentaron procedimientos de inoculación y evaluación bajo condiciones de laboratorio y Quiroga-Cardona et al. (2024) aplicaron hojas desprendidas para identificar resistencia temprana en *Coffea arabica*. Los tres trabajos coinciden en que el tejido hospedante ofrece una alternativa experimental viable ante la imposibilidad de mantener cultivos axénicos. Sin embargo, difieren en las unidades biológicas evaluadas, los objetivos del ensayo y las variables de respuesta; estas diferencias impiden asumir equivalencia entre protocolos por el solo hecho de utilizar material foliar.

Las restricciones ambientales amplían el problema de comparación. Nutman et al. (1963) describieron una germinación dependiente del agua libre y un óptimo cercano a 22 °C sobre agar, con una respuesta distinta sobre tejido foliar. De Jong et al. (1987) analizaron por separado germinación, crecimiento del tubo germinativo y formación del apresorio, operaciones que no producen medidas intercambiables. Morales-Antonio et al. (2021) estudiaron el efecto del medio y extractos vegetales sobre la germinación in vitro. En conjunto, estos estudios indican que una temperatura o una concentración inhibitoria informada sin precisar sustrato, viabilidad inicial, tiempo de incubación y criterio de lectura tiene un alcance comparativo limitado. La reproducibilidad intralaboratorio no debe confundirse con una validación entre instalaciones independientes.

En la rúbrica aplicada a *H. vastatrix*, el criterio de sistemas

experimentales alcanzó 7 de 12 puntos (58,3%), igual que Puccinia graminis f. sp. tritici. La coincidencia es consistente con la dependencia de tejidos vivos de ambas royas, pero no demuestra que sus protocolos específicos tengan la misma exactitud. El criterio de calidad metodológica también alcanzó 7 de 12 puntos (58,3%); la ausencia de ensayos interlaboratorio y la diversidad de unidades de evaluación explican que la disponibilidad de procedimientos no se traduzca en una plataforma común de medición (Bock et al., 2020; Del Ponte et al., 2017).

3.4. Disponibilidad de evidencia molecular e interpretación funcional

El desarrollo molecular de *H. vastatrix* presenta avances que deben analizarse de acuerdo con el nivel de validación alcanzado. Cristancho et al. (2014) ampliaron la anotación genómica y el catálogo de genes de las royas, y Porto et al. (2019) integraron secuenciación genómica con análisis transcriptómicos para identificar candidatos a efectores dependientes de la compatibilidad con el hospedante. Talhinhas et al. (2014) abordaron etapas iniciales de infección mediante datos de expresión, mientras que Lima Castro et al. (2022) examinaron candidatos vinculados con las fases prehaustorial y poshaustorial. Estos trabajos son complementarios en términos de generación de hipótesis, aunque una proteína predicha, un cambio transcriptómico y una función validada experimentalmente representan niveles distintos de evidencia.

La comparación con Puccinia graminis f. sp. tritici permite distinguir la acumulación de secuencias de la demostración de mecanismos. Salcedo et al. (2017) caracterizaron AvrSr35 a partir de variación genómica y respuesta del hospedante; Upadhyaya et al. (2021) utilizaron información genómica para identificar otro par de avirulencia y resistencia en roya del tallo. En *H. vastatrix*, Maia et al. (2016) aportaron evidencia funcional para HvEC-016, aunque este hallazgo aislado no equivale a una plataforma sistemática de validación para todos los efectores predichos. La principal diferencia es la disponibilidad de colecciones de aislados caracterizadas, sistemas de reconocimiento y recursos comunitarios que permiten avanzar desde candidatos moleculares hacia mecanismos verificables.

El criterio de integración ómica obtuvo 11 de 16 puntos (68,8%), el mayor resultado parcial de *H. vastatrix*, pero el indicador de curación y acceso integrado a datos permanece en dos puntos. Los recursos del hospedante han avanzado mediante ensamblajes genómicos de Coffea arabica (Salojärvi et al., 2024), mientras que los recursos del patógeno siguen distribuidos entre estudios y plataformas. Por consiguiente, el incremento de datos disponibles debe acompañarse de identificación estandarizada de aislados, versiones de ensamblajes y conexiones verificables entre genotipo, virulencia y fenotipo experimental.

3.5. Valoración comparativa de los cuatro patosistemas

La aplicación de la rúbrica permitió identificar las calificaciones de *H. vastatrix* en los 13 indicadores y las condiciones que impidieron alcanzar el nivel siguiente en cada caso **(Tabla 2)**. La suma fue de 31 sobre 52 puntos, equivalente a un Índice de Potencial como Modelo de 59,6%. Cinco indicadores alcanzaron tres puntos y ninguno obtuvo cuatro. La mayor limitación se concentró en la estabilidad del sistema experimental (D3 = 1), mientras que la integración molecular alcanzó el porcentaje más alto entre los cuatro criterios. Estas diferencias indican un desarrollo heterogéneo y hacen insuficiente interpretar únicamente el porcentaje global.

