

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**EVALUACIÓN DE RESISTENCIA EN UNA COLECCIÓN NÚCLEO DE
PARIENTES SILVESTRES DE *SOLANUM TUBEROSUM* L. A *ALTERNARIA*
SPP. Y CARACTERIZACIÓN DE LOS AISLADOS UTILIZADOS**

por

Camila Belén COUTURE SANTOS

**Trabajo final de grado
presentado como uno de los
requisitos para obtener el
título de Ingeniero Agrónomo**

**MONTEVIDEO
URUGUAY
2026**

Este Trabajo Final de Grado se distribuye bajo licencia
“Creative Commons **Reconocimiento – No comercial – Compartir igual**”.



Página de aprobación

Trabajo final de grado aprobado por:

Director/a:

Ing. Agr. (Dra.) Victoria Moreira

Lic. (Dra.) Paola Gaiero

Tribunal:

Ing. Agr. (Dra.) Victoria Moreira

Ing. Agr. (Dra.) Diana Valle

Ing. Agr. (Dr.) Francisco Vilaró

Fecha:

07 de abril de 2026

Estudiante:

Camila Belén Couture Santos

Agradecimientos

A mis padres, Eduardo y Analía, por su apoyo incondicional en cada etapa de mi vida y por ser los pilares fundamentales que me permitieron llegar hasta donde estoy. A mi familia, por acompañarme siempre, y a mis amigos, por estar presentes en todo momento. Un agradecimiento especial a mis amigos de la facultad, con quienes compartí este camino codo a codo, haciendo que los desafíos fueran más fáciles de superar.

A mis tutoras, Victoria y Paola, por haberme guiado y acompañado en este proceso que se hizo largo. Gracias por su paciencia, por sus horas acompañándome en los ensayos, por sus conocimientos y, sobre todo, por no dejar que me diera por vencida cuando las cosas se pusieron difíciles. Al laboratorio de Fitopatología, donde todos sus integrantes se mostraron predispuestos para ayudar y guiarme en esta investigación. Al personal y funcionarios del INIA, por su disposición y por brindar el material vegetal necesario para llevar adelante cada uno de los ensayos de esta investigación. A mis compañeros de trabajo, con quienes comparto el día a día, por su apoyo constante y por hacer del ambiente laboral un espacio de aprendizaje y compañerismo.

Tabla de Contenidos

Página de aprobación.....	3
Agradecimientos.....	4
Lista de tablas y figuras.....	7
Resumen.....	8
Abstract.....	9
1. Introducción.....	10
1.1 Importancia y relevancia global del cultivo de la papa.....	10
1.2 El tizón temprano (<i>Alternaria</i> spp.) como amenaza fitosanitaria.....	10
1.3 Problemática del control químico y necesidad de resistencia genética.....	10
1.4 Resistencia cuantitativa y el potencial de los parientes silvestres.....	11
2. Hipótesis.....	13
3. Objetivos.....	14
4. Marco teórico.....	15
4.1. El cultivo de papa: importancia global y regional.....	15
4.2. Bases biológicas y agronómicas del cultivo de papa.....	16
4.2.1. Taxonomía y diversidad del género <i>Solanum</i>	16
4.2.2. Ciclo de crecimiento y fisiología del cultivo.....	16
4.2.3. Factores agroclimáticos y de manejo que predisponen a las enfermedades en el cultivo.....	17
4.3. Tizón temprano (<i>Alternaria</i> spp.).....	17
4.3.1. Síntomas.....	18
4.3.2. Biología y epidemiología.....	18
4.3.3. Morfología y características del patógeno.....	19
4.4. Interacción planta-patógeno.....	19
4.4.1. Necrotrofia y estrategia de infección.....	19
4.4.2. Toxinas y ROS.....	19
4.4.3. Senescencia foliar y estado fisiológico del tejido.....	20
4.4.4. Estrés abiótico y su influencia en la susceptibilidad.....	20
4.4.5. Impacto fisiológico en la planta y consecuencias productivas.....	20
4.5. Manejo actual de <i>Alternaria</i> spp. en el cultivo de papa.....	21
4.5.1. Estrategias de manejo convencional.....	21
4.5.2. Problemas asociados al manejo químico.....	22
4.5.3. Limitaciones del enfoque convencional y necesidad de alternativas.....	22
4.6. Resistencia genética en papa.....	22
4.6.1. Naturaleza de la resistencia en el cultivo de papa.....	23

4.6.2. Comparación entre resistencia cualitativa y resistencia cuantitativa.....	23
4.6.3. Influencia del ambiente y del estado fenológico en la respuesta de resistencia	23
4.6.4. Limitaciones de la base genética de la papa cultivada	23
4.6.5. Avances recientes y perspectivas de mejoramiento	24
4.7. Parientes silvestres de la sección Petota del género <i>Solanum</i> como recursos genéticos	24
4.7.1. Distribución y variabilidad genética de las especies silvestres	24
4.7.2. Especies de interés para resistencia a <i>Alternaria</i> spp. en la región	24
4.7.3. Ventajas adaptativas y mecanismos potenciales de resistencia.....	25
4.7.4. Barreras genéticas y estrategias para la incorporación de resistencia	25
4.7.5. Evidencia de QTLs y genes asociados a resistencia en especies silvestres..	26
5. Materiales y métodos.....	27
5.1. Características morfológicas, fisiológicas y moleculares de los aislados utilizados	27
5.1.1. Características fisiológicas y morfológicas	27
5.1.2. Características genéticas.....	28
5.2. Preparación del material vegetal.....	28
5.3. Preparación de inóculo	30
5.4. Evaluación de resistencia a <i>Alternaria</i> spp. en las diferentes accesiones de papa	30
5.5. Diseño experimental	31
6. Resultados.....	32
6.1. Caracterización morfológica y fisiológicas de los aislados utilizados	32
6.2. Características genéticas de los aislados utilizados.....	36
6.3. Evaluación de resistencia a <i>Alternaria</i> spp. en las diferentes accesiones de papa	37
7. Discusión	40
8. Conclusiones.....	43
9. Bibliografía.....	44
10. Anexos.....	50

Lista de tablas y figuras

Tabla 1 <i>Aislados de Alternaria spp. utilizados</i>	27
Tabla 2 <i>Accesiones utilizadas en los diversos.</i>	29
Tabla 3 <i>Escala de severidad utilizada en la evaluación de los ensayos.</i>	31
Tabla 4 <i>Crecimiento radial de aislados de Alternaria spp. a los seis días incubación</i>	34
Tabla 5 <i>Crecimiento micelial diario de las colonias de Alternaria spp. según medio de cultivo</i>	34
Tabla 6 <i>Crecimiento micelial diario de las colonias de Alternaria spp. según método de incubación</i>	34
Tabla 7 <i>Esporulación de aislados de Alternaria spp. a los seis días de incubación</i>	35
Figura 1 <i>Colonias de los aislados en medios PDA y CA con incubación 1</i>	32
Figura 2 <i>Colonias de los aislados en medios PDA y CA con incubación 2</i>	33
Figura 3 <i>Características morfológicas de las esporas</i>	36
Figura 4 <i>Relaciones filogenéticas de los aislados de Alternaria spp. obtenidos de papa</i>	37
Figura 5 <i>Síntomas desarrollados por Alternaria spp.</i>	39

Resumen

La papa (*Solanum tuberosum* L.) se ve seriamente afectada por el tizón temprano, enfermedad causada por un complejo de especies de *Alternaria* spp. Esto lleva a que el cultivo de papa se vuelva dependiente del uso de fungicidas químicos sintéticos, lo que favorece la aparición de patógenos resistentes. Por lo tanto, la identificación de fuentes de resistencia genética en parientes silvestres de la papa surge como alternativa sostenible para enfrentar esta problemática. El objetivo de este trabajo fue evaluar la resistencia al tizón temprano en una colección de accesiones silvestres de Uruguay, compuestas principalmente por *Solanum commersonii* y *Solanum malmeanum*. También se buscó caracterizar fisiológica, morfológica y molecularmente los aislados de *Alternaria* spp. que fueron utilizados en los diversos ensayos. Se realizaron ensayos en hojas desprendidas de la colección núcleo de parientes silvestres con tres aislados de *Alternaria* spp. La caracterización morfológica se basó en evaluar el crecimiento y la esporulación en dos medios de cultivos y la fisiológica en evaluar dos formas diferentes de incubación, mientras que la caracterización molecular se realizó mediante extracción de ADN y análisis de las regiones génicas. Para los ensayos de resistencia se inocularon las hojas desprendidas con suspensiones de 2×10^4 esporas.mL⁻¹. La identificación molecular permitió identificar que los aislados 2B y 12 son *Alternaria alternata*, mientras que el aislado 10 no se pudo confirmar a nivel de especie. En relación a la morfología y fisiología los aislados mostraron mejor crecimiento y esporulación en medio CA y bajo fotoperiodo de 12h y de luz UV cercana evidenciado la alta plasticidad fenotípica que tiene el género. Por último, en relación a los ensayos de resistencia, la ausencia de síntomas de infección en la mayoría de las accesiones destaca la baja agresividad que tiene *A. alternata*.

Palabras clave: *Alternaria alternata*, resistencia cuantitativa, *Solanum commersonii*, *Solanum malmeanum*, tizón temprano

Abstract

Potato (*Solanum tuberosum* L.) is seriously affected by early blight, a disease caused by a complex of *Alternaria* species. This leads to a high dependency on synthetic chemical fungicides, which promotes the emergence of resistant pathogens. Therefore, identifying sources of genetic resistance in wild potato relatives emerges as a sustainable alternative to address this issue. The objective of this work was to evaluate early blight resistance in a collection of wild accessions from Uruguay, primarily composed of *Solanum commersonii* and *Solanum malmeanum*. Additionally, the study aimed to characterize the *Alternaria* spp. isolates used in the trials physiologically, morphologically, and molecularly. Assays were performed on detached leaves from the core collection of wild relatives using three *Alternaria* spp. isolates. Morphological characterization was based on evaluating growth and sporulation in two culture media, while physiological characterization assessed two different incubation methods. Molecular characterization was performed through DNA extraction and analysis of gene regions. For the resistance assays, detached leaves were inoculated with spore suspensions of 2×10^4 spores.mL⁻¹. Molecular identification revealed that isolates 2B and 12 are *Alternaria alternata*, while isolate 10 could not be confirmed at the species level. Regarding morphology and physiology, the isolates showed better growth and sporulation on CA medium under a 12-hour photoperiod and near-UV light, evidencing the high phenotypic plasticity of the genus. Finally, regarding the resistance trials, the absence of infection symptoms in most accessions highlights the low aggressiveness of *A. alternata*.

Keywords: *Alternaria alternata*, genetic resistance, *Solanum commersonii*, *Solanum malmeanum*, early blight

1. Introducción

1.1 Importancia y relevancia global del cultivo de la papa

La papa (*Solanum tuberosum* L.) es uno de los cultivos alimentarios más importantes a nivel mundial, ocupando el cuarto lugar en producción después del trigo, el arroz y el maíz (Food and Agriculture Organization of the United Nations [FAO], 2025). Su origen se sitúa en la región andina de Sudamérica, principalmente en los actuales territorios de Perú y Bolivia, donde fue domesticada hace más de 7000 años (Bradshaw & Ramsay, 2009; Spooner et al., 2005). Desde entonces, su expansión global ha sido fundamental para la seguridad alimentaria debido a su alto contenido de carbohidratos, proteínas de buena calidad, vitaminas y minerales, además de su amplia adaptabilidad agroecológica (Birch et al., 2012).

En Uruguay, la papa representa aproximadamente el 20% del volumen total de hortalizas producidas, con un consumo promedio de 35 kg por persona al año (Oficina de Estadísticas Agropecuarias [DIEA], 2025a). Este cultivo tiene gran relevancia económica y social, especialmente para productores familiares del litoral y sur del país.

A pesar de su relevancia, las variedades comerciales actuales presentan una base genética estrecha, producto de procesos de selección enfocados principalmente en el rendimiento y la calidad del tubérculo (Gebhardt & Valkonen, 2001). Esta homogeneidad genética limita la variabilidad disponible para enfrentar patógenos emergentes y estreses abióticos, aumentando la vulnerabilidad del cultivo.

1.2 El tizón temprano (*Alternaria* spp.) como amenaza fitosanitaria

Entre las enfermedades que afectan al cultivo de la papa, el tizón temprano, causada por varias especies del género *Alternaria* (Schmey et al., 2024), se considera una de las más severas. El patógeno produce lesiones foliares necróticas características con anillos concéntricos, que se expanden progresivamente hasta causar defoliación prematura y reducción de la fotosíntesis, dando como consecuencia una disminución de hasta 50% en el rendimiento comercial (Leiminger & Hausladen, 2012).

El ciclo del patógeno se ve favorecido por condiciones cálidas y húmedas, estas condiciones son típicas de los veranos templados de Sudamérica. En Uruguay y la región pampeana, donde predominan cultivos bajo riego o alta densidad foliar, el microclima del dosel puede facilitar la infección y la diseminación del inóculo (Attri et al., 2024). Además, puede sobrevivir en restos vegetales y tubérculos infectados, lo que permite su persistencia interanual.

La importancia del tizón temprano ha aumentado en los últimos años debido a su expansión geográfica y la emergencia de cepas con mayor agresividad (Odilbekov et al., 2019). Esto representa un desafío cada vez más importante para la producción sostenible del cultivo, en especial en contextos donde el manejo químico es la principal herramienta disponible.

1.3 Problemática del control químico y necesidad de resistencia genética

El manejo de tizón temprano se basa principalmente en la aplicación repetida de fungicidas de contacto y sistémicos. Sin embargo, esta estrategia presenta limitaciones

económicas, ambientales y de eficacia a largo plazo (Fairchild et al., 2013). En Uruguay, los programas de manejo químico tienen entre 8 y 12 aplicaciones por ciclo, lo que representa un costo elevado para los productores familiares (DIEA, 2025a).

El uso continuado de fungicidas con sitio de acción específico tuvo como consecuencia la selección de cepas resistentes, especialmente frente a los inhibidores del complejo II de la cadena respiratoria (SDHI) y a los inhibidores de la quinona externa (QoI), reduciendo significativamente su eficacia (Gudmestad et al., 2013). Además, la dependencia de estos productos genera contaminación de suelos y agua aumentando el riesgo de exposición de los trabajadores rurales.

En este contexto, el desarrollo de cultivares con resistencia genética duradera se presenta como una alternativa sostenible, capaz de reducir el uso de agroquímicos y mejorar la estabilidad productiva del sistema (Gebhardt & Valkonen, 2001).

1.4 Resistencia cuantitativa y el potencial de los parientes silvestres

La resistencia de la papa a *Alternaria* es mayoritariamente de tipo cuantitativo u horizontal, controlada por múltiples genes de efecto aditivo (QTLs) que reducen la tasa de progreso de la enfermedad sin impedir completamente la infección (Odilbekov et al., 2020). Este tipo de resistencia es más estable a lo largo del tiempo y menos susceptible de ser superada por nuevas razas del patógeno que las resistencias cualitativas basadas en genes mayores.

Los parientes silvestres de la papa constituyen una fuente genética invaluable para el mejoramiento. Estas especies se encuentran distribuidas naturalmente desde América del Norte hasta Argentina, sur de Brasil, Chile y Uruguay (Spooner et al., 2014). Por lo tanto, han coevolucionado con patógenos locales, desarrollando mecanismos naturales de defensa (Wolters et al., 2021).

La exploración de esta variabilidad en especies silvestres nativas es especialmente relevante para programas de mejoramiento regional. En Uruguay, donde existen poblaciones naturales de *S. commersonii*, *S. malmeanum* y también algunas accesiones de *S. chacoense* adaptadas a condiciones locales (Spooner et al., 2014), la caracterización de su respuesta frente *Alternaria* puede contribuir significativamente a la diversificación de la resistencia genética del germoplasma cultivado (Sotomayor et al., 2023).

Se ha demostrado que estos parientes silvestres existe una gran diversidad genética y morfológica (Abad Njerš, 2019), lo que nos permite hipotetizar que también mostrarán diversidad en su respuesta a estreses abióticos y bióticos. Dentro de esas variables morfológicas se encuentran por ejemplo una alta densidad de tricomas y cutícula más gruesa, es decir, se ve favorecida la resistencia física (Leiminger & Hausladen, 2012; Nicolao et al., 2023). Análisis moleculares demostraron que las poblaciones de parientes silvestres presentan un flujo genético y una variabilidad alélica superior a las variedades comerciales (Spooner et al., 2014), dejando como resultado una resistencia más estable frente a patógenos altamente variables como el caso del complejo formado por *Alternaria* (Schmey et al., 2024).

Esto sugiere que el germoplasma silvestre local no es solo más rústico en términos ambientales sino que también tiene mecanismos de defensa específicos que pueden llegar a limitar el desarrollo de la enfermedad. Por tanto, el estudio de la resistencia a tizón

temprano en parientes silvestres de la papa no solo responde a una necesidad fitosanitaria inmediata, sino que también representa una oportunidad para avanzar hacia sistemas de producción más sostenibles, resilientes y compatibles con las exigencias ambientales actuales.

2. Hipótesis

Existe variabilidad en la respuesta a la infección por *Alternaria* spp. de los parientes silvestres de la papa de Uruguay, por lo que se puede identificar accesiones con niveles de resistencia superiores a los cultivares comerciales.

3. Objetivos

Objetivo general:

Evaluar la resistencia al tizón temprano en poblaciones de Uruguay de las especies *Solanum commersonii*, *Solanum chacoense* y *Solanum malmeanum*, parientes silvestres de la papa adaptadas a las condiciones ambientales locales.

Objetivos específicos:

1. Caracterizar los aislados de *Alternaria* spp. utilizados para las diferentes inoculaciones.
2. Caracterizar la diversidad de respuesta de las diferentes accesiones de la colección núcleo de parientes silvestres de la papa de Uruguay frente a la inoculación con *Alternaria* spp., e identificar posibles fuentes de resistencia genética.

4. Marco teórico

4.1. El cultivo de papa: importancia global y regional

La papa (*Solanum tuberosum* L.) es uno de los cultivos alimentarios más importantes a nivel mundial, ocupando el cuarto lugar en producción después del trigo, el arroz y el maíz (FAO, 2025). Su origen se sitúa en la región andina de Sudamérica, principalmente en los actuales territorios de Perú y Bolivia, donde fue domesticada hace más de 7000 años (Bradshaw & Ramsay, 2009; Spooner et al., 2005). Desde entonces, su expansión global ha sido fundamental para la seguridad alimentaria debido a su alto contenido de carbohidratos, proteínas de buena calidad, vitaminas y minerales, además de su amplia adaptabilidad agroecológica (Birch et al., 2012).

En Uruguay, la papa es el rubro hortícola de mayor importancia económica y social. En los últimos años tuvo un promedio de producción de 85 mil toneladas (DIEA, 2025a, 2025b), con un consumo per cápita aproximado de 30 kg por año (DIEA, 2025a). El 95% de la producción proviene de los departamentos del sur del país (San José, Canelones, Montevideo, Florida, Colonia y Soriano), que concentran la mayor parte del área sembrada (DIEA, 2025a).

En el país se realizan dos ciclos productivos: otoño y primavera-verano. Históricamente, el ciclo de otoño ha tenido mayor superficie cultivada, aunque ambos aportan de forma significativa al abastecimiento interno (DIEA, 2025b). A pesar de la reducción del área sembrada en las dos últimas décadas, los rendimientos han aumentado debido a la intensificación productiva, la adopción del riego y mejoras en el manejo (DIEA, 2025a). Como resultado, la producción nacional logra cubrir la demanda interna en la mayoría de los años, recurriendo a importaciones puntuales en períodos de escasez causado por problemas puntuales, ya sean abióticos o bióticos. Un ejemplo de esto fue el déficit hídrico extremo que ocurrió en 2023 (DIEA, 2025a; Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria [INIA], 2026), o la baja del 13% en la superficie sembrada para el ciclo de otoño de 2024 por problemas sanitarios en la semilla importada (DIEA, 2024).

Aunque la producción de papa varía anualmente, este alimento es un componente esencial de la canasta básica familiar, y la fuente de ingresos principal para un determinado número de productores (DIEA, 2025a). Sin embargo, al igual que en otras regiones, la sostenibilidad de esta producción se ve amenazada por la presencia de diversas plagas y enfermedades. Las enfermedades fúngicas son la principal causa de pérdidas de rendimiento y calidad (Schmey et al., 2024). En particular, la enfermedad conocida como tizón temprano causada por especies del género *Alternaria*, se ha convertido en una preocupación constante en los productores uruguayos. Esta enfermedad aparece de forma frecuente en los cultivos observándose, en los últimos años, una mayor severidad, lo que ha llevado en parte a aplicaciones frecuentes de fungicidas químicos (Wolters et al., 2021).

El mercado uruguayo se caracteriza por una fuerte preferencia por variedades de piel rosada, entre las cuales destacan “Chieftain”, “Red Magic”, “Rudolph” y “Red Pontiac” (DIEA, 2025a). En los últimos años, el Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (Vilaró et al., 2013) ha liberado nuevas variedades adaptadas a las condiciones locales, como “INIA Arequita”, “INIA Daymán” e “INIA Guaviyú”, que buscan mejorar la productividad, calidad y estabilidad agronómica (Arias et al., 2025). En relación al comportamiento frente a patógenos, “INIA Kiyú” e “INIA Daymán” son resistentes al virus del mosaico severo (PVY) pero susceptibles a *Alternaria* spp.

(González Arcos et al., 2024b; INIA, 2023b), “INIA Arequita” es resistente al PVY y también a *Alternaria* spp. (INIA, 2023a), mientras que los clones “INIA Guaviyú”, “INIA Aiguá y “INIA Pindó” presentan resistencia extrema al PVY y tolerancia a *Alternaria* spp. (González Arcos et al., 2024a, 2024c; INIA, 2023c). Considerando que solo uno de los clones es reportado como resistente a *Alternaria* spp., es necesario seguir buscando fuentes de resistencia con el fin de tener producciones más independientes del uso de componentes químicos y de esa forma reducir el costo económico y aumentar la sostenibilidad de la producción.

A pesar de su relevancia, las variedades comerciales actuales que realmente se plantan son escasas, con grandes áreas dominadas por una o unas pocas variedades, por lo que representan una base genética estrecha, producto de procesos de selección enfocados principalmente en el rendimiento y la calidad del tubérculo (Bethke et al., 2017; Spooner et al., 2014). Esta homogeneidad genética limita la variabilidad disponible para enfrentar patógenos emergentes y estreses abióticos, aumentando la vulnerabilidad del cultivo (Schmey et al., 2024; Wolters et al., 2021).

4.2. Bases biológicas y agronómicas del cultivo de papa

La papa *Solanum tuberosum* L. es fundamental tanto para la agroindustria como para la alimentación humana. Posteriormente a su introducción en Europa en el siglo XVI, la papa se convirtió en un cultivo cosmopolita. Esto llevó a la necesidad de una adaptación a diversos suelos, fotoperíodos, manejos agronómicos y condiciones climáticas. Esta adaptabilidad lo convierte en un cultivo de gran importancia para la seguridad alimentaria (FAO, 2025).

En el contexto de Uruguay, la superficie cultivada de papa para el año 2024/25 en la zafra de otoño 2025 fue de 2050 ha, mientras que para el ciclo de primavera-verano 2024/2025 la superficie fue aproximadamente de 932 ha (DIEA, 2025a, 2025b), donde la gran mayoría se encuentra bajo un número reducido de productores.

4.2.1. Taxonomía y diversidad del género *Solanum*

La papa cultivada pertenece a la familia Solanaceae, que incluye varias especies de importancia hortícola como el tomate (*Solanum lycopersicum* L.), morrón (*Capsicum annuum* L.), berenjena (*Solanum melongena* L.), entre otros. Dentro de esta familia, la papa corresponde al género *Solanum* y a la sección Petota (Spooner et al., 2007), que se caracteriza por presentar tubérculos. Es una especie tetraploide ($2n = 4x = 48$ cromosomas), alógama y de propagación vegetativa (clonal) lo que genera y mantiene un patrón de herencia complejo y altamente heterocigótico. Esta condición complica los programas de mejoramiento genético tradicionales debido a la dificultad para fijar caracteres deseables y a la presencia de interacciones de dominancia y epistáticas complejas (Watanabe, 2015). Dentro del género *Solanum* existe una notable diversidad de especies diploides, triploides y tetraploides, muchas de las cuales poseen rasgos agronómicos valiosos como tolerancia a estrés abiótico, resistencia a enfermedades foliares y adaptaciones locales.

4.2.2. Ciclo de crecimiento y fisiología del cultivo

El ciclo vegetativo de la papa se divide en cuatro fases principales: establecimiento de la semilla vegetativa, crecimiento foliar, tuberización y senescencia. La fisiología del cultivo implica una coexistencia de hojas con distintas edades fisiológicas, lo que determina susceptibilidad diferencial frente a patógenos foliares. Las hojas maduras o senescentes presentan menor capacidad antioxidante, menor eficiencia

de reparación celular y mayor acumulación de especies reactivas de oxígeno (ROS), lo que aumenta su vulnerabilidad a la infección por patógenos necrotróficos como *Alternaria* spp. (Leiminger & Hausladen, 2012). La dinámica estomática también cumple un rol importante. Bajo condiciones de estrés hídrico o térmico, se generan desbalances en la apertura estomática que favorecen la acumulación de ROS, comprometiendo la estructura celular y facilitando la penetración del patógeno (Leiminger & Hausladen, 2012).

4.2.3. Factores agroclimáticos y de manejo que predisponen a las enfermedades en el cultivo

El cultivo de papa en Uruguay se desarrolla mayoritariamente bajo sistemas intensivos, con uso frecuente de riego por aspersión y fertilización nitrogenada. Si bien estas prácticas son fundamentales para alcanzar altos rendimientos, también pueden incrementar la susceptibilidad del cultivo a enfermedades foliares. Esto se explica porque la alta fertilización nitrogenada estimula un crecimiento vegetativo, aumentando la densidad foliar y reduciendo la aireación dentro del follaje, condiciones que favorecen la infección y el desarrollo de enfermedades foliares (Valle et al., 2025). Un buen estado nutricional y fisiológico de las plantas evita la infección por patógenos, pero puede aumentar el riesgo en ciertas condiciones.

Algo similar ocurre con el riego, que mejora la condición general de la planta, pero cuando es por aspersión prolonga el período de hoja mojada, lo que incrementa la probabilidad de germinación de conidios y la penetración del patógeno (Attri et al., 2024; Leiminger & Hausladen, 2012). Otro de los factores que se debe tener en cuenta es la presencia de residuos de cosecha, cultivos vecinos y plantas que emergen del rastrojo del cultivo, estos ejemplos contribuyen a la acumulación de inóculo en el sistema productivo, permitiendo que las epidemias se desarrollen año tras año (Valle et al., 2025; Vilaró & García, 1995).

En Uruguay, las condiciones durante los ciclos productivos resultan altamente favorables para el desarrollo de las enfermedades, debido a frecuentes precipitaciones, humedad relativa superior al 90% y temperaturas cálidas según INIA (2026) para INIA Las Brujas; durante el período, entre 01/01/2023 al 28/02/2026. Esto genera un microclima ideal para las infecciones (Agrios, 2005). Las enfermedades foliares más importantes que afectan al cultivo de papa en las condiciones de Uruguay son tizón temprano, causado por *Alternaria* spp, y tizón tardío causado por *Phytophthora infestans* (Vilaró & García, 1995)

4.3. Tizón temprano (*Alternaria* spp.)

El género *Alternaria* incluye más de 250 especies con distribución cosmopolita. Según Delgado-Baquerizo et al. (2020) la abundancia de hongos de este género en el suelo aumenta con el calentamiento global, por lo que toma mayor importancia en un escenario de cambio climático.

El género *Alternaria* pertenece al filo Ascomycota y presenta conidióforos simples, tabicados, de forma alargada u ovoide. Se caracteriza por presentar conidios pardos con septos transversales y verticales de disposición irregular (Ellis, 1971). Las especies de *Alternaria* que son fitopatógenos causan diversas enfermedades importantes en una amplia variedad de cultivos agrícolas y plantas silvestres, generando pérdidas económicas significativas a nivel mundial (Agrios, 2005). Muchas de estas especies son patógenos necrótrofos, es decir, matan las células del huésped para obtener nutrientes, por otro lado, producen toxinas específicas que colaboran con la virulencia del hongo

(Thomma, 2003). Las esporas son transportadas por corrientes de aire, lo que facilita la dispersión del patógeno.

Las principales especies que predominan en el cultivo de papa a nivel mundial son *Alternaria solani* y *Alternaria alternata* (Agrios, 2005; Van der Waals et al., 2001). Sin embargo, otros estudios más actuales sobre la taxonomía de la especie reportaron que el tizón temprano está causado por un complejo de especies. Las especies se dividen en esporas grandes donde además de *A. solani* se encuentran *A. grandis*, *A. protenta* y *A. linariae* (Kokaeva et al., 2022; Lawrence et al., 2016). Por otro lado, el grupo de esporas pequeñas incluye a *A. alternata*, *A. tenuissima*, *A. arborescens* y *A. infectoria* (Baltzakis et al., 2024; Bessadat et al., 2021). Recientemente se han identificado nuevas especies de esporas pequeñas asociadas a manchas foliares marrones de la papa como *A. kantoensis*, *A. kaiseri* y *A. rhadina* (Gou et al., 2023).

4.3.1. Síntomas

El hongo puede introducirse en la planta por diversas vías, a través de las aberturas naturales como los estomas, de heridas o mediante la penetración directa de la cutícula. Por lo tanto, los tejidos senescentes, debilitados por estrés o por presencia de heridas son generalmente más susceptibles a la infección. Por dicho motivo, esta enfermedad comienza en la parte inferior de la planta, en hojas viejas, en las cuales se produce las infecciones secundarias permitiendo una rápida diseminación en el cultivo (Adolf et al., 2020).

Los síntomas típicos causados por estos patógenos son manchas marrones a negras con anillos concéntricos, que en algunos casos están rodeados de un halo clorótico. En casos severos, se llega a defoliar la planta. La principal consecuencia de esta enfermedad es la pérdida de rendimiento a causa de la disminución del área fotosintéticamente activa (Adolf et al., 2020; Ivanović et al., 2022). En condiciones de alta presión de inóculo, el patógeno también puede afectar tubérculos durante el almacenamiento, produciendo lesiones deprimidas, secas y de color café, con penetración de 2-3 cm en la pulpa y por tanto la pérdida del producto (Adolf et al., 2020; Agrios, 2005). En Uruguay estos síntomas aún no se han observado (Valle et al., 2025; Vilaró & García, 1995).

4.3.2. Biología y epidemiología

Las especies de *Alternaria* sobreviven como micelio o conidios en residuos de cosecha, suelo, malezas de la familia Solanaceae o tubérculos infectados (Adolf et al., 2020; Agrios, 2005; Van der Waals et al., 2001). Algunas especies pueden formar clamidosporas, que facilitan la supervivencia en condiciones ambientales adversas (Thomma, 2003). Estas estructuras permiten que el inóculo permanezca viable en los diferentes ciclos productivos, en algunos casos sin la presencia de su huésped (Agrios, 2005; Van der Waals et al., 2001).

La principal vía de diseminación son las corrientes de aire, debido a que las esporas se transportan fácilmente por este medio. Las condiciones óptimas para germinación de las esporas y esporulación suelen ubicarse alrededor de 25 a 28 °C, aunque el rango puede variar según la especie. Además, requieren un período de hoja mojada prolongado para iniciar la infección (Adolf et al., 2020; Ivanović et al., 2022). La enfermedad se considera policíclica, lo que implica que, una vez iniciada la infección, se producen nuevas esporas en las lesiones dando lugar a ciclos secundarios de infección.

4.3.3. Morfología y características del patógeno

La morfología puede variar entre aislamientos de *Alternaria solani* por diferentes motivos, entre ellos, tipo de hospedero, condiciones de cultivo (in vitro o in vivo), temperatura y estado de madurez del cultivo. Estas características morfológicas permiten su identificación a nivel de género y, en combinación con herramientas moleculares, también la diferenciación entre especies (DeShields & KC, 2021). Según lo reportado por Mugao (2023), la longitud de los conidios puede variar ampliamente entre aislamientos, con valores que generalmente oscilan entre 70 y 90 μm , aunque en algunos casos pueden alcanzar hasta 300 μm , por lo que se consideran de esporas grandes. Asimismo, los conidios presentan entre 5 y 12 septos transversales y entre 1 y 4 septos longitudinales, mientras que el pico apical muestra una longitud variable.