Tabla 1 | Puntajes por indicador y cláusula que impide alcanzar el nivel siguiente

Cód.	Indicador	Punt.	Cláusula que impide el nivel siguiente
A1	Sistemas de co-cultivo	3	Sin protocolo de consenso, ensayo interlaboratorio ni norma publicada; los resultados difieren bajo condiciones nominalmente equivalentes
A2	Ensayos de antagonismo	2	Ningún protocolo replicado por un grupo independiente en condiciones comparables; los criterios de valoración miden etapas distintas
A3	Microbioma asociado	2	Difieren el diseño de muestreo, la plataforma de secuenciación y la estrategia de validación; la evidencia sigue siendo mayormente correlativa
B1	Detalle metodológico	2	Subregistro recurrente de los parámetros que gobiernan la varianza; no existe una norma mínima de reporte
B2	Evidencia de reproducibilidad	2	Describir no es replicar: ningún protocolo consta como repetido con resultados concordantes
B3	Parámetros cuantificables	3	Unidades, unidades experimentales y tiempos de evaluación sin estandarizar, de modo que los valores no son conmensurables
C1	Técnicas microbiológicas	3	Sin validación interlaboratorio; los óptimos térmicos y las curvas de viabilidad divergen lo suficiente para impedir la agregación
C2	Técnicas moleculares y ómicas	3	El ensamblaje más citado cubre ~70 % del genoma; el proteoma descansa en un solo conjunto de datos y falta metabolómica
C3	Extrapolación a otros sistemas	3	La extrapolación es de secuencia, no de mecanismo; ninguna función establecida aquí ha sido probada en otra roya
C4	Curación y acceso a datos	2	Sin capa de agregación: ni portal común, ni norma compartida de anotación, ni base que vincule razas con secuencias
D1	Accesibilidad del material	2	Sin repositorio centralizado de aislados de referencia caracterizados por origen, virulencia, reacción del hospedante e identidad genética
D2	Requisitos de bioseguridad	3	Sin protocolo de contención consensuado para el patógeno; los requisitos se arman jurisdicción por jurisdicción
D3	Estabilidad del sistema	1	Variación entre aislados documentada, deriva por pases sucesivos nunca rastreada; sin convención de trazabilidad

Nota. Escala: 0, no disponible; 1, evidencia incipiente; 2, desarrollo parcial; 3, procedimientos reproducibles; 4, sistema consolidado. Total: 31 de 52 puntos.

Los resultados de *H. vastatrix* se compararon con tres patosistemas de referencia mediante los puntajes globales y los cuatro criterios de valoración, para examinar diferencias en la capacidad experimental de los organismos evaluados (Tabla 2). Magnaporthe oryzae obtuvo 48 puntos (92,3%) y Botrytis cinerea, 47 (90,4%), frente a 39 puntos (75,0%) de P. graminis f. sp. tritici. La diferencia frente a las dos primeras especies se asocia con la disponibilidad de cultivo, recursos genéticos y herramientas de manipulación, mientras que el contraste con P. graminis resulta metodológicamente más próximo por compartir la biotrofia obligada. Estas comparaciones describen grados de madurez de los sistemas y no diferencias cuantificadas en patogenicidad o daño al cultivo.

Tabla 2 | Valoración comparativa de H. vastatrix frente a tres patosistemas de referencia

Criterio	*H. vastatrix*	*M. oryzae*	*B. cinérea*	*P. graminis*	Observación
Puntaje total (máx. 52)	31	48	47	39	
A. Sistemas experimentales	58,3 %	83,3 %	75,0 %	58,3 %	Empate exacto entre las dos royas biótrofas obligadas
B. Calidad y reproducibilidad	58,3 %	91,7 %	91,7 %	75,0 %	
C. Integración ómica	68,8 %	100 %	93,8 %	93,8 %	Mayor brecha frente a *P. graminis*: 25 puntos
D. Viabilidad práctica	50,0 %	91,7 %	100 %	66,7 %	
IPM global	**59,6 %**	**92,3 %**	**90,4 %**	**75,0 %**	Brecha con *P. graminis*: 15,4 puntos

Nota. Los valores de los comparadores proceden de literatura de referencia y no de búsquedas sistemáticas equivalentes; deben interpretarse como estimaciones orientativas.

Las dos royas biótrofas alcanzaron la misma puntuación en sistemas experimentales (7 de 12), mientras que la diferencia global de ocho puntos se distribuyó entre calidad y reproducibilidad (dos puntos), integración ómica (cuatro) y viabilidad práctica (dos). La comparación sostiene que compartir una restricción biológica no determina una capacidad experimental idéntica. No obstante, los puntajes dependen de la rúbrica creada para este trabajo, de sus pesos uniformes y de fuentes de amplitud desigual; por ello, no corresponde atribuir causalmente toda la brecha a la infraestructura científica ni inferir que la especie con mayor índice sea superior para cualquier finalidad de investigación.

3.6. Estrategias de control y límites de extrapolación

La evidencia sobre alternativas de control difiere según el sistema de evaluación. Haddad et al. (2009) estudiaron bacterias antagonistas bajo condiciones de campo, mientras que Cacefo et al. (2016) compararon *Bacillus subtilis* con azoxistrobina e identificaron control de la roya por la bacteria, aunque con menor eficacia que el fungicida en las condiciones ensayadas. Ongena y Jacques (2008) describieron mecanismos potenciales de los lipopéptidos de Bacillus, pero esa revisión general no sustituye la demostración específica de eficacia contra *H. vastatrix*. La comparación entre estudios exige separar actividad antimicrobiana, inducción de defensas vegetales, reducción de severidad y respuesta productiva, porque representan resultados distintos.