Por otro lado, *A. alternata*, de esporas pequeñas, está asociada a manchas marrones en hoja y a complejos de infección donde coexiste con *A. solani*. Sus conidios son más pequeños (21-31 μm de largo), con menos septos longitudinales y con cadena de esporas más ramificada. La variabilidad morfológica y ecológica de *A. alternata* hace difícil su diferenciación estrictamente morfológica, siendo necesaria la confirmación molecular en muchos casos (Woudenberg et al., 2015).

4.4. Interacción planta-patógeno

La interacción entre *Solanum tuberosum* y especies del género *Alternaria* constituye un ejemplo típico de la relación entre un patógeno necrotrófico y su hospedero. En estos sistemas, la infección no depende de mecanismos sofisticados de evasión del sistema inmune vegetal, sino de la capacidad del patógeno para colonizar tejidos debilitados, acelerando la muerte celular y aprovechando los nutrientes liberados durante el proceso de necrosis (Ivanović et al., 2022). Por dicho motivo, comprender los factores fisiológicos y ambientales que condicionan el estado del tejido vegetal es esencial para explicar la dinámica de infección en campo (Leiminger & Hausladen, 2012; Valle et al., 2025).

4.4.1. Necrotrofia y estrategia de infección

Alternaria spp. despliega una estrategia basada en matar activamente las células del hospedero para luego colonizarlas. A diferencia de patógenos biotróficos, que dependen del tejido vivo, estos hongos producen una serie de enzimas hidrolíticas (celulasas, pectinasas, cutinasas, proteasas) y metabolitos tóxicos que facilitan la degradación de la pared celular y la desorganización de membranas (Thomma, 2003). La secreción temprana de estas enzimas permite que el hongo penetre por estomas, heridas o directamente a través de la cutícula, estableciendo un punto de infección que luego se expande radialmente (Agrios, 2005; Tsuge et al., 2013). A medida que avanza la colonización, la muerte del tejido aumenta la disponibilidad de nutrientes, favoreciendo la producción de nuevas esporas que constituyen la fuente de inóculo secundario (Thomma, 2003; Van der Waals et al., 2001).

4.4.2. Toxinas y ROS

Si bien en el caso del tizón temprano en papa no se han identificado toxinas específicas de huésped, *Alternaria* spp. produce una amplia gama de toxinas no específicas, como ácido tenuazónico, alternariol y altertoxinas, capaces de inducir estrés oxidativo, peroxidación lipídica y colapso de membranas (Ivanović et al., 2022). Estas toxinas actúan de forma acumulativa y amplifican la virulencia del patógeno.

Durante la infección, tanto la planta como el hongo producen ROS. En condiciones normales, la planta utiliza estas moléculas como señales para activar defensas, sin embargo, cuando el equilibrio se rompe por estrés ambiental o por la acción del patógeno, se genera un estado oxidativo que favorece la necrosis. *Alternaria* spp. posee mecanismos que le permiten detoxificar ROS, tolerar ambientes oxidantes y continuar la colonización (Ivanović et al., 2022). Esto genera una ventaja competitiva frente al hospedero, especialmente cuando la planta presenta un deterioro fisiológico que reduce su capacidad antioxidante.

4.4.3. Senescencia foliar y estado fisiológico del tejido

El tizón temprano es una enfermedad fuertemente regulada por el estado fisiológico de la hoja. Las hojas jóvenes presentan altos niveles de actividad antioxidante, mayor integridad de membranas y una amplia capacidad de reparación, por lo tanto, son menos susceptibles a la infección (Adolf et al., 2020). Mientras tanto, las hojas viejas presentan acumulación de ROS, disminución de su capacidad de defensa, paredes celulares más degradadas y muestran menor eficiencia fotosintética (Thomma, 2003; Van der Waals et al., 2001). Por este motivo, los primeros síntomas se observan en la parte basal de la planta, donde se concentran este tipo de hojas. A medida que la enfermedad progresa, la infección avanza hacia la zona media y apical acompañando la dinámica natural de senescencia (Leiminger & Hausladen, 2012).

4.4.4. Estrés abiótico y su influencia en la susceptibilidad

La presencia de distintos estreses ambientales modula la interacción con el patógeno. Condiciones como estrés hídrico, altas temperaturas, nutrición desequilibrada (especialmente exceso de Nitrógeno), baja radiación, periodos prolongados de humedad foliar, mal drenaje o sombreado, facilitan el desarrollo de la enfermedad, debido a que debilitan los tejidos, aumentan la producción de ROS y favorecen la penetración del patógeno (Leiminger & Hausladen, 2012; Van der Waals et al., 2001).

La apertura estomática irregular bajo estrés hídrico o térmico facilita el ingreso de conidios. Asimismo, los sistemas de riego por aspersión prolongan el tiempo de hoja mojada, lo que incrementa las oportunidades de germinación y penetración (Attri et al., 2024; Leiminger & Hausladen, 2012). Finalmente, el uso de semilla infectada, la permanencia de residuos de cosecha y la presencia de malezas solanáceas integran fuentes de inóculo que facilitan la recurrencia de la enfermedad entre ciclos productivos (Agrios, 2005; Van der Waals et al., 2001).

En conclusión, prácticas intensivas como fertilizaciones nitrogenadas elevadas y alta densidad de plantación, generan canopias densas que reducen la aireación e incrementan la humedad relativa. Este microclima favorece las infecciones por *Alternaria* (Leiminger & Hausladen, 2012). Según Van der Waals et al. (2001) se ha demostrado que las condiciones de alta humedad foliar y sombreado debilitan el tejido, y de esa forma se ve favorecida la germinación de los conidios.

4.4.5. Impacto fisiológico en la planta y consecuencias productivas

Las lesiones producidas por *Alternaria* spp. reducen el área foliar fotosintéticamente activa, aceleran la senescencia y alteran el equilibrio metabólico de la planta. La pérdida de tejido funcional disminuye la fijación de carbono, interrumpe el transporte de fotoasimilados y limita la capacidad de llenado de los tubérculos. En consecuencia, la planta presenta un envejecimiento temprano, la superficie foliar efectiva cae rápidamente, teniendo como consecuencia que los rendimientos pueden disminuir

entre un 20 - 50% dependiendo del genotipo y la severidad (Leiminger & Hausladen, 2012).

Si contemplamos el Cono Sur y el aumento de las temperaturas demostrado en la base de datos agroclimáticos para INIA Las Brujas durante el período de 01/01/2023 al 28/02/2026 (INIA, 2026) debido al calentamiento global, estudios recientes muestran cómo para el cultivo de papa la principal limitante a nivel biótico es el tizón temprano. En nuestro país es principalmente importante en el ciclo de primavera, debido a que las condiciones ambientales predisponen la enfermedad, por dicho motivo, se está buscando resistencia a esta enfermedad en germoplasma silvestre para reducir la dependencia de insumos químicos (Arias et al., 2025).

4.5. Manejo actual de *Alternaria* spp. en el cultivo de papa

El manejo del tizón temprano en papa se basa tradicionalmente en una combinación de prácticas agronómicas y aplicaciones de fungicidas dirigidas a reducir la incidencia y severidad de la enfermedad. Sin embargo, la efectividad de estas estrategias depende en gran medida de las condiciones ambientales, la presión de inóculo, las características del sistema productivo y la resistencia que presente el patógeno al activo que se esté usando. En Uruguay y otras regiones templadas, este patógeno se ha consolidado como un problema recurrente debido a su capacidad de sobrevivir en restos de cultivo, dispersarse eficientemente por aire y colonizar tejidos senescentes o sometidos a estrés.

4.5.1. Estrategias de manejo convencional

El control químico continúa siendo la herramienta predominante para el manejo de *Alternaria* spp. en la mayoría de los sistemas productivos (Leiminger & Hausladen, 2012). Los programas tradicionales incluyen la aplicación preventiva de fungicidas protectores de contacto y, posteriormente, la utilización de fungicidas sistémicos de diferentes grupos químicos cuando las condiciones ambientales favorecen el desarrollo de la enfermedad. La frecuencia de aplicaciones varía entre 5 y 12 tratamientos por ciclo, dependiendo del nivel de susceptibilidad varietal, la presión de inóculo y las condiciones meteorológicas (Odilbekov et al., 2020; Van der Waals et al., 2001). Según Millán et al. (2020) las aplicaciones de fertilizante y fitosanitarios ocupan el 17% de los costos de producción del ciclo de otoño y el 18% para el ciclo de primavera. Del cuadro sanitario que se usa, 7 de los 11 productos tienen como objetivo *Alternaria*.

Entre los fungicidas protectores más utilizados se encuentran los ditiocarbamatos como MANCOZEB® y los cloronitrilo por ejemplo el CLOROTALONIL®, los cuales actúan inhibiendo múltiples procesos metabólicos del patógeno y presentan bajo riesgo de generar resistencia (Agríos, 2005). En el caso del MANCOZEB® se recomienda usar a partir de los 15 cm y con una frecuencia de 7 a 10 días (Dirección General de Servicios Agrícolas [DGSA], 2022), debido a que es el tiempo que demora el hongo en producir sus esporas. Su eficacia, sin embargo, depende de aplicaciones frecuentes y de una adecuada cobertura foliar, ya que no presentan actividad curativa ni protegen tejidos que emergen después de la aplicación (Leiminger & Hausladen, 2012).

Como herramientas de control curativo se emplean principalmente fungicidas sistémicos de los grupos de las estrobilurinas (QoI) y las carboxamidas (SDHI). Estos productos actúan en sitios específicos del metabolismo respiratorio del hongo y ofrecen una mayor protección de los tejidos infectados (Adolf et al., 2020; Fairchild et al., 2013). No obstante, su uso intensivo ha favorecido la selección de cepas resistentes, reduciendo

progresivamente su efectividad (Bauske et al., 2018; Fairchild et al., 2013; Odilbekov et al., 2019).

4.5.2. Problemas asociados al manejo químico

El uso intensivo y repetido de fungicidas presenta múltiples limitaciones. Desde el punto de vista agronómico, la aparición de poblaciones resistentes constituye la mayor amenaza para la sustentabilidad del manejo químico (Odilbekov et al., 2019). Diversos estudios han documentado la evolución de resistencia en *A. solani* y *A. alternata* a estrobilurinas y carboxamidas, lo que compromete significativamente la eficacia de estos productos (Bauske et al., 2018; Fairchild et al., 2013).

Por otro lado, la dependencia del control químico representa un costo económico elevado para los productores (DIEA, 2025b). Dado que *Alternaria* spp. prospera en ambientes cálidos y en plantas sometidas a estrés, el manejo químico raramente alcanza un control completo, lo que obliga a realizar aplicaciones adicionales durante periodos de alto riesgo epidemiológico (Leiminger & Hausladen, 2012; Van der Waals et al., 2001).

A nivel ambiental y sanitario, el uso extendido de fungicidas puede generar contaminación de suelos y cuerpos de agua, afectar la biodiversidad microbiana del suelo y aumentar la exposición de los trabajadores rurales a sustancias potencialmente tóxicas (Agrios, 2005; Delgado-Baquerizo et al., 2020). Estos factores han impulsado la búsqueda de alternativas más sostenibles y amigables con el ambiente (Birch et al., 2012).

4.5.3. Limitaciones del enfoque convencional y necesidad de alternativas

El modelo de manejo basado exclusivamente en fungicidas resulta insuficiente frente al comportamiento epidemiológico del tizón temprano (Odilbekov et al., 2019). La capacidad del patógeno para sobrevivir en restos de cultivo, dispersarse largas distancias y colonizar tejidos senescentes implica que, incluso bajo programas de aplicaciones frecuentes, la enfermedad puede manifestarse si se dan condiciones ambientales favorables (Agrios, 2005; Van der Waals et al., 2001). Además, la estrecha variabilidad de papa que se cultiva limita la disponibilidad de cultivares con niveles apreciables de resistencia (Spooner et al., 2014). Aunque existen variedades con menor susceptibilidad relativa, ninguna presenta resistencia completa, lo que refuerza la necesidad de estrategias complementarias (Gebhardt & Valkonen, 2001; Wolters et al., 2021).

En este contexto, cobra relevancia el desarrollo de enfoques integrados que combinen prácticas culturales, manejo nutricional adecuado, ajustes en la densidad y arquitectura del cultivo, uso responsable de fungicidas y, especialmente, la incorporación de resistencia genética proveniente de germoplasma silvestre (Sotomayor et al., 2023; Wolters et al., 2021). Esta última estrategia es considerada una de las alternativas más prometedoras para reducir la dependencia del control químico y avanzar hacia sistemas productivos más sostenibles y resilientes frente al cambio climático (Birch et al., 2012; Delgado-Baquerizo et al., 2020).

4.6. Resistencia genética en papa

La resistencia genética constituye uno de los pilares fundamentales para el manejo sostenible de enfermedades en cultivos agrícolas. En el caso de la papa (*Solanum tuberosum* L.), el desarrollo de resistencia frente a *Alternaria* spp. representa un desafío significativo, debido a la complejidad genética del cultivo y a la naturaleza del patógeno.

4.6.1. Naturaleza de la resistencia en el cultivo de papa

En el caso del tizón temprano, la evidencia indica que la resistencia en papa es mayoritariamente cuantitativa u horizontal, es decir, controlada por múltiples genes de efecto aditivo (QTLs) que reducen la tasa de infección o el progreso de la enfermedad, pero no impiden la penetración del patógeno (Van der Waals et al., 2001). Este tipo de resistencia se manifiesta a través de mecanismos parciales como reducción del tamaño de las lesiones, menor esporulación o tasas más lentas de expansión del área dañada.

Por otro lado, también se han identificado genes mayores o genes de resistencia específica, generalmente codificantes de proteínas tipo NBS-LRR (nucleotide-binding site leucine-rich repeat), que reconocen efectores del patógeno y disparan respuestas de defensa (Gebhardt & Valkonen, 2001; Rietman et al., 2012). No obstante, para *Alternaria* spp. estos genes han mostrado eficacia limitada, debido a la capacidad del patógeno de adaptarse rápidamente y evadir el reconocimiento.

4.6.2. Comparación entre resistencia cualitativa y resistencia cuantitativa

La resistencia cualitativa se basa en genes mayores, estos tienden a ser más fáciles de identificar y transferir, pero su durabilidad es baja, ya que puede ser superada rápidamente por nuevas variantes del patógeno (Dangl & Jones, 2001; Kourelis & Van der Hoorn, 2018). En enfermedades necrotróficas como las causadas por *Alternaria* spp., su efectividad es especialmente reducida porque el patógeno frecuentemente utiliza toxinas o mecanismos independientes del reconocimiento específico.

Mientras tanto, la resistencia cuantitativa es más estable en el tiempo debido a que se basa en más genes de efecto menor. Si bien no impiden la infección, ayudan a que las enfermedades avancen de forma más lenta, causando una menor disminución en el rendimiento. Este tipo de resistencias son menos probables de ser superadas por nuevas razas de patógenos. Para el caso del género *Alternaria*, diversos QTLs asociados a resistencia parcial frente a *A. solani* y *A. alternata* han sido reportados en papa y algunas especies silvestres, distribuidos principalmente en los cromosomas 1, 2, 5 y 9. La expresión de estos genes suele depender del ambiente (Foolad et al., 2008; Wolters et al., 2021).

4.6.3. Influencia del ambiente y del estado fenológico en la respuesta de resistencia

La resistencia cuantitativa presenta un marcado componente de la interacción genotipo por ambiente. Los mismos factores ambientales que afectan la aparición de la enfermedad pueden modificar sustancialmente el grado de expresión de resistencia (Valle et al., 2025). Esto dificulta la selección de genotipos y genes de resistencia, dando como resultado inconsistencias entre los ambientes. Como consecuencia, se han introducido cambios en la metodología de evaluación (Valle et al., 2025).

Además, la susceptibilidad de la planta aumenta con la senescencia foliar. Por este motivo se debe tener en cuenta que las resistencias observadas en las fases tempranas del ciclo pueden ir disminuyendo en etapas avanzadas del cultivo, lo que evidencia mecanismos dinámicos dependientes del desarrollo (Leiminger & Hausladen, 2012).

4.6.4. Limitaciones de la base genética de la papa cultivada

Las variedades comerciales que se siembran actualmente son pocas, y además derivan de un número reducido de progenitores, lo que ha dado lugar a una base genética estrecha (Gebhardt & Valkonen, 2001). La selección durante décadas enfocada

principalmente en rendimiento y calidad del tubérculo disminuyó la diversidad disponible para enfrentar patógenos emergentes. Hardigan et al. (2015) revela que el germoplasma de papa es uno de los más diversos del mundo, si se deja de contemplar los clones comerciales, por lo tanto, el potencial genético frente a patógenos como *Alternaria* spp. sigue presente en el acervo genético.

Esta falta de variabilidad genética limita el potencial de obtener resistencia efectiva a *Alternaria* spp. dentro del germoplasma cultivado. Por tanto, es una buena práctica recurrir a parientes silvestres, los cuales conservan genes asociados a tolerancia o resistencia desarrollados a través de procesos de coevolución en ambientes naturales.

4.6.5. Avances recientes y perspectivas de mejoramiento

Los avances recientes en genómica, transcriptómica y mapeo de QTLs han facilitado la identificación de regiones del genoma asociadas a resistencia cuantitativa, así como genes candidatos involucrados en decodificación de ROS, síntesis de compuestos fenólicos, fortalecimiento de las paredes celulares y regulación hormonal, entre otros.

El enfoque más prometedor para el mejoramiento genético consiste en combinar genes mayores provenientes de especies silvestres con QTLs estables asociados a resistencia parcial, con el fin de obtener una resistencia más duradera y de amplio espectro (Adolf et al., 2020).

4.7. Parientes silvestres de la sección Petota del género *Solanum* como recursos genéticos

Las especies silvestres de la sección Petota del género *Solanum* se vuelven fundamentales como reservorio de alelos favorables que pueden incorporarse en programas de mejoramiento genético.

4.7.1. Distribución y variabilidad genética de las especies silvestres

Los parientes silvestres de la papa se distribuyen de manera natural desde América del Norte hasta Chile, mientras que *S. commersonii*, *S. malmeanum* y *S. chacoense* en el Cono Sur de América, especialmente en regiones de Argentina, Uruguay, Brasil y Paraguay (Spooner et al., 2014). Este origen geográfico implica que han coevolucionado en ambientes con presiones bióticas similares a las del cultivo local, incluidos patógenos foliares como *A. solani* y *A. alternata*. Su amplia variabilidad genética, tanto en niveles de ploidía como en mecanismos adaptativos, representa una fuente importante de características agronómicas de interés (Aversano et al., 2015; Wolters et al., 2021).

Muchas de estas especies poseen niveles de ploidía diversos, ya sean, diploides, triploides y tetraploides que pueden dificultar la hibridación directa con *S. tuberosum*. Sin embargo, este obstáculo puede ser superado mediante técnicas de premejoramiento, puentes diploides, inducción de poliploidía o el uso de tecnologías modernas de edición genética (Jansky, 2006).

4.7.2. Especies de interés para resistencia a *Alternaria* spp. en la región

En el Cono Sur existen varias especies silvestres con potencial para ser utilizadas en programas de mejoramiento por su tolerancia o resistencia a enfermedades, algunas de ellas son:

4.7.2.1. *Solanum chacoense*

S. chacoense es una de las especies silvestres más estudiadas en cuanto a resistencia a enfermedades, debido a su amplia distribución y riqueza alélica (Spooner et al., 2014). Reportes indican su tolerancia a diversos patógenos foliares, incluidos agentes de tizones y bacterias (Jansky et al., 2008). Presenta mecanismos tanto de resistencia cualitativa como cuantitativa, lo que la convierte en un material valioso para la incorporación de genes con amplio espectro de acción (Sinden et al., 1980; Tai et al., 2014).

4.7.2.2. *Solanum commersonii*

Esta especie es nativa del Uruguay y se encuentra adaptada a ambientes locales, lo que la hace particularmente relevante para programas de mejoramiento nacionales. Se ha documentado su resistencia a enfermedades bacterianas y fúngicas (Siri et al., 2009), así como su tolerancia al estrés abiótico como bajas temperaturas (Jansky et al., 2008). En el caso de *Alternaria* spp., estudios recientes han identificado en *S. commersonii* mecanismos de defensa asociados a una mayor eficiencia antioxidante y activación temprana de respuestas de defensa (Sotomayor et al., 2023).

4.7.2.3. *Solanum malmeanum*

Aunque menos estudiada que las dos anteriores, *S. malmeanum* también presenta variabilidad genética de interés y su exploración podría aportar nuevos alelos asociados a resistencia, especialmente frente a patógenos necrotróficos (Nicolao et al., 2023). La ausencia de estudios detallados abre una oportunidad significativa para caracterizar su potencial.

4.7.3. Ventajas adaptativas y mecanismos potenciales de resistencia

Los parientes silvestres han evolucionado bajo presiones ambientales más variables que los cultivos comerciales, lo que ha favorecido la selección de mecanismos de defensa robustos (Bethke et al., 2017; Spooner et al., 2014). Entre los mecanismos que pueden conferir resistencia a patógenos como *Alternaria* spp. se encuentran la producción temprana de ROS como señalización defensiva y la activación de genes tipo NBS-LRR, relacionados con el reconocimiento de patrones patogénicos (Sotomayor et al., 2023; Wolters et al., 2021). Por otro lado, la acumulación de compuestos fenólicos y otros metabolitos secundarios con funciones antifúngicas, paredes celulares más lignificadas, que dificultan la penetración del patógeno, actuando como barrera física y química dificultando la penetración del patógeno (Sinden et al., 1980; Wolters et al., 2023).

Por último, una mejor capacidad para regular procesos de senescencia, reduciendo la disponibilidad de tejidos vulnerables, es un mecanismo que suele estar ausente en los clones comerciales (Jansky, 2000). Todas estas características no suelen encontrarse, al menos no con la misma intensidad, en cultivares comerciales, lo que destaca el valor de los parientes silvestres como fuente de genes de resistencia.

4.7.4. Barreras genéticas y estrategias para la incorporación de resistencia

La principal barrera para el uso de estas especies en mejoramiento es la incompatibilidad generada por los distintos niveles de ploidía. Mientras que *S. tuberosum* es tetraploide ($2n = 4x = 48$), muchas especies silvestres son diploides ($2n = 2x = 24$), esto afecta la fertilidad de híbridos y la transmisión estable de caracteres (Bethke et al., 2017; Spooner et al., 2014). Sin embargo, existen técnicas que facilitan la introgresión de genes como uso de puentes híbridos entre diploides compatibles, duplicación

cromosómica mediante colchicina o técnicas modernas, marcadores moleculares para seleccionar individuos con loci de resistencia, entre otras (Jansky, 2000; Spooner et al., 2014; Wolters et al., 2021).

4.7.5. Evidencia de QTLs y genes asociados a resistencia en especies silvestres

Diversos estudios han identificado QTLs asociados a resistencia a tizón temprano en parientes silvestres, en *S. chacoense* asociados a reducción de severidad y menor tasa de progreso de enfermedad (Jansky, 2000; Wolters et al., 2021). Mientras que en *S. commersonii* vinculados a metabolismos antioxidantes más eficientes bajo infección (Sotomayor et al., 2023). Esta información demuestra que los parientes silvestres no solo son resistentes, sino que aportan mecanismos complementarios que pueden aumentar la durabilidad de la resistencia en la papa cultivada (Bethke et al., 2017; Nicolao et al., 2023).

5. Materiales y métodos

5.1. Características morfológicas, fisiológicas y moleculares de los aislados utilizados

5.1.1. Características fisiológicas y morfológicas

Los aislados fueron de *Alternaria* colectados en cultivos comerciales de papa en el departamento de San José a partir de tejidos sintomáticos (Tabla 1).

Tabla 1

Aislados de Alternaria spp. utilizados

Aislado	Cultivar	Departamento	Fecha colecta
2B	Rudolph	San José	Abr-22
10	INIA Kiyú	San José	Abr-25
12	INIA Kiyú	San José	Abr-25

Para el aislamiento, en cada muestra se empleó la metodología de Li et al. (2024) con algunas modificaciones. Se cortaron de tres a cinco fragmentos de tejido de aproximadamente 2 cm de diámetro utilizando un bisturí previamente desinfectado, tomados de la zona de transición entre tejido sano y enfermo. Los fragmentos se desinfectaron con hipoclorito de sodio al 1% durante 1 min, seguido de tres enjuagues con agua destilada estéril (ADE). Posteriormente, cortaron en trozos más pequeños y se transfirieron a placas de Petri con Potato-Agar-Dextrosa (PDA) y se incubaron a 25 °C en oscuridad. Luego de 7 días de incubación, se realizaron repiques a partir de las colonias con características morfológicas similares con *Alternaria* para la obtención de cultivos puros. Finalmente, a partir de los aislamientos puros se obtuvieron cultivos monospóricos y cada aislamiento fue preservado en papel de filtro y almacenado a -5 °C.

Para la identificación de los aislados, se caracterizaron en cuanto a su morfología, fisiología y genética. En relación con la morfología y fisiología, se realizaron dos métodos de incubación para evaluar diferencias en el crecimiento de las colonias. El método de Incubación 1 fue bajo luz ultravioleta cercana y fotoperiodo de 12 horas, mientras que el método de incubación 2 fue en oscuridad. En ambos métodos se dejaron crecer los aislados durante siete días a 25°C ± 1°C, en medio de cultivo con Agar-zanahoria (CA, Anexo A) y PDA para observar posibles diferencias en el crecimiento de las colonias. Se utilizaron tres repeticiones por aislado.

A los seis días se midieron las colonias con un calibre digital en dos diámetros perpendiculares. A los 10 días de crecimiento de las colonias se cuantificó la esporulación de cada aislado. Para esto se tomaron cinco discos de con un sacabocados de 5 mm de la zona media de la colonia y se colocaron en micro tubos de 1 ml de agua destilada estéril (ADE). Estos se agitaron por 30s y con la ayuda de una cámara de Neubauer se contó el número de esporas bajo microscopio en cada placa.

En cuanto a la caracterización de los conidios se realizaron las mediciones de largo, ancho y número de septos transversales y longitudinales de al menos 30 conidios por aislado en microscopio óptico de 60x (Nikon H600L).

5.1.2. Características genéticas

Para la identificación molecular de los aislados se realizó una extracción de ADN a partir del micelio de las colonias crecidas en medio de cultivo PDA por siete días utilizando el kit ADN Quick-DNA Fungal/Bacterial Miniprep Kit (Zymo Research, USA). El ADN fue almacenado a -20°C.

Para la identificación de las especies se utilizó la región Alt a1 y rpb2 con los cebadores Alt-For/Alt-Rev, RPB2-5F2/fRPB2-7cR respectivamente (Park et, al 2024). El programa de PCR consistió en una desnaturalización inicial de 94°C por 5 min, seguido de una amplificación con 35 ciclos a 94°C por 30s, 57°C por 30s, 72°C por 30s, y una extensión final de 72°C por 10min (Kokaeva et al., 2022). Los productos de PCR fueron analizados en gel con 1.5% de agarosa y teñidos con GelRed™, visualizados en el transiluminador bajo luz UV. Los productos de PCR fueron purificados y secuenciados en Macrogen Inc. Seoul, Korea.

Las secuencias obtenidas se editaron manualmente y se compararon con la base de datos GenBank utilizando el recurso BLAST. Para los análisis filogenéticos se incorporaron al alineamiento secuencias de referencias depositadas en GenBank sugeridas por Park et. al (2024) y Woudenberg et al. (2015). Los análisis filogenéticos se efectuarán mediante los métodos de inferencia bayesiana y Máxima Verosimilitud utilizando los recursos disponibles en el portal CIPRES (The CIPRES Science Gateway V. 3.3.)

5.2. Preparación del material vegetal

Para evaluar la resistencia de los genotipos se utilizaron hojas desprendidas de diversos genotipos provenientes de la colección núcleo de papas silvestres. Las accesiones utilizadas se detallan a continuación en la tabla 2. Para su obtención, inicialmente se realizaron cultivos in vitro en la Unidad de Biotecnología de INIA-Las Brujas, a partir de esquejes uninodales en medio sólido Murashige-Skoog modificado (Murashige & Skoog, 1962) suplementado con 30 g/l de sacarosa. Los genotipos fueron mantenidos durante cuatro semanas previo a su multiplicación. Luego de 3-4 semanas a 24 °C de temperatura con un ciclo de 16 horas de luz y 8 horas de oscuridad, se multiplicaron siguiendo el sistema autotrófico hidropónico (Rigato et al., 2001). Se trasplantaron a petacas plásticas mantenidas en cámara de crecimiento con un fotoperíodo de 16 h de luz y 8 h de oscuridad. Al cabo de dos semanas aproximadamente, se realizó el repique (multiplicación) de esquejes. Transcurridas dos semanas, con las plantas enraizadas, se procedió a realizar el trasplante a macetas de 2 L, donde se dejaron crecer un mes en invernáculo.

Posteriormente se colectaron 6 hojas sanas por genotipo (1 hoja por planta) para su inoculación con *Alternaria* spp. en el laboratorio de Fitopatología en la Facultad de Agronomía. Para mantener la viabilidad de las hojas durante el ensayo y promover la infección del hongo se realizaron cámaras húmedas. Estas consistían en un recipiente de plástico transparente con tapa, que contenía un papel absorbente humedecido con agua destilada estéril (ADE) y una malla donde luego se colocaban las hojas, para evitar de esta manera el contacto directo con el agua. Además, y para prolongar la vida de estas

hojas, el pecíolo de cada hoja se colocó dentro de un microtubo de 1.5 mL con agua destilada.

Tabla 2

Accesiones utilizadas en los diversos ensayos

Accesión	Ploidía	Especie	Departamento
01.02.TA	2x	chc	Soriano
02.04.1	2x	cmm	Rocha
04.02.3	2x	cmm	Colonia
04.09.T	2x	chc	Río Negro
05.02.6	3x	cmm	Canelones
05.05.2.4	2x	cmm	Canelones
07.01.7	2x	chc	Salto
09.509.6	4x-5x	BC2	Colonia
10.05.8	2x	cmm	Salto
10.10.10	4x	mlm	Artigas
10.10.30	3x	mlm	Artigas
11.201.27	4x	F1	Salto
A11P1	2x	mlm	Artigas
A2P3	2x	mlm	Artigas
A3P2	2x	mlm	Artigas
A7P2	2x	mlm	Artigas
Arequita	4x	tbr	-
C14P1	2x	cmm	Colonia
C2P1	2x	nd	Colonia
C2P2	2x	cmm	Colonia
C6P1	2x	cmm	Colonia
Ca1P1	2x	cmm	Canelones
Chieftain	4x	tbr	-
CL2P1	2x	cmm	Cerro Largo
Cruza 148	4x	tbr	-
D2P1	2x	nd	Durazno
Dayman	4x	tbr	-
FL6P1	2x	nd	Florida
L9P1	2x	cmm	Lavalleja
M1P29	2x	cmm	Maldonado
MO1P29	2x	chc	Montevideo
P1P1	3x	mlm	Paysandú
P3P1	2x	mlm	Paysandú
R11P1	2x	cmm	Rivera
R1P1	2x	cmm	Rivera
Red magic	4x	tbr	-
RN3P1	2x	mlm	Río Negro
RN5P2	2x	mlm	Río Negro
RN7P1	2x	chc	Río Negro
RN9P2	2x	mlm	Río Negro

Accesión	Ploidía	Especie	Departamento
S1P1	2x	mlm	Salto
S31P1	2x	mlm	Salto
S38P1	2x	mlm	Salto
S43P1	2x	mlm	Salto
Die	2x	cmm	San José
SJ3P1	2x	cmm	San José
SO1P1	2x	cmm	Soriano
TYT1P1	2x	cmm	Treinta y Tres
TYT6P1	2x	cmm	Treinta y Tres

Nota. Se detalla nombre de la accesión, ploidía, especie y el departamento en el cual se recolectaron. Donde *Solanum chacoense* (chc), *Solanum commersonii* (cmm), *Solanum malmeanum* (mlm), *Solanum tuberosum* (tbr), retrocruza 2 (BC2) y no determinado (nd).

5.3. Preparación de inóculo

Para la preparación del inóculo, los aislados seleccionados (2B, 10 y 12) se repicaron en medio CA para promover la esporulación. Este medio de cultivo se eligió en función de ensayos preliminares donde se observó una mejor esporulación comparado con el medio PDA. Los aislados fueron incubados durante siete días a 25°C, bajo luz con UV cercana y fotoperiodo de 12h.

Para la inoculación en hojas desprendidas se siguió la metodología empleada por Li et al. (2024). Para la obtención de las esporas, luego de los siete días de incubación, en cada placa se realizó un raspado del micelio con un ansa de Drigalsky y ADE para liberar las esporas. La solución se filtró sobre una gasa estéril para eliminar fragmentos de micelio. Posteriormente se contaron las esporas presentes en la suspensión utilizando cámara de Neubauer y estas fueron ajustadas a las concentraciones de 2×10^4 esporas.mL⁻¹.