Pereira et al. (2012) observaron inhibición de germinación con aceites esenciales y control parcial de la enfermedad en plántulas, mientras que Morales-Antonio et al. (2021) evaluaron extractos vegetales mediante pruebas in vitro. De Sousa y Mondego (2024) investigaron trasplantes de microbiota foliar, y Liang et al. (2025) estudiaron un hiperparásito candidato al biocontrol. Aunque estas investigaciones comparten la búsqueda de alternativas, no admiten comparación directa de porcentajes de eficacia cuando cambian la etapa del patógeno, el hospedante, la dosis y el escenario experimental. La inhibición de uredosporas durante la germinación es una medida preliminar y no equivale automáticamente a la disminución de la incidencia o severidad en campo.

En el descubrimiento de antifúngicos, Botrytis cinerea permite procedimientos de tamizaje sobre cultivo artificial que difícilmente pueden trasladarse íntegramente a una roya biótrofa obligada (Hahn, 2014). Para H. vastatrix resulta más defendible combinar selección de candidatos moleculares, pruebas estandarizadas de germinación y validación secuencial en hoja desprendida y planta completa. Esta secuencia permitiría reconocer diferencias entre actividad sobre uredosporas, alteración de infección y protección real del hospedante; su implementación requiere controles positivos, aislados trazables y condiciones de exposición comparables.

3.7. Limitaciones de la valoración y prioridades experimentales

La fortaleza de la valoración radica en documentar las condiciones que sustentan cada puntuación. El instrumento asigna igual peso a los trece indicadores y todavía no cuenta con validación externa, mientras que la comparación con los otros tres patosistemas procede de revisiones de distinta amplitud. En consecuencia, las diferencias de puntuación deben interpretarse como una comparación documental descriptiva y no como estimaciones estadísticas de superioridad experimental. Una evaluación posterior puede examinar la estabilidad de las calificaciones mediante ponderaciones alternativas y revisión independiente de los indicadores.

Las necesidades experimentales más inmediatas comprenden un registro público de aislados con procedencia y perfil de virulencia, la evaluación de cambios durante pases sucesivos, un conjunto mínimo de variables que debe informarse en los bioensayos y estudios comparativos interlaboratorio de germinación e inoculación foliar. Estas acciones atienden directamente los indicadores de reproducibilidad, estabilidad y acceso a recursos que obtuvieron calificaciones inferiores, y permiten evaluar futuras mejoras del índice mediante evidencia documentada en lugar de incrementos de puntuación asumidos.

4. Conclusiones

La valoración documental de Hemileia vastatrix mediante trece indicadores produjo un Índice de Potencial como Modelo de 59,6% (31 de 52 puntos), frente a 75,0% para Puccinia graminis f. sp. tritici, 92,3% para Magnaporthe oryzae y 90,4% para Botrytis cinerea. La integración ómica presentó el mejor desempeño relativo (68,8%), mientras que la viabilidad práctica alcanzó 50,0%. La coincidencia de las dos royas biótrofas en disponibilidad de sistemas experimentales y sus diferencias en recursos metodológicos y moleculares indican oportunidades de mejora en trazabilidad de aislados, estandarización y validación entre laboratorios. Los resultados son descriptivos y dependen de los criterios de valoración definidos; los tres patosistemas comparadores se evaluaron con una base documental de menor alcance. Se recomienda priorizar protocolos de germinación y de hoja desprendida

comparables entre instituciones, asociados con aislados de referencia y controles experimentales, antes de plantear incrementos futuros del índice o extrapolar resultados de laboratorio a condiciones de campo.

Contribuciones de los autores:

Sandra Soria-Re: Concepción del estudio, análisis formal, investigación, redacción del manuscrito, preparación del borrador original, revisión, edición y visualización; ha aprobado la versión enviada.

María del Cisne González Maldonado: metodología, investigación, adquisición y organización de datos, preparación del borrador original, revisión y edición del manuscrito; ha aprobado la versión enviada.

Valeria Naomi Pineda Quirola: Análisis formal, organización de datos y preparación del borrador original del manuscrito; ha aprobado la versión enviada.

Adamary Carolina Vasquez Tituana: Metodología y redacción del manuscrito; ha aprobado la versión enviada.

Melania de Lourdes Uchuari Pauta: Investigación y preparación del borrador original del manuscrito; ha aprobado la versión enviada.

Jorge Isaac Armijos Rivera: Concepción del estudio, análisis formal, organización de datos, redacción, revisión y edición del manuscrito, supervisión y administración del proyecto; ha aprobado la versión enviada.

Todos los autores aporbaron la version enviada y editada.

Conflicto de intereses: Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

5. Referencias

AGROCALIDAD, 2021. Resolución 0105: Procedimiento para la emisión de requisitos fitosanitarios especiales para la importación de material vegetal de propagación con fines de investigación. Agencia de Regulación y Control Fito y Zoosanitario, Ecuador. Online. 22 June 2021. Available from: https://www.agrocalidad.gob.ec/wp-content/uploads/2024/11/Resolucion-105-Procedimiento-para-la-emision-de-requisitos-fitosanitarios-especiales-para-la-importacion-de-material-vegetal-de-propagacion-con-fines-de-investigacion.pdf [Accessed 16 October 2026].