De las seis hojas colectadas por genotipos, tres se inocularon con una gota de 20 µL de la suspensión fúngica en el centro de la hoja. Las tres hojas restantes se utilizaron como control y se les colocó 20 µL de ADE. Las hojas fueron incubadas a 25°C y un fotoperiodo 16h con luz y 8h en oscuridad.

5.4. Evaluación de resistencia a *Alternaria* spp. en las diferentes accesiones de papa

Se cuantificó la incidencia a partir del tercer día post inoculación, con una frecuencia de 48 hs. Para la severidad de la enfermedad se elaboró una escala visual que tenía en cuenta la intensidad del color de la mancha generada por el hongo en la hoja (Tabla 3).

Tabla 3*Escala de severidad utilizada en la evaluación de los ensayos*

Grado de severidad	Descripción de la mancha	Escala visual del color
0	Ausencia total de la mancha	Nada
1	Presencia de un punto o mancha incipiente, apenas perceptible	Muy leve
2	Mancha pequeña y definida, con ligera alteración del color	Leve
3	Mancha clara y de tamaño moderado, fácilmente visible	Notoria
4	Lesión grande con coloración intensa y expansión significativa	Intensa
5	Mancha muy extensa, necrosis severa y coloración oscura/máxima intensidad	Muy intensa

Nota. Escala visual creada en este trabajo.

5.5. Diseño experimental

Para la evaluación del crecimiento micelial y esporulación, se utilizó un diseño experimental completamente al azar (DCA) con arreglo factorial con tres repeticiones, donde los factores fueron el método de incubación ($n = 2$), medios de cultivos ($n = 2$) y los aislados ($n = 3$). En relación a las mediciones de conidios se utilizó un DCA con 30 repeticiones por aislado.

Para la evaluación de la resistencia en los diferentes genotipos se usó un DCA con arreglo factorial y tres repeticiones donde los factores fueron los genotipos ($n = 50$) y los aislados ($n = 3$).

Los datos de crecimiento micelial, esporulación y características de las esporas fueron procesados en el software R (v. 4.3.1), realizando un ANOVA y, ante la detección de diferencias significativas, se aplicó la prueba de comparación de medias de Tukey ($p < 0.05$) utilizando los paquetes agricolae (v. 1.3-5) y emmeans (v. 1.8.7). Para la visualización de los resultados y la generación de figuras, se utilizó el paquete ggplot2 (v. 3.4.2), permitiendo una representación gráfica robusta de la variabilidad y las tendencias observadas entre los genotipos y aislados.

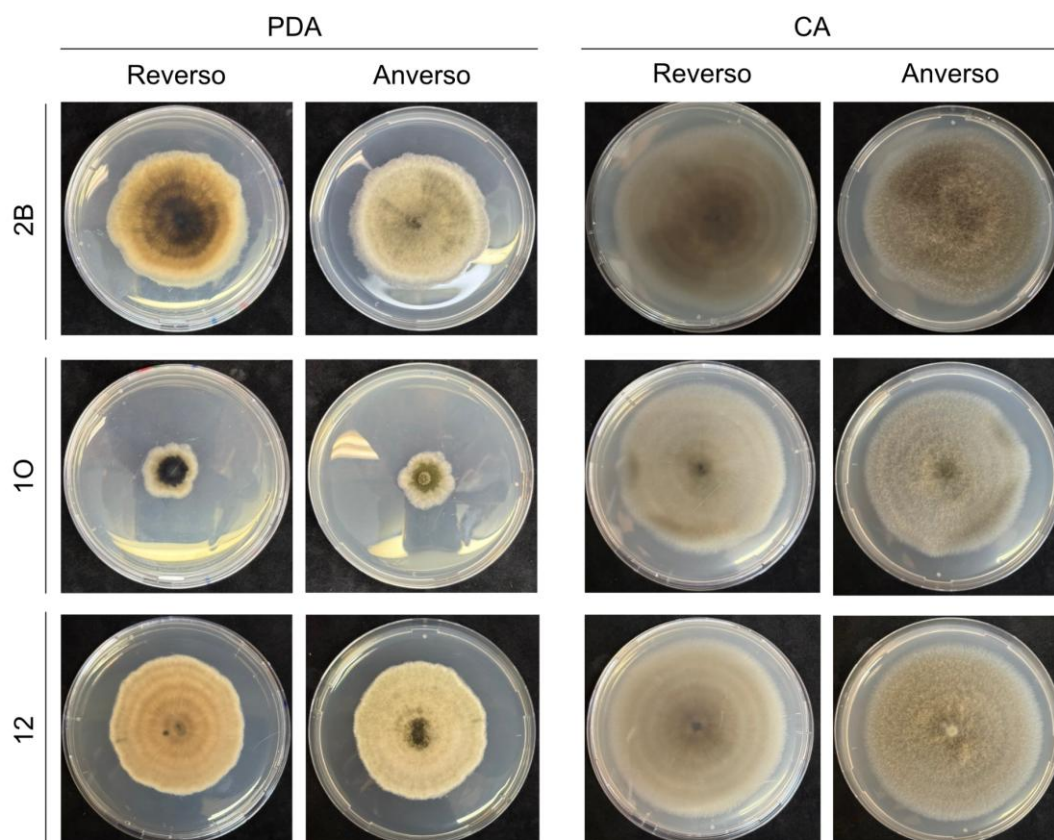
6. Resultados

6.1. Caracterización morfológica y fisiológicas de los aislados utilizados

Se observaron algunas diferencias morfológicas en relación a los diferentes métodos de incubación de las colonias de *Alternaria* spp. En la figura 1 se observan las colonias de los aislados en los diferentes medios de cultivo crecidas con el método de incubación 1. Como se puede observar existen diferencias de coloración y crecimiento, dependiendo del medio de cultivo utilizado. En el medio PDA, la colonia 2B fue de color negro con beige en la parte del reverso de la placa mientras que en la parte del anverso se observa un color más blanquecino con aspecto algodonoso, con un borde ondulado. Para el aislamiento 10 en la parte reversa muestra una coloración negra más homogénea con un borde de color blanco y s lobulados con crecimiento fusiforme. Por último, la colonia del aislamiento 12, en la parte reversa presenta color más crema claro, con anillos concéntricos que varían el tono de la coloración, con bordes lobulados y un aspecto aterciopelado. En relación al medio CA, las colonias fueron similares entre los aislamientos, con un aspecto filamentososo, con crecimiento radial, con anillos concéntricos en el anverso. Cabe destacar que el aislamiento 10 en este medio de cultivo desarrolló una colonia de mayor tamaño comparada con el medio PDA donde su crecimiento se vio limitado.

Figura 1

Colonias de los aislados en medios PDA y CA con incubación 1

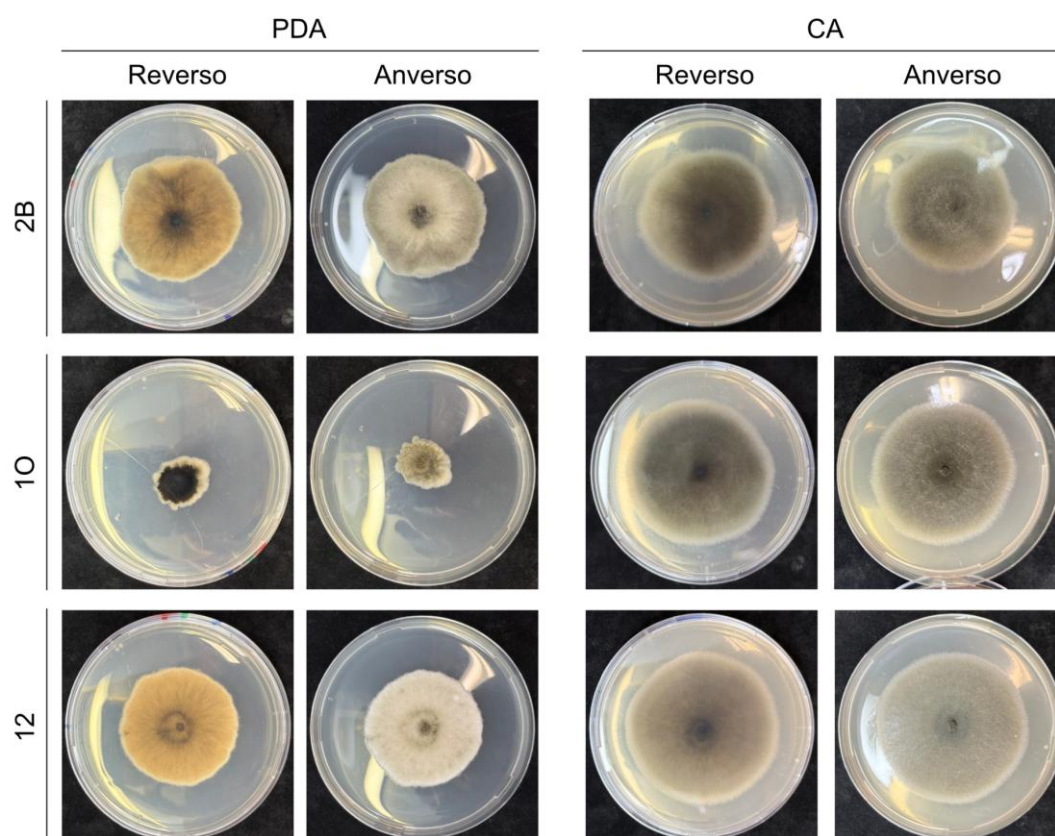


Nota. Bajo luz ultravioleta cercana y fotoperiodo de 12 h y 25°C. Se observan anverso y reverso de las colonias a los seis días.

En relación al método de incubación 2 (en oscuridad), se observa en la figura 2 las colonias de los aislados en los diferentes medios de cultivo. Como se puede observar también existen diferencias de coloración y crecimiento, dependiendo del medio de cultivo utilizado. En el medio PDA, el aislado 2B desarrollo una colonia de color negro con beige predominantemente en la parte del reverso de la placa mientras que en la parte anverso se observa un color más blanquecino con tonos negros con aspecto algodonoso y borde ondulado. El aislamiento 10 en PDA en la parte reversa muestra una coloración negra, con bordes lobulados y un crecimiento micelial fusiforme. Por último, la colonia del aislamiento 12, en su reverso presenta color más beige claro, con bordes lobulados mientras que en la parte del anverso se destaca por su color blanquecino. En relación al medio CA, las colonias fueron similares entre los aislamientos, con un aspecto algodonoso, con crecimiento radial, con tonos que van desde gris a negro en el reverso. Se observó que la colonia más oscura fue el aislamiento 2B, seguido por el 10 y el 12.

Figura 2

Colonias de los aislados en medios PDA y CA con incubación 2



Nota. Incubación en oscuridad y 25°C. Se observan anverso y reverso de las colonias a los seis días.

Con respecto al crecimiento diario no se observó una interacción significativa entre los tres factores (Anexo F). Los aislados presentaron un mayor crecimiento en medio de cultivo CA en comparación al medio PDA, (Tabla 4 y 5) donde el método de incubación 1 fue el que más favorece el desarrollo de las colonias (Tabla 6). En cuanto a los aislados se observa que el 10 presentó un menor diámetro de la colonia comparado con el aislamiento 12 en los dos métodos de incubación y los dos medios de cultivos.

Tabla 4*Crecimiento micelial diario de las colonias de Alternaria spp.*

Aislado	Incubación 1		Incubación 2	
	PDA	CA	PDA	CA
2B	9.14 ± 0.10	10.12 ± 0.20	8.43 ± 0.16	8.51 ± 0.26
10	6.30 ± 4.2	10.51 ± 0.19	5.42 ± 3.31	8.08 ± 1.70
12	10.70 ± 0.35	10.99 ± 0.38	7.72 ± 0.18	9.93 ± 0.32

Nota. Promedio del crecimiento micelial en milímetros por día.

Tabla 5*Crecimiento micelial diario de las colonias de Alternaria spp. según medio de cultivo*

Aislado	PDA	CA
2B	8.79 ± 0.41 ABb	9.32 ± 0.90 Aba
10	5.87 ± 3.42 Bb	9.30 ± 1.71 Ba
12	9.22 ± 1.65 Ab	10.47 ± 0.66 Aa

Nota. Promedio del diámetro en milímetros por día. Las diferencias entre los aislados se determinaron mediante un ANOVA seguido de una prueba de comparación de medias de Tukey ($p < 0.05$), indicadas con letras mayúsculas, Las diferencias estadísticas entre los medios de cultivo se determinaron mediante una prueba de t de Student ($p < 0.05$), indicadas con letras minúsculas.

Tabla 6*Crecimiento micelial diario de las colonias de Alternaria spp. según método de incubación*

Aislado	Incubación 1	Incubación 2
2B	9.63 ± 0.56 ABa	8.48 ± 0.20 Abb
10	8.41 ± 3.52 Ba	6.76 ± 2.77 Bb
12	10.85 ± 0.36 Aa	8.83 ± 1.23 Ab

Nota. Promedio del diámetro en milímetros por día. Las diferencias entre los aislados se determinaron mediante un ANOVA seguido de una prueba de comparación de medias de Tukey ($p < 0.05$), indicadas con letras mayúsculas, las diferencias estadísticas entre los medios de cultivo se determinaron mediante una prueba de t de Student ($p < 0.05$), indicadas con letras minúsculas

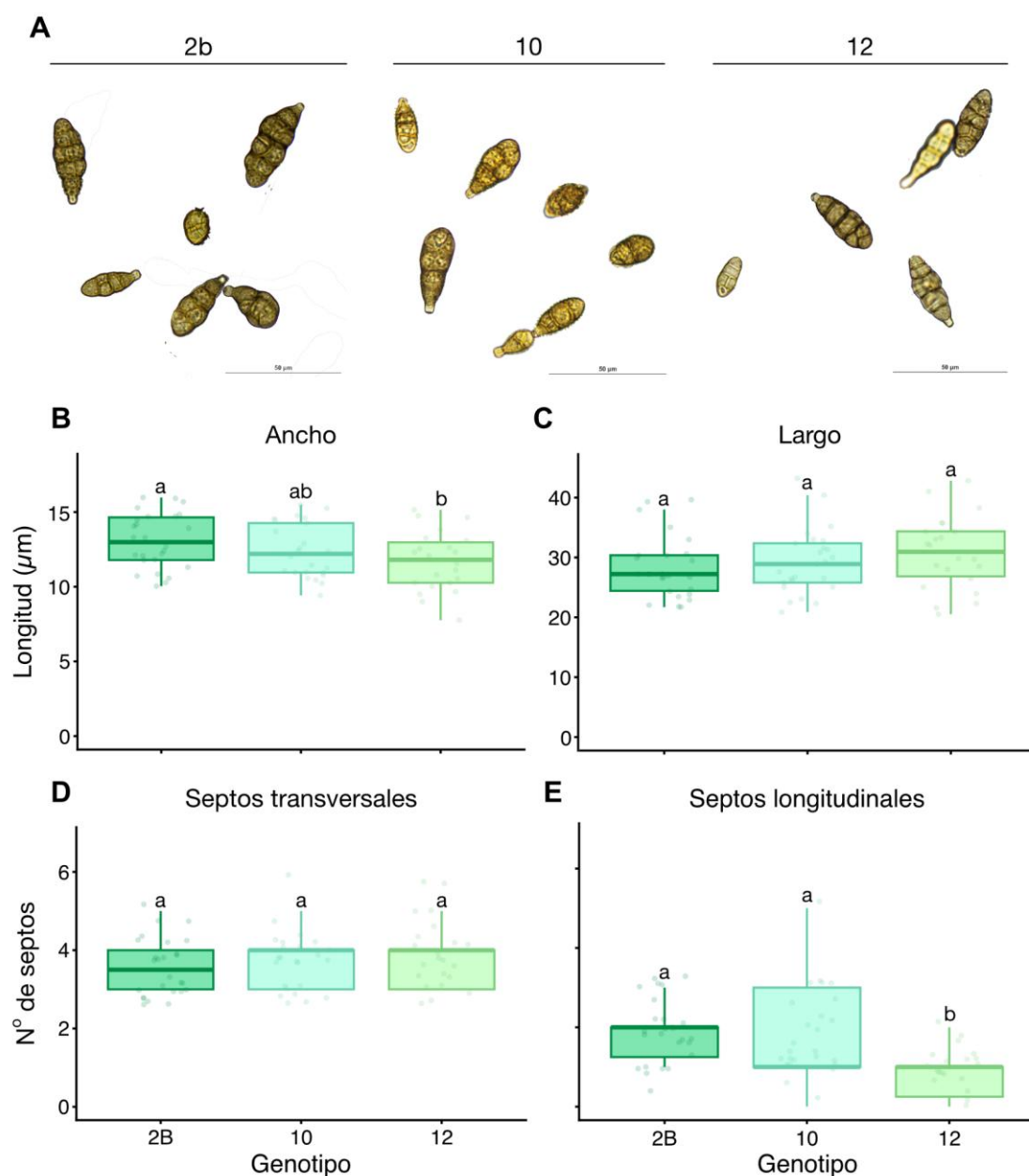
En relación a la capacidad de esporulación no se observaron diferencias significativas en la interacción de las tres variables, pero si, en la interacción aislado-medio de cultivo (p valor = 0.000326, Anexo G). Los tres aislados mostraron mayor concentración de esporas en medio CA en comparación a las crecidas en PDA (Tabla 7), por otro lado, el aislado 2B presentó mayor esporulación que los otros dos aislados. Si bien no se detectaron diferencias significativas en cuanto al método de incubación, se observa que los aislados 10 y 12 tienen mayor esporulación cuando fueron incubados con fotoperiodo 12h y luz UV cercana.

Tabla 7*Esporulación de aislados de Alternaria spp. a los seis días de incubación*

Aislado	Incubación 1		Incubación 2	
	PDA	CA	PDA	CA
2B	2.75x10 ⁴ ± 0.25 Ab ¹	11.08x10 ⁴ ± 2.1 Aa ¹	1.25 x10 ⁴ ± 0.90 Ab ²	11.83x10 ⁴ ± 3.88 Aa ¹
10	0.83x10 ⁴ ± 0.52 Bb ¹	2.92x10 ⁴ ± 0.29 Ca ¹	3.0x10 ⁴ ± 2.05 Ab ¹	4.08x10 ⁴ ± 2.47 Ba ¹
12	0.58x10 ⁴ ± 0.38 Bb ¹	7.33 x10 ⁴ ± 1.23 Ba ¹	1.67x10 ⁴ ± 1.38 Ab ¹	3.0x10 ⁴ ± 1.52 Ba ²

Nota. Las diferencias entre los aislados se determinaron mediante un ANOVA seguido de una prueba de comparación de medias de Tukey ($p < 0.05$) indicado por las letras mayúscula, las diferencias estadísticas entre los medios de cultivo se determinaron mediante una prueba de t de Student ($p < 0.05$), indicadas con letras minúsculas. Los superíndices numéricos muestran diferencias con prueba de t de Student ($p < 0.05$) entre métodos de incubación dentro de cada combinación aislado-genotipo.

Con respecto a la parte morfológica de las esporas, se observó diferencias significativas en el ancho (p valor = 0.048, Anexo C) donde el aislado 2B (13.24 μ m) presentó una mayor medida diferenciándose estadísticamente del aislado 12 (11.54 μ m, Figura 3). En cuanto a su largo y número de septos transversales los tres aislados fueron similares no presentando diferencias significativas (Anexo B, Anexo D), con valores de 29.45 μ m y 3.83 respectivamente. También se observó diferencias significativas en relación al número de septos longitudinales siendo el aislado 12 el presentó menor número (0.90, Figura 3, Anexo E).

Figura 3*Características morfológicas de las esporas*

Nota. A) Fotografía de las esporas de los diferentes aislados en microscopio con un aumento de 60x. B) Ancho de las esporas expresado en μm . C) Largo de las esporas expresado en μm . D) Número de septos transversales. E) Número de septos longitudinales. Los datos fueron analizados mediante ANOVA. Las letras muestran diferencias significativas con análisis de comparación de medias de Tukey $p < 0.05$

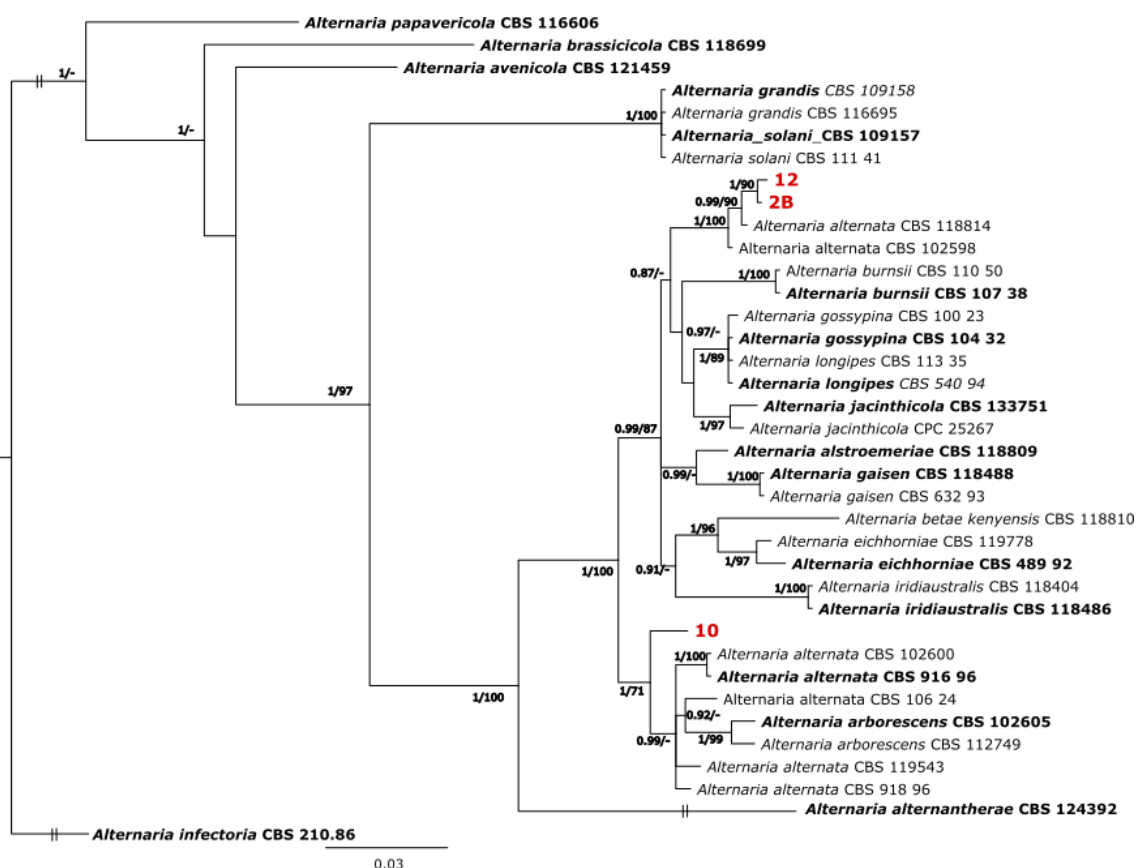
6.2. Características genéticas de los aislados utilizados

En cuanto a la identificación molecular, los aislados 12 y 2B se agruparon en un clado con dos secuencias de referencia de *Alternaria alternata*, confirmando su identidad (valor de nodo 1/100). El aislado 10 no formó un clado consistente, sino que se agrupó

dentro del mismo clado con las especies *A. alternata* y *A. arborescens* (valor del nodo 1/71). Esto sugiere que las dos regiones genéticas utilizadas para la identificación molecular no fueron suficientes para la identificación a nivel de especie de este aislado.

Figura 4

Relaciones filogenéticas de los aislados de *Alternaria* spp. obtenidos de papa



Nota. Árbol basado en la Inferencia Bayesiana. El árbol fue construido utilizando las secuencias concatenadas de los genes de *Alt a1* y *rpb2* y secuencias obtenidas del GenBank (cepas tipo indicadas con negrita). *Alternaria infectoria* CBS 210.86 se usó como raíz. El árbol fue construido utilizando método de inferencia bayesiana y máxima verosimilitud. Los valores de soporte de bootstrap, correspondientes a la inferencia bayesiana y al análisis de máxima verosimilitud, se muestran en los nodos antes y después de la barra, respectivamente. El modelo evolutivo utilizado fue Jukes-Cantor (Jukes & Cantor, 1969). Las barras dobles indican longitudes de ramas cortadas una vez para facilitar la visualización.

6.3. Evaluación de resistencia a *Alternaria* spp. en las diferentes accesiones de papa

Se realizaron numerosas pruebas para confirmar los resultados obtenidos de las inoculaciones con los diferentes aislados en las accesiones de papa. En todas las accesiones inoculadas no se observaron síntomas característicos de tizón temprano.

De las 50 accesiones utilizadas, solo 10 presentaron la mancha negra que se visualiza en la imagen en la figura 5c, las cuales fueron 09.509.6, S38p1, FL6P1, P1P1, S1P1, S31P1, Arequita, Cheiftain, Dayman y Red Magic. Es importante destacar que por

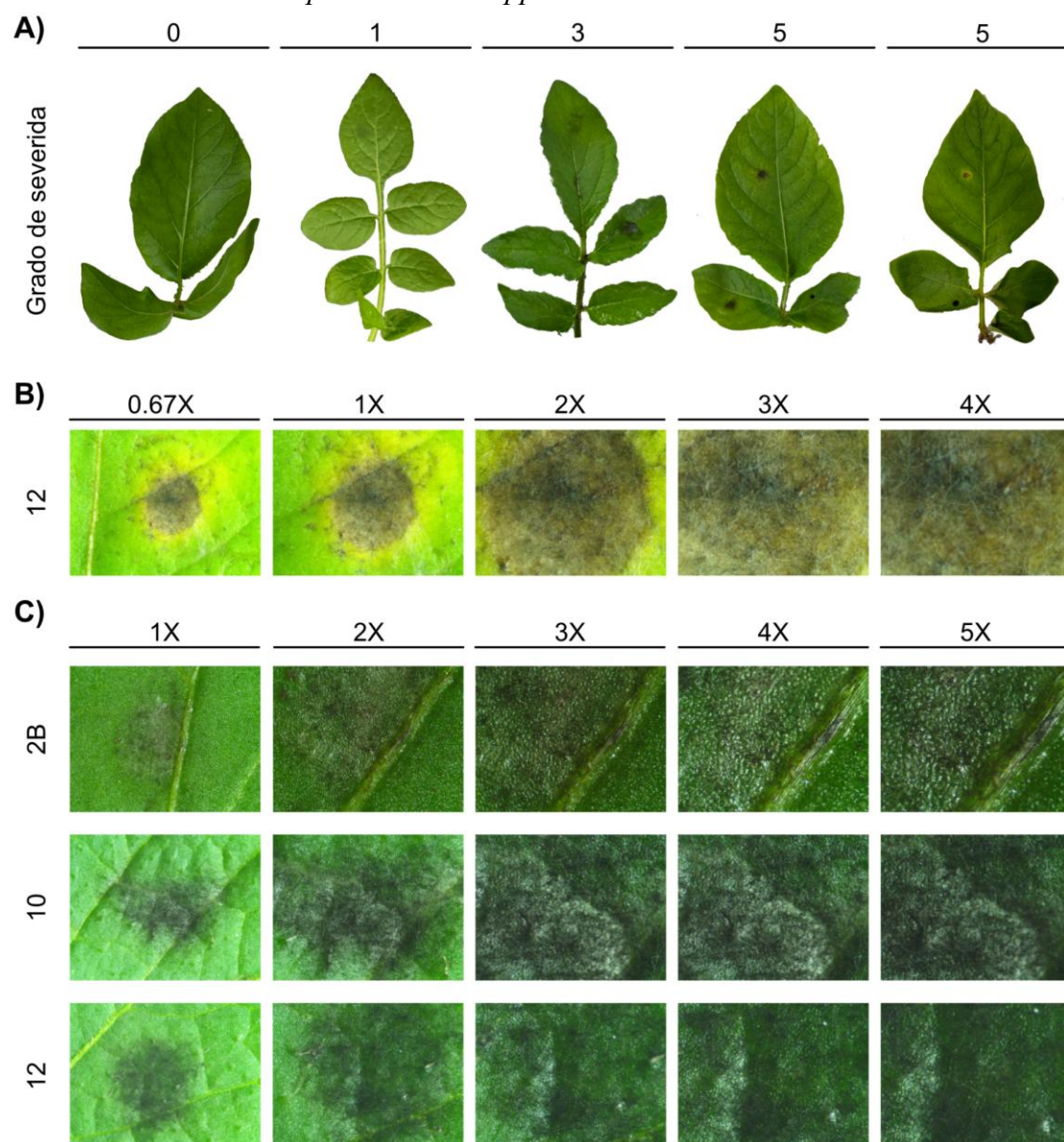
debajo de las manchas negras se encuentra la hoja sana por lo que no es una lesión de *Alternaria* spp.

Esto se puede visualizar en la figura 5 donde se ilustra las 3 notas de severidad identificadas. Estas manchas corresponden a las esporas de *Alternaria* que a medida que pasaban los días se iban tornando más negras (Figura 5c). Sin embargo, cuando se inocularon variedades comerciales, solamente se desarrolló una lesión característica de *A. alternata* en la variedad susceptible Chieftain (Figura 5b) con el aislado 12. Esta lesión consiste en una mancha necrótica con un halo clorótico.

Al no evidenciar síntomas típicos de manchas marrones pequeñas, se probó realizar inoculaciones mediante heridas sobre las hojas de las diferentes accesiones. Para ello se colocó por un lado una gota con suspensión de conidios y por otro un disco de PDA de 5 mm con micelio de *Alternaria*, así como también se realizaron ensayos de inoculación en planta entera. En todas las pruebas realizadas se observó la misma lesión negra sobre las hojas correspondientes a las esporas de *Alternaria*.

Figura 5

Síntomas desarrollados por Alternaria spp.



Nota. A) Grado de severidad de las inoculaciones, Se muestran tres valores de la escala utilizados, nota 0 es una hoja testigo de la variedad Dayman, nota 1 en una hoja de la accesión RN7P1, nota 3 en hoja de la accesión 11.201.27, nota 5 en hoja testigo susceptible de Chieftain, por último, se muestra una nota 5 con una lesión típica desarrollada en la variedad Chieftain. B) Detalle de los síntomas observados con el aislado 12 en Chieftain en diferentes aumentos bajo lupa. C) Fotografías de las manchas causadas por los aislados 2B, 10 y 12 en la accesión 09.509.6 con diferentes aumentos de lupa.

7. Discusión

La caracterización morfológica de los aislados utilizados en esta tesis permitió confirmar su identificación como *Alternaria* que según su tamaño de esporas se encuentran dentro del grupo de esporas pequeñas según Baltzakis et al. (2024) y Bessadat et al. (2021). La identificación molecular confirmó que los aislados 12 y 2B son *A. alternata*, mientras que no se pudo confirmar la especie para el aislado 10. Para poder confirmar con mayor precisión la identificación a nivel de especie del aislado 10 es recomendable analizar más regiones además de las utilizadas como lo sugiere Park et al. (2024) y Woudenberg et al. (2015) donde utilizan otras regiones génicas como SSU, LSU, ITS, gapdh, tef1, endoPG, OPA10-2, KOG1058, KOG1077.

La identificación molecular como *A. alternata* en dos de los aislados utilizados era esperable, dado que esta especie se encuentra entre las predominantes a nivel nacional como agente causal de manchas foliares según estudios preliminares realizados por Ponce de León et al. (comunicación personal, 2025) en Uruguay. Asimismo, estos resultados concuerdan con lo reportado por Park et al. (2024) mediante análisis de múltiples regiones génicas incluido el gen Alt 1 y rpbb2, confirmaron que *A. alternata* es uno de los principales agentes causantes de manchas marrones en papa.