AMSELEM, J., CUOMO, C. A., VAN KAN, J. A. L., VIAUD, M., BENITO, E. P., COULOUX, A., et al., 2011. Genomic analysis of the necrotrophic fungal pathogens Sclerotinia sclerotiorum and Botrytis cinerea. *PLoS Genetics*. Online. 2011. Vol. 7, no. 8, article e1002230. DOI: 10.1371/journal.pgen.1002230. Available from: https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1002230

ÁNGEL, C. A., MARÍN-RAMÍREZ, G. and MALDONADO, C. E., 2023. Genome sequence of Hemileia vastatrix Berk. and Br. (race I), the causal agent of coffee leaf rust, isolate from Risaralda, Colombia. *Microbiology Resource Announcements*. Online. 2023. Vol. 12, no. 11. DOI: 10.1128/MRA.00444-23. Available from: https://doi.org/10.1128/MRA.00444-23

AVELINO, J., CRISTANCHO, M., GEORGIOU, S., IMBACH, P., AGUILAR, L., BORNEMANN, G., et al., 2015. The coffee rust crises in Colombia and Central America (2008–2013): Impacts, plausible causes and proposed solutions. *Food Security*. Online. 2015. Vol. 7, no. 2, p. 303–321. DOI: 10.1007/s12571-015-0446-9. Available from: https://doi.org/10.1007/s12571-015-0446-9

BARKA, G. D., CAIXETA, E. T., FERREIRA, S. S. and ZAMBOLIM, L., 2020. In silico guided structural and functional analysis of genes with potential involvement in resistance to coffee leaf rust: A functional marker based approach. *PLOS ONE*. Online. 2020. Vol. 15, no. 7, article e0222747. DOI: 10.1371/journal.pone.0222747. Available from: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222747

BARQUERO-MIRANDA, M., CORDERO-VEGA, M. J. and UREÑA-UREÑA, K., 2023. Inoculation and evaluation of Hemileia vastatrix under laboratory conditions. In: Mutation Breeding in Coffee with Special Reference to Leaf Rust. Springer, p. 225–232. DOI: 10.1007/978-3-662-67273-0_16. Available from: https://doi.org/10.1007/978-3-662-67273-0_16

BOCK, C. H., BARBEDO, J. G. A., DEL PONTE, E. M., BOHNENKAMP, D. and MAHLEIN, A.-K., 2020. From visual estimates to fully automated sensor-based measurements of plant disease severity: Status and challenges for improving accuracy. *Phytopathology Research*. Online. 2020. Vol. 2, no. 1, article 9. DOI: 10.1186/s42483-020-00049-8. Available from: https://doi.org/10.1186/s42483-020-00049-8

CACEFO, V., ARAÚJO, F. F. and PACHECO, A. C., 2016. Biological control of Hemileia vastatrix Berk. & Broome with Bacillus subtilis Cohn and biochemical changes in the coffee. Coffee Science. Online. 2016. Vol. 11, no. 4, p. 567–574. Available from: https://coffeescience.ufla.br/index.php/Coffeescience/article/view/1200

CHEN, J., UPADHYAYA, N. M., ORTIZ, D., SPERSCHNEIDER, J., LI, F., BOUTON, C., et al., 2017. Loss of AvrSr50 by somatic exchange in stem rust leads to virulence for Sr50 resistance in wheat. *Science*. Online. 2017. Vol. 358, no. 6370, p. 1607–1610. DOI: 10.1126/science.aao4810. Available from: https://doi.org/10.1126/science.aao4810

CRISTANCHO, M. A., BOTERO-ROZO, D. O., GIRALDO, W., TABIMA, J., RIAÑO-PACHÓN, D. M., ESCOBAR, C., et al., 2014. Annotation of a hybrid partial genome of the coffee rust (Hemileia vastatrix) contributes to the gene repertoire catalog of the Pucciniales. *Frontiers in Plant Science*. Online. 2014. Vol. 5, article 594. DOI: 10.3389/fpls.2014.00594. Available from: https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00594

DABA, G., DAELEMANS, R., BERECHA, G., GEERINCK, M. W. J., VERRETH, C., CRAUWELS, S., LIEVENS, B. and HONNAY, O., 2024. Genetic diversity and structure of the coffee leaf rust fungus Hemileia vastatrix across different coffee management systems in Ethiopia. *International Microbiology*. Online. 2024. Vol. 27, no. 2, p. 525–534. DOI: 10.1007/s10123-023-00409-2. Available from: https://doi.org/10.1007/s10123-023-00409-2

DE JONG, E. J., ESKES, A. B., HOOGSTRATEN, J. G. J. and ZADOKS, J. C., 1987. Temperature requirements for germination, germ tube growth and appressorium formation of urediospores of Hemileia vastatrix. *Netherlands Journal of Plant Pathology*. Online. 1987. Vol. 93, no. 2, p. 61–71. DOI: 10.1007/bf01998091. Available from: https://doi.org/10.1007/bf01998091