Se observaron algunas diferencias morfológicas entre los aislados, principalmente en relación al crecimiento, características de las colonias y esporulación, lo cual es esperable para este género y que también fue reportada por Gou et al. (2023) y Kokaeva et al. (2022) quienes relacionan la plasticidad fenotípica con la diversidad genética intraespecífica. En general, los aislados mostraron mayor crecimiento radial y más homogéneo entre ellos en medio CA, con coloraciones más claras y con anillos más oscuros y mayor esporulación. Mientras tanto, los crecidos en medio PDA mostraron colores más intensos y oscuros observándose mayores diferencias entre ellos. Esta respuesta diferencial tiene sustento bajo Gou et al. (2023) y Kokaeva et al. (2022) que señalan que la composición del medio afecta la morfología y fisiología de *Alternaria* spp. El mayor crecimiento en medio CA podría haber sido causado debido a que tiene una composición más equilibrada en cuanto a lo nutricional, así como también contiene fuentes de carbono complejas, lo que hace que se vea favorecido el crecimiento del hongo, pero reduce la síntesis de melanina por no estar frente a un estrés nutricional (Kokaeva et al., 2022; Tsuge et al., 2013). En sentido contrario, el medio PDA presenta mayor concentración de carbohidratos simples, pero presenta menor contenido de otros nutrientes, lo que tiene como consecuencia un desequilibrio metabólico desencadenando la síntesis de melanina, dando como resultado micelios más oscuros y densos (Woudenberg et al., 2015).

Por otro lado, el método de incubación también afectó el desarrollo del hongo, donde los aislados sometidos con fotoperiodo de 12 horas bajo luz ultravioleta cercana presentaron mayor crecimiento radial, pero con una pigmentación más clara. Esto vuelve a dejar en evidencia la plasticidad fenotípica de la especie, donde la presencia de luz actúa como un promotor del crecimiento vegetativo expansivo, mientras que la ausencia de la misma promueve el aumento de la densidad del micelio como estrategia de conservar recursos (Kokaeva et al., 2022). Según Tsuge et al. (2013) los aislados de *Alternaria* spp. muestran una alta capacidad de adaptación metabólica a los estímulos ambientales, por lo tanto, esto explicaría porque la presencia o ausencia de luz desencadena respuestas adaptativas a los cambios en el ambiente (Woudenberg et al., 2015).

En relación a los ensayos de inoculación en las diferentes accesiones de papas silvestres, se observó en microscopio que la intensidad del color de las manchas generadas por la inoculación estaba relacionada a la presencia de esporas y no a una posible infección. La amplia diversidad de accesiones evaluadas permitió observar los comportamientos de los diferentes aislados. Algunas accesiones mostraron menor intensidad de color o nula, lo que se relaciona con una menor capacidad de esporulación del hongo sobre la hoja. Esto se puede vincular con una mayor capacidad de la planta de restringir el desarrollo del patógeno, y de esta forma interferir con el ciclo reproductivo (Jansky, 2000; Wolters et al., 2021).

Según Tsuge et al. (2013) la capacidad de los aislados en colonizar y esporular depende de la compatibilidad metabólica con la planta huésped, es decir, una carga de esporas en accesiones de *S. commersonii* o *S. chacoense* muestra un avance limitado de la enfermedad, dejando en evidencia la presencia de mecanismos de resistencia (Nicolao et al., 2023).

Los genotipos que no manifestaron síntomas, e incluso aquellos que únicamente presentaron lesiones negras asociadas a la esporulación del hongo sin evidencias de infección, podrían estar expresando distintos mecanismos de resistencia. Entre estos se incluyen la presencia de una cutícula más gruesa, una mayor densidad de tricomas o una mayor capacidad antioxidante. Estos mecanismos han sido reportados en cultivares de papa con resistencia al tizón temprano (Leiminger & Hausladen, 2012). Por otro lado, se debe considerar el estado de la planta, ya que *A. alternata* necesita que las hojas estén muy envejecidas para poder infectar (Jansky, 2000; Park et al., 2024). En este ensayo se utilizaron hojas con aproximadamente 60 días de crecimiento en bandejas y macetas, lo que podría haber influido en los resultados obtenidos. En este sentido, sería pertinente evaluar hojas con mayor edad fisiológica en futuros estudios.

Es posible que la falta de infección no haya sido solo por condiciones de la planta sino también del hongo. La baja tasa de infección que se observó en los diversos ensayos coincide con los estudios realizados por Baltzakis et al. (2024), que demostraron que las especies de esporas pequeñas como *A. alternata* y *A. infectoria* tienen menor agresividad que las que presentan esporas grandes como *A. solani*. Esta última es la única que fue capaz de generar lesiones consistentes en diferentes cultivos en ese trabajo. También coincide con trabajos realizados por Li et al. (2024) donde evaluaron la agresividad de 35 aislamientos de *A. solani* y 50 de *A. alternata* sobre un cultivar de papa resistente a tizón temprano y observaron que solo los 35 aislados de *A. solani* fueron capaces de infectar y desarrollar síntomas. Esto explica por qué a pesar de la presencia de inóculo no se observó el desarrollo de síntomas severos en las accesiones evaluadas aquí, dejando en evidencia que *A. alternata* aprovecha la debilidad del hospedero o las condiciones ambientales altamente predisponentes para poder infectar.

Considerando que *A. alternata* se asocia al complejo de enfermedades del tizón temprano, su capacidad infectiva suele ser variable. En los ensayos de Park et al. (2024) donde evaluaron la susceptibilidad de diferentes cultivares de papa a distintos aislados de *A. alternata* mediante inoculaciones con y sin heridas, se observó una diferencia entre aislamientos, donde en varios casos no se logra infección visible. Esto acentúa la idea de que *A. alternata* actúa como patógeno oportunista. Su infección depende del estado fisiológico de la planta y su capacidad toxigénica enzimática específica.

Es esperable que los parientes silvestres de la papa presenten mayor resistencia a la enfermedad, esto se asocia a la evolución sin intervención del hombre y a lograr una

coevolución con el ambiente. Estas especies silvestres pasan por un proceso de selección natural donde solo sobreviven aquellas que son resistentes a los patógenos, y en especial, a aquellos tan comunes como son las especies de *Alternaria* spp.. Por eso, presentan características morfológicas más rústicas, como presencia de cutículas más gruesas. Esta característica dificulta la adhesión, germinación de las esporas y la penetración de las hifas (Jansky, 2000; Nicolao et al., 2023). Otra de las características destacadas en la defensa, es la alta densidad de tricomas que forman una barrera física tridimensional que impide que las esporas lleguen a la superficie de la hoja. Esto se observa a simple vista al momento de la inoculación, donde se visualizaba que la gota no llegaba a tocar la hoja. Este es un claro tipo de evasión física, que tiene el fin de evitar el contacto entre la spora y el tejido foliar (Wolters et al., 2021). Esta es una de las principales características por la cual la mayoría de las accesiones no se infectaron, al no llegar la spora a la hoja.

Como mencionan Kokaeva et al. (2022) y Park et al. (2024) la resistencia al control químico es cada vez más compleja, por lo que es importante evaluar genotipos silvestres para identificar posibles métodos de resistencia a las enfermedades. Usar parientes silvestres como barrera física y de resistencia cuantitativa es una estrategia más viable para lograr una protección duradera en el tiempo frente a patógenos con esta plasticidad.

Los resultados observados presentan solidez debido a la repetición de los ensayos y al número de repeticiones dentro de los ensayos, lo que deja en evidencia que los aislados mantuvieron su comportamiento. Por lo tanto, las diferencias entre los genotipos son causadas por factores de la planta misma y por la baja capacidad patogénica de los aislados utilizados. Observando que existen accesiones que presentaron síntomas como el cultivar Chieftain y otras que no, de la integración de los distintos ensayos queda en evidencia que los materiales silvestres presentan resistencia a *A. alternata*, y esto es de suma importancia para los programas de mejoramiento genético, debido que la resistencia horizontal es la más duradera frente a patógenos altamente variables. De todas maneras, en futuros estudios sería conveniente evaluar la resistencia de los genotipos frente a otras especies del género *Alternaria* que están presentes en el país pero en menor proporción, según estudios preliminares por Ponce de León et al. (comunicación personal, 2025). Asimismo, resultaría de interés profundizar en el análisis de los mecanismos de defensa estructurales como bioquímicos, pasivos y activos presentes en las accesiones, a fin de comprender con mayor detalle la interacción planta-patógeno. Por otro lado, para la identificación molecular de *Alternaria* a nivel de especie, sería recomendable incorporar un mayor número de regiones génicas, con el objetivo de obtener resultados más precisos y confiables en la determinación taxonómica.

8. Conclusiones

Los resultados obtenidos confirman la alta variabilidad morfológica de los aislados de *Alternaria* evaluados, principalmente en función de las diferencias en el tamaño y número de septos de las esporas, coloraciones y crecimiento micelial de las colonias en diferentes medios de cultivos. Esto demuestra la plasticidad fenotípica de la especie, lo que dificulta su reconocimiento basado en la morfología, necesitando de herramientas moleculares para una identificación más precisa.

Se evidenció que la composición del medio de cultivo y las condiciones de incubación influyen significativamente en el crecimiento radial y la pigmentación del micelio. Se recomienda el uso de medios de cultivo con zanahoria incubados a 25°C con 12h de fotoperiodo y luz UV cercana, que fueron los que más favorecen el desarrollo de los aislados.

En base a la caracterización morfofisiológica y el análisis molecular, se confirmó la identidad de los aislados 2B y 12 como *Alternaria alternata*. Estos resultados son concordantes con la sintomatología observada en la variedad comercial Chieftain.

Los ensayos de inoculación en hojas desprendidas mostraron que los parientes silvestres presentaron resistencia a los tres aislados evaluados en este ensayo. Considerando que solo los cultivares comerciales mostraron síntomas, queda en evidencia el potencial de los parientes silvestres como fuente de germoplasma para el mejoramiento genético frente a este tipo de patógeno. Se recomienda que en futuros ensayos se evalúen estas accesiones frente a otras especies de *Alternaria*, así como también complementar con ensayos en cultivos a campo.

La introducción de los mecanismos de resistencia de evasión física presente en los parientes silvestres de la papa sería una estrategia clave para la disminución de dependencia de control químico. Esto nos permite realizar un manejo más integrado, pudiendo avanzar a sistemas productivos más sostenibles.

9. Bibliografía

- Abad Njerš, G. F. (2019). *Caracterización morfológica y molecular de parientes silvestres de papa de Uruguay* [Trabajo final de grado, Universidad de la República]. Colibri. <https://hdl.handle.net/20.500.12008/28597>
- Adolf, B., Andrade-Piedra, J., Bittara Molina, F., Przetakiewicz, J., Hausladen, H., Kromann, P., Lees, A., Lindqvist-Kreuze, H., Perez, W., & Secor, G. A. (2020). Fungal, Oomycete, and Plasmodiophorid diseases of potato. En H. Campos & O. Ortiz (Eds.), *The potato crop* (pp. 307–350). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-030-28683-5_9
- Agrios, G. N. (2005). *Plant pathology* (5th ed.). Academic Press.
- Arias, M., Rodríguez, G., Valle, D., Vilaró, F., & González-Arcos, M. (2025). Mejoramiento genético de papa en el Uruguay: Un camino de redes para la investigación e innovación. En Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (Ed.), *Horticultura: Día de campo* (pp. 12-15). <https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/18494/1/Arias-sad-813-2025.pdf>
- Attri, K., Gupta, P., Kansal, S., Gupta, M., Goswami, M., & Thakur, S. (2024). Influence of temperature and relative humidity on spore germination and early blight disease development of tomato caused by *Alternaria solani*. *International Journal of Economic Plants*, 11(3), 290-295. https://www.researchgate.net/profile/Meenu-Gupta-5/publication/383244149_Influence_of_Temperature_and_Relative_Humidity_on_Spore_Germination_and_Early_Blight_Disease_Development_of_Tomato_Caused_by_Alternaria_solani/links/67b39c944c479b26c9e53f5e/Influence-of-Temperature-and-Relative-Humidity-on-Spore-Germination-and-Early-Blight-Disease-Development-of-Tomato-Caused-by-Alternaria-solani.pdf
- Aversano, R., Contaldi, F., Ercolano, M. R., Grosso, V., Iorizzo, M., Tatino, F., Xumerle, L., Dal Molin, A., Avanzato, C., Ferrarini, A., Delledonne, M., Sanseverino, W., Cigliano, R. A., Capella-Gutierrez, S., Gabaldón, T., Frusciante, L., Bradeen, J. M., & Carputo, D. (2015). The *Solanum commersonii* genome sequence provides insights into adaptation to stress conditions and genome evolution of wild potato relatives. *The Plant Cell*, 27(4), 954-968. <https://doi.org/10.1105/tpc.114.135954>
- Baltzakis, I., Nindya, S., Rahmayani, R., Thomas, J. E., van der Werf, W., & Struik, P. C. (2024). Pathogenicity of single and combined inoculations of *Alternaria* spp. on Potato. *Potato Research*, 68(2), 219-237. <https://doi.org/10.1007/s11540-024-09739-8>
- Bauske, M. J., Mallik, I., Yellareddygari, S. K. R., & Gudmestad, N. C. (2018). Spatial and temporal distribution of mutations conferring QoI and SDHI resistance en *Alternaria solani* across the United States. *Plant Disease*, 102(2), 349-358. <https://doi.org/10.1094/PDIS-06-17-0852-RE>
- Bessadat, N., Hamon, B., Bataillé-Simoneau, N., Mabrouk, K., & Simoneau, P. (2021). Characterization of new small-spored *Alternaria* Species isolated from solanaceae in Algeria. *Life*, 11(12), Artículo e1291. <https://doi.org/10.3390/life11121291>

- Bethke, P. C., Halterman, D. A., & Jansky, S. (2017). Are we getting better at using wild potato species in light of new tools? *Crop Science*, 57(3), 1241-1258. <https://doi.org/10.2135/cropsci2016.10.0889>
- Birch, P. R. J., Bryan, G., Fenton, B., Gilroy, E. M., Hein, I., Jones, J. T., Prashar, A., Taylor, M. A., Torrance, L., & Toth, I. K. (2012). Crops that feed the world 8: Potato: are the trends of increased global production sustainable? *Food Security*, 4(4), 477-508. <https://doi.org/10.1007/s12571-012-0220-1>
- Bradshaw, J. E., & Ramsay, G. (2009). Potato Origin and Production. En J. Singh & L. Kaur (Eds.), *Advances in Potato chemistry and technology* (pp. 1-26). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374349-7.00001-5>
- Dangl, J. L., & Jones, J. D. G. (2001). Plant pathogens and integrated defence responses to infection. *Nature*, 411(6839), 826-833. <https://doi.org/10.1038/35081161>
- Delgado-Baquerizo, M., Guerra, C. A., Cano-Díaz, C., Egidi, E., Wang, J.-T., Eisenhauer, N., Singh, B. K., & Maestre, F. T. (2020). The proportion of soil-borne pathogens increases with warming at the global scale. *Nature Climate Change*, 10(6), 550-554. <https://doi.org/10.1038/s41558-020-0759-3>
- DeShields, J. B., & KC, A. N. (2021). Morphological and molecular characterization of *Alternaria* spp. isolated from European pears. *Plant Disease*, 105(9), 2531-2540. <https://doi.org/10.1094/PDIS-10-20-2143-RE>
- Dirección General de Servicios Agrícolas (2022). *Etiqueta aprobada de producto fitosanitario [MANCOZATE]*. MGAP. <https://www.google.com/url?sa=t&source=web&rct=j&opi=89978449&url=https://www.almacenrural.com.uy/contentdoc/30342/1/d/mancozate.pdf&ved=2ahUKEwiFqOPI366TAxWHrZUCHcCfBt4QFnoECBcQAQ&usq=AOvVawld1-86SyJc5rxboQcfluB7>
- Ellis, M. B. (1971). *Dematiaceous Hyphomycetes*. CABI. <https://doi.org/10.1079/9780851986180.0000>
- Fairchild, K. L., Miles, T. D., & Wharton, P. S. (2013). Assessing fungicide resistance in populations of *Alternaria* in Idaho potato fields. *Crop Protection*, 49, 31-39. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2013.03.003>
- Food and Agriculture Organization of the United Nations. (2025, 14 de mayo). *Potatoes: So familiar, so much more to learn*. <https://www.fao.org/publications/news-archive/detail/potatoes-so-familiar-so-much-more-to-learn/en>
- Foolad, M. R., Merk, H. L., & Ashrafi, H. (2008). Genetics, genomics and breeding of late blight and early blight resistance in tomato. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 27(2), 75-107. <https://doi.org/10.1080/07352680802147353>
- Gebhardt, C., & Valkonen, J. P. T. (2001). Organization of genes controlling disease resistance in the potato genome. *Annual Review of Phytopathology*, 39(1), 79-102. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.39.1.79>
- González Arcos, M., Rodríguez, G., Vilaró, F., Grela, A., Arias, M., Ibáñez, F., & Arruabarrena, A. (2024a). *El cultivar de papa 'INIA Aiguá' (IR033)*. INIA. <https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/17651/1/INIA-HD-116-Mayo2024.pdf>