DE SOUSA, L. P. and MONDEGO, J. M. C., 2024. Leaf surface microbiota transplantation confers resistance to coffee leaf rust in susceptible Coffea arabica. *FEMS Microbiology Ecology*. Online. 2024. Vol. 100, no. 6, article fiae049. DOI: 10.1093/femsec/fiae049. Available from: https://doi.org/10.1093/femsec/fiae049

DEAN, R. A., TALBOT, N. J., EBBOLE, D. J., FARMAN, M. L., MITCHELL, T. K., ORBACH, M. J., et al., 2005. The genome sequence of the rice blast fungus Magnaporthe grisea. *Nature*. Online. 2005. Vol. 434, no. 7036, p. 980–986. DOI: 10.1038/nature03449. Available from: https://doi.org/10.1038/nature03449

DEEPAK, K., HANUMANTHA, B. T. and SREENATH, H. L., 2012. Viability of coffee leaf rust (Hemileia vastatrix) urediniospores stored at different temperatures. Journal of Biotechnology & Biomaterials. Online. 2012. Vol. 2, no. 5, article 143. DOI: 10.4172/2155-952X.1000143. Available from: https://doi.org/10.4172/2155-952X.1000143

DEL PONTE, E. M., PETHYBRIDGE, S. J., BOCK, C. H., MICHEREFF, S. J., MACHADO, F. J. and SPOLTI, P., 2017. Standard area diagrams for aiding severity estimation: scientometrics, pathosystems, and methodolo-

gical trends in the last 25 years. Phytopathology. Online. 2017. Vol. 107, no. 10, p. 1161–1174. DOI: 10.1094/PHYTO-02-17-0069-FI. Available from: https://doi.org/10.1094/PHYTO-02-17-0069-FI

DUPLESSIS, S., CUOMO, C. A., LIN, Y.-C., AERTS, A., TISSERANT, E., VENEAULT-FOURREY, C., et al., 2011. Obligate biotrophy features unraveled by the genomic analysis of rust fungi. *PNAS*. Online. 2011. Vol. 108, no. 22, p. 9166–9171. DOI: 10.1073/pnas.1019315108. Available from: https://doi.org/10.1073/pnas.1019315108

FLOR, H. H., 1942. Inheritance of pathogenicity in Melampsora lini. Phytopathology. Online. 1942. Vol. 32, p. 653–669. DOI: 10.1094/Phyto-32-653. Available from: https://doi.org/10.1094/Phyto-32-653

FOUCHÉ, S., PLISSONNEAU, C., MCDONALD, B. A. and CROLL, D., 2018. Meiosis leads to pervasive copy-number variation and distorted inheritance of accessory chromosomes of the wheat pathogen Zymoseptoria tritici. Genome Biology and Evolution. Online. 2018. Vol. 10, no. 6, p. 1416–1429. DOI: 10.1093/gbe/evy100. Available from: https://doi.org/10.1093/gbe/evy100

GINTING, C., GAFUR, A. and EVIZAL, R., 2002. Beberapa hasil inokulasi pada cakram daun kopi dengan Hemileia vastatrix di laboratorium. Jurnal Hama dan Penyakit Tumbuhan Tropika. Online. 2002. Vol. 2, no. 1, p. 26–31. DOI: 10.23960/j.hptt.1226-31. Available from: https://doi.org/10.23960/j.hptt.1226-31

GUAN, H., ZHANG, P., PARK, R. F. and DING, Y., 2025. Genomics research on the road of studying biology and virulence of cereal rust fungi. *Molecular Plant Pathology*. Online. 2025. Vol. 26, no. 4, article e70082. DOI: 10.1111/mpp.70082. Available from: https://doi.org/10.1111/mpp.70082

HADDAD, F., MAFFIA, L. A., MIZUBUTI, E. S. G. and TEIXEIRA, H., 2009. Biological control of coffee rust by antagonistic bacteria under field conditions in Brazil. Biological Control. Online. 2009. Vol. 49, no. 2, p. 114–119. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2009.02.004. Available from: https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.02.004

HAHN, M., 2014. The rising threat of fungicide resistance in plant pathogenic fungi: Botrytis as a case study. *Journal of Chemical Biology*. Online. 2014. Vol. 7, no. 4, p. 133–141. DOI: 10.1007/s12154-014-0113-1. Available from: https://doi.org/10.1007/s12154-014-0113-1

HERNÁNDEZ-AMASIFUEN, A. D., RIVADENEYRA-CHISQUIPAMA, L., PADILLA-DOMINGUEZ, A., PAREDES-ESPINOSA, R., GUERRERO-ABAD, J. C., TORRES-FLORES, E., PELÁEZ-RIVERA, J. L., CARVAJAL-VALLEJOS, F. M., GUTIÉRREZ-REYNOSO, D. L. and CORAZON-GUIVIN, M. A., 2023. Massive production of Hemileia vastatrix uredospores for inoculation of coffee seedlings. *Scientia Agropecuaria*. Online. 2023. Vol. 14, no. 2, p. 259–267. DOI: 10.17268/sci.agropecu.2023.023. Available from: https://doi.org/10.17268/sci.agropecu.2023.023

INTERNATIONAL PLANT PROTECTION CONVENTION, 2026. Adopted Standards (ISPMs). Food and Agriculture Organization of the United Nations. Online. 2026. Available from: https://www.ippc.int/en/core-activities/standards-setting/ispms/ [Accessed 16 October 2026].

KOUTOULEAS, A., COLLINGE, D. B. and BOA, E., 2024. The coffee leaf rust pandemic: An ever-present danger to coffee production. *Plant Pathology*. Online. 2024. Vol. 73, no. 3, p. 522–534. DOI: 10.1111/ppa.13846. Available from: https://doi.org/10.1111/ppa.13846

LIANG, M., LIANG, Y., HUANG, X., BAI, X., LU, Y., WANG, B., TAN, S., CHEN, H., HE, C., CHEN, Z., YI, K. and WU, W., 2025. Identification and potential of the hyperparasite Acremonium persicinum as biocontrol agent against coffee leaf rust. *FEMS Microbiology Ecology*. Online. 2025. Vol. 101, no. 7, article fiaf064. DOI: 10.1093/femsec/fiaf064. Available from: https://doi.org/10.1093/femsec/fiaf064

LIMA CASTRO, I. S., BARREIROS, P. R. R. M., DE OLIVEIRA MENDES, T. A., FLOREZ, J. C., ANDRADE SILVA, E. M., PORTO, B. N., ZAMBOLIM, L. and CAIXETA, E. T., 2022. Gene expression and interactome analysis of candidate effectors associated with pre- and post-haustorial Hemileia vastatrix–coffee interaction. Journal of Biotechnology and Biomedicine. Online. 2022. Vol. 5, no. 4. DOI: 10.26502/jbb.2642-91280061. Available from: https://doi.org/10.26502/jbb.2642-91280061

LÓPEZ-VÁSQUEZ, J. M., GAITÁN-BUSTAMANTE, Á. L., ÁNGEL-CALLE, C. A. and CRISTANCHO-ARDILA, M. A., 2024. Selection of resistance inducers for managing Hemileia vastatrix Berk. & Br. in coffee (Coffea arabica L.) seedlings. *Agronomía Colombiana*. Online. 2024. Vol. 42, no. 3, article e116907. DOI: 10.15446/agron.colomb.v42n3.116907. Available from: https://doi.org/10.15446/agron.colomb.v42n3.116907

LUIZ, B. C. and KEITH, L. M., 2026. Elucidating the use of refrigeration as a method for short-term preservation of urediniospores from the coffee leaf rust pathogen, Hemileia vastatrix, in vitro. PhytoFrontiers. Online. 2026. Vol. 6, no. 3, p. 505–508. DOI: 10.1094/PHYTOFR-12-25-0135-SC. Available from: https://doi.org/10.1094/PHYTOFR-12-25-0135-SC

MAIA, T., BADEL, J. L., MARIN-RAMIREZ, G., ROCHA, C. M., FERNANDES, M. B., DA SILVA, J. C. F., DE AZEVEDO-JUNIOR, G. M. and BROMMONSCHENKEL, S. H., 2016. The Hemileia vastatrix effector HvEC-016 suppresses bacterial blight symptoms in coffee genotypes with the SH1 rust resistance gene. New Phytologist. Online. 2016. Vol. 213, no. 3, p. 1315–1329. DOI: 10.1111/nph.14334. Available from: https://doi.org/10.1111/nph.14334

MORALES-ANTONIO, M. A., SANTIAGO-MARTÍNEZ, G. M., VÁSQUEZ-LÓPEZ, A., RODRÍGUEZ-ORTIZ, G., SOTO-CASTRO, D., LOZANO-TREJO, S. and CASTAÑEDA-HIDALGO, E., 2021. Uredospore germination of Hemileia vastatrix and its inhibition by the effect of plant extracts in vitro. International Journal of Agriculture and Natural Resources. Online. 2021. Vol. 48, no. 2, p. 108–117. DOI: 10.7764/ijanr.v48i2.2272. Available from: https://doi.org/10.7764/ijanr.v48i2.2272

MOTISI, N., HEUCLIN, B., KIMANI, E. G., BIEYSSE, D., DUBOIS, T., SOKAME, B. M. and AVELINO, J., 2026. Temperature and CO_2 interactions reshape Hemileia vastatrix urediniospore germination in vitro. *Plant Disease*. Online. 2026. Vol. 110, no. 6, p. 2470–2476. DOI: 10.1094/PDIS-04-25-0845-RE. Available from: https://doi.org/10.1094/PDIS-04-25-0845-RE

NUTMAN, F. J., ROBERTS, F. M. and CLARKE, R. T., 1963. Studies on the biology of Hemileia vastatrix Berk. & Br. Transactions of the British Mycological Society. Online. 1963. Vol. 46, no. 1, p. 27–44. DOI: 10.1016/S0007-1536(63)80005-4. Available from: https://doi.org/10.1016/S0007-1536(63)80005-4

ONGENA, M. and JACQUES, P., 2008. Bacillus lipopeptides: Versatile weapons for plant disease biocontrol. Trends in Microbiology. Online. 2008. Vol. 16, no. 3, p. 115–125. DOI: 10.1016/j.tim.2007.12.009. Available from: https://doi.org/10.1016/j.tim.2007.12.009