- González Arcos, M., Rodríguez, G., Vilaró, F., Grela, A., Arias, M., Ibáñez, F., & Arruabarrena, A. (2024b). *El cultivar de papa 'INIA Kiyú' (IR038)*. INIA. <https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/17474/1/INIA-HD-114-Enero2024.pdf>
- González Arcos, M., Rodríguez, G., Vilaró, F., Grela, A., Arias, M., Ibáñez, F., & Arruabarrena, A. (2024c). *El cultivar de papa 'INIA Pindó' (IR056)*. INIA. <https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/17652/1/INIA-HD-117-Mayo2024.pdf>
- Gou, Y., Aung, S. L. L., Guo, Z., Li, Z., Shen, S., & Deng, J. (2023). Four new species of small-spored alternaria isolated from *Solanum tuberosum* and *S. lycopersicum* in China. *Journal of Fungi*, 9(9), Artículo e880. <https://doi.org/10.3390/jof9090880>
- Gudmestad, N. C., Arabiat, S., Miller, J. S., & Pasche, J. S. (2013). Prevalence and Impact of SDHI Fungicide Resistance in *Alternaria solani*. *Plant Disease*, 97(7), 952-960. <https://doi.org/10.1094/PDIS-12-12-1176-RE>
- Hardigan, M. A., Bamberg, J., Buell, C. R., & Douches, D. S. (2015). Taxonomy and genetic differentiation among wild and cultivated germplasm of *Solanum* sect. *Petota*. *The Plant Genome*, 8(1), Artículo plantgenome2014.06.0025. <https://doi.org/10.3835/plantgenome2014.06.0025>
- Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria. (2023a). *INIA Arequita*. <https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/17126/1/Ficha-Tecnica-Arequita.pdf>
- Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria. (2023b). *INIA Daymán*. <https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/17127/1/Ficha-Tecnica-Dayman.pdf>
- Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria. (2023c). *INIA Guaviyú*. <https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/17128/1/Ficha-Tecnica-Guaviyu.pdf>
- Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria. (2026). *Banco de datos agroclimáticos*. <https://www.inia.uy/gras/Clima/Banco-datos-agroclimatico>
- Ivanović, Ž., Blagojević, J., Jovanović, G., Ivanović, B., & Žeželj, D. (2022). New insight in the occurrence of early blight disease on potato reveals high distribution of *Alternaria solani* and *Alternaria protenta* in Serbia. *Frontiers in Microbiology*, 13, Artículo e856898. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.856898>
- Jansky, S. H. (2000). Breeding for disease resistance in potato. En J. Janick (Ed.), *Plant breeding reviews* (pp. 69-155). Wiley. <https://doi.org/10.1002/9780470650172.ch4>
- Jansky, S. H. (2006). Overcoming hybridization barriers in potato. *Plant Breeding*, 125(1), 1-12. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2006.01178.x>
- Jansky, S. H., Simon, R., & Spooner, D. M. (2008). A test of taxonomic predictivity: Resistance to early blight in wild relatives of cultivated potato. *Phytopathology*, 98(6), 680-687. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-98-6-0680>
- Jukes, T. H., & Cantor, C. R. (1969). Evolution of protein molecules. En H. N. Munro (Ed.), *Mammalian protein metabolism* (pp. 21-132). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-1-4832-3211-9.50009-7>

- Kokaeva, L., Yu., Yarmeeva, M. M., Kokaeva, Z. G., Chudinova, E. M., Balabko, P. N., & Elansky, S. N. (2022). Phylogenetic study of alternaria potato and tomato pathogens in Russia. *Diversity*, *14*(8), Artículo e685. <https://doi.org/10.3390/d14080685>
- Kourelis, J., & Van der Hoorn, R. A. L. (2018). Defended to the nines: 25 years of resistance gene cloning identifies nine mechanisms for R protein function. *The Plant Cell*, *30*(2), 285-299. <https://doi.org/10.1105/tpc.17.00579>
- Lawrence, D. P., Rotondo, F., & Gannibal, P. B. (2016). Biodiversity and taxonomy of the pleomorphic genus *Alternaria*. *Mycological Progress*, *15*(1), Artículo e3. <https://doi.org/10.1007/s11557-015-1144-x>
- Leiminger, J. H., & Hausladen, H. (2012). Early blight control in potato using disease-orientated threshold values. *Plant Disease*, *96*(1), 124-130. <https://doi.org/10.1094/PDIS-05-11-0431>
- Li, Q., Feng, Y., Li, J., Hai, Y., Si, L., Tan, C., Peng, J., Hu, Z., Li, Z., Li, C., Hao, D., & Tang, W. (2024). Multi-omics approaches to understand pathogenicity during potato early blight disease caused by *Alternaria solani*. *Frontiers in Microbiology*, *15*, Artículo e1357579. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2024.1357579>
- Millán, J., Diaz, A., & Ackermann, M. (2020). *Actualización y revisión de la estructura de costos de producción de horticultura y fruticultura*. MGAP. https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/files/documentos/publicaciones/2020%20E_20_02_Actualizaci%C3%B3n%20de%20costos%20hortifrut%C3%ADcolas_%20Mill%C3%A1n_D%C3%ADaz_Ackermann_1.pdf
- Mugao, L. (2023). Morphological and molecular variability of *Alternaria solani* and phytophthora infestans causing tomato blights. *International Journal of Microbiology*, *2023*, Artículo e8951351. <https://doi.org/10.1155/2023/8951351>
- Murashige, T., & Skoog, F. (1962). A revised medium for rapid growth and bio assays with tobacco tissue cultures. *Physiologia Plantarum*, *15*(3), 473-497. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1962.tb08052.x>
- Nicolao, R., Gaiero, P., Castro, C. M., & Heiden, G. (2023). *Solanum malmeanum*, a promising wild relative for potato breeding. *Frontiers in Plant Science*, *13*, Artículo e1046702. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1046702>
- Odilbekov, F., Edin, E., Mostafanezhad, H., Coolman, H., Grenville-Briggs, L. J., & Liljeroth, E. (2019). Within-season changes in *Alternaria solani* populations in potato in response to fungicide application strategies. *European Journal of Plant Pathology*, *155*(3), 953-965. <https://doi.org/10.1007/s10658-019-01826-8>
- Odilbekov, F., Selga, C., Ortiz, R., Chawade, A., & Liljeroth, E. (2020). QTL Mapping for Resistance to Early Blight in a Tetraploid Potato Population. *Agronomy*, *10*(5), Artículo e728. <https://doi.org/10.3390/agronomy10050728>
- Oficina de Estadísticas Agropecuarias. (2024). *Resultados de la Encuesta de Papa "Otoño 2024"*. MGAP. https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/files/documentos/noticias/Prensa_papa_oto%C3%B1o_2024.pdf

- Oficina de Estadísticas Agropecuarias. (2025a). *Anuario estadístico agropecuario 2025*. MGAP. <https://descargas.mgap.gub.uy/DIEA/Anuarios/Anuario2025/ANUARIO2025.pdf>
- Oficina de Estadísticas Agropecuarias. (2025b). *Resultados de la Encuesta de Papa "Otoño 2025"*. MGAP. <https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/files/documentos/noticias/prensapapaoto%C3%B1o2025.pdf>
- Park, J., Kim, S., Jo, M., An, S., Kim, Y., Yoon, J., Jeong, M.-H., Kim, E. Y., Choi, J., Kim, Y., & Park, S.-Y. (2024). Isolation and identification of *Alternaria alternata* from potato plants affected by leaf spot disease in Korea: Selection of effective fungicides. *Journal of Fungi*, 10(1), Artículo e53. <https://doi.org/10.3390/jof10010053>
- Rietman, H., Bijsterbosch, G., Cano, L. M., Lee, H.-R., Vossen, J. H., Jacobsen, E., Visser, R. G. F., Kamoun, S., & Vleeshouwers, V. G. A. A. (2012). Qualitative and quantitative late blight resistance in the potato cultivar sarpo mira is determined by the perception of five distinct RXLR effectors. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 25(7), 910–919. <https://doi.org/10.1094/MPMI-01-12-0010-R>
- Rigato, S., González, A., & Huarte, M. (2001). Producción de plántulas de papa a partir de técnicas combinadas de micropropagación e hidroponía para la obtención de semilla prebásica. *Revista Latinoamericana de La Papa*, 12(1), 110-120. <https://dialnet.unirioja.es/descarga/articulo/5512131.pdf>
- Schmey, T., Tominello-Ramirez, C. S., Brune, C., & Stam, R. (2024). *Alternaria* diseases on potato and tomato. *Molecular Plant Pathology*, 25(3), Artículo e13435. <https://doi.org/10.1111/mpp.13435>
- Sinden, S. L., Sanford, L. L., & Osman, S. F. (1980). Glycoalkaloids and resistance to the Colorado potato beetle in *Solanum chacoense* Bitter. *American Potato Journal*, 57(7), 331-343. <https://doi.org/10.1007/BF02854028>
- Siri, M. I., Galván, G. A., Quirici, L., Silvera, E., Villanueva, P., Ferreira, F., Franco Fraguas, L., & Pianzola, M. J. (2009). Molecular marker diversity and bacterial wilt resistance in wild *Solanum commersonii* accessions from Uruguay. *Euphytica*, 165(2), 371-382. <https://doi.org/10.1007/s10681-008-9800-8>
- Sotomayor, D. A., Ellis, D., Salas, A., Gomez, R., Sanchez, R. A., Carrillo, F., Giron, C., Quispe, V., Manrique-Carpintero, N. C., Anglin, N. L., & Zorrilla, C. (2023). Collecting wild potato species (*Solanum* sect. *Petota*) in Peru to enhance genetic representation and fill gaps in ex situ collections. *Frontiers in Plant Science*, 14, Artículo e1044718. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1044718>
- Spooner, D. M., Fajardo, D., & Bryan, G. J. (2007). Species limits of *Solanum berthaultii* Hawkes and *S. tarijense* Hawkes and the implications for species boundaries in *Solanum* sect. *Petota*. *TAXON*, 56(4), 987-999. <https://doi.org/10.2307/25065899>
- Spooner, D. M., Ghislain, M., Simon, R., Jansky, S. H., & Gavrilenko, T. (2014). Systematics, diversity, genetics, and evolution of wild and cultivated potatoes. *The Botanical Review*, 80(4), 283-383. <https://doi.org/10.1007/s12229-014-9146-y>
- Spooner, D. M., McLean, K., Ramsay, G., Waugh, R., & Bryan, G. J. (2005). A single domestication for potato based on multilocus amplified fragment length polymorphism genotyping. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(41), 14694-14699. <https://doi.org/10.1073/pnas.0507400102>

- Tai, H. H., Worrall, K., Pelletier, Y., de Koeyer, D., & Calhoun, L. A. (2014). Comparative metabolite profiling of *solanum tuberosum* against six wild *solanum* species with colorado potato beetle resistance. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 62(36), 9043-9055. <https://doi.org/10.1021/jf502508y>
- Thomma, B. P. H. J. (2003). *Alternaria* spp.: From general saprophyte to specific parasite. *Molecular Plant Pathology*, 4(4), 225-236. <https://doi.org/10.1046/j.1364-3703.2003.00173.x>
- Tsuge, T., Harimoto, Y., Akimitsu, K., Ohtani, K., Kodama, M., Akagi, Y., Egusa, M., Yamamoto, M., & Otani, H. (2013). Host-selective toxins produced by the plant pathogenic fungus *Alternaria alternata*. *FEMS Microbiology Reviews*, 37(1), 44-66. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2012.00350.x>
- Valle, D., Arias, M., & González Arcos, M. (2025). Principales enfermedades que afectan el cultivo de la papa y perspectivas desde la investigación de INIA. En Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (Ed.), *Horticultura: Día de campo* (pp. 15-17). <https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/18496/1/Valle-sad-813-2025.pdf>
- Van der Waals, J. E., Korsten, L., & Aveling, T. A. S. (2001). A review of early blight of potato. *African Plant Protection*, 7(2), 91-102.
- Vilaró, F., & García, S. M. (1995). Prácticas culturales para el control del tizón temprano. En Programa Cooperativo de Investigaciones en Papa; Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria & Centro Internacional de la Papa (Orgs.), *Control integrado de las principales enfermedades fungosas de la papa: Memorias del Seminario Taller* (p. 41).
- Vilaró, F., González, M., Rodríguez, G., Pereira, N., & Lenzi, A. (2013). Nuevas variedades de papa adaptadas a diferentes sistemas de producción y preferencias comerciales. *Revista INIA*, (35), 47-50. <https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/1833/1/128221231213110839.pdf>
- Watanabe, K. (2015). Potato genetics, genomics, and applications. *Breeding Science*, 65(1), 53-68. <https://doi.org/10.1270/jsbbs.65.53>
- Wolters, P. J., Wouters, D., Kromhout, E. J., Huigen, D. J., Visser, R. G. F., & Vleeshouwers, V. G. A. A. (2021). Qualitative and quantitative resistance against early blight introgressed en potato. *Biology*, 10(9), Artículo e892. <https://doi.org/10.3390/biology10090892>
- Wolters, P. J., Wouters, D., Tikunov, Y. M., Ayilalath, S., Kodde, L. P., Strijker, M. F., Caarls, L., Visser, R. G., & Vleeshouwers, V. G. (2023). Tetraose steroidal glycoalkaloids from potato provide resistance against *Alternaria solani* and Colorado potato beetle. *eLife*, 12, Artículo RP87135. <https://doi.org/10.7554/eLife.87135.3>
- Woudenberg, J. H. C., Seidl, M. F., Groenewald, J. Z., de Vries, M., Stielow, J. B., Thomma, B. P. H. J., & Crous, P. W. (2015). *Alternaria* section *Alternaria*: Species, *formae speciales* or pathotypes? *Studies in Mycology*, 82(1), 1-21. <https://doi.org/10.1016/j.simyco.2015.07.001>

10. Anexos

Anexo A

Composición del medio zanahoria

Ingrediente	Cantidad	Función
Zanahoria fresca (pelada y cortada)	200 g	Fuente de carbohidratos, vitaminas y nutrientes
Agua destilada	1 L	Solvente
Agar-agar	15 g	Agente gelificante

Anexo B*Anova largo de esporas*

```
> summary(anova_1)
              Df Sum Sq Mean Sq F value Pr(>F)
Genotype       2   74.1   37.06   1.204  0.306
Residuals     70 2154.2   30.77
```

Anexo C*Anova ancho de esporas*

```
> summary(anova_A)
      Df Sum Sq Mean Sq F value Pr(>F)
Genotype  2  22.08  11.040   3.173  0.048 *
Residuals 70 243.53   3.479
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
```

Anexo D*Anova septos transversales de esporas*

```
> summary(anova_ST)
      Df Sum Sq Mean Sq F value Pr(>F)
Genotype  2   1.74  0.8683   1.148  0.323
Residuals 70  52.95  0.7564
```

Anexo E*Anova septos longitudinales de esporas*

```
> summary(anova_SL)
      Df Sum Sq Mean Sq F value    Pr(>F)
Genotype    2   15.54    7.768    9.988 0.000153 ***
Residuals  70   54.44    0.778
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
```

Anexo F*Anova del crecimiento de las colonias*

```
> summary(Anova_colonias)
```

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F	value	Pr(>F)
aislado	1	0.01	0.009	0.002	0.9611	
medio.cultivo	1	27.24	27.235	6.970	0.0134	*
metodo	1	23.35	23.354	5.977	0.0210	*
aislado:medio.cultivo	1	4.02	4.017	1.028	0.3193	
aislado:metodo	1	1.05	1.050	0.269	0.6083	
medio.cultivo:metodo	1	0.07	0.068	0.017	0.8961	
aislado:medio.cultivo:metodo	1	1.35	1.346	0.344	0.5620	
Residuals	28	109.42	3.908			

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Anexo G*Anova de la concentración de esporas de las colonias*

```

> summary(Anova_Esporas)

```

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)	
Aislado	1	107.28	107.28	23.987	3.67e-05	***
medio.cultivo	1	227.51	227.51	50.868	9.24e-08	***
metodo	1	0.11	0.11	0.025	0.875889	
Aislado:medio.cultivo	1	75.00	75.00	16.769	0.000326	***
Aislado:metodo	1	0.05	0.05	0.010	0.920802	
medio.cultivo:metodo	1	4.34	4.34	0.970	0.333007	
Aislado:medio.cultivo:metodo	1	18.50	18.50	4.136	0.051542	.
Residuals	28	125.23	4.47			

```

---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

```