PAGE, M. J., MCKENZIE, J. E., BOSSUYT, P. M., BOUTRON, I., HOFFMANN, T. C., MULROW, C. D., et al., 2021. The PRISMA 2020 statement: An updated guideline for reporting systematic reviews. *BMJ*. Online. 2021. Vol. 372, article n71. DOI: 10.1136/bmj.n71. Available from: https://doi.org/10.1136/bmj.n71

PEREIRA, R. B., LUCAS, G. C., PERINA, F. J. and ALVES, E., 2012. Essential oils for rust control on coffee plants. Ciência e Agrotecnologia. Online. 2012. Vol. 36, no. 1, p. 16–24. DOI: 10.1590/S1413-70542012000100002. Available from: https://doi.org/10.1590/S1413-70542012000100002

PORTO, B. N., CAIXETA, E. T., MATHIONI, S. M., VIDIGAL, P. M. P., ZAMBOLIM, L., ZAMBOLIM, E. M., et al., 2019. Genome sequencing and transcript analysis of Hemileia vastatrix reveal expression dynamics of candidate effectors dependent on host compatibility. *PLOS ONE*. Online. 2019. Vol. 14, no. 4, article e0215598. DOI: 10.1371/journal.pone.0215598. Available from: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0215598

QUIROGA-CARDONA, J., LÓPEZ-MONSALVE, L. F., VÁRZEA, V. M. P. and FLÓREZ-RAMOS, C. P., 2024. Use of detached leaf inoculation method for the early selection of Coffea arabica L. for resistance to Hemileia vastatrix Berk. and Broome. *Agronomy*. Online. 2024. Vol. 14, no. 6, article 1283. DOI: 10.3390/agronomy14061283. Available from: https://doi.org/10.3390/agronomy14061283

RAMIRO, D. A., ESCOUTE, J., PETITOT, A. S., NICOLE, M., MALUF, M. P. and FERNANDEZ, D., 2009. Biphasic haustorial differentiation of coffee rust (Hemileia vastatrix race II) associated with defence responses in resistant and susceptible coffee cultivars. Plant Pathology. Online. 2009. Vol. 58, no. 5, p. 944–955. DOI: 10.1111/j.1365-3059.2009.02122.x. Available from: https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2009.02122.x

RETHLEFSEN, M. L., KIRTLEY, S., WAFFENSCHMIDT, S., AYALA, A. P., MOHER, D., PAGE, M. J., KOFFEL, J. B. and PRISMA-S GROUP, 2021. PRISMA-S: an extension to the PRISMA Statement for Reporting Literature Searches in Systematic Reviews. *Systematic Reviews*. Online. 2021. Vol. 10, no. 1, article 39. DOI: 10.1186/s13643-020-01542-z. Available from: https://doi.org/10.1186/s13643-020-01542-z

RODRIGUES, C. J., BETTENCOURT, A. J. and RIJO, L., 1975. Races of the pathogen and resistance to coffee rust. Annual Review of Phytopathology. Online. 1975. Vol. 13, no. 1, p. 49–70. DOI: 10.1146/annurev.py.13.090175.000405. Available from: https://doi.org/10.1146/annurev.py.13.090175.000405

SALAZAR-NAVARRO, A., RUIZ-VALDIVIEZO, V., JOYA-DÁVILA, J. and

GONZALEZ-MENDOZA, D., 2024. Coffee leaf rust (Hemileia vastatrix) disease in coffee plants and perspectives by the disease control. *Phyton*. Online. 2024. Vol. 93, no. 5, p. 923–949. DOI: 10.32604/phyton.2024.049612. Available from: https://doi.org/10.32604/phyton.2024.049612

SALCEDO, A., RUTTER, W. B., WANG, S., AKHUNOVA, A., BOLUS, S., CHAO, S., et al., 2017. Variation in the AvrSr35 gene determines Sr35 resistance against wheat stem rust race Ug99. Science. Online. 2017. Vol. 358, no. 6370, p. 1604–1606. DOI: 10.1126/science.aao7294. Available from: https://doi.org/10.1126/science.aao7294

SALOJÄRVI, J., RAMBANI, A., YU, Z., GUYOT, R., STRICKLER, S., LEPELLEY, M., et al., 2024. The genome and population genomics of allopolyploid Coffea arabica reveal the diversification history of modern coffee cultivars. *Nature Genetics*. Online. 2024. Vol. 56, no. 4, p. 721–731. DOI: 10.1038/s41588-024-01695-w. Available from: https://doi.org/10.1038/s41588-024-01695-w

SELMECKI, A., FORCHE, A. and BERMAN, J., 2006. Aneuploidy and isochromosome formation in drug-resistant Candida albicans. Science. Online. 2006. Vol. 313, no. 5785, p. 367–370. DOI: 10.1126/science.1128242. Available from: https://doi.org/10.1126/science.1128242

SILVA, J. A. G., RESENDE, M. L. V., MONTEIRO, A. C. A., PÁDUA, M. A., GUERRA-GUIMARÃES, L., MEDEIROS, F. L., et al., 2019. Resistance inducers applied alone or in association with fungicide for the management of leaf rust and brown eye spot of coffee under field conditions. Journal of Phytopathology. Online. 2019. Vol. 167, no. 7–8, p. 430–439. DOI: 10.1111/jph.12814. Available from: https://doi.org/10.1111/jph.12814

SILVA, M. C., GUERRA-GUIMARÃES, L., DINIZ, I., LOUREIRO, A., AZINHEIRA, H., PEREIRA, A. P., et al., 2022. An overview of the mechanisms involved in coffee–Hemileia vastatrix interactions: Plant and pathogen perspectives. *Agronomy*. Online. 2022. Vol. 12, no. 2, article 326. DOI: 10.3390/agronomy12020326. Available from: https://doi.org/10.3390/agronomy12020326

SILVA, M. C., NICOLE, M., GUERRA-GUIMARÃES, L. and RODRIGUES, C. J., 2002. Hypersensitive cell death and post-haustorial defence responses arrest the orange rust (Hemileia vastatrix) growth in resistant coffee leaves. Physiological and Molecular Plant Pathology. Online. 2002. Vol. 60, no. 4, p. 169–183. DOI: 10.1006/pmpp.2002.0389. Available from: https://doi.org/10.1006/pmpp.2002.0389

SILVA, M. C., VÁRZEA, V., GUERRA-GUIMARÃES, L., AZINHEIRA, H. G., FERNANDEZ, D., PETITOT, A.-S., et al., 2006. Coffee resistance to the main diseases: Leaf rust and coffee berry disease. Brazilian Journal of Plant Physiology. Online. 2006. Vol. 18, no. 1, p. 119–147. DOI: 10.1590/S1677-04202006000100010. Available from: https://doi.org/10.1590/S1677-04202006000100010

SILVA-ACUÑA, R., MAFFIA, L. A., ZAMBOLIM, L. and BERGER, R. D., 1999. Incidence-severity relationships in the pathosystem Coffea arabica–Hemileia vastatrix. Plant Disease. Online. 1999. Vol. 83, no. 2, p. 186–188. DOI: 10.1094/PDIS.1999.83.2.186. Available from: https://doi.org/10.1094/PDIS.1999.83.2.186

TALHINHAS, P., AZINHEIRA, H. G., VIEIRA, B., LOUREIRO, A., TAVARES, S., BATISTA, D., et al., 2014. Overview of the functional virulent genome of the coffee leaf rust pathogen Hemileia vastatrix with an emphasis on early stages of infection. *Frontiers in Plant Science*. Online. 2014. Vol. 5, article 88. DOI: 10.3389/fpls.2014.00088. Available from: https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00088

TALHINHAS, P., BATISTA, D., DINIZ, I., VIEIRA, A., SILVA, D. N., LOUREIRO, A., et al., 2017. The coffee leaf rust pathogen Hemileia vastatrix: One and a half centuries around the tropics. *Molecular Plant Pathology*. Online. 2017. Vol. 18, no. 8, p. 1039–1051. DOI: 10.1111/mpp.12512. Available from: https://doi.org/10.1111/mpp.12512

TAVARES, S., RAMOS, A. P., PIRES, A. S., AZINHEIRA, H. G., CALDEIRINHA, P., LINK, T., et al., 2014. Genome size analyses of Pucciniales reveal the largest fungal genomes. *Frontiers in Plant Science*. Online. 2014. Vol. 5, article 422. DOI: 10.3389/fpls.2014.00422. Available from: https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00422

TOBIAS, P. A., EDWARDS, R. J., BOTTING, J., DI LORENZO, G., INÁCIO, V., DINIZ, I., SILVA, M. C., GUERRA-GUIMARÃES, L., VÁRZEA, V., PARK, R. F. and BATISTA, D., 2026. A pseudo-phased genome assembly for Hemileia vastatrix reveals an isolate-specific chromosomal haploid trisomy. *G3: Genes, Genomes, Genetics*. Online. 2026. Vol. 16, no. 10, article jkag214. DOI: 10.1093/g3journal/jkag214. Available from: https://doi.org/10.1093/g3journal/jkag214

UPADHYAYA, N. M., MAGO, R., STASKAWICZ, B. J., AYLIFFE, M. A., ELLIS, J. G. and DODDS, P. N., 2014. A bacterial type III secretion assay for delivery of fungal effector proteins into wheat. Molecular Plant-Microbe Interactions. Online. 2014. Vol. 27, no. 3, p. 255–264. DOI: 10.1094/MPMI-07-13-0187-FI. Available from: https://doi.org/10.1094/MPMI-07-13-0187-FI

UPADHYAYA, N. M., MAGO, R., PANWAR, V., HEWITT, T., LUO, M., CHEN, J., et al., 2021. Genomics accelerated isolation of a new stem rust avirulence gene–wheat resistance gene pair. Nature Plants. Online. 2021. Vol. 7, no. 9, p. 1220–1228. DOI: 10.1038/s41477-021-00971-5. Available from: https://doi.org/10.1038/s41477-021-00971-5

VORHOLT, J. A., 2012. Microbial life in the phyllosphere. *Nature Reviews Microbiology*. Online. 2012. Vol. 10, no. 12, p. 828–840. DOI: 10.1038/nrmicro2910. Available from: https://doi.org/10.1038/nrmicro2910

ZAMBOLIM, L., 2016. Current status and management of coffee leaf rust in Brazil. Tropical Plant Pathology. Online. 2016. Vol. 41, no. 1, p. 1–8. DOI: 10.1007/s40858-016-0065-9. Available from: https://doi.org/10.1007/s40858-016-0065-